

Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*, Zed.

Von

O. Bütschli.

Mit Tafel V.

Bei Gelegenheit gewisser, anderwärts zu besprechender Untersuchungen an den Eiern des *Cucullanus elegans*, machte ich auch eine Reihe von Beobachtungen über dessen Embryologie, die mir ganz unerwartete Aufschlüsse ergaben und die von den namentlich in neuerer Zeit über diesen Gegenstand gemachten Angaben, wie überhaupt von der seither allgemein verbreiteten Vorstellung von der Entwicklung des Nematoden-Embryo sehr abweichen ¹⁾.

Obgleich ich augenblicklich nicht im Stande bin, eine bis in nähere Details eingehende Schilderung von der Entwicklung aller Theile des Embryo zu entwerfen, so werden durch meine Beobachtungen doch eine Reihe von Punkten von principieller Bedeutung festgestellt, die namentlich in vergleichend embryologischer Beziehung von Wichtigkeit sind und wie mir scheint, zum ersten Mal die Möglichkeit eröffnen, auch die Nematoden in embryologischer Hinsicht mit andern Würmern in Beziehung zu setzen.

Vorerst muss ich mir einige Worte über die von mir befolgte Methode der Untersuchung gestatten, da ich dieser die Resultate meiner Untersuchungen verdanken zu müssen glaube. Die in den Uteri des reifen Weibchens zur Entwicklung gelangenden Eier des *Cucullanus elegans* sind bekanntlich äusserst empfindlicher Natur. Salzlösungen und selbst Eiweisslösungen, die ich sonst mit Erfolg zur Untersuchung sehr zarter Objecte in Anwendung brachte, üben einen heftigen, zerstörenden Ein-

1) Die Dissertation GABRIEL'S »De Cucullani elegantis evelutione«. Berolini 1853, ist mir hier leider nicht zugänglich, ich finde hinsichtlich derselben auch weder in der SCHNEIDER'schen Monographie noch in LEUCKART's Parasitenwerk eine Bemerkung.

fluss auf dieselben aus, wiewohl ich nicht zweifle, dass man durch methodisches Probiren wohl eine Combination von Eiweiss- und Salzlösungen wird herstellen können, die auch diese Objecte für einige Zeit in ihrem natürlichen Zustand beobachten lassen wird. Wie sehr man jedoch bei der Untersuchung dieser Dinge vorsichtig sein muss, ersehe ich aus den Abbildungen, die E. VAN BENEDEN¹⁾ zur Embryonalentwicklung des *C. elegans* vor nicht langer Zeit gegeben hat und die nichts als verquollene, in theilweisem Zerfall begriffene Embryonalzustände darstellen; man vergleiche seine Figuren 20, 21 und 22 Pl. VI; auch seine Abbildung des reifen Embryo stellt jedenfalls ein ganz verdorbenes Thier dar.

Ich bediente mich nun folgender Verfahrungsweise; die reifen Weibchen wurden möglichst befreit von jeder anhängenden Flüssigkeit auf einen trocknen Objectträger gebracht, hierauf in der Mitte durchgeschnitten und nun ein Tropfen einer zweiprocentigen Essigsäure, der etwa $\frac{1}{2}\%$ Kochsalz zugesetzt war, zugegeben. In dieser Flüssigkeit geschah alsdann die weitere Präparation der Uteri mit Nadeln und schliesslich wurden durch Auspressen und Zerreißen der Uteri die Eier und Embryonen noch möglichst isolirt, das Präparat hierauf mit einem mit Wachsfüsschen versehenen Deckgläschen bedeckt und sogleich untersucht. Reife Embryonen erhalten sich in dieser Zusatzflüssigkeit häufig noch lange lebend; die in Entwicklung begriffenen Eier hingegen gerinnen und sterben sogleich, halten sich jedoch lange Zeit in einem Zustand, der eine eingehende Untersuchung erlaubt und durch die Schärfe mit der alle Zellen, Kerne etc. hervortreten sehr günstig ist.

