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

Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans Zed.

Von

E. Martini, stud. med.
aus Rostock.

Mit Tafel XXVI—XXVIII und 8 Figuren im Text.

Da durch die neueren Arbeiten von Boveri, zur Strassen und Anderen über die ersten Stadien der ontogenetischen Entwicklung bei einer Reihe von Nematoden völlige Klarheit geschaffen ist, erschien auch über den *Cucullanus elegans* eine derartige Untersuchung wünschenswerth; denn es ließen sich bei dieser Form nach den Angaben und Darstellungen Bütschli's in mancher Hinsicht abweichende Verhältnisse erwarten. So schlug mir denn mein hochverehrter Lehrer Herr Professor Dr. Seeliger im Spätsommer 1901 vor, mich an die Lösung dieser Aufgabe zu machen. Im Folgenden will ich nun mittheilen, was sich mir bei meiner Untersuchung über den Verlauf der Furchung und der Gastrulation ergeben hat. Zuvor jedoch möchte ich Herrn Professor Seeliger meinen wärmsten Dank aussprechen für das Interesse, mit dem er meine Fortschritte begleitete, und die wirkungsvolle Unterstützung, die meine Bemühungen stets bei ihm gefunden haben. Eben so sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. Will an dieser Stelle für seine lebhafte Theilnahme und manche Förderung meiner Arbeit, besonders in ihren Anfängen, herzlichst zu danken.

Um so lieber wandte ich mich meiner Aufgabe zu, als, wie gesagt, bisher in der Litteratur sich wenig Angaben über diese Entwicklungsperiode des *Cucullanus* finden. Die Dissertation von Gabriel (Berlin 1853) beschäftigt sich zwar mit derselben, hat aber doch ganz andere, allgemeinere Ziele im Auge uud bietet verhältnismäßig sehr wenig Thatsächliches. Ferner findet man über die Ontogenese dieses Wurmes Einiges bei Kölliker (1843), Schneider (1866)

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

und Leuckart (1876), auch bei van Beneden (1869), dessen äußerst schematische Abbildungen aber durchaus keine Vorstellung von den thatsächlichen Verhältnissen zu geben vermögen. So sehr auch endlich die erwähnte Mittheilung von Bütschli »zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*« (1876) an Bedeutung für unseren Zweck obige Arbeiten übertrifft, geht dieselbe doch auf die ersten Furchungsstadien fast gar nicht ein, und man konnte andererseits, da zu der Zeit, als Bütschli seine Untersuchungen anstellte, nur sehr einfache Methoden üblich waren, auch in Betreff der Gastrulationsvorgänge erwarten, dass sich die Angaben dieses Forschers noch in einigen Punkten von Interesse ergänzen lassen würden, zumal derselbe seine Beobachtungen nur bei Gelegenheit anderer Untersuchungen gemacht hat. Dazu widersprechen die neuerdings erschienenen Arbeiten von Conte (1901 und 1902) den Angaben Bütschli's so vielfach, dass eine genaue Untersuchung aller einschlägigen Punkte nur noch wünschenswerther erscheinen musste.

Da nun dies meines Wissens Alles ist, was bisher über die Entwicklung des *Cucullanus elegans* in der Litteratur mitgetheilt worden ist, und in Betreff anderer Nematoden die Arbeiten von Hallez (1885), Boveri (1887, 92 und 99), zur Strassen (1892 und 96), List (1893 und 94), Spemann (1895) und Ziegler (1895) alles das enthalten, was bei dem engen Rahmen unserer Untersuchung zum Vergleiche von Interesse ist, auch alles Wichtige aus der älteren Litteratur in ihnen seine Besprechung findet, glaube ich, durch einen geschichtlichen Überblick nicht aufhalten zu dürfen.

Weil in den Barschen aus der Rostocker und Ribnitzer Gegend, wie sie hier zu Markte gebracht wurden, unser Parasit nur selten vorkommt, ließ ich mir aus Schwerin wiederholt Barsche schicken. Unter diesen traf ich selten ein Thier, bei dem ich nicht in den Pylorusanhängen insgesammt etwa 1—10 große Weibchen von *Cucullanus elegans* fand. Die Männchen halten sich von dieser Stelle abwärts im Darmkanal auf, wie schon Schneider (1866) angiebt. Zur Verbreitung des *Cucullanus elegans* konnte ich ferner feststellen, dass er bei Malchin zu den regelmäßigen Parasiten des Barsches gehört. Dasselbe berichtet Schneider (l. c.) auch von Berlin.

Da jedes große Weibchen sämmtliche Entwicklungsstadien bis weit über das letzte von mir hier besprochene hinaus meist in reichlicher Menge enthält, stand mir genügend Material zu Gebote, um mehrere Fixirungs- und Färbemethoden zu versuchen. Ich verwandte

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

zum Fixiren der durch möglichstes Zerzupfen des Mutterthieres freigemachten Embryonen: 1) die von Bütschli angegebene 2%ige Lösung von Essigsäure in physiologischer Kochsalzlösung und erhielt bei Nachfärbung mit Alaunkarmin sehr hübsche Totalpräparate. 2) Pikrinessigsäure und 3) Pikrinschwefelsäure fixirten gut und gaben mit Boraxkarminfärbung nach Boveri's Angabe gute Totalpräparate. Ein Versuch mit Hämatoxylin dagegen misslang. Auch Sublimat, Platinchlorid, so wie Gemische der Chrom- und Osmiumsäure fixirten gut, ließen aber keine so schönen Färbungen zu wie obige Mittel. Endlich habe ich mit 0,5%iger Osmiumsäure mit oder ohne Zusatz von 2% Essigsäure bei Verzicht auf weitere Färbung für die Untersuchung der ersten Furchungsstadien brauchbare Präparate erhalten.

Das zum Schneiden bestimmte Material habe ich mit vom Rathschen Platinchloridpikrinosmiumessigsäuregemisch (vom Rath 1896), mit Pikrinessigsäure oder Formol fixirt. Die Embryonen wurden einzeln orientirt und in Schnittserien von 6 μ Schnittdicke zerlegt. Die mit Osmiumgemisch behandelten wurden dann mit rohem Holzessig reduzirt, die anderen mit sehr dünnem Hämatoxylin oder besser mit Alaunkarmin gefärbt und mit sehr dünner Essigsäure oder salzsaurem Alkohol differenzirt, wodurch es gelang, die Kerne und auch die Zellgrenzen deutlich zu machen. Doppelfärbungen mit Orange-G. zeigten keine Vortheile.

Für das Studium der ersten Furchungsvorgänge schien es entschieden nothwendig, denselben Embryo von allen Seiten betrachten und zeichnen zu können. Dies wurde erreicht, indem das zu untersuchende Objekt in dicken Kanadabalsam gebracht und mit einem durch feine Glasfäden gestützten Deckgläschen bedeckt wurde. Durch Verschiebung des letzteren konnte dann der Embryo nach allen Seiten hin und her gerollt werden. Natürlich musste die Untersuchung dann sofort vorgenommen werden, ein Nachtheil meines Verfahrens gegenüber dem sonst fast gleichen von Boveri und zur Strassen, das ich aber bei meinem Objekt nicht mit Erfolg anwenden konnte, da die Dünne seiner Embryonalhülle eine direkte Berührung mit dem Deckglase verbot. Bei älteren Embryonen, bei denen die dorsoventrale Abflachung schon stärker ausgeprägt ist, war das Rollen nicht mehr nöthig; denn die Lagebeziehungen der Zellen zu einander ließen sich bei ihnen in Folge der Kleinheit und Durchsichtigkeit des Objektes durch Betrachtung von derselben Seite und verschiedene Einstellung des Mikroskopes ganz gut ermitteln.

Bei der Untersuchung lebender Objekte stieß ich auf dieselbe

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

Schwierigkeit wie Bütschli, dass nämlich Kochsalz- oder Eiweißlösung, dieselben sofort verändert. Ich habe mich daher auf die von Boveri und zur Strassen benutzte vergleichende Methode beschränkt.

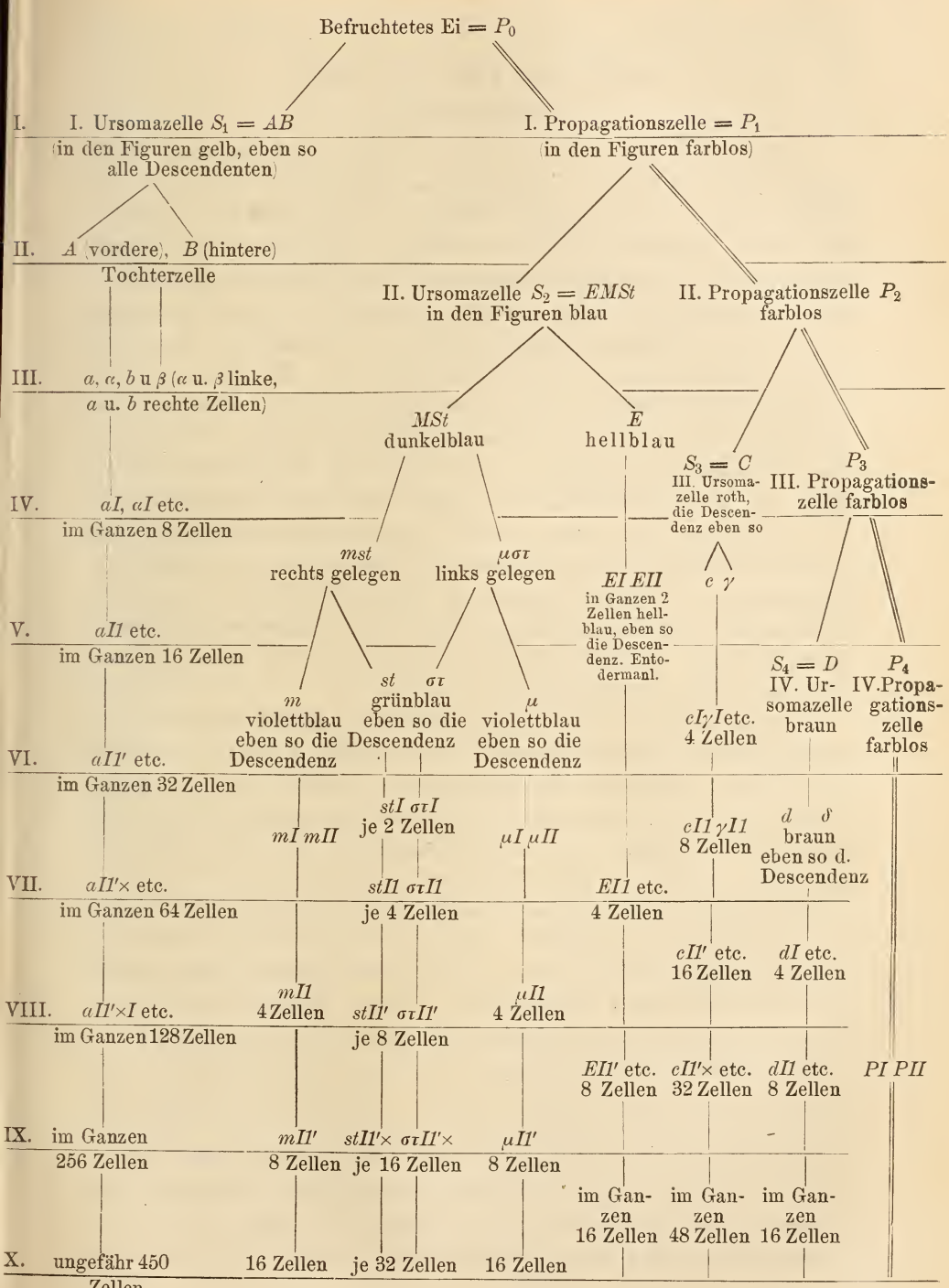
Bei der Ausführung der Figuren zum ersten Theile der Arbeit war eine Benennung der einzelnen Zellen für die Verständigung unumgänglich nothwendig. Aber auch eine farbige Abtönung schien für die Übersichtlichkeit von Nutzen. In Beidem habe ich mich völlig an Boveri angeschlossen, d. h. ich habe die ihrer Abstammung und Lage nach homologen Zellen und Zellgruppen eben so benannt und mit denselben Farben gegeben wie dieser. Ich bitte daher die Bezeichnungen nur so zu verstehen. Ich selbst habe mir kein klares Urtheil über das spätere Schicksal aller Zellgruppen bilden können, und es darf daher aus der grünblauen Farbe und den Buchstaben *st* und *στ* nicht gefolgert werden, dass ich der Meinung wäre, alle so bezeichneten Zellen bildeten allein die Anlage des Stomatodäum. In den Figuren zu älteren Stadien musste ich übrigens für die Abkömmlinge der ersten Ursomazelle mehr Indices verwenden, als ich bei Boveri vorfand. Hier habe ich noch die Bezeichnungen *x* und *y*, *xI*, *xII*, *yI* und *yII* angewendet. Um eine rasche Übersicht dieser Bezeichnungen zu ermöglichen, gebe ich gleich hier die genealogische Tabelle, auf die ich weiter unten noch zurückkommen muss.

