

Bradynema rigidum v. Sieb.

Von

Dr. O. zur Strassen.

Mit Tafel XXIX—XXXIII.

Einleitung.

Der Parasit, dessen Bau und Lebensgeschichte in den nachfolgenden Blättern geschildert werden sollen, wurde durch v. SIEBOLD¹ als *Filaria rigida* in die Wissenschaft eingeführt. v. SIEBOLD fand in der Leibeshöhle des *Aphodius fimetarius* einen Nematoden, den er »vor der Hand, seinem äußeren Habitus nach«, zum Genus *Filaria* stellte, und dem er, »da derselbe nie eine Bewegung äußerte, sondern stets starr und steif dalag«, den Artnamen *rigida* ertheilte. »Weder von einem Munde«, so wird die neue Art beschrieben, »noch After, noch von einem Darmkanale war irgend eine Spur an diesem Thiere zu finden. Beide Enden des Wurmes sind stumpf abgerundet, nach dem einen Ende hin verdickt er sich allmählich, und nicht weit von der Spitze des anderen dünnen Endes ragt eine Papille hervor, die die Stelle der Vulva andeutet, welche zu einem einfachen Schlauche, dem Uterus führt. Dieser Uterus liegt mit einem mäßig langen Ovarium wenig gewunden, als das einzig deutliche Organ im Leibe des Wurmes, dessen Parenchym aus einer feinkörnigen Masse besteht. In dem Fruchthälter sieht man zwischen den Eiern schon lebende Junge; merkwürdig bleibt es mir, dass ich unter 70 Individuen nur trüchtige Weibchen und nie ein Männchen angetroffen habe.« Durch fünfzig Jahre hindurch blieb diese kurze aber treffende Beschreibung die einzige Nachricht über unseren Wurm, bis endlich LEUCKART² die Aufmerksamkeit der Zoologen von Neuem auf ihn lenkte. In seiner *Allantonema*-Arbeit hatte LEUCKART einen Nematoden kennen gelehrt, der von der bis dahin vielfach an-

¹ MÜLLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie. 1836. p. 33 Anm.

² LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. p. 613.

genommenen Einförmigkeit im Bau der Rundwürmer eine gründliche Ausnahme machte. Ohne Mund, ohne Darm und After, kaum mehr als eine lebende Umhüllung des Geschlechtsapparates, zeigte das seltsame Geschöpf eine plumpe, von der gewöhnlichen Nematodenform weit verschiedene Gestalt und im Einklang damit den völligen Mangel jeder Bewegungsfähigkeit. Nun war die einzige Form, bei welcher diese unter dem lebhaften Nematodenvolk so auffallende Eigenschaft der Unbeweglichkeit bereits früher beschrieben worden war, eben jene SIEBOLD'sche *Filaria rigida*, eine Übereinstimmung, die um so mehr auffallen musste, als sie sich auch auf andere wesentliche Charaktere erstreckte. Beide Thiere lebten ja in der Leibeshöhle von Käfern, beiden fehlte Mund, Darm und After, und, was besonders ins Gewicht fallen musste, die erwachsenen Schmarotzer waren in beiden Fällen ausschließlich weiblichen Geschlechts. So sah sich LEUCKART mit Recht zu dem Schlusse gedrängt, dass zwischen den zwei Arten eine nahe Verwandtschaft bestehen müsse. Ihm selbst war es, wie er hinzufügte, nicht geglückt, die *Filaria rigida* in der Umgebung Leipzigs aufzufinden; die dortigen Aphodien waren zwar nicht frei von Parasiten, aber sie enthielten nur geschlechtslose junge Nematoden, die offenbar in keinerlei Zusammenhang mit dem gesuchten Parasiten standen. Drei Jahre darauf beschrieb v. LINSTOW¹ eine weitere Art des Genus *Allantonema*, wiederum aus der Leibeshöhle eines Käfers, und zwar diesmal des *Tomicus typographus*. Über den Bau des Wurmes erfahren wir nichts; hingegen gelang es v. LINSTOW, aus den Larven eine freilebende Geschlechtsgeneration zu züchten, die anatomisch in so überraschender Weise mit der Rhabditidengattung *Diplogaster* übereinstimmte, dass v. LINSTOW sich veranlasst fühlte, die neue Art *Allantonema diplogaster* zu taufen. Inzwischen hatte LEUCKART, dessen Aufmerksamkeit unausgesetzt auf diesen Punkt gerichtet blieb, aus anderen Gegenden Deutschlands inficirte Aphodien erhalten und die Angaben des Entdeckers bestätigt gefunden. Neben dem erwachsenen Wurme aber fand er in der Leibeshöhle der Käfer ein zahlloses Gewimmel junger Nematoden, von denen v. SIEBOLD auffallenderweise nichts erwähnt, deren Bau sich jedoch als höchst überraschend herausstellte. Es zeigte sich nämlich, dass ein Theil der Larven geschlechtslos war, oder doch nur die bei Nematodenlarven übliche indifferente Genitalanlage besaß, während gleichzeitig die andere Hälfte der Thiere aus — wenigstens in Bezug auf die keimbereitenden Geschlechtsorgane — wohl entwickelten Männchen bestand.

¹ v. LINSTOW, Über *Allantonema* und *Diplogaster*. Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde. VIII. Nr. 46.

Herr Geheimrath LEUCKART war zu jener Zeit anderweitig zu sehr beschäftigt, um selbst an die Lösung des Räthsels herantreten zu können, so beauftragte er mich, es war im Sommer 1890, den Bau und die Lebensgeschichte der *Filaria rigida* zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung zu machen, deren Resultate ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe.

Meine Arbeiten waren ihrem Abschluss nahe, als ich, leider etwas spät, einen bereits zu Beginn des Jahres 1894 erschienenen Aufsatz von R. MONIEZ¹ über »*Allantonema rigida*« erhielt. Die Ansichten, die der französische Forscher darin äußerte, standen in so schroffem Widerspruch zu meinen eigenen Erfahrungen, dass ich mich veranlasst fühlte, einen Theil derselben in Form einer kurzen vorläufigen Mittheilung² zu veröffentlichen. Wie aus jener Mittheilung hervorging — und meine Ansichten haben sich außer in einem unwesentlichen Punkte seither nicht geändert — enthielt die MONIEZ'sche Arbeit kaum einen Fortschritt in der Erkenntnis des Thieres. Nachdem schon v. STIEBOLD den Uterus und seine Ausmündung richtig beschrieben hatte, giebt MONIEZ an, der ganze Wurm sei nichts, als ein mit Embryonen gefüllter Sack, und die letzteren erlangen nach ihm ihre Freiheit »par rompre le corps de leur mère«. Nicht viel glücklicher war MONIEZ in seinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Wurmes. Zwar erkannte er richtig, dass die ausgewanderten Larven sich in dem subelytralen Raume des Käfers aufhalten, ihre merkwürdige geschlechtliche Verschiedenheit jedoch übersah er vollkommen und beging ferner noch den verhängnisvollen Irrthum, fremde *Rhabditiden*, die sich zufällig unter den Flügeldecken und im Inneren der Käfer fanden, die aber mit *Filaria rigida* gar nichts zu thun haben, mit den Nachkommen unseres Wurmes zu verwechseln. So gelangte er schließlich zu der Annahme, dass die *Anguillula brevispina* Bütschli von außen in den Leib des Aphodius eindringe, um sich hier in eine geschlechtsreife *Filaria rigida* zu verwandeln, ein Irrthum, der in der Entwicklungsgeschichte des oben erwähnten *Allantonema diplogaster* v. Linstow eine scheinbare Unterstützung fand.

Die Abschnitte, in die meine Arbeit sich gliedern wird, sowie ihre Reihenfolge ergeben sich aus dem Stoffe von selbst. Dem die Anatomie des erwachsenen Wurmes enthaltenden Theile wird die Beschreibung der Embryonalentwicklung folgen, und dieser die fernere Lebensgeschichte, so weit ich sie zu enthüllen im Stande war. Mancherlei Betrachtungen allgemeineren Inhalts, besonders in Bezug auf den Bau der Nematoden über-

¹ R. MONIEZ, Sur l'*Allantonema rigida*. Comptes rendus, CXII. No. 4.

² Zoologischer Anzeiger. XIV. Nr. 379. 1894.

haupt, finden sich im Texte zerstreut, wie ich es auch nicht für geboten hielt, den angewandten Methoden ein eigenes Kapitel zu widmen; wo immer ich einer besonderen Methode besondere Resultate verdanke, wird ihre Beschreibung an der betreffenden Stelle zu finden sein.

Und nun sei es mir gestattet, meinem theuren und so hoch verehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. LEUCKART, hier noch einmal für all Das, was ich ihm seit Beginn meiner Studienzeit danke, für die mir stets bewiesene freundliche Theilnahme und insbesondere für die unschätzbaren Rathschläge, deren ich mich während meiner Untersuchung erfreuen durfte, meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Beschreibung des erwachsenen Weibchens.

In der Leibeshöhle des *Aphodius fimetarius*, eines kleinen Käfers aus der Familie der Scarabaeiden, findet sich nicht eben selten der Rundwurm, den v. SIEBOLD, sein Entdecker, als *Filaria rigida* bezeichnete, und den dann später MONIEZ, doch, wie es scheint, ohne eingehende Kenntniss des Baues, zur Gattung *Allantonema* stellte. Wir werden zwar im Laufe dieser Abhandlung sehen, dass eine Verwandtschaft des Thieres mit *Allantonema* unverkennbar vorhanden ist, aber die Unterschiede zwischen beiden sind immerhin bedeutend genug, um die Aufstellung einer besonderen Gattung für unseren Wurm unbedingt nöthig erscheinen zu lassen. Wegen der auffallenden Langsamkeit seiner Bewegungen, v. SIEBOLD erklärte ihn ja sogar für bewegungslos, mag der Wurm *Bradynema* und weiter, unter Beibehaltung des allerdings nicht mehr ganz zutreffenden SIEBOLD'schen Artnamens, *Bradynema rigidum* heißen. Die Nothwendigkeit, dies neue Genus zu schaffen, werde ich später zu begründen haben.

Die geographische Verbreitung des *Bradynema* scheint eine recht bedeutende zu sein. Sein Träger wenigstens, der *Aphodius fimetarius* — und nur in diesem findet er sich, nicht auch in anderen Dungkäfern, wie MONIEZ meint — hat naturgemäß ein äußerst großes Verbreitungsgebiet. Mit jederlei Dung zufrieden, ist er in dieser Hinsicht so günstig gestellt, wie vielleicht wenige andere Insekten, so dass es uns kaum Wunder nehmen kann, wenn unser *Aphodius* nicht nur in ganz Europa zu den gewöhnlichsten Insekten zählt, sondern auch in Algier, im Himalaya und selbst in Amerika eine Heimstätte gefunden hat. In wie weit allerdings der Käfer auf diese vorgeschobenen Posten von seinem Parasiten begleitet wird, darüber fehlen mir vorläufig noch alle Erfahrungen. Doch scheint derselbe in Deutschland fast allerorten vorzukommen, und wie wir durch MONIEZ wissen, fehlt er auch den französischen *Aphodien* nicht. Recht auffallend ist es dem gegenüber, dass die in

Leipzigs unmittelbarer Umgebung gesammelten Aphodien stets parasitenfrei sind, während schon in einer Entfernung von wenigen Meilen reiche Fundstätten auftreten.

Inficirte Aphodien standen mir das ganze Jahr hindurch zur Verfügung. Zwar tritt eigentlich nur zweimal jährlich, im Frühling und im Herbst, eine allgemeine Fortpflanzungsperiode ein, aber es scheint nicht, dass die Käfer sich mit besonderer Genauigkeit an diese Termine halten. Denn wenn aus der Brut bereits junge Aphodien hervorgegangen sind, so findet man noch wochenlang gemeinsam mit ihnen Käfer, die, wie sich aus dem Zustande ihrer *Bradynemen* und deren Larven mit Bestimmtheit erschließen lässt, der vorhergehenden Generation angehören. Überhaupt ist die Lebensdauer der Thiere eine durchaus nicht unbeträchtliche. In meinen Terrarien hielt ich sie monatelang lebendig, und diejenigen der Herbstgeneration fliegen, nachdem sie den Winter überdauert haben, noch bis in den Mai des folgenden Jahres hinein.

Bradynema rigidum lebt frei in der Leibeshöhle seines Wirthes, unterscheidet sich also in dieser Hinsicht wesentlich von dem in eine bindegewebige Kapsel eingeschlossenen *Allantonema*. In Folge dessen ist auch der Aufenthalt unserer Würmer an keine bestimmte Körpergegend gebunden, obwohl sie naturgemäß in der geräumigen Höhle des Abdomen am häufigsten anzutreffen sind. Die Anzahl der in demselben Käfer vorgefundenen Würmer schwankt innerhalb weiter Grenzen; 2 bis 3 ist die gewöhnliche Zahl, doch fand ich oft genug Käfer, die 10 bis 20 enthielten, und v. SIEBOLD berichtet von einem Falle, in welchem er nicht weniger als 30 Stück vereinigt angetroffen hat. Trotz solcher Summen und trotz der verhältnismäßig bedeutenden Größe der Würmer, zu denen noch die unschätzbare Menge ihrer Embryonen und Larven hinzukommt, scheinen die Käfer unter der Anwesenheit der Schmarotzer nicht allzuviel zu leiden. Wie schon oben erwähnt, hielt ich in geeigneten Zuchtgefäßen die Aphodien monatelang am Leben, ohne dass die Verhältniszahl der inficirten Exemplare geringer geworden wäre. v. SIEBOLD fand bei Danzig drei Viertel der untersuchten Käfer von *Bradynema* bewohnt, ein Verhalten, welches gleichfalls dafür spricht, dass der Parasitismus auf Wohlbefinden und Zeugungsfähigkeit der Aphodien einen nur geringen Einfluss ausübt.

Während das nah verwandte *Allantonema* eine Leibesform zeigt, die jedenfalls in dem Thiere alles Andere eher vermuthen lässt, als einen Rundwurm, ist unser *Bradynema* ein auf den ersten Blick unverkennbarer Nematod. Sein Leib ist nichts weniger als plump, denn

einer Gesamtlänge von 3 bis $5\frac{1}{2}$ mm entspricht eine Körperbreite von nur 0,15 resp. 0,27 mm. Doch ist die Dicke des Leibes keine gleichmäßige, vielmehr verjüngt sich der Körper nach dem einen Ende zu in allerdings wenig auffallendem Grade, und dieses schlankere Ende trägt in geringer Entfernung von der Spitze eine rundliche kegelförmige Erhebung, in welcher schon v. SIEBOLD die Ausmündung des Uterus erkannte. Da weder ein Mund, noch ein After oder Porus excretorius, die uns über das Vorn und Hinten des Wurmlaibes orientieren könnten, vorhanden sind, so würde man vielleicht geneigt sein, das schlankere Ende als das vordere in Anspruch zu nehmen, wenn nicht die Lage der Vulva das Gegentheil wahrscheinlich machte. Die Entwicklungsgeschichte wird uns beweisen, dass diese schlanke, die Vulva tragende Leibeshälfte thatsächlich die hintere ist. Jedenfalls aber sind wir durch die Lage der Vulva in den Stand gesetzt, Rücken und Bauch unseres Thieres mit Sicherheit zu unterscheiden, was bei *Allantonema* wegen der total endständigen Lage der Geschlechtsöffnung bekanntlich nicht so ohne Weiteres möglich ist.

Bringt man den Wurm aus der Leibeshöhle des Käfers in reines Wasser, so streckt er sich allerdings augenblicklich und liegt steif und regungslos da, eine Erscheinung, welche v. SIEBOLD veranlasste, dem Thiere überhaupt jede Bewegungsfähigkeit abzusprechen. In einer $\frac{3}{4}$ procentigen Kochsalzlösung jedoch ist unser *Bradynema*, wie schon LEUCKART beobachtete, durchaus nicht regungslos, vielmehr biegt und schlängelt es seinen weichen Leib in einer eigenthümlich kraftlosen Weise. Nun giebt es ja Nematoden genug, die sich nur langsam bewegen, aber bei *Bradynema* beruht diese Bewegungsschwäche, wie wir später sehen werden, auf einer anatomischen Besonderheit, auf der weitgehendsten Reduktion der Muskulatur, so dass es nicht unberechtigt erscheinen dürfte, wenn ich bei der Bildung des Gattungsnamens gerade auf jene Eigenschaft Bezug genommen habe¹.

Während der Wurm dem bloßen Auge weiß und besonders im schlankeren Hinterende fast durchsichtig erscheint, hat er unter dem Mikroskop in Folge zahlreicher in die Leibeswand eingelagerter Fettkügelchen ein ziemlich dunkles Aussehen. Doch kann man durch die Körperhüllen hindurch immerhin einen allgemeinen Überblick über die Organisation des Thieres gewinnen. Fast der ganze Innenraum wird von dem breit schlauchförmigen Fruchthälter eingenommen, der ein Stück hinter dem vorderen Körperende beginnt und, Anfangs dunkel von den dotterreichen Eiern, die er enthält, dann immer heller und

¹ Ein sehr bezeichnendes Analogon ist *βραδυκίνητος*, langsam beweglich.

durchsichtiger, je weiter die Embryonen entwickelt sind, an der papillenartigen Vulva ausmündet. Ovarium und Oviduct schlingen sich als zwei parallele, dicht neben einander gelagerte Schläuche um den Uterus herum, und da, wo der Oviduct in den Uterus übergeht, findet sich eine durch ihre besondere Helligkeit auffallende Stelle, das Receptaculum seminis. Die Leibeswand lässt einen maschigen Bau erkennen, man sieht sie als schmalen hellen Streifen an den Seiten des Leibes hinlaufen, im Vorder- und Hinterende jedoch den ganzen Raum, der hier nicht von den Geschlechtsorganen beansprucht wird, mit ihrem lockeren Gewebe erfüllen.

Hautschicht.

Die Cuticula (Taf. XXIX, Fig. 3) unseres Wurmes besitzt die verhältnismäßig geringe Dicke von 2 bis 3 μ und umgiebt, da Mund, After und Exkretionsporus fehlen, als ein nur an der Ausmündungsstelle des Uterus durchbohrter Schlauch den Leib. Papillen oder irgend welche andere äußere Anhänge der Haut fehlen vollkommen, eben so ist eine echte Ringelung nicht vorhanden, obschon die Würmer oft genug, besonders in der ungünstigen Jahreszeit, derartig kontrahirt sind, dass zahllose feine Querfältchen über den Leib verlaufen.

Schon am lebenden Thiere kann man erkennen, dass die Haut aus mehreren, ihrer Stärke wie ihrer sonstigen Beschaffenheit nach verschiedenen Schichten zusammengesetzt wird. Die äußerste derselben, die sich beim lebenden Thiere durch ihre leicht gelbliche Färbung von den übrigen abhebt, ist gewöhnlich — an den Körperenden immer — die dickste der Hautschichten. Was sie aber besonders vor den anderen Theilen der Haut auszeichnet, ist ihre eigenthümliche Struktur. Senkrecht zu ihrer Fläche zeigt sie eine äußerst feine Faserung, die allem Anscheine nach von zahllosen, dicht stehenden, die Schicht quer durchsetzenden Porengängen herrühren dürfte. Wie leicht erklärlich unter solchen Umständen, besitzt die Schicht eine nur geringe Festigkeit; oft findet man die Haut auf beträchtliche Strecken völlig von ihr entblößt, sehr häufig auch kann man beobachten, wie die Schicht in lauter einzelne Stäbchen zerfallen ist, die unordentlich durch einander liegen. Die Dicke der Stäbchenschicht ist am ganzen Leibe eine ziemlich gleichmäßige, nur an den beiden Körperenden, und besonders am vorderen, zeigt sie sich stets beträchtlich erhöht, manchmal bis auf 4 μ und darüber. In Folge dessen und durch die stärkere Krümmung der Fläche tritt hier die Radialfaserung wesentlich schärfer hervor, als am übrigen Leibe, ohne dass ich jedoch im Stande gewesen wäre, über den feineren Bau des Porensystems

eine Beobachtung zu machen. Meines Wissens ist eine solche Auflösung der äußersten Körperbedeckung in Stäbchen bisher bei keinem Nematoden beschrieben worden; wohl aber kennt man seit lange einen völlig analogen Bau an der inneren chitinigen Auskleidung des Darmes zahlreicher Nematoden, besonders aus der Gruppe der *Strongyliden*. Es liegt auf der Hand, dass diese Darmintima in genau demselben physiologischen Verhältnisse zum Körper steht, wie die äußerste Hautschicht des *Bradynema*: beide haben die Aufsaugung der Nahrungssäfte zu besorgen. Dass in der That die Endosmose durch die zahllosen Kapillaren der Außenschicht und durch die ganze für einen Nematoden so auffallend dünne Haut mit Lebhaftigkeit vor sich geht, das beweisen die häufig, besonders wenn der Aphodius wohl genährt war, in Menge und in der verschiedensten Größe der Cuticula anhängenden Tröpfchen einer farblosen, schwach lichtbrechenden Flüssigkeit, die ihren chemischen Reaktionen nach viel Fett zu enthalten scheint. Ganz besonders ist auf die Saugkraft der Stäbchenschicht auch die ungewöhnliche Empfindlichkeit des Wurmes dem reinen Wasser gegenüber zurückzuführen. Sobald er mit demselben in Berührung kommt, streckt er sich, wie schon erwähnt, sofort steif und lang aus und in kürzester Frist wird auch der Inhalt des Körpers verschwommen, bis er endlich zerfließt. Es muss auffallen, dass trotz ihrer hohen Aufsaugungsfähigkeit die Stäbchenschicht von Färbungsmitteln kaum irgendwie beeinflusst wird, während die unterliegenden Zonen meist intensiv gefärbt erscheinen. Vermuthlich liegt die Ursache in einer sehr starken Verdichtung des Chitins der Stäbchenschicht, welche dasselbe undurchdringlich für Farblösungen macht und zugleich die Zerklüftung in Stäbchen bedingt.

Die nach innen zunächst folgende Schicht ist homogen und gewöhnlich dünner und wird von Farbstoffen aller Art intensiv durchtränkt, während sie im Leben einen schwachen grünlichen Schimmer erkennen lässt. Sie liegt der Außenschicht überall dicht an, macht alle Faltungen derselben mit, zeigt aber im Gegensatz zu jener am ganzen Körper überall dieselbe Dicke.

Während nun diese beiden äußeren Lagen der Cuticula, wenn auch im Dickenverhältnis einigermaßen schwankend, doch ausnahmslos bei den jüngsten *Bradynemen* wie bei den ältesten sich unterscheiden lassen, folgt nach innen noch eine weitere Zone, welche je nach dem Alter und der Ausbildungsstufe eine verschiedene Beschaffenheit zeigt. Oft gleicht sie der vorhergehenden homogenen Schicht vollkommen, in der Dicke sowohl wie in der Farbe und im Lichtbrechungsvermögen; doch bethëiligt sie sich an schärferen Faltungen der beiden Außen-

schichten gewöhnlich nicht, sondern zieht gerade darunter hinweg, und an solchen Stellen findet man in dem entstandenen Spaltraume eine große Anzahl feiner, welliger Häutchen (Taf. XXIX, Fig. 3). Manchmal aber, und besonders bei sehr jugendlichen Würmern, sieht die innere Schicht wesentlich anders aus. Es findet sich dann unter der Mittelschicht ein heller, mehr oder weniger breiter Streifen, dessen innere Begrenzung von einer nicht starken, aber dichten Membran gebildet wird. In dem hellen Zwischenraume nun verläuft ein feines Häutchen in regelmäßigen, kurzen Bogenlinien, und in der Mitte jedes der kleinen Bogen steht ein dunkler Punkt, so dass man eine dicht stehende Reihe kleiner Kerne von etwa 2μ Länge zu sehen glaubt. In der That wird die Entwicklungsgeschichte zeigen, dass das Gebilde nichts Anderes ist, als das in Chitinisirung begriffene Ektoderm mit seinen Kernen, und die innere Grenzhaul ist die Basalmembran des ektodermalen Epithels (Taf. XXIX, Fig. 4).

Leibesschlauch.

Die Dünne und Durchsichtigkeit der Cuticula gestattet schon am lebenden Wurme eine Untersuchung des Leibesschlauches. Man erkennt zwischen der Haut und den inneren Organen einen gleichmäßig breiten Saum von lockerem, mit stark lichtbrechenden Fettkugeln mehr oder weniger dicht erfülltem Gewebe, welches das Hinterende jenseits des Porus genitalis und einen guten Theil des Vorderendes völlig auszufüllen scheint. Übt man vermittels des Deckgläschens einen leichten Druck auf das Präparat aus, so lassen sich bei aufmerksamer Betrachtung durch ein starkes Objectiv noch einige weitere Einzelheiten des Baues der Leibeswand erkennen. Vom Vorderende beginnend bis zum äußersten Hinterende sieht man dann vier breite Bänder verlaufen, die, wie es scheint, fast ganz aus lauter dichtstehenden großen und hellen Kernen zusammengesetzt sind (Taf. XXIX, Fig. 5 *ml*). In ihrem Aufbau gleichen sich also die vier Felder vollkommen, nicht aber in ihrer Ausdehnung, denn wir erkennen, dass immer nur zwei einander diametral gegenüberstehende Felder von gleicher Breite sind. Dasjenige, in welchem die Geschlechtsöffnung liegt, also das Bauchfeld, und das gegenüberliegende sind nämlich kaum halb so breit als die beiden seitlichen Felder. Im Gegensatz hierzu besitzen die Zwischenräume, von denen jeder auf der einen Seite von einem schmalen und auf der anderen Seite von einem breiten Längsfelde eingefasst wird, alle vier unter einander völlig übereinstimmende Dimensionen. Diese Zwischenräume lassen eine sehr feine, zarte Längsstreifung erkennen. Niemand wird zweifelhaft sein, dass die Streifenbänder den Muskelfeldern, die

zwischen ihnen liegenden Kernbänder den sog. Längslinien der Nematoden an die Seite zu stellen seien.

Scheint es bei oberflächlicher Untersuchung demnach, als entspräche der Bau der Leibeswand unseres *Bradynema* dem gewöhnlichen Verhalten der Nematoden, so erscheint der Anblick, welchen das Thier auf dem Querschnitte bietet, um so ungewöhnlicher und unverständlicher. Man weiß, dass bei typisch gebauten Rundwürmern unter der Haut eine körnige Schicht, die sog. Subcuticula, folgt, dass diese in den vier Längslinien, und zwar oft sehr bedeutend, in das Leibesinnere hinein vorspringt, und der zwischenliegende Raum von Muskelzellen mit ihren Fibrillenschichten ausgefüllt ist. Ganz anders bei *Bradynema* (Taf. XXIX, Fig. 2). Eine dicke, aus lockerem, maschigem Gewebe bestehende Schicht, in welcher große, besonders in den vier Längsfeldern gehäufte Kerne zerstreut liegen, schmiegt sich innen an die Cuticula an. Aber wenn man zunächst auch geneigt sein sollte, diese Masse für eine enorm mächtige Subcuticula zu erklären, so ergibt sich doch alsbald die Unhaltbarkeit einer solchen Deutung. Denn die Muskulatur liegt nicht nach innen von jenem fraglichen Gewebe, wie man erwarten müsste, sondern zwischen ihm und der äußeren Haut. Hier nämlich erkennt man die Querschnitte (Taf. XXIX, Fig. 2 *msk*) der schon von außen sichtbaren vier Streifenbänder als vier direkt der Cuticula anliegende, mit feinen, dichtstehenden Strichelchen besetzte Linien.

Nur bei geeigneter und sehr sorgfältiger Fixirung gestattet diese dicke parenchymatöse Leibeswand des Wurmes eine weitere Analyse. Sublimat ist nicht geeignet, eben so wenig reine Chromsäure, dagegen liefert eine lange, mindestens zwölf Stunden anhaltende Fixation in starker Chrom-Osmium-Essigsäure Bilder, welche, ohne einer Färbung zu bedürfen, die feinsten Einzelheiten erkennen lassen. Ich hatte bereits mehrfach Gelegenheit zu erwähnen, dass das Parenchym nur im Bereiche des mächtigen Geschlechtsapparates auf eine wandständige Zone beschränkt ist, in den beiden Enden des Wurmes dagegen den ganzen, hier von keinerlei anderen Organen beengten Raum erfüllt. Betrachten wir nun zunächst einen Querschnitt durch diese solide Parenchymmasse, und zwar am besten des Vorderendes, da hier die Strukturverhältnisse am klarsten hervortreten pflegen (Taf. XXIX, Fig. 3). War das Präparat richtig konservirt, so erkennen wir, dass das Parenchym nicht auf dem ganzen Querschnitt dieselbe Beschaffenheit zeigt. Vielmehr treten uns zwei verschiedene Gewebsformen entgegen, die ich der Bequemlichkeit halber, ohne irgend eine morphologische Verschiedenheit damit ausdrücken zu wollen, als *M e s e n c h y m* und *P a r e n c h y m* bezeichnen möchte.

Im Centrum findet sich das Mesenchym (Taf. XXIX, Fig. 3 *msch*) als ein sehr lockeres, weitmaschiges Gewebe mit unregelmäßig kreuz und quer durch einander ziehenden derben Häuten und zerstreut liegenden, nicht zahlreichen Kernen von $3,4 \mu$ Durchmesser. Oft scheint es, als umschlossen die Häute an einzelnen Stellen große, mit einer körnigen Masse erfüllte Zellen. Doch enthalten diese Gebilde keine eigenen Kerne und treten auch viel zu wenig konstant auf, als dass man ihnen eine wesentlichere Bedeutung unterlegen könnte. Ein dem centralen Maschenwerke ganz ähnliches Gewebe findet sich nun auch in der Peripherie und zwar über den vier Feldern, in welchen die Muskelbänder sich im Querschnitte als knapp der Haut anliegende gestrichelte Leisten darstellen.

Zwischen den Muskelfeldern, in den Längslinien also, liegen die breiten Massen des Parenchyms (Taf. XXIX, Fig. 3 *pch*), eines wenn auch maschigen, so doch viel dichteren, durch das Osmium bräunlich gefärbten Gewebes, welches weit in das Innere hinein vorspringt und sich im Umkreis des centralen Mesenchyms zu einem Ringe vereinigt, durch welchen jenes von dem ähnlichen Gewebe der Muskelfelder getrennt wird. Die großen dichtstehenden Kerne, die ja schon von außen am lebenden Thiere breite Längsbänder erscheinen lassen, enthalten bei einem Durchmesser von $7,5 \mu$ einen centralen, verhältnismäßig kleinen Nucleolus und liegen der Cuticula meist dicht genähert. Dabei existirt aber nirgends eine scharfe Grenze zwischen dem großkernigen dichten Parenchym und dem kleinkernigen maschigen Mesenchym, vielmehr greifen beide in der mannigfachsten Weise in einander über, und oft sieht man, wie Fasern aus dem einen in das andere unverändert hinübertreten. Genau so, wie wir sie im Vorderende kennen lernten, erscheint die Bildung der Leibesmasse im Hinterende jenseits der Geschlechtsöffnung, und eben so auch in der Mitte des Leibes, wengleich sie hier in Folge der Kompression durch den Genitaltractus nicht so deutlich zur Erscheinung kommt.

Dass übrigens thatsächlich die Gestaltung des Parenchyms von der Lage der inneren Organe direkt abhängig ist, erhellt besonders daraus, dass die Länge des massiven Vorderendes, je nachdem sich der Uterus mehr oder weniger weit nach vorn erstreckt, den mannigfachsten, aus naheliegenden Gründen besonders durch das Alter des Wurmes beeinflussten Schwankungen unterworfen ist. Im Bereich der Geschlechtsorgane selbst tritt diese Abhängigkeit noch deutlicher hervor (Taf. XXIX, Fig. 2). Manchmal umgiebt hier die Leibeswand als ein gleichbreiter Saum die inneren Organe, meist aber ist das eine Ovarialrohr oder beide tief in das Parenchym hineingedrückt, zuweilen bis zur Berührung der

Cuticula, und zu beiden Seiten quillt dann das elastische Parenchymgewebe in Gestalt zweier den Geschlechtskanal der Länge nach begleitenden Wülste hervor. Auch am lebenden Thiere kann man sich leicht von der sehr geringen Festigkeit des Parenchyms überzeugen; dem Zerzupfen mit Nadeln setzt es kaum irgend welchen Widerstand entgegen, und oft habe ich, wenn unter dem Drucke des Deckglases der Uterus eines Wurms zerriss, gesehen, wie die Embryonen anscheinend ohne Schwierigkeit in das lockere Gewebe des Hinterendes hineinglitten.

Das mesenchymatische Gewebe, welches in beiden Leibesenden den centralen Hohlraum erfüllt, tritt natürlich da, wo die Geschlechtsorgane auftreten und den mittleren Raum des Leibes für sich beanspruchen, zurück. Allein es verschwindet nicht; als ein feines, kleine dunkle Körnchen enthaltendes Netzwerk erfüllt es alle die großen und kleinen Spalträume zwischen den Schläuchen des Geschlechtsapparates und zwischen diesen und dem Parenchym der eigentlichen Leibeswand (Taf. XXIX, Fig. 2 *msch*). Anfangs hielt ich diese körnige Ausfüllungsmasse für Gerinnsel, für coagulierte Leibesflüssigkeit des Wurmes, bis es mir, besonders auf Längsschnitten gelang, den direkten Zusammenhang des Centralgewebes der Körperenden mit jenem Füllsel nachzuweisen. Und meine letzten Bedenken schwanden, als ich hin und wieder in dem sonst kernlosen Gewebe Kerne von ca. 3μ Durchmesser auffand, die sich in nichts von denen des centralen Mesenchyms unterscheiden. Übrigens fand ich mitunter Thiere mit so bedeutend entwickeltem Mesenchym, dass es auch in der Körpermitte eine zusammenhängende, gewöhnlich auch zahlreichere Kerne enthaltende Gewebsmasse bildete, in welche die einzelnen Theile des Geschlechtsapparates eingebettet lagen. Die Grenze zwischen den beiderlei Gewebsformen der Leibesmasse, die im Vorder- und Hinterende ja fast unmerklich in einander übergehen, ist in der Mitte des Wurmkörpers in der Regel ganz deutlich; eine feine Membran umkleidet hier nach innen die parenchymatische Leibeswand, während das Mittelgewebe keinerlei eigene Umgrenzungen zeigt.

Ich erwähnte vorhin, dass die vier über den Leib hinlaufenden Muskelfelder unter einander eine gleiche Breite besitzen und sich dadurch von den Längsfeldern unterscheiden. Unterwirft man jedoch die Breitenverhältnisse der letzteren am äußersten, zugespitzten Vorderende einer Betrachtung, so zeigt sich, dass in dieser Gegend des Körpers auch die Längsfelder unter einander übereinstimmen. Da nun aber die Medianlinien ihre Breite auch dann noch unverändert oder fast unverändert beibehalten, wenn nach hinten zu der Umfang des Körpers beträchtlicher wird, so sind es natürlich fast ausschließlich die Seiten-

felder, die von der Erweiterung des Körpers betroffen werden. In der Mitte des Leibes (Taf. XXIX, Fig. 2) beanspruchen sie in Folge dessen rechts und links ziemlich genau ein Viertel des Gesamtumfangs, während auf jede der Medianlinien zusammen mit den beiden ihr anliegenden Muskelfeldern ebenfalls je ein Viertel entfällt. Ich lege auf diese Breitenverhältnisse desshalb ein besonderes Gewicht, weil sie, wie wir später sehen werden, mit denen der Larve in auffallendem Grade übereinstimmen und dadurch für das Verständnis gewisser biologischer Verhältnisse von einiger Bedeutung sind.

Über den Bau der, wie Jeder auf den ersten Blick erkennen muss, sehr stark verkümmerten Muskulatur vermochte ich trotz aller darauf verwendeten Mühe nur wenig in Erfahrung zu bringen, und dies Wenige habe ich der Hauptsache nach bereits mitgetheilt. Die Zahl der auf einem Muskelquerschnitt bei einander stehenden Strichel beträgt etwa 30 bis 40. Oft sind dieselben niedrig und kaum zu erkennen, zuweilen aber erheben sie sich zu einer Länge von fast $2\ \mu$ und erscheinen dann im Querschnitte als kurze, dünne, nach innen gerichtete Fädchen. Vermuthlich haben wir in diesen Fädchen die Überreste der Fibrillen vor uns, doch ist es auch nicht völlig ausgeschlossen, dass die Strichel nur die Zwischenräume zwischen denselben darstellen, die Fibrillen also jedes Mal dem Zwischenraume zwischen zwei Stricheln entsprechen; ich vermochte mir darüber keine Klarheit zu verschaffen, denn weder durch Zerzupfen, noch durch chemische Mittel gelang es mir jemals, die Fibrillen zu isoliren. Die Streifen eines Muskelfeldes scheinen alle einander parallel zu verlaufen (Taf. XXIX, Fig. 5), doch ist nicht etwa daran zu denken, dass die Länge einer jeden Fibrille der des ganzen Thieres gleichkäme; dass dies nicht der Fall ist, beweisen die Auskeilungen, die man überall zwischen den Fibrillen beobachten kann, aufs deutlichste. Gleichwohl ist es bei der Kleinheit und Undeutlichkeit des ganzen Gebildes so gut wie unmöglich, eine Faser über eine längere Strecke zu verfolgen und so ihre absolute Länge zu bestimmen. Der »Marksubstanz« anderer Nematoden ist das lockere, dem centralen Mesenchym ähnliche Gewebe homolog, welches über den Muskelfeldern liegt, ohne indess von den benachbarten dichteren Parenchymmassen scharf geschieden zu sein. Nur in einigen seltenen Fällen, und dann immer nur in der Leibesmitte, beobachtete ich, dass das lockere den Muskelfeldern auflagernde Gewebe durch eine äußerst dünne Membran gegen die übrige Leibeswand abgegrenzt erschien. Die Scheidelinie (Taf. XXIX, Fig. 5), welche ein Muskelfeld von dem anstoßenden Längsfelde trennt, nimmt keinen geraden Verlauf, sondern zeigt mannigfache Schängelungen und gegen das Längs-

feld vorspringende Zacken, wie man sich an Flächenpräparaten leicht überzeugen kann. Welches die Bedeutung dieser zuweilen sehr scharf hervortretenden Grenzlinie sei, ist mir verborgen geblieben.

