

3. Zur Embryonalentwicklung von *Amphistomum subclavatum* Rud. (*Diplodiscus* subcl. Dies.).

Von Leopold Glaesner, Assistent des Zoologischen Instituts der Univ. Straßburg.

(Mit 10 Figuren.)

eingeg. 3. Dezember 1909.

Den Anlaß zu der vorliegenden Untersuchung gab die Meinungsverschiedenheit, die infolge der Angaben Goldschmidts und Bresslaus bezüglich der Entstehung der Hüllmembran der Trematoden herrschte. Bresslau kam durch theoretische Erwägungen, anknüpfend an seine Untersuchungen an Turbellarien, zu der Annahme einer Herkunft derselben von Dotterzellen, und stützte sich dabei auf die von Goldschmidt gemachten Angaben über *Zoogonus mirus*, bei welchem Trematoden Goldschmidt die Entstehung der Hüllmembran aus den beiden Dotterzellen, allerdings unter späterer Einbeziehung einer embryonalen Furchungszelle, beobachtet haben wollte. Nun stellte sich zunächst durch die Arbeiten von Schubmann und Ortmann über *Distomum hepaticum* heraus, daß diese Annahme, der schon die Angaben von Schauinsland direkt widersprachen, keinesfalls auf sämtliche Trematoden verallgemeinert werden dürfe, indem zum mindesten bei dem von ihnen untersuchten Objekt die Hüllmembran als embryonaler Herkunft sich erwies. Ferner förderte die Nachuntersuchung der Goldschmidtschen Präparate durch v. Janicki das Resultat zutage, daß bei *Zoogonus* tatsächlich überhaupt keine Hüllmembran existiert, sondern das von Goldschmidt als solche angesprochene Gebilde eine richtige Eischale ist, ein Resultat, dessen Richtigkeit Goldschmidt selbst anerkannte.

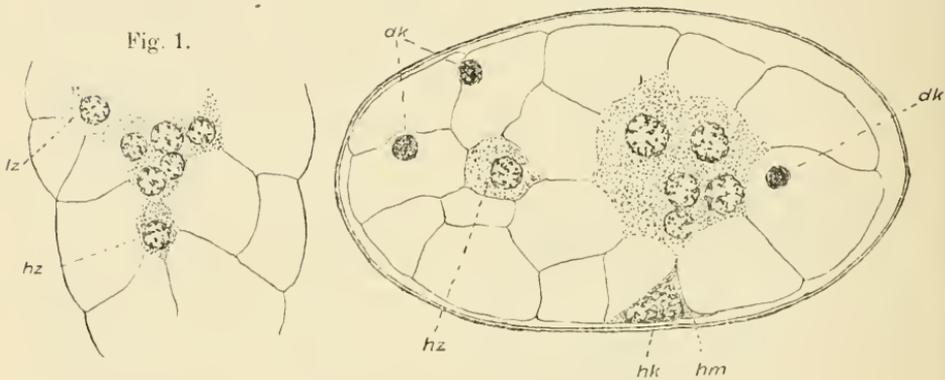
Da nun aber gerade Ortmann nach seiner eignen Angabe infolge der Ungunst des von ihm untersuchten Objekts einen »apodiktischen Beweis« für die embryonale Herkunft der Hüllmembran zu erbringen nicht vermocht hatte, unternahm ich es auf die freundliche Anregung von Herrn Dr. Bresslau gern, an *Amphistomum* die Bildung dieser Membran zu untersuchen, in der Hoffnung, bei dieser Form günstigere Verhältnisse anzutreffen und so in dieser Frage definitiv Klarheit zu schaffen.

