Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia.

Von

Julius Schaxel, Jena.

Mit Tafel XXIV.

Die fraglichen Beziehungen zwischen Chondriosomen und Chromidien an der Hand vergleichender Fixations- und Tinktionsstudien aufzudecken, war der Zweck von Untersuchungen, die ich zu Beginn des Jahres 1911 in der Zoologischen Station zu Neapel unternahm. Im Anat. Anz., Bd. XXXIX, p. 337 ff. wurde darüber ein kurzer Bericht gegeben, der die an Echinodermen und Ascidien gewonnenen Resultate enthält. Außer anderen Objekten zog ich auch die Eibildung der Meduse Pelagia noctiluca Pér. et Les. zu diesen Untersuchungen heran. Es ergab sich in allen wesentlichen Zügen eine Bestätigung meiner 1909 in Villefranche-sur-Mer vorgenommenen Untersuchung dieser Oogenese (Zool. Anz., Bd XXXV, p. 407 ff. und ausführlicher Festschr. für R. Hertwig, Jena 1910, Bd. I, p. 167 ff.), so daß ich ungeachtet einiger Besonderheiten, die sich noch herausstellten, von einer neuen Publikation absah. Veröffentlichungen von anderer Seite lassen mich jetzt auf meine damaligen Ergebnisse zurückkommen.

G. Retzius (Biol. Unters., N. F., Bd. XV, Nr. 1, p. 39) erwähnt im Rahmen umfassender Untersuchungen über die Plasmastruktur die Oocyten von Aurelia aurita L. und Cyanea capillata L. Er findet bei diesen Discomedusen nicht wie ich bei Pelagia einen wabigen Bau des Plasmas, sondern schildert ausführlich eine fibrilläre Struktur, die er neuerdings ganz allgemein für die lebendige Substanz annimmt. Meine Auffassung dieser Dinge habe ich in dem eingangs erwähnten Bericht (Anat. Anz., Bd. XXXIX, p. 340) dargelegt. Eine eingehendere Diskussion scheint mir bis zum Abschluß weiterer Untersuchungen unfruchtbar. Augenblicklich interessiert uns aus der Arbeit von Retzius folgendes: In Fig. 1, 2 und 3 auf Taf. XI bildet er in jungen und mittleren Oocyten von Aurelia dem Kern anliegende, mit

Eosin rot gefärbte Massen ab, die er für Deutoplasma hält. Im Zelleib der Cyanea-Oocyte der Fig. 9 (Taf. XI) sieht man einige rundliche oder ovale Körperchen, deren Natur Retzius nicht sicher eruieren konnte. In Fig. 14 (Taf. XI) ist die seitliche Partie eines anreifenden Eies abgebildet, das vom eosinroten Dotter abstechende schwarze Kügelchen in geringer Anzahl im Zelleib zerstreut zeigt. Retzius betrachtet sie auch als „Dotterkügelchen, die ausnahmsweise die Hämatoxylinfarbe länger behalten" haben. Die den Figuren zugrunde liegenden Präparate sind 2—3 μ dicke Schnitte durch Ovarien, die in Pikrinessigsäure fixiert und mit Hämatoxylin nach Heidenhain und Eosin gefärbt worden sind.

Im Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, p. 449 gibt P. Buchner ein Referat dieser Arbeit von Retzius, in dem er die von Retzius abgebildete kernnahe Dotterschicht der Medusenoocyte „aus eigener Anschauung" als einen „distinkten, kompakten Ring" beschreibt, „der aber nicht, wie Retzius dies schildert, aus definitiver deutoplasmatischer Substanz besteht, sondern nur an deren Bildung hochgradigen Anteil nimmt, um auf späteren Stadien zu verschwinden". Mir seien diese Verhältnisse entgangen, weil ich eine einheitliche diffuse Dotterbildung im ganzen Plasma beschreibe.

