

Zur Embryonalentwicklung des **Strongylus paradoxus.**

(Aus dem zoologischen Institut zu Berlin.)

Von

Benno Wandolleck.

Hierzu Tafel IX.

Der Embryonalentwicklung der Nematoden ist bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. Zwar sind auch auf diesem Gebiete einige Arbeiten erschienen, deren Ergebnisse sind jedoch an manchen Stellen lückenhaft und widersprechend, so dass eine abermalige Untersuchung wohl erwünscht wäre.

Der erste, welcher über Embryonalentwicklung der Nematoden gearbeitet hat, ist Alexander Brandt (2). Er hat schon, was spätere Forscher nicht berücksichtigt haben, die von der gewöhnlichen abweichende Furchung gesehen und bildet auch auf Tafel XXI die eigentümliche Umlagerung der primären Blastomeren ab, ohne jedoch etwas darüber in seiner Arbeit anzuführen, die sich ja allerdings auch hauptsächlich mit dem Studium der Veränderungen des Kernes vor und während der Furchung befasst. Untersuchungsobject war *Ascaris nigrovenosa*. Dann veröffentlichte Bütschli in einer kleineren Mitteilung die Entwicklung von *Cucullanus elegans*. Ohne dem Entwicklungsgange wirklich folgen zu können, wiess er hauptsächlich auf die merkwürdige Form der Blastula, die hier aus einer zweischichtigen Zellplatte besteht, und auf die Gastrulation durch Umschlagen der Ränder dieser Platte hin. Auch beschreibt er schon die Entstehung der Keimblätter, wobei er aber das Mesoderm aus Zellen hervorgehen lässt, die am Kopfende des Embryo gelegen und von dem Entoderm hergekommen seien und giebt damit, wie später gezeigt werden soll, deutlich zu erkennen, dass er die Anlage des Mesoderms mit der des Centralnervensystems verwechselt hat.

1876 veröffentlichte Ganin (8) einen Aufsatz über die Entwicklung der *Pelodera teres*. Nach dem Referat in Band 28 der Zeitschrift f. wiss. Zoologie scheint er sich mit den Anfangsstadien

*) Erschien zuerst als Dissertation im Juli 1891.

nicht beschäftigt zu haben. Er beschreibt eine Furchungshöhle und lässt die Zellen des Entoderms in dieselbe hineinwachsen. Er hat die Mesodermstreifen gesehen, scheint aber ihren Ursprung nicht zu kennen. Vorder- und Enddarm werden vom Ektoderm durch Einstülpung gebildet. Ebenso bildet das Ektoderm die Bauchverdickung, die sich zum Nervensystem differenziert. Die Geschlechtsorgane bilden sich aus zwei grossen Zellen, die jederseits an der Knickungstelle des Embryo liegen, jedoch scheint der Ursprung derselben nicht bekannt.

Nach den Untersuchungen von Natanson (12) über *Oxyuris* sondert sich Ekto- und Entoderm, wenn die Blastula gebildet ist. Das Entoderm stülpt sich ein, das Mesoderm sondert sich vom Entoderm. Mund und After entstehen durch eine Einstülpung.

Die bedeutendste Arbeit auf diesem Gebiet ist die von Götte über *Rhabditis nigrovenosa* (9). Er hat als erster die Entwicklung von Anfang an beobachtet. Die abweichende Furchung, die Lagerungsbeziehungen der Blastomeren, die Entstehung des Ektoderms und Entoderms aus je einem der primären Blastomeren, die Abspaltung zweier Mesoblasten vom Entoderm und das Auftreten der sich aus ihnen entwickelnden Mesodermstreifen ist von ihm beschrieben worden. Der Vorderdarm entsteht durch Einstülpung des Ektoderms, wogegen der After nur durch Auseinanderweichen der Ektodermzellen gebildet wird. Die Geschlechtsorgane gehen aus zwei symmetrisch liegenden Zellen des Mesoderms hervor. Das Centralnervensystem jedoch wird vom Ektoderm des Kopfes abgespalten.

Osman Galeb (7) der Anguilluliden untersuchte, hat nur wenige Beobachtungen über die Entstehung der Cuticula und der Musculatur gemacht.

Die jüngste Arbeit ist nun diejenige von Hallez (10). Aehnlich wie Götte hat auch er die Entwicklung mehrerer Nematoden schrittweise verfolgt. Für die Furchung giebt er Schemata, ist jedoch im übrigen kaum so weit gekommen, wie Götte. In einigen sich hauptsächlich mit der Anatomie beschäftigenden Arbeiten ist auch der Embryologie ein mehr oder minder grosses Kapitel zugeeignet.

In der 1880 erschienenen Arbeit von Oerley über Anguilluliden (13) ist folgendes über die Embryonalentwicklung gesagt: Nach wiederholten Teilungen bildet sich eine Morula, die sich zu einer aus zwei Schichten bestehenden Platte formt; eine Bildung der Gastrula ist nie zu sehen. Die Bildung der beiden Schichten ist nur durch Delamination möglich. Ein heller Streif in der Mitte deutet die Entwicklung der Leibeshöhle an. Mund und After entstehen durch ektodermale Einstülpung.

Cobb (5), der eine Anzahl parasitischer Nematoden aus Tieren des nördlichen Eismeereres untersucht hat, macht sehr merkwürdige Angaben über die Embryologie von *Ascaris kükenenthalii*. Nach ihm ist die Grösse der beiden ersten Furchungskugeln eine sehr ver-

schiedene. Bei der fortgesetzten Teilung werden die Ektodermzellen immer kleiner und liegen ganz zerstreut zwischen den grossen Entodermelementen. Für die Furchung giebt er Schemata, von denen er sagt, dass sie der Hauptsache nach richtig sein dürften.

Dann widmet Strubell (16) in seiner Arbeit über *Heterodera schachtii* einen längeren Artikel der Embryonalentwicklung. Mit geringen Ausnahmen sind jedoch seine Resultate identisch mit denen Götte's. Er findet am Kopfe des Embryo ähnliche Zellen, wie die Schwanzzellen. Der After wird wie der Vorderdarm durch Einstülpung gebildet. Die Anlage des Geschlechtsorganes besteht aus zwei symmetrisch liegenden Zellen des Mesoderms.

Das sind die bis jetzt veröffentlichten Untersuchungen über Nematodenentwicklung. Trotz der grösseren Schriften von Götte und Hallez weisen unsere Kenntnisse von der Entwicklung noch immer bedeutende Lücken auf. Einmal ist es die von Götte beobachtete Umlagerung der Blastomeren und die Entstehung des Mesoderms, was noch einer Bestätigung bedarf, dann aber ist fast die ganze Organogenese entweder gar nicht, oder doch nur unvollständig untersucht worden. Diese Umstände liessen es wohl aussichtsreich erscheinen, die Entwicklung eines noch wenig oder gar nicht untersuchten Nematoden zu studiren, und so war es mir ein angenehmer und ehrenvoller Auftrag, als mein hochverehrter Lehrer, Herr Geh. Rat Prof. F. E. Schulze, mir im Winter 1889/90 vorschlug, mich mit der Entwicklung eines Nematoden zu beschäftigen.

Da nun die Entwicklung von *Cucullanus elegans*, zu Folge des Auftretens der merkwürdigen Blastula in Form einer zweischichtigen Zellplatte und der Gastrulation durch Umschlagen der Ränder dieser Platte am interessantesten schien, so untersuchte ich zuerst diesen Parasiten des Barsches. Derselbe gehört zu den viviparen Nematoden mit postembryonaler Metamorphose und Wirtwechsel. Die Weibchen leben nach der Befruchtung in den Pylorusanhängen des Barsches und bringen hier eine grosse Menge Eier hervor. Die Eier sind vollkommen durchsichtig und haben eine Grösse von 0,064 mm (sie wachsen übrigens während der Entwicklung); sie sind sehr wenig widerstandsfähig und höchst empfindlich gegen Reagentien. Da dieselben in physiologischer Kochsalzlösung, Eiweiss u. s. w. sofort abstarben, war es von vorn herein unmöglich, die Entwicklung an einem Ei zu verfolgen, und war ich nur auf Vergleich angewiesen. Es gelang mir jedoch nicht nur, alle von Bütschli gezeichneten Stadien zu Gesicht zu bekommen, sondern ich habe auch noch einige von ihm nicht gesehene beobachtet.

Das Ei unterliegt auch hier der äquatorialen Furchung, und es ist aus der Analogie mit andern Nematoden zu schliessen, wenn ich es auch ebenso wenig wie Bütschli beobachten konnte, dass aus der einen Furchungskugel das ganze Ektoderm, die eine Seite der Platte, und aus der andern das Ento-Mesoderm, die andere Seite der plattenförmigen Blastula, hervorgeht. Die Gastrulation

geschieht nun auf die Weise, dass durch Vermehrung der Zellen der aus der ektodermalen Furchungskugel hervorgegangenen Zellschicht die Platte sich nach der entodermalen Seite hin umschlägt; es bildet sich zuerst ein unten offenes Rohr, dann ein schlitzförmiger Blastoporus, der sich, wie ich aus Vergleichung von Dauerpräparaten, die ich anfertigte, und auch an frischem Material gesehen habe, von hinten nach vorn schliesst, zuletzt nur ein kleines Loch übrig lassend.

Leider gelang es mir nicht bei der Ungunst des Materials, welches schwierig zu erlangen war, und zu dem noch gegen das Frühjahr hin stetige Degenerationen hinzukamen, die Entwicklung bedeutend weiter zu verfolgen. Da zuletzt das Material fast gar nicht mehr zu beschaffen war, so blieb mir nichts anderes übrig, als mich einem andern günstigeren Nematoden zuzuwenden, der leichter zu beschaffen und geeigneter für die Beobachtung wäre. Von Cucullanus kann ich noch sagen, dass die plattenförmige Blastula wahrscheinlich nur ein secundäres Stadium darstellt. Das Resultat der Furchung ist zuerst sicher ein kugelförmiger Zellhaufen mit verschwindend kleiner Furchungshöhle, dessen eine Halbkugel, später die obere (äussere) Seite der Platte aus ektodermalen, das heisst dotterarmen, dessen andere, später die untere (innere) Seite der Platte aus entodermalen dotterreichen Elementen besteht.

Was das Nervensystem anlangt, so ist es klar, dass Bütschli dasselbe für das Mesoderm gehalten hat, wie aus Vergleichen mit anderen Mitteilungen hervorgeht. Es tritt bei etwas älteren Embryonen in Form von zwei Strängen dorsal- und ventralwärts gelagert auf. Der ventrale Strang ist dem dorsalen stets um ein Bedeutendes voraus.