Die körperliche Darstellung, die ich von den ersten Stadien zu geben versucht habe, schien für die älteren flacheren Embryonen kein wesentlicher Vortheil und ist daher bei ihnen unterblieben. Auf histologische Genauigkeit machen nur die Figuren 1—4 *a* Anspruch. Im Übrigen sind die Kerne und die Theilungsfiguren nur nach ihrer Lage und Größe eingetragen.

Warum endlich die Zellgrenzen bald als einfache, bald als doppelte Linien gezeichnet wurden, werde ich unten sogleich erörtern.

Bei den Figuren zur Gastrulation habe ich auf Farbengebung verzichtet, weil es mir, wie gesagt, nicht gelungen ist, bis hierher die Abstammung der einzelnen Zellen genau zu ermitteln. Eben so lehnt sich die Buchstabenbezeichnung dieser Figuren weder an die bei Boveri noch an die meines ersten Theiles an.

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



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

Furchung und Bildung der Placula.

I. Beobachtungen.

Ich komme jetzt zu den Resultaten meiner Untersuchung, doch möchte ich noch Einiges vorausschicken, ehe ich die Genealogie der Embryonalzellen zu besprechen anfange. In seiner mehrfach erwähnten Arbeit schreibt Bütschli: »Nachtragen will ich hier noch, dass bei der von mir gewählten Präparationsmethode der *Cucullanus*-Eier sich gewöhnlich mehr oder weniger regelmäßig von jeder Furchungskugel in der schönsten Weise eine dichtere hautartige Protoplasmaschicht abhebt. Da wo zwei Furchungskugeln oder Zellen in Berührung stehen, sieht man diese hautartigen Schichten derselben sich vereinigen und als eine gemeinsame Trennungsschicht zwischen die beiden Zellleiber eindringen. An schon hoch entwickelten Platten hatte ich häufig Gelegenheit zu sehen, wie diese Hautschicht sich von den Rändern der Platte in ihrer ganzen Ausdehnung abhob und von ihr Fortsätze zwischen je zwei der sich berührenden Randzellen entsprangen.« Gabriel spricht in seiner Dissertation von einer Zellmembran der Furchungskugeln, die er mit Essigsäure zur Ansicht gebracht habe. In dieser Membran glaube ich, mit Recht, die von Bütschli erwähnte helle Schicht zu sehen.

Ich selbst fand bei allen gut gefärbten jüngeren Embryonen in jeder Zelle eine äußere homogene, fast farblose Zone von verschiedener Dicke. Ausläufer des Innenplasma dringen nicht in sie ein, vielmehr ist sie von demselben überall scharf abgesetzt. Sie umgiebt das gefärbte Innenplasma, das die Hauptmasse der Zelle bildet und den Kern enthält, von allen Seiten und trennt es von dem der Nebenzelle, indem sie sich im Innern des Embryo an die helle Außenschicht der Nachbarzellen anschließt und mit ihr eine helle scheinbare Zwischenschicht bildet, in der die Zellgrenze verläuft, bald deutlich gefärbt, bald schwer nachweisbar. Näheres über die Natur dieser Schicht habe ich nicht ermittelt, doch scheint mir ihre geringe Färbbarkeit gegen ihre Beurtheilung als einfache Plasmaverdichtung zu sprechen. Das von Bütschli zuletzt beschriebene Phänomen der Abhebung am ganzen Rande konnte ich nicht beobachten. Weil nun die Zellgrenzen, wenn überhaupt sichtbar, doch meist mit dem Zeichenapparat nicht aufs Papier zu bringen waren, die helle Zwischenschicht dagegen, fast stets sichtbar, ein genaues Einzeichnen der dunkeln inneren Hauptmasse jeder Zelle gestattete, habe ich die so erhaltenen

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

doppelten Zellgrenzen oft beibehalten müssen, oft aus Bequemlichkeit beibehalten, da mir dadurch die Verständlichkeit der Figuren nicht beeinträchtigt zu werden schien. Natürlich dürfen diese Doppellinien nicht zu dem Missverständnis verleiten, als ob es sich hier um eine Intercellularsubstanz handele.

Im Übrigen habe ich im Plasma nur eine feine Granulirung wahrgenommen, geformte Dottertheile habe ich meist nicht bemerkt. Nur bei Embryonen, die mit Flemming'scher Lösung oder mit vom Rath'schen Platinchloridpikrinosmiumessigsäuregemisch fixirt waren, zeigten sich schwarze Kugeln von recht verschiedener Größe in allen Zellen, die vielleicht auf fettige Einschlüsse deuten. Dagegen spricht aber der Umstand, dass ich diese Kugeln nach Fixirung nur mit Osmiumsäure oder mit Osmiumessigsäure wahrzunehmen nicht im Stande war. Von den früheren Beobachtern der *Cucullanus*-Entwicklung giebt nur Gabriel das Vorhandensein von Dotterelementen an. Ich möchte mich ihm nur auf diese wenigen Beobachtungen hin doch nicht unbedingt anschließen.

Die Kerne sind während des Processes der Furchung und Keimblätterbildung im Ruhestadium stets groß und bläschenförmig, meist von kugeliger Gestalt. Ihr Durchmesser ist etwa halb so groß als der der Zelle. Das Chromatin ist fein vertheilt, so dass der Kern granulirt erscheint. In den jüngeren Embryonen erscheint er bei Karminfärbung heller als das umgebende Protoplasma. Die Kernmembran ist sehr deutlich. Bei der Kerntheilung in den somatischen Zellen, konnte ich nie Diminutionsvorgänge beobachten, doch scheinen die Chromosomen in den somatischen Zellen älterer Embryonen in der Form von denen bei jüngeren verschieden. Die Länge erscheint im Verhältnis zur Dicke viel geringer bei den ersteren, so dass man bei ihnen die Gestalt der Chromosomen kaum noch stäbchenförmig nennen kann. Was die Anzahl der Chromosomen betrifft, so fand ich bei mehrfachen Zählungen, die ich jedoch nur an Nachkommen der Zelle *AB* (vgl. Tabelle p. 505) angestellt habe, ihrer zwölf (Fig. 4 *a*).

In Betreff der Zellgenealogie stimmen meine Resultate, die ich stets zuerst selbständig gewann und dann Stadium für Stadium mit den Figuren zur Strassen's verglich, mit den Angaben dieses Autors und Boveri's bis auf geringe Abweichungen überein. Ich werde desshalb diese ganze Periode der embryonalen Entwicklung möglichst kurz in der Art von Erläuterungen zu den Figuren behandeln.

Figur 1. Der Embryo besteht aus zwei Zellen, die aus dem befruchteten Ei durch inäquale Theilung hervorgegangen sind. Die

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

größere von beiden, in der sich in unserer Figur schon wieder eine Kernspindel gebildet hat, ist die erste Ursomazelle, S_1 oder *AB*, die bei *Ascaris* nur ektodermale Elemente liefert. Sie übertrifft die kleinere um das Zwei- bis Dreifache an Größe. Letztere repräsentirt uns die erste Propagationszelle P_1, oder das zweite Glied der Keimbahn, wobei wir die befruchtete Eizelle als erstes Glied zählen. Auch in ihr ballt sich das Chromatin zusammen, was auf eine nahe Theilung deutet. Bei beiden Zellen ist deutlich die helle äußere Plasmaschicht wahrnehmbar.

Übrigens ist der Unterschied dieser beiden Furchungskugeln manchmal erheblich geringer, manchmal auch wieder beträchtlich größer, doch scheint er mir im Ganzen um das genannte Verhältnis zu schwanken. Es ist mir jedoch nicht möglich, in diesen Thatsachen eine Bestätigung der Angabe Gabriel's zu sehen, dass die Differenz zweier Blastomeren gleich nach der Theilung am größten sei, um dann immer kleiner zu werden und zuletzt ganz zu verschwinden. Wäre das der Fall, so müßte man doch erwarten dies Ziel in unserer Figur bereits erreicht zu sehen.

Figur 2. Die Orientirung ist dieselbe wie in Fig. 1. Die Theilung ist in der ersten Ursomazelle vollzogen und hat zwei etwa gleich große Blastomeren ergeben. In der Propagationszelle ist die Kerntheilung ihrem Ende nahe, doch ist die Spindel nicht parallel der gemeinsamen Achse der oberen Zellen gerichtet. Die drei Zellen sind unter einander etwa von gleicher Größe, ein Umstand, der ebenfalls gegen die obige Angabe von Gabriel spricht.

Figur 3. Die Orientirung ist dieselbe wie in der vorigen Figur. Aus der ersten Propagationszelle sind zwei unter sich fast gleiche Zellen hervorgegangen. Ihre gemeinsame Achse ist der der oberen Zellen parallel, was gegenüber der Spindelrichtung in der vorigen Figur eine Verschiebung bedeutet. Somit stellt sich der Embryo als eine aus zwei großen und zwei kleinen Blastomeren gebildete rautenförmige Figur dar. Es zeigt sich hierin wohl eine Andeutung des Verhaltens, wie wir es während dieser Theilung bei *Strongylus paradoxus* nach Spemann (1895) und noch extremer bei *Ascaris* finden.

Wie bei diesen Formen ist auch beim *Cucullanus elegans* bereits am vierzelligen Embryo eine Orientirung möglich. Die beiden großen Zellen bezeichnen uns die Dorsalseite und zwar die am spitzen Winkel das Vorderende, die beiden kleinen demgemäß die Ventralseite und zwar die am spitzen Winkel das Hinterende des Embryo. Wir bezeichnen von den großen dorsalen Zellen, den Tochterzellen der

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

Ursomazelle S_1, die vordere mit A, die hintere mit B. Unter den kleineren ventralen Abkömmlingen von P_1 haben wir in der vorderen die zweite Ursomazelle S_2 oder *EMSt* vor uns, aus der nach den vorliegenden Angaben für *Ascaris* etc. Entoderm, Mesoderm und Stomatodäum entsteht. Die hinterste Zelle ist die Propagationszelle P_2, das dritte Glied in der Keimbahn.

Figur 4. In *a* ist die Orientirung umgekehrt wie in der vorigen Figur. Der Embryo zeigt uns die linke Seite. In den Zellen A und B sind Kernspindeln ausgebildet, deren Äquatorialplatten wir von der Fläche sehen, und in denen wir zwölf Chromosomen zählen können. *b* zeigt uns einen gleichalterigen Embryo von der Ventralseite, wo wir denn bei tiefer Einstellung erkennen, dass die Spindeln nicht genau gleich gerichtet sind. Denn während die in B fast genau transversal gerichtet ist, weicht die in A rechts ein wenig nach oben ab, worin sich schon der Beginn einer Asymmetrie kund giebt. — Es sei hier übrigens gleich bemerkt, dass ich im Folgenden die Ausdrücke oben gleich dorsal und unten gleich ventral promiscue gebrauchen werde.