Vorausschicken will ich, daß auch durch meine Untersuchung die schon von Schauinsland an verschiedenen Distomeen, von Schubmann und Ortmann in neuerer Zeit an *Distomum hepaticum* gemachten Befunde in dem Punkte bestätigt werden, daß die Hüllmembran embryonaler Herkunft ist und mit den Dotterzellen nichts zu tun hat. Ich gebe die Resultate hauptsächlich deshalb wieder, weil einmal die bisherigen Mitteilungen über *Amphistomum* (Loos) hinsichtlich der

jüngeren Stadien nicht eben ausführlich sind; ferner sind in den beiden oben genannten Arbeiten über *Dist. hepaticum* fast stets — wenigstens in gewissen wichtigen Stadien — nur die Kerne der Hüllmembranzellen gezeichnet, während es mir gelang, die Zellen selbst in allen Stadien der Abwanderung vom Embryo zu beobachten und — was sehr wichtig ist — dieselben noch im Zusammenhang mit dem Embryo zu sehen, während sie schon begannen, sich an der Oberfläche des Dotters auszubreiten. Gerade das Fehlen dieser Beobachtung hatte Ortmann als eine Lücke in der Beweisführung empfunden, die ich hierdurch, wenngleich durch Beobachtungen an einem andern Objekt, ausfüllen kann.

Amphistomum subclaratum lebt im Enddarm von *Rana*; im erwachsenen Zustand traf ich es meist nur in der Einzahl. Ich erhielt das

Fig. 2.



Material hauptsächlich aus den im hiesigen physiologischen Institut zu Versuchszwecken benützten Fröschen, für deren Überlassung ich Herrn Prof. Ewald sowie auch Herrn Dr. Gildemeister an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte. Die Würmer wurden in toto in heißer Flemmingscher Lösung konserviert und in Paraffin geschnitten. Es erwies sich als nachteilig, die Tiere vor der Konservierung in physiologische Kochsalzlösung zu bringen. Die Überführung in Alc. abs. und Chloroform muß sehr langsam erfolgen, da die Eier auf jede irgendwie bedeutendere Konzentrationsänderung des sie umgebenden Mediums mit völliger Schrumpfung reagieren. Es wurde Schnittfärbung durch Delafields Hämatoxylin in Kombination mit Eosin, zum Teil auch durch Heidenhains Eisenhämatoxylin angewandt. Die Schnittdicke betrug in der Regel 10μ .

Auf eine eingehende Beschreibung der Eireifungs- und Befruchtungserscheinungen möchte ich hier verzichten, da meine Beobachtungen darüber noch nicht ganz vollständig sind. Soweit ich sie jetzt übersehe,

bieten sie keinerlei Besonderheiten, und sind meine Bilder denen Schubmanns (von *Dist. hepaticum*) zum Verwechseln ähnlich. Bezüglich des Verhaltens der jungen Eizellen — genauer Oocyten — im Ovarium konnte ich etwas ähnliches konstatieren, wie die Mitteilungen Goldschmidts über *Zoogonus* und v. Janickis über *Taenia serrata* angeben. Eigentliche Mitosen fehlen, dagegen zeigt sich in den jüngeren Oocyten das Chromatin angeordnet in Spiremen verschiedenster Ausbildung, die in den älteren abgelöst werden durch spärliches verteiltes Chromatin, während gleichzeitig ein Nucleolus auftritt, dessen Färbbarkeit mit dem Alter der Eizelle zunimmt. Das Eindringen des Spermatozoons in die Eizelle muß schon vor ihrem Eintritt in das von Loos als Schalendrüse bezeichnete und abgebildete Organ stattfinden, da nachher das Ei, bestehend aus der Eizelle und etwa 20 Dotterzellen, bereits von einer, wenngleich zarten, Schale umgeben ist. Außerdem habe ich wiederholt das Spermatozoon in den Eizellen der jüngsten Eier

Fig. 3.