Ich wählte nun als zweites Untersuchungsobject den, den Tierärzten sehr bekannten, Bewohner der Bronchien des Schweines, *Strongylus paradoxus*, der ungeheuer häufig bei *Sus scrofa ferus* und *domesticus*, leicht jederzeit in grossen Mengen von dem Central-schlachthof zu Berlin zu beziehen war. Der *Strongylus paradoxus* lebt, wie schon gesagt, in Mengen zusammengepackt in den Bronchien des Schweines, dieselben häufig vollkommen verstopfend und dadurch das Lungengewebe verändernd. Das Weibchen ist bedeutend länger und dicker als das Männchen und in grösserer Zahl als das letztere vorhanden. Es bringt in ununterbrochener Folge Eier zur Reife, die befruchtet werden, ihre ganze Entwicklung im mütterlichen Körper durchmachen und als lebendige, ausgebildete Würmer, nur noch von der Eischale umschlossen, geboren werden. Der Parasit ist also ovovivipar.

Er schien in Folge der Beschaffenheit seiner Eier ein ausgezeichnetes Beobachtungsobject abzugeben. Jedoch muss ich gegenüber der Behauptung Strubell's, der ebenfalls die grosse Klarheit der Entwicklungsstadien dieses Wurmes rühmt, betonen, dass gerade das, was die Beobachtung zu erleichtern scheint, dieselbe später in hohem Grade erschwert, es ist dies nämlich die Reichhaltigkeit

der Entodermelemente an Dotterschollen, und die vollkommene Durchsichtigkeit der ektodermalen Blastomeren. Denn, während die Dotterkugeln sich bis zum Stadium des vollkommenen Wurmes erhalten und durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen alles verdecken, werden schon nach kurzer Zeit die Conturen der ektodermalen Elemente so undeutlich, dass man sich an frischem Material kaum genügenden Aufschluss über ihre weiteren Schicksale verschaffen kann.

Die zur Beobachtung bestimmten Weibchen wurden, wie schon bemerkt, mit den Lungenspitzen von frisch getöteten Schweinen aus dem Städtischen Central-Schlachthof zu Berlin bezogen.

Methoden.

Da ich glaube, dass die von mir angewendeten Methoden von einiger Wichtigkeit sind, und vielleicht die Kenntnis derselben für ähnliche Untersuchungen erwünscht sein würde, so gebe ich hier eine genaue Beschreibung.

Meine Beobachtungen wurden an frischem und conservirtem Material angestellt. Die Entwicklung habe ich an ein und demselben Ei in schwacher Kochsalzlösung mit Hilfe des auf 30° C. geheizten Objecttisches nach Max Schultze beobachtet. Um übermäßiges Verdunsten der Flüssigkeit zu verhindern, wurde das Deckglas auf drei Seiten mit Wachs umrandet, während die vierte zum Nachfüllen der verdunsteten Flüssigkeit offen blieb. Wachsfüsschen an der einen offenen Seite verhinderten das Zerdrücktwerden und untergelegte Haare, dass die Eier bei Zusatz weggespült wurden. Die Lösung, die zum Nachfüllen diente, ward weniger concentrirt genommen, da durch das Entweichen der Flüssigkeit schon so wie so eine Concentration hervorgerufen wurde.

Um Totalpräparate zu erhalten, galt es, die dem unbewaffneten Auge fast unsichtbaren Eier an den Objectträger zu heften. Nach langen vergeblichen Versuchen, und nachdem das Verfahren des Fixierens und Färbens unter dem Deckglas als vollkommen unbrauchbar aufgegeben war, (erstens war das Flüssigkeitsquantum viel zu gering, um die schwer durchdringlichen Eier zu conservieren, und dann wurden dieselben von jedem Flüssigkeitsstrom sofort weggeschwemmt; untergelegte Haare hatten nur zur Folge, dass die Eier beim Fortschwimmen an dieselben anstießen und zerbarsten), gelang es mir auf folgende Weise ausgezeichnete Totalpräparate zu bekommen. Als Objectträger wurden nur solche von Deckglasdünn verwendet.

Der Wurm wurde ohne Flüssigkeitszusatz auf den Objectträger gebracht und in der Mitte durchschnitten. Mit der Leibesflüssigkeit trat auch der Uterus heraus; der Wurm ward entfernt und nun

unter dem Präpariermikroskop die Entwicklungsstadien herauspräparirt. Dieselben lagen jetzt in der wahrscheinlich eiweisshaltigen Uterus- und Leibesflüssigkeit der Mutter. Nun ward der Objectträger plötzlich mit der bis 70° C. erwärmten Fixierungsflüssigkeit übergossen, oder in dieselbe getaucht. Das Eiweiss gerann, und während die Embryonen conservirt wurden, klebten sie zugleich an dem Objectträger fest. Sie konnten jetzt wie mit Eiweiss aufgeklebte Schnitte behandelt werden. Die heisse Conservierungsflüssigkeit hatte auch die Resistenzfähigkeit der chitinösen Eihaut gegen Reagentin überwunden.

Die Stadien wurden jetzt in der gewöhnlichen Weise mit Boraxcarmin gefärbt (sie mussten lange in der Farbe verweilen). Die Farbe ward so ausgezogen, dass die Kerne ziemlich dunkel, das Plasma jedoch nur wenig gefärbt erschien; alsdann wurden die bis jetzt noch ganz undeutlichen Zellgrenzen vermittelst einer gleich zu beschreibenden Methode deutlich gemacht. Es ward mir dieselbe von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. F.E.Schulze angegeben, der dieselbe schon lange mit Erfolg anwendet. Sie besteht in der Einwirkung der in Xylol gelösten Pikrinsäure. Die Präparate werden aus Alkohol absol. in diese Lösung gebracht, welche sofort wirkt. Die Kerne werden rot, das Plasma rotgelb, und die Grenzen der Zellen treten scharf hervor. Jedoch ist diese Methode nicht immer von dem gewünschten Erfolg gekrönt; sie erfordert viele Uebung und Geduld, und häufig müssen Präparate als wertlos fortgeworfen werden, die tagelange Behandlung erfordern hatten. Da nun aber hauptsächlich bei älteren Embryonen Totalpräparate in Folge der Undurchsichtigkeit jener nicht ausreichten, so musste ich, um einen besseren Einblick zu bekommen, zu schneiden versuchen. Bei ihrer Kleinheit und leichten Bewegbarkeit schien dieses zuerst unmöglich zu sein, jedoch mit Hülfe eines neuen Verfahrens habe ich auch dieses zu Stande gebracht. Der Uterus ward hierbei auf dem Objectträger in einem Tropfen frischen Hühnereiweisses zerzupft, der Tropfen alsdann mit einer feinen Nadel umgerührt, sodass die Stadien in dem Hühnereiweiss suspendirt waren, und dann mit dem Objectträger in die auf 50—70° C. erhitzte Conservierungsflüssigkeit gebracht. Das Eiweiss coagulirte sofort zu einem zusammenhängenden Kuchen, die Embryonen in sich schliessend, die in der Flüssigkeit, die natürlich das Eiweiss durchdrang, conservirt wurden. Vermittelst eines scharfen Rasirmessers liess sich nachher leicht der Eiweisskuchen von dem Glase herunterschälen. Derselbe wurde nun in der gewöhnlichen Weise weiter behandelt und zum Schneiden vorbereitet, in Parafin von hohem Schmelzpunkt eingebettet und in möglichst feine Schnitte zerlegt. Da jedoch sämmtliche Furchungsstadien sehr zu Schrumpfungeneigigt sind, so wurde zum langsamen Entwässern der Schulze'sche Dialysator, auch beim Einbetten nicht Xylol, sondern Chloroform benutzt. Als Fixierungsflüssigkeit diente mir für Totalpräparate

Lang'sche Lösung, für die zum Schneiden bestimmten Objecte Lang'sche Lösung und hauptsächlich Chromosmiumessigsäure.

Alle andern Fixierungsmittel, auch die so viel gerühmte Pikrinsalpetersäure, gaben ein negatives Resultat, höchstens wäre noch der van Beneden'sche Alcohol-Eisessig zu nennen. Die Schnitte wurden $3\ \mu$ stark mit dem Jung'schen Mikrotom gemacht, nach der Mayer'schen Methode aufgeklebt und auf dem Objectträger gefärbt. Da die Embryonen in Folge ihrer Kleinheit leicht aus dem Eiweiss und dem Parafin aussprangen, so wurde jedesmal die Schnittfläche mit einer dünnen Haut von Mastix-Collodium überzogen, welches Mittel die Objecte zurückhielt. Für ganz alte Embryonen habe ich mit Erfolg Doppelfärbung Haematoxylin-Eosin verwendet.

Furchung u. Gastrulation.

Die Eier von *Strongylus paradoxus* sind 0,059 mm lang und 0,04 mm breit und gleichmässig elliptisch. Sie sind im unbefruchteten Zustand von einer dünnen durchsichtigen Dotterhaut umgeben und enthalten eine grosse Menge Deutoplasma. Dasselbe besteht aus kleinen gelblichen, das Licht stark brechenden, Kügelchen und ist so im Dotter verteilt, dass derselbe ein stark vacuolenartiges Aussehen erhält. Der Kern ist gross und meist mittelständig (Fig. 1).

Wenn das Ei der Reife entgegengieht, treten zuerst Bewegungen in der Dottermasse auf, die zu einem vollständig veränderten Aussehen derselben führen. Sie verliert ihre vacuolenreiche Beschaffenheit und es tritt zuerst ein Stadium ein, welches die beiden Dotterarten vollkommen durcheinandergemischt zeigt, allein dies ist nur von sehr kurzer Dauer. Das Deutoplasma rückt nach der Mitte des Eies, ballt sich hier zusammen und lässt einen hyalinen Hof von Protoplasma zurück (Fig. 2). Das Keimbläschen befindet sich noch im Centrum des zusammengeballten Nahrungsdotters. Jetzt beginnt die Metamorphose des Kernes, die Richtungskörper werden in der bekannten Weise ausgeschieden, die Dotterkörner treten auseinander und sind jetzt wie vorher ganz gleichmässig im Ei verteilt (Fig. 3). Das Ei hat seine Reife erlangt, und die Befruchtung kann vor sich gehen. Da bei der Begattung eine grosse Menge Sperma in die weiblichen Genitalien entleert wird, so schwimmen die unregelmässig gestalteten Spermatozoen überall im Uterus umher, sodass die Eier sofort befruchtet werden. Es ist mir jedoch niemals gelungen, diese so bedeutenden Vorgänge zu Gesicht zu bekommen und ihnen zu folgen, und ich glaube daraus schliessen zu müssen, dass die Flüssigkeiten, in denen ich die Eier beobachtete, und die deren Lebensfähigkeit wenigstens auf einige Zeit erhielten, doch nicht die Bedingungen geboten haben müssen, die nötig waren, um die Spermatozoen befruchtungsfähig zu erhalten. Ich muss jedoch hier noch bemerken, dass meinen Beobachtungen zufolge, das Deutoplasma sich bei der Befruchtung passiv zu verhalten scheint. Es

ist mir bei Eiern, die einen eben in die Ruhephase tretenden Kern zeigten, und die durch die gleich darauf folgende Teilung zeigten, dass die Befruchtung soeben vollzogen war, niemals auch nur eine nennenswerthe Anordnung des Deutoplasmas aufgefallen.