Ich habe mich bei der Schilderung der eigenthümlichen und in allen ihren Theilen so auffällig variablen Leibeswand unseres *Bradynema* darauf beschränkt, lediglich die anatomischen Verhältnisse der verschiedenen Gewebsformen darzustellen. Die eingehendere Deutung derselben, den Vergleich mit den entsprechenden Gebilden anderer Nematoden muss ich noch aufschieben, bis wir den Bau und die Entwicklung der Leibeswand bei Embryonen und Larvenformen kennen gelernt haben werden.

Außer dem Geschlechtsapparate enthält der Leibesschlauch keinerlei Organe. Das Entoderm des Darmes scheint, ohne eine Spur hinterlassen zu haben, verschwunden zu sein, eben so findet sich nirgends die leiseste Andeutung eines Exkretionssystems, oder der für Mund und After bestimmten Öffnungen der Haut. Dass sogar das Nervensystem fehlt, erscheint bei einem doch immerhin bewegungsfähigen Thiere recht auffallend. Nie enthält die Leibeswand unserer Würmer deutliche, mit einem eigenen Kerne versehene Zellen, die man mit den Ganglienzellen anderer Nematoden vergleichen könnte. Dabei besitzt *Bradynema* außer der Fähigkeit, sich zu bewegen, noch die, auf äußere Reize zu reagieren; denn kaum erwärmt man die den Wurm enthaltende Flüssigkeit ein wenig, so antwortet er alsbald durch ganz wesentlich erhöhte Lebhaftigkeit seiner Bewegungen. Es ist klar, dass die geringfügigen Reste einer Muskulatur, die dem Wurme geblieben sind, keinerlei Bewegungen zu veranlassen vermögen: das kontraktile Parenchym hat die Funktion der Muskeln übernommen. So scheint es, dass auch die nervösen Funktionen auf das Parenchym übergegangen sind. LEUKART¹ hat mit Recht darauf hingewiesen, dass die Bewegungen der Nematoden fast ausschließlich in der Richtung der Medianebene erfolgen, und zwar mit solcher Präcision, dass kleine Nematoden unter dem Deckglas fast immer genau die Profillage einhalten. Nun dürfen wir als sicher annehmen, dass je zwei Muskelfelder von der zwischen ihnen liegenden Medianlinie aus, vermittels der Querfortsätze oder sonst irgendwie innervirt werden, und es ist leicht zu verstehen, dass dann durch gleichzeitige Kontraktion entweder nur des oberen oder nur des unteren Muskelpaares jedes Mal eine dorsoventrale Bewegung erfolgen wird. Es stimmt demnach gut zu meiner Annahme des Überganges nervöser und kontraktiler Funktionen an das allgemeine Körperparenchym, wenn wir sehen, dass die Bewegungen des *Bradynema* niemals im geringsten

¹ LEUCKART, Parasiten des Menschen. II. p. 13.

nach irgend einer Ebene orientirt sind und gerade dadurch auf den ersten Blick so wenig nematoden-ähnlich erscheinen.

Genitalapparat.

Der Geschlechtsapparat ist wie bei allen Parasiten, deren animale Organe stark zurückgebildet sind, mächtig entwickelt. Zwar ist, wie bei *Allantonema*, nur ein einziger Genitalschlauch vorhanden, aber allein schon der Uterus nimmt zur Zeit der höchsten Geschlechtsentwicklung weit mehr als die Hälfte des Gesamtvolumens in Anspruch, während das Ovarium mit seinem Oviducte ihm gegenüber eine geringere Rolle spielt. Die Spitze des Ovariums liegt beim erwachsenen Thiere sehr regelmäßig nahe am Vorderende, etwa auf der Grenze des ersten Fünftels der Leibeslänge. Von hier aus läuft es in welligem Verlaufe, aber ohne den Uterus öfter als höchstens einmal zu umschlingen, bis kurz vor die Genitalöffnung. Hier biegt es scharf nach vorn um und verfolgt denselben Weg, den es vorher nahm, zum zweiten Male, so dass der erste und der zurücklaufende Theil der ganzen Länge nach parallel und meist dicht an einander geschmiegt verlaufen. Am Vorderende angelangt, biegt die Röhre wieder nach hinten um, erweitert sich jetzt aber rasch und wird zum Eier und Embryonen enthaltenden Uterus, der ohne irgend eine Biegung als ein mächtiger, überall gleich breiter Schlauch nach hinten zieht und an der kegelförmig erhabenen Genitalöffnung ausmündet.

Der feinere Bau des Geschlechtsapparates unterscheidet sich in nichts von dem anderer Rundwürmer. Die äußere Umhüllung wird von einer kontinuierlichen glashellen Membran gebildet, welche gegen das Ende des Uterus hin sich allmählich verdickt und endlich unter Bildung einer kreisförmigen, ziemlich scharfen Grenzlinie in die dünne, das Parenchym von innen auskleidende Haut übergeht. Die Innenfläche dieser Membrana propria des Genitalapparates ist mit einer hellen, feinkörnigen Plasmaschicht belegt, welche Kerne, aber nirgends deutliche Zellgrenzen erkennen lässt und je nach den verschiedenen Regionen mancherlei abweichende Ausbildung erfährt. Wie bei allen Nematoden, so bildet auch bei unserem Wurme die Körnerschicht im äußersten blinden Ende des Ovariums eine nicht unbeträchtliche, polsterförmige Verdickung, welche genau terminal einen einzigen großen Kern von 9μ Durchmesser enthält (Taf. XXIX, Fig. 6 *tk*). Gegen den Inhalt des Ovariums, dem sie wie eine Kappe aufsitzt, ist die Terminalverdickung stets sehr scharf abgegrenzt, während sie mit dem Plasmabelage ringsum in kontinuierlicher Verbindung steht. Eben so wenig unterscheidet sich der Terminalkern selbst von den übrigen, in ziemlich großen Abständen

im Körnerbelag eingebetteten Kernen, wenn auch die letzteren in Folge des auf sie wirkenden bedeutenderen Druckes in der Regel stark abgeplattet sind und deshalb den Terminalkern an Größe zu übertreffen scheinen. Denn alle diese Kerne besitzen eine nicht unbeträchtliche Elasticität: völlig abgeplattet, wo der Raum knapp ist, nehmen sie Kugelgestalt an, sobald eine Änderung in den Druckverhältnissen es ihnen gestattet. An zwei Stellen der Geschlechtsröhre erfährt die Plasmaschicht eine ganz besonders mächtige Entwicklung, am Eingange in den Uterus und an seiner Ausmündung nach außen. Da wo der Oviduct in den weiten Fruchthälter übergeht, befindet sich das Receptaculum seminis (Taf. XXIX, Fig. 9) als eine etwas verengte Stelle von ca. 0,25 mm Länge, die schon an lebenden Thieren in Folge ihrer Helligkeit gewöhnlich leicht aufzufinden ist. Schon eine Strecke vorher sieht man, wie der innere Belag der Oviductwandung sich allmählich verdickt, wobei die Kerne zahlreicher werden und in Folge des verminderten Druckes eine immer rundlichere Gestalt annehmen. Den Eingang in das Receptaculum selbst bilden drei auf gleichem Querschnitt stehende mächtige Erhebungen des Belages, die sich in der Mitte berühren und sackförmig in den Raum des Receptaculums überhängen. Hinter diesem dreifachen Zellenthore kehrt das Epithel völlig unvermittelt zu seiner früheren Dicke zurück und schwillt erst am Ende des Receptaculums wieder an, um gegen den Uterus ein zweites Ventil zu bilden. Diesmal stehen die Zotten weniger regelmäßig angeordnet, ihre Zahl scheint zu wechseln, auch sind sie länger und hängen oft noch ein gutes Stück in den Uterus hinein. Das Gewebe der Zotten, der hinteren sowohl als der vorderen, ist fast homogen und viel heller als der übrige Körnerbelag. Gegen die Membrana propria zu wird es ohne scharfe Grenze dichter und dunkler und enthält runde Kerne von 7 μ Durchmesser. Auch erkennt man an der Innenfläche einen feinen aber deutlichen Cuticularsaum, der vermuthlich auch dem Plasma- belage des Oviductes nicht fehlt und nur in Folge der ungünstigeren Verhältnisse sich dort nicht nachweisen lässt. Der von den beiden Sperrvorrichtungen eingeschlossene Raum ist, besonders zu Beginn der Geschlechtsproduktion, dicht von einer hellbräunlichen, aus lauter glänzenden Pünktchen zusammengesetzten Masse erfüllt, in der wir später das Sperma unseres Wurmes kennen lernen werden. Die Bedeutung des doppelten Zottenapparates ist leicht zu verstehen; in zweckmäßiger Weise macht er es unmöglich, dass Eier, welche einmal aus dem Oviduct in das Receptaculum, oder aus diesem in den Uterus übergetreten sind, durch die wechselnden Druckverhältnisse des beweglichen Wurmleibes wieder zurückgedrängt würden.

Ähnlich sind Bau und Wirkung desjenigen Ventils, welches, ganz wie bei *Allantonema*, den Austritt der Embryonen aus der Uterusmündung zu regeln hat (Taf. XXIX, Fig. 10). Hier besteht der Apparat aus einer wechselnden Anzahl mächtiger Zotten, deren Gewebe sehr deutlich in einen dichteren Basaltheil und einen hellen, gewöhnlich den Kern enthaltenden, distalen Abschnitt zerfällt, eine Trennung, die besonders nach Behandlung mit Boraxkarmin sehr klar hervortritt. Wie im Receptaculum, so sind auch hier die Zotten an ihrer freien Fläche von einer chitigen Cuticularbildung überzogen, die hier allerdings wesentlich deutlicher ins Auge fällt, und besonders gegen die Ausmündung hin eine nicht ganz unbeträchtliche Dicke erreicht. Der Uterus macht an dieser Stelle eine kurze, rechtwinkelige Wendung gegen die Bauchseite zu. Nun durchbricht er aber nicht etwa die Leibeswand in der Weise, dass seine Membrana propria mit der Cuticula des Wurmes in Verbindung tritt, sondern er legt sich nur an die Bauchwand an, und die Membrana propria verschmilzt vielmehr mit der dünnen, das Parenchym innen überziehenden Chitinlamelle. Die Zotten verwachsen ihrerseits an ihren Basaltheilen mit dem Parenchym, ihre freien Flächen jedoch bilden einen engen, die Leibeswand durchbohrenden und auf der Spitze des Vulvakegels ausmündenden Kanal. Die chitige Wandung dieses Kanals, der sich in der Mitte seines Verlaufes kragenförmig nach hinten umschlägt, ist nichts Anderes, als der etwas verdickte Cuticularsaum der Uteruszotten. Er ist es auch, nicht die Propria, der an der Mündung ohne sichtbare Grenze in die mittlere Schicht der Körperhaut übergeht. Die Stäbchenschicht der letzteren nämlich zieht sich unter allmählicher Verdünnung nur bis auf die Spitze des Vulvakegels hinauf, um hier zu verschwinden.

In dem langen Genitalschlauche geht die Entwicklung der Eier nur langsam vor sich. Der schmale Anfangstheil des Ovariums scheint aus einer hellen, durchsichtigen Plasmamasse (Taf. XXIX, Fig. 6 *kl*) zu bestehen, in welche zahlreiche, ziemlich gedrängt stehende Kerne von $4,2 \mu$ Durchmesser eingebettet liegen. Ich drücke mich absichtlich so vorsichtig aus, denn ganz klar vermochte ich über diesen Punkt nicht zu werden. Sicherlich sind die Zellgrenzen, wenn solche überhaupt vorhanden sind, sehr undeutlich, und am lebenden Objekte sowohl wie am konservirten kaum nachzuweisen. Aber die sehr regelmäßigen Abstände der Kerne, sowie der ganz unmerkliche Übergang zu dem Theile des Ovariums, dessen Masse in unverkennbare Zellen geschieden ist, lassen die Annahme, dass jeder Kern von Anfang an von einem eigenen Plasmahofe umgeben sei, als durchaus nicht unmöglich erscheinen. Auf der anderen Seite macht das spätere Auftreten einer

Rhachis in der Längsachse des Ovariums wiederum das Gegentheil wahrscheinlicher. Der Inhalt des Ovariums steht in keinerlei fester Verbindung mit dem Körnerbelage des Organs, denn durch vorsichtiges Zerreißen gelingt es nicht selten, größere Portionen der Keimsäule aus ihrem Futterale herauszubekommen.

Bevor es zur Bildung der Rhachis kommt, erfahren die Kerne eine Reihe von Umwandlungen. Im Anfangstheile des Ovariums enthält jeder Kern außer einem centralen Nucleolus eine beträchtliche Menge kleiner an der Kernmembran zerstreut liegender Chromatinkörnchen. Allein schon in geringer Entfernung von der Spitze ändert sich dies Verhalten. Wir sehen dann den ganzen Kernraum von Chromatinpünktchen erfüllt, die sich im weiteren Verlaufe zu mitotischen Figuren ordnen und nach erfolgter Durchschnürung wiederum zur Vertheilung während der Bläschenform zurückkehren. Nach kurzer Ruhe erfolgt eine zweite Theilung der Kerne, und nun beginnen die Eizellen sich in einer einschichtigen Zone um die auftretende Rhachis zu gruppieren. Anfangs liegen viele von ihnen, acht bis zehn, auf einem einzigen Querschnitte (Taf. XXIX, Fig. 7) und zwar in ziemlich regelmäßigen Längsreihen, wie die Körner eines Maiskolbens. Da aber ihrer Größenzunahme durchaus keine Erweiterung des Ovariallumens entspricht, müssen sie sich späterhin in anderer Weise arrangiren; die Ordnung der Längsreihen geht verloren, immer weniger Zellen finden auf demselben Querschnitte Platz, und ungefähr am ersten Umschlage des Ovariums enthält dasselbe nur noch zwei Reihen zickzackförmig, wie die Zellen eines Rhabditidendarmes, alternirender Eier. Kurz danach verschwindet die Rhachis, deren Dicke wesentlich abgenommen hatte, vollkommen, und die frei gewordenen Eier ziehen ihre Stiele ein, um sich in einer einfachen Reihe hinter einander zu ordnen. Zu dieser Zeit haben die Kerne bereits die beträchtliche Größe von 10μ erreicht, und die Eier sind in Folge zahlreicher in das Plasma eingelagerter Dotterkugeln dunkel und undurchsichtig geworden. Als verschwindend feine Pünktchen treten die Dotterelemente zuerst in der Plasmamasse des Keimfaches auf, wachsen aber rasch an Zahl wie an Größe und erfüllen gleichmäßig Eizellen und Rhachis. In chemischer Hinsicht gleicht der Dotter den Fettkugeln, die im Parenchym des Wurmes zerstreut liegen. Wie jene erleidet er durch Überosmiumsäure eine intensive Bräunung, ist löslich in Äther und Terpentin, weniger leicht in Benzol, und wird durch starke Kalilauge in nur geringem Grade angegriffen.

Während die Eizellen nun langsam im Oviducte vorwärts geschoben werden, erleiden sie noch einige weitere Veränderungen. Ihre Größe nimmt zu, so dass sie zuletzt eine Länge von etwa 40μ besitzen, und

da die Dotterelemente sich vermehren und dichter an einander rücken, so ist zuletzt der Kern, der einen Durchmesser von 12μ erreicht hat, kaum noch als ein heller Fleck erkennbar. Kurz bevor die Eier das Receptaculum erreicht haben, beginnen dann an ihnen die letzten Reifeerscheinungen einzutreten, deren Verlauf zugleich mit der ferneren Entwicklungsgeschichte im folgenden Abschnitt behandelt werden wird.

Embryonalentwicklung.

Bradydema gehört zu denjenigen Nematoden, deren Eier in Folge der verdunkelnden Dottermassen und ihrer Kleinheit zu Studien über die Reifung, Befruchtung und Theilung ihres Kernes wenig geeignet erscheinen. Die Untersuchung am lebenden Ei bietet nur geringe Aufklärung, und nimmt man das Studium von Schnittserien zu Hilfe, so sind es wiederum die Dottermassen, die durch ihr Gerinnen und Ineinanderfließen die Klarheit der Schnittbilder beeinträchtigen. Ferner ist bei der Langsamkeit der Geschlechtsproduktion einerseits und der Kürze derjenigen Zeit andererseits, in welcher sich die Veränderungen des Eikernes abspielen, verständlich, dass man nur selten Kerntheilungsfiguren zu sehen bekommt und dann noch über ihre Aufeinanderfolge im Unklaren ist. So ist es mir nicht geglückt, die ganze Folge der Erscheinungen mit Sicherheit festzustellen; immerhin dürfte das Wenige, das meine Untersuchung mir ergab, von einigem Interesse sein. Lebende Eier konnte ich in $\frac{3}{4}\%$ iger Kochsalzlösung lange Zeit am Leben erhalten, doch musste ich, um nur einigermaßen deutliche Bilder zu bekommen, bei der Untersuchung jedes Mal einen nicht allzu gelinden Druck auf das Ei ausüben, und davon gingen sie dann erklärlicherweise rasch zu Grunde. Zur Konservirung verwendete ich heißes Sublimat mit nachfolgender Boraxkarminfärbung, und besonders die stärkere Formel von FLEMMING'S Chrom-Osmium-Essigsäure, welche mit verschiedenen Anilinfarben schöne Kernbilder lieferte. Dem gegenüber hatte Sublimat den Vortheil, die Dotterelemente weniger zusammenfließen zu lassen, und war desshalb für das Studium von Furchungsstadien im Allgemeinen geeigneter.

Reifung und Befruchtung des Eies.

Das ausgewachsene Ei im Oviducte hat einen großen, $10-12 \mu$ messenden Kern mit starker Membran, welche die ärgsten Pressungen erträgt, ohne zu zerreißen, und mit einem centralen Kernkörperchen von etwa 4μ Durchmesser. Schon an der lebenden Eizelle, besonders scharf aber an Osmium-Safranin-Präparaten, erkennt man, dass in

dem kugelrunden Nucleolus eine große, randständige Vacuole und eine Anzahl kleinerer derartig angeordnet sind, dass die zwischen ihnen liegende, intensiv färbare Chromatinsubstanz eine schleifenähnliche Figur zu bilden scheint. Außerdem liegen noch viele kleine Chromatinkörner, ob frei oder an einem Fadengerüst, vermochte ich nicht zu entscheiden, im Kerne zerstreut. In der Nähe des Receptaculum nun ändert sich dies Verhalten. Das Chromatin des Kernkörperchens nämlich ordnet sich hier in der Weise an, dass es als eine peripherische Schicht einen inneren Hohlraum umgibt, während das vorher im Kernraume zerstreute Chromatin sich nun dicht um den Nucleolus gruppirt. Gleich darauf verschwindet die Kernmembran und für längere Zeit bleibt der Kern völlig unsichtbar, so dass sich im Oviducte vor dem Receptaculum fünf bis zehn anscheinend kernlose Eier befinden. Es ist mir auffallenderweise nicht gelungen, den unsichtbar gewordenen Kern solcher Eier auf Schnittserien aufzufinden; doch kann es nicht zweifelhaft sein, dass zu dieser Zeit die Bildung des ersten Richtungkörperchens erfolgt.

Nunmehr ist das Ei bis an das Receptaculum selbst herangerückt, in dessen mittlerer Abtheilung die dichte, feinpunktirte Masse der winzigen Samenelemente liegt. Jedes einzelne derselben ist, so weit sich das bei der geringen Größe von $0,6 \mu$ entscheiden lässt, kugelrund und scheint fast ausschließlich aus Chromatin zu bestehen. Durch diese Spermamasse und die beiden stark verengten Zugänge des Receptaculum zwingt sich das Ei hindurch, wobei es sich oft auf das Doppelte seiner ursprünglichen Länge ausdehnt; ohne Frage wird es während des Durchschlüpfens befruchtet. Indess dürfte es bei der Kleinheit des Samenelementes fast unmöglich sein, das Eindringen desselben genauer zu verfolgen.

Nachdem das Ei in den Uterus übergetreten ist und seine ovoide Form wieder angenommen hat, erhält es zunächst eine zweifache Umhüllung (Taf. XXIX, Fig. 44). Eine sehr dünne, durchsichtige Membran hebt sich — vielleicht sofort nach der Befruchtung, um das Eindringen weiterer Spermatozoen zu verhindern — vom Plasma des Eies ab, und eine zweite, weit derbere, aber ebenfalls durchsichtige und strukturlose Eihaut wird vom Plasmabelag des Uterus geliefert. Zwischen den beiden Häuten kann man jetzt unter günstigen Umständen das erste Richtungkörperchen erkennen, welches als rundliches helles Bläschen von $4,3 \mu$ dem einen Eipole aufsitzt, bis dahin aber der Beobachtung sich entzogen hatte. Wie es kommt, dass das Richtungkörperchen, so lange es durch die vom Uterus gebildete Eischale noch nicht eingesperrt ist, niemals verloren geht, trotz all des Drückens und Schiebens,

dem das Ei beim Passiren des Receptaculum ausgesetzt ist, vermag ich nicht zu sagen. Möglicherweise bestand schon vor seiner Ausstoßung eine unmessbar feine äußere Verdichtung des Eiplasmas, welche das abgeschnürte Bläschen festhält, vermöge seiner außerordentlichen Feinheit jedoch dem Eindringen des Spermatozoon keinen Widerstand entgegenzusetzen vermag. Dieselbe Membran würde dann im Uterus als Basis für die Abscheidung der äußeren Eischale dienen und so deren Entstehung bei der geringen und nicht allseitigen Berührung des Eies mit den Uteruswänden verständlicher machen.

Nach dem Übertritt des Eies in den Uterus ist von kernartigen Gebilden zunächst immer noch nichts zu sehen. Bald aber tritt in der Nähe der Peripherie ein radial gestellter, heller Streifen auf, und komprimirt man jetzt das Ei vermittels des Deckgläschens ein wenig, so erkennt man hier eine kurze, aus drei hinter einander liegenden Kugeln gebildete Säule, welche mit dem distalen Ende die Oberfläche des Eies berührt (Taf. XXIX, Fig. 11). Auf Schnittserien lässt sich ein noch früheres Stadium beobachten (Taf. XXIX, Fig. 16). An derselben Stelle findet man dann zwei sich berührende Kerne, deren äußerer im weiteren Verlaufe Spindelform annimmt und eine Äquatorialplatte zeigt, welche aus zwei parallelen Reihen kleiner Chromatinkügelchen gebildet wird. Durch Theilung entsteht daraus die dreikernige Säule, die man auch am lebenden Ei aufzufinden im Stande ist. Wie nun aber der äußerste der drei Kerne als zweiter Richtungskörper nach außen hervortritt, — denn darum handelt es sich offenbar bei dem geschilderten Vorgange, — hatte ich keine Gelegenheit zu beobachten. Gleichwohl ist an der Thatsache nicht zu zweifeln, denn von dieser Zeit ab trägt jedes Ei an dem einen Pole zwei neben einander liegende Richtungskörper, zwischen denen, wie man bei günstiger Lage konstatiren kann, die dünne, jetzt abgestoßene innere Eihaut hindurchzieht (Taf. XXIX, Fig. 12).

Die beiden übrig bleibenden Kerne rücken nun unter fortwährender beträchtlicher Vergrößerung ihres Volumens in die Mitte des Eies und liegen hier endlich als zwei dicht an einander gedrängte, helle Kugeln von genau gleicher Größe und Beschaffenheit, bald der Längsachse parallel, bald quer zu derselben, oder auch in schiefer Richtung gelagert (Taf. XXIX, Fig. 12). Beide Kerne lassen jetzt an Klarheit nichts zu wünschen übrig, ihre Membranen treten sehr scharf hervor, und jeder Kern enthält im Centrum einen nicht weniger deutlichen Nucleolus. Es kann nach den Untersuchungen zahlreicher Forscher, die uns die eingehendste Kenntnis der Befruchtungsvorgänge im *Ascaris*-Eie verschafft haben, keinem Zweifel unterliegen, welche Bedeutung diesen

beiden Kernen zukommt: es sind der männliche und der weibliche Pronucleus. Wir sehen also, dass das winzige Samenkörperchen nach seinem Eindringen in das Ei eine Gestalt und Größe gewonnen hat, welche sich von seinem ursprünglichen Verhalten in außerordentlich hohem Grade unterscheidet. Schon allein der Durchmesser ist von $0,6 \mu$ auf fast 7μ gestiegen, hat sich also um mehr als das Zehnfache vergrößert.

Während der nun folgenden Verschmelzung der beiden Kerne, deren Kontouren durch Auflösung der Membranen rasch wieder undeutlich werden, so dass man nur einen länglichen, unregelmäßig begrenzten Fleck an ihrer Stelle im Mittelpunkte des Eies beobachtet (Taf. XXIX, Fig. 13), beteiligt sich auch das Eiplasma selbst an den Bewegungserscheinungen. Unter mannigfachen langsamen Gestaltveränderungen des Eies rücken die Dotterkugeln, die bis dahin ganz gleichmäßig durch das Eiplasma vertheilt waren, in die peripherische Schicht, so dass im Centrum nur feinkörniges, durchscheinendes Protoplasma von hellgraulicher Färbung zurückbleibt. Der Anfangs biskuitförmige helle Kernfleck rundet sich nun zu einer länglichen, genau in der Längsachse des Eies orientirten Spindel, an deren beiden Polen die Centrosomen als helle, runde, von einer scharfen Strahlensonne umgebene Kreise sichtbar werden (Taf. XXIX, Fig. 14). Die Centrosomen rücken nun, indem sie die Kernspindel in die Länge ziehen, weit von einander, und unter ihrem Einflusse theilt sich das Ei in die zwei ersten Furchungskugeln. Eine kurze Zeit lang berühren sich diese nur an einer beschränkten Stelle, bald aber rücken sie wieder so weit zusammen, dass ihre Kontouren fast zu einem gemeinsamen Oval verschmelzen. Nun werden auch die beiden neu entstandenen Kerne allmählich klar, und jeder von ihnen lässt in seinem Inneren zwei gleich große, kugelfunde, quer zur Längsachse gestellte chromatische Körper erkennen (Taf. XXIX, Fig. 15). Anfangs liegt neben jedem Kerne noch das zugehörige Centrosoma mit seiner Strahlenfigur, die allerdings an Deutlichkeit stark verloren hat, und sammt dem Centrosoma allmählich ganz verschwindet, während der Kern die typische Bläschenform mit einem einzigen Nucleolus wieder annimmt. Der ganze Theilungsvorgang von der Zeit an, in welcher die beiden einander berührenden Vorkerne undeutlich zu werden beginnen, bis zur fertigen Ausbildung der neuen Kerne, nimmt einen Zeitraum von etwa zwei Stunden in Anspruch.

Die Resultate, die ich über das feinere Verhalten der Kerne, besonders der Schicksale der chromatischen Substanz, durch das Studium von Schnittserien erhielt, sind leider weniger lückenlos, so dass ich

nicht einmal im Stande bin, die Zahl der Idanten anzugeben. Die beiden Vorkerne enthalten, wie auch am lebenden Ei mit aller Sicherheit zu erkennen ist, je einen großen, runden chromatischen Nucleolus, welcher nach seinem Aussehen und seinem Verhalten den Farbstoffen gegenüber dem Nucleolus des unreifen Eies sehr ähnlich ist, auch wie jener helle, runde Vacuolen enthält. Diese Nucleoli zerfallen nach der Verschmelzung der beiden Vorkerne in eine Anzahl, wie ich gefunden zu haben glaube, zusammen vier kleinere Kügelchen, die durch den Kernraum zerstreut liegen. Ein wandständiges chromatisches Gerüst, wie BOVERI¹ es in den Kernen der *Ascaris megalocephala* beschreibt, konnte ich niemals auffinden, obwohl meine mit FLEMMING'scher Mischung konservirten und in alkoholischem Safranin gefärbten Schnitte an scharfer Differenzirung nichts zu wünschen übrig ließen. Aus den zerstreuten Chromatinbrocken bildet sich eine dicke Äquatorialplatte, deren weitere Analyse mir nicht gelang, und aus dieser in der typischen Weise zwei bogenförmig gekrümmte Tochterplatten. Die letzteren müssen dann wohl durch Zerfall die beiden quer zur Längsachse gestellten Körner entstehen lassen, die wir schon am lebenden Ei gleich nach der Theilung erkennen konnten. Dieses Stadium mit zwei Nucleolis spielt überhaupt bei den Kerntheilungen unseres *Bradyinema* eine große Rolle. Nicht nur in den Eiern selbst ist es weitaus am häufigsten von allen Theilungsbildern anzutreffen, auch in den Kernen aller älteren Furchungsstadien, wie später in den wachsenden Geweben, sehen wir sein Bild in Menge wiederkehren. Ob freilich, wie man denken möchte, durch die beiden Nucleoli die in Zweizahl vorhandenen Idanten repräsentirt werden, kann ich nicht entscheiden. Gebilde, welche sich den Kernschleifen des *Ascaris*-Eies vergleichen ließen, habe ich niemals angetroffen. Dass übrigens dasselbe Theilungsstadium, wie es bei unserem *Bradyinema* die Kerntheilung einleitet und schließt, auch bei anderen Nematoden vorkommt, beweist eine Bemerkung BÜTSCHLI's², der an den Furchungskugeln der *Rhabditis dolichura* »vor der Theilung in den Kernen zwei Kernkörperchen beobachtete« und eine Abbildung giebt, welche eben so gut auf ein in Dreitheilung begriffenes Ei von *Bradyinema* Bezug haben könnte.

Noch auf eine Eigenthümlichkeit des Eies unseres Parasiten möchte ich hinweisen, welche mir nicht ohne Interesse zu sein scheint. In Sublimat gehärtete und mit Boraxkarmin gefärbte Eier nämlich zeigen auf dem Stadium der Kernspindel mit Äquatorialplatte eine auffallende

¹ BOVERI, Zellenstudien. II. Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*.

² BÜTSCHLI, Freilebende Nematoden. Nova Acta. XXXVI. p. 104.

Scheidung des Eiplasmas in zwei concentrische Schichten (Taf. XXIX, Fig. 19, 20). Der innere Theil, der die Kernspindel enthält, ist hell und wenig gefärbt, während die äußere Zone des Eies als ein breiter Saum von dunkelrothem Plasma erscheint. Am schärfsten tritt diese Differenzirung der beiden Plasmen während der Bildung der beiden Tochterplatten auf, etwas schwächer erscheint sie zur Zeit der Äquatorialplatte, noch früher und nach der Theilung des Kernes ist nichts davon zu bemerken. Das ganze Ei ist dann gleichmäßig roth gefärbt, in einer Nuance, welche zwischen jenen beiden ungefähr die Mitte hält. Die beschriebene Reaction ist so auffallend, dass sie mich in den Stand setzte, bei schwacher Vergrößerung die Eier jener Stadien mit Leichtigkeit und absolut sicher auf meinen Präparaten herauszufinden. BOVERI¹ hat in jüngster Zeit überzeugend nachgewiesen, dass im Plasma der Eizelle eine von ihm als Archoplasma bezeichnete Substanz enthalten ist, welche, Anfangs gleichmäßig durch die Zellmasse vertheilt, sich während der Kerntheilung im Umkreis der Centrosomen sammelt, und die Strahlenfiguren sowie die achromatischen Theile der Spindel aus sich hervorgehen lässt. Ganz dasselbe ist bei *Bradynema* der Fall; die helle, feinkörnige Masse, die sich schon frühzeitig im Mittelpunkte des Eies zusammenzog, so dass die Dotterkugeln an die Peripherie zu wandern schienen, eben so wie der auf Karminpräparaten und zwar nur während der höchsten Thätigkeit der Centrosomen hervortretende helle Innenraum sind offenbar nichts Anderes, als das Archoplasma des *Bradynema*-Eies.

Eifurchung.

Die Eifurchung der Nematoden, die gerade hier in den Anfangsstadien so hübsch zu verfolgen ist, wurde mehrfach eingehenden Untersuchungen unterzogen. Allein die Ansichten der Autoren gehen einigermaßen aus einander, nicht sowohl in Bezug auf den Furchungsmodus selbst, denn dieser kann bei verschiedenen Species natürlich verschieden sein, als vielmehr darüber, in wie weit bei jeder Art die Theilungen und ihre Reihenfolge durch bestimmte Gesetze geregelt sind. HALLEZ² fand nach seinen Beobachtungen an 11 Nematodenspecies die strengste Gesetzmäßigkeit im Verlaufe der Furchung, so dass er bei *Ascaris megaloccephala* noch auf einem Stadium von 24 Zellen jede einzelne zu nummeriren und auf das ungetheilte Ei zurückzuführen vermochte. GOETTE³, der einige Jahre vorher die Entwicklung des *Rhabdonema nigrovenosum*

¹ BOVERI, Zellenstudien. II. p. 62.

² HALLEZ, Recherches sur l'Embryogénie de quelques Nématodes.

³ GOETTE, Entwicklung d. Rhabditis nigrovenosa. p. 60.

studirt hatte, »beobachtete eine bemerkenswerthe Regelmäßigkeit in den Lagebeziehungen der Blastomeren«, während er angeibt, dass die Reihenfolge der Theilungen eine schwankende sei. STRUBELL¹ endlich verwirft in seiner Arbeit über *Heterodera Schachtii* die schematischen Entwicklungstabellen, nach denen HALLEZ die Furchungskugeln sich theilen und gruppieren lässt, und erklärt, von den allerersten Stadien abgesehen, Reihenfolge wie Orientirung der Furchungen des *Heterodera*-Eies für schwankend und fast regellos, so dass es schon bei der Sechs-, Acht- und Zehntheilung zu weit führen würde, alle Modifikationen zu schildern.

Ich meine, es wäre doch recht überraschend, wenn innerhalb einer so eng umschriebenen Thiergruppe die fundamentalen Vorgänge der Eifurchung in so verschiedenem Maße geregelt wären. Berücksichtigt man ferner, dass jede der 11 Arten, die HALLEZ' sorgfältigen Untersuchungen zu Grunde lagen, in ihrer Furchung die strengste Gesetzmäßigkeit erkennen ließ, so wird man vielleicht die Richtigkeit der STRUBELL'schen Ansicht in Zweifel ziehen müssen. Meine eigenen Erfahrungen schließen sich denen des französischen Forschers vollkommen an.

Bei *Bradynema* findet sich im Verlaufe der Furchung, so lange wenigstens überhaupt eine Kontrolle möglich ist, niemals die geringste Abweichung weder in der zeitlichen Aufeinanderfolge noch in der Richtung der Furchungen, und die Verschiedenheit in der Anordnung der Blastomeren, die zu einer gewissen Zeit auftreten kann, ist stets eine vorübergehende und nur durch mechanische Ursachen bedingte.

Schon die erste Furchungsebene theilt das Ei in zwei ungleiche Hälften (Taf. XXX, Fig. 23). Die hintere Kugel ist größer und plumper als die vordere, und zwar in einem ziemlich auffallenden Grade, denn ihre Längen verhalten sich sehr regelmäßig wie 4:5. Gewöhnlich trägt die kleinere Hälfte am vordersten Ende die beiden Richtungskörper, die zuweilen bis in späte Entwicklungsstadien diese Lage beibehalten. Oft genug aber werden sie beide, oder das eine von ihnen durch die wechselnden Bewegungen des Eiplasmas während der Copulation der Pronuclei aus ihrer Stellung gedrängt, und dann gerathen sie gewöhnlich in die sich bildende Ringfurchung hinein, ohne jedoch die Berührung mit der vorderen Kugel aufzugeben. Aus einem ähnlichen Vorgange erklärt es sich vermuthlich, wenn STRUBELL angeibt, bei *Heterodera* liege das Richtungskörperchen nie an einem der beiden Pole, sondern stets an der einen, konkaven Seite des Eies, »da, wo nunmehr die erste

¹ STRUBELL, *Heterodera Schachtii*. p. 34.

Furche sich zeigt^a. Trotzdem wird man vermuthen dürfen, dass auch bei *Heterodera*, wie bei allen anderen bisher untersuchten Nematoden, die Bildung der Richtungskörper am vorderen Eipole erfolgt.