Auf die ersten Entwicklungsvorgänge gehe ich hier nicht ein, da ich dieselben anderwärts zum Gegenstand einer ausführlichen Abhandlung machen werde, ausserdem auch der äusserliche Gestaltungsprocess der Furchungskugeln gerade bei den Nematoden seit langer Zeit hinreichend bekannt ist. Dagegen muss ich hier gleich einen Punct von principieller Bedeutung hervorheben, der in der Entwicklungsgeschichte keines Nematoden seither betont wurde, dass nämlich das Resultat der Dotterfurchung, das man seither als den sogenannten maulbeerförmigen Dotter bezeichnete — und mit ihm die Vorstellung eines nahezu drehrunden, längsgestreckten, aus vielen kleinen übereinander geschichteten Zellen aufgebauten Körpers verknüpfte — hier bei *C. elegans* eine doppelschichtige ganz niedere Zellenplatte ist. Ich war etwas erstaunt, dass ich gerade allein bei dem ältesten Unter-

1) E. v. BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. et m. d. sav. étrang. de l'acad. de Belg. T. XXXIV.

sucher dieses Gegenstandes einen deutlichen Hinweis auf diese aus der Furchung des *Cucullanus*dotters hervorgehenden Zellenplatte fand. KÖLLIKER sagt nämlich in seiner 1843 erschienenen Abhandlung »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere«¹⁾ p. 88: »Ich sah den Klumpen der Embryonalzellen während des Auftretens der verschiedenen Generationen derselben immer mehr seine Kugelgestalt verlieren, erst eiförmig rund, dann länglich eiförmig, zugleich in einer Richtung der Querachse platt werden«. Dies ist nun auch ganz richtig; je weniger Furchungszellen noch vorhanden sind, desto kugliger ist natürlich noch der Embryo, je weiter die Vermehrung schreitet, desto mehr bildet sich aus den zu einem kugligen Haufen gruppirten Zellen die doppel-schichtige Zellenplatte aus. Eine deutliche Furchungshöhle sah ich nie sich ausbilden, RADKEWITSCH²⁾ will eine solche bei den Oxyuren der *Blatta orientalis* wahrgenommen haben; es ist dies leicht möglich und ihr Auftreten bei *C. elegans* würde auch am weiteren Entwicklungs-gang nichts ändern. Ob die beiden Abschnitte des sich bildenden ur-sprünglichen Blastoderms, die späterhin zu den beiden Embryonalblät-tern werden, sich gleich von Anfang berühren, oder ob sie durch die Entwicklung einer mehr oder weniger beträchtlichen mit Flüssigkeit gefüllten Höhle von einander getrennt sind, scheint eine Erscheinung von nur untergeordneter Bedeutung zu sein, die durch locale Ursachen in einem oder dem andern Sinne entschieden wird.

Jüngere Stadien der Zellenplatte zeigen eine sehr charakteristische, stets wiederkehrende Anordnung der die beiden Schichten zusammen-setzenden Zellen. Den Ursprung dieser Anordnung von Beginn der Furchung ab zu verfolgen, habe ich, durch andere Beobachtungen zu sehr in Anspruch genommen, versäumt, ebenso wie ich die jetzt so charakteristisch unterschiedenen beiden Schichten der Platte auf späte-ren Stadien nicht mehr auseinander zu halten vermag.

Die Fig. 1a und b stellt die beiden Schichten einer und derselben Platte dar, die aus 34 Zellen zusammengesetzt ist. Die eine Schicht 1a zeigt im Centrum eine Zelle, darum einen mittleren Kreis von fünf und schliesslich einen äusseren, randlichen Kreis von 14. Die andere Schicht der Platte 1b zeigt eine Mittelreihe von 3 Zellen, an die sich an einem Ende 4 Zellen anschliessen, welche die einfache Reihe als Doppelreihe fortsetzen. Jederseits schliesst sich noch eine Zellenreihe als Rand der

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843. p. 68.

2) G. RADKEWITSCH, Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Arbeiten der Gesellsch. der Naturfr. d. k. Universität zu Charkow, Bd. III. 1871. Nach dem Ref. v. HOYER in Jahresber. über den Fortschr. d. Anat. u. Phys. v. HOFMANN und SCHWALBE, p. 289.

