© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden.

Zugleich ein Beitrag zur Zellenlehre.

Von

Heinrich Ernst Ziegler,

Dr. phil., Prof. extraord. der Zoologie, Freiburg i. B.

Mit Tafel XVII—XIX.

I. Material und Methode.

Bekanntlich hat Auerbach schon vor zwanzig Jahren die ersten Entwicklungsvorgänge eines Nematoden sorgfältig beobachtet[1]; sein Untersuchungsmaterial waren die Eier von Rhabditis nigrovenosa Rud. (= Rhabdonema nigrovenosa = Ascaris nigrovenosa). Auerbach berichtet von einer sehr merkwürdigen Bewegung der sich vereinigenden Geschlechtskerne, welche neuerdings von O. Hertwig zur Begründung seiner Theorie über die Einstellung der Kernspindel verwerthet worden ist[2]; nach Auerbach kommen die beiden Kerne bei der Befruchtung in der Längsrichtung des Eies zusammen und wenn sie sich an einander gelegt haben, erfahren sie eine Drehung um 90°, so dass dann die entstehende Theilungsspindel in der Längsrichtung des Eies liegt.

Anfänglich wollte ich nur die ebengenannte Drehung der sich vereinigenden Geschlechtskerne bei Rhabditis nigrovenosa oder einem anderen Nematoden aus eigener Anschauung kennen lernen; ich dehnte aber dann die Untersuchung dahin aus, die ersten Entwicklungsvorgänge überhaupt zu beobachten und wollte wenigstens für e i n e Species möglichst genau beschreiben, was man am lebenden Ei vom Austritt

[1] L. Auerbach, Organologische Studien. Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

[2] O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. p. 175.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus dem Ovarium bis zum Beginn der Furchung geschehen sieht. Nachher verfolgte ich dann die ganze Furchung und den Gastrulationsvorgang. Ich habe mich bemüht, auch diejenigen Beobachtungen zu verzeichnen, welche zwar für die Embryologie unwichtig sind, aber für die Zellenlehre Bedeutung haben können.

Beim Beginn meiner Untersuchung im vorigen September stand mir Rhabditis nigrovenosa nicht in genügender Menge zur Verfügung, da die Species in hiesiger Gegend in den Fröschen nicht häufig ist und Kröten schwer zu bekommen waren. Ich sah daher zunächst davon ab, diese Species als Untersuchungsmaterial zu wählen und legte einige todte Regenwürmer auf einen Teller mit feuchter Erde, um so die an faulenden Regenwürmern vorkommende Species Rhabditis pellio Schn. zu erhalten. Es traten mehrere Species von Rhabditiden auf, am häufigsten Diplogaster longicauda Claus, ziemlich häufig auch Rhabditis teres Schn.; Diplogaster longicauda erwies sich zur Untersuchung als günstig und auf diese Species beziehen sich die meisten der nachher mitzutheilenden Beobachtungen. Ich habe diese Art den ganzen Winter hindurch sehr bequem zur Hand gehabt, da sie an den faulenden Regenwürmern, die ich alle acht Tage erneuerte, stets in großer Menge zu finden war; in diesem Sommer ist die Species nicht mehr so regelmäßig in den Kulturen vorhanden gewesen und nahmen zeitweilig andere Species ihre Stelle ein; manchmal fand ich fast nur Rhabditis teres Schn., manchmal diese Species gemischt mit Rhabditis aspera Bütschli und anderen Arten. Neuerdings habe ich aus Kröten Rhabditis nigrovenosa erhalten; es zeigte sich, dass zwischen dieser Species und Diplogaster longicauda in den ersten Entwicklungsvorgängen kein wesentlicher Unterschied besteht. Bei Rhabditis nigrovenosa habe ich dann auch die ganze Furchung und die Gastrulation beobachtet.

Alle Beobachtungen bei Diplogaster sind am lebenden Ei gemacht. Es ist zwar wohl möglich die kleinen Würmer mit dem Mikrotom zu schneiden, wenn man sie in Menge klumpenweise zusammengeballt gehärtet hat. Aber da die Eier so klein sind und die Thiere überhaupt sehr kleine Zellen haben, so ergeben sich auf den Schnitten bei Weitem nicht so deutliche Bilder wie bei den größeren Nematoden. Auch für das Studium der Chromosomen sind die Eier von Diplogaster longicauda nicht günstig, da die Chromosomen zahlreich und klein sind; ich habe daher davon abgesehen, an dem vorliegenden Objekt die Verhältnisse der Chromosomen zu verfolgen, die man bei anderen Nematoden z. B. bei Ascaris megalocephala so leicht sieht.

Die Methode, welche ich verwandte, war anfänglich folgende.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich brachte einige der Würmer auf die Glasplatte des Kompressoriums[1], schnitt sie mit einem Skalpell ein- oder zweimal durch und komprimirte sie; es traten dabei Embryonen der verschiedensten Entwicklungsstadien aus dem Körper der Würmer aus und gewöhnlich wurden auch der Darm und die Genitalschläuche theilweise ausgepresst; ich verwendete nur solche Embryonen zur Beobachtung, welche noch im Inneren des Wurmkörpers waren oder in einem aus dem Körper hervorkommenden Theil des Uterus lagen; denn diese Eier befanden sich in ihrem natürlichen Medium, welches für die Entwicklung günstig ist, während die Zusatzflüssigkeit, mag sie Wasser oder physiologische Kochsalzlösung oder Glaskörperflüssigkeit oder eine Mischung von Eiweiß mit Wasser sein, auf die Embryonen der frühen Entwicklungsstadien eine schädliche Einwirkung ausübt. Weil ich die nachtheilige Wirkung des Wassers fürchtete, sah ich vorerst von einer Durchströmung ab. Bei dieser Methode ist die Beobachtung dadurch sehr erschwert, dass die Eier sehr oft alsbald in der Entwicklung stillstehen, sobald man die Würmer in dem Apparat komprimirt hat; manchmal geht die Entwicklung noch einige Zeit weiter, verlangsamt sich aber dann und kommt zum Stillstand. Ich habe zwar dann und wann einmal bei einem Ei die Vorgänge durch zwei bis drei Stunden hindurch verfolgen können, aber meistens erfolgte der Stillstand viel früher und ich habe manche Stunde verloren, indem ich vergeblich auf das Weitergehen der Entwicklung wartete.

Ich versuchte daher eine andere Methode. Es war zu vermuthen, dass es hauptsächlich der Mangel an Sauerstoff sei, welcher die Entwicklung hemmt. Diplogaster longicauda lebt an der Oberfläche der faulenden Regenwürmer, man konnte also annehmen, dass der Wurm ein lebhaftes Sauerstoffbedürfnis hat[2]. Ich verfuhr nun folgender-

[1] Ich verwandte den Apparat, den ich vor Kurzem im Zoologischen Anzeiger beschrieben habe (H. E. Ziegler, Ein Kompressorium mit Durchströmung. Zoolog. Anzeiger 1894. Nr. 456—457 u. 464).

[2] Es gilt dies keineswegs für alle Nematoden. Für die im Darme der Katze und des Hundes lebende Species Ascaris mystax hat Bunge durch Experimente gezeigt, dass sie den Sauerstoff lange entbehren kann; die in einem Reagensröhrchen in einer Lösung von Kochsalz (1 %) und kohlensaurem Natrium (0,1 %) befindlichen Würmer blieben bei Ausschluss des Sauerstoffes 4—5 Tage, bei Zutritt des Sauerstoffes 8—15 Tage am Leben (Bunge, Über das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. VIII. 1883—84. p. 48). In einer späteren Versuchsreihe hat Bunge festgestellt, dass die im Darm des Hechtes lebende Ascaris acus nach vollständiger Sauerstoffentziehung 4—6 Tage lebendig bleibt; er konnte ferner Anguillula aceti Ehrbg. bei Ausschluss des Sauerstoffes sieben Tage am Leben erhalten, und Ascaris lumbricoides lebte bei vollständiger Sauerstoffentziehung 5—7 Tage und schied in dieser Zeit eine beträchtliche Menge

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

maßen; die Würmer wurden auf die Platte des Kompressoriums gebracht und nicht zerschnitten; die Deckplatte wurde so weit herabgeschraubt, dass die größeren trächtigen Exemplare festgehalten wurden und nicht mehr weggeschwemmt werden konnten, wenn die Durchströmung begann; dann wurden alsbald die Schläuche angesetzt und frisches Brunnenwasser durch den Apparat geleitet[1]. Das Resultat war sehr günstig: ein Stillstand der Entwicklung trat in den ersten Stunden der Beobachtung fast nie mehr ein und die Vorgänge liefen meist durch viele Stunden in einer allem Anscheine nach normalen Weise ab. Wenn man die Entwicklung eines Eies lange Zeit hindurch beobachten will, darf man den Wurm nicht zu stark drücken; ein zu sehr komprimirter Wurm stirbt ab und die in ihm enthaltenen Eier entwickeln sich dann nicht mehr lange weiter.

Ich hatte die Absicht, die Eier so stark zu komprimiren, dass die Furchung in modificirter Weise ablaufe, wie man es bei Amphibien-

von Kohlensäure aus (Bunge, Weitere Untersuchungen über die Athmung der Würmer. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XIV. 1889. p. 318—324). Es scheint, dass vor Allem die im Darm von Wirbelthieren parasitisch lebenden Nematoden darauf angepasst sind, wenig oder gar keinen Sauerstoff zu brauchen, da der Inhalt des Dünndarmes keinen freien Sauerstoff enthält. Aber hinsichtlich der Eier solcher Nematoden ist zu bemerken, dass sie bei manchen Species sicherlich des Sauerstoffes zu ihrer Entwicklung bedürfen; in diesem Falle sind die Eier unfähig, sich im Darme des Wirthes zu entwickeln. Hallez hat die Eier des Pferdespulwurmes (Ascaris megalocephala) (vom Zweizellenstadium an) unter verschiedenen Verhältnissen sich entwickeln lassen, und dabei ergab sich, dass die Entwicklung stillsteht, wenn dem Ei kein Sauerstoff zugeführt wird, und dass die Entwicklung ihren Fortgang nimmt, wenn wieder Sauerstoff zutritt. Er beobachtete daher die Eier einzeln offen an der Luft auf einem Uhrglas, oder in einer feuchten Kammer, durch welche er Luft oder reinen Sauerstoff hindurchleitete (Hallez, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques nématodes. Mémoires de la société des sciences de Lille. 4. Série. T. XV. 1886). Beiläufig will ich bemerken, dass bei der in der Lunge der Amphibien lebenden Rhabditis nigrovenosa sowohl die Thiere selbst als auch ihre Eier des Sauerstoffes bedürfen; die Entwicklung der Eier vollzog sich in dem Durchströmungskompressorium bei stattfindender Durchströmung ganz regelmäßig und vollständig, blieb aber stehen, wenn die Durchströmung eingestellt wurde.

[1] Es erwies sich als nothwendig, eine kleine Verbesserung an dem Durchströmungskompressorium anzubringen. Da die Würmer sehr dünn sind, ist der Abstand zwischen dem Deckglase und der Objektplatte ein sehr geringer, und in diesem Falle findet keine genügende Bewegung des Wassers unter dem Deckglase statt, wenn das Wasser außerhalb der Spiegelglasplatte einen Weg findet. Ich ließ daher an der unteren Platte zwei kleine Zapfen anbringen, innerhalb deren der Kautschukring eingesetzt wird, so dass er eine biskuitförmige Gestalt annimmt und an zwei gegenüberliegenden Stellen an die Spiegelglasplatte sich anlegt. In Folge dessen muss nahezu alles Wasser, das durch den Apparat fließt, unter dem Deckglas hindurchgehen (Zoolog. Anzeiger. 1894. Nr. 464).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eiern und besonders bei Seeigeleiern so leicht erreichen kann[1]; da die Eier aber sehr klein sind und von einer zähen Eihaut umschlossen werden, welche bei der Kompression nicht abgeht, so haben sie sich zu solchen Versuchen nicht als günstig erwiesen[2]; ich habe daher meist die Eier nur in geringem Maße komprimirt, und oft die Eier gar nicht durch Druck deformirt, sondern nur den Wurm durch Druck festgegehalten. Jedoch kann man manche Vorgänge, z. B. die Drehung der sich vereinigenden Geschlechtskerne und die Bildung der Kernspindel nur am komprimirten Ei deutlich erkennen.

Zur Kenntnis der Species.

Diplogaster longicauda Claus.

Claus, Über einige im Humus lebende Anguilluliden. Diese Zeitschr. Bd. XII. 1863. p. 355, und Taf. 35, Fig. 6.

Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876. p. 369, und Taf. 23. Fig. 1 *a—c*.

Örley, Die Rhabditiden und ihre medicinische Bedeutung. Berlin 1886. p. 41, und Tafel 3, Fig. 1—5.

Da die Beschreibungen der Autoren nicht ganz mit einander übereinstimmen und auch mit meinen Beobachtungen nicht genau zusammenfallen, muss ich auf die Diagnose eingehen. Die Länge des Weibchens beträgt nach Claus 0,5, nach Bütschli 1,0—1,2, nach Örley 1,0—1,5 mm. Die Zahl von Claus ist offenbar zu niedrig, die gewöhnliche Länge ist 1—1,3 mm. Die Länge des Männchens beträgt nach Bütschli bis 1 mm, nach meinen Messungen 0,9—1,1 mm. »Cuticula glatt und durchsichtig«, schreibt Örley, während Bütschli angiebt: »Ringelung und Längs-

[1] E. Pflüger, Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXIV. 1884. — W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Breslauer ärztliche Zeitschr. 1885. — Oscar Hertwig, Über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLII. 1893. — G. Born, Über Druckversuche an Froscheiern. Anatom. Anzeiger. Bd. VIII. 1893. — G. Born, Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresbericht der schles. Gesellschaft f. vaterl. Kultur. Zoolog.-botan. Sektion. 1894. — H. Driesch, Entwicklungsmechanische Studien. IV. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1893. — H. E. Ziegler, Über Furchung unter Pressung. Verhandlungen d. anatom. Gesellschaft. 1894. p. 132—146.

[2] Ich zweifle nicht, dass man auch bei den Nematoden dasselbe Resultat wie bei den Seeigeln erreichen könnte, dass nämlich bei der Furchung der gepressten Eier acht oder sechzehn in einer Ebene liegende Zellen entstehen; es käme nur darauf an, das Ei hinreichend flach zu drücken. Bei den kleinen Eiern gelingt das nicht so leicht wie bei größeren. Bei meinen Beobachtungen stellten sich die Kernspindeln fast stets schon beim vierzelligen Stadium in vertikaler oder schiefer Richtung, so dass bei der Theilung tiefere und höhere Zellen entstanden; doch sah ich einige Male bei stark komprimirten Eiern, dass sechs oder sieben in einer Ebene liegende Zellen vorhanden waren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

streifung der Cuticula mäßig entwickelt.« Ich sehe eine Ringelung der Cuticula nur an gekrümmten Thieren auf der konkaven Seite. Nach Bütschli stehen um die Mundöffnung »sechs ziemlich deutliche Lippen, je mit einer Borstenpapille«, und Örley giebt ebenfalls an, dass sechs spitze Papillen tragende Lippen vorhanden seien; ich sah die Lippen nicht recht deutlich, bestätige aber das Vorhandensein von sechs feinen Borsten, welche auf niedrigen konischen Erhöhungen stehen. Die Mundhöhle ist mäßig tief und weit (Bütschli, Örley), ungefähr eben so breit wie lang, oder mehr breit als lang, nicht langgestreckt röhrenförmig; »auf dem Boden der Mundhöhle erheben sich drei mäßig große Zähne, die weiter nichts sind, als die drei stärker chitinisirten Übergangsstellen der Dreieckseiten des Ösophagealrohres in den Boden der Mundhöhle« (Bütschli). Der dorsale Zahn ist ein wenig größer als die beiden anderen (Fig. 36). Der Ösophagus hat zwei Anschwellungen, besitzt aber im hinteren Bulbus keinen Zahnapparat. In der vorderen Anschwellung befindet sich ein ovaler Apparat, welcher, wie es scheint, aus drei beweglichen Längsleisten besteht, die, wenn der Wurm saugt, aus einander weichen und wieder zusammenklappen. Die Länge des Ösophagus beträgt nach Bütschli bei beiden Geschlechtern $^1/_6$—$^1/_7$ der Gesammtlänge; diese Angabe passt ziemlich gut zu meinen Messungen, nach welchen die Entfernung vom Vorderende des Körpers bis zum Ende des Ösophagus 0,17 mm beträgt; davon kommen auf den zweien Abschnitt des Ösophagus 0,06 mm.

Am Mitteldarm möchte ich den vordersten Abschnitt als Magen von dem folgenden Darme unterscheiden; die Wand dieses Abschnittes ist zwar, abgesehen von der geringeren Dicke, histologisch ganz eben so gebaut wie die Wand des Darmes, aber dieser Abschnitt zeigt regelmäßig bei allen Individuen ein weiteres Lumen; er ist häufig dicht erfüllt mit kleinen Flagellaten, welche sehr lebhaft sich in demselben herumbewegen; wenn der Wurm stark gepresst wird, treten diese Flagellaten lebend auch in den dünneren Theil des Darmes über. Ich bin im Zweifel, ob die Flagellaten dem Wurme zur Nahrung dienen oder ob sie zu demselben nur in dem Verhältnis des Commensalismus stehen nach Analogie der Infusorien im Wiederkäuermagen[1]; das Erstere ist mir aber wahrscheinlicher.

Der lange und dünne Schwanz nimmt nach Bütschli beim Weibchen den 3. bis 4. Theil, beim Männchen den 5. bis 7. Theil der Körperlänge ein. Meine Messungen bestätigen diese Angabe.

Die Bursa des Männchens ist jederseits durch einen schmalen feinen Saum dargestellt, welcher eine Strecke vor dem After beginnt und an der Stelle endet, wo der dünne Theil des Schwanzes anfängt; der Rand dieses Saumes ist in Fig. 34 durch die mit den zwei Sternchen bezeichnete Linie angegeben. Aus derselben Figur erkennt man auch die Stellung der Papillen; es sind jederseits sechs große Papillen vorhanden und außerdem noch drei kleine undeutlichere Papillen ventral, nahe der Stelle, wo der dünne Theil des Schwanzes anfängt. Die beiden Spicula sind nicht verwachsen; der vorderste Theil derselben liegt in dem sogenannten accessorischen Stück, welches in seiner Gestalt einer hinten geschlossenen Halbrinne ähnlich ist und offenbar für die Spicula zur Führung dient (Fig. 33 *a* u. *b*).

Der männliche Genitalapparat ist ein einfacher Schlauch, welcher am Ende

[1] A. Schuberg, Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Syst. Bd. III. 1887. — Derselbe, Einige Organisationsverhältnisse der Infusorien des Wiederkäuermagens. Sitzb. d. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1891. 16. Sitzung. p. 3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des vorderen Drittels des Körpers beginnt, nach vorn bis zum Magen geht und an diesem nach hinten umwendet. Der letzte Abschnitt des männlichen Geschlechtsschlauches hat eine dünne Wandung drüsigen Charakters, deren Zellen ziemlich stark lichtbrechend sind (Fig. 34 *g*). Vom weiblichen Genitalapparat wird im folgenden Abschnitt die Rede sein; hier möchte ich nur noch erwähnen, dass bei der vorliegenden Species nur wenige Eier im Uterus gleichzeitig sich entwickeln; man findet gewöhnlich 2—5 Eier in jedem der beiden Uterusschläuche.

Rhabditis teres Schn.

(Rhabditis teres Schn. = Pelodera teres Schn.)

Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. p. 153.

Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. in: Nova Acta d. K. L. C. Akad. Bd. XXXVI. 1873. p. 107.

Örley, Die Rhabditiden. Berlin 1886. p. 35.

Diese Species hat einen kurzen Schwanz; das Hinterende ist beim Weibchen kuppelförmig mit einem kurzen, dünnen Schwanzfaden. Die Mundhöhle ist röhrenförmig. Diese Species enthält viele sich entwickelnde Eier im Uterus; ich zählte über 30 Embryonen in einem Uterus, also über 60 Embryonen in dem Mutterthier; die ältesten Embryonen verlassen schon im mütterlichen Körper die Eihülle. Das Receptaculum seminis und der Anfangstheil des Uterus sind in Fig. 62 dargestellt; man sieht das letzte Ei des Ovariums, den aus großen Zellen bestehenden Oviduct, die Spermatozoen im Receptaculum (welche nach der Mündung des Oviductes gerichtet sind) und zwei Eier im Anfangstheil des Uterus.

II. Der Übertritt des Eies und die Bildung des ersten Richtungskörpers.

Bekanntlich besteht der weibliche Genitalapparat eines Nematoden aus einem oder mehreren langen Schläuchen, an welchen man der Reihe nach folgende Abschnitte unterscheidet: Ovarium, Oviduct, Receptaculum seminis, Uterus, Vagina. Wenn mehrere Schläuche vorhanden sind, ist die Vagina für dieselben gemeinsam.

Bei dem Weibchen von Diplogaster longicauda sind zwei Genitalschläuche vorhanden, von denen der eine in der vorderen, der andere in der hinteren Hälfte des Thieres liegt. Die Vagina ist kurz und verläuft in querer Richtung; die Geschlechtsöffnung befindet sich nahezu in der Mitte des Körpers (ein wenig vor der Mitte). Jeder Geschlechtsschlauch ist geknickt, der Uterus und das Receptaculum seminis erstrecken sich von der Vagina aus nach vorn oder nach hinten, dann biegt sich der Schlauch am Ausführungsgang des Ovariums um und es läuft das Ovarium in umgekehrter Richtung beziehungsweise nach hinten oder nach vorn. In Fig. 37 ist die Umbiegungsstelle abgebildet; man sieht links das Ovarium, von welchem nur der letzte Theil gezeichnet ist; dasselbe enthält bei dem vorliegenden Exemplar nur ein einziges reifes Ei, während man sonst gewöhnlich mehrere reife Eier findet. Ein kurzer Ausführungsgang (Oviduct) führt vom Ovarium zu dem Re-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ceptaculum seminis, in welchem man eine große Zahl von Spermatozoen sieht. Über dem Receptaculum seminis beobachtet man an dem Ausführungsgang des Ovariums einige größere rundliche Zellen, welche vielleicht Drüsenzellen sind. Unter dem Receptaculum seminis beginnt der Uterus; in der Figur ist von demselben nur das Fach des obersten Eies gezeichnet. Der Uterus ist bei Diplogaster longicauda nur kurz und jeder der beiden Uterusschläuche enthält gewöhnlich zwei bis fünf Eier, selten mehr. Wenn das Ei sich im achtzelligen oder sechzehnzelligen Stadium befindet, wird es meistens aus dem Uterus ausgestoßen, und die im Uterus befindlichen Eier rücken vor, so dass oben Raum frei wird für die Eier, welche aus dem Ovarium in den Uterus übertreten. Bei manchen Individuen trifft man im Uterus Embryonen, welche schon die ganze Furchung durchgemacht haben und schon die erste Form des jungen Wurmes zeigen; es ist dies vermuthlich nur bei älteren Individuen der Fall, bei welchen das Nachrücken der Eier aus dem Ovarium für einige Zeit oder für immer aufgehört hat.

Die Eier treten einzeln aus dem Ovarium heraus und zwar kommt bei Diplogaster longicauda gewöhnlich jedes Ei dreiviertel Stunden bis anderthalb Stunden nach dem vorhergehenden oder noch etwas später, während bei manchen Rhabditis-Species nur eine halbe Stunde vom Austritt eines Eies bis zu dem des nächsten vergeht.

