

E 2
10/3

Onderzoeksgroep Dierkunde
Departement SBM
Limburgs Universitair Centrum

MAc
Überreicht vom Verfasser.

Beiträge
zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien.

I. Die Entwicklung der Rhabdocölen
und Alloiocölen.

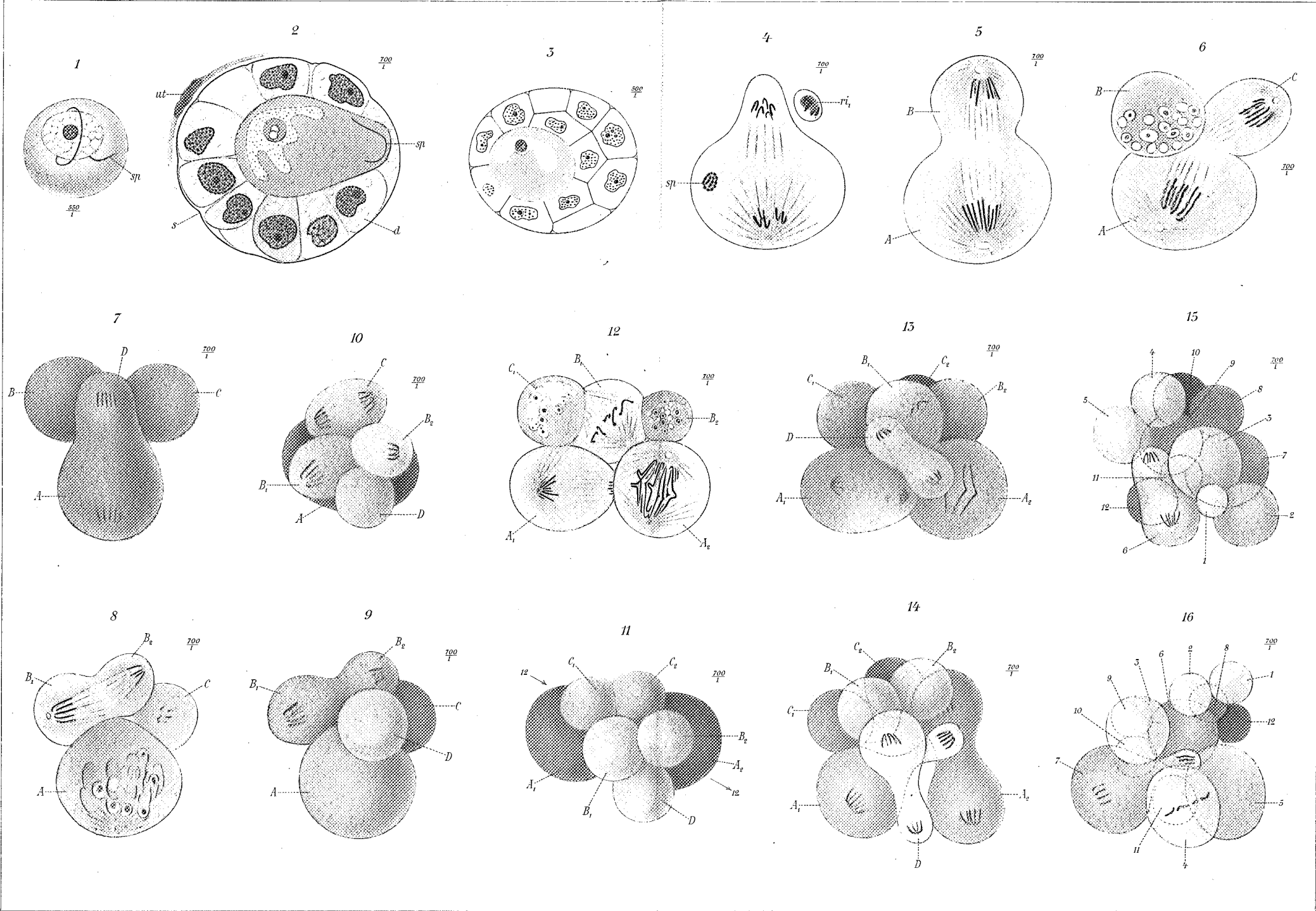
Von

Ernst Bresslau.

Mit sieben Tafeln u. 3 Figuren im Text.

(Sonderabdruck aus: "Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie" LXXVI 2:
16 (2))

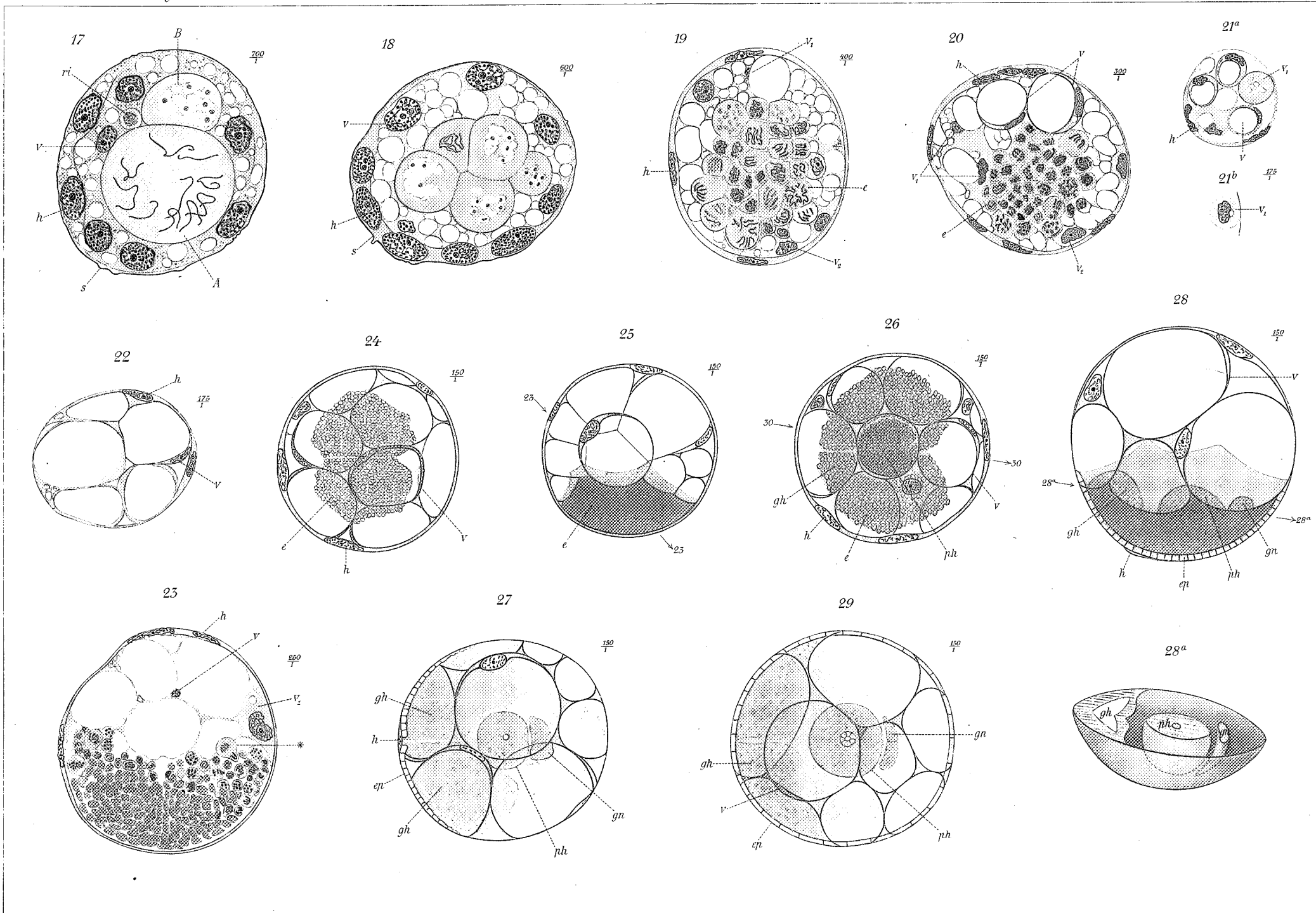
Leipzig
Wilhelm Engelmann
1904.



H. Ereslan. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Mesostomum ehrenbergi.

20. Ausg. Wien u. Winter. Frankfurt a. M.

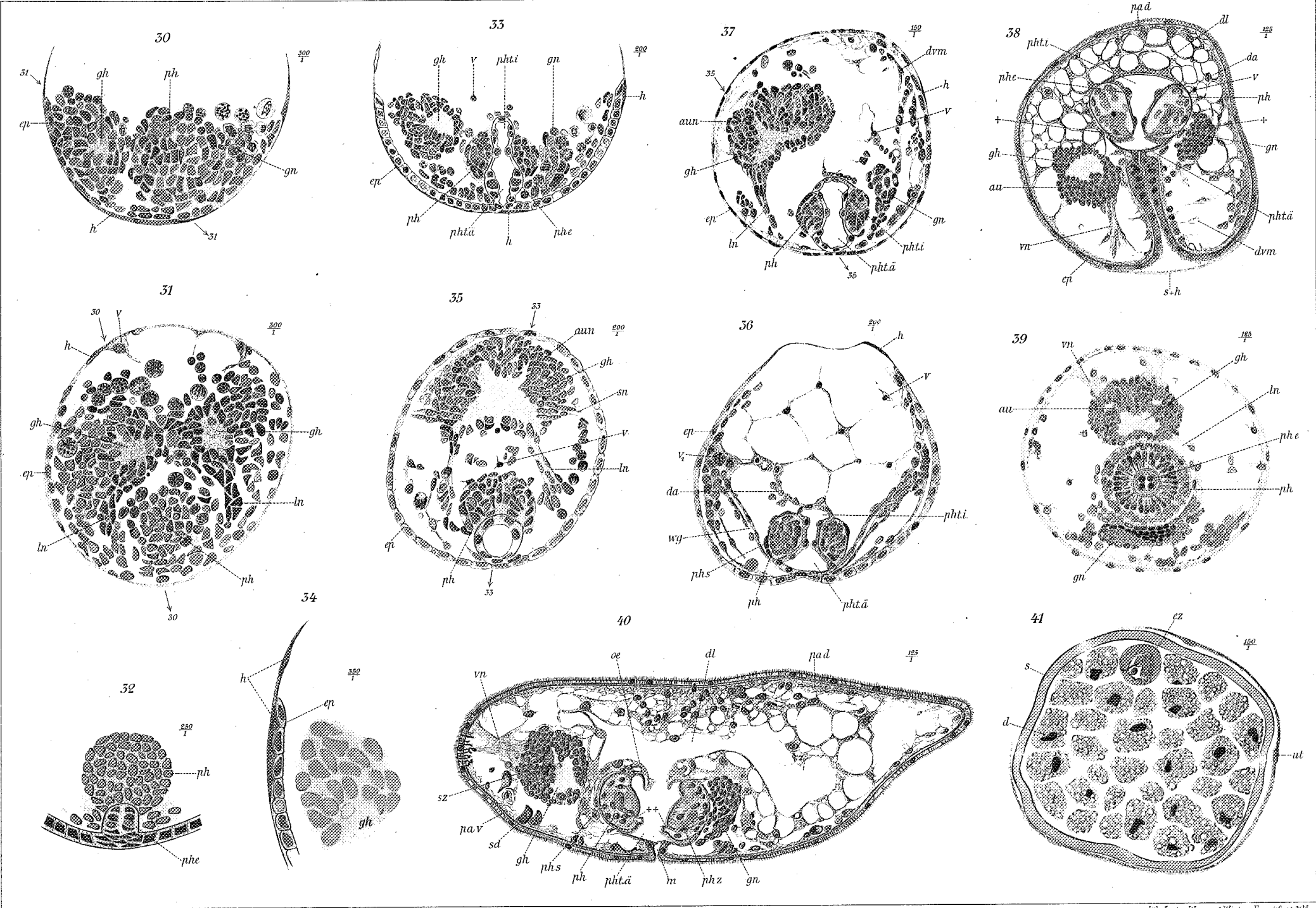


E. Breslau. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lit. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Mesostomum ehrenbergi

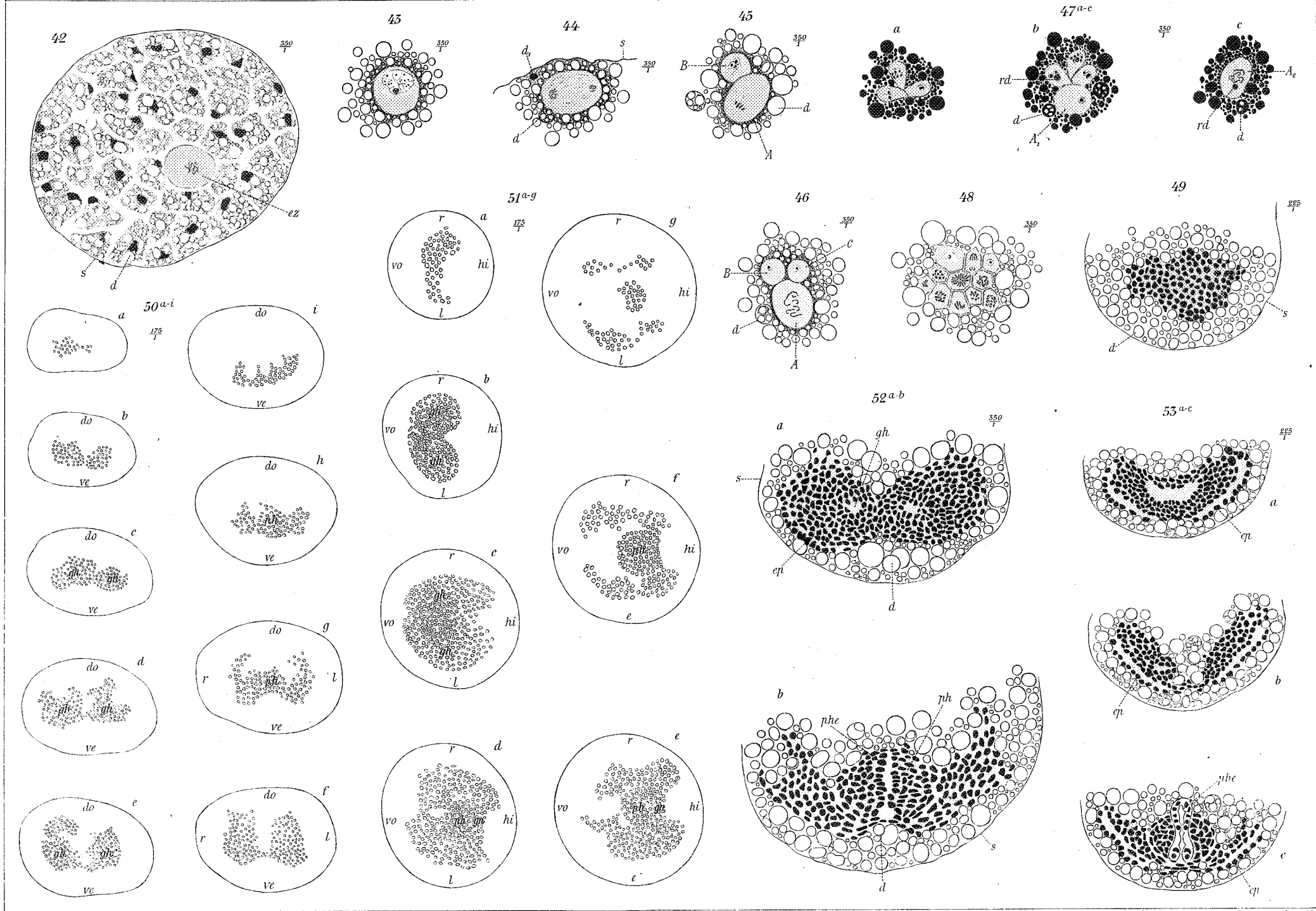


E. Eresslan. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Mesostomum ehrenbergi.

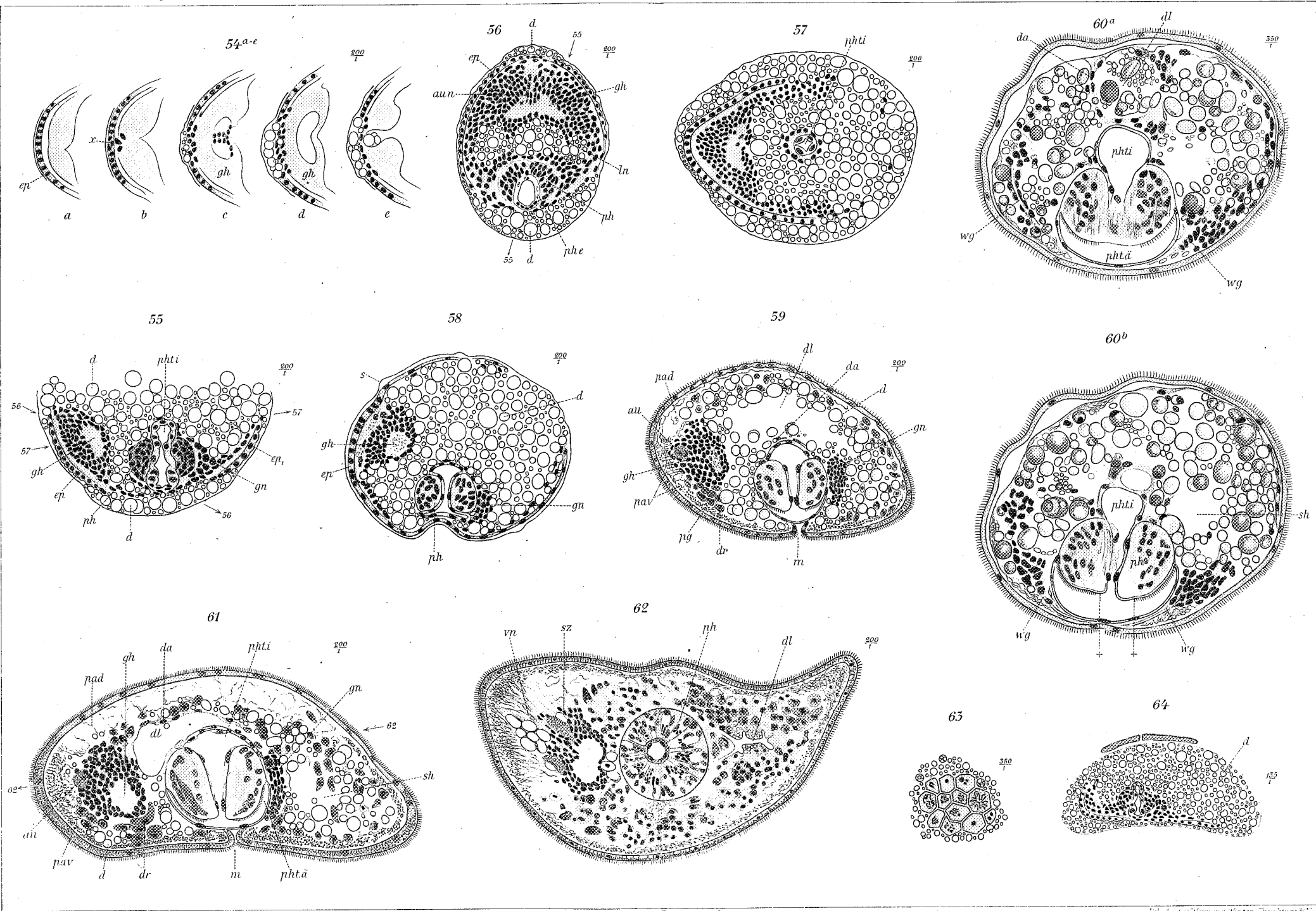


S. Eisslau. gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Plön 1892

Bothrosomostomum personatum

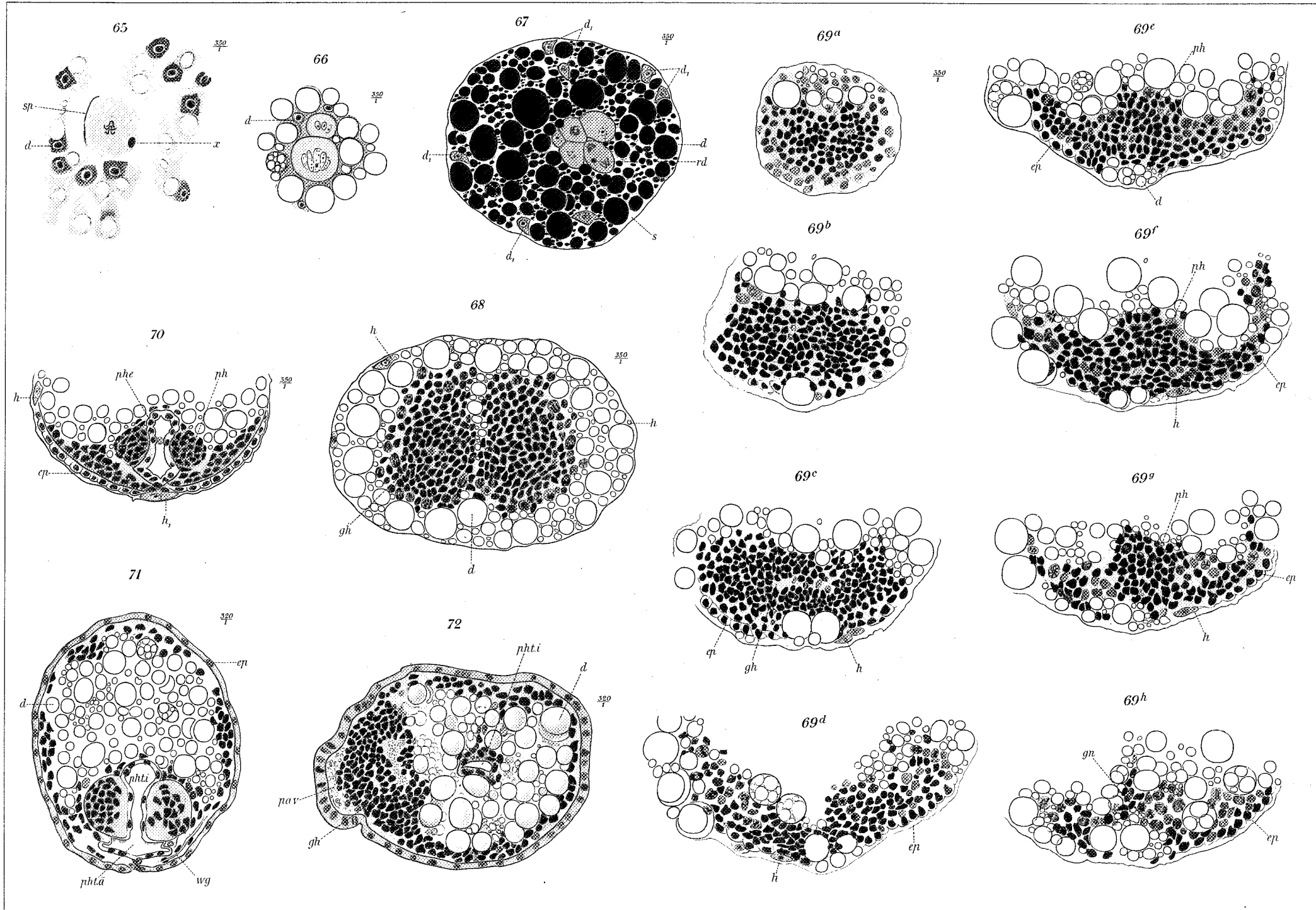


F. Braslau grz.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Ich. Art. v. Wilh. & Gust. Brückner's Kl.

Bothromesostomum personatum.

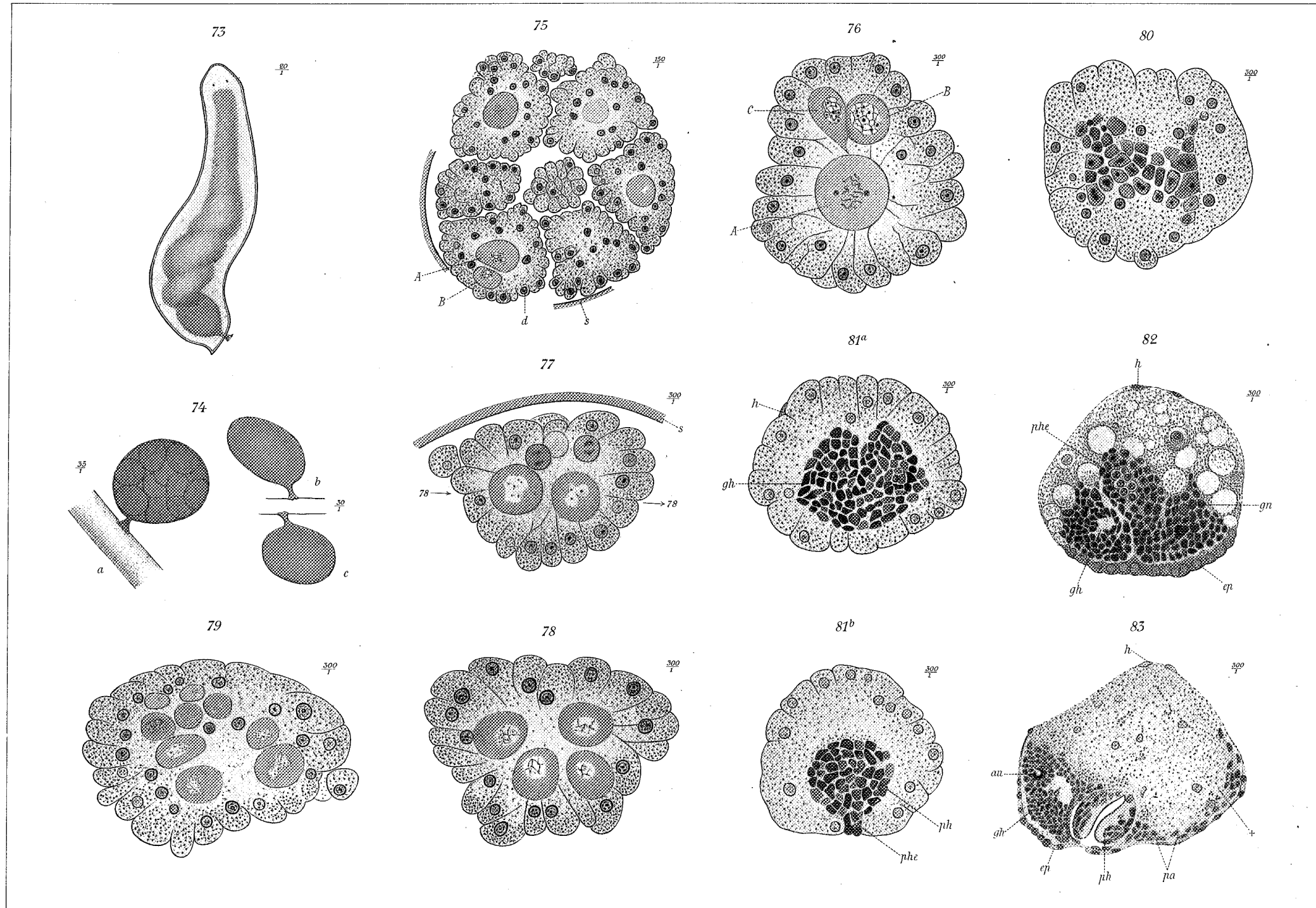


H. Eversmann, grz.

Verlag von W. Engelmann, Leipzig.

Tab. Anst. v. Werner & Madau, Bonn, 1906, 4. M.

Mesostomum lingua.



E. Brisslau gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Wagner & Wittner, Frankfurt a. M.

Plagiostomum girardi

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien.

I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen.

Von

Dr. Ernst Bresslau,

Privatdozent an der Universität Straßburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Straßburg.)

Mit Tafel XIV—XX und drei Figuren im Text.

Einleitung.

Als ich im Frühjahr 1898 die Untersuchungen begann, deren Ergebnisse ich hiermit der Öffentlichkeit vorlege, existierten in der Literatur über die Entwicklungsgeschichte der rhabdocölen Turbellarien außer einzelnen verstreuten und wenig sagenden Angaben älterer Autoren nur kurze Mitteilungen von HALLEZ (1879), die, so unvollständig sie auch waren, dennoch zu ergeben schienen, daß hier »trotz der Anwesenheit der Dotterzellen die Entwicklung in ähnlicher Weise verläuft wie bei den Polycladen«¹. Da andererseits die Rhabdocölen nach ihren anatomischen Bauverhältnissen unzweifelhaft innige Beziehungen zu den durch ihre im höchsten Maße eigenartigen Entwicklungsverhältnisse ausgezeichneten Tricladen aufweisen, so war zu hoffen, daß eine erneute, eingehende Bearbeitung ihrer Ontogenie unmittelbar zu wichtigen Aufschlüssen über die Phylogenie des ganzen Turbellarienstammes führen würde.

Meine Untersuchungen haben indessen, wie ich bereits vor 4 $\frac{1}{2}$ Jahren in einer kurzen vorläufigen Mitteilung (1899) gezeigt habe, als erstes Resultat ergeben, daß sämtliche Angaben von HALLEZ, soweit sie die Entwicklung der Rhabdocölen des süßen Wassers betreffen, vollständig irrig sind, daß hier vielmehr ganz andre, höchst eigentümliche ontogenetische Verhältnisse vorliegen, die ohne

¹ Zitiert nach KORSCHOLT-HEIDERS Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1890. S. 114.

weiteres keinerlei Verknüpfung mit den von den Polycladen oder Tricladen her bekannten Entwicklungsvorgängen zulassen, sondern, anstatt die erhofften phylogenetischen Aufklärungen zu liefern, durch ihre Eigenart selbst dem Verständnis große Schwierigkeiten bereiten. Da es mein Wunsch sein mußte, wenigstens den Versuch zu machen, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden, beschloß ich mit der definitiven Veröffentlichung meiner Ergebnisse so lange zu warten, bis ich auch die Entwicklung verwandter Formen, so der Tricladen und vor allem der Acölen und Alloiocölen¹, aus eigener Anschauung kennen gelernt hätte. So kommt es, da nebenher auch noch andre Untersuchungen meine Zeit in Anspruch nahmen, daß das Erscheinen dieser Arbeit sich bis jetzt verzögert hat.

Allerdings bin ich mir wohl bewußt, von einer Lösung der Probleme, die die Entwicklung der Rhabdocöliiden oder gar erst die Stammesgeschichte der Turbellarien darbietet, auch jetzt noch weit entfernt zu sein. Andererseits aber glaube ich, mit der ausführlichen Darstellung meiner Ergebnisse, soweit sie bis jetzt vorliegen, nicht noch länger zurückhalten zu dürfen, da es völlig ungewiß erscheint, wann und ob die Untersuchungen, die ich an einer Reihe bestimmter Turbellarienformen noch vorzunehmen gedenke, den erhofften theoretischen Abschluß bringen werden.

Von den Tricladen, über deren Entwicklung ich hier zunächst nicht zu berichten beabsichtige, abgesehen, erstrecken sich meine Untersuchungen bis jetzt nur erst auf verhältnismäßig wenige Formen der Rhabdocöliiden, die allerdings alle drei Unterordnungen derselben repräsentieren: von den Acölen diene die Helgoländer *Convoluta paradoxa* Oerst., von den Rhabdocölen eine Anzahl zur Familie der Mesostomiden gehöriger Süßwasserformen, von den Alloiocölen das bei Neapel ungemein häufige *Plagiostomum girardi* (O. Schm.) als Untersuchungsobjekt. Was die Rhabdocölen betrifft, so habe ich die Entwicklung der Süßwasserformen seit der Publikation meiner vorläufigen Mitteilung nochmals einer gründlichen Bearbeitung unterzogen und vor allem die damals noch vorhandenen zahlreichen Lücken in der Beobachtung soweit als möglich auszufüllen gesucht. Leider gelang es mir bis jetzt nicht, von marinen Vertretern dieser Unterordnung zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen brauchbares Material zu erhalten, trotzdem ich mich verschiedentlich darum bemüht habe. Besonders bedauere ich es, daß mir die Individuen des

¹ Nach dem von v. GRAFF (1882) aufgestellten System enthält die Ordnung der *Rhabdocoelida* die drei Subordines der *Acoela*, *Rhabdocoela* und *Alloicoela*.

marinen *Paramesostomum neapolitanum* (v. GRAFF), die ich zwar nicht in Neapel — wo ich es vergeblich gesucht habe —, wohl aber dank den durch freundliche briefliche Mitteilungen ergänzten Angaben von ATTEMS (1896) in Helgoland erbeutete, niemals Eier geliefert haben.

In der vorliegenden Arbeit sollen zunächst nur die Beobachtungen über die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen, sowie in einem dritten Teile die unmittelbar daraus sich ergebenden theoretischen Schlußfolgerungen behandelt werden. Die Darstellung der Acölenentwicklung dagegen soll, da ich meine Befunde in einigen Punkten nochmals einer Nachprüfung unterziehen möchte, einer zweiten, besonderen Abhandlung zum Gegenstand dienen, die ich indessen gleichfalls binnen kurzem in Druck geben zu können hoffe.

Meinen hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. GOETTE, der die Arbeit angeregt und ihre Ausführung mehr denn 5 Jahre hindurch mit ebensoviel Geduld wie Anteilnahme verfolgt hat, bitte ich den Ausdruck meines aufrichtigsten Dankes entgegenzunehmen.

I. Teil.

Die Entwicklung der Rhabdocölen.

Untersuchte Arten und ihre Eier.

Die Mehrzahl der bei Straßburg vorkommenden zahlreichen Arten von Süßwasserrhabdocölen besitzt außerordentlich kleine und obendrein meist auch noch mit überaus harten Schalen ausgestattete Eier, die zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen so gut wie vollständig ungeeignet sind. Infolgedessen beschränkte ich mich auf folgende vier Species aus der Familie der Mesostomiden, die durch ihre Körpergröße und dementsprechend auch durch die Größe ihrer Eier weit vor allen andern Formen hervorrangen, und zwar sind dies:

- Mesostomum ehrenbergi* O. Schm.
- Mesostomum productum* (O. Schm.)
- Mesostomum lingua* O. Schm.
- Bothromesostomum personatum* (O. Schm.).

Von diesen vier Arten haben die beiden zuletztgenannten weitaus die größte Verbreitung, da sie während der ganzen wärmeren Jahreszeit in den meisten der zahlreichen Teiche, Tümpel und Gräben der Umgebung Straßburgs in großen Mengen anzutreffen sind. *Mesostomum productum* ist in seinem Vorkommen auf die kürzere Spanne von

Ende Mai bis Mitte Juli beschränkt. *Mesostomum ehrenbergi* endlich findet sich an den meisten Stellen nur vereinzelt, so daß ich in der ersten Zeit meiner Untersuchungen nur weniger Exemplare habhaft werden konnte. Erst in den letzten Jahren entdeckte ich einige Tümpel im Rheinwalde, in denen diese schönen Tiere in so großer Zahl vorkommen, daß es — von der Mückenplage abgesehen — ein leichtes ist, an warmen Tagen binnen weniger Stunden viele Hunderte von ihnen zu erbeuten. Alle vier Arten befinden sich fast während der ganzen Zeit ihres Vorkommens in regster Geschlechtsstätigkeit und liefern daher stets reichliches Untersuchungsmaterial.

Die Eier der Mesostomiden sind, wie bei den meisten Rhabdocölen, zusammengesetzte Bildungen, insofern das zu ihrer Entwicklung notwendige Dottermaterial nicht direkt innerhalb der Keimzelle aufgespeichert, sondern dieser in Gestalt besonderer, von separaten Organen, den Dotterstöcken, erzeugter Dotterzellen beigegeben ist. Das Ei setzt sich hier somit aus der Keimzelle und den Dotterzellen zusammen, die von einer gemeinsamen, vom Uterus des Muttertieres gelieferten Schale umschlossen werden. Es ist verschiedentlich vorgeschlagen worden¹, diese zusammengesetzten Eier zum Unterschiede von den nur aus der einfachen Eizelle bestehenden Eiern der meisten andern Metazoen als Kokons zu bezeichnen. Es erscheint mir jedoch besser, bei den Turbellarien diese Bezeichnung ausschließlich auf die Eibildungen anzuwenden, die mehrere, auch wirklich zur Entwicklung gelangende Keimzellen enthalten, wie dies z. B. unter den Alloiocölen bei *Plagiostomum girardi* (s. Teil II) der Fall ist.

Die Zusammensetzung der Eier aus Keimzelle und Dotterzellen ist aber nicht ihre einzige Eigentümlichkeit. Wichtiger erscheint vielmehr noch der Umstand, daß die Eier bei allen vier von mir untersuchten Arten und noch bei einer kleinen Anzahl anderer Mesostomiden nacheinander in zwei verschiedenen Formen auftreten, die man als Sommer- und Wintereier oder auch als Subitan- und Dauereier zu bezeichnen pflegt. Die Sommereier, die regelmäßig zuerst gebildet werden, besitzen eine äußerst dünne, glashell durchsichtige Eihaut und entwickeln sich innerhalb des Muttertieres sehr rasch, die Wintereier dagegen sind größer und zeichnen sich durch die dunkelbraune Farbe ihrer harten chitinartigen Schale, sowie durch

¹ Vgl. KORSCHULT-HEIDERS Lehrbuch, Allgemeiner Teil. I. Jena 1902. S. 283/284 und S. 364.

den langsamen Verlauf ihrer Entwicklung, die erst nach dem Freiwerden der Eier sei es durch Ablage nach außen oder durch Zugrundegehen des Muttertieres ihren Abschluß findet, aus.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit (1903) habe ich mich mit der Bedeutung dieser beiden Eiarten eingehend beschäftigt und dabei zeigen können, daß die Wintereier den primären Eitypus darstellen, der ursprünglich bei allen Mesostomiden allein bestanden hat und auch heute noch bei einer großen Anzahl von Arten, die keine Sommereier bilden, allein besteht, während sich die Sommereier erst sekundär infolge eines ganz bestimmt gerichteten Entwicklungsprozesses als besondere Anpassungsbildungen aus den Wintereiern entwickelt haben. Als das wesentliche dieses Prozesses, der zu der Entstehung der Sommereier führte, konnte der Umstand festgestellt werden, daß der Zeitpunkt, in dem die Tiere mit der Eibildung zu beginnen pflegen, allmählich in immer frühere Stadien ihrer individuellen Entwicklung verlegt wurde, in denen die Organe des weiblichen Geschlechtsapparates die zur Erzeugung der typischen Wintereier erforderliche Reife noch nicht erlangt haben und daher Bildungen hervorbringen, die mit weniger Dottermaterial und mit schwächeren Schalen ausgestattet eben als Sommereier sich darstellen. Diese zeitliche Verschiebung des Beginnes der Eibildung — wie sie zuerst vielleicht rein zufällig infolge irgendwelcher besonderer Ernährungs- oder Witterungsverhältnisse oder sonstiger, durch irgendwelche lokale Umstände bedingter Einflüsse eintrat — mußte zur Folge haben, daß durch die fortschreitende Reduktion der Masse des Dotters und der Festigkeit der Schale und durch die damit Hand in Hand gehende progressive Ausschaltung dieser den Gang der Entwicklung verlangsamenden und den Zeitpunkt des Ausschlüpfens verzögernden Momente die Schnelligkeit des gesamten Entwicklungsverlaufes allmählich mehr und mehr gesteigert wurde, und daß infolgedessen die Sommereier besser als die Wintereier geeignet waren, der Art nach Eintreten der günstigen Jahreszeit eine möglichst rasche und möglichst große Ausbreitung zu geben. So begreift es sich, daß die infolge dieser Verfrühung des Beginnes der Eibildung zuerst, wie bereits gesagt, wohl rein zufällig entstandenen, unvollkommen ausgestatteten Eier — und etwas andres stellen die Sommereier im Vergleich mit den typischen Wintereiern zunächst nicht dar — im Laufe der Generationen nicht ausgemerzt, sondern im Gegenteil immer mehr und mehr in ihrer Eigenart einseitig ausgebildet wurden, da sie als

besonders angepaßte, zur rascheren Propagation der Art in vorzüglicher Weise geeignete Bildungen steigenden Wert gewannen.

Die soeben vorgetragenen Anschauungen basieren aber nicht etwa lediglich auf theoretischen Überlegungen, sondern lassen sich, wie ich ebenfalls bereits in der obengenannten Arbeit auseinandergesetzt habe, in allen ihren Punkten durch noch heute zu beobachtende Tatsachen mit voller Sicherheit beweisen. Es ist dies deshalb möglich, weil die Sommereier bei den vier von mir untersuchten Arten nicht etwa alle das gleiche Verhalten zeigen, sondern in selten glücklicher Weise verschiedene Etappen des durch jene Verfrühung des Eibildungsbeginnes veranlaßten Entwicklungsprozesses darstellen. Wie ich zeigen konnte, ist bei *Bothromesostomum personatum* diese zeitliche Verschiebung noch so wenig bedeutend, daß Sommer- und Wintereibildung hier noch fast unmittelbar ineinander übergehen und demgemäß beide Eiarten auch nur sehr wenig voneinander verschieden sind. Bei *Mesostomum lingua* und *Mesostomum productum*, die in ihrem Verhalten vollkommen miteinander übereinstimmen, hat bereits eine weitergehende Verfrühung des Beginnes der Sommereibildung stattgefunden, so daß dementsprechend auch größere Unterschiede zwischen den Sommer- und Wintereiern bestehen. Bei *Mesostomum ehrenbergi* endlich beginnt die Bildung der Sommereier bereits in so frühen Stadien, daß zwischen ihnen und den Wintereiern kaum noch irgendwelche Vergleichspunkte sich finden lassen. Alle diese Verhältnisse werden übrigens später bei Besprechung des Baues der Sommereier der einzelnen Arten noch eingehender dargestellt werden.

Es kann nicht Wunder nehmen, daß gemäß den Verschiedenheiten zwischen Sommer- und Wintereiern auch ihre Entwicklung einen verschiedenen Verlauf nimmt, und daß in gleicher Weise auch die Unterschiede, die wiederum die Sommereier der verschiedenen Arten voneinander trennen, in entsprechenden Verschiedenheiten der bei ihnen sich abspielenden Entwicklungsvorgänge sich kundgeben. Wenn ich mich trotzdem bei der folgenden Darstellung der Entwicklungsverhältnisse nicht an die Reihenfolge halte, die den oben postulierten genetischen Beziehungen der verschiedenen Eiarten zueinander entspräche, — eine Reihe, die von den Wintereiern über die Sommereier von *Bothromesostomum personatum*, sowie von *Mesostomum lingua* und *productum* zu denen von *Mesostomum ehrenbergi* führt, — sondern umgekehrt mit der Schilderung der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* beginne, — so

geschieht dies einmal aus praktischen Gründen, da ich hier die Entwicklungsvorgänge am eingehendsten verfolgen konnte, dann aber vor allem auf Grund theoretischer Erwägungen, die später ihre Erläuterung finden sollen.

Untersuchungsmethoden.

Die Untersuchung der Eier geschah wesentlich mit Hilfe der Schnittmethode, die allein die genaue Feststellung der Entwicklungsvorgänge ermöglichte. Ihre Ergebnisse wurden selbstverständlich, soweit dies zugänglich war, durch Beobachtung der ganzen Eier kontrolliert. Ein Abpräparieren der undurchsichtigen Wintereischalen erwies sich bei der Beschaffenheit der Embryonen (vgl. das auf S. 293 Gesagte) als völlig unmöglich.

Bei der Anfertigung der Schnitte mußte, je nachdem ob es sich um Sommer- oder Wintereier handelte, verschieden vorgegangen werden.

Zur Untersuchung der Sommereier wurden, da es besonders in den ersten Entwicklungsstadien fast vollkommen unmöglich ist, sie zu orientieren, und es daher darauf ankommen mußte, möglichst große Massen von ihnen zu schneiden, stets die ganzen Tiere mitsamt ihrem Eiinhalt — oft 30—40 oder noch mehr Eier — in Schnitte zerlegt. Das Schneiden der Eier bereitet, wenn sie einmal erst in Paraffin eingebettet sind, keine Schwierigkeiten, da weder die dünne Schale noch die Dottermasse — ausgenommen in den jüngsten Stadien der Sommereier von *Mesostomum productum*, *lingua* und *Bothrosostomum personatum* — irgendwelche nennenswerten Hindernisse bietet. Sehr große Schwierigkeiten bereitet es dagegen, die überaus empfindlichen Eier durch die zahlreichen Prozeduren der Konservierung, Härtung und Einbettung so hindurchzubringen, daß sie am Ende ihre ursprüngliche Gestalt bewahrt haben und nicht, wie dies BRAUN (1885) angibt und Fig. 11 auf Taf. V der v. GRAFFSchen Rhabdocölenmonographie (1882) in drastischer Weise zeigt, vollkommen geschrumpft sind. Meist bringen schon die Konservierungsflüssigkeiten, deren ich eine große Zahl sowohl in kalten wie in warmen Lösungen durchprobiert habe, erhebliche Deformierungen der Eier hervor, die dann im Verlauf der weiteren Behandlung noch mehr gesteigert werden. Tadellose Resultate hat mir eigentlich nur das von TELLYESNICZKY (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII) angegebene Kaliumbichromat-Essigsäuregemisch ergeben, das ich, nachdem ich seine Vorzüge für die Konservierung der Sommereier einmal kennen gelernt hatte, späterhin fast ausschließlich angewandt habe. Für die ersten Stadien empfiehlt es sich die Lösung kalt anzuwenden, wobei man ganz ausgezeichnete Bilder der Reifungs-, Befruchtungs- und ersten Teilungsvorgänge erhält, in älteren Stadien dagegen verdient die unmittelbar vor dem Gebrauch auf 60—70° erwärmte Flüssigkeit den Vorzug. Ich habe die Tiere mitsamt den Eiern stets 10—12 Stunden in der Lösung gelassen und dann ebensolange in mehrfach gewechseltem Wasser ausgewaschen. Besondere Vorsicht erfordert sodann die Überführung in Alkohol, da eine jede nur ein wenig zu rasche Steigerung der Konzentration besonders im Anfang des Härtungsprozesses unweigerlich eine Schrumpfung der Eier herbeiführt. Ebenso vorsichtig müssen die Eier auch in das Vorharz, wozu ich stets Zedernholzöl benutzte, und später in Paraffin übergeführt werden. Ich habe oftmals die Enttäuschung erlebt, daß noch im Zedernholzöl vollkommen ungeschrumpfte Eier bei zu eiliger Einbettung Schaden erlitten.