Platte an die Mittelreihe an. Diese Anordnung der Zellen zu drei Längsreihen in der letztbeschriebenen Schicht scheint auch RADKEWITSCH bei den erwähnten Oxyuren gesehen zu haben, wenn ich das Referat von HOYER¹⁾, das mir allein zugänglich ist, richtig verstehe. Auch ich habe gerade bei den von RADKEWITSCH untersuchten Nematoden, die sich übrigens zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen sehr wenig eignen, ganz Entsprechendes gesehen.

An noch zellenreicheren Platten ist die beschriebene Anordnung häufig noch viel deutlicher, die Mittelreihe theilt sich und wird ganz zu einer Doppelreihe, und so verliert sich schliesslich die auf gewissen Stadien so charakteristische Anordnung der beiden Zellschichten, wie mir scheint, mehr und mehr, um einer mehr unregelmässigen Anordnung der sich stetig vermehrenden Zellen der beiden Schichten Platz zu machen.

Wenn man in dieser Periode der Entwicklung eine derartige Platte auf der Kante stehend zur Ansicht erhält, so bekommt man im optischen Durchschnitt etwa das in Fig. 2 wiedergegebene Bild, das keinen Zweifel über den Bau der Zellenplatte mehr zulässt.

Indem sich die Zellen der Platte stetig vermehren und wachsen, geht diese selbst schliesslich in das in Fig. 3 dargestellte Stadium über. Einen Unterschied zwischen den beiden Blättern konnte ich nun nicht mehr finden, die Zellen gruppirteten sich stets mehr oder weniger deutlich zu Längsreihen in der nahezu viereckigen Platte, auch war die Beschaffenheit der Zellen in den beiden Blättern noch ganz dieselbe.

Nachtragen will ich nun hier noch, dass, bei der von mir gewählten Präparationsmethode der Cucullanuseier, sich gewöhnlich mehr oder weniger regelmässig von jeder Furchungskugel in der schönsten Weise eine dichtere, hautartige Protoplasmaschicht abhebt. Da wo zwei Furchungskugeln oder Zellen in Berührung stehen, sieht man diese hautartigen Schichten derselben sich vereinigen und als eine gemeinsame Trennungsschicht zwischen die beiden Zellenleiber eindringen. An den schon hoch entwickelten Zellplatten hatte ich häufig Gelegenheit zu sehen, wie diese Hautschicht sich von den Rändern der Platte in ihrer ganzen Ausdehnung abhob und von ihr Fortsätze zwischen je zwei der sich berührenden Randzellen entsprangen. Auf den Abbildungen 1—3 habe ich eine Andeutung dieser Verhältnisse zu geben versucht.

Die weitere Entwicklung der ausgebildeten Zellplatte Fig. 4 ist nun folgende. Das eine ihrer Blätter, das späterhin zum äusseren oder oberen wird, tritt in ein schnelles Wachsthum ein, das jedoch, wie ich

1) l. c. p. 290.

glaube annehmen zu dürfen, durch ein einfaches Grössenwachsthum seiner Zellen erzeugt wird, nicht etwa durch einen Vermehrungsprocess derselben. Da das zukünftige innere Blatt dieses Wachsthum nicht mitmacht, so fängt die Platte an sich zu krümmen, wird hohl und schliesslich biegen sich die Ränder von verschiedenen Seiten über der Höhlung zusammen, wie dies auf der Fig. 4 wiedergegeben ist. Die Mannigfaltigkeit der verschiedenen Formen, die durch diesen Process erzeugt werden, ist sehr gross und zum Theil sind sie sehr unregelmässig gestaltet. Zuweilen, jedoch nicht häufig, trifft man auf Formen, die völlig der aus zwei Blättern gebildeten hohlen Halbkugel gleichen, die wir z. B. durch den Einstülpungsprocess des Blastoderms bei *Sagitta* entstehen sehen; in Fig. 7 habe ich einen derartigen Embryo etwas schematisch wiedergegeben.