Das Ei hat sich jetzt mit einer Schale umgeben, und sogleich nimmt die Entwicklung ihren Anfang. Immer lassen sich deutlich zwei Häute, die das Ei umgeben, unterscheiden. Erstens die dem Inhalte eng anliegende Dotterhaut, und zweitens die wesentlich festere Schalenhaut. Erstere ist eine sehr dünne glashelle Membran; letztere ist bedeutend derber, etwas gelblich gefärbt, sonst aber homogen. Bei Flüssigkeitszusatz zeigt sie sich sehr quellungsfähig, so dass sie dann Kugelform annimmt. Der Zwischenraum zwischen beiden Häuten ist von einer vacuolenreichen Flüssigkeit angefüllt, welche beim flüchtigen Anblick eine Skulptur der Schalenhaut vortäuschen könnte. Der Eikörper besteht gleichmässig aus feinkörnigem Protoplasma und gelblichen Dotterschollen. In der Nähe des animalen Eipoles befinden sich die beiden Richtungskörper. Ihre Lage kann jedoch später nicht mehr zur Orientirung des Eies benutzt werden, da sie bald nach den ersten Teilungen ihre Austrittsstelle verlassen, ja später gar nicht mehr aufzufinden sind.

Es sind von mir auf dem heizbaren Objecttisch einzelne Eier von Teilung zu Teilung bis zur Ausbildung der Keimblätter beobachtet worden. Ein Vergleichen der Stadien, obgleich die Abkömmlinge der ersten Teilung sich schon in der Färbung unterscheiden, musste aufgegeben werden, da diese Methode unmöglich in derselben Weise, wie die direkte Verfolgung über das Schicksal und die Herkunft der einzelnen Blastomeren genügende Aufklärung geben konnte.

Nachdem eine kurze Ruhepause nach der Befruchtung vergangen, schreitet das Ei zur ersten Teilung. Dieser Vorgang wird wieder durch eine ganz spezifische Bewegung des Dotters eingeleitet. Es sondert sich nämlich scharf und immer schärfer der Nahrungsdotter von dem Bildungsdotter, während der eine nach dem einen, wird der andere nach dem andern Pole des elliptischen Eies hingedrängt. Es bedeutet diese Bewegung jedoch noch keineswegs eine Teilung, sondern nur eine Sonderung der beiden Dotterarten an den entgegengesetzten Polen. Zu gleicher Zeit hat sich der Kern dem Auge entzogen, er ist in Teilung begriffen. Bald darauf erscheinen die beiden Tochterkerne, aber es erfolgt keine Teilung des Eies. Die beiden Kerne verlassen jetzt langsam vorrückend die Mitte des Eies, treten beide in den protoplasmatischen Teil über und bleiben hier eine ganze Weile dicht nebeneinander ruhig liegen (Fig. 4), alsdann verlässt der eine der Kerne seine Stelle, rückt in den deutoplasmareichen Teil hinüber, und kaum ist er in demselben angekommen, so erfolgt die erste Dotterteilung, ziemlich genau in der Mitte zwischen den beiden Polen. Der Dotter hat sich vorher noch etwas in die Länge gestreckt (Fig. 5 u. 6).

Die Teilung ist eine aequatoriale; die eine Kugel, die die Richtungskörper trägt und aus Bildungsdotter besteht, nimmt den oberen, aboralen Pol, die andere, welche das ganze Deutoplasma des Eies enthält, den oralen Pol ein. Wie meine Untersuchungen zeigen werden, geht aus jener das ganze Ektoderm und seine Derivate, aus dieser das gesamte Ento-Mesoderm des jungen Wurmes hervor. Die beiden Kugeln sind ganz gleich gross und nur später, wenn die ektodermale Kugel (Bezeichnung Ek_1) ihre Gestalt zu verändern anfängt, hat es den Anschein, als ob dieselbe kleiner wäre als die andere, deren gröbere Struktur und stärkeres Lichtbrechungsvermögen sie schon so wie so grösser erscheinen lassen. Ebenso wenig wie Götte bei *Rhabditis*, kann ich auch hier bei *Strongylus* eine Regel für die späteren Teilungen und noch viel weniger ein genaues Schema der Teilungen, wie es Hallez (10) und Cobb geben, aufstellen. Es teilt sich eben einmal das eine und einmal das andere Blastomer zuerst (Fig. 9, 10); ja es schien mir sogar, wie bei *Rhabditis* sich häufiger das dotterreiche Blastomer zuerst zu teilen, sodass hier die Regel von dem Widerstand, den der Nahrungsdotter der Teilung entgegenzusetzen soll, wohl kaum Anwendung finden dürfte.

Es war nun von hoher Wichtigkeit, zu beobachten, inwieweit die von Götte bei *Rhabditis* gemachten Wahrnehmungen über die Verschiebung der beiden primären Blastomeren gegeneinander von allgemeiner Geltung für die Entwicklung der Nematoden seien. Da auch noch andere Forscher, welche über jenen Gegenstand gearbeitet haben, ähnliches berichten, so war mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass dieselben Vorgänge auch bei *Strongylus* statthaben würden. Ich fand die Angaben jenes Forschers auch vollkommen bestätigt. Zuerst lagen beide Blastomeren in annähernder Kugelform nebeneinander. Die Trennungslinie beider war die Aequatorialebene des Eies. Diese Lage ändert sich sehr bald, die Blastomeren verlieren ihre kugelförmige Gestalt, ziehen sich in die Länge und werden birnförmig. Während der Kern zur Teilung schreitet, entsendet das Blastomer, welches keine Dotterkörner enthält und die Richtungskörper trägt, indem es sich auszieht, einen breiten Fortsatz fingerförmig über die andere Kugel, welche dasselbe auf der entgegengesetzten Seite des Eies thut (Fig. 7, 8). Die vorher senkrechte Furchungsebene erhält dadurch eine schräge Stellung.

Es ist dieser Vorgang das erste Anzeichen der beginnenden Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm, denn, wie schon gesagt, geht das Ektoderm mit allen von ihm kommenden Geweben aus der einen dotterarmen Kugel, das Ento-Mesoderm aus der andern dotterreichen hervor. An einem Ei, welches sich in diesem Stadium befindet, kann der Beschauer sich schon vollkommen über die verschiedenen Körperregionen des zukünftigen Embryos orientiren. Legt man das Ei so, dass das dotterreiche Blastomer, das ich mit En_1 bezeichnen will, nach rechts; die Seite, wo das dotterarme, welches ich Ek_1 nenne, sich über En_1 schiebt, nach oben gerichtet ist, so ist diese Seite die Rückenfläche des Embryo; an der Stelle, wo

zuerst En_1 lag, befindet sich später der Schwanzteil, während sich an dem entgegengesetzten Pole der Kopf befindet. Ich habe diese Resultate durch die ununterbrochene Beobachtung ein und desselben Eies gewonnen, und ist auch schon deshalb kein Zweifel möglich, da die beiden primären Blastomeren von vorn herein gleich ein ganz verschiedenes Aussehen haben, auch bei der Conservierung und Färbung die Farben jedesmal in ganz spezifischer Weise aufnehmen, was auch jeden Zweifel ausschliessen muss.

Die eben beschriebene Verschiebung der beiden primären Blastomeren ist nur der vorbereitende Act für die zweite Teilung gewesen, welche jetzt senkrecht zur vorigen Teilungsebene und zwar fast immer in der ektodermalen Kugel zuerst erfolgt (Fig. 9). In kurzem teilt sich auch En_1 , sodass jetzt vier in schrägem Kreuz stehende Blastomeren vorhanden sind (Fig. 10). Die Mittelpunkte sämtlicher Teilstücke liegen in der Medianebene des zukünftigen Embryos. Ek_1 nimmt die Stelle des Kopfes; En_1 diejenige des Schwanzes; Ek_2 die des Rückens; En_2 die des Bauches ein. Dieses vierzellige Stadium scheint ein längerwährendes Ruhestadium zu sein, was nicht nur die grosse Häufigkeit dieser Phase in einem Uterus, sondern auch das gleichzeitige Auftreten ruhender Kerne in jeder Zelle bestätigt. Das erste Zeichen der beginnenden Weiterentwicklung wird jetzt angedeutet durch eine Sonderung der Dotterelemente in der zweiten entodermalen Kugel in En_2 , welche grosse Aehnlichkeit mit dem Vorgang vor der ersten Furchung hat. Während der Kern unsichtbar wird, werden die Dotterkörner fast sämtlich nach dem hinteren Ende der Zelle getrieben, während der vordere Teil nur wenige derselben zurückhält und beinahe ganz das Aussehen eines ektodermalen Elementes erhält. Das Blastomer zerfällt in zwei verschiedenartig aussehende Teilstücke En_2 , En_3 (Fig. 11), sodass es den Anschein erwecken könnte, als ob es hier zu einer nachträglichen Bildung von Ektoderm käme. Dies ist jedoch keineswegs der Fall, denn wie meine fortgesetzten Beobachtungen ein und desselben Eies gezeigt haben, wird auch diese Zelle, wie sämtliche von dem primären En her stammenden Elemente zum Aufbau des Ento-Mesoderms verwendet.

Bis jetzt lagen die Mittelpunkte aller fünf Blastomeren noch in der Medianebene, dies Verhältnis wird aber sehr bald gestört dadurch, dass die durch die letzte Teilung entstandenen Kugeln sich seitlich an einander vorbeischieben, sodass ihre Trennungsfläche sich im spitzen Winkel zur Medianebene stellt. Zu gleicher Zeit geraten auch die Ekkugeln in Bewegung, schieben sich aneinander in gleicher Weise vorbei, ziehen sich in die Länge und zerfallen in je zwei Teilstücke (Fig. 12). Auch bei diesen ersten Teilungen ist noch zu bemerken, dass die Teilstücke und hauptsächlich die Ek -Elemente sehr häufig das Bestreben haben, die eben vollendete Teilung rückgängig zu machen und wieder mit einander zu verschmelzen. Auch später werden die Grenzen der Ek -Stücke oft so undeutlich, dass man es mit einer gleichmässigen Schicht hyalinen Protoplasmas zu

thun zu haben glaubt. Gerade diese Eigenschaft der Ek erschwert auch später in hohem Grade die Beobachtung, sodass es manchmal bei der intensiven Vermehrung, die dieselben nachher zeigen, schwer wird, genau zu sagen, welches die Derivate einer bestimmten Zelle sind.