Viel größere Schwierigkeiten bereitete dagegen die Untersuchung der

Wintereier, und zwar wegen der Sprödigkeit ihrer harten Schalen, die — ausgenommen in den jüngsten Stadien (s. Fig. 41) — für Paraffin völlig undurchgängig sind. Das summarische Verfahren, die ganzen Tiere zu schneiden, das bei der Untersuchung der Sommereier so gute Dienste leistete, konnte daher hier nicht Anwendung finden, vielmehr mußte jedes Ei einzeln behandelt werden. Nach langen, vergeblichen Versuchen kam ich schließlich auf folgendes Verfahren, das nach einiger Übung ausgezeichnete Resultate lieferte. Die lebenden Eier werden mit einer möglichst fein zugespitzten Nadel an einem Pol ganz vorsichtig angestochen, so daß nur eine kleine Öffnung entsteht, der Eiinhalt aber möglichst gar nicht verletzt wird. Alsdann werden sie mit der erwärmten Konservierungsflüssigkeit — neben dem TELLYESNICZKYSchen Gemisch erwies sich auch konzentrierte Sublimatlösung als brauchbar — übergossen, nach längerer Einwirkungsdauer sodann ausgewaschen und langsam in Alkohol übergeführt. In 95%igen Alkohol wird sodann mit äußerster Vorsicht ein zweites Loch an dem dem ersten entgegengesetzten Pol der Schale angebracht, was meist gelingt, da sich während des Härtungsprozesses der Eiinhalt gewöhnlich etwas von der Schale zurückgezogen hat. Nach der Aufhellung in Zedernholzöl wird das Ei sodann in Paraffin übertragen, das infolge der Durchbohrung der Schale nunmehr leicht eindringt. Trotzdem lassen sich die Eier nur in sehr seltenen Fällen schon in diesem Zustande schneiden, da die spröde Eischale fast unvermeidlich herausspringt und bei der Kleinheit der Eier dabei so gut wie regelmäßig den Schnitt völlig zerstört. Es muß daher die Eischale entfernt werden, wobei ich folgendermaßen verfähre. Nachdem die Eier kurze Zeit im Paraffin gewesen sind, lasse ich erstarren und entferne nun mit einem feinen Skalpell an einer Stelle ein Stückchen der Eischale, was bei einiger Übung fast stets ohne Verletzung des Eiinhaltes gelingt. Dann wird von neuem eingebettet und die Prozedur an einer andern Stelle der Schale wiederholt, darauf wieder eingebettet u. s. f., bis schließlich die Schale ganz oder zum größten Teile abgeschält ist. Um den Eiinhalt besser sichtbar zu machen, empfiehlt es sich, ihn während der Alkoholpassage mit Eosin etwas vorzufärben.

Nur mit Hilfe dieser allerdings etwas umständlichen Schälmethode, die ja in ähnlichen Fällen auch schon von andern Autoren, z. B. von Hesse zur Entfernung der Cuticula der Insektenaugen, angewandt worden ist, gelingt es brauchbare Schnitte von den Wintereiern zu erhalten. Ich habe dieselbe Methode auch bei den Tricladeneiern angewandt, wo sie wegen der Größe der Kokons viel leichter gelingt. Endlich ist es mir nur durch sie möglich gewesen, die Alloioocölenentwicklung zu studieren (vgl. Taf. XX). Ich habe hier wohl mehrere Hunderte verhältnismäßig sehr kleiner Eier in tadellose Schnitte zerlegt.

Die Dicke der Schnitte betrug bei den Sommereiern 7,5–10 μ , bei den Wintereiern 10–15 μ . Es wurde ausschließlich Schnittfärbung angewandt, und zwar wurde vorzugsweise mit Boraxkarmin, Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin gefärbt. Auch Doppelfärbungen mit Borax-Indigkarmin und Eosin-Hämatoxylin gaben gute Resultate.

A. Die Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*.

1. Bildung der Eier.

Wie in allen zusammengesetzten Eiern, so ist auch in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* die Keimzelle außerordentlich

klein und zwar schwankt die Größe ihres Durchmessers zwischen 0,035 und 0,04 mm. Ihre Gestalt ist unmittelbar nach dem Verlassen des Keimstockes ungefähr kuglig, bisweilen mehr ellipsoidisch zu nennen (Fig. 1). Exzentrisch in ihrem spärlichen, schwach, aber äußerst gleichmäßig granulierten, in mäßigem Grade Farbstoffe annehmenden Plasma liegt der meist etwas abgeplattete, bläschenförmige große Kern von ungefähr 0,025 mm Durchmesser. Die Kernmembran ist scharf abgesetzt; in dem äußerst zartmaschigen Kerngerüst ist ein großes Kernkörperchen eingelagert, das aus einer sich intensiv färbenden, stark lichtbrechenden Substanz besteht und jeweils ein oder mehrere tröpfchenartige Binnenkörper von ebenfalls sehr hohem Lichtbrechungsvermögen und verschiedener Größe in seinem Innern eingeschlossen enthält. Sein Durchmesser beträgt 0,007—0,008 mm.

Die Keimzelle gelangt aus dem keimbereitenden Abschnitt des Keimstockes in das diesem unmittelbar angeschlossene, mit Sperma erfüllte kuglige Receptaculum seminis, wo alsdann die Besamung¹ stattfindet. Nach den Angaben SCHNEIDERS (1873, 1883), die sich ebenfalls auf *Mesostomum ehrenbergi* beziehen, sollen regelmäßig drei bis 4 Spermatozoen in die Keimzelle eindringen, ja HALLEZ (1879) will sogar bei der von ihm fälschlich als *Mesostomum rostratum* bezeichneten *Castrada radiata* (O. F. Müll.) eine große Anzahl von Samenfäden innerhalb der Keimzelle beobachtet haben. In der Tat findet man die Keimzelle im Receptaculum regelmäßig dicht von Spermatozoen umdrängt, und es ist mir, da eine Dotterhaut entgegen den Angaben SCHNEIDERS sicher nicht gebildet wird, unbekannt, wie eine Überfruchtung vermieden wird. Indessen habe ich selbst niemals beobachten können, daß mehr als ein Spermatozoon wirklich in die Keimzelle eingedrungen wäre. In der Regel liegt es mehr oder minder nahe der Peripherie der Keimzelle (Fig. 2 *sp*), nicht selten habe ich es jedoch auch — und zwar sowohl bei lebenden wie bei konservierten Eiern — (in der bereits von SCHNEIDER [1883, Taf. III, Fig. 1]) beschriebenen und gezeichneten eigentümlichen Lage, schleifenförmig um den Kern herumgeschlungen (Fig. 1 *sp*) gesehen.

¹ Ich unterscheide die Besamung, d. h. das Eindringen des Spermatozoons in die Eizelle, von dem eigentlichen Befruchtungsvorgang, d. h. der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne, da zwischen beiden Vorgängen, wie wir sehen werden (vgl. S. 224), die Reifung der Keimzelle liegt. Ein unreifes Ei kann nicht befruchtet werden. (Zusatz bei der Korrektur: Wie ich sehe, haben auch VEJDOVSKÝ und MRÁZEK in einer soeben erschienenen Arbeit [Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung, Archiv für mikr. Anat. Bd. LXII. Heft 3] in ähnlicher Weise zwischen Besamung und Befruchtung unterschieden.)

Vom Receptaculum seminis aus gleitet die Keimzelle darauf durch den langen dickwandigen Ausführungsgang des Keimstocks in das Atrium genitale und von hier aus in einen der beiden Uterusschenkel. Die erste Keimzelle gelangt, wie dies bereits SCHNEIDER (1873) beobachtet hat, immer nach rechts und zwar, wie ich annehme, wohl deshalb, weil der Keimstock selber rechts gelegen ist. Indem dann die folgenden Keimzellen immer regelmäßig zwischen links und rechts abwechseln, werden schließlich beide Uterusschenkel gleichmäßig mit Eiern gefüllt. Bei *Mesostomum ehrenbergi* bilden die beiden Uterusschenkel zusammen eine H-Figur, indem sie mit kurzen queren Stämmen aus dem Atrium entspringen und sich alsdann lateral T-förmig je in einen nach vorn und einen nach hinten ziehenden Ast gabeln. Dicht neben der Stelle, an der die beiden queren Uterusschenkel aus dem Atrium entspringen, münden in sie jederseits mit zwei Dottergängen die beiden Dotterstöcke, die, wie ich in meiner früheren Arbeit (1903) auseinandergesetzt habe, zur Zeit der Sommerbildung sich noch in vollkommen unentwickeltem Zustande befinden. Demgemäß versorgen sie die Keimzelle mit einem im Verhältnis zu den Winteriern überaus kümmerlichen Dottermaterial, was sich schon in der geringen Anzahl (40—50) der auf je eine Keimzelle entfallenden Dotterzellen zu erkennen gibt. Diese Dotterzellen werden nun der Keimzelle bei ihrem Übertritt in den einen der beiden Uteri beigelegt, worauf dann das ganze Zellenpaket durch das mit einer kräftigen Ringmuskulatur versehene quere Anfangsstück desselben rasch hindurchgetrieben wird, bis es an die Stelle gelangt, wo dieses sich in seine beiden Längsäste gabelt. Hier wird alsdann von dem Uterusepithel eine überaus zarte, klar durchsichtige, strukturlose Haut (Fig. 2s) um das Ganze abgesondert und damit die Bildung des Sommeries vollendet. Seine Größe ist zunächst überaus gering; der Durchmesser des ganzen Eies beträgt nur ungefähr 0,06—0,08 mm, also höchstens das Doppelte der Keimzelle, trotzdem einige 40 Dotterzellen zu dieser hinzugekommen sind.

Die im Verhältnis zur Keimzelle sehr kleinen Dotterzellen behalten im Sommerie von *Mesostomum ehrenbergi* ihre Zellengestalt fürs erste vollkommen unverändert bei (Fig. 2d), entgegen den Angaben O. SCHMIDTS (1858), ED. VAN BENEDENS (1870) und v. GRAFFS (1882), die niemals ganze Dotterzellen, sondern nur aus deren Zerfall hervorgegangene Dotterflüssigkeit haben in das Ei eintreten sehen wollen. Sie besitzen ungefähr kubische Gestalt. Ihr Plasma ist nur wenig stärker granuliert als das der Eizelle und enthält eine mäßige

Anzahl kleiner und kleinster Vacuolen, deren klarer, schwach licht brechender Inhalt nur Spuren von Farbe annimmt. Außerordentlich stark dagegen tingieren sich ihre großen, unregelmäßig rundlichen Kerne, die sich durch eine scharf begrenzte Kernmembran und äußerst grobkörnigen Chromatingehalt auszeichnen, in dem 1—3 Nucleolen nur wenig an Größe hervortreten.

In der ersten Zeit nach der Bildung des Eies kann man an der Keimzelle nicht selten amöboide Gestaltveränderungen erkennen (Fig. 2), ähnlich denen, die HALLEZ (1879) von der Eizelle von *Pro-rhynchus stagnalis* beschreibt und die auch sonst von den Eiern anderer Tiere bekannt sind. Nach dem Aufhören dieser Bewegungen findet man die Keimzelle inmitten der Dotterzellen stets derart exzentrisch gelegen, daß sie von ihnen auf der einen Seite ihres Umfanges in einfacher, auf der andern in doppelter Schicht umgeben ist (Fig. 3). Diese höchst charakteristische Anordnung, die natürlich nur aus Schnitten von geeigneter Richtung unmittelbar zu erkennen ist, rührt daher, daß die Anzahl der Dotterzellen für eine einfache Umschichtung der Keimzelle zu groß ist, so daß ein Drittel bis ein Viertel derselben — ich zählte in einem Falle 11 von 43, in einem zweiten 15 von 45 Dotterzellen — auf der einen Seite eine zweite Dotterzellenlage bilden muß. Daß durch diese Anordnung der Dotterzellen etwa eine Polarität der Keimzelle bedingt würde, wie man vielleicht erwarten könnte, habe ich nicht feststellen können, dagegen scheint sie mir eine gewisse Bedeutung für das spätere Verhalten der Dotterzellen selbst zu besitzen, worauf ich schon hier hingewiesen haben möchte.

Die ganze Bildung des Sommereies — von dem Austritt der Keimzelle aus dem Receptaculum seminis an gerechnet — nimmt nur überaus kurze Zeit in Anspruch. Ebenso rasch muß auch die Bildung der einzelnen Eier nacheinander erfolgen, wie daraus hervorgeht, daß stets sämtliche Sommereier ein und desselben Individuums — nicht selten 40—50 an der Zahl — sich in nahezu dem gleichen Entwicklungsstadium befinden. Sie liegen alsdann jederseits dichtgedrängt in einer Reihe hintereinander in den beiden Fruchthältern aufgereiht, deren den Eiern eng anliegende Wandungen (Fig. 2 *ut*) mehr und mehr von ihnen ausgedehnt werden, dabei aber so nachgiebig sind, daß sich die Eier nur selten durch gegenseitigen Druck in irgendwie nennenswerter Weise gegeneinander abplatteln. Vielmehr kann man mit Leichtigkeit beobachten, daß die Eier sich bei den Bewegungen der Tiere mannigfach verschieben und nach den verschiedensten Richtungen hin um ihre Achse drehen. Demzufolge

liegen die Eier und Embryonen im Uterus desselben Individuums vollkommen unorientiert nebeneinander, so daß hier von einem richtenden Einfluß der Schwerkraft auf ihre Entwicklung, obwohl diese schon von der ersten Teilung an inäqual verläuft, keine Rede sein kann.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

a. Reifung, Befruchtung und Herstellung der ersten Teilungsspindel.

In dem eben gebildeten Sommerei hat die Keimzelle noch den Wert einer Oocyte I. Ordnung, da ihre Reifung erst innerhalb desselben beginnt, mithin wohl erst durch die vorher im Receptaculum seminis erfolgte Besamung angeregt wird. Ich möchte hier nicht auf die Einzelheiten der überaus interessanten, in vielen Punkten mit den vor kurzem von HALKIN (1901) und GOLDSCHMIDT (1901) bei der Reifung und Befruchtung der Eier von *Polystomum integerrimum* beobachteten Verhältnissen übereinstimmenden Vorgänge eingehen, da ich in einer besonderen, ausführlich diesem Gegenstand gewidmeten Arbeit darauf zurückzukommen gedenke. Ich werde mich daher hier nur auf die Anführung einiger weniger Daten beschränken, soweit sie aus den Figuren der Taf. XIV zu erkennen sind.

Von Angaben in der Literatur über die Eireifung bei den Rhabdocölen habe ich nur eine Notiz von HALLEZ (1879) zu erwähnen, der bei *Gyrator hermaphroditus* Ehrbg. (von HALLEZ als *Prostomum lineare* bezeichnet) in einer eben gebildeten Eikapsel die Abschnürung eines Richtungskörperchens beobachtet zu haben angibt. SCHNEIDER (1883) dagegen hat bei seinen an *Mes. ehrenbergi* angestellten Untersuchungen die eigentlichen Reifungserscheinungen vollständig übersehen und stellt daher die Bildung von Richtungskörperchen gänzlich in Abrede. Gewisse den Reifungsprozeß einleitende Veränderungen am Kerne, die in einer eigentümlichen, zur Bildung stumpflappiger Fortsätze führenden Einschnürung (Fig. 2, 3) desselben bestehen, hat er dagegen richtig beobachtet und gezeichnet. Der Beginn des Reifungsprozesses äußert sich darin, daß sich der Eikern auflöst, unter sehr interessanten Erscheinungen, die hier auch nur andeutungsweise zu behandeln, zu weit führen würde.

Nach der Auflösung des ursprünglichen Kernes erfolgt sodann die Abschnürung zweier kleiner Richtungskörperchen, jedesmal unter Bildung einer Richtungsspindel, die die mehr oder minder regelmäßig ellipsoidisch gestaltete Keimzelle fast in der ganzen Länge ihres kleineren Durchmessers durchsetzt (Fig. 4), wie dies nach

HALKIN und GOLDSCHMIDT auch bei *Polystomum* der Fall ist. Wie Fig. 4 zeigt, nehmen an der zweiten Richtungsspindel zehn Chromosomen teil, die sich als kurze, kräftige, äußerst intensiv gefärbte Stäbchen von haken- oder winkelförmiger Krümmung darstellen. Fünf von ihnen verbleiben in der Keimzelle, während die übrigen fünf in die zur Bildung des künftigen Richtungskörperchens führende Plasma-vorwölbung eintreten; neben dieser ist das erste Richtungskörperchen (Fig. 4 *ri*₁) als helles Bläschen mit dunkelgefärbtem Chromatininhalt zwischen den Dotterzellen (in der Figur nicht mitgezeichnet) eingekleilt erkennbar. Nach der Abschnürung der Richtungskörperchen treten meist sehr bald deutliche Zerfallserscheinungen in ihnen auf, die in der Regel rasch zu ihrer Auflösung führen. Mitunter jedoch bleiben sie oder Reste von ihnen noch längere Zeit als dunkle zwischen oder neben den Blastomeren gelegene Körperchen sichtbar (Fig. 17 *ri*).

Noch vor Abschluß der Reifungsvorgänge in der Keimzelle treten an dem in sie eingedrungenen Samenfaden eine Reihe von Veränderungen auf, die seine Umbildung in den späteren Spermakern und damit den Beginn des eigentlichen Befruchtungsaktes einleiten. Die Spermatozoen von *Mesostomum ehrenbergi* sind fadenförmig und laufen an ihrem Vorderende in eine feine kurze Spitze aus, die zwei Geißeln trägt. Ein sog. Kopf fehlt ihnen, das Homologon des Spermatozytenkernes bildet vielmehr ein von v. GRAFF (1882) zuerst beschriebener zentraler Achsenstrang, der durch die ganze Samenzelle verläuft. Nach dem Eindringen des Spermatozoons in die Keimzelle innerhalb des Receptaculum seminis verliert es sein hyalines Plasma und seine Geißeln, bleibt aber im übrigen bis zur Fertigstellung des Sommer-eies und noch einige Zeit nach seiner Bildung im wesentlichen unverändert; der Achsenstrang ist während dieser Zeit auf den Schnitten als ein mehr oder minder stark gebogener, tief gefärbter Faden im Innern der Keimzelle zu erkennen (Fig. 2 *sp*).

Die Umbildung dieses Spermaachsenstranges in den Spermakern verläuft nun in einer Weise, die der Spermakernbildung von *Poly-stomum*, wie sie vor allem GOLDSCHMIDT beschrieben hat, in einer Reihe von Punkten außerordentlich ähnlich ist. Ich möchte zum Beweise dafür hier nur auf Fig. 4 hinweisen, wo sich der Spermakern (*sp*) aus einer größeren Anzahl kleiner Chromatinkügelchen, die untereinander durch schmale Züge einer blaßgefärbten Substanz verbunden sind, zusammengesetzt darstellt, also genau dasselbe Verhalten zeigt, wie es GOLDSCHMIDT ebenfalls um die Zeit der zweiten Richtungsspindel bei *Polystomum* beobachtet hat.

Auf die weiteren Stadien der definitiven Ausbildung von Samen- und Eikern möchte ich an dieser Stelle nicht näher eingehen, obwohl eine Reihe der dabei zu beobachtenden Vorgänge, da sie sich in ähnlicher Weise auch bei der Bildung der Kerne der ersten Teilungszellen wiederholen, bereits aus den zu andern Zwecken gezeichneten Figuren der Taf. XIV zu erkennen ist. So sieht man in den Zellen *A* und *C* der Fig. 6 den Zerfall der Chromosomen in kleine Chromatinkügelchen — von GOLDSCHMIDT nach dem Vorgange BÖHMS als Karyomeriten bezeichnet — sich vorbereiten, während in Zelle *B* der gleichen Figur dieser Zerfall bereits vollendet ist und die einzelnen Karyomeriten sich mit hellen Höfen umgeben haben. Das Verhalten dieser Karyomeritenbläschen in Zelle *C*₁ der Fig. 12 gibt sodann einen Begriff davon, wie sich aus ihnen weiterhin der Kern selbst wieder aufbaut; doch mögen diese Andeutungen hier genügen, da alle weiteren Einzelheiten der späteren speziellen Arbeit über diesen Gegenstand vorbehalten bleiben sollen.

Nach der Herstellung der beiden Vorkerne beginnt die Bildung der Chromosomen der ersten Teilungsspindel, die im Gegensatz zu den kurzen kräftigen Chromosomen der Richtungsspindeln lange und verhältnismäßig dünne Fäden darstellen. Ihre Anordnung zur Äquatorialplatte — allerdings nicht der ersten, sondern der zweiten Teilungsspindel — zeigt Fig. 17 (Zelle *A*), ihr Auseinandertreten in die Tochterplatten Fig. 5. Wie aus ersterer Figur hervorgeht, finden sich in der Keimzelle, in der nach der Ausstoßung der Richtungskörperchen fünf Chromosomen zurückgeblieben waren, nunmehr zehn, so daß also das Spermatozoon seinerseits ebenfalls fünf Chromosomen in das Ei eingeführt hat. Die Ausbildung der Tochterplatten aus der Äquatorialplatte geht derart vor sich, daß die langausgewachsenen Chromosomfäden sich in continuo mit ihrer einen Hälfte auf dieser, mit der andern auf jener Seite der Teilungsspindel einstellen und dadurch zu einer nach beiden Polen hin konvergierenden Figur anordnen (vgl. Fig. 12, Zelle *A*₂), ein Verhalten, das auch SCHNEIDER (1883, Taf. III, Fig. 7) bereits gezeichnet hat. Wenn sich sodann die langen Chromosomen in der Richtung der Äquatorialebene der Quere nach spalten, sind beide Tochterplatten, jede mit zehn Tochterchromosomen, auf einmal fertig ausgebildet. Sie rücken alsdann der Richtung der Spindelachse folgend allmählich mehr und mehr auseinander, worauf die Teilung der Keimzelle selbst sich vorbereitet. Interessanterweise zeigen hierbei (Fig. 5), wie bei den nächsten Teilungen (Fig. 6, Zelle *A* und *C*), die im folgenden Abschnitt besprochen

werden sollen, die Centrosomen dasselbe Verhalten, das GOLDSCHMIDT bei *Polystomum* feststellen konnte, daß nämlich ihre Größe »der Größe der durch die Teilung entstehenden Tochterzellen proportional ist«.

b. Teilungsprozeß.

Wie Fig. 5 zeigt, nimmt sogleich die erste Teilung der Keimzelle einen inäqualen Verlauf, indem sie zwei an Größe wesentlich verschiedene Blastomeren, ein Makromer *A* und ein Mikromer *B* liefert, deren Durchmesser sich wie 3 : 2 verhalten. Die Ablösung von *B* scheint an demselben Eipol zu erfolgen, an dem vorher die Ausstoßung der Richtungskörperchen stattgefunden hat, wie man wohl bei Bildern ähnlich wie Fig. 17 (*ri* neben dem Anschnitt von *B*) aus der Lage der letzteren schließen darf, wenn natürlich auch zu bedenken ist, daß die Teilung der Keimzelle notwendigerweise eine Verschiebung der Richtungskörperchen mit sich bringen muß. Von den beiden ersten Blastomeren bleibt *B* zunächst unverändert, während sich *A* sofort zu einer weiteren Teilung vorbereitet (Fig. 17¹). Diese verläuft wie die erste wiederum inäqual und führt zur Abschnürung eines zweiten etwas kleineren Mikromers *C* (Fig. 6), das neben *B* zu liegen kommt. In genau der gleichen Weise teilt sich sodann *A* noch ein drittes Mal, so daß sich zu *B* und *C* noch ein weiteres Mikromer *D* hinzugesellt (Fig. 7), das wiederum etwas kleiner ist als sein Vorgänger. Man findet alsdann die drei Mikromeren *B*, *C* und *D* im Dreieck angeordnet auf dem Makromer *A* liegen. Alle vier Blastomeren runden sich sofort nach der Teilung zu fast vollkommenen Kugeln ab, die nur ganz geringe Abplattungen gegeneinander erkennen lassen.

Der inäquale Verlauf dieser Teilungen läßt sich nicht nur aus Schnitten konstatieren, sondern auch ganz gut an den lebenden Eiern beobachten, sei es, daß man sie im ganzen betrachtet oder nach sorgfältigem Zersprengen der Eischale und vorsichtigem Ablösen der Dotterzellen den Blastomereninhalt aus ihnen herauspräpariert. Die Angaben SCHNEIDERS (1873), daß sich in den Sommeriern von *Mesostomum ehrenbergi* die Keimzelle zuerst in zwei, dann in vier annähernd gleich große Blastomeren teilt, sind demnach falsch. Ebenso irrt auch HALLEZ (1879), wenn er, wie schon hier bemerkt sein mag, bei den Winteriern mehrerer Rhabdocölen, darunter auch einiger Mesostomiden einen äqualen Verlauf der ersten Teilungen beobachtet zu haben glaubt. Nur eine seiner Figuren (Taf. XI, Fig. 23), die ein

¹ Das Verhalten der Dotterzellen hier soll zunächst unbeachtet bleiben, da es später in einem besonderen Abschnitt Besprechung finden wird.

Dreizellenstadium von *Castrada radiata* (mit einem Makromer und zwei Mikromeren) darstellt, stimmt mit meinen Befunden überein, wird aber von ihm, da sie nicht zu seiner Annahme eines äqualen Teilungsverlaufes paßt, als abnorm bezeichnet.

Die nach der Erreichung des Vierzellenstadiums sich abspielenden Teilungsvorgänge lassen sich am lebenden Ei nicht mehr mit Sicherheit erkennen, vielmehr ist man zu ihrer Feststellung lediglich auf die Untersuchung der Schnittserien angewiesen. Durch sorgfältige Rekonstruktionen nach diesen, wobei ich mich sowohl kleiner in Knetwachs hergestellter Modelle, wie der graphischen Methode, die durch Übereinanderzeichnen der einzelnen Schnitte erhaltenen Umrißbilder der ganzen Embryonalstadien plastisch auszuführen¹, bediente, gelingt es indessen verhältnismäßig leicht auch über die nächsten Teilungsprozesse ins klare zu kommen, bis schließlich andre Gründe auch dies unmöglich machen.

Die Teilungsvorgänge, die auf das Vierzellenstadium folgen, sind von ganz anderer Art als die vorhergehenden, indem nunmehr für das Makromer *A*, das bis dahin allein die Kosten der Teilung bestritten hat, eine Ruhepause eintritt, während deren sich die Mikromeren zu teilen beginnen. Auch hier verlaufen die Teilungen keineswegs völlig äqual, die Größendifferenzen zwischen den entstehenden Blastomeren sind indessen meist nur äußerst gering und werden schließlich vielfach kaum mehr wahrnehmbar. Zunächst teilt sich das zuerst entstandene Mikromer *B* in zwei ungleiche Zellen, von denen die größere mit *B*₁, die kleinere mit *B*₂ bezeichnet werden mag (Fig. 8). Die Teilung erfolgt in der Regel derart, daß *B*₂ sich zwischen *C* und *D* einschiebt und beide Zellen auseinanderdrängt, wie dies aus der zu dem Schnitt in Fig. 8 gehörigen Rekonstruktion (Fig. 9) aufs deutlichste ersichtlich ist. Das gleiche Verhalten, wie diese Seitenansicht, läßt auch Fig. 10, wo ein etwas älteres Stadium in Ansicht von oben dargestellt ist, erkennen. Inzwischen hat sich gleichzeitig *C* zur Teilung vorbereitet und ebenso findet man auch meist in dem Makromer *A* wieder die ersten Anfänge einer Spindelbildung (Fig. 10). Die Spindel von *C* stellt sich dabei ungefähr parallel zu der Lage von *B*₁ und *B*₂, deren Richtung selbst wieder etwas schief zu der Spindelachse von *A* verläuft. Es erfolgt zunächst die Teilung von *C* in eine etwas größere Zelle *C*₁ und eine etwas kleinere *C*₂. Letztere kommt in die Furche zwischen *B*₁ und *B*₂ zu liegen, während *C*₁

¹ Auf diese Weise wurden die Figg. 7, 9, 10, 11 und 13—16 der Taf. XIV hergestellt.

über B_1 etwas hinausragt (Fig. 11). Wenn dann auch die Teilung des Makromers A in die beiden ungefähr gleich großen Blastomeren A_1 und A_2 — also anscheinend die erste äquale Teilung — sich vollzogen hat, erhalten wir das in Fig. 11 in Ansicht von oben dargestellte Siebenzellenstadium, das in den Schnitten verhältnismäßig häufig anzutreffen ist und demgemäß wiederum eine gewisse Ruhezeit durchzumachen scheint.

Bis zu diesem Stadium pflegen sich die Teilungsvorgänge fast regelmäßig in der oben geschilderten Aufeinanderfolge zu vollziehen. Häufiger findet sich nur eine kleine Abweichung in der Beziehung, daß das Ruhestadium des Makromers A , das nach der Abschnürung des dritten Mikromers D beginnt und in der Regel bis nach Ablauf der Teilung von B in B_1 und B_2 dauert, in einzelnen Fällen noch längere Zeit fortbestehen kann, so daß man bisweilen Stadien mit fünf oder, wenn sich inzwischen auch schon D geteilt hat, mit sechs Mikromeren begegnet, in denen A noch ungeteilt ist. Immerhin kann man aber — von dieser Unregelmäßigkeit abgesehen — bis hierher noch von einem typischen Entwicklungsverlauf reden. Dieser würde, wenn man noch hinzunimmt, daß bei den weiteren sogleich zu besprechenden Teilungen die des Mikromers D in der Regel allen übrigen vorseilt (Fig. 13), sich etwa dahin zusammenfassen lassen, daß sich zunächst von dem Makromer A nacheinander drei sukzessive kleiner werdende Mikromeren B , C und D abschnüren, die sich alsdann ihrerseits wieder in der gleichen Reihenfolge inäqual teilen, während inzwischen A in zwei annähernd gleich große Blastomeren zerfällt.

Die weiteren Teilungen verlaufen sodann in einer höchst eigentümlichen Weise. Nach Ablauf der im Siebenzellenstadium durchgemachten Ruhezeit beginnen nämlich fast alle Blastomeren sich nahezu gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen hin und zwar die einen äqual, die andern inäqual zu teilen; außerdem gehen diese Teilungen nicht etwa in allen Eiern auf die gleiche Weise, sondern vielfach recht verschieden vor sich, so daß es völlig unmöglich wird, in den elf-, zwölf-, dreizehn- oder mehrzelligen Stadien, die man alsdann wieder mit größtenteils ruhenden Kernen antrifft, die Herkunft der einzelnen Blastomeren mit Sicherheit zu ermitteln. Einige Beispiele an der Hand der Figuren mögen zum Beweise hierfür dienen. In dem Siebenzellenstadium der Fig. 12 und 13 (Schnitt und zugehörige Rekonstruktion) sind in den vier Blastomeren A_1 , A_2 , B_1 und D karyokinetische Figuren ausgebildet, C_2 zeigt die Anfänge der

Chromosomenbildung und nur C_1 und B_2 besitzen ruhende Kerne¹. A_1 teilt sich inäqual, indem es nach vorn und medianwärts ein kleineres Blastomer abzuschneiden sich anschickt, wie aus der Form der Zelle und der Lage der Spindel hervorgeht. Ebenso ist D im Begriff sich in eine etwas kleinere obere und eine größere untere Zelle zu teilen, während B_1 und A_2 anscheinend äquale Teilungen vorbereiten. Was endlich die Richtung der zukünftigen Teilungen betrifft, so erhellt aus den Figuren besser als aus jeder Beschreibung, daß sie kreuz und quer in allen möglichen Richtungen schief zueinander erfolgen. Es ist klar, daß es bei der Unmöglichkeit einer Beobachtung am lebenden Ei unter diesen Umständen außerordentlich schwierig sein würde, das nach Ablauf aller der hier eingeleiteten Teilungen sich ergebende Zwölfzellenstadium auf das Siebenzellenstadium, aus dem es hervorgegangen ist, zurückzuführen. Immerhin müßte es bei genügender Ausdauer mittels der Rekonstruktionsmethoden gelingen, auch hier zum Ziele zu kommen, — wenn nur die Teilungen selbst in den verschiedenen Eiern stets den gleichen Verlauf nehmen würden. Nun vergleiche man aber mit Fig. 13 das in Fig. 14 dargestellte Siebenzellenstadium, dessen Rekonstruktion nach einem augenscheinlich in der gleichen Richtung geschnittenen Ei erhalten wurde. Hier zeigen die Zellen B_2 , C_1 und C_2 noch ruhende Kerne, in B_1 sind eben erst die Anfänge der Chromosomenbildung erkennbar, während sich A_1 , A_2 und D auf ungefähr der gleichen Höhe des Teilungsprozesses befinden. Wie in Fig. 13, so scheint auch hier A_2 sich äqual zu teilen, in gleicher Weise schnürt A_1 nur eine kleine Zelle, hier aber medianwärts und nach oben ab; dagegen bereitet D hier eine in viel höherem Maße inäquale Teilung vor als dort, bei der diesmal umgekehrt die größere Tochterzelle nach oben, die kleinere nach unten zu liegen kommt. Außerdem finden hier infolge der Teilungen viel größere Verschiebungen der einzelnen Blastomeren zueinander statt, als in Fig. 13, indem einmal durch die Teilung von A_2 die Zellen B_2 und C_2 in die Höhe gehoben werden, indem ferner die kleinere Tochterzelle von A_1 sich hier zwischen D und A_2 schiebt und endlich durch die kleinere Tochterzelle von D die Makromeren A_1 und A_2 , die sich vorher berührten, auseinandergedrängt werden.

¹ Der Ausdruck »ruhende Kerne« ist hier nicht im absoluten Sinne, sondern nur im Gegensatz zu den Kernen der übrigen Blastomeren gebraucht. Tatsächlich kommt es ja während der ersten Entwicklungsstadien bei der raschen Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungsakte in den Pausen zwischen ihnen fast nie zur Ausbildung ruhender Kerne s. str.

Nach Ablauf dieser Teilungen würde man also ein ganz andres Bild erhalten, als es das vorher geschilderte Stadium (Fig. 13) ergeben haben würde.

Hieraus erklärt es sich, daß es mir trotz außerordentlich zahlreicher Rekonstruktionsversuche, die ich im Laufe meiner Untersuchungen anstellte, nicht gelungen ist, den Gang der auf das Siebenzellenstadium folgenden Teilungen im einzelnen festzustellen, nicht sowohl deshalb, weil durch die komplizierte Verlaufsrichtung der Teilungen selbst die Spuren der Abstammung der einzelnen Blastomeren voneinander vollständig verwischt werden, sondern vor allem, weil infolge der Verschiedenheit, mit der die Teilungen in den einzelnen Eiern vor sich gehen, niemals ein Schluß von einem Fall auf den andern möglich ist. Um die Aussichtslosigkeit aller Versuche, trotzdem die Schicksale der einzelnen Blastomeren weiter zu verfolgen, zu demonstrieren, möchte ich noch besonders auf die beiden in den Figg. 15 und 16 dargestellten Zwölfzellenstadien hinweisen, die ich unter meinen zahlreichen Rekonstruktionen deshalb ausgewählt habe, weil die ihnen zugrunde liegenden Eier anscheinend in ähnlicher Richtung geschnitten sind, wie die Stadien der Figg. 13 und 14. Beide Figuren lassen auf den ersten Blick eine Reihe von Beziehungen zu den dort abgebildeten Siebenzellenstadien erkennen, indem z. B. in Fig. 15 die Zellen 3 und 1 der Zelle *D* und die Zellen 2 und 7 der Zelle *A*₂, ebenso in Fig. 16 die Zelle 7 der Zelle *A*₁ in Fig. 14 usw. zu entsprechen scheinen. Man kann die Identifizierungsversuche noch viel weiter treiben, aber man tappt schließlich völlig im dunkeln und kommt stets an dem einen oder andern Punkte in solche Schwierigkeiten, daß man auf ihre Durchführung verzichten muß.

Es erscheint daher zweckmäßig, von vornherein von allen weiteren Versuchen, die Schicksale der einzelnen Blastomeren bei den nun folgenden Teilungen zu ermitteln, abzusehen und statt dessen die weiteren Entwicklungsvorgänge an ihrer Gesamtheit — als Ganzes (Embryonalanlage) betrachtet — zu verfolgen. Diese Vorgänge scheinen im wesentlichen zunächst nur in einer Vermehrung der Blastomeren zu bestehen, die durch rasche Teilungen derselben herbeigeführt wird. Die Teilungen folgen zuerst wahrscheinlich noch in gewissen Intervallen aufeinander, was sich daraus vermuten läßt, daß man anfangs nicht selten Eier findet, in denen fast sämtliche Kerne im Ruhezustand sich befinden (Fig. 18, Schnitt durch ein Fünfzehnzellenstadium). Aber auch diese Andeutungen einer Periodizität der Teilungsakte hören sehr bald auf, und man findet alsdann

stets weitaus die Mehrzahl der Kerne in Mitose (Figg. 19, 20). Auch über die Richtung und Art der Teilungen läßt sich nichts Bestimmtes aussagen, da sie bald äqual erscheinen (Diasterstadium in der Mitte der Fig. 19), bald deutlich inäqual verlaufen (Fig. 23, Zelle \times). Ebenso wenig läßt sich hier von Keimblättern oder von einem irgendwie bestimmten Formzustand der Embryonalanlage reden. Das Charakteristische dieser ersten Entwicklungsvorgänge ist vielmehr nicht die Hervorbringung irgend welcher frühzeitig determinierter Bildungen, sondern im Gegenteil die Schaffung eines Materials zahlreicher und annähernd gleichartiger Blastomeren, aus dem, wie schon hier bemerkt sein mag, die Differenzierung der einzelnen Organe und Gewebe erst verhältnismäßig spät auf Grund der gegenseitigen Lagebeziehungen der Blastomeren zueinander vor sich geht.

c. Umwandlung der Dotterzellen.

Während der im vorstehenden geschilderten Teilungsvorgänge haben sich inzwischen auch an den Dotterzellen weitgehende, höchst eigentümliche Veränderungen vollzogen, die in dieser Art nur hier in den Sommeriern von *Mesostomum ehrenbergi* zu beobachten sind, sonst aber sich weder bei den Dotterzellen der Wintereier dieser Species, noch bei denen der Sommer- und Wintereier der übrigen von mir untersuchten Arten finden. Es darf dies nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, daß ja die Unterschiede im Bau der verschiedenen Eiarten vor allem durch die hochgradige Verschiedenheit der Dotterzellen bedingt sind.

Wie bereits auseinandergesetzt, sind die 40—50 Dotterzellen im eben gebildeten Sommeri stets so angeordnet, daß sie die Keimzelle auf der einen Seite ihres Umfanges in einfacher, auf der andern Seite in doppelter Schicht umgeben und zwar derart, daß die äußere der beiden Schichten etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ der gesamten Dotterzellenzahl enthält (Fig. 3). Anfangs sind sämtliche Dotterzellen von mehr oder minder kubischer Gestalt und besitzen ein verhältnismäßig reichliches, ziemlich grob granuliertes, von kleinen Vacuolen durchsetztes Plasma (Fig. 2). Diese gleichartige Beschaffenheit der Dotterzellen bleibt jedoch nur kurze Zeit nach der Bildung des Eies bestehen. Sobald nämlich — kurze Zeit nach dem Anfang des Reifungsprozesses in der Keimzelle — die ersten Umwandlungen an ihnen sich zu vollziehen beginnen, zeigt es sich, daß diese Veränderungen sich in zwei völlig divergenten Richtungen bewegen und sofort eine Unterscheidung der Dotterzellen in zwei verschiedene Gruppen nötig machen. Da diese Trennung der Dotterzellen in zwei Gruppen

mit ihrer Anordnung in zwei Schichten zusammenfällt und sonst kein Grund vorhanden ist, warum die von denselben Organen annähernd zu derselben Zeit erzeugten, in ihrem Bau einander sich völlig gleichenden Zellen ein so verschiedenes Verhalten zeigen sollten, so muß angenommen werden, daß, wie schon oben betont wurde (S. 223), eben diese Anordnung den Anlaß dazu bildet. Es scheint also der Umstand, ob die Dotterzellen mit der Keimzelle in direkter Berührung stehen oder nicht, für ihr späteres Verhalten von ausschlaggebender Bedeutung zu sein.

Betrachtet man zunächst diejenigen Dotterzellen, die in inniger Berührung mit der Keimzelle diese in ihrem ganzen Umfange in einfacher Schicht umgeben und daher alle in gleicher Weise ihrer Beeinflussung direkt zugänglich sind, so erkennt man bei einem Vergleich der Figg. 17 bis 20 auf den ersten Blick, daß die an ihnen sich vollziehenden Veränderungen wesentlich in einer gewaltigen Vermehrung des ihnen ursprünglich (Fig. 2) beigegebenen Vacuoleninhaltes bestehen. Anfangs vermehrt sich in diesen Dotterzellen, für die daher der Name Vacuolenzellen in Anwendung gebracht werden soll, wesentlich die Zahl der Vacuolen (Fig. 17 *v*), während gleichzeitig die Zellgrenzen verschwinden, dann aber nehmen die Vacuolen selbst mehr und mehr an Größe zu (Fig. 18 *v*), wobei das ursprünglich kompakte Plasma der Zellen zu zahlreichen, immer dünner werdenden Lamellen ausgezogen wird, die die einzelnen Vacuolen wabenartig voneinander trennen. Nur in der Umgebung der Kerne, deren anfängliche Gestalt sich dabei zunächst nicht verändert, bleibt jeweils eine größere Plasmaansammlung erhalten. Im Laufe der weiteren Entwicklung wachsen dann die Vacuolen zu immer größeren Dimensionen an (Fig. 19¹), bis sie schließlich so stark anschwellen, daß die Mehrzahl der sie voneinander trennenden, übermäßig gedehnten Plasmalamellen dem Drucke nicht mehr standhalten, sondern platzen und dadurch veranlassen, daß jeweils mehrere kleinere Vacuolen zu einer einzigen mächtigen Blase zusammenfließen. Den Anfang zu diesem Verhalten zeigt Fig. 19, wo eine (*v*₁), weitere Fortschritte sodann Fig. 20, wo bereits mehrere derartige große Vacuolen, die der Schnitt teils vollständig (*v*), teils im Anschnitt (*v*₁) getroffen hat, ausgebildet sind. Das Bild, das die Vacuolenzellenmasse darbietet, ändert sich auf diese Weise vollständig. Während sie vorher ein wabenartiges, feinmaschiges Syncytium vorstellte, in

¹ Man beachte die verschiedene Vergrößerung der Figuren!

das Kerne eingestreut lagen, ohne daß man die Zellen erkennen konnte, zu denen sie gehört hatten, treten jetzt beim Zusammenfließen der kleinen Vacuolen zu großen Blasen (Fig. 20 bis 28 *v*) an diese wieder Kerne heran, so daß man scheinbar wieder einzelne, je eine große Vacuole enthaltende Zellen vor sich hat. Indessen scheint es mir fraglich, ob dabei immer gerade die ursprünglich zu ein und derselben Vacuolenzelle gehörigen Vacuolen sich vereinigt haben, so daß dadurch eine Regeneration der alten Vacuolenzellen aus dem Syncytium bewirkt worden wäre. Ich halte es vielmehr für wahrscheinlicher, daß bei diesem Zusammenfließen der Vacuolen lediglich mechanische Wirkungen maßgebend sind und daß es daher nur ein Zufall sein kann, wenn wirklich einmal eine der großen Blasen genau einer der ursprünglichen Vacuolenzellen entspricht. Die protoplasmatischen Wände der großen Blasen, für die ich jedoch der Einfachheit halber trotzdem den Namen Vacuolenzellen beibehalten möchte, sind meist ganz außerordentlich dünn, ausgenommen sind nur die Stellen, wo die Kerne liegen und wo meist noch einige kleine Vacuolen erhalten bleiben (Fig. 20 *v*). Auch die Kerne erfahren dabei eine wesentliche Veränderung: während sie vorher ungefähr Kugelgestalt hatten (Fig. 17, 18 *v*), werden sie jetzt durch den Druck der Vacuolen zu Scheiben abgeplattet, die außerdem der Krümmung der Blasenwand entsprechend leicht gewölbt sind. Ich verweise hierfür auf Fig. 20 *v* und Fig. 21, wo *a* einen oberflächlichen Schnitt durch die Vacuolenzellenmasse eines etwas älteren Stadiums wie Fig. 20, und *b* den auf dem vorhergehenden Schnitt getroffenen Kern der Vacuolenzelle v_1 (s. Fig. 21 *a*) darstellt.

Ein ganz anderes Verhalten als die Vacuolenzellen zeigen dagegen diejenigen Dotterzellen, die an der einen Seite des Eiumfanges die äußere der beiden Dotterzellenlagen bilden, mithin nicht in direkter Berührung mit der Keimzelle stehen. Demzufolge unterliegen sie auch nicht dem Vacuolisierungsprozeß, der die Vacuolenzellen kennzeichnet, sondern werden im Gegenteil unter allmählichem Schwinden ihrer eignen Vacuolen durch den aus dem allmählichen Anschwellen der Vacuolenzellen resultierenden Druck abgeplattet, so daß sie unter Verlust ihrer gegenseitigen Grenzen zu einer gegen diese mit einer feinen Grenzlinie sich absetzenden, epithelartigen Schicht sich zusammenschließen, wie die Fig. 17 und 18 (*h*) zeigen. Die letztgenannte Figur (18) läßt gleichzeitig, da der Schnitt die äußere Dotterzellenkappe — ähnlich wie in Fig. 3 — senkrecht getroffen hat, die Neigung dieser epithelartigen Schicht (*h*) erkennen, sich unter zunehmender Abplattung mehr und mehr über den ganzen Umfang

des Eies auszubreiten. Indem dies geschieht — wobei gleichzeitig auch die anfangs noch rundlichen und nach innen buckelartig sich vorwölbenden Kerne (Fig. 18) allmählich mehr und mehr abgeplattet werden —, entsteht schließlich eine vollkommen zusammenhängende, einheitliche Membran (Figg. 19 bis 23 *h*), die, der Innenseite der Eihaut (*s*) dicht anliegend, das ganze Ei umgibt und daher mit dem Namen Hüllmembran bezeichnet werden soll.

Die soeben geschilderten Verhältnisse sind auch an den lebenden Sommereiern ziemlich gut erkennbar, so daß man an ihnen die aus den Schnitten gewonnenen Resultate hinreichend kontrollieren kann. Auch SCHNEIDER (1873), der als einziger bisher sich mit den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* näher beschäftigt hat, hebt hervor, daß »die Durchsichtigkeit der Sommereier erlaubt, die Veränderungen der (Dotter-)Zellen während dieser Zeit zu verfolgen. Anfangs umgeben sie das Eichen wie ein dickes Epithel. Bald aber nehmen sie Flüssigkeit auf und bilden große Vacuolen, welche aber nur nach der Mitte zu liegen. Nach außen unter der Eihaut bildet die Substanz der Zellen eine ununterbrochene Schicht.« Wie aus diesen Sätzen hervorgeht, hat also bereits SCHNEIDER einiges von den zur Differenzierung der Dotterzellen in Hüllmembran und Vacuolenzellen führenden Vorgängen beobachtet.

In den Stadien der Figg. 19 und 20 sind ferner schon die Anfänge weiterer Entwicklungsvorgänge erkennbar, die nochmals das Aussehen der Sommereier gänzlich verändern. Man sieht, daß die Umwandlung der wabenartigen Vacuolenzellen in den Blasenzustand nicht gleichmäßig im ganzen Umfang der Embryonalanlage erfolgt, sondern nur an einer Seite, die ich in den Figuren nach oben gestellt habe. Auf der andern Seite dagegen nähern sich die Blastomeren der Embryonalanlage — wohl infolge eines durch raschere Teilungen bedingten einseitigen Wachstums — mehr und mehr der Hüllmembran und verdrängen dabei die ursprünglich zwischen dieser und ihnen gelegenen Vacuolenzellen, indem sie sie seitlich in die Höhe schieben. Ob ihnen dabei nicht auch einzelne dieser Vacuolenzellen (Figg. 19, 20 *v*₂) zum Opfer fallen, mag dahingestellt bleiben; für die Mehrzahl derselben kann das jedoch mit Bestimmtheit in Abrede gestellt werden, da man die Vacuolenzellen später, wenn sie vollständig aus der unteren Eihälfte verdrängt sind (Fig. 23, 25), nicht mehr wie ursprünglich in einfacher, sondern in zwei oder drei Schichten über der Embryonalanlage liegend antrifft. Bei einem Vergleich der Figg. 23 und 25 mit den vorausgegangenen Stadien (Figg. 19, 20)

wird unmittelbar klar, wie außerordentlich stark das gesamte Bild der Sommereier durch diese auf verhältnismäßig einfachen Wachstumsverhältnissen beruhenden Umlagerungen verändert wird. Embryonalanlage und Vacuolenzellenmasse sind nach Ablauf derselben vollkommen voneinander geschieden, erstere nimmt der Hüllmembran dicht anliegend die untere, kleinere (Fig. 25) Eihemisphäre ein, letztere erfüllt mit ihren großen Vacuolenzellen den ganzen übrigen Raum des Eies (Vacuolenzellenhemisphäre). Diese Bilder sind es, die wohl den meisten Untersuchern, die jemals Exemplare von *Mesostomum ehrenbergi* mit Sommereiern unter dem Mikroskop beobachtet haben, bekannt sind, da die großen durchsichtigen Blasen der Vacuolenzellen diesen ein ebenso auffallendes wie charakteristisches Aussehen verleihen.