Mit diesem Process, den ich, wegen seiner vollständigen Gleichwerthigkeit mit der Einstülpung des Blastoderms anderer Thiere, auch als einen Einstülpungsprocess bezeichnen muss, geht nun eine Veränderung in der Beschaffenheit des Zellenmaterials der beiden Blätter Hand in Hand. Einmal werden die Zellen des äusseren Blattes ansehnlich grösser und strecken sich namentlich in einer Richtung, die der Querachse des späteren Wurmes entspricht, sehr ansehnlich, gleichzeitig werden sie jedoch auch ganz hell und durchsichtig. Die der innern Schicht hingegen wachsen nicht und werden dunkler, gelblich und feinkörnig. Die Zusammenkrümmung der ehemaligen Zellplatte macht nun immer grössere Fortschritte, die freien Ränder nähern sich schliesslich bis auf einen schmalen, offenen Spalt (Fig. 6), um schliesslich, wie ich annehmen zu dürfen glaube, bis auf eine an einem Ende des nun etwas länglichen, drehrunden Embryo's gelegene Oeffnung, die ich als spätere Mundöffnung betrachte, zu verschmelzen. Ich glaube die Lage dieser Mundöffnung schon auf dem Stadium der Fig. 6 bei α annehmen zu dürfen. Leider habe ich nie recht günstige Embryonen angetroffen, die das Stadium mit der einfachen Mundöffnung und dem noch nicht weiter differenzirten inneren Blatt gezeigt hätten, die also der HAECKEL'schen Gastrulaform entsprächen.

Die nächstfolgenden Stadien hatten sämmtlich schon einige Fortschritte zur Ausbildung der späteren Wurmgestalt gemacht, indem nämlich nun ein Längenwachsthum eintritt, verbunden mit einer Krümmung des zukünftigen Schwanzendes, wie es im weiter entwickelten Zustande schon Fig. 8 vorführt. Gleichzeitig macht sich jedoch auch schon in dem inneren Blatt die Differenzirung in die späteren beiden Hauptabschnitte des Verdauungsrohres geltend. Die Zellen des vorderen Abschnitts Fig. 8 *oph* behalten das frühere gelbliche, feinkör-

nige Aussehen der Zellen des innern Blattes, die Zellen des hinteren längern Abschnitts, des zukünftigen Darmes (Fig. 8 i) werden hell und schwer sichtbar.

Von principieller Bedeutung ist nun wieder die Entstehung des mittleren Blattes. Ich hatte längere Zeit geglaubt, dass dasselbe durch einen im vorderen Abschnitt des inneren Blattes statthabenden Faltingsprocess sich anlege, musste diese Ansicht jedoch bei näherer Einsicht fallen lassen. Das mittlere Blatt nimmt jedenfalls seinen Ursprung von einigen ganz dicht an der Mundöffnung gelegenen Zellen des inneren Blattes und wächst von hier nach dem Schwanzende hin.

Dabei ist der der Einkrümmungsseite des Embryo zugewendete Theil dieses Blattes stets vor dem der anderen Seite voraus (s. Fig. 8 m). Schon vor einigen Jahren habe ich einen Embryo des *Oxyuris Diesingi*¹⁾ beschrieben und abgebildet, bei dem in ganz ähnlicher Weise wie auf Fig. 8 das mittlere Blatt nur den vorderen Abschnitt des Körpers durchzieht.

Die schliessliche definitive Ausbildung der einzelnen Blätter habe ich vorerst nicht weiter verfolgt, späterhin hoffe ich dies weiter auszuführen.

Es bleibt mir nun, nachdem ich die thatsächlichen Befunde meiner Untersuchungen mitgetheilt habe, noch übrig, einen vergleichenden Blick auf den dadurch ermittelten Entwicklungsgang des Embryo von *Cucullanus elegans* und die entsprechenden Vorgänge bei andern Würmern zu werfen. Bevor ich hierzu schreite, glaube ich es jedoch betonen zu müssen, dass der Einstülpungsprocess, durch welchen sich der Embryo bildet, und die vorhergehende Bildung der doppeltgeschichteten Zellenplatte, Erscheinungen von so fundamentaler Natur sind, dass ich nicht wohl glauben kann, dass dieselben nicht auch bei andern Nematoden sich finden sollten, sondern mich zu der Vermuthung berechtigt halte, dass dieselben bis jetzt wegen der Kleinheit der Eier und der meist durch die Anhäufung der Dotterkörner sehr dunklen Beschaffenheit des Dotters übersehen wurden.