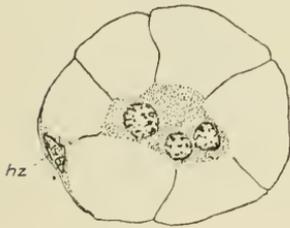
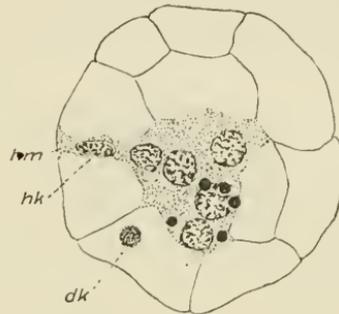


Fig. 4.



als ziemlich langen feinen Faden liegen sehen, der manchmal verschlungen, meist jedoch nur leicht gekrümmt ist. Nach Bildung der Richtungskörper und Konstituierung der beiden Vorkerne rückt die Eizelle, die, wie bereits Loos mitteilt, bisher am Pol des Eies lag, zwischen die Dotterzellen hinein und liegt, ganz von diesen umgeben, demjenigen Pol des Eies genähert, den wir nach der Lage, den es im Uterus — in der Regel — einnimmt, als den vorderen bezeichnen können. Von diesem Zeitpunkt ab wurde der Nucleolus nur in den nach Heidenhain gefärbten Präparaten deutlich sichtbar. Da die Figuren dieser Arbeit nicht nach solchen hergestellt wurden, habe ich auch den Nucleolus nirgends eingetragen. Die Grenzen der Dotterzellen sind deutlich zu sehen und bleiben dies auch während der ganzen Periode der Hüllmembranbildung, ich sah sie selbst noch in einem Stadium, wo das Ectoderm des Embryos schon sich differenzierte.

In der Eifurchung habe ich nur die eine Regelmäßigkeit feststellen

können, daß meist zuerst 1 Micromer und 1 Macromer entsteht, welches letzteres darauf noch ein zweites Micromer abschnürt. Jedoch ist die gegenseitige Lage und das Größenverhältnis der Blastomeren schwankend, was auch für den weiteren Verlauf der Blastomerenbildung gilt. Auf einem Stadium von 12 Zellen waren dieselben oft so angeordnet, daß um 1—2 central gelegene die übrigen sich annähernd einschichtig gruppierten, wobei in dieser äußeren Blastomeren-schicht bisweilen eine Lücke sich zeigte. Man kann diese Anordnung, wie es Ortmann bei *Distomum hepaticum* tut, als »Gastrula« bezeichnen, wiewohl mit diesem Namen in diesem speziellen Fall nicht eben viel gesagt ist. (Siehe die Arbeit von Ortmann, Tafel 12, Fig. 3, 5, 6 und meine Fig. 2 und 5.) Auf diesem Stadium ungefähr beginnt die Hüllmembranbildung durch Abwanderung embryonaler Zellen an die Eiperipherie.

Schon Loos gibt an, daß »von den Furchungskugeln . . . die eine oder die andre . . . außer Zusammenhang mit dem (Blastomeren)-

Fig. 5.

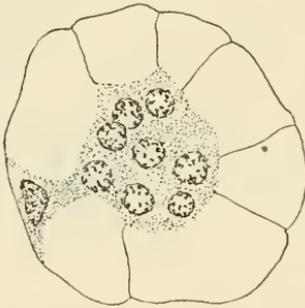
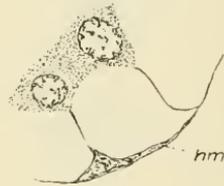


Fig. 6.



Haufen steht« und spricht die Vermutung aus, daß es sich dabei um die Bildungszellen der Hüllmembran handle. Ferner hat er auf der Außenseite der Dotters manchmal ein kernartiges Gebilde bemerkt, das er mit der Hüllmembran in Verbindung bringt. Die dunklen, stark färbbaren Körper, die schon etwa auf dem 10-Blastomerenstadium rings um den Embryo auftreten, und die Loos als Dotterkerne ansieht und von ihnen behauptet, sie würden in den Embryo aufgenommen, habe ich ebenfalls bemerkt. Sie sind in den Fig. 4, 7, 8, 9, 10 eingetragen, finden sich aber stets vor. Auch Goldschmidt hat diese Gebilde bei *Polystomum* und *Zoogonius* beobachtet und als Stoffwechselprodukte gedeutet. Jedenfalls habe ich von einer Aufnahme in den Embryo nichts bemerkt, und Dotterkerne sind es auch nicht, da diese ganz anders aussehen und, obwohl stark färbbar und fast homogen, doch nicht so dunkel und stets größer sind. Auch können sie unmöglich in solcher Anzahl auftreten wie jene Körper, da sie, von Anfang nicht

mehr als 20 an der Zahl, sich zum größten Teil auflösen, und nur wenige von ihnen, diese allerdings recht lange, unverändert erhalten bleiben (Fig. 2, 4, 10 *dk*).