Wie die neben den Figuren regelmäßig angegebenen Vergrößerungszahlen beweisen, sind die im vorstehenden geschilderten Vorgänge von einer ganz außerordentlichen Größenzunahme der ganzen Eier begleitet. Ist doch der Durchmesser des Eies von 0,06—0,08 mm zur Zeit seiner Bildung im Stadium der Figg. 19 und 20 bereits auf 0,1—0,15 mm und in dem der Figg. 23—25 auf mehr als 0,2 mm angewachsen. Es kann, wie sich aus den Figuren ohne weiteres ergibt, keinem Zweifel unterliegen, daß diese Größenzunahme in erster Linie auf Rechnung der Vacuolenzellen zu setzen ist, die, wie ja schon SCHNEIDER (vgl. S. 235) hervorgehoben hat, durch Aufnahme von Flüssigkeit in ihre Vacuolen mehr und mehr sich vergrößert haben. Mit dem Stadium der Figg. 23—25 ist aber dies Anwachsen der Vacuolenzellen noch keineswegs beendet; vielmehr bewirkt es, daß der Durchmesser der Sommereier in den Stadien der Figg. 27—37 weiter auf 0,25—0,3 mm steigt und erst mit ungefähr 0,4 mm (Fig. 38), also mit etwa dem Sechsfachen seiner ursprünglichen Länge schließlich sein Maximum erreicht. Im ganzen wird somit dadurch das Volumen des Eies um mindestens das 200fache vergrößert!

Gleichzeitig führt dies kolossale Anschwellen der Vacuolenzellen eine gewaltige Ausdehnung der das Ei umgebenden Hüllen herbei. Die Eihaut wird schon sehr bald ganz außerordentlich dünn, weshalb ich sie in den auf Fig. 18 folgenden Figuren nicht mehr mitgezeichnet habe; in gleicher Weise wird auch die Hüllmembran überaus stark gedehnt, so daß ihr Vorhandensein schließlich nur noch aus ihren Kernen, die mehr und mehr abgeplattet werden (Figg. 20, 23, 30, 33, 37 *h*), zu diagnostizieren ist. Aber auch die Vacuolenzellen selbst werden durch die Vergrößerung ihres Vacuoleninhaltes allmählich

verändert. Anfangs sind sie, wie Fig. 22, ein Querschnitt durch eine Vacuolenzellenhemisphäre, und ebenso auch die nach dem Leben gezeichneten Figg. 24—27 zeigen, noch ungefähr kuglig; bei weiterem Anwachsen der in ihnen enthaltenen Vacuolen werden sie jedoch mehr und mehr gegeneinander abgeplattet (Figg. 28, 29), so daß sie schließlich eine fast polyedrische Gestalt erhalten, die auf den Schnitten (Figg. 23, 36) noch schärfer ausgeprägt erscheint, als am lebenden Ei selbst zu beobachten ist. Gleichzeitig werden ihre Wände dabei außerordentlich verdünnt und zerreißen daher beim Schneiden außerordentlich leicht, weshalb man besonders in den älteren Stadien auf den Schnitten vielfach nur geringe Reste (Figg. 31, 33, 35, 37 *v*) von ihnen antrifft. Durch den von den Vacuolen ausgeübten Druck werden ferner ihre Kerne, die ursprünglich keinerlei bestimmte Lage besitzen (Figg. 20, 22, 24—27), mehr und mehr nach den Ecken zu verdrängt (Figg. 23, 36), an denen die Vacuolenzellen zusammenstoßen, und hier unter Verlust ihrer Scheibengestalt zu kleinen rundlichen Körpern zusammengedrückt, die schließlich degenerieren, indem sie ihre Struktur verlieren und dadurch zu intensiv sich färbenden und stark lichtbrechenden, vollkommen homogenen Kugeln werden (Figg. 35—37 *v*). Als Abnormität muß noch erwähnt werden, daß in seltenen Fällen die Vacuolisierung einzelner Dotterzellen unterbleiben kann. Diese Zellen, die man mitunter noch in relativ späten Stadien (Fig. 23 *v*₁) findet, zeigen alsdann sowohl nach der Beschaffenheit ihres Plasmas wie ihres Kerns vollkommen das ursprüngliche Aussehen der Dotterzellen, nur in vergrößertem Maßstabe.

3. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung des Embryos.

Die bisher geschilderten Entwicklungsvorgänge haben gezeigt, daß durch den Teilungsprozeß die Keimzelle in einen Haufen zahlreicher Blastomeren (Embryonalanlage) zerlegt wird, an dem weder die Differenzierung von Keimblättern noch sonst irgendwie determinierter Bildungen zu erkennen ist. Anfangs ist diese Embryonalanlage inmitten des Eies rings von Vacuolenzellen umgeben gelegen (Figg. 18, 19). Da aber ihre Zellen infolge rascherer Teilungen an der einen Seite des Eies die zwischen ihnen und der Hüllmembran gelegenen Vacuolenzellen nach und nach verdrängen, während gleichzeitig auf der andern Seite die Vacuolenzellen durch Vermehrung ihres Flüssigkeitsgehaltes außerordentlich anschwellen (Fig. 20), erhält sie allmählich eine mehr und mehr exzentrische Lage, bis sie schließlich an der einen Seite des Eies der Hüllmembran direkt anliegt

(Figg. 23, 25). Das Ei ist alsdann in einer äußerst charakteristischen Weise polar differenziert: die eine — kleinere (Fig. 25) — Hälfte des Eies, die mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung schon jetzt als die ventrale bezeichnet werden kann, wird ausschließlich von der Embryonalanlage eingenommen, die andre dorsale Hemisphäre wird vollständig von den Vacuolenzellen ausgefüllt (Vacuolenzellenhemisphäre). Ob diese polare Differenzierung mit der schon früher geschilderten Polarität des Eies unmittelbar nach seiner Bildung, wie sie durch die anfängliche Anordnung der Dotterzellen bedingt wurde (Fig. 3, vgl. S. 223), oder mit der Polarität der Keimzelle, wie sie in den ersten inäqualen Teilungen derselben zum Ausdruck kam (vgl. Fig. 17), zusammenhängt, muß ich dahingestellt sein lassen. Es ist mir nicht gelungen, die eine auf die andre zurückzuführen.

Wenn dies Stadium erreicht ist, die Embryonalanlage also an der einen Seite ihres Umfangs mit der Hüllmembran in direkter Berührung steht, stellen die meisten Zellen ihre raschen Teilungen ein, so daß auf den Schnitten wiederum die ruhenden Kerne vorherrschen (Fig. 23). Die Mehrzahl der Blastomeren scheint nach der Größe ihrer Kerne zu urteilen, von annähernd gleicher Größe zu sein. Nur dorsalwärts, an der den Vacuolenzellen zugekehrten Seite der Embryonalanlage finden sich in der Regel noch größere Zellen in beträchtlicherer Anzahl (Figg. 23, 30), was jedoch nicht Wunder nehmen kann, da, wie schon hervorgehoben, die ventralen Blastomeren sich rascher geteilt haben. Gleichzeitig verschwinden die Grenzen der einzelnen Blastomeren, die bis dahin gut erkennbar waren, so gut wie vollständig und rufen dadurch den Eindruck hervor, als ob die Embryonalanlage in einen syncytialen Zustand übergegangen wäre. Tatsächlich aber stellt dieses Fehlen der Zellgrenzen, das mich längere Zeit, — so lange ich mich nur auf die an meinen Schnitten gemachten Befunde stützte —, irregeführt hat, nur eine Folge der Konservierung dar, die das zwischen den dichtgedrängten, großen und intensiv gefärbten Kernen liegende, spärliche Plasma der Blastomeren ineinander fließen läßt. Dagegen läßt sich durch Beobachtung lebender Eier mit Sicherheit feststellen, daß alle Blastomeren während der ganzen Entwicklung deutlich gesondert bleiben.

Nachdem dergestalt der eigentliche Teilungsprozeß sein Ende gefunden hat, vollziehen sich an der Embryonalanlage durch scheinbar äußerst geringfügige Veränderungen sehr wichtige Sonderungen, die 1) die Herstellung der bilateralen Symmetrie, 2) die erste Anlage der künftigen Organe und 3) durch Differenzierung

der Epidermis die Ausbildung des Embryos (im Gegensatz zur Embryonalanlage) herbeiführen.

a. Herstellung der bilateralen Symmetrie.

Die bilaterale Symmetrie der Embryonalanlage wird dadurch herbeigeführt, daß sich ihre Blastomeren, nachdem ihre regen Teilungen aufgehört haben, in einer ganz bestimmten Weise anordnen, derart nämlich, daß der ganze Zellenhaufen in zwei annähernd symmetrische Hälften zerfällt. Die Ebene, in der diese Sonderung erfolgt, verläuft durch die Dorsoventralachse des Eies und bildet die Medianebene des künftigen Embryos. Betrachtet man ein lebendes Ei dieses Stadiums von der Dorsalseite her (Fig. 24), so erkennt man durch die durchscheinende Vacuolenzellenhemisphäre hindurch die vollzogene Sonderung daran, daß die Embryonalanlage (*e*) scheinbar durch einen in der Richtung der Medianebene verlaufenden, feinen Längsspalt in eine rechte und eine linke Hälfte zerlegt wird. An beiden Enden der durch den scheinbaren Spalt gekennzeichneten Längsachse ist die Embryonalanlage leicht eingeschnitten; außerdem läuft sie nach dem einen Ende derselben — das, wie sich zeigen wird, das künftige Vorderende darstellt (in der Fig. links) — etwas stumpfer zu als nach dem andern, wie auch aus der in Fig. 25 gezeichneten Seitenansicht eines ähnlichen Stadiums zu erkennen ist.

Nimmt man Querschnittsbilder zu Hilfe (Fig. 23)¹, so erkennt man, daß die in der Totalansicht so deutlich erscheinende symmetrische Sonderung der Embryonalanlage nicht durch ein vollständiges Auseinanderweichen in zwei Teile, sondern vielmehr nur durch eine überaus gleichmäßige Anordnung der Kerne ihrer Zellen zu beiden Seiten der Medianebene bewirkt wird. Ein wirklicher Längsspalt ist dagegen so wenig vorhanden, daß man aus Schnitten, die nicht genau senkrecht zur Sagittalebene gefallen sind — in denen daher diese symmetrische Anordnung der Kerne nicht zum Ausdruck kommt — überhaupt nichts von der bilateralen Sonderung der Embryonalanlage wahrnehmen kann, was nicht der Fall sein könnte, wenn zwischen den beiden Hälften eine regelrechte Trennung zustande käme. Gleichzeitig erklärt sich hierdurch, daß ich früher (vgl. meine

¹ Der in dieser Figur dargestellte, mit Rücksicht auf das bereits beschriebene Verhalten der unvacuolisiert gebliebenen Dotterzelle ν_1 ausgewählte Querschnitt ist zwar senkrecht zur Sagittalebene, aber etwas schief zur Dorsoventralachse des Eies (vgl. die Pfeile in Fig. 25) ausgefallen, so daß er das Größenverhältnis zwischen Embryonalanlage und Vacuolenzellenhemisphäre nicht richtig darstellt.

vorläufige Mitteilung, 1899) mangels wirklich exakter Querschnitte übersehen habe, daß diese frühzeitige Ausbildung der bilateralen Symmetrie der ersten Organanlage vorausgeht und nicht, wie ich damals schrieb, erst durch sie veranlaßt wird.

b. Bildung der ersten Organanlagen.

Die ersten Anfänge der die Organbildung einleitenden Vorgänge, die dem die Bilateralität der Embryonalanlage herbeiführenden Sonderungsprozeß außerordentlich ähnlich sind, sind wiederum am ganzen Ei bei Betrachtung von der Dorsalseite her ziemlich gut zu erkennen (Fig. 26). Innerhalb der Embryonalanlage (*e*) sondert sich nämlich eine größere Zellenmasse von ihrer Umgebung ab und bildet einen annähernd kugligen Haufen (*ph*), der ungefähr in der Mitte gelegen, aber etwas mehr dem stärker eingekerbten Hinterende der Embryonalanlage genähert ist. Infolgedessen ist der nur wenig eingebuchtete, vor der zentralen Zellenanhäufung gelegene Abschnitt der Embryonalanlage schon an und für sich mächtiger als der hinter ihr gelegene; gleichzeitig aber findet in ihm — was allerdings in der Totalansicht nicht deutlich hervortritt — außerdem noch eine Ansammlung von Zellen statt, die entsprechend der bilateral-symmetrischen Anordnung der Zellen zu beiden Seiten der Medianebene paarig ist und daher die Bildung zweier symmetrischer Zellenanhäufungen zur Folge hat, die vor der zentralen Zellenansammlung (*ph*) zu beiden Seiten der Medianebene gelegen sind (Fig. 26 *gh*, *gh*).

Viel klarer werden die geschilderten Verhältnisse an der Hand von Schnitten, besonders wenn man dazu ein wenig ältere Stadien wählt, in denen die eben beschriebenen Sonderungen schon vollständig beendet sind. Dabei ist es mit Rücksicht auf die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Sonderungen vorteilhaft, sich nicht nur ausschließlich exakter Sagittal- oder Frontalschnitte zu bedienen, — die zu zwei Hauptebenen des Embryos senkrecht stehen — sondern vor allem auch solcher, die nur eine dieser Hauptebenen senkrecht treffen, zu der zweiten aber um ein geringes geneigt sind, wie dies z. B. in den Fig. 30 und 31 der Fall ist. Die erstgenannte Figur stellt einen etwas schief zur Längsachse der Embryonalanlage geführten Sagittalschnitt dar, dessen Richtung durch die in Fig. 26 mit den Ziffern 30 bezeichneten Pfeile angedeutet ist. Fig. 31 gibt einen schiefen Frontalschnitt durch eine Embryonalanlage desselben Alters wieder; seine Schnittrichtung wird von den mit den Ziffern 31 bezeichneten Pfeilen in Fig. 30 angegeben.

Dem Verlauf des Schnittes entsprechend findet man in Fig. 30 zuerst die rechte der in Fig. 26 mit *gh* bezeichneten paarigen Zellenanhäufungen (Fig. 30 *gh*) und dahinter die zentrale kuglige Zellenmasse (*ph*) getroffen. Fig. 31 dagegen zeigt die paarigen Verdickungen beide (*gh*, *gh*) getroffen und zwischen ihren nach hinten und unten sich fortsetzenden Ausläufern (*ln*) eingeschlossen den Anschnitt der zentralen Anhäufung (*ph*). Innerhalb der mit *gh* bezeichneten paarigen Verdickungen erkennt man in beiden Figuren eine feingranulierte helle Masse, deren Ausbildung in den am meisten zentral gelegenen Zellen beginnt und sich von hier konzentrisch ausbreitet, wobei die Kerne der Zellen anscheinend zugrunde gehen, eine Zeitlang aber noch, besonders in den peripheren Partien, ganz schwach gefärbt sichtbar bleiben (Fig. 31). Aus dem Vorhandensein dieser feingranulierten Massen, die in ihrer ganzen Erscheinung der für das Zentralnervensystem zahlreicher niederer Tiere charakteristischen sog. LEYDIGSchen Punktsubstanz entsprechen, ergibt sich unmittelbar, daß die beiden vorderen Zellenanhäufungen als die paarige Anlage des Gehirns aufzufassen sind. Die Richtigkeit dieser Deutung zeigt sich bald darauf, indem in den folgenden Stadien die beiden Punktsubstanzen bei weiterer Ausbreitung ineinanderfließen und beide Ganglien dadurch zu einer einheitlichen Bildung verschmelzen, die sich auf das deutlichste als das Hirn des späteren Embryos kennzeichnet (Fig. 35 *gh*).

Nicht so einfach ergibt sich die Deutung der zentralen kugligen Zellenanhäufung, die in Fig. 26 mit *ph* bezeichnet ist. Betrachtet man ihr Schicksal in den folgenden Stadien, so findet man, daß sich zunächst an ihrem hinteren Ende ein schmaler, sichelförmig gebogener Streifen absondert (Figg. 27, 29 *gn*), der eine Anzahl größerer durch ihre in mitotischer Teilung begriffenen Kerne ausgezeichneten Zellen enthält (Fig. 30 *gn*). Seine Bedeutung wird erst bei einem Vergleich mit noch älteren Stadien (Figg. 33, 37, 38 *gn*) klar, indem er sich hier als die Anlage des Geschlechtsapparates darstellt, während die übrige kuglige Masse *ph* sich als die Anlage der künftigen Schlundmuskulatur erweist. Schlundmuskulatur- und Genitalanlage werden also zuerst durch einen gemeinsamen Sonderungsvorgang als einheitliche Anlage aus der übrigen Masse der Embryonalanlage herausdifferenziert (Fig. 26 *ph*) und dann erst in getrennte Anlagen für jeden der beiden Organkomplexe gesondert (Figg. 27, 29, 30 *ph* und *gn*).

c. Differenzierung der Epidermis.

Am auffälligsten erscheint bei den bisher geschilderten Entwicklungsvorgängen wiederum — wie bei dem Teilungsprozeß — wohl das gänzliche Fehlen auch der geringsten Andeutung einer Keimblätterbildung. Mit der Unterdrückung dieser Primitivorgane mag es daher wohl auch zusammenhängen, daß bisher noch keinerlei Spuren einer Anlage der Epidermis und des Darmes zu erkennen waren, also jener Organe, die bei den Embryonen anderer Tiere nach der Bildung der Keimblätter gerade zuerst in Erscheinung zu treten pflegen. Erst jetzt, in diesem verhältnismäßig späten Stadium der Entwicklung, beginnt die Anlage der äußeren Hautbedeckung, während die Bildung des Darmes noch viel längere Zeit auf sich warten läßt.

Die Bildung der Epidermis erfolgt auf Kosten der am meisten peripher gelegenen Zellen der Embryonalanlage, indem diese sich allmählich von den übrigen Zellen etwas absondern und zu einer epithelialen Schicht anordnen und zusammenschließen. Die ersten Ansätze zu einer derartigen Anordnung der peripheren Zellen können vielleicht schon in Stadien wie Fig. 23 erblickt werden, einen deutlichen Anfang der Epithelbildung erkennt man jedoch erst in dem Stadium der Figg. 30 und 31 (*ep*). Dabei ist vor allem als bemerkenswert hervorzuheben, daß die das Epithel bildende Schicht mit der Hirnanlage in engstem Zusammenhang steht, was besonders aus dem Schnitt der Fig. 30 zu erkennen ist. Hier haben sich an der Vorderseite der Embryonalanlage nach oben hin bereits zwei deutliche Epithelzellen (*ep*) differenziert, während die zunächst ventralwärts davon gelegenen Zellen noch keilförmig zwischen die Zellen des Hirnganglions hineinragen, so daß schwer zu entscheiden ist, ob man sie noch zu diesem oder schon zum Epithel zu rechnen hat. Man findet ferner stets die erste deutliche Epithelbildung in der Gegend der Hirnganglien, so daß von hier aus der Anstoß zu seiner Differenzierung auszugehen scheint. Demgemäß würde sich der paarigen Hirnanlage entsprechend auch das Epithel paarig anlegen müssen, was allerdings bei der Schnelligkeit, mit der sich die Epithelbildung vollzieht, hier nur schwierig festzustellen ist. Immerhin sprechen eine Reihe von Beobachtungen dafür, wie z. B. der in Fig. 27 abgebildete Fall, wo die paarige Anlage des Epithels (*ep*) über den beiden Hirnganglien (*gh*) sich dadurch zu erkennen gibt, daß der Kern einer Hüllmembranzelle (*h*) sich zwischen beiden Epithelanlagen stark ins Innere vorbuchtet und gleichzeitig die einander zugekehrten

beiden freien Epithelenden, die nicht miteinander in Verbindung stehen, dadurch nach innen drängt. Ich habe des öftern Hüllmembranzellenkerne in dieser charakteristischen Lage gefunden und neige mit Rücksicht auf die weiter unten zu beschreibenden Befunde bei den andern Mesostomeen, bei denen die paarige Anlage des Epithels vollkommen klar und deutlich in Erscheinung tritt, dazu, ihr eine gewisse typische Bedeutung zuzusprechen.

Wie schon bemerkt, geht die Sonderung des Epithels bei *Mesostomum ehrenbergi* äußerst rasch vor sich, so daß sehr bald eine einheitliche Epithelschicht vorhanden ist, die die ganze Ventralfläche der Embryonalanlage überkleidet (Fig. 33 *ep*). Diese hat dann, um mich eines schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) angewandten Vergleiches zu bedienen, die Gestalt einer Schüssel, was besonders gut bei Betrachtung eines ganzen Eies von der Seite her zu erkennen ist (Fig. 28). Näher wird dies noch durch die plastisch gehaltene schematische Zeichnung in Fig. 28*a* erläutert, die die ventrale Partie eines solchen Eies darstellt, von dem der größere obere Teil durch einen etwas schrägen Frontalschnitt (in der Höhe der in Fig. 28 eingezeichneten Pfeile) abgetragen worden ist. Die periphere Wand der Schüssel, die wesentlich durch die ventrale Epithelschicht und ein bis zwei Lagen noch undifferenzierter Zellen der Embryonalanlage (vgl. den Sagittalschnitt in Fig. 33) gebildet wird, ist nach vorn zu erheblich verdickt durch die beiden bereits miteinander verschmolzenen Hirnganglien (*gh*). In der übriggebliebenen Höhlung steckt als kugliger Pfropf die Anlage des Schlundes (*ph*) und dahinter der sichelförmig gebogene Streifen der Genitalanlage (*gn*). Der Rest des freien Raumes enthält noch einzelne locker gelagerte, undifferenzierte Zellen, und über dem Ganzen ruht, um wieder zur Betrachtung der Totalansicht (Fig. 28) zurückzukehren, der Komplex der Vacuolenzellen (*v*), mit der Embryonalanlage durch die Hüllmembran *h* und die (in der Figur nicht gezeichnete) Eihaut zusammengehalten.

Die Zellen des Epithels haben in diesem Stadium eine noch als kubisch zu bezeichnende Gestalt, da ihr Breitendurchmesser (etwa 0,015–0,017 mm) kaum das Doppelte des Höhendurchmessers (etwa 0,008–0,009 mm) beträgt. Ihre Plasmaleiber sind — im Gegensatz zu denen der übrigen Zellen der Embryonalanlage — stets sehr deutlich zu erkennen und erscheinen auf Flächenschnitten als höchst zierlich und regelmäßig angeordnete Fünf- oder Sechsecke, in deren Mitte sich die großen rundlichen, nur selten stumpf gelappten und infolge ihres reichlichen, ziemlich grobkörnigen Chromatingehalts sich stark tingierenden

Kerne befinden. Aus Schnitten erkennt man bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 34 *ep*), daß die Zellen mit ihrer nach außen gerichteten Oberfläche sich buckelartig gegen die zu einem äußerst zarten Häutchen ausgedehnte Hüllmembran (*h*) vorwölben und deren Kerne dabei eigentümlich eindrücken, so daß diese mit kleinen Zacken zwischen die Vorwölbungen der Epithelzellen eingreifen.

Die dergestalt gebildete Epithelschicht enthält aber, obwohl sie zunächst die Embryonalanlage dorsalwärts nirgends überschreitet (vgl. Figg. 28, 33 und 34), bereits das Material für die gesammte Hautbedeckung des künftigen jungen Tieres. Trotz genauen Zusehens habe ich niemals einen Nachschub von andern Zellen wahrnehmen können, die sich etwa an die bereits gebildeten Epithelzellen angelagert hätten, um an der dorsalen Überkleidung des Embryos teilzunehmen. Auch Teilungen der einmal differenzierten Epithelzellen habe ich in keiner Weise zu Gesicht bekommen. Vielmehr wird die Bildung der dorsalen Hautschicht des Embryos ausschließlich von der bereits gebildeten Epithelschicht besorgt, indem deren Zellen sich mehr und mehr abplatteten und auf diese Weise eine immer größere Oberfläche bedecken. Es ergibt sich dies aus den Bildern der folgenden Stadien (Figg. 36, 37 *ep*) auf das deutlichste, insbesondere ersieht man aus Fig. 36, wie sich das Epithel infolge der Abplattung seiner Zellen allmählich der Hüllmembran folgend mehr und mehr nach der Dorsalseite des Eies hinaufgeschoben hat. Auf die Weise wird schließlich eine zusammenhängende Hautschicht gebildet (Fig. 37), die sich bald darauf mit Wimpern bedeckt (Fig. 38).

Außerordentlich merkwürdig und auffällig ist bei diesen Vorgängen der Umstand, daß nicht nur die Embryonalanlage, sondern gleichzeitig auch die Vacuolenzellen dorsal von der Epidermis umwachsen werden. Es haben also an dem Aufbau des Embryos, von dem erst jetzt, nach vollendeter Bildung der Haut, die Rede sein kann, nicht nur die Embryonalanlage, sondern auch die Vacuolenzellen, die doch als Produkte des Dotterstocks eigentlich für den Embryo fremde Elemente darstellen — fürs erste wenigstens — Anteil. Dies Verhalten steht insofern einzig da, als in allen übrigen Fällen im Tierreich, wo der Eizelle Dotterzellen beigegeben sind, diese entweder außerhalb des Embryos liegend von diesem allmählich resorbiert werden (Trematoden, Cestoden), oder aber, wenn sie schon ins Innere des Embryos gelangen sollen, wie Nahrungsbissen durch einen Schluckakt des Embryonalpharynx hineinbefördert werden (Tricladen).

4. Entwicklung des Embryos zum jungen Wurm.

a. Ausbildung der einzelnen Organe.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge, die sich im Embryo abspielen und zum Teil schon während der Bildung der Epidermis ihren Anfang genommen haben, betreffen die Ausbildung der einzelnen Organe und zwar zunächst derjenigen, deren erste Anlagen bereits im vorigen Abschnitt beschrieben worden sind.

Hirn, Nervensystem und Augen. Wie bereits berichtet, wird das Hirn sehr bald nach der Sonderung seiner paarigen Anlage (Fig. 31 *gh*), durch Verschmelzung der beiden Ganglien zu einer einheitlichen Bildung. Nach der Vereinigung weist nur noch eine mediane Einschnürung, die als rinnenartige Furche sowohl auf der dorsalen (Fig. 29 *gh*), wie auf der ventralen Seite erhalten bleibt und auch beim erwachsenen Tier deutlich zu erkennen ist, auf seine paarige Entstehung hin, die ja auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen schon seit langem angenommen wurde. Wenn allerdings v. GRAFF in seiner Monographie (1882, S. 110) die Längsnerven als das Primäre hinstellt, »aus deren Anschwellung und Verschmelzung das Gehirn hervorgeht,« so kann ich mich dieser Ansicht, mag sie auch phylogenetisch nicht unbegründet sein, hier für den speziellen Fall nicht anschließen. Zwar zeigt sich die Anlage der beiden Längsnervenstämme schon sehr frühzeitig, noch vor der Verschmelzung der beiden Hirnganglien, in Gestalt zweier von diesen nach hinten und ventralwärts sich erstreckender Zellenstränge (Fig. 31 *ln*), aber dieselben erscheinen doch eher als Ausläufer der Ganglien, aus denen sie, nach der Anordnung ihrer Kerne zu schließen, scheinbar hervorsprossen. Außerdem kommt die Fasermasse, wie die Punktsubstanz beweist, zuerst in den beiden Hirnganglien zur Ausbildung, während die Längsnervenanlagen zunächst noch rein zellig bleiben. Ihre Umwandlung zu echten Nerven durch Differenzierung von Fibrillen innerhalb ihrer Zellen erfolgt vielmehr erst nach der Bildung des einheitlichen Gehirns (Fig. 35, 37, 39 *ln*); gleichzeitig wird schon in diesen Stadien die zuerst von SCHNEIDER (1873) beschriebene Kommissur der beiden Längsnervenstämme unmittelbar hinter dem Pharynx angelegt.

Etwas später als die beiden nach hinten ziehenden Längsnervenstämme treten die beiden das Vorderende des Tieres versorgenden Hauptnervenstämme auf, was leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, daß ursprünglich das Hirn ja direkt mit der Epidermis in Zusammenhang steht (Fig. 30) und auch nach der Verschmelzung der

beiden Hirnganglien und vollständiger Ausbildung der beiden hinteren Längsnerven noch längere Zeit dicht unter ihr gelegen bleibt (Figg. 33, 37). In diesen Stadien findet man alsdann auf Frontalschnitten die Anlage der beiden vorderen Nervenstämmе als zwei rein zellige Ausläufer der vorderen lateralen Hirnabschnitte, die keilförmig, mit ihrer breiten Basis dem Hirn aufsitzend, dem Vorderende des Körpers zustreben. Als eigentliche Nervenstämmе stellen sie sich erst dar, nachdem das Hirn weiter in die Tiefe verschoben ist¹ (Fig. 38, 39, 40 *vn*). Sie zeigen alsdann schon ihre definitive Ausbildung, indem sie sich je in zwei Äste gabeln (Fig. 39 *vn*), von denen, wie zuerst LEUCKART (1852) vom erwachsenen Tier beschrieb, der innere ausschließlich die Körperspitze, der letztere dagegen die Seitenwände des Vorderendes innerviert. v. GRAFF (1882) hat die vorderen Hauptnerven von *Mesostomum ehrenbergi* als eine direkte Fortsetzung der hinteren Längsnervenstämmе über die Hirnanschwellung hinaus angesehen und demgemäß denen der übrigen Rhabdocöli den gegenübergestellt, bei denen die Längsstämmе im Gehirn endigen und das vordere Körperende durch sekundäre Äste desselben innerviert wird. Wie die Entwicklung lehrt, ist diese Unterscheidung, zu der v. GRAFF durch die Stärke und die Lagebeziehungen der beiden vorderen Nerven von *Mesostomum ehrenbergi* veranlaßt wurde, nicht aufrecht zu erhalten, sondern vielmehr das gleiche Verhalten hier wie bei den übrigen Rhabdocöli den anzunehmen.

Außer den bisher erwähnten beiden (vorderen und hinteren) Hauptnervenpaaren, die schon seit langem bekannt sind, hat FUHRMANN (1894) noch zwei weitere Nervenpaare beschrieben, die sich seitlich — und zwar ventral und dorsal je ein Paar — vom Gehirn abzweigen. Ihre Anlage findet sich schon in sehr frühen Stadien, sehr bald nach Verschmelzung der beiden Ganglien zum unpaaren Hirn, in Gestalt zweier kurzer seitlicher Ausläufer desselben, die von Anfang an Fibrillenbildung zeigen (Fig. 35 *sn*). Jederseits ist jedoch nur ein einziger derartiger Nervensproß nachzuweisen, so daß die beiden seitlichen Nervenpaare, die FUHRMANN beschreibt, aus einer einheitlichen, erst sekundär sich teilenden Anlage hervorgehen. Mit Rücksicht auf die Genese darf also bei *Mesostomum ehrenbergi* nicht von vier Hauptnervenpaaren (FUHRMANN) gesprochen werden, sondern nur von dreien: einem vorderen und einem hinteren Längsnervenpaar, sowie von einem seitlichen Nervenpaar.

¹ Vgl. hierzu das auf S. 255 Gesagte.

Es erübrigt noch die Entstehung der Augen kurz zu betrachten, die beim erwachsenen Tier innerhalb der vorderen Ganglienzellenmasse des Gehirns etwas vor und dorsal von der zentralen Punktsubstanz gelegen sind. Wie FUHRMANN (1894) zuerst beschrieben hat, werden die beiden Augen durch einen breiten Faserbalken verbunden, der den vordersten Abschnitt der LEYDIGSchen Punktsubstanz quer durchsetzt und an ihren vorderen dorsalen Seitenkanten nach vorn umbiegt. Die Ausbildung dieses Faserzuges mit seinen seitlich nach vorn und dorsal umbiegenden Ausläufern geht der Differenzierung des Auges selbst voraus, wie aus den Schnitten der Figg. 35 und 37 (*aur*) ersichtlich ist. Erst in den darauf folgenden Stadien findet man die Augen selbst gebildet (Figg. 38, 39, 40 *au*) und zwar bestehen sie aus einem zelligen Pigmentbecher, dessen feinkörniges Pigment in den Schnitten bräunlichgelb erscheint, und aus einer von ihm umschlossenen Sehzelle (Fig. 40 *sz*), die an ihrer hinteren, dem Pigment zugekehrten Seite eine Stiftchenkappe (HESSE, 1897) trägt, nach vorn aber mit dem eben beschriebenen Faserzug in Verbindung steht. Die Differenzierung dieser Bildungen erfolgt ausschließlich innerhalb der Zellen der Hirnanlage, wie aus der Betrachtung der Figuren ohne weiteres hervorgeht.

Schlundapparat. Gleichzeitig mit den eben geschilderten Vorgängen am Nervensystem vollzieht sich die endgültige Ausbildung des Pharyngealapparates, von dem die Darstellung bisher nur die Entwicklung eines Bestandteiles, der Anlage der Schlundmuskulatur, kennen gelehrt hatte. Zu dieser, einen soliden kugligen Zellenhaufen im Innern des Embryos darstellenden Bildung (Fig. 30 *ph*) gesellt sich nunmehr ein zweiter, von der äußeren Haut abstammender Bestandteil, der die Herstellung des den künftigen Pharynx auskleidenden Epithels besorgt. Die erste Anlage dieses Schlundepithels findet man in Stadien, die ungefähr in der Mitte zwischen denen der Figg. 30 und 33 stehen, und zwar als eine solide Wucherung der Epidermis (Fig. 32 *phe*), die sich von der Ventralseite her dem kugligen Zellenhaufen der Schlundmuskulaturanlage (*ph*) entgegensüßelt. Im folgenden Stadium (Fig. 33 *phe*) hat diese Epitheleinwucherung alsdann die Schlundmuskulaturanlage vollständig durchsetzt, so daß sie von dieser (*ph*) ringwulstartig umgeben wird. Gleichzeitig hat sich in ihr ein Lumen ausgebildet, das aber nach außen wie nach innen hin vollständig abgeschlossen ist. Seine eigentümliche Gestalt, die durch die Figur (Fig. 33) besser als durch jede Beschreibung erläutert wird, deutet bereits auf die in den folgenden

Stadien sich vollziehenden Veränderungen hin, die zu der definitiven und für die Mesostomeen charakteristischen Ausbildung des Pharyngealapparates führen. Diese Veränderungen bestehen darin, daß sich das Schlundepithel in den Raum zwischen Haut und Schlundmuskulaturanlage, in dem nur locker und vereinzelt noch undifferenzierte Zellen der peripheren Wandschichten liegen, zunächst als seichte Ringfalte (Figg. 36 und 37), dann als breite Einsenkung (Fig. 38) einstülpt und auf diese Weise die bei allen Mesostomeen und überhaupt bei der Mehrzahl der Rhabdocölen vorhandene äußere Pharyngealtasche (*ph.t.ä*) bildet. Gleichzeitig vollzieht sich ein ähnlicher Prozeß an der andern (inneren) Seite des Ringwulstes der Schlundmuskulaturanlage, indem sich hier das dorsal über ihn hinausragende, blinde Ende des Schlundepithels (Fig. 33) zu einer entsprechenden taschenähnlichen Aussackung umwandelt und gegen die Vacuolenzellenmasse vorwölbt (Figg. 36—38 *ph.t.i*). Diese von mir in meiner vorläufigen Mitteilung als innere Pharyngealtasche bezeichnete Bildung stellt die Anlage zu dem später — nach Ausbildung des Darmes — die Verbindung zwischen diesem und dem Schlund vermittelnden Ösophagus der fertigen Tiere (Fig. 40 *oe*) dar, der zuerst von O. SCHMIDT (1858) beschrieben und von ihm für gleichartig mit dem einen besonderen Darmabschnitt bildenden Ösophagus der Vorticiden gehalten worden war. Demgegenüber hat bereits v. GRAFF in seiner Rhabdocölenmonographie (1882) auf Grund anatomischer Befunde (Beschaffenheit der Zellen, Vorhandensein einer dem Darmepithel fehlenden Muscularis) die durch die Entwicklung hiermit vollkommen bestätigte Vermutung ausgesprochen, daß der Ösophagus der Mesostomiden — im Gegensatz zu dem zum Darm gehörigen Ösophagus der Vorticiden — als Teil des Schlundes anzusehen sei.

Die Zellen der Schlundauskleidung haben während dieser Vorgänge eine Vermehrung anscheinend nicht erfahren. Statt dessen platten sie sich bei der zunehmenden Ausdehnung des von ihnen zu überkleidenden Raumes ganz außerordentlich ab und bilden daher ein allmählich immer feiner werdendes Häutchen (Figg. 36, 37, 38). Ihre Kerne werden dabei ebenfalls stark abgeplattet; nur an zwei Stellen, in der Nähe sowohl der äußeren wie der inneren Mündung des eigentlichen Pharynxrohres ragen je vier ins Kreuz gestellte Kerne ganz außerordentlich auffällig hervor (Figg. 38 und 39 *phe*) und schließen mitunter sein Lumen gegen die beiden Pharyngealtaschen fast völlig ab (Fig. 36). Diese auffällige Größe der Kerne ist wohl

mit der außerordentlichen Wachstumsleistung der zugehörigen acht Zellen in Verbindung zu bringen, da auch später beim erwachsenen Tier die gesamte innere Auskleidung des mächtig entwickelten Pharynxrohres nur von ihnen geliefert wird. Wenigstens findet man auch hier auf Querschnitten durch das Pharynxrohr im Epithel seiner Auskleidung stets nur die beiden Vierergruppen von Kernen.

Durch die allmählich weitergreifende Ausstülpung der äußeren Pharyngealtasche ist der ursprünglich ringförmige Wulst der Schlundmuskulaturanlage (Figg. 33, 36, 37) schließlich zu einer echten Ringfalte geworden, die bulbosartig in den Raum der äußeren Pharyngealtasche hineinragt (Figg. 38, 40). Von den in ihr enthaltenen Zellen (Figg. 33, 36 *ph*) stellt die weitaus größere Mehrzahl Muskelbildungszellen dar, die die überaus komplizierte Muskulatur des definitiven Pharyngealbulbus liefern, von deren Zusammensetzung v. GRAFF (1882) in seiner Monographie eine ausgezeichnete Beschreibung geliefert hat. Was das muskulöse Pharyngealseptum anbetrifft, das den Schlundbulbus von der Leibeshöhle abschließt (Fig. 40 *phs*) und auf dessen Wichtigkeit für die Unterscheidung des Pharynx bulbosus von andern Schlundformen der Rhabdocöliiden ebenfalls v. GRAFF zuerst hingewiesen hat, so entsteht es, wie die Figg. 33, 34 und 36 (*phs*) lehren, aus der äußersten Zellschicht der zur Zeit der ersten Organbildung abgesonderten Schlundmuskulaturanlage (Fig. 30 *ph*), die sich allmählich in das platte muskulöse Septum umwandelt, das den definitiven Zustand (Fig. 38, 40 *phs*) kennzeichnet. v. GRAFF hat für seine Entstehung nur zwei Möglichkeiten ins Auge gefaßt, einmal die Abspaltung vom Hautmuskelschlauch, dann die Bildung durch nachträgliche Anlagerung von Muskelzellen des Parenchymgewebes an den Pharyngealbulbus. Wie aus dem Angeführten hervorgeht, trifft aber weder die erste, von v. GRAFF selbst für unwahrscheinlich erklärte Annahme, noch auch die zweite das Richtige.

Den nächst der Muskulatur wesentlichsten Bestandteil der Schlundmasse bilden die Pharyngealzellen v. GRAFFS, ein Büschel großer, birn- oder keulenförmiger Zellen, die bei *Mesostomum ehrenbergi* mit ihren Spitzen nach der freien Pharynxmündung hin konvergieren (Fig. 40 *phz*). v. GRAFF hat mit Rücksicht auf ihre morphologische Bedeutung die Frage aufgeworfen, ob sie Bindegewebszellen oder umgewandelte und ihrer sekretorischen Funktion verlustig gegangene Speichel- oder Hautdrüsen darstellen und auf Grund seiner anatomischen Befunde sich für die bindegewebige Provenienz der

Pharyngealzellen ausgesprochen. Dem gegenüber habe ich zu bemerken, daß nach meinen Präparaten die Pharyngealzellen zwar aus Zellen hervorgehen, die inmitten der eigentlichen Schlundmuskulaturanlage gelegen sind und somit keinesfalls umgewandelte Hautdrüsen darstellen können, daß sie aber sowohl unmittelbar nach ihrer Differenzierung (Fig. 38), wie beim ausgeschlüpften Tier (Fig. 40 *phx*) an den in den Figuren mit †† bezeichneten Stellen mit feinen Ausführungsgängen münden, die das Epithel der Schlundauskleidung vollkommen durchsetzen. Auch beim fertig erwachsenen Wurm sind, was v. GRAFF übersehen hat, bei guter Konservierung auf geeigneten Schnitten fast stets noch die zu ganz feinen Fäden ausgezogenen Ausführungsgänge dieser Pharyngealzellen nachzuweisen. Nimmt man noch den Umstand hinzu, daß ihr Inhalt sich mit den meisten Farbstoffen außerordentlich stark tingiert und dabei gleichzeitig ein stark lichtbrechendes Aussehen zeigt, so scheint mir dies Verhalten ihre drüsige Natur hinreichend sicher zu beweisen. Die Pharyngealzellen der Mesostomiden stellen sich demnach wohl als Bildungen dar, die den mit langen Ausführungsgängen das Epithel des Schlundes durchsetzenden drüsigen Pharyngealzellen der Mikrostomiden (vgl. v. GRAFF 1882, Taf. XV, Fig. 8) homolog sind, wie dies übrigens auch schon BÖHMIG (1891) angenommen hat.

In Stadien wie Fig. 38 findet man sodann auch die Schlundbewimperung ausgebildet und zwar erstreckt sie sich ausschließlich auf den freien ventralen Rand des Pharyngealbulbus genau bis zur Mündungsstelle der Pharyngealzellen (Figg. 38, 40 ††). Nach den früheren Angaben sollte der Wimperbesatz der Schlundauskleidung weiter reichen, indem z. B. noch v. GRAFF (1882) schreibt, daß bei *Mesostomum ehrenbergi* »die äußere Pharyngealtasche und das Epithel des freien ventralen Pharyngealrandes bis zur Mündung der Pharyngealhöhle mit Flimmerhaaren bedeckt zu sein scheine«. Wie die Figg. 38 und 40, die sich mit den Befunden am erwachsenen Tier vollständig decken, zeigen, ist dies nicht richtig, da sowohl die äußere Pharyngealtasche gänzlich frei von Wimpern, als auch die Angabe »Mündung der Pharyngealhöhle« zur Lokalisierung einer bestimmten Stelle nicht geeignet ist. Vielmehr lehrt ein Vergleich der Figg. 38 und 40, wie aus der Lage der Mündungsstellen der Pharyngealzellen (††) ersichtlich ist, daß der Eingang in die Schlundhöhle je nach dem Kontraktionszustande des Pharyngealbulbus eine wechselnde Begrenzung erhält.

Daß die Pharyngealhöhle von Anfang an sowohl nach innen

wie nach außen völlig abgeschlossen ist, ist bereits oben hervorgehoben worden und kann auch mit Rücksicht auf ihre Entstehung als Hohlraum innerhalb einer soliden Epithelwucherung nicht Wunder nehmen. Dieser Zustand erhält sich noch bis zu der Zeit, in der die vollkommen fertig entwickelten Tiere ausschlüpfen. Erst dann bricht infolge der heftigen Saug- und Schluckbewegungen des Pharynx die innere Pharyngealtasche in den Darm durch (s. unten S. 253), während sich gleichzeitig die äußere Pharyngealtasche in den Mund öffnet, der sich bereits längere Zeit vorher durch eine sekundäre Einstülpung der äußeren Haut gebildet hat (Figg. 38, 40 *m*), von der Schlundhöhle aber bis dahin durch die dünne Epithellamelle der äußeren Pharyngealtasche vollkommen abgeschlossen geblieben war.

Exkretionsorgane. Die äußere Einstülpung des Mundes bildet gleichzeitig die Ausmündungsstelle (Wassergefäßbecher d. Aut.) des Exkretionsapparates, der bei lebenden Jungen, die die Eihaut eben verlassen haben, schon vollkommen in der typischen Ausbildung zu erkennen ist. Seine erste Anlage habe ich in Stadien, die der Fig. 33 entsprechen, entdecken können. Man findet hier auf Querschnitten an der peripheren Seitenwand des Embryos zu beiden Seiten des Pharynx zwei Zellenhaufen, von denen aus solide Zellenstränge jederseits zur Mitte der Bauchseite hinabziehen und zwar zu der Stelle, wo das eben gebildete Pharyngealepithel mit der äußeren Haut zusammenhängt. In etwas älteren Stadien findet man zunächst in den lateralen Zellenhaufen jederseits einen längs verlaufenden Kanal differenziert und schließlich erscheinen dann auch die beiden zu der Stelle des späteren Mundes hinabziehenden Stränge (Fig. 36 *wg*) selbst kanalisiert. Es ergibt sich hieraus also, daß von dem Wassergefäßsystem von *Mesostomum ehrenbergi* zuerst die paarige Anlage der beiden Längsgefäßstämme auftritt, und erst von diesen aus sekundär die beiden queren, zum Munde (Wassergefäßbecher) hinziehenden Ausführungsgänge sich differenzieren, ein Resultat, das sich mit den von v. GRAFF (1882) aus seinen vergleichend-anatomischen Befunden gezogenen Schlüssen vollständig deckt.

Geschlechtsorgane. Verhältnismäßig gering erscheinen die Veränderungen, die sich inzwischen an der Genitalanlage vollzogen haben, da auch beim fertig entwickelten Embryo (Figg. 38, 39 *gn*) der Geschlechtsapparat noch im wesentlichen dieselbe Gestalt besitzt, wie zur Zeit seiner ersten Anlage (Figg. 30, 33 *gn*). Wie damals, so stellt er sich auch jetzt als eine sichelförmig gebogene, mäßig dicke Zellplatte dar, die mit ihrer konkaven Krümmung der hinteren

Pharynxkonvexität dicht angeschmiegt ist. Innerhalb dieser Zellplatte erscheint auf Frontalschnitten nach rechts hin (in Fig. 39 links an der durch den Weisungsstrich *gn* bezeichneten Stelle) ein keulenförmiger Abschnitt gesondert, der in den Stadien der Fig. 40 sich bereits deutlich als Ovarium erkennen läßt; außerdem ziehen von ihr aus jederseits nach vorn und hinten Zellenstränge, die sich als die ersten Anlagen der Hoden und Dotterstöcke darstellen. Die genauere Entwicklung dieser Organe habe ich jedoch, da sie sich erst in den bereits ausgeschlüpften Tieren vollzieht, nicht verfolgt.