Sehen wir uns anderwärts nach Vergleichsmaterial um, so muss vor allen Dingen die Entwicklung der Sagitta und der Anneliden zur Sprache kommen. Die Analogien mit den Entwicklungsvorgängen bei Sagitta bestehen eigentlich nur in der ähnlichen Bildung der beiden ursprünglichen Blätter, viel mehr allgemeine Aehnlichkeit finde ich in dem Entwicklungsprocess, den das Ei von *Lumbricus* durchläuft, wie uns

1) Untersuchungen über die beiden Oxyuren der *Blatta orientalis*. Diese Zeitschrift, Bd. XXI. p. 284. Tafel XXII, Fig. 27.

KOWALEWSKY¹⁾ gelehrt hat. Bei dieser Gattung bildet sich eine ganz ähnliche niedere, der Furchungshöhle fast entbehrende Zellscheibe, die durch Zusammenkrümmung, schliesslich zu einem doppelschichtigen Embryo wird, indem durch die nicht ganz vollständige Schliessung die Mundöffnung entsteht. Es bestärkt mich diese Bildung der Mundöffnung bei *Lumbricus* in meiner Annahme, dass auch bei *Cucullanus* die Mundöffnung durch einen nicht vollständigen Schluss der sich zusammenkrümmenden Zellscheibe entstehe, während ich für ein Durchbrechen der Mundöffnung wie bei *Sagitta* keine Anhaltspunkte erlangen konnte. — Doch auch die Bildungsweise des mittleren Blatts zeigt eine gewisse Uebereinstimmung bei *Cucullanus* und *Lumbricus*, bei beiden bildet es sich nämlich, um ganz allgemein zu sprechen, durch einfaches Wachsthum aus einer sehr begrenzten Stelle des inneren Blattes, während bei *Sagitta* Darmdrüsenblatt und die beiden Abtheilungen des mittleren Blattes sich durch einen sehr eigenthümlichen Faltungsprocess aus dem Entoderm entwickeln.

Die merkwürdige Gattung *Sagitta* ist häufig in sehr nahe Verwandtschaft mit den Nematoden gebracht worden. Ich vermag diese Ansicht aus verschiedenen Gründen nicht zu theilen, die ich hier kurz anführen will. Einmal ist *Sagitta* ein Zwitter von einer Art, wie sie wohl eher bei Anneliden nicht aber bei Nematoden sich findet²⁾; das Nervensystem der *Sagitta* weicht sehr ab von der eigenthümlichen Anordnung, die dasselbe bei den Nematoden besitzt; wir finden bei den Nematoden keine