In demselben Bande des Arch. f. Zellforsch., p. 579 sieht sich Kemnitz zu einer Kritik an meiner Auffassung des Chromatinbegriffes veranlaßt. Bei dieser Gelegenheit erzählt er, daß meine Beobachtungen über die Eibildung von Pelagia eine Nachuntersuchung zur Folge gehabt haben und weiß aus „mündlichen (!) Angaben", „daß Schaxel wichtige cytoplasmatische Strukturen gänzlich übersehen hat, so daß sich die Verhältnisse wesentlich anders gestalten". Dieser dunkle Satz bringt zum Ausdruck, daß sein Autor ein Institutsgespräch über Präparate, die mir seit langem recht gut bekannt sind, leichtfertig für eine wissenschaftliche Mitteilung gehalten hat. Jene Präparate sind nicht derart, daß sie zu irgendwelchen Schlüssen berechtigen. Herr Buchner ermächtigt mich liebenswürdigerweise zu der Mitteilung, daß es sich um Schnitte durch Ovarien von Medusen handelt, die nicht sicher bestimmt werden konnten. Ihre Fixierung ist unbekannt, aber zweifellos schlecht. Es ist Herrn Buchner späterhin ebensowenig wie mir und anderen gelungen, an Pelagia-Material das darzustellen, was aus jenen rätselhaften Präparaten herausgelesen wurde.

Die Ergebnisse meiner neuen Untersuchungen über die Eibildung von Pelagia stimmen mit meinen früheren Angaben, wie

gesagt, überein. Über die Wachstumsphase der Oocyten sei kurz folgendes resümiert: Die Seriation der Stadien folgt aus der Anordnung der Zellen im Querschnitt des Genitalbandes (s. Textfig. A in Festschr. f. R. Hertwig, Bd. I, p. 171). In den jüngsten Oocyten konvergieren im Kern die Chromatinfäden nach einem Pol. Gleichzeitig erscheint ein Nukleolus, den ich nach seiner Situation während der nächstfolgenden Vorgänge den exzentrischen nannte. Die Chromatinfäden verteilen sich locker im Kernraum und verlieren ihre Geschlossenheit und scharfe Kontur. Dann nimmt der Chromatinbestand des Kernes zu, bis schließlich deutliche chromatische Nukleolen das Kernzentrum einnehmen. Von den Zentralnukleolen aus verbreitet sich das Chromatin zentrifugal auf dem Kerngerüst bis zur Kernmembran. Daran schließen sich in den Präparaten Zellen mit Kernen, die alle Stadien der Bildung innerer und äußerer Chromatinkuppen an der Kernmembran zeigen. Von den äußeren Kuppen aus verteilt sich das Chromatin im Zelleib. Ich ließ mir natürlich bei der Nachuntersuchung die Darstellung solcher entscheidender Fälle besonders angelegen sein und sie gelang bei allen Fixationen und Färbungen. An meiner Deutung solcher Erscheinungen als Chromatinemission ist nichts zu ändern. Sie entspringt keinem unberechtigten Aberglauben an spezifische Färbungen, sondern interpretiert nur die Tatsachen der Präparate. Nach der Emission lösen sich die Zentralnukleolen auf. Es beginnt im Kern die langwierige Rekonstruktion der Reifeteilungschromosomen. Der exzentrische Nukleolus läßt keine morphologischen Beziehungen zum Chromatin erkennen. Er verfällt einer zunehmenden Vakuolisation, um bei der Keimbläschenauflösung in den Zelleib zu gelangen, wo er verschwindet. Im Zelleib finden sich von der Emission an zahllose chromatische Partikel. Sie verdecken das Grundplasma fast völlig, bis im Verlauf der Ausreifung die Chromasie proportional der Bildung von Deutoplasma usw. abnimmt, so daß das reife Ei nur noch intervitelline Kondensationen enthält. Wegen der Einzelheiten der Dotterbildung sei auf meine frühere ausführliche Darstellung (p. 179) verwiesen.

Diese allgemeinen Grundzüge der Eibildung von Pelagia sind das Ergebnis der vergleichenden Betrachtung zahlreicher Präparatenserien von verschiedener technischer Behandlung. Sie stellen also die Zusammenfassung der gleichsinnigen Indizien dar, die mit verschiedenen Mitteln über das Verhalten desselben Objektes zu gewinnen sind. Es sei nun noch auf einige auffällige

Einzelheiten eingegangen, deren Erscheinen mit der speziell angewandten Technik im Zusammenhang stehen muß.