Darm, Parenchym und Schizocoel. Zu allerletzt endlich, in Stadien, in denen die Bildung der äußeren Haut bereits vollendet ist, differenziert sich der Darm und gleichzeitig mit ihm das den Leibesraum erfüllende Körperparenchym. Bis dahin findet sich an ihrer Stelle die den ganzen dorsalen Abschnitt des Embryos einnehmende Masse der Vacuolenzellen, deren Wände allmählich zu außerordentlich dünnen Plasmalamellen ausgedehnt sind, während ihre Kerne durch ihr hyalines, überaus stark gefärbtes Aussehen deutliche Spuren von Degeneration verraten (Fig. 36 *v*). Daß die Ausbildung des Darmes mit der Rückbildung der Vacuolenzellen in innigem Zusammenhang stehen muß, ist klar, da notwendigerweise, nachdem die letzteren ihre Rolle ausgespielt haben, die Bildung anderer Organe, die für die Ernährung sorgen, einsetzen muß. Die Bildung von Darm und Parenchym geht einmal von den undifferenzierten und locker angeordneten Zellen der peripheren Wandschichten des Embryos aus, sodann von ähnlichen Zellen, die zwischen den verschiedenen, bisher beschriebenen Organanlagen in unregelmäßiger Verteilung gelegen sind. Der indifferente Zustand aller dieser Zellen wird wohl am besten dadurch gekennzeichnet, daß sie (Figg. 30, 31, 33 und 35—37) zahlreiche Teilungen zeigen, während sich, wie schon bemerkt, in den bereits differenzierten Organen (mit Ausnahme der Genitalanlage) so gut wie nie mitotische Kerne finden.

Für die erste Ausbildung der Darmanlage kommt außerdem speziell noch eine Anzahl solcher Zellen in Betracht, die schon im Stadium der Fig. 33 dorsal von der Schlundanlage der Aussackung der inneren Pharyngealtasche aufgelagert zu erkennen sind. Diese Zellen schieben sich allmählich den Wänden der Vacuolenzellen folgend dorsalwärts hinauf und bilden so die ersten Anfänge eines Darmepithels (Fig. 36 *da*). Gleichzeitig erhalten die Zellen dieser Darmanlage ein reichlicheres Plasma und zwar auf Kosten der Vacuolenzellen, wie daraus hervorgeht, daß man in ihnen nicht selten die durch ihre

starke Färbung und Lichtbrechung auffallenden, degenerierten Kerne derselben eingeschlossen (Fig. 36 *v*₁) findet. Auf diese Weise wird, indem allmählich mehr und mehr Darmzellen sich differenzieren und die entgegenstehenden Vacuolenzellen schließlich vollständig aufzehren, die Herstellung des Darmes herbeigeführt. Sein Aussehen erscheint beim ersten Anblick höchst eigentümlich (Fig. 38 *da*). Da nämlich in den Darmzellen, wie schon aus Fig. 36 (*da*, oberste Darmzelle links) ersichtlich, ebenfalls ein Vacuolisierungsprozeß stattfindet und allmählich zur Bildung großer Vacuolen in ihrem Innern führt, so erhält man dadurch ein Bild, das durchaus an die Anfangsstadien der Vacuolenzellenbildung erinnert. Nur haben wir es hier nicht mit umgewandelten Dotterzellen, sondern mit echten Zellen des Embryos zu tun, die an die Stelle der ersteren getreten sind und mitunter noch einzelne degenerierte Kerne derselben eingeschlossen enthalten (Fig. 38 *v*). Anfänglich bilden diese vacuolenhaltigen Darmzellen, deren Kerne meist peripher gelegen sind, eine kontinuierliche Masse, in der ein Lumen nicht vorhanden ist. Erst sekundär wird durch Auseinandertreten derselben die Darmhöhle (Figg. 38, 40 *dl*) hergestellt, umgekehrt wie bei den übrigen Mesostomeen, bei denen sich, wie ich bereits in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) ausgeführt habe und weiter unten noch genauer ausführen werde, zuerst das Darm-lumen und dann erst das Darmepithel bildet. Da die innere Pharyngealtasche (Fig. 38 *pht.i*) zunächst noch geschlossen bleibt, erhält der Darm fürs erste keine Kommunikation mit der Außenwelt. Wie bereits erwähnt, erfolgt der Durchbruch erst um die Zeit des Ausschlüpfens der jungen Tiere, indem infolge der heftigen Aktionen des Schlundes die dünne Epithelwand der inneren Pharyngealtasche in der Mitte zerreißt, wodurch sie zu dem Darm und Schlund verbindenden Ösophagus (Fig. 40 *oe*) umgewandelt wird.

Der Rest der indifferenten Zellen des Embryos, soweit sie nicht zur Darmbildung verbraucht worden sind, hat unterdessen, gleichfalls unter Einschmelzung von Vacuolenzellen, das Körperparenchym hergestellt, innerhalb dessen zahlreiche kleinere und größere Spalträume das durch seine Geräumigkeit für *Mesostomum ehrenbergi* charakteristische Schizocoel bilden. Von besonderen Bildungen des Parenchyms ist einmal das sowohl dorsal wie ventral unterhalb der Haut gelegene feinmaschige Reticulum (Fig. 38, 40 *pad, pav*), sowie vor allem das System der Dorsoventralmuskulatur zu erwähnen. Ersteres wird von Zellen gebildet, die sich reich verästeln und bindegewebigen Charakter annehmen, das letztere zeigt sich in seinen

ersten Anfängen bereits auf dem Stadium der Fig. 37 in Gestalt spindelförmiger Zellen (Fig. 37 *dvm*), die sich zu Muskelzellen umwandeln. Im Stadium der Fig. 38 ist sodann die Ausbildung dieser sagittalen Muskulatur schon weiter fortgeschritten, so daß sie beim ausgeschlüpften Tier bereits annähernd den definitiven Zustand erreicht hat.

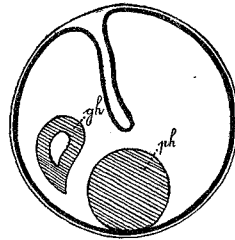
Bildung der Stäbchen. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos, einige Zeit nachdem die Epidermis an ihrer Außenfläche sich mit Wimpern bedeckt hat (Fig. 38 *ep*), bemerkt man in ihren Zellen — und zwar zuerst am Vorder- und Hinterende — eine äußerst zarte und feine, fibrilläre Strichelung, die sich allmählich zunächst über die Bauchseite, dann auch über den Rücken ausdehnt. Es scheint sich hierin die erste Anlage der Stäbchen zu dokumentieren, die beim jungen ausgeschlüpften Tier (Fig. 40) bereits die ganze Haut erfüllen, während nur vereinzelte Zellen innerhalb des Parenchyms zu finden sind, die als Stäbchenbildungszellen des erwachsenen Tieres (*sd*) zu bezeichnen wären. v. GRAFF (1882) hat bereits auf dies letztere, von ihm ebenfalls bei Jungen von *Mesostomum ehrenbergi* beobachtete Verhalten gestützt eine Entstehung der ersten Stäbchen des jungen Tieres innerhalb der Epidermiszellen angenommen; ich glaube, daß diese Ansicht durch den Nachweis der in ihnen während des embryonalen Lebens auftretenden, auf einen derartigen Differenzierungsvorgang hindeutenden, fibrillären Strichelung wesentlich unterstützt wird.

b. Bildung der äußeren Körperform.

Bis zum Stadium der Fig. 37 besitzt der Embryo, der das ganze Ei ausfüllt, die diesem eigne kugelförmige oder ovoide Gestalt. Während er bei andern Arten, die einen mehr rundlichen Körper besitzen (vgl. *Bothromesostomum personatum*), in diesem Zustande die Eischale verläßt, erfolgt hier bei dem im erwachsenen Zustande stark abgeplatteten *Mesostomum ehrenbergi* das Ausschlüpfen noch nicht sofort, wenn auch im übrigen die Entwicklung beendet ist und der Embryo, der innerhalb der Eihüllen langsam zu rotieren beginnt und mit dem Pharynx mitunter einzelne schwache Schluckbewegungen ausführt, sich bei künstlicher Frühgeburt, durch Zersprengen der Eihüllen, als lebensfähig erweist. Vielmehr vollzieht sich vorher an ihm noch ein verhältnismäßig beträchtlicher Wachstumsprozeß, der den Übergang von der Kugelgestalt des Embryos zu der flachgestreckten Körperform des fertigen Wurms herbeiführt.

Es geschieht dies in der Weise, daß vor allem die Haut des

Embryos infolge zunehmender Abplattung der Zellen eine sehr erhebliche Oberflächenvergrößerung erfährt und daher entweder unter Zusammendrückung der weichen Dorsalseite die festere — weil die großen Organe enthaltende — ventrale Seite von vorn und hinten her umwächst (Fig. 38) oder aber sich direkt von der dorsalen Seite her in den Embryo einstülpt (Textfig. I), der dabei je nachdem über die Bauchseite oder die Rückenseite stark zusammengekrümmt wird. Gleichzeitig wird dabei das Vorderende des Embryos, das ursprünglich unmittelbar vor dem Hirn gelegen war (Fig. 30, 33, 37), nicht unbeträchtlich verlagert, während das Hirn sein ursprüngliches Lageverhältnis zum Schlund beibehält (Fig. 38, Textfig. I) und dadurch tief in das Innere des Embryos zu liegen kommt. Eine zweite Folge dieser Einkrümmung ist, wie die beiden zuletzt genannten Figuren unmittelbar zeigen, die erhebliche Abplattung und Längsstreckung, die der Embryo durch sie erfährt, so daß er, wenn er nunmehr die Eihüllen (Eihaut und Hüllenmembran) verläßt, sofort seine definitive Körpergestalt besitzt. Die nach dem Ausschlüpfen sofort munter umherschwimmenden Jungen unterscheiden sich von den erwachsenen Tieren außer durch ihre geringere Größe nur noch durch den unreifen Zustand ihres Geschlechtsapparates.



Textfig. I.
Schematischer Längsschnitt durch ein Sommeri von *Mesostomum ehrenbergi* mit fertig entwickeltem und dorsal zusammengekrümmtem Embryo.

B. Die Entwicklung der Sommerier von *Bothromesostomum personatum*.

1. Bildung der Eier.

Die Bildung hellschaliger Sommerier bei dem dunkelgefärbten *Bothromesostomum personatum* ist bisher nur von FUHRMANN (1894) beobachtet worden. Vorher hatte HALLEZ (1878) angegeben, daß diese Art nur dunkle, hartschalige Wintereier zu bilden imstande sei¹, ebenso hatte BRAUN (1885) bei ihr nur Wintereier gefunden. In neuester Zeit endlich führt DORNER (1902) an, bei *Bothromesostomum personatum* ebenfalls nur Wintereier, niemals aber Sommerier, wie sie FUHRMANN beschreibt, gesehen zu haben². Vielleicht kommt also,

¹ Über seine hierauf basierte Ansicht von der Bedeutung der Sommerieibildung als einer besonderen Schutzvorrichtung der durchsichtigen Turbellarien vgl. meine kürzlich erschienene Arbeit (1903).

² Dagegen soll das verwandte *Bothromesostomum essenii* BRAUN, wie DORNER und vor ihm BRAUN angibt, sowohl Sommer- wie Wintereier bilden.

wenn diese Autoren die Erzeugung von Sommeriern bei *Bothromesostomum personatum* nicht etwa doch übersehen haben, ihre Bildung nur bei Individuen bestimmter Gegenden (Schweiz, Elsaß) vor.

Der Prozeß der Sommeriebildung bei *Bothromesostomum personatum* weicht in einer ganzen Reihe von Punkten von dem gleichen Vorgang bei *Mesostomum ehrenbergi* ab. Demgemäß ist natürlich auch die Gestalt und das Aussehen der Sommerierer hier wesentlich anders als dort.

Wie ich bereits in meiner früheren, die biologischen Verhältnisse der Eibildung bei den Mesostomiden behandelnden Arbeit (1903) auseinandergesetzt habe, ist für die charakteristische Gestaltung der Sommerierer von *Mesostomum ehrenbergi* der Umstand maßgebend, daß ihre Bildung zu einer außerordentlich frühen Zeit erfolgt, in der die Geschlechtsorgane des sie erzeugenden Tieres, vor allem die Dotterstöcke, noch weit davon entfernt sind, ihre volle Reife erlangt zu haben. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse bei *Bothromesostomum personatum*. Hier beginnt die Bildung der Sommerierer erst verhältnismäßig kurze Zeit vor Anfang der Wintereiertracht, wenn die Geschlechtsorgane bereits verhältnismäßig weit entwickelt sind; und indem diese bald darauf ihren definitiven Ausbildungszustand erreichen, geht schließlich die Periode der Sommeriebildung ganz allmählich in die der Wintereibildung über. Da ich in meiner früheren Arbeit die Schilderung der hierbei zu beobachtenden Erscheinungen etwas kurz gehalten habe, ist es nunmehr am Platz, ihrer in eingehenderer Weise gerecht zu werden.

In erster Linie ist hervorzuheben, daß die Versorgung der Sommerierer mit Dottermaterial infolge des höheren Ausbildungsgrades der Dotterstöcke bei *Bothromesostomum personatum* einen ganz andern Umfang erreicht wie bei *Mesostomum ehrenbergi*. Während hier die Dotterstöcke zur Zeit der Sommeriebildung noch so unentwickelt sind, daß sie pro Keimzelle nur 40—50 sehr kleine und nur wenig Dottermaterial enthaltende Dotterzellen zu liefern imstande sind (gegen 300—400 Dotterzellen in der Wintereiperiode) und demnach die Sommerierer (Fig. 2) anfangs nur einen Durchmesser von 0,06—0,08 mm besitzen, der erst im Laufe der Entwicklung durch Flüssigkeitsaufnahme von außen her zu seiner normalen Größe von etwa 0,4 mm heranwächst, erhalten bei *Bothromesostomum personatum* die Sommerierer von vornherein den zu ihrer Entwicklung erforderlichen Nährstoff in Gestalt mehrerer Hunderte von Dotterzellen (Fig. 42), die mit Dottermaterial reichlich beladen sind.

Infolge davon besitzen sie natürlicherweise nach ihrer Bildung sofort ihre definitive Größe (ungefähr 0,2 mm Durchmesser), die sie, ohne noch weiter zu wachsen, während ihrer ganzen Entwicklung beibehalten. Dotterzellenreichtum und während der ganzen Entwicklung sich gleichbleibende Größe bilden also die beiden wesentlichsten Merkmale, durch die sich die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* von denen von *Mesostomum ehrenbergi* unterscheiden.

Die beiden ebengenannten Eigenschaften sind aber gleichzeitig auch den Wintereiern (vgl. Fig. 41) eigentümlich, so daß also die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* in diesem Punkte mit den Wintereiern übereinstimmen. Der Übergang von der einen zur andern Eiart wird aber noch viel deutlicher, wenn man folgende Tatsachen berücksichtigt. Untersucht man eine größere Anzahl Individuen von *Bothromesostomum personatum*, so findet man regelmäßig¹, daß eine Reihe von ihnen gleichzeitig Sommer- und Wintereier (d. h. hell- und dunkelschalige Eier) und außerdem oftmals noch eine Anzahl bereits ausgeschlüpfter, im Innern des Muttertieres herumkriechender Jungen enthält, was bei *Mesostomum ehrenbergi* — normalerweise wenigstens — niemals der Fall ist. Wie ich bereits früher (1903) hervorgehoben habe, ist diese Erscheinung als Zeichen dafür aufzufassen, daß bei *Bothromesostomum personatum* die Bildung der Sommereier erst so spät beginnt, daß ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist, wenn die Wintereiperiode anfängt; bei *Mesostomum ehrenbergi* dagegen sind beide Eibildungsperioden zeitlich durch einen Zwischenraum getrennt, dessen Dauer die für die Entwicklung der Sommereier notwendige Zeit noch um 3—4 Tage übertrifft, so daß also die aus den Sommereiern ausschlüpfenden Jungen bereits geboren sind, wenn die Wintereibildung beginnt. Sieht man nun genauer zu, so findet man oftmals weiter, daß bei *Bothromesostomum personatum* die hellchaligen Sommereier nicht sämtlich gleich gebildet sind, sondern sowohl, was den Grad ihrer Entwicklung, wie ihre Größe und die Beschaffenheit ihrer Schale betrifft, untereinander gewisse Verschiedenheiten aufweisen. Zunächst läßt sich konstatieren, daß die Sommereier innerhalb ein und desselben Individuums sich nicht sämtlich auf annähernd der gleichen Entwicklungsstufe befinden, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, sondern verschiedene Alterszustände

¹ Meine Angaben beziehen sich auf die bei Straßburg in den Monaten Juni, Juli und August vorkommenden Exemplare von *Bothromesostomum personatum*; ähnliches hat auch BRAUN (1885) bei *Bothromesostomum essenii* gefunden.

repräsentieren, die sich in folgende drei Gruppen einteilen lassen: 1) Eier, aus denen die Jungen eben im Ausschlüpfen begriffen oder bereits ausgeschlüpft sind, 2) Eier, die einen mehr oder minder unvollständig entwickelten Embryo enthalten und 3) Eier, die sich noch in den ersten Teilungsstadien befinden, mithin erst verhältnismäßig kurze Zeit gebildet sein können. Was sodann die Größe der Sommereier betrifft, so lassen sich — und zwar nicht nur bei den Eiern verschiedener Individuen, sondern oftmals auch bei denen, die sich innerhalb eines einzigen Individuums finden — ganz erhebliche Schwankungen beobachten, indem ihre Durchmesser zwischen den Grenzen von 0,18 bis 0,24 mm sich bewegen können. Die Beschaffenheit der Schale endlich zeigt insofern Verschiedenheiten, als neben vollkommen farblosen, äußerst zarten Hüllen, wie sie auch z. B. den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* eigen sind, etwas festere Schalen vorkommen, die einen gelblichen bis bräunlichen Ton besitzen, der an die Färbung der Winterierschalen erinnert, nur daß er der geringeren Dicke der Schale entsprechend hier viel lichter und durchsichtiger erscheint als dort.

Es ist nun von größtem Interesse festzustellen, daß diese Unterschiede im Entwicklungsgrad, in Größe und Schalenbeschaffenheit der Eier nicht willkürlich und unabhängig voneinander vorkommen, sondern in engem Zusammenhang miteinander stehen, insofern als die zuletzt gebildeten Sommereier (d. h. die Eier, deren Entwicklungszustand im Moment der Untersuchung der am wenigsten vorangeschrittene ist) gleichzeitig den größten Durchmesser und die am intensivsten gefärbte Schale besitzen, während die vorher gebildeten Eier kleiner und ihre Schalen weniger gefärbt oder ganz farblos sind. Es ergibt sich hieraus mit vollkommener Sicherheit, daß die Sommereier bei *Bothromesostomum personatum* nicht, wie bei *Mesostomum ehrenbergi* eine einzige, lange vor der Periode der Winter-eier gebildete und von diesen völlig verschiedene Generation darstellen, sondern kurz vor der Wintereiperiode in mehreren Schüben nacheinander gebildet werden, wobei die einzelnen Generationen der Sommereier allmählich mehr und mehr den Winteriern selbst ähnlich werden. Von Anfang an stimmen sie mit diesen — im Gegensatz zu den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — in den zwei Merkmalen des Dotter-reichtums und der Konstanz ihrer Größe während der Dauer der ganzen Entwicklung überein, und ihre wesentlichen Unterschiede gegenüber jenen, Zartheit und Farblosigkeit der Schale, sowie geringere Größe werden im Laufe ihrer aufeinanderfolgenden Generationen

mehr und mehr ausgeglichen. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß bei *Bothromesostomum personatum* Sommer- und Winterbildung ineinander übergehen.

Auf die biologischen Konsequenzen dieser Feststellungen für die Bedeutung und Entstehung der Sommereier aus den Wintereiern habe ich hier nicht weiter einzugehen, um so weniger, da dies bereits an anderer Stelle (1903, vgl. auch S. 217) geschehen ist. Dagegen müssen noch einige Einzelheiten über das Aussehen der Sommereier nach ihrer Bildung nachgeholt werden.

Die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* (Fig. 42) sind von rundlicher, oftmals etwas länglich ovoider Gestalt. Die Länge ihres Durchmessers schwankt zwischen 0,18 und 0,24 mm; als Durchschnitt können 0,2 mm gerechnet werden. Ihre Schale ist, wenn farblos, sehr dünn, etwas dicker dagegen in den Fällen, in denen sie den an die Schalen der Wintereier erinnernden bräunlichgelben Farbenton besitzt; irgend eine besondere Struktur ist an ihr unmittelbar nach ihrer Bildung nicht nachzuweisen. Außer der Keimzelle umschließt sie in der Regel mehrere Hunderte (etwa 300—400) von Dotterzellen. Zweimal habe ich jedoch »taube« Eier gefunden, d. h. leere Schalen, die in ihrem Innern außer einer klaren Flüssigkeit nur einige krümelige Detritusmassen enthielten.

Die Keimzelle liegt im Inneren des Eies meist mehr oder weniger in der Mitte, ringsum von Dotterzellen umgeben, in einzelnen Fällen jedoch ganz exzentrisch und der Schale genähert (Fig. 44). Ihr Durchmesser beträgt im ruhenden Zustand 0,03—0,033 mm (Fig. 43), ihr Aussehen sowie das Verhalten ihres Kernes und Kernkörperchens ist dem der Keimzelle in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* sehr ähnlich.

Ganz anders dagegen verhalten sich hier die Dotterzellen. Ihre Gestalt (Fig. 42 *d*) erscheint auf Schnitten durch eben gebildete Eier unregelmäßig polygonal, bei unbestimmten Konturen; an Größe können sie der Keimzelle nahezu gleichkommen. Ihre Kerne färben sich außerordentlich stark, so daß deswegen ihre genauere Struktur nicht zu ermitteln ist. In dem nur schwach sich färbenden Plasma der Dotterzellen sind massenhafte kleine und größere Tröpfchen einer Flüssigkeit von öligtigem, überaus starkem Lichtbrechungsvermögen eingeschlossen, die das Dottermaterial vollständig undurchsichtig machen, so daß die lebenden Eier mit farbloser Schale bei auffallendem Licht weißlich erscheinen. Auf den Schnitten verleihen diese Tropfen den Dotterzellen ein nahezu schaumiges Aussehen,

besonders bei gewissen Färbungen (Boraxkarmin [Figg. 42—46], Hämatoxylin), bei denen sie so gut wie gar keinen Farbstoff annehmen¹. Dagegen tingieren sie sich sehr stark mit Anilinfarbstoffen (Eosin) und Indigo, so daß sich bei Anwendung von Hämatoxylin-Eosin oder des Borax-Indigkarmin-Gemisches sehr schöne Doppelfärbungen der Eier erzielen lassen. Besonders charakteristisch für das färberische Verhalten der Dotterkugeln ist hier wie bei andern Eiern der Umstand, daß sie durch Beizen für Hämatoxylin aufnahmefähig werden; man erhält daher bei Anwendung der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode Bilder, in denen alle Dottertropfen, die größten wie die kleinsten, tief blauschwarz gefärbt sind (Fig. 47).

Die ursprüngliche Gestalt der Dotterzellen bleibt aber nur ganz kurze Zeit erhalten. Oftmals findet man schon im eben gebildeten Ei eine Reihe von Erscheinungen, die ihren völligen Zerfall einleiten. Der Zerfall der Dotterzellen dokumentiert sich darin, daß ihre ursprünglich vorhandenen Grenzen (vgl. Fig. 42) gegeneinander vollständig verschwinden, so daß die Dottermasse alsdann ein einheitliches Konglomerat zahlreicher, größerer oder kleinerer Dottertropfen darstellt, deren Zwischenräume von einer anfangs noch verhältnismäßig deutlichen, gleichmäßig schwach gefärbten Masse, — vielleicht den verschmolzenen Resten des ehemaligen Dotterzellenplasmas — ausgefüllt werden (Figg. 43, 44). Diese anscheinend plasmatische Zwischenmasse verschwindet aber in den folgenden Stadien immer mehr und mehr, indem sie wahrscheinlich verflüssigt wird. Ebenso gehen auch die Kerne der Dotterzellen verhältnismäßig rasch zugrunde, da schon kurz nach Beginn der Zerfallserscheinungen nur noch einzelne Überreste von ihnen innerhalb kleiner Plasmainseln zu erkennen sind (Fig. 44 *d*₁).

Gleichzeitig verschmelzen die meisten der kleinen und kleinsten Dottertröpfchen zu etwas größeren Kugeln, an denen man anfangs noch ihre Entstehung aus mehreren kleineren Tröpfchen nicht selten mehr oder minder deutlich erkennen kann (s. die mit *d* bezeichneten Dotterkugeln in den Figg. 44, 46, 47 *c*), und die später, nach vollendeter Verschmelzung ein ganz außerordentlich hohes Lichtbrechungsvermögen besitzen. Ich habe diesem Verhalten nur in ganz wenigen Figuren (Figg. 59, 60 *a, b*) Rechnung getragen, sonst aber meist die Dotterkugeln nur als einfache Kreise gezeichnet.

¹ In älteren derartigen Präparaten, die ich seit einigen Jahren in Kanadabalsam eingeschlossen aufbewahre, findet man nicht selten im Innern der Dottertropfen eine Anzahl kleiner kristallähnlicher Körperchen ausgeschieden.

Der Uterus ist bei *Bothromesostomum personatum* insofern ähnlich gebaut wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, als er ebenfalls die Gestalt eines H besitzt, indem er am Atrium mit zwei quer und etwas dorsalwärts verlaufenden Gängen beginnt, die sich lateral je in einen auf- und absteigenden Ast (Längsschenkel) gabeln. Diese Längsschenkel bilden jedoch hier im Gegensatz zu *Mesostomum ehrenbergi*, wo die einzelnen Eier in ihnen perlschnurartig hintereinander aufgereiht liegen, große weite Hohlräume, deren Wandungen so wenig fest die Eier umschließen, daß diese oft zu zweien oder dreien neben- und übereinandergelagert bei den Bewegungen des Tieres sich ungehindert aneinander verschieben können. Von einer Dreigliederung des Uterus, wie sie BRAUN (1885) von *Bothromesostomum essenii* beschreibt, ist bei *Bothromesostomum personatum* keine Spur wahrzunehmen. Demzufolge findet man hier die Eier aus den verschiedenen Generationen innerhalb der Uterusschenkel vollständig durcheinandergewürfelt liegen, wie sie sich eben bei den durch die Bewegungen des Tieres bedingten, gegenseitigen Verschiebungen zufällig angeordnet haben.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

Wie bei der verschiedenen Gestalt der Sommer Eier von *Bothromesostomum personatum* und *Mesostomum ehrenbergi* und insbesondere bei dem vollkommen verschiedenen Verhalten ihrer Dotterzellen nicht anders zu erwarten ist, zeigen auch die Entwicklungsvorgänge bei beiden Formen eine ganze Reihe von Verschiedenheiten, wenn auch natürlicherweise, was die Hauptzüge ihres Verlaufs anbetrifft, im wesentlichen Übereinstimmung herrscht. So hat denn im folgenden das Hauptgewicht auf der Darstellung der unterscheidenden Momente zu liegen, während dagegen die Schilderung der Punkte, in denen die Verhältnisse hier und dort die gleichen sind, möglichst kurz gehalten werden kann, da diese ja in den vorausgegangenen Abschnitten eine ausführliche Beschreibung erfahren haben.

Wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, so findet auch hier bei *Bothromesostomum personatum* die Besamung der Keimzelle auf ihrem Weg aus dem keimbereitenden Teil des Eierstocks in den Uterus beim Passieren des Receptaculum seminis statt. Man kann dann im fertig gebildeten Ei mitunter noch den kaum veränderten Achsenfaden des Spermatozoons innerhalb der Keimzelle liegend antreffen, genau so wie das in Fig. 41, allerdings von einem Winter ei von *Mesostomum ehrenbergi*, dargestellt ist. Auch die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge vollziehen sich erst nach Bildung des Eies und zwar wahrscheinlich in ganz

ähnlicher Weise wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, wie ich aus den Stadien, die ich davon zu Gesicht bekommen habe, schließe. Sie genauer zu verfolgen, ist mit sehr großen Schwierigkeiten verknüpft, da die Eier gerade in diesen ersten Entwicklungsstadien sehr schlecht zu schneiden sind. Die Dotterzellen werden nämlich durch die Masse der in ihnen aufgespeicherten Dotterkugeln äußerst spröde und springen, da sie in dieser Zeit untereinander noch wenig zusammenhängen, sehr leicht aus den Schnitten heraus, wobei sie oftmals die Keimzelle oder Teile derselben mit wegreißen. Dazu kommt noch der Umstand, daß man es bei der Untersuchung hier ganz auf den Zufall ankommen lassen muß, ob man unter den geschnittenen Eiern auch wirklich die gewünschten Stadien antrifft. Während man bei *Mesostomum ehrenbergi* infolge der Durchsichtigkeit der ganzen Tiere und der in ihnen enthaltenen Eier vor dem Schneiden sich ziemlich genau davon überzeugen kann, was man für Stadien vor sich hat, muß man bei *Bothromesostomum personatum* infolge der völligen Undurchsichtigkeit der Tiere und Eier aufs Geratewohl darauf los schneiden, nur um in vielen Fällen schließlich die betrübende Erfahrung zu machen, daß keine der gefertigten Serien das gesuchte Stadium enthält.

Mit denselben Schwierigkeiten hat natürlicherweise auch die Feststellung der ersten Teilungsvorgänge zu kämpfen, wobei noch hinzukommt, daß man hier durch das Herausspringen einzelner Blastomeren noch leichter zu Vorstellungen gelangen kann, die den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen¹. Ich möchte mich daher auch hier mit der Angabe begnügen, daß der Teilungsprozeß in den Sommeriern von *Bothromesostomum personatum* höchstwahrscheinlich denselben Verlauf nimmt wie bei *Mesostomum ehrenbergi*. Wie die Figg. 44 und 45 zeigen, liefert die erste Teilung ganz ähnlich wie dort ein Makromer *A* und ein sehr viel kleineres Mikromer *B*. Sofort danach bereitet sich das Makromer zu einer zweiten Teilung vor (Fig. 45) und schnürt alsdann ein zweites etwas kleineres Mikromer *C* ab (Fig. 46). Es wird sodann noch ein drittes Mikromer gebildet,

¹ So erklärt sich die irrige Angabe, daß sich die Keimzelle zuerst in zwei annähernd gleich große Blastomeren teilt, in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) daraus, daß der Schnitt, auf den sich diese Angabe stützt, keinem Zweizellenstadium, sondern höchstwahrscheinlich einem Dreizellenstadium (vgl. Fig. 46) angehört. Der auf den die »zwei annähernd gleich großen Blastomeren« enthaltenden Schnitt folgende Schnitt zeigt nämlich eine Lücke, die ich erst später bemerkt habe, und aus der, wie ich vermute, das Makromer beim Schneiden herausgesprungen ist.

worauf sich dann alle vier Blastomeren — und zwar wahrscheinlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi* zuerst die Mikromeren *B* und *C* — der Reihe nach teilen. Von den Befunden, die in meinen Präparaten dafür sprechen, reproduziere ich nur einen, und zwar in Fig. 47, die in drei aufeinanderfolgenden Schnitten ein Achtzellenstadium mit sechs Mikromeren und zwei Makromeren (A_1 und A_2) zeigt. Dieses Stadium würde ungefähr dem in Fig. 13 dargestellten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entsprechen, wenn man sich dort die Teilung des Mikromers *D* bereits vollzogen denkt. Der Grund, warum ich die Identität der Teilungsvorgänge hier und dort nicht mit voller Sicherheit behaupten kann, liegt darin, daß meine Präparate zufällig keine Bilder enthalten, die die Teilung der zuerst gebildeten Mikromeren *B* und *C* zeigen. Noch mehr Zeit aber, als ich bisher schon dafür verwandt hatte, an die Herstellung weiterer Schnittserien zwecks Erlangung dieser Stadien zu setzen, dazu konnte ich mich in Anbetracht der geringen Wichtigkeit des dadurch etwa zu gewinnenden Ergebnisses nicht entschließen.

Nach dem Achtzellenstadium folgen wie bei *Mesostomum ehrenbergi* die weiteren Teilungen der Blastomeren rasch aufeinander, wie z. B. Fig. 48, ein Schnitt durch ein Stadium von 25 oder 26 Zellen, lehrt, indem von elf hier getroffenen Blastomeren nicht weniger als neun karyokinetische Kerne aufweisen. Durch diese regen Teilungen, deren Verfolgung im einzelnen natürlich ebensowenig möglich ist als bei *Mesostomum ehrenbergi*, steigt die Zahl der Blastomeren sehr schnell; das Resultat des Teilungsprozesses ist daher schließlich hier das gleiche wie dort: die Herstellung eines Haufens zahlreicher und annähernd gleichartiger Blastomeren, der zunächst keinerlei Differenzierungen erkennen läßt und als Embryonalanlage bezeichnet werden soll (Fig. 49).

Während selbstverständlicherweise im Verlauf des Teilungsprozesses die einzelnen Blastomeren an Größe rasch abgenommen haben, hat gleichzeitig die Gesamtmasse der Embryonalanlage gegenüber der Masse der Keimzelle eine beträchtliche Vergrößerung erfahren, wie ein Vergleich der Figg. 42 und 49 unmittelbar lehrt. Ich würde über diese Erscheinung, die gleicherweise auch bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 17 mit den darauf folgenden Figuren) zu beobachten ist, weiter kein Wort verlieren, wenn nicht hier bei *Bothromesostomum personatum* gewisse Besonderheiten zu beobachten wären, die eine Erwähnung nötig machen. Es ist von vornherein klar, daß das Anwachsen des Gesamtvolumens der Blastomerenmasse während ihrer Teilungen durch

Resorption und Assimilation von Teilen der sie umgebenden Dottermasse geschehen muß, da eine Aufnahme von Flüssigkeit von außen her, wie dies bei *Mesostomum ehrenbergi* der Fall ist, nicht stattfindet. Immerhin ist wohl anzunehmen, daß in der Regel die Dotterkugeln vor ihrer Resorbierung erst völlig verflüssigt werden, so daß es sich hier um einen analogen Vorgang wie dort handeln würde; in einzelnen Fällen, besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung, kann man aber auch erkennen, daß Dotterpartikelchen direkt ins Innere der Blastomeren aufgenommen werden (*rd* in Fig. 47 *b* und *c*). Den Einwand, daß es sich bei den hier innerhalb der Blastomeren zu beobachtenden schwarz gefärbten Kügelchen um Kunstprodukte, wie Farbstoffniederschläge oder aber um ursprünglich außerhalb der Zellen gelegene und erst beim Schneiden in diese hineinverschobene Dottertröpfchen handeln könnte, glaube ich nach meinen Präparaten ausschließen zu können. Von den in den Blastomeren der Fig. 47 *b* sichtbaren Karyomeriten unterscheiden sie sich durch ihre Größe und das Fehlen der jene umgebenden hellen Höfe, sowie auch durch etwas andere Färbung, außerdem aber finden sie sich auch in zur Teilung sich vorbereitenden Blastomeren (Fig. 47 *c*), wo eine jede Verwechslung mit Karyomeriten ausgeschlossen ist.

3. Entwicklungsvorgänge bis zum Ausschlüpfen des Embryos.

Auch die nunmehr zu schildernden Entwicklungsvorgänge nehmen, von gewissen charakteristischen Unterschieden abgesehen, im großen und ganzen einen ähnlichen Verlauf, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*. Ich kann mich daher vielfach auf die dort gefundenen Verhältnisse berufen, was den Gang der Darstellung sehr erleichtert. Denn da es infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse von *Bothromesostomum personatum* unmöglich ist, die so überaus eigentümlichen Vorgänge bei der Bildung des Embryos auch am lebenden Ei zu studieren, ist man zu ihrer Feststellung ausschließlich auf die Kombination von Serienschnitten angewiesen, deren Verständnis aber ohne die Kenntnis der bei *Mesostomum ehrenbergi* beobachteten Verhältnisse sehr viel schwieriger sein würde.

In dem zuletzt betrachteten Stadium (Fig. 49) bildete die Embryonalanlage einen im Innern der Dottermasse gelegenen, unregelmäßig begrenzten Haufen zahlreicher Zellen, die wie das Vorherrschen der ruhenden Kerne beweist, ihre regen Teilungen eingestellt haben. Da auf den Schnitten keine Zellgrenzen mehr zu erkennen sind, wird wie in den entsprechenden Stadien von *Mesostomum ehrenbergi* ein

syncytiales Verhalten vorgetäuscht; indessen läßt sich durch Zerzupfen lebender Eier nachweisen, daß die einzelnen Blastomeren deutlich gegeneinander abgegrenzt sind.

Man erkennt aber aus Fig. 49 weiter noch folgendes. Die Embryonalanlage ist, wie der Schnitt beweist, nicht kuglig, was bei einer nach allen Seiten hin gleichmäßigen Teilung und Ausbreitung der Blastomeren der Fall sein müßte, sondern etwa scheibenförmig, indem eine ihrer Achsen den beiden andern gegenüber verkürzt erscheint. Gleichzeitig ist die Embryonalanlage im Innern des Eies derart exzentrisch gelegen, daß sie sich ganz innerhalb einer Hemisphäre desselben befindet, und zwar fällt die vertikale Achse dieser Hemisphäre mit der kürzesten der drei Achsen der Embryonalanlage zusammen. Es beweist dies, daß ein bestimmt gerichtetes Wachstum der Embryonalanlage stattfindet, das wie bei *Mesostomum ehrenbergi* eine polare Differenzierung des Eies herbeiführt. Vom Stadium der Fig. 49 ab kann daher an dem Ei mit Rücksicht auf die späteren Verhältnisse eine dorsale und eine ventrale Hemisphäre unterschieden werden: die dorsale enthält ausschließlich Dottermasse (Dotterhemisphäre), innerhalb der ventralen befindet sich die Embryonalanlage; im Gegensatz zu *Mesostomum ehrenbergi* liegt sie jedoch der Eischale (Fig. 49 s) nicht direkt an, sondern wird von ihr durch einen verhältnismäßig recht beträchtlichen Streifen von Dottermasse (*d*) getrennt.

Durchmustert man die ganze Serie, von der Fig. 49 den mittelsten Schnitt darstellt, so fällt an ihr weiter nichts Besonderes auf: man findet zuerst einige Schnitte, auf denen nur Dottermasse getroffen ist; dann beginnt die Embryonalanlage sichtbar zu werden; diese breitet sich aus, erreicht schließlich die in Fig. 49 abgebildete größte Ausdehnung und nimmt dann wieder an Größe ab; nachdem sie verschwunden ist, enthalten die Schnitte ebenso wie zu Anfang nur noch Dottermasse.

Betrachtet man dagegen etwas ältere Stadien, so findet man eine Reihe weiterer Veränderungen. Ich verweise hierfür auf Fig. 50 *a—i*, wo ich von einem derartigen Ei diejenigen Schnitte gezeichnet habe¹, auf

¹ Zum Verständnis der Figuren sei angeführt, daß in ihnen nur die Gesamtumrisse sowohl der Eihülle wie der Embryonalanlage mit dem Zeichenapparat gezeichnet worden sind. Die Zellen der Embryonalanlage sind dagegen in dem Umriß derselben nur schematisch durch kleine Kreischen angedeutet, die Kugeln der Dottermasse aber, die in dem Raum zwischen der die Eischale bezeichnenden äußeren Umrißlinie und der Embryonalanlage gelegen sind, überhaupt nicht gezeichnet worden.

denen die Embryonalanlage getroffen ist, während die übrigen Schnitte der Serie, die nur Dottermasse enthalten, selbstverständlich fortgelassen worden sind. Man ersieht hier zunächst aus den Schnitten *b—f*, daß die Hauptmasse der Embryonalanlage sich in zwei annähernd symmetrische Hälften (*gh, gh*) gesondert hat, während auf den beiden folgenden Schnitten *g* und *h* in der Mitte, also gerade an der Stelle, wo auf den vorhergehenden Schnitten die trennende Ebene zwischen den beiden symmetrischen Hälften hindurchging, eine kugelige Zellenanhäufung (*ph*) zu erkennen ist. Nach den Verhältnissen, die wir von *Mesostomum ehrenbergi* kennen gelernt haben, kann es keinem Zweifel unterliegen, wie diese Befunde zu deuten sind: es handelt sich hier um eine Embryonalanlage, die dem in Fig. 26 dargestellten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entspricht, und zwar stellen die Schnitte der Fig. 50 schräge Querschnitte durch dieselbe dar (etwa in derselben Richtung, die die in Fig. 25 eingetragenen, mit 23 bezeichneten Pfeile angeben). Durch die symmetrische Sonderung (Schnitt *b—f*) ist zunächst die Bilateralität der Embryonalanlage hergestellt worden, indem die Achse, in der diese Sonderung durch die Embryonalanlage verläuft, zu der Dorsoventralachse, die bereits im Stadium der Fig. 49 gegeben war, senkrecht steht und mit ihr die Medianebene bestimmt. Gleichzeitig sind auf den Schnitten aber auch schon die ersten Organanlagen erkennbar, indem die Verdickungen *gh, gh* der Schnitte *c—e* die paarige Anlage des Gehirns, die zentrale unpaare Zellenanhäufung *ph* auf den Schnitten *g* und *h* dagegen die erste Anlage der Pharyngealmasse darstellt. Dadurch wird die völlige Orientierung der in den Schnitten der Fig. 50 wiedergegebenen Embryonalanlage ermöglicht: Schnitt *a* hat ihr Vorder-, Schnitt *i* ihr Hinterende getroffen.

Die Richtigkeit der soeben vorgetragenen Deutung wird unmittelbar durch die Betrachtung der folgenden Stadien (Fig. 51) bewiesen. Die in Fig. 51 *a—g* abgebildete Serie stellt sieben aufeinanderfolgende Schnitte dar, die man sich als etwas schräge Frontalschnitte durch eine etwas ältere Embryonalanlage als Fig. 50 zu denken hat. Auch hier findet man vorn (Schnitt *b* und *c*) zuerst die paarige Gehirn-anlage (*gh, gh*) — als solche durch die paarige Ausbildung der LEYDIGSchen Punktsubstanz deutlich charakterisiert — getroffen, während auf Schnitt *d* (vgl. dazu Fig. 31 von *Mesostomum ehrenbergi*) sodann die Anlage der Pharyngealmasse sichtbar wird. Man erkennt gleichzeitig aber schon hier, daß sich von ihr nach hinten zu eine streifenförmige Masse abzusondern beginnt, die der ersten Anlage des zukünftigen

Genitalapparates entspricht. Es differenzieren sich also auch bei *Bothromesostomum personatum* ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi* Schlund- und Genitalanlage ($ph + gn$ in Schnitt *d* und *e*, Fig. 51) erst nachträglich aus einer anfangs gemeinsamen Anlage (ph in Schnitt *g* und *h*, Fig. 50).

Dank der Kenntnis der vorher bei *Mesostomum ehrenbergi* konstatierten Verhältnisse gelingt es leicht, die aus den Schnitten der in den Figg. 50 und 51 abgebildeten Serien von *Bothromesostomum personatum* sich ergebenden Entwicklungsvorgänge, die die Herstellung der bilateralen Symmetrie und die Bildung der ersten Organanlagen innerhalb der Embryonalanlage herbeiführen, zu verstehen. Da ich aber zu Beginn meiner Untersuchungen nur über ganz spärliches Material von *Mesostomum ehrenbergi* verfügte und im wesentlichen auf die Untersuchung der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* angewiesen war, wird man es begreifen, welche Schwierigkeiten es bereitete, aus der Fülle der oft recht bizarren Bilder, die die Embryonalanlage auf den Schnittserien durch die ohne vorherige Orientierung aufs Geratewohl geschnittenen Sommereier darbot, ein Verständnis der komplizierten und dabei so eigenartigen Entwicklungsvorgänge zu gewinnen.

Wie bei *Mesostomum ehrenbergi* so erfolgt auch hier die Herstellung der bilateralen Symmetrie und die Bildung der ersten Organanlagen, ohne daß an der Embryonalanlage irgend welche Spuren einer Differenzierung von Keimblättern zu erkennen sind. Daher kommt es, daß ebenso wie dort erst jetzt, also in einem verhältnismäßig späten Stadium, die Ausbildung der Epidermis beginnt.

Die Differenzierung der Epidermis nimmt hier, bei *Bothromesostomum personatum*, etwas längere Zeit in Anspruch und die dabei sich abspielenden Vorgänge lassen sich daher klarer beobachten als bei *Mesostomum ehrenbergi*, wo die ganze Bildung sich sehr rasch vollzieht. Ich werde daher hier bei der Darstellung der dabei zutage tretenden Verhältnisse etwas ausführlicher zu verweilen haben.

Ehe ich jedoch auf die Schilderung der Epidermisbildung selbst eingehen kann, muß ich noch einen Umstand hervorheben, durch den sich die Art und Weise, in der bei *Bothromesostomum personatum* die bilaterale Symmetrie der Embryonalanlage hergestellt wird, von den bei *Mesostomum ehrenbergi* zu beobachtenden Verhältnissen unterscheidet. Bei dem letzteren gibt sich die Ausbildung der Bilateralität darin zu erkennen, daß die Zellen der Embryonalanlage sich zu beiden Seiten der Medianebene symmetrisch anordnen, ohne daß ein wirklicher Längsspalt zwischen beiden Hälften der Embryonalanlage zustande

kommt (vgl. Fig. 23). Bei *Bothrosomostomum personatum* dagegen weicht die Embryonalanlage bei dem ersten Auftreten der bilateralen Symmetrie (Fig. 50) tatsächlich in zwei deutlich voneinander getrennte Hälften auseinander, die nur vorn durch die ineinander übergehenden Gehirnganglien (Schnitt *c*), ventral durch eine schmale Zellenbrücke (Schnitt *e* und *f*) und hinten durch die kuglige Masse der Pharyngealanlage (Schnitt *g* und *h*) miteinander in Verbindung stehen. Dieser mediane — wenn auch, wie gesagt, die Embryonalanlage nicht vollständig durchschneidende — Längsspalt, der selbstverständlich von Dottermasse ausgefüllt wird (vgl. Fig. 53, Schnitt *b*), bleibt auch während der nun folgenden Stadien (Figg. 51, 52, 53) bestehen und gibt sich darin zu erkennen, daß die Embryonalanlage dorsal durch einen mächtigen Dotterpfropf der Länge nach tief ausgehöhlt wird, während sie ventral durch einen in der Medianebene längs verlaufenden, verhältnismäßig schmalen Dotterstreifen (*d* in Fig. 52, Schnitt *a* und *b*) rinnenartig eingebuchtet wird.

Mit dieser Trennung der Embryonalanlage in zwei symmetrische Hälften hängt nun die paarige Anlage der Epidermis, wie sie hier bei *Bothrosomostomum personatum* vollkommen klar in Erscheinung tritt — während sie bei *Mesostomum ehrenbergi* sehr wenig deutlich war — aufs innigste zusammen. Die ersten Anfänge der Epidermisbildung sind bereits in Stadien zu erkennen (Fig. 52), wo die paarigen Gehirnanlagen (Schnitt *a*, *gh*) noch nicht zu dem unpaaren Gehirn verschmolzen sind. Man bemerkt hier, daß jederseits die Zellen der ventralen peripherischen Schicht (*ep*) sich von den übrigen etwas absondern und zwar beginnt diese Sonderung in der Gegend der beiden Gehirnganglien (Schnitt *a*), während sie weiter nach hinten (Schnitt *b*) weniger deutlich ist. Mit vollkommener Bestimmtheit aber läßt sich schon hier feststellen, daß diese Anlage der Epidermis der paarigen Gehirnanlage entsprechend von vornherein paarig auftritt und daß ihre beiden symmetrischen Hälften von Anfang an durch den ventral in die Embryonalanlage sich vorwölbenden medianen Dotterlängsstreifen (*d*) völlig voneinander getrennt werden. In den folgenden Stadien schreitet die Differenzierung der Epidermis auf der Ventralseite allmählich von vorn nach hinten fort, indem die Zellen der peripherischen Schicht allmählich mehr und mehr an Plasma gewinnen und unter Annahme einer annähernd kubischen Gestalt sich egalisieren und zu einer epithelialen Schicht zusammenschließen. Auf diese Weise entstehen allmählich zwei symmetrische Epidermishälften (*ep* in Fig. 53 *a—c*), die schließlich die Embryonalanlage, in der

inzwischen durch Verschmelzung der beiden Hirnganglien das unpaare Gehirn sich gebildet hat (*gh* in Fig. 53, Schnitt *a*), in ihrer ganzen Ausdehnung ventral und seitlich überkleiden, ohne doch irgendwie in der ventralen Mittellinie miteinander zusammenzuhängen. Der ventrale Dotterlängsstreifen bildet auch hier, wiewohl er schwächer geworden ist, noch immer das Hindernis für die Vereinigung der beiden Epidermishälften.