En₃, ein Abkömmling von En₂, ist um ein bedeutendes kleiner, wie diese Zelle. In ähnlicher Weise zerfällt jetzt auch En₁ in ein grösseres und ein kleineres Teilstück (Fig. 14), das grössere hat die Stelle von En₁ inne, das kleinere dagegen liegt an dem Schwanzpol. Das neugebildete Stück hat im Gegensatz zu En₃ dieselbe Beschaffenheit wie En₁, und ist nicht durch sein Aussehen von den andern Entodermzellen verschieden.

Es sind jetzt acht Blastomeren vorhanden, vier Ek. und vier En. Wieder tritt nun eine Bewegung und Umlagerung der Blastomeren unter sich ein. Dadurch, dass sich Ek₃ nach hinten zu in die Länge streckt (Fig. 14), wird En₁ aus seiner früheren Lage, wo die Medianebene durch seinen Mittelpunkt ging, ganz nach links und etwas nach oben hinausgedrängt; En₂ folgt nach, indem es von unten nach oben rückt, so dass es sich jetzt in die Furche zwischen Ek₃ und Ek₄ einkeilt. Zu gleicher Zeit ist auch das zuletzt entstandene Endoblastomer aus seiner Lage am Pol und in der Medianebene getreten und hat einen Platz weiter vorn und etwas links eingenommen. Das Stadium hat in Folge dieser Verschiebungen eine höchst unsymmetrische Gestalt angenommen, die hauptsächlich durch die jetzt eintretende intensivere Segmentation der Ek-Elemente hervorgerufen wird. Bis jetzt konnte man die Medianebene so durch dieses Stadium hindurchlegen, dass rechts von derselben Ek₂ und Ek₃ lagen, Ek₁ und Ek₄ aber auf der linken Seite; dies Verhältnis wird aber sehr bald gestört, dadurch, dass Ek₃ in querer Richtung in zwei Stücke zerfällt, von denen das neu entstandene sich nach hinten zu zwischen Ek₃ und Ek₄ (Fig. 15) drängt, bald darauf zeigt auch Ek₂ Anzeichen der beginnenden Teilung; dieselbe vollzieht sich, und das neue Ek₆ legt sich, ähnlich wie Ek₅ zwischen Ek₃ und Ek₄, zwischen Ek₁ und Ek₂. Es ist damit bereits der Anfang zu einer Lagerung der Ek-Zellen gemacht, welche man beim Anschauen späterer Stadien vom Rücken aus stets zur Ansicht bekommt (Fig. 16), nämlich der Anordnung der Ekzellen in drei parallelen Reihen, welche den Rücken des Embryo vom Kopf zum Schwanzende durchziehen. Zugleich bilden auch, wenn dieses Stadium erreicht ist, die Ek-Elemente eine Kappe, die die En-Stücke von vorn und vom Rücken her zu überdecken beginnt.

Während dieser Vorgänge in der Ek-Masse sind auch die En-Zellen nicht in Ruhe geblieben. Zuerst ist En₂ zur Teilung geschritten und zwar in querer Richtung, während En₂ seine bei der letzten Teilung erlangte Lage behält, rückt En₃ nach hinten, wobei es En₄ vor sich her schiebt (Fig. 15). Weiter zerfällt En₃, dessen Abkömmling En₆ nach oben in die Mitte des Zellhaufens gehoben wird (Fig. 17). Nun erfolgen in den En-Elementen diejenigen Teil-

lungen, welche dem Embryo erst die bilateral-symmetrische Anordnung seiner Theile geben. Als erstes zerfällt En_1 durch Teilung in der Medianebene in zwei rechts und links gelegene bilateral-symmetrische Stücke (Fig. 18); dasselbe thut En_5 , gleich darauf folgt En_4 nach. Ehe aber diese Teilungen in der En-Masse aufgetreten, haben sich auch die Ek-Blastomeren in der Längs- und Querrichtung vermehrt, sodass die kleine Kappe, die sie vorher bildeten, grösser und vollkommener geworden ist und nicht bloß die En-Masse von oben, sondern jetzt auch von den Seiten her zu überdecken anfängt. Bei einer Ansicht vom Rücken sieht man nur noch die in mehreren Reihen nebeneinanderliegenden Ek-Zellen; bloß am hinteren Pole ragt das in zwei symmetrische Teilstücke zerfallene En_1 hervor, sich nicht nur in der Grösse, sondern auch in der Struktur und dem Aussehen deutlich von den Ek-Stücken abhebend. Ich will in Uebereinstimmung mit früheren Untersuchern der Nematodenentwicklung diese beiden Zellen Schwanzzellen nennen, ohne ihnen damit ebensowenig, wie meine Vorgänger, irgend eine hervorragende Bedeutung zu vindiciren. Aber das will ich hier gleich betonen, dass sie stets entodermalen und nie ektodermalen Ursprungs sind. Bis dahin hatte der Embryo noch immer eine ziemlich gedrungene Form, dies ändert sich aber dadurch, dass, während En_6 und En_3 auch durch Längsteilung in je zwei seitliche Stücke zerfallen, das Paar En_6 nach der Bauchseite hin wieder in die Doppelreihe der En-Stücke einrückt. Auch En_2 hat sich unterdessen in zwei Stücke geteilt.

Auf diesem Stadium bilden die En-Zellen mit Ausnahme des Paares En_1 nur zwei nebeneinanderliegende Längsreihen, eine vierfache Reihe ist jetzt noch nicht vorhanden, dieselbe tritt erst viel später, wenn bereits der Blastoporus anfängt sich zu schliessen und die Mittelschicht in zwei Streifen angelegt ist, auf. Ich habe dieses hauptsächlich durch die Schnittmethode festgestellt, da frische und conservirte Totalpräparate keinen genügenden Aufschluss hierüber gaben. Es haben auch die frischen Eier, die sich in diesem Stadium befinden, die Neigung, sich auf die Bauch- oder Rückenfläche zu legen, da dieselben eine breitere Basis geben wie die Seiten.

Durch die starke Vermehrung der Teile der Ek-Kappe schlägt sich, nicht nur der Rand derselben nach der Bauchseite hin um, sondern die Zellen schieben sich auch nach dem Schwanzende über die beiden Entodermzellen (En_1) die sich mit dem Namen Schwanzzellen belegte, hinweg, die letzteren dabei hinunterdrückend.

Dieser Vorgang ist nun von der höchsten Wichtigkeit, denn während das Paar En_1 durch die Ueberwachsung der Eck-Kappe in die Doppelreihe der unter ihm liegenden En-Zellen gedrückt wird, drängt dasselbe das Paar En_5 , das seine Lage direkt darunter hatte, seitwärts und nach unten aus der Reihe heraus.

Mit der Ausbildung dieser Formation kann man jetzt die Furchung für abgeschlossen halten, und lässt dieses Stadium sich schon völlig mit den Endstadien anderer Furchungen vergleichen.

Wie leicht zu erkennen, ist dieses der der Gastrula identische Zustand.

Wenn man den oben geschilderten Entwicklungsgang noch einmal recapitulirt, so finden sich darin mehrere Punkte, die nicht nur für *Strongylus paradoxus*, sondern auch für die ganze Ordnung der Nematoden von Bedeutung sind. An der Hand des letzten Stadiums wird man leicht alle früheren Stadien auf bekannte typische Formationen zurückführen können. Es sind in der letztbeschriebenen Form deutlich zwei Schichten zum Ausdruck gekommen, erstens die aus dem primären Ek-Blastomer entstandene epithelartig angeordnete äussere Schicht, das Ektoderm, und, der von jener kappenartig umfasste aus kubischrundlichen Zellen bestehende, Kern, das Ektoderm, das Derivat der primären En-Zelle.

Was die von mir geschilderten ersten Vorgänge betrifft, die sich vor der Furchung abspielen, so möchte ich neben der Bewegung der Dotterschollen nur noch auf die Teilung des Kernes hinweisen, die nicht mit der Segmentation des Eies Schritt hält, sondern ihr voraus-eilt. Es ist dies schon mehrfach beobachtet und meistens damit erklärt worden, dass der Reichtum der Zelle an Deutoplasma der Furchung ein Hinderniss bereite, und so das Auftreten zweier Kerne in dem ungefurchten Ei zu Stande käme. Da aber in diesem Falle nur die eine Hälfte der Kugel Deutoplasma enthält, wogegen die andere gänzlich frei davon ist, beide Kerne sich aber in dem protoplasmareichen Teile befinden, so kann jene Erklärung hier wohl kaum in Anwendung gebracht werden. Es hat fast den Anschein, als ob der Kern, der später in dem deutoplasmareichen Teile liegt, sich solange an das andere Ende des Eies begeben, bis die Sonderung der Dotterarten vollständig vor sich gegangen, dann in jenem Teil übertrete, worauf alsdann die endgültige Segmentation erfolgt.

Die erste Furchung zeigt etwas Besonderes; sie ist nicht wie gewöhnlich meridional sondern aequatorial. Da ich mich in diesem Punkt mit allen früheren Untersuchern, die darüber berichtet haben, im Einklang befinde, so kann die aequatoriale Furchung wohl als die allen Nematoden eigene angesehen werden. Nun tritt aber gleich mit der ersten Segmentation ein Zustand ein, der ebenfalls für die Nematoden von grosser Wichtigkeit ist. Die eine Kugel, das dotterarme Blastomer, wird zum Ektoderm des zukünftigen Wurmes, wogegen das dotterreiche Blastomer das Ento-Mesoderm enthält. Es ist dieses schon von Natanson angenommen worden; da er jedoch der Entwicklung nicht direkt folgen konnte, war es nur eine Voraussetzung, welche die richtigen Verhältnisse traf. Erst Götte und Hallez haben an der Hand von direkten Beobachtungen hierauf aufmerksam gemacht, und wie meine Untersuchungen zeigen, kann ich diese Angaben vollkommen bestätigen. Von Anfang an ist Ekto- und Entoderm von einander gesondert, die erste Teilung schon hat diese ausgesprochene Differenzierung bewirkt, was bei den Eiern anderer Tiergruppen erst viel später zur Erscheinung kommt, tritt bei den Nematoden nach der ersten Segmentation ein.

Hierbei komme ich nun zu dem zweiten Punkte von allgemeiner Bedeutung für die Nematodenentwicklung, nämlich zu der Verschiebung der primären und den Bewegungen der späteren Blastomeren gegeneinander.