In Flemmingsches Gemisch von beifolgender Zusammensetzung (10 Teile 7,5 %ige Chromsäure, 45 Teile destilliertes Wasser, 5 Teile 98 %ige Essigsäure, 40 Teile 10 %ige Osmiumsäure) wurden Stückchen des Genitalbandes einer Pelagia, die frisch der Neapler Bucht entnommen war, für 24 Std. gebracht, dann 3 Std. in fließendem Wasser ausgewaschen, im Verlauf weiterer 48 Std. mit Alkohol entwässert und durch Chloroform auf kaltem Wege mit möglichst viel Paraffin von 52—54° C Schmelzpunkt durchtränkt, schließlich unter allmählicher Steigerung der Temperatur einer Wärmewirkung von 56° C nicht über 35 Min. ausgesetzt. Die Schnittdicke betrug 4 μ. Auf diese Weise kamen die Präparate der zunächst besprochenen Serie zustande. Sie ähneln am meisten denen, die ich bei meinen Untersuchungen in Villefranche für die bestgelungenen hielt und vorzüglich meiner Darstellung zugrunde legte. Auf frühen Stadien ist die Wabenstruktur des noch von Einlagerungen freien Plasmas nicht zu verkennen. Bei dem intervitellinen Plasmafachwerk des dottererfüllten Eies ist die Deutung einer Struktur aus gekörnelten Fäden eher möglich, namentlich wenn man die Partikel der intervitellinen Chromatinkondensationen ohne weiteres als Strukturbestandteil des Plasmas ansieht. Präemissions- und Emissionsstadien zeigen das vorhin geschilderte Aussehen. Besondere Gebilde im Zelleibe, wie Dotterkerne, wieder verschwindende Dottervorstufen oder Dottermatrices sind nicht zu finden. Die Schwärzung der endgültigen Dotterschollen durch die Osmiumsäure beginnt in den oberflächlichen Schichten, um erst in den älteren und ältesten Oocyten bis zum Kern vorzudringen, so daß von einer in Kernnähe einsetzenden und peripheriewärts fortschreitenden Dotterbildung wohl nicht die Rede sein kann. Fig. 1 (Taf. XXIV) stellt eine Oocyte nach einem progressiv mit Safranin gefärbten Präparat dar auf einem Stadium zu Beginn der Chromasie des Zelleibes, also nach der Emission. Der Kernaußenseite liegt eine stellenweise verdickte, diskontinuierliche, stark mit Safranin gefärbte Schicht an, deren Ausläufer sich im Zelleib als safraninophile Partikel verlieren. Da diesem Stadium eines mit kompakten Chromatinkuppen bei geringerer Zellgröße vorausgeht und eines mit weiter fortgeschrittener Lockerung folgt, so fasse ich das Stadium als mittleres der Chromatinverteilung von den Außenkuppen aus auf. Fig. 2 (Taf. XXIV) schließt sich daran an. Gefärbt