Figur 5. Die Orientirung entspricht der von Fig. 4 *b*. Es zeigt sich hier nach erfolgter Theilung auch die Asymmetrie deutlicher. Die Tochterzellen von B, b und β, liegen sich zwar symmetrisch links und rechts gegenüber, von den Abkömmlingen der vorderen Zelle A aber erscheint der rechte a etwas nach hinten und oben, der linke α etwas nach unten verrückt. Dabei hat sich ersterer etwas in die Mediane gedrängt und die Schwester ein wenig nach links hinausgeschoben. Fig. 6 zeigt deutlich die hieraus sich ergebende Neigung der gemeinsamen Achse der beiden linken Zellen gegen die der beiden rechten. Der Embryo ist so orientirt, dass wir ihn von links und etwas von oben betrachten. Einen Fortschritt gegen den vorigen bietet er in so fern, als in den Zellen P_2 und *EMSt* durch die Ausbildung von Spindelfiguren eine Theilung eingeleitet ist, die in beiden Zellen etwa transversal verlaufen wird.

Figur 7. Der achtzellige Embryo ist in *a* von der Dorsalseite, in *b* vom Bauche und in *c* von der linken Seite betrachtet dargestellt. Die Zellen *EMSt* und P_2 haben sich quergetheilt. Dabei ist aus *EMSt* eine große vordere Blastomere hervorgegangen, die nach Boveri's Angabe für *Ascaris* die Anlage von Mesoderm und Stomatodäum enthalten würde, und eine kleine hintere, aus der sich das Entoderm bildet. An sie schließt sich von den Tochterzellen von P_2 eine zweite kleine Zelle an, P_3, sie ist ein viertes Glied in der

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

Keimbahn und wird von der ihr auflagernden Schwesterzelle, der dritten Ursomazelle S_3 oder C, fast um das Doppelte an Größe übertroffen. Diese vier Zellen bilden einen Bogen in der Medianebene, der sich hinten zwischen b und β anschließt, vorn an a, auch die Zelle α berührend, die von der Schwester immer mehr nach links hinaus geschoben wird.

Figur 8. Der hier von der Ventralseite dargestellte Embryo zeigt gegen den vorigen zwei Fortschritte. Einmal sind die Zellen β und b von der Zelle S_3 aus einander gedrängt. Dadurch hat letztere die Zelle a, die jetzt ganz in die Medianebene eingetreten ist, von hinten her erreicht, so dass nun die Abkömmlinge von P_1 mit a zusammen einen medianen Ring von fünf Zellen bilden. Ein zweiter Fortschritt spricht sich darin aus, dass sich die AB-Zellen wieder zur Theilung anschicken.

Figur 9 stellt einen zwölfzelligen Embryo dar, in a von der Dorsal-, in b von der Ventralseite, und in c von links gesehen. Die Zellen der ersten Familie haben ihre Theilung vollzogen. Dabei sind die Nachkommen von a, aI und aII, in der Medianebene verblieben, so dass der oben erwähnte Ring jetzt sechs Zellen umfasst. Die beiden letzgenannten Zellen stellen den Querbalken einer T-Figur dar, deren Stamm, von den durch Quertheilung aus b entstandenen Zellen bI und bII gebildet, auf der rechten, in c uns abgekehrten Seite des Embryo dem medianen Ringe aufliegt. Demselben lagern links die Zellen αI, αII, βII, βI auf, einen Rhombus bildend, dessen große Diagonale dem Stamme der T-Figur parallel ist. Somit sehen wir auch beim *Cucullanus* gerade so wie bei *Ascaris* alsbald eine geometrische Symmetrie wieder gewonnen, indem um eine durch die Mitte von αII, βII, bI und bII, zu legende Ebene sich die Zellen so gruppiren, dass den Blastomeren aII, S_3, P_3 und βI die etwa gleich großen aI, MSt, E und αI genau symmetrisch gegenüber liegen.

Figur 10. Der Embryo ist in a von der Rücken-, in b von der Bauchseite dargestellt. Die Zelle MSt hat sich hier der Länge nach in eine Zelle mst und eine linke $\mu\sigma\tau$ getheilt, zwischen die sich E einkeilt. Damit ist der mediale Ring zerstört. Spindeln lassen eine gleiche Theilung wie in MSt in der nach obiger Betrachtung zu ihr symmetrisch gelegenen Zelle C oder S_3 und eine Quertheilung von E erwarten.

Figur 11 zeigt diese Theilungen vollzogen. EI und EII verbleiben hinter einander geordnet in der Medianebene, zu der die Tochterzellen von S_3, c und γ, links und rechts symmetrisch liegen. Zwischen

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

letztere keilt sich P_3 ein. Die Orientirungen sind in dieser und den nächsten Figuren dieselben wie in Fig. 10. Sie zeigen stets in *a* die dorsale, in *b* die ventrale Ansicht.

Figur 12. In der *B*-Gruppe der ersten Familie zeigen sich Vorbereitungen zur Theilung, indess die Zelle P_3, die doch der vorigen Generation angehört, noch völlig ruht.

Figur 13. In der *B*-Gruppe ist die Theilung vollzogen, in der *A*-Gruppe sind die Spindeln ausgebildet. Die Zelle P_3 ruht aber noch immer völlig, nicht einmal eine Verdichtung des Chromatins war in ihr wahrzunehmen. Leider ist es mir nicht gelungen, diesen Embryo genau zu orientiren.

Figur 14. Dieser Embryo stellt bezüglich der *AB*-Zellfamilie eine Zwischenstufe zwischen den beiden vorigen Objekten dar, die uns zeigt, wie groß der Vorsprung der *B*-Gruppe vor der *A*-Gruppe sein kann. Dagegen ist hier P_3 bereits getheilt in eine vordere ventrale Blastomere P_4, das fünfte Glied in der Keimbahn, und eine hintere dorsale, S_4 oder *D*, die bei *Ascaris* wie S_1 und S_3 wieder ektodermalen Elementen den Ursprung giebt. Diese Figur ist ein Beweis dafür, dass die Reihenfolge der Theilungen, auch beim *Cucullanus*, wenn auch gesetzmäßiger als bei *Ascaris*, doch durchaus nicht so konstant ist wie die Theilungsrichtung.

Figur 15 zeigt die Theilung der *AB*-Familie vollendet. Ich will die resultirende Lagerung der einzelnen Furchungskugeln zu einander hier nicht besprechen; denn ich habe die Genealogie in dieser Zellfamilie hauptsächlich desswegen so genau verfolgt, weil es mir erscheinen wollte, als ob die vergleichende Methode nur bei Kenntnis aller Zellen jedes Objektes sichere Resultate verbürge. Auch wollte ich gern feststellen, wie weit in dieser Zellgruppe die Übereinstimmung mit *Ascaris* gehe. Hierüber aber verschafft man sich durch den Vergleich von Figuren rascher ein Urtheil, als durch den Vergleich von Beschreibungen, und man wird z. B. finden, dass meine Fig. 15 *b* von zur Strassen's Fig. 17 *a* nur darin abweicht, dass bei mir die Zelle *E*I nicht die vor ihr gelegenen *mst* und *μστ* aus einander getrieben hat und daher die Zellen P_4 und *D* nicht so weit auf die Ventralseite rücken konnten.

Figur 16. Die Zellen *mst*, *μστ*, *c* und *γ* haben sich quergetheilt. Letztere haben sich am Hinterende der Dorsalseite etwa zu einem Quadrat angeordnet. Die ersteren umfassen die *E*-Zellen in einem Bogen von vorn. Von ihnen würden die vorderen nach den Verhältnissen bei *Ascaris* die Zellen des Stomatodäum, die hinteren die

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

des Mesoderms hervorzubringen haben. Auf diesem Stadium finden wir eine neue Abweichung von zur Strassen's Figuren. In der *AB*-Familie sind nämlich bei *Cucullanus* die Zellen *aII1* und *aII2* neben einander angeordnet, während wir bei zur Strassen in Fig. 20 *b* für *Ascaris* entsprechend der größeren Länge des Embryo die homologen Zellen *IAl1α* und *IAl1β* hinter einander liegen sehen.

Die immerhin noch recht große Gleichheit in der Zellanordnung ist um so bemerkenswerther, als wir auf diesem Stadium schon die bekannte von gleichalterigen *Ascaris*-Embryonen recht verschiedene Gestalt des *Cucullanus*-Embryo treffen. Über diesen Punkt sagt Kölliker (1843): »Ich sah den Klumpen der Embryonalzellen während des Auftretens der verschiedenen Generationen derselben immer mehr seine Kugelgestalt verlieren, erst eiförmig rund, dann länglich eiförmig, zugleich in einer Richtung der Querachse platt werden.« Bütschli bestätigt diese Angaben; er sieht auch, wie sich aus dem Folgenden ergiebt, die Form der zweischichtigen Zellplatte etwa auf diesem Stadium für ausgebildet an. Eine Furchungshöhle fand er nicht. Ich kann Bütschli's Angaben nur bestätigen. Auf dem achtzelligen Stadium konnte ich eine Furchungshöhle noch nicht entdecken, und schon auf dem zwölfzelligen sehen wir die dorsoventrale Abflachung sich anbahnen. Vergleicht man hier in Fig. 9 die dorsale oder die ventrale Ansicht mit der seitlichen, so erkennt man unschwer, wie erheblich der longitudinale und der transversale Durchmesser den dorsoventralen übertreffen. Ferner wird aus einem Vergleich meiner Fig. 9 *c* mit zur Strassen's Fig. 8 oder Boveri's Fig. 14 leicht die verhältnismäßige Verkürzung der dorsoventralen Achse bei *Cucullanus* gegenüber *Ascaris* erkannt. Eben so wird eine Betrachtung meiner Fig. 11 vom fünfzehnzelligen Stadium neben Boveri's Fig. 16 oder zur Strassen's Fig. 13 keinen Zweifel lassen, dass auch die transversale Achse beim *Cucullanus* im Verhältnis zur Längsachse schon jetzt weit größer ist als bei *Ascaris*. Meine Fig. 12 vom 24-zelligen Embryo neben Boveri's Fig. 19 zeigt dasselbe noch deutlicher. Zugleich wird der dorsoventrale Durchmesser immer geringer, in weit höherem Grade als bei *Ascaris*, so dass man schon beim Embryo von 18 Zellen (meine Fig. 16, Boveri's Figg. 21 und 22, und Fig. 20 *a* bis *d* bei zur Strassen) die Plattenform fertig ausgebildet findet.

Figur 17. Der wenig gut orientirte Embryo zeigt uns wieder deutlich das Voraneilen der hinteren Gruppe der ersten Zellfamilie bei der Theilung. Bemerkenswerther aber ist, dass während dieser

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

Theilung die beiden *E*-Zellen völlig in die Tiefe versinken, d. h. von den Zellen *m*, *μ*, *st*, *στ* und P_4 fast völlig bedeckt werden.

Figur 18. Die Theilungen in der *AB*-Familie sind vollendet. Die Entodermanlage ist wieder an der Oberfläche erschienen, nur die hintere der beiden Zellen wird noch theilweise von der Propagationszelle bedeckt.

Hier muss ich Bütschli's Fig. 1 erwähnen. Dieselbe stellt einen Embryo dar, wie ich ihn zufällig nicht gefunden habe. Es ist wie meine Fig. 17 ein Übergangsstadium von der 28-zelligen zur 44-zelligen Placula. Der Embryo ist in *a* von der Ventral-, in *b* von der Dorsalseite betrachtet. Demgemäß finden wir die *MSt*-, *E*-, *D*-, und *C*-Zellen noch genau wie in meiner Fig. 16. Nur die Zelle P_4, die schon jetzt mit den andern Zellen nicht ganz in einer Ebene liegt, scheint übersehen. Von den *AB*-Zellen finden wir ungetheilt und treffen sie an derselben Stelle wie in meiner Figur die Zellen *aII1*, *aII2*, *aI2* und wohl auch *αII1* und *αII2*. Wie aber die Zellen der Randgruppen zu bezeichnen sein würden, kann ich nicht angeben, da ich erstlich nicht weiß, ob eine Zelle vielleicht beiden Platten gemeinsam ist, und ob nicht die Fig. *b* nur durch tiefere Einstellung des Mikroskopes gewonnen wurde, und dann spiegelbildlich ist, und zweitens vor Allem weil die Kerne nicht genau genug dafür eingezeichnet sind.