Diese so überaus charakteristische Paarigkeit der Epidermisanlage hat aber eine weitere, höchst eigentümliche Erscheinung zur Folge, die aus den Figg. 52 (Schnitt *b*) und 53 (Schnitt *c*) ohne weiteres sich ergibt. Während nämlich bei *Mesostomum ehrenbergi* das Pharyngealepithel aus einer soliden, in die kuglige Anlage der Pharyngealmuskulatur sich hineinstülpenden Einwucherung der Epidermis — deren paarige Hälften sich ja unmittelbar nach ihrer Entstehung ventral vereinigen — hervorgeht (vgl. Fig. 32 *phe*), ist das hier bei *Bothromesostomum personatum* nicht der Fall und zwar deshalb, weil zur Zeit, wo die Schlundauskleidung sich bildet, in der Mitte der Bauchseite unterhalb der Anlage der Schlundmuskulatur (*ph* in Schnitt *b*, Fig. 52) noch keine Epidermis vorhanden ist. Infolgedessen geht hier die Bildung der Schlundauskleidung auf eine ganz andre Weise vor sich. Man erkennt aus Schnitt *b* in Fig. 52, daß hier die Kerne der innersten Zellen (*phe*) der Pharyngealmasse (*ph*) etwas auseinanderweichen und sich in einer ganz bestimmten Weise anordnen, die durchaus der typischen Gestalt entspricht, die das zukünftige Schlundepithel besitzt. Dieses entsteht dann in den folgenden Stadien, indem die in dem Schnitt *b* der Fig. 52 nur durch ihre besondere Anordnung charakterisierten Zellen im Innern der Pharyngealmasse sich zu einer einheitlichen, epithelialen Schicht zusammenschließen (*phe* in Schnitt *c*, Fig. 53) und sich gegen die übrigen Zellen der Schlundmuskulaturanlage durch eine scharfe Grenzlinie absetzen, während gleichzeitig nach innen zu ein Lumen auftritt. Die Gestalt des derart gebildeten Pharyngealepithels ist im wesentlichen die gleiche, wie wir sie seinerzeit bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 33 *phe*) kennen gelernt hatten, wie besonders daraus hervorgeht, daß auch hier von vornherein die Anlagen der beiden Pharyngealtaschen angedeutet sind. Die Art und Weise der Entstehung ist aber hier und dort himmelweit verschieden: was dort aus einer Einstülpung des ventralen Epithels hervorgegangen ist, ist hier vollkommen unabhängig von der Epidermis entstanden, die ja, wie der Querschnitt *c* der Fig. 53 lehrt, in beträchtlicher Entfernung rechts und links vom Pharynx aufhört.

Das Pharyngealepithel wird vielmehr hier bei *Bothromesostomum personatum* in loco differenziert, d. h. es wird am Orte seiner definitiven Lage innerhalb der Zellen der Schlundmuskulaturanlage gebildet.

Beinahe noch schöner als an den Querschnitten läßt sich die von der Epidermis unabhängige Differenzierung der Schlundauskleidung auf Sagittalschnitten demonstrieren. Ich verweise hierfür auf Fig. 55, die einen derartigen, etwas schrägen Sagittalschnitt darstellt. Wäre der Schnitt genau sagittal ausgefallen, so würden auf ihm außer vorn am Gehirn (*gh*) überhaupt keine Epidermiszellen (*ep*) zu erkennen sein, da in der Mittellinie der Bauchseite der bereits mehrfach beschriebene Dotterlängsstreif (*d*) sich in die Embryonalanlage vorwölbt und daher hier den Zusammenschluß der beiden Epidermishälften verhindert. Da derartige Bilder aber viel weniger instruktiv sind, habe ich statt dessen einen etwas schräg ausgefallenen Schnitt gewählt, dessen Schnitttrichtung durch die in dem schrägen Frontalschnitt der Fig. 56 eingetragenen, mit den Zahlen 55 bezeichneten Pfeile angedeutet wird. Man findet hier vorn zunächst die rechte Gehirnhälfte (*gh*) getroffen und diese in ihrer ganzen Ausdehnung von der Epidermis (*ep*) überkleidet. Nach der Mitte des Schnittes zu hört ventralwärts die Epidermis auf, und es tritt statt dessen der in der Mittellinie gelegene ventrale Dotterlängsstreif in Erscheinung. Geht man weiter nach hinten, so hört, nachdem man die Mittellinie überschritten hat, der Dotterlängsstreif wieder auf, und man erkennt nunmehr wieder ein Stück Epidermis (*ep*₁), das diesmal aber der linken Epidermishälfte angehört, die der von rechts vorn nach links hinten verlaufende Schnitt hier getroffen hat. In der Mitte des Schnittes findet man den kugligen Pharynx (*ph*) und dahinter den Anschnitt der Genitalanlage (*gn*). Im Innern der Pharyngealmasse ist das Schlundepithel in seiner typischen Gestalt ausgebildet; seine vollständige Unabhängigkeit von der Epidermis leuchtet wohl auf den ersten Blick ein. In gleicher Weise ist das Fehlen eines Zusammenhangs zwischen der Epidermis (*ep*) und dem Pharyngealepithel (*phe*) auch aus dem in Fig. 56 dargestellten, schrägen (vgl. die mit 56 bezeichneten Pfeile in Fig. 55) Frontalschnitt durch eine Embryonalanlage des gleichen Alters zu erkennen. Die Figur ist besonders lehrreich, wenn man sie mit dem in Fig. 35 abgebildeten, ganz ähnlich geführten Schnitt durch ein entsprechendes Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* vergleicht, wo natürlicherweise Epidermis und Schlundepithel direkt ineinander übergehen.

Wie aus den Figg. 52—56 hervorgeht, hat sich während der Entwicklungsvorgänge, die die Differenzierung der Epidermis herbeiführen, die Embryonalanlage mehr und mehr der Eihaut der ventralen Hemisphäre genähert, so daß sie dieser schließlich teilweise, und zwar so weit als die Epidermis ausgebildet ist, — also lateralwärts — direkt anliegt (Figg. 55, 56). Der vollständige Kontakt zwischen Embryonalanlage und Eihaut wird dagegen durch ebendenselben ventralen Dotterstreifen, der sich zwischen die beiden Hälften der Epidermis einkeilt (Fig. 55), zunächst noch verhindert. So kommt es, daß hier bei *Bothromesostomum personatum* ein Stadium, das dem in den Figg. 28 und 33 abgebildeten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entspräche, zunächst noch nicht erreicht wird. Während man dort (vgl. Fig. 28a) die Embryonalanlage mit einer Schüssel vergleichen konnte, deren periphere Wand von der einheitlichen Epidermis gebildet wurde, müßte man hier, wenn man den Vergleich auch auf *Bothromesostomum personatum* übertragen wollte, betonen, daß die von der Embryonalanlage gebildete Schüssel an ihrer Peripherie einen ventralen, medianen Längssprung — den Zwischenraum zwischen den beiden Epidermishälften — aufweist, einen Längssprung, der aber dadurch verkittet ist, daß er von dem ventralen Dotterlängsstreifen ausgefüllt wird.

Erst längere Zeit nach erfolgter Bildung des Schlundepithels schließt sich die Epidermis auch an der Bauchseite und zwar derart, daß die beiden Epidermishälften sich ganz allmählich längs der ventralen Mittellinie von vorn nach hinten in einer Längsnaht vereinigen, wobei gleichzeitig der zwischen Embryonalanlage und Eihaut gelegene Dotterstreifen resorbiert wird. Die Anfänge dieses Vorgangs sind aus den sukzessiven Frontalschnitten der Fig. 54 ersichtlich. Der vorderste Schnitt (a) weist bereits eine einheitliche und der Eihaut direkt anliegende Epidermis auf, auf dem ventralwärts darauf folgenden Schnitt ist die Vereinigung der beiden Epidermishälften durch eine von der Gehirnmasse sich abspaltende Zelle (x) erkenntlich, während auf den folgenden Schnitten die Epidermis in der Mitte weit klafft und dementsprechend auch Dotterkugeln zwischen Embryonalanlage und Eihaut sich finden. Indem nun die hier in Fig. 54 erst beginnende Vereinigung der beiden Epidermishälften in der gleichen Weise unter Resorption des Dotterlängsstreifens allmählich weiter von vorn nach hinten fortschreitet, kommt es schließlich dahin, daß die ganze Ventralseite der Embryonalanlage von einer einheitlichen Epidermisschicht überzogen wird, die der Eihaut überall unmittelbar anliegt. Der direkte Kontakt zwischen Epidermis und Eihaut bezieht sich jedoch

nur auf die Ventralseite; dorsalwärts dagegen ragt die Epidermis zunächst noch allseitig, soweit sie überhaupt gebildet ist, mit unregelmäßigen Zacken zwischen die Dotterkugeln hinein (Fig. 55), um zwischen ihnen alsdann aufzuhören. Auf diese Weise kommen überaus eigentümliche Bilder zustande, wie z. B. der in Fig. 57 dargestellte, ein wenig schräg ausgefallene Frontalschnitt zeigt (vgl. die mit 57 bezeichneten Pfeile in Fig. 55, die die Schnittrichtung andeuten). Die Epidermis ist hier, soweit sie vom Schnitt getroffen ist, ringsum von Dottermasse umgeben, ihr kontinuierlicher Verband hört allmählich nach hinten zu, da die Schnittrichtung hier dorsalwärts ansteigt, auf; nur einzelne Zellen bezeichnen hier an den Stellen, wo der Schnitt die dorsalen zackigen Ausläufer der Epidermis getroffen hat, ihren Verlauf. Man erkennt hier so recht die Schüsselform der Embryonalanlage, in die sich die Dottermasse der dorsalen Eihemisphäre überall hineinsenkt (vgl. auch Fig. 55). Im Zentrum der Schüssel liegt, gefolgt von der Genitalanlage, die kugelige Pharynxanlage, von der auf dem Schnitt der Fig. 57 nur die dorsale Vorwölbung der epithelialen Auskleidung, die die Anlage der inneren Pharyngealtasche (*ph.t.*) darstellt, getroffen ist.

Die derart durch Abspaltung der peripheren Zellenlage an der Ventralseite der Embryonalanlage gebildete Epidermisschicht enthält aber, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, bereits das Material für die gesamte Hautbedeckung des zukünftigen jungen Wurmes, indem die epitheliale Bekleidung der Rückenseite nicht etwa durch Differenzierung neuer Epidermiszellen hergestellt wird, sondern vielmehr dadurch, daß die Zellen der ventralen Schicht sich mehr und mehr abplatteten und in die Breite und Länge strecken, wie aus der Verteilung und Anordnung ihrer Kerne (Fig. 58 *ep*) ohne weiteres hervorgeht. Infolgedessen schiebt sich die Epidermis unter Resorption der zwischen ihr und der Eihaut gelegenen Dottermasse allmählich längs der Eihaut mehr und mehr dorsalwärts in die Höhe und umwächst auf diese Weise nicht nur die Embryonalanlage, sondern auch die dorsale Dotterhemisphäre (Fig. 58). Auch hier wird also ähnlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi* infolge der Umwachsung der Dottermasse der Embryo nicht von der Embryonalanlage allein, sondern von dieser im Verein mit der Dottermasse gebildet; wenn auch die letztere hierbei nur die ausschließlich passive — und vergängliche — Rolle spielt, einen Raum innerhalb des Embryos auszufüllen, der späterhin von andern Bildungen des Embryos selbst — Darm und Parenchym — eingenommen wird.

Während dieser Umwachsung der Dottermasse durch die Epidermis geht gleichzeitig die Ausbildung des Pharyngealapparates vor sich, dessen Anlage wir in Fig. 55 kennen gelernt hatten. Auf die Einzelheiten dabei einzugehen, kann ich mir ersparen, da, wie die Figg. 58 und 59 lehren, der ganze Vorgang — sowohl die Bildung der beiden Pharyngealtaschen wie die Differenzierung der Muskulatur, der Pharyngealzellen und der Bewimperung — genau den gleichen Verlauf nimmt, wie ich ihn von *Mesostomum ehrenbergi* ausführlich beschrieben habe (S. 247 ff.). Auch was die Entwicklung des definitiven Gehirns (*gh*) aus der ursprünglich paarigen Anlage (Figg. 50—52) betrifft, genügt nach der früheren Beschreibung der entsprechenden Verhältnisse von *Mesostomum ehrenbergi* wohl der einfache Hinweis auf die Figg. 50—57.

Mit der vollendeten Umwachsung der Dottermasse durch die Epidermis ist sodann aber auch die Embryonalentwicklung bei *Bothromesostomum personatum* beendet, da der Embryo — ohne daß inzwischen weitere Veränderungen an ihm sich vollzogen haben — unmittelbar, nachdem die Epidermis allseitig gebildet ist, und die letzten der zwischen ihr und der Eihaut gelegenen Dotterkugeln resorbiert sind, sich mit Wimpern bedeckt, die Eischale sprengt und ausschlüpft. Das Sprengen der Eischale wird dadurch vorbereitet, daß ein etwa ein Drittel des Gesamtumfanges betragendes Schalenstück sich etwas stärker zusammenkrümmt und sich infolgedessen kappenartig von der übrigen Schale absetzt. In der kreisförmigen Zirkumferenz dieses kappenartigen Stückes scheint durch diesen Vorgang ein *locus minoris resistentiae* geschaffen zu werden, jedenfalls erfolgt regelmäßig in ihrem Verlauf der den Embryo von seiner Umhüllung befreiende Sprung der Schale und zwar meist derart, daß das abspringende kappenartige Stück sich nicht sofort vollständig abtrennt, sondern zunächst noch an einer Stelle dem übrigen Schalenrest — wie ein Deckel — ansitzen bleibt.

Durch dieses frühzeitige Ausschlüpfen der Jungen von *Bothromesostomum personatum* ist scheinbar ein Unterschied gegenüber den bei *Mesostomum ehrenbergi* sich findenden Verhältnissen gegeben, da sich eine große Zahl der Entwicklungsvorgänge, die sich dort noch an dem in der Eischale eingeschlossenen Embryo abspielen, hier erst postembryonal vollzieht. Immerhin ist das Ausschlüpfen der Jungen auch hier nicht etwa identisch mit ihrer Geburt; vielmehr bleiben sie während der ganzen, im folgenden Abschnitt zu beschreibenden postembryonalen Entwicklungsvorgänge im Innern des Mutter-

tieres eingeschlossen, in dessen weitgedehnten Uterusräumen sie sich lebhaft umherbewegen. Auch die Schalenreste bleiben zunächst noch im Uterus des Muttertieres liegen, um erst allmählich, wie dies auch bereits FUHRMANN (1894) beobachtet hat, durch die Geschlechtsöffnung herausgeschafft zu werden.

4. Postembryonale Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt der Jungen.

Die eben ausgeschlüpften Jungen von *Bothrosomostomum personatum* unterscheiden sich von dem in Fig. 58 abgebildeten Embryonalstadium wesentlich nur dadurch, daß ihre Epidermis vollständig entwickelt ist und Wimpern trägt, sowie durch einen etwas höheren Ausbildungsgrad des Pharyngealapparates (ähnlich wie in Fig. 59). Das Hirn ist zunächst noch augenlos und die ganze Körpergestalt nur sehr wenig gestreckt, noch fast kuglig zu nennen. Vom Darm ist noch keine Spur zu erblicken, vielmehr wird der ganze von der Epidermis umschlossene Innenraum der Tiere — von Hirn, Pharynx, Genitalanlage und zwei bis drei Reihen peripher gelegener, noch undifferenzierter Zellen abgesehen — vollständig von den stark lichtbrechenden Dotterkugeln ausgefüllt.

In den nächsten Stadien nun streckt sich der junge Wurm etwas mehr in die Länge (Fig. 59), bleibt aber zunächst im Querschnitt noch immer fast völlig drehrund (Fig. 60), um sich erst später auch im Querdurchmesser etwas abzuplatten. Mitunter findet man alsdann den Pharynx etwas hinter der Körpermitte gelegen (Fig. 59), wie dies auch FUHRMANN (1894) und JAWOROWSKI (1886) angeben. Allerdings habe ich ihn niemals so weit nach hinten verlagert gefunden, daß eine Ähnlichkeit mit den für die Gattung *Opisthomum* typischen Verhältnissen auch nur annähernd angedeutet gewesen wäre, wie dies JAWOROWSKI beobachtet haben will. Auf keinen Fall aber darf in dieser Verlagerung, selbst wenn sie sich gelegentlich wirklich derart hochgradig ausgeprägt darstellen sollte, ein Hinweis darauf erblickt werden, daß der Pharynx der Mesostomiden ursprünglich ähnlich wie bei den Opistomiden in der hinteren Körperhälfte gelegen hätte, oder gar darauf, daß die letzteren als die Stammformen der ersteren anzunehmen seien (JAWOROWSKI).

Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen besitzen die jungen Tiere noch kein Pigment und erscheinen daher zunächst rein schneeweiß. Erst etwas später findet sich ein bräunliches, körniges Pigment und zwar zuerst ausschließlich an der Ventralseite unterhalb der Epidermis (Fig. 59 *pg*). Es ist ein höchst reizvoller Anblick, die jungen Tiere

dieses Stadiums, wenn man sie aus dem Muttertier befreit hat, zu beobachten, wie sie rasch und behend umherschwimmend sich un-aufhörlich um ihre Längsachse drehen und dabei ihre bräunliche Bauchseite und ihre schneeweiße Rückenseite in stetem Wechsel sichtbar werden lassen. Die Zellen der Epidermis selbst sind anfangs frei von Pigment (Fig. 59) und weisen statt dessen nur die feine fibrilläre Strichelung auf, die ich schon bei *Mesostomum ehrenbergi* als den Anfang der Stäbchenbildung gedeutet habe. In etwas älteren Stadien tritt jedoch auch in ihrem Innern und zwar zunächst ebenfalls nur an der Ventralseite ein gelbbraunliches Pigment auf (Fig. 61, 62), das in den Zellen, wie man besonders am Vorder- und Hinterende des Körpers, wo die Epidermis etwas verdickt ist, erkennen kann, jeweils nur den peripheren Abschnitt einnimmt, die basale Hälfte aber frei läßt. Allmählich breitet sich sodann sowohl das unter wie innerhalb der Epidermis gelegene Pigment von der Bauchseite lateralwärts zur Rückenseite aufsteigend mehr und mehr über den ganzen Körper aus, so daß schließlich die Tiere vollständig pigmentiert sind; ihre Farbe ist zunächst hellbraun, wird aber bei zunehmender Dichtigkeit der Pigmentierung allmählich immer dunkler.

Um nunmehr, wie bei *Mesostomum ehrenbergi* zur Betrachtung der an den einzelnen Organsystemen sich weiterhin noch abspielenden Entwicklungsvorgänge überzugehen, so ist zunächst vom Hirn zu erwähnen, daß sich von ihm aus das periphere Nervensystem (vgl. Fig. 56 *ln*) in ganz ähnlicher Weise entwickelt, wie es dort beschrieben wurde. Auch die Entstehung der Augen nimmt einen ähnlichen Verlauf wie dort, besonders was den Umstand betrifft, daß auch hier die Bildung der von der LEYDIGSchen Punktsubstanz nach vorn zu den Augen ziehenden Faserzüge (Fig. 56 *aun*) der Bildung der Augen selbst vorausgeht. Gegenüber den bei *Mesostomum ehrenbergi* sich findenden Verhältnissen ist jedoch insofern ein Unterschied vorhanden, als die Augen nicht inmitten des Gehirns in unmittelbarer Nähe der Punktsubstanz entstehen, sondern ganz an seinem vorderen Ende durch Differenzierung der vordersten (Fig. 59, 61 *au*), an der Ursprungsstelle der vorderen Längsnerven (Fig. 62 *vn*) gelegenen Ganglienzellen. Im übrigen bedarf das Verhalten der Sehzellen mit ihrer gegen den Pigmentbecher zugekehrten Stiftchenkappe (Fig. 62 *sz*) keiner weiteren Beschreibung.

Auch der Schlundapparat verhält sich, wie bereits angegeben, fast genau so wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, vor allem finden sich auch hier die beiden charakteristischen Vierergruppen von Zellen mit

ihren ins Kreuz gestellten Kernen, die die innere Ausbildung des Schlundbulbusrohres liefern (Figg. 59, 61, 62). In Fig. 62 habe ich das zierliche Bild, das ein Querschnitt durch den Pharynx auf diesem Stadium liefert, in möglichst getreuer Weise dargestellt. Daß der äußere Mund, ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, durch eine sekundäre Epidermeseinstülpung entsteht, zeigen die Figg. 59 und 61 (*m*) aufs deutlichste, ebenso ist aus ihnen auch zu erkennen, daß die äußere Pharyngealtasche gegen den Mundbecher zunächst abgeschlossen bleibt.

Was das Wassergefäßsystem betrifft, dessen Entstehung aus den Figg. 60 *a* und *b* (*wg*) ersichtlich ist, so ist auch hier nichts Neues zu berichten, in gleicher Weise schließt sich auch das Verhalten des Genitalapparates vollkommen an die bei *Mesostomum ehrenbergi* beschriebenen Verhältnisse an.

Wesentlich anders verläuft dagegen hier die Entwicklung von Darm und Leibeshöhlenparenchym. Wie bereits erwähnt, findet sich bei den soeben aus der Eischale ausgeschlüpften Jungen noch keine Spur von beiden Bildungen, ihre Entstehung fällt vielmehr vollkommen in postembryonale Stadien und geht auf eine ebenso eigenartige, wie einfache Weise vor sich. Es treten nämlich inmitten der Masse der Dotterkugeln, die das ganze Tier ausfüllen, zuerst meist mehrere kleinere, wahrscheinlich von Flüssigkeit (nach Verflüssigung der Dotterkugeln) erfüllte Hohlräume auf, die zunächst von keinerlei Zellen umgeben sind. Diese Hohlräume fließen über dem Schlunde allmählich zu einem einzigen größeren Raum zusammen, der vorn bis in die Gehirngegend, hinten bis zur Genitalanlage reicht und damit die erste Anlage des Darmes bildet (Fig. 59 *dl*), indessen aber bloß das nackte Lumen desselben darstellt, da es ringsum von Dotterkugeln umgeben wird, aber noch keine epitheliale Auskleidung besitzt. Diese entsteht erst sekundär und zwar teilweise von den Zellen aus, die bereits in Stadien wie Fig. 55 dorsal der innern Pharyngealtasche aufsitzend zu erkennen sind — die also ähnlich wie die entsprechenden Zellen von *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 36 *da*) die am frühesten differenzierten Darmzellen (Fig. 59 *da*) zu sein scheinen — und teilweise von den zwei bis drei Schichten indifferenten Zellen, die, wie schon mehrfach ausgeführt, die Tiere in ihrem ganzen Umfange umgeben und sich anscheinend durch direkte und indirekte Teilungen rasch vermehren. Von diesen Zellen (*da*) findet man zuerst einzelne (Fig. 59), dann mehrere (Fig. 60 *a*) an den Rand des das Darmlumen bildenden Hohlraumes vorgerrückt, sie treten alsdann allmählich miteinander in Verbindung und umgeben schließlich

als einheitliche Schicht das Darmlumen vollständig (Fig. 61 *da*). Anfangs sind es noch verhältnismäßig wenig Zellen, die das Darmepithel bilden; es gesellt sich aber allmählich zu diesen ersten Darmzellen noch eine Anzahl ursprünglich zu den indifferenten Zellen gehöriger Zellen hinzu, so daß schließlich das Darmepithel mehr und mehr die massige Gestalt gewinnt, die es im definitiven Zustand besitzt, während gleichzeitig dadurch das anfangs sehr weite Darmlumen bis auf einen schmalen Längsspaltraum reduziert wird (Fig. 62 *dl*). Der Durchbruch der innern Pharyngealtasche in den Darm bereitet sich schon in etwas jüngeren Stadien vor, wie Fig. 60 *b* zeigt.

Auf genau die gleiche Weise wie die Herstellung des Darmes erfolgt aber gleichzeitig auch die Bildung der »Spaltleibeshöhle«, die hier ihren Namen im wahren Sinne des Wortes verdient. Außer in der Gegend des Darmes entstehen nämlich auch vor, hinter und neben ihm ähnliche Spalträume (*sh*) innerhalb der Dottermasse, die zunächst ohne zellige Auskleidung (Fig. 60 *a* und *b*) die ersten Anfänge der Schizocölbildung darstellen. Erst später treten dann auch an sie einzelne der indifferenten Zellen heran (Fig. 61 *sh*), um sie schließlich mehr oder minder vollständig zu umgeben und so das eigentliche zentrale Leibeshöhlenparenchym zu bilden. Etwas verschieden davon stellen sich die peripheren Teile des Parenchyms dar, das dorsal (Fig. 61 *pad*) ein lockeres, großmaschiges Geflecht, ventral (*pav*) dagegen ein äußerst dichtes Filzwerk bildet. Gleichzeitig entstehen ebenfalls auf Kosten indifferenten Zellen die übrigen histologischen Bildungen des Parenchyms, namentlich die Muskulatur und die zahlreichen Drüsenzellen des Körpers, auf die hier näher einzugehen zu weit führen würde. Ich möchte nur noch auf die ventral vom Gehirn auftretenden großen Drüsenzellen (Fig. 61 *dr*) hinweisen, die in den schon von O. SCHMIDT (1848) beschriebenen, genau in der Mittellinie zwischen Hirn und Schlund gelegenen ventralen Hautblindsack münden, dessen Entstehung in Gestalt einer unpaaren, nach innen zu Y-förmig sich gabelnden, aber blindendigen Einstülpung der Epidermis ebenfalls in diese Stadien fällt. Die Funktion dieses eigentümlichen Organs, das von O. SCHMIDT als eine vordere Mündung des Wassergefäßsystems angesehen wurde, ist völlig unbekannt. Trotzdem bereits BRAUN (1885) festgestellt hat, daß dieser Hautblindsack nichts mit den Exkretionskanälen zu tun hat, ist nach ihm JAWOROWSKI (1886) doch wieder für einen Zusammenhang beider Bildungen eingetreten, was aber nach meinen Beobachtungen sicher unrichtig ist.

In älteren Stadien schwinden sodann die im Innern (Fig. 61 *d*) des Körpers gelegenen Dotterkugeln mehr und mehr, womit gleichzeitig eine auffällige Vermehrung der indifferenten Zellen des Parenchyms Hand in Hand geht (Fig. 62). Ich möchte auf diese Vermehrung, die in gleicher Weise auch bei den Tricladen zu beobachten ist, ein ganz besonderes Gewicht legen, da sie mir die Erklärung für die so überaus hohe Regenerationsfähigkeit der Turbellarien zu liefern scheint.

In Stadien wie Fig. 62, welcher Schnitt von einem noch in der Mutter eingeschlossenen Tier stammt, sind die Jungen reif zur Geburt. Sie unterscheiden sich alsdann von den erwachsenen Tieren außer durch ihre Kleinheit und etwas geringere Pigmentierung wesentlich nur noch durch die unvollständige Ausbildung ihres Geschlechtsapparates.

C. Die Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum lingua* und *productum*.

Während die in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) gemachten Angaben sich auf *Mesostomum productum* beziehen, habe ich mich bei meinen weiteren Untersuchungen wesentlich an *Mesostomum lingua* gehalten, da mir von dieser Species aus dem neben dem zoologischen Institut gelegenen Teich des botanischen Gartens in bequemster Weise zu erlangendes Untersuchungsmaterial in reichlicher Menge zur Verfügung stand, während die Exemplare von *Mesostomum productum* in größerer Zahl nur in entfernteren Tümpeln und Gewässern der Umgebung Straßburgs erbeutet werden konnten. Es war dies für die Ergebnisse der Untersuchung deshalb gleichgültig, weil sowohl der Bau der Eier beider Species wie der Verlauf ihrer Entwicklung im wesentlichen der gleiche ist. Es ist aber zu beachten, daß der folgenden Darstellung, ebenso wie den Figuren der Taf. XIX, der größeren Einheit halber lediglich die bei *Mesostomum lingua* beobachteten Verhältnisse zugrunde liegen.

Noch eine zweite Bemerkung möchte ich vorausschicken. Wie schon eingangs dieser Arbeit ausgeführt wurde, nehmen die Sommereier von *Mesostomum lingua* (und *productum*) eine Mittelstellung zwischen den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* und *Bothromesostomum personatum* ein. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn dieser Umstand auch in dem Entwicklungsverlauf zur Geltung kommt, wie aus den folgenden Ausführungen sich sogleich ergeben wird. Um nun allzu häufigen Wiederholungen aus dem Wege zu gehen, sollen daher im folgenden nur die für *Mesostomum lingua* charakteristischen Verhältnisse

ausführlicher behandelt werden, während der allgemeine Gang der Entwicklung nach der in den vorausgegangenen Abschnitten gegebenen Darstellung als bekannt vorausgesetzt und daher nur in flüchtigen Umrissen angedeutet werden soll.

1. Bildung der Eier.

Die Sommereier von *Mesostomum lingua* besitzen im großen und ganzen eine Gestalt, die mehr an die der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* als an die von *Mesostomum ehrenbergi* erinnert. Wie dies bei den Eiern der erstgenannten Form der Fall ist, wird auch hier der Keimzelle von vornherein die zur Entwicklung nötige Dottermasse beigegeben. Infolgedessen ist eine nachträgliche Aufnahme von Nährflüssigkeit auf osmotischem Wege — wie bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — unnötig; es unterbleibt daher ein Anwachsen der Eier im Verlauf der Entwicklung, vielmehr besitzen sie von Anfang an ihre definitive Größe. Ihr Durchmesser, ungefähr 0,17 mm, ist etwas kleiner als der der Sommereier von *Bothromesostomum personatum*, ihre Gestalt oftmals die eines länglichen Ellipsoids (Fig. 68).

Gleichzeitig unterscheiden sie sich von den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* dadurch, daß sie nicht in mehreren Schüben unmittelbar vor den Wintereiern, sondern lange Zeit vor Beginn der Wintereierperiode gebildet werden, so daß daher, von pathologischen Fällen abgesehen, hier ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi* niemals beide Eiarten in demselben Individuum zu beobachten sind. Dementsprechend sind hier die Dotterstöcke zur Zeit der Sommereibildung noch verhältnismäßig weit von dem Zustand völliger Reife, den sie erst in der Wintereierperiode erreichen, entfernt, und die Dotterzellen der Sommereier von denen der Wintereier in verhältnismäßig hohem Grade verschieden.

Die Dotterzellen der Sommereier von *Mesostomum lingua* haben unmittelbar nach dem Verlassen des Dotterstockes eine unregelmäßige, amöboid sich verändernde Gestalt (Fig. 65 d). Sie sind verhältnismäßig plasmareich, besitzen große, von einer stärker tingierten Plasmanschicht umgebene, bläschenförmige Kerne mit großen, sich stark färbenden Nucleolen und enthalten nur wenige (1—3), allerdings ziemlich große, kuglige Dottertropfen. Diese Dotterkugeln sind stark lichtbrechend und zeigen dieselben Farbstoffreaktionen, wie die der Dotterzellen von *Bothromesostomum personatum*.

In diesem Zustand bleiben die Dotterzellen jedoch nur ganz kurze Zeit nach ihrem Austritt aus dem Dotterstock erhalten.

Unmittelbar nach der Bildung der Eischale scheinen sie zu zerfallen, so daß ich hier niemals Eier angetroffen habe, die noch intakte Dotterzellen besessen hätten, wie dies bei den beiden anderen Arten der Fall ist (vgl. Fig. 2 und 42). Über die höchst eigentümliche Art, wie dieser Zerfall vor sich geht, werde ich später berichten.

Über die Keimzellen, deren Durchmesser etwa 0,03 mm beträgt, ist nichts besonderes auszusagen, ihre Besamung erfolgt, wie Fig. 65 beweist, schon vor der Bildung der Eihaut beim Passieren des Receptaculum seminis. Die Eihaut selbst ist überaus zart und dünn und vollkommen durchscheinend.

Die Uteri stellen bei *Mesostomum lingua* ebenso wie bei *Bothromesostomum personatum* weite Hohlräume dar, in denen die Eier in mehreren Schichten nebeneinander Platz haben und demgemäß bei den Bewegungen des Muttertieres oftmals durcheinander gewürfelt werden. Sämtliche Eier desselben Individuums befinden sich jedoch, ähnlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, auf annähernd der gleichen Entwicklungsstufe; es kommt niemals vor, daß sie so weit verschiedenen Stadien angehören, wie dies bei *Bothromesostomum personatum* regelmäßig der Fall ist.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

Was die Reifungs- und Befruchtungserscheinungen, sowie den Teilungsprozeß betrifft, so kann ich mich äußerst kurz fassen und mich wesentlich mit dem Hinweis darauf begnügen, daß diese Vorgänge hier mit den von den beiden anderen Arten her bekannten Verhältnissen fast völlig übereinstimmen, wie z. B. Fig. 66 zeigt, die das Ergebnis der ersten Teilung, ein Makromer und ein Mikromer, darstellt. Fig. 67 gibt einen Schnitt durch ein Zwölfzellenstadium wieder, auf dem fünf Blastomeren getroffen sind. Die weiteren Teilungen sind in ihrem Verlauf nicht genauer zu verfolgen, sie liefern wie bei *Bothromesostomum personatum* schließlich einen inmitten der Dottermasse gelegenen Haufen von Blastomeren, die Embryonalanlage, an der irgendwelche besondere Differenzierungen nicht zu erkennen sind.

Von weit größerem Interesse ist dagegen hier das Verhalten der Dotterzellen, die, wie ich bereits oben erwähnt habe, unmittelbar nach der Bildung der Eihaut zerfallen. Der Zerfall beginnt damit, daß das Plasma der Dotterzellen untereinander verschmilzt, so daß zunächst eine einheitliche syncytiale Dottermasse zustande kommt, in deren Plasma die Dotterkugeln und die deutlich erkennbar

bleibenden Kerne eingebettet sind (Fig. 66 *d*). Allmählich verschwindet dann der größte Teil des Dotterzellenplasmas, indem er anscheinend verflüssigt wird (Fig. 67). Von hoher Wichtigkeit ist nun aber, daß dabei nicht auch die Kerne der ursprünglichen Dotterzellen sämtlich mit aufgelöst werden und zugrunde gehen, sondern daß im Gegenteil eine Anzahl von ihnen jeweils mitsamt einem Teile des Plasmas, das sie umgeben hatte, erhalten bleibt, und daß diese derart rekonstruierten Zellen sich nach und nach an der Peripherie des Eies dicht unter der Eischale ansammeln (Fig. 67 *d*₁). Diese Bildungen, die wir auch weiterhin antreffen werden, können wohl nur als Dotterzellen aufgefaßt werden, die sich ihres Dottermaterials entledigt haben; sie erinnern daher auch in diesem Punkte — ebenso wie durch ihre periphere Anordnung — an die Hüllzellen von *Mesostomum ehrenbergi*, die ja gleichfalls aus peripher gelegenen Dotterzellen, die ihren Vacuoleninhalt verlieren, hervorgehen. Es ist demnach wohl gerechtfertigt, wenn wir auch diese Bildungen von *Mesostomum lingua* als Hüllzellen bezeichnen.

Das Dottermaterial selbst ist nach dem Zerfall der Dotterzellen in Gestalt größerer und kleinerer, äußerst stark lichtbrechender, kugliger Tropfen innerhalb des ganzen Eies zerstreut (Fig. 67). Dabei erreichen die Dotterkugeln zum Teil eine viel bedeutendere Größe, als dies bei den Dotterkugeln von *Bothromesostomum personatum* der Fall war, ein Verhältnis, das ja auch schon an den noch innerhalb der Dotterzellen gelegenen Dottertropfen zu erkennen war. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin läßt sich auch hier konstatieren, daß die Blastomeren kleinere Dottertropfen (Fig. 67 *rd*) anscheinend zum Zwecke der Resorption direkt in sich aufnehmen.

Ein besonderer Fall, der mir ähnlicher Art zu sein scheint, ist in Fig. 65 dargestellt. In der Keimzelle, die sich in Vorbereitung zur Bildung des ersten Richtungskörperchens befindet, ist hier an dem einen Pol nahe der Peripherie ein mit Karmin stark gefärbtes, rundliches Körperchen (*x*) zu erkennen, das von einer Vacuole umschlossen ist, die sich auch noch auf dem folgenden Schnitt findet. Was dies Gebilde zu bedeuten hat, ist mir nicht ganz klar geworden. Der Spermakern kann es wohl kaum sein, da in der Keimzelle noch außerdem der Achsenfaden eines Spermatozoons (*sp*) zu erkennen ist, — es würde sonst hier ein Fall von Doppelbefruchtung vorliegen, — und da ferner der Spermakern sonst nicht von einer Vacuole umschlossen zu sein pflegt. Dagegen besitzt das Körperchen *x* eine auffallende Ähnlichkeit mit

den Nucleolen der umliegenden Dotterzellen, so daß ich es für nicht unmöglich halte, daß es sich hier um einen solchen handelt. Es würde dann anzunehmen sein, daß die Keimzelle eine Dotterzelle aufgenommen und assimiliert hätte, wobei das Kernkörperchen am längsten der Resorbierung Widerstand geleistet hätte. Für diese Auffassung würde auch der Umstand sprechen, daß die Keimzelle hier einen etwas größeren Durchmesser (etwa 0,041 mm) besitzt, als er normalerweise diesen Stadien zukommt.

3. Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt.

Wie bei den beiden anderen Arten, so gehen auch hier die Entwicklungsvorgänge, die von der undifferenzierten Embryonalanlage zur Bildung des Embryos hinüberleiten, den gleichen allgemeinen Gang, indem sie sich ebenfalls in den drei Akten der Herstellung der bilateralen Symmetrie, der Bildung der ersten Organanlagen und der Differenzierung der Epidermis abspielen. Während jedoch bei *Mesostomum ehrenbergi* alle drei Prozesse erst beginnen, nachdem die Embryonalanlage vollkommen in die eine Eihälfte zu liegen gekommen ist und mit ihrer Ventralseite die Eihaut überall direkt berührt (vgl. Fig. 23), während dagegen bei *Bothromesostomum personatum* dieselben Vorgänge an der ringsum von Dottermasse umgebenen Embryonalanlage sich vollziehen und der Kontakt zwischen ihr und der Eihaut erst nachträglich, nachdem die Differenzierung der Epidermis bereits begonnen hat (vgl. Fig. 53), hergestellt wird, fällt hier der Zeitpunkt, in dem Embryonalanlage und Eihaut zur Berührung kommen, mit der Zeit der Bildung der ersten Organanlagen zusammen, d. h. in die Mitte jener drei Entwicklungsakte. So kommt es, daß also auch in diesem, für das Bild des Entwicklungsverlaufes so wichtigen Punkte die Verhältnisse bei *Mesostomum lingua* eine zwischen den extremen Typen der beiden andern Arten vermittelnde Stellung einnehmen, wie dies ja schon mehrfach hervorgehoben wurde.

Zu der Zeit, wo innerhalb der Embryonalanlage die bilaterale Symmetrie sich ausbildet, — indem zuerst ihre Blastomeren sich symmetrisch anordnen, worauf das Ganze in zwei symmetrische Hälften auseinanderweicht (Fig. 68), — ist die Embryonalanlage noch rings von Dottermasse umgeben, die jedoch ventral nur noch eine einfache, dünne Schicht bildet, was natürlich auf dem Frontalschnitt der Fig. 68 nicht zum Ausdruck kommen kann. In etwas älteren Stadien dagegen, wenn die Bildung der Organanlagen deutlich in Erscheinung

tritt, findet man die Embryonalanlage ventralwärts mit der Eihaut in direkter Berührung. Ich habe in der Fig. 69 sämtliche Schnitte (Querschnitte) durch ein Ei dieses Alters abgebildet, auf denen die Embryonalanlage getroffen ist. Man erkennt vorn das Hirn (*gh*), charakterisiert durch die paarige Anlage der LEYDIGSchen Punktsubstanz (Schnitt *e*), und dahinter auf den Schnitten *e—g* die unpaar-kuglige Pharyngealmasse (*ph*). Auf Schnitt *h* liegen an der entsprechenden Stelle eine Anzahl großer Zellen mit mitotischen Kernen (*gn*); sie stellen die hier noch unmittelbar mit der Pharyngealmasse zusammenhängende, erst sekundär von ihr sich abspaltende Anlage des Genitalapparates dar. Der Vorgang der Organbildung bewegt sich also vollkommen in den von den beiden andern Arten her bekannten Bahnen.

Interessantere Erscheinungen treten dagegen zutage, wenn man die Verhältnisse der Epidermisbildung einer genaueren Betrachtung unterzieht. Diese beginnt unmittelbar nachdem die Ventralseite der Embryonalanlage mit der Eihaut in Kontakt gekommen ist, also nur kurze Zeit nachdem die Differenzierung der Organanlagen ihren Anfang genommen hat. Wie die Schnitte der Fig. 69 lehren, erfolgt auch hier die Bildung der Epidermis auf Kosten der ventralen peripheren Zellschicht der Embryonalanlage, indem die betreffenden Zellen sich aus dem Verbande der übrigen sondern, eine gleichmäßigeren, etwa kubische Gestalt annehmen und sich zu einem epithelialen Gefüge zusammenschließen. Die Sonderung nimmt dabei in der Gehirngegend ihren Anfang und ist daher auf den dieser entsprechenden Schnitten der Fig. 69 (*e* und *d*, *ep*) am weitesten vorgeschritten, während sie auf den mehr caudal gelegenen Schnitten (*e—h*) erst in ihren Anfängen begriffen ist. Wie bei *Bothrosostomum personatum* ist auch hier leicht zu konstatieren, daß die Epidermis nicht als einheitliche Bildung differenziert wird, sondern aus einer paarigen Anlage sich entwickelt, die mit der vorausgegangenen Sonderung der Embryonalanlage in zwei bilateral-symmetrische Hälften zusammenhängt. Die sukzessiven Querschnitte der Fig. 69 zeigen nämlich, daß auch hier, bei *Mesostomum lingua*, die Ventralseite der Embryonalanlage nicht sofort vollständig mit der Eihaut in Berührung tritt, und zwar aus dem Grunde, weil sie keine vollständig konvexe Oberfläche besitzt, sondern vielmehr aus der Zeit des ersten Auftretens der bilateralen Sonderung her in ihrer Mittellinie etwas eingeschnürt ist, so daß eine von vorn nach hinten verlaufende ventrale Rinne (vgl. in Fig. 68 die mit *d* bezeichnete Stelle) zustande kommt. In dieser

medianen Längsrinne erhält sich natürlich die Dottermasse auch dann noch, wenn im übrigen die Embryonalanlage der Eihaut direkt anliegt, und eben dieser ventrale Dotterlängsstreifen (Fig. 69) ist es, der den Zusammenschluß der beiden Epidermishälften in der Mittellinie der Bauchseite verzögert und die paarige Anlage der Körperhaut daher aufs deutlichste zur Anschauung bringt. Immerhin dauert dies paarige Stadium der Epidermisanlage nicht im entferntesten so lange wie bei *Bothriomesostomum personatum*. Vielmehr geht ebenfalls bereits aus Fig. 69 hervor, daß der ventrale Dotterlängsstreifen verhältnismäßig frühzeitig und zwar zuerst am Vorderende (Schnitt *a*) und von hier aus dann nach hinten fortschreitend resorbiert wird. So kommt es zu der interessanten Erscheinung, daß zu der Zeit, wo normalerweise die Bildung des Pharyngealepithels einzutreten pflegt, die Vereinigung der beiden Epidermishälften bereits so weit vorgeschritten ist, daß unmittelbar danach eine Verbindung der Epidermis mit der Schlundauskleidung hergestellt wird. Allerdings erfolgt auch hier die Differenzierung des Schlundepithels (*phe*) in loco, d. h. innerhalb der Zellen der zentralen kugeligen Pharyngealanlage (*ph*), wie sich aus geeigneten Schnitten (Fig. 70) ergibt. Betrachtet man aber nur wenig ältere Stadien, so müßte man, wenn nur derartige Bilder zur Verfügung ständen, zu der Ansicht kommen, daß die Schlundauskleidung unmittelbar von der Epidermis abstammt. Noch ein weiterer Punkt verdient bei diesen Vorgängen, die die Differenzierung der Epidermis herbeiführen, besondere Beachtung: das Verhalten der Hüllzellen nämlich und zwar deshalb, weil diese mit der Bildung der Epidermis zugrunde gehen. Wie Fig. 68 (*h*) zeigt, finden sie sich, solange die Embryonalanlage noch inmitten der Dottermasse gelegen ist, ringsum an der Peripherie der letzteren in größeren Zwischenräumen verstreut. Zu der Zeit aber, wo die Embryonalanlage ventral an die Eihaut herangerückt ist, gehen sie hier, da ihre Existenz anscheinend an das Vorhandensein von Dottermasse gebunden ist, teils zugrunde, teils werden sie nach der Mittellinie hin, wo sich ja der ventrale Dotterlängsstreifen noch einige Zeit erhält, verschoben, so daß man sie hier in verhältnismäßig großer Zahl antrifft (*h* in Fig. 69, Schnitte *c*, *d*, *f*, *g*).

Mit dem weiteren Fortschreiten der Epidermisbildung und der gleichzeitigen Resorption des Dotterlängsstreifens gehen sodann auch hier die meisten von ihnen zugrunde. Regelmäßig aber findet man unmittelbar vor der Vereinigung der beiden Epidermishälften eine oder zwei Hüllzellen in der typischen, aus Fig. 70 (*h*) ersichtlichen Lage —

genau in der Mittellinie der Bauchseite gelegen, wobei man sich erinnern wird, daß ich auch bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 27 h) ein ähnliches Verhalten beobachten konnte. Schließlich, nachdem die Epidermis an der Ventralseite vollständig ausgebildet ist, sind dann die Hüllzellen hier sämtlich verschwunden. In derselben Weise geht sodann auch der dorsal übrig gebliebene Rest der Hüllzellen (Fig. 70 h) zugrunde, sobald sich die Epidermis hierhin ausbreitet. Dies geschieht genau ebenso, wie bei den beiden anderen Arten, indem sich ihre Zellen abplatteln und infolgedessen der Eihaut folgend dorsalwärts an dieser hinaufschieben. Über die Bildung des Embryos, die wie dort durch Umwachsung nicht nur der Embryonalanlage, sondern auch der dorsalen Dotterhemisphäre zustande kommt, brauche ich daher keine weiteren Mitteilungen zu machen.