wurde diesmal mit Parakarmin. Die eigentümliche Schichtung des Zelleibes, die die zu Schollen vereinigten, stark gefärbten Partikel in lamellenartiger Anordnung zeigt, ist kein regelmäßiges, aber immerhin in den Präparaten zuweilen vorkommendes Bild, das sich namentlich da findet, wo die Zellen besonders gedrängt liegen. Es mag demnach durch ein verlangsamtes Eindringen des Fixators hervorgerufen werden und in einem gewissen Grade als Artefakt gelten. Was daran aber als verändernde Wirkung der Technik betrachtet werden kann, ist nicht die Chromatizität des Zelleibes, deren Zustandekommen ja aus dem Zusammenhang der ganzen Entwicklungsreihe der Stadien bekannt ist, sondern lediglich nebensächliche Verschiebungen in der Substanzlagerung. Ähnliches gilt von lokalen, ebenfalls nicht regelmäßig zu konstatierenden Verdichtungen des Zelleibinhaltes, wie sie von einen Stadium vor Beginn der Dotterbildung in Fig. 3 (Taf. XXIV) zu bemerken sind. Im Präparat finden sich hier in schwadenartigen Ansammlungen die mit Gentiana gefärbten Partikel viel dichter, als sie sonst in dem mit Orange gefärbten Plasma verteilt sind. Solche und andere Zufälligkeiten mögen vielfach bei mangelndem Vergleichsmaterial der Anlaß werden zur Beschreibung von Dottermatrices, Dottervorstufen u. dgl. Fig. 4 (Taf. XXIV) stellt einen Zelleibsektor während der Dotterbildung dar nach einem mit Magentarot und Lichtgrün gefärbten Präparate. Man erkennt, wie die Bildungsherde des Dotters von lichter gefärbten Kanälen getrennt werden. Diese von mir früher ausführlich beschriebene Erscheinung muß ich nach der Regelmäßigkeit ihres Vorkommens als normal ansehen.

Nach Fixierung mit Hermannschem Gemisch (75 Teile 1 %ige Platinchloridlösung, 5 Teile 98 %ige Essigsäure, 20 Teile 1 %ige Osmiumsäure; Auswaschen und Einbetten wie vorhin) erhielt ich sehr distinkte alveoläre Plasmastrukturen. Das Kernchromatin erwies sich durchweg schwächer färbbar als das des Zelleibes. Die ganze Serie, auf die ich mich im folgenden beziehe, ist ferner dadurch charakterisiert, daß der Zelleibinhalt, sobald sich die Oocyte an die Sinuslamelle des Genitalbandes anlegt und es von seiten des Entoderms zur Bildung der sog. Zellenkrone kommt, eine merkwürdige Auflockerung erfährt, die sich von der Anheftungsstelle allmählich über die ganze Zelle ausbreitet. Die Emissionsbilder, wie sie in Fig. 5 (Taf. XXIV) abgebildet sind, zeigen die typischen Erscheinungen der Zentralnukleolen und der Chromatinkuppen an der Kernmembran. In der größten der Oocyten

ist der Zelleib reichlich mit emittiertem Chromatin beladen. Da das Chromatin bei der Plasmafällung immer dem dichteren Bestandteil folgt, so haben wir es bei wabigen Strukturen in den Wabenwänden, bei fädigen längs der Fäden zu suchen. Fig. 6 (Taf. XXIV) stellt die im Stadium der Chromasie der Sinuslamelle des Subumbrellarentoderms anliegende Oocyte dar. Zwischen Kern und Sinuslamelle weist der Zelleib eine bedeutend lockerere Fügung seines Inhaltes als in den übrigen Partien auf, ohne aber besondere Einlagerungen erkennen zu lassen. Auf älteren Stadien, wie z. B. in Fig. 7 (Taf. XXIV), hat die Lockerung erstens insofern Fortschritte gemacht, als die Alveolarräume des Plasmas sich noch vergrößert haben, und zweitens, indem sie den Kern umgreifend sich über die ganze Zelle ausdehnt, bis nur noch eine Außenschicht dichterer Substanz vorhanden ist. Es handelt sich offenbar um die Darstellung bei der Fixation quellender Stoffe, die im Zusammenhang mit dem allgemeinen Zellwachstum an den betreffenden Stellen gebildet oder abgelagert werden. Erst wenn die Lockerung den ganzen Zelleib bis auf die dotterfrei bleibende Oberflächenschicht ergriffen hat, sieht man die Dotterschollen auftreten. Der Zelleibsektor der Fig. 8 (Taf. XXIV) zeigt, daß die Dotterbildung zuerst an der Zellaußenseite einsetzt, um kernwärts fortzuschreiten. Was das färberische Verhalten der gelockerten Zellteile anbetrifft, so erscheinen sie in den Präparaten auffallend hell, weil der hier vorherrschende Alveoleninhalt den hellen graugelben Ton zeigt, den das Fixiermittel hervorruft, so nach der Parakarminfärbung der Fig. 6 (Taf. XXIV) oder der Safraninfärbung der Fig. 8 (Taf. XXIV), oder sich mit sog. Plasmafarben sättigt, so mit Lichtgrün in dem mit Eisenhämatoxylin vorgefärbten Präparat der Fig. 7 (Taf. XXIV).