Wenn ein Ei demnächst aus dem Ovarium austreten wird, so bemerkt man an demselben energische Bewegungen; es fragt sich, ob es Eigenbewegungen des Eies sind oder ob Kontraktionen des Endtheiles des Ovariums stattfinden; ich glaube eher das Letztere, denn die Bewegungen erfolgen nicht so langsam wie amöboide Bewegungen, sondern ruckweise wie plötzliche Muskelkontraktionen; ich nehme also an, dass der Endtheil des Ovariums eine feine Muskellage besitzt, welche vor dem Austritt des Eies partielle Kontraktionen zeigt und dann beim Austritt des Eies sich im Ganzen kontrahirt; vermuthlich sind die Muskelfasern sehr fein, da ich sie selbst bei starken Vergrößerungen nicht erkennen konnte. Gleich nach dem Austritt des Eies wird das nächste Ei des Ovariums an seine Stelle vorgeschoben.

Das Ei tritt in den Ausführungsgang zunächst mit einem dünnen Fortsatz über, welcher etwa ein Drittel oder ein Viertel so breit ist als das Ovarialei und rasch bis in das Receptaculum seminis vordringt; sobald er dieses erreicht hat, fließt mit großer Schnelligkeit die ganze übrige Masse des Eies durch den Ausführungsgang nach; da letzterer sich dabei nur in geringem Grade erweitert, so kann die Eisubstanz nur als ziemlich dünner Strang durch denselben hindurchgehen, etwa so wie wenn man eine flüssige Masse durch einen Trichter laufen lässt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ist nicht wahrscheinlich, dass bei solcher starken Formveränderung sich im Ei die relative Anordnung seiner Theile erhalte, ich glaube vielmehr, dass der Eikörper beim Übertritt so zu sagen durch einander gerührt wird[1].

Um in den Uterus zu gelangen, muss das Ei durch das Receptaculum seminis hindurchgehen. Befruchtet wird es wahrscheinlich beim Eintritt in dasselbe; doch habe ich das Eindringen des Spermatozoons nicht beobachten können; ich glaube, dass dasjenige Spermatozoon zur Befruchtung gelangt, welches am nächsten an der Mündung des Ausführungsganges sich befindet; wenn dies richtig ist, so nimmt das Ei im Moment des Eintritts in das Receptaculum seminis das Spermatozoon auf und es ist demnach begreiflich, dass der rasch ablaufende Vorgang nicht leicht zu erkennen ist[2]. Das befruchtete Ei geht neben den Spermatozoen durch das Receptaculum seminis hindurch, wobei die Spermatozoen sich nicht gegen das Ei wenden, also so zu sagen von demselben gar keine Notiz nehmen.

Die Spermatozoen haben im Ruhezustand und im abgestorbenen Zustand eine kugelige Gestalt (Fig. 35 *a*), sie nehmen aber im Receptaculum

[1] Die durch den engen Gang gehende Eimasse mit den Dotterkörnchen gewährt ein ähnliches Bild wie der Sand, welcher durch den engen Theil einer Sanduhr hindurchgeht. — Ein Hindurchfließen des Eies durch einen dünnen Kanal kommt auch bei den Cynipiden vor. Wie Beyerinck beschrieb, ist der Kanal in der Legeröhre dieser Gallwespen sehr fein und geht das Ei in der Weise hindurch, dass es zuerst in den langen feinen Fortsatz der Eihaut, den sogenannten Eistiel, zurücktritt, während der vordere Theil der Eihaut durch die Legeröhre hindurchgeschoben wird. Sobald dieser Theil der Eihaut aus dem unteren Ende der Legeröhre herauskommt, fließt das Ei durch den dünnen Kanal wieder in denselben vor (Beyerinck, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Natuurk. Verhandl. d. K. Akademie zu Amsterdam. Bd. XXII. 1882. p. 23).

[2] Man weiß nur von wenigen Nematoden, wie das Spermatozoon mit dem Ei zusammenkommt. Bei Ascaris megalocephala ist die Befruchtung von mehreren Autoren genau beschrieben worden. Bei Cephalobus rigidus Schn. (= Leptodera rigida Schn. = Cephalobus oxyuris Bütschli) hat Bütschli Folgendes beobachtet. »Das vom Eierstock sich lösende Ei vereinigt sich augenblicklich, sobald es das erste Spermatozoon der Samenblase erreicht, mit demselben, indem es dasselbe mit sich reißend, es lang auszieht. Das Spermatozoon schmiegt sich der Oberfläche des Dotters dicht an und schien bei diesem Objekte schon nach dem Eintritt des Eies in den Uterus vollständig mit dem Dotter verschmolzen zu sein; mit großer Sicherheit ließ sich jedoch konstatiren, dass das Ei auf seinem Durchtritt durch die Samenblase mit keinem weiteren Spermatozoon in Verbindung tritt.« O. Bütschli, Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen, betr. die ersten Entwicklungsvorgänge bei Nematoden und Schnecken. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875. p. 202. — Derselbe, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Abh. d. Senckenberg. naturf. Gesellschaft. Bd. X. Frankfurt 1876. p. 233.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seminis eine kegelförmige Gestalt an, ähnlich derjenigen der Spermatozoen von Ascaris megalocephala. Der kleine Kern des Spermatozoons liegt in einem Haufen sehr kleiner Körnchen und dieser befindet sich an irgend einer Seite der Kugel, beziehungsweise an der Basis des Kegels (Fig. 35 *b*).

In dem Receptaculum stehen die Spermatozoen so, dass ihr schmales Ende nach der Öffnung des Oviducts hin gerichtet ist, man hat den Eindruck, dass sie sich nach dieser Stelle hindrängen[1]; ich vermuthe dabei eine chemotaktische Reaktion auf einen chemischen Reiz, der von dem reifenden Ei oder von den Zellen des Ausführungsganges ausgeht. Wie schon gesagt, glaube ich, dass dasjenige Spermatozoon, welches am weitesten zum Ausführungsgang des Ovariums vorgedrungen ist, beim Austritt des Eies zur Befruchtung kommt; in Fig. 37 ist ein Spermatozoon weiter in die Mündung des Ausführungsganges eingedrungen als alle anderen; doch schien es mir in anderen Fällen, als ob zwei oder drei Spermatozoen so zu sagen aequo loco an der Mündungsstelle ansäßen. Alle Spermatozoen der ganzen Gruppe zeigen amöboide Bewegung[2]; dieselbe kann Verlängerung, Verkürzung und seitliche Krümmung des Spermatozoons bewirken. Bei günstiger Beleuchtung erkennt man, dass über die Oberfläche des Spermatozoons in der Richtung von vorn nach hinten wellenartig ganz feine Erhebungen hingleiten (Fig. 35 *b*)[3]. Im Inneren des Spermatozoons finden Strömungen des Plasma statt, wie man daraus erkennen kann, dass die Körnchen, welche bei den meisten Spermatozoen in Form von einer oder zwei Reihen aus dem Körnchenhaufen nach vorn reichen (Fig. 37), sich in langsamer Bewegung befinden; manchmal schien es mir, dass sie in der einen Reihe in aufsteigender, in der anderen in absteigender Bewegung begriffen waren. Ich glaube, dass die Außenschicht und die mit Körnchen durchsetzte basale Masse des kegelförmigen Spermatozoons aus dichterem Plasma bestehen als der Innenkegel; ich sah bei günstiger Beleuchtung die Außenschicht gegen die Innenmasse durch einen feinen Kontour abgesetzt (Fig. 35 *b*).

Manchmal findet man in dem Receptaculum seminis zwei Gruppen

[1] Bei Rhabditis teres verhalten sich die Spermatozoen im Receptaculum seminis eben so wie bei Diplogaster longicauda (siehe Fig. 62).

[2] Frühere Autoren haben bei den Spermatozoen verschiedener Nematoden amöboide Bewegungen bemerkt; siehe Schneider, Monographie der Nematoden. p. 279—281.

[3] Zu dieser Figur möchte ich bemerken, dass ich über die richtige Zeichnung des Vorderendes nicht ganz in Sicherheit bin, da man der dichten Häufung der Spermatozoen wegen das Vorderende der einzelnen Samenzelle nur sehr schwer erkennt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Spermatozoen; die eine besteht aus kegelförmig gestreckten Spermatozoen wie eben beschrieben, die andere aus runden; die letztere liegt hinter der ersteren; es könnte sein, dass sie von einer zweiten Begattung herrührt, es ist aber auch möglich, dass die runden Spermatozoen zugleich mit den anderen in das Receptaculum gekommen sind und dass sie, der chemotaktischen Wirkung noch nicht unterliegend, die kegelförmige Gestalt noch nicht angenommen haben.

Wenn das Ei in den Uterus eingetreten ist, hat es noch eine unregelmäßige Gestalt; es erhält aber bald eine regelmäßige Form mit ellipsenförmigem Kontour (vgl. Fig. 1 u. 2). Die Eihaut entsteht wahrscheinlich, wenn das Ei die regelmäßige Form annimmt oder erst, wenn es dieselbe angenommen hat; da sie sehr dünn ist, wird sie erst dann erkennbar, wenn der Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper auftritt, was dreiviertel Stunden oder nahezu eine Stunde nach dem Eintritt des Eies in den Uterus geschieht. Da die Eihaut, wie ich annehme, erst im Uterus gebildet wird, so ist sie sicherlich ein Abscheidungsprodukt des Eies selbst, denn das Ei steht nur stellenweise mit der Wandung des Uterus in Berührung[1].

Die Eier haben eine Länge von 55 bis 70 und eine Breite von 35 bis 40 Mikromillimeter. Dies sind die Dimensionen der Eihaut; der Zellkörper ist etwas kleiner, nachdem der Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper aufgetreten ist. Die Eihaut ist nach beiden Polen hin von gleicher Breite. Als vorderen Pol bezeichne ich denjenigen, welcher gegen das Receptaculum seminis, als hinteren denjenigen, welcher gegen die Vagina und die Geschlechtsöffnung gerichtet ist. Da die beiden Uterusschläuche in umgekehrter Richtung verlaufen (vgl. p. 357), wähle ich die Bezeichnung des vorderen Poles nach der Lage des Eies im Genitalschlauch, nicht nach der Lage des Eies im Wurmkörper. Wir werden später sehen, dass der vordere Pol des Eies keine gesetzmäßige Beziehung zum Vorderende des Embryo hat.

Wenn das Ei in den Uterus gekommen ist, liegt der Eikern in der Nähe der Mitte des Eies, der Spermakern im hinteren Drittel des Eies. Während das Ei die regelmäßige Form annimmt, begiebt sich der Eikern nach dem vorderen Pol des Eies. Genau am vorderen Pol oder in

[1] Schneider beobachtete, dass die dicke Eihaut von Ascaris megalocephala und anderen Ascaris-Species auch vom Ei abgeschieden wird (Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. p. 284. — Derselbe, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883. p. 6). In demselben Sinne sprach sich Carnoy aus (J. B. Carnoy, La cystodiérèse de l'œuf. La Cellule. Tome III. p. 50).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Nähe des vorderen Poles kommt es zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers. Nur in seltenen Ausnahmefällen findet die Richtungskörperbildung am hinteren Pole des Eies statt.

Die Bildung des Zwischenraumes zwischen Zellkörper und Eihaut beginnt kurz vor dem Austreten des ersten Richtungskörpers. An verschiedenen Stellen, besonders in der Nähe des vorderen und des hinteren Poles, sieht man den Zellkörper von der Eihaut sich zurückziehen; die so entstandenen kleinen Zwischenräume fließen dann zusammen, während der Zellkörper anfängt amöboide Bewegungen auszuführen. Während so am vorderen und hinteren Pol des Eies ein größerer Zwischenraum entsteht, erscheint am vorderen Pol der erste Richtungskörper; die Stelle, an welcher er hervortritt, ist bei der Entstehung des erwähnten Zwischenraumes noch in Berührung mit der Eihaut und indem der übrige Zellkörper sich zurückzieht, bleibt der Richtungskörper der Eihaut angeklebt. Er hat daher bei seiner Ablösung die Form einer Birne, welche mit ihrer vorderen Fläche der Eihaut anliegt und noch durch einen feinen Stiel mit dem Zellkörper verbunden ist. — Die Ausstoßung des ersten Richtungskörpers und die Bildung des Zwischenraumes zwischen der Eihaut und dem Zellkörper erfolgen bei Diplogaster longicauda 45—60 Minuten nach dem Austritt des Eies aus dem Ovarium.

Die Flüssigkeit, welche den Raum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper erfüllt, stammt aus dem Ei selbst. Es enthält nämlich das reife Ei eine große Anzahl heller Blasen oder Vacuolen (Fig. 1 u. 37). Indem diese sich zur Zeit der Bildung des ersten Richtungskörpers an der Eihaut entleeren, entstehen die vorhin erwähnten kleinen Räume zwischen der Eihaut und dem Zellkörper, welche dann zu den größeren Räumen zusammenfließen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es sich eben so auch bei anderen Nematoden verhält. Hallez hat die Vacuolen an unbefruchteten Eiern von Ascaris megalocephala gesehen und abgebildet[1]. Auerbach hat bei Rhabditis nigrovenosa keine Vacuolen gesehen, aber er schreibt, dass die Flüssigkeit, welche den Raum unter der Eihaut erfüllt, von dem Zellkörper des Eies ausgepresst werde (l. c. p. 191). In ähnlicher Weise spricht sich Leuckart aus in Bezug auf die Eier der Nematoden überhaupt: »Die körnige Substanz, die ursprünglich den ganzen Innenraum des Eies ausfüllte, zieht sich zusammen, so dass zwischen ihr und der Eischale ein heller Zwischenraum entsteht, der bei den ovalen Eiern

[1] Hallez, Recherches sur l'embryogénie de quelques Nématodes. Mémoires de la société des sciences de Lille. 4. Série. T. XV. 1886. Fig. 89 u. 90.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an den Polen am merklichsten ist[1].« Bütschli hat den Vorgang am besten erkannt; wie er für Rhabditis dolichura Schn. angiebt, »zeigen die im unteren Ende des Ovariums liegenden Eier neben dem großen Kern eine bedeutende Anzahl heller Bläschen, die ähnlich wie Kerne aussehen«; »sobald jedoch die Eier in den Uterus übergetreten sind, werden diese hellen Bläschen aus dem Dotter ausgestoßen und bilden dann ohne Zweifel die helle Flüssigkeit, die sich zwischen dem Dotter und der entstandenen zarten Eischale findet«[2].

Ich will hier noch zwei einzelne Fälle erwähnen, welche interessante Abnormitäten darstellen; es ist ein Ei, welches unbefruchtet geblieben war und ein anderes Ei, welches keinen Eikern hatte. Wie diese beiden Fälle zeigen, gilt für die vorliegende Species (Diplogaster longicauda) Folgendes: Ein Ei ohne Spermatozoon bildet die Eihaut nicht, nimmt keine regelmäßige Gestalt an und entleert die Vacuolen nicht; ein Ei ohne Eikern, welches ein Spermatozoon aufgenommen hat, bildet die Eihaut, nimmt die regelmäßige ovale Gestalt an und entleert die Vacuolen, entwickelt sich aber nicht weiter.

Ich beobachtete einmal ein Ei, welches eben in den Uterus übergetreten war und in welchem ich nichts von einem Spermatozoon erkennen konnte. Der Eikern war deutlich zu sehen und nahm im Verlauf der nächsten Viertelstunde eine ellipsenförmige Gestalt an, wie es normal ist; denn es bezeichnet dies den Beginn der Bildung der Richtungsspindel. Von jetzt an blieben aber die normalen Vorgänge ganz aus; der Eikern stieg nicht nach dem oberen Pol hin auf, sondern verblieb im Inneren, er bekam in der nächsten halben Stunde allmählich eine etwas unregelmäßige bohnenähnliche Gestalt und war späterhin nicht mehr zu erkennen. Das Ei erhielt nicht die normale regelmäßige Gestalt, sondern nahm allmählich unregelmäßige Formen an. Die Vacuolen, deren Inhalt sich bei normalen Eiern in den Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper ergießt, entleerten sich nicht, sondern blieben im Ei. Eine Eihaut war nicht zu erkennen. Nach vier und einer halben Stunde wurde das Ei aus dem Uterus ausgestoßen; es besaß zu dieser Zeit eine unregelmäßige Gestalt und enthielt noch die Vacuolen. Nachdem das Ei aus dem Wurm herausgekommen war, quoll es ein wenig auf und die Vacuolen waren nicht mehr zu sehen.

[1] R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. Bd. II. Leipzig und Heidelberg 1876. p. 89.

[2] Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta. Bd. XXXVI. 1873. p. 101.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich bin der Ansicht, dass das Ei unbefruchtet war und dass dieser Umstand allein das anormale Verhalten des Eies bedingte; denn sowohl das im Uterus vorhergehende Ei als auch das nachfolgende zeigten eine normale Entwicklung. Ich schließe also aus diesem Falle, dass, wenn der Spermakern fehlt, bei dem Ei dieser Species folgende Vorgänge ausbleiben: die Bewegung der ersten Richtungsspindel zum vorderen Pol des Eies, die Bildung der normalen ellipsoidischen Gestalt des Eies, die Abscheidung der Eihaut, die Entleerung der Vacuolen[1], die Bildung der Richtungskörper. Ähnlich, aber nicht ganz gleich verhält sich das unbefruchtete Ei von Ascaris megalocephala; wie Hallez von demselben angiebt, wird kein Richtungskörper gebildet, der Eikern ist schwer erkennbar, die Eihaut hebt sich nicht ab, von den beiden Schichten der Eihaut ist nur eine, die äußere, vorhanden und die innere wird nicht gebildet[2]. Einen interessanten Versuch über das Verhalten unbefruchteter Nematodeneier hat Bütschli angestellt[3]. Von Rhabditis teres Schn. und Rhabditis pellio Schn. setzte er junge Individuen jedes für sich in ein Tröpfchen Eiweiß. Als die Thiere geschlechtsreif geworden waren, füllte sich der Uterus reichlichst mit unbefruchteten Eizellen, die aber sämmtlich keine Weiterentwicklung zeigten. »Das Keimbläschen (und bei Rhabditis teres auch der Keimfleck) erhielt sich ohne irgend welche Veränderung und fing erst an undeutlich zu werden, wenn die Dottermasse selbst deutliche Zeichen des Zugrundegehens durch fettige Degeneration aufwies.« Bei Rhabditis teres konnte Bütschli an den unbefruchteten Eiern keine Spur einer Dotterhaut finden, beim Übertritt in Wasser zerflossen sie, ohne dass sich irgend

[1] Da bei der vorliegenden Species die Befruchtung dazu nothwendig ist, dass sich der Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper entwickelt, so will ich beiläufig erwähnen, dass es sich beim Ei des Herings nach den Beobachtungen von Kupffer eben so verhält, obgleich dort die Flüssigkeit, welche den Raum ausfüllt, unter Eindringen von Wasser sich bildet (C. Kupffer, Die Entwicklung des Herings, Jahresbericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere. Jahrgang IV—VI. 1878. p. 180). Jedoch gilt dies nicht für alle Knochenfische; z. B. beim Lachs entsteht der erwähnte Zwischenraum auch beim unbefruchteten Ei, sobald dasselbe einige Zeit im Wasser liegt. Dasselbe gilt nach Reighard für das Ei von Stizostedion vitreum Mitch. (»Wall-eyed Pike«). Reighard giebt von diesem Fische an, dass, wenn Wasser durch die Eihaut eindringt, aus der Rindenschicht des Eies viele Tropfen einer eiweißartigen Flüssigkeit austreten; die so entstandene Flüssigkeitsschicht zwischen der Eihaut und dem Eie nimmt dann durch Osmose noch mehr Wasser auf (J. Reighard, The ripe eggs and the spermatozoa of the Wall-eyed Pike, Tenth Biennal Report of the State Board of Fish-Commissioners 1890—1892. Lansing, U. S. A. 1893. p. 117).

[2] Hallez, l. c. p. 10.

[3] Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Gesellschaft zu Frankfurt. Bd. X. 1876. p. 442.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

etwas von einer Hülle zeigte; »bei Rhabditis pellio hingegen wurde ein zartes den Dotter überziehendes Häutchen deutlich«. Schneider berichtet, dass bei unbefruchteten Individuen von Ascaris megalocephala, mystax und lumbricoides, Filaria papillosa, Leptodera appendiculata die Eier sich im Uterus ansammeln und ohne Entwicklungserscheinungen einfach zu Grunde gehen [1]; nur von Cucullanus elegans sagt er, dass sich an unbefruchteten Eiern die Dotterhaut abhebe und eine Art Furchungsprocess eintrete; Cucullanus würde demnach eine auffallende Ausnahme bilden und man muss die Beobachtung nachprüfen, besonders da Schneider den baldigen Untergang der Furchungskugeln feststellte und da man wohl vermuthen kann, dass es sich in diesem Fall entweder um amöboide Bewegung oder um eine Zerfallserscheinung, aber nicht um wirkliche Furchung handelte.

In einem anderen Fall fehlte dem Ei der Eikern. Es blieb nämlich beim Austritt des Eies aus dem Ovarium ein Theil des Eies zurück, welcher den Eikern enthielt; die übertretende Eimasse riss ab, offenbar weil der Wurm stark gedrückt und folglich der Ausführungsgang etwas komprimirt war. Der kernhaltige Rest des Eies, welcher im Ovarium zurückgeblieben war und ungefähr ein Fünftel oder Sechstel der ganzen Eimasse betrug, erfuhr im Verlauf der nächsten Stunden keinerlei Veränderung. An dem in den Uterus eintretenden Theil aber beobachtete ich Folgendes. Man konnte mit ziemlicher Sicherheit ein Spermatozoon in demselben erkennen; das Eindringen des Spermatozoons scheint also in der normalen Weise stattgefunden zu haben. Das Ei nahm allmählich die normale ellipsoidische Gestalt an, die Eihaut wurde gebildet, aber die Ausbildung des Zwischenraumes zwischen der Eihaut und dem Zellkörper war etwas verzögert; im Verlauf der zweiten Stunde zog sich der Zellkörper an einigen Stellen von der Eihaut zurück und zeigte nun ein bis zwei Stunden hindurch ganz langsame amöboide Bewegungen; es war aber nur am oberen Pole des Eies ein Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper vorhanden; vier Stunden nach dem Eintritt des Eies in den Uterus war der Zellkörper ruhig geworden und hatte eine ellipsoidische Gestalt; der Spermakern war nicht zu sehen, er war also wahrscheinlich klein geblieben und hatte sich nicht, wie es normal geschieht, durch Aufnahme von Flüssigkeit (Kernsaft) zu einem großen scharfbegrenzten und deutlich sichtbaren Körper entwickelt [2]. Im Laufe der folgenden fünf Stunden konnte ich keine

[1] Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. p. 285.

[2] Ich hätte vielleicht genauere Angaben über das Verhalten des Spermakernes machen können, wenn die Beobachtung nicht in so ungünstige Zeit gefallen wäre; der Austritt des Eies erfolgte nämlich am 24. December Abends um 4 Uhr 20 Min.,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weitere Veränderung bemerken, abgesehen davon, dass der am oberen Pol zwischen der Eihaut und dem Zellkörper befindliche Zwischenraum allmählich verschwand, was also auf eine Quellung des Zellkörpers hinweist. In diesem Zustande blieb das Ei regungslos während der folgenden vier bis fünf Stunden; es war also offenbar ein Stillstand der Entwicklungsvorgänge eingetreten, und dieser kann nicht auf äußere Umstände zurückgeführt werden, da bis dahin die Durchströmung des Apparates nicht unterbrochen war und die anderen im Uterus des betreffenden Wurmes enthaltenen Eier unterdessen sich normal weiter entwickelten. Etwa zwölf Stunden nach dem Eintritt des Eies in den Uterus ging in dem Zuflussgefäß der Durchströmung das Wasser aus und als ich einige Stunden später wieder an die Beobachtung ging, war das Ei noch genau in demselben Zustande wie vorhin beschrieben; bei erneuter Durchströmung wurde das Ei mitsammt der Eihaut an verschiedenen Stellen eingebuchtet und verblieb dann in der so entstandenen anormalen Form.