Wie GOETTE, HALLEZ und STRUBELL übereinstimmend angeben — und *Bradynema* macht darin keine Ausnahme — ist mit der ersten Furchung des Nematodeneies bereits die Scheidung in das Ektoderm, die vordere, und das primäre Entoderm, die hintere Kugel eingetreten. Bei unserem Wurme ist es nun stets die voluminösere Entodermkugel, welche sich nach längerer Ruhepause zuerst zu neuer Theilung anschickt. Der Kern der Ektodermkugel liegt noch völlig ruhig; erst wenn jene bis zur Bildung der Ringfurche vorgeschritten ist, beginnt auch er das Spiel, er wird undeutlich, Spindel- und Strahlenfiguren treten auf, und wenn die hintere Kugel sich eben durchgeschnürt hat, so ist es auch bei ihm zur Anlage der Ringfurche gekommen. Es entstehen dergestalt kurze Zeit nach einander zwei vordere und zwei hintere Kugeln, ohne dass jemals ein eigentliches Stadium III vorhanden wäre, so genau ist die zeitliche Folge der beiden Theilungen bestimmt. Die Lage, welche die vier neuen Kugeln gegen einander einnehmen, kann eine wechselnde sein (Taf. XXX, Fig. 26—30). Da beide Theilungen der ersten parallel gerichtet waren, ist der typische und weitaus häufigste Fall, dass alle vier Kugeln wieder in einer Reihe hinter einander liegen. Bisweilen aber finden die Kugeln während der Durchschnürung nicht hinreichend Platz in der Eischale, und die Folge davon ist, dass die beiden mittleren an einander vorbeigleiten, so dass dann die zweite Ektoderm- und die erste Entodermzelle mehr oder weniger horizontal neben einander in den Äquator des Eies zu liegen kommen. Dieser Vorgang, durch welchen bei den betreffenden Eiern eine frühzeitige Differenzirung von Rücken- und Bauchseite herbeigeführt wird, hat gleichwohl nur eine sehr untergeordnete Bedeutung für die fernere Entwicklung. Denn wir werden sehen, dass auf einem späteren Stadium, wie immer auch je nach den individuellen Raumverhältnissen die anfänglichen Verschiebungen stattgefunden haben mögen, unabänderlich für alle Eier die gleiche Lagerung der Furchungselemente zu Stande kommt.

Die vordere Ektodermzelle, die in den meisten Fällen noch immer an ihrer Spitze die beiden Richtungskörper trägt, theilt sich nun allein, und zwar wiederum parallel allen vorhergegangenen Theilungsebenen (Taf. XXX, Fig. 31). Es kann geschehen, dass jetzt fünf Kugeln in einer Reihe liegen, aber in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle wird jetzt doch der Raum zu knapp, die vorderste Zelle legt sich um und markirt nunmehr die spätere Dorsalseite, während die andere ventralwärts an

der zweiten, noch ungetheilten Ektodermkugel hinabgeleitet. Auf diesem Stadium pflegt auch die vordere Kugel des Entomesoderms nach der Bauchseite zu herauzutreten, so dass jetzt solche Eier von denen, bei welchen jene Dislokation schon zu allererst stattfand, bereits nicht mehr zu unterscheiden sind. Alle Differenzen aber werden überwunden, nachdem durch abermals parallele Theilung der allervordersten Ektodermkugel ein Stadium von sechs Zellen erreicht ist (Taf. XXX, Fig. 37, 38). Alle Eier ohne Ausnahme bestehen dann aus sechs in einer Ebene, der Medianebene des Thieres, liegenden Zellen, die alternirend in einander greifen und nach dem animalen Pole zu rasch an Größe abnehmen, eine Gruppierung, welche mit den Ähren mancher Gräser eine unverkennbare Ähnlichkeit hat.

Es erfolgt nunmehr zum ersten Male eine von der bisher innegehaltenen Richtung abweichende Theilung. Die beiden Hälften der primären Entodermkugel nämlich schnüren sich jetzt genau gleichzeitig, und zwar in der Medianebene durch, so dass also die vier neu entstehenden Kugeln paarweis rechts und links neben dieselbe zu liegen kommen (Taf. XXX, Fig. 39—41). Natürlich erfahren durch diese erste aus der Ebene heraustretende Theilung die Gleichgewichtsverhältnisse des Zellkomplexes eine Änderung. Wir sehen, dass die noch immer ungetheilte hintere Hälfte der ersten Ektodermkugel sich wie eine breite Kappe dorsal über die vier Entodermzellen hinüberschiebt, und auch die drei kleinen Ektodermzellen am Vorderende richten sich nach den neuen Platzverhältnissen ein.

Wir haben also gesehen, dass die Mannigfaltigkeit der Furchungsstadien des *Bradynema*-Eies eine scheinbare ist; jede einzelne Kugel theilt sich zu vorgeschriebener Zeit und in vorgeschriebener Richtung, nur die vorläufige Anordnung ist eine wechselnde. Aber jede Kugel kennt den ihr zukommenden Platz und gelangt endlich doch an die richtige Stelle.

Vergleichen wir nun mit dem beschriebenen Furchungsmodus die von den verschiedenen Forschern mitgetheilten Entwicklungsweisen anderer Nematoden, so sehen wir, dass bald diese, bald jene Hälfte des Eies sich zuerst weiter theilt, dass bald die Zellen des Ektoderms im Vorsprung sind, bald die des Entomesoderms. In allen bisher genau beschriebenen Fällen aber, und darauf möchte ich besonders aufmerksam machen, wird wie bei *Bradynema* das Stadium VIII durch vier ektodermale und vier entomesodermale Zellen repräsentirt. Ja noch mehr, es scheint, dass in allen diesen Fällen die vier entodermalen Zellen durch Mediantheilung aus den beiden ersten Entodermkugeln entstehen, während sämtliche Ektodermkugeln aus Transversaltheilungen her-

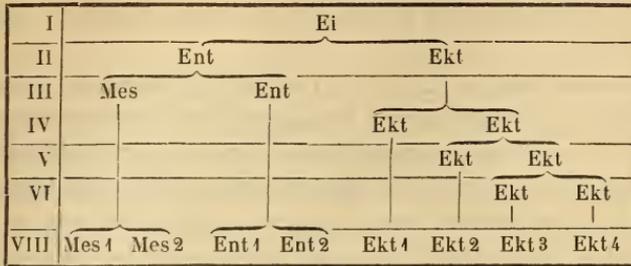
vorgegangen sind. Möglicherweise wird sich demnach das beschriebene Stadium VIII als für alle Nematoden typisch herausstellen. Wie STRUBELL mit Recht hervorhob, wird das Arrangement der Blastomeren durch die bei verschiedenen Species verschiedene Form der Eischalen beeinflusst, so dass bei langgestreckten Eiern eine mehr lineare, bei rundlichen eine mehr massige Anordnung vorherrscht. Vielleicht spielt also bei der Eifurchung der Nematoden im Allgemeinen die Schalenform eine ähnliche Rolle, wie bei *Bradynema* die individuelle Größe der Schale und die wechselnden Druckverhältnisse im mütterlichen Uterus.

HALLEZ lässt bei *Ascaris megalcephala* aus den beiden hinter einander liegenden primären Entodermkugeln *E* und *E'* durch die Mediantheilung die bekannten vier Zellen entstehen, die er auf der einen Seite wiederum als *E* und *E'*, auf der anderen aber entsprechend als *M* und *M'* bezeichnet, und behauptet nun, dass *M* und *M'* die Urmesodermzellen seien. Eine derartig einseitige Entstehung des Mesoderms kommt mir sehr unwahrscheinlich vor; scheiden die Urmesoblasten überhaupt schon auf diesem Stadium aus dem primären Entoderm aus, so dürfte es wohl viel ungezwungener sein, die zwei vorderen Kugeln für das Entoderm, die zwei hinteren aber für das Mesoderm zu erklären. Und in der That scheinen meine Beobachtungen an *Bradynema* für eine solche Auffassung zu sprechen. Während nämlich das hintere Paar seine Stellung zunächst nicht verändert, beginnen die beiden vorderen sich in der Längsrichtung zu verschieben, so dass sie schräg hinter einander zu liegen kommen, wie Darmzellen (Taf. XXX, Fig. 43). Leider gelang es mir nicht, den weiteren Verlauf mit voller Sicherheit zu verfolgen, denn die Zellkontouren werden zu dieser Zeit sehr undeutlich, andererseits tritt auch ein Unterschied in der Farbe, der bei anderen Nematoden das Auseinanderhalten der verschiedenen Zellarten erleichtert, bei *Bradynema* erst viel später hervor. Ist meine Auffassung aber richtig, so würde damit die Trennung des primären Entoderms in seine beiden Bestandmassen auf eine noch frühere Zeit verlegt werden, als HALLEZ angiebt, auf die Zeit nämlich, zu welcher die hintere Furchungskugel durch Quertheilung in zwei Hälften zerfällt. Es würde dann bei manchen Nematoden, z. B. auch bei *Bradynema* der Fall eintreten, dass ein Furchungsstadium von drei Zellen aus einer Ektoderm-, einer Entoderm- und einer Mesodermzelle bestände¹.

Nachstehendes Schema soll dazu dienen, die Abstammung der acht Zellen des zuletzt beschriebenen Stadiums, insbesondere auch das un-

¹ Da ich die berührten Verhältnisse nicht völlig sicher zu stellen vermochte, so trägt natürlich die auf den Tafeln und in dem Schema gebrauchte Bezeichnung *Mes* einen etwas provisorischen Charakter.

gleiche Altersverhältnis der Ektodermkugeln besser zu veranschaulichen, als mir dies im Texte vielleicht möglich war.



Aus dem Stadium VIII des *Bradynema*-Eies geht ein Stadium IX dadurch hervor, dass die dorsal gelegene zweite Ektodermkugel (Ekt 1), jetzt von allen Zellen die älteste und größte, durch eine Quertheilung in zwei hinter einander in der Medianlinie gelegene Zellen zerfällt (Taf. XXX, Fig. 43, 44). Damit ist der erste Schritt zu dem Vorgange gethan, der für die nächste Zeit ausschließlich den Veränderungen des Zellhaufens zu Grunde liegt, der Umwachsung des Entomesoderms durch das äußere Keimblatt.

Keimblätterbildung.

Ganz wie BÜTSCHLI¹, GOETTE, HALLEZ und STRUBELL beschrieben, bleibt bei der Umwachsung das Vorderende, das ja schon von Anfang an aus ektodermalen Zellen bestand, zurück, die Umfassung erfolgt besonders seitlich und hinten, und endlich schließt sich das spaltförmige Protostom von hinten nach vorn zu in der Medianlinie des Bauches. BÜTSCHLI und GOETTE, die diesen Vorgang bei *Cucullanus* und *Rhabdonema* zuerst beobachteten, geben an, dass der endliche Verschluss ganz am Vorderende erfolge, da, wo später die definitive Mundöffnung sich bildet. Auch STRUBELL beschreibt von *Heterodera* ähnliche Verhältnisse. HALLEZ aber kam auf Grund seiner Untersuchungen an zahlreichen Nematoden zu der Überzeugung, dass die spätere Mundöffnung durchaus nichts mit der Verschlussstelle des Protostom zu thun habe, nicht einmal in derselben Körpergegend stattfindet. Hingegen erkannte er eine andere höchst merkwürdige Lagebeziehung. Die Embryonen aller Nematoden nämlich besitzen zu dieser Zeit eine Gestalt, die entfernt an die der *Trochophora* erinnert, d. h., das dicke Kopfende ist gegen das schwächere Hinterende durch eine etwa im ersten Drittel der Länge gelegene

¹ BÜTSCHLI, Entwicklung d. *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

wulstige Verdickung ringsum, und oft ziemlich scharf, abgesetzt. Am Grunde dieses Ringwulstes nun, weit vom Vorderende entfernt, schließt sich der letzte Rest des Protostomaspaltes, genau an derselben Stelle also, an welcher der gleichfalls aus dem Protostom entstandene Mund der *Trochophora* liegt.

Aber HALLEZ hebt, wenn auch nur andeutungsweise, noch eine andere nicht weniger bemerkenswerthe Bedeutung der Verschlussstelle hervor. Während der starken Längsstreckung, die der Nematodenembryo erfährt, vermindert sich zwar die Deutlichkeit der Kopfwulst ganz erheblich, aber sie verschwindet doch erst spät, so spät, dass man sie noch bei älteren Embryonen und selbst jungen Larven mit Leichtigkeit als eine spindelförmige Verdickung des vordersten Körperabschnittes erkennen kann. Ist nun zu dieser Zeit der Porus excretorius, resp. der letzte Ausführungsgang des Gefäßsystems überhaupt schon sichtbar, so findet man ihn unabänderlich in derselben Körpergegend, nämlich knapp hinter der Stelle, wo das verdickte Vorderende seinen größten Umfang erreicht. Die Analogie, welche zwischen den Lageverhältnissen des Protostomverschlusses einerseits und des Porus excretorius andererseits zu den entsprechenden Embryonalformen besteht, ist eine so unverkennbare, dass HALLEZ, ohne irgend eine thatsächliche, morphologische Beziehung zwischen beiden Organen nachweisen zu können, sich gleichwohl berechtigt glaubte, den Satz aufzustellen: »Le pore aquifère se trouve précisément au lieu où se ferme le protostome.« Es ist mir gelungen, den Beweis für diese Behauptung zu erbringen; zwischen der Stelle des Protostomverschlusses und der späteren Exkretionsöffnung besteht ein thatsächlicher, ununterbrochener Zusammenhang.

Wie ich oben bereits bemerkte, ist es an lebenden *Bradynema*-Embryonen um die Zeit des Protostomverschlusses kaum mehr möglich, feinere Bauverhältnisse zu unterscheiden. Zwar werden Ektoderm und Mesoderm, die in lebhafter Zelltheilung ihre Dottermassen verbrauchen, immer heller und homogener und heben sich dadurch bald von den nach wie vor dunklen und körnigen Zellen des inneren Keimblattes ab, aber Ektoderm und Mesoderm sind dafür um so weniger aus einander zu halten. Wir werden sehen, dass diese auch bei anderen Nematoden auftretende Gleichheit der beiden Keimblätter die Veranlassung zahlreicher Verwechslungen und Missverständnisse gewesen ist. Haben sich im Verlauf der fortschreitenden Entwicklung die Zellmassen erst zu deutlichen Epithelien geordnet, so gelangt man mit Hilfe dünner Schnitte zu gutem Verständnis des Baues. Den allerersten Embryonalstadien jedoch, bei denen die einzelnen Zellen noch ziemlich bunt durch einander liegen, ist auch mit Reagentien schwer beizukommen. Weder Chrom-

säure, noch dünne Essigsäure liefern klare Bilder, auch die Schnittmethode erweist sich hier wegen des kaum zu verhindernden Zusammenfließens der Zellgrenzen als unzulänglich, und so ist es leider gerade diese wichtige Periode der ersten Mesodermdifferenzirungen, die mir am wenigsten klar verständlich geworden ist. Zum Glück wird diese Lücke durch die sicheren Angaben anderer Beobachter, deren Objekte die Bildung der Urmesoblasten und der Geschlechtsanlage besser erkennen ließen, in befriedigender Weise ausgefüllt.

Das Ektoderm hat also, um dabei wieder anzuknüpfen, als eine einfache Epithelschicht die geringe Anzahl entomesodermaler Blastomeren umschlossen, und das Protostom, zuletzt nur noch eine enge runde Öffnung auf der Grenze des ersten Körperdritttheils, ist zum Verschluss gekommen. Die wenigen Zellen nun, welche es zuletzt ringförmig umgaben, bewirken den Verschluss nicht einfach dadurch, dass sie gegen einander vorrücken, sondern sie krepeln sich nach innen um und treten so mit ihren Stirnflächen an das Entoderm heran (Taf. XXXI, Fig. 54), eine Verbindung, die auch erhalten bleibt, wenn später das eindringende Mesoderm an der ganzen Bauchfläche das äußere vom inneren Keimblatte abhebt. Schon frühzeitig beginnen nämlich die beiden im Hinterende des Leibes gelegenen Urmesoblasten die Bildung des mesodermalen Gewebes einzuleiten. Sie wuchern, und zwar Anfangs in Folge wiederholter Quertheilungen in Gestalt zweier bauchständiger, rechts und links von der Medianebene liegender Zellreihen nach vorn (Taf. XXXI, Fig. 64), bald jedoch füllt sich auch der zwischen ihnen gelegene Raum, so dass sich jetzt eine ventrale Mesodermplatte in der Richtung gegen das Kopfende zu verschiebt und eine völlige Trennung der bis dahin sich berührenden Zellschichten bewirkt. Aber, wie zu jener Zeit das gesammte Ektoderm in ununterbrochener Vermehrung und Verkleinerung seiner Elemente begriffen ist, so haben sich auch die wenigen am Protostom nach innen umgestülpten Zellen getheilt und bilden nunmehr ein kurzes, schräg nach hinten gerichtetes Rohr, welches den entstandenen Spaltraum überbrückt und an dieser Stelle den Zusammenhang zwischen Haut und Darm nach wie vor aufrecht erhält (Taf. XXXI, Fig. 55, 63).

Das Mesoderm zeigt von jetzt an unter allen Keimblättern weitaus die lebhafteste Entwicklung. Es beginnt von der Ventralplatte aus seitlich an den Körperwänden emporzusteigen, so dass eine oben offene, in ihrer Höhlung das Entoderm enthaltende Rinne entsteht (Taf. XXXI, Fig. 62, 64). Am intensivsten aber ist das Wachsthum des Mittelblattes im Kopfende. Nicht nur, dass hier das Mesodermrohr auch dorsal zum Verschluss kommt, die Zellen verlassen hier selbst die einfache epithe-

liale Anordnung und bilden eine massive, hell durchscheinende Zellenmasse, welche endlich den ganzen Kopftheil ausfüllt, und zwischen Entoderm und Ektoderm, die sich auch hier anfänglich berührt hatten, einen weiten, trennenden Zwischenraum bringt (Taf. XXXI, Fig. 49, 56, 65 *km*). Auch im Schwanztheile des Embryo, also an der Ursprungsstelle des Mesoderms, ist eine beträchtliche, massive Verdickung des Keimblattes entstanden, der Kopfzellenmasse nicht unähnlich, mit der sie durch die Mesodermplatte des Bauches in Verbindung steht.

Unterdessen hat sich aus dem Entoderm durch Theilung in eine geringe Anzahl großer, ziemlich unregelmäßig hinter einander gelagerter Zellen ein primitiver Darm entwickelt, der sich von der Schwanzverdickung an bis zu der ektodermalen Protostomröhre erstreckt, und durch die dunkle, körnige Beschaffenheit seiner dotterreichen Zellen scharf von den hellen Mesodermmassen der beiden Leibesenden geschieden ist. Irgend welche weitere Umgestaltungen von einiger Bedeutung, abgesehen von der Vermehrung seiner Zellen, erfährt der Darm unserer *Bradynema*-Embryonen auch in späteren Entwicklungsstadien nicht. Weder ordnen sich die Zellen zu zwei über einander liegenden Reihen, wie das sonst die Regel ist, noch auch bildet sich ein Darmlumen aus, Beides natürlich im Zusammenhang mit den Bedürfnissen der jungen Würmer.

Die mesodermale Kopfmasse unterliegt, kaum dass sie sich gebildet hat, schon einer weiteren Differenzirung. Anfangs schien es, als lägen hier die Zellen regellos zusammengehäuft, nun aber macht sich ein concentrisch schaliges Arrangement der einzelnen Elemente bemerklich, und die Folge davon ist, dass in der Längsachse ein aus einer einfachen Zellschicht bestehendes Rohr auftritt, die Anlage des späteren Stomadaeum (Taf. XXXI, Fig. 58 *std*). Vorn berührt dasselbe die ektodermale Körperbedeckung, und hier sieht man es so allmählich in die das Ektoderm von innen auskleidende Mesodermlage übergehen, dass ich eine Zeit lang zu der Annahme geneigt war, das Stomadaeum entstände durch eine Einstülpung eben jener inneren Mesodermschicht. Auch jetzt noch möchte ich einen derartigen Vorgang nicht als absolut undenkbar hinstellen, wenn auch mancherlei andere Beobachtungen, vor Allem die kompakte Anlage der ganzen Kopfzellenmasse, mir das Gegentheil wahrscheinlicher gemacht haben. An seinem Hinterende verschmilzt das Stomadaeum mit der Darmzellenreihe, während es ringsum von einem schmalen Spaltraum umgeben wird, der allerdings am lebenden Embryo durchaus nicht zu sehen ist, vielmehr erst nach Einwirkung wasserentziehender Reagentien deutlich in Erscheinung tritt. Nachdem sich so die axiale Partie der Kopfzellenmasse als Stoma-

daeum abgesondert hat, verbleibt in der Peripherie eine immer noch ansehnliche, etwa doppelt geschichtete Mesodermlage, deren mächtiger Entfaltung der Embryo hauptsächlich die Gestalt seines aufgeblasenen Vorderleibes verdankt. Denn weder das Entoderm, das, wie wir sahen, diesem Theile des Körpers überhaupt vollkommen fehlt, noch auch das Ektoderm betheiligen sich an der Bildung der Kopfwulst. Das letztere zeigt sich an keiner Stelle des Leibes irgend wie verdickt, umhüllt vielmehr den ganzen Embryo als eine gleichmäßig dünne Epithelschicht. Freilich ist diese nur am Rücken ohne Weiteres zu erkennen, während sie sonst mit dem dicht angeschmiegtten mittleren Keimblatte überall zu einer scheinbar zusammenhängenden und nur schwer in ihre Bestandtheile zu trennenden hellen Masse verschmilzt.

Es ist nun an der Zeit, einen Blick auf zwei weitere Organsysteme zu werfen, welche sich unterdessen entwickelt haben, deren erste Entstehung aber in Folge der Ungunst des Objectes mir nicht völlig klar geworden ist, das Nervensystem und die Geschlechtsanlage.

Was das Nervensystem betrifft, so findet man es auf Längsschnitten schon früh als eine, das Stomadaeum ungefähr da, wo es mit dem Darne in Verbindung tritt, ringförmig umfassende Zellenmasse (Taf. XXXI, Fig. 58, 59 n). Zwar ist dieselbe auch nach außen durch zwischengelagertes Mesoderm von der Haut getrennt, doch kann seine Ablösung vom äußeren Keimblatte ja wohl nicht zweifelhaft sein. Wie und wann dies geschieht, ist mir freilich nicht klar geworden. Ich halte es für möglich, dass ursprünglich eine zusammenhängende ektodermale Platte zwischen der Kopfzellenmasse und dem übrigen Körper bestand, die dann erst sekundär vom Stomadaeum durchbrochen wird. Jene Nervenplatte könnte durch das eindringende Mesoderm von einer Verdickung der Ektodermwand des äußersten Vorderendes abgespalten worden sein; doch das sind Vermuthungen, die erst bewiesen werden wollen, und auf die ich selbst nicht allzuviel Werth legen möchte.

Das Heraustreten der Genitalzellen aus den anfänglichen beiden Mesodermstreifen ist von GOETTE und besonders von STRUBELL sehr deutlich beobachtet worden. Ich habe den Vorgang niemals zu Gesicht bekommen, doch finde ich eine große Genitalzelle — und zwar immer nur eine, worauf ich später zurückkommen werde — auch bei *Bradynema* sehr früh, schon zu einer Zeit, in welcher der Verschluss des spaltförmigen Protostoms noch lange nicht beendet ist. Der runde, bläschenförmige Kern der Genitalzelle ist aber ganz bedeutend größer, als die Kerne der Mesodermstreifen, und, wollen wir aus seiner relativen Größe einen Schluss auf die Zeit seiner Entstehung ziehen, so müssen wir, glaube ich, annehmen, dass schon die erste Theilung der

Urmesoblasten die Geschlechtsanlage und das eigentliche Mesoderm von einander scheidet. Denn die Größe der Genitalzelle und ihres Kernes entspricht derjenigen, die sich an den Zellen der späteren Furchungsstadien findet, und es lässt sich nicht wohl annehmen, dass dieser bedeutende Umfang durch Wachsthum erreicht worden sei. Kern wie Zelleiß der Geschlechtsanlage behalten nachher lange Zeit hindurch ihre Größe unverändert bei, muss es da nicht sehr unwahrscheinlich sein, dass sie zu Beginn ihres Bestehens plötzlich aus einer kleinen Mesodermzelle herangewachsen wären? STRUBELL allerdings scheint eine derartige Entstehung angenommen zu haben, aber schon GOETTE erkannte, wenn anders ich die von ihm gegebene Schilderung richtig verstehe, den wahren Sachverhalt: Die Genitalanlage zeigt in ihren Dimensionen sehr ursprüngliche Verhältnisse, nur das umgebende Mesoderm hat sich verkleinert. Dann ist es auch verständlicher, warum ich die Bildung der Genitalzellen trotz aller darauf verwendeten Mühe nicht zu beobachten vermochte; Anfangs sieht die Anlage eben so aus, wie die übrigen mesodermalen Blastomeren, erst wenn jene kleiner und kleiner werden, wird sie überhaupt erkennbar.

Nun ist Folgendes auffallend. Bei der Entstehung der Geschlechtsanlage aus dem bilateralen Mesoderm war von vorn herein zu erwarten, dass die Anlage überall aus zwei Zellen bestehen müsse. Dem scheinen die Angaben der ersten Beobachter jedoch nicht zu entsprechen. CLAUS¹, der Entdecker des Organs, hat die allerersten Zustände nicht vor Augen gehabt, SCHNEIDER² aber spricht von einer einfachen Genitalzelle, und LEUCKART³ giebt wenigstens an, dass die bohnenförmige Anlage »einen oder wenige Kerne« enthalte. Da an eine Verschmelzung zweier Kerne nicht zu denken ist, andererseits die asymmetrische Entstehung des gesammten Sexualapparates aus nur einem Mesodermstreifen gleichfalls nicht recht glaublich erscheinen will, so mussten die Aussagen neuerer Forscher, die von einer beiderseitigen Entstehung und einer zweikernigen Anlage reden, wie eine Berichtigung der früheren Angaben erscheinen. Besonders STRUBELL beschreibt sehr klar, wie die Genitalzellen der *Heterodera* beiderseits aus dem Verbande der Mesodermstreifen heraustreten, in der Mittellinie sich an einander legen und zu einer großen, zwei getrennte Kerne enthaltenden Zelle zusammenfließen.

Um so überraschender war es mir daher, als ich bei *Bradynema*

¹ CLAUS, Über einige im Humus lebende Anguillulinen. Diese Zeitschrift. Bd. XII.

² SCHNEIDER, Monographie. p. 263.

³ LEUCKART, Parasiten des Menschen. p. 63.

trotz aufmerksamster Untersuchung, und auf allen Stadien vom ersten Hervortreten des Organs an stets nur eine einzige Geschlechtszelle, mit einem einzigen großen Kerne versehen, aufzufinden vermochte. An der Thatsache war nicht zu zweifeln. Aber auch die Möglichkeit eines solchen Verhaltens wurde mir, wenigstens einigermaßen, verständlich, als ich mit Hilfe verschiedener Reagentien die Struktur der Geschlechtsanlage einer eingehenderen Beobachtung unterwarf. Ich erkannte, dass die ungefähr in der Leibesmitte in der Mittellinie des Bauches gelegene Anlage schon von den ersten Zeiten an eine eigenthümliche Zusammensetzung zeigt (Taf. XXXI, Fig. 73). Die Gestalt ist nicht einfach bohnenförmig, wie von anderen Nematoden allgemein angegeben wird, sondern sie ist am vorderen, wie am hinteren Ende in einen kleinen, rundlichen Zipfel ausgezogen, so dass ungefähr das Bild einer länglichen, an einer Seite ein wenig abgeplatteten Citrone entsteht. Genau in der Mitte liegt der große, fast die ganze Breite einnehmende Kern von 5μ Durchmesser mit einem centralen Nucleolus von $1,7 \mu$ und außerdem zahlreichen durch die Kernvacuole zerstreuten Chromatinkörnchen, sehr ähnlich den Kernen, die wir früher im Ovarium der Mutter kennen lernten. Der Zelleib, welcher zu diesem Kerne gehört, nimmt aber nicht den ganzen Raum der citronenförmigen Anlage für sich in Anspruch; er hat vielmehr eine länglich ovale Gestalt und ist durch einen, besonders nach Anwendung verdünnter Säuren sehr scharf hervortretenden Kontour gegen das übrige Plasma der Anlage abgegrenzt. Die beiden auf diese Weise abgesperrten Endzipfel enthalten je einen eigenen Kern, der allerdings von dem großen Genitalkerne nicht nur durch die geringere Größe, sondern auch den verhältnismäßig viel kleineren Nucleolus auffallend genug unterschieden ist. Alle drei Kerne mit ihren Zellplasmen werden von einer gemeinsamen, ziemlich starken Membran umschlossen, die sich in der Mitte der Citrone unter Bildung eines Doppelkontour knapp an die ovale Mittelzelle anlegt.

Welches die Bedeutung der auffallenden beiden Endkerne sei, ist nicht schwer zu begreifen. Man weiß, dass bei allen Nematoden die blinden Enden der Geschlechtsröhren, sei es des Hodens, sei es des Ovariums, eine große, vorspringende, der inneren Plasmaschicht angehörende Zelle tragen, deren Kern von SCHNEIDER als Terminalkern bezeichnet wurde. Offenbar sind die beiden Endkerne unserer citronenförmigen Geschlechtsanlage echte Terminalkerne, auch die Tunica propria des Genitalapparates ist als äußere Membran bereits vorhanden, und innerhalb dieser primitiven Umhüllung liegt als Repräsentant der späteren keimbereitenden Organe die einfache mittlere Zelle.

Die Art und Weise, wie die Genitalanlage zu Stande kommt, denke

ich mir nun folgendermaßen. Die beiden Geschlechtszellen, die sich — sehr frühzeitig — von den symmetrischen Mesodermanlagen gesondert haben, rücken in der Mitte des Bauches zusammen. Während nun die eine der beiden Zellen, bestimmt, die Geschlechtsprodukte zu liefern, sich nicht verändert, theilt sich die andere, und ihre Hälften legen sich vorn und hinten kappenförmig an jene Zelle an, um sich über ihr bis zur völligen Einschließung entgegen zu wachsen. Ich gebe gern zu, dass diese Erklärung nicht gerade sehr ungezwungen klingt, aber sie scheint mir gleichwohl die einzig mögliche zu sein, denn es ist nicht zu begreifen, wie auf andere Weise die Mittelzelle in die von den beiden anderen Zellen gebildete Kapsel hineingelangt sein sollte.

Ausgedehnte vergleichende Studien über diesen Punkt stehen mir allerdings noch nicht zu Gebote, aber doch glaube ich nicht vorschnell zu sein, wenn ich die beschriebene Bildung der Genitalanlage als wahrscheinlich für alle Nematoden gültig hinstelle. Das stete Vorhandensein der Terminalkerne des Geschlechtsapparates scheint mir allein schon für diese Ansicht zu sprechen. Außerdem hat SCHNEIDER in seiner Monographie schon an sehr wenig ausgebildeten Geschlechtsorganen die Terminalzellen beschrieben. Ganz besonders aber werde ich in meiner Ansicht durch eine Beobachtung an den Larven eines *Diplogaster* bestärkt, die gelegentlich in den von mir zur Zucht der Aphodien benutzten Terrarien massenhaft auftraten. Zwar zeigten die meisten derselben, nachdem sie in Glycerin übergeführt worden waren, eine Geschlechtsanlage, die bereits aus 10 bis 15 Zellen bestand, einige aber waren darunter, die nicht mehr als zwei oder drei Geschlechtszellen enthielten, und diese letzteren sowohl wie die anderen zeigten an beiden Enden ihrer Genitalanlage deutliche, scharf abgesetzte Terminalkerne.

In Fällen, wie der von STRUBELL bei *Heterodera* beschriebene, würde die Bildung der Terminalzellen vermuthlich erst später eintreten, nachdem die beiden Geschlechtszellen längere Zeit ungetheilt neben einander lagen. Ich will übrigens erwähnen, dass ich auch bei *Bradynema*, allerdings nur in einem einzigen und nicht sicheren Falle, auf sehr frühem Stadium zwei gleiche, neben einander liegende Genitalkerne beobachtet zu haben glaube.

Kehren wir nun zu den allgemeinen Bauverhältnissen des *Bradynema*-Embryo zurück. Um die Zeit, von der wir zuletzt sprachen, ist sein plumper, vorn verdickter Leib noch immer gerade ausgestreckt, doch hat sich seine Gestalt bereits ein wenig geändert. Anfangs umfasste die Ringwulst des Vorderleibes den ganzen Körper des Embryo, jetzt aber sehen wir die Verdickung mehr und mehr auf

die Bauchfläche allein beschränkt, während die Rückenlinie einen mehr geraden oder sanft gebogenen Verlauf angenommen hat und sich ihrer ganzen Länge nach dicht an die Eischale anschmiegt (Taf. XXXI, Fig. 49). Natürlich wird in Folge dessen der Bauch hinter der Auftreibung um so rascher nach dem Schwanzende zu eingezogen, so dass in dieser Gegend der Eischale weit mehr Platz vorhanden ist, als am Rücken. In den so gebildeten Raum biegt sich das Schwanzende des immer mehr sich in die Länge streckenden Embryo um, aus rein mechanischen Gründen also, wie auch daraus hervorgeht, dass Embryonen, die durch zufälliges Zerreißen der Eischale frei geworden sind, das gebogene Schwanzende ohne Weiteres ausstrecken. GOETTE meint allerdings, dass die ventrale Krümmung deshalb erfolge, weil das Rückenektoderm rascher gewachsen sei, als das des Bauches, und deshalb der Rücken sich auch stärker vorwölben müsse. Aber aus dem, was ich oben über das Verhältnis des äußeren zum mittleren Keimblatte gesagt habe, dürfte hervorgehen, dass GOETTE das ventrale Mesoderm für ein verdicktes Ektoderm gehalten hat, wie das freilich ohne Anwendung technischer Methoden fast unvermeidlich ist.

Ungefähr um jene Zeit beginnt in der Mitte des noch immer quer abgestutzten Vorderendes eine Anfangs sehr seichte Vertiefung aufzutreten, die natürlich von Ektoderm ausgekleidet wird (Taf. XXXI, Fig. 50, 56 *mh*). Ob diese Vertiefung nun aber durch wirkliche Einstülpung des äußeren Keimblattes, oder dadurch entsteht, dass die Kopfmasse sich in der Umgebung derselben lippenartig hervorwölbt, wird sich kaum entscheiden lassen. Bei *Bradynema* währt die Existenz der kleinen Mundhöhle überhaupt nicht lange. Ihr Lumen, welches bei Nematoden mit funktionsfähigem Stomadaeum vermuthlich in das des letzteren durchbricht, wird bei unserem Wurme durch Zusammenrücken der Ränder so rasch zum Verschwinden gebracht, dass die Embryonen schon lange vor dem Ausschlüpfen aus der Eischale keine Spur mehr davon erkennen lassen.

Zu einer noch früheren Zeit, bei Embryonen nämlich, welche eben ihr Schwanzende hakenförmig umschlagen, gelangt die andere ektodermale Einstülpung, das Protostomrohr, zur Verödung. Während dasselbe in jüngeren Stadien auf feinen Längsschnitten oft sehr deutlich zu erkennen war, will mir seine Auffindung um die angegebene Zeit nicht mehr gelingen. Statt seiner sind jetzt vor und hinter der Protostomstelle polsterförmige Verdickungen des Bauchmesoderms aufgetreten, von denen besonders die hintere noch lange Zeit ihre charakteristische Form und Lage beibehält und endlich zur Bildung des Exkretionsporus in enge Beziehung tritt (Taf. XXXI, Fig. 57, 58 *zp*). Jedenfalls aber scheint

mir dieses Verschwinden des Protostomrohres einen eindringlichen Beweis für dessen ektodermale Natur zu enthalten. Denn wäre dasselbe nichts weiter, als eine frühzeitige mesodermale Anlage des Exkretionsgefäßes, so würde sein Verschwinden wohl kaum zu verstehen sein.

Wesentliche Veränderungen hat während der Streckung und Umbiegung des Embryo das Mesoderm erlitten, besonders in dem hinter der Verdickung gelegenen Theile des Körpers. Die Anfangs hier vorhandene Rinne mit epithelartiger Zellanordnung hat sich in drei starke Längsbänder mesodermalen Gewebes aufgelöst, zwei seitliche und ein ventrales (Taf. XXXI, Fig. 67, 68, 69). Das Bauchband, welches aus einer einfachen Zellschicht besteht, und nicht mehr als etwa zwei bis drei Zellen auf einem Querschnitte neben einander enthält, liegt in der Medianlinie des Bauches und lässt diesen in der Profillage verdickt erscheinen, wie dies früher in gleicher Weise durch den optischen Längsschnitt der Rinne bewirkt wurde. An seinem Hinterende geht das Bauchband kontinuierlich in die mesodermale Schwanzzellenmasse über, vorn dagegen endigt es knapp hinter der Stelle des Protostomverschlusses mit der beschriebenen polsterförmigen Verdickung (Taf. XXXI, Fig. 58).