In gleicher Weise kann ich mich, was die weiteren Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt anbetrifft, kurz fassen, da hierbei wichtigere Besonderheiten nicht zu beobachten sind. Die Bildung der Wimpern und Stäbchen, des Hirns (Fig. 72 gh), der Augen und des Nervensystems geht genau so wie bei den beiden andern Arten vor sich. Auch die Entwicklung des Pharyngealapparates (Fig. 70, 71) nimmt einen ganz ähnlichen Verlauf, wenn auch in einzelnen, den feineren Bau betreffenden Einzelheiten, die auch am Pharynx der erwachsenen Tiere zu konstatieren sind, gewisse Abweichungen vorkommen. Ganz auf dieselbe Weise wie bei den beiden andern Arten erfolgt dagegen wiederum die Einstülpung des Mundbeckens und die Differenzierung des Wassergefäßsystems (Fig. 71 wg). In dem Bildungsmodus von Darm- und Leibeshöhle schließt sich *Mesostomum lingua* vollständig an *Bothromesostomum personatum* an, indem erst verhältnismäßig spät innerhalb der Dottermasse, die ursprünglich den ganzen Embryo gleichmäßig erfüllt (Fig. 71, 72 d), Hohlräume entstehen, die sodann von Zellen aus der peripheren indifferenten Zellenmasse umschlossen werden. Dagegen folgt *Mesostomum lingua* insofern dem Entwicklungstypus von *Mesostomum ehrenbergi*, als alle diese Vorgänge nicht postembryonal, sondern an dem innerhalb der Eihaut eingeschlossenen Embryo sich vollziehen. Infolgedessen wird auch hier der Übergang aus der embryonalen Kugelgestalt in die länglich gestreckte Wurmform durch eine ventrale oder dorsale Einkrümmung des Embryos innerhalb der Eihaut (vgl. Textfig. I, S. 255) vorbereitet, und damit zusammenhängend die scheinbare Verlagerung des Hirns in das Innere des Körpers durch die bei jenem Vorgang tatsächlich erfolgende Verschiebung des Vorderendes herbeigeführt.

D. Die Entwicklung der Wintereier.

In Anbetracht der außerordentlichen Schwierigkeiten, mit denen die Herstellung brauchbarer Schnittserien bei der Untersuchung der Wintereier verbunden ist, habe ich mich nur insoweit mit ihnen beschäftigt, als es nötig war, um die wesentlichsten Züge ihrer Entwicklung kennen zu lernen. Das Ergebnis dieser Untersuchungen kann in folgenden zwei Sätzen sofort vorweggenommen werden: es hat sich nämlich gezeigt, daß 1) die Entwicklung bei den Wintereiern aller von mir untersuchten vier Arten den gleichen Verlauf nimmt und 2) daß dieser Entwicklungsverlauf sich eng an die bei *Bothromesostomum personatum* beobachteten Verhältnisse anschließt.

1. Bildung der Eier.

Die eben gebildeten Wintereier (Fig. 41) gleichen den Sommeriern von *Bothromesostomum personatum* (Fig. 42) außerordentlich; einen wesentlichen — aber wie bereits gesagt (S. 258) bloß quantitativen — Unterschied bildet eigentlich nur die Schale, indem sie einmal viel dicker ist und ferner allmählich einen gelblichen, schließlich dunkelbraunrot werdenden Ton annimmt.

Von besonderem Interesse sind die eigentümlichen Gestaltverhältnisse, durch die sich die Wintereier der vier von mir untersuchten Arten und zahlreicher anderer Mesostomeen auszeichnen. Im Gegensatz zu den kugligen oder ellipsoidischen Sommeriern nämlich besitzen diese Wintereier eine nach dem Vorgange v. GRAFFS (1882) als platt zu bezeichnende Gestalt, d. h. sie stellen eigenartige Rotationskörper dar, die im Quetschpräparat kreisrund erscheinen, bei Betrachtung von der Seite her oder im Querschnitt aber sich als Scheiben oder Linsen erweisen, deren Seiten ein meist verschiedenes Wölbungsverhalten zeigen. Bald sind beide Seiten konvex, aber verschieden stark gekrümmt (Textfig. II *a*, S. 288), bald ist nur die eine Seite konvex, die andre dagegen plan oder sogar konkav (Textfig. II *b*), so daß das Ei Schüsselgestalt besitzt. Bei den Wintereiern einzelner Formen soll nach den Angaben O. SCHMIDTS (1858) sogar eine planplane, plan-konkave oder gar konkav-konkave Gestalt vorkommen. Ich selbst habe derartig extreme Typen niemals zu Gesicht bekommen, dagegen das Vorkommen der konvex-konkaven Eiform oftmals bei lebenden Individuen der von mir untersuchten Arten konstatieren können. Besonders leicht ist die Beobachtung bei jungen Sommertieren von *Mesostomum ehrenbergi* zu machen, wo man sich bei der

Durchsichtigkeit der Tiere vollkommen sicher von der Schüsselform der Wintererier überzeugen kann. Bei den andern Arten ist die Konstatierung etwas schwieriger, da man die Eier aus den Muttertieren isolieren muß, wobei sie dann von selbst fast regelmäßig auf die konkave Seite fallen und in dieser Lage natürlich kreisrund gewölbt erscheinen. Mit einiger Geduld, besonders wenn man das Wasser durch Zusatz einer Spur Gelatinelösung eindickt, gelingt es jedoch auch hier, ein Bild von der konvex-konkaven Seitenansicht, wie ich es in meiner soeben erschienenen Arbeit über die Sommer- und Wintererier der Rhabdocölen (1903) von *Bothromesostomum personatum* dargestellt habe, zu erhalten.

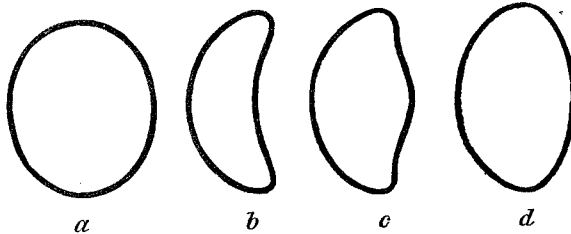
Es fragt sich nun, wie diese merkwürdige Gestalt der Wintererier zustande kommt?

Bereits SCHNEIDER (1873) hat festgestellt, daß die Wintererier von *Mesostomum ehrenbergi* noch nach der Ablage ihre Gestalt ändern, indem sie zuerst halbkuglig seien, dann nach einiger Zeit aber kuglig werden sollen. Diese Beobachtung ist, wie so viele andre Angaben SCHNEIDERS, die ich im Laufe meiner Untersuchungen bestätigen konnte, vollkommen richtig, aber sie ist unvollständig, insofern sie das Verhalten der Wintererier vor der Ablage unberücksichtigt läßt. Gerade die hierbei zu beobachtenden Verhältnisse liefern aber meines Erachtens die Antwort auf die oben gestellte Frage.

Wenn man junge Sommertiere von *Mesostomum ehrenbergi* in kleinen Glasdosen — einerlei ob einzeln oder jeweils zu mehreren — aufzieht, so kann man das Verhalten der Wintererier bei und nach ihrer Bildung leicht beobachten. Die Erzeugung von Wintereriern beginnt bereits 10—14 Tage nach der Geburt, da ja, wie ich früher (1903) auseinandergesetzt habe, die Sommertiere nicht die Fähigkeit besitzen, vor der Wintertracht zuerst Sommereier zu produzieren.

Die Wintererier erscheinen unmittelbar nach ihrer Bildung infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse rein weißlich, da ihre Schale zunächst noch völlig ungefärbt, also glashell durchscheinend ist. Wenn man derartige Eier isoliert, so findet man, daß die Schalensubstanz eine weiche, zähflüssige, klebrige und fadenziehende Masse darstellt, vor allem aber ist es wichtig, daß die Eier in diesem Zustand noch keineswegs eine platte, sondern eine mehr oder minder vollkommen kuglige oder ellipsoidische Gestalt besitzen (Fig. 41, Textfig. II a). Binnen verhältnismäßig kurzer Zeit erstarrt jedoch die Schale, wobei sie einen gelblichen Ton annimmt, der allmählich mehr und mehr ins

Braunrote übergeht¹. Gleichzeitig damit verändert sich scheinbar unvermittelt die Gestalt der Eier, indem sie nämlich, sobald ihre Schale dunkel geworden ist, nicht mehr kuglig sondern konkav-konvex geformt sind (Textfig. II b).



Textfig. II a—d.

Wintereier von *Mesostomum ehrenbergi* in Seitenansicht: a, unmittelbar nach der Bildung; b, kurze Zeit nach dem Erstarren der Schale; c und d, ältere Stadien.

Äußere Einflüsse, z. B. Kontraktionen der Uteruswandungen oder ein gegenseitiger Druck der Eier aufeinander, — woran man zunächst vielleicht denken könnte, — lassen sich für diese merkwürdige Gestaltveränderung der Wintereier kaum verantwortlich machen, da man die Eier bei den Bewegungen der Tiere sich innerhalb der Uteri hin- und herdrehen sieht, so daß sie keinesfalls irgendwelchen besonderen Druckverhältnissen ausgesetzt sein können. Es bleibt daher wohl nichts andres übrig, als die Ursache dieser Gestaltveränderung innerhalb der Eier selbst zu suchen.

Wie man sich nun erinnern wird, findet in den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum*, sowie von *Mesostomum lingua* und *productum* unmittelbar nach ihrer Bildung ein Zerfall der ihnen beigegebenen Dotterzellen statt, wobei zunächst ihr Plasma verflüssigt wird und die in ihnen ursprünglich eingeschlossen gewesenen Dotterkugeln sich eng aneinander legen (vgl. Fig. 42 und 43). Was aus der dabei entstehenden Flüssigkeit wird, läßt sich nur vermuten: ein Teil wird wahrscheinlich von der Keimzelle und den aus ihr hervorgegangenen Blastomeren resorbiert, ein anderer Teil vielleicht nach außen abgegeben. Bei den weichschaligen Sommereiern wird sich nun eine der-

¹ Der eigentümliche Prozeß, der den Schalen der Wintereier beim Erstarren den gelben, später braunrot werdenden Farbenton verleiht, wird durch die Konservierung nur abgeschwächt, aber nicht völlig verhindert. So kommt es, daß die Schale des der Fig. 41 zugrunde liegenden Wintereies gelblich gefärbt ist, obwohl sie zur Zeit seiner Konservierung vollkommen farblos war. Bei *Mesostomum lingua* zeigt die Schale der Wintereier, ehe sie beim Erstarren dunkelbraunrot wird, oftmals einen grünlichen Ton, wie dies schon O. SCHMIDT (1848) beobachtet hat.

artige geringe Flüssigkeitsabgabe kaum bemerkbar machen, indem die weiche Schale der durch diese Schrumpfung eintretenden, wohl auch kaum bedeutenden Verkleinerung des Eies allseitig folgen wird. Ganz anders muß dagegen diese Flüssigkeitsabgabe bei den Winteriern wirken, zumal wenn sie hier bei dem Zerfall der Dotterzellen, — der hier ebenso wie bei den Sommereiern stattfindet (vgl. Fig. 41 und 63), — infolge der größeren Mächtigkeit der Dottermasse stärker ist als bei jenen. Hier macht die Elastizität der hart gewordenen Schale eine allseitig gleichmäßige Schrumpfung unmöglich; die Folge ist daher, daß sich das Ei einseitig, wie ein Gummiball, einstülpt und auf diese Weise seine konkav-konvexe Gestalt (Textfig. II *b*) erhält.

Mit dieser Annahme, daß die konkav-konvexe Gestalt der Winterier einerseits durch einen Schrumpfungsprozeß infolge von Flüssigkeitsabgabe beim Zerfall der Dotterzellen, andererseits durch die Elastizität der Schale bedingt ist, stimmen nun auch die im weiteren Verlauf der Entwicklung an ihnen zu beobachtenden Erscheinungen überein. Denn, wie ja schon aus der Angabe SCHNEIDERS hervorgeht, bildet diese Schüsselform nicht die definitive Gestalt der Winterier, sondern ändert sich, nachdem sie nur verhältnismäßig kurze Zeit bestanden hat. Bald nach Erreichen der Schüsselform scheint nämlich wieder umgekehrt eine Aufnahme von Flüssigkeit von außen her ins Innere der Eier stattzufinden; wenigstens kann man an den lebenden Winteriern von *Mesostomum ehrenbergi* nicht selten beobachten, daß sie nach einiger Zeit die in Textfig. II *c* im Umriß gezeichnete Gestalt annehmen, die man mitunter auch bei stark elastischen Gummibällen erhalten kann, wenn sie sich wieder mit Luft füllen. Indem sich nun bei anhaltender Flüssigkeitsaufnahme diese inmitten der konkaven Aushöhlung auftretende konvexe Vorwölbung mehr und mehr ausbreitet, erhält man allmählich die ovoide Gestalt, die in Textfig. II *d* gezeichnet ist, und diese wieder kann schließlich allmählich in die Kugelgestalt übergehen, in der dann die Eier bis zum Auskriechen der Jungen verharren.

Was diese eigentümlichen Gestaltveränderungen der Winterier zu bedeuten haben, wird natürlich durch die eben vorgetragenen Beobachtungen nicht erklärt; wohl aber wird dadurch dargetan, wie es kommt, daß verschiedene Autoren verschiedene Angaben über die Gestalt der Winterier derselben Tiere machen können. Wenn FUHRMANN (1894) behauptet, niemals bei den von ihm untersuchten Mesostomiden konvex-konkave, sondern nur ovale Winterier beobachtet zu haben, so beweist das noch nicht, daß damit die anderen Autoren

die von den Wintereiern der gleichen Tiere die erstere Gestalt angeben, sich getäuscht¹ haben. Vielmehr haben den verschiedenen Autoren wahrscheinlich eben nur verschiedene Entwicklungsstadien derselben Eier vorgelegen, deren Gestaltunterschiede, wie Textfig. II beweist, sehr bedeutend sein können. Es ist dies übrigens in einzelnen Fällen auch schon von O. SCHMIDT (1848 bei *Mesostomum tetragonum*, 1858 bei *Mesostomum cyathus*) beobachtet worden; in neuester Zeit gibt sodann auch DORNER (1902) an, bei *Mesostomum cyathus* meist konkav-konvexe, seltener plan-konvexe Wintereier beobachtet zu haben.

Wie oben bereits erwähnt, besitzen die Wintereier unmittelbar nach ihrer Bildung eine kuglige (Fig. 41) oder ellipsoidische Gestalt und erscheinen, da ihre Schale anfangs glashell durchscheinend ist (s. die Anmerkung auf S. 288), infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse zunächst rein weiß. Ihre Größe ist dabei oftmals — in einzelnen Fällen sogar bei den Wintereiern desselben Tieres, was auch schon v. GRAFF (1882) bei *Mesostomum rostratum* beobachtet hat —, sehr verschieden, besonders bei *Mesostomum ehrenbergi*, wo ich Schwankungen zwischen 0,37 und 0,62 mm notiert habe. Allerdings ist dabei zu beachten, daß es sich in diesen Fällen um Wintereier von Sommertieren handelte, die ich in kleinen Gefäßen groß zog, und die daher höchstwahrscheinlich sehr verschiedenen Ernährungsverhältnissen ausgesetzt waren. In der Natur dagegen bei Exemplaren, die in demselben Gewässer gefangen wurden, habe ich derart ungeheure Größenschwankungen nicht beobachten können. Nach zahlreichen Messungen ergibt sich hier vielmehr als Durchschnitt: für die Wintereier von *Mesostomum ehrenbergi* ein Durchmesser von 0,45—0,5 mm, für *Mesostomum lingua* und *Bothromesostomum personatum* ein Durchmesser von 0,26—0,3 mm. Im konkav-konvexen Zustand beträgt das Verhältnis zwischen längstem und kürzestem Durchmesser der Wintereier im Durchschnitt 2,5 : 1.

Die Dotterzellen der Wintereier (Fig. 41d) haben ein vollkommen schaumiges Aussehen, insofern als sie total mit kleinen und kleinsten Tröpfchen stark lichtbrechenden Dottermaterials erfüllt sind, die nur durch spärliche Plasmamassen zusammengehalten werden. Ihre Kerne sind groß, stark tingiert und lassen eine feinere Struktur nicht erkennen.

¹ Wie FUHRMANN ganz richtig hervorhebt, schrumpfen die Wintereier bei plötzlichem Alkoholzusatz stets derart, daß sie eine konkav-konvexe Gestalt annehmen. Es spricht dies ebenfalls dafür, daß das natürliche Auftreten dieser Gestalt einer Flüssigkeitsabgabe zuzuschreiben ist.

2. Entwicklungsvorgänge.

Von der Keimzelle (Fig. 41 *ex*) ist nichts besonderes auszusagen, ihre Besamung findet vor, Reifungs- und Befruchtungsprozeß dagegen nach der Bildung des Eies statt.

Auch auf die Teilungsvorgänge braucht nicht näher eingegangen zu werden. Fig. 63 zeigt einen Schnitt durch ein Stadium von etwa 30 Zellen, auf dem sich die Blastomeren in regster Teilung befinden. Von Keimblättern oder einem Gastrulationsvorgang, wie ihn HALLEZ (1879) gerade bei den Wintereiern beobachtet haben will, ist natürlich hier ebensowenig die Rede wie bei den Sommereiern. Vielmehr ist das Resultat des Teilungsprozesses wie dort die Bildung der undifferenzierten Embryonalanlage. Was die Dotterzellen betrifft, so sind sie auf die gleiche Weise, wie es oben in den die Sommer-eier von *Bothrosostomum personatum* und *Mesostomum lingua* behandelnden Kapiteln auseinandergesetzt wurde, kurze Zeit nach der Bildung des Eies zerfallen, indem ihr Plasma zuerst zu einem Syncytium sich vereinigt und dann sich auflöst. Wie bereits erwähnt, hat diese Auflösung des Dotterzellenplasmas wahrscheinlich eine Abgabe von Flüssigkeit nach außen zur Folge und ist damit bei der Starrheit und Elastizität der Eischale, die nicht allseitig schrumpfen kann, die Ursache für die um diese Zeit sich ausbildende konkav-konvexe Gestalt der Wintereier (Fig. 64).

Die weitere Entwicklung — Herstellung der bilateralen Symmetrie, Bildung der ersten Organanlagen und der Epidermis — ist mit den bei *Bothrosostomum personatum* zu beobachtenden Vorgängen so gut wie identisch. Nur ein einziger Unterschied besteht, und zwar darin, daß die Embryonalanlage, auch wenn die Epidermis an der Ventralseite bereits fertig gebildet ist (Fig. 64), noch allseitig von Dottermasse umgeben ist. Der Kontakt zwischen Embryonalanlage und Eischale kommt also hier noch später zustande als bei *Bothrosostomum personatum*, ohne daß hierdurch jedoch der Verlauf der Entwicklung im einzelnen irgendwie wesentlich modifiziert würde. Auch die weiteren Entwicklungsvorgänge bieten gegenüber den von den Sommereiern von *Bothrosostomum personatum* geschilderten Verhältnissen keinerlei Besonderheiten dar.

Literatur über die Entwicklung der Rhabdocölen. Die ersten Angaben über die Entwicklung der Rhabdocölen finden sich bei ФOCKE (1836), der bei *Mesostomum ehrenbergi* beobachtete, daß die Tiere »entweder lebendige Junge zur Welt bringen oder mit einer harten braunen Schale umgebene Eier

legen, aus denen sich die Jungen entwickeln«. Die Eier, die ihre Entwicklung im Muttertier durchmachen, enthalten in ihren jüngsten Stadien »eine aus großen wasserhellen Blasen bestehende Dottermasse«. »Diejenigen Organe, die sich am frühesten entwickeln, scheinen . . . der Saugnapf (i. e. Pharynx) und die Augen mit den dazu gehörigen Muskeln (i. e. das Hirn) zu sein. Das ausgeschlüpfte Junge hat merkwürdigerweise die Fähigkeit, sehr schnell das Wasser nach allen Richtungen zu durchkreuzen, welche dem ausgebildeten Tiere ganz abgeht und scheint sich noch eine Zeitlang von dem in sein Inneres aufgenommenen Dotter zu ernähren.« Von etwas jüngeren Stadien gibt er an: »Die Gegend, wo alle später zu entwickelnden Organe liegen, besteht aus lauter größeren und kleineren Blasen. . . . Nur der Saugnapf ist deutlich abgegrenzt.« Nach O. SCHMIDT (1848) ist die Entwicklung der Sommer Eier der Mesostomiden folgende: »Das Ei streckt sich gewöhnlich zu einer elliptischen Form; dann wird an dem einen Ende der Dotter in eine ganz klare Flüssigkeit aufgelöst und die ersten wahrnehmbaren Teile des Embryos sind die Augenflecke. Es bildet sich von vorn nach hinten eine Haut, an der sehr bald Wimpern und stabförmige Körperchen, erstere in voller Tätigkeit, sich unterscheiden lassen. Auch der Mund tritt nun hervor. Mit der Entfaltung dieser Organe verschwinden die von der Leibeshöhle des Embryos umschlossenen Dotterzellen mehr und mehr, sie sind jedoch selbst nach dem Auskriechen noch nicht ganz aufgezehrt. . . . Die in sich gekrümmten Embryonen bewegen sich im Ei sehr lebhaft. Nachdem die Schale geplatzt ist, bleiben sie noch einige Zeit frei im Mutterleib, sind aber unempfindlich gegen eine künstliche Frühgeburt, indem sie dann ohne Schaden im Wasser fortleben und wachsen. Von Geschlechtsteilen ist in den Jungen keine Spur zu bemerken, es findet sich aber doch in dieser Entwicklung nichts, was mit einer Metamorphose verglichen werden könnte.« LEUCKART (1852) gibt sodann, ebenso wie FOCKE und SCHMIDT, an, daß bei *Mesostomum ehrenbergi* »die Embryonen sich ohne alle Metamorphose entwickeln«, sowie daß »zuerst von allen Organen der Pharynx, bald darauf auch das Augenpaar entsteht«.

Über die Eibildung und die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Mesostomum ehrenbergi* hat sodann SCHNEIDER (1873 und 1883) eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt, deren ich im Laufe dieser Arbeit sowie in meiner früheren Arbeit über die biologische Bedeutung der Sommer- und Winter Eier der Rhabdocölen (1903) mehrfach gedacht habe. Wie ich dort ausgeführt habe, beruhen die meisten Angaben SCHNEIDERS auf vollkommen richtigen Beobachtungen — so hat er als erster u. a. das verschiedene Verhalten der Dotterstöcke und der übrigen Organe des weiblichen Geschlechtsapparates in, den Perioden der Sommer- und Winterbildung, sowie die Umwandlung der Dotterzellen der Sommer Eier von *Mesostomum ehrenbergi* in Hüll- und Vacuolenzellen (s. S. 235) gesehen —, der Wert dieser Beobachtungen wird aber oftmals durch die absonderlichen Schlußfolgerungen, die SCHNEIDER aus ihnen zu ziehen pflegt, stark beeinträchtigt.

Neben diesen spärlichen Angaben der genannten Autoren stehen nun die Mitteilungen von HALLEZ (1879), die bisher die Grundlage unsrer Kenntnisse von der Entwicklung der Rhabdocölen geliefert haben und, wie bereits eingangs (S. 213) zitiert, scheinbar ergeben, daß hier »trotz der Anwesenheit der Dotterzellen die Entwicklung in ähnlicher Weise verläuft, wie bei den Polycladen«.

Nach HALLEZ führt der Teilungsprozeß in den Winter Eiern der verschiedensten Süßwasserrhabdocölen, nachdem sich die Keimzelle zuerst in zwei, dann in vier gleich große Blastomeren geteilt hat, in seinem weiteren Verlauf zur Bildung einer epibolischen Gastrula, die mit der von ihm bei den Polycladen (*Leptoplana*

und *Eurylepta*) beobachteten Gastrula fast vollständig übereinstimmen soll. Nach der Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm bedeckt sich das letztere mit Wimpern, mit deren Hilfe der Embryo in der Masse der Dotterzellen umherschwimmt. Das Entoderm bildet sodann, indem sich seine Zellen in einer einfachen Schicht anordnen, den Darm. Gleichzeitig scheint aus ihm der Pharynx hervorzugehen und, nachdem er nach außen durchgebrochen ist, die Dotterzellen anscheinend durch Schluckbewegungen ins Innere der Darmhöhle zu befördern. Zur Bekräftigung dieser Angaben gibt HALLEZ auf Taf. XI seiner Arbeit eine große Anzahl von Figuren, die tatsächlich alles das erkennen lassen, was er gesehen zu haben behauptet. So zeichnet er u. a. eine epibolische Gastrula von *Mesostomum ehrenbergi* (Taf. XI, Fig. 30), bei der vier große Entodermzellen zur Hälfte von kleineren und rascher sich teilenden Ektodermzellen überwuchert sind; er zeichnet ferner ältere derartige Gastrulae verschiedener anderer Mesostomiden, bei deren einer das Ektoderm bereits Wimpern trägt (Taf. XI, Fig. 25); er zeichnet endlich ein ganzes Winterei von *Mesostomum ehrenbergi* — anscheinend im optischen Schnitt, obwohl die Eier der Schale wegen fast völlig undurchsichtig sind¹ —, in dem inmitten der Dotterzellen ein das Ei noch nicht zur Hälfte ausfüllender, bewimperter, mit Pharynx und Mund versehener Embryo umherschwimmt, der anscheinend Teile von Dotterzellen frißt (Taf. XI, Fig. 31)!

Daß alle diese Angaben und Zeichnungen vollkommen falsch und irrig sind, bedarf nach der vorausgegangenen Darstellung der wirklichen Entwicklungsvorgänge wohl keiner weiteren Begründung. Interessant erscheint nur die Frage, wie HALLEZ zu diesen Angaben, und vor allem zur Zeichnung der sie beweisen sollenenden Figuren kommen konnte. Es scheint mir da nur eine Erklärung möglich zu sein, die auf einer Erfahrung beruht, die ich im Beginn meiner Untersuchungen selbst gemacht habe. Während die Angaben der älteren Autoren sich lediglich auf Beobachtungen an den ganzen Eiern stützen, ist HALLEZ bei seinen Untersuchungen so vorgegangen, daß er die Embryonen aus den Wintereiern mit Nadeln herauszupräparieren versuchte. Ich habe anfänglich ebenfalls eine Reihe derartiger Präparationsversuche an Wintereiern vorgenommen und dabei in einer Anzahl von Fällen ein wimperndes, rundliches, von rotierenden Bewegungen freischwimmendes Gebilde erhalten, das durchaus unversehrt erschien, und das ich zunächst für den von HALLEZ beschriebenen gastrulaähnlichen Embryo hielt, da an ihm eine wimpernde Außenschicht und ein deutliches inneres, eine scheinbare Darmhöhle umschließendes Epithel zu erkennen war. Bei genauerem Zusehen zeigte sich jedoch sehr bald, daß die vermeintliche Gastrula nichts anderes darstellte als den losgerissenen, jugendlichen Pharynx, der infolge seiner festeren Beschaffenheit bei den Präparationsversuchen allein erhalten blieb, während die übrigen Teile des Embryos regelmäßig zerrissen wurden; wie denn schon bei einem Blick auf Fig. 64 unmittelbar einleuchtet, daß es überhaupt so gut wie vollkommen unmöglich ist, die Embryonen mit Nadeln unversehrt aus den Wintereiern herauszupräparieren. Fast könnte man daher auf die von HALLEZ mitgeteilten Angaben seine eignen Worte anwenden, mit denen er die von J. P. VAN BENEDEN (1860) durch Zersprengen der Eischalen erhaltenen Befunde über die Entwicklung der Alloiocölen² abfertigt: »quand on a essayé cette méthode, on ne s'étonne pas des résultats, auxquels est arrivé le professeur de

¹ Vgl. dazu meine Fig. 64, die einen wirklichen Schnitt durch ein Winterei darstellt.

² S. darüber im folgenden Abschnitt S. 302.

l'Université de Louvain«, wenn es nicht doch erstaunlich erscheinen müßte, wie weit in diesem Falle falsche Beobachtungen im Verein mit vorgefaßten Meinungen den Forscher irreführt haben.

Abgesehen von einer kurzen, gelegentlichen Bemerkung F. v. WAGNERS 1893), in der er mitteilt, daß es ihm gelungen sei »betreffs der Pharynxbildung für die weichschaligen Eier von *Mesostomum ehrenbergi* die ektodermale Entstehung des Pharyngealepithels in Form einer mehr oder weniger sackartigen Einsenkung des ventralen Ektoderms feststellen zu können«, was mit meinen Befunden vollständig übereinstimmt, sind bis zum Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung (1899) weitere Untersuchungen über die Entwicklung der Rhabdocölen¹ nicht veröffentlicht worden.

Erst in allerneuester Zeit haben CAULLERY und MESNIL (1903) gelegentlich ihrer Untersuchungen über die parasitische Rhabdocölegattung *Fecampia* auch einige Mitteilungen über die Entwicklung dieser interessanten Würmer gemacht, die sich im wesentlichen an meine Befunde anschließen lassen. Die in verschiedenen Crustaceen schmarotzenden Würmer, die den Vorticiden am nächsten verwandt erscheinen, verlassen zur Zeit der Fortpflanzung ihre Wirte und umgeben sich nach einer kurzen Zeit freien Lebens mit einer weißlichen, flaschenförmigen, an Steinen oder Algen festgehefteten Hülle (Kokon der Verf.), deren Masse von zahlreichen in der äußeren Parenchymschicht des Körpers gelegenen Drüsenzellen sezerniert wird. Innerhalb dieser Hülle schreitet das Tier sodann zur Eiablage, die längere Zeit dauert, so daß schließlich die Hülle Eier in allen Entwicklungsstadien enthält, während das Muttertier selbst zu Grunde geht. Die einzelnen Eier — oder besser Kokons, da sie jeweils neben einer größeren Anzahl von Dotterzellen zwei kleine Keimzellen mit spärlichem Protoplasma enthalten, — sind von einer sehr zarten Hülle umgeben. Die Entwicklung der beiden Embryonen je eines Kokons schreitet stets gleichmäßig vorwärts. Der Teilungsprozeß, der im einzelnen nicht zu verfolgen ist, liefert zunächst in jedem Kokon zwei Haufen annähernd gleichartiger Blastomeren (Embryonalanlage), die innerhalb der dementsprechend ebenfalls in zwei Gruppen gesonderten Dotterzellen gelegen sind (vgl. meine Fig. 49 mit Fig. 49 der Verf.). Bei weiterem Anwachsen nimmt die Embryonalanlage allmählich »Hufeisengestalt« an, was die Verf. an einen Gastrulationsprozeß denken läßt. Mir scheint diese Annahme vollkommen unmöglich zu sein, vielmehr erinnert die Figur, in der die Verf. dies Stadium darstellen (Fig. 50), durchaus an die Bilder, die ich beim ersten Auftreten der bilateralen Symmetrie und der ersten Organanlagen beobachtet habe (vgl. meine Figg. 50—52). Dafür spricht auch, daß die Verf. nunmehr in vollkommener Übereinstimmung mit meinen Befunden angeben, daß die dergestalt hufeisenförmige Embryonalanlage »par une prolifération active« nach dem Rande der ihr zugehörigen Dottermasse zustrebt und diese, die durch Verschmelzen der einzelnen Dotterzellen zu einem Syncytium geworden ist, zu umwachsen beginnt. Dann treten am Vorderende, das sich schon früh durch eine größere Anhäufung von Zellen auszeichnet, die verschiedenen Organe auf, über deren Entstehung die Verf. nichts Näheres angeben, da die Differenzierung bei der Kleinheit der Zellen (die je zwei Embryonen enthaltenden Kokons haben nur einen Durchmesser von 0,15 mm) sehr schwer zu beobachten ist. Zuerst werden der schlauchförmige

¹ BRAUN (1885) kündigt zwar an, über die Entwicklung von *Bothromesostomum essenii* einige Untersuchungen angestellt zu haben, ist aber meines Wissens bisher nicht zu einer Veröffentlichung seiner Ergebnisse gekommen.

Ösophagus und die durch die Punktsubstanz gekennzeichnete Anlage der Gehirnganglien wahrnehmbar. Der Embryo streckt sich dabei etwas in die Länge und nimmt eine zylindrische Gestalt an. Die Epidermis bedeckt sich mit Wimpern, und der junge Wurm beginnt sich innerhalb der Schale zu bewegen. In diesem Stadium besteht der Verdauungstractus alsdann aus folgenden Organen: er beginnt am Vorderende mit dem Mund, der in einen kleinen Pharynx führt. Auf diesen folgt der Ösophagus und darauf der Darm, dessen Wandungen von großen Zellen gebildet werden, die noch Dotterreste enthalten. Über die Entstehung des Darmes sagen die Verf. nichts; da aber nach ihren Figuren der ganze Körper der Embryonen bis zuletzt von Dottermasse erfüllt ist, scheint die Bildung in ähnlicher Weise zu erfolgen, wie ich sie bei *Bothromesostomum personatum* beobachtet habe. Vor dem Anfang des Darmes liegt das Gehirn mit zwei Augenflecken. Unter der Epidermis finden sich zahlreiche kleine Kerne, die dem Parenchym angehören. Nach dem Ausschlüpfen führen die Tiere eine Zeitlang ein freies Larvenleben und dringen dann in ihre Wirte ein. Sie verlieren dabei ihre Augenflecken, ihren Mund und den Pharynx. Allmählich schwindet sodann auch der Darm infolge einer mächtigen Proliferation des Parenchyms, die zur Ausbildung der Geschlechtsdrüsen und der dotterbereitenden Organe führt.

II. Teil.

Die Entwicklung der Alloiocölen.

Ein glücklicher Zufall fügte es, als ich mich im Februar und März 1901 an der Zoologischen Station zu Neapel aufhielt, um hier die Entwicklung der marinen Rhabdocöliiden zu studieren, daß in dieser Zeit gerade das durch seine Größe und Häufigkeit ausgezeichnete *Plagiostomum girardi* (O. Schm.) — v. GRAFF (1882) nennt es mit Recht die gemeinste Turbellarie des Neapler Hafens — auf der Höhe seiner Geschlechtstätigkeit sich befand. Ich glaube nicht, daß es mir gelungen wäre, die Untersuchungen in der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, einigermaßen zum Abschluß zu bringen, wenn sie angesichts der Schwierigkeiten, die hier zu überwinden waren¹, an noch kleineren Eiern und an einem weniger reichlichen Material hätten vorgenommen werden müssen.

Die Exemplare von *Plagiostomum girardi* (Fig. 73), die mir dank der liebenswürdigen Fürsorge der Herren der Zoologischen Station stets in reichstem Maße zur Verfügung standen, finden sich an den Algen und Bryozoenstöcken — vorwiegend an *Bugula avicularia* — des Hafens von Neapel in überaus großen Mengen. Ihre Länge

¹ Bei der Härte und Undurchlässigkeit der Eischalen mußte jede Eikapsel einzeln nach der oben (S. 220) für die Wintereier der Mesostomiden angegebenen, mühsamen Weise zum Schneiden präpariert werden.

schwankt zwischen 3 und 4 mm; die kleine von BÖHMIG (1891) bei Triest gefundene Var. *minor* scheint bei Neapel nicht vorzukommen.

Die Tiere lassen sich in kleinen Glasschalen sehr leicht lange Zeit halten, wenn man nur alle paar Tage das Wasser erneuert. Sie legen ihre Eier mit Vorliebe an *Bugula*-Stämmchen ab, befestigen sie jedoch auch an Algen und in Ermangelung anderer Gegenstände an den Wänden der Glasgefäße, in denen sie gehalten werden.

Wie die nach der Natur gezeichnete Figur 73 zeigt, bilden die Individuen von *Plagiostomum girardi* jeweils nur eine Eikapsel, die mit einer äußerst harten, schon vor der Ablage einen bräunlich-gelben Farbenton besitzenden Schale versehen ist. Bei genauerem Zusehen, besonders in älteren Stadien (Fig. 74a), ergibt sich, daß es sich hier um Kokons handelt, da man im Inneren der Schale eine größere Anzahl (10—12) Embryonen deutlich voneinander abgegrenzt erkennen kann. Die Eikapseln besitzen eine ungefähr birnförmig zu nennende Gestalt bei einem mittleren Durchmesser von etwa 0,5 mm und werden mit kurzen, ungefähr 0,08—0,1 mm langen Stielen an der Unterlage befestigt, ähnlich wie dies von *Plagiostomum vittatum* und *Promesostomum marmoratum* bekannt ist. Diese Stiele befinden sich, wie aus einem Vergleich der in den Figg. 73 und 74 gezeichneten Kokons unmittelbar hervorgeht, nicht etwa regelmäßig an dem gleichen Pole der Eikapsel, sondern können ihr an allen möglichen Stellen, bald an dem spitzen (Fig. 73), bald an dem stumpfen Pol (Fig. 74b), bald gar an einer Breitseite (Fig. 74a, c) ansitzen. Dieses eigentümliche Verhalten scheint mir daher zu rühren, daß augenscheinlich nur die eigentliche Kokonschale von der Wandung des als Uterus dienenden Geschlechtsatriums produziert, der Stiel dagegen von dem ebenfalls zur Sekretion von Schalensubstanz befähigten, aus dem Atrium zur äußeren Geschlechtsöffnung führenden Kanal gebildet wird. Infolgedessen hängt der jeweilige Sitz des Stieles an der Eikapsel (vgl. Fig. 73) nur von dem zufälligen Lageverhältnis ab, in dem je nach den verschiedenen Kontraktionszuständen das Atrium genitale und der Ausführungsgang zu einander stehen.

Von einigem Interesse erscheint auch die Art und Weise, wie die Tiere ihre Kokons ablegen, ein eigenartiger Vorgang, den ich des öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Die Tiere stülpen nämlich (Fig. 73) den unmittelbar nach seiner Bildung noch zähflüssig-klebrigen Stiel etwas aus der Geschlechtsöffnung hervor und drücken sein freies Ende auf der Unterlage, auf der sie sich gerade befinden — im Falle der Fig. 73 auf dem Objektträger — fest an,

so daß es zu einer Art Haftscheibe abgeplattet wird. Ist der Stiel nach seinem Erstarren dann mit dieser Haftscheibe auf der Unterlage festgeklebt, so kriechen die Tiere weiter und ziehen sich, auf diese Weise ihre eignen Geburtshelfer spielend, selbst den Kokon aus der Geschlechtsöffnung heraus.

Als ich die erste gelungene Schnittserie durch einen jungen derartigen Kokon unter dem Mikroskop betrachtete — Fig. 75 stellt einen Schnitt dieser Serie dar — entfuhr mir unwillkürlich ein Ausruf des Erstaunens, so sehr stimmten die Verhältnisse nicht mit den von den Rhabdocölen, sondern mit den von den Tricladen her bekannten Bildern überein. Die Überraschung über diese auffällige Übereinstimmung war um so größer, als ich erwartet hatte bei den marinen, Alloiocölen, die auf Grund ihres anatomischen Verhaltens von v. GRAFF (1882) nächst den Acölen an die Wurzel des Turbellarienstammes gestellt werden, einfachere Erscheinungen zu finden, nicht aber derartig komplizierte Verhältnisse, wie bei den Tricladen, wo sie bisher fast allgemein als Folge einer Anpassung an das Süßwasserleben aufgefaßt zu werden pflegten.

Die frisch abgelegten Kokons von *Plagiostomum girardi* enthalten je 10—12 Keimzellen und eine sich auf mehrere Hunderte belaufende Anzahl von Dotterzellen. Die Keimzellen besitzen einen Durchmesser von etwa 0,06—0,07 mm und verhältnismäßig große, bläschenförmige Kerne. Die Dotterzellen zeigen unmittelbar nach der Bildung des Kokons fast vollkommen dasselbe Aussehen wie die Dotterzellen der Tricladen, wie sie anfangs auch prachtvoll die von diesen her bekannten amöboiden Bewegungserscheinungen erkennen lassen. Sie besitzen eine längliche Gestalt und enthalten in ihrem Innern eine große Anzahl kleiner, lichtbrechender Kügelchen, die sich vorwiegend an der Peripherie der Zellen ansammeln. Besonders charakteristisch sind ihre Kerne, die sich durch ihre Kugelgestalt und ihre sich äußerst stark tingierende Kernmembran auszeichnen (Fig. 75 d) und sich dadurch bis in die spätesten Stadien hinein leicht von den Kernen der Embryonalzellen unterscheiden lassen.

Einige Zeit nach der Bildung des Kokons, nachdem sich an der Keimzelle die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge, auf die ich hier nicht näher eingehen will, abgespielt haben, schließen sich, ebenso wie dies bei den Tricladen zu beobachten ist, jeweils im Umkreise einer Keimzelle die diese umgebenden Dotterzellen eng zusammen, so daß der gesamte Kokoninhalt in ebensoviele Embryonalbezirke zerlegt wird, als Keimzellen vorhanden sind. Anfangs greifen diese

einzelnen Embryonalbezirke, innerhalb deren die Grenzen der einzelnen Dotterzellen zunächst meist noch ziemlich gut zu erkennen sind (Figg. 75—78), mit ihren äußeren Konturen so innig ineinander, daß bei Betrachtung der Eikapseln in toto ihre Kokonnatur noch nicht zu erkennen ist. Allmählich aber fließen die Dotterzellen vom Zentrum der Embryonalbezirke her beginnend (Figg. 77—79) mehr und mehr zu einer syncytialen Masse zusammen, bis schließlich auch an der Außenfläche der Embryonalbezirke die Grenzen der einzelnen Dotterzellen (Figg. 80, 81) vollständig verschwinden (Figg. 82, 83), und dadurch die Embryonalbezirke glatte und gegeneinander etwas abgeplattete Konturen erhalten. In diesen Stadien (Fig. 74a) lassen sich alsdann die einzelnen Embryonen schon bei Betrachtung der ganzen Kokons durch die Schale hindurch leicht wahrnehmen. Während dieser Auflösung der Dotterzellen zu einem Syncytium bleiben ihre Kerne zunächst vollkommen innerhalb der dabei entstehenden, einheitlichen protoplasmatischen Masse erhalten (Fig. 79). Allmählich unterliegen sie jedoch ebenfalls zum größten Teil einem Auflösungsprozeß, indem sie nach und nach immer weniger färbbar werden (Figg. 80, 81) und schließlich fast vollständig verschwinden (Figg. 82, 83).

Bei dem Teilungsprozeß, der sich innerhalb dieser Dottermasse an den Keimzellen — und zwar stets bei allen Keimzellen eines Kokons vollkommen gleichzeitig — abspielt, macht sich nun, wie bei den Tricladen, die auffällige Erscheinung geltend, daß die Blastomeren nicht miteinander in Zusammenhang bleiben, sondern regelmäßig weit auseinanderrücken, als ob sie in keinerlei Beziehungen zueinander ständen. Dabei verlaufen die einzelnen Teilungen selbst in einem ganz bestimmten Rhythmus, der sowohl von der bei den Rhabdocölen, wie bei den Tricladen beobachteten Teilungsfolge sich unterscheidet.

Die Keimzelle teilt sich zunächst, wie bei den Mesostomiden, inäqual in ein großes Makromer *A* und ein wesentlich kleineres Mikromer *B* (Fig. 75 links unten¹), die beide sofort nach der Teilung etwas auseinander rücken, indem sich etwas Dottermasse zwischen sie schiebt; das Mikromer *B* ist dabei stets peripherwärts, an der der Kokonschale zugekehrten Seite gelegen. Der nächstfolgende Teilungsakt führt darauf zur Bildung eines zweiten Mikromers *C* (Fig. 76), das sich unmittelbar nach seiner Abschnürung von *A* ebenfalls etwas peripherwärts von diesem weg verschiebt. Wie Fig. 76

¹ Die übrigen Embryonalbezirke dieser Figur enthalten nur Anschnitte der Makromeren. Die zugehörigen Mikromeren sind auf andern Schnitten der Serie getroffen.

zeigt, bereitet sich sofort danach das Makromer *A* zu einer weiteren Teilung vor, die aber diesmal nicht inäqual, sondern äqual verläuft. Dadurch kommt das Vierzellenstadium zustande, dessen zwei Mikromeren der Kokonschale zugekehrt sind, während die beiden Makromeren jeweils nach dem Zentrum der Eikapsel zu liegen. Durch anscheinend äquale Teilung der beiden Mikromeren wird sodann das Sechszellenstadium erreicht, aus dem unmittelbar darauf durch ebenfalls äquale Teilung der beiden Makromeren das Achtzellenstadium hervorgeht. Wie die Figg. 77 und 78, die Schnitte durch derartige Stadien darstellen, erkennen lassen, zeigen die Blastomeren, wenn sie auch auf beträchtliche Entfernungen auseinandergertückt sind, dennoch eine verhältnismäßig regelmäßige Anordnung. Vor allem ist das von Anfang an sich kundgebende Prinzip auch hier noch streng durchgeführt, daß die Mikromeren peripherwärts, die Makromeren zentralwärts gelegen sind (Fig. 77). Die Anordnung der vier Makromeren zu einander zeigt Fig. 78, ein Schnitt, dessen Richtung im Verhältnis zu Fig. 77 durch die in dieser Figur eingetragenen, mit 78 bezeichneten Pfeile angedeutet wird. Während die Kerne der Makromeren zunächst noch im Ruhezustand verharren, bereiten sich die Mikromeren des Achtzellenstadiums sofort zu weiteren Teilungen vor (Fig. 77); ich habe diese folgenden Teilungsakte, an denen sehr bald auch die Makromeren teilnehmen, indessen im einzelnen nicht weiter verfolgt. Anfangs kann man noch deutlich zwischen den Makro- und Mikromeren unterscheiden, zumal da die letzteren stets an der der Kokonschale zugekehrten Seite der Embryonalbezirke zu finden sind (Fig. 79). Allmählich aber verwischen sich, da im Verlauf der zahlreichen Teilungen die Blastomeren immer kleiner werden, die Unterschiede zwischen ihnen immer mehr und mehr. Gleichzeitig rücken sie wieder im Inneren der Embryonalbezirke, in denen sie vorher weit zerstreut lagen (Fig. 79), dichter und dichter zusammen, bis sie schließlich einen Zellenhaufen bilden, dessen einzelne Blastomeren einander ungefähr gleichartig erscheinen (Fig. 80). Damit ist ein Stadium erreicht, das in gleicher Weise auch bei den Mesostomiden vorkommt, und das wir als Stadium der undifferenzierten Embryonalanlage bezeichnet hatten.