Ich schließe aus diesen Beobachtungen, dass im Falle das Ei ein Spermatozoon aufgenommen hat, der Eikern nicht nothwendig ist zur Bildung der Eihaut, zur Entleerung der Vacuolen und der Bildung des Zwischenraumes zwischen der Eihaut und dem Zellkörper und zur Einleitung der amöboiden Bewegungen; doch sind beim Fehlen des Eikerns diese Vorgänge etwas verzögert und das Ei bleibt dann bald in der Entwicklung stehen. Da die genannten Vorgänge, wie wir oben gesehen haben, beim unbefruchteten Ei ausbleiben, so ergiebt sich, dass das Spermatozoon nahezu unabhängig vom Eikern diese Vorgänge hervorruft.

Wir sehen, dass das Ei der vorliegenden Species sich ohne Eikern nicht entwickelt. Dies war von vorn herein wahrscheinlich und man hätte wohl kaum etwas Anderes gedacht, wenn nicht Boveri behauptet hätte, dass bei der Bastardirung von Seeigeln Eifragmente ohne Eikern zur Entwicklung kommen können; freilich ist die Richtigkeit dieser Beobachtung durch die neueren Untersuchungen von Seeliger und Morgan zweifelhaft geworden[1].

bei einem Wurme, welcher schon seit dem Vormittage zur Beobachtung gedient hatte; es wurde dann bald dunkel und bei der künstlichen Beleuchtung kann man bekanntlich die im Inneren eines dotterhaltigen Zellkörpers gelegenen Gebilde viel weniger gut beobachten.

[1] Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Berichte der Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. 1889. — Seeliger, Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1894. — T. H. Morgan, The Fertilisation of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Arch. f. Entwicklungsmech. II. Bd. 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Von dem Austritt des ersten Richtungskörpers bis zur Vereinigung der beiden Geschlechtskerne.

Wenn der Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper gebildet ist, beginnen die amöboiden Bewegungen des Eies; es entstehen Vorwulstungen und Auswüchse an dem Zellkörper, welche fortwährend ihre Form wechseln; wie man es bei den Pseudopodien einer Amöbe zu sehen gewöhnt ist, bemerkt man manchmal an solchen Auswüchsen bei ihrem Hervortreten einen klaren körnerfreien Saum. Während der äußeren Formveränderungen des Zellkörpers sind im Inneren desselben Strömungen vorhanden und durch diese können die beiden Geschlechtskerne von ihrer Stelle weggeführt werden; manchmal nähert sich der Eikern der Mitte des Eies und kehrt dann wieder an den oberen Pol zurück; aber meistens entfernt er sich vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers nicht weit vom oberen Pol. Der Spermakern liegt während der Bildung des ersten Richtungskörpers in der hinteren Hälfte des Eies, meist am Anfang des letzten Drittels der Länge des Eies; er wird während der amöboiden Bewegungen des Eies manchmal bis zur Mitte des Eies vorgeschoben. Die Kerne sind in dieser Periode nicht deutlich und scharf zu sehen und desshalb in den Figuren ohne Kontour gezeichnet (Fig. 4—6).

Die Zeit, welche zwischen dem Austritt des ersten und dem Austritt des zweiten Richtungskörpers liegt, beträgt etwa $^3/_4$ Stunden.

Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers tritt die Richtungsspindel ganz nahe an die Oberfläche; manchmal geschieht dies gerade am vorderen Pol (häufig in einem hier hervortretenden Auswuchs), manchmal geschieht es mehr seitlich, aber auf jeden Fall doch in der Nähe des vorderen Poles (Fig. 7—9). Es ist manchmal schwer, den hervortretenden Richtungskörper von den vergänglichen amöboiden Auswüchsen der Zelle zu unterscheiden.

Nur in seltenen Ausnahmefällen findet die Bildung beider Richtungskörper am hinteren Pole des Eies statt, also an demjenigen Pol, welcher vom Receptaculum seminis abgewendet ist.

Nach der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers finden weiterhin fortwährend langsame amöboide Bewegungen des Zellkörpers statt, sie hören erst dann auf, wenn die erste Furchungsspindel sich ausbildet; man sieht die Formveränderungen des Zellkörpers an Fig. 10—28.

Da ich die amöboiden Bewegungen zuerst an etwas komprimirten Eiern beobachtete, so dachte ich Anfangs, dass sie vielleicht durch die Kompression veranlasst seien; aber ich habe mich dann durch viel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fache Beobachtung überzeugt, dass die amöboiden Bewegungen eine ganz normale Erscheinung sind[1]. Auerbach hat die amöboiden Bewegungen des Zellkörpers gerade an nicht gedrückten Eiern gesehen und hat sie ebenfalls für eine normale Erscheinung gehalten[2]. Bütschli beobachtete die amöboiden Bewegungen des Zellkörpers bei mehreren Arten der Gattung Diplogaster, bei Rhabditis dolichura, bei Oxyuris Diesingi und bei Tylenchus pellucidus Bast.; bei letztgenannter Species sind die amöboiden Bewegungen überaus lebhaft, obgleich die Entwicklung bei dieser Art langsam vor sich geht und die erste Theilung erst 24 Stunden nach der Eiablage erfolgt[3].

Bald nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers zeigen die beiden Geschlechtskerne eine ganz runde Gestalt und ihr Kontour wird scharf und deutlich erkennbar (Fig. 13 u. ff.)[4]. Dann nehmen die beiden Kerne bis zur Zeit des Zusammentreffens noch beträchtlich an Größe zu.

Über die Bewegungen der Geschlechtskerne hat Auerbach berichtet, dass bei Rhabditis nigrovenosa die beiden Geschlechtskerne an den beiden Polen des Eies auftreten und sich meistens in gerader Linie gegen einander bewegen, so dass sie sich ungefähr in der Mitte

[1] Nicht allein bei Nematoden, sondern auch bei manchen anderen Thieren kommen bekanntlich in der Zeit vom Eindringen des Spermatozoons bis zur ersten Theilung des Eies lebhafte amöboide Bewegungen vor; insbesondere bei durchsichtigen Eiern von Knochenfischen sind dieselben von vielen Autoren gesehen und von Ransom an befruchteten Eiern von Gasterosteus leiurus und pungitius genauer beobachtet worden (H. W. Ransom, Observations on the ovum of osseous fishes. Philosophical Transactions. Vol. CLVII. 1868. p. 463 f.). Bei solchen Knochenfischen, bei welchen am unbefruchteten Ei der Zwischenraum zwischen der Eihaut und dem Zellkörper sich ausbildet, finden auch am unbefruchteten Ei eine Zeit lang amöboide Bewegungen statt, wie van Bambeke bei Tinca vulgaris konstatirt hat (van Bambeke, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mém. cour. et mém. des sav. étr. publiés par l'Académie R. de Belgique. T. XL. Bruxelles 1876. p. 4).

[2] Auerbach, l. c. p. 209. Die Abbildungen 2—7 von Auerbach sind nach komprimirten Eiern gezeichnet und zeigen daher nichts von den amöboiden Bewegungen des Zellkörpers, welche bei Rhabditis nigrovenosa in ganz ähnlicher Weise wie bei Diplogaster longicauda ablaufen.

[3] Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova acta d. K. Leop.-Carol.-Akademie. Bd. XXXVI. 1873. p. 101 u. 102. — Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Abhandl. d. Senckenbergschen naturf. Gesellschaft. Bd. X. 1876. p. 235, und Taf. II.

[4] Boveri hat bei Ascaris megalocephala die allmähliche Ausbildung der Geschlechtskerne genau verfolgt und berichtet eingehend über die Entwicklung des Chromatingerüstes, das Auftreten der Membran und das Anwachsen der Kerne (Boveri, Zellen-Studien. Jenaische Zeitschr. Bd. XXII. 1888. p. 701—726, und Taf. XIX).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Eies treffen; freilich beschreibt er auch mehrfache Variationen; so sagt er, dass in einzelnen Fällen die Vereinigung der Kerne in der hinteren Hälfte des Eies stattfindet und dass die Kerne bei ihrer Bewegung gegen einander sich verfehlen können; auch sei der Ursprung der beiden Kerne nicht immer genau an den Polen gelegen (l. c. p. 215).

Bei Diplogaster longicauda erfolgt das Zusammenkommen der Kerne in sehr variabler Weise; die verschiedenen Ortsveränderungen der Kerne müssen eingehend erörtert werden, denn es hat sich herausgestellt, dass bei Diplogaster longicauda von den Bewegungen der Kerne die Orientirung des entstehenden Embryo abhängt; je nachdem die Kerne in der vorderen oder in der hinteren Hälfte des Eies zusammentreffen, ist das Vorderende des entstehenden Embryo nach dem Hinterende, beziehungsweise Vorderende des Eies gerichtet[1] (s. p. 392).

Da die Richtungskörper in der Regel am vorderen Pole des Eies gebildet werden und folglich der weibliche Geschlechtskern nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers sich in der Nähe des vorderen Poles befindet und da der Spermakern zu dieser Zeit in der Mitte des Eies oder in der hinteren Hälfte nahe an der Mitte des Eies liegt, so möchte man denken, dass die Vereinigung der Kerne in der vorderen Hälfte des Eies erfolge; dies trifft in einzelnen Fällen zu, aber viel häufiger kommen die Kerne in der hinteren Hälfte des Eies, etwa am Ende des zweiten Drittels der Länge oder ganz am hinteren Ende des Eies zusammen.

Es findet also nicht einfach ein Gegeneinanderrücken der beiden Kerne statt; man sieht die Kerne meist mannigfache unerwartete Bewegungen ausführen, ehe sie sich zusammenlegen. Es handelt sich hier wahrscheinlich nicht um aktive Bewegungen der Kerne, sondern die Kerne werden durch die im Ei stattfindenden Strömungen umhergeführt. Wie schon oben gesagt wurde, macht der Zellkörper des Eies zu dieser Zeit lebhafte amöboide Bewegungen; an der Oberfläche des Zellkörpers sieht man amöboid sich bewegende flache oder runde Hervorragungen, und mit diesen an der Oberfläche sich zeigenden Bewegungen hängen natürlich Strömungen im Inneren zusammen, welche verschiedenartige Bewegungen der Kerne herbeiführen können. Manchmal sieht man, dass die Kerne in geringer Entfernung von einander sich gleichzeitig nach hinten oder nach vorn be-

[1] Ich habe als vorderes Ende des Eies dasjenige bezeichnet, welches dem Receptaculum seminis zugewandt ist; bei dem auf Fig. 37 abgebildeten Eie stehen die Kerne im Begriff, in der vorderen Hälfte des Eies zusammenzukommen; man vergleiche das umgekehrte Bild Fig. 20.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wegen, manchmal entfernen sich die schon nahe beisammen liegenden Kerne wieder von einander, um dann später erst zusammenzukommen, manchmal geht der eine Kern neben dem anderen vorbei und bewegt sich dann erst nach ihm hin. Bei den verschiedenartigen Befunden glaubte ich zuerst, dass man gar keine Gesetzmäßigkeit in der Bewegung der Kerne erkennen könne; aber beim Vergleich vieler Fälle zeigte sich öfters ein übereinstimmender Verlauf, so dass man für die Bewegung der Kerne einige Typen aufstellen kann, die ich nun beschreiben will. Ich bespreche zuerst einen Fall, bei welchem die Kerne in der hinteren Hälfte des Eies zusammenkamen.

Häufig bewegen sich die Kerne so, wie es die Figuren 11—20 zeigen, welche die Vorgänge bei demselben Eie in ihren successiven Phasen darstellen. Diese Bilder geben auch eine Vorstellung von den amöboiden Bewegungen; es wurde fast immer nach fünf Minuten wieder eine Zeichnung gemacht und die Zeiten sind bei den einzelnen Stadien angeschrieben; es sind nicht einmal alle die amöboiden Formveränderungen zur Darstellung gekommen, da sich das Bild von Minute zu Minute ändert.

Im vorliegenden Fall befand sich der Spermakern zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörpers am Anfang des hintersten Viertels des Eies; er wurde dann nach der Mitte des Eies hin verschoben, welcher sich von vorn her auch der weibliche Geschlechtskern näherte (Fig. 11—14); die Kerne trafen aber nicht in der Mitte des Eies zusammen, sondern wurden mit einander nach hinten verschoben und kamen am hinteren Ende des Eies zur Berührung. Währenddessen ist bei den amöboiden Bewegungen des Zellkörpers eine Einschnürung entstanden, welche den Zellkörper in einen vorderen und einen hinteren Theil zerlegt (Fig. 20). Der hintere Theil des Zellkörpers, welcher die Kerne enthält, nimmt eine rundliche Form an und zeigt keine amöboiden Hervorragungen mehr, während am vorderen Theil, der wie ein Auswuchs erscheint, lebhafte amöboide Bewegung stattfindet; doch ist auch der hintere Theil des Zellkörpers nicht ganz in Ruhe, wie aus der Lageveränderung der sich berührenden Kerne geschlossen werden kann (Fig. 20—23). Der hintere Theil des Zellkörpers wird immer größer und der vordere Theil immer kleiner, bis letzterer schließlich in dem ersteren ganz aufgeht (Fig. 21—28); die Dotterkörnchen ziehen sich früher aus dem vorderen Theil zurück als das klare Protoplasma und folglich erscheint der letzte Rest des Auswuchses ganz klar und es bleibt eine helle Stelle da wo dieser Rest mit dem übrigen Zellkörper zusammenfloss; es geht daraus der helle Saum hervor, welcher bei der Zweitheilung am vorderen Rand der vorderen Zelle zu sehen ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Fig. 39—42). Von den Vorgängen, welche unterdessen an den Kernen sich abgespielt haben, von der gegenseitigen Abplattung derselben, dem Auftreten der Attraktionssphären, der Entstehung der Spindel und der Drehung der Spindel wird später die Rede sein.

Man sieht, dass der Zellkörper zur Zeit der Zusammenlagerung der Kerne so eigenthümliche merkwürdige Formen annimmt, dass man leicht glauben könnte, dieselben seien nicht normal; in der That habe ich Anfangs Eier von so auffallendem Aussehen für anormal gehalten und nicht weiter beachtet; dieser Irrthum war eine Zeit lang für den Fortgang der Untersuchung ein Hemmnis, da ich in Folge desselben oft die gute Gelegenheit zur weiteren Beobachtung unbenutzt vorübergehen ließ; aber es kann kein Zweifel mehr bestehen, dass diese Bilder vollkommen normal sind; denn sie kehren stets regelmäßig wieder, sie treten in ganz ähnlicher Weise auch bei anderen Species auf, und stets geht die Entwicklung dann in normaler Weise weiter[1].

Wenn die Kernspindel sich ausbildet, nimmt der Zellkörper allmählich eine regelmäßige Form an, und die amöboiden Bewegungen hören auf. Wenn sich die Kernspindel in die Länge streckt, hat der Zellkörper eine ganz regelmäßige ellipsoidische Gestalt; sehr bald darauf nimmt er die biskuitförmige Gestalt an und es beginnt so die Theilung der Zelle (Fig. 29 und 30).

Aus den Bildern Fig. 20—28 erkennt man, dass der Zellkörper sehr deutlich polar differenzirt ist, sobald die Kerne sich in die hintere Hälfte des Eies begeben haben; die Verschiedenheit der vorderen und hinteren Hälfte erhält sich und tritt wieder bei der Zweitheilung hervor, indem die vordere Zelle die größere wird; diese Zelle theilt sich dann zuerst und aus ihren Abkömmlingen wird das Ektoderm. Da alle meine Beobachtungen dafür sprechen, so glaube ich, dass diese

[1] Ähnliche Bilder wie meine Fig. 20—23 hat Bütschli bei Diplogaster similis gesehen (O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. d. Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft. Bd. X. Frankfurt 1876. Taf. II, Fig. 11 u. 12).

Bei den befruchteten Eiern einer Bryozoe, Hypophorella expansa Ehl. hat Ehlers sehr auffallende amöboide Formveränderungen des Zellkörpers beobachtet (Abhandl. d. K. Gesellschaft der Wiss. zu Göttingen. Bd. XXI. 1876. p. 70); es traten helle dotterfreie Auswüchse an dem Zellkörper hervor, welche ihre Gestalt von Minute zu Minute wechselten und dann in eine helle Masse zusammenflossen; später ergaben sich Bilder, welche meinen Fig. 22—25 ähnlich sind, und darauf ging das Ei wieder in die Kugelgestalt über. Es ist wohl möglich, dass diese amöboiden Formveränderungen des Bryozoeneies eben so wie diejenigen der Nematodeneier zu den normalen Entwicklungserscheinungen gehören.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gesetzmäßigkeit ohne Ausnahme gültig ist. Wir werden später sehen, dass die Polarität umgekehrt ist, wenn die Kerne in der vorderen Hälfte des Eies zusammenkommen; vorerst will ich aber noch einen anderen Fall besprechen, in welchem die Kerne ebenfalls in der hinteren Hälfte des Eies zusammentrafen, bei welchem aber die Art ihrer Bewegung einen anderen Typus darstellt[1].

In diesem Falle begab sich der Spermakern an das hintere Ende des Eies, bis er dort die Oberfläche des Eies berührte; der weibliche Geschlechtskern blieb unterdessen ganz ruhig im vorderen Drittel des Eies; es entstand dann durch amöboide Bewegung des Zellkörpers eine tiefe Einschnürung etwa am vorderen Ende des hintersten Viertels des Eies und diese Einschnürung theilte das Ei in einen kleinen hinteren und einen großen vorderen Theil; da dann die Einschnürung sich nach vorn verschob, wurde der hintere Theil größer, der vordere kleiner; indem die Einschnürung am weiblichen Geschlechtskern vorbeiging, kam letzterer in den hinteren Theil des Eies zu liegen und näherte sich dann ziemlich rasch dem Spermakern, ohne dass der letztere ihm entgegenkam. Zu dieser Zeit erschien der vordere Theil des Zellkörpers als ein eben solcher Auswuchs, wie wir ihn an Fig. 20—25 sahen. Während dieser Auswuchs allmählich eingezogen wurde, legten sich die beiden Geschlechtskerne an einander und es wurde durch das Sichtbarwerden der Attraktionssphären die Bildung der Spindel eingeleitet. Die beiden Kerne entfernten sich jetzt ein wenig vom hinteren Rande und wurden dann undeutlich, indem sich die Spindel ausbildete; die junge Spindel drehte sich allmählich in die Richtung der Längsachse des Eies und verschob sich so weit nach vorn, bis sie in der Mitte stand; unterdessen wurde der Auswuchs am vorderen Ende des Eies ganz eingezogen, das Ei nahm eine regelmäßige ovale Form an, die Kernspindel streckte sich in die Länge und es begann die Zweitheilung des Zellkörpers; von den beiden neuen Zellen war die vordere die größere, wie in dem vorhin beschriebenen Falle.

Ich will jetzt einen Fall besprechen, bei welchem die Kerne in der vorderen Hälfte des Eies zusammenkamen. Der Spermakern lag zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers gerade hinter der

[1] Zum besseren Verständnis der folgenden Beschreibung wolle man zuerst die Figuren 61 *a* bis *e* betrachten, welche sich auf eine Rhabditis-Species beziehen, die ich wegen des Mangels der Männchen nicht bestimmen konnte. In Fig. 61 *b* ist das Ei durch eine Einschnürung in zwei Theile getheilt, von denen der vordere den weiblichen, der hintere den männlichen Geschlechtskern enthält. Der vordere Theil wird immer kleiner, während die Kerne im hinteren Theile zusammenkommen (Fig. 61 *b* bis *d*); nach der Vereinigung der Geschlechtskerne folgt die Theilung der Zelle (Fig. 61 *e*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitte des Zellkörpers; er bewegte sich nach vorn und näherte sich dem Eikern, welcher sich nur wenig vom vorderen Ende des Zellkörpers entfernte; die beiden Kerne kamen dann im vordersten Viertel der Zelle zur Berührung und ungefähr zur gleichen Zeit entstand etwa in der Mitte des Zellkörpers eine Einschnürung, welche die Zelle in einen vorderen und einen hinteren Theil zerlegte (Fig. 37); der vordere wurde immer größer, der hintere wurde allmählich kleiner und erschien als ein eben solcher Auswuchs, wie wir ihn an den Fig. 20—25 gesehen haben. Dieser Auswuchs floss mit dem übrigen Zellkörper zusammen und bei der dann folgenden Theilung war diejenige Theilzelle die größere, welche auf der Seite des Auswuchses, also in der hinteren Hälfte des Eies lag; diese größere Zelle theilte sich dann auch zuerst.

In einem anderen ähnlichen Falle, bei welchem die Kerne ebenfalls in der vorderen Hälfte des Eies zusammenkamen, bewegte sich der Spermakern bis an das Vorderende des Zellkörpers und ging dabei an dem Eikern vorbei; der Eikern, welcher sich unterdessen eine Strecke weit vom vorderen Ende entfernt hatte, kehrte um und bewegte sich gegen den Spermakern, so dass er nahe am vorderen Ende des Zellkörpers mit ihm zusammenkam. Die folgenden Vorgänge verliefen genau so wie im vorigen Falle und wie dort war bei der Theilung die hintere Theilzelle die größere.

Manchmal kommt es vor, dass beide Geschlechtskerne sich zuerst nach der Mitte des Eies hin begeben und dann mit einander (ohne zusammenzustoßen) nach dem vorderen Ende sich bewegen, eben so wie sie in einem früher besprochenen Falle (Fig. 16—20) mit einander nach dem hinteren Ende gingen.

Wie die angeführten Beobachtungen zeigen, verläuft die Bewegung der Kerne in so mannigfaltiger Weise, dass es schwer ist eine allgemeingültige Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Nach dem Austritt des zweiten Richtungskörpers liegt der weibliche Geschlechtskern am Vorderende des Zellkörpers, der Spermakern etwas hinter der Mitte. Meistens bewegen sich die beiden Kerne gegen die Mitte des Eies. Jedoch beruht dies offenbar nicht auf wechselseitiger Anziehung der Kerne; es geschieht nicht gleichzeitig von Seiten der beiden Kerne und wenn sich die Kerne der Mitte des Eies genähert haben, so kommen sie doch nicht hier zusammen, sondern bewegen sich dann beide (ohne zur Berührung zu kommen) in den vorderen oder in den hinteren Theil des Eies. Wie schon oben gesagt wurde, kann es auch geschehen, dass der Spermakern nahe an dem Eikern vorbeigeht, was nicht wohl möglich wäre,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenn die Kerne sich anziehen würden. Ich glaube also, dass die Bewegungen der Kerne zunächst nicht durch wechselseitige Anziehung bedingt sind[1]; erst wenn die beiden Kerne sich dem einen Pole genähert haben oder wenn der Spermakern an einem Pol angekommen ist, dann scheinen die beiden Kerne sich anzuziehen und treffen zusammen. Wenn der Spermakern ganz an der Peripherie des Zellkörpers liegt, so bewegt er sich gar nicht dem Eikern entgegen, sondern der letztere kommt zu ihm hin.

Wie die beschriebenen Fälle zeigen, liegt die größere Zelle des zweizelligen Stadiums an demjenigen Pole, wo sich der Auswuchs befand; diese größere Zelle ist die animale Zelle und theilt sich früher als die vegetative. Es ergiebt sich also die Beobachtung: Je nachdem die beiden Geschlechtskerne in der hinteren oder in der vorderen Hälfte des Eies zusammenkamen, liegt die animale Zelle des zweizelligen Stadiums beziehungsweise in der vorderen oder in der hinteren Hälfte.