Beiderseits durch einen schmalen Zwischenraum vom Bauchband getrennt, verlaufen die beiden Seitenbänder, Gebilde, welche an Mächtigkeit der Entfaltung schon zu dieser Zeit das Bauchband erheblich übertreffen. Auf Querschnitten erkennt man, dass ihr innerer Kontour, wenigstens im mittleren Theile des Körpers, eine eigenthümlich geschwungene Form besitzt. Nahe ihrem unteren Rande treten sie nämlich bauchig gegen das Leibesinnere vor und schließen dann mit steiler Fläche nach unten ab, während sie nach dem Rücken zu ganz allmählich verlaufen. Ihre obere Grenze lässt sich in Folge dessen schwer angeben, jedenfalls aber erreichen sie die Dorsallinie nicht: Hier steht der Darm nach wie vor in direkter Berührung mit dem Ektoderm, oder ist höchstens durch einen schmalen Spaltraum, die primäre Leibeshöhle, von jenem geschieden. Rückwärts vereinigen sich auch die Seitenbänder mit der caudalen Mesodermverdickung; vorn gehen sie direkt in die Seitenwände des Kopftheils über. Vorher aber, in der Gegend der Vereinigung des Darmes mit dem Stomadaeum, schwillt ihr ohnehin nicht unbedeutender Umfang so gewaltig an, dass zu beiden Seiten des Leibes langgestreckte mächtige Polster entstehen, die weit nach innen, fast bis zur gegenseitigen Berührung vorspringen, und den vordersten Theil des Darmes zu einer schmalen Lamelle komprimiren (Taf. XXXI, Fig. 68, 70).

In diese Zeit fällt auch die Anlage des Proctodaeums

(Taf. XXXI, Fig. 58, 72). Die Bauchlinie bildet nämlich nahe dem Hinterende eine Verdickung, ähnlich dem hinter dem Protostom gelegenen Zellpolster, und der Endabschnitt des Darmes, der gerade über dieser Verdickung liegt, verlöthet sich mit ihr. Die Verbindungsstelle hebt sich im weiteren Verlaufe immer mehr von der verdickten Bauchlinie ab und bildet so eine kurze, stabförmige, die letzten Darmzellen mit der ventralen Leibeswand verbindende Zellenmasse.

Werfen wir jetzt, nachdem der Embryo die Anlagen aller wichtigeren Organsysteme entwickelt hat, einen kurzen Rückblick auf ihre Entstehung. Ich habe den Verlauf derselben so dargestellt, wie er mir nach langen und eingehenden Studien am lebenden Objekte, wie an Präparaten aller Art zur Überzeugung geworden ist. Dennoch verkenne ich nicht, dass einige Punkte, vor Allem die Entstehung des Nervensystems, ferner die Bildung der dreikernigen Geschlechtsanlage, und auch das Verhalten des eingestülpten Protostomrohres noch wenig sicher begründet sind. Doch gedenke ich alles Dies an der Hand eines größeren Vergleichsmaterials später einer nochmaligen eingehenden Prüfung zu unterwerfen, und hoffe dann die Fragen, die ich jetzt wider meinen Willen offen lassen muss, beantworten zu können. Als völlig sicher gestellt möchte ich aber die folgenden Punkte hervorheben:

- 1) Das Protostom bleibt bestehen, wenigstens ist seine Stelle innerlich immer nachweisbar. An genau derselben Stelle bildet sich der Porus excretorius.
- 2) Das Ektoderm umhüllt als eine einfache, nirgends verdickte Schicht den Leib. Am Vorderende bildet sich ziemlich spät die Mundhöhle als seichte Vertiefung.
- 3) Das Mesoderm bildet zwei seitliche und ein ventrales Längsband, die sich vorn und hinten zu mächtigen Mesodermmassen vereinigen.
- 4) Stomadaeum und Proctodaeum bilden sich aus mesodermalem Gewebe.
- 5) Die Geschlechtsanlage besteht aus einer Keim- und zwei Terminalzellen.

Alle diese Punkte, der die Genitalanlage betreffende vielleicht ausgenommen, sind so fundamentaler Natur, dass eine auf *Bradynema* beschränkte Gültigkeit derselben ausgeschlossen erscheint. Vielmehr müssen sie sich, so sehr sie auch mit den Angaben fast aller meiner Vorgänger in Widerspruch stehen, auf die Gesamtheit der Nematoden beziehen. So erwächst mir die Nothwendigkeit, die von früheren Beobachtern veröffentlichten Angaben mit meinen eigenen Ergebnissen zu vergleichen.

Die erste eingehendere Beschreibung der Entwicklung eines Nematoden lieferte BÜTSCHLI¹ in seiner Arbeit über die Entwicklung des *Cucullanus elegans*. Wie der After, so entsteht nach ihm auch der gesammte Ösophagus aus dem Entoderm, ohne dass das äußere Keimblatt sich an seiner Bildung irgendwie betheiligte. Betrachtet man aber die von BÜTSCHLI gegebene Abbildung des Embryo, so zeigt sich, dass er den Schlund in derselben Schattirung und in engster Verbindung mit dem Mesoderm darstellt, von dem er sogar glaubt, dass es von hier aus seinen Ursprung nehme. Die beiden russischen Forscher GANIN² und NATANSON³, deren Arbeiten ich nur aus dem v. HOYER'schen Referate kenne, beschreiben übereinstimmend für Schlund und Enddarm eine Entstehung durch Einstülpung des Ektoderms, wobei allerdings ein Theil des Ösophagus dem Darmblatte entstammen soll. Dass GANIN Ektoderm und Mesoderm vielfach mit einander verwechselt, beweist er selbst, wenn er von einer Bauchverdickung, Kopf- und Schwanzverdickung des äußeren Keimblattes spricht, während es am Rücken dünn bleiben soll. So begeht er denn auch den Irrthum, zu behaupten, dass der After durch eine trichterförmige Einsenkung der ektodermalen Bauchverdickung entstände.

Dem gegenüber lässt GOETTE⁴ in seiner bahnbrechenden Untersuchung über die Entwicklung der *Rhabditis nigrovenosa* das Proctodaeum sich wiederum aus den letzten Zellen des Darmes bilden, während der vordere Theil des Entoderms sich in den gesammten Ösophagus umwandeln soll. Auch GOETTE unterschied also das Mesodermgewebe nicht vom Darne, dagegen stellt er die geringe Betheiligung des Ektoderms an der Schlundbildung ganz so dar, wie ich sie bei *Bradynema* nachweisen konnte. Denn wenn er es auch nicht ausspricht, so geht doch aus seiner Abbildung der fertigen Larve deutlich genug hervor, dass nur die Mundkapsel des jungen Wurmes dem Ektoderm entstammt. Was GOETTE, wie auch schon GANIN, als wulstige Anlagen des Nervensystems beschreibt, dürfte nichts Anderes sein, als die vordersten, den Raum zwischen Schlund und Ektoderm erfüllenden Theile der Kopfmesodermmasse. So darf es uns nicht überraschen, wenn er BÜTSCHLI's unzweifelhaft richtige Beschreibung des Mesodermstreifens im Kopfe für eine Verwechslung mit der Nervenanlage erklärt.

HALLEZ geht in seiner Arbeit über die Entwicklung einiger Nema-

¹ BÜTSCHLI, Entwickl. d. *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.

² GANIN, Entwickl. d. *Pelodera teres*. Ebendas. Bd. XXVIII.

³ NATANSON, Entwickl. d. drei *Oxyuris* aus *Blatta germanica* etc. Ebendas.

⁴ GOETTE, Entwickl. d. *Rhabditis nigrovenosa*.

toden wenig auf ältere Stadien ein. Seine Angaben decken sich so ziemlich mit denen GOETTE's; eine Einstülpung des Ektoderms vereinigt sich mit dem Vorderabschnitt des Darmes zur Bildung des Stomadaeum, der Afterdarm ist auch nach ihm entodermaler Natur. STRUBELL endlich lässt den letzten Theil des Ösophagus aus dem inneren Keimblatte, die beiden vorderen Abschnitte jedoch und das Proctodaeum durch ektodermale Einstülpung entstehen, eine Auffassung, die auch hier in der Verwechslung mit dem Mesoderm ihre Erklärung finden dürfte. Denn wenn er sagt: »die einzelnen Elemente der Mittelschicht entziehen sich mit deren größeren Entfaltung fortan einer weiteren Beobachtung«, so scheint mir daraus mit hinreichender Deutlichkeit hervorzugehen, dass er die auch auf älteren Stadien nicht zu übersehende Mesodermmasse des Bauches für das Ektoderm genommen hat.

Man kann bei dem jetzigen Stande zoologischer Erkenntnis nicht wohl über die Entwicklungsgeschichte einer Thiergruppe arbeiten, ohne sich zugleich mit der Frage zu beschäftigen, in wie weit durch die gefundenen Thatsachen ein Licht auf phylogenetische Beziehungen geworfen werde. So sei es mir gestattet, auch diesen Theil meines Gegenstandes einer kurzen Betrachtung zu unterziehen. Schon oben habe ich erwähnt, dass HALLEZ es war, der zuerst die wahre Verschlussstelle des Protostoms erkannte, und daraus, wie aus der allgemeinen Körperform des Nematodenembryo den Schluss zog, man habe es hier mit einer der hypothetischen *Trochophora* nahestehenden Larvenform zu thun. In der That, berücksichtigt man noch den von hinten nach vorn vorschreitenden Verschluss des spaltförmigen Gastrulamundes und die Entstehung des Mesoderms eben von jener Stelle aus, wo zuerst der Verschluss begann, so wird man sich der Deutung des französischen Forschers kaum entziehen können. Wenn freilich HALLEZ auf Grund einiger untergeordneter Charaktere so weit geht, die Nematoden von den rüsseltragenden Rhabdocölen abzuleiten, so ist das ein Standpunkt, der sich wohl schwerlich für die Zukunft wird aufrecht erhalten lassen. Aber die Zurückführung der Nematodenlarve auf die *Trochophora* bleibt bestehen und bedeutet, wie mir scheint, den wesentlichsten Fortschritt in der Erkenntnis verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen Nematoden und anderen niederen Thieren.

Ich glaube nun der HALLEZ'schen Auffassung durch meine Untersuchung einige nicht unwesentliche Stützen hinzugefügt zu haben. Dass die röhrenförmige Einstülpung am Protostom und die von der Kopfabplattung herstammende und erst sekundär vom Stomadaeum durchbohrte Nervenplatte sich ohne Weiteres dem ektodermalen Schlundrohr und der Scheitelplatte der *Trochophora* an die Seite stellen

würden, will ich nicht eingehend erörtern. Wie ich des öftern erwähnte, sind mir beide Gebilde ihrem Wesen und Entstehen nach zu wenig klar geworden, als dass ich es wagen dürfte, weittragende Schlüsse darauf aufzubauen. Habe ich mich doch selbst ein wenig im Verdacht, bei ihrer Deutung von phylogenetischen Vorurtheilen nicht ganz unbeeinflusst geblieben zu sein. Dem gegenüber scheint mir die sicher erkannte mesodermale Natur des Stomadaeum für die Trochophoratheorie einigermaßen ins Gewicht zu fallen. Wie immer auch der Übergang der Funktion des uralten ektodermalen Schlundrohres auf das Stomadaeum stattgefunden haben mag — jedenfalls kann nichts unwahrscheinlicher sein, als dass das Ektoderm durch die Massen des mittleren Keimblattes hindurch zum zweiten Male mit dem Darne in Verbindung getreten wäre. Viel näher liegend, denke ich, ist die Annahme, dass irgend ein mesodermales Organ, ein Rüssel oder Bohrapparat, vielleicht ein am Vorderende gelegener Saugnapf, die neue Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt hergestellt habe.

Die Mündung des Exkretionsgefäßsystems der Nematodenstammform muss sich am Protostom befunden haben, denn wir haben gesehen, dass der spätere Porus excretorius mit der Stelle des Protostoms genau zusammenfällt. Eine völlig gleiche Lagerung findet sich z. B. bei *Mesostoma* und HALLEZ zieht daraus den oben erwähnten gewagten Schluss, dass zwischen Nematoden und Rhabdocölen eine Verwandtschaft bestände. Immerhin beweist das Verhalten des *Mesostoma*, dass eine solche Lagebeziehung zwischen Protostom und Exkretionsgefäß nicht völlig isolirt in der Wurmreihe dasteht.

Endlich noch ein Wort über die Afterbildung der Nematoden. Bekanntlich führt der Darm der *Trochophora* durch einen vom Ektoderm ausgekleideten After nach außen. Diejenigen Würmer nun, deren Darm blind geschlossen ist, also die Platoden, leitet HATSCHKE von einer afterlosen, phylogenetisch der *Trochophora* vorausgehenden Larvenform, der *Protrochula*, ab. Vielleicht würde die späte, mesodermale Bildung des Nematodenafters ein Fingerzeig sein, dass wir die Rundwürmer nicht auf die eigentliche *Trochophora*, sondern zusammen mit den Platoden auf die *Protrochula* zurückzuführen hätten.

Wachstum des Embryo im Ei.

Die Veränderungen, die am *Bradynema*-Embryo nach dem zuletzt beschriebenen Stadium zunächst vor sich gehen, beziehen sich fast ausschließlich auf sein Längenwachstum. Zu der Zeit, in welcher die erste Umbiegung des Schwanzendes nöthig wurde, besaß der Embryo eine Länge von 50, und eine größte Breite von 23 μ . Es wachsen nun

elle Theile des Körpers in ungefähr gleichem Verhältnisse, so dass die Geschlechtsanlage immer die gleiche Situation etwa in der Mitte des Leibes inne hält. Das Vorderende, das ja von allen Theilen des Körpers das kompakteste und festeste ist, biegt sich auch während des weiteren Wachsthum's niemals um, stemmt sich vielmehr fest gegen die vordere Eihaut und zwingt so das bewegliche, dünne Schwanzende, an der Innenseite der Eischale sich entlang zu schieben, bis es das Vorderende erreicht hat, und darauf nach abermaliger Umbiegung zum entgegengesetzten Pole wieder hinabzuwachsen (Taf. XXXI, Fig. 52). Diese Lagerung, in welcher also drei parallele Portionen des Embryo neben einander liegen, wird trotz der längst eingetretenen Beweglichkeit desselben kaum jemals verändert und bezeichnet zugleich das Ende seines Wachsthum's innerhalb der Eischale. Während so die Länge des Thieres von 50 auf 440 μ , also fast um das Dreifache gewachsen ist, ist dem gegenüber die Dicke, die Anfangs am Porus excretorius 23 μ betrug, auf etwa 15 μ zurückgegangen. Nimmt man im ersteren Falle eine mittlere Körperdicke von 24 μ , im anderen von 14 μ an, und berechnet dann den Rauminhalt der beiden Altersstufen als Cylinder von kreisförmigem Querschnitt, so erhält man in beiden Fällen ziemlich genau dasselbe Resultat, nämlich ca. 24 000 $\text{cb}\mu$. Der Rauminhalt des Embryo hat sich demnach nicht geändert. GOERTE hat darauf hingewiesen, dass dem entsprechend auch der in der Eischale frei bleibende Raum während der Entwicklung des Embryo sich durchaus nicht verringert, und daraus den berechtigten Schluss gezogen, das sog. Wachsthum des Embryo sei überhaupt kein eigentliches Wachsthum, sondern lediglich eine Längsstreckung aller Gewebe. Wir sehen also, dass die Anfangs so reichlich vorhandenen und jetzt sogar aus dem Darne fast völlig verschwundenen Dottermassen nirgends für das Wachsthum der Zellen, sondern nur für die Arbeitsleistung der Zelltheilung verwendet worden sind. Nach solchen Erwägungen erscheint auch eine früher von mir aufgestellte Behauptung jetzt wesentlich sicherer begründet. Die Genitalanlage, deren Größe von ihrem ersten Hervortreten an die der umgebenden Zellen so beträchtlich überragt, wird schwerlich eine Ausnahme von der allgemeinen Regel machen und etwa durch rasches Heranwachsen dieses Übergewicht erlangt haben; vielmehr haben wir, wie ich bereits früher hervorhob, in ihrer Größe einen Hinweis auf ihre frühe Loslösung vom übrigen Mesoderm zu erblicken.

In der letzten Zeit des Aufenthaltes innerhalb der Eischale scheint das allerdings anders zu sein. Ob nun die das Ei erfüllende Flüssigkeit zu jener Zeit Nahrungsstoffe enthält, oder wie es sonst möglich gemacht wird, genug, wir sehen, dass bei der einen Hälfte der

Embryonen die Geschlechtsanlage nicht unwesentlich zu wachsen beginnt (Taf. XXXI, Fig. 72). Aus der ursprünglich vorhandenen einfachen Keimzelle sind durch Theilung zwei oder selbst drei geworden, und damit ist die erste geschlechtliche Differenzirung eingetreten, denn wie die weitere Entwicklung zeigen wird, sind diese Embryonen bestimmt, zu Männchen zu werden, während bei den übrigen die Geschlechtsanlage ihren einfachen, indifferenten Charakter jetzt und lange noch beibehält (Taf. XXXII, Fig. 75). Natürlich wird man sich stark versucht fühlen, bei so klar ausgeprägtem geschlechtlichen Dimorphismus die der männlichen Form entgegengesetzte als weibliche anzusprechen, und der Einfachheit wegen will ich mich dieser Bezeichnung im Folgenden auch bedienen. Doch sei schon jetzt bemerkt, dass ich niemals unzweideutige Weibchen aus unserer indifferenten Form hervorgehen sah, und dass es, wie wir später sehen werden, nicht absolut ausgeschlossen ist, den geschlechtlichen Charakter unserer sogenannten Weibchen auch in anderer Weise aufzufassen.

Aufenthalt im Uterus.

Die Embryonen sind nun reif zum Verlassen der Eischale. Bevor sie dieselbe durchbrechen, stoßen sie die äußerste Lage der vom Ektoderm gebildeten dünnen Cuticula ab, so dass man dieselbe als feines, zusammengekrümeltes Häutchen außer der Dotterhaut im Inneren der verlassenen Eischale antrifft. Dass die letztere nicht etwa resorbirt wird, sondern unverändert im Leibe des Wurmes verbleibt, kann man daran erkennen, dass die Fruchthälter der *Bradynemen* gegen das Ende der Fortpflanzungsperiode eine ganz außerordentlich große Menge solcher leere Eischalen enthalten.

Beim Auskriechen aus dem Ei haben beide Geschlechter bei einer Länge von $140\ \mu$ eine ziemlich plumpe, am Kopfende immer noch verdickte Gestalt und sind von Runzeln und unregelmäßigen Querfalten bedeckt. Aber die Runzeln glätten sich in kurzer Zeit, der Leib streckt sich immer mehr in die Länge und die Unterschiede zwischen einem verdickten Vordertheil und einem schlanken Schwanzende beginnen zu verstreichen. Auch jetzt noch, nachdem die Embryonen in den Raum des Uterus übergetreten sind, scheint ihnen wenig oder gar keine Nahrung zugeführt zu werden. Wir sehen sie zwar erheblich in die Länge wachsen — bis auf $230\ \mu$ — aber dem Längenwachsthum entspricht jetzt so wenig, wie früher in der Eischale ein Dickenwachsthum, im Gegentheil verringert sich die Leibesdicke noch fortgesetzt um ein Beträchtliches, von 15 auf $12\ \mu$, so dass durch die vereinigte Wirkung beider Erscheinungen

aus dem plumpen Embryo in kurzer Zeit ein schlankes Würmchen entsteht.

Die Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern, die im Ei lediglich auf der verschiedenen Ausbildung der Geschlechtsanlage beruhen, treten während des Aufenthaltes im Uterus alsbald auch in der allgemeinen Körperform deutlich hervor. Schon nach kurzer Zeit übertreffen die Weibchen mit unveränderter Geschlechtszelle an Länge sowohl, wie an Schlankheit die Männchen, deren Genitalanlage eine rasche Weiterentwicklung erfährt und zu diesem Zwecke nicht nur die zu Gebote stehenden Nährstoffe verbraucht, sondern auch durch den eigenen wachsenden Umfang den Wurm ein wenig plumper erscheinen lässt. Die Keimzellen des primitiven Hodens vermehren sich ununterbrochen. Anfangs liegen sie in einer einfachen Längsreihe hinter einander, bald aber ordnen sich die immer zahlreicher werdenden Zellen zu zwei alternierend gestellten Reihen und bewirken so auch in die Breite ein nicht unbeträchtliches Wachstum (Taf. XXXI, Fig. 74). Ist das junge Männchen endlich zum Auskriechen aus dem Uterus reif, so ist aus seiner Anlage ein aus fünfzehn bis zwanzig Zellen bestehendes wurstförmiges Gebilde geworden, welches mit einer Länge von 45μ etwa ein Fünftel der Gesamtlänge — 230μ — des Thieres ausmacht. Die Weibchen sind zu der gleichen Zeit um mindestens 10μ länger, von beiden Geschlechtern aber wird der für sie bestimmte Termin des Ausschlüpfens mit ziemlicher Regelmäßigkeit eingehalten, so dass Thiere von größerer Länge, oder, was das Männchen betrifft, weiter entwickelter Geschlechtsanlage für gewöhnlich im Uterus nicht anzutreffen sind. Gleichwohl sind mir in einigen seltenen Fällen sehr auffallende Ausnahmen vorgekommen; ohne irgend welche erkennbare Ursache enthielt hin und wieder ein *Bradydema* in seinem Uterus einzelne Larven von einer Länge bis zu 450μ und einer Ausbildung der Organe, wie sie sonst in gleicher Weise von den in der Leibeshöhle des Aphodius lebenden Larven erreicht wird. Ob solche Larven etwa aus der Leibeshöhle des Käfers stammten und von außen her durch die Geschlechtsöffnung in den Uterus eingedrungen waren, oder ob sie irgend wie am rechtzeitigen Auskriechen aus demselben verhindert wurden, vermag ich nicht zu entscheiden. Immerhin halte ich das Erstere für wahrscheinlicher, denn ich glaube nicht, dass die Thiere im Uterus die für ein so bedeutendes Wachstum nöthige Nahrungsmenge gefunden haben würden. Mit dem Verlassen des mütterlichen Fruchthälters treten die Embryonen in die Leibeshöhle des Aphodius über und beginnen damit einen neuen Abschnitt ihres Lebens, das Larvenleben.

Beschreibung der Larvenformen.

Ganz wie die Larven anderer in Insekten schmarotzender Nematoden, wie *Allantonema*, *Sphaerularia* u. A., sind auch die Larven unseres *Bradynema* darauf angepasst, längere Zeit in der nahrungsreichen Blutflüssigkeit ihres Wohnthieres ein parasitisches Leben zu führen. Die Dauer dieses Aufenthaltes ist bei *Bradynema* eine außerordentlich lange. Ein junges *Bradynema*-Weibchen producirt etwa im Mai oder Juni die ersten Larven; der Zeitpunkt aber, zu welchem zum ersten Male ausgewachsene Larven den Leib des Käfers verlassen, fällt etwa in den Oktober. Man wird desshalb annehmen dürfen, dass jedes einzelne Würmchen sich ungefähr fünf Monate in der Leibeshöhle des Aphodius aufhält. Natürlich unter solchen Umständen, dass sich im Laufe der Larvenproduktion, besonders wenn mehrere *Bradynemen* vorhanden sind, eine ganz ungeheure Masse von Thieren ansammeln muss. Der Leib ist dann buchstäblich von ihnen erfüllt, wo sie Raum finden zwischen den Organen, da dringen sie ein, im Bauche sowohl, wie im Thorax und selbst im Kopfe, und wenn man einen so inficirten Käfer unter Wasser zerreißt, so sieht man die wimmelnde Masse wie eine dicke, milchige Flüssigkeit hervorquellen.

Im Frühjahr sind es nur die jüngsten Entwicklungsformen, die man in der Leibeshöhle antrifft, allmählich mehren sich dann die älteren Stadien, und gegen das Ende des Jahres findet man hauptsächlich alte, zum Auswandern reife Würmer. Aber auch dann fehlen die jüngeren und jüngsten Stadien nicht völlig, wenn sie auch unter der Masse großer und dunkler Würmer nur wenig ins Auge fallen; denn die Larvenproduktion dauert ja, wenn auch in stark verringertem Maße, immer noch fort. Nur wenn das Mutterthier abstirbt, was sich in der ungünstigen Jahreszeit öfters ereignet, verschwinden die jüngsten Stadien natürlich ganz. Aus dem mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Ausfall der Anfangsstufen kann man dann einen Schluss auf den Zeitpunkt des Todes der Mutter ziehen und findet gewöhnlich, dass ihre Überreste in kurzer Frist einer völligen, spurlosen Auflösung entgegengehen.

Ihre Massenhaftigkeit und die Möglichkeit, jederzeit beliebig große Mengen aller Altersstufen sehr rein und völlig frei von fremden Substanzen mit Reagentien behandeln zu können, machen diese *Bradynema*-Larven, wie alle unter ähnlichen Umständen auftretenden, für die Untersuchung ihres feineren Baues sehr geeignet. In Folge der gleichförmigen Lichtbrechungsverhältnisse der einzelnen Gewebe und ihrer Kerne lassen allerdings die lebenden Würmer nur die groben anatomischen Verhältnisse erkennen; um sie näher zu studiren, verwendete

ich mit verschiedenem Erfolge Essigsäure, Chromsäure, Osmiumdämpfe, oder ließ sie auch manchmal langsam in Wasser absterben, wobei durch eindringende Flüssigkeit die verschiedenen Gewebtheile von einander gesondert werden, und vorher unklare Bildungen oft eine überraschende Deutlichkeit annehmen. Für die jüngsten, durchscheinenden Stadien, auch die noch im Uterus befindlichen, fand ich die Untersuchung in kaltem Sublimat-Essigsäure-Alkohol besonders zweckmäßig. Das Reagens lässt nicht nur die Kerne der verschiedenen Gewebarten so scharf und klar hervortreten, dass man sie zählen könnte, sondern hat auch den weiteren Vorzug, das Präparat auf längere Zeit zu konserviren. Als Fixationsmittel verwendete ich entweder heißes Sublimat, das aber wegen der großen Schwierigkeit, die Würmer mit Karmin oder Hämatoxylin zu färben, sich weniger empfahl, oder Chromosmiumessigsäure. Die intensiv schwarze Färbung aller Fett enthaltenden Theile, welche das letztere Reagens verursacht, ist durch längere Einwirkung von Terpentin leicht zu entfernen. So behandelte Würmer wurden in Menge in Glycerin oder besser Kanadabalsam gebracht, oder zum Schneiden vorbereitet. Zu diesem Zwecke führte ich eine möglichst große Masse von ihnen in Benzol über, dem ein wenig Paraffin von 58° Schmelzpunkt zugesetzt wurde, und ließ dann in einem Uhrsälchen das Benzol bei einer Temperatur von etwa 60° allmählich verdampfen. Die geringe zurückbleibende Paraffinmenge wurde dann in der bekannten Weise in ein warmes, mit Glycerin ausgestrichenes Sälchen gegossen und rasch abgekühlt. So erhielt ich endlich einen kleinen, Tausende von Würmern enthaltenden Paraffinklumpen, der sich bei seiner beträchtlichen Härte mit quergestelltem Messer leicht in Schnittserien von $\frac{1}{750}$ bis $\frac{1}{1000}$ mm Dicke zerlegen ließ.

Das jüngste Larvenstadium.

Unterwerfen wir die Organisation einer eben in die Leibeshöhle eingewanderten Larve einer genaueren Betrachtung (Taf. XXXII, Fig. 75). Der Leib ist drehrund und, besonders beim Weibchen, ziemlich schlank. Von dem stumpf abgerundeten Vorderende an nimmt die Dicke bis etwa zum ersten Viertel der Leibeslänge, da, wo der Exkretionsporus liegt, ein wenig zu, von da ab verjüngt sich der Leib eben so allmählich und endigt hinten mit einem abgestutzten, meist ganz schwach knopfförmig aufgetriebenen Schwanzende. Diese eigenthümliche Bildung des Schwanzes lässt sich schon zu einer noch früheren Zeit an den Embryonen beobachten, wie wir auch sehen werden, dass dieselbe knopfförmige Verdickung später für Larven beiderlei Geschlechts und aller Altersstufen äußerst bezeichnend ist.

Die äußere Umhüllung wird von einer kaum messbaren, schwach lichtbrechenden Chitinhaut gebildet, die über die Stellen, wo After und Exkretionsporus liegen, ohne Durchbohrung hinwegzieht, und nur am Vorderende, der seichten Ektodermeinstülpung entsprechend, die wir am Embryo kennen lernten, einen kurzen stiftförmigen Fortsatz in den Körper hinein entsendet.

Unter dieser dünnen Membran, als deren Matrix es fungiert, liegt das zu dieser Zeit bereits schwer nachzuweisende Ektoderm. Von einer Zellschicht ist überhaupt nichts mehr wahrzunehmen. Das Einzige, woran man die Existenz des ganzen Keimblattes noch erkennen kann, sind seine Kerne, die nach Einwirkung von Sublimatessigsäure als plattgedrückte, der Cuticula dicht anliegende Scheibchen von $3,4 \mu$ Länge sehr deutlich sichtbar werden. Sie enthalten je einen verhältnismäßig sehr kleinen Nucleolus und springen ein wenig gegen die mesodermale Leibeswand vor, während zwischen ihnen die innere Begrenzung des Ektoderms nach der Cuticula zu eingezogen ist, und nur da einigermaßen deutlich in Erscheinung tritt, wo zwei Ektodermkerne nahe bei einander liegen. Am klarsten treten die Kerne im Vorderende hervor, eben so auch in der Rückenlinie des übrigen Leibes. Auf dem Bauche dagegen ist das Ektoderm derartig durch die wuchernden Zellmassen des mittleren Keimblattes an die Cuticula herangedrängt, dass selbst seine Kerne mit Mühe und oft überhaupt gar nicht herauszufinden sind.

Vom Entoderm ist nicht viel zu sagen. Es ist bei *Bradynema*-Larven viel weniger differenzirt, als bei den meisten jungen Nematoden gleichen Alters. Vor Allem fehlt die oft so deutliche zweireihige Anordnung der Darmzellen hier vollkommen und selbst die Zellgrenzen sind nicht nachzuweisen, oder überhaupt nicht vorhanden. Eben so wenig lässt der Darm unserer Würmer ein Lumen erkennen, das ganze Organ ist eben nichts Anderes, als eine langgestreckte, zusammenhängende Plasmamasse, in welcher eine Reihe von 15 bis 20 runden Kernen von 5μ Durchmesser mit ziemlich großem Nucleolus in unregelmäßigen Abständen eingebettet liegen. Am Vorderende vereinigt sich der Darm kurz hinter dem Porus excretorius mit der mesodermalen Zellenmasse des Stomadaeum und hinten mit der kurzen, den Afterdarm bildenden Zellengruppe. Lebende Würmer dieser Stufe sind fast vollkommen durchsichtig, da das ursprünglich im Darne enthaltene Dottermaterial während der letzten Zeit des Aufenthaltes im Uterus aufgebraucht wurde.

Während so das äußere und das innere Keimblatt am Aufbau unserer jungen Larve wenig beteiligt sind, treten die dem Mesoderm

entstammenden Gewebe und Organe immer mehr in den Vordergrund. Die allgemeine Anordnung des Mesoderms ist noch dieselbe, die bei den älteren Embryonen in der Eischale angelegt wurde, d. h. Kopf- und Schwanzende sind völlig von ihm erfüllt, und im übrigen Leibe vertheilt es sich auf eine ventrale und zwei laterale Verdickungen der Leibeshaut. Wo immer seine Gewebe auftreten sind sie durch die besondere Bildung ihrer Kerne von denen der anderen Keimblätter stets leicht zu unterscheiden. Während nämlich die Darmkerne wie die des Ektoderms je ein rundes, von der hellen Kernvacuole scharf gesondertes Kernkörperchen enthalten, zeichnen sich die Mesodermkerne durch den Besitz zahlreicher kleiner Nucleoli aus, so dass sie gleichsam grob punktiert erscheinen. Das erste Viertel des Leibes von der Kopfspitze bis zum Beginn des Darmes durchspannt als ein nach hinten zu etwas erweitertes, walzenförmiges Gebilde ohne deutliches Lumen das Stomadaeum. Weder nach außen, noch nach innen zu ist es durch besonders scharfe und klar hervortretende Kontouren begrenzt, wie ja solche bei unserem Wurme im Zusammenhange mit der rudimentären Beschaffenheit des gesammten Darmapparates auch auf späteren Altersstufen niemals zur Erscheinung kommen. Die meisten anderen Nematodenlarven entwickeln dagegen, wie bekannt, bereits frühe in ihrem Ösophagus ein System kräftiger Radiärmuskeln, die nach innen sowohl wie nach außen von starken Chitinwänden überzogen sind. Derjenige Theil des Stomadaeum, der mit dem Darne in Verbindung tritt, und hinter dem Porus excretorius und dem Nervenring gelegen ist, also dem bei vielen Nematoden entwickelten Bulbus entsprechen würde, unterscheidet sich seinem Gewebe nach durchaus nicht von dem vorderen Theile des Organs; die echt mesodermalen Kerne liegen nur ein wenig dichter und die ganze Stelle ist undeutlich bulbusartig erweitert, so dass an der morphologischen Einheit des gesammten Stomadaeum nicht gezweifelt werden kann. Dem gegenüber behaupten die meisten früheren Beobachter — abgesehen von ihren Ansichten über die Abstammung des übrigen Ösophagus — jedenfalls für diesen letzten Abschnitt eine Entstehung aus dem Entoderm. Besonders HALLEZ legt im Zusammenhang mit seinen phylogenetischen Darlegungen einen besonderen Nachdruck auf seine Angabe, das Nervensystem liege genau an der Stelle, wo der ektodermale mit dem entodermalen Theile des Stomadaeum sich vereinigt. Die Forscher bedenken dabei nicht, wie außerordentlich groß bei fast allen Nematoden die Übereinstimmung ist, welche im Bau der verschiedenen Abschnitte des Ösophagus, besonders in Bezug auf die radialen, in einer körnigen Grundsubstanz eingelagerten Muskelfibrillen hervortritt, eine Übereinstimmung, die

sich mit der Annahme einer Entstehung aus verschiedenen Keimblättern meines Erachtens nicht vereinigen lässt. Überhaupt scheint es mir, dass die muskuläre Natur des Ösophagus auch ohne alle entwicklungsgeschichtlichen Studien von vorn herein auf eine mesodermale Entstehung desselben hätte hinweisen sollen.

Der Nervenring umfasst den hinteren Theil des Schlundes und stellt sich in der Seitenansicht als ein schinkenförmiges, schräg von vorn nach hinten herabziehendes Gebilde dar, an welchem feinere Strukturverhältnisse kaum zu beobachten sind. BÜTSCHLI¹ machte darauf aufmerksam, dass eine gleiche schräge Lagerung des Nervenringes bei allen oder den meisten freilebenden Nematoden auftritt, und bringt dieselbe damit in Zusammenhang, dass der Nervenring auf der Bauchseite direkt in einen nach hinten laufenden Strang ausgehe. In der That sehen wir ein solches Verhalten auch bei unseren *Bradynema*-Larven, nur vereinigen sich hier die beiden Ausläufer erst zu einem dicht vor dem Porus gelegenen Bauchganglion (Taf. XXXII, Fig. 86), von dem aus dann, wie es scheint, der ventrale Längsnerv entspringt. Vielleicht ist die auffallende Schrägstellung auch nur in Folge von Verschiebungen eingetreten, welche durch ungleiche Wachstumsverhältnisse der anliegenden Körpertheile verursacht werden. Haben wir doch bei einer früheren Gelegenheit gesehen, dass das Nervensystem ursprünglich an der Vereinigungsstelle von Darm und Ösophagus gelegen war, bevor es durch die Streckung des letzteren aus jener Lage verschoben wurde.

Auch jetzt noch markirt die Lage des Nervensystems ungefähr die Grenze zwischen den beiden verschiedenen, uns von früher her bekannten Ausbildungsformen der mesodermalen Leibeswand. Wie früher im Bereich der Kopfzellenmasse, so ist jetzt vor dem Nervenringe der zwischen Haut und Stomadaeum befindliche Raum ringsum gleichmäßig von Mesodermgewebe erfüllt, dessen Kerne die des Ösophagus an Größe ein wenig übertreffen, sonst aber von ihnen nicht verschieden sind.

Hinter dem Schlundringe nun ändert sich die Anordnung. In der Bauchlinie liegt hier, wie wir wissen, knapp hinter dem ventralen Ganglion die Stelle des späteren Porus excretorius, ein Punkt, der ja von Anfang an die hintere Grenze der Kopfmesodermmasse bezeichnet hat. Freilich ist auch jetzt noch immer kein eigentlicher Porus vorhanden, denn Cuticula und Ektoderm gehen glatt darüber hinweg. Statt dessen sehen wir einen niedrigen mit der Leibeshöhle in direkter

¹ BÜTSCHLI, Beiträge zur Kenntnis freil. Nematoden, insbesondere des Kieler Hafens.

Verbindung stehenden Spalt von innen her an die Haut herantreten, dessen vordere und obere Grenze vom Darm und den seitlichen Mesodermmassen gebildet werden, während hinter ihm jene polsterförmige Verdickung der Bauchlinie liegt, die wir schon so früh an dieser Stelle entstehen sahen. Es ist aber wohl zu beachten, dass die ganze Bildung nichts weiter darstellt, als einen breiten, flachen Spalt im Mesodermgewebe, dem selbst eine chitinige Auskleidung vorläufig noch fehlt. Der eigentliche chitinige Ausführungsgang bildet sich, wie wir sehen werden, erst zu einer bedeutend späteren Zeit.

Von jenem Zellpolster aus verläuft das mesodermale Bauchband in der alten Weise als eine einfache Zellschicht mit dicht an einander liegenden Kernen von $2,5 \mu$ Durchmesser, die in der Regel die Cuticula direkt zu berühren scheinen, da das Ektoderm hier bis auf das äußerste Maß zurückgedrängt worden ist und nur vereinzelte flache Kerne erkennen lässt.