Figur 19. Bei diesem Embryo haben sich wieder die Nachkommen von P_1 getheilt. Zurückgeblieben sind nur P_4 und die Entodermanlage. Letztere weicht hierdurch von dem Verhalten der homologen Zellen bei *Ascaris* ab und bleibt auch auf späteren Stadien immer um eine Theilung hinter diesen zurück. Um diese Gruppe bilden die Stomatodäumzellen vorn einen vierzelligen Bogen, während ihr jederseits die *m* und *μ* Zellen zu zweit anliegen. Die *D*-Zelle hat sich längs getheilt, ihre Abkömmlinge schließen hinten den Bogen um die *E*-Gruppe. Die beiden hinteren *C*-Zellen haben sich ebenfalls längs getheilt und umgreifen in flachem Bogen die *D*-Zellen; dabei sind sie mehr ventralwärts verschoben, als sie vor der Theilung lagen. Die vorderen Schwesterzellen haben sich quergetheilt. Ihnen dankt eine fast quadratische Gruppe die Entstehung, die sich von hinten in die Masse der ersten Zellfamilie einkeilt.

Figur 20. Die *AB*-Familie hat wieder eine Theilung hinter sich, und mit ihnen haben sich die *St*- und *E*-Zellen getheilt. Die Figur entspricht der 31 *a* und *b* von zur Strassen, von der sie sich wesentlich dadurch unterscheidet, dass dort acht, hier vier *E*-Zellen, dort zwei, hier nur eine Propagationszelle vorhanden sind. Auch machen

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

sich mehr und mehr Verschiedenheiten in der Lage der Zellen zu einander geltend, die durch die völlig abweichende Gesammtform des *Cucullanus*-Embryo bedingt sind. Liegen die Verhältnisse in den mittleren Partien auch noch fast völlig gleich, so sind sie in den Randgruppen nur um so verschiedener, so dass sich die Lagerung derselben beim *Cucullanus* kaum auf die bei *Ascaris* wird zurückführen lassen. Auch auf der Mitte der Ventralseite zeigt sich eine Verschiedenheit, indem dort die *st*-Zellen beim *Cucullanus* zu einem Rhombus zusammengedrängt sind und keine Linie bilden wie bei *Ascaris*. Übrigens gehören in diesen Gruppen rechts wie links die beiden vorderen Blastomeren als Schwesterzellen zusammen und eben so die beiden hinteren.

Figur 21. Hier finden wir wieder bei der Nachkommenschaft von P_1 bedeutende Fortschritte. Die Familie der *C*-Zellen hat sich wieder gefurcht bis auf eine, in der aber die Verdichtung des Chromatins die bevorstehende Kerntheilung anzeigt. Aus der dorsalen Vierergruppe sind durch Quertheilung acht Zellen hervorgegangen, die sich, zu zwei Längsreihen geordnet, von hinten in die Masse der ersten Zellfamilie einkeilen. In der ventralen Gruppe haben sich die mittleren Glieder längs-, die seitlichen quergetheilt. Letztere haben sich dabei eingeschoben zwischen die *D*- und die hinteren *m*- resp. μ-Zellen einerseits und die *B*-Zellen andererseits, durch die sie nun vom Rande der Ventralplatte abgeschnitten werden. Die *D*-Gruppe hat sich ebenfalls getheilt; sie bildet einen hinteren inneren, die ventralen *C*-Zellen einen hinteren äußeren Bogen um die letzte *E*-Zelle. An diese Familien schließen sich nach vorn zu rechts die *m*-, links die μ-Zellen an, letztere transversal getheilt, erstere sich zu solcher Theilung anschickend. Auch bei den Stomatodäoblasten finden wir die Anzeichen einer bevorstehenden Theilung; dagegen ruhen nach wie vor die *P*- und *E*-Zellen. Die Kerne in dieser Gruppe finden wir etwas tiefer als bei den übrigen Nachkommen von P_1, die sich um jene mit Ausnahme der dorsalen Schwanz-(*C*-)zellengruppe zu einem elliptischen, im größeren hinteren Abschnitte bereits doppelten Kranze angeordnet haben.

Figur 22. Die *AB*-Familie hat sich wieder gefurcht, eben so die Familie der Stomatodäoblasten, wodurch der eben erwähnte Kranz fast durchaus zweireihig geworden ist. Dabei hat sich letztere jederseits in zwei Gruppen getheilt, eine vordere innere Reihe, die Nachkommen von *stI* und *σιI*, und eine hintere äußere, die von *stII* resp. *σιII* stammt. Die inneren Reihen berühren sich vorn von jeder Seite

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

mit zwei Zellen, ihre hinteren drei Zellen jederseits machen den vorderen Theil des inneren Ringes um die *E*-Zellen aus. Die äußere Gruppe bildet jederseits eine fast gerade Reihe, den Seitentheil des äußeren Ringes.

Figur 23. Endlich hat sich die Propagationszelle getheilt, ihre beiden Nachkommen, die Urgeschlechtszellen, liegen der Entodermanlage auf, deren Elemente sich ebenfalls getheilt haben, so dass wir ihrer acht finden. Auch die *D*-Zellen sind von einer Furchung betroffen und haben, nach beiden Seiten zu zwei Viererreihen aus einander rückend, die Entodermanlage mit den *C*-Zellen in Berührung treten lassen. Letztere finden wir ebenfalls bis auf drei getheilt, doch hat sich die Lage dieser Zellfamilie als Ganzes nur wenig geändert.

Figur 24. Das Objekt ist nur in der ventralen Ansicht dargestellt. Hier weist es gegen das vorige Stadium darin Fortschritte auf, dass sich die *m*- und die μ-Zellen getheilt haben und sich gleichzeitig schon in den *St*- und *AB*-Zellen Furchungen theils vollziehen, theils vollzogen haben. Hingegen steht es hinter der vorigen Figur dadurch zurück, dass die letzte *E*-Zelle und die linke *D*-Gruppe noch ungetheilt sind. Auf diesem Stadium bilden die Nachkommen der Zellen mI_2 und mII_2 rechts und μI_2 und μII_2 links eine innere, die der Zellen mI_1 und mII_1 rechts, μI_1 und μII_1 links eine äußere Viererreihe, der nach wie vor rechts die Zellen $st'II_2$ und $st''II_2$, links $\sigma\tau'II_2$ und $\sigma\tau''II_2$ aufliegen. Zu bemerken ist, dass die letzten Zellen der inneren Reihe jederseits sich nach hinten zu zwischen die ersten *D*-Zellen und die Entodermanlage schieben. Die zugehörige Dorsalansicht würde einige Theilungen innerhalb der *AB*-Gruppe im vorderen Theile aufzuweisen haben, sonst aber keine Fortschritte gegen Fig. 23*a* zeigen.

Figur 25. Es ist wieder nur die Ventralansicht gegeben. In diesem Embryo ist die Theilung der *MSt*- und der *AB*-Familie auf der Unterseite fast vollendet. Erstere bildet mit den *D*- und den ventralen *C*-Zellen zusammen einen zwei bis drei Zellen breiten Gürtel um die Entodermanlage. Als wichtig ist zu beachten, dass die Nachkommenschaft der Blastomeren $stII_2$ und $\sigma\tau II_2$ rechts und links die Stelle ihrer Eltern beibehalten haben, also der *m*- resp. μ-Gruppe seitlich aufliegen und an die ersten ventralen *C*-Zellen sich anschließen, und zweitens, dass im Verhältnis zur Gesammtgröße des Embryo und der einzelnen Zellfamilien eine Streckung der *st*- und $\sigma\tau$-Familie gegen das Vorderende hin durchaus nicht zu beobachten ist,

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

dass vielmehr ihre Hauptmasse nicht vor, sondern seitlich von der Entodermanlage sich findet.

II. Theoretische Erörterungen.

Von hier ab wurde es mir unmöglich, die weiteren Theilungen der Zellgruppen zu verfolgen. Die Menge der Zellen und die Unregelmäßigkeiten der Furchungen erschweren die Verfolgung der Vorgänge außerordentlich. Dabei werden die meisten Elemente so klein, dass die Zeiss'sche $^1/_{18}$-Immersion nicht mehr genügend auflöst, jedenfalls aber bei der Lichtstärke des mir zur Verfügung stehenden Apparates eine Vergrößerung nicht gestattet, wie ich sie nöthig hätte, um mich unter den Zellen zurecht finden zu können. Da vorliegende Ausführungen jedoch meine erste wissenschaftliche Arbeit bilden, sehe ich mich genöthigt, hier, ehe ich weiter gehe, von den Gründen Rechenschaft zu geben, die mich zu der oben vertretenen Auffassung dieser Entwicklungsvorgänge bestimmten, damit der Leser, der mich ja noch nicht kennt, sich ein Urtheil über den Grad der Zuverlässigkeit der einzelnen Angaben zu bilden im Stande ist. Dabei werde ich zugleich die Verhältnisse innerhalb der *AB*-Familie näher zu besprechen haben. Ehe ich jedoch damit beginne, muss ich noch einige allgemeinere Betrachtungen vorausschicken.

In gleichalterigen Embryonen ist die Anordnung der Zellen ziemlich genau gleich, und selbst die Verschiedenheit in der Gesammtgestalt der einzelnen Embryonen, von denen einige verhältnismäßig beträchtlich gestreckter sein können als andere, ist für die Lagebeziehungen der Blastomeren zu einander von höchst geringer Bedeutung, wie es ja auch von den anderen Nematoden bekannt ist. Ich nehme nun an, ganz wie es auch bei jenen geschieht, dass in gleichalterigen Embryonen gleich gelegene Zellen von gleich gelegenen Elternzellen abstammen oder, was dasselbe sagt, dass gleich gelegene Blastomeren sich in gleicher Richtung theilen. Dafür spricht, dass, ganz wie bei den bisher genauer analysirten Jugendstadien anderer Nematoden, sich auch bei *Cucullanus elegans* die Furchungsspindeln in gleichen Zellen stets gleichgerichtet finden, auch die Tochterzellen, wo sich solche sicher bestimmen ließen, dieser Richtung entsprechend angeordnet waren. Dieser Satz ist mir für die Analyse der älteren Stadien besonders wichtig, wo ich ihn auch noch durch die oben angeführten Thatsachen bestätigt fand, ein genaues Belegen jedes einzelnen Übergangsstadium mit zahlreichen Präparaten aber aus nahe liegenden Gründen nicht mehr zweckmäßig ist.

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

Ferner ist über die Symmetrieverhältnisse zu sagen, dass der Embryo, wenn er nach dem zwölfzelligen Stadium jede Symmetrie verloren hat, eine solche wieder anstrebt, und jedenfalls da festhält, wo sie noch nicht gestört war. Letzteres trifft auf die P_1-Klasse zu, ersteres findet sich in einem großen Theile der B-Gruppe. Diese Symmetrie wird dadurch erhalten, dass symmetrisch gelegene Zellen sich in etwa symmetrisch gelegenen Richtungen theilen. Diesen Satz fand ich in den Partien des Embryo, wo überhaupt Symmetrie vorlag, stets bestätigt. Nimmt man ihn als allgemeingültig an, so wird natürlich viele Arbeit gespart und ein rasches Verständnis der Verhältnisse wesentlich erleichtert, doch habe ich mich dieses Arguments in meiner Beweisführung nur selten bedient.

Um in einer vollständig überzeugenden Weise die Richtigkeit meiner oben gegebenen Darstellung darzuthun, habe ich einige Textfiguren angefertigt und natürlich so ausgewählt, dass sich an möglichst wenigen Figuren möglichst viel erkennen ließ. Auch diese Figuren sind alle streng naturgetreu gezeichnet.