Sehr sonderbar aussehende Präparate erhielt ich durch die Anwendung des folgenden Verfahrens. Flemmingsche Flüssigkeit von der oben angegebenen Zusammensetzung wurde mit demselben Quantum 6 %iger Sublimatlösung gemischt und auf 60° C erhitzt. Darin wurde fixiert und die Objekte 12 Std. in dem allmählich erkaltenden Gemisch belassen. Einem 3stündigen Auswaschen in fließendem Wasser folgte noch eine Spülung in Jodalkohol. Vor dem Einbetten der Objekte, die nicht länger, als zum Entwässern nötig war, im Alkohol verweilten, kam Chloroform in Anwendung. Die 4 μ dicken Schnitte wurden mit Safranin progressiv gefärbt. Von den Präparaten im allgemeinen ist zu sagen, daß alle gallertigen Teile infolge der heißen Fixierung geschrumpft

sind. Die allerfrühesten Stadien (Oogonien) sind ihrer Zartheit wegen schlecht erhalten. Die derberen Oocyten weisen keine groben Schädigungen (wie sie z. B. eine Fixierung in reinem Alkohol durch Zerreißung usw. hervorruft) auf. Die Plasmastruktur mag als granulär-fädig bezeichnet werden. Das Grundplasma und der Dotter ist graurot, das Chromatin leuchtend rot. Außerdem finden sich auf gewissen Stadien im Zelleib mit Safranin gesättigte Blasen von unregelmäßiger Gestalt, die beim Betrachten der Präparate sofort auffallen. Ähnliches fand ich nur in einigen rasch verarbeiteten Sublimatessigsäurepräparaten in Form unfärbbarer, glasiger Gebilde. Zur Zeit der Chromatinemission ist noch nichts Besonderes zu sehen, wie die Fig. 9 (Taf. XXIV) zeigt. Namentlich enthält der Zelleib außer dem emittierten Chromatin keinerlei Einlagerungen. Erst zu Beginn des mit der Festheftung der Oocyte an der Zellenkrone einsetzenden Wachstums treten die safraninophilen Blasen auf, und zwar zuerst in der zwischen Kern und Zellenkrone gelegenen Zellregion, erst einzeln und dann zu vielen, später so gehäuft, daß sie untereinander verbacken erscheinen. Von hier aus verteilen sie sich mit dem Fortschreiten des Wachstums über den ganzen Zelleib, wie Fig. 10 (Taf. XXIV) zeigt Bevor die Dotterbildung einsetzt, erreicht die Ausbildung der safraninophilen Blasen ihr Maximum. Sie sind dann durch den ganzen Zelleib ungefähr gleichmäßig zerstreut (Fig. 11, Taf. XXIV). Mit der Dotterbildung verschwinden sie so rasch, daß man nur selten Dotter und Blasen noch gleichzeitig in der Zelle antrifft. Fig. 12 (Taf. XXIV) zeigt den Beginn der Dotterbildung an einem Zelleibsektor aus dieser Präparatenserie. Die Bedeutung der Blasen, die nach anderen Färbungen nicht so stark hervortreten wie nach der Behandlung mit Safranin, mag eine ähnliche sein wie die jener Stoffe, die in den Hermann-Präparaten auf den analogen Stadien die Lockerung des Zellinhaltes hervorrufen. Es dürfte sich um dem Dotter vorausgehende Plasmaprodukte handeln, die bei vielen Techniken nicht besonders zur Darstellung gelangen, in manchen Fällen zur Quellung mit möglicherweise folgender Lösung in einem der angewandten Medien (Alkohol, Chloroform) oder zur isolierenden Ausfällung gebracht werden. Der Morphologe hat hier dem Mikrochemiker die Weiterarbeit zu überlassen.