Dorsal spielt das Mesoderm in dem hinter dem Nervensysteme gelegenen Körperabschnitte immer noch keine Rolle, vielmehr besteht die ganze Rückenwand nach wie vor fast ausschließlich aus einer dünnen Ektodermlage.

Um so mächtiger ist die Entwicklung der seitlichen Mesodermmassen, die hier, direkt hinter dem Nervenringe, so stark nach innen vorgewölbte Polster bilden, dass sie nur durch eine schmale Platte des zusammengedrückten Darmes und Ösophagus von einander getrennt bleiben, eine Bildung, die ja gleichfalls schon bei sehr jungen Embryonen zur Entwicklung kam. Auf dem Rücken verwachsen die beiden Polster und gehen so in das allgemeine Kopfmesoderm über, während auf der Bauchseite das um Vieles kleinere Bauchpolster sich zwischen sie einschleibt, und mit ihnen zusammen den niederen Spaltraum des Porus excretorius entstehen lässt.

Im Schwanzende finden sich Verhältnisse, welche mit den eben beschriebenen eine gewisse Ähnlichkeit besitzen. Hier erhebt sich von der Bauchlinie aus das Proctodaeum als eine kurze, wurstförmige Zellenmasse, deren Elemente sich zu dieser Zeit bereits röhrenförmig zu arrangieren beginnen, und die an ihrem distalen Ende mit dem Darmlumen verwachsen ist. Vor und hinter dieser Zellenmasse zeigt sich die Bauchlinie wiederum, wenn auch in geringerem Maße, polsterförmig verdickt, und verläuft dann bis in das äußerste Schwanzende. Hier hat sich die Anfangs vorhandene solide Mesodermmasse durch einen schmalen, die Spitze jedoch nicht erreichenden Spaltraum in eine obere und eine untere Partie gesondert. Die untere hängt mit der Bauchlinie kon-

tinuirlich zusammen, die obere aber spaltet sich nach vorn zu, um in die letzten Ausläufer der Seitenbänder überzugehen.

Die Leibeshöhle unserer Würmer hat eine nur geringe Ausdehnung und ist überhaupt in der Regel erst nach Einwirkung von wasserentziehenden Reagentien deutlich erkennbar. Außer am Porus excretorius zeigt sie sich für gewöhnlich nur noch im Schwanzende und da, wo die Geschlechtsanlage zwischen Darm und Bauchwand sich einschiebt, als schmaler, von einer Flüssigkeit erfüllter Spaltraum. In allen diesen Räumen nun, aber auch am Rücken und an anderen Stellen zwischen Darm und Leibeswand finden sich oft vereinzelt oder in kleinen Gruppen bei einander liegende Mesodermzellen mit den charakteristischen Kernen. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass solche Zellen sich an irgend einer Stelle vom Mesodermgewebe losgelöst haben und in die Räume der Leibeshöhle eingewandert sind, und wir werden später sehen, dass eine derartige Wanderung von Mesodermzellen im ferneren Verlaufe der histologischen Differenzirung noch eine wesentliche Rolle zu spielen hat.

Über die beiderlei Geschlechtsanlagen der jungen, eben in die Leibeshöhle eingewanderten Larven brauche ich nach dem, was ich über ihre Entwicklung im mütterlichen Uterus gesagt habe, nichts Weiteres hinzuzufügen.

Die weitere larvale Entwicklung.

Ich will nun, um Wiederholungen zu vermeiden, die fernere Entwicklung der Würmer während ihres Lebens in der Leibeshöhle des Aphodius in der Weise darstellen, dass ich zunächst die Umwandlungen der Körperform, dann die weiteren Schicksale der Leibeswand und die Entstehung der Muskulatur, und endlich die Ausbildung der Geschlechtsapparate im Zusammenhange bespreche.

Die Larven unseres *Bradynema* besitzen jetzt so wenig, wie zu irgend einer Zeit ihres Lebens eine mit dem Darne verbundene Mundöffnung. Die gesammte Nahrungsaufnahme muss also durch die Körperdecken hindurch auf osmotischem Wege erfolgen, eine Nahrungsquelle, die für die jungen Würmer nichts weniger als unzureichend ist; denn mit ihrer Hilfe wachsen sie nicht nur auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Größe heran, sondern füllen auch noch ihren Darm, der im Uterus zuletzt ganz durchsichtig geworden war, in immer steigendem Maße wieder mit Dotterkugeln, bis sie zuletzt dunkel und undurchsichtig erscheinen. Dabei ändert sich im Verlaufe des Wachsthums die Körperform bedeutend und zwar in einer Weise, die in beiden Geschlechtern nicht unerheblich verschieden ist. Hauptsächlich wird sich

diese Differenz auf die geschlechtlichen Besonderheiten zurückführen lassen, denn wir werden sehen, dass der sich mächtig entwickelnde Hoden der Männchen einen wesentlichen Einfluss auf die Gestaltung des Leibes gewinnt, während beim Weibchen mit seiner unbedeutenden Genitalanlage davon nicht die Rede sein kann.

Anfangs lag die Stelle der größten Körperdicke in der Höhe des Porus excretorius. Diese größte Breite, die im Uterus immer geringer wurde und zuletzt von 23 auf 12,5 μ herabgestiegen war, beginnt jetzt nach dem Übertritt in die Blutflüssigkeit des Käfers im Einklang mit dem allgemeinen Körperwachsthum wieder zuzunehmen. Da aber die Dicke des übrigen Leibes in noch stärkerem Maße wächst, so kommt es, dass bei einer Gesamtlänge von 340 μ der Wurm eine gleichmäßig cylindrische Gestalt mit einer Breite von 18 μ erreicht hat, und nur am Kopf- und Schwanzende eine Verjüngung aufweist. Beobachten wir nun zunächst die Entwicklung der Leibesform im männlichen Geschlechte (Taf. XXXII, Fig. 76—79), so sehen wir, dass hier mit der Ausbildung der cylindrischen Gestalt die Ungleichheit des Dickenwachstums noch nicht ihr Ende gefunden hat. Der Hoden ist nämlich zu dieser Zeit nach beiden Seiten beträchtlich in die Länge gewachsen, ohne allerdings den Enddarm bereits völlig erreicht zu haben, und beginnt durch die fortgesetzte intensive Vermehrung seiner Zellen den Leib des Wurmes zu erweitern. Thiere von 380 μ Länge sind in Folge dessen am Porus excretorius 20, in der Leibesmitte aber bereits 24,5 μ breit, ein Verhältnis, welches im weiteren Verlaufe immer stärker hervortritt und dadurch zu einer für die Männchen höchst charakteristischen Leibesform hinleitet. Wenn diese letztere ihre volle Ausbildung erlangt hat, was etwa bei einer Körperlänge von 420—440 μ der Fall ist, so nimmt der leicht ventral gekrümmte Leib des Thieres bis etwa hinter die Mitte gleichmäßig bis auf 30 μ zu, verjüngt sich von da bis zum After sehr schwach und geht dann ziemlich plötzlich in das schlanke, am Ende wie immer leicht verdickte Schwanzende über. Der Hoden, dessen mächtiger Entfaltung der Körper diese seine Form verdankt, besitzt zu dieser Zeit bei beträchtlicher Breite eine Länge von 230 μ , die größte, die er überhaupt erreicht, und ist an seinem hinteren Ende mit dem Afterdarm in Verbindung getreten. Schon wenn der Wurm auf 390 μ herangewachsen ist, beginnt im hinteren Ende des Hodens die Bildung von feinpunktirtem Sperma, das sich durch seine hellbräunliche Färbung von den weißen, durchscheinenden Zellmassen des übrigen Hodens abhebt. Die Samenbildung schreitet von hinten nach vorn zu fort, und wenn sich endlich der ganze Inhalt des Hodens in die dichte, feinkörnige Spermamasse verwandelt hat, so ist es natürlich, dass

der von ihm beanspruchte Raum gegen früher erheblich geringer geworden ist. So kommt es dass, während das Wachsthum des Wurmes fortschreitet, die Länge des Hodens nicht nur relativ, sondern auch absolut zurückgeht, und endlich, wenn alles Material zu Sperma geworden ist, nicht mehr beträgt, als nur noch 150μ . Die charakteristische Gestalt der Männchen verschwindet mit der Reduktion des Hodens rasch. Unter günstigen Verhältnissen wachsen sie im Aphodius noch bis auf 490μ heran und besitzen dann wieder einen gleichmäßig cylindrischen Leib von 24μ Breite. Der Darm ist dann seiner ganzen Länge nach dicht mit Fettkugeln gefüllt, und da auch der Hoden jetzt nicht mehr so hell ist, wie früher, so ist das Aussehen der Thiere ein recht dunkles und undurchsichtiges.

Die Entwicklung der Leibesform bei den Weibchen (Taf. XXXII, Fig. 80—83) ist abweichend, aber nicht weniger eigenthümlich. Auch hier macht das anfängliche Überwiegen des Kopfes bald einer gleichmäßigen Leibesdicke Platz, ohne dass es jedoch wie beim Männchen zu einer Auftreibung der Körpermitte käme. Die Geschlechtsanlage bleibt noch längere Zeit nach dem Auswandern aus dem Uterus unverändert und beginnt überhaupt erst zu wachsen, wenn der Wurm bereits eine Länge von 320μ erreicht hat. Es scheint, dass dieses Wachsthum ausschließlich in der Richtung gegen das Schwanzende erfolgt, denn bei älteren Thieren liegt die Geschlechtsanlage, die vorher fast genau die Mitte einnahm, dem Schwanzende immer bedeutend genähert. So wächst der Wurm, ohne seine Gestalt wesentlich zu verändern, bis zu einer Länge von 430μ und einer größten Breite von 26μ heran, worauf ziemlich unvermittelt knapp hinter der Körpermitte eine breite, gürtelförmige Anschwellung auftritt, die einen Durchmesser von 36μ erlangt. Die mesodermale Leibeswand ist im Bereiche des Gürtels ein wenig verdickt, ohne aber dadurch die ganze Anschwellung zu verursachen, denn auch der Darm zeigt in dieser Gegend eine beträchtliche Erweiterung. Eben so wenig ist es etwa eine mächtige Entwicklung des Geschlechtsapparates, dem die sonderbare Bildung zuzuschreiben wäre, denn die Genitalanlage, die jetzt eine Länge von 90μ besitzt und in ihrer Mitte eine Einschnürung aufweist, liegt erst hinter der Anschwellung und ragt höchstens mit ihrem vordersten Theile in dieselbe hinein. Eben so rasch, wie sie gekommen, verliert sich die Gürtelanschwellung wieder, denn schon bei einer Länge von 450μ ist sie in der Regel spurlos verschwunden. Die Thiere ähneln dann in ihrer äußeren Form den Männchen gleicher Größe, die ja ebenfalls wieder eine einförmig cylindrische Gestalt besitzen. Nur erreichen sie eine nicht unbeträchtlich größere Länge als jene; die

längsten, die mir im Leibe des Käfers aufgestoßen sind, maßen 530 μ .

Die Körperwandungen erfahren während des Lebens im Käferleibe weitgehende Differenzirungen. Das Ektoderm, welches noch immer den ganzen Leib gleichmäßig umhüllt, ist durch das fortgesetzte Wachstum und die damit verbundene Theilung seiner Elemente immer dünner geworden und am Ende der Periode überaus schwer nachweisbar. Nur an Osmiumpräparaten, die mit Safranin gefärbt und sehr sorgfältig mit saurem Alkohol ausgewaschen wurden, so dass alles Gewebe völlig entfärbt wird mit Ausnahme der chromatischen Bestandtheile der Kerne, gelang es mir die Kerne des Ektoderms aufzufinden (Taf. XXXII, Fig. 86). Es zeigen sich dann, direkt unter der Cuticula liegend, kleine, längliche Bläschen von 1,5 bis 2 μ , die sich durch ihre helle Farbe von dem umliegenden, osmiumgebräunten Gewebe abheben, und in ihrer Mitte ein winziges rothes Pünktchen enthalten, den durch das Safranin gefärbten Nucleolus. Trotz seiner geringen Mächtigkeit ist das Ektoderm aber immer noch thätig und bildet ganz allein die gesammte Cuticula. Dieselbe wächst Anfangs zu einer homogenen Schicht von 0,9 μ heran, von da ab jedoch bleiben die jüngeren Theile durch eine allmählich immer schärfer hervortretende Grenzlinie von der ersten Schicht getrennt. Zuletzt sind beide Schichten nicht unwesentlich von einander verschieden. Nicht nur dass die innere, die nun bis auf 1,7 μ zugenommen hat, ein geringeres Lichtbrechungsvermögen zeigt, als die äußere; sie ist an einer beschränkten Stelle, am Porus excretorius, sogar durch einen deutlichen Zwischenraum von der Außenschicht getrennt. Letztere geht nämlich immer noch glatt über den Porus hinweg, die innere Cuticularschicht jedoch zeigt sich an dieser Stelle deutlich, und ziemlich tief nach innen eingezogen. Der Zusammenhang zwischen den beiden Schichten ist für gewöhnlich ein ziemlich fester. Lässt man jedoch die Würmer in Wasser langsam absterben, so zeigt sich schon am folgenden Tage, dass bei den meisten eine künstliche Häutung eingetreten ist, indem die beiden Cuticularschichten sich ihrer ganzen Fläche nach von einander gelöst haben, und die abgestoßene Haut trägt an ihrer Vorderspitze ein kurzes, nach innen gerichtetes, der Mundhöhle entsprechendes Chitinstäbchen. Zur freiwilligen Häutung schreiten die Würmer, wie es scheint, erst wenn sie das parasitische Leben mit dem Aufenthalt im Freien vertauscht haben.

Die Entwicklung der Muskulatur und des übrigen Theiles der mesodermalen Leibeswand zu verfolgen, bot beträchtliche Schwierigkeiten. Zwar gehört *Bradynema* wegen der Möglichkeit, alle Stadien in beliebiger Menge zu erhalten, immerhin noch zu den günsti-

geren Objekten. Dem standen jedoch die außerordentliche Kleinheit der zu beobachtenden Gebilde und die schwammige, nicht in deutliche Zellen geschiedene Struktur des mesodermalen Gewebes gegenüber, sowie endlich auch der Umstand, dass ich mich nirgends auf die Untersuchungen früherer Autoren zu stützen vermochte.

Ich verwendete für meinen Zweck als Konservierungsmittel ausschließlich Chromosmiumessigsäure und studirte so behandelte Würmer sowohl in toto, als auch auf sehr dünnen Längs- und Querschnitten, die nach der früher angegebenen Methode hergestellt wurden. Die besten Resultate jedoch erhielt ich dadurch, dass ich die eben in den noch flüssigen Balsam gebrachten Würmer durch fortgesetztes Klopfen auf das Deckgläschen zertrümmerte, eine Methode, durch welche es mir in einigen besonders glücklichen Fällen gelang, den ganzen Umfang der Leibeswand zu einer Fläche ausgebreitet zu erhalten, die dann ein Studium ihrer Zusammensetzung mit ausgezeichnete Klarheit gestattete.

Als wir den Entwicklungszustand des Mesoderms zum letzten Male einer Betrachtung unterzogen, also zur Zeit des Auskriechens aus dem Uterus, waren seine Elemente noch alle unter einander gleich, besonders die Kerne zeigten an allen Stellen eine übereinstimmende, charakteristische Bildung. Auch sahen wir, dass der Zusammenhang des Mesoderms sich zu lockern begann, und einzelne Zellen wandernd in die verschiedenen Spalträume der Leibeshöhle eingedrungen waren. Durch derartige wandernde Mesodermzellen wird nun im weiteren Verlaufe in nicht allzu langer Zeit die ganze Leibeshöhle mit allen ihren Theilen zum Verschwinden gebracht. Vor Allem ist es das dorsale Mittelfeld, das jetzt, nachdem es so lange Zeit hindurch fast ausschließlich vom Ektoderm gebildet wurde, endlich eine, wenn auch nicht besonders mächtige, mesodermale Wandung erhält. Es verlaufen demnach unter der Hautschicht unserer Würmer nunmehr vier in das Innere des Leibes vorspringende Längsbänder von mesodermalem Gewebe, zwei schwächere mediane und zwei stärkere und breitere in den Lateralfeldern (Taf. XXXII, Fig. 88). Alle vier Bänder berühren mit ihrer inneren Begrenzung den Darm, so dass derselbe von den Seiten her zusammengedrückt erscheint, ein Verhalten, welches im Vordertheile des Leibes, wie wir wissen, schon seit lange und in viel stärkerem Maße bestanden hat. Aber auch die Zwischenräume zwischen den vier Längswülsten sind nicht leer, vielmehr findet sich in ihnen ein sehr lockeres maschiges Gewebe, welches gleichfalls bis dicht an den Darm herantritt und wohl zweifellos ebenfalls mesodermaler Natur ist. Im Leben dienen diese mit lockerem Gewebe erfüllten Räume in gleicher Weise wie der Darm zur Aufspeicherung stark lichtbrechender, auch in chemischer Hinsicht mit

denen des Darmes völlig übereinstimmender Fettkugeln, wie LEUCKART in ganz analoger Weise auch für die parasitirenden Larven von *Allantonema* und *Sphaerularia* beschrieben hat. Während so diese lockeren, hellen Gewebsmassen ihrer Entstehung wie ihrer Bedeutung nach die Rolle eines Mesenchyms versehen, haben wir in den vier Längswülsten des Leibes dasjenige Material zu erblicken, aus welchem nicht nur die gesammte Muskulatur hervorgeht, sondern auch jene Bildungen ihren Ursprung nehmen, die man seit langer Zeit als die Längslinien der Nematoden bezeichnet hat.

Untersucht man eine ganz junge, noch durchsichtige Larve in der Profillage bei sehr starker Vergrößerung, und stellt dann den Tubus scharf auf die Oberfläche des Wurmes ein, so findet man in der Mittellinie des Leibes vereinzelt große Zellen mit scharf hervortretenden Kernen. Von denen des übrigen Mesoderms unterscheiden sich diese Kerne nicht nur durch ihre auffallende Größe, — sie erreichen einen Durchmesser von $5\ \mu$ —, sondern auch durch ihre scharf kontourirte Kernmembran und den kompakten, central gelegenen Nucleolus; gleichwohl kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie aus gewöhnlichen Mesodermkernen hervorgegangen sind. Waren die auffallend großen Zellen Anfangs nur in geringer Anzahl vorhanden, so vermehren sie sich während des fortschreitenden Wachstums in ziemlich rascher Folge. Aus dem häufigen Auftreten des Stadiums mit zwei Nucleolus geht einerseits hervor, dass die Kerne selbst in lebhafter Theilung begriffen sind, vermuthlich kommen auch neu aus dem Mesoderm entstandene hinzu, und so bildet sich allmählich eine genau in der Mittellinie der Seite vom Kopf bis zum Schwanz verlaufende Zellreihe (Taf. XXXII, Fig. 84 *l₂r*). Wie die Kerne derselben von denen des übrigen Mesoderms erheblich verschieden sind, so lassen auch die zugehörigen Zellkörper eine besondere Bildung erkennen. Einerseits ist ihr Plasma ein wenig, aber ganz deutlich dichter und körniger, als das der umgebenden Gewebe, und andererseits ist im Gegensatz zu der schwammigen Struktur der übrigen Mesodermmassen eine jede Zelle von einem hinreichend scharfen Kontour ringsum abgegrenzt. Gewöhnlich sind die Umrisse dieser sich dicht berührenden und gegen einander abgeplatteten Zellen rundlich, öfters aber, und besonders in älteren Zuständen des Gebildes, zeigen einzelne von ihnen unregelmäßige, zackige Fortsätze, welche in dieser oder jener Richtung vom Zellkörper ausstrahlen und auf eine amöboide Beweglichkeit hindeuten scheinen. Selbstverständlich verläuft auf der anderen Seite des Thieres eine genau eben solche Zellenreihe, wie man durch vorsichtiges Senken des Tubus auf die gegenüberliegende Körperwand mit Leichtigkeit konstatiren

känn. Hingegen vermochte ich nicht darüber ins Klare zu kommen, ob dasselbe Gebilde auch in der Rücken- und Bauchlinie wiederkehre, so naheliegend auch eine solche Annahme nach den späteren Befunden erscheinen muss. Es gelingt kaum jemals, die Würmer in eine andere als die Seitenlage zu bringen, und in dieser verhindern die darüber liegenden, ähnlichen Mesodermkerne das Zustandekommen eines klaren Bildes. Immerhin habe ich oft genug große, denen der Seitenreihen ganz ähnliche Kerne in den Medianlinien gesehen, so dass ich das Vorhandensein analoger Zellreihen in denselben für gesichert halten darf, wenn auch vielleicht zeitlich ein Unterschied in ihrer Bildung bestehen mag. Zu einer etwas späteren Zeit, wenn die Larven beiderlei Geschlechts eine Länge von etwa 420μ erreicht haben, sind jedenfalls vier, unter einander völlig ähnlich gebaute und den vier ursprünglichen Längswülsten des Mesoderms entsprechende Zellreihen vorhanden. Ihr Aussehen hat sich gegen früher allerdings einigermassen verändert. Die Zellen, die sich Anfangs dicht berührten, bis zur gegenseitigen Abplattung, sind in der Längsrichtung aus einander gewichen, so dass zwischen ihnen kurze, von lockerem Mesenchymgewebe erfüllte Intervalle aufgetreten sind. Nur da, wo beim Weibchen die Leibesmitte zu einem breiten Gürtel angeschwollen ist, hat sich auffallenderweise der innige Zusammenhang der Zellen erhalten, während man doch eigentlich das Gegenteil vermuthen sollte (Taf. XXXIII, Fig. 85 *l*zr). Die Zellen berühren sich hier mit breiter Fläche und zeigen überhaupt gerade, äußerst scharf gezogene Kontouren, nicht wenig dadurch von denen des übrigen Leibes verschieden, die ausnahmslos eine zackige, rhizopodenähnliche Gestalt angenommen haben. Zu dieser Zeit sind auch die charakteristischen Mesodermkerne mit zerstreutem Chromatin, wie ich sie für die jungen Larven beschrieb, überall verschwunden; offenbar sind sie insgesamt in die beträchtlich größeren der Längsreihen übergegangen. Nur in den beiden Körperenden finden sich noch kleine, den früheren ähnliche Kerne, aber auch deren Chromatin hat sich jetzt zu runden Kernkörperchen zusammengeballt.

Die wichtigsten und bedeutungsvollsten Veränderungen aber sind mit den beiden Medianreihen vor sich gegangen. Sie bestehen nämlich nicht mehr aus je einer einfachen Reihe hinter einander liegender Zellen, wie dies bei den Lateralreihen noch jetzt der Fall ist, sondern einzelne ihrer Zellen haben sich quer zur Längserstreckung getheilt und dadurch eine völlig neue Konfiguration des ganzen Organs entstehen lassen (Taf. XXXIII, Fig. 85). Symmetrisch rechts und links, wie die Zähne am Rostrum eines Sägefisches, sitzen jetzt der geraden Mittelreihe in regelmäßigen Abständen kurze Querfortsätze an, die an

ihrem Ende jedes Mal einen Kern tragen, während die Verbindungsbrücke durch das zugehörige Zellplasma gebildet wird. Nach außen sind die neuen Kerne, die in Bau und Größe übrigens mit denen der Mittelreihe völlig übereinstimmen, nur von einem schmalen Plasma-saum umgeben, und dieser ist noch dazu von einer nichts weniger als regelmäßigen Form. Denn gleich den anderen Zellen besitzen auch die neuentstandenen eine wechselnde, amöboide Gestalt mit unregelmäßigen, breiten oder schmalen Fortsätzen, welche in mannigfacher Weise die Zellen unter einander verbinden und sogar ein feines Netz von Plasmafäden nach den Lateralfeldern hinüber zu spannen vermögen.

Einen ganz ähnlichen Umbildungsprocess, wie wir ihn soeben an den Medianreihen verfolgen konnten, machen nach einiger Zeit die Lateralreihen durch. Derselbe führt auch hier zur Bildung einer mittleren Reihe und zweier seitlich davon gelegenen, aber der Zusammenhang der einzelnen Reihen ist hier von Anfang an ein weit loserer, als es bei den Medianreihen der Fall war. Denn an Stelle der verhältnismäßig breiten Plasmabrücken, durch welche dort die Nebenkerne mit der Stammreihe verbunden wurden, findet sich zwischen den entsprechenden Gebilden des Lateralfeldes nur ein dünnes Netz unregelmäßiger Pseudopodien.

Bald nachdem das zuletzt beschriebene Entwicklungsstadium erreicht wurde, kommt es zur Anlage der ersten fibrillären Muskelbildungen. Bei dem Interesse, welches gerade dieser Moment in der Entwicklungsgeschichte unserer Würmer einflößen muss, halte ich es für geboten, den Bau der ganzen Leibeswand des betreffenden Stadiums, wie er sich an Zertrümmerungspräparaten oft so hübsch beobachten lässt, einer eingehenderen Schilderung zu unterwerfen (Taf. XXXII, Fig. 87). Wir sehen, dass die Leibeswand durch scharf hervortretende Grenzen der Länge nach in vier parallele, genau gleich breite Portionen abgetheilt wird, von denen je zwei gegenüberliegende eine übereinstimmende Bildung erkennen lassen.

Jedes der beiden Seitenfelder hat eine Breite von 17μ und besteht aus drei, ziemlich deutlich von einander geschiedenen Kernreihen, von denen die mittlere etwa doppelt so viel Kerne enthält, als jede der beiden äußeren. Die Kerne haben einen Durchmesser von $3,5 \mu$, enthalten außer einem runden Nucleolus ($0,9 \mu$) eine Menge fein vertheilten Chromatins und sind von unregelmäßig gestalteten, zackigen Plasmamassen umgeben. Zellkontoure fehlen durchaus, vielmehr stehen die sämtlichen Plasmaleiber, die übrigens um die randständigen Kerne gewöhnlich beträchtlicher entwickelt sind, als um die der

Mittelreihe, durch schmale oder breite Pseudopodien der wechselndsten Gestalt mit einander in Verbindung. In den dadurch gebildeten Lückenträumen gewahrt man ein noch viel feineres, helles Maschengewebe, aber ohne Kerne, wie es in gleicher Weise alle Lücken und Spalten des Wurmleibes erfüllt.

Die Grenze, welche das Seitenfeld beiderseits gegen die anliegenden Medianfelder scheidet, ist, wie bereits erwähnt, von auffallender Schärfe. Es kommt überhaupt nicht zu einer Berührung zwischen den beiderlei Gebilden, vielmehr bleiben diese durch einen schmalen Spaltraum von einander getrennt, der nur von vereinzelt und ganz schwachen Fäserchen überbrückt wird. So ist es denn die Cuticula allein, auf der der Zusammenhang zwischen den Theilen beruht, eine Verbindungsweise, welche bei der geringen Stärke der Haut selbstverständlich an Festigkeit viel zu wünschen übrig lässt. Besonders daran kann man die Schwäche dieser Verbindung recht deutlich erkennen, dass bei Zertrümmerungspräparaten die Leibeswand fast ausnahmslos längs jener dünnen Grenze zerrissen ist.

Die Medianfelder, die sich dorsal wie ventral in keiner Weise von einander unterscheiden, haben genau dieselbe Breite wie das Seitenfeld, nämlich 17μ . Aber die Differenzirung zwischen den drei Kernreihen ist hier wesentlich weiter vorgeschritten, so weit, dass es Anfangs schwer hält, die Züge der früheren Gruppierung in der jetzigen Bildungsweise des Medianfeldes wiederzufinden. Zunächst sehen wir von den früheren Kernreihen überhaupt nur die beiden äußeren. Dieselben laufen jetzt rechts und links dicht am Rande des Medianfeldes entlang und enthalten in Abständen von ca. 15μ große, denen des Seitenfeldes sehr ähnliche Kerne, deren Anordnung in so fern von der früheren abweicht, als sie jetzt nicht mehr beiderseits symmetrisch, sondern alternirend stehen, so das jedes Mal ein Kern der einen Seite mit einem Zwischenraum der anderen Seite zusammenfällt. So zeigen sich die Kerne unserer Längsreihen im Ganzen wenig verändert. Dem gegenüber sind die zackigen rhizopodenähnlichen Zellkörper, die früher eine so bedeutende Rolle spielten, jetzt anscheinend verschwunden und der ganze Streifen hat ein gleichartiges, helles Aussehen angenommen. Statt dessen erkennen wir jetzt an seiner Außenfläche ein feines, je nach dem Entwicklungsgrade mehr oder weniger deutlich hervortretendes System von parallelen Längslinien. Diese zarten Striche, etwa 10 bis 12 an der Zahl, sind der optische Ausdruck eines Bündels schmalen, der Cuticula dicht anliegender Fibrillen, welche das grobmaschige Gewebe des Medianfeldes nur schwach durchschimmern

lassen und, wie ich nicht näher zu begründen brauche, nichts Anderes sind, als die Muskelfibrillen unserer Würmer.

Da jedes dieser Muskelbänder eine Breite von 6μ besitzt, so bleibt zwischen ihnen ein Raum von etwas geringerer Breite, in welchem wir nach unseren früheren Erfahrungen die zuerst angelegte Stammreihe des Medianfeldes vermuthen müssen. In der That erkennen wir zwischen den Muskelbändern in ziemlich regelmäßigen, kurzen Intervallen breite Plasmabrücken von unregelmäßiger Gestalt, aber die früher so auffälligen großen Kerne sind daraus verschwunden. Erst bei genauer Betrachtung entdeckt man in der Substanz der Brücken eine ziemliche Menge kleiner, wenig hervortretender Kerne von 2μ Durchmesser, deren Chromatin in lauter Bröckchen aufgelöst ist, wie bei den Mesodermkernen der jungen Larven. Niemand wird daran zweifeln, dass diese kleinen Kerne durch Theilung aus den Kernen der früheren medianen Längsreihe hervorgegangen sind.

Nach der besonderen Stellung, die Kopf- und Schwanzende in Bezug auf das Verhalten ihres mesodermalen Gewebes von jeher eingenommen haben, kann es uns nicht befremden, hier auch jetzt ein etwas abweichendes Verhältnis vorzufinden. Wie im Inneren der beiden Leibesenden die Längswülste unter einander zu kompakten Mesodermmassen verschmelzen, so sehen wir hier auch oberflächlich statt einer deutlichen Reihenbildung der Kerne unregelmäßige, zusammengeflossene Zellkomplexe auftreten (Taf. XXXIII, Fig. 85). Nur die Zellen der Medianlinien behalten im Vorderende ihre reihenförmige Anordnung bei und werden dorsal wie ventral durch drei oder vier große, den ganzen Raum zwischen Schlund und Cuticula erfüllende Plasmamassen repräsentirt (Taf. XXXII, Fig. 86). Selbstverständlich aber bilden sich hier sowohl, wie im Schwanzende die Fibrillenbänder der Muskulatur in ganz derselben Weise aus, wie dies in den mittleren Körperabschnitten geschieht.

Es erübrigt noch, im Zusammenhange mit der Leibeswand die Bildung eines weiteren mesodermalen Organs, des Exkretionsgefäßes zu besprechen. Der spaltförmige Fortsatz der Leibeshöhle, den wir bei der jungen Larve an der Stelle des Porus excretorius fanden, schließt sich allmählich, indem die umgebenden Gewebsmassen von den Seiten her wie auch in dorsoventraler Richtung zusammenrücken (Taf. XXXII, Fig. 86 *pe*). Endlich scheiden sie ein dünnes Chitinrohr an ihrer Innenfläche aus, den definitiven Exkretionsgang, dessen Mündung, wie wir oben gesehen haben, vorläufig noch durch die äußere Cuticularschicht verschlossen und erst nach der Abstoßung derselben völlig geöffnet wird.

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane über. Die Hodenanlage des Männchens zeigt schon beim Übertritt in die Leibeshöhle eine gewisse Entwicklung. Aus der ursprünglichen dreikernigen Anlage ist eine wurstförmige, aus 10 bis 20 Zellen bestehende Masse entstanden, die an beiden Enden je einen Terminalkern aufweist und ungefähr in der Leibesmitte ihres Trägers liegt (Taf. XXXI, Fig. 74). Das ganze Gebilde wird von derselben Tunica propria umhüllt, die auch die erste Anlage umschloss, nur dass sie jetzt natürlich bedeutend an Ausdehnung gewonnen hat, und in der ihre Innenfläche auskleidenden dünnen Plasmanschicht in großen Zwischenräumen einzelne Epithelkerne enthält. Diese letzteren gleichen den Terminalkernen, abgesehen von ihrem größeren Durchmesser, der sich durch den auf sie wirkenden Druck leicht erklärt, vollkommen; und dass sie thatsächlich von den beiden Terminalkernen abstammen, kann um so weniger zweifelhaft sein, als man dieselben öfters in Theilung antrifft. Auch hier, wie bei fast allen im *Bradynema*-Leibe stattfindenden Kerntheilungen, spielt das bekannte Stadium mit zwei Nucleolis, wie aus seiner relativen Häufigkeit hervorgeht, die Hauptrolle. Sehr viel seltener kommen Terminalkerne mit Äquatorialplatte oder solche mit zwei Tochterplatten zur Beobachtung. Dem gegenüber scheint bei der Vermehrung der Keimzellen das viel genannte charakteristische Theilungsstadium nicht aufzutreten, wie es ja auch im Ovarium des alten *Bradynema*-Weibchen fehlt. Hier ist es ein Zerfall des Nucleolus in zahlreiche kleine Chromatinkörnchen, welcher die Bildung der karyokinetischen Figuren einleitet und schließt. Nach der Theilung wachsen die beiden neu entstandenen Keimzellen im Hoden der jungen Männchen rasch und fast wieder zur Größe der Mutterzelle heran, so dass zu einer Zeit, in welcher der Hoden schon 25 bis 30 Zellen enthält, nicht nur alle Kerne von übereinstimmender Größe sind, sondern auch mit einem Durchmesser von $3,5 \mu$ nicht allzu weit hinter dem des ersten Keimkernes zurückbleiben.

Nun aber ändert sich das Verhältnis. Es beginnen nämlich jetzt am hinteren Ende des Hodens gleichzeitig eine größere Anzahl von Zellen sich zu theilen, wachsen aber, nachdem der Vorgang beendet und die Bläschenform der Kerne wiederhergestellt ist, nicht wieder zur ursprünglichen Größe heran, sondern erfüllen nunmehr als kleinere Zellen mit Kernen von nur $2,3 \mu$ Durchmesser den hinteren Theil des Hodens (Taf. XXXIII, Fig. 93). Nach einer Ruhepause beginnt das Spiel von Neuem, und es theilen sich nun, wiederum gleichzeitig, die hinteren Portionen sowohl der neugebildeten kleinzelligen Hodenhälfte, als auch der vorderen. Es findet sich also während dieses

Vorganges im Vordertheile des Hodens eine Anzahl Zellen erster Größe, dann folgt eine Zone mit karyokinetischen Figuren, darauf ruhende Zellen zweiter Größe und wieder Karyokinesen. Ist auch dieser Vorgang beendet, so enthält der Hoden natürlich dreierlei Kerne, von denen die zuletzt entstandenen Kerne dritter Größe einen Durchmesser von $4,7 \mu$ besitzen. Die Anzahl der Kerne zweiter Größe ist jetzt ungefähr dieselbe wie auch vor der Theilung; zwar wurde ein beträchtlicher Theil des ursprünglichen Bestandes in die dritte Größe verwandelt, aber wir haben ja gesehen, dass zum Ersatz des Verlustes der vorderste Theil des Hodens neue Kerne der zweiten Größe geliefert hat. Während der Pause vermehren sich auch die Kerne der ersten Größe wieder, und so folgt Theilungsperiode auf Theilungsperiode, bis endlich im Hinterende des Organs das Sperma zu Stande gekommen ist, und gleichzeitig die fernere Vermehrung des Ausgangsmaterials, der Kerne erster Größe, ihr Ende erreicht hat. Nicht immer allerdings folgen sich die einzelnen Theilungsperioden so genau, wie ich es eben geschildert habe, sondern häufig genug findet man Hoden, von denen einzelne Abschnitte in lebhafter Theilung begriffen sind, während in anderen Kerne verschiedener Größe in Ruhe neben einander liegen. Zuweilen aber, wenn der ganze Vorgang sich sehr regelmäßig abspielt, kann man noch die ruhenden Kerngruppen vierter und fünfter Größe mit Sicherheit von den dazwischen liegenden Theilungszonen unterscheiden (Taf. XXXIII, Fig. 94). Weiterhin jedoch verwischen sich die Grenzen in Folge der sehr geringen Größe der Kerne. So ist es mir auch nicht gelungen, die Anzahl der Theilungen festzustellen; mehr als fünf sind es auf jeden Fall, und ich vermute, dass sich ihre Zahl auf neun oder zehn belaufen möge. Eben so wenig vermochte ich zu entscheiden, ob auch hier der Bildung des definitiven Sperma eine Viertheilung vorhergeht, was ja nach den neuerlichen Darlegungen O. HERTWIG'S über die fundamentale Bedeutung dieser Viertheilung kaum zweifelhaft erscheinen kann. An konservirten Präparaten ist wegen der übermäßigen Kleinheit der Objekte und der gleichmäßig intensiven Färbung aller Chromatingebilde, der ruhenden sowohl wie der mitotischen, kein Aufschluss über die letzten Vorgänge zu erhalten. Dagegen dürften die am lebenden Thiere zu beobachtenden Verhältnisse einigermaßen für eine Viertheilung sprechen. Während nämlich im Leben der ganze übrige Hoden gleichmäßig hell durchscheinend aussieht, indem bei der gleichen Lichtbrechungsstärke seiner Elemente kaum Kerne, geschweige denn Zellgrenzen sichtbar werden, hebt sich der hintere, spermaführende Theil des Hodens durch seine bräunliche Färbung und feine, äußerst dichte Punktirung sehr deutlich

ab. Die Grenze zwischen beiden Regionen tritt meist ziemlich scharf hervor, in anderen Fällen aber, vermuthlich während der Viertheilungsperiode selbst, befindet sich zwischen beiden noch eine schmale, in Färbung und Lichtbrechung etwa die Mitte haltende Zone. Die Spermaelemente selbst gleichen den Samenkörperchen, die wir im Receptaculum des Mutterthieres fanden, vollkommen. Wie jene besitzen sie die geringe Größe von $0,6 \mu$ und bestehen, nach ihrem Verhalten den Farbstoffen gegenüber zu schließen, fast ausschließlich aus chromatischer Substanz.