Dass zuerst die Theilung in der größeren Zelle des zweizelligen Stadium sich vollzieht, folgt, ganz abgesehen von der Ungleichzeitigkeit der Vorbereitungen zur Theilung, schon aus der ungefähr gleichen Größe der drei nachher vorhandenen Furchungskugeln. Dass ferner diejenige Zelle, welche sich von diesen zuerst theilt, die Blastomere P_1 ist, ergiebt sich daraus, dass die kleinere Zelle oft schon während der Furchung der großen Vorbereitungen zur Karyokinese zeigt, was bis zur völligen Ausbildung der Spindel gehen kann. Selten sind dreizellige Embryonen mit drei ruhenden Kernen. Übrigens war diese Reihenfolge der Theilungen zu erwarten und entspricht den bei anderen Nematoden beobachteten Verhältnissen. Nun kommen wieder die beiden großen Zellen an die Reihe, wie uns Fig. 4 zeigt und wie auch die ungefähr gleiche Größe aller Furchungskugeln des sechszelligen Stadium erkennen lässt.

Dass die sich jetzt zur Theilung anschickenden Zellen die Blastomeren P_2 und S_2, also die Nachkommen von P_1 sind, geht nicht mit Sicherheit aus ihrer Lage hervor. Zwar entspricht dieselbe völlig den aus Fig. 4 zu erwartenden Beziehungen, d. h. die Karyokinese spielt sich in zwei benachbarten Blastomeren ab, von denen die eine alle übrigen, die andere nur drei derselben berührt. Doch würde dies auch auf die Zellpaare α und β, α und $EMSt$, P_2 und β passen. Entscheidend sind hier dieselben Gründe wie beim dreizelligen Stadium. Die Zurückführung des acht- auf den sechszelligen Embryo ergiebt

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

sich leicht aus der genau gleichen Lage der S_1-Zellen, aus dem Neuauftreten zweier kleiner Zellen, die ihrer Größe nach nicht Schwesterzellen sein können, und der Richtung der Spindeln in Fig. 6. Der von der P_1-Gruppe gebildete Halbring, von dem wir nach der nächsten Haupttheilung die Endzellen S_3 und *MSt* als die größten, die Mittelzellen P_3 und *E* als die kleinsten Blastomeren des nunmehr zwölfzelligen Embryo wiederfinden, ermöglicht an diesem die Auffindung von vorn und hinten. Durch die Anordnung der *AB*-Zellen, deren wir links von der Medianebene mehr zu finden erwarten mussten als rechts, ist links und rechts und damit auch oben und unten bestimmt. Haben wir den Embryo so orientirt, so sehen wir die erste neue Spindel stets in der medio-ventralen Zelle, die beiden folgenden fast gleichzeitig in der medio-dorsalen und der hinteren ventralen auftreten. Bei einer der Fig. 7 *c* entsprechenden Orientirung müsste natürlich die Längsachse des Embryo um etwa 30—45° geneigt werden.

Die nächste Furchung sehen wir sich in der *AB*-Familie vollziehen. Es beginnen dabei die Zellen der *B*-Gruppe mit einer Quertheilung. Wir finden dann die Paare *bI1 bI2* am rechten, *βI1* und *βI2* am linken Rande der dorsalen, die Paare *bII1*, *bII2* und *βII1*, *βII2* am rechten und linken Rande der ventralen Zellplatte. Die *b*- und die *β*-Gruppe ordnen sich zu Rhomben an, deren hinterer spitzer Winkel unten liegt. Die Richtigkeit dieser Auffassung zeigen uns Figg. 12 und 14, wo nach der Spindelrichtung der ersteren eine andere Auffassung der letzteren unmöglich erscheint. Nun theilt sich auch die Zellgruppe *A* und zwar *αII* quer, beide Tochterzellen bleiben in der Dorsalplatte liegen, von nun an deren Centrum bildend. *αI* theilt sich in eine untere Blastomere, die die Stellung der Mutterzelle, sich vorn zwischen *mst* und *μστ* anschließend, beibehält, und eine nach vorn, rechts und oben verschobene, die aber auch noch überwiegend der Ventralseite angehört. Beide *α*-Gruppen werden bei *Cucullanus elegans* schon jetzt durch die *α*-Zellen fast völlig getrennt, ein Verhalten, das wir bei *Ascaris* auf diesem Stadium schon vollständig erreicht sehen. Die Nachkommen von *αII* bleiben dorsal, die von *αI* ventral liegen, sie bilden zusammen einen an die *β*-Zellen anschließenden Rhombus, dessen unterer spitzer Winkel demgemäß nach links hinten gerichtet ist, während die Zelle am oberen vorderen, *αII1*, es ist, welche die *α*-Gruppe aus einander treibt. Eine andere Auffassung dieser Verhältnisse halte ich nach der Lage der Spindeln in Fig. 13 für nicht wohl möglich. Auffallend deutlich

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

treten an Embryonen dieses Alters zwei dorsale Querreihen von je drei Zellen, *βI1*, *aII1*, *bI1* und *βI2*, *aII2*, *bI2*, hervor, die sich bei *Ascaris* nicht finden, weil hier die Zellen *aII1* und *aII2* gegen die *B*-Zellen stark zurückgeschoben sind. Dementsprechend finden wir auch die *αII*-Zellen nicht hinter-, sondern neben einander angeordnet, ebenfalls im Gegensatz zu *Ascaris*. In diesem Verhalten liegt die erste Abweichung in der Zellanordnung zwischen beiden Nematoden.

Die aus der ungleichen Theilung von P_3 hervorgegangene kleine Blastomere P_4 charakterisirt von nun an die Unterseite. Auch ist fernerhin nach der charakteristischen Zellanordnung eine Unterscheidung von dorsal und ventral, vorn und hinten leicht zu machen, da sich dieselbe stets auf einer Seite unverändert wiederfindet. Vom 177zelligen Stadium an etwa bietet die Differenzirung der *E*- und der dorsalen *C*-Zellen noch bequemere Handhaben zur Bestimmung der allgemeinen Lagebeziehungen am Embryo. Wir werden diese daher von jetzt ab nicht mehr zu erörtern haben, und es wird sich im Folgenden nur noch um die Zurückführung der Zellen innerhalb der sich gleichzeitig theilenden Zellgruppen handeln.

Diese stützt sich in Fig. 16 für die *MSt*- und *C*-Zellen nicht auf Spindelbeobachtung, sondern nur darauf, dass eine andere Möglichkeit ausgeschlossen erscheint.

Die nächste Theilung betrifft wieder die *AB*-Familie, sie vollzieht sich zunächst in den Zellen der *B*-, dann auch in denen der *A*-Gruppe. Von ihren Produkten bleiben nach wie vor dorsal die Gruppen *aII*, *αII*, *bI*, *βI*, ventral *aI*, *αI*, *bII* und *βII*. Die Zellen der *B*-Familie bilden als mehr oder weniger gestreckte Längsreihen von je vier Blastomeren die Seitenränder: *bI* und *βI* der dorsalen, *bII* und *βII* der ventralen Platte. Zwischen ersteren finden wir die *aII*-Zellen als Rhombus. Die *α*-Zellen haben jetzt die Trennung der *aI*- von der *aII*-Gruppe vollendet. Die *αII*-Gruppe bildet auf der Dorsalseite vor den *aII*-Zellen einen entgegengesetzt gerichteten Rhombus. Die Gruppen *aI* und *αI* theilen sich in den vorderen Rest der ventralen Platte, jederseits ein schiefes T bildend, deren Balken in der Medianebene an einander gelegt sind, während die Stämme, von *a'I1* und *a''I1*, *α'I2* und *α''I2* gebildet, schräg nach hinten und außen zeigen. Die Zurückführung der Zellen in Fig. 17 beruht erstens auf der leichten Identificirung der ungefurchten *A*-Gruppe und der Zelle *βI2*, wodurch dorsal leicht die Zellen *βI1'* und *βI1''* als Nachkommen der Zelle *βI1* erwiesen werden. Damit ist aber für die

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

ganze linke Seite eine andere Auffassung ausgeschlossen. Rechts lässt sich aus der Lage von *b'I1* leicht seine Zusammengehörigkeit mit *bI1''* und ihre Herkunft von *bI1* folgern. Dasselbe gilt von *bII2''*, *bII2'* und *bII2*. Dann lässt sich schon aus der Lage von *b'I2* und *bI2''* zu *cI*, *aII* und *bI1* ihre gemeinsame Abstammung von *bI2* und aus der Lage von *bIII'* und *bIII1''* ihre gemeinsame Abstammung von *bII1* folgern. Diese Auffassung wird ferner unter anderen gestützt durch ein Präparat, bei dem ich nur *βI2*, *βII1* und *bII2* getheilt fand und die Tochterzellen sich genau eben so gelagert zeigten wie in Fig. 17 die von uns als solche angesprochenen Blastomeren. Vergleichen wir nun Fig. 17 mit 18, so finde ich, nachdem uns das Verhalten der *B*-Zellen bekannt ist, die Auffassung der *A*-Gruppe so natürlich, dass ich mich nach keinen anderen Beweisen umgesehen habe. Die in Figg. 15 und 16 bestehende Abweichung von den Verhältnissen bei *Ascaris* sehen wir von den Zellen *αII1* und *αII2* auf ihre Nachkommen vererbt, doch ist das Gesammtbild der Gruppe wieder ganz dasselbe wie dort. Ich werde desshalb diese unwesentliche Abweichung späterhin nicht mehr erwähnen.

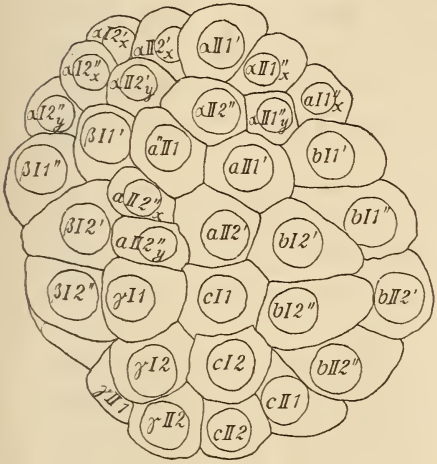
Unsere Auffassung der folgenden Furchungsvorgänge in der P_1-Klasse ergiebt sich ohne Weiteres aus den Figuren.

Bei der nun folgenden Furchung der S_1-Familie theilen sich alle ventralen *B*-Zellen quer bis auf die letzte jederseits, die sich längs theilt. Dabei bleibt jederseits die Nachkommenschaft der zweiten Zelle an der P_1-Gruppe liegen, während die anderen in flachem Bogen von den vorletzten *St*-Zellen außen nach hinten zur letzten Zelle ziehen. — Ein hier nicht reproducirter Embryo zeigt für die *βII*-Gruppe dasselbe, was die Textfig. 1 für die *bII*-Gruppe, und in *b'III1* und *bIII1''* längsgerichtete Spindeln. Hieraus ergiebt sich die Bestätigung unserer Auffassung von *βIII1''x* und *y* dann aber kann zu *βII2'y* nur *βII2'x* und zu *βII1'y* nur *βIII1'x* gehören, da die dorsalen Zellen in dieser Gegend noch in Textfig. 1 alle ungetheilt sind, also für die Zurückführung dieser Blastomeren nicht in Betracht kommen. Ganz eben so wird unsere Auffassung der *bII*-Gruppe aus Textfig. 1*b* und 2*b* erwiesen. Wie sich *bII2''* theilt, geht aus Fig. 20 und Textfig. 2*b* hervor, bei denen alle Zellen in dieser Gegend auf der dorsalen und auf der ventralen Seite übereinstimmen, nur dass sich an Stelle von *βII2''* in 20 die Zellen *βII2''x* und *-y* finden. Die neuen *B*-Blastomeren bleiben also derselben Platte zugehörig wie ihre Mutterzellen.