Nicht bei allen Nematoden verlaufen die Bewegungen der Kerne in so variabler Weise; bei manchen Nematoden sind die amöboiden Bewegungen des Zellkörpers bedeutend weniger lebhaft und von kürzerer Dauer, und demgemäß ist auch die Bewegung der Kerne eine einfachere; bei manchen Species findet in der That nur ein Gegeneinanderrücken der Kerne statt. Dieses verschiedene Verhalten der Species ist schon von Bütschli beobachtet worden: »Die Wanderungen, welche die Kerne sogleich nach ihrer Bildung innerhalb des Dotters beginnen, sah ich immer zur Vereinigung derselben führen, doch nur bei Cephalobus rigidus (Cephalobus oxyuris Bütschli = Leptodera rigida Schneider) marschirten die Kerne gewöhnlich in gerader Linie von beiden Polen auf einander zu, um sich im Centrum zu vereinigen; bei den übrigen Versuchsthieren (Rhabditis dolichura, Diplogaster) fanden viel unregelmäßigere Wanderungen im Dotter statt[2].« Ich werde unten noch auf eine Rhabditis-Species zu sprechen kommen, bei welcher der weibliche Geschlechtskern sich einfach direkt zum männlichen Kern begiebt (p. 377). Bei Rhabditis nigrovenosa gehen die Kerne gewöhnlich, ohne weite Umwege zu machen, auf einander zu, doch kommen

[1] Ich glaube, dass die Ortsveränderungen der Kerne durch die amöboiden Bewegungen des Zellkörpers veranlasst sind, und durch die Strömungen im Inneren des Zellkörpers, welche mit denselben zusammenhängen. Um diese Strömungen zu sehen, muss man auf die Bewegung der einzelnen Dotterkörnchen achten und da die Körnchen sehr klein sind, ist die Beobachtung recht schwierig. In einzelnen Fällen habe ich ganz deutlich das Fließen des Zellkörpers beobachtet.

[2] O. Bütschli, Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875. p. 205.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sie meist nicht gerade in der Mitte des Zellkörpers zusammen, wie es Auerbach als das gewöhnliche Verhalten angiebt, sondern sie treffen sich in der hinteren oder in der vorderen Hälfte des Eies; Auerbach erwähnt diese Möglichkeit unter den Varianten (l. c. p. 215).

Interessant ist das Verhalten der Kerne bei Rhabditis teres Schn. Nach dem Austritt des zweiten Richtungskörpers sieht man deutlich den Eikern am vorderen Pol, während der Spermakern nahe am hinteren Pol liegt; ich sah bei auf einander folgenden Eiern, dass im einen Fall der Spermakern zum Eikern ging, im anderen Fall der Eikern zum Spermakern sich begab; im ersteren Fall fand demnach die Vereinigung der Kerne am vorderen Ende statt und lag also bei der Zweitheilung die größere Zelle nach hinten, im letzteren Falle fand die Vereinigung der Kerne am hinteren Ende statt und lag also bei der Zweitheilung die größere Zelle nach vorn. Es schien mir auch hier, dass der Spermakern, wenn er ganz an der Peripherie des Eies liegt, wie man es an dem unteren Ei der Fig. 62 sieht, sich nicht von da entfernen kann (vielleicht durch die Oberflächenspannung da festgehalten wird) und dass dann der Eikern zu ihm hinkommen muss. Bei Rhabditis teres läuft die ganze Entwicklung viel rascher ab als bei Diplogaster longicauda. Die beiden Geschlechtskerne führen nicht so mannigfache Bewegungen aus wie bei jener Species sondern bewegen sich kurzweg gegen einander; unterdessen finden amöboide Bewegungen am Zellkörper statt, aber sie sind nicht so mannigfaltig und ergeben nicht so merkwürdige Bilder wie bei Diplogaster longicauda.

Da die Kerne bei Diplogaster longicauda bald in die vordere, bald in die hintere Hälfte des Eies sich begeben, so ist es naheliegend an eine Wirkung der Schwerkraft zu denken; es wäre möglich, dass die Kerne specifisch leichter oder schwerer seien als der Zellkörper und folglich in demselben an das obere Ende aufsteigen oder an das untere Ende herabsinken. Wenn das Mikroskop vertikal steht und demnach der Wurm zwischen horizontalen Platten liegt und etwas flachgedrückt ist, so sind die Eier alle auch in nahezu horizontaler Lage, so dass eine Wirkung der Schwerkraft nicht in augenfälliger Weise sich zeigen kann; ich habe daher das Mikroskop schief gestellt, bis der Objekttisch einen Winkel von 60° mit der Horizontalebene bildete[1].

[1] Um das Durchströmungskompressorium bei schiefstehendem Mikroskop auf dem Objekttisch festzuhalten, habe ich früher die an dem Objekttisch vorhandenen Klemmen benutzt; neuerdings bin ich auf eine bequemere Methode gekommen und verwende ein aus einem gewöhnlichen Flaschenkork geschnittenes keilför-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich wählte dann solche Eier zur Beobachtung, deren Längsachse der Drehungsebene des Mikroskops parallel war. Die Beobachtung kann nur dann ein Resultat geben, wenn der Wurm während der Zeit, die zwischen dem Austreten des zweiten Richtungskörpers und dem Zusammentreffen der Kerne liegt, also mindestens eine halbe Stunde lang sich nicht bewegt und auch das Ei im Wurme seine Richtung nicht ändert[1]. Aus einer Reihe von verfolgten Fällen ergab sich, dass die Schwerkraft zwar einigen Einfluss ausübt, aber nicht von so lebhafter Wirkung ist, wie man es vielleicht erwartete. Die Verschiebung des Eikernes nach der Mitte des Eies tritt stets ein, mag sie eine Aufwärtsbewegung oder eine Abwärtsbewegung sein. Wenn die Kerne beide einmal nach einer Seite sich bewegt haben, wenn sie also bei der Schiefstellung des Mikroskops schon dem oberen oder unteren Pol sich genähert haben (ohne sich zu berühren), so gehen sie ganz unabhängig von der Schwerkraft an den Pol, welchem sie nahe sind. Aber es scheint, dass der Spermakern bei seiner Bewegung von der Schwerkraft beeinflusst wird, indem er etwas leichter ist als die ihn umgebende Masse des Zellkörpers und daher eine schwache Tendenz oder Kraft hat nach oben zu steigen. Bei den 17 beobachteten Fällen befinden sich sieben, in welchen der vordere Pol des Eies (an welchem auch die Richtungskörperchen ausgetreten waren) nach unten gerichtet war[2]; in allen diesen sieben Fällen kamen die Kerne in der hinteren Hälfte des Eies zusammen; unter den übrigen zehn Fällen, in welchen also der vordere Pol des Eies nach oben gerichtet war, kamen die Kerne in vier Fällen in der hinteren und in sechs Fällen in der vorderen Hälfte zusammen. Ich erkläre mir dieses Resultat in folgender Weise. Es ist daran zu erinnern dass bei horizontal liegenden Eiern die Kerne meistens in der hinteren Hälfte zusammenkommen. Ich nehme also an, dass eine Tendenz besteht die Kerne in die hintere Hälfte zu führen; ist diese hintere Hälfte die obere, so wirkt diese Tendenz im gleichen Sinne, wie die angenom-

miges Korkstück, welches zwischen das Kompressorium und die Säule des Stativs eingeschoben wird.

[1] Es kam oft vor, dass die Beobachtung durch eine Lageveränderung des Wurmes oder des Eies gestört wurde; die Eier werden in dem Uterusschlauche weitergeschoben und da dieser eine etwas gewundene Form hat, ändert sich dabei die Richtung des Eies. Bei den Würmern zeigt sich ein instinktiver Trieb, in dem schiefstehenden Kompressorium aufwärts zu kriechen; sie nehmen daher mit Vorliebe eine Lage parallel der Drehungsebene des Mikroskopes an, was für die vorliegende Beobachtung günstig ist, da die obersten Eier im Uterus meistens der Längsrichtung des Wurmes nahezu parallel liegen. Der genannte instinktive Trieb hat für die Würmer offenbar die Bedeutung, dass sie in jeder Flüssigkeit an die Oberfläche zu kommen suchen und so an den Ort bester Athmung gelangen.

[2] Im mikroskopischen Bild erscheint natürlich das untere Ende oben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mene Tendenz der Kerne nach oben zu steigen; daher das einheitliche Resultat in den genannten sieben Fällen. Ist aber die hintere Hälfte die untere, so wirken sich die beiden Tendenzen oder Kräfte entgegen; in Folge des Auftriebes der Kerne gehen dieselben in einem ungewöhnlichen hohen Procentsatz von Fällen nach der vorderen Hälfte; aber es ist also der Unterschied des specifischen Gewichts der Kerne gegen den Zellkörper nicht so beträchtlich, dass er bei den auf 60° schiefgestellten Eiern stets den Ausschlag giebt.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass die Einwirkung der Schwerkraft bei Diplogaster longicauda nicht in der Weise stattfindet, wie man sie bei den Eiern der Knochenfische oder Batrachier beobachtet, bei welchen das ganze Ei sich innerhalb der Eihaut so dreht, dass die Keimscheibe die ihr zukommende Lage unten oder oben einnimmt. Wenn bei Batrachiern die äußerste Schicht des Eies festgehalten ist, so rotirt doch noch der ganze Zellkörper innerhalb dieser äußersten Schicht. Bei Rhabditis aber wirkt die Schwerkraft nur auf die Bewegung der Kerne und es ist nichts davon zu sehen, dass der Zellkörper wie bei den Batrachiern als Ganzes sich dreht. Bei den Knochenfischen ist es offenbar nicht ein Unterschied im specifischen Gewicht der Kerne, welcher die Drehung und Orientirung bewirkt, sondern das geringe specifische Gewicht der Ölkugeln; sind die Ölkugeln unter der Keimscheibe gelegen, wie es bei den Salmoniden der Fall ist, so drehen sie die Keimscheibe nach oben, ist eine große Ölkugel dem Keime gegenüber gelagert, wie es bei vielen pelagisch schwimmenden Eiern der Fall ist, so liegt die Keimscheibe unten.

Eher könnte auf solche Fälle Bezug genommen werden, in welchen das Keimbläschen im Ei entgegen der Richtung der Schwerkraft an die Oberfläche des Eies aufsteigt, wie es Häcker bei Moina beobachtete[1].

Wenn auch bei Diplogaster longicauda ein gewisser Einfluss der Schwerkraft konstatirt werden konnte, so trifft dies doch für nahverwandte Arten nicht zu. Bei einer Rhabditis-Species, die ich nur selten sah, und die ich nicht bestimmen konnte, weil ich kein zugehöriges Männchen fand, kamen die Kerne stets am Hinterende des Eies zusammen, mochte dieses bei schiefstehendem Mikroskop aufrecht oder abwärts gerichtet sein; der Spermakern lag zur Zeit des Austritts des zweiten Richtungskörpers am Hinterende des Eies, der weibliche Geschlechtskern am Vorderende; der Spermakern befand sich ganz an der Oberfläche und ging nicht vom Hinterende des Eies weg, während der weibliche Eikern in langsamer Bewegung eine Strecke weit gegen

[1] V. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893. p. 301.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Mitte des Eies sich verschob und dann in ziemlich rascher Bewegung zu dem Spermakern sich begab (Fig. 57—60); erst nachdem die Kerne am Hinterende des Eies zur Berührung gekommen waren und die Attraktionssphären an den Kernen sichtbar wurden, entfernten sich die Kerne vom Hinterende; nachdem die Spindel sich ausgebildet hatte, trat die Theilung ein und die vordere Zelle wurde die größere; es lag also auch bei dieser Species die größere (animale) Zelle auf der dem Vereinigungsort der Kerne entgegengesetzten Seite.

Beiläufig erwähne ich noch eine eigenthümliche Beobachtung, welche sich an diesen Eiern bei der Näherung der Kerne ergab. Während der weibliche Kern sich dem männlichen näherte, fand eine langsame Strömung im Zellkörper statt; man sah erst eine Strömung in der Richtung des Pfeiles *a* in der Fig. 59 und diese führte den Spermakern an der Peripherie entlang vom Punkte * zum Punkte **; dann entstand eine rückläufige Bewegung in der Richtung des Pfeiles *b* und brachte den Kern wieder in die frühere Lage.

Es ist in diesem Abschnitt schon öfters gesagt worden, dass die Lage der sich vereinigenden Kerne darüber entscheidet, an welcher Seite die größere Zelle (animale Zelle) des zweizelligen Stadiums und das Kopfende des entstehenden Embryo auftritt. Die definitive Polarität des Eies ist also weder durch die Lage des Eies im Uterus, noch durch den Ort des Austritts der Richtungskörper bestimmt, sondern dadurch, wo die beiden Geschlechtskerne zusammenkommen[1]. Daraus geht hervor, dass man nicht annehmen darf, dass im Zellkörper ein bestimmter Theil desselben für einen bestimmten Theil des Embryo determinirt sei. Es konnte dies auch schon aus den amöboiden Bewegungen geschlossen

[1] Diese Beobachtung ist in Beziehung zu setzen mit folgender Angabe, welche Wilson und Mathews vor Kurzem in Bezug auf das Ei eines Seeigels (Toxopneustes variegatus Ag.) gemacht haben; wie diese Forscher berichten, sind die Eintrittsstelle des Spermatozoons und der Vereinigungsort der beiden Geschlechtskerne ohne konstante Lagebeziehung zu der Stelle der Bildung der Richtungskörper, also ohne konstante Beziehung zur ursprünglichen Eiachse; nachdem die beiden Geschlechtskerne zusammengestoßen sind, bewegen sie sich mit einander nach der Mitte des Eies, und da sie das Centrum nicht erreichen oder überschreiten, bilden sie die erste Furchungsspindel an einer Stelle, welche etwas excentrisch ist; die Lage dieser Stelle bestimmt die Polarität des Eies für die Furchung und die weitere Entwicklung; denn die erste Furche tritt zuerst an derjenigen Seite des Eies auf, welche dieser Stelle am nächsten ist und an der entgegengesetzten Seite erscheinen später die Mikromeren beim Übergang vom achtzelligen zum sechzehnzelligen Stadium (E. B. Wilson and A. P. Mathews, Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm egg. Journal of Morphology. Vol. X. Boston 1895. p. 322).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden, denn durch diese werden alle Theile des Eies gegen einander verschoben, der ganze Zellkörper wird so zu sagen durch einander gerührt, so dass man nicht glauben kann, dass ein bestimmter Theil des Eies einem bestimmten Theil des Embryo entspreche (vgl. p. 358).

Ich möchte hier noch eine theoretische Bemerkung anknüpfen, welche sich auf die Hypothese bezieht, dass das Protoplasma in der Zelle stets die Struktur eines Radiensystems aufweise. In diesem Sinne hat sich vor einigen Jahren van Beneden ausgesprochen, auch Rabl hat eine derartige Auffassung vertreten und Heidenhain hat neuerdings diese Hypothese weitläufig ausgearbeitet [1]. Nach meinen Beobachtungen an den Nematoden glaube ich aus dem Verlauf der amöboiden Bewegungen und aus der mannigfaltigen Art der Bewegung der Kerne schließen zu dürfen, dass es wenigstens zur Zeit der Bewegung der beiden Geschlechtskerne im Zellkörper kein feststehendes Radiensystem giebt [2]. Insbesondere könnte man sich nicht denken wie im Zellkörper so mannigfaltige auf- und abgehende Strömungen und cirkuläre Strömungen möglich wären, wenn das Protoplasma eine persistirende radiäre Struktur hätte. Obgleich der Zellkörper zur Zeit der Theilung ganz deutlich die Radienfigur zeigt, und obgleich, wie Heidenhain nachwies, manchmal auch in einer ruhenden Zelle ein Radiensystem gefunden werden kann, so halte ich es doch im Allgemeinen nicht allein für unbewiesen, sondern auch für sehr unwahrscheinlich, dass stets im Zellkörper ein Radiensystem vorhanden sei. Ich glaube, dass ein durch die ganze Zelle gehendes Radiensystem nur zur Zeit der Zelltheilung besteht und dass dasselbe nach der Theilung in der Regel vollständig oder doch bis auf eine kleine Strahlenfigur verschwindet [3].

IV. Die Drehung der Spindel und die erste Theilung.

Wenn die beiden Geschlechtskerne zur Berührung gekommen sind, entsteht die Spindelfigur der ersten Furchungstheilung; es ist für die

[1] Édouard van Beneden et Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bulletins de l'Académie R. de Belgique. 57e Année. Bruxelles 1887. p. 280. — C. Rabl, Über Zelltheilung. Anatomischer Anzeiger. Bd. IV. 1889. p. 25. — M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LXIII. 1894.

[2] Wie ich oben sagte, war sowohl bei Diplogaster longicauda als auch bei Rhabditis nigrovenosa vor dem Zusammentreffen der beiden Geschlechtskerne an keinem derselben etwas von einer Attraktionssphäre oder Strahlung zu sehen; beim Ei der Seeigel aber entwickelt sich bekanntlich schon vor dem Zusammentreffen der Kerne eine deutliche Attraktionssphäre und Strahlung am Spermakern.

[3] Ich habe mich darüber an anderer Stelle ausführlicher ausgesprochen (H. E. Ziegler, Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. der Zoolog. Gesellschaft 1895).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weitere Entwicklung gleichgültig, in welcher Richtung die Kerne zusammenkamen. Die entstehende Spindel stellt sich in die Längsrichtung des Eies ein, einerlei in welcher Richtung die Kerne zusammengetroffen sind.

Auerbach beobachtete bei Rhabditis nigrovenosa, dass die beiden Geschlechtskerne gewöhnlich in der Längsrichtung des Eies zusammentreffen und dass dann eine Drehung der sich vereinigenden Kerne in die quere Richtung stattfindet, so dass die Berührungsebene der beiden Kerne und die Achse der Spindel in die Längsrichtung des Eies zu liegen kommen[1]. Auerbach berichtet ferner, dass die Kerne manchmal in schiefer Richtung zusammenkommen, so dass dann nur eine kleinere Drehung nöthig ist um die Kerne in die quere Stellung zu bringen (l. c. p. 216).

Bei Diplogaster longicauda kommen die Kerne gewöhnlich in der Längsrichtung oder annähernd in der Längsrichtung des Eies zusammen, manchmal in einer schiefen, selten in querer Richtung. Die typische Drehung der Kerne, durch welche die entstehende Spindel in gesetzmäßiger Weise in die Längsrichtung der Zelle sich einstellt, beginnt erst zu der Zeit, wenn die Attraktionssphären sichtbar werden; es kann aber schon vorher eine Verschiebung oder Drehung der beisammenliegenden Kerne stattfinden, Bewegungen, welche offenbar andere Ursachen haben als die genannte typische Drehung. Wie schon oben gesagt wurde, treffen sich die Kerne in der Nähe des vorderen oder hinteren Poles: gewöhnlich berührt einer der beiden Kerne die Oberfläche des Zellkörpers (Fig. 21) und sehr oft legen sich die beiden Kerne an die Oberfläche des Zellkörpers an, so dass die beiden Kerne schon dabei in eine quere oder schiefe Lage kommen; wenn die Attraktionssphären bemerkbar werden, entfernen sich die Kerne vom Rande des Zellkörpers und dann folgt die typische Einstellung der jungen Spindel. Wenn die Kerne sich nicht an die Oberfläche des Zellkörpers angelegt haben, so kann doch durch langsame Strömungsbewegungen des Zell-

[1] Ich hebe noch besonders hervor, dass Auerbach an diese Beobachtung eine Überlegung geknüpft hat, welche im Wesentlichen schon das Richtige trifft. Auerbach sagt, dass wahrscheinlich die beiden sich vereinigenden Kerne qualitativ verschieden sind und dass in Folge der stattfindenden Drehung auf jede der beiden ersten Furchungszellen ein Theil von jedem Kerne kommt. »Jede Kopulation oder Konjugation hat offenbar die Bestimmung, individuelle Einseitigkeiten durch Vermischung zu bessern, Fehlendes gegenseitig zu ergänzen.« »Die Verschiedenheit der Ursprungsstätten wird auch die Qualität des Kernmaterials beeinflussen und in jedem der beiden Kerne einseitige Mischungsfehler bedingen; es gilt also, die Differenz auszugleichen und jeder der beiden Eihälften Material von jedem der beiden primitiven Kerne zuzuführen« (l. c. p. 248).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

körpers, welche mit den amöboiden Bewegungen zusammenhängen, eine Verschiebung oder Drehung der Kerne stattfinden, ehe die Attraktionssphären der jungen Spindel sichtbar geworden sind.

Als die typische Einstellungsbewegung der Spindel betrachte ich also die Drehung, welche die zusammenfließenden Kerne in der Zeit vom Sichtbarwerden der Attraktionssphären bis zum Beginn der Zelltheilung ausführen; es ist manchmal eine Drehung um einen rechten Winkel, manchmal eine Drehung um einen kleineren Winkel, je nachdem die Kerne zur Zeit des Sichtbarwerdens der Attraktionssphären eine quere Stellung hatten oder eine schiefe. Diese typische Drehung, durch welche sich die Spindel in die Längsachse des Eies einstellt, bezeichne ich als die Taxis, ein Ausdruck, welchen ich überhaupt bei jeder Zelltheilung für die Bewegung der Spindel gebrauchen will, durch welche die Spindel in die Richtung der größten Ausdehnung des Zellkörpers sich einstellt[1].

Bevor ich die Drehung genauer beschreibe, muss ich ein Wort über das Auftreten der Attraktionssphären sagen, welche von Auerbach nicht beobachtet worden sind. Ehe die Kerne zusammen getroffen sind, habe ich an keinem derselben eine Attraktionssphäre oder Strahlung beobachten können[2]; wenn die Kerne sich berühren und sich an einander abgeplattet haben, erscheint nach einiger Zeit (nach 12—20 Minuten) eine kleine Attraktionssphäre mit kurzer Strahlung an einer Seite der beiden Kerne (Fig. 24 u. 39); bald darauf wird eine ähnliche Attraktions-

[1] Über die Lehre, dass die Spindel in die Richtung der größten Ausdehnung der Protoplasmamasse sich einstellt und über die Begründung dieser Lehre durch O. Hertwig und Roux habe ich mich schon in meiner vorigen Publikation ausgesprochen (Über Furchung unter Pressung. Verhandl. d. anat. Gesellschaft. 1894). Ich möchte hinzufügen, dass ich neuerdings durch Herrn Prof. Rabl aufmerksam gemacht wurde, dass schon K. E. v. Baer eine ähnliche Beziehung zwischen der Gestalt der Zelle und der Richtung der eintretenden Zelltheilung beobachtet hat. K. E. v. Baer knüpft an seine Darstellung der Furchung des Frosches einige »allgemeine Bemerkungen über den Mechanismus der Theilungen« und sagt: »Eine allgemeine Regel der Theilungen ist, dass, wenn an einer isolirten Dottermasse (d. h. Furchungszelle) eine Seite entschieden länger ist als die anderen, diese von der neuen Theilung getroffen wird« (K. E. v. Baer, Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müller's Archiv f. Anat. u. Phys. 1834. p. 499).

[2] In Bezug auf das Auftreten der Attraktionssphären verhalten sich die Nematoden offenbar verschieden. Oscar Meyer sah bei Strongylus tetracanthus an dem Spermakern schon eine Strahlung, während der erste Richtungskörper gebildet wurde; die Attraktionssphäre theilte sich während der Bildung des zweiten Richtungskörpers, und es waren also schon vor dem Zusammentreffen der Vorkerne zwei Attraktionssphären mit großer Strahlung vorhanden (Oscar Meyer, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Jen. Zeitschr. Bd. XXIX. 1895. p. 397).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sphäre an der anderen Seite der Kerne sichtbar. Die beiden Attraktionssphären nehmen an Größe zu, dann verschwindet die Grenzlinie zwischen den beiden an einander liegenden Kernen und mit dem Verschwinden des äußeren Kontour der Kerne entsteht die Spindelfigur[1].