Von der Zeit an, zu welcher im hintersten Abschnitte zuerst Sperma gebildet wird, hört der ganze Hoden zu wachsen auf. Die Kerne erster Größe vermehren sich nicht mehr und werden rasch aufgebraucht; ihnen folgen die Kerne zweiter Größe, und so fort, bis endlich der ganze Inhalt des Hodens aus reinem Sperma besteht.

Derjenige Theil des männlichen Genitalsystems, der aus der Keimzelle der primären Geschlechtsanlage entstammt, hat somit sein Schicksal vollendet; sehen wir nun, was aus den beiden Terminalzellen geworden ist. Dass dieselben sich mehrfach theilen, um Kerne an die Innenschicht der Tunica propria abzugeben, wurde bereits erwähnt. Mit dem Aufhören des Hodenwachsthums findet diese Funktion der Terminalkerne natürlich von selbst ihr Ende, und wir sehen den vorderen der Beiden lange Zeit hindurch unthätig an der Spitze des Organs liegen. Erst gegen das Ende des parasitischen Lebens beginnt er in der Regel sich von Neuem zu theilen und bildet dann oft eine kleine Gruppe an der Hodenspitze angehäufter Zellen von wechselnder Anordnung (Taf. XXXIII, Fig. 95 *tgr*).

Weit wesentlicher für die Entwicklung des Geschlechtsapparates ist die Bedeutung des hinteren Terminalkernes. Dieser hat schon lange, bevor der Hoden seine größte Ausdehnung gewann, durch wiederholte Theilungen eine kleine Anzahl dicht bei einander liegender Zellen aus sich entstehen lassen, die zusammen eine kurze, walzenförmige, gegen das Hinterende des Hodens scharf abgesetzte Masse bilden (Taf. XXXII, Fig. 84; Taf. XXXIII, Fig. 93). Es ist leicht zu errathen, dass dieser kurze Zellenstab zur Entstehung des ausführenden Theiles der männlichen Geschlechtsorgane in enger Beziehung steht. Aber nicht ausschließlich aus ihm nehmen jene Organe ihren Ursprung, vielmehr tragen, wie LEUCKART¹ entdeckte, noch andere Gewebelemente zu ihrer Bildung bei. Zu der Zeit nämlich, zu welcher der Hoden in Folge seines Längenwachsthums sich dem After immer

¹ LEUCKART, *Allantonema*. p. 599.

mehr genähert hat und nur noch durch einen kurzen Zwischenraum von ihm getrennt ist, erhebt sich an der ventralen Wandung des Afterdarmes eine Zellenwucherung, die an Länge und Umfang zunimmt und endlich eine kurze, dicke Säule aus sich hervorgehen lässt. Dieselbe wächst dem Hoden entgegen und vereinigt sich mit der seine Spitze bildenden Zellgruppe, die, wie wir sahen, durch Theilung aus der Terminalzelle entstanden war (Taf. XXXIII, Fig. 94). Der Vorgang, wie er sich hier bei *Bradynema* abspielt, gleicht also der Beschreibung, die LEUCKART von *Allantonema* und *Rhabdonema nigrovenosum* liefert, in jeder Hinsicht und dürfte demnach für die Nematoden insgemein Geltung haben. Vermuthlich theilen sich die beiden Bestandtheile in der Weise in die Bildung des Ausführungsganges, dass der von der Geschlechtsanlage herrührende Theil das Vas deferens, der andere, vom Proctodaeum ausgegangene, den muskulösen Ductus ejaculatorius zu liefern hat. Diese theilweise Entstehung des männlichen Ausführungsganges aus dem Zellmateriale des Afterdarmes kann uns nicht befremden, denn wir wissen ja, dass das Proctodaeum selbst von der mesodermalen Leibeswand aus gebildet wurde. Wären dagegen die Zellen des Afterdarmes ektodermaler oder gar entodermaler Natur, so ließe sich für eine solche Antheilnahme an der Bildung des Geschlechtsapparates wohl schwerlich eine Erklärung finden. Übrigens entsteht nach LEUCKART die gleichfalls Muskeln enthaltende Vagina in ganz ähnlicher Weise durch eine Wucherung der ventralen Leibeswand. Bei unseren *Bradynema*-Larven allerdings kommt es, so weit ich ihre Lebensgeschichte zu verfolgen vermochte, weder jemals zur Bildung einer Vagina, noch zu der von Vas deferens und Ductus ejaculatorius.

Noch ein anderes Gebilde nimmt nach LEUCKART's Beobachtung seine Entstehung aus der Zellenmasse des Proctodaeum, nämlich der Spicularapparat. In der That findet sich bei den Männchen des *Bradynema* eine nicht unbeträchtliche Wucherung der dorsalen Zellenmasse des Afterdarmes, obwohl, wie ich glaube, der Spicularapparat unserer Würmer nie zur Ausbildung gelangt.

In auffallendem Gegensatze zu der bisher geschilderten mächtigen und früh begonnenen Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates steht die der weiblichen Organe. Nachdem aus der primitiven Anlage durch Theilung eine einfache Reihe von vielleicht zehn Zellen entstanden ist, sehen wir, dass genau in der Mitte derselben die Zelltheilungen sich in rascherem Tempo wiederholen. In Folge dieses Umstandes entsteht eine Gruppe kleiner, kugliger Zellen, die nur lose mit einander verbunden sind (Taf. XXXIII, Fig. 96). Vermuthlich — wenn es nämlich überhaupt Weibchen sind, um die es sich hier handelt — sind

es diese kleinen Zellen, denen der Aufbau der weiblichen Leitungswege zufällt, während die symmetrisch vor und hinter jener Stelle gelegenen größeren Zellkomplexe den späteren Ovarien entsprechen. Jedes derselben trägt an seinem Ende den deutlich abgesetzten Terminalkern, den ja auch die Ovarien geschlechtsreifer Nematoden an derselben Stelle nie vermissen lassen.

Das hier beschriebene, ziemlich unvollkommene Ausbildungsstadium des Geschlechtsapparates ist gleichwohl das höchste, bis zu welchem ich die nichtmännliche Form unserer *Bradynema*-Larven gelangen sah. Es fragt sich nun, ob der Bau des Organs uns berechtigt, die Würmer für junge Weibchen zu erklären. Ich möchte diese Frage bejahen; die Theilung des Zellkomplexes in zwei durch eine dünne Brücke zusammenhängende Portionen, die Terminalkerne an beiden Enden, die Lage des ganzen Organs im Körper scheinen die Verhältnisse, die wir an den sog. symmetrischen weiblichen Geschlechtsorganen vieler, besonders kleiner Nematoden finden, getreulich zu wiederholen. In der That habe ich bei jungen *Rhabditiden*-Weibchen, die als solche den zugehörigen Männchen gegenüber bereits unverkennbar charakterisirt waren, eine genau gleiche Bildung der Geschlechtsanlage getroffen. Bedenken wir ferner noch, dass unsere fragliche Form parallel einer männlich differenzirten besteht, von der sie sich anatomisch nicht anders unterscheidet, als dies zwischen den zwei Geschlechtern der Nematoden üblich ist, so muss uns die Weibchennatur der jungen Würmer fast zur Gewissheit werden. Gleichwohl fehlt uns der strikte Beweis, und wir werden später von einem anderen, biologischen Gesichtspunkte aus auf die Frage zurückzukommen haben.

Es ist nicht ohne Interesse zu sehen, dass bei dem einen Geschlechte aus der primären Keimzelle ausschließlich wiederum Keimzellen entstehen, die Bildung des Ausführungsganges aber einer Terminalzelle überlassen bleibt, während im anderen Geschlechte beide Terminalkerne ihre ursprüngliche Lage beibehalten, und die Ausführungsgänge von Derivaten der Keimzelle gebildet werden. Mir scheint, dass diese Leichtigkeit des Funktionswechsels zwischen den zweierlei Bestandtheilen der ursprünglichen Genitalanlage einigermaßen für meine oben entwickelte Ansicht spricht, nach welcher sowohl die Keimzelle, als die beiden Terminalzellen gleicherweise aus den beiden Urgeschlechtszellen hervorgegangen sind. Nur nebenher möchte ich an dieser Stelle auf die von LEUCKART¹ gegebene Beschreibung einer Y-förmigen weiblichen Geschlechtsanlage bei *Ascaris mystax* hinweisen, aus deren beiden

¹ LEUCKART, Parasiten. 1. Aufl. II. p. 66.

Ästen die Ovarien entstehen, während der Stamm den Ausführungsgang zu liefern hat. Es liegt nahe, anzunehmen, dass in solchen Fällen der vordere Terminalkern und mit ihm der ganze Vorderabschnitt der Anlage sich gespalten habe, so dass dann die beiden Terminalkerne der reifen Ovarien von dem vorderen primären Terminalkerne abstammen. Der hintere würde dann hier, wie sonst nur beim Männchen, zur Bildung der Leitungswege in Beziehung getreten sein.

Die fernere Lebensgeschichte.

Nachdem die Larven unseres *Bradynema* die auf den letzten Seiten beschriebene Entwicklungsstufe, die also einer Länge von 490 μ im männlichen und ca. 510 im weiblichen Geschlechte entspricht, erreicht haben, ist für sie der Zeitpunkt gekommen, in welchem sie das parasitische Leben mit dem Aufenthalt außerhalb ihres bisherigen Trägers vertauschen. Sie durchbohren zu diesem Zwecke die Wandungen des Darmes und gelangen dann durch den Enddarm nach außen. Man kann in der Zeit vom Oktober an, zu welcher Zeit die meisten Larven ihre Entwicklung beendigt haben, kaum den Enddarm eines inficirten Aphodius untersuchen, ohne ihn mit einer Anzahl in Auswanderung begriffener Würmer besetzt zu finden. Über das Ziel ihrer Wanderung war ich Anfangs im Unklaren. In meiner vorläufigen Mittheilung legte ich im Gegensatze zu den MONIEZ'schen Ansichten einen besonderen Nachdruck auf die Angabe, »die Larven wanderten nicht in den Raum unter den Flügeldecken, sondern direkt in das umgebende Medium«. Das ist nun nicht der Fall, wie ich, noch ehe meine Mittheilung im Druck erschienen war, erkannte. Die Larven können zwar direkt in die Erde oder den Mist übergehen, denn ich fand freie Larven in der Erde meiner Terrarien, eben so gut und vielleicht öfter gelangen sie aber bei ihren Wanderungen auch unter die Flügeldecken des Aphodius, wo sie unter die dünne, die Innenfläche der Flügeldecken bekleidende Zellhaut eindringen und desshalb, wie auch in Folge ihrer geringen Beweglichkeit, leicht übersehen werden können. Es wäre auch wirklich gar nicht einzusehen, wesswegen gerade unsere Würmer den geschützten und bei Nematoden der mannigfaltigsten Art sehr beliebten Aufenthalt unter den Käferflügeln vermeiden sollten. Durch diese nachträgliche Richtigstellung verliert natürlich von dem, was ich sonst in jenem Aufsatze MONIEZ gegenüber vorgebracht habe, nichts seine Geltung. Ich glaube durch meine Beschreibung hinreichend bewiesen zu haben, dass Nematoden mit nadelförmig zugespitztem Schwanzende, wenn sie auch zufällig im Inneren und unter den Flügeln des Aphodius und — wohl-

verstanden — anderer Dungkäfer vorkommen, nicht in den Entwicklungskreis des *Bradynema* gehören.

Über die ferneren Lebensschicksale der Würmer bin ich leider jetzt so wenig, wie bei der Abfassung jener Mittheilung in der Lage, positive Angaben zu machen. Da zwei getrennte Geschlechter vorhanden sind, so musste trotz der enormen Verschiedenheit ihrer Ausbildung die Annahme einer im Freien sich entwickelnden und fortpflanzenden Geschlechtsgeneration am nächsten liegen, besonders da wir ein derartiges Verhalten auch bei dem nahe verwandten *Allantonema* kennen. Ich versuchte also, diese Generation in kleinen mit feuchter Erde und Mist bestellten Terrarien zu erziehen. Allein alle meine Bemühungen erwiesen sich als vergeblich. Zwar erhielt ich die Würmer wochen- und selbst monatelang am Leben, aber sie machten keinerlei Anstalten, sich zu geschlechtsreifen Thieren herauszubilden. Nur eine einzige Beobachtung machte ich in dieser Hinsicht, und zwar ganz zu Anfang meiner Untersuchungen, so dass ich sie nicht als besonders sicher hinstellen möchte. Ich fand nämlich bei einem 14 Tage lang im Terrarium gehaltenen Männchen in der Aftergegend Gebilde, die ich damals für die Anlage von Spiculis hielt, und die nach der mir vorliegenden Zeichnung thatsächlich diese Bedeutung zu haben scheinen. Aber diese Beobachtung würde, selbst wenn sie auf Thatsachen beruht, derartig vereinzelt dastehen, dass die Ausbildung von Spiculis auf keinen Fall als eine normale Bildung betrachtet werden könnte.

Auch die weiblichen Larven brachten ihre Geschlechtsanlage nicht zur Entwicklung. Dagegen beobachtete ich in zahlreichen Fällen eine höchst merkwürdige Veränderung ihrer Körperform, die übrigens schon LEUCKART bei seinen vor Jahren angestellten Zuchtversuchen aufgefallen war. Es bildete sich nämlich an ganz derselben Stelle, wo zu einer früheren Zeit der Leib des Thieres die uns bekannte Verdickung zeigte, ein neuer, ganz ähnlicher Gürtel, nur dass er diesmal wesentlich bedeutendere Dimensionen annahm. Einige schleppten sich mit einem derartigen Gebilde, dessen Durchmesser den ihres Leibes um das Dreifache übertraf, dabei eine walzenförmige Gestalt zeigte und hinten wie vorn ziemlich plötzlich in den schlankeren Leib überging. Ich fand nun, dass die Körperteile in wechselnder Weise an der Bildung der Verdickung theilhaftig sein können. Manchmal nämlich scheint der Darm allein die Auftreibung zu veranlassen, oder die Leibeswand ist mächtig verdickt, oder endlich auch liegt die Ursache in einer Ansammlung von Flüssigkeit zwischen den Schichten der Cuticula. Es dürfte danach zweifellos sein, dass die ganze auffallende Bildung nichts weiter ist, als der Ausdruck eines krankhaften Zustandes, keinesfalls

aber mit der geschlechtlichen Ausbildung des Wurmes in Zusammenhang steht. Vielleicht sind die Körperwandungen an der betreffenden Stelle von der ersten — normalen — Gürtelbildung her noch besonders dehnbar und werden in Folge dessen durch die eindringende Flüssigkeit so absonderlich aufgetrieben.

Abgesehen von diesen Besonderheiten war das Schicksal meiner Zuchten immer das gleiche. Die Würmer, die ja nach wie vor eines funktionsfähigen Verdauungsapparates entbehren, verbrauchten die in ihrem Darne angesammelten Reservestoffe, wurden blasser und blasser, und starben endlich, nachdem sie zuletzt kaum mehr im Stande gewesen waren, sich zu bewegen.

Da ich mit der Einrichtung meiner Terrarien in der mannigfachsten Weise gewechselt hatte, und doch immer das gleiche negative Resultat erzielte, glaubte ich nunmehr von der Annahme, dass die Larven unseres Wurmes sich zu einer freien Geschlechtsgeneration ausbilden möchten, absehen zu müssen. Dagegen brachte mich eingehende Überlegung aller Verhältnisse zu einer anderen Anschauung, der ich auch in meiner vorläufigen Mittheilung Ausdruck verlieh, zu der Ansicht nämlich, dass die männlichen Larven als protandrische Hermaphroditen zum schmarotzenden *Bradydema* würden, die weiblichen Larven dagegen für die Arterhaltung nicht weiter in Betracht kämen. Es sei mir gestattet, meine Gründe für diese Auffassung kurz aus einander zu setzen.

Es ist so gut wie sicher, dass die beiden Geschlechter der *Bradydema*-Larven in einer früheren Zeit zusammen eine echte Geschlechtsgeneration repräsentirt haben, zu annähernd gleicher Zeit ihre Geschlechtsprodukte zur Reifung brachten und die Begattung im Freien vollzogen. Das schreiende Missverhältnis, welches wir heut zu Tage zwischen dem Weibchen mit fast noch indifferenten Genitalanlage und dem strotzend mit reifen Geschlechtsprodukten gefüllten Männchen konstatiren, kann nun auf zweierlei Weise entstanden sein: entweder eilte das Männchen dem Weibchen voraus, indem es seine Geschlechtsreife in immer frühere Zeit verlegte, oder aber das Männchen behielt seine Termine bei, und das Weibchen blieb zurück, indem es die Ausbildung seiner Anlage vernachlässigte. Offenbar ist das Erstere hier der Fall. Es wäre schon an sich unwahrscheinlich, dass das zurückgebliebene Weibchen in der Entwicklung aller seiner übrigen Organe, der Muskulatur, des Exkretionsporus etc. mit dem Männchen völlig gleichen Schritt halten sollte. Aber wie wir leicht einsehen, weist auch die ganze Entwicklungsstufe, die von den Larven im *Aphodius* erreicht wird, mit Bestimmtheit auf unsere Annahme hin. Das junge

Weibchen besitzt einen seiner geschlechtlichen Ausbildung völlig entsprechenden Bau: sein Muskelsystem, sein Exkretionsgefäß haben sich eben gebildet, und die zweite Häutung, die sehr allgemein bei Nematoden den Übergang zur Geschlechtsreife vermittelt, steht ihm noch bevor. Genau dieselbe Entwicklungsstufe nun repräsentirt das Männchen, ist also so gut wie das Weibchen in allen seinen Merkmalen eine echte Larve, wenn auch die Ausbildung seiner Geschlechtsanlage zu dieser Zeit bereits völlig beendet ist. Schon im Ei begann, wie ich an einer früheren Stelle hervorhob, die Differenzirung des männlichen Geschlechtsorgans, beim Verlassen des mütterlichen Uterus nahm dasselbe bereits einen beträchtlichen Theil des Leibes in Anspruch, und jetzt, am Ende des Larvenlebens, ist die Reife des Hodens eine so vollständige, dass das gesammte Material verbraucht und bis auf den letzten Kern in Sperma umgewandelt worden ist. Was wir hier vor uns haben, ist also ein Fall ausgeprägtester Pädogenese.

Fragen wir uns nun, welche Möglichkeiten der männlichen Larve offen stehen, die angesammelten Samenmassen im Dienste der Art-erhaltung zu verwenden. Da eine direkte Entstehung neuer Individuen aus Spermaelementen selbstverständlich ausgeschlossen ist, so bleiben nur zwei Möglichkeiten; die eine lautet: das Männchen befruchtet ein Weibchen seiner Art, die andere: es wird nachträglich selbst zum Weibchen und befruchtet dann die im eigenen Leibe producirten Eier. Unzweifelhaft kämen im ersteren Falle nur diejenigen Weibchen in Betracht, die von Anfang an mit dem Männchen aufgewachsen sind; aber da stehen wir vor unlösbaren Widersprüchen. Es wäre schlechterdings nicht zu verstehen, warum so riesige Anstrengungen gemacht würden, die Geschlechtsreife des Männchens so früh als möglich zu vollenden, wenn im entscheidenden Momente die zugehörigen Weibchen noch weit von der Copulationsfähigkeit entfernt sind. Ferner hätte es durchaus keinen Sinn, wenn in einem solchen Falle nur der keimbereitende Theil des männlichen Geschlechtsapparates mit solcher Eile ausgebildet würde und nicht zugleich der ausführende Theil desselben; denn zur Begattung eines Weibchens ist der Ausführungsgang genau so unentbehrlich, wie der Same selbst. Und doch sehen wir bei der ausgewachsenen männlichen *Bradynema*-Larve den Hoden so überreif, dass er thatsächlich nicht ein einziges neues Spermatozoon mehr zu bilden vermag — und dem gegenüber als Andeutung eines Leitungsapparates nichts weiter als einen kurzen, soliden, aus wenig Zellen zusammengesetzten Strang. Solche Verhältnisse reden eine deutliche Sprache: hier kommt es offenbar überhaupt nicht darauf an, die erzeugten Spermamassen jemals nach außen zu leiten.

Vorübergehend kam wir wohl der Gedanke, dass die Lösung des Räthsels in der Unfähigkeit der Würmer liegen könne, im Freien selbständig Nahrung aufzunehmen. Die Männchen würden dann während des Aufenthaltes in der Blutflüssigkeit des Käfers in aller Eile ihr Sperma produciren und dann während eines nur kurz bemessenen Freilebens den Begattungsakt an den noch wenig ausgebildeten Weibchen vollziehen. Diese fänden dann, nachdem sie wiederum in einen Käfer oder eine Larve eingewandert wären, Gelegenheit, das Versäumte nachzuholen und ihre Geschlechtsorgane zu voller Entfaltung zu bringen. Doch auch diese Deutung erscheint verfehlt, wenn wir berücksichtigen, dass das Weibchen die reichliche, wie dem Männchen so auch ihm zu Gebote stehende Nahrungsquelle nicht benutzt, um seine Organe wenigstens zur alsbaldigen Aufnahme des Sperma in Stand zu setzen.

Jede Annahme einer Copulation zwischen den beiden so verschiedenen Geschlechtern scheint mir jedoch durch die Thatsache umgestoßen zu werden, dass die Würmer sich im Freien nicht weiter entwickeln. Wochenlang bleiben sie in günstigen Terrarien völlig gesund und munter, so lange ihr Reservematerial vorhält, ohne dass sich an den Geschlechtsorganen eine wesentliche Veränderung bemerken ließe, während doch unsere Thiere bei ihrer Unfähigkeit, sich selbst zu ernähren, alle Ursache hätten, sich nicht zu lange damit aufzuhalten.

Ich glaube, durch die vorstehenden Ausführungen den Beweis erbracht zu haben, dass der eine der beiden von uns als denkbar angenommenen Fälle — die Copulation der beiden Geschlechter — auszuschließen sei; so sehen wir uns in die Nothwendigkeit versetzt, den zweiten Fall zu acceptiren, d. h. *Bradynema* für einen protandrischen Hermaphroditen ohne Heterogonie zu erklären.

Alle jene Besonderheiten in der Entwicklung unseres Wurmes, die der Copulationstheorie unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellten, lassen sich von unserem jetzigen Standpunkte aus leicht und zwanglos verstehen. Wir erkennen jetzt, warum die jungen Männchen schon beim Eintritt in das freie Leben geschlechtsreif geworden sind. Ungefähr in dieselbe Zeit, zu welcher die Würmer mit der Auswanderung beginnen, im Herbste sowohl wie im Frühjahr, fällt ja auch die Eiablage der Aphodien, so dass Käferlarven und freie *Bradynemen* gleichzeitig vorhanden sind. In Folge dessen sind die Würmer ohne Weiteres bereit, von der nächsten sich bietenden Gelegenheit Gebrauch zu machen und in die neuen Träger einzuwandern, um den zweiten Theil ihres Geschlechtslebens zu beginnen. Eben so erscheint es jetzt selbstverständlich, dass die jungen Weibchen sich um so viel langsamer

geschlechtlich entwickeln, als die Männchen, sie haben ja, als für die weitere Fortpflanzung belanglos, keinerlei Interesse daran, die Reifung ihrer Organe zu beschleunigen. Auch kann es uns nun nicht mehr überraschen, wenn wir sehen, dass bei dem Männchen die frühzeitige Ausbildung nur auf den Hoden selbst Bezug hat, nicht zugleich auf die Leitungswege.

Natürlich versuchte ich nun, die Berechtigung der gewonnenen Überzeugung auf experimentellem Wege nachzuweisen. Ich legte wieder Terrarien an, füllte sie mit Würmern und setzte Aphodienlarven verschiedenen Alters zu ihnen, und zwar nahm ich den Versuch sowohl mit der Herbstgeneration, als auch mit der Frühjahrsgeneration der Käfer vor. Wenn es mir bis jetzt nicht gelang, auf diesem Wege eine Infektion zu erzielen, so spricht das noch nicht gegen meine Ansicht von der Entwicklung des *Bradynema*, wie Jeder zugeben wird, der die Schwierigkeit solcher künstlichen Infektionen kennt. In beiden Fällen standen mir zu wenig Käferlarven zur Verfügung, als dass ich hätte annehmen können, meinen Würmern alle Bedingungen zur Einwanderung geboten zu haben. Auf der anderen Seite verhinderte mich die sehr ungünstige Witterung des Frühjahrs 1894, die inficirten Käferlarven, wie ich gehofft hatte, im Freien aufzufinden. So musste ich diesen Theil meiner Untersuchungen auf eine spätere Zeit verschieben.

Über die fernere anatomische Umwandlung des eben eingewanderten Wurmes und den Übergang seines Geschlechtsapparates in den des erwachsenen Weibchens kann ich natürlich, da es mir bisher nicht geglückt ist, die betreffenden Stadien zu erhalten, nur Vermuthungen hegen. Wahrscheinlich ist es die vorderste Terminalzelle des Hodens, von der wir sahen, dass sie sich in vielen Fällen zuletzt in eine kleine Gruppe gleicher Zellen verwandelt hatte, — welche die Ausbildung des Ovariums übernimmt, indem sie zu einem Zellen-schlauche auswächst. Die am Schwanzende des Hodens gelegene und mit der vom After aus entgegenwachsenden Masse verschmolzene Zellgruppe würde vielleicht den Uterus liefern, und wir hätten dann ohne Weiteres den Genitalschlauch des erwachsenen Weibchen in seinen Grundzügen vor uns. Jedes der von dem neugebildeten Ovarium ausgehenden Eier müsste, um in den Uterus zu gelangen, den jetzt als *Receptaculum seminis* fungirenden Hoden passiren und dabei befruchtet werden.

Unsere Annahme, dass aus der Terminalzelle der ganze weibliche Apparat hervorgehe, ist wohl nicht so gewagt, als sie auf den ersten Blick scheinen mag. Denn ich habe an einer anderen Stelle darauf hingewiesen, dass Keim- und Terminalzellen ihrer Funktion, wie

wahrscheinlich auch ihrer Entstehung nach durchaus nicht principiell verschiedene Gebilde sind, vielmehr in mannigfacher Weise einander vertreten können.

Beschreibung einer Zwischenform.

Ich würde es kaum für nöthig gehalten haben, diesen meinen Vermuthungen über einen Vorgang, den ich später völlig aufzuklären hoffe, schon an dieser Stelle Ausdruck zu verleihen, wäre mir nicht durch einen glücklichen Zufall eine Zwischenform in die Hände gefallen, welche für meine Vorstellungen eine hübsche Bestätigung zu liefern schien. Ich fand nämlich an einem der ersten Tage des September in der Leibeshöhle eines Käfers außer vier normalen und ganz in der üblichen Weise ausgebildeten *Bradynemen* ein kleines, bewegliches Würmchen von nur 0,75 mm Länge. Dass es ein *Bradynema* war, konnte nicht in Frage gezogen werden, das ging aus der völligen Übereinstimmung seiner Körperform mit der der erwachsenen Würmer unzweifelhaft hervor. Kopf und Schwanzende waren stumpf abgerundet, das letztere wie üblich etwas schlanker, und trug auch an der richtigen Stelle die papillenartig hervortretende Geschlechtsöffnung. Selbstverständlich verwandte ich auf die Untersuchung des kleinen Unicum die höchste Sorgfalt. Nachdem es mit Sublimat konservirt und mit Boraxkarmin gefärbt worden war, und darauf in Balsam zur Untersuchung gelangte, zeigte es sich, dass der Geschlechtsapparat des Thieres von dem der erwachsenen *Bradynemen* nicht unwesentlich verschieden war (Taf. XXXIII, Fig. 97). Das Receptaculum, das beim ausgewachsenen Wurme dem Vorderende genähert liegt, befand sich hier, durch die Karminfärbung scharf hervortretend, gar nicht weit von der Geschlechtsöffnung entfernt. Ein Vergleich der Abbildungen (vgl. Taf. XXXII, Fig. 79) zeigt auf den ersten Blick, dass diese Situation des Receptaculum in ihrem Verhalten zur Gesamtheit des Körpers dem Verhalten des Hodens zum Leibe der geschlechtsreifen männlichen Larve völlig entspricht; und es ist klar, dass, wenn meine Ansicht von der Herkunft der *Bradynema*-Weibchen richtig ist, das Receptaculum Anfangs die beschriebene Lage einnehmen muss. Aber auch seinem sonstigen Verhalten nach lässt sich das Receptaculum unserer Jugendform als direkt aus dem Hoden hervorgegangen auffassen. Zwar ist es etwas kürzer als jener, aber dafür in entsprechendem Verhältnis dicker, so dass die in beiden enthaltenen Spermamengen sich annähernd gleichen dürften. Die einzelnen Spermaelemente stimmen in ihrer Größe sowohl — 0,6 μ — als in ihren Farbreaktionen so absolut überein, dass an ihrer Identität nicht zu zweifeln ist, wie ich ja auch

schon früher eine gleiche Übereinstimmung zwischen den im Receptaculum des erwachsenen *Bradynema* befindlichen Sperma und dem aus dem Hoden der männlichen Larve hervorhob.

Die innere plasmatische Auskleidung des Organs zeigte sich am Vorderende und besonders auch in der weniger dicht mit Sperma gefüllten hinteren Hälfte verdickt und ging hier direkt in die des Uterus über. Dieser selbst war noch ganz kurz, kaum so lang als das Receptaculum, besaß auffällig verdickte Wandungen, auf deren Innenseite vereinzelte Spermaelemente umherlagen, und öffnete sich nach einer rechtwinkeligen Umbiegung durch den Porus genitalis nach außen.

Dem gegenüber besaß der vor dem Receptaculum gelegene Theil des Genitalschlauches eine etwas weiter vorgeschrittene Entwicklung. An derselben Stelle, an welcher beim Männchen die vordere Terminalzelle des Hodens liegt, setzte ein schmales, schlauchförmiges Gebilde an, welches schon nach kurzem Verlaufe rückwärts umwendete, darauf neben dem Receptaculum eine zweite Biegung machte, um endlich etwa in der Leibesmitte blind zu endigen. Eine Differenzirung in Ovarium und Oviduct war noch nicht eingetreten, der ganze Schlauch bestand gleichmäßig aus einer einfachen oder doppelten Reihe großer, heller Zellen mit Kernen von $3,5 \mu$ Durchmesser. Am Vorderende befand sich ein deutlicher, von seinem Plasmahofe umgebener Terminalkern.

Aus der Form des Geschlechtsapparates, wie ihn meine Zwischenform aufwies, kann der Apparat der ausgebildeten *Bradynemen* durch wenige einfache Verschiebungen entstanden gedacht werden. Es brauchte nur der Uterus in die Länge zu wachsen, so dass das an seinem Ende befestigte Receptaculum bis in die Nähe des Vorderendes hinaufgeschoben würde, und streckte sich dann noch das Ovarium derartig in die Länge, dass seine beiden Umbiegungen in die Körperenden verlegt würden, so hätten wir genau dieselbe Lagerung des Geschlechtsapparates vor uns, die wir beim alten *Bradynemaweibchen* vorgefunden haben.

Ich konnte nach meinen früheren Erfahrungen nicht hoffen, ein gleiches Exemplar noch einmal aufzufinden, so löste ich denn das Präparat vorsichtig vom Objektträger ab, um es in Paraffin überzuführen, und an Schnittserien auch die übrigen Theile des Thieres einer Prüfung zu unterwerfen.

Wenn mir auch dabei der Bau des Leibeswand nicht völlig verständlich wurde, was bei der Untersuchung eines einzigen und nach so verschiedenartiger Behandlung natürlich nicht mehr sehr brauchbaren Objektes kaum verwundern kann, so kennzeichnete doch das, was ich

fand, den Wurm deutlich genug als eine Zwischenform zwischen der Larve und dem *Bradynema*-Weibchen (Taf. XXXIII, Fig. 98). Die Cuticula zeigte bereits die beiden äußeren Schichten des letzteren, also eine radialgestreifte und eine homogene Schicht, die innerste Zone jedoch war noch nicht völlig in Chitin übergegangen; sie hatte ein helles, lockeres Aussehen und enthielt dicht bei einander deutliche Spuren von kleinen Ektodermkernen, ein Verhalten, welches sich ja auch bei älteren Weibchen zuweilen noch konstatiren lässt (vgl. Taf. XXIX, Fig. 4). An den Seiten des Leibes verliefen breite kernreiche Seitenfelder, von denen jedes ein Viertel des gesammten Umfanges in Anspruch nahm, genau so, wie es sich sowohl beim alten Weibchen, als auch bei der Larve findet. Den Lateralfeldern gegenüber traten die Medianlinien sehr zurück, und in den Zwischenräumen zwischen beiden verliefen vier Längsbänder der durch ihre dünnen Fibrillen angedeuteten Muskulatur. Während nun das Parenchym der Längsfelder sich als ziemlich dicht und intensiv gefärbt erwies, war das lockere den Muskelfeldern auflagernde Gewebe bedeutend heller, und eine ganz ähnliche Masse erfüllte in der vorderen Leibeshälfte, die keine Geschlechtsorgane enthielt, das Centrum des Körperraumes. Der Augenschein lehrte also, dass das Darmgewebe, das sich ja schon in der Larve locker und wenig ausgebildet zeigte, hier sammt allen seinen Kernen resorbirt und an seine Stelle jenes maschige, lose Mesenchym getreten war, welches wir vom Weibchen sowohl, wie auch von der Larve her kennen, und das auch bei jenen alle Lücken und Spalten des Leibes erfüllte.

Wir erinnern uns, dass im Vorderende des Weibchens das dichtere Gewebe der Längsfelder im Inneren zu einem Ringe sich vereinigt, der das lockere Centralgewebe von dem der Muskelfelder scheidet. Ein ganz ähnliches Verhalten fand ich nun auch im Vorderleibe meiner Zwischenform; auch hier waren die Längsfelder durch einen allerdings viel schärfer als dort hervortretenden Ring im Umkreis des centralen Mesenchyms verbunden und zwar derartig, dass man noch deutlich erkennen konnte, wie die Längsfelder nach innen wuchernd sich bis zur gegenseitigen Vereinigung entgegengewachsen waren. Von einem Exkretionsporus, wie von einem Nervensysteme, oder von Mund und After habe ich keine Spur an dem Thiere zu entdecken vermocht.

Welchen Umständen ich die Auffindung der beschriebenen Zwischenform in der Leibeshöhle des Käfers eigentlich verdanke, ist mir noch heute unverständlich. Wie schon die Analogie mit dem nahverwandten *Allantonema* erwarten lässt, kann die Infektion der Aphodien auf keinen Fall im Zustande des Imago erfolgen, ich müsste sonst

unter den gewiss mehr als 1000 Käfern, die ich untersuchte, hin und wieder auf Jugendformen gestoßen sein. Die jüngsten *Bradynemen* jedoch, die ich im Frühjahr fand, und die ich oft aus eben ausgeschlüpften, noch weichhäutigen Aphodien hervorzog, unterschieden sich höchstens durch ihre größere Schlankheit von den alten Thieren, sowie dadurch, dass ihr Uterus nur Furchungsstadien, noch keine Embryonen enthielt. Auch in meinem einzigen Falle fand sich ja die Jugendform, wie ich erwähnte, in Gesellschaft mehrerer ausgewachsenen *Bradynemen*. So scheint mir nur die Annahme übrig zu bleiben, dass dieser eine Wurm durch irgend welche äußerlich nicht erkennbare Organisationsstörungen an der völligen Ausbildung seines Geschlechts-Apparates und seiner Leibeswände verhindert worden war. Jedenfalls glaube ich, dass dieser glückliche Fund als ein letztes und überzeugendstes Glied die Kette von Beobachtungen schließt, durch die wir uns veranlasst sahen, die direkte Umwandlung der männlichen Larve in das weibliche *Bradynema* auszusprechen.