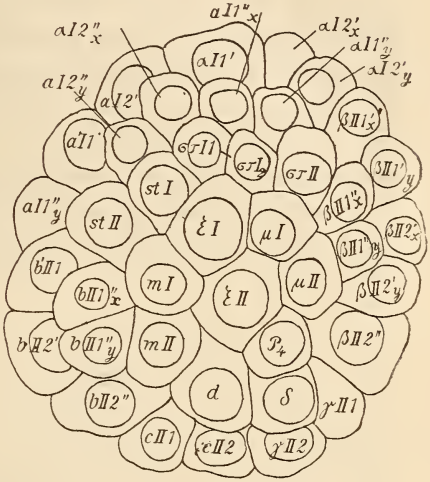
Aus Fig. 20 erhellt ferner im Vergleich mit Textfigg. 3 und 2

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

die Richtigkeit unserer Auffassung von den dorsalen *B*-Gruppen, deren unregelmäßige Lage sich schwer beschreiben lässt, die aber ihre Gesammtlage beibehalten haben, so dass sich die rechte nach

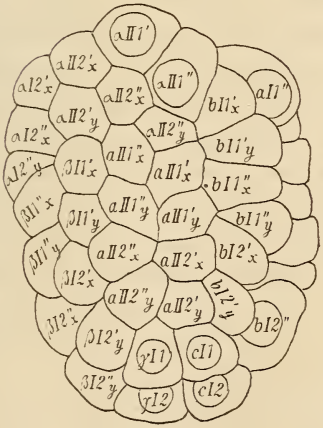


Textfig. 1*a*.

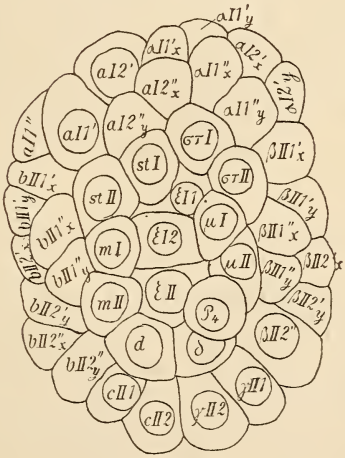


Textfig. 1*b*.

65zelliger Embryo. *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite.



Textfig. 2*a*.



Textfig. 2*b*.

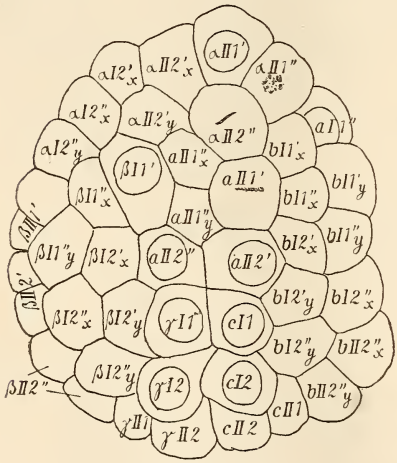
79zelliger Embryo. *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite.

wie vor viel weiter nach vorn erstreckt als die linke. Denn in Textfig. 2*a* finden wir *bI2''* noch ungetheilt, die anderen *bI*-Zellen lassen nur unsere Auffassung zu. In Fig. 20*a* und Textfig. 2*a* stimmen nun in der fraglichen Region alle Zellen, dorsale wie ven-

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

trale genau überein, statt der Zelle *bI2''* finden wir aber in 20 die Zellen *bI2''x* und *y*. Dass hier eine Verschiebung zwischen den *bI2''*- und *bI2'*-Zellen vorgegangen sei, scheint mir nicht wahrscheinlich. Für die *β*-Zellen ergiebt ein Vergleich von Fig. 3 mit Fig. 2*a*, dass die Zellen *β'I1x* und *y* der Zelle *βI1'* entsprechen. Dann spricht Textfig. 2*a* für die Zusammengehörigkeit von *βI1''x* und *y*, die dann der Lage nach von *βI1''* herzuleiten wären. Für die Beurtheilung der übrigen vier Zellen war für mich das Verhalten der zu ihnen symmetrisch gelegenen ausschlaggebend.

Unsere Auffassung der *αII*-Zellen, die zwei parallele rechts und links von der Medianebene gelegene Viererreihen bilden, wird sofort einleuchten, sie lässt sich außerdem direkt aus Figg. 3 und 1 erweisen.



Textfig. 3.
74zelliger Embryo von der Dorsalseite.

Den Rest der oberen Platte füllt die *αII*-Gruppe als ziemlich kompakte Masse. In ihr hat sich *αII2''* in eine linke vordere, die die linke *αII*-Reihe, und eine rechte hintere, die die rechte *αII*-Reihe verlängert, getheilt. Sie haben so die aus Quertheilung der Nachbarzelle $\alpha II_1''$ entstandenen Elemente von der Berührung mit der *αII*-Gruppe abgeschnitten, besonders ist *αIII''y* seitlich aus der Reihe geschoben, während *αIII''x* in deren Richtung liegen blieb. Die durch Quertheilung der Zelle *αIII'* entstandenen Blastomeren bilden die Verlängerung der mittleren linken Linie, die aus *αII2'* entstandenen sind wie die Mutterzelle nach links hinausgeschoben und bilden die vordere Fortsetzung der inneren *βI*-Reihe.

Die *αI*-Gruppe füllt die rechte vordere Partie der ventralen Platte und greift in deren Mediane über. Wie sich *αI2''* an *stI* und *στI* vorn anschloss, so finden wir die durch Längstheilung entstandenen Tochterzellen *αI2''y* vor *stI1*, *αI2''x* vor *στI1*; zwischen erstere *stII1* und *bII1'x* fügen sich die schräg hinter einander liegenden Abkömmlinge von *αI1''*. Zwischen *αI2''x* und *y* schiebt sich die linke, vor letzterer finden wir die rechte der durch Längstheilung entstandenen Tochterzellen von *αI2'*. So bilden die *αI2*-Zellen einen Rhombus,

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

eben so die *aI1*-Zellen, von denen die durch Quertheilung von *aI1''* entstandenen Zellen, rechts von *aI1'x* und *y* gelegen, mit den Zellen *aI2'x* und *y* den rechten vorderen Rand der Ventralplatte bilden. Die linke vordere Ecke der Ventralplatte wird von den *αI*-Zellen eingenommen. Entsprechend der Lage von *αI1''* vor *στI* und *στII* finden wir die Produkte ihrer Theilung schräg hinter einander, die vordere innere vor *στI2*, die hintere vor *στIII*. Seitlich daneben treffen wir schräg hinter einander die Tochterzellen von *αI2'*, mit *αI1'y* und *x* den linken Theil des ventralen Vorderrandes bildend. Von letzteren schließt sich *αI1'y* vorn zwischen *aI2''x* und *αI1''x* an, während *αI1'x* zwischen der Schwesterzelle und der *aI*-Gruppe fast völlig auf die dorsale Seite gedrängt ist. Die Nachkommen von *αI2''* finden sich dorsal, *αI2''x* über *αI2'x* und *y*, *αI2''y* über letzterer und *β'III1y*. Es bildet also die *αI2*-Gruppe am Rande einen aufrechten Rhombus, dessen hinterer spitzer Winkel oben in der Dorsalplatte liegt. Die *αI1*-Zellen dagegen bilden eine Viererreihe, die von der vorletzten *στ*-Zelle und der *βII*-Gruppe hinter und unter den *αI2*-Rhombus hindurch zur Spitze der dorsalen Platte zieht. Zum Beweise dieser Angaben gehe ich von Textfig. 1 aus. Hier finden wir beim Vergleich mit Fig. 18 die ungetheilten Zellen *α''II2*, *αIII'*, aI_1', *aI2'* und *aI1'* leicht wieder. Dadurch werden die kleinen neuen Zellen in drei Gruppen zerlegt. Eine rechte von vier Blastomeren wird von diesen Zellen und den bereits bekannten der P_1 und *B*-Gruppen völlig abgeschlossen und entspricht demgemäß den Zellen *aI1''* und *αIII''*. Von diesen vieren müssen der Lage nach *aI1''x* und *y* und daher auch *αIII1''x* und *y* zusammengehören. Da nun *α''III1x* jedenfalls von *αIII''* und *aI1''y* von *aI1''* der Lage nach stammen muss, so ist hier die Berechtigung unserer Auffassung erwiesen. (Vergl. auch Textfig. 2*a*, die keine andere Auffassung zulässt.)

Die zweite Gruppe ist die den *St*-Zellen anliegende Viererreihe, deren Zellen paarweise zusammengehören müssen und für die also unsere Deutung die einzige mögliche ist. Die dritte Gruppe besteht aus sechs Blastomeren, die an Stelle der Zellen *αI2'*, *αI2''* und *αII2'* liegen. Schon nach ihrer Lage zu den übrigen *αII*-, den *aII*- und *β*-Zellen wäre ich geneigt, *α'II2y* und *x* als Nachkommen von *αII2'* aufzufassen. Nehmen wir dies nicht an, so müsste *αI2''x* als Schwester zu *αII2'y* gehören, und dann würden *αI2''y* und *αI2'y* so wie *α'I2x* und *α'II2x* Schwesterpaare sein. Dabei könnten der Lage nach nur die beiden letzten *αII2'* entsprechen, wären aber dann durch die Nachkommen von *αI2'* von den *αII*- und *β*-Zellen abgeschnitten

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

und von diesen eigentlich ventralen Zellen ventralwärts verdrängt, was sehr unwahrscheinlich ist, besonders da andere Embryonen etwa gleichen Alters noch engeren Anschluss der Zelle *αII2'* an *αII1''* und *βI1'* zeigen als Figg. 18 oder 19; oder es müsste *αII2'x* und *α'I2x α'I2* entsprechen, die sich dann vorn zwischen *αII1'* und die Nachkommen der völlig vor ihr gelegenen Zelle *αII2'* gekeilt hätte, was nicht wohl möglich scheint. Es bleibt also nur unsere erste Annahme.

Über die Vertheilung der vier restlichen Blastomeren kann man zweifelhaft sein. Mir schien die gegenseitige Lage für unsere Auffassung günstiger, doch habe ich keine Beweise hierfür aufgesucht, da mir diese Frage nebensächlich zu sein schien. Vergleichen wir nun Textfig. 1 mit Fig. 24, so finden wir leicht die beiden ersten Gruppen wieder und müssen die zwischen ihnen gelegenen Zellen *αI1'y* und *x* und *αI2'y* und *x* mit *αI1'* und *αI2'*, wie geschehen, identificiren. Eben so erkennen wir leicht die linke Vierergruppe der *αI2*-Zellen und *αII2'x* und *y* wieder. Dass nun die Blastomeren *αII2''x* und *y* der Zelle *αII2''* entsprechen, erhellt aus Textfigg. 3 und 2. Von den übrigen vier Zellen können nur *αI1'x* zu *αI1'y* gehören und *αII1'x* zu *αII1'y*, und es müssen dann erstere beiden *αI1'*, letztere *αIII'* entsprechen.

Endlich finden sich in Fig. 20 auch die *E*- und *St*-Zellen getheilt, und zwar haben sich die *E*-Zellen quergetheilt. Die *στ*-Gruppe bildet eine Reihe, in der die Ableitung klar ist; im Rhombus rechts müssten vielleicht die Bezeichnungen *stI2* und *stIII1* vertauscht werden. Mich hat hier nur die Symmetrie geleitet. Dass hier keine Vermischung zwischen P_1- und *AB*-Zellen stattgefunden, dafür spricht Fig. 2 *b*, in der alle Zellen um die *MSt*-Familie bereits getheilt sind außer *αI1'*. Ein Vergleich mit Fig. 20 erweist dann klar, dass keine andere Auffassung möglich ist. Würde ich *stIII1* zur *AB*- oder *αI1'y* zur *st*-Familie zählen, so würde eine Deutung der Figur nicht wohl möglich sein.