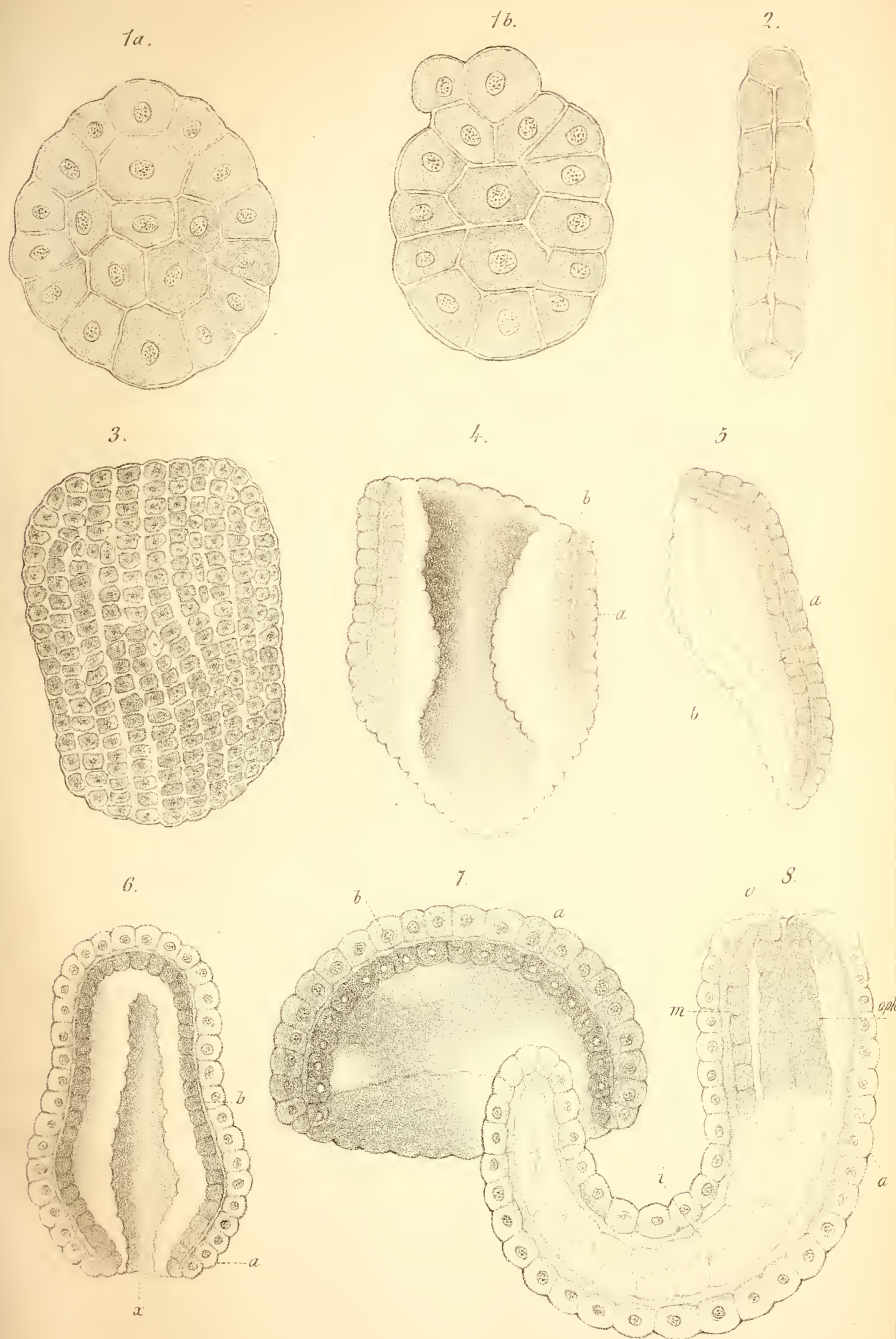
1) Embryol. Studien an Würmern u. Arthrop. Mém. d. l'acad. de St. Pétersbourg. T. XVI. p. 24. T. VI.

2) Bei Gelegenheit der Erwähnung der Geschlechtsorgane von *Sagitta* möchte ich mir erlauben, einen Augenblick auf jene von E. v. BENEDEN neuerdings (Bullet. de l'acad. de Belgique 1874) aufgestellte Theorie von der gegensätzlichen Verschiedenheit von Ovar und Hoden und die daran geknüpfte Auffassung der Befruchtung einzugehen. SEMPER hat schon mit vollem Recht dem Versuch, dieser Anschauung allgemeine Gültigkeit beizulegen, widersprochen (Centralbl. f. medic. Wissensch. 1875. Nr. 12), ich erlaube mir hier nur auf einige Punkte aufmerksam zu machen, die mit derselben ganz unvereinbar sind. In meiner unten citirten kleinen Abhandlung über *Sagitta* habe ich den Nachweis geliefert, dass die zwitterigen Geschlechtsorgane dieses Thieres aus einer gemeinsamen Anlage hervorgehen, ferner wurde von SCHNEIDER der auch von mir bestätigte Nachweis geliefert, dass bei den eigenthümlichen hermaphroditischen Nematoden dieselben Organe ursprünglich als Hoden, später als Eierstöcke functioniren, und dann halte ich bei Annahme der v. BENEDEN'schen Lehre von der Befruchtung ein Verständniss der Parthenogenese für völlig unmöglich. Das Wesen der Befruchtung ist in einer ganz anderen Richtung zu suchen und meine in stetem Hinblick auf diese Frage ausgeführten Untersuchungen jüngster Zeit sind wesentlich dazu geeignet, meine schon vermuthungsweise geäußerte Ansicht, dass es sich dabei um eine gänzliche oder theilweise Erneuerung des Kernes der Eizelle handle, mehr zu befestigen.