Während der Entwicklungsprozeß bis zu diesem Stadium in der ganzen Art seines Verlaufes große Ähnlichkeit mit den bei den Tricladen sich findenden Verhältnissen gezeigt hatte, stimmt sein weiterer Verlauf nunmehr durchaus mit den von den Rhabdocöliiden her bekannten Vorgängen überein. Auf geeigneten Schnitten (Fig. 80)

kann man zunächst feststellen, daß die Embryonalanlage schon sehr frühzeitig infolge der Anordnung ihrer Blastomeren eine bilaterale Gestalt erhält. In etwas älteren Stadien findet man sodann die ersten Organanlagen in ganz ähnlicher Weise differenziert, wie wir dies bei den Mesostomiden, speziell bei *Bothromesostomum personatum* kennen gelernt hatten. Wie dort, so handelt es sich auch hier zunächst um die Anlagen des Gehirns und der Pharyngealmasse, die auf sukzessiven Querschnitten, wie sie in Fig. 81 (*a* paarige Anlage des Gehirns, *b* Schlundanlage) abgebildet sind, deutlich vor Augen treten. Von besonderem Interesse ist, daß hier wie bei *Bothromesostomum personatum* die gesamte Embryonalanlage noch rings von Dottermasse umgeben ist, daß aber nicht wie dort die beiden Gehirnanlagen, sondern im Gegenteil die Schlundanlage zuerst an die Außenfläche des Embryonalbezirks gelangt. Man erkennt in Fig. 81 *b*, daß hier an der Ventralseite der Pharyngealmasse (*ph*) ein Zellenkomplex (*phe*) sich vorwölbt und bis an die Außenseite des Embryonalbezirks reicht. Dieser Zellenkomplex (*phe*) stellt nun gleichzeitig die erste Anlage des Pharyngealepithels dar, indem man auf etwas älteren Stadien konstatieren kann, daß sich in seinem Innern ein Lumen ausbildet, während sich die das Lumen umgebenden Zellen epithelartig zusammenschließen. Ich verfüge leider über keinen Schnitt, der hinreichend senkrecht zu dieser Schlundepithelanlage gefallen wäre, so daß man auf ihm allein ihr Verhalten zur Genüge demonstrieren könnte. Indessen läßt sich dies durch Kombination mehrerer Schnitte mit aller Sicherheit feststellen. Es findet sich also bei *Plagiostomum girardi* die charakteristische Erscheinung, daß hier die Anlage des Schlundepithels eher auftritt als die Epidermis, während bei den Süßwasserrhabdocölen das umgekehrte Verhalten zu konstatieren ist. Die Epidermis bildet sich vielmehr hier bei *Plagiostomum girardi* erst in noch etwas älteren Stadien, wenn die Embryonalanlage mit ihrer Ventralseite vollständig an die Außenfläche des Embryonalbezirks zu liegen gekommen ist (Fig. 82). Ob sie dabei entsprechend der paarigen Gehirnanlage zuerst paarig entsteht und erst sekundär durch Vereinigung in der ventralen Mittellinie zu einem einheitlichen Epithelüberzug wird, wie dies bei den Rhabdocölen der Fall ist, habe ich mangels genau senkrechter Schnitte — eine Orientierung der Kokons vor dem Schneiden ist ja unmöglich und das Erhalten senkrechter Schnitte daher allein vom Zufall abhängig — nicht feststellen können, ebensowenig wie mir aus demselben Grunde zur Demonstrierung des Stadiums der Epidermisbildung ein besseres Bild zur

Verfügung steht, als Fig. 82. Man erkennt aber schon aus diesem zwischen einem Sagittal- und einem Frontalschnitt etwa die Mitte haltenden, schiefen Schnitt zur Genüge, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den Rhabdocölen vorliegen. Am vorderen Ende der Embryonalanlage findet sich das durch die Punktsubstanz charakterisierte Gehirn (*gh*), dahinter die Pharyngealanlage mit der in ihrem Innern gelegenen, vom Schnitte schief getroffenen Anlage des Schlundepithels (*phe*) und dahinter endlich die durch eine Anzahl größerer Zellen gekennzeichnete Genitalanlage (*gn*). Die ganze Ventralseite ist dabei von einer einheitlichen Epidermisschicht (*ep*) überzogen.

Während dieser Vorgänge haben sich die bereits beschriebenen Veränderungen an den Dotterzellen vollzogen, indem diese unter Verlust ihrer Individualität mehr und mehr zu einer einheitlichen Masse zusammengefloßen sind. Die feinen Körnchen in ihnen, die ursprünglich in den peripherwärts gerichteten Teilen der Zellen angehäuft waren (Figg. 76—78), haben sich dabei allmählich innerhalb des ganzen Syncytiums mehr oder minder gleichmäßig verteilt (Figg. 80, 81); doch findet man ab und zu innerhalb der Dottermasse hellere rundliche Räume, die z. T. frei von diesen Körnchen sind (Fig. 82), und deren Auftreten vielleicht mit der Auflösung der Kerne der ursprünglichen Dotterzellen, die in diesen Stadien besonders rasch fortschreitet, in Zusammenhang steht. Von Wichtigkeit aber ist, daß eine Reihe von Dotterzellkernen mit einem kleinen Rest des sie umgebenden Plasmas von dem Auflösungsprozeß verschont bleibt. Man findet diese Zellen (*h*), die sich durch ihr charakteristisches Aussehen kennzeichnen (Figg. 81 *a*, 82, 83), stets an der Außenfläche der Embryonalbezirke, genau so, wie dies bei den Hüllzellen von *Mesostomum lingua* (vgl. Fig. 68 *h*) der Fall war, denen sie wohl auch homolog sind.

Was die weiteren Entwicklungsvorgänge betrifft, so kann ich mich kurz fassen, da sie wenig Besonderheiten darbieten. Fig. 83 zeigt einen schon verhältnismäßig weit entwickelten Embryo von *Plagiostomum girardi*, bei dem die Epidermis die zu ihm gehörige Dottermasse schon ziemlich weit umwachsen hat. Innerhalb des Gehirns (*gh*) haben sich bereits die Augen (*au*) gebildet und auch der Pharynx (*ph*) hat bereits annähernd dieselbe Gestalt wie beim fertigen Tiere. Entsprechend seiner definitiven Lage findet er sich unmittelbar hinter dem Gehirn und schräg nach vorn und unten gerichtet zur Längsachse des Embryos gestellt, während er bei den Mesostomiden stets eine senkrechte Lage zu dieser einnimmt. Ein weiterer Unterschied diesen gegenüber ist darin gegeben, daß hier nur eine äußere

Pharyngealtasche vorhanden ist, eine innere aber fehlt, was damit zusammenhängt, daß die Plagiostomiden den für die Mesostomiden charakteristischen, aus der inneren Pharyngealtasche hervorgehenden Ösophagus nicht besitzen. Da ferner bei den Plagiostomiden der Geschlechtsapparat nahe dem Hinterende des Körpers gelegen ist, so ist die Genitalanlage, die ursprünglich dicht bei der Pharyngealanlage sich befand (Fig. 82 *gn*), inzwischen vollständig nach hinten gertickt. Da sie auf dem schiefen Sagittalschnitt der Fig. 83 selbst nicht getroffen ist, so habe ich die Stelle, an der sie sich auf den folgenden Schnitten findet, in dieser Figur durch ein + bezeichnet.

Wie aus Fig. 83 mit vollkommener Klarheit hervorgeht, ist auf diesem doch verhältnismäßig schon recht weit entwickelten Stadium noch keine Spur einer Darmanlage zu erkennen. Der Darm entsteht vielmehr erst, wenn die Umwachsung des Dotters von seiten der Epidermis nahezu beendet ist und zwar in vollständig der gleichen Weise wie bei *Bothromesostomum personatum*. Genau ebenso wie dort entstehen ferner die Bildungen des Leibesparenchyms, indem sich die indifferenten Bildungszellen der Randschicht (Fig. 83 *pa*) stark vermehren. Ich kann daher auf Beifügung von Figuren hierfür im Interesse des Raumes um so eher verzichten, als sie mit den Bildern, die ich von *Bothromesostomum personatum* gegeben habe (Figg. 61, 62), von den eben erwähnten, für die Gattung charakteristischen Unterschieden in dem Bau und der Lage des Pharynx, sowie in der Lage des Genitalapparates abgesehen, fast vollständig übereinstimmen.

Die Jungen bleiben, nachdem sie fertig entwickelt sind, noch einige Zeit innerhalb der Kokons, in denen man sie sich lebhaft um einander bewegen sieht. Wie sie die Eischale sprengen, um auszu-schlüpfen, habe ich nicht feststellen können. Vom Zeitpunkt der Ablage der Kokons bis zum Auskriechen der Jungen vergehen etwa 3—4 Wochen.

Literatur: Über die Entwicklung der Alloiocölen finden sich in der Literatur bisher nur sehr wenige Angaben, auf die näher einzugehen kaum verlohnt. P. J. VAN BENEDEN (1860) beschreibt eine Reihe von Embryonalstadien von *Plagiostomum vittatum*, *Allostomum pallidum* und einer von ihm als *Monocoelis hyalina* bezeichneten Art, deren systematische Stellung fraglich erscheint. *Plagiostomum vittatum* legt birnförmige Kokons ab, die es mit Stielen an den Abdominalfüßen der Hummer befestigt. Jeder Kokon enthält eine größere Anzahl von Embryonen, die sich, nach der Zeichnung VAN BENEDENS zu schließen, nicht gleichmäßig rasch entwickeln. Die jüngsten Entwicklungsstadien konnte VAN BENEDEN nicht auffinden, obwohl er zu diesem Zwecke die

Eischale zersprengte¹, um die Embryonen zu isolieren. In älteren Stadien findet er die einzelnen Embryonen von einem »Blastoderm«, das die Dottermasse umwachsen hatte, umgeben. Als erste Organe erscheinen der Pharynx und die Pigmentflecken der Augen, später erst, nachdem die Dottermasse sehr zusammengeschrumpft ist, der Darm. Dann strecken sich die jungen Tiere und schlüpfen aus, in einem Zustande, in dem sie sich nur durch den Mangel der Geschlechtsorgane und des für die Art charakteristischen Pigments von den ausgewachsenen Tieren unterscheiden. Noch dürftiger sind die Angaben über die Entwicklung von *Allostomum pallidum*. Bei der dritten Art endlich will VAN BENEDEN eine bewimperte, mit einem Mund versehene, kuglige Larve aus dem Ei ausschlüpfen gesehen haben, indessen ist die Beschreibung denn doch zu mangelhaft, als daß bei der fraglichen systematischen Stellung der Tiere mit dieser Beobachtung etwas anzufangen wäre. Nach VAN BENEDEN hat nur noch SALENSKY (1872/73) einige hierher gehörige Angaben gemacht, die ich, da mir die Originalarbeit nicht zugänglich war, nach einem von LEUCKART darüber gegebenen Referat zitiere. Es handelt sich um eine Alloiocöle aus der Bucht von Sebastopol, die SALENSKY als *Enterostomum* sp. bezeichnet. »Die Eier werden in Form kleiner Platten an Scepflanzen verschiedener Art abgelegt. Die Furchung ist eine unregelmäßige, indem nach der Vierteilung von den vier großen Furchungskugeln vier kleinere sich absehnüren, welche sich rasch vermehren und die ersteren umwachsen. Sie liefern später die Haut- und Muskelschicht, während die zentralen Zellen dem Darmkanal den Ursprung geben.«

III. Teil.

Vergleichende Bemerkungen.

Wenn wir zurückblicken auf das, was wir bis jetzt von der Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen kennen gelernt haben, so erhalten wir ein eigentümliches Bild, das sich nicht leicht auf irgend welche, von anderen Tieren her bekannte Verhältnisse oder auf eines der gebräuchlichen Entwicklungsschemata zurückführen lassen dürfte. Auch zu den verwandten Formen der Turbellarien, insbesondere zu den Polycladen, scheinen zunächst keinerlei Wege hinüberzuführen, die Aufschlüsse über gegenseitige Beziehungen vermitteln könnten, und die wenigen Erscheinungen, die in Übereinstimmung mit der noch vollkommen rätselhaften Tricladenentwicklung zutage treten, werden dadurch nicht verständlicher, daß sie nunmehr auch bei den Rhabdocölen festgestellt werden konnten. So dürfen wir kaum erwarten, mit Hilfe der bis jetzt gewonnenen Kenntnisse der Rhabdocölenentwicklung die Probleme zu lösen, die die Phylogenie des Turbellarienstammes in sich schließt. Es muß genügen,

¹ Auf diesen Modus procedendi bezieht sich die oben zitierte Bemerkung von HALLEZ (S. 293).

auf einige Punkte hinzuweisen, die dem Verständnis der beobachteten, eigentümlichen Tatsachen selbst dienlich sein dürften.

a. Verhältnis zwischen Sommer- und Wintereientwicklung.

In der nebenstehenden Tabelle (S. 305) habe ich die wichtigsten Punkte zusammengestellt, durch die sich die Wintereier von den Sommereiern, und die Sommereier der verschiedenen Arten untereinander, was ihre Entwicklung anbetrifft, unterscheiden. Es geht daraus hervor, daß dieselbe Reihenfolge, in der die Eier der vier von mir untersuchten Arten auf Grund ihres Baues und ihrer genetischen Beziehungen zueinander angeordnet werden müssen, auch beizubehalten ist, wenn man als Richtschnur für ihre Anordnung den Verlauf ihrer Entwicklung zugrunde legt, wie dies, — ich habe es bereits eingangs dieser Arbeit (S. 218) betont, — auch nicht anders zu erwarten war.

Da es nun nach meinen früheren Untersuchungen (1903) keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Wintereier den primären Eitypus darstellen, aus dem sich die Sommereier erst sekundär entwickelt haben, so folgt hieraus mit Notwendigkeit, daß wir auch in der Entwicklung der Sommereier sekundäre Verhältnisse vor uns haben müssen. Ursprünglich muß die Entwicklung der Mesostomiden ganz allgemein nach dem in den Wintereiern sich abspielenden Typus sich vollzogen haben; mit der Entstehung der Sommereier wurde dann auch der Entwicklungsverlauf in entsprechender Weise abgeändert.

Wenn wir jedoch die Entwicklungsverhältnisse selbst miteinander vergleichen, so kommen wir zu einer etwas andern Auffassung der Sachlage. Wie schon oben hervorgehoben wurde, lassen sich die beobachteten Tatsachen nur mit Schwierigkeit auf die von andern Tieren her bekannten Verhältnisse zurückführen. Und dabei zeigt sich dann, daß dies vielfach nur gelingt, wenn wir nicht mit der Entwicklung der Wintereier, sondern am andern Ende der Reihe, bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* anfangen.

Wenn wir z. B. die Entstehung des Schlundepithels bei den verschiedenen Formen betrachten, so sehen wir, daß es einerseits — bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — aus einer ventralen Einwucherung der Epidermis hervorgeht, andererseits aber — bei den Wintereiern und den ihnen am nächsten verwandten Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* — vollkommen unabhängig von der Epidermis durch Differenzierung in loco, inmitten der Anlage der Schlundmuskulatur, entsteht. Den Übergang zwischen diesen beiden extremen Typen vermitteln die Verhältnisse bei den Sommer-

Tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten im Bau und in der Entwicklung der Winter- und Sommerer der von mir untersuchten Rhabdocölen zu beobachtenden Unterschiede.

	Winterer aller untersuchten Formen	Sommerer von <i>Bothromesostomum personatum</i>	Sommerer von <i>Mesostomum tin-gua</i> und <i>productum</i>	Sommerer von <i>Mesostomum ehrenbergi</i>
Ei	Sehr große Anzahl reich mit Dottermaterial beladener Dotterzellen, dicke, braun gefärbte Schale.	Zahl der Dotterzellen etwas geringer, enthalten aber noch sehr reichlich Dottermaterial. Schale bei einem Teil der Eier ziemlich dick, gelbbraun gefärbt.	Noch verhältnismäßig große Zahl von Dotterzellen, die aber weniger Dottermaterial enthalten. Eihaut dünn, durchsichtig, ungefärbt.	Sehr kleine Zahl von Dotterzellen, die nur noch minimale Dottermengen enthalten. Eihaut dünn, durchsichtig, ungefärbt.
Dotterzellen	verschmelzen zu einer einheitlichen Dottermasse.	wie bei den Winterern.	verschmelzen zwar größtenteils zu einer einheitlichen Dottermasse, eine Anzahl von ihnen wird jedoch zu Hüllzellen.	differenzieren sich in Hüll- und Vacuolenzellen.
Embryonalanlage	inmitten der Dottermasse gelegen.	wie bei den Winterern.	wie bei den Winterern.	liegt ventral der Eihaut an.
Anlage der Epidermis	deutlich paarig; zwischen ihr und der Eischale liegt Dottermasse.	wie bei den Winterern.	deutlich paarig. Tritt jedoch erst auf, nachdem die Embryonalanlage ventral mit der Eihaut in Berührung gekommen ist.	wahrscheinlich paarig, aber nur schwer zu beobachten, da infolge der ventral vollständig fehlenden Dottermasse die beiden Epidermishälften sich sofort vereinigen.
Schlundepithel.	in loco innerh. der Schlundmuskulaturanlage) differenziert.	wie bei den Winterern.	in loco differenziert, verbindet sich jedoch gleich nach seiner Bildung mit der Epidermis.	aus einer ventralen Einwucherung der Epidermis hervorgehend.
Embryo nach vollendeter Ausbildung der ventralen Epidermis	von der Eischale durch Dotter getrennt.	liegt der Eischale an.	wie bei <i>Bothromesostomum personatum</i> .	wie bei <i>Bothromesostomum personatum</i> .
Darm und Schizocöl	entstehen, indem sich indifferente Zellen des Embryos um vorher in der Dottermasse aufgetretene Hohlräume herumlegen.	wie bei den Winterern.	wie bei den Winterern.	entstehen infolge von Einschmelzung der Vacuolenzellen durch bis dahin indifferente Zellen des Embryos.

eiern von *Mesostomum lingua* und *productum*, wo das Pharynxepithel zwar noch in loco differenziert wird, unmittelbar nach seiner Bildung aber mit der Epidermis in Verbindung tritt. Um nun die Frage zu entscheiden, wo der ursprüngliche Bildungsmodus zu suchen ist, brauchen wir nur die Entwicklung verwandter Formen — und es kann sich in diesem Falle nur um die Polycladen handeln, bei denen die Verhältnisse völlig klar liegen —, zum Vergleich heranzuziehen. Nach den Untersuchungen von LANG (1884) entsteht bei den Polycladen das Epithel des Pharyngealapparates aus einer Einstülpung der Epidermis (des Ektoderms) und zwar in einer ganz ähnlichen Weise wie bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*, was aus einem Vergleich der LANGSchen Schemata (1884, Textfig. 32) mit meinen Figg. 32, 33 und 36—38 unmittelbar hervorgeht. Ich glaube, es kann danach keinem Zweifel unterliegen, daß die Entstehungsweise des Schlundepithels bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* den ursprünglichen Zustand darstellt. Wollten wir dagegen den andern Bildungsmodus — Entstehung des Pharyngealepithels aus der Schlundmuskulatur — als ursprünglich auffassen, so würde uns jede Möglichkeit eines Verständnisses für dies Verhalten fehlen.

Es ließen sich noch weitere Gründe dafür anführen, daß tatsächlich in der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* und der übrigen Mesostomiden ursprünglichere Verhältnisse zutage treten als bei den Wintereiern, indessen wäre es dabei nicht zu vermeiden, auf Dinge einzugehen, die zweckmäßiger erst später¹ zur Besprechung kommen. Ich wende mich daher, ohne weiter hierbei zu verweilen, sofort der Frage zu, wie es zu verstehen ist, daß die Sommereier, obwohl sie den Wintereiern gegenüber zweifellos sekundäre Bildungen darstellen, in ihrer Entwicklung dennoch ursprünglicher sich verhalten.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß die Wintereier, wenn sie auch im Kreise der Mesostomiden den primären Eitypus repräsentieren, dennoch im Vergleich mit den Eiern gewisser andrer Rhabdocöliiden keineswegs als Bildungen ursprünglicher Art gelten können. Vergleichend-anatomische Betrachtungen, wie sie meines Wissens GEGENBAUR² (1870) zuerst angestellt und v. GRAFF (1882) anschaulich durchgeführt hat, lehren nämlich, daß die Scheidung der eibereitenden Organe des weiblichen Geschlechtsapparates in Keim- und Dotterstöcke, wie sie den Mesostomiden und der Mehrzahl der übrigen

¹ S. die phylogenetischen Auseinandersetzungen, die im Anschluß an die Darstellung der Acölenentwicklung erscheinen werden.

² Grundzüge der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. Jena 1870.

Rhabdocöli den eigentümlich ist, nicht von Anfang an bestanden haben kann, sondern sich erst allmählich in den verschiedenen Gruppen, die ursprünglich einfache Eierstöcke besaßen, nach dem »Prinzip der Arbeitsteilung« aus diesen entwickelt hat. Bei den primitivsten Rhabdocölen (*Mecynostomum*, *Macrostromum*, *Stenostomum*, *Microstromum*) und Alloiocölen (*Acmostomum*), sowie bei den Acölen fehlen Dotterstöcke noch gänzlich. Sie besitzen statt dessen einheitliche, mächtig entwickelte Ovarien, die ausschließlich Eizellen produzieren: Bei einzelnen Formen (*Stenostomum*, SEKERA 1903, *Microstromum*, RYWOSCH 1887) findet sich jedoch bereits die Einrichtung, daß regelmäßig eine Anzahl dieser Eizellen abortiv wird und ihren Genossinnen als Nährzellen dient. Dies Verhalten leitet zu den sogenannten Keimdotterstöcken (v. GRAFF 1882) einzelner Rhabdocölen (*Prorhynchus*, *Proxenetes*) und Alloiocölen (*Cylindrostomum*) hinüber, bei denen nur noch bestimmte Abschnitte der Organe Keimzellen produzieren, der Rest aber konstant Nähr- oder Dotterzellen liefert. Bei *Prorhynchus* gehen die keim- und die dottererzeugenden Abschnitte noch ohne scharfe Grenze ineinander über, bei *Proxenetes* und *Cylindrostomum* dagegen sind beide bereits deutlich gegeneinander abgesetzt. Von diesem letzteren Verhalten aus ist es dann nur noch ein kleiner Schritt, der zu dem für die große Mehrzahl der Rhabdocölen und Alloiocölen typischen Zustand der vollständigen Zerlegung des Keimdotterstockes in seine beiden Abschnitte und damit zur Ausbildung gesonderter Keim- und Dotterstöcke hinüberführt.

Wie sich nun hieraus für die Dotterstöcke die Auffassung ergibt, daß sie sekundär abgezwigte Teile ursprünglich einheitlicher Ovarien darstellen, so folgt hieraus für die zusammengesetzten Eier, die neben der Keimzelle noch die von den Dotterstöcken gelieferten Dotterzellen enthalten — und die Wintereier besitzen stets die größte Zahl solcher Dotterzellen —, daß sie nur sekundäre Bildungen sein können, daß dagegen ursprünglich einfache Eier bestanden haben müssen, deren Dotter von den Eierstöcken selbst, sei es direkt oder in Gestalt abortiver Keimzellen, produziert wurde. Ersteres scheint bei den Makrostomiden¹, die auch sonst nach ihrem ganzen Bau eine der niedersten Familien der Rhabdocölen darstellen, letzteres dagegen bei den

¹ Ich habe bereits seit längerer Zeit begonnen, die Entwicklung von *Macrostromum hystrix* zu studieren, bin aber bei der verhältnismäßigen Seltenheit des Materials hier und infolge der Schwierigkeiten, die die Untersuchung der überaus kleinen Eier bereitet, noch zu keinen mitteilenswerten Resultaten gekommen.

Mikrostomiden und Stenostomiden¹ der Fall zu sein. Gemeinsam ist allen diesen einfachen Eiern die Eigentümlichkeit, daß sie verhältnismäßig wenig Dotter und dünne farblose, seltener hellgefärbte Eischalen besitzen.

Nun bitte ich sich zu erinnern, daß die Sommereier aus den Wintereiern dadurch hervorgegangen sind, daß der Zeitpunkt des Beginnes der Eibildung in frühe Stadien der individuellen Entwicklung verlegt wurde, in denen die Organe des weiblichen Geschlechtsapparates die zur Erzeugung der typischen Eier — eben der Wintererier — erforderliche Reife noch nicht erlangt haben. Infolgedessen besteht das Wesen der Sommereier darin, daß sie im Vergleich zu den Wintereiern unvollkommen ausgestattet sind, d. h. weniger Dottermaterial und dünnere Schalen besitzen als diese. Die Abänderung der Sommereier gegenüber den Wintereiern bedeutet somit keine Abänderung in einer völlig neuen Richtung, sondern im Gegenteil, indem sie eine Annäherung an den Typus der einfachen Eier herbeiführt, einen Rückschlag auf Verhältnisse, die ursprünglicher sind als die, die wir in den Wintereiern repräsentiert finden.

Die Bedeutung dieses Rückschlages begreift sich nun leicht, wenn man bedenkt, daß schon seit langer Zeit die schwer verständlichen Eigentümlichkeiten der Tricladenentwicklung der besonderen, gewaltigen Ausbildung der Dottermasse in erster Linie auf Rechnung gesetzt werden. Ganz dasselbe muß aber auch für die Wintererier der Rhabdocölen angenommen werden. Da nun in den Sommereiern die Mächtigkeit der Dottermasse wieder reduziert wurde, so wurde damit auch die Möglichkeit einer Vereinfachung des Entwicklungsganges gegeben. So ist es denn wohl kaum auffällig, wenn dabei auf die ursprünglichen Verhältnisse, wie sie vor der gewaltigen Ausbildung der Dottermasse bestanden haben, zurückgegriffen wurde. Man vergleiche die in der Tabelle auf S. 305 zusammengestellten Unterschiede in der Entwicklung der Sommer- und Wintererier und man wird finden, daß sie sämtlich mit der Reduktion der Dottermasse in Zusammenhang stehen.

Derartige Rückschläge, die ein Wiederauftreten ursprünglicher Verhältnisse im Gefolge sekundärer Abänderungen bedeuten, und die ich als konsekutive Rückschläge den gewöhnlich als Atavismus

¹ Bei *Stenostomum* z. B. scheint sich nach den neuesten Angaben von SEKERA (1903) das Ei aus vier Ovarialzellen aufzubauen, von denen eine zur Keimzelle wird, während die drei andern als Nährzellen dienen und resorbiert werden.

bezeichneten, zufälligen und inkonstanten Rückschlägen gegenüberstellen möchte, sind ja keineswegs seltene Erscheinungen im Tierreich: ich erinnere nur an den unlängst — auf dem Würzburger Zoologentag 1903 — von WASMANN ausführlich erörterten, die flügellose Fliegengattung *Termitoxenia* betreffenden Fall. Wie dort der sekundäre Schwund der Flügel von einem konsekutiven Rückschlag auf die ursprünglichen Tracheenstummel begleitet worden war, so haben wir uns auch hier die Sommereier der Mesostomiden als konsekutive Rückschlagsbildungen vorzustellen, und es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn wir in ihrer Entwicklung gleichfalls ursprünglichen Verhältnissen begegnen.

Damit ist natürlich nicht gesagt, daß nunmehr alles, was während der Entwicklung in den Sommereiern vor sich geht, notwendigerweise ursprünglicherer Natur sein muß, vielmehr versteht es sich von selbst, daß in jedem einzelnen Falle die Frage, ob ursprünglich oder nicht, von neuem zu prüfen ist. Was im Vorstehenden dargetan werden sollte, war nicht der Satz, daß die gesamte Entwicklung der Sommereier primitivere Verhältnisse aufweist, als die der Winter Eier, sondern die Berechtigung der Frage, ob nicht trotz der zweifellos sekundären Abänderung der Sommereier dennoch in ihnen ursprünglichere Zustände zu Tage treten können. Es sei dies, um Irrtümer zu vermeiden, hier ausdrücklich festgestellt.

b. Verhalten der Dotterzellen.

Wie wichtig es ist, in jedem einzelnen Fall neu zu untersuchen, ob ursprüngliche oder abgeänderte Verhältnisse vorliegen, zeigt sich besonders, wenn wir das Verhalten der Dotterzellen während der Entwicklung der verschiedenen Eiformen, wie ich es in der zweiten Spalte der Tabelle auf S. 305 zusammengestellt habe, betrachten. Allerdings beziehen sich die Angaben dieser Tabelle nur auf die in den ersten Entwicklungsstadien der Winter- und der verschiedenen Sommereier bei den Dotterzellen zutage tretenden Unterschiede, während auch ihr späteres Verhalten nicht minder beachtenswert erscheint.

Die Bedeutung der Dotterzellen in den zusammengesetzten Eiern wird schon seit langem auf Grund der bereits oben skizzierten, auf vergleichend-anatomische Befunde sich stützenden Auffassung der Dotterstücke als sekundär abgezwigter Teile ursprünglich einheitlicher Ovarien beurteilt; denn es folgt hieraus, daß die Dotterzellen ihrer Genese nach den Keimzellen homolog und demnach den aus abortiven

Eizellen hervorgehenden Nährzellen, denen wir bei *Stenostomum* und *Microstomum*, sowie bei zahlreichen andern Tieren der verschiedensten Stämme (Cölienteraten, Würmer, Arthropoden, Mollusken) begegnen, vollkommen gleichwertig an die Seite zu stellen sind.

Diese Auffassung läßt sich mit Leichtigkeit auf die Dotterzellen der Wintereier aller Arten, sowie der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* anwenden. Hier stellen die Dotterzellen tatsächlich Nährzellen vor, die allmählich aufgelöst und vom Embryo verbraucht werden, wenn auch ihr morphologisches Verhalten dabei gewisse Besonderheiten aufweist, die später zur Sprache kommen sollen. Ganz anders aber liegen die Dinge in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*. Wie wir gesehen haben, gehen hier die Dotterzellen höchst eigentümliche Differenzierungen ein, indem sie sich teils in Hüll- teils in Vacuolenzellen umwandeln. Und wenn man auch, wie hier zunächst ohne weitere Begründung angenommen werden soll, die Vacuolenzellen noch mit den Nährzellen vergleichen kann, da sie schließlich vom Embryo resorbiert werden, so ist dies doch für die Hüllzellen vollkommen unmöglich, da sie niemals im Embryo aufgehen, sondern bei seinem Ausschlüpfen mit der Eihaut abgeworfen werden.

Rein morphologisch betrachtet erscheint es daher außerordentlich schwierig, die obwaltenden eigentümlichen Verhältnisse zu verstehen. Dagegen glaube ich, daß es, wenn man physiologische Gesichtspunkte zu Hilfe nimmt, eher gelingt, eine einigermaßen plausible Vorstellung der Sachlage zu erlangen.

Wegen ihrer außerordentlich frühzeitigen Ausbildung bei noch völliger Unreife der Dotterstücke ist die Dottermasse in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* im Vergleich zu der der Wintereier geradezu minimal zu nennen. Statt mehrerer Hunderte von Dotterzellen wie in den Wintereiern, sind hier nur 40—50 vorhanden; dort sind die Dotterzellen groß, hier überaus klein, dort reich mit Dotterkugeln erfüllt, hier fast völlig frei von jedweden Nährstoffen. Das Volumen der eben gebildeten Sommereier (Durchmesser 0,06—0,08 mm) ist daher etwa 300 mal kleiner als das der Wintereier (Durchmesser 0,45—0,5 mm).

Nun stelle man sich — für einen Augenblick die wirklichen Geschehnisse außer acht lassend — vor, welche Abänderungen der Entwicklungsgang selbst wohl hätte erleiden müssen, um den durch diese ungeheure Reduktion der Dottermasse, die bereits eine beträchtliche Annäherung an die Verhältnisse der einfachen Eier (z. B.

von *Stenostomum*, wo die Eier sich je aus einer Keimzelle und drei Nährzellen aufbauen) bedeutet, vollständig veränderten Formbedingungen Rechnung zu tragen. Es wäre wohl kaum überraschend gewesen, wenn die Untersuchungen einen Entwicklungsverlauf ergeben hätten, der vollkommen von dem der Wintereier verschieden gewesen wäre — wie ja auch kaum zu erwarten ist, daß die Entwicklung der dotterarmen Eier von *Macrostomum*, *Microstomum* oder *Stenostomum* sehr erhebliche Übereinstimmung mit der der Wintereier zeigen dürfte. Statt dessen aber finden wir nun die Entwicklung in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* verhältnismäßig wenig von der der Wintereier verschieden und nur in einzelnen Punkten, die sich direkt auf die Dotterreduktion zurückführen lassen, zu dem ursprünglichen Entwicklungsmodus, wie er vor Ausbildung der mächtigen Dottermasse bestanden haben muß, zurückgekehrt, — vielleicht deshalb, weil die Abänderung des Entwicklungsverlaufes mit der Schnelligkeit, mit der die Reduktion der Dottermasse vor sich ging, nicht Schritt halten konnte. Die Situation in den eben gebildeten Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* ist also die, daß einerseits eine Keimzelle vorhanden ist, die zu ihrer Entwicklung eine sehr große Masse von Nährsubstanz benötigt, andererseits eine sehr kleine Anzahl von Dotterzellen, die vollständig unfähig sind, aus sich heraus der Keimzelle die erforderliche Nährmasse zu liefern. Aus diesem Zusammentreffen ganz besonderer Bedingungen erkläre ich mir nun das eigentümliche Verhalten, das die Dotterzellen hier zeigen. Da die Keimzelle selbst anscheinend kraft des ihr erblich vorgeschriebenen Entwicklungsganges nicht imstande ist, sich den obwaltenden Verhältnissen anzupassen, so springen, damit überhaupt die Entwicklung vor sich gehen kann, die Dotterzellen für sie in die Schanze. Sie können das hier aus dem Grunde, weil sie fast allen Dottermaterials ledig einen viel indifferenteren Zellenzustand repräsentieren als die mit Dotterkugeln reich beladenen Dotterzellen der Wintereier.

Die Art und Weise, wie nun die Dotterzellen sich diesen Bedingungen anpassen, scheint mir wiederum nur mit Hilfe physiologischer Vorstellungen einigermaßen verständlich gemacht werden zu können. Ich stelle mir die Verhältnisse so vor: Von der Keimzelle oder nach ihrer Teilung von den Blastomeren, gehen, da in ihnen Mangel an gewissen, zu ihrer weiteren Entwicklung nötigen Stoffen eintritt, Reize chemisch-physikalischer Natur aus, die einen Ersatz dieser Stoffe fordern. Diese Reize treffen die Dotterzellen, in denen

diese Stoffe selbst nicht vorhanden sind. Wohl aber finden sie sich in der die Eier umspülenden Uterus- oder Leibesflüssigkeit, wie wir notwendig annehmen müssen. Diese Stoffe müssen nun, wenn überhaupt eine Weiterentwicklung möglich sein soll, ins Innere des Eies hineingeschafft werden. Der einfachste Weg, auf dem dies geschehen kann, ist der der Osmose. Die Keimzelle oder die aus ihr hervorgegangenen Blastomeren können aber bei der Art und Weise, in der sich der Teilungsprozeß unter dem Einfluß ererbter Faktoren bei ihnen abspielt, selbst nicht osmotisch tätig sein, wohl aber sind, wie schon gesagt, die Dotterzellen infolge ihres indifferenten Zustandes und der Art ihrer Anordnung um die Keimzelle (vgl. Fig. 3) hierzu geeignet. Daher schaffen sie denn auch die beiden für den osmotischen Prozeß erforderlichen Bildungen, die osmotische Membran und den Raum, das Reservoir, in dem die aufgenommene Nährflüssigkeit aufgespeichert wird, indem ihre äußere Schicht zur Hüllmembran, ihre innere, der Keimzelle direkt anliegende Schicht zu den Vacuolenzellen sich differenziert. Ich habe ja in dem beschreibenden Teil eingehend zeigen können, wie diese Differenzierung der so verschiedenen Hüll- und Vacuolenzellen auf Kosten des Substrates der ursprünglich gleichartigen Dotterzellen vor sich geht. In wie kolossalem Maßstabe sie in diesem umgewandelten Zustande alsdann die dem Embryo zu seiner Entwicklung nötigen Nährstoffe herbeischaffen, geht wohl am besten aus der Tatsache hervor, daß dank ihrer Tätigkeit das Ei im Verlauf der Entwicklung um mindestens das 200fache seines ursprünglichen Volumens zunimmt.

Aus diesen Deduktionen, die, wie ich sehr wohl weiß, nur spekulativen Wert haben und nichts anderes vorstellen wollen, als einen Versuch, höchst eigentümliche und einzigartige Verhältnisse einigermaßen einem Verständnis näher zu bringen, ohne daß es zunächst möglich wäre, die vorgetragenen Anschauungen im einzelnen zu beweisen, geht hervor, — und damit knüpfe ich wieder an bereits Gesagtes an — daß das Verhalten der Dotterzellen im Verlauf der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* mit ursprünglichen Zuständen nichts zu tun haben kann, sondern vielmehr ganz besonderen Bedingungen angepaßt ist. Es kollidiert dies keineswegs mit der Annahme, daß das Zustandekommen dieser besonderen Bedingungen selbst, d. h. die Reduktion der Dottermasse, einem Rückschlag auf ursprünglichere Verhältnisse zuzuschreiben ist.

Zu dem Bilde, das wir uns soeben von dem Zustandekommen der eigentümlichen Differenzierung der Dotterzellen in den Sommereiern

von *Mesostomum ehrenbergi* gemacht haben, müssen nunmehr noch einige vergleichende Bemerkungen hinzugefügt werden.

Was zunächst die Hüllmembran betrifft, so haben wir gesehen, daß sie nach unsrer Auffassung weniger dem Zwecke dient, eine Schutzhülle um das Ei zu bilden — hierzu würde ja wie bei den übrigen Sommereiern die Eihaut allein genügen — als vielmehr dazu, die für den osmotischen Prozeß erforderliche Membran zu liefern. Wenn ich indessen trotzdem schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) diesen Namen gewählt habe, so geschah es deshalb, weil ich schon damals damit an die Hüllmembran erinnern wollte, die wir in der Entwicklung der den Turbellarien nächstverwandten Plathelminthen, bei den Trematoden und Cestoden, finden. Bei diesen Formen erfüllt die Hüllmembran allerdings in der Regel wesentlich nur die Aufgabe, eine Hülle um den Embryo zu bilden, woraus schon hervorgeht, daß sie kaum von der einem ganz andern Zweck angepaßten Hüllmembran von *Mesostomum ehrenbergi* direkt abgeleitet werden kann. Wohl aber meine ich, daß morphologisch ein gemeinsamer Ursprung für alle diese Hüllmembranbildungen angenommen werden kann und zwar in dem Verhalten, das gewisse Dotterzellen in den Sommereiern von *Mesostomum lingua* und *productum*, sowie in den Kokons von *Plagiostomum girardi* zeigen.

In den die Entwicklung dieser Arten behandelnden Abschnitten der vorliegenden Arbeit habe ich ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß nicht alle Dotterzellen an der Bildung des gemeinsamen Dottersyncytiums teilnehmen und darin sich auflösen, sondern daß einzelne von ihnen, nachdem sie das in ihnen aufgespeicherte Dottermaterial an das Syncytium abgegeben haben, als Zellen für sich bestehen bleiben und allmählich an der Peripherie der Eier oder Embryonalbezirke sich ansammeln (vgl. Fig. 67—70, 81—83). Hier bleiben sie längere Zeit liegen, ohne daß ihnen irgend eine besondere Funktion zuzuschreiben sein dürfte, bis sie schließlich zugrunde gehen.

Diese Dotterzellen stimmen also nach ihren Lage- und Formbeziehungen durchaus mit den in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* die Hüllmembran aufbauenden Dotterzellen überein, — weshalb ich sie auch als Hüllzellen bezeichnet habe, — nur daß sie noch nicht imstande sind, eine vollkommene Membran zu bilden. Was *Mesostomum ehrenbergi* betrifft, so kommt noch hinzu, daß die Sommer-eier von *Mesostomum lingua* und *productum* auch nach allen ihren übrigen Verhältnissen in der von den Wintereiern zu den Sommereiern

von *Mesostomum ehrenbergi* führenden Reihe den Platz unmittelbar vor den letzteren einnehmen. Die Annahme, daß demnach auch die Hüllmembran der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* auf die Hüllzellen der Sommereier von *Mesostomum lingua* und *productum* zurückzuführen ist, liegt also zum mindesten sehr nahe.

Andrerseits glaube ich nun von den Hüllzellen der Kokons von *Plagiostomum girardi* aus, die ja zweifellos den Hüllzellen der Sommer-eier von *Mesostomum productum* und *lingua* homolog sind, den Anschluß an die Hüllmembranbildungen der Trematoden und Cestoden gewinnen zu können, wenn damit auch keineswegs gesagt sein soll, daß nun etwa *Plagiostomum girardi* eine direkte Vorfahrenform dieser beiden Stämme bedeute. Wenn man nämlich die Figuren betrachtet, in denen die Hüllzellen bei *Plagiostomum girardi* in Erscheinung treten (Fig. 81—83), so kommen einem unwillkürlich die Bilder in Erinnerung, die das erste Auftreten der Hüllmembran bei den Trematoden und Cestoden, wie es vor allem SCHAUINSLAND (1883, 1885) beobachtet hat, veranschaulichen.

Nun wird aber nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren, die sich damit beschäftigt haben, ganz allgemein angenommen, daß die Hüllzellen der Trematoden und Cestoden Abkömmlinge der Keimzelle, also Teile des Embryos selbst darstellen. Ich glaube indessen, daß diese Ansicht, die sich mit meiner Auffassung selbstverständlich nicht vereinbaren läßt, in dieser Allgemeinheit nicht aufrecht erhalten werden kann.

Ich kann hier natürlich nicht auf die Details der Hüllmembranbildung bei den Trematoden und Cestoden (Bothriocephaliden¹) eingehen, da das viel zu weit führen würde. Indessen dürften auch folgende kurze Hinweise genügen. SCHAUINSLAND, der die Lehre von der embryonalen Natur der Hüllmembran begründet hat, stützte sich

¹ Wenn ich hier von der Besprechung der Täniadenentwicklung, deren Kenntnis wir den Untersuchungen von LEUCKART (1881), ED. VAN BENEDEN (1881) und MONIEZ (1881) verdanken, ganz absehe, so geschieht dies deshalb, weil hier Verhältnisse vorliegen, die nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können. Denn da hier, speziell bei der ihrer Entwicklung nach am genauesten bekannten *Taenia serrata*, von Anfang an neben der Keimzelle Dotterzellen nicht vorhanden sind, kann es nicht Wunder nehmen, wenn die als Homologon der Hüllmembran betrachtete »couche albuminogène« von der Keimzelle sich herleitet, genau so wie das für die den Dotterzellen entsprechende »cellule granuleuse« (VAN BENEDEN) oder »vitellogène« (MONIEZ) der Fall ist. Die Angaben von SALENSKY (1874) über die Entwicklung von *Amphitina* können wohl als der Nachprüfung bedürftig hier übergangen werden.

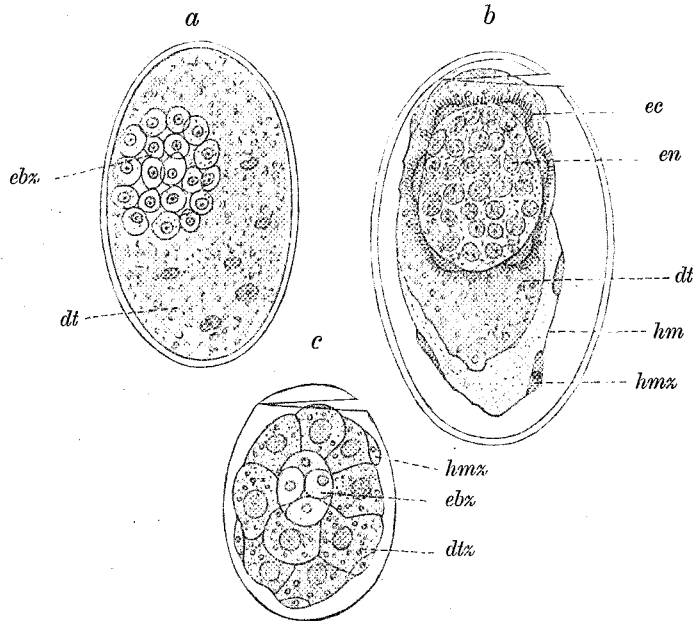
darauf, daß er in zwei Fällen, bei *Distomum tereticolle* und *Bothriocephalus rugosus*, angeblich feststellen konnte, daß eine der die Hüllmembran bildenden Zellen vom Embryo abstamme. Dagegen gelang es ihm weder die Entstehung der übrigen Hüllzellen dieser beiden Arten zu beobachten, noch bei irgend einer der zahlreichen, sonst noch von ihm untersuchten Formen auch nur den geringsten Zusammenhang zwischen Hüllmembran und Embryo nachzuweisen. Trotzdem glaubte er per analogiam ganz allgemein die Hüllmembran als eine embryonale Bildung ansehen zu dürfen.

Meiner Ansicht nach hat sich nun SCHAUINSLAND in jenen beiden Fällen höchst wahrscheinlich getäuscht, indem er in noch erhaltenen Dotterzellen, die sich zu Hüllzellen umzuwandeln im Begriffe waren, irrtümlicherweise Embryonalzellen vor sich zu haben glaubte. Ein solcher Irrtum ist bei der Beobachtung der Eier in toto leicht möglich, da die Dotterzellen, wenn sie nach ihrer Umwandlung in Hüllzellen all ihren Dotterinhalt abgegeben haben, in ihrem Aussehen den Embryonalzellen sehr ähnlich werden. Ganz dasselbe ist z. B. auch bei *Mesostomum lingua* der Fall (vgl. meine Fig. 67), wo ebenfalls eine große Ähnlichkeit zwischen den sich differenzierenden Hüllzellen und den Blastomeren vorhanden ist.

Ganz unmöglich aber scheint es mir, bei den übrigen von SCHAUINSLAND untersuchten Formen die embryonale Natur der Hüllmembran anerkennen zu können. Ich habe in Textfig. III a—c (S. 316) drei seiner Figuren reproduziert, von denen a und b zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von *Distomum globiporum* vor und nach der Hüllmembranbildung darstellen. Wenn man in Fig. III a die Kerne der ursprünglichen Dotterzellen im Inneren der Dottermasse betrachtet und damit Fig. III b vergleicht, so scheint es mir viel wahrscheinlicher zu sein, daß sie zusammen mit Resten des sie umgebenden Plasmas den Ausgangspunkt für die Bildung der Hüllmembran abgeben (vgl. dazu meine Figg. 67—70 *hz*), als daß für diese eine embryonale Entstehung angenommen werden könnte¹. Was sodann Fig. III c betrifft, die ein Entwicklungsstadium von *Bothriocephalus latus* darstellt, so kann ich mir ein überzeugenderes Bild für die Abstammung der Hüllzellen von den Dotterzellen überhaupt nicht denken (vgl. dazu meine Figg. 81—83 *hz*). Trotzdem aber bemerkt SCHAUINSLAND (1885) zu dieser Figur: »den Ursprung dieser Hüllmembran konnte ich nicht

¹ Ganz ebenso scheint mir auch nach den Abbildungen, die VOELTZKOW (1888) von Embryonalstadien von *Aspidogaster conchicola* gibt, eine Ableitung der Hüllmembran vom Embryo unmöglich zu sein.

nachweisen; ich glaube aber trotzdem nicht fehl zu gehen, wenn ich nach Analogie mit *Bothriocephalus rugosus* annehme, daß sich auch hier sehr frühzeitig eine Zelle aus dem Verband der übrigen löst, durch die Dotterzellen hindurch an die Oberfläche rückt und dann unter allmählicher Teilung den gesamten Eiinhalt umwächst!



Textfig. III a—c.

a und b Eier von *Distomum globiporum* vor und nach der Hüllmembranbildung (nach SCHAUINSLAND 1893, Taf. III, Fig. 5 u. 6); c, Ei von *Bothriocephalus latus* im Stadium der Hüllmembranbildung (nach SCHAUINSLAND, 1895, Taf. VII, Fig. 31). dt, Dottermasse; dtz, Dotterzellen; ebz, Embryonalzellen; ec, Ektoblast; en, Entoblast; hm, Hüllmembran; hmz, Hüllzelle.

Vollends die letzten Zweifel werden aber durch die vor kurzem erschienenen Mitteilungen GOLDSCHMIDTS (1902) über die Entwicklung von *Zoogonus mirus* zum Schwinden gebracht. GOLDSCHMIDT beobachtete, daß hier der Keimzelle jeweils nur zwei Dotterzellen beigegeben werden, die aus den Dotterstöcken stammen, aber kaum noch Dotterkügelchen enthalten — ganz ähnlich wie die Dotterzellen der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*! Diese zu einem Zellenpaar miteinander verschmelzenden Dotterzellen lagern sich der eiförmigen Eizelle am einen Pole an und umwachsen von hier aus mit ihren zu dünnen Plasmalamellen ausgezogenen Rändern die Eizelle, indem sie auf diese Weise die Hüllmembran bilden. Wir haben also hier — bei einem Trematoden — genau denselben Vorgang wie in den

Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*, wie dort so auch hier wegen der Reduktion der Dottermasse leicht zu verfolgen und klar in Erscheinung tretend. Ich glaube, daß damit die Frage nach der Entstehung der Hüllmembranen entschieden ist: sie haben, wo sie auftreten, bei den Rhabdocöliiden, wie bei den Trematoden und Cestoden, nichts mit dem Embryo zu tun, sondern stellen Bildungen der Dotterzellen dar. Man könnte hier unmittelbar an eine Analogie mit den Follikelhüllen der Eier zahlreicher anderer Tiere der verschiedensten Stämme denken, wenn nicht die neuesten Untersuchungen mehr und mehr der Ansicht zuneigten, daß die Follikelzellen genetisch mit der Keimzelle nichts zu tun hätten, wogegen die Dotterzellen ja als abortive Keimzellen zu betrachten sind.