Vergleichen wir nun unsere Fig. 20 mit zur Strassen's Fig. 31 so finden wir, abgesehen von der Zahl der *E*- und *P*-Zellen, in der Anordnung der P_1-Klasse die größte Übereinstimmung. Eben so finden wir die *αII*-, *αII*- und jederseits die ersten dorsalen vier *B*-Zellen völlig gleich angeordnet. Dies würde auch für die hinteren dorsalen Blastomeren der *B*-Familie gelten, wenn die *by*-Zellen in zur Strassen's Figur über die *ay*-Zellen medianwärts wegglitten. Die Anordnung der unteren *B*-Zellen bei *Cucullanus* lässt sich wohl

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

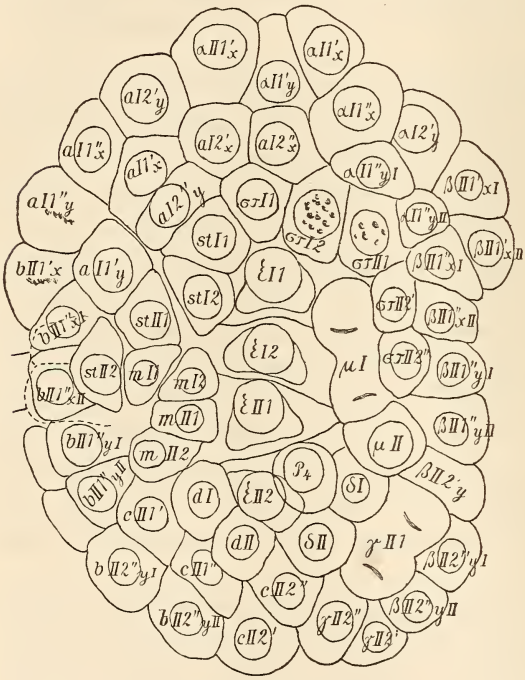
nicht leicht auf die bei *Ascaris* zurückführen. Dagegen entspricht die der *aI*-Zellen bei *Cucullanus* der der *r2*-Zellen bei *Ascaris*, die der *αI2'*-Zellen der der *l2βb*-Zellen. Die übrigen *αI*- und *l2*-Blastomeren weichen etwas in ihrer Lage ab, dadurch dass sie bei *Ascaris* mehr zusammengedrängt sind, wodurch die *l2βa*-Zellen stark vorgeschoben sind, so dass ihre vorderste Berührung mit den vorderen *l1*-(*αII*)-Zellen gewinnt, was bei *Cucullanus* nicht der Fall ist. Im Ganzen ist diese Übereinstimmung doch eine recht bedeutende im Vergleich mit der großen Verschiedenheit in der Gesammtform der Embryonen.

Wir kommen zur Beurtheilung der nun folgenden Furchung der *C*- und *D*-Zellen. Für die *d*-Gruppe geht unsere Auffassung unmittelbar aus Figg. 20 und 21 hervor, da in letzterer zu *dI* eben nur *dII* gehören kann. Für die *δ*-Zellen wird sie eben so durch einen Vergleich von Fig. 20 und Fig. 4 erwiesen, in der nach Ausweis der karyokinetischen Figur *γII1''* und *γII1'* zusammengehören. Die Beurtheilung der dorsalen *C*-Gruppe ergiebt sich ohne Weiteres aus den Figg. 20 und 21, eben so die der medioventralen. Zum Beweis für unsere Auffassung der äußeren ventralen *C*-Zellen diene die obenerwähnte Zusammengehörigkeit der beiden Zellen *γII1'* und *γII1''*, die uns nur die Nachkommen von *γII1* oder *βII2''y* repräsentiren können, wobei wir uns wohl für ersteres entscheiden müssen, besonders im Hinblick auf die rechte Seite, auf der uns gerade Fig. 21 den Vorgang zeigt, wie *cII1* vor *bII2''y* rückt, während Textfig. 4 uns denselben vollendet zeigt.

Von den nun folgenden Entwicklungsvorgängen betrachten wir zunächst die Furchung der *MSt*-Gruppe. Für die Anordnung der *m*-Zellen zeigt Fig. 21 die Richtung, in Textfig. 4 finden wir sie getheilt; sie ordnen sich dann, wie andere Präparate zeigen, neben einander an, um schließlich doch wieder mehr und mehr zusammengedrängt zu werden, besonders durch die Theilungsvorgänge der *st*-Gruppe. Dabei wird *mII1* stark aus der Reihe gedrängt. Bei *μI* zeigt uns auch Fig. 21 alles Nötige, da zu *μI1* nur *μI2* als Schwester gehören kann. Dies wird durch die Theilungsfigur der Fig. 4 bestätigt. Dann kann aber, da die Zellen *δI* und *γII1'* bereits anders bestimmt wurden, zu *μII2* nur *μII1* gehören, was ebenfalls ein Vergleich von Textfig. 4 mit Fig. 21 deutlich zeigt. Nun sind die Zellen *στII2'* und *στII2''* in Fig. 4 und *στII2* in Fig. 21 von lauter gleichgeordneten, leicht auf einander zurückführbaren Zellen umgeben, wodurch jene als Tochterzellen dieser erwiesen werden. Die Auffassung der übrigen

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

sechs *στ*-Zellen stützt ein Vergleich der Textfigg. 4 und 5, in welchen alle jene umgebenden Zellen leicht wieder erkannt werden können. Von diesen sechs Zellen kann zu *στI1′* nur *στI1″* gehören; beide sind dann als Nachkommen von *στI1* aufzufassen. Bezüglich der restlichen vier Zellen ist die Beurtheilung der etwa symmetrischen *st*-Zellen maßgebend gewesen. Zur Bestimmung letzterer gehen wir wieder von Textfig. 5 aus. Die Zellen, von denen sie dort umgeben sind, finden wir in Textfig. 4 völlig unverändert wieder, woraus sich ohne Weiteres ergiebt, dass die Zellen *stII2′* und *stII2″* von *stII2* und die fast getheilten *stII1′* und *stII1″* von *stII1* abstammen. Suchen wir uns nun diese vier Zellen in Fig. 22 wieder auf, so müssen wir *stI2′* für die Schwesterzelle von *stI2″* und beide für die Nachkommen von *stI2* halten. Nur über die beiden vordersten Zellen könnte man im Unsicheren sein. Aber glücklicherweise finde ich ein Präparat, das sonst ganz Fig. 22 gleicht, nur dass sich an *stII1′* die ungetheilte Blastomere *aI2″y* anschließt, so dass zu *stI1″* nur *stI1′* als Schwester gehören kann und beide als Nachkommen der Zelle *stI1* aufgefasst werden müssen.

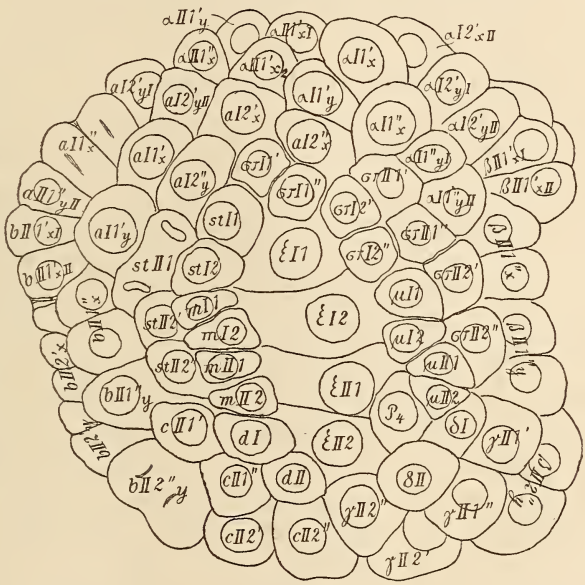


Textfig. 4.
120zelliger Embryo von der Ventralseite.

Die gleichzeitige Furchung der *AB*-Familie konnte ich ebenfalls noch verfolgen, wie die Buchstabenbezeichnungen der Fig. 22 zeigen, doch soll von einer genaueren Besprechung und Ableitung, die immer noch einige Blätter Text und mehrere Abbildungen beanspruchen würde, abgesehen werden, da diesen Verhältnissen das Interesse eines Vergleichs mit denen bei anderen Nematoden fehlt. Ich will daher nur kurz von den Hauptgruppen Einiges erwähnen.

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

Die *bII*- und *βII*-Zellen sind symmetrisch auf der ventralen Seite angeordnet. Sie erstrecken sich gleich weit nach vorn und sind beide vorn durch einen Keil von *A*-Zellen von der *MSt*-Gruppe abgedrängt. Sie werden jederseits am Rande der dorsalen Platte sichtbar, und nur die *1″x*-Zellen sind jederseits auf die letztere übergetreten, von den dorsalen *B*-Zellen sind nur die hinteren, etwa die *2*-Zellen, symmetrisch geordnet. Die vordere Gruppe ist rechts langgestreckt und erreicht fast den Vorderrand, die linke ist kürzer und breiter und erreicht fast die Medianebene. Demgemäß lässt sich die



Textfig. 5.
165zelliger Embryo von der Ventralseite.

aII-Gruppe zwar noch als in der Mitte der dorsalen Platte gelegen bezeichnen, doch ist der größere vordere Theil stark nach rechts hinüber gedrängt, nur jederseits die zwei bis drei hintersten Zellen sind symmetrisch zur Medianebene gelegen zu nennen. Die *αII*-Gruppe trennt mit Hilfe der vorderen *bI*-Zellen nach wie vor die beiden großen Gruppen der *a*-Zellen. Sie füllt den vorderen Theil der dorsalen Platte, auch die drei vordersten ventralen Randzellen bildend, während von links die *αI*-Gruppe mit sechs Zellen auf die dorsale Platte übergreift. Dafür hat die *a1*-Gruppe ventral das größere Gebiet. Keine von ihren Zellen kann man als ganz der

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

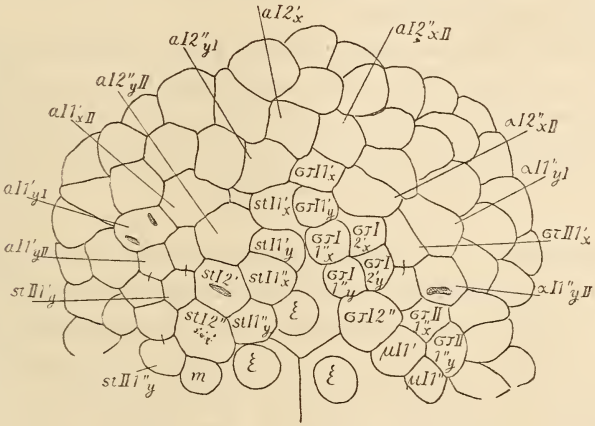
Dorsalplatte angehörig bezeichnen; dafür aber greift sie ventral, besonders am Rande der *MSt*-Familie vor dieser weit nach rechts über.

Die sich jetzt vollziehende Theilung ist verhältnismäßig leicht zu verfolgen, da sie nur wenig Zellen, die *C*- und die *D*-Familie, betrifft, die diesen anliegenden Zellen aber völlig unverändert bleiben. So sind in Fig. 23 *a* die dorsalen zwölf neuen *C*-Zellen nur von bekannten Blastomeren umgeben. Wir haben hier diejenigen als Tochterzellen einer Furchungskugel des vorigen Stadiums aufgefasst, die an deren Stellen liegen. Dafür, dass auf der ventralen Seite die *D*-, *cII1*- und *γII1*-Zellen jederseits zu zwei parallelen Reihen angeordnet sind, spricht ein hier nicht abgebildetes Präparat, indem die Zellen *cII2'*, *cII2''*, *γII2'*, *γII2''*, *cII1'* und *cII1''* ungetheilt sind, an Stelle der *2d*-Zellen der Fig. 22 aber eine Reihe von vier Blastomeren liegt, was für die Zellen der *d*- und der *cII1*-Gruppe unsere Auffassung beweist. Die *δ* und *γII1* Zellen sind in dieser Figur zu zwei Viererreihen angeordnet, was im Vergleich mit Fig. 23 auch unsere Auffassung dieser Zellgruppen höchst wahrscheinlich macht, eine Wahrscheinlichkeit, die durch einen Vergleich mit Fig. 24 zur Gewissheit erhoben wird. Die einzig mögliche Auffassung der *cII2*- und *γII2*-Zellen ergiebt sich dann von selbst.