Wie oben bemerkt, ist die erste Umlagerung sehr viel früher bekannt gewesen, wie Götte es annimmt, denn schon in der Arbeit von Alex Brandt über *Rhabditis* findet sich eine Figur, die diesen Vorgang wiedergibt, auch wird derselbe von Auerbach (1) abgebildet. Sehr schön lässt sich bei *Strongylus paradoxus* diese Umlagerung verfolgen, und sie ist wohl demnach ein in der Entwicklung aller Nematoden sich wiederholender Vorgang. Wenn auch Strubell bei *Heterodera schachtii* angiebt, dass die ersten drei Furchungskugeln immer in einer Reihe hintereinander liegen, was diese Bewegung notwendiger Weise ausschliessen müsste, so kann dies wohl nur auf Täuschung beruhen, da dreizellige Stadien, von oben oder von unten betrachtet, oft den Eindruck hervorrufen, als ob die drei Blastomeren nebeneinander und nicht in Form eines Dreiecks lägen.

An dieses Stadium habe ich vorhin die Orientirung des Eies nach den späteren Körperregionen des Embryo angeschlossen, und ich komme nun damit zu einem Punkte, in Betreff dessen ich mich mit meinen Vorgängern nicht in Uebereinstimmung befinde.

Die Austrittsstelle der Richtungkörper bezeichnet den animalen oder aboralen Pol; er wird bei *Strongylus* und bei allen Nematoden durch die Ek-Kugel eingenommen. Diese Kugel nimmt späterhin mit ihren Derivaten den Rücken der Gastrula ein, wo sie aber am Anfange gelegen, befindet sich später der Kopf des Wurmes, nicht der Schwanz; dieser liegt durch die entodermalen Schwanzzellen markirt, am entgegengesetzten Ende, wo früher die En-Kugel ihren Platz hatte. Es ist daher weder die eine Kugel, die Kopfkugel, noch die andere die Schwanzkugel zu nennen.

Die Untersucher vor Götte haben die Verschiebung nicht beachtet und sind infolge dessen zu jener irrigen Meinung gekommen. Götte ist auch hier der erste, der die Umlagerung verfolgt und die Angaben zurückgewiesen hat, als ob die eine Hälfte des gefurchten Nematodeneies den vorderen, die andere den hinteren Teil des Embryo bilde. Aber indem er diese falschen Angaben widerlegt, verfällt er in einen andern Irrtum, lässt die Drehung der Dottermasse eine totale werden, und die einzelnen Kugeln sehr complicierte Bewegungen machen. Trotzdem er die Entwicklung vom Anfang bis zur Gastrula beobachtete, scheint ihm doch bei dem vollständig gleichen Aussehen der beiden primären Blastomeren ein Irrtum mit untergelaufen zu sein, wenigstens kann sich für *Strongylus* seine Angaben keineswegs bestätigen. Götte lässt die Ek-Kugel mit ihren Abkömmlingen vollständig herüberwachsen. Dabei müssen nach seiner Angabe Ektodermzellen zweierlei Art entstehen, zwei grosse und die übrigen kleine. Der Schwanzteil wird durch die beiden grossen Zellen bezeichnet, er legt diesen beiden Zellen, wie er sagt, keine grosse Bedeutung bei, ich halte aber das für be-

deutend genug, dass er überall betont, dass sie das Schwanzende des Embryos bezeichnen, und dass man mit Hilfe der Schwanzzellen den Embryo stets orientieren könne. Zwei grosse in die Augen fallende Zellen bezeichnen allerdings auch bei *Strongylus* das Schwanzende, aber sie sind niemals ektodermalen Ursprungs. Wenn man auch nicht, wie ich es gethan, die Entwicklung beobachtet hätte, so muss doch jedem unbefangenen Beschauer bei *Strongylus paradoxus* sofort die Verschiedenartigkeit der Ek-Elemente und dieser beiden Schwanzzellen auffallen. Ich will zuerst einmal ein frisches Präparat betrachten.

Die Elemente des Ektoderms sind feinkörnig, klein, hyalin; die Schwanzzellen, wie die En-Stücke gross und mit gelblichen Dotterschollen erfüllt. Auf einem conservierten Totalpräparat, das mit Karmin gefärbt ist, sind die epithelartig angeordneten Ek-Zellen tiefrot tingiert, die Schwanzzellen aber, wie das ganze Entoderm, hellrosa. Auf Schnitten zeigen die Ek, eine feinkörnige, aber compacte Struktur; die Schwanzzellen wie die En ein gittrig fasriges Gefüge, welches dadurch entstanden ist, dass zwischen den Protoplasmasträngen die Dotterschollen aufgelöst sind. Es kann also gar kein Zweifel darüber sein, dass die sog. Schwanzzellen allerdings die Schwanzregion des Embryo bezeichnen, aber bei *Strongylus* immer entodermalen Charakters und immer an dem Pol gelegen sind, der früher durch das primäre Endoblastomer bezeichnet wurde. Strubell scheint, in Bezug auf die Schwanzzellen schon etwas schwankend geworden zu sein, was ich hauptsächlich darauf zurückführe, dass er Eier von *Strongylus paradoxus* als Vergleichsobjecte verwendet hat. Er giebt an, dass auch am Vorderende sich ähnliche Gebilde befinden, die Schwanzzellen von diesen jedoch durch ihre stärkere Prominenz sich unterscheiden. Wer jedoch einmal gesehen hat, wie leicht auch bei ganz normaler Furchung verschiedene Zellen gegen die anderen hervorragen, wird leicht einsehen, dass eine stärkere Prominenz nicht für eine Unterscheidung verwertet werden kann. Hier möchte ich noch auf eine sehr merkwürdige Figur in Hallez's Arbeit hinweisen, welche sehr grosse Aehnlichkeit mit gewissen Entwicklungsstadien von *Strongylus* hat, und für seine Auffassung der Schwanzzellen absolut keine Belege liefert; es ist Fig. 139 auf Pl. IV. Das Stadium ist von der Rückseite gesehen; 10 epithelartig angeordnete sechseckige Zellen liegen in drei Reihen nebeneinander und decken als Ektodermkappe das Entoderm und das Mesoderm, welches letzteres hier schon als zwei Stränge angegeben wird. Am hinteren Ende sehen zwei grosse rundliche Zellen hervor, Hallez nennt sie Schwanzzellen und lässt sie aus dem Ektoderm hervorgehen. Nun ist aber das Bild mit einer Schattierung versehen, die aller Wahrscheinlichkeit nach die Struktur der Zellen verdeutlichen soll, und da zeigt sich eine merkwürdige Verschiedenheit. Die epithelartigen Ektodermzellen sind feinkörnig dunkel gehalten, die Schwanzzellen aber die doch mit jenen gleichen Ursprungs sein sollen, sind gross, kugelig, hell und mit grossen, runden Dotter-

körnern versehen. Hier sind nur zwei Möglichkeiten, entweder hat *Oxyuris longicollis* zwei Arten von Ektodermzellen oder die Schwanzzellen sind keine Ektodermzellen sondern die hinteren Zellen des Entodermkernes. Das erstere ist wohl kaum zulässig und nur das zweite, wie auch meine Untersuchungen zeigen, die einzig richtige Deutung. Hallez hat das Stadium richtig gesehen und nach der Natur abgebildet, aber wie ich annehmen muss, beeinflusst durch die Götte'sche Arbeit, falsch gedeutet. Ich möchte glauben, dass in dieser Figur noch ein Irrtum mit untergelaufen ist, indem die mit m (Mesoderm) bezeichneten Zellen jedenfalls keine Mesodermstreifen sind, sondern der Rand der Ektodermzellen, denn wie ich beobachtet habe, tritt eine Proliferation der Mesoblasten erst ein, wenn dieselben durch die darüberliegenden Entodermzellen seitwärts und nach unten aus ihrer früheren Lage gedrängt worden sind, was durch das vollkommene Ueberwachsen des Ektoderms bewirkt wird. Ich nehme dies für *Oxyuris longicollis* deswegen an, weil die betreffende Figur von Hallez mit einem von mir in Fig. 18 abgebildeten Stadium frappirende Aehnlichkeit zeigt.

Was die eventuellen Gründe der Aequatorialtheilung der Nematodeneier und die merkwürdige Umlagerung der primären Blastomeren betrifft, so kann ich mich ganz Götte's Auffassung anschliessen, der diese Vorgänge allein auf Rechnung der eigentümlichen Form der festen chitinigen Eihaut bringt, die ungehindert nur eine Aequatorialtheilung gestatte und dadurch eine Drehung der Dottermasse einleite.

Ich käme nun noch zu der Art und Weise wie das Ektoderm das Entoderm einschliesst, zu der Bildung der Gastrula. Dieser Vorgang ist im Princip derselbe, wie er von Götte und Hallez beschrieben wurde, nur bei weitem einfacher. Die Elemente des Ektoderms, wie des Entoderms, hauptsächlich aber die letzteren zeigen zuerst die Neigung, sich quer zu teilen und ihre Teilstücke nach vorn zu schieben, abgesehen von Verschiebungen, die dem Ei oft eine sehr unsymmetrische Gestalt verleihen, und wie schon gesagt, mit durch die Festigkeit der Eischale bedingt sind. Das Ektoderm umwächst das Entoderm von oben, während das Entoderm durch Vermehrung seiner Zellen gewissermassen in die vom Ektoderm gebildete Kappe hinein wächst. Die Stadien sind aber immer kompakt, und die Furchungshöhle ist auf ganz geringe Spalten zwischen den Zellen reducirt. Wenn man von einer Blastula sprechen will, so kommt bei *Strongylus* nur eine Sterroblastula und später durch Epibolie eine Sterrogastrula zur Ausbildung. Damit will ich aber nicht sagen, dass nicht doch auf einem Stadium ein kleines vergängliches Blastocoeloma entstehen könnte, denn auch ich halte den Unterschied zwischen Coelo- und Sterrogastrula nur für einen graduellen. Eine Urdarmhöhle kommt aber nicht zur Ausbildung. Erst bei späteren Stadien, wenn der Vorderdarm gebildet ist, weichen dessen Zellen auseinander und zeigen eine deutliche Spalte.

Mesoderm und Blastoporus.