Auf theoretische Ausführungen verzichten wir hier um so mehr, als ich in meinem Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge (Erster Teil, Zool. Jahrb., Bd. XXXIV, Abt. f. Anatomie, 1912) ausführlich auf dergleichen eingehe. Be-

tont sei nur, daß gerade die gern zum Gegenstand der Kritik gemachten Emissionsstadien mit großer Regelmäßigkeit inmitten der wechselvollen Bilder der übrigen Oogenesis zu konstatieren sind. Daß es sich dabei nicht um einen Immissionsvorgang handelt, lehrt die Seriation der Stadien für den Spezialfall der Pelagia-Eibildung, ganz abgesehen von den entsprechenden Erscheinungen, die die Untersuchung der histogenetischen Prozesse aufdeckt. Da alles, was in den Kern soll, den Zelleib passieren muß, so ist es selbstverständlich, daß die Stoffe zur Assimilation des Chromatins im Kern (das „Prochromatin") aus dem Zelleib stammen. Eine Stoffaufnahme dieser Art geht den als Emission gedeuteten Erscheinungen voraus, begleitet sie vielleicht auch; es heißt aber eine grobe Verwirrung anrichten, wenn man die beiden Prozesse verwechselt, wovor ich schon in meiner Ascidien-Arbeit (Arch. f. Zellforsch., Bd. IV, 1909) gewarnt habe.

Jena, Mai 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Näheres über die technische Behandlung der den Figuren zugrunde liegenden Präparate ist aus den Angaben im Text zu ersehen.

Gezeichnet wurde mit Hilfe Zeissscher Instrumente (Optik, Zeichenapparat, Zeichentisch) auf der Höhe des Objekttisches.

Alle Abbildungen stellen Oocyten erster Ordnung von Pelagia noctiluca Per. et Lés. oder Teile von solchen nach 4 μ dicken Schnitten dar.

Es gelten die Abkürzungen:

Ap = homogene Apochromat-Immersion n. A. 1,3, 2 mm;
Co = Compensationsokular.

Fig. 1—4. Nach in Flemmingschem Gemisch fixiertem Material.

Fig. 1. Beginn der Chromasie des Zelleibes. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap, Co 12.

Fig. 2. Extranukleäres Chromatin in scholliger und lamellöser Lagerung. Gefärbt mit Parakarmin. Optik Ap, Co 12.

Fig. 3. Das Chromatin ist in Schwaden im Zelleib verteilt. Gefärbt mit Gentianaviolett und Orange. Optik Ap, Co 4.

Fig. 4. Zelleibsektor aus der dotterbildenden Oocyte: Bildungsherde und zuführende Kanäle. Gefärbt mit Magentarot und Lichtgrün. Optik Ap, Co 4.

Fig. 5—8. Nach in Hermannschem Gemisch fixiertem Material.

Fig. 5. Emissionsstadien. Gefärbt mit Hämalaun. Optik Ap, Co 6.

Fig. 6. Beginn der Auflockerung des Zelleibinhaltes zwischen Kern und Sinusentoderm. Gefärbt mit Parakarmin. Optik Ap, Co 4.

Fig. 7. Die Lockerung des Zelleibinhaltes hat sich bis auf eine dichtere Außenschicht über die ganze Zelle ausgedehnt. Gefärbt mit Eisenhämatoxilin und Lichtgrün. Optik Ap, Co 4.

Fig. 8. Zelleibsektor aus der dotterbildenden Oocyte. Gefärbt mit Safranin. Optik Ap, Co 4.

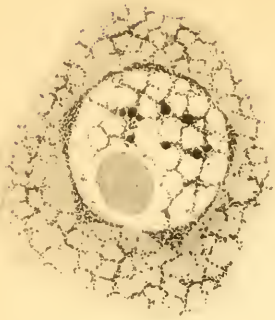
Fig. 9—12. Nach mit dem p. 8 angegebenen Verfahren behandelten Material. Progressive Färbung mit Safranin.