Fig. 1 zeigt die hintere Hälfte eines Embryos, mit einer Embryonalzelle (*hx*), die eben beginnt, sich vom Embryo abzulösen und ihre Wanderung zwischen den Dotterzellen hindurch an die Eiperipherie anzutreten. Abgesehen davon, daß sich ihre embryonale Natur schon durch ihren Zusammenhang mit dem Embryo dartut, unterscheidet sie sich von den Dotterzellen durch ihr ziemlich stark färbbares Plasma und ihren typischen Kern. Die Dotterzellen sind bereits im Innern stark vacuolisiert, fast durchsichtig und schwach färbbar; von ihren noch spärlich vorhandenen Kernen war bereits die Rede. Dieser Unterschied im Aussehen ist in allen den Fällen, wo wir die wandernde Hüllmembranzelle mitten in den Dotterzellen liegend antreffen, das einzige Kriterium für deren Herkunft vom Embryo. Ein solcher Fall ist in Fig. 2 (*hx*) wiedergegeben. Ein kleiner plasmatischer Ausläufer an ihrem dem Embryo zugekehrten Ende läßt darauf schließen, daß die Hüllmembranzelle sich soeben zwischen den beiden hinter ihr liegenden Dotterzellen hindurchbewegt hat.

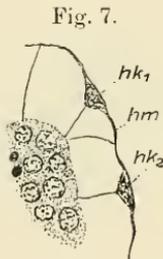
Fig. 2 zeigt außerdem noch eine zweite Hüllmembranzelle, die bereits an der Peripherie angelangt ist und sich dort zum Zweck der Membranbildung auszubreiten beginnt. Der Kern (*hk*) hat die für dies erste Stadium der Ausbreitung, wie wir sehen werden, so typische Dreiecksform (körperlich betrachtet, hat er natürlich Pyramidengestalt), während das Plasma sich in fein verlaufender Schicht zur »Membran« auszubreiten anfängt (*lm*). Ein weiteres Stadium der Ausbreitung, verbunden mit Abflachung des — immer noch dreieckigen — Kernes zeigt Fig. 3 (*hx*), wo ein Querschnitt ziemlich nahe dem oberen Eipole wiedergegeben ist.

Wenn schon bei der in Fig. 2 an der Peripherie liegenden Zelle die Herkunft vom Embryo mit großer Wahrscheinlichkeit zu erschließen war, so geht dies noch klarer aus den Fig. 4, 5, 6 hervor, die drei aufeinander folgende Stadien der Abwanderung darstellen, von denen das dritte etwas weiter vorgeschritten ist, wie das in Fig. 2 unten wiedergegebene. Wir sehen in Fig. 4, wie das Plasma der Hüllzelle, die Oberfläche erreichend, bereits sich etwas ausbreitet, während der Kern, noch zwischen den Dotterzellen gewissermaßen eingeklemmt, infolge des Druckes länglich geworden ist. In Fig. 5 ist der Kern völlig nach außen gerückt und hat die typische Dreiecksform angenommen, das Plasma hat sich außen weiter ausgebreitet und beginnt sich nach innen zu vom Embryo abzuschnüren. In Fig. 6 ist die Abschneürung vollständig geworden, während an der Oberfläche das Plasma sich schon

sehr verdünnt hat. Ein noch weiter entwickeltes Stadium sehen wir in Fig. 7, wo die Membranstücke zweier Hüllzellen eben miteinander in Verbindung treten. Eine weitere Veränderung betrifft die Kerne, die sich nun ebenfalls abflachen, wie in Fig. 7 bei hk_2 schon zu sehen ist und durch die Fig. 8 und 9 noch deutlicher illustriert wird. Die Hüllmembran selbst ist nach ihrer Fertigstellung sehr fein, so daß ihr Vorhandensein nach dem schließlichen Vergehen ihrer Kerne nur vermutungsweise konstatiert werden kann.