Nachdem sich somit der Versuch, die Hüllmembran der Sommer-eier von *Mesostomum ehrenbergi* morphologisch zu würdigen, nicht als völlig ergebnislos erwiesen hat, bleibt uns nun noch dasselbe für die Vacuolenzellen zu tun. Rein physiologisch betrachtet ließen sie sich ja ohne weiteres als Nährzellen der Masse der Dotterzellen der übrigen untersuchten Formen an die Seite stellen, da sie, wie diese, dem Embryo Nährmaterial liefern und von ihm schließlich resorbiert werden, morphologisch scheinen sie dagegen zunächst doch ein vollkommen anderes Bild darzubieten. Ich glaube indessen, daß es auch hier gelingt, die Sache dem Verständnis etwas näher zu bringen.

Die Bedeutung der Dottermasse in den Wintereiern, sowie in den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum*, *Mesostomum lingua* und *Mesostomum productum*¹ ist damit nicht erschöpft, daß sie allein eine Nährfunktion ausüben, sondern sie ist viel weitergehend, da sich die Dottermasse ja auch unmittelbar an der Bildung des Embryos beteiligt. Die Art dieser Beteiligung ist allerdings eine höchst eigentümliche, rein passive, insofern als die Dottermasse vom Embryo, gleich als wäre sie ein Stück von ihm, umwachsen wird. Immerhin muß aber doch hierauf besonderes Gewicht gelegt werden, da es ja theoretisch ebenso gut denkbar wäre, daß die Epidermis bei ihrer dorsalen Ausbildung nur den eigentlichen Embryo umwüchse, den Dotter aber als fremde Masse beiseite ließe. Wird doch auch bei den Tricladen oder bei den Trematoden und Cestoden die homologe Dottermasse nicht mit umwachsen, sondern erst sekundär, sei es

¹ Ich sehe hier davon ab, daß bei den beiden zuletzt genannten Formen einzelne Zellen der Dottermasse zu Hüllzellen sich umwandeln.

durch einen Schluckakt oder durch allmähliche Resorption durch die Epidermis hindurch in den Embryo aufgenommen. Ich vermag mir diese wenn auch nur passive Beteiligung der Dottermasse am Aufbau des Embryonalkörpers nur daraus zu erklären, daß die eigentümliche Versorgung der Keimzelle mit einem aus besonderen Dotterzellen bestehenden Dottermaterial hier bei den Rhabdocöli den sich eben erst herausgebildet hat. Infolgedessen sind, — ebenso wie bei einzelnen Rhabdocölen (*Stenostomum*, *Microstomum*) abortive Keimzellen der eigentlichen Eizelle direkt als Nährzellen einverleibt werden und damit ebenfalls passiv am Aufbau des Embryos teilnehmen, — auch bei den übrigen Rhabdocöli den die Beziehungen zwischen Embryo und Dotterzellenmasse noch so innige, daß in der Entwicklung die Trennung ihrer Ursprungsorgane in Keim- und Dotterstöcke sich noch nicht geltend macht.

Ganz ebenso wie die Dottermasse in den eben genannten Eiern morphologisch die Funktion hat, während eines Teiles der Embryonalentwicklung die dorsale Hälfte des Embryos auszufüllen, d. h. den Raum herzustellen, den später Darm und Schizocöl einnehmen, trifft dies nun auch für die Vacuolenzellen zu, nur daß diese Funktion hier in noch erhöhtem Maße in Erscheinung tritt, weil in den Sommeriern von *Mesostomum ehrenbergi* der Raum, den beide Bildungen später einnehmen sollen, von Anfang an noch nicht vorhanden ist, sondern erst im Verlauf der Entwicklung geschaffen werden muß. Aber auch bei der Schaffung dieses Raumes spielen die Vacuolenzellen nur eine rein passive Rolle. Indem ihnen durch die osmotisch tätige Hüllmembran allmählich mehr und mehr Flüssigkeit zugeführt wird, die gleichzeitig die für den Embryo notwendigen Nährstoffe enthält, werden sie in immer steigendem Grade aufgebläht, wobei sich natürlich das Volumen des ganzen Eies um ein Vielfaches vergrößert. Unter dem Einfluß dieser Bedingungen kommt alsdann das charakteristische Bild zustande, das die Vacuolenzellenmasse darbietet, indem sie — histologisch wie funktionell an die Chorda der Wirbeltiere erinnernd — das Gerüst schafft, das den von Flüssigkeit erfüllten, später von Darm und Leibeshöhle einzunehmenden Raum stützt.

Der Hinweis auf die analogen Bilder der Chordaentwicklung erweist sich übrigens noch in einer andern Beziehung als förderlich. Ich habe schon in dem beschreibenden Teil (S. 234) darauf hingewiesen, daß es fraglich erscheint, ob die großen, mit wandständigen Kernen versehenen Blasen der Vacuolenzellenhemisphäre (vgl. Figg. 20—29 v) unmittelbar den ursprünglichen Vacuolenzellen

entsprechen, die sich, nachdem sie eine Zeitlang ein Syncytium gebildet hatten (s. Figg. 17—19 *v*), aus diesem wieder regeneriert haben, oder ob nicht trotz des scheinbar andern, aber auf mechanische Bedingungen zurückführbaren Aussehens das syncytiale Verhältnis bestehen bleibt. Der Vergleich mit den histologischen Bildern der Chordaentwicklung, wo ebenfalls schließlich nicht mehr von einzelnen Zellen, sondern nur noch von einem Gewebe die Rede sein kann, scheint nun gleichfalls für die letztere Annahme zu sprechen. Damit würde dann auch in diesem Punkte die Vacuolenzellenmasse der gleichfalls syncytialen Dottermasse der Winter- und übrigen Sommer-eier vollkommen entsprechen.

c. Bemerkungen zur Embryonalentwicklung.

Wenn ich es unternehme, über diese außerordentlich heikle Frage noch einige Bemerkungen anzufügen, so geschieht dies weniger in der Absicht, schon jetzt eine Erklärung der beobachteten Verhältnisse zu geben, als vielmehr auf die Schwierigkeiten aufmerksam zu machen, die sich allen Deutungsversuchen entgegenstellen. Ich halte es, um es gleich zu sagen, für unmöglich, auf Grund der bis jetzt mitgeteilten Entwicklungsverhältnisse die uns hier begegnenden ontogenetischen und phylogenetischen Probleme zu lösen, ohne sich in das Gebiet schrankenloser Spekulation hinauszuwagen. Erst ein weit eingehenderes, entwicklungsgeschichtliches Vergleichsmaterial, vor allem aus dem Kreise der Rhabdocölen und Alloiocölen selbst, dürfte hier die ersehnte Klarheit bringen. Hoffentlich ist dies nicht allzuferner Zeit vorbehalten.

Am ehesten gelingt es noch, für die ersten Teilungsvorgänge die Möglichkeit eines Verständnisses zu gewinnen, wenn damit zunächst auch nicht viel erreicht ist. Wie wir gesehen haben, stimmen die ersten Teilungen bei allen Rhabdocölen darin überein, daß sie einen inäqualen Verlauf nehmen, indem sich bei den Rhabdocölen drei, bei den Alloiocölen zwei Mikromeren von der Keimzelle ab-schnüren. Bei den Rhabdocölen bleiben die Blastomeren dicht beieinander liegen, bei den Alloiocölen dagegen trennen sie sich voneinander und wandern, wie man wohl sagen kann, in der Dottermasse umher. Immerhin folgen sie bei dem Auseinanderweichen zunächst noch bestimmten Gesetzen, da entsprechend der Achse der ersten Teilung die Mikromeren stets peripherwärts an der der Kokonschale zugekehrten Seite der Embryonalbezirke zu finden sind. Durch dies Auseinanderweichen der ersten Blastomeren erinnern die Alloiocölen

ihrerseits wiederum an die Tricladen, bei denen genau der gleiche Vorgang zu beobachten ist. Dagegen unterscheiden sich die Tricladen nach den übereinstimmenden Beobachtungen von METSCHNIKOFF (1883), IJIMA (1884) und HALLEZ (1887) dadurch von den Rhabdocöliiden, daß bei ihnen die Teilung anscheinend völlig äqual verläuft.

In den »Conclusions« zu seinen Untersuchungen über die Tricladenentwicklung gibt nun HALLEZ (1887) der Ansicht Ausdruck, daß die eigentümlichen Teilungsvorgänge bei den Tricladen auf die Anordnung der Dottermasse zurückzuführen seien. Die Keimzellen der Tricladen könnten mit Recht als alecithal bezeichnet werden, besser sei es jedoch, sie mit Rücksicht auf die Dotterzellen ektolecithal zu nennen. »Cette division particulière me paraît d'autant plus justifiée qu'elle correspond à un mode de segmentation à coup sûr très spécial. Les blastomères se trouvent tous également plongés dans un milieu nutritif abondant, ils y vivent à la façon de parasites, s'y multiplient d'autant plus que la masse syncytiale est plus considérable, absorbant après chaque division la quantité de nourriture dont ils ont besoin pour se diviser encore. De là résultent . . . l'irrégularité dans l'arrangement des blastomères . . ., de là la même forme et la même structure pour tous les blastomères. En résumé je crois que le développement en quelque sorte anomal des Planaires d'eau douce tient aux conditions particulières de distribution du deutoplasme nutritif.«

Wenn wir diesen Überlegungen, die sehr viel für sich haben, zustimmen, so ergibt sich sofort die Frage, wie sind dann aber die Verhältnisse bei den Rhabdocöliiden aufzufassen? Hier sind die Keimzellen ebenfalls ektolecithal, aber trotz der gleichen Ausbildung der Dottermasse findet sich keine äquale, sondern eine inäquale Teilung und eine bis zu einem gewissen Grade bestimmte Anordnung der Blastomeren, selbst bei den Alloiocölen, wo sie in ähnlicher Weise wie bei den Tricladen auseinanderweichen. Die Antwort auf diese Frage scheint mir nicht übermäßig schwierig. Während wir bei den Tricladen durchweg zusammengesetzte Eier haben, finden wir, daß in der Ordnung der Rhabdocöliiden diese sich erst allmählich aus einfachen Eiern entwickeln. Ich glaube daher, daß wir in dem inäqualen Verlauf der Teilungen bei den Rhabdocöliiden ein Festhalten an ererbten¹

¹ Auf die Frage, wo die Vorfahren zu suchen sind, die diese Verhältnisse auf die Rhabdocöliiden vererbt haben, gehe ich hier nicht ein, verschiebe vielmehr die Erörterungen über alle weiteren phylogenetischen Probleme bis zur Veröffentlichung meiner Untersuchungen über die Acölenentwicklung.

Verhältnissen zu erblicken haben, die erst allmählich unter dem Einfluß der veränderten Formbedingungen, die das Auftreten der äußeren Dotterzellenmasse mit sich brachte, aufgegeben wurde. Bei den Tricladen, die sich schon weit von den ursprünglichen Stammformen der Rhabdocöliiden entfernt haben, ist dagegen der ursprünglich inäquale Teilungsmodus vollkommen aufgegeben, und es haben sich die Blastomeren, wie HALLEZ meines Erachtens ganz richtig sagt, einer Art Schmarotzerleben in einer gemeinsamen Nährmasse angepaßt. Die Anfänge hierzu, wenn auch ebenfalls noch von bestimmten, ererbten Gesetzen geleitet, finden sich nun bei den Alloiocölen. Ich finde hierin einen erneuten Beweis für die Ansicht, daß die Tricladen von den Alloiocölen sich herleiten, eine Ansicht, die meines Wissens von v. GRAFF (1882) auf Grund vergleichend-anatomischer Befunde zuerst in bestimmter Weise ausgesprochen und sodann durch den Nachweis VEJDOVSKÝS (1895), daß die von BRAUN (1881) als Zwischenform zwischen den Rhabdocöliiden und Tricladen beschriebenen Bothrioplaniden echte Alloiocölen darstellen, noch näher begründet worden ist.

Gelingt es somit wenigstens über die Verhältnisse der ersten Teilungsvorgänge sich einige Vorstellungen zu machen, so erscheint dies, was die weiteren Entwicklungsvorgänge betrifft, so gut wie unmöglich. Gewiß, man kann sich auch hier helfen und schlechtweg die eigenartige Anordnung der Dottermasse für alles, was man nicht versteht, verantwortlich machen; aber damit ist nichts gewonnen. Ebenso erscheint es mir zunächst ausgeschlossen, durch Hinweise auf gewisse Verhältnisse in der Entwicklung der Arthropoden, Mollusken oder Tunicaten, die hier und da analog erscheinen, etwas zu erreichen. Der einzige Weg, hier zum Ziele zu kommen, erscheint mir vielmehr, wie schon bemerkt, in der weiteren Untersuchung möglichst zahlreicher anderer Rhabdocölen und Alloiocölen zu liegen, die, da sie sich vergleichend anatomisch recht gut in Reihen anordnen lassen, vielleicht auch entwicklungsgeschichtliche Reihen darbieten werden, in denen die gesuchten Aufschlüsse enthalten sind.

Wenn wir uns nunmehr den speziellen Fragen zuwenden, so erscheint es zunächst unmöglich, in der Entwicklung der von mir untersuchten Rhabdocöliiden einen Vorgang zu erkennen, der als Gastrulation gedeutet werden könnte. Ich gebe zu, daß vielleicht Ansätze dazu da sind; wie man z. B. bei Bildern wie Figg. 12 und 13 oder Fig. 79 allenfalls von einer beginnenden Epibolie reden könnte; aber mehr läßt sich nicht sagen. Im Gegenteil, es läßt sich bestimmt

behaupten, daß eine vollständige Epibolie sicher nicht zustande kommt, da ja die gesamte Epidermis von Zellen geliefert wird, die den Embryo nur an der ventralen Seite umgeben (s. Fig. 33 u. a.), während dorsal keinerlei Bildungszellen für die Epidermis vorhanden sind. Dies würde wiederum zu der Frage führen, ob die Gastrulation vielleicht in ähnlicher Weise sich vollzieht, wie z. B. an dem Keimstreifen der Insekten, ohne daß aber auch hierauf irgend eine befriedigende Antwort gegeben werden könnte.

Noch weniger aber als von einer Gastrulation kann in der Rhabdocöliidenentwicklung von Keimblättern die Rede sein. Während ich in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) noch die Ausdrücke Ecto-, Meso- und Entoderm angewandt habe, habe ich es daher in der jetzigen Darstellung vorgezogen, ganz auf diese Ausdrücke zu verzichten. Wir begegnen im Verlauf der gesamten von uns beobachteten Entwicklungsvorgänge niemals Bildungen, die als Keimblätter, sei es auch im weitesten Sinne des Wortes, angesehen werden können. Sobald innerhalb der undifferenzierten Embryonalanlage differente Bildungen sichtbar werden, sind damit auch schon die definitiven Organe angelegt, ohne daß vorher irgendwelche primitive Sonderungen zu beobachten gewesen sind, die bei andern Tieren vor der Organbildung zu Tage zu treten pflegen. Wir wollen die Vorgänge beurteilen und vergleichen, sind aber dazu auf die Erscheinungen angewiesen, die wir allein beobachten können. Wo nun die Erscheinungen fehlen oder unsrer Beobachtung zunächst nicht zugänglich sind, da hört die Möglichkeit auf, die gewünschten Vergleiche anzustellen.

Ich möchte hier nicht weiter auf die Keimblätterfrage eingehen, obwohl noch einiges zu sagen wäre, da ich in meiner Arbeit über die Acölenentwicklung, wo ebenfalls sehr interessante Verhältnisse zu Tage treten, darauf zurückzukommen gedenke. Nur auf einige wenige Punkte sei noch hingewiesen.

Das Fehlen evidenter Keimblattbildungen schließt natürlich nicht die Möglichkeit aus, die Frage nach der Homologie der beobachteten Organbildungen mit den Organen verwandter Formen zu untersuchen und darauf gestützt die Anteile zum leichteren Vergleich hypothetisch angenommener Keimblätter an ihrer Herstellung zu erwägen. Daß dies für die Beurteilung der Verhältnisse unter Umständen von großem Wert sein kann, hat schon oben die Erörterung der Frage nach der primären Entstehung des Schlundepithels der Rhabdocöliiden bewiesen.

Ich komme auf diesen Punkt hier nochmals zurück, da ich ihm

eine ganz außerordentliche Bedeutung für die Beurteilung der in Frage stehenden Verhältnisse beilege. Da es nach einem Vergleich mit der Entwicklung der Polycladen wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß wir bei einer hypothetischen Aufstellung von Keimblättern die Epidermis der Rhabdocöliiden als eine Bildung ectodermaler, ihre Schlundmuskulatur als eine Bildung mesodermaler Natur anzusehen haben, so folgt hieraus für die Entstehung des Pharyngealepithels, daß es in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* aus dem Ectoderm, in den Wintereiern desselben Tieres aber, ebenso wie in den Winter- und Sommereiern von *Mesostomum lingua*, *Mesostomum productum* und *Bothromesostomum personatum* scheinbar aus dem Mesoderm hervorgeht. Wir sehen damit unmittelbar vor unsern Augen eine der Verschiebungen aufgedeckt, durch die das mächtige Anwachsen der Dottermasse die Entwicklung der Rhabdocöliiden so eigenartig umgemodelt und entstellt hat, daß von den ursprünglichen Verhältnissen so gut wie nichts mehr erhalten geblieben ist. Wenn es der Zufall gefügt hätte, daß ich nur die drei letztgenannten Formen untersucht hätte, so würde die Homologisierung des bei ihnen scheinbar im Mesoderm entstehenden Schlundepithels mit dem ectodermalen der Polycladen zweifellos nicht ohne Schwierigkeiten durchführbar gewesen sein. Gleichzeitig ergibt sich hieraus, daß man außerordentlich vorsichtig sein muß, wenn man bei so eigenartigen Verhältnissen ein Urteil fällen soll, ohne über umfangreiches Vergleichsmaterial zu verfügen.

Wie leicht man andernfalls zu schwerwiegenden Irrtümern gelangen kann, dafür scheint mir das Nervensystem der Tricladen ein prägnantes Beispiel zu bieten, das bald aus theoretischen Gründen (O. und R. HERTWIG, 1881) auf Grund seiner Lage, bald auf Grund seiner Entwicklung (IJIMA, 1884), oder auf Grund der bei seiner Regeneration gemachten Befunde (E. SCHULTZ, 1902) für mesodermal erklärt und damit in Gegensatz zu dem Nervensystem der Polycladen gestellt wurde. Ich glaube nicht, daß sich diese Ansicht jetzt, nachdem wir die Befunde bei den Rhabdocölen kennen gelernt haben, noch aufrecht erhalten läßt. Auch hier haben wir beim erwachsenen Tier ein tief im Innern des Körpers gelegenes Hirn, aber wir sehen, wie es erst im Laufe der Entwicklung — durch Verschiebung des Vorderendes (S. 255) — dahin zu liegen kommt, während es vorher unmittelbar mit der Epidermis in innigstem Zusammenhang gestanden hat (s. Fig. 30). Ich zweifle keinen Augenblick, daß wir bei den primitivsten Rhabdocölen eine direkte Entstehung des Hirns aus dem

Ektoderm finden werden. Alsdann werden wir auch für das Hirn eine Reihe haben, die von diesen Formen über die Mesostomiden und Alloiocölen zu den Tricladen führt und in gleicher Weise seine allmähliche scheinbare Verlagerung in das Mesoderm vor Augen stellt, wie wir dies bei den verschiedenen untersuchten Mesostomidenformen für das Schlundepithel direkt beobachten konnten.

Mit diesen wenigen Andeutungen möchte ich schließen. Ich hoffe bald Gelegenheit zu haben, auf sie zurückzukommen.

Straßburg, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1896. C. Graf ATTEMS, Beitrag zur Kenntnis der rhabdocölen Turbellarien Helgolands. In: Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. II. Heft 1.
1870. ED. VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. In: Mém. couronn. Acad. royale de Belgique. Bd. XXXIV.
1881. — Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. In: Arch. de Biol. Bd. II.
1860. P.-J. VAN BENEDEN, Recherches sur la faune littorale de Belgique. II. Turbellariés. In: Mém. des memb. Ac. royale de Belgique. Bd. XXXII.
1891. L. BÖHMIG, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylirostomina Graff. In: Diese Zeitschr. Bd. LI.
1881. M. BRAUN, Beiträge zur Kenntnis der Fauna baltica. I. Über Dorpater Brunnenplanarien. In: Archiv für Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands. Bd. IX. 4. Lief.
1885. — Die rhabdocölen Turbellarien Livlands. Ebenda. Ser. II. Bd. X. 2. Lief.
1899. E. BRESSLAU, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. (Vorläufige Mitteilung). In: Zool. Anz. Bd. XXII.
1903. — Die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen des süßen Wassers und ihre biologische Bedeutung. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1903.
1903. M. CAULLERY u. F. MESNIL, Recherches sur les »Fecampia« Giard, Turbellariés rhabdocèles, parasites internes des Crustacés. In: Ann. Fac. sc. de Marseille. Bd. XIII. Heft 5.
1902. G. DORNER, Darstellung der Turbellarienfauuna der Binnengewässer Ostpreußens. In: Schrift. Phys.-ökon. Ges. Königsberg. 43. Jahrg.
1836. G. W. FOCKE, Planaria Ehrenbergii. In: Ann. Wien. Mus. f. Naturgesch. Bd. I. 2. Abt.
1894. O. FUHRMANN, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. In: Rev. Suisse de Zool. Bd. II.
1902. R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum Rud. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXI.

1902. R. GOLDSCHMIDT, Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* Lss. In: Centralbl. Bact. Parasitenkunde. Bd. XXXII.
1882. L. V. GRAFF, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig.
1901. H. HALKIN, Recherches sur la maturation, fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*. In: Arch. de Biol. Bd. XVIII.
1879. P. HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. In: Trav. de l'inst. zool. de Lille. Bd. II.
1887. — Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris.
1890. — Catalogue des Turbellariés du Nord de la France et de la côte Boulonnaise. In: Rev. biol. du Nord de la France. Jahrg. 1890.
1881. O. u. R. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Jena.
1897. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1884. I. LJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserendrocölen (Tricladen). In: Diese Zeitschr. Bd. XL.
1886. A. JAWOROWSKI, Vorläufige Ergebnisse als Beitrag zur Kenntnis und Anatomie von *Mesostomum personatum* O. Sch. In: Zool. Anz. Bd. IX.
1884. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. In: Fauna Flora Golf v. Neapel. 11. Monogr.
1852. R. LEUCKART, *Mesostomum Ehrenbergii* Oerst. anatomisch dargestellt. In: Arch. f. Naturgesch. 18. Jahrg. Bd. I.
1881. — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 1. Aufl. Bd. I. 2. Lief. Leipzig.
1874. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg.
1883. E. METSCHNIKOFF, Die Embryologie von *Planaria polychroa*. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII.
1881. R. MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes. I. In: Trav. de l'Inst. Zool. de Lille. Bd. III. Heft 2.
1887. D. RYWOSCH, Über die Geschlechtsverhältnisse und den Bau der Geschlechtsorgane der Microstomiden. In: Zool. Anz. Bd. X.
1872. W. SALENSKY, Die Entwicklung von *Enterostomum*. In: Protokolle Naturf. Gesellsch. zu Kasan. Zitiert nach LEUCKARTS Referat in: Archiv für Naturgesch. 40. Jahrg. Bd. II. S. 449.
1874. — Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der *Amphilina* Wagn. (*Monostomum foliaceum* Rud.). In: Diese Zeitschr. Bd. XXIV.
1883. H. SCHAUINSLAND, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVI. N. F. IX.
1885. — Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XIX. N. F. XII.
1848. O. SCHMIDT, Die rhabdocölen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena.
1858. — Die rhabdocölen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Krakau. In: Denkschr. math.-naturw. Kl. Kais. Ak. Wiss. Wien. Bd. XV.
1873. A. SCHNEIDER, Untersuchungen über Plathelminthen. In: 14. Jahresber. Oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilk. Gießen.
1883. — Das Ei und seine Befruchtung. Breslau.
1902. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXII.
1903. E. SEKERA, Erneute Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse der Stenostomiden. In: Zool. Anz. Bd. XXVI.

1895. F. VEJDOVSKÝ, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. II. In: Diese Zeitschr. Bd. LX.
 1888. A. VOELTZKOW, *Aspidogaster conchicola*. In: Arb. Zool.-Zootom. Inst. Würzburg. Bd. VIII.
 1893. F. v. WAGNER, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. In: Biol. Centralbl. Bd. XIII.

Erklärung der Abbildungen.

Allen Figuren gemeinsame Bezeichnungen:

<i>au</i> , Auge;	<i>pg</i> , Pigment;
<i>avn</i> , zum Auge gehörige Nervenfasermasse;	<i>ph</i> , Anlage der Schlundmuskulatur;
<i>d</i> , Dotterzelle, Dottermasse;	<i>phe</i> , Schlundepithel;
<i>da</i> , Darmzelle;	<i>phs</i> , Pharyngealseptum;
<i>dl</i> , Darmlumen;	<i>ph.ä</i> , äußere Pharyngealtasche;
<i>dvm</i> , dorsoventrale Muskelfaser;	<i>ph.i</i> , innere Pharyngealtasche;
<i>dr</i> , Drüsenzelle;	<i>phz</i> , Pharyngealzelle;
<i>e</i> , Embryonalanlage;	<i>rd</i> , resorbierte Dottermasse;
<i>ep</i> , Epidermis;	<i>ri</i> , Richtungskörperchen;
<i>ex</i> , Eizelle;	<i>s</i> , Eihaut, Eischale;
<i>gh</i> , Gehirn;	<i>sd</i> , Stäbchendrüse, Stäbchenbildungszelle;
<i>gn</i> , Anlage der Geschlechtsorgane;	<i>sh</i> , Spaltleibeshöhle;
<i>h</i> , Hüllmembran, Hüllzelle;	<i>sn</i> , seitlicher Hirnnerv;
<i>ln</i> , Längsnerv;	<i>sp</i> , Spermatozoon, Spermakern;
<i>m</i> , Mund;	<i>sz</i> , Sehzelle;
<i>oe</i> , Ösophagus;	<i>ut</i> , Zelle der Uteruswand;
<i>pad</i> , dorsales Parenchym;	<i>v</i> , Vacuolenzelle;
<i>pav</i> , ventrales Parenchym;	<i>vn</i> , vorderer Hirnnerv.

Sämtliche Figuren sind mittels des ABBESchen Zeichenapparates entworfen. Die Zahlen neben den Figuren geben die jeweilige Vergrößerung an.

Tafel XIV.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 1. Aus dem Receptaculum seminis isolierte Eizelle. Das Spermatozoon hat sich um den Kern geschlungen. Nach dem Leben gezeichnet. 550 ×.

Fig. 2. Schnitt durch ein frisch gebildetes Sommerei. 700 ×.

Fig. 3. Desgl. Zeigt die doppelte Schichtung der Dotterzellen auf der einen Seite des Eiumfanges. 500 ×.

Fig. 4. Eizelle im Begriff das zweite Richtungskörperchen abzuschneiden. Daneben das erste Richtungskörperchen (*ri*₁). Aus zwei Schnitten kombiniert. 700 ×.

Fig. 5. Schnitt durch eine Eizelle im Stadium der ersten Teilungsspindel. 700 ×.

Fig. 6. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. Vom Makromer *A* schnürt sich soeben das zweite Mikromer *C* ab. 700 \times .

Fig. 7. Übergang vom Drei- zum Vierzellenstadium, nach zwei Schnitten plastisch rekonstruiert. Seitenansicht. 700 \times .

Fig. 8. Übergang vom Vier- zum Fünfzellenstadium. Auf dem Schnitt ist nur das Makromer *A*, das Mikromer *C*, sowie das in Teilung begriffene Mikromer *B* getroffen. 700 \times .

Fig. 9. Zu dem in der vorigen Figur dargestellten Schnitt gehörige Rekonstruktion (Seitenansicht). Man erkennt, daß sich *B*₂ zwischen die Mikromeren *A* und *C* schiebt. 700 \times .

Fig. 10. Ansicht des Fünfzellenstadiums von oben her, aus drei Schnitten rekonstruiert. Man erkennt, daß nach vollzogener Teilung von *B* in *B*₁ und *B*₂ das Mikromer *C* und das Makromer *A* sich zur Teilung vorbereiten. 700 \times .

Fig. 11. Ansicht des Siebenzellenstadiums von oben her, aus drei Schnitten rekonstruiert. Das Makromer *A* hat sich in *A*₁ und *A*₂, das Mikromer *C* in *C*₁ und *C*₂ geteilt. 700 \times .

Fig. 12. Schnitt durch ein etwas älteres Siebenzellenstadium, etwa in der Richtung der in Fig. 11 eingetragenen Pfeile. Die Zellen *A*₁, *B*₁ und *A*₂ bereiten sich zur Teilung vor. 700 \times .

Fig. 13. Zur vorigen Figur gehörige Rekonstruktion (Seitenansicht, nach drei Schnitten). Außer den bereits genannten Zellen befindet sich auch das Mikromer *D* in Teilung. Die Teilungsachsen verlaufen alle in verschiedenen Richtungen und Ebenen. 700 \times .

Fig. 14. Rekonstruktion eines ähnlichen Siebenzellenstadiums (Seitenansicht nach vier Schnitten). Die Teilung von *D*₁, *A*₁ und *A*₂ ist schon weiter vorge-schritten, *B*₁ befindet sich noch in Ruhe. 700 \times .

Fig. 15 u. 16. Rekonstruktionen zweier Zwölfzellenstadien aus vier, bezw. fünf Schnitten. Die Abstammung der einzelnen Zellen von den Blastomeren des Siebenzellenstadiums ist nicht mehr zu ermitteln. Die Numerierung der Zellen zeigt die Reihenfolge an, in der sie auf den Schnitten nacheinander folgen. 700 \times .

Tafel XV.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 17. Schnitt durch ein ganzes Ei. Zweizellenstadium, das Makromer *A* bereitet sich zur zweiten Teilung vor (Aequatorialplatte). Neben dem Mikromer *B* ein Richtungskörperchen. Die Dotterzellen zeigen die ersten Anfänge der Differenzierung in Hüll- und Vacuolenzellen. 700 \times .

Fig. 18. Desgl. Die Embryonalanlage, von der fünf Blastomeren getroffen sind, besteht aus 15 Zellen mit fast lauter ruhenden Kernen. Hüllmembran auf der einen Seite des Eies bereits differenziert. 600 \times .

Fig. 19. Desgl. Embryonalanlage vielzellig. Hüllmembran vollkommen differenziert. Beginn der Ausbildung großer Vacuolen (*v*₁). 400 \times .

Fig. 20. Desgl. Embryonalanlage vielzellig. Dorsal große Vacuolen, teils vollständig (*v*), teils im Anschnitt (*v*₁) getroffen. Die ventralen Vacuolenzellen (*v*₂) beginnen zu schwinden. Der Eidurchmesser beträgt etwa das doppelte seiner ursprünglichen Länge. 300 \times .

Fig. 21 *a*. Schnitt durch die dorsale Vacuolenzellenkuppe eines Eies wie Fig. 20. *b*, folgender Schnitt, zeigt den von der Fläche getroffenen Kern von v_1 . 175 \times .

Fig. 22. Schnitt durch die dorsale Vacuolenzellenkuppe eines älteren Eies. Die Umbildung der Vacuolenzellen ist beendet. 175 \times .

Fig. 23. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Fig. 22 (die Schnittrichtung wird durch die mit 23 bezeichneten Pfeile in Fig. 25 angedeutet). Dorsal die Vacuolenzellenhemisphäre (v_1 , unvacuolisiert gebliebene Vacuolenzelle); die ventralen Vacuolenzellen sind vollständig verschwunden. Infolgedessen wird die ventrale Eihemisphäre von der Embryonalanlage, die hier der Hüllmembran direkt anliegt, vollständig ausgefüllt. In der Embryonalanlage ist die bilaterale Anordnung der Kerne zu erkennen. 250 \times .

Fig. 24. Totalansicht eines Eies im Stadium der Fig. 23, von der Dorsal-seite aus betrachtet. Man erkennt durch die Vacuolenzellenhemisphäre hindurch die bilaterale Sonderung der ventral gelegenen Embryonalanlage. 150 \times .

Fig. 25. Seitenansicht eines ganzen Eies im gleichen Stadium. 150 \times .

Fig. 26. Dorsalansicht eines etwas älteren Eies. Innerhalb der Embryonalanlage hat sich die paarige Anlage des Gehirns (gh , gh) und die gemeinsame Anlage der Schlundmuskulatur und des Genitalapparates (ph) differenziert. 150 \times .

Fig. 27. Dorsalansicht eines Eies, in dem die Sonderung der Organanlagen weiter fortgeschritten ist. Über den beiden Hirnganglien hat sich die Epidermis — in paariger Anlage — differenziert, der zentrale Zellenhaufen hat sich in die getrennten Anlagen für Schlundmuskulatur und Geschlechtsapparat gesondert. 150 \times .

Fig. 28. Seitenansicht eines älteren Eies wie Fig. 27. Die Epidermis ist an der ganzen Ventralseite differenziert. 150 \times .

Fig. 28 *a*. Schematische, plastisch gehaltene Darstellung der in diesem Ei zu beobachtenden Verhältnisse, nach Abtragung der oberen $\frac{2}{3}$ in Höhe der in Fig. 28 eingetragenen Pfeile.

Fig. 29. Dorsalansicht eines Eies etwa vom gleichen Stadium wie Fig. 28. Die beiden Hirnganglien sind zum unpaaren Hirn verschmolzen, doch ist der paarige Ursprung an der medianen Einschnürung desselben deutlich zu erkennen. 150 \times .

Tafel XVI.

Alle Figuren (außer Fig. 41) nach Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 30. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch die Embryonalanlage eines etwas älteren Eies als Fig. 26 (die dort eingezeichneten Pfeile — 30 — geben die Schnittrichtung an). Man erkennt vorn (in der Figur links) die Anlage des rechten Hirnganglions (gh), in der Mitte die Anlage der Schlundmuskulatur (ph) und dahinter die Genitalanlage (gn). Vorn am Hirn beginnt die Differenzierung der Epidermis (ep), 300 \times .

Fig. 31. Schräger Frontalschnitt durch ein Ei wie Fig. 30, in der Richtung der dort eingetragenen Pfeile. Beide Gehirnganglien (gh), durch die in ihnen ausgebildete Punktsubstanz gekennzeichnet, sind getroffen; zwischen den von ihnen nach ventral und hinten ziehenden Anlagen der Längsnervenstämme (ln) eingeschlossen findet sich der Anschnitt der Schlundmuskulaturanlage (ph). 300 \times .

Fig. 32. Erste Anlage des Schlundepithels durch eine solide Einwucherung der ventralen Epidermis in die Schlundmuskulaturanlage hinein. Teil eines Querschnitts; Kerne etwas schematisch gezeichnet. 250 \times .

Fig. 33. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch ein Ei im Stadium der Fig. 28. Organanlagen, Epidermis, Schlundauskleidung fertig differenziert. 200 \times .

Fig. 34. Vorderer Teil eines Sagittalschnittes wie Fig. 33, die Endigung der Epidermis dorsal vom Gehirn und ihr Verhalten zur Hüllmembran, bei stärkerer Vergrößerung, zeigend. 350 \times .

Fig. 35. Schräger Frontalschnitt durch ein etwas älteres Ei wie Fig. 33 (Schnittrichtung die gleiche wie bei Fig. 31, s. die Pfeile in Fig. 37). Die beiden Gehirnganglien sind zum unpaaren Hirn verschmolzen; von diesem ausgehend die Längsnerven (*ln*) und die Anlagen der Seitennerven (*sn*). 200 \times .

Fig. 36. Querschnitt durch ein Ei vom gleichen Alter wie Fig. 35. Die Epidermis beginnt seitlich die Vacuolenzellenhemisphäre zu umwachsen. Die Schlundauskleidung hat die beiden Pharyngealtaschen gebildet. Jederseits vom Schlunde findet sich die Anlage des Wassergefäßsystems, dorsal beginnt die Bildung des Darmes. 200 \times .

Fig. 37. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo nach vollendeter Ausbildung der Epidermis. 150 \times .

Fig. 38. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen innerhalb der Eihüllen stark zusammengekrümmten, fertig entwickelten Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. 125 \times .

Fig. 39. Frontalschnitt durch einen Embryo, der etwas schwächer gekrümmt ist, als der in Fig. 38 dargestellte. 125 \times .

Fig. 40. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen jungen Wurm, kurz nach dem Ausschlüpfen. 125 \times .

Fig. 41. Schnitt durch ein eben gebildetes Winterei von *Mesostomum ehrenbergi*. 150 \times .

Tafel XVII.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Bothromesostomum personatum*.

Fig. 42. Schnitt durch ein eben gebildetes Ei. 350 \times .

Fig. 43. Schnitt durch eine Eizelle mit ruhendem Kern. 350 \times .

Fig. 44. Desgl. Amphiasterstadium. 350 \times .

Fig. 45. Schnitt durch ein Zweizellenstadium. 350 \times .

Fig. 46. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. 350 \times .

Fig. 47 *a-c*. Achtzellenstadium in drei aufeinander folgenden Schnitten. Färbung mit Eisenhämatoxylin. 350 \times .

Fig. 48. Schnitt durch eine Embryonalanlage von etwa 25 Zellen. 350 \times .

Fig. 49. Schnitt durch eine fertig ausgebildete, undifferenzierte Embryonalanlage. 225 \times .

Fig. 50 *a-i*. Serie von neun aufeinanderfolgenden etwas schrägen Querschnitten durch eine Embryonalanlage, in der sich die Herstellung der bilateralen Symmetrie, sowie die Sonderung von Hirn- (*h*) und Schlund- + Genitalanlage (*ph*) eben vollzogen hat. Es sind nur die Gesamtumrisse der Figuren mit dem Zeichenapparat angefertigt. Die Zellen der Embryonalanlage sind in dem Umriß derselben schematisch durch kleine Kreischen angedeutet, den ausgesparten Raum zwischen der die Eihülle bezeichnenden Einfassungslinie und der

Embryonalanlage hat man sich von der Dottermasse ausgefüllt zu denken. *do* dorsal, *ve* ventral, *r* rechts, *l* links. 175 \times .

Fig. 51 *a-g*. Serie von sieben aufeinanderfolgenden schrägen Frontalschnitten durch eine etwas ältere Embryonalanlage, in der sich die Anlagen der Schlundmuskulatur (*ph*) und des Genitalapparates (*gn*) eben zu sondern beginnen. Herstellung der Figur ebenso wie in Fig. 50. *r* rechts, *l* links, *vo* vorn, *hi* hinten. 175 \times .

Fig. 52 *a-b*. Zwei senkrechte Querschnitte durch eine etwas ältere Embryonalanlage: *a* Schnitt durch die Gehirngegend mit der paarigen Anlage der Punktsubstanz, *b* fünfter darauffolgender Schnitt durch die Schlundgegend. Innerhalb der Schlundmuskulaturanlage beginnen sich die innersten Zellen zum Pharyngealepithel zu differenzieren. 350 \times .

Fig. 53 *a-c*. Drei jeweils durch zwei nicht mitgezeichnete Schnitte voneinander getrennte, senkrechte Querschnitte durch eine Embryonalanlage, an der die Sonderung der Organanlagen beendet ist. Man erkennt die paarige Anlage der Epidermis, das durch Verschmelzung der paarigen Anlage entstandene Gehirn und das innerhalb der Schlundmuskulaturanlage unabhängig von der Epidermis differenzierte Pharyngealepithel. 225 \times .

Tafel XVIII.

Alle Figuren betreffen *Bothrosomostomum personatum*, 54–62 Sommerier, 63 und 64 Winterier.

Fig. 54 *a-e*. Serie von fünf aufeinanderfolgenden Frontalschnitten durch das Vorderende eines etwas älteren Embryos wie Fig. 53. *a* der am meisten dorsale, *e* der am meisten ventrale Schnitt. Die Resorbierung des ventralen medianen Dotterlängsstreifens und damit die Verschmelzung der beiden Epidermishälften beginnt dorsal in der Hirngegend und schreitet von da nach hinten und ventralwärts fort. 200 \times .

Fig. 55. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo des gleichen Alters wie Fig. 54. Der Schnitt hat ventral vorn die rechte (*ep*), hinten die linke Epidermishälfte (*ep*₁) getroffen. In der Mitte der ventrale Dotterlängsstreifen. Das Schlundepithel steht mit der Epidermis in keiner Verbindung. 200 \times .

Fig. 56. Schräger Frontalschnitt durch einen Embryo wie Fig. 55, in der Richtung der dort eingetragenen Pfeile. 200 \times .

Fig. 57. Annähernd exakter Frontalschnitt durch einen Embryo wie Fig. 55, in der Höhe der inneren Pharyngealtasche (s. die in Fig. 55 eingetragenen Pfeile). 200 \times .

Fig. 58. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo mit fast fertig entwickelter Epidermis. Die äußere Pharyngealtasche ist durch Schrumpfung etwas eingedrückt. 200 \times .

Fig. 59. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen fertig entwickelten, eben ausgeschlüpften, im mütterlichen Uterus frei herumkriechenden jungen Wurm. Innerhalb der Dottermasse hat sich das Darmlumen (*dl*) als einfacher, epithelloser Spaltraum gebildet. 200 \times .

Fig. 60 *a-b*. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Schlundgegend eines etwas älteren Wurmes. Beginn der Darmepithel-, Schizocöl- und Wassergefäßbildung. Die Epidermis links beim Schneiden etwas abgehoben. 350 \times .

Fig. 61. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen noch innerhalb des

mütterlichen Uterus befindlichen jungen Wurm mit eben differenziertem Darmepithel. Im Leibesraum noch zahlreiche Dotterkugeln. 200 \times .

Fig. 62. Frontalschnitt (Richtung der Pfeile in Fig. 61) durch einen jungen Wurm kurz vor dem Auskriechen aus dem mütterlichen Uterus. 200 \times .

Fig. 63. Schnitt durch die etwa 30zellige Embryonalanlage eines Winter-
eies. 350 \times .

Fig. 64. Schiefer Sagittalschnitt durch ein Winter-
ei. Der Embryo ist etwas älter als der in Fig. 55 dargestellte. Das Hirn ist erst auf dem zweitfolgenden Schnitt getroffen. 135 \times .

Tafel XIX.

Alle Figuren nach Sommer-
eiern von *Mesostomum lingua*.

Fig. 65. Schnitt durch eine Eizelle inmitten der Dotterzellen. *x* resorbierter Nucleolus einer Dotterzelle? 350 \times .

Fig. 66. Schnitt durch ein Zweizellenstadium. 350 \times .

Fig. 67. Schnitt durch ein Ei im Zwölfzellenstadium. Der ganze Schnitt, auf dem fünf Blastomeren getroffen sind, gezeichnet. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin hat sich die Dottermasse vollkommen schwarz tingiert. *d*₁ Reste des Dotterzellenplasmas mit Kernen (Anlagen der Hüllzellen). 350 \times .

Fig. 68. Schnitt durch eine Embryonalanlage mit beginnender Differenzierung der paarigen Gehirn-
anlage. 350 \times .

Fig. 69*a—h*. Serie von acht aufeinanderfolgenden Schnitten durch eine etwas ältere Embryonalanlage. Man erkennt die Anlagen des Gehirns (*gh*), der Schlundmuskulatur (*ph*) und des Geschlechtsapparates (*gn*), sowie die paarige Anlage der Epidermis (*ep*). 350 \times .

Fig. 70. Querschnitt durch die Schlundanlage eines älteren Embryos. Das Schlundepithel hat sich differenziert, gleichzeitig beginnen die beiden Epidermis-
hälften in der Medianebene zu verschmelzen. 350 \times .

Fig. 71. Querschnitt durch einen Embryo mit fertig entwickelter Epidermis. Die Wassergeräße sind angelegt, die Darmbildung hat noch nicht begonnen. 320 \times .

Fig. 72. Frontalschnitt durch einen gleichalterigen Embryo in der Höhe der inneren Pharyngealtasche. 320 \times .

Tafel XX.

Alle Figuren betreffen *Plagiostomum girardi*.

Fig. 73. Geschlechtsreifer Wurm, nach dem Leben gezeichnet. Durch die Haut des weißlichen Wurmes schimmert der dunkelgefärbte Darm hindurch. Das Hinterende des Körpers enthält einen Kokon, dessen Stielende zur Geschlechts-
öffnung herausragt. Wenn das Stielende an der Unterlage durch Andrücken festgeklebt ist, kriecht der Wurm weiter und zieht sich auf diese Weise den Kokon selber aus seiner Geschlechtsöffnung heraus. Etwa 20 \times .

Fig. 74*a*. An ein Bryozoenstämmchen befestigter Kokon, in dessen Innerem man 10 Embryonen zählt. 35 \times . *b* und *c* zwei andre Kokons. 30 \times .

Fig. 75. Schnitt durch einen jugendlichen Kokon. Es sind acht Embryonal-
bezirke (im Zweizellenstadium) mehr oder minder vollständig getroffen. 150 \times .

Fig. 76. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. Die Blastomeren weichen nach der Teilung auseinander. 300 \times .

Fig. 77. Schnitt durch ein Achtzellenstadium. Der Peripherie des Kokons zugekehrt liegen vier Mikromeren mit mitotischen Kernen (auf dem Schnitt sind nur drei getroffen), nach innen zu vier Makromeren mit ruhenden Kernen (nur zwei getroffen). 300 \times .

Fig. 78. Desgl. Schnitt quer durch die vier Makromeren (Richtung der Pfeile in Fig. 77). 300 \times .

Fig. 79. Schnitt durch ein Stadium von etwa 20 Zellen. Die Mikromeren peripher, die Makromeren zentralwärts gelegen. 300 \times .

Fig. 80. Schnitt durch eine Embryonalanlage, deren Blastomeren wieder zu einem Haufen zusammengedrückt sind, der bilateral-symmetrisch erscheint. 300 \times .

Fig. 81*a*—*b*. Zwei Querschnitte durch eine Embryonalanlage, in der die Differenzierung der Organanlagen begonnen hat. *a* Schnitt durch die Hirn-, *b* durch die Schlundgegend. In *a* Beginn der Hüllzellen-, in *b* der Schlundepithelbildung. 300 \times .

Fig. 82. Schiefer Schnitt durch einen Embryo mit deutlich entwickelten Organanlagen. Beginn der Epidermisbildung. 300 \times .

Fig. 83. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo mit ziemlich weit entwickelter Epidermis. Auge, Hirn, Schlund fertig differenziert, keine Spur einer Darmbildung. 300 \times .

Handwritten text at the top of the page, possibly a title or header, written in cursive script. The text is partially obscured by a dark, textured band.

Handwritten text at the bottom of the page, possibly a footer or signature, written in cursive script. The text is partially obscured by a dark, textured band.

[Faint, illegible text at the top of the page, possibly bleed-through from the reverse side.]

[Faint, illegible text at the bottom of the page, possibly bleed-through from the reverse side.]