Fig. 9. Chromatinemission. Optik Ap, Co 12.

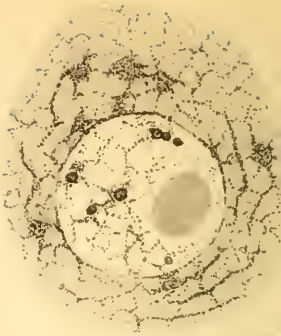
Fig. 10. Safraninophile Blasen bald nach ihrem Auftreten. Optik Ap, Co 4.

Fig. 11. Safraninophile Blasen im ganzen Zelleib zerstreut. Optik Ap, Co 4.

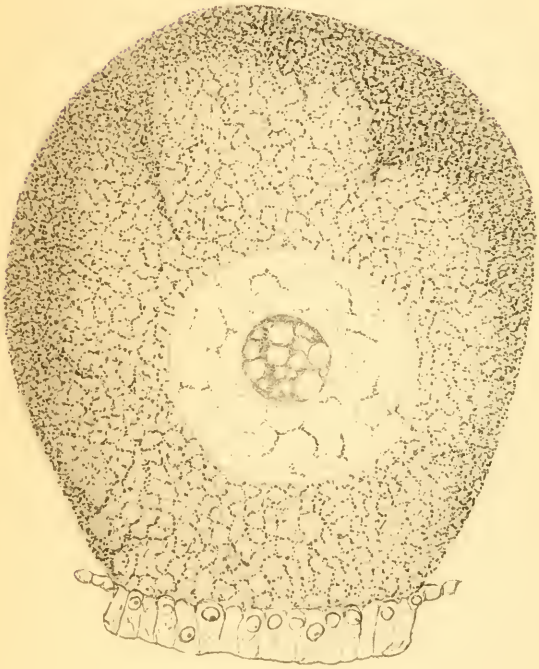
Fig. 12. Zelleibsektor beim Beginn der Dotterbildung. Optik Ap, Co 4.



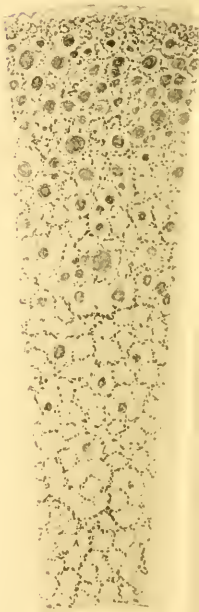
1



2

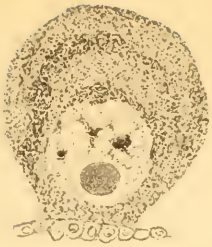


7

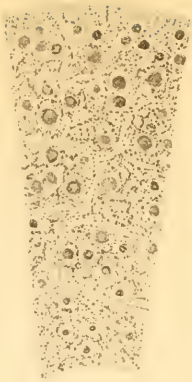


8

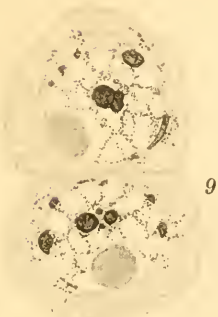
Schaxel gez.



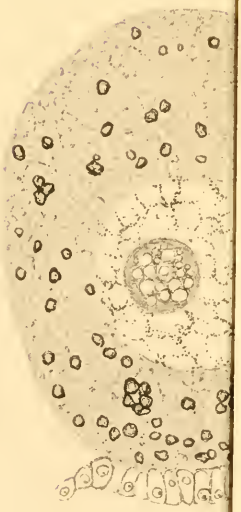
3



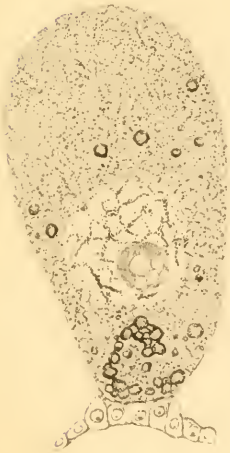
4



9

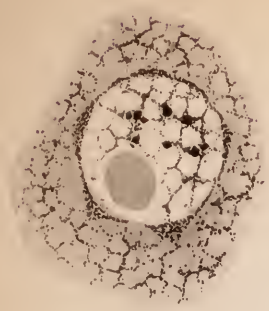


11

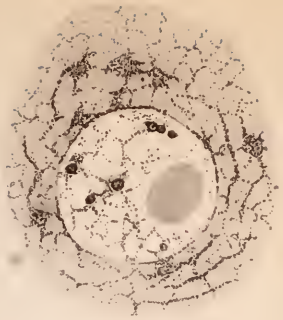


10

Gustav Fischer, Jena.