Ich habe die Entwicklung an einem Punkte verlassen, wo sich das Stadium als eine vollkommene Gastrula präsentirte. Das Ektoderm überwölbte epithelartig das Entoderm vom Rücken und von den Seiten aus; das letztere war in dieser Höhlung fast ganz eingeschlossen, hatte sich in zwei symmetrische Reihen angeordnet und in der Nähe des Hinterendes zwei ebenfalls symmetrisch liegende Zellen seitwärts und nach unten ausgeschieden (Fig. 19, 20). Ich habe, wenn sich das Ei in diesem Zustand befand, weder auf Totalpräparaten, noch auf Schnitten mehr als eine Doppelreihe von Entodermzellen zur Ansicht bekommen; erst in sehr viel späteren Stadien habe ich auf Querschnitten vier Zellen nebeneinander gesehen. Im hinteren Ende des Embryo sind nun, während das Ektoderm anfang, die Schwanzzellen zu decken, dieselben nach unten gedrängt worden, sie haben auf das unter ihnen liegende Zellenpaar En_5 gedrückt, sie aus der Reihe der Entodermzellen herausgeschoben und ihre Stelle eingenommen. Hier haben wir mit dieser Umlagerung die Bildung der beiden symmetrisch liegenden Mesoblasten vor uns. Das Ento-Mesoderm, welches aus dem primären mit En_1 bezeichneten Blastomer herkam, ist jetzt in seine beiden Bestandteile in das aus einem doppelten Zellstrange bestehende Entoderm, die Anlage des Darmes und in die beiden Mesoblasten, die Anfänge des Mesoderms zerfallen. Eine kurze Zeit jedoch nur übertragen diese beiden Zellen die Entodermreihe, bald werden sie durch die Ektodermkappe dem Blick entzogen. Gleich nachdem das Ektoderm die beiden Schwanzzellen überdeckt hat, schlägt es sich, bei der raschen Vermehrung seiner Elemente nach der Bauchseite hin um, indem es so mit seinen Rändern einen, fast die ganze Bauchseite einnehmenden, Blastoporus bildet. Dieser Vorgang ist nun auch das Zeichen für die Mesoblasten, je in eine Reihe von Teilstücken zu zerfallen.

Diese Teilstücke ordnen sich perlschnurartig an jeder Seite des Entoderms an und bilden so die bilateral gelagerten Mesodermstreifen (Fig. 21, 22, 23, 24).

In dem Masse nun wie die Mesodermstreifen sich bilden, rücken auch die Ränder der Ektodermkappe von allen Seiten nach der Bauchseite zusammen, wobei jedoch die beiden Längsränder gleich von Anfang an einen bedeutenden Vorsprung vor den beiden Schmalseiten zeigen (Fig. 21). Diese halten, sobald sie das Vorder- resp. Hinterende überdeckt haben, in ihrer Ausbreitung inne, sodass ein fast die ganze Länge der Bauchseite des Embryo einnehmender, schlitzförmiger Blastoporus entsteht. Wenn nun die Seitenränder dieses Schlitzes sich immer mehr der ventralen Mittellinie auf allen ihren Punkten näherten, so würde der Blastoporus während seines ganzen Bestehens dieselbe Form behalten, dies ist aber nicht der Fall. Wenn die Ränder noch ziemlich von einander entfernt sind, gewinnen die, nach hinten zu liegenden, Teile ein Uebergewicht, sie

erreichen früher die Mittellinie und der Blastoporus schliesst sich zuerst hinten, allmählich nach vorn fortschreitend (Fig. 22). Dabei kommt es jedoch keineswegs zu einer Nahtbildung. Die Zellen liegen beim Vorrücken nicht in einer Linie, einzelne stehen vor und während sie mit den gegenüberliegenden zusammenstossen, passen sie sich in einander ein, sodass man nach dem Schlusse nicht mehr sagen kann, welche Zellen zu der einen und welche zu der anderen Reihe gehört haben. Der Schluss des Blastoporus geschieht jedoch nicht in gleicher Weise auf seiner ganzen Ausdehnung. Vorn bleibt ein Stück ungeschlossen (Fig. 23) und dieses verkleinert sich dadurch, dass die es begrenzenden Zellen concentrisch sich zusammenziehen. Dabei entsteht ein ziemlich rundes, kleines Loch, welches die Stelle bezeichnet, wo späterhin die ektodermale Einstülpung des Vorderdarmes entsteht, und wo der definitive Mund des Embryo liegt, sodass wenigstens in dieser Hinsicht von einem Uebergehen des Blastoporus in den Mund gesprochen werden kann.

Nach der Umwachsung des Entoderms und dem Schluss des Blastoporus hört aber die Thätigkeit des Ektoderms noch keineswegs auf; die Vermehrung seiner Elemente geht stetig vorwärts, was von jetzt ab eine Umformung und Streckung des Embryonalleibes zur Folge hat.

Mit der Erreichung dieses Zustandes ist nun auch die Weiterentwicklung und Ausbreitung des dritten und letzten Keimblattes des Mesoderms vor sich gegangen. Die Art und Weise der Entstehung desselben ist von hervorragender Bedeutung für die Entwicklung der Nematoden. Dasselbe hat seinen Ursprung am caudalen Ende des Entoderms gehabt und zwar in Form von zwei rechts und links liegenden Zellen, wodurch die bilaterale Symmetrie des Wurmkörpers zum vollkommenen Ausdruck gekommen ist. Bei der grossen schon äusserlich sichtbaren Verschiedenheit der Ek- und En-Elemente ist es auch ohne direkte Verfolgung des Vorganges über allen Zweifel erhaben, dass die Mesoblasten vom Entoderm abstammen, so wie die durch die grossen Schwanzzellen bedingte Verschiedenheit der beiden Enden des Embryo es zeigt, dass dieselben von dessen caudalen Ende abgeschieden werden. In ihrer Weiterentwicklung bilden sie die Mesodermstreifen.

Was nun die Angaben früherer Beobachter anbetrifft, so begegnet man in Bezug auf die Herkunft des Mesoderms sehr verschiedenen Auffassungen.

Bütschli lässt dasselbe von einigen an der Mundöffnung des Embryo gelegenen Zellen herkommen und sich erst ziemlich spät entwickeln. Auf seiner Figur zeichnet er einen längeren ventralen und einen kürzeren dorsalen Strang und giebt damit deutlich zu erkennen, dass er das vom Kopfteil des Embryo herkommende Centralnervensystem für das Mesoderm gehalten hat.

Ganin lässt seitlich vom Entoderm sich 2 gleiche längliche Zellmassen des Mesoderms sondern, was ein Zeichen dafür ist, dass

er nur spätere Stadien gesehen hat und in Folge dessen über die Abstammung des Mesoderms nicht ganz im Klaren ist.

Ueber die Abstammung spricht sich Natanson in seiner Abhandlung schon bestimmter aus, ohne jedoch der beiden Mesoblasten Erwähnung zu thun. Götte ist auch hier wieder der erste, der die richtigen Angaben über Abstammung der Mesoblasten giebt, obgleich er den Vorgang des Hinausdrängens derselben anders beschreibt, als ich es bei *Strongylus* gesehen habe. In seinen nach der Götte'schen Arbeit veröffentlichten „Recherches“ giebt Hallez seinen Irrtum in Bezug auf die Mesoblasten zu und bestätigt die Angaben Göttes.

Es bliebe nun noch eine Vergleichung der Ergebnisse früherer Untersuchungen über den Schluss des Blastoporus mit meinen Beobachtungen. Ganin hat nur eine kleine äussere Vertiefung an der Bauchseite wahrgenommen, die nur eine ganz kurze Zeit existierte, aber er hat nichts über die Art des Verschwindens derselben mitgeteilt. Bütschli widmet diesem Vorgange mehr Aufmerksamkeit, doch beruhen seine Mitteilungen darüber nur auf Combinationen, die jedoch vollkommen das richtige treffen, was ich schon bei Besprechung der Entwicklung des *Cucullanus* gezeigt habe, wo es mir gelang durch Vergleich den Blastoporus vom langen Schlitz bis zum letzten Rest zu verfolgen.

Ich will jetzt die Schicksale der einzelnen Keimblätter, ihre weitere Umbildung und Entwicklung zu den definitiven Organen, so weit es mir dieses zu beobachten möglich war, auseinandersetzen. Ich wende mich zuerst zu dem Entoderm.

Derivate des Entoderms.

Das Entoderm lag bei den zuletzt beschriebenen Embryonen, nach Ausscheidung der Mesoblasten in Form eines doppelten Zellstranges, in der sich schliessenden Gastrula. Dieser Zellstrang ist die Anlage des entodermalen Teiles des Darmtractus. Durch lebhaftige Teilung, die mit derjenigen der Ektodermzellen Schritt hält, wird dieser Strang nicht nur in die Länge gestreckt, sondern seine Elemente ordnen sich auch jetzt in zwei übereinanderliegenden Doppelreihen an. Im hinteren Ende aber wird diese regelmässige Anordnung bald 'gestört, indem die Zellen sich aneinander vorbeischieben, was wohl auf Rechnung der verlängerten Gestalt und der Umknickung des Embryo gesetzt werden muss. In dem vorderen Teile entwickelt sich eine spaltförmige Höhle durch Auseinanderweichen der Zellen (Fig. 25); dieser Spalt wird rundlich und bleibt bis zur definitiven Streckung des ganzen Organes erhalten. Ich hatte schon im ersten Teil, welcher die Furchung behandelte, darauf hingewiesen, dass En_3 sehr in seinem äusseren Ansehen den Ekto-

dermzellen gleichkämig durch die geringe Zahl der Dotterkörner; die Derivate dieser Zelle bilden nun den vorderen Teil des Darmes. Während sie sich noch mehr aufhellen, bekommen sie ganz das Aussehen der Ektodermzellen, sodass nach erfolgter Einstülpung des Oesophagus der Uebergang von den Ektoderm- zu den Entodermzellen nicht aufzufinden ist. Diese einen Hohlraum umschliessende Zellmasse setzt sich nach hinten ziemlich scharf gegen den übrigen Darmteil ab, wogegen sie sich nach vorn an das Ektoderm anlegt. Mittlerweile ist mit dem Kopfteile eine Veränderung vorgegangen; in Folge der Entwicklung des Nervensystems und der vorhin beschriebenen Auftreibung des vorderen Teiles des entodermalen Darmes, hat sich dieser stark verdickt und sich ventralwärts gekrümmt. Vorn schräg nach unten zeigt er bald eine Abplattung, welche, indem sie sich allmählich senkrecht zur Körperaxe zu stellen beginnt, sich einzusenken anfängt. Zuerst ist es nur eine wenig tiefe Delle, die aber immer mehr und mehr an Tiefe zunimmt, trichterförmig wird, wobei das eingestülpte Ende die Entodermis durchbricht, sich mit dieser verbindet und so der Darmhöhle durch einen ektodermalen Canal eine Oeffnung nach aussen schafft (Fig. 25, 26, 27). Da die Abplattung früher stark zur Bauchseite geneigt lag und nur durch das weiter nach hinten gelegene Nervensystem senkrechter gestellt wurde, so ist leicht zu ersehen, dass es die Region ist, in der der letzte Rest des Blastoporus lag, doch wird jene Stelle nicht zur bleibenden Mundöffnung, sondern wird durch den Process der Einstülpung weiter in das Innere des Embryo verlegt und durch die Stelle bezeichnet, an welcher der Uebergang des Stomodaeums in den entodermalen Darm liegt. Der Mund selbst aber ist eine vollständig neue Bildung des Ektoderms.