den Mesenterien der Sagitta vergleichbare Organe und schliesslich muss ich aus der Entwicklung und dem Bau der Sagitta den Schluss ziehen, dass dieselbe ein gegliedertes Thier ist, dass sie nämlich aus drei Gliedern, dem Kopf, Rumpf und Schwanz besteht. Durch die Untersuchungen von METSCHNIKOFF und KOWALEWSKY haben wir nämlich erfahren, dass die ersten Anlagen der Segmente im mittleren Blatt vor sich gehen, indem dies in eine Anzahl hintereinander liegender Säcke, wenn man so will, zerfällt, deren aneinanderstossende Wände zu den Dissepimenten werden. Nun habe ich früher gezeigt¹⁾, dass zwischen Kopf und Rumpf der Sagitta das mittlere Blatt sich abschnürt zu zwei solchen Säcken und dass deren in der Halsgegend zusammenstossenden Wandungen zu dem dort befindlichen Dissepiment werden. Ein ganz entsprechendes Dissepiment findet sich nun aber auch in der Aftergegend, das die männlichen und weiblichen Geschlechtstheile von einander scheidet und von welchem ich dieselbe Entstehung vermuthen muss, die wir beim ersten gefunden. Ich glaube daher, dass ich nicht mit Unrecht die Sagitta für ein gegliedertes Thier halte und sie daher im System näher den Anneliden als den Nematoden stellen möchte, wenn es nicht vielleicht noch mehr gerechtfertigt erscheinen dürfte, nach einem näheren Anschluss der Chaetognathen an diejenigen Formen (Echinodermen, Tunicaten etc.) zu suchen, die eine ähnliche Umformung des Entoderms zeigen.

Frankfurt a/M., December 1874.

1) Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Diese Zeitschr. Bd. XXIII, p. 412.





Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Die Eier des Cucullanus erfahren bekanntlich neben ihrer Entwicklung im Uterus auch ein beständiges Wachsthum; dieser letztere Umstand ist bei der Herstellung der Abbildungen nicht berücksichtigt worden. *a*, äusseres Blatt (Ectoderm), *b*, inneres Blatt (Entoderm).

Fig. 1*a* u. *b*. Die beiden Blätter einer durch die Furchung erzeugten Zellplatte; ein relativ junges Stadium.

Fig. 2. Eine derartige Zellplatte von etwas höherem Alter, auf einer Kante stehend im optischen Durchschnitt.

Fig. 3. Ganz ausgebildete Zellplatte vor Beginn der Krümmung. Die Längsreihung der Zellen ist etwas zu schematisch ausgefallen. Die dunkeln Punkte innerhalb der Zellen sind die Nucleoli, die auf diesem Stadium sehr deutlich sind, die Kerne selbst sind weniger deutlich.

Fig. 4. Die Ränder der Platte beginnen die Höhlung der gekrümmten Platte zu überwachsen.

Fig. 5. Eine gewölbte Platte in einer andern Ansicht.

Fig. 6. Die Plattenränder haben sich schon sehr genähert. Bei *x* entsteht wahrscheinlich die Mundöffnung.

Fig. 7. Halbkuglig zusammengekrümmte Platte, etwas schematisch.

Fig. 8. Embryo im Beginn des wurmförmigen Auswachsens. *o*, Mund, *oph*, oesophagealer und *i*, Darmabschnitt des Darmdrüsenblatts; *m*, erste Anlage des mittleren Blattes.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Bütschli Otto [Johann Adam]

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte des Cuculanus elegans, Zed. 103-111](#)