Wir kennen noch eine ganze Anzahl von Nematoden mit protandrischem Hermaphroditismus, bei allen aber wechselt die Zwittergeneration mit einer frei lebenden, getrennt geschlechtlichen Generation ab. In dieser Hinsicht steht also *Bradynema* mit seinem Hermaphroditismus ohne Heterogonie einzig da. Aber viel interessanter noch wird uns die Fortpflanzung unseres Wurmes deshalb, weil wir im Stande sind, gewissermaßen zuzusehen, wie solch ein Hermaphroditismus entsteht, weil wir hier einen Blick in die Werkstätte der schöpferischen Natur werfen dürfen, wie er hübscher kaum gedacht werden kann.

Bei der nahen Verwandtschaft, die doch unverkennbar zwischen dem heterogenen *Allantonema* und *Bradynema* besteht, können wir mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch bei *Bradynema* ursprünglich aus der Begattung der getrennt geschlechtlichen freilebenden Generation ausschließlich männliche Nachkommen hervorgegangen sind, die dann erst als Parasiten weibliche Organe erhielten. Aus irgend einem Grunde, vielleicht eben weil inficirte Aphodien und ihre Larvenzustände zur selben Zeit in Menge neben einander vorkommen, wurde die eingeschaltete Geschlechtsgeneration überflüssig und deshalb abgeschafft.

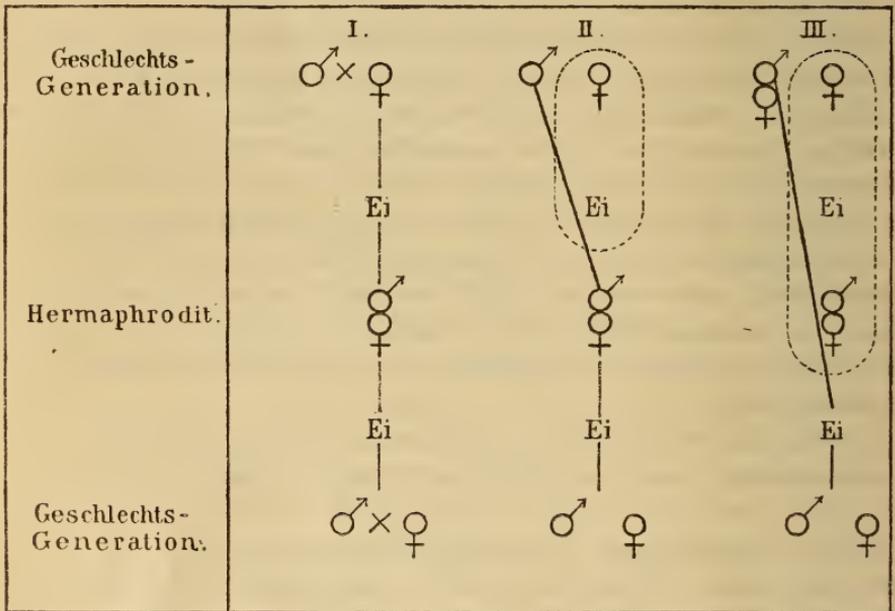
Eine solche Umwandlung der Lebensgeschichte konnte nun auf mancherlei Weise bewerkstelligt werden. In der Entwicklung einer heterogenen Art kommen zweierlei Eier vor, solche, aus denen Hermaphroditen und solche, aus denen getrennte Geschlechter hervorgehen. Diese zweierlei Eiformen können äußerlich, in Gestalt und Größe, von

einander verschieden sein, aber das ist doch klar: das Wesentliche in ihnen, das Keimplasma, ist in beiden Fällen identisch. Niemand wird behaupten wollen, dass das Keimplasma eines Eies, welches ein Männchen liefern wird, von dem eines weiblichen Eies verschieden sei; es ist eben nur eine durch Anpassung erworbene, allgemeine Eigenschaft des betreffenden Keimplasma, Männchen und Weibchen in einem für die Art bestimmten Zahlenverhältnisse entstehen zu lassen. Und was für den Dimorphismus der Geschlechter zutrifft, gilt offenbar auch für den Dimorphismus der Generationen. Innerhalb einer und derselben Species muss alles Keimplasma — von der Variation natürlich abgesehen — identisch sein. Wenn also zwei Generationen einer Art äußerlich noch so verschieden sein mögen, so ist gleichwohl die Möglichkeit gegeben, dass die eine Generation aus den Eiern der anderen hervorgehe, und umgekehrt. In dem Falle unseres *Bradynema* konnte demzufolge die Ausmerzung der Geschlechtsgeneration einfach dadurch erfolgen, dass die Eier des Hermaphroditen ohne Weiteres wieder junge Hermaphroditen lieferten, diejenigen Formen also, welche früher immer erst aus den Eiern einer dazwischen liegenden Geschlechtsgeneration hervorgegangen waren. Die Thatsachen lehren uns aber, dass nicht dieser Weg es ist, welcher befolgt wurde, denn wir sehen aus den Eiern des Hermaphroditen offenbar zusammengehörige Männchen und Weibchen entstehen. Der Ausfall muss an einer anderen Stelle eingetreten sein.

Nun könnte man denken, die Männchen der Geschlechtsgeneration wären direkt in die hermaphroditische Form übergegangen, indem sie die Rolle derjenigen jungen Männchen übernahmen, die früher erst durch die Begattung der Geschlechtsgeneration erzeugt worden waren. Es würde also, wie ich dies in der zweiten Reihe des beigegebenen Schema angedeutet habe, in diesem Falle nur eine Zeugung ausgefallen sein.

Zweitens wäre aber auch die Annahme zulässig, dass die Männchen der freien Generation auf eigene Faust weibliche Organe ausgebildet und dann diejenigen Eier erzeugt hätten, deren Produktion früher die Sache des Hermaphroditen gewesen war. Diesmal wäre also (s. dritte Reihe des Schema) die ganze hermaphroditische Generation unterdrückt worden, und von der alten hermaphroditischen Form wäre uns keine Spur mehr überliefert. Der Unterschied zwischen den beiden Modifikationen kommt also darauf hinaus, dass im ersteren Falle der heutige Hermaphrodit von dem früheren anatomisch nicht verschieden wäre, während wir in demselben nach der zweiten Auffassung eine ganz neue Form zu erblicken hätten.

Welche dieser beiden Umwandlungsarten die thatsächliche ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Ähnlichkeit des alten *Bradynema*-Weibchen mit der entsprechenden Form von *Allantonema* dürfte es wahrscheinlich machen, dass uns die ursprüngliche Gestalt des Hermaphroditen erhalten geblieben ist. Andererseits aber ist bei *Bradynema* die anatomische Ähnlichkeit der Larve und des alten Weibchens eine so bedeutende, und der Übergang der einen Form in die andere so kontinuierlich und allmählich, dass ich mich fast versucht fühlte, der zweiten Methode den Vorzug zu geben. Ich halte es sogar für denkbar, dass das erwachsene *Bradynema*-Weibchen in der äußeren, radiär gestreiften Schicht seiner Cuticula noch immer die alte Larvenhaut trägt,



deren definitive, freiwillige Abstoßung von mir, wie erwähnt, nicht direkt beobachtet wurde. Sowohl die Dicke, als auch die Schichtungsverhältnisse der Haut gleichen sich in beiden Altersstufen in hohem Grade. Besonders aber möchte ich darauf hinweisen, dass die von mir aufgefundene sehr junge Zwischenform bereits eine völlig ausgebildete Radialfaserschicht aufwies, und ferner darauf, dass beim alten *Bradynema*-Weibchen die innere Chitinhaut des Uterus mit der mittleren Hautschicht, und nicht mit der Stäbchenschicht in Verbindung tritt.

Wie dem aber auch sei, jedenfalls konnte eine solche Umwandlung offenbar viel leichter an eine wenig entwickelte Larvenform, als an ein ausdifferenziertes, mit sekundären Sexualcharakteren versehenes Männchen anknüpfen; so verstehen wir nun auch, warum gleichzeitig die

Verlegung der männlichen Reife in das Larvenleben zu Stande kommen musste. Eine solche Maßregel schloss zugleich noch die weiteren Vorzüge in sich, dass einmal die sonst vom Männchen zur Ausbildung seiner Organe im Freien benötigte Zeit nunmehr gleichfalls erspart, und ferner, dass die jetzt schädliche Copulation der Geschlechter wirksam verhindert wurde.

Nach der hier entwickelten Auffassung der Lebensgeschichte unseres Wurmes sind es also die männlichen Larven allein, denen die Arterhaltung obliegt, die Weibchen stehen unthätig und unnütz außerhalb des Entwicklungskreises. Ich möchte nun nicht versäumen, wenigstens auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass aus den als Weibchen bezeichneten Larven unter irgend welchen bisher noch unbekannt gebliebenen Verhältnissen eine besondere, von der anderen unabhängig und ihr parallel gerichtete Generation hervorgehen könnte, in ähnlicher Weise also, wie man dies durch DREYFUS' Untersuchungen von *Phylloxerinen* kennt. Wären nämlich die Geschlechtsanlagen der jungen Würmer bei der Auswanderung ins Freie noch indifferent, — nicht, wie ich bestimmt glaube, bereits weiblich differenzirt — so wäre es denkbar, dass aus den Thieren eine getrennt geschlechtliche Generation heranwüchse, deren Nachkommen sich an irgend einem Punkte mit der parallelen Generation vereinigten. Damit wäre die geschlechtliche Kreuzung, die wir in der That in den Entwicklungskreis aller übrigen hermaphroditischen Nematoden eingeschaltet sehen, auch für *Bradynema* erreicht. Es ist klar, dass es niemals möglich sein wird, das Nichtvorhandensein einer solchen Parallelgeneration direkt zu beweisen; doch wird die an sich geringe Wahrscheinlichkeit der Annahme eben durch die beschriebene Gestalt der Geschlechtsanlage unserer nicht männlichen Larvenform auf ein Minimum herabgedrückt.

Bleiben wir aber bei unserer ursprünglichen Auffassung der *Bradynema*-Entwicklung, so sehen wir also, dass die außer Kurs gesetzten Weibchen gegenwärtig noch erhalten geblieben sind, wenn sie auch in der erreichten Organisationsstufe, wie vermuthlich auch in der Zahl — denn bei fast allen Nematoden überwiegt die Zahl der Weibchen, und hier ist in geringem Maße das Umgekehrte der Fall — bereits eine Rückbildung erlitten haben. Wie lange es noch bis zur völligen Unterdrückung der Weibchen dauern wird, ob Jahrhunderte, ob Jahrtausende bis dahin vergehen werden, darüber vermögen wir uns kaum eine Vorstellung zu machen. Wenn wir aber bedenken, dass ein *Bradynema*, welches z. B. statt 50 75 % Männchen erzeugte, diese seine Eigenthümlichkeit direkt in einem um die Hälfte höheren Grade vererben würde, als ein Thier mit dem heut zu Tage normalen Procentsatze, so begreifen

wir, dass der Widerstand, den derartige rudimentäre Generationen dem Einflusse der Selektion entgegensetzen, wohl in allen Fällen von nur geringer Energie sein kann. In der That finden wir im Thierreiche, gegenüber einer zahllosen Menge rudimentärer Organe, kaum jemals in der Lebensgeschichte der Arten rudimentäre Verhältnisse, die sich mit den bei *Bradynema* beschriebenen vergleichen ließen.

Über die Leibeswand bei *Bradynema* und anderen Nematoden.

Ich habe an einer früheren Stelle, als ich die Leibeswandungen des erwachsenen *Bradynema* schilderte, die Deutung der anatomischen Befunde verschoben, bis wir die entsprechenden Gewebe der Embryonen und Larven kennen gelernt haben würden.

Zunächst ist offenbar, dass eine Subcuticula in dem bisher gebrauchten Sinne, also eine ektodermale, die Haut von innen auskleidende Gewebslage, beim erwachsenen *Bradynema* nicht vorhanden ist. Wir sahen vielmehr, dass das Ektoderm gegen das Ende der Entwicklung immer dichter und homogener wurde, um endlich unter Auflösung aller seiner Kerne in die innerste Cuticularschicht selbst überzugehen. Und hätten wir diesen Nachweis nicht auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu führen vermocht, so würde allein schon die Lage der Muskulatur direkt unter der chitinigen Haut das Fehlen einer Subcuticula beweisen. Alles übrige Gewebe der Leibeswand entstammt somit dem Mesoderm, und zwar unterscheiden sich ziemlich scharf zwei verschiedene Ausbildungsarten desselben, die ich oben als Parenchym und Mesenchym einander gegenüberstellte. Das dichtere Parenchym sammelt sich schon frühzeitig in den drei, später vier Längswülsten des Körpers, während die Zwischenräume zwischen denselben und bei älteren Stadien die ganze centrale Leibeshöhlung von hellerem, locker maschigem Mesenchym ausgefüllt werden.

Wenn wir versuchen, zu einem Verständnisse der Muskulatur unseres Wurmes zu gelangen, so kann dabei das erwachsene Weibchen mit seinen rudimentären Fibrillenzügen natürlich nicht in Betracht kommen. Aber auch die Larve zeigt Verhältnisse, die sich, wie mir scheint, schwer in die bekannten Schemata einfügen lassen. Die Fibrillen der Muskelfelder erscheinen der ganzen Körperlänge nach als ein zusammenhängendes Ganzes, und so wären wir eigentlich gezwungen, den Wurm für einen Holomyarier zu erklären, damit will aber wieder die deutlich reihenweise Entstehung der Muskelkerne, wie ich sie oben beschrieben habe, nicht recht übereinstimmen.

Wir wollen nun sehen, ob wir an der Hand der gewonnenen Resultate zu einer richtigeren Auffassung der Leibeswandungen bei den

Nematoden gelangen können, als dies meiner Ansicht nach bisher der Fall war. Freilich wäre es übereilt, von den Bauverhältnissen des *Bradynema* aus ohne Weiteres die ganze Nematodenanatomie erklären zu wollen, denn wir dürfen nicht vergessen, dass gerade unser Wurm in Folge seiner eigenthümlichen Lebensgeschichte den Verdacht gegen sich haben muss, auch in anatomischer Hinsicht vielfach seine besonderen Wege zu gehen. Vor Allem scheint mir das erwachsene *Bradynema* für Vergleichen fast werthlos zu sein; der ganze Bau des Thieres ist ja möglicherweise nichts Anderes, als eine ins Große übersetzte Larvenorganisation, in jedem Falle aber so zurückgebildet und modificirt, dass ich von ihm aus keinerlei Schlüsse zu ziehen wagen möchte. Dagegen dürfen wir bei den jungen Larven ursprünglichere Organisationsverhältnisse schon aus dem Grunde voraussetzen, weil das junge Weibchen, das ja von der Umgestaltung kaum irgendwie betroffen wurde, im Bau seiner Leibeswandungen mit dem Männchen fast in allen Punkten übereinstimmt.

In erster Linie ist es das als Subcuticula bezeichnete Gewebe der Rundwürmer, welches meines Erachtens von jeher missverstanden worden ist. Wegen seiner peripherischen Lage und seiner vermuthlichen Beziehungen zur Ausscheidung der Cuticula wurde von allen Autoren als selbstverständlich angenommen, dass die Subcuticula ungefähr gleichbedeutend mit Ektoderm sei. Nun unterschied sich aber bei den großen Nematoden, die man Anfangs fast ausschließlich untersuchte, das Gewebe der Längslinien in nichts von dem der Subcuticula, ein Umstand, den BASTIAN zuerst hervorhob, und dem zufolge consequenterweise auch die Längslinien dem ektodermalen Gewebe zugerechnet werden mussten. Als man dann, vor Allem durch BÜTSCHLI'S Verdienste, tiefer in die Kenntnis des Baues freilebender Nematoden eindrang, musste sich alsbald herausstellen, dass es nicht länger möglich war, die Längslinien als einfache Wucherungen der dünnen »ektodermalen« Subcuticularschicht aufzufassen. BÜTSCHLI¹ erkannte nämlich, dass bei den meisten freilebenden Nematoden die Seitenlinien aus großen, deutlichen Zellen zusammengesetzt werden, die »schwerlich nur als Wucherungen der Hypodermis betrachtet werden konnten«, und sprach die Vermuthung aus, dass »die die Seitenlinien aufbauenden Zellen nicht von dem Ektoderm, sondern wahrscheinlich vom Mesoderm abstammen dürften«. Durch meine Untersuchungen an *Bradynema* glaube ich die mesodermale Natur der Längslinien unzweifelhaft erwiesen zu haben, aber ich möchte noch

¹ BÜTSCHLI, Freilebende Nematoden und Chaetonotus. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI.

weiter gehen und überhaupt die ganze sogenannte Subcuticula der Nematoden für mesodermales Gewebe erklären.

Der Zusammenhang der Subcuticula z. B. einer *Ascaris* mit den Längslinien, der schon so früh die Forscher veranlasste, beides für verwandte Bildungen zu halten, ist in der That ein äußerst inniger. Nicht nur stimmen beide im Aussehen ihres lockeren, maschigen Gewebes und in ihrem Verhalten gegenüber den Farbstoffen völlig überein, man sieht sogar die Fasern und Häutchen des einen Gebildes ohne die geringste Grenze in die des anderen übergehen, eine Eigenthümlichkeit, die in hohem Grade befremden müsste, wenn die beiden Gebilde verschiedenen Keimblättern entstammen würden. Viel auffallender aber noch tritt ihre Zusammengehörigkeit zu Tage, wenn man ihre gegenseitigen Beziehungen im Schwanzende der Nematoden untersucht. Subcuticula und Längslinien sind hier viel mächtiger entwickelt als im übrigen Körper, und endlich fließen sie zu einer einzigen, den Leib erfüllenden Gewebsmasse zusammen, so dass von einer Unterscheidung zwischen ihnen gar nicht mehr die Rede sein kann. Sind aber die Längslinien mesodermal, so müssen wir bei so weitgehender Übereinstimmung auch für die Subcuticula eine Entstehung aus dem mittleren Keimblatte annehmen. Dazu kommt die Rolle, welche die Subcuticula dem Nervensystem gegenüber spielt, denn wir wissen, dass die Nerven unserer Würmer wie in den Längslinien, so an vielen Stellen auch in der Subcuticula verlaufen. Der vollgültigste Beweis aber scheint mir durch die Beobachtungen LEUCKART's und besonders ROHDE's¹ erbracht worden zu sein, die Beide in der Subcuticula der großen Ascariden Fasern auffanden, welche direkt in quere, den Leib durchsetzende Muskeln übergingen. Dieselben Fasern setzten sich aus der Subcuticula auch in die Seitenlinien fort, so dass ROHDE sich sogar veranlasst fühlte, die Subcuticula und in beschränkterem Maße auch die Seitenlinien für muskulöse Bildungen zu erklären.

Damit ist aber natürlich nicht gesagt, dass die Subcuticula mit der Entstehung der chitinen Körperhaut überhaupt nichts zu thun hätte; schon aus ihrer ganzen Lagerung scheint vielmehr eine gewisse Beziehung zur Cuticula hervorzugehen. Möglicherweise macht sie derselben die im Leibe cirkulirenden Nahrungssäfte leichter zugänglich und trägt somit zu ihrem Wachsthum bei. Man könnte selbst daran denken, dass bei großen Nematoden ein Theil der Cuticula, nämlich die inneren, aus allerhand Fasersystemen bestehenden Schichten, von der mesodermalen Hypodermis aus gebildet worden seien, und wir werden

¹ E. ROHDE, Beiträge etc. Zoologische Beiträge von A. SCHNEIDER. I. Bd. 1.

nachher bei *Ascaris mystax* Verhältnisse kennen lernen, welche eine solche Annahme in der That in hohem Grade wahrscheinlich machen.

Fragen wir uns nun, was unter solchen Umständen aus dem Ektoderm geworden sei, so kann die Beantwortung nicht schwer fallen. Wir haben gesehen, dass bei *Bradynema* das Ektoderm chitinisirt und in die inneren Schichten der Cuticula umgewandelt wird, und es läge durchaus kein Grund zu der Ansicht vor, unser Wurm mache hierin eine Ausnahme unter allen Nematoden. Es gelang mir aber auch, bei anderen Rundwürmern ein gleiches oder doch sehr ähnliches Verhalten nachzuweisen. So fand ich bei der bereits früher erwähnten Jugendform eines *Diplogaster* unter der äußeren Epidermis eine etwas dickere Schicht, die ich nach ihrem homogenen Aussehen, wie ihrem nicht unbedeutenden Lichtbrechungsvermögen entschieden zur Cuticula rechnen musste. Auf dünnen mit Hämatoxylin gefärbten Querschnitten jedoch unterschied sich diese innere Zone durch ihre außerordentlich intensive Tinktionsfähigkeit sehr lebhaft von der fast farblos gebliebenen Epidermis und bewies dadurch, dass sie noch nicht aus reinem Chitin bestand. Direkt unter ihr aber lagen die Muskelfibrillen und Längsfelder, gerade wie bei *Bradynema*, so dass uns offenbar nichts Anderes übrig bleibt, als in jener inneren Schicht der Cuticula das halb chitinisirte Ektoderm zu erblicken. Diese Beobachtung gewinnt noch in so fern ein besonderes Interesse, als sie uns zugleich eine zweite Larvenform vorführt, bei welcher von einer mesodermalen Hypodermis, wie wir sie bei erwachsenen Nematoden in so allgemeiner Verbreitung antreffen, durchaus keine Spur vorhanden ist.

Noch überzeugender sind die Verhältnisse, die ich bei einer jungen *Ascaris mystax* beobachtete. Hier fand sich nämlich in der hellen, von LEUCKART als Corium bezeichneten Zone zwischen der Epidermis und den gekreuzten Faserschichten eine Lage kleiner, mit Karmin intensiv gefärbter Kerne, deren regelmäßige Abstände zu der Anordnung der Hautringel in unverkennbarer Beziehung standen. Die gleichen Kerne, sogar noch viel deutlicher und schärfer hervortretend, fand ich auch in den seitlichen Kopfflügeln, und hier war die Abhängigkeit ihrer Zahl und Lage von der Hautringelung noch auffälliger und zugleich verständlicher. Es betheiligen sich nämlich an der Bildung der Kopfflügel¹ ausschließlich Epidermis und Corium, während die dicken Schichten der gekreuzten Fasersysteme sammt der Subcuticula unverändert darunter hinwegziehen; da nun aber die Epidermis sich im Bereiche der Flügel nicht wesentlich verdickt zeigt, so entsteht die ganze Auftreibung

¹ LEUCKART, Parasiten. II. p. 266.

lediglich in Folge einer mächtigen Entfaltung des Corium. Natürlich sieht das letztere unter solchen Umständen hier ganz anders aus, als am übrigen Leibe; es enthält jetzt in einer hellen Grundsubstanz zahlreiche feine Fasern, die im Basaltheile kreuz und quer verlaufen, an der Peripherie jedoch, und besonders in der Firste, zu parallelen, senkrecht gegen die Epidermis gerichteten Zügen geordnet sind. So entsteht ein eigenthümliches Fachwerk, einem hohen Cylinderepithel nicht unähnlich, und am Ende eines jeden Faches, da, wo es die Epidermis berührt, findet sich ein deutlicher, scharf umschriebener Kern. Ich will erwähnen, dass ich von dem einen Exemplare, welches die beschriebenen Strukturverhältnisse in so ausgezeichnete Klarheit erkennen ließ, leider nur Längsschnitte angefertigt hatte, so dass die Möglichkeit eines Irrthums gegenwärtig noch nicht völlig ausgeschlossen erscheint. Ist meine Deutung aber richtig, handelt es sich hier wirklich um Kerne, so können es offenbar nur die des äußeren Keimblattes sein, und ihre Lage außerhalb der gekreuzten Faserschichten würde zugleich die mesodermale Natur der letzteren unwiderleglich beweisen.

Man könnte meinen Ansichten über die Bedeutung der Nematodencuticula vielleicht den Umstand entgegenhalten, dass jeder einzelne Wurm im Laufe seines Lebens mehrmals die ganze Haut abwirft und dann natürlich zu ihrer Wiedererzeugung einer besonderen Hypodermis bedarf. Es will mir aber scheinen, als ob gerade die Häutungsverhältnisse unserer Würmer recht deutlich auf die Richtigkeit des von mir vertretenen Standpunktes hinwiesen. Wir sehen nämlich, dass es in allen Fällen ausschließlich nur die Jugendformen sind, die ihre äußere Bedeckung, oft mehrmals und rasch nach einander, zur Abstoßung bringen, Thiere also, bei denen das Ektoderm noch als funktionsfähige, wenn auch dünne Zellschicht persistirt. Beim Übergang in die Geschlechtsreife wird dann — als letzte Häutung — die zuletzt vom Ektoderm gebildete Chitinlage abgeworfen, und damit haben die Häutungen unter allen Umständen ihr Ende erreicht. Niemals stößt ein geschlechtsreifer Rundwurm seine Cuticula ab, obgleich das Wachsthum noch immer ein sehr bedeutendes ist, bedeutender vielleicht, als dies während des Larvenlebens der Fall war. Das Ektoderm unserer Würmer, oder vielmehr die aus ihm hervorgegangene Chitinlage, bleibt ihnen also bis an das Ende ihres Lebens erhalten.

Das fortgesetzte Wachsthum der Nematodenhaut könnte gleichfalls gegen meine Annahme ins Feld geführt werden. Aber einmal haben wir gesehen, dass sehr wahrscheinlich die mesodermale Hypodermis, wo eine solche vorhanden ist, die Weiterbildung der Cuticula übernimmt, und zweitens ist es überhaupt mehr als fraglich, ob die Haut

der Nematoden zum Wachsthum einer besonderen Matrix bedarf. Wir sahen ja bei *Bradynema* die Haut auch ohne Subcuticula wachsen, und vor Allem dürfen wir nicht vergessen, dass bei einer *Ascaris* z. B. die äußersten, völlig chitinisirten Schichten in genau demselben Verhältnisse zum Körperwachsthum zunehmen, wie die inneren, ohne dass sie jedoch mit der Subcuticula in Berührung ständen. In gleicher Weise wachsen, wie SCHNEIDER¹ mit Recht hervorgehoben hat, die complicirtesten Hautgebilde proportional dem allgemeinen Dicken- und Längenwachsthum, so dass wir SCHNEIDER Recht geben müssen, wenn er behauptet, die Cuticula dürfe nicht als ein von der subcutanen Schicht abgelöstes Sekret betrachtet werden, sondern alle ihre Schichten ständen noch in lebendigem Zusammenhang.

In wie weit meine Auffassung der Nematodenhaut und ihrer Subcuticula auch auf *Gordius* Bezug haben möge, wage ich nicht zu entscheiden, doch scheinen hier die Verhältnisse eine geringe Ähnlichkeit mit denen des *Bradynema* zu haben. Durch VILLOT² wissen wir, dass die aus deutlichen Zellen zusammengesetzte und unzweifelhaft ektodermale Hypodermis der *Gordius*-Larve nach einander zwei Hautschichten abscheidet, zuerst die dünne »Embryonalhaut«, darauf eine dickere Schicht von fibrillärer Struktur; zuletzt verliert die Hypodermis ihren epithelialen Charakter, indem die Kerne degeneriren und das Gewebe faserig wird. Weder die erste noch die zweite Cuticularschicht werden durch eine Häutung abgestoßen, verbleiben dem Wurme vielmehr bis ans Lebensende.

Muskulatur.

Weniger fruchtbar, als dies bei der Cuticula der Fall war, dürfte ein Vergleich der Muskulatur des *Bradynema* und ihrer Entstehung mit den Verhältnissen der übrigen Nematoden ausfallen. Über die Muskelbildung anderer Rundwürmer wissen wir überhaupt noch gar nichts, und auch die anatomischen Befunde am *Bradynema* weichen so sehr von dem Bekannten ab, dass in dieser Hinsicht die größte Vorsicht geboten scheint. Ich würde desshalb auf eine Besprechung an dieser Stelle ganz verzichten, hätte nicht BÜTSCHLI³ bei einer freilebenden Art, *Tylenchus fungorum*, Verhältnisse beschrieben, die denen unserer Larven in einem ganz überraschenden Grade gleichen. »Ich sehe hier,« schreibt BÜTSCHLI, »in jedem Muskelfeld eine Reihe hinter einander stehender großer Kerne mit deutlichem Kernkörper. Die Kerne der

¹ SCHNEIDER, Monographie. p. 246.

² VILLOT, L'Évolution des Gordiens. Annales des Scienc. Nat. XI. No. 6. 1894.

³ BÜTSCHLI, Freilebende Nematoden. Nova Acta. p. 33.

beiden der Bauchlinie anliegenden Muskelfelder sind alternierend gestellt, im Übrigen ist jedes Muskelfeld deutlich fibrillär.« Eine derartige Übereinstimmung giebt in der That zu denken. Sie kann nicht zufällig sein, erstreckt sie sich doch sogar auf die alternierende Stellung der Kerne, und sie wird noch auffallender durch die gleichzeitige bedeutende Entfaltung der Seitenfelder, welche bei einer Körperbreite von 0,144 mm eine Breite von nicht weniger als 0,108 mm erreichen.

Wir werden uns unter solchen Umständen, besonders da die in Betracht kommenden Genera systematisch ziemlich entfernt stehen, der Überzeugung nicht verschließen können, dass wir hier thatsächlich ursprüngliche, dem Ausgangspunkte der Nematoden-Muskulatur nahe kommende Verhältnisse vor uns haben. Möglicherweise wird sich der Holomyariertypus als ein phylogenetisches und ontogenetisches Anfangsstadium herausstellen, und es wird sich vielleicht zeigen, dass das eigentliche Muskelement der Nematoden nicht die Zelle, sondern die Fibrille ist; die Marksubstanz der Muskelzellen sänke dann zur Bedeutung von abgesonderten Partien der parenchymatösen Leibessubstanz herab.

Dass übrigens wie bei *Bradynema*, so auch bei allen anderen Nematoden je zwei Muskelbänder ihrer Entstehung nach zu der zwischenliegenden Medianlinie gehören, erlangt schon durch den Umstand eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass bei den meisten Gattungen auch später noch vermittels der sogenannten Querfortsätze ein direkter Zusammenhang der Muskeln mit den Medianfeldern aufrecht erhalten bleibt.

Leibeshöhle.

Noch auf einen letzten Punkt in der Nematodenanatomie möchte ich mit wenigen Worten eingehen; er betrifft die Leibeshöhle unserer Würmer. Bei *Bradynema* ist eine solche nur bei ganz jungen Embryonen als schmaler Spaltraum vorhanden, später wird sie von wandernden Mesenchymzellen völlig ausgefüllt, ein Zustand, der auch während des übrigen Lebens immer beibehalten bleibt. Durch LEUCKART'S Untersuchungen wissen wir ferner, dass auch die jungen *Allantonemen* einer Leibeshöhle entbehren, dass hier vielmehr der ganze weite Innenraum von einem zelligen, Kerne enthaltenden Maschengewebe erfüllt ist, welches LEUCKART mit Recht dem Zellenkörper von *Gordius* an die Seite stellt. Wenn ich noch darauf hinweise, dass v. LINSTOW¹ bei den Larven der *Nematoxys longicauda* gleichfalls ein parenchymatöses, den Leiberraum erfüllendes Zellengewebe beschreibt, und dass ich schließlich auch

¹ v. LINSTOW, *Nematoxys longicauda*. Diese Zeitschr. Bd. XLII.

bei der öfters erwähnten jungen *Rhabditide* den völligen Mangel einer Leibeshöhle feststellen konnte, so möchte uns eine solche Reihe von Beobachtungen wohl auf den Gedanken bringen, für alle jungen Rundwürmer den Mangel der Leibeshöhle anzunehmen. Freilich scheint es, als ob in späterem Alter die Leibeshöhle dennoch zur Ausbildung käme, denn bei den meisten geschlechtsreifen Nematoden liegen die inneren Organe frei in einem hohlen Raume von beträchtlicher Ausdehnung. Diese Leibeshöhle wäre dann aber offenbar im Grunde nichts Anderes, als eine große Lücke im Mesenchym, ein Pseudocoel, keinesfalls aber eine »deutliche primäre Leibeshöhle«¹. Das beste Beispiel für einen derartigen Vorgang liefert *Gordius*, bei dem VILLOT den Zerfall bestimmter Partien des Zellkörpers und die dadurch bedingte Entstehung der verschiedenen Hohlräume aufs deutlichste verfolgen konnte. Es finden sich aber auch bei zahlreichen echten Nematoden Verhältnisse, welche einen ursprünglichen Mangel der Leibeshöhle wahrscheinlich machen. LEUCKART² beschrieb zuerst bei Nematoden ein lockeres intermuskuläres Bindegewebe. BÜTSCHLI³ entdeckte in der Bindesubstanz von *Ascariden* sogar Kerne und wies darauf hin, dass es einer »verhältnismäßig gar nicht so sehr bedeutenden Vermehrung des Bindegewebes mancher Nematoden bedürfe, um die bei *Gordius* vorliegenden Verhältnisse zu erreichen«. Derselbe Forscher⁴ beobachtete an freilebenden Würmern in vielen Fällen ganz ähnliche Gebilde. Z. B. sagt er von *Rhabditis pellio*, man sehe hier »von den Medianlinien viele Fortsätze auslaufen, die sich zu mehrfach verästelten Zellen begeben, oder sich an innere Organe anheften«; es würde also in diesem Falle ein wenn auch sehr lockeres Mesenchym vorhanden sein. Betrachtet man jedoch Querschnitte von Nematoden aus solchen Körpergegenden, in welchen keine Geschlechtsorgane liegen, also besonders im Schwanz- und Kopfende, so wird man vielleicht in allen Fällen eine Leibeshöhle vermissen. Entweder sind es die Muskelzellen selbst, die bis dicht an den Darm herantreten und durch das intermuskuläre Bindegewebe mit ihm verwachsen, oder die Längsfelder sind so mächtig entwickelt, dass sie die Leibeshöhle zum Verschwinden bringen, oder endlich, z. B. im Bereiche des Ösophagus, der Raum ist von hellen, anscheinend strukturlosen Häuten durchzogen und ausgefüllt.

Die Frage nach der Leibeshöhle unserer Würmer wird sich erst nach weiteren Untersuchungen, besonders über junge Nematodenlarven,

¹ HATSCHEK, Lehrbuch der Zoologie.

² LEUCKART, Parasiten. II. p. 38.

³ BÜTSCHLI, Gibt es Holomyarier. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873. p. 406.

⁴ BÜTSCHLI, Freilebende Nematoden. Nova Acta.

definitiv entscheiden lassen. Vermuthlich aber wird man sich genöthigt sehen, die althergebrachte Meinung zu verlassen, dass die Nematoden eine primäre Leibeshöhle besäßen, und sie vielmehr den parenchymatösen Würmern zuzuzählen.

Systematische Stellung.

Bereits am Eingang dieser Abhandlung betonte ich die Nothwendigkeit, für unseren Wurm ein besonderes Genus aufzustellen. Es ist ja nicht zu verkennen, dass sowohl in der Lebensweise, als auch im Bau der Schmarotzerform eine nicht geringe Ähnlichkeit mit *Allantonema* hervortritt; sie spiegelt sich besonders in der Zusammensetzung der Leibeshöhle, in der Bildung der Geschlechtsorgane mit ihren eigenthümlichen Verschlussapparaten, und in dem Fehlen aller anderen Organsysteme wieder. Dem gegenüber finden sich in der Bildung der Cuticula, in der Körperform und in der Art und Weise des Vorkommens im Käfer wesentliche Differenzen, und wir dürfen außerdem nicht vergessen, dass ein Theil der übereinstimmenden Charaktere auf Konvergenzerscheinungen beruhen mag. So wird man z. B. die Einfachheit der Geschlechtsröhre nicht als systematisches Merkmal benutzen dürfen, denn es ist leicht zu verstehen, dass ein gleiches Verhalten bei allen oder fast allen protandrisch-hermaphroditischen Nematoden wiederkehren muss.

Zieht man aber die Entwicklungsgeschichte und die Jugendformen zum Vergleich heran, so treten die Unterschiede zwischen den beiden Gattungen noch weit schärfer hervor. Wenn sich auch darüber streiten ließe, ob eine Abweichung in der Lebensgeschichte, wie wir sie bei *Bradynema* vorfinden, zur Begründung einer neuen Gattung ausreiche, besonders wenn die Abweichung noch nicht einmal völlig durchgeführt worden ist, so kann doch darüber kein Zweifel bestehen, dass die freilebenden Formen beider Gattungen weit von einander verschieden sind. Denn wir kennen durch v. LINSTOW eine *Allantonema*-Art, deren freie Generation zum Genus *Diplogaster* in den engsten Beziehungen steht, also zur Gruppe der Meromyariier zu rechnen ist, während die *Bradynema*-Larven sich in der Bildung ihrer Muskulatur den Holo-myariern anschließen.

Leipzig, im April 1892.

Zu spät, um im entwicklungsgeschichtlichen Theile noch berücksichtigt werden zu können, erschien eine Abhandlung von WANDOLLEK

über die Embryonalentwicklung des *Strongylus paradoxus* (in: Arch. f. Naturgesch. 58. Jahrg. I. Bd., 2. Heft). Die Ergebnisse dieser Arbeit decken sich in den meisten Punkten mit den Angaben früherer Autoren.

Litteraturnachweis.