Bei der Spindel kann man zwei Stadien unterscheiden, das Stadium der kurzen Spindel und das Stadium der gestreckten Spindel. Bei der Streckung der Spindel rücken die Mittelpunkte der Attraktionssphären so aus einander, dass sich die Entfernungen ungefähr wie 2 : 3 verhalten. Obgleich man am lebenden Objekt die Chromosomen nicht sieht, so ist es doch nahe liegend, anzunehmen, dass dieselben sich bei der kurzen Spindel in Äquatorialplattenstellung befinden. Das Auseinanderrücken der Centrosomen, also die Streckung der Spindel, vollzieht sich theilweise schon im Äquatorialplattenstadium und schreitet dann beim Übergang zum Dyasterstadium (während des Auseinanderrückens

[1] Da man am lebenden Objekte die Centrosomen nicht sieht, kann ich nichts darüber sagen, ob etwa zur Zeit des Auftretens der Attraktionssphären eine Centrenquadrille, wie sie Fol bei Seeigeleiern sah, oder ein ähnlicher Vorgang stattfindet; in neuerer Zeit haben Wilson und Mathews und auch Boveri starke Bedenken gegen die Richtigkeit der Beobachtung von Fol geltend gemacht; sie sind der Ansicht, dass die Centrosomen des Eies nach der Richtungskörperbildung degeneriren und dass die Centrosomen des Spermatozoons allein die Centren der ersten Theilungsspindel werden (E. B. Wilson and A. P. Mathews, Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg. Journal of Morphology. Vol. X. Boston 1895. Boveri, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. XXIX. 1895). Wenn sich dies so verhält, so ist das oben beschriebene Auftreten der Attraktionssphären bei Diplogaster in folgender Weise zu deuten: wenn nur eine Attraktionssphäre vorhanden ist, enthält dieselbe die beiden Centrosomen des Spermatozoons, und indem diese beiden Centrosomen aus einander rücken, entstehen zwei Attraktionssphären. Ich habe zwar nicht bestimmt erkennen können, ob die zweite Attraktionssphäre von der ersten aus durch Theilung entstanden ist, halte dies aber für sehr wahrscheinlich; es scheint, dass das Auseinanderrücken der beiden Attraktionssphären in der Ebene der Berührungsfläche der beiden Kerne längs der Rinne zwischen den Kernen vor sich geht. — Das Auftreten und Verhalten der Attraktionssphären passt vollständig zu dem, was die Autoren bei Ascaris megalocephala beobachtet haben; wenn nur eine einzige Attraktionssphäre auf einer Seite der beiden Kerne da ist, entspricht dies den Fig. 29, 32 u. 33 von Boveri in seinen »Zellenstudien« (Jenaische Zeitschr. Bd. XXII. 1888); wenn die beiden Attraktionssphären auf den beiden Seiten der Kerne vorhanden sind, so passen dazu die Figuren von van Beneden et Neyt, Bulletin de l'Académie R. de Belgique. 57e année. 1887. Pl. I, Fig. 5. Pl. III, Fig. 1 und die Figuren von Herla, Archives de Biologie. Bd. XIII. 1894. Fig. 5, 6, 12, 14 u. A. Carnoy hat bei verschiedenen Nematoden beobachtet, dass, nachdem die beiden Kerne sich an einander gelegt hatten, an einer Seite derselben eine Attraktionssphäre sichtbar wurde, wie ich es bei Diplogaster am lebenden Ei gesehen habe (Carnoy, La cystodiérèse de l'œuf chez les nématodes. La Cellule. Tome III. 1886. Planche VIII, Fig. 237 u. 258).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Chromosomen) weiter fort; ich habe mich an Präparaten der ersten Theilung von Ascaris megalocephala durch Messung vieler Theilungsfiguren überzeugt, dass das Auseinanderrücken der Centren schon vor dem Auseinanderrücken der Chromosomen beginnt; es ist nicht richtig, wenn man glaubt, dass die Centren gerade in dem Maße aus einander rücken, wie die Chromosomen aus einander gehen; wenn die Chromosomen aus einander rücken, so nähern sie sich den Centren, da die letzteren zu dieser Zeit bei Weitem nicht um so viel aus einander weichen als die ersteren. Das Auseinanderrücken der Centren mag vielleicht die Veranlassung des Auseinanderrückens der Chromosomen sein, aber die beiden Vorgänge fallen nicht zusammen, wie es der Fall wäre, wenn sie beide durch dieselbe Kraft, etwa, wie angenommen wird, durch den Zug kontraktiler Polfasern bewirkt wären[1]. Es wäre also in Bezug auf den Verlauf der Vorgänge nicht ganz genau, wenn ich das Stadium der kurzen Spindel mit dem Äquatorialplattenstadium und das Stadium der gestreckten Spindel mit dem Dyasterstadium identificiren würde. Doch wäre es richtig in Bezug auf den Anfang und das Ende.

[1] Ich kann also Boveri nicht zustimmen, wenn er von der Streckung der Spindel Folgendes sagt: »Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahiren und somit die Centrosomen mit ihren Spindelhälften der Fixationsstelle dieser Fibrillen an der Oberfläche des Eies beträchtlich sich nähern; gegen diese Verkürzung kann die der axialen Spindelfasern nur eine geringe sein, demgemäß die Höhe der Spindelkegel selbst nur relativ wenig abnehmen.« Freilich entsprechen dieser Darstellung die von Boveri auf Taf. XXII zusammengestellten Fig. 65, 67 und 69, aber seine Fig. 43 auf Tafel XX, Fig. 55 und 57 auf Tafel XXI widersprechen derselben, da auf diesen Bildern die Centren schon vor dem Auseinanderweichen der Chromosomen nahezu eben so weit aus einander gegangen sind wie in dem Dyasterstadium Fig. 69 (Boveri, Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. Bd. XXII. 1888. p. 795). — Auf den Photographien von van Beneden und Neyt sieht man in Fig. 6 auf Tafel III ein Monasterstadium, dessen Centren schon eben so weit von einander entfernt sind wie in den Dyasterstadien Fig. 3 u. 4 auf Tafel IV (Edouard van Beneden et Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bulletin de l'Académie R. de Bruxelles. 1887).

Was die Hypothese betrifft, dass die Streckung der Spindel auf der Kontraktion der Polfasern beruhe, so habe ich mich schon an anderem Orte gegen dieselbe ausgesprochen (H. E. Ziegler, Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandlungen d. D. Zoolog. Gesellschaft. 1895. p. 75).

Reinke sagt auf Grund seiner Beobachtungen an Bindegewebszellen des Salamanders: »Ich bemerke Boveri gegenüber, dass sich in meinen Präparaten die Zugfäden (Fäden zwischen den Centren und den Chromosomen, Spindelmantelfasern) sicher verkürzen und es daher nicht die Polstrahlungen allein sein können, die die Trennung der Fäden bewirken, obgleich ich zugebe, dass diese auch dabei eine Rolle spielen« (Friedrich Reinke, Zellenstudien. II. Theil. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV. 1894. p. 277).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der kurzen Spindel besteht die Äquatorialplatte (Monaster) und die gestreckte Spindel enthält schließlich den Dyaster.

Die typische Drehung der beiden vereinigten Kerne findet gewöhnlich zu der Zeit statt, wenn die kurze Spindel entstanden ist, und die genaue Einstellung erfolgt bei der Streckung der Spindel (Fig. 27—30, 40—42). Nur ausnahmsweise sah ich einmal bei einem Ei, welches stark komprimirt und wahrscheinlich auch in der Athmung behindert war, dass die Spindel sich erst zur Zeit der Streckung drehte.

Die kurze Spindel dreht sich allmählich in die Längsrichtung des Eies. Der Vorgang ist manchmal schon in fünf Minuten beendet, nimmt aber meistens 10—25 Minuten in Anspruch. Auerbach (l. c. p. 212) beschreibt die Drehung der beiden Geschlechtskerne bei Rhabditis nigrovenosa mit folgenden Worten: »Die anfänglich querliegende Trennungslinie der beiden Kerne bildet successive einen kleineren Winkel mit der Längsachse des Eies; nach ungefähr 12 Minuten beträgt dieser Winkel 45 Grad und nach einem eben so großen Intervall befindet sich die Grenzlinie in der Längsachse des Eies.« Ich habe den Vorgang ebenfalls bei Rhabditis nigrovenosa öfters gesehen und kann diese Angaben von Auerbach nur in so fern nicht bestätigen, als die Zeiten zu lang bestimmt sind; wenn die Eier stark gedrückt sind und zu wenig Sauerstoff erhalten, so mögen die Vorgänge wohl so langsam ablaufen, aber ich habe bei den im Durchströmungskompressorium bei genügendem Wasserzufluss beobachteten Eiern gesehen, dass fünf Minuten nach dem Zusammentreffen der Kerne schon die beiden Attraktionssphären sichtbar waren und dass nach weiteren fünf Minuten schon die ganze Drehung beendet war; nach mehreren Beobachtungen glaube ich, dass die Drehung bei Rhabditis nigrovenosa unter normalen Umständen nicht mehr als 5—10 Minuten erfordert.

Bütschli hat die Drehung der Spindel bei Diplogaster similis Bütschli gesehen und mit folgenden Worten beschrieben: »Fig. 12 zeigt die schon verschmolzenen Kerne, welche schon eine Streckung erfahren haben, jedoch eigenthümlicher Weise sich noch nicht im Centrum des Dotters befinden und auch mit ihrer verlängerten Achse quer zur Längsachse des Dotters stehen; bald jedoch wurde der Kern ins Centrum des Dotters geschoben, sowie auch seine Längsachse in die des Dotters eingerichtet«[1].

Es kann vorkommen, dass die Spindel nach der Drehung noch durch Strömungen des Plasma mehr oder weniger umhergeführt wird; oft geht sie in der Richtung nach einem Pole des Eies hin und kehrt dann in die

[1] O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandl. d. Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft. Bd. X. Frankfurt 1876. p. 235.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitte des Eies zurück. Man kann daraus erkennen, dass die Spindel mit den Attraktionssphären ein in sich festes Gebilde im Zellkörper, so zu sagen im mechanischen Sinn ein starres System ist, welches als Ganzes bewegt wird.

Wenn die Spindel sich in die Länge streckt, so nimmt sie eine ganz bestimmte Lage an; sie steht in der Mitte des ovalen Zellkörpers und ihre Richtung fällt genau mit der Längsachse des Eies zusammen. Zu dieser Zeit erreichen die Attraktionssphären ihre größte Ausdehnung, und die von ihnen ausgehende Strahlung erstreckt sich bis zum Rande der Zelle. Die amöboiden Bewegungen haben ganz aufgehört und der Zellkörper hat eine regelmäßige ellipsoidische Gestalt[1]. Gleich darauf nimmt der Zellkörper eine biskuitförmige Gestalt an und es folgt die Theilung (Fig. 30, 42, 51).

In manchen Fällen macht die Spindel im Anschluss an die Drehung höchst eigenthümliche Bewegungen; sie stellt sich nämlich bei der Drehung nicht kurzweg in die Längsrichtung des Eies ein, sondern dreht sich über diese Stellung hinaus und kehrt dann zurück; sie wiederholt dies mehrmals, sie macht also Bewegungen, welche man als ein langsames Oscilliren um die Gleichgewichtslage, als eine Art von Pendeln auffassen kann; in einem Falle zählte ich ein neunmaliges Hin- und Hergehen. Diese Bewegungen finden ihr Ende, wenn die Strahlung bis zur Peripherie sich ausdehnt; darauf beginnt alsbald die Einschnürung des Zellkörpers. Während der erwähnten Bewegungen der Kernspindel sieht man das ganze Plasma in langsamer Strömung, so dass es den Anschein hat, dass die Spindel eben durch diese Strömung des Plasma passiv bewegt werde; die Strömung ist eben so eine hin- und zurückgehende, wie die Bewegung der Spindel. Diese Oscillationsbewegungen treten nicht immer auf, sondern nur in Ausnahmefällen; ich sah sie einige Mal bei ziemlich stark komprimirten Eiern; einige dieser Eier hatten schon bei der Drehung der vereinigten Geschlechtskerne eine auffallende Erscheinung gezeigt, die ich noch zu beschreiben habe.

Diese sehr merkwürdige Abnormität bestand darin, dass die beiden Attraktionssphären die Drehung rascher ausführten als die beiden Kerne selbst, und dass dann scheinbar jeder der beiden an einander liegenden Kerne eine zugehörige Attraktionssphäre hatte[2]; es schien,

[1] So schreibt Bütschli in Bezug auf Rhabditis dolichura: »Gleichzeitig mit dem Erscheinen einer gesetzmäßigen (radiären) Gruppirung des Dotters erlischt die Bewegung desselben und seine früher unregelmäßigen Ränder runden sich nun gleichmäßig ab.« Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova acta. 1873. p. 102.

[2] Eine Abbildung von Bütschli zeigt dieses Vorkommnis ebenfalls, l. c. Tafel XXVI, Fig. 61 *d*, VII *a*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als ob die beiden Attraktionssphären die Kerne wieder aus einander reißen wollten (Fig. 31); dies geschah aber nicht, sondern die Kerne verschmolzen mit einander (Fig. 32), so dass das normale Bild der Spindelfigur auftrat. Die entstehende Spindel führte dann Oscillationen aus, wie vorhin beschrieben. Darauf folgte die Zweitheilung der Zelle, welche in ganz normaler Weise vor sich ging.

Ich möchte am Schlusse dieses Abschnittes darauf hinweisen, welche Beziehungen zwischen den hier beschriebenen Vorgängen und dem Ablauf der gewöhnlichen Zelltheilung bestehen. Wie die beiden Geschlechtskerne (in der Zeit vom Austreten des zweiten Richtungskörpers bis zu ihrer Vereinigung) allmählich an Größe zunehmen, so findet bei jeder Furchungszelle in dem sogenannten Ruhezustand der Zelle ein Anwachsen des Kernes statt. Wie die bei den heranwachsenden Geschlechtskernen befindlichen Centrosomen zunächst keine Attraktionssphäre und Strahlung erzeugen, so ist bei dem Kern einer Furchungszelle in der sogenannten Ruheperiode (bei der vorliegenden Species) von Attraktionssphären und Strahlung nichts zu sehen. Wie der Zellkörper des Eies in dieser Periode amöboide Bewegungen zeigt, so finden auch am Zellkörper der Furchungszellen amöboide Bewegungen statt, welche freilich viel weniger lebhaft und andauernd sind. Wie die beiden Geschlechtskerne sich vor dem Sichtbarwerden der Attraktionssphären gern an die Peripherie der Zelle anlegen, so liegt der Kern einer ruhenden Furchungszelle gewöhnlich der äußeren Oberfläche der Zelle dicht an. Wie die an einander liegenden Kerne, wenn die beiden Attraktionssphären sichtbar geworden sind, gegen die Mitte des Zellkörpers rücken, so thut es auch der Kern der Furchungszelle, wenn die zugehörigen Attraktionssphären sich ausbilden; die sichtbar werdenden Attraktionssphären und die entstehende Strahlung deuten die beginnende Aktivität der Centrosomen an. Wie die amöboiden Bewegungen nach dem Auftreten der ersten Spindel aufhören und der Zellkörper unter Einziehung der Fortsätze sich abrundet, so zieht sich der Zellkörper jeder Furchungszelle zur Zeit der Bildung der Theilungsspindel auf eine annähernd kugelige Gestalt zusammen. Wie die Spindel die Drehung in die Längsrichtung des Eikörpers ausführt, so stellt sich in der einzelnen Furchungszelle (wenn sie eine längliche Gestalt hat) die Spindel in die Längsrichtung der Zelle ein, ein Vorgang, für welchen ich den Namen »Taxis« vorschlage.

Ich glaube, dass ein an den Centrosomen stattfindender physiologischer Vorgang, bei welchem das Protoplasma chemisch betheiligt ist, die Ursache für folgenden Komplex von Erscheinungen bildet:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auftreten der Attraktionssphären, Entstehung der Strahlung, Abrundung des Zellkörpers und Aufhören der amöboiden Bewegungen, dann Einstellung (Taxis) der Kernspindel, Ausdehnung der Strahlung bis zur Peripherie des Zellkörpers und Theilung des Zellkörpers. Nach der Theilung geht die Aktivität der Centrosomen zurück, daher folgen dann die Rückbildung der Strahlen, das Kleinerwerden und Verschwinden der Attraktionssphäre und der Wiederbeginn der amöboiden Bewegungen. Man kann sagen, dass die Centrosomen zur Zeit ihrer Aktivität (also während der Kern- und Zelltheilung) das Plasma beherrschen, aber in der sogenannten Ruheperiode des Kerns keinen bemerkbaren Einfluss auf den Zellkörper ausüben.

V. Das zweizellige Stadium.

Ehe ich auf die Beschreibung der Furchung eingehe, will ich vorerst noch kurz angeben, in welchen Zeiträumen die bisher beschriebenen Vorgänge bei der vorliegenden Species (Diplogaster longicauda) ablaufen. Vom Eintritt des Eies in den Uterus bis zum Austritt des ersten Richtungskörpers vergeht nahezu eine Stunde, vom Austritt des ersten bis zum Austritt des zweiten Richtungskörpers dreiviertel Stunden; von diesem Zeitpunkt, bis die beiden Geschlechtskerne zur Berührung kamen, eine halbe Stunde bis eine Stunde, von da bis zum Sichtbarwerden der beiden Attraktionssphären 15—25 Minuten, von da bis zur ersten Zelltheilung (d. h. bis zur Durchschnürung des Zellkörpers) 15—25 Minuten. Von den Zellen des zweizelligen Stadiums wird sich die eine etwas früher theilen als die andere und ihre Theilung (Durchschnürung) vollzieht sich dreiviertel Stunden nach der ersten Theilung; einige Minuten später theilt sich dann die andere Zelle.

Bei der Zweitheilung des Eies und bei den folgenden Theilungen wird der Zellkörper durch eine cirkuläre Furche, welche immer tiefer einschneidet, in zwei Theile getheilt; erst nach vollzogener Theilung legen sich dann die Theilzellen mit breiter Fläche zusammen. Dies ist der normale Ablauf der Theilung; aber unter anormalen Umständen (insbesondere bei mangelnder Athmung) kann die Zelle auch unter Bildung einer Zellplatte ohne beträchtliche Einschnürung getheilt werden. Die Angabe von Carnoy, nach welcher die Zelltheilung bei den Nematoden stets durch die Bildung einer Zellplatte sich vollziehe, kann ich nicht bestätigen (Carnoy, La cytodiérèse de l'oeuf chez les Nématodes, La Cellule, Tome III, 1886, p. 79).

Über die Kerne und die Attraktionssphären im zweizelligen Stadium ist Folgendes zu berichten. Während der Zweitheilung des Eies haben die beiden Attraktionssphären ihre größte Ausdehnung und es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verbindet dieselben ein schmales helles Band, nämlich die Spindel im Dyasterstadium; in diesem Bande erscheinen die neuen Kerne[1]. Während die Attraktionssphären rasch kleiner werden, wachsen die Kerne heran; sie haben bei ihrem ersten Auftreten einen Durchmesser von 5 und erhalten allmählich einen Durchmesser von 10 Mikromillimeter, was einer Volumzunahme auf das Achtfache entspricht; die Kerne können sogar eine Größe von 13 Mikromillimeter im Durchmesser erreichen. Auerbach giebt an, dass bei Rhabditis nigrovenosa nach der ersten Theilung der Durchmesser der Kerne von 5—8 auf 15—18 Mikromillimeter wachse (l. c. p. 224), und dies passt ganz gut zu meinen Beobachtungen. Es muss also der Kern eine sehr beträchtliche Flüssigkeitsmenge aus dem Zellkörper aufnehmen. — Zur Zeit wenn die Kerne groß geworden sind, ist von den Attraktionssphären nichts zu erkennen; erst wenn die neue Theilungsperiode beginnt, werden an jedem Kern zwei Attraktionssphären sichtbar[2].

[1] Auerbach giebt eine ausführliche Beschreibung des Sichtbarwerdens der Kerne (bei Rhabditis nigrovenosa). Die Kerne erscheinen »im Stiele der karyolytischen Figur in zwei der Furchungsebene nahen Punkten«; sie sind Anfangs sehr klein, »dann wachsend, aber noch etwas unregelmäßig und unscharf begrenzt«; »allmählich runden sie sich unter weiterer Größenzunahme völlig ab und rücken zugleich langsam nach den Polen hin«. Unterdessen »schrumpft die karyolytische Figur allmählich zusammen«; »ihr Stiel verschmälert sich in dem Grade, dass sehr bald der Kern wie in einer lokalen Anschwellung des Stieles eingefügt erscheint«; »der Körper der Sonne (Attraktionssphäre) flacht sich zu einem konkav-konvexen Meniscus oder zu einer Scheibe ab, so dass er mit seinem Stiele eine pilzähnliche oder im mikroskopischen Bilde hammerförmige Gestalt gewinnt« (l. c. p. 224).

[2] Bei der Bildung der Spindel nimmt der Kern offenbar an Volumen ab, während die Attraktionssphären anwachsen; nach der Theilung nimmt der Kern an Größe zu, während die Attraktionssphären kleiner werden. Es kann wohl angenommen werden, dass dabei Stoffe aus dem Kern in die Attraktionssphären, beziehungsweise aus den Attraktionssphären in den Kern übergehen. Ich hebe daher aus einer Arbeit von Bütschli die folgenden Sätze hervor (Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Abhandl. der Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft. Bd. X. Frankfurt 1876).

»Je mehr ein Tochterkern wächst, desto mehr wird der Centralhof des ihm anliegenden Radiensystems verkleinert und der erstere rückt mehr und mehr an die Stelle des letzteren selbst; hieraus dürfte sich denn die gegründete Vermuthung ergeben, dass die Centralhöfe das Material zu dem Wachsthum der Kerne hergeben« (l. c. p. 412). Um das Volumen der entstehenden Spindel mit demjenigen des Kernes vergleichen zu können, hat Bütschli beide Gebilde in proportionalen Verhältnissen aus Wachs nachgebildet und dabei ergab sich Folgendes: »In der ersten Furchungskugel zweiter Generation von Cucullanus hatte der einfache Kern das Volumen einer Kugel von 23, die entsprechende Kernspindel kam hingegen nur dem Volumen einer Kugel vom Durchmesser 16 gleich, was nahezu das Verhältnis von 3 : 1 zwischen den Volumina des ursprünglichen Kerns und der Kernspindel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Zellen des zweizelligen Stadiums, sind von ungleicher Größe; wie schon im dritten Abschnitt gesagt wurde, liegt die kleinere stets an derjenigen Seite, wo die Kerne zusammentrafen, die größere an der anderen Seite, wo sich der Auswuchs befand; die größere Zelle zeigt an ihrem äußeren Rande noch einen hellen Saum, welcher daher rührt, dass dort der hyaline Rest des Auswuchses mit dem übrigen Zellkörper zusammenfloss. Die größere Zelle tritt stets früher in Theilung als die andere Zelle und auch ihre Abkömmlinge gehen denen der anderen Zelle in der Theilung voraus (Fig. 42—49).

Wenn die erste Theilung beendet ist und die Attraktionssphären klein geworden sind, zeigt die größere Zelle amöboide Bewegungen, welche manchmal bis zum Beginn der nächsten Theilung andauern; doch ändern diese Bewegungen die Form der Zelle nur wenig; meist bestehen sie nur darin, dass der Zellkörper gegen die kleinere Zelle auf einer Seite sich langsam vordrängt, so zu sagen einen plumpen Fortsatz treibt, welcher sich dann wieder zurückzieht; oder es entstehen mehrere kurze Auswüchse, welche gegen die kleinere Zelle gerichtet sind; auch sie treten bald wieder zurück. Ähnliche amöboide Bewegungen finden auch an der anderen Zelle statt. Bei jeder der beiden

ergiebt« (l. c. p. 402). »Sehen wir das Kernvolumen sammt Kernsaft mehr und mehr schwinden und in entsprechendem Maße die beiden Centralhöfe der Strahlensysteme wachsen, so scheint es nahe zu liegen, zwischen diesen beiden Thatsachen ein Wechselverhältnis zu vermuthen, so, dass nämlich der aus dem Kern austretende Kernsaft (Wasser plus vielleicht sehr wichtigen Stoffen) sich in den Centralhöfen der beiden Strahlensysteme anhäufe« (l. c. p. 403).

Auerbach geht nach meiner Ansicht zu weit, indem er annimmt, dass die Attraktionssphären und die Strahlen der Sonne gänzlich aus der Substanz des Kernes gebildet würden. Er schreibt: »Die Strahlen um die Spitzen des Kernes (resp. der Spindel) sind eben der Ausdruck der Bahnen, innerhalb welcher feine Strömchen des Kernsaftes in das Protoplasma eindringen«; »indem an den einmal gewonnenen Ausströmungspunkten immer mehr Substanz nachdrängt, verlängern sich die Strahlen nicht bloß, sondern werden auch an ihrer Basis erweitert und fließen hier zu dem rundlichen, allmählich an Ausdehnung gewinnenden Raume zusammen, welcher den Körper der Sonne darstellt« (Auerbach, l. c. p. 221). Es ist zu bedenken, dass man zu der Zeit, als Auerbach diese Ansicht aussprach, noch nichts von der Existenz der Centrosomen wusste.