Daß wir in den zuletzt besprochenen Bildern die schon in Ausbreitung begriffenen Hüllmembranzellen noch im Zusammenhang mit dem Embryo sehen konnten, hängt natürlich nur damit zusammen, daß an den Stellen, wo wir die Zellen beobachteten, der Embryo der Oberfläche des Eies sehr nahe lag und nur durch eine einzige Dotterzellschicht — in der Regel — von ihr getrennt war. Anders liegen die Verhältnisse in den in Fig. 1 und 2 (bei hx) dargestellten Fällen, wo eine vom Hinterende des Embryo abwandernde Zelle dargestellt ist.

Fig. 8.



Hier ergibt sich die Unmöglichkeit eines längeren Zusammenhanges von selbst. Bezüglich der Stelle der Eiperipherie, von der die Hüllmembranbildung ausgeht, konnte ich keinerlei Gesetzmäßigkeit feststellen.

Ferner möchte ich gegenüber Ortmann bemerken, daß ich bei *Amphistomum* niemals die zu Hüllzellen bestimmten Blastomeren in besonderer peripherer Anordnung am Embryo angetroffen habe. Es ist nach meinen Beobachtungen nicht angängig, Embryonalzellen, die, wie in Fig. 1 bei ex , zwischen 2 Dotterzellen hineinragen, nun ohne weiteres als zukünftige Hüllmembranzellen anzusprechen, da wir das in mehr oder minder hohem Maße an allen äußeren Embryonalzellen sehen können. Zuverlässig haben wir erst dann eine Hüllzelle vor uns, wenn der Beginn der Abwanderung zu konstatieren ist, wie in Fig. 1 bei h . Auch die Kerne geben kein Erkennungsmerkmal für die zukünftigen Hüllzellen. Sie sind zwar in verschiedenen Embryonalzellen verschieden groß, doch besteht meines Erachtens keinerlei Relation zwischen ihrer Größe und der Anordnung ihrer Zellen im Embryo.

Ich schließe daraus, daß zur Bildung der Hüllmembran theoretisch jede Embryonalzelle befähigt ist. Tatsächlich kommen freilich dafür nur die peripher gelegenen in Betracht, und unter diesen sind wieder diejenigen bevorzugt, die einer radial gerichteten Grenze zwischen 2 Dotterzellen gerade gegenüber liegen, weil ihnen der Durchtritt zwischen den Dotterzellen besonders erleichtert ist. So ergibt sich ihre Bestimmung lediglich als eine Folge ihrer Lage.

Zur Unterstützung dieser Auffassung sowohl als auch, weil hier ein interessanter Spezialfall vorliegt, möchte ich noch besonders auf Fig. 10 hinweisen. Wir sehen hier, wie der Embryo, dessen Lage im Dotter ich ganz allgemein als eine sehr variable fand, mit einem Teil seiner Oberfläche an die äußere Peripherie herantritt, und bemerken, daß die beiden zu äußerst liegenden Zellen sich zu Hüllmembranzellen zu differenzieren beginnen. Centralwärts von ihnen liegt noch eine 3. Zelle, die vermutlich später auch noch in die Bildung der Hüllmembran ein-

Fig. 9.