1. BASTIAN, On the Anatomy and Physiology of the Nematoids, Parasitic and Free. 1865.
2. BOVERI, Zellenstudien. 2. Heft. Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megaloccephala*. 1888.
3. BÜTSCHLI, Untersuchungen über die beiden Nematoden der *Periplaneta orientalis*. 1874.
4. ——— Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta d. kgl. Leop. Carol. Akademie der Naturforscher. XXXVI. 5. 1873.
5. ——— Gibt es Holomyarier? Diese Zeitschr. Bd. XXIII. 1873.
6. ——— Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere des Kieler Hafens. 1874.
7. ——— Entwicklung des *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
8. ——— Freilebende Nematoden u. *Chaetonotus*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
9. CLAUS, Über einige im Humus lebende Anguilluliden. Diese Zeitschr. Bd. XII. 1862.
10. GANIN, Entwicklung von *Pelodera teres*. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877.
Referat von v. HOYER über die V. Versammlung russ. Naturforscher. 1876.
11. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der *Rhabditis nigrovenosa*. Abhandlungen zur Entwicklungsgesch. der Thiere. 1. Heft. 1882.
12. HALLEZ, Recherches sur l'Embryogénie de quelques Nématodes. 1885.
13. HERTWIG, Vergleichung der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.
14. LEUCKART, Die menschlichen Parasiten. 4. Aufl. Bd. II. 1876.
15. ——— *Allantonema mirabile*. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. 1887.
16. v. LINSTOW, Über einen neuen Entwicklungsmodus bei den Nematoden (*Nematoxys longicauda*). Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.
17. ——— *Allantonema* und *Diplogaster*. Centralblatt für Bakteriologie u. Parasitenkunde. Bd. VIII. p. 46. 1890.
18. MONIEZ, Sur l'*Allantonema rigida* v. Siebold, parasite de différents Coléoptères coprophages. Extrait de la Revue Biologique du Nord de la France 1894. (Comptes rendus. CXII. No. 1.)
19. NATANSON, Entwicklung dreier *Oxyuris* aus *Blatta germanica* und *Periplaneta orientalis*. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. Referat von GANIN. 1877.
20. SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. 1866.
21. v. SIEBOLD, MÜLLER'S Archiv für Anatomie und Physiologie. 1856. p. 33 Anm.
22. ZUR STRASSEN, Über *Filaria rigida*. Vorläufige Mittheilung. Zool. Anzeiger. XIV. Nr. 379. 1894.
23. STRUBELL, *Heterodera Schachtii*. Bibliotheca Zoologica. Heft 2. 1888.
24. VILLOT, L'Évolution des Gordiens. Annales des Sciences Naturelles. Tome XI. No. 6. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

<i>bm</i> , Bauchmesoderm;	<i>ovd</i> , Oviduct;
<i>c.hg'</i> und <i>c.hg''</i> , äußere und innere homogene Schicht der Cuticula;	<i>ovr</i> , Ovarium;
<i>c.sb</i> , Stäbchenschicht der Cuticula;	<i>p</i> , Plasmabelag des Geschlechtsapparates;
<i>d</i> , Darm;	<i>pch</i> , Parenchym;
<i>ekt</i> , Ektoderm;	<i>p.e</i> , Porus excretorius;
<i>ent</i> , Entoderm;	<i>p.g</i> , Porus genitalis;
<i>ga</i> , Genitalanlage;	<i>prd</i> , Proctodaeum;
<i>km</i> , Kopfmesodermmasse;	<i>prst</i> , Protostom, resp. die Stelle, an welcher es sich geschlossen hat;
<i>lm</i> , seitliche Mesodermmasse;	<i>sf</i> , Seitenfeld;
<i>mes</i> , Mesoderm;	<i>sm</i> , Schwanzmesodermmasse;
<i>mf</i> , Medianfeld;	<i>std</i> , Stomadaeum;
<i>mh</i> , Mundhöhle;	<i>tk</i> , Terminalkerne;
<i>ml.d</i> , dorsale Medianlinie;	<i>tp</i> , Tunica propria des Geschlechtsapparates;
<i>ml.v</i> , ventrale Medianlinie;	<i>u</i> , Uterus;
<i>msch</i> , Mesenchym;	<i>zp</i> , Zellpolster hinter der Stelle des Porus excretorius resp. des Protostoms.
<i>msk</i> , Muskulatur;	
<i>n</i> , Nervenring;	

Tafel XXIX.

Fig. 1. Das parasitische, geschlechtseife Weibchen. Nach dem Leben. *rs*, Receptaculum seminis.

Fig. 2. Querschnitt durch die Leibesmitte. Sublimat, Boraxkarmin.

Fig. 3. Querschnitt durch das Vorderende. Chromosmiumessigsäure, Safranin.

Fig. 4. Cuticula mit Spuren des Ektoderms. Längsschnitt. Sublimat, Anilin-blue-black. *bsm*, Basalmembran.

Fig. 5. Stück einer Medianlinie und der anliegenden Muskelfelder. Flächenansicht.

Fig. 6. Das blinde Ende des Ovariums. *kl*, Keimlager; *ncl*, Kerne des Plasmabelags.

Fig. 7. Ein Stück der Keimsäule, aus seiner Röhre hervorgezogen. *rh*, Rhachis.

Fig. 8. Dessgleichen aus einem späteren Theile des Ovariums.

Fig. 9. Receptaculum seminis. Optischer Schnitt. *ov*, Ei, im Begriff in das Receptaculum einzutreten. *z'*, Zotten der ersten, *z''*, der zweiten Ventilvorrichtung; *cs*, innerer Cuticularsaum der Zotten; *sp*, Sperma.

Fig. 10. Geschlechtsöffnung. Medianschnitt. Sublimat, Boraxkarmin. *z*, Uteruszotten; *cs*, Cuticularsaum derselben.

Fig. 11—15 nach dem Leben.

Fig. 11. Bildung des zweiten Richtungskörpers. *rk'*, der erste Richtungskörper; *eih*, Eihaut; *dh*, Dotterhaut. Die drei Abschnitte der hellen Säule sind der Reihe nach: zweiter Richtungskörper, weiblicher Pronucleus, männlicher Pronucleus. Vgl. Fig. 16.

Fig. 12. Ei mit den beiden Pronuclei. *dh*, Dotterhaut, jetzt abgestoßen.

Fig. 13. Verschmelzung der Pronuclei. Vgl. Fig. 17.

Fig. 14. Kernspindel und Centrosomen. Vgl. Fig. 19 und 20.

Fig. 15. Ei kurz nach der Durchschnürung. Vgl. Fig. 21.

Fig. 16—22 Kerntheilung und Furchung nach Schnittpräparaten, und zwar

Fig. 16—18, 21, 22 nach Chromosmiumessigsäure-Safranin-, Fig. 19 und 20 nach Sublimat-Boraxkarminbehandlung.

Fig. 16. Bildung des zweiten Richtungskörpers. *m.pn*, männlicher Pronucleus.

Fig. 17, 18. Copulation der Pronuclei.

Fig. 19, 20. Kernspindel mit Äquatorial- resp. zwei Tochterplatten; Außenwand der Eier dunkel gefärbt. *apl*, Archoplasma.

Fig. 21. Ei kurz nach der Durchschnürung. Die Kerne enthalten noch je zwei quergestellte Nucleoli.

Fig. 22. Stadium mit vier Furchungskugeln. Die vorderste, die sich zunächst allein theilen wird, zeigt im Kern zwei Nucleoli. Vgl. Fig. 34.

Tafel XXX.

Fig. 23—47 sind Kontourzeichnungen nach dem Leben. Die beiden Richtungskörper sowie die Dotterhaut sind weggelassen. Bei allen Profilzeichnungen ist die Rückenseite des Eies nach links, die Bauchseite nach rechts gewendet.

Fig. 23. Stadium II. *entmes*, die hintere, dem primären Entoderm entsprechende Furchungskugel.

Fig. 24, 25. Übergang zu Stadium IV.

Fig. 26. Das reguläre Stadium IV.

Fig. 27. Verschiebung während der Theilung der Ektodermkugel.

Fig. 28—30. Drei auf diese Weise entstandene Modifikationen des Stadium IV.

Fig. 31. Theilung der vordersten Kugel (*ekt²*) des regulären Stadium IV.

Fig. 32—36. Fünf verschiedene Formen des Stadium V. Am häufigsten finden sich die in Fig. 33 und 36 dargestellten.

Fig. 37. Theilung der vordersten Ektodermkugel (*ekt³*) eines Stadium V, und zwar des in Fig. 33 dargestellten.

Fig. 38. Das Stadium VI. Wird von sämtlichen Eiern durchlaufen.

Fig. 39. Mediantheilung der beiden von der Entomesodermkugel abstammenden und bisher als *ent* und *mes* bezeichneten Blastomeren.

Fig. 40. Dasselbe Ei von vorn gesehen.

Fig. 41. Das vollendete Stadium VIII von vorn gesehen. Die Anordnung der drei vorderen Ektodermkugeln wird von jetzt an unregelmäßig.

Fig. 42. Stadium VIII von hinten (vom Rücken) gesehen.

Fig. 43. Dessgleichen die unterste Ektodermzelle (*ekt¹*) theilt sich.

Fig. 44. Stadium IX von vorn gesehen.

Fig. 45. Gastrula von hinten gesehen.

Fig. 46 u. 47 (auf Taf. XXXI), fernere Umwachsungsstadien. Profilsichten.

Tafel XXXI.

Fig. 47. Siehe Fig. 46 auf Taf. XXX.

Fig. 48—52. Wachstum und Gestaltveränderungen des Embryo innerhalb der Eischale. Nach dem Leben.

Fig. 48. Entspricht ungefähr Fig. 47.

Fig. 49. Das Mesoderm beginnt an Kopf und Bauch durchscheinende, helle Partien zu bilden. Die Mundhöhle senkt sich ein. Die Genitalanlage wird sichtbar.

Fig. 50, 51. Krümmung des Schwanzendes. An der Stelle des Protostomverschlusses beginnt der Exkretionsporus sich zu bilden.

Fig. 52. Der zum Ausschlüpfen bereite Embryo.

Fig. 53—70. Längs- und Querschnitte durch Embryonen nach Sublimat-Boraxkarminpräparaten. Alle sind schematisirt, besonders sind die Zellgrenzen in

Wirklichkeit nicht oder doch viel weniger deutlich erkennbar als hier dargestellt wurde.

Fig. 53—58 Medianschnitte. Rücken links, Bauch rechts.

Fig. 53. Gastrula, entspricht Fig. 46.

Fig. 54. Entspricht etwa Fig. 47 u. 48. Beginnende Einstülpung am Protostom.

Fig. 55. Mesoderm an der Bauchwand. *pr*, eingestülptes Protostomrohr.

Fig. 56. Siehe Fig. 49. Bildung der Kopfzellenmasse. Die Mundhöhle beginnt sich einzusenken, Genitalanlage sichtbar.

Fig. 57. Siehe Fig. 50. *n*? Nervenzellen? Das Protostomrohr ist verschwunden, Anlage des ventralen Zellpolsters hinter dem Protostomverschluss.

Fig. 58. Vgl. Fig. 54. Das Stomadaeum hat sich von der übrigen Kopfmesodermmasse gesondert. Der Nervenring (*n*) ist jetzt deutlich erkennbar. Bildung der Schwanzmesodermmasse.

Fig. 59. Frontalschnitt durch dieselbe Entwicklungsstufe wie Fig. 58.

Fig. 60—69. Querschnitte, Rücken oben, Bauch unten.

Fig. 60. Entspricht Fig. 46 und 53.

Fig. 64. Vgl. Fig. 55.

Fig. 62. Vgl. Fig. 56. Leibesmitte.

Fig. 63. Das gleiche Stadium. Schnitt durch das Protostom.

Fig. 64. Vgl. Fig. 57. Leibesmitte.

Fig. 65. Dasselbe Stadium. Kopfende.

Fig. 66. Vgl. Fig. 58. Mitte.

Fig. 67. Vgl. Fig. 52. Mitte.

Fig. 68. Dessgleichen. Schnitt durch das Vorderende des Darmes. Die seitlichen Mesodermmassen (*lm*) sehr stark verdickt.

Fig. 69. Schnitt durch die Leibesmitte eines ausgeschlüpften Embryo.

Fig. 70. Dessgleichen. Frontalschnitt durch den Vorderleib.

Fig. 74. Etwas plattgedrückter Embryo nach Einwirkung verdünnter Essigsäure. Vom Rücken gesehen. Man erkennt die Lage des Mesoderms, vorn bereits geschlossen, hinten (Urmesoblasten) noch offen. In der Mitte schimmert der Genitalkern durch.

Fig. 72. Eben ausgeschlüpfter männlicher Embryo. Nach dem Leben. An der Stelle des Protostoms findet sich die Anlage des Ausführungsganges des Exkretionssystems.

Fig. 73. Geschlechtsanlage mit Keimzelle (*kz*), zwei Terminalzellen und einer gemeinsamen Tunica propria. Nach Essigsäurebehandlung.

Fig. 74. Hoden eines Männchens zur Zeit des Ausschlüpfens aus dem Uterus. Dessgleichen.

Tafel XXXII.

Fig. 75. Junge, eben in die Leibeshöhle des Aphodius eingewanderte Larve. Länge 250 μ . Nach Einwirkung von Sublimat-Essigsäure-Alkohol. Kerne des Ektoderms leicht von den punktierten, runden Mesodermkernen zu unterscheiden. Stomadaeum und Proctodaeum mit Mesodermkernen. Einzelne Mesodermzellen sind in die Leibeshöhle eingewandert zur Anlage des Mesenchyms.

Fig. 76—83. Larven aus der Leibeshöhle des Aphodius. Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 76—79 Männchen.

Fig. 76. Länge 320 μ .

Fig. 77. Länge 367 μ .

Fig. 78. Länge 415 μ . Die charakteristische Männchenform. Beginn der Sperma-
bildung.

Fig. 79. Länge 450 μ . Ausgewachsene Form mit reifem Hoden.

Fig. 80—83. Indifferente Form resp. Weibchen.

Fig. 80. Länge 350 μ .

Fig. 81. Länge 380 μ .

Fig. 82. Länge 415 μ . Gürtelform.

Fig. 83. Länge 480 μ . Ausgewachsene Form.

Fig. 84. Entspricht ungefähr Fig. 77. Männchen, dessen Hodenende den Mast-
darm noch nicht völlig erreicht hat. Seitlich die mesodermale Zellreihe (*l_{sr}*).
h, Hoden.

Fig. 85. Siehe auf Tafel XXXIII.

Fig. 86. Vorderende eines Wurmes von 370 μ Länge. Osmium, Safranin.

Fig. 87. Seitenfeld und das anliegende, aus Medianlinie und zwei Muskelbän-
dern bestehende Medianfeld eines Männchens von 420 μ Länge. Durch Zertrümme-
rung zu einer Fläche ausgebreitetes Osmium-Safraninpräparat. *sp*, die scharfe Spalte
zwischen Median- und Seitenfeld. *ncl*, Muskelkern.

Fig. 88—92. Querschnitte durch Larven aus der Leibeshöhle des Aphodius.
Chromosmiumessigsäure, Safranin. Sehr wenig schematisirt.

Fig. 88. Entspricht ungefähr Fig. 76 und 80. Leibesmitte. Man sieht die Meso-
dermmassen des Bauches und der Seiten, sowie die schwächere der Rückenwand,
ferner das Mesenchym in der Leibeshöhle.

Fig. 89. Entspricht Fig. 77. Mitte. Die Muskelzellen haben sich am Bauche
von der Medianlinie losgelöst.

Tafel XXXIII.

Fig. 85. Weibchen, Gürtelform. Oberflächenansicht eines Osmiumpräparates
Es sind nur die Zellen der Längsreihen mit ihren Querfortsätzen dargestellt. *d_{sr}*,
dorsale Zellenreihe; *v_{sr}*, ventrale Zellenreihe; *l_{sr}*, die im Bereiche des Gürtels er-
weiterten und schärfer kontourirten Zellen der rechten Lateralreihe.

Fig. 90. Querschnitt durch eine der Fig. 84 entsprechende Larve.

Fig. 91. Schnitt durch den Hoden (*h*) eines ausgewachsenen Männchens. Die
Muskelbänder haben an der Peripherie die fibrilläre Substanz entwickelt.

Fig. 92. Schnitt durch das Vorderende des Darmes bei derselben Form. Die
stark verdickten seitlichen Mesodermmassen verschmelzen mit dem Mesoderm des
Rückenfeldes.

Fig. 93. Hoden eines Männchens von 325 μ Länge. Während der Ruheperiode.
Osmium-Safranin. *zgr*, die terminale Zellgruppe.

Fig. 94. Hoden eines Thieres von 390 μ . Kurz vor der Sperma-
bildung. Während der Kerntheilungsperiode. Osmium-Safranin. Am Hinterende Afterdarm und
die Anlagen der Ausführungsorgane. Die Cuticula zeigt unter der dunkleren Außen-
schicht die halbchitinige Ektodermlage. *a*, die Stelle des Afters.

Fig. 95. Vorderende eines reifen Hodens. Die vordere Terminalzelle hat sich
hier in einen Zellhaufen verwandelt, *tgr*.

Fig. 96. Geschlechtsanlage des Weibchens am Ende des parasitischen Lebens.

Fig. 97. Eine Jugendform des schmarotzenden Bradynema-Weibchens. Es ist
nur der Genitalapparat eingezeichnet. Sublimat-Boraxkarmin.

Fig. 98. Querschnitt durch das Vorderende desselben Thieres.

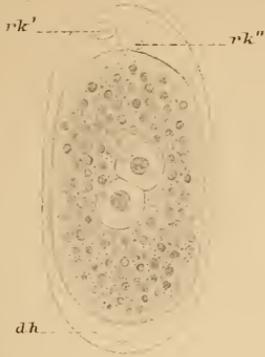


Fig. 12.

Fig. 11.

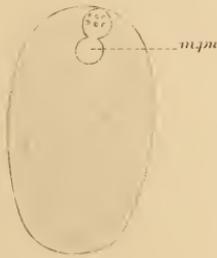
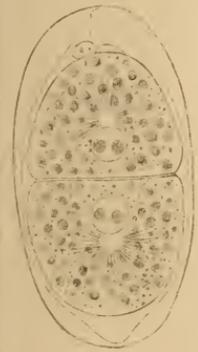


Fig. 16.

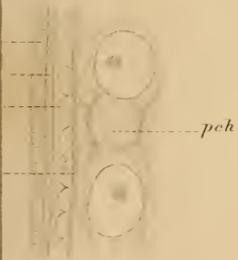
Fig. 19.



apl

er

Fig. 4.



pch

Fig. 20.



apl



Fig. 1.



Fig. 5.



Fig. 6.

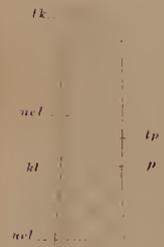


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

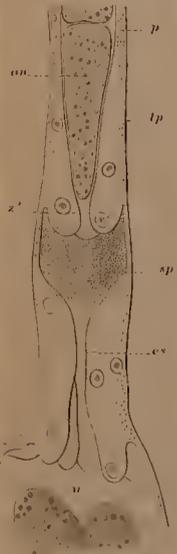


Fig. 10.



Fig. 11.

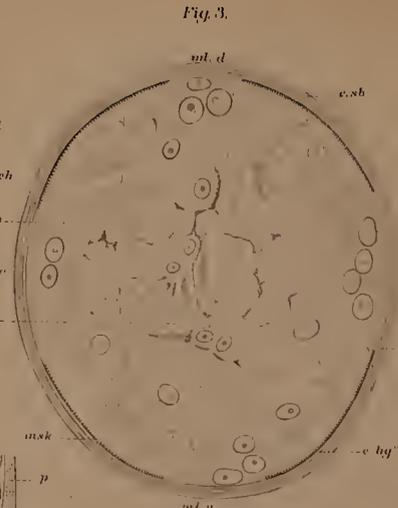


Fig. 12.

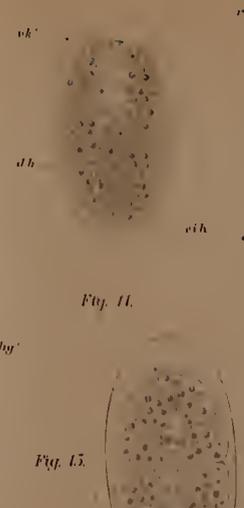


Fig. 13.

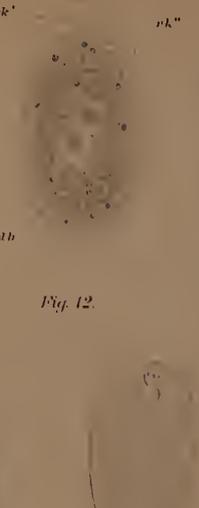


Fig. 14.



Fig. 15.

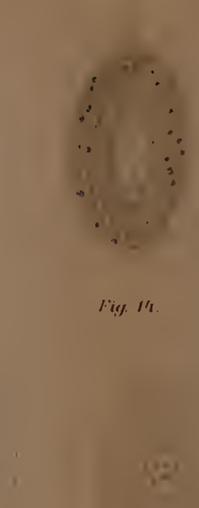


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

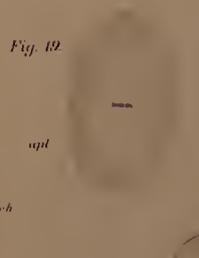


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

Fig. 20.

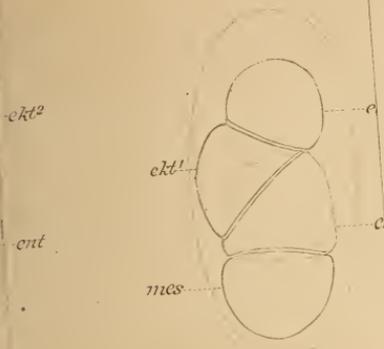


Fig. 36.



Fig. 44.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.

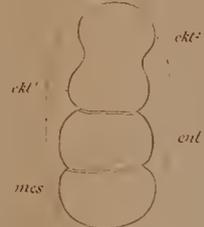


Fig. 26.

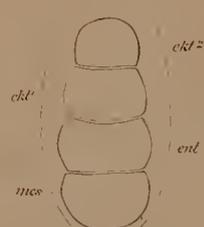


Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.

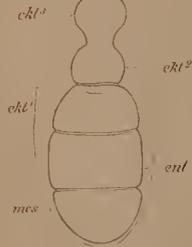


Fig. 32.

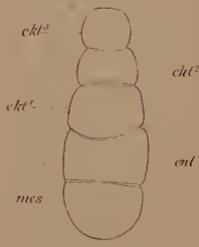


Fig. 33.

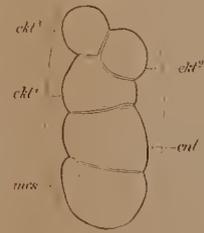


Fig. 34.

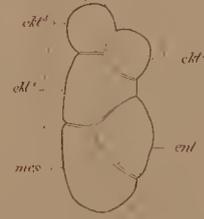


Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.

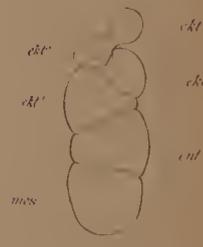


Fig. 38.



Fig. 39.

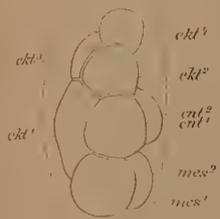


Fig. 40.

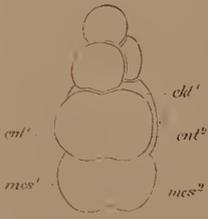


Fig. 41.

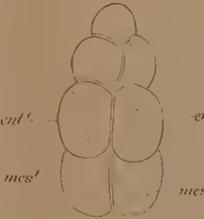


Fig. 42.

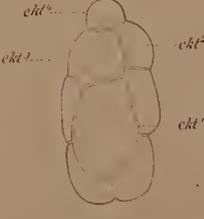


Fig. 43.



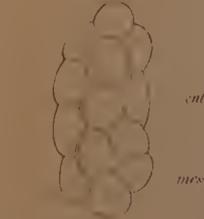
Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.



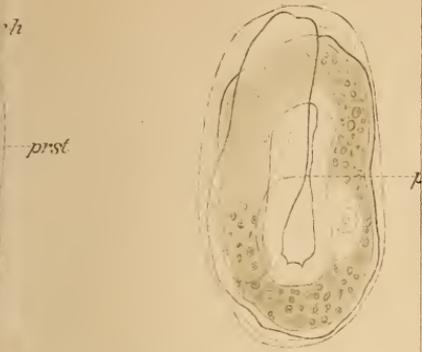


Fig. 52.

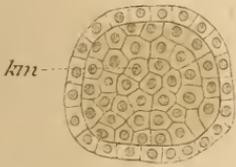


Fig. 65.

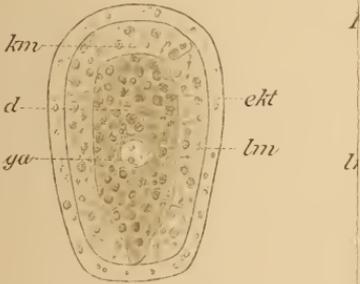


Fig. 71.





Fig. 47.

Fig. 48.

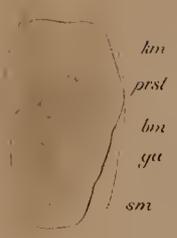


Fig. 49.



Fig. 50.

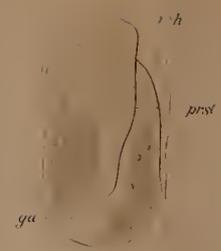


Fig. 51.



Fig. 52.



Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.

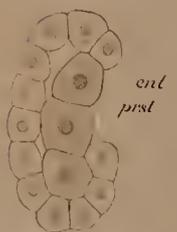


Fig. 53.

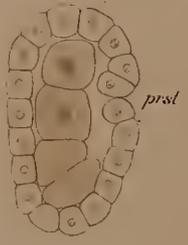


Fig. 54.

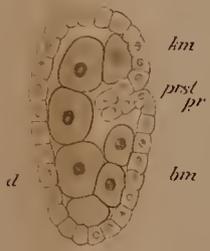


Fig. 55.

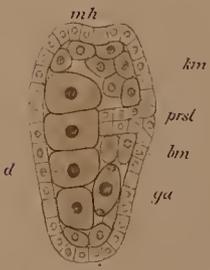


Fig. 56.



Fig. 64.



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.



Fig. 57.

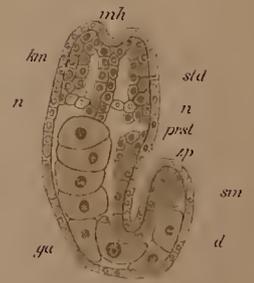


Fig. 58.

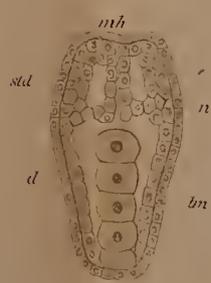


Fig. 59.

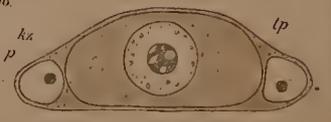


Fig. 71.

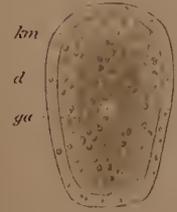


Fig. 71.



Fig. 68.



Fig. 69.

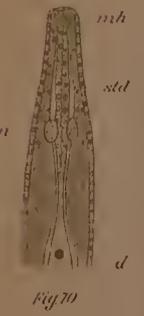


Fig. 70.

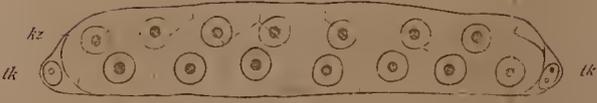


Fig. 71.



Fig. 72.

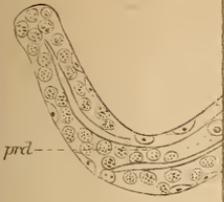


Fig. 86.

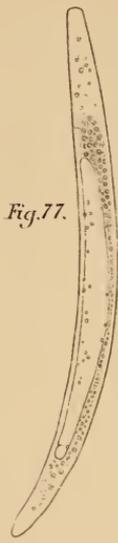
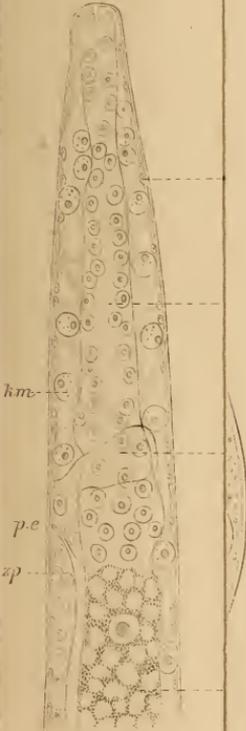


Fig. 77.



Fig. 78.



Fig. 79.



Fig. 81.



Fig. 82.



Fig. 83.

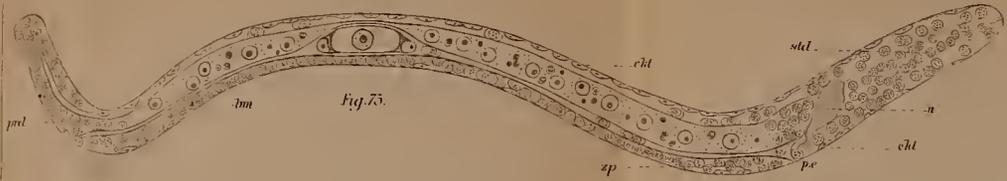


Fig. 75.

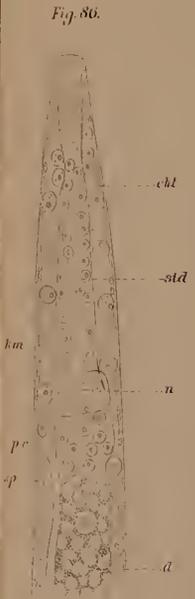


Fig. 80.

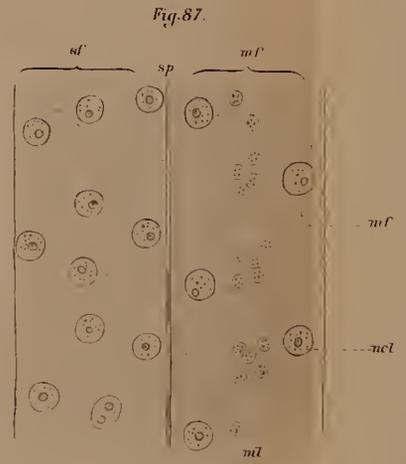


Fig. 87.



Fig. 84.

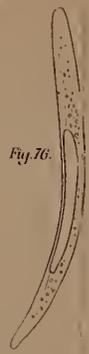


Fig. 76.

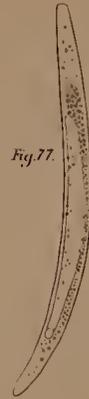


Fig. 77.



Fig. 78.

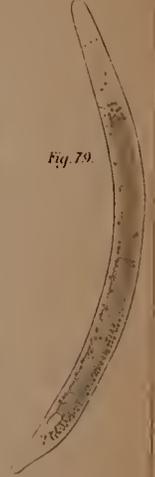


Fig. 79.

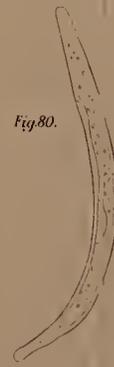


Fig. 80.



Fig. 81.



Fig. 82.



Fig. 83.

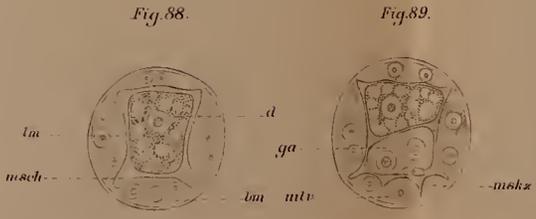


Fig. 88.

Fig. 89.

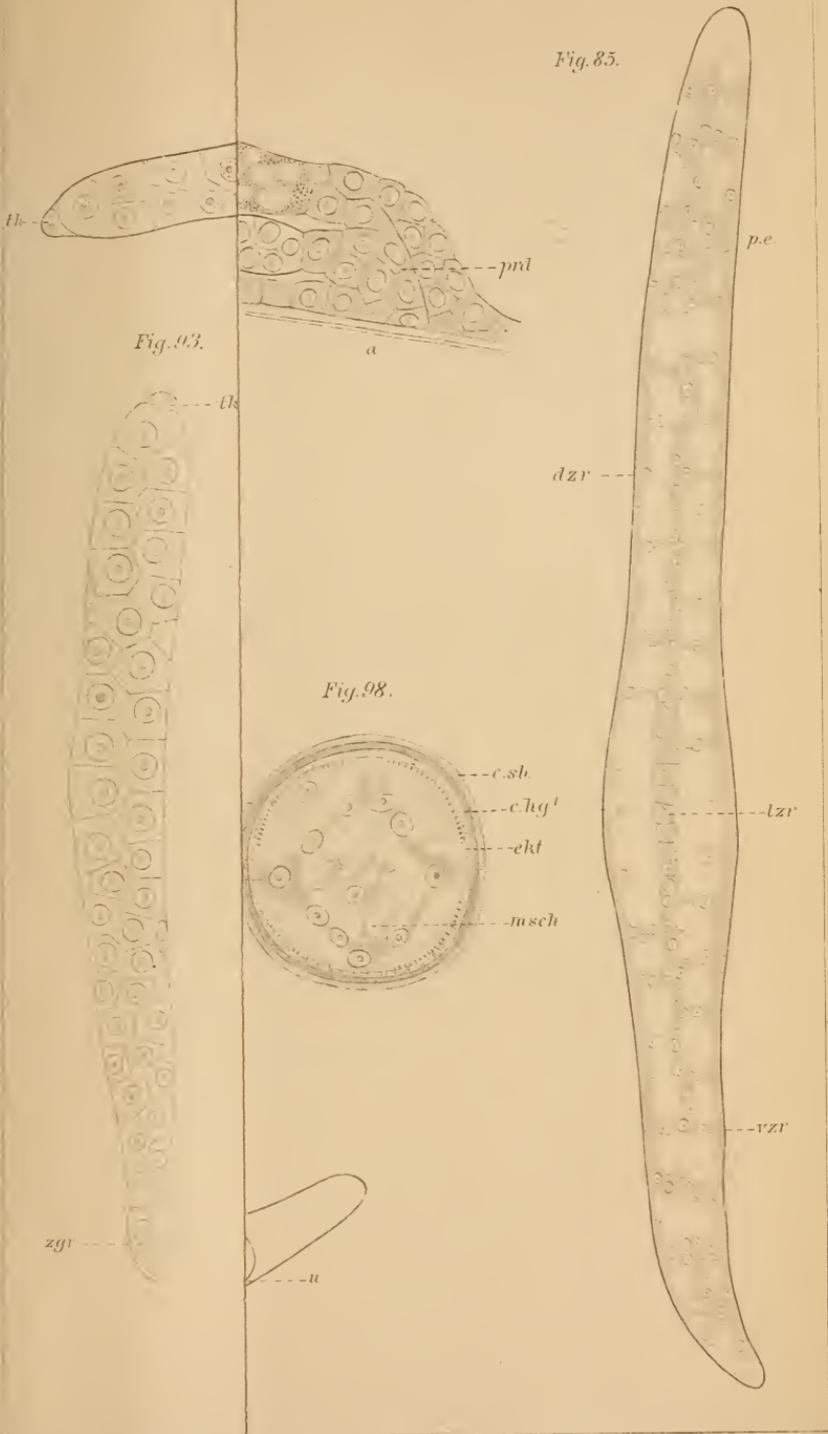


Fig. 94

Fig. 85



Fig. 93

Fig. 95

Fig. 90

Fig. 97

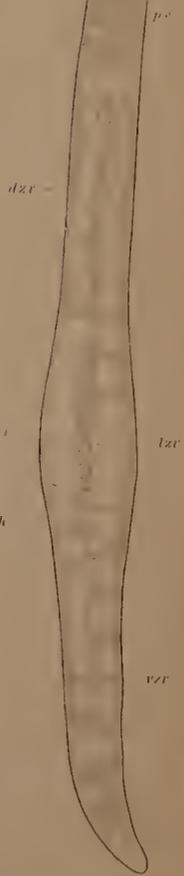
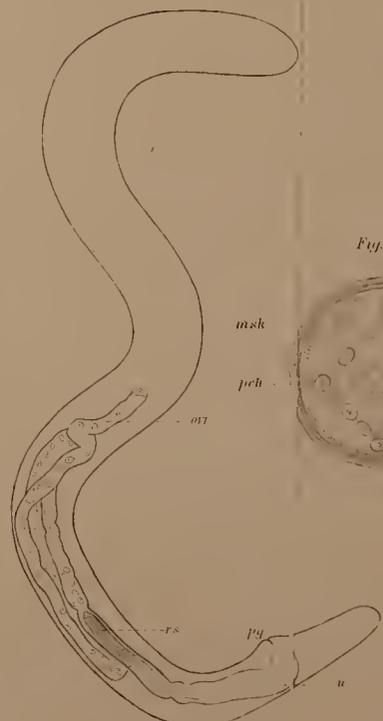


Fig. 96

Fig. 91

Fig. 92

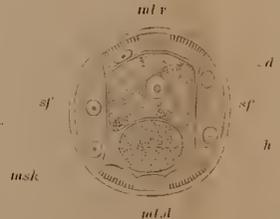
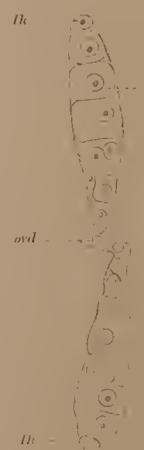


Fig. 92