Von vielen neueren Beobachtern ist gesehen worden, dass der Kern kurz vor der Spindelbildung während des Anwachsens der Attraktionssphären an Volumen abnimmt. So schreibt O. Hertwig von der Theilung der Samenmutterzellen von Ascaris megalocephala: »Die Kernblase ist, indem Kernsaft ausgetreten sein wird, im Ganzen etwas geschrumpft, die Membran hat in Folge dessen die pralle Spannung verloren und sich eingefaltet« (Oscar Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890. p. 38, dazu Taf. I, Fig. 24 u. 25).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen hören die amöboiden Bewegungen stets auf, wenn die neue Theilung beginnt.

Aus der größeren Zelle gehen nur Ektodermzellen hervor, von der kleineren stammen das Entoderm, das Mesoderm, die Genitalzellen und noch einige Zellen, welche sich dem Ektoderm anschließen. Ich bezeichne also die größere Zelle als Ektodermzelle oder als animale Zelle; die andere Zelle Entodermzelle zu nennen wäre ungenau, eher kann man sie, da sie nun einmal einen Namen haben muss, als vegetative Zelle bezeichnen.

Im Allgemeinen sieht man in der vergleichenden Embryologie, dass, wenn das zweizellige Stadium zwei Zellen von ungleicher Größe aufweist, in der Regel die animale Zelle die kleinere ist und sich früher theilt als die vegetative; die letztere pflegt viel Dotter und relativ wenig Protoplasma zu enthalten[1]. Bei der vorliegenden Species ist es ebenfalls die animale Zelle, welche sich früher theilt als die vegetative, aber sie ist ein wenig größer als diese. Ich erinnere daran, dass sie an demjenigen Pole des Zellkörpers liegt, wo der hyaline Auswuchs mit dem übrigen Zellkörper zusammenfloss; man kann daher annehmen, dass die größere Zelle nicht nur absolut, sondern auch relativ zum Dottergehalt mehr Protoplasma enthält als die andere Zelle; aus dem relativ höheren Gehalt an Protoplasma kann man erklären, dass die Zelle sich früher theilt als die andere, da ja bekanntlich der relativ höhere Dottergehalt einer Zelle verzögernd auf die Theilung wirkt.

Sehen wir nun wie es sich hinsichtlich der Größe der beiden Zellen bei anderen Nematoden verhält. Auch bei Strongylus paradoxus ist die Ektodermzelle die dotterärmere; bei dieser Species sind die beiden ersten Furchungszellen von gleicher Größe, die Ektodermzelle enthält wenig Dotter und alle die großen Dotterkugeln befinden sich in der anderen Zelle; so berichten Wandolleck und Spemann übereinstimmend[2]. Wandolleck behauptet, dass sich manchmal das eine, manchmal das andere Blastomer zuerst theile, während Spemann sagt, dass »die Theilung wohl stets in der dotterarmen Zelle zuerst stattfindet«.

[1] Den Begriff des Protoplasma fasse ich in solchem Sinne auf wie ihn O. Hertwig in seinem Buche über die Zelle (Jena 1893. Kap. II) darlegt. Als Zellkörper (= Zellsubstanz nach Flemming) bezeichne ich die Zelle unter Abrechnung des Kernes und der etwa vorhandenen Membran. Als Protoplasma bezeichne ich den Zellkörper nach Abrechnung des Kernes, der Centrosomen und sämmtlicher Einschlüsse der Zelle (Dotterkörnchen, etwa vorhandene Sekrettropfen, Exkretkörnchen, Vacuolen, etwa eingeschlossene Nahrungstheile etc.).

[2] Benno Wandolleck, Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus. Archiv f. Naturgesch. 58. Jahrg. Bd. I. 1892. p. 131. — Spemann, Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. VIII. 1895. p. 304.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei Bradynema rigidum fand zur Strassen[1], dass die erste Furchungsebene das Ei in zwei ungleiche Hälften theilt; gewöhnlich trägt die kleinere Hälfte die beiden Richtungskörper; die kleinere Kugel sei die Ektodermzelle; die größere Kugel theile sich stets zuerst.

Auerbach sah bei Rhabditis nigrovenosa, dass die Zellen des zweizelligen Stadiums etwas ungleich an Größe sind, und dass die größere derselben sich zuerst theile und auch ihre Theilzellen wieder den Abkömmlingen der anderen Zelle in der Theilung vorangehen. Auerbach sagt, dass bei Rhabditis nigrovenosa die größere Zelle des zweizelligen Stadiums stets an demjenigen Pole liege, wo die Richtungskörper ausgetreten sind, was für Diplogaster longicauda nach den obigen Ausführungen nicht immer zutrifft. Wie Auerbach giebt auch Hallez[2] an, dass bei Rhabditis nigrovenosa und anderen Nematoden im zweizelligen Stadium die Ektodermzelle stets an demjenigen Pole liege, an welchem die Richtungskörper austraten; nach Hallez ist die Ektodermzelle in der Regel die größere Zelle und theile sich früher als die andere; ausnahmsweise komme es aber auch vor, dass die Entodermzelle die größere sei und dann theile sich diese zuerst. Vielleicht handelt es sich in diesen Ausnahmefällen um eine Umkehrung der Polarität, wie ich sie bei Diplogaster longicauda beobachtete, wenn die beiden Geschlechtskerne in der vorderen Hälfte des Eies zusammenkamen. Goette, welcher ebenfalls Rhabditis nigrovenosa untersuchte, ist wie Auerbach und Hallez der Ansicht, dass die Ektodermzelle stets an demjenigen Pol liege, an welchem die Richtungskörper austraten[3]. Goette behauptet dass die Ektodermzelle des zweizelligen Stadiums manchmal größer sei als die andere, manchmal kleiner, und dass sie sich manchmal früher theile, manchmal später.

Nach meinen Beobachtungen ist bei Rhabditis nigrovenosa in der Regel die animale Zelle die größere; es kann aber ausnahmsweise vorkommen, dass die vegetative Zelle die größere ist; ich habe dies ein einziges Mal gesehen. Ich lege also weniger Gewicht auf die Frage, welche Zelle die größere ist, als vielmehr darauf, welche Zelle die animale ist; da gilt nach meinen Beobachtungen bei Rhabditis nigrovenosa eben so sicher und ausnahmslos wie bei Diplogaster longicauda die obengenannte Gesetzmäßigkeit, dass die vegetative Zelle auf der-

[1] O. zur Strassen, Bradynema rigidum v. Sieb. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892. p. 679.

[2] Hallez, Recherches sur l'embryogénie de quelques nématodes. Paris 1885 (Mém. de la Soc. des sciences de Lille 1886). p. 48, 49 u. 54.

[3] A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Rhabditis nigrovenosa. in: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. p. 60.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jenigen Seite liegt, wo die beiden Geschlechtskerne zusammenkamen; auch gilt stets das Gesetz, dass die animale Zelle sich zuerst theilt. Da die beiden Geschlechtskerne meistens in der hinteren Hälfte des Eies zusammenkommen, liegt die animale Zelle gewöhnlich an dem vorderen Pole, also an dem Richtungskörperpole.

An demjenigen Pol des Eies, an welchem im zweizelligen Stadium die animale Zelle (Ektodermzelle) lag, befindet sich später das Kopfende des entstehenden Embryo. Es wird von Auerbach für Rhabditis nigrovenosa und von Hallez für Rhabditis aceti angegeben, dass das Vorderende des Embryo an demjenigen Pol sich befindet, an welchem die Richtungskörperchen austraten. Diese Angabe ist dann zutreffend, wenn die Ektodermzelle des zweizelligen Stadiums am Richtungskörper-Pole liegt, was ja meistens der Fall ist. Goette ist der Meinung, dass das Hinterende des Embryo an denjenigen Pol zu liegen komme, an welchem die Ektodermzelle des zweizelligen Stadiums lag (l. c. p. 61). Ich habe mich aber sowohl bei Rhabditis nigrovenosa als auch bei einer anderen Rhabditis-Species[1] durch kontinuirliche Verfolgung der ganzen Entwicklung überzeugt, dass das Vorderende des Embryo an demjenigen Ende entsteht, an welchem die Ektodermzelle des zweizelligen Stadiums lag. Dasselbe wird von Spemann (l. c. p. 305) für Strongylus paradoxus angegeben.

Ich werde von jetzt an den Pol der animalen Zelle als den vorderen Pol des Embryo bezeichnen.

VI. Die nächste Theilung.

Unmittelbar nach der ersten Theilung lagen die beiden neuentstandenen Kerne und die Attraktionssphären symmetrisch zur Trennungsebene der Zellen. Wenn nach Beendigung der Theilung die Attraktionssphären klein geworden sind und die beiden Zellen sich mit breiterer Fläche zusammenlegen und wenn die vorhin genannten amöboiden Bewegungen stattfinden, so giebt es dabei Strömungen im Plasma, durch welche die Kerne mit ihren Attraktionssphären verschoben und gedreht werden; die Attraktionssphären liegen bald nicht mehr symmetrisch zur Trennungsebene[2]. Bei der Ektodermzelle ist die Drehung

[1] Ich konnte die Species nicht bestimmen, weil trotz der Anwesenheit zahlreicher Weibchen keine Männchen zu finden waren; es ist vielleicht eine noch unbeschriebene hermaphroditische Species.

[2] Bei Diplogaster longicauda wird die Attraktionssphäre sehr klein und ist in der zweiten Hälfte der Ruheperiode gar nicht mehr zu erkennen, während der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewöhnlich eine geringe, die Attraktionssphäre bleibt gewöhnlich an der von der Theilungsebene abgewandten Seite; sie theilt sich dort in die beiden Attraktionssphären der neuentstehenden Spindel, wenn die beiden Centrosomen aus einander rücken; man sieht an Fig. 45 die beiden neuen Attraktionssphären, welche jetzt eben die Bildung der Spindel hervorrufen.

In der hinteren Zelle findet gewöhnlich eine größere Drehung des Kerns statt und die Attraktionssphäre rückt gewöhnlich an eine Seite des Kerns oder noch weiter gegen die Trennungsebene der Zellen hin; das Auseinanderrücken der beiden Centrosomen und die damit zusammengehende Theilung der Attraktionssphäre findet in der hinteren Zelle gewöhnlich an der gegen die Ektodermzelle gerichteten Seite des Kerns statt; man erkennt dies an Fig. 46, in welcher der Kern dieser Zelle eben in das Spindelstadium übergeht; man vergleiche das ähnliche Bild bei Rhabditis nigrovenosa Fig. 74. Da die entstehende Spindel sich nachher in die Längsrichtung der Zelle einstellt, so ist es für die weitere Entwicklung gleichgültig, welche Stellung die erste Anlage der Spindel haben mag[1].

Die Theilung der vorderen Zelle geht in folgender Weise vor sich. Die entstehende Spindel steht zuerst annähernd quer, d. h. annähernd senkrecht zur Längsachse des Eies; wenn dann die Spindel sich in die Länge streckt, nimmt der Zellkörper eine biskuitförmige Gestalt an und gleichzeitig schiebt sich der Zellkörper gegen die hintere Zelle hin vor, so dass die beiden Theilzellen eine schiefe Lage in der Eihaut einnehmen, wie Fig. 46 und Fig. 47 zeigen. Der Grund dieser Lageveränderung ist leicht einzusehen; wenn der Zellkörper sich in die Länge streckt um sich zu theilen, bietet die Eihaut in querer Richtung nicht genug Raum und folglich muss sich der Zellkörper in der bezeichneten Weise verschieben. Es betrug die Summe der beiden Durchmesser der zwei Zellen 45 Mikromillimeter, der quere Durchmesser der Eihaut nur 38 Mikromillimeter. Ganz richtig schrieb Goette (l. c. p. 65) in Bezug

Kern zu seiner vollen Größe heranwächst. Bei der Furchung der Seeigel aber habe ich deutlich gesehen, dass der neue Kern sich beim Kleinerwerden der Attraktionssphäre in dieselbe hinein bewegte und dass gleichzeitig die Attraktionssphäre sich in die Breite zog und theilte; die Theilung der Attraktionssphäre entspricht natürlich dem Auseinanderrücken der beiden Centrosomen; die beiden Attraktionssphären sind klein, aber bleiben stets sichtbar, bis sie sich stark vergrößern und die Pole der neuen Spindel bilden (Verhandl. d. D. Zoolog. Gesellschaft 1895 p. 68).

[1] Auerbach giebt für Rhabditis nigrovenosa an, dass die Spindel in der hinteren Zelle »in einer unbestimmten, d. h. in den einzelnen Eiern sehr verschiedenen Richtung« entsteht; am häufigsten bilde sie einen Winkel von 45° mit der Längsachse des Eies (l. c. p. 228).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf Rhabditis nigrovenosa: »Die feste Eihaut widersteht einer Verlängerung der beiden ersten Blastomeren in querer Richtung, die Verlängerung und Theilung muss daher in schräger Richtung erfolgen.« Eine Messung bei Rhabditis nigrovenosa ergab, dass der quere Durchmesser der Eihaut 0,063 mm betrug, der Durchmesser der Ektodermzelle beim Beginn der Theilung 0,056 mm, die Summe der beiden Durchmesser unmittelbar nach der Durchschnürung 0,073[1]. Man sieht bei Rhabditis nigrovenosa sehr deutlich, dass die Ektodermzelle sich zuerst in querer Richtung so weit streckt, bis sie jederseits die Eihaut berührt und dass dann der Zellkörper sich auf einer Seite an der Eihaut entlang vorschiebt; lebhafte Strömungen im Zellkörper begleiten diesen Vorgang. Betrachtet man während der Längsstreckung die Zelle in der Richtung, dass man gerade auf einen Pol der Spindel sieht, so bemerkt man die merkwürdige Art, wie die Spindel sich bewegt; dieselbe geht nicht einfach durch eine kleine Drehung in die schiefe Lage über, sondern der Pol der Spindel macht dabei eine kreisähnliche Bewegung, wie sie auf Fig. 74 durch die punktirte Linie angegeben ist; oder, wie ich es in einem anderen Falle sah, der Pol der Spindel geht mehrmals auf und ab, d. h. die Spindel oscillirt; eine solche Oscillation der Spindel kommt ja auch bei anderen Theilungen vor (vgl. p. 385).

Durch die Theilung der vorderen Zelle erfährt die hintere Zelle eine solche Veränderung ihrer Form, dass die längste Dimension derselben parallel der Streckung der vorderen Zelle liegt; die Kernspindel der hinteren Zelle stellt sich annähernd in die Richtung der längsten Dimension der Zelle und daher erfolgt die Theilung der hinteren Zelle annähernd parallel der Theilung der vorderen Zelle (Fig. 47). Nachdem die Theilungen beendet sind, legen sich die Zellen mit breiten Flächen an einander, wie Fig. 48 zeigt.

Bei Rhabditis nigrovenosa sieht man in der hinteren Zelle deutlich die Stellungsänderungen, welche die Theilungsspindel bis zum Vollzug der Theilung erfährt. In dem Falle, welcher in Fig. 75—77 abgebildet ist, bewegte sich die junge Spindel (welche eine Distanz der Centren von 0,025 mm hatte) in den oberen Theil der Zelle und kehrte dann wieder nach unten hin zurück; unterdessen streckte sie sich auf eine Distanz der Centren von 0,04 mm[2]. Dann führte sie einige Oscil-

[1] Wenn man aus einer Kugel zwei einander gleich große Kugeln macht, so verhält sich der Durchmesser einer kleinen Kugel zu dem der großen Kugel wie 4 zu 5; die Summe der beiden Durchmesser der kleinen Kugeln verhält sich folglich zu dem Durchmesser der großen Kugel wie 5 : 8. Die obigen Zahlen zeigen nicht ganz genau dieses Verhältnis, da die Zellen nicht genau Kugelgestalt haben.

[2] Die gestreckte Spindel entspricht dem Dyaster-Stadium, wie die Fig. 63 erkennen lässt, welche dieses Stadium von Rhabditis nigrovenosa nach einem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lationen aus, indem die Centren sich mehrmals herüber und hinüber bewegten (der untere und der obere Pol im entgegengesetzten Sinne); unterdessen bereitete sich die Einschnürung des Zellkörpers vor und mit dem Einschneiden derselben nahm die Spindel die definitive Stellung an, bei welcher der untere Pol ein wenig unter der Mitte des Zellkörpers, der obere ganz deutlich eine kleine Strecke unter der Mitte des Zellkörpers sich befand. Der sonst oft bestätigte Satz, dass das Theilungscentrum zur Zeit der Durchschnürung des Zellkörpers im Centrum der Theilzelle steht, trifft hier offenbar nicht zu (vgl. p. 399).

Von den beiden Theilzellen der hinteren Zelle bezeichne ich die vordere als Ento-Mesodermzelle, da sie das Entoderm und das Mesoderm erzeugt. Die hintere kann man nach der Bezeichnungsweise von Boveri die »Stammzelle« nennen.

Dies ist der normale Ablauf der Theilungen. Ich muss jetzt auf die Ausnahmefälle eingehen.

Auerbach berichtet, dass bei Rhabditis nigrovenosa manchmal in der oberen Zelle eine Theilung in querer Richtung und in der unteren Zelle eine Theilung in der Quer- oder in der Längsrichtung des Eies eintrat, so dass ein bilateral symmetrisches Bild entstand (l. c. p. 232, Fig. 20—23). Ich glaube, dass solche Theilungen nur unter ganz besonderen Umständen eintreten; die genaueren Bedingungen ihres Vorkommens können aber aus der Beschreibung von Auerbach nicht ersehen werden[1]. Was die Theilung der hinteren Zelle betrifft, so

Präparat zeigt, das nach der Vorschrift von Herla mit Essigsäure-Alkohol, Vesuvin und Malachitgrün behandelt war (V. Herla, Études sur les variations de la Mitose. Archives de Biologie. Bd. XIII. 1893. p. 425).

[1] Es kann sein, dass die betreffenden Eier durch Druck stark abgeplattet waren oder sonst von der normalen Form abwichen. Nach der Zeichnung von Auerbach hätten sich in den bezüglichen Fällen die Kernspindeln nicht bis zu der Länge gestreckt, wie es nach seinen anderen Bildern in den normalen Fällen geschah. Ich komme daher zu der Vermuthung, dass die in Frage stehenden Zeichnungen von Auerbach die Kontouren und Dimensionen der Zellen und ihrer Theile nicht genau angeben. War das Ei anormal verkürzt und verbreitert, so können daraus die Theilungen erklärt werden, welche Auerbach's Fig. 20—23 darstellen; ich habe selbst einmal bei einem Ei von anormaler, nahezu kugeliger Form gesehen, dass die Theilungsrichtung der unteren Zelle senkrecht zur Theilungsrichtung der oberen Zelle war, wie in Auerbach's Fig. 20 u. 21. Wenn das Ei gedrückt war und das umgebende Wasser nicht gewechselt wurde, also die Athmung des Eies ungenügend war, so konnte auch dadurch eine Theilung in anormaler Richtung veranlasst werden. Unter solchen Umständen befand sich das Ei, welches ich in Fig. 64 u. 65 abgebildet habe. Die ganze Theilung war verlangsamt, bei der Streckung der Spindel nahm der Zellkörper die eigenthümliche Form Fig. 64 an und nach Beendigung der Theilung ergab sich das Bild Fig. 65; es waren also zwei neben einander liegende Zellen entstanden, wie bei Auerbach's Fig. 21 u. 23.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

giebt es zwar einige Nematoden, bei welchen dieselbe in der Längsrichtung des Eies erfolgt [z. B. bei Ascaris megalocephala (nach Hallez l. c.) und bei Bradynema rigidum (nach zur Strassen l. c.)], aber ich glaube, dass ein solches Verhalten bei den Rhabditis-Species nur ausnahmsweise vorkommt[1].

Ich will nun einen Fall beschreiben, welcher für das Verständnis der mechanischen Vorgänge sehr instruktiv ist, da man deutlich erkennt, dass die exceptionelle Form der Zelle eine ungewöhnliche Theilung nach sich zog. Bei einem stark gepressten Exemplar von Diplogaster longicauda waren Theile des Darmes und des Uterus durch den Anus ausgetreten und ein Ei war so an den Anus zu liegen gekommen, dass die Eihaut bruchsackartig ein wenig aus der Öffnung heraustrat. Da der Körper des Wurmes bekanntlich am Hinterende zugespitzt ist und in der Analgegend schon beträchtlich sich verschmälert, hatte das Ei eine etwas verlängerte und verschmälerte Gestalt erhalten; der vordere Theil des Eies war nach dem spitzen Ende des Wurmes hin gerichtet und folglich am meisten eingeengt. Die Zweitheilung des Eies fand in normaler Weise statt, wie Fig. 51 zeigt; beiläufig will ich bemerken, dass bis kurz vor dem Stadium der Fig. 50 der Zellkörper am Anus weit in die Ausstülpung der Eihaut hineinragte, aber in diesem Stadium sich zurückzog; ich deute diese Beobachtung in dem Sinne, dass sich das Protoplasma zur Zeit der Theilung um die in den Attraktionssphären liegenden Centrosomen kugelig zusammenzieht (vgl. p. 386). Im zweizelligen Stadium trat in der vorderen Zelle eine Spindel auf, welche in einer Querrichtung der Zelle nahezu vertikal zur Bildfläche lag; diese Spindel hatte also zunächst eine normale Lage, sie machte aber dann eine überraschende Bewegung; sie schwankte drei bis viermal hin und her (führte also eine oscillierende Bewegung aus, wie eine solche schon oben erwähnt wurde p. 385) und drehte sich dann ziemlich rasch (in wenigen Sekunden) unter lebhafter Strömungsbewegung des ganzen Zellkörpers in die Längsrichtung des Eies; wie die Zeichnung zeigt, war dies die Richtung, in welcher der Zellkörper seine größte Ausdehnung hatte. Wir sehen also hier ein deutliches Beispiel, dass die Richtung der Theilung einer Zelle nicht durch eine

[1] Bütschli sah bei Rhabditis dolichura Schn. eine Längstheilung der hinteren Zelle des zweizelligen Stadiums (Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova acta. Vol. XXXVI. Taf. XXVI, Fig. 61 *c III*); ich bin geneigt, diesen Fall für einen exceptionellen zu halten; denn offenbar ist die Furchung dieser Rhabditis-Species derjenigen von Diplogaster sehr ähnlich. Die Figuren von Bütschli passen sehr gut zu meinen Beobachtungen, wenn man sie in folgender Reihenfolge betrachtet: Fig. 61 *d VII, VIII, IX, XI,* 61 *c I, IV* (umgekehrt), *V.*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

innere Veranlagung, sondern durch die Form der Zelle bestimmt ist. Die Theilung der hinteren Zelle geschah in normaler Weise; sie folgte der Theilung der vorderen Zelle und zog eine Verschiebung der beiden ersten Theilzellen nach sich, so dass die vier Blastomeren des vierzelligen Stadiums so ziemlich die normale Lage hatten (Fig. 53—55). Nachdem die Theilung der hinteren Zelle abgelaufen war, folgte wieder die Theilung in den beiden vorderen Zellen; und zwar ging diese in vertikaler Richtung (senkrecht zur Bildfläche) vor sich. Im Stadium der Fig. 56 sind als Abkömmlinge der vorderen Zelle vier Zellen, zwei obere und zwei untere vorhanden, als Abkömmlinge der hinteren Zelle zwei Zellen; letztere treten eben in Theilung ein und zwar wird sich die Spindel in der hintersten Zelle in querer Richtung stellen, die Spindel der anderen Zelle steht gemäß der langgestreckten Form der Zelle parallel der Längsachse des Eies.