Während sich diese Vorgänge am Vorderende abspielen, kommt es auch am Hinterende des Embryo zu einer ähnlichen Bildung. Ebenfalls durch Invagination formiert sich hier Enddarm und After. Ventralwärts eine kleine Strecke von der Schwanzspitze zeigt sich zuerst eine flache Einsenkung, die immer tiefer wird, die Entodermzellen auseinanderdrängt und sich dann nach innen öffnet.

Da mir über die Arbeiten von Ganin, Natanson und Radekewitsch nur die bezw. Referate zur Verfügung standen, und dieselben in Bezug auf Mund- und Afterbildung kurz gehalten sind, so kann ich nur wenig davon in Vergleich bringen, so viel aber glaube ich aus den Referaten entnehmen zu können, dass jene die Ektodermeinstülpungen sowohl für Mund-Vorderdarm einerseits, als auch für After-Mastdarm andererseits erwähnen. Auch Oerley und Strubell geben für beide Organe eine Einstülpung an; Götte jedoch will eine solche nur für den Mund bestehen lassen, und erklärt die Afterbildung dadurch, dass die Ektodermzellen am Hinterende auseinanderweichen. So sind für die Entstehung des Mundes und des Oesophagus wohl alle Beobachter zu demselben Resultat gekommen, und es würde dasselbe vom After zu sagen sein, wenn nicht Götte, wie schon bemerkt, einen anderen Entstehungsmodus

zur Kenntnis gebracht hätte; sein Beweis hierfür scheint mir allerdings auf etwas schwachen Füßen zu stehen, weil er nur die verschiedene Grösse der Ektoderm- und Entodermzellen als Beleg nennt. Jedenfalls ist bei *Strongylus paradoxus* die Einstülpung des Ektoderms zum After-Enddarm immer sehr deutlich zu beobachten und es spricht auch schon der Umstand dafür, dass die vom Ektoderm ausgeschiedene Chitinhülle sich nicht nur in den Vorderdarm, sondern auch in den Enddarm hinein erstreckt. Einen Irrtum möchte ich noch berechtigen, in dem sich Götte in Betreff der Beobachtung Bütschli's über den Rest des Blastoporus von Cucullanus befindet. Bütschli hat es nicht gesehen, sondern nur vermutet, dass derselbe ganz am Vorderende gelegen sei. Da es mir nun aber gelungen, jenen Rest zur Beobachtung zu bekommen, so habe ich dies dahin zu berichtigen, dass der Rest des Blastoporus allerdings sehr weit nach vorn, aber doch immer noch ventralwärts gelegen ist.

Der endgültige Darm des Embryo besteht nun aus folgenden Teilen. Zuerst ein, aus hellen Ektodermzellen gebildeter, mit Chitin ausgekleideter, Oesophagus, darauf ein, aus ebenfalls hellen Zellen, die aber entodermalen Ursprungs sind, bestehender, birnförmiger Vorderdarm, dann von diesem, nicht nur durch eine tiefe Falte, sondern auch durch das verschiedene Aussehen seiner Bestandteile scharf abgegrenzte, Mitteldarm, dessen Zellen mit Dotterkörnern gefüllt, noch ganz das Aussehen des Entoderms haben. Dieser Mitteldarm lässt noch kein Lumen erkennen, dasselbe entsteht erst später gleichzeitig von vorn und von hinten durch Auseinanderweichen der Wände. An den Mitteldarm schliesst sich nun, ähnlich wie vorn, ein kurzer später mit Chitin ausgekleideter Enddarm, der eine kleine Strecke vor dem Schwanz im After ausmündet. Der Krümmung, der der Embryo unterworfen ist, hat der Darm in der Weise nachgegeben, dass er sich dicht an die Bauchseite angelegt hat. Der zum Ausschlüpfen reife Wurm zeigt einen nur wenig kolbigen Vorderdarm, dessen vorderer Teil chitinisirt ist; er nimmt im konservierten Zustand stark Farbe auf; er ist nach hinten wie durch einen Shincter abgeschnürt und in den zwiebel förmigen Anfang des Mitteldarmes eingesenkt, von dem letzteren färben sich meistens nur die Kerne, wogegen der Enddarm wieder durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet ist.

Derivate des Ektoderms.

Das Ektoderm spielt bei der Formirung der Gastrula die Hauptrolle und hat grossen Anteil an der Ausscheidung der Mesoblasten; es lässt auch durch Einstülpung den Anfang und das Ende des Verdauungsapparates entstehen. Damit ist jedoch die Thätigkeit des Ektoderms noch lange nicht abgeschlossen.

Nach dem Schlusse des Blastoporus ward der Embryo schmaler und fing an, sich in die Länge zu strecken, dabei ward er aber durch die Festigkeit der Eischale, die sich einer Verlängerung widersetzt, gezwungen, sein Hinterteil zu krümmen und nach innen einzuschlagen. Hand in Hand mit diese Einkrümmung hat auch die Aufblähung des Kopftheiles und die Ausscheidung einer feinen chitigen Cuticula begonnen. Während nun die vorhin beschriebenen Einstülpungen des Vorder- und Enddarms eingeleitet werden, vermehren sich die Zellen des Ektoderms, wobei sie zugleich eine bedeutende Abflachung und Verlängerung erleiden. Dadurch wird der Embryo immer länger und dünner, sein Schwanzteil liegt jetzt schon dicht unter dem Kopf und beginnt, sich unter demselben vorbeischiebend, bereits eine zweite Windung zu machen. Dann hat aber schon einige Zeit vorher der Kopftheil des Ektoderms nach innen die Anlage des Centralnervensystems abgespalten.

Als sich der Gastrulumund eben geschlossen, und der Embryo noch die länglich ovale Form hatte, zeigten mehrere der Ektodermzellen am Kopfe eine sie vor den andern Zellen auszeichnende prismatische Gestalt (Fig. 24), es sind die Zellen, welche durch Teilung die Anlage des Nervenringes geben. Auf der Bauchseite scheinen die Zellen in grösserer Anzahl vorhanden und auch etwas voluminöser zu sein, als nach dem Rücken zu. Zuerst liegt dieser reifenartige Zellmantel, der sich im optischen und realen Durchschnitt deutlich als zwei kurze Zellreihen markirt, dicht an der Abflachung, welche die beginnende Einstülpung des Oesophagus bezeichnet. In dem Masse aber, wie sich jene vorher beschriebene Einstülpung vollzieht, rückt der Nervenring immer weiter nach hinten, bis er endlich auf einem Stadium dessen Kopftheil schon ziemlich schlank und spitz ist, seine definitive Lage kurz vor der grossen Anschwellung des Darmes einnimmt. Von dem Ektoderm wird der Ring bald durch Zellen abgedrängt, welche vom Mesoderm herkommen und sich zwischen den Nervenring und das Ektoderm schieben (Fig. 27, 28, 29, 30).

Fast von allen früheren Untersuchern ist diese ringförmige oder im optischen Durchschnitt aus einem dorsalen und einem ventralen Strang bestehende Anlage gesehen worden, jedoch haben nicht alle die allein zulässige Deutung dieses Organes gegeben. Bütschli, als erster, zeichnet und beschreibt zwei Stränge, hält diese Anlage jedoch für das Mesoderm und lässt sie von einigen Entodermzellen herkommen, die in der Nähe des Mundes gelegen sind. Dieselbe Verwechslung begehen auch Natanson und Hallez, der letztere in seiner früheren Arbeit. Ganin ist der erste, welcher für diese Anlage die allein richtige Deutung hat und ihrer Entwicklung genauer nachgeht. Er lässt dasselbe zuerst ventralwärts aus paariger Anlage hervorgehen, was ich jedoch für *Strongylus parad.* nicht bestätigen kann, da bei diesem Wurm der Nervenring stets im ganzen Umkreise der Körperverdickung entsteht. Götte glaubt sich nach seinen Beobachtungen ganz an Ganin anschliessen zu können, und

hält es auch für wahrscheinlich, dass die Seitenteile des Nervenringes sich später vom Ektoderm ablösen, als die ventrale und dorsale Partie.

Derivate des Mesoderms.

Ich habe das Mesoderm in jenem Stadium verlassen, in dem es hervorgegangen aus den beiden Mesoblasten, in Form von zwei bilateral symmetrischen Streifen ventralwärts vom Entoderm lag (Fig. 24). Als zuletzt entstandenes Blatt, ist es nun auch dasjenige, welches sich am spätesten und am langsamsten differenziert. Zuerst macht sich eine Veränderung in den beiden Streifen dadurch bemerkbar, dass sie, während ihre Elemente sich vermehren, eine andere Lage einnehmen.

Sie lösen sich von der Stelle, wo ihre Ursprungszellen lagen, los und rücken nach vorn, sodass sie jetzt ziemlich gleich weit vom Mittelpunkte des Embryo sich nach vorn und nach hinten erstrecken. Betrachtet man dieses Stadium von der Bauchseite, so liegen die beiden Streifen noch ziemlich seitlich, bei der aber jetzt beginnenden Krümmung und Streckung des Embryo werden sie ventralwärts verschoben, und nun beginnt ihre weitere Differenzierung. Leider hört aber damit auch eine ganz genaue Ueberwachung der einzelnen Elemente der Mittelschicht auf, und nur wenig lässt sich noch an Schnitten und Totalpräparaten erkennen.

Nach der Vermehrung der Zellen, die, solange die Streifen bestanden, niemals sehr intensiv war, lösen sich einzelne Zellen aus dem Verbande los und gelangen, wahrscheinlich mit amoeboider Beweglichkeit ausgerüstet, zwischen die schon angelegten Organe. Die vorderen geraten zwischen das Ektoderm und den Nervenring, wo sie sich ausbreiten und vermehren, wobei letzterer wohl hauptsächlich durch ihre Thätigkeit nach hinten verschoben wird. Die Hauptmasse der Mesodermzellen bleibt jedoch noch eine Weile zusammen liegen, den Darm als eine, im Querschnitt halbmondförmige, Schicht umfassend; dann aber rücken sie in den Schwanzteil und an das Ektoderm. Hier sind sie wohl die Bildner des starken Hautmuskelschlauches; dort entstehen aus ihnen, neben dem schon genannten Organ auch noch die stark entwickelten Analmuskeln, und die Muskeln der Anfangsteile der Geschlechtsorgane, und vielleicht sind auch einige, in jener Gegend liegende, drüsige Organe auf mesodermalen Ursprung zurückzuführen. Der Mitteldarm wird von den Mesodermzellen nicht aufgesucht, was auch daran zu erkennen ist, dass derselbe stets frei von einer Muskulatur bleibt. Durch dieses Auseinanderweichen der Elemente der Mittelschicht bildet sich nun hauptsächlich in dem mittleren Teil des Wurmes eine Art Leibeshöhle aus, die aber wahrscheinlich durch später sich entwickelnde Verbindungen sehr reduciert wird.