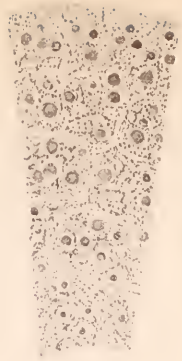


1

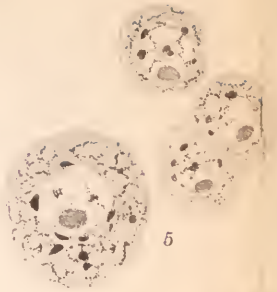


2

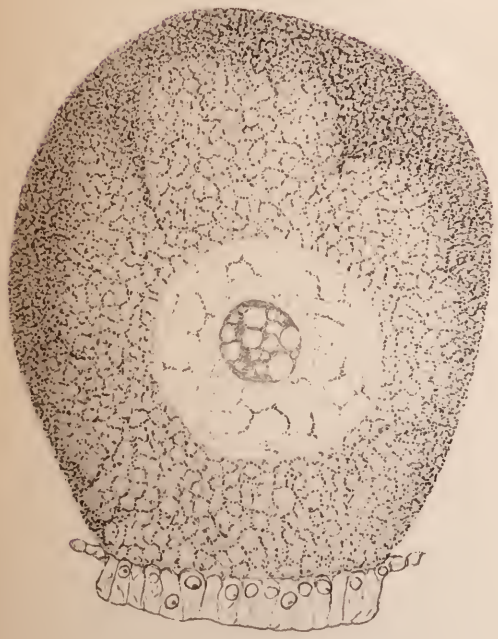
3



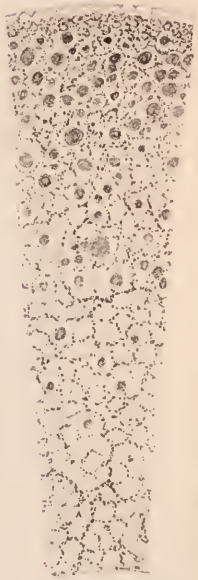
4



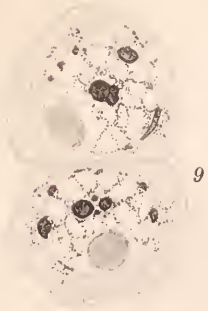
5



7

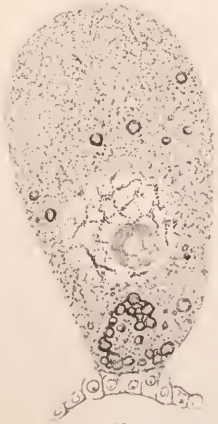


8

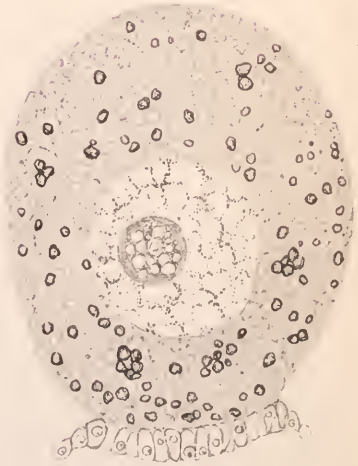


9

6



10



11

12

Schaxel gez.

J. B. Obernetter, München, reprod.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: NF_41

Autor(en)/Author(s): Schaxel Julius

Artikel/Article: Weitere Untersuchungen über die Eibildung der Meduse Pelagia. 479-488