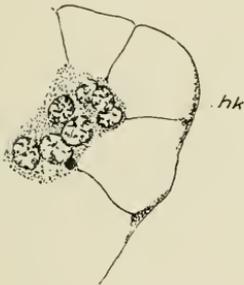
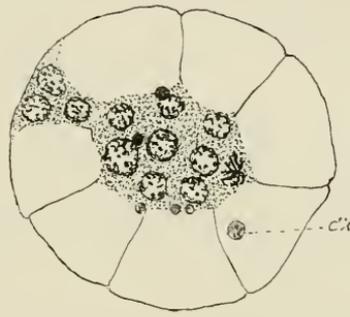


Fig. 10.



geht. Ich habe diese Verhältnisse öfter angetroffen. Sie verdanken ihre Entstehung dem Umstand, daß gleichzeitig mehrere nebeneinander liegende Embryonalzellen, vielleicht infolge einer zufälligen Annäherung des Embryos an die Oberfläche, die Abwanderung beginnen und dabei einige der übrigen Embryonalzellen ein Stück weit mitnehmen, indem sie die vorgelagerten Dotterzellen weit auseinander drängen. Dies Verhalten scheint mir insofern bemerkenswert, als es an die von Schauinsland bei *Distomum globiporum* geschilderten Vorgänge erinnert. Schauinsland hat bemerkt, daß bei dieser Form der Embryo, der auch, wie bei *Amphistomum*, rings von Dotter umgeben ist, an einer Stelle an die Peripherie herantritt. Er gibt ferner an, daß zwar *D. globiporum* eine Hüllmembran besitzt, daß er aber die beiden »kalottenförmigen« Embryonalzellen, von denen er bei verschiedenen andern Formen deren Bildung ausgehen sah, bei dieser Species nicht auffinden konnte. Ich vermute, daß hier der Verlauf ein ähnlicher ist wie bei

meinem Objekt. Die Homologa der kalottenförmigen Zellen sind eben diejenigen Embryonalzellen, die beim Herantreten des Embryos an die Eioberfläche zu äußerst zu liegen kommen. Ob nämlich der Embryo von Anfang an der Peripherie anliegt, wie z. B. bei *Distomum tereticolle* (Schauinsland), oder erst später an diese heranrückt, ist meines Erachtens im Prinzip ganz gleichgültig. *Amphistomum subclavatum* würde somit in dem Bildungsmodus der Hüllmembran einmal durch Abwandern einzelner Zellen, in andern Fällen durch Herantreten des Embryos an die Peripherie und Differenzierung der zu äußerst liegenden Zellen einen Übergang von Formen wie *Dist. tereticolle* oder *globiporum* zu solchen darstellen, bei denen — wie z. B. bei *Distomum hepaticum* — die Bildung der Hüllmembran ausschließlich durch einzelne nach außen wandernde Embryonalzellen erfolgt. Doch soll auf diesen Übergang nur als auf einen rein morphologischen hingewiesen werden, ohne daß ich damit Schlüsse auf die Phylogenie andeuten wollte.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Zeichenapparat hergestellt bei Imm. 2 mm, Komp.-Oc. 4.

Straßburg i. Els., im November 1909.

Zitierte Literatur.

- Bresslau, E. (1904), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 76.
- Gold Schmidt, R. (1902), Über Bau und Embryonalentwicklung von *Zoogonus mirus* Lss. Centralbl. Bact. u. Parasitkde. Bd. XXII.
- (1905), Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 21
- (1909), Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV.
- Janicki, C. von (1907), Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Goeze. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 87.
- Looss, A. (1892), Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung. Festschr. f. Leuckart. Leipzig.
- Ortmann, W. (1908), Zur Embryonalentwicklung des Leberegels. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 26.
- Schauinsland, H. (1883), Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. 16.
- Schubmann, W. (1905), Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 21.

4. Die Bedeutung der sog. Kastanien an den Gliedmaßen der Einhufer.

Von Dr. med. et phil. Robert Hintze, Rheinsberg (Mark).

eingeg. 4. Dezember 1909.

Allen aufmerksamen Beobachtern sind seit langem die eigentümlichen Horngebilde an den Gliedmaßen der Einhufer aufgefallen, deren Natur bisher völlig rätselhaft erschien. Es war nicht möglich, ihnen irgendwelche physiologische Bedeutung zuzusprechen; auch als rudimentäre Bildungen ließen sie sich nicht annehmbar deuten. Daß sie

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Glaesner Leopold

Artikel/Article: [Zur Embryonalentwicklung von Amphistomum subclavatum Rud. 365-372](#)