VII. Die weitere Furchung und die Gastrulation.

Bei der Species, auf welche sich die bisherige Darstellung hauptsächlich bezieht, nämlich bei Diplogaster longicauda, habe ich die Furchung nur durch wenige Stadien verfolgt. Man sieht in Fig. 48 das Vierzellenstadium und in Fig. 49 das Sechszellenstadium, welches dadurch entstanden ist, dass die beiden Ektodermzellen sich soeben getheilt haben.

Bei Rhabditis nigrovenosa habe ich die Furchung am lebenden Objekt bis zur Gastrulation beobachtet[1]; ich will über dieselbe eingehend berichten, da in der bezüglichen Darstellung von Goette nur schematische Abbildungen gegeben sind und der Vorgang der Gastrulation dort nicht ganz richtig beschrieben ist[2]. Die Furchung von Rhabditis nigrovenosa stimmt in hohem Grade mit der Furchung von Strongylus paradoxus überein, wie sie vor Kurzem von Spemann beobachtet worden ist[3]; ich habe eine ähnliche Farbenbezeichnung gewählt wie Spemann, um die Übereinstimmung der Vorgänge auffällig zu machen. Wie Spemann sagt, verläuft die Furchung von Ascaris megalocephala nach den Beobachtungen von Boveri fast ganz eben so wie diejenige

[1] Um die einzelnen Zellen mit Sicherheit verfolgen zu können, muss man starke Vergrößerung verwenden; die Figuren auf Taf. XIX sind mit dem Zeichenapparat bei dem Objektiv Seibert homogene Immersion $^1/_{12}$ gezeichnet und dann photographisch verkleinert.

[2] Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882. p. 59—81. Goette's Fig. 1—8 passen zu meinen Fig. 72—80.

[3] Spemann, Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zoolog. Jahrbücher, Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. VIII. 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Strongylus paradoxus[1]; demnach ist jetzt bei drei Nematoden aus verschiedenen Familien (Rabditis nigrovenosa, Strongylus paradoxus, Ascaris megalocephala) dieselbe Art der Furchung konstatirt.

Auf Tafel XIX sind die Ektodermzelle im zweizelligen Stadium und ihre Abkömmlinge in den folgenden Stadien gelb gemalt; die Ento-Mesodermzelle im vierzelligen Stadium und ihre Abkömmlinge in den folgenden Stadien sind blau gehalten; der Zellkörper vor der ersten Theilung ist mit einem grauen Ton übergangen; eben so die vegetative Zelle des zweizelligen Stadiums, die hinterste Zelle des vierzelligen Stadiums und weiterhin diejenigen Zellen, welche nach der Benennung von Boveri als »Stammzellen« bezeichnet werden; damit die Tafel nicht gar zu viele Farbeplatten erfordere, ist derselbe graue Ton auch noch für einige Zellen verwendet, die nicht zu den »Stammzellen« gehören.

Im vierzelligen Stadium erfolgt zunächst die Theilung der beiden Ektodermzellen[2]; einige Minuten später theilt sich die Ento-Mesodermzelle und noch etwas später die hinterste Zelle (»Stammzelle«); man sieht in Fig. 80 drei von den vorhandenen vier Ektodermzellen, ferner die beiden Theilzellen der Ento-Mesodermzelle und die beiden Zellen, welche aus der hintersten Zelle hervorgehen; die letztgenannte Theilung ist stets eine inäquale, und es entsteht eine kleinere ventrale und eine größere dorsale Zelle; die größere ist roth gemalt; in den Abbildungen von Spemann (l. c.) ist die entsprechende Zelle ebenfalls durch einen röthlichen Ton gekennzeichnet. Die Theilprodukte der rothen Zelle werden dem Ektoderm zugehören (sekundäres Ektoderm).

[1] Boveri hat von seinen Beobachtungen bis jetzt nur das Endergebnis publicirt (Boveri, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsb. d. Gesellschaft für Morphol. u. Phys. zu München. Bd. VIII. 1892. p. 120).

[2] Fig. 66 zeigt ein vierzelliges Stadium, bei welchem die Theilung der Zellen durch das Auseinanderrücken der Centren eingeleitet ist (Präparat mit Essigsäure-Alkohol, Vesuvin und Malachitgrün in verdünntem Glycerin). Man sieht nur die Attraktionssphären; die Centrosomen waren an dem Präparat nicht zu erkennen. Bei den beiden Ektodermzellen sind die Centren schon beträchtlich von einander entfernt, das eine Centrum liegt höher als der Kern, das andere befindet sich in der Tiefe; die Centren haben nur eine kurze Strahlung, aber sie werden bald eine stärkere Strahlung entwickeln und gleichzeitig den Kern zwischen sich ziehen und ihn in die Spindel umgestalten. In der Ento-Mesodermzelle sind die Centren auch schon deutlich sichtbar, aber sie haben sich noch nicht so weit von einander entfernt wie in den Ektodermzellen. In der hinteren Zelle (Stammzelle) sind noch nicht zwei Centren erkennbar, aber man sieht neben dem Kern seitlich eine Stelle, an welcher der Zellkörper eine dichtere Struktur hat und es ist naheliegend anzunehmen, dass diese dunklere Stelle die beiden Centrosomen enthält, welche nachher bei ihrem Auseinanderrücken zwei Attraktionssphären erzeugen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über den Ablauf der eben erwähnten Theilungen möchte ich Folgendes bemerken. Bei der Theilung der Ento-Mesodermzelle ist manchmal die eine der beiden Theilzellen beim Beginn der Einschnürung beträchtlich kleiner als die andere und nimmt dann noch während des weiteren Einschneidens der Theilung an Größe zu, indem Zellsubstanz aus der größeren Zelle herüberfließt. Schließlich sind die beiden Zellen nahezu gleich groß, doch ist in der Regel die obere Zelle ein wenig kleiner als die untere.

Unmittelbar nach dem Vollzug der Durchschnürung zeigt die untere Zelle amöboide Bewegung und zwar tritt an dem der Trennungsebene entgegengesetzten Theile der Zelle ein pseudopodienartiger hyaliner Fortsatz hervor, welcher sich eine Strecke weit über die kleine hinterste Zelle erstreckt (Fig. 80) und nachher wieder zurückgeht.

Bei den beiden hintersten Zellen befinden sich die Centren der Kerntheilungsfigur während der Durchschnürung der Zelle nicht in der Mitte ihrer zugehörigen Zellkörper; insbesondere in der kleineren Zelle ist es sehr auffallend, dass die Attraktionssphäre von der Trennungsebene der Zellen weiter entfernt ist als von der gegenüberliegenden Oberfläche der Zelle (vgl. p. 395). Merkwürdigerweise tritt dann unmittelbar nach der Theilung gerade an dieser der Theilungsebene gegenüberliegenden Oberfläche amöboide Bewegung auf und es entsteht hier ein kurzer hyaliner Fortsatz, welcher nachher wieder eingezogen wird.

Die Theilung der hintersten Zelle des vierzelligen Stadiums ist, wie oben schon gesagt wurde, eine ganz auffallend inäquale und dennoch ist nichts davon zu erkennen, dass die eine Zelle mehr Dotter erhalte als die andere; es scheint, dass die Zellsubstanz beider Zellen in gleicher Weise mit Dotterkügelchen beladen ist. Man kann daher die inäquale Theilung nicht wohl in der gewöhnlichen Weise erklären, indem man sagt, dass beide Zellen eine ähnliche Menge von Protoplasma und eine ungleiche Menge von passivem Deutoplasma enthalten. Ich bin daher zu der Hypothese gekommen, dass die beiden Centren eine ungleiche Kraft haben; ich glaube also, dass die Centrosomen an den beiden Polen der Spindel nicht eine gleich starke, sondern eine ungleiche Wirkung auf das Protoplasma ausüben und dass also schon die aus einander rückenden Centrosomen etwas different sind; die entstehende Differenzirung der Zellen würde also durch eine Differenzirung der Centrosomen eingeleitet.

Es wäre also für manche Fälle inäqualer Theilung anzunehmen, dass die Centren während des ganzen Verlaufs der Theilung von ungleicher Kraft seien; diese Hypothese ist wohl zulässig, denn es haben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Flemming und Hermann beobachtet, dass bei der gewöhnlichen Zelltheilung die beiden Polstrahlungen Anfangs von ungleicher Größe sein können[1]; wenn demnach die Centrosomen bei der Entstehung der Spindel eine ungleiche Kraft zeigen können, so darf man auch annehmen, dass sie in manchen Fällen während der ganzen Mitose von ungleicher Stärke sein und folglich eine inäquale Theilung herbeiführen können. Ich habe in einer früheren Publikation gesagt, bei der Zelltheilung stelle sich die Kernspindel so, dass die von dem Protoplasma auf den Pol der Spindel ausgeübte Anziehungskraft jederseits gleich ist[2]; dies gilt für den gewöhnlichen Fall, dass die Wechselwirkung zwischen den Centrosomen und dem Protoplasma an den beiden Polen von derselben Intensität ist; ist diese Kraft an den beiden Polen ungleich, so muss der Satz folgende Form annehmen: bei der Zelltheilung ist die Stellung der Kernspindel durch die relative Intensität der an den Polen stattfindenden Vorgänge gesetzmäßig bedingt.

Nachdem die bisher beschriebenen Theilungen vollzogen sind, kommen die Ektodermzellen wieder an die Reihe sich zu theilen. Während die Ektodermzellen sich zusammengezogen haben um sich zu theilen, sind die beiden Ento-Mesodermzellen auf eine große Fläche ausgebreitet (Fig. 81); wenn dann diese beiden Zellen in Vorbereitung der Theilung sich kugelig zusammenziehen, breiten sich die Ektodermzellen aus; man kann bei der Beobachtung der weiteren Entwicklung noch oft sehen, dass die in Theilungsruhe befindlichen Zellen sich in der Fläche ausdehnen, während die in die Theilung eintretenden Zellen sich kugelig zusammenziehen. — Fig. 81 zeigt den Moment der Theilung der vier Ektodermzellen, und es sind drei Theilungspaare sichtbar; Fig. 82 stellt den Moment der Theilung der beiden Ento-Mesodermzellen dar; die beiden Zellen theilen sich nicht in gleicher Richtung, sondern ihre Theilungsrichtungen stehen schief zu einander und bilden so zu sagen ein schiefwinkliges Kreuz mit einander; in Folge dessen sind dann die beiden Theilzellen der hinteren Ento-Mesodermzelle hinter einander (in der Richtung der Medianebene), die beiden anderen Theilzellen aber vor jenen seitlich rechts und links gelagert; die beiden ersteren Zellen werde ich weiterhin als Entodermzellen bezeichnen, da sie nach ihrer nächsten Theilung das Entoderm der Gastrula bilden. Die beiden anderen Zellen bezeichne ich mit Spemann als Mesoderm-

[1] Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII. 1891. p. 711. — Hermann, Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891. p. 575.

[2] H. E. Ziegler, Über Furchung unter Pressung. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft. 1894. p. 140.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zellen, obgleich ich mich noch nicht vollständig überzeugt habe, dass sie lediglich das Mesoderm liefern.

Wenn durch die bisher beschriebenen Theilungen acht Ektoderm-, zwei Entoderm- und zwei Mesodermzellen entstanden sind, treten auch die beiden noch übrigen Zellen in Theilung ein, die rothe und die graue; die rothe theilt sich gewöhnlich ein klein wenig früher als die graue; die Theilung der rothen Zelle erfolgt bei dem vorliegenden Objekt annähernd in der Längsrichtung des Embryo, während die entsprechende Zelle bei Strongylus paradoxus nach Spemann sich quer zur Längsachse des Embryo theilt (l. c. p. 306). Man sieht die Theilung der rothen Zelle an Fig. 84, welche eine Ansicht des Embryo von links oben gesehen darstellt; in Fig. 83 und 85 sind die Embryonen von rechts unten gesehen und ist daher die Theilung der rothen Zelle nur durch punktirte Linien dargestellt, da die Zelle der abgewandten Seite (der linken Seite der Blastula) angehört. Die Theilung der grauen Zelle ergiebt zwei Theilzellen von gleicher oder fast gleicher Größe, während die entsprechende Theilung bei Strongylus paradoxus nach Spemann eine ganz kleine Zelle (»Geschlechtszelle«) und eine große ergiebt; ich bezeichne diejenige Zelle, welche der kleinen Zelle von Strongylus paradoxus entspricht, mit dem Buchstaben *G*, die andere mit dem Buchstaben *D*; die letztere ist in der Darstellung von Spemann ebenfalls mit diesem Buchstaben versehen. Nach der Benennung von Boveri heißt die Zelle *D* Ursomazelle *IV(S4)*, die Zelle *G* Stammzelle *IV(P4)*; Boveri giebt für Ascaris megalocephala an, dass erst bei der nächsten Theilung der Stammzelle die Urgenitalzelle und die letzte Ursomazelle gebildet werden, während von Spemann bei Strongylus paradoxus schon die Zelle *G* als Urgenitalzelle aufgefasst und »Geschlechtszelle« genannt wird. Die Zellen, welche später durch Theilung der Zelle *D* entstehen, gehören dem Ektoderm zu (tertiäres Ektoderm).

Nach den beschriebenen Theilungen folgt wieder eine Theilung der Ektodermzellen; es sind dann 16 Ektodermzellen vorhanden; sodann folgt die Theilung der beiden Mesodermzellen und bald darauf die Theilung der beiden Entodermzellen (Fig. 86). Nicht lange danach theilt sich die hintere von den beiden roth bezeichneten (sekundären) Ektodermzellen; ihre beiden Theilzellen sind diejenigen Zellen, welche von Goette (l. c. p. 62 u. Fig. 15) als Schwanzzellen bezeichnet worden sind[1]; die Theilung der vorderen der beiden rothen Zellen folgt bald nach.

[1] Wie aus seiner Figurenbezeichnung hervorgeht, ist Spemann der Ansicht, dass die beiden Schwanzzellen nicht durch die Theilung der einen der beiden rothen Zellen entstehen, sondern dass sie von beiden herkommen; demnach verhält sich in dieser Hinsicht Strongylus paradoxus anders als Rhabditis nigrovenosa.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich möchte besonders hervorheben, dass bis zu dem jetzt erreichten Stadium mit 30 Zellen (16 Ektoderm-, 4 Entodermzellen, 4 Mesodermzellen, 4 sekundäre Ektodermzellen, ferner die Zelle *G* und die Zelle *D*) keinerlei Einstülpung oder Umwachsung von Zellen stattfindet; dieses Stadium ist also noch als Blastulastadium aufzufassen; die Blastula hat eine einschichtige Wand und umschließt nur einen minimalen Hohlraum.

Betrachten wir nun Fig. 87; die Ektodermzellen sind in Theilung und wenn alle Theilungen derselben vollzogen sind, werden 32 Ektodermzellen vorhanden sein. Nach dieser Theilung der Ektodermzellen findet die Gastrulation statt. Man sieht an Fig. 87 jederseits ein Paar von Mesodermzellen, und in der Mitte zwei hinter einander liegende Paare von Entodermzellen; diese vier Entodermzellen sind schon zum Theil von den Mesodermzellen überdeckt; sie sinken nämlich in der nächsten Zeit in die Tiefe und werden überwachsen. Der Vorgang der Gastrulation läuft also in derselben Weise ab, wie ihn Spemann bei Strongylus paradoxus beobachtet hat. — Hinter den Entodermzellen bemerkt man die Zellen *G* und *D*; die erstere ist groß ausgebreitet und erstreckt sich von hinten her mehr und mehr über die Entodermzellen nach vorn. Hinter der Zelle *G* sieht man die Zelle *D*, welche soeben in Theilung begriffen ist, es entstehen zwei seitlich symmetrische Zellen. Man könnte denken, dass jetzt auch die Zelle *G* als die Schwesterzelle von *D* in Theilung eintreten werde; die Theilung dieser Zelle findet aber erst beträchtlich später statt.

Einige Zeit nach der Theilung der Ektodermzellen beginnen auch die beiden Mesodermzellenpaare in Theilung einzutreten; während sie sich kugelig zusammenziehen und dann strecken und theilen, findet das Einsinken der vier Entodermzellen statt; in dem Maße als die Entodermzellen in der Tiefe verschwinden, rücken die Mesodermzellen von den Seiten her zusammen und schiebt sich dem entsprechend von den Seiten auch das an sie anstoßende Ektoderm vor[1]. Man erhält dann ein Bild wie es Fig. 88 zeigt; man sieht noch einen kleinen Theil der eingestülpten Entodermzellen, nämlich die Stelle, wo die vier Zellen des Entoderms zusammenstoßen; den Rand des Blastoporus nehmen die acht Mesodermzellen ein, welchen sich median von hinten her die Zelle *G* einfügt.

[1] Ich stelle mir die Mechanik des Gastrulationsvorganges so vor, dass die Ektodermzellen nach ihrer Theilung sich abflachen und in Folge dessen ausbreiten; dabei schieben sie die Mesodermzellen über die Entodermzellen herüber. Es kann dies um so eher geschehen, da die Mesodermzellen zum Zweck der Theilung sich kugelig zusammengezogen und dabei an die Oberfläche des einschichtigen Epithels emporgehoben haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diese Zelle *G*, welche bisher flach ausgebreitet und groß war, zieht sich allmählich zusammen und wird kleiner als irgend eine der Mesodermzellen; dann theilt sie sich und ihre beiden Theilzellen fügen sich den Mesodermzellen ein, wie es in den späteren Stadien Fig. 89 und 90 zu sehen ist.

Jetzt folgt wieder eine Theilung der Ektodermzellen; es ist dies die sechste Theilung der Ektodermzellen und es entstehen jetzt 64 Zellen. Gleichzeitig bemerkt man auch eine Theilung der zwei Schwanzzellen (Fig. 89), so dass in den nächsten Stadien vier Schwanzzellen zu sehen sind (Fig. 90).

Bald nach der ebenerwähnten Theilung der Ektodermzellen findet eine Theilung der beiden Zellen *D* statt (Fig. 90). Gleichzeitig beginnt die Einsenkung von Mesodermzellen. Jederseits verschwindet die Zelle M_{III} zuerst (Fig. 90); fast zur selben Zeit treten die Zellen M_I und M_{II} in Theilung ein (die Abrundung der Zellen deutet die bevorstehende Theilung an). Es schien mir dass die Zelle M_{III}, sobald sie in die Tiefe gesunken ist, ebenfalls sich in der Längsrichtung des Embryo theilt. Die beiden Theilzellen der Zelle M_{II} legen sich median zusammen, so dass die Vertiefung, in welcher die Entodermzellen versanken, ganz verschlossen wird. Unterdessen theilt sich auch die Zelle M_{IV} und ihre Theilzellen senken sich während oder nach der Theilung ein und verschwinden von der Oberfläche.

Dann folgt die neue Theilung der Ektodermzellen (Theilung von 64 Zellen zu 128). Während dieser Theilung beginnt die Einsenkung der vorhin genannten Theilzellen der Zelle M_{II}, und gleichzeitig verkleinern sich die beiden Genitalzellen (die Theilzellen der Zelle *G*); die Theilzellen der Zelle M_{II} und die Genitalzellen ziehen sich in die Tiefe; an der Stelle, wo sie verschwinden, ist zunächst eine schmale Einsenkung von lancettlicher Form vorhanden[1], die aber bald durch das Zusammenrücken der seitlichen Zellen geschlossen wird. Ob die Theilzellen der Zelle M_I ebenfalls eingesenkt werden und wann dies geschieht, kann ich nicht bestimmt angeben; sie bleiben an der Oberfläche, während die Zellen M_{III} und M_{IV} versinken; es ist mir wahrscheinlich, dass sie zur gleichen Zeit einsinken wie die Theilzellen von M_{II}.

Nach der Beobachtung von Spemann werden bei Strongylus paradoxus alle vier Zellen M_I—M_{IV} oder ihre Theilzellen in das Innere eingesenkt und bilden das Mesoderm des entstehenden Embryo (l. c.

[1] Zu gleicher Zeit ist im vorderen Theile des Embryo ebenfalls eine Einsenkung vorhanden, welche durch die Bildung des Ösophagus veranlasst ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

p. 312); die Zellen M_{III} und M_{I} werden nach Spemann zuerst eingesenkt.

Mit der Einstülpung der Genitalzellen verhält es sich bei Rhabditis nigrovenosa etwas anders als bei Strongylus paradoxus; wie Spemann angiebt, theilt sich bei letzterem Wurm die Zelle *G* erst dann, wenn sie schon eingesunken ist; sie sinkt früher in die Tiefe. Wie oben gesagt wurde, theilt sich bei Rhabditis nigrovenosa die Zelle *G* lange bevor ihre Theilzellen in die Tiefe gehen; erst nach der siebenten Theilung der Ektodermzellen verschwinden die beiden Theilzellen der Zelle *G* von der Oberfläche der Gastrula.

Bei älteren Embryonen von Rhabditis nigrovenosa, welche sich schon in die Länge strecken und umkrümmen, sieht man an der Biegungsstelle jederseits vom Darm eine große Zelle, welche offenbar die Anlage des Keimorgans der betreffenden Seite darstellt; ich bestätige hinsichtlich dieses Punktes die Figuren von Goette l. c. Taf. III, Fig. 20 und Taf. IV Fig., 32. Man kann annehmen, dass diese beiden Zellen die Genitalzellen des oben beschriebenen Stadiums sind, also die Theilzellen der Zelle *G*, welche nach der siebenten Theilung der Ektodermzellen in die Tiefe einsanken. Ich halte dies für wahrscheinlich, kann es aber nicht bestimmt behaupten, da ich die Zellen in der zwischenliegenden Zeit nicht verfolgt habe. Die Beobachtungen von Spemann gehen in dieser Hinsicht nicht weiter als die meinigen und Spemann trägt doch kein Bedenken die beiden Theilzellen der Zelle *G* als die Geschlechtszellen zu betrachten (l. c. p. 313).

Jetzt wollen wir zum Schluss noch einen übersichtlichen Blick auf die Periodicität der Theilungen werfen. Die Ektodermzellen theilen sich in den beschriebenen Stadien stets annähernd gleichzeitig; freilich ist diese Gleichzeitigkeit keine so vollständige, dass die Zellen alle die Theilung mit einander in den gleichen Phasen durchmachten, sondern die eine Zelle kann schon am Ende der Theilung stehen, während die andere eben erst zur Theilung sich abrundet.

Die Perioden zwischen den Theilungen der Ektodermzellen werden im Verlauf der Entwicklung successive länger; es vergehen von der Bildung der Ektodermzelle (animalen Zelle) im zweizelligen Stadium bis zur nächsten Theilung (Durchschnürung der Ektodermzelle) 40—45 Minuten, bis zur nächsten Theilung (Entstehung von 4 Zellen) 60—65 Minuten; zwischen der dritten und vierten Theilung der Ektodermzellen und zwischen der vierten und fünften Theilung liegt eine Zeit von 60—80 Minuten und die nächste Theilung findet nach einem noch etwas längeren Zeitraum statt. Selbst-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verständlich kommt es nur auf das relative Verhältnis der Zeitangaben an; denn wenn das Ei nicht genug Sauerstoff erhält, so verlaufen die Vorgänge viel langsamer; natürlich ist die Geschwindigkeit der Entwicklung auch von der Temperatur abhängig.

Bei den Abkömmlingen der vegetativen Zelle sind die Theilungen etwas verspätet im Vergleich mit denen der animalen Zelle; schon die erste Theilung der vegetativen Zelle erfolgt um einige Minuten später als diejenige der animalen Zelle. Verfolgen wir die Linie der Entodermzellen, so ergeben sich stets längere Perioden als bei den Ektodermzellen und diese Perioden nehmen wie bei den Ektodermzellen successive an Dauer zu.