Die Mesodermstreifen haben mit dieser Entwicklung ihre frühere bilateral symmetrische Lage aufgegeben, jedoch sind nicht alle Bestandteile der Streifen in diese Veränderung eingetreten. Zwei symmetrische, in der hinteren Hälfte des Körpers gelegene Zellen, die schon früher durch ihre Grösse vor den andern, durch häufige Teilung kleiner gewordenen Zellen ausgezeichnet waren, sind an ihrem Platze geblieben. Es stellen diese beiden Zellen die paarige Anlage der Geschlechtsdrüsen dar. Bei der Krümmung des Embryo werden sie, da sie gerade an der Knickungsstelle desselben liegen, nach unten und aneinandergedrückt. Sie legen sich hier so dicht zusammen, dass ihre Grenze nicht erkennbar ist, was leicht den Anschein hervorbringen könnte, als ob es nur eine grosse Zelle wäre und die beiden ursprünglichen Zellen verschmolzen wären. Doch bleiben die beiden Zellen mit den Kernen erhalten und zerfallen bald in kleinere Elemente, die aber scheinbar noch vereinigt bleiben und bei dem zum Ausschlüpfen reifen Wurm einen spindelförmigen Körper darstellen.

Ob die früheren Beobachter vor Götte diese Anlage schon gesehen, wage ich nicht zu behaupten, da in den Referaten, die mir allein zu Gebote standen, nichts davon enthalten ist, doch scheint es nach einer Bemerkung von Götte, als ob Ganin schon das Organ bemerkt, es aber nicht gedeutet habe. Oerley behandelt nur kurz die spätere Entwicklung und Differenzierung der Geschlechter; Hallez sagt nichts hierüber, obgleich auch er in den Mesodermstreifen des auf Fig. 85 dargestellten Embryo einer der hinteren Zellen ein grösseres Volumen giebt. Götte redet hierüber in ausführlicherer Weise, spricht aber immer nur von einer Zelle, die in den Mesodermstreifen liegen soll, doch liegt dies wohl nur an dem Ausdruck, denn die paarige Anlage kann ihm unmöglich entgangen sein. Am meisten führt Strubell über die Geschlechtsanlage an; er hat die paarige Anlage gesehen und bildet auf mehreren Figuren eine allmähliche Vereinigung der beiden Zellen ab. Er gebraucht hierbei das Wort Verschmelzung, ohne dafür in den Figuren einen Beleg zu geben. Die letzte Figur, welche die vollendete Verschmelzung zeigen soll, zeigt factisch nur zwei dicht aneinandergelagerte Zellen mit zwei Kernen, bei denen man keine Scheidewand mehr sieht. An einer Verschmelzung müssten doch auch die Kerne teilnehmen, und ich glaube, dass an dieser Annahme Strubell's wohl die Eigenschaft jener Zellen schuld ist, die ich schon einigemale erwähnte, nämlich ihre Grenzen scheinbar verschwinden zu lassen.

Ein sehr wenig erforschtes Kapitel ist das der Entstehung der Muskulatur, und auch ich habe nur geringe Beobachtungen zu verzeichnen. Für die Erforschung dieser Organe ist wohl *Strongylus paradoxus* das ungeeigneteste Object, nicht allein wegen seiner Kleinheit, sondern auch zum grossen Teil wegen der Menge des Nahrungsdotters, der bis zum ausgebildeten Wurme in den Entoderm- und Mesodermzellen erhalten bleibt. Wenn auch aus der späteren An-

ordnung der Zellen des Mesoderms und aus der Analogie mit andern Tieren sicher anzunehmen ist, dass aus ihnen das Muskelsystem hervorgeht, so bleibt doch immer die merkwürdige Thatsache bestehen, dass der Embryo schon deutliche Bewegungen ausführt, wenn die Mesodermstreifen noch als solche bestehen, sodass man einen Anteil des Ektoderms an der Muskulatur vermuten könnte. Die Erklärung von Götte scheint aber wohl nur aus dem Wunsche entstanden zu sein, eine deutlich gefühlte Lücke auszufüllen. Dies erkennt auch Strubell an, während andere, wie Osman Galeb jene frühen Bewegungen einfach ignoriren und die Muskulatur aus der Mittelschicht hervorgehen lassen.

Es wäre nun noch hier am Platze, zwei Organe der Nematoden zu erwähnen, die bisher noch in keiner Entwicklungsgeschichte berücksichtigt werden: das Excretionsorgan und die Seitenlinien. Die letzteren halte ich für vergrößerte Ektodermzellen, die früher mehrere Reihen bildend nebeneinander lagen, jetzt aber verschmolzen sind, und zwei in die Leibeshöhle vorspringende Längswülste mit einer grossen Zahl von Kernen und ohne Zellgrenzen, bilden.

Das Excretionsorgan ist mir nur gelungen bei ganz ausgebildeten Würmern zu Gesicht zu bekommen und auch da keineswegs in seinem ganzen Verlaufe. Auf Essigsäurezusatz erschien bei ausgeschlüpften oder herausgedrückten Würmern auf kurze Zeit ein kleines Stück des Canals mit dem Porus excretorius, verschwand aber sehr bald, als die Ektodermkerne stärker hervortraten. Bei jüngeren Embryonen ist es mir nicht gelungen etwas von der Anlage dieses Organs zu entdecken.

Es liegt mir nun noch die angenehme Pflicht ob, allen denen meinen aufrichtigen Dank auszusprechen, die zum Gelingen dieser meiner ersten Arbeit beigetragen haben. Vor allen meinem Lehrer Herrn Geh. Rat Prof. F. E. Schulze, ferner Herrn Privatdocenten Dr. E. Korschelt für das rege Interesse, das sie meiner Arbeit entgegen brachten. Dann aber habe ich mich noch bei den Herrn Tierärzten der Abteil. II. des Städtischen Central-Schlachthofes zu bedanken durch deren freundliches Entgegenkommen es mir allein möglich war stets ganz frisches Material zu erhalten.

Litteraturverzeichnis.

1. Auerbach. Organologische Studien II 1874.
2. Brandt, A. Die Eifurchung der *Ascaris nigrovenosa*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 28.
3. Bütschli. Untersuchungen über die beiden Oxyuren der *Blatta orientalis*, ebenda 21.
4. Bütschli. Zur Entwicklungsg. des *Cucullanus elegans*.
5. Cobb. Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr. 23.
6. Gabriel. De *Cucullani elegantis* evolutione, Berlin 1861.

7. Galeb. Recherches sur les entozaires des insectes. Archiv de zool. expér. 7.
8. Ganin. Ueber die Entwicklung der Pelodera teres. Referat in Zeitschr. f. wiss. Z. 28.
9. Götte. Unters. zur Entwicklungsg. der Würmer 1. Leipzig 82.
10. Hallez. Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes 1885.
11. Leuckart. Die Parasiten des Menschen II, 1866.
12. Natanson. Embryonalentw. von 3 Oxyurisarten aus Periplaneta, Referat in Zeitschr. f. wiss. Zool. 28.
13. Oerley. Monographie der Anguilluliden. Budapest 1881.
14. Radekewitsch. Zur Entwicklungsg. der Nematoden. Referat in Jahreshb. über d. Fortschr. der Anat. 1.
15. Schneider. Monographie der Nematoden 1866.
16. Strubell. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung von Heterodera schachtii. Cassel 1888.

Erklärung der Figuren.

Allgemeine Bezeichnungen.

<p>A. — After. Bl. — Blastoporus. Ed. — Enddarm. Ek. — Dotterarme Blastomeren Ektoderm. En. — Dotterreiche Blastomeren Entoderm. Ekd. — Ektodermaler Teil des Darmes. End. — Entodermaler Teil des Darmes.</p>	<p>G. — Anlage der Genitaldrüsen. M. — Mund. Mb. — Mesoblasten. Md. — Mitteldarm. Ms. — Mesodermstreifen. N. — Nervenring. R. — Richtungskörper. S. — Schwanzzellen.</p>
--	--

- Fig. 1. Unreifes Ei.
- Fig. 2. Ei bei Austritt der Richtungskörper.
- Fig. 3. Reifes Ei.
- Fig. 4. Ungefurchtes Ei mit 2 Kernen.
- Fig. 5. Vorbereitung zur Furchung.
- Fig. 6. Zweiteilung.
- Fig. 7. Anfang der Umlagerung.
- Fig. 8. Späteres Stadium, Beginn der Teilung von Ek₁.
- Fig. 9. 2 Ektoderm eine Entodermzelle.
- Fig. 10. 4 zelliges Stadium.
- Fig. 11. Teilung von En vor Ek.
- Fig. 12. Teilung von Ek vor En.
- Fig. 13. Beide geteilt.
- Fig. 14. En in 2 Stücke zerfallen Ek bereitet sich zur Teilung vor.
- Fig. 15. En und Ek geteilt.
- Fig. 16. Ekzellen in 3 Reihen geordnet vom Rücken gesehen.
- Fig. 17. Ektodermkappe vergrößert von der Seite.
- Fig. 18. Rückenansicht eines Stadiums, dessen En in symmetrische Stücke geteilt sind.
- Fig. 19. Vollendete Ekkappe Seitenansicht.
- Fig. 20. Dasselbe Stadium vom Bauche.
- Fig. 21, 22, 23. Schluss des Blastoporus.
- Fig. 24. Durchschnitt nach Verschwinden des Blastoporus.
- Fig. 25. Einkrümmung des Embryo.
- Fig. 26. Beginn der EktodermEinstülpungen.
- Fig. 27. Späteres Stadium.
- Fig. 28. Bildung des Oesophagus und des Mastdarms.
- Fig. 29, 30 Streckung des Embryo.

Die Zeichnungen sind bei Zeiss F. Oc. 2 angefertigt. Fig. 16, 18 sind Rückenansichten 20—24 Ansichten vom Bauche aus die übrigen sind von der linken Seite gesehen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [58-1](#)

Autor(en)/Author(s): Wandolleck Benno

Artikel/Article: [Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus.
123-148](#)