Die hinterste Zelle des vierzelligen Stadiums und ihre Abkömmlinge in der Linie der Zelle *G* (also die »Stammzellen« von Boveri) zeigen die langsamste Theilung; die Theilung im Stadium der Figur 80 ist schon etwas verzögert gegenüber der Theilung der Ento-Mesodermzelle. Die nächste Theilung, bei welcher die Zelle *G* entsteht (Fig. 83), erfolgt 10—20 Minuten nach der Theilung der beiden Ento-Mesodermzellen. Die Theilung der Zelle *G* ist so sehr verzögert, dass zwischen der Entstehung der Zelle *G* und ihrer Theilung zwei Theilungen des Ektoderms liegen.

Man sieht also, dass die während der Furchung entstehende Differenziation der Zellen in ganz gesetzmäßiger Weise auch in den Theilungszeiten zum Ausdruck kommt (Gesetz der differenten Theilungszeiten)[1]. Bei der Beobachtung am lebenden Objekt ist es wichtig auf diese zeitlichen

[1] Wenn bei der Furchung eines Thieres die Differenziation der Zellen spät eintritt, so erfolgen die Theilungen aller Zellen lange Zeit in demselben Tempo, wie es von manchen Cölenteraten und Echinodermen bekannt ist. Z. B. giebt Häcker an, dass bei den Eiern von Aequorea, wenn sie sich in normaler Weise entwickeln, mindestens bis zum Stadium von 64 Zellen alle Zelltheilungen gleichzeitig verlaufen und alle Blastomeren von annähernd gleicher Größe sind (V. Häcker, Die Furchung des Eies von Aequorea forscalea. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XL. 1892. p. 248). — Wenn bei der Furchung eines Thieres die Zellen ungleiche Mengen von Dotter bekommen, so kann man in dem verschiedenen Dottergehalt die Ursache der ungleichen Theilungszeiten sehen. Wenn die Zellen aber wie bei Rhabditis nigrovenosa, so viel man bemerkt, in gleichmäßiger Weise mit Dotterkörnchen durchsetzt sind, so erkennt man, dass unabhängig vom Dotter die Differenzirung der Zellen differente Theilungszeiten zur Folge hat. — In ähnlichem, aber nicht ganz in gleichem Sinne hat O. zur Strassen nach seinen Beobachtungen an Ascaris megalocephala die »Regel von der zeitlichen Konkordanz« aufgestellt (Verhandl. d. Deutschen Zool. Gesellschaft 1895, p. 87); ich kann diesen Ausdruck nicht für gut halten, da weniger die Übereinstimmung der Theilungszeiten, als vielmehr ihre Verschiedenheit zu betonen ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Differenzen zu achten; denn man erleichtert sich dadurch das sichere Wiedererkennen der einzelnen Zellen.

Man kann annehmen, dass Schwesterzellen, wenn sie in ihrer physiologischen Funktion gleichartig sind, sich auch gleichzeitig theilen, wenn sie aber gegen einander differenzirt, also physiologisch ungleich sind, so theilen sie sich auch zu verschiedener Zeit. Daher bleiben die (primären) Ektodermzellen durch fünf bis sechs Theilungen mit einander nahezu in demselben Rhythmus; die beiden Schwanzzellen oder die beiden Theilzellen der Zelle *D* treten fast genau zur selben Zeit in Theilung ein, aber die Zelle *D* und die Zelle *G*, welche auch Schwesterzellen sind, theilen sich zu sehr differenter Zeit, da sie in morphologischer Hinsicht eine ganz verschiedene Bedeutung haben und offenbar auch in physiologischer Hinsicht verschieden sind.

Man muss sich denken, dass die einzelne Zelle von einer Theilung zur anderen einen physiologischen Entwicklungsgang durchmacht, wie er auch aus dem in der Ruhezeit der Zelle stattfindenden successiven Anwachsen des Kerns erschlossen werden kann[1]; die Zelle theilt sich dann, wenn sie in diesem physiologischen Entwicklungsgang zur Theilungsreife gelangt ist. Obgleich die Theilung der einzelnen Zelle nicht etwa durch einen von den anderen Zellen ausgeübten Reiz, sondern durch die eigene Reife der Zelle veranlasst wird, ergiebt sich doch eine ziemlich regelmäßige Theilungsfolge der verschiedenen Zellen, da eben die relative Geschwindigkeit der Erreichung der Theilungsreife in den einzelnen Zellen durch deren physiologische Natur gesetzmäßig bestimmt ist[2]. Doch kommen kleine Verschiebungen vor; z. B. habe ich beobachtet, dass die Theilung der Zelle *G* das eine Mal vor, das andere Mal erst nach der Theilung der zwei Schwanzzellen eintrat; ein anderes Mal waren die Theilungen der Zellen *D* und *G* etwas verspätet.

Folgende Tabelle veranschaulicht die Reihenfolge der Theilungen;

[1] Von dem Anwachsen des Kerns ist schon früher gesprochen worden (p. 386 u. 388); man sieht dasselbe in den Ektodermzellen an Fig. 75—78, in den Entodermzellen an Fig. 79—81.

[2] Ich möchte dies durch ein Gleichnis anschaulich machen. Denken wir uns in einem Zimmer einige Pendeluhren mit demselben Werk, aber mit ungleich langen Pendeln, so dass die Uhren mit ungleicher Geschwindigkeit gehen; die Uhren werden dann nicht gleichzeitig die Stunden schlagen, aber in einer gesetzmäßigen Reihenfolge, und es kann die Zeitenfolge durch Rechnung genau bestimmt werden. Um das Gleichnis weiterzuführen, kann man annehmen, dass an jeder Uhr nach jedem Stundenschlag das Pendel um ein Zehntel seiner Länge verlängert wird, so dass also jede Uhr bei jedem folgenden Zeigerumgang langsamer geht; die Zeitenfolge, in welcher die Uhren zum Stundenschlag kommen, ist trotzdem gesetzmäßig und berechenbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es sind einige Zeitangaben beigefügt, welche unter der Voraussetzung reichlicher Sauerstoffzufuhr und bei einer Temperatur von 20 Grad Celsius Geltung haben.

Zweitheilung des Eies. Dann nach 40—45 Minuten:

1. Theilung[1] der animalen Zelle (Ektodermzelle); dann einige Minuten später:

   Theilung der vegetativen Zelle (Fig. 77).

2. Theilung der Ektodermzellen (2 zu 4), etwa eine Stunde nach der 1. Theilung. Dann 10—15 Minuten später:

   Theilung der Ento-Mesodermzelle (Fig. 79). Dann 15—25 Minuten später:

   Theilung der hintersten Zelle (inäquale Theilung, Fig. 80).

3. Theilung der Ektodermzellen (4 zu 8), 60—70 Minuten nach der zweiten Theilung. Dann nach etwa 30 Minuten:

   Theilung der Urentodermzelle und der Ur-Mesodermzelle (Fig. 82). Dann nach 10—20 Minuten:

   Theilung der rothen Zelle und der grauen Zelle, also der beiden Theilzellen der hintersten Zelle (»Stammzelle«) des vorigen Stadiums; bei der Theilung der grauen Zelle entstehen die Zellen *G* und *D* (Fig. 83 u. 84).

4. Theilung der Ektodermzellen (8 zu 16), 60—80 Minuten nach der dritten Theilung. Dann nach etwa 30 Minuten:

   Theilung der beiden Mesodermzellen. Etwa 15 Minuten später:

   Theilung der beiden Entodermzellen (Fig. 86). Dann etwa eine halbe Stunde später:

   Theilung der hinteren der beiden roth bezeichneten Zellen (Entstehung der Schwanzzellen); bald darauf Theilung der vorderen Zelle des rothen Paares. Dann:

   Theilung der Zelle *D*; diese fällt zeitlich schon zusammen mit der fünften Theilung der Ektodermzellen (Fig. 87).

5. Theilung der Ektodermzellen (16 zu 32), etwa 80 Minuten nach der vierten Theilung. Nach dieser fünften Theilung der Ektodermzellen beginnt die Einstülpung der vier Entodermzellen (Fig 87); sie wird vollendet während der etwas später stattfindenden

[1] In dieser ganzen Tabelle ist unter dem Worte »Theilung« stets die Durchschnürung des Zellkörpers verstanden; ich muss dies ausdrücklich bemerken, da die Zeitangaben sonst keinen bestimmten Sinn hätten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theilung der vier Mesodermzellen. Dann eine halbe Stunde später:

Theilung der Zelle *G*; dann etwas später:

Theilung der Schwanzzellen (2 zu 4); dieselbe fällt zusammen mit der

6. Theilung der Ektodermzellen (32 zu 64), etwa anderthalb Stunden nach der 5. Theilung. Ungefähr zu derselben Zeit findet die Theilung der vier eingestülpten Entodermzellen statt; sie erfolgt in der Längsrichtung des Embryo, so dass zwei Reihen von je vier Entodermzellen entstehen. Etwa eine Viertelstunde nach der 6. Theilung der Ektodermzellen vollzieht sich die

Theilung der beiden Theilzellen der Zelle *D* (Fig. 90). Zugleich:

Beginn der Theilung der Mesodermzellen und Einstülpung von Mesodermzellen.

7. Theilung der Ektodermzellen (64 zu 128). Nach dieser Theilung beginnt die Einstülpung der beiden Theilzellen der Zelle *G* (Genitalzellen).

Freiburg i. B., Zoolog. Institut der Universität, 1. Juli 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1—30. Die Entwicklung eines Eies von Diplogaster longicauda Claus von der Zeit des Eintritts in den Uterus bis zur ersten Furchungstheilung. Es sind bei den einzelnen Stadien die Zeiten angeschrieben; bei Fig. 11—30 sind die gezeichneten Stadien je um fünf Minuten von einander entfernt. Vergr. etwa 500.

Fig. 31—32. Ei von Diplogaster longicauda, stark komprimirt; anormaler Verlauf bei der Drehung und der Verschmelzung der Geschlechtskerne.

Fig. 33 *a* u. Fig. 33 *b*. Die beiden Spicula und das accessorische Stück von Diplogaster longicauda.

Fig. 34. Das Hinterende des Männchens von Diplogaster longicauda; man sieht die Spicula, die Papillen, den Rand der Bursa (**), und das Ende des Vas deferens (*g*).

Fig. 35 *a*. Spermatozoen von Diplogaster longicauda abgestorben.

Fig. 35 *b*. Spermatozoen derselben Species, lebend beobachtet im Receptaculum seminis.

Fig. 36. Vorderende von Diplogaster longicauda.

Fig. 37. Endtheil des Ovariums, Ausführungsgang, Receptaculum seminis und Anfangstheil des Uterus von Diplogaster longicauda; Vergr. 730; im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Receptaculum seminis sieht man viele Spermatozoen, welche alle nach der Mündung des Oviducts gerichtet sind; in dem Anfangstheil des Uterus befindet sich ein Ei, welches auf derselben Entwicklungsstufe steht wie Fig. 20, aber das umgekehrte Bild bietet; die beiden Geschlechtskerne kommen in der vorderen Hälfte des Eies zusammen, was der ungewöhnlichere Fall ist.

Tafel XVIII.

Fig. 38—42. Ein Ei von Diplogaster longicauda, bei welchem die beiden Geschlechtskerne in der Längsrichtung der Zelle zur Berührung gekommen waren; nachdem die Attraktionssphären der neuen Spindel aufgetreten sind (Fig. 39 u. 40), findet die Drehung der Spindel statt (Fig. 41 u. 42). Vergr. etwa 500.

Fig. 43—49. Theilung des Eies von Diplogaster longicauda. Fig. 43 kurze Zeit nach der Zweitheilung des Eies, Fig. 44 in dem Ruhezustande des zweizelligen Stadiums, Fig. 45—47 während der Theilung der beiden Zellen, Fig. 48 in dem Ruhezustande des vierzelligen Stadiums, Fig. 49 nach der Theilung der beiden Ektodermzellen.

Fig. 50—56. Ei von Diplogaster longicauda im Schwanzende des Wurmes eingeklemmt und in Folge dessen von verlängerter Form. In Folge der langgestreckten Form der Ektodermzelle theilt sich dieselbe in der Längsrichtung des Eies (Fig. 52 u. 53). Siehe p. 396.

Fig. 57—60. Zusammenkommen der beiden Geschlechtskerne in einem Ei von Rhabditis sp. Siehe p. 377.

Fig. 61 *a—e*. Zusammenkommen der Geschlechtskerne und Zweitheilung in einem Ei einer kleinen Rhabditis-Species. Siehe p. 372 Anm.

Fig. 62. Ende des Ovariums, Ausführungsgang, Receptaculum seminis und oberster Theil des Uterus von Rhabditis teres Schn. Die beiden Eier im Uterus entsprechen der Entwicklungsstufe nach den Eiern Fig. 7 u. 12 auf Taf. XVII.

Fig. 63 u. 66. Furchungsstadien von Rhabditis nigrovenosa nach Präparaten, welche mit Essigsäure-Alkohol, Vesuvin und Malachitgrün behandelt waren. Vergr. 280. Fig. 63. Übergang vom zweizelligen zum vierzelligen Stadium, entsprechend Fig. 76. Fig. 66 vierzelliges Stadium.

Fig. 64 u. 65. Zwei auf einander folgende anormale Furchungsstadien von Diplogaster longicauda. Vgl. p. 395 Anm.

Fig. 66. Vierzellenstadium von Rhabditis nigrovenosa; s. die Erklärung zu Fig. 63.

Tafel XIX.

Diese Tafel stellt die Furchung von Rhabditis (Rhabdonema) nigrovenosa Rud. dar. Die Bilder sind nach dem lebenden Objekt mit dem Objectiv Seibert $^1/_{12}$ homogene Immersion und dem Zeichenapparat gezeichnet und dann photographisch verkleinert. Vergr. etwas über 400. Die Ektodermzellen sind gelb gemalt, die Theilzellen der Ento-Mesodermzelle blau, die sekundäre Ektodermzelle und ihre Theilzellen roth.

Fig. 67—72. Zusammenkommen der beiden Geschlechtskerne, Drehung der Spindel und erste Theilung des Eies.

Fig. 73. Zweizelliges Stadium kurze Zeit nach der Theilung.

Fig. 74. Stadium der Theilung der animalen Zelle. Siehe p. 394.

Fig. 75—76. Folgende Stadien an einem anderen Ei beobachtet; Theilung der animalen Zelle (Ektodermzelle) und Spindelbildung in der vegetativen Zelle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 77—83. Folgende Stadien an einem anderen Ei beobachtet. Fig. 77 u. 78 vierzelliges Stadium. Fig. 79, die zweite Theilung der Ektodermzellen ist vollzogen, die Theilung der Ento-Mesodermzelle nahezu beendet. Fig. 80 die inäquale Theilung der hintersten Zelle (Stammzelle). Fig. 81, neue Theilung der Ektodermzellen. Fig. 82, Theilung der Entodermzelle und der Mesodermzelle. Fig. 83, Theilung der beiden Theilzellen der hintersten Zelle des vierzelligen Stadiums (Theilung der sekundären Ektodermzelle und der Stammzelle). *En*, die beiden Entodermzellen.

Fig. 84. Ähnliches Stadium an einem anderen Ei beobachtet, Ansicht des Embryo von oben links; die in Fig. 83 eingeleiteten Theilungen sind nahezu beendet. Siehe p. 401.

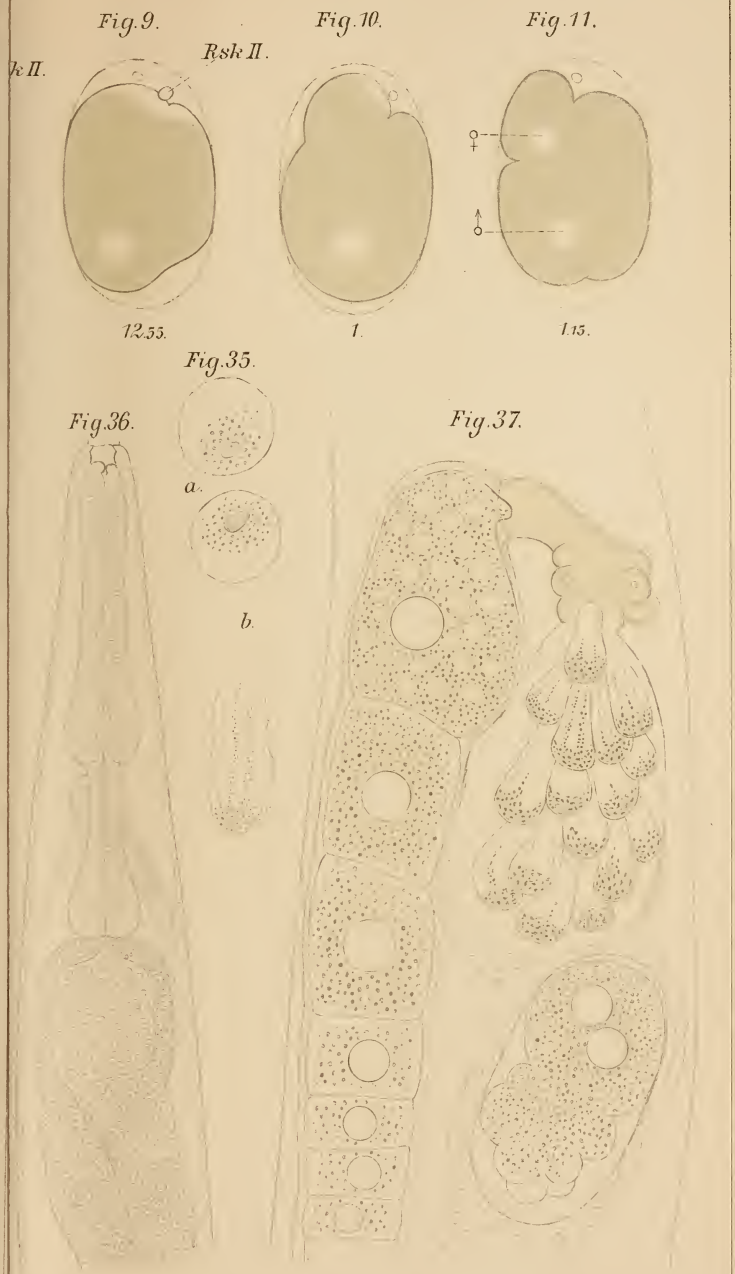
Fig. 85 u. 86. Fortsetzung der Reihe Fig. 77—83. Fig. 85, Theilung der Ektodermzellen; bei Fig. 86 ist die Theilung der beiden Mesodermzellen vollzogen, die Theilung der Entodermzellen eingeleitet.

Fig. 87. Folgendes Stadium nach einem anderen Ei gezeichnet; die Entodermzellen sind wieder in Theilung; es sind vier Entodermzellen vorhanden und vier Mesodermzellen, welche dieselben schon theilweise bedecken; die Zelle *D* ist in Theilung begriffen.

Fig. 88. Folgendes Stadium nach einem anderen Ei gezeichnet; es sind jederseits vier Mesodermzellen vorhanden (*M I—IV*), die vier Entodermzellen sind in die Tiefe eingesenkt und nahezu verschwunden.

Fig. 89 u. 90. Folgende Stadien nach einem anderen Ei gezeichnet; die Zelle *G* hat sich getheilt, die Schwanzzellen sind in Theilung; bei Fig. 90 theilen sich die beiden Tochterzellen der Zelle *D*; in diesem Stadium beginnt die Einsenkung der Mesodermzellen; die Zelle *M III* ist schon größtentheils eingesunken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Lith. Inst. v. E.A. Funke Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1 Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5 Fig. 6. Fig. 7 Fig. 8 Fig. 9 Fig. 10 Fig. 11.

Rsp I Rsk I Rsp II. Rsp II. Rsk II Rsk II

11 Uhr. 11.30. 12. 12.12. 12.22. 12.30. 12.40 12.50. 12.55 1 1.5

Fig. 12. Fig. 13 Fig. 14 Fig. 15. Fig. 16. Fig. 17 Fig. 18 Fig. 19. Fig. 35

Fig. 36. Fig. 37.

a

b

1.20. 1.25 1.30. 1.35 1.40. 1.45 1.50. 1.55

Fig. 20 Fig. 21. Fig. 22 Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26.

Fig. 34.

2 2.5 2.10 2.15. 2.20. 2.25 2.30.

g

Fig. 27 Fig. 28 Fig. 29. Fig. 30. Fig. 31. Fig. 32

a.

Fig. 33.

b

2.35 2.40. 2.45. 2.50

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 44.

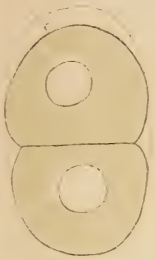


Fig. 45.

Fig. 62.

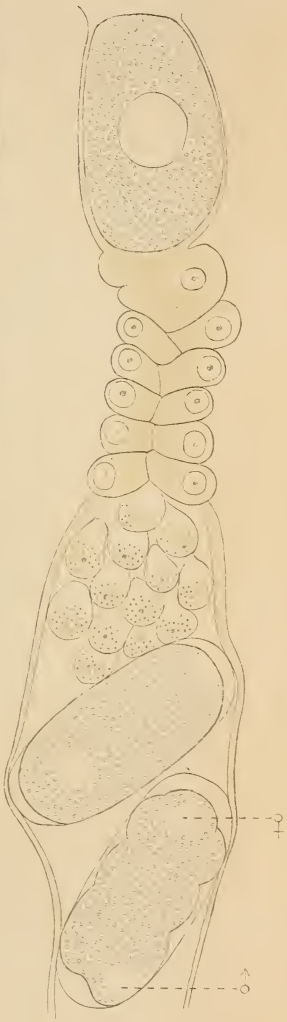


Fig. 49.

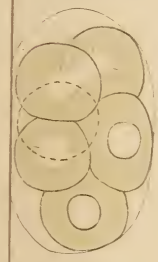


Fig. 63.

Fig. 59.

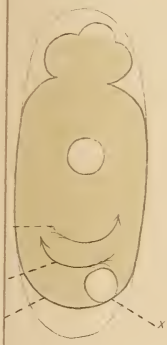


Fig. 60.

Fig. 66.

Fig 61.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilh. Engelmann

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 73.

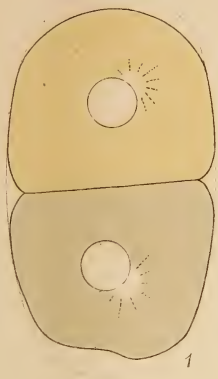


Fig. 74.

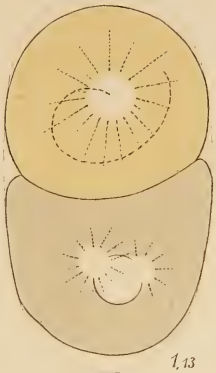


Fig. 81.

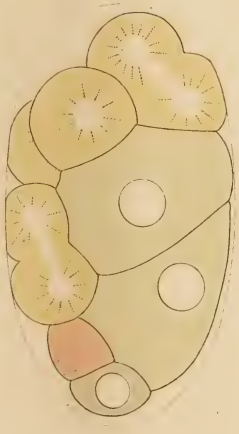


Fig. 82

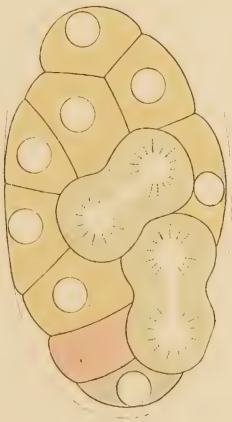


Fig. 89.

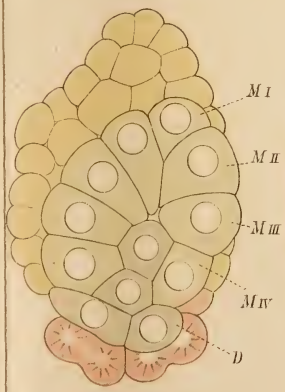
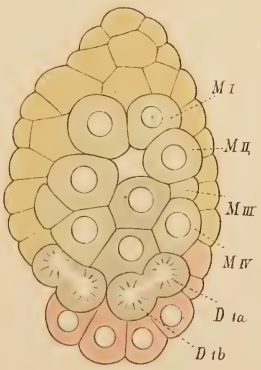


Fig. 90.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wilh. Engelmann