Unsere Auffassung der folgenden Fig. 24, an und für sich wohl schon plausibel, wird gestützt durch andere Präparate, von denen eines, welches uns *μII2* fast getheilt, *μIII1* getheilt zeigte, und in den übrigen ungetheilten *MSt*-Zellen nur in *mI2* durch eine Spindel eine unserer Fig. 24 völlig entsprechende Theilungsrichtung verrieth, für die Beurtheilung der linken Seite wichtig ist. Denn nachdem uns dadurch die sichere Bestimmung der Zellen *μII2'* und *μII2''*, *μIII1'* und *μIII1''* ermöglicht ist, erkennen wir leicht, dass zu *μI2''* nur *μI2'* in Fig. 24 gehören kann und dies Schwesternpaar uns die Nachkommen der Zelle *μI2* repräsentiren muss. Die Auffassung der Zellen *μI1'* und *μI1''* als zusammengehörig und als Tochterzellen von *μI1* stützt sich nur auf die Verhältnisse der ihnen symmetrisch rechts gelegenen Zellen *mI1'* und *mI1''*. Für die *m*-Zellen ist ein anderes hier ebenfalls nicht wiedergegebenes Präparat zur Bestimmung wichtig, welches rechts dieselben Verhältnisse wie Fig. 24 zeigt, nur dass die Zelle *mI2* noch ungetheilt ist. Aus diesem Präparat ist sofort die paarweise Zusammengehörigkeit der *m*-Zellen in der Weise, wie sie unsere Fig. 24 ausspricht, zu erkennen, und eine andere Zurückführung der Schwesternpaare auf die in Fig. 23 gegebenen Verhältnisse ist dann undenkbar.

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

Die Begründung der in Fig. 25 gegebenen Auffassung der Theilungsvorgänge in der *st*- und der *στ*-Familie, zu der wir jetzt zum Schlusse übergehen, beruht hauptsächlich auf der Textfig. 6. Von dieser müssen wir daher ausgehen. Haben wir in ihr, was nicht schwer ist, die ungetheilten Zellen bestimmt, so erkennen wir sofort, dass zu *στI1'x* *στI1'y* gehören muss, und dass dieses Schwesternpaar dann nur von der Zelle *στI1'* herkommen kann. Dann muss auch die Zelle *stI1'x* zu *stI1'y* als Schwesterzelle gehören, und wir müssen beide auf die in Fig. 24 in derselben Lage befindlichen Blastomere *stI1'* zurückführen. Daraus folgt sofort ein Gleiches für die Zellen *stI1''x* und *stI1''y* der Fig. 25 und *stI1''* der Fig. 24.



Textfig. 6.
Vorderende eines ungefähr 220zelligen Embryo von der Ventralseite.

Eben so kann zu *stIII1'x* nur *stIII1'y* gehören, und beide müssen dann ihrer Lage zwischen *aI1'y*$_I$ und *stI2'* nach der Zelle *stIII1'* in Fig. 24 entsprechen. Links muss die Gruppe *στI1''x* und *y*, *στI2'x*, *στI2'y*, *στIII1'x* und *στIII1'y* den drei Zellen *στI1''*, *στI2'* und *στIII1'* der Fig. 24 entsprechen. Von letzteren ist uns aus dieser Figur schon die Theilungsrichtung der Zelle *στIII1'* bekannt, und wir werden daher leicht in den Zellen *στIII1'x* und *y* ihre Nachkommen erblicken, zumal keine andere Zelle vorhanden ist, die verändernd auf die Lage der letzteren hätte einwirken können. Für *στI2'* beweist eine karyokinetische Figur in einem anderen Präparat etwa die gleiche Theilungsrichtung, woraus die Berechtigung unserer Auffassung für die Zellen *στI2'x* und *στI2'y* und damit auch für *στI1''x* und *y* folgt. Ganz dem entsprechend finden wir alle diese Zellen in Fig. 25 wieder,

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

nur dass sich die Blastomeren *stI2″*, *stI2′* und *στI2″* ebenfalls getheilt haben, die zu bestimmen aber keinerlei Schwierigkeiten macht. Für die Theilungsrichtung von *στII2″* fand ich in einem Präparate eine Kerntheilungsfigur als Beleg. Für *stII2′*, *stII2″* und *στII2′* konnte ich meine Auffassung durch den Vergleich von Präparaten stützen, die alle umliegenden Zellen getheilt oder fast getheilt zeigten, darin sich aber unterschieden, dass sich in dem einen eine oder zwei der in Frage kommenden Zellen noch ungetheilt erhalten hatten, während sich in dem anderen an ihrer Stelle zwei hinter einander liegende kleine Blastomeren fanden.

Eine nähere Begründung für meine Bezeichnung der vor der *MSt*-Gruppe gelegenen Zellen der *AB*-Familie hier auszuführen, muss ich für völlig zwecklos halten.

Mit diesem Stadium haben wir bei unserer näheren Begründung das letzte im vorigen Theile der Arbeit Besprochene erreicht. Ich schließe daher diesen Theil ab, indem ich noch einen Rückblick auf den Theilungsrhythmus werfe, um dann noch Einiges über die nächsten Furchungen bis zur Gastrulation anzufügen.

Die Betrachtnng des Theilungsrhythmus wollen wir an der Hand des im Eingange gegebenen schematischen Stammbaumes der Zellen ausführen. Derselbe ist so angelegt, dass die gleichzeitig sich vollziehenden Theilungsvorgänge auf die nämliche Horizontallinie eingetragen sind, die ungleichzeitigen in verschiedener Höhe stehen und zwar so, dass die vertikalen Abstände den zeitlichen Unterschieden entsprechen. Der Augenblick der einzelnen Furchungen, resp. der zeitliche Mittelpunkt bei den Furchungen ganzer Gruppen, ist mit den Buchstaben der dabei entstehenden Blastomeren bezeichnet, und, damit der oben angegebene Grundplan des Stammbaumes erreicht würde, bezogen auf die zeitlich nächste Furchung der *AB*-Familie, in eine Tabelle eingetragen, welche dadurch gewonnen ist, dass die Klüftungen letzterer Familie, die ich, einschließlich der ersten Theilung des befruchteten Eies, als Hauptfurchungen bezeichnen will, der Reihe nach von oben nach unten in gleichen Vertikalabständen eingetragen und durch römische Ziffern ausgezeichnet sind.

Aus dieser Tafel ersehen wir, dass wie bei anderen Nematoden schon bei der zweiten Theilung beide Blastomeren sich nicht gleichzeitig furchen, sondern die größere Schwester S_1 der kleineren voraneilt. Doch ist der Zeitunterschied nicht immer genau der gleiche, sondern ich konnte an den Kernverhältnissen konstatiren, dass die

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

dritte Theilung, die der Zelle P_1, schon während der zweiten ziemlich weit vorgeschritten sein oder auch erst nach deren Vollendung beginnen kann. Zeigen auch die nächsten Theilungen keine so großen Unregelmäßigkeiten, sondern fast stets ruhende Kerne in den übrigen Zellen, so muss doch bedacht werden, dass ein Embryo mit zwei oder vier ruhenden Kernen in den Nachkommen von P_1 kein Anzeichen dafür mitbringt, wie lange dieselben sich in diesem Zustande befinden. Schon desswegen ist an konservirtem Material eine genaue Beurtheilung der zeitlichen Verhältnisse ausgeschlossen. Gleiche Unregelmäßigkeiten sind an *Ascaris megalocephala* beobachtet (zur Strassen 1896).

Ziemlich gleichzeitig in allen Gliedern der S_1-Familie vollziehen sich die Furchungen von vier zu sechs und acht zu zwölf Zellen. (Es ist immer die Gesammtzellenzahl des Embryo gemeint.) In den beiden folgenden Furchungen, von 15 zu 23 resp. 24 und von 28 zu 44 Zellen ist ein entschiedenes Vorauseilen der hinteren Gruppe in dieser Familie bemerkbar, das aber weiterhin an Deutlichkeit mehr und mehr verliert. Im Ganzen sehen wir hier also nach der ersten Theilung der S_1-Familie keine neuen Differenzirungen eintreten, wesswegen denn auch gerade diese Zellgruppe vorzüglich zum Maßstab geeignet schien. Erst in der vorletzten (IX.) Hauptfurchung zeigt sich eine neue Unregelmäßigkeit in dem konstanten Zurückbleiben einer Gruppe von hinteren Zellen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in der zweiten Hauptgruppe. War die erste Verschiebung gegen die bei vielen anderen Thieren übliche normale Theilungsfolge, welche die Reihe 1, 2, 4, 8 etc. für die Zahl der Blastomeren ergiebt, gleich bei der zweiten Theilung zu Stande gekommen, so lässt schon die zweitnächste Furchung (von sechs zu acht Zellen) eine neue Differenzirung entstehen, indem wieder die somatische Zelle (S_2 = *EMSt*) der Propagationszelle ein wenig vorauseilt. Dieser Unterschied in der Furchungszeit zwischen den S_2- und P_2-Zellen ist bei ihrer nächsten Klüftung (von 12 zu 16 Zellen) noch erheblicher, doch wird er dadurch verborgen, dass wieder innerhalb eines jeden der beiden Schwesternpaare eine so erhebliche neue Rhythmusverschiebung eingetreten ist, dass die Theilung der zweiten S_2-Zelle *E* mit der der ersten P_2-Zelle S_3 oder *C* zeitlich zusammenfällt. Die Klüftung von P_3 geschieht erst viel später. Denn während bisher alle Verschiebungen des Theilungsmomentes sich auf den Zeitraum zwischen je zwei Hauptfurchungen beschränkten, dürfte die Theilung der dritten Propagationszelle meist erst nach der

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

nun folgenden Furchung der *AB*-Familie stattfinden, obwohl sie genealogisch mit den Zellen auf einer Stufe stehen, die sich in der dieser vorangehenden Hauptfurchung getheilt haben. Dass sie sich auch gerade während der fünften Hauptfurchung theilen kann, sahen wir aus Fig. 14.

Die eben besprochene Theilung ist für unsere Betrachtung besonders wichtig. Wir wollen daher mit ihr zusammen gleich die weiteren Schicksale der einzelnen Familien besprechen. Die erste Theilung der *C*-Zelle und auch alle folgenden Furchungen dieser Gruppe fallen genau wie ihre Entstehung selbst mitten zwischen zwei Hauptfurchungen. Dieselbe hat also gleich lange Ruhezeiten, wie die Nachkommen der ersten Ursomazelle und ist die einzige in der das durch die Theilungen von zwei zu vier Zellen entstandene Verhältnis zwischen beiden Hauptgruppen gewahrt bleibt, sowohl in Bezug auf die Zeit als auch, was die Zahl der Blastomeren betrifft. Denn vor jeder Hauptfurchung umfasst die *C*-Familie ein viertel so viel Blastomeren als die *AB*-Familie. Es würden also, wenn alle vier genealogisch gleichwerthigen Gruppen sich eben so theilten, kurz vor jeder Haupttheilung in beiden Hauptgruppen gleich viele Blastomeren vorhanden sein.

Ich will hier gleich die S_4- oder *D*-Familie anschließen, deren Stammmutter erst bei dieser Theilung aus der Propagationszelle P_3 hervorgeht. Während einer Ruhezeit der *AB*-Familie, wenigstens in den meisten Fällen entstanden, theilt sie sich regelmäßig das erste Mal auch während einer solchen zugleich mit der *C*-Familie, mit der sie nun völlig Schritt hält. Dabei ist aber zu bemerken, dass sie hinter jener ihrem genealogischen Werthe nach um eine Theilung zurück ist. Denn genealogisch steht sie mit den Zellen *c* und γ auf einer Stufe, und eben so die aus ihnen hervorgehenden Gruppen, thatsächlich enthält aber die *D*-Familie immer nur halb so viele Blastomeren wie die *c*- oder die γ-Gruppe.

Die Schwesterzelle von *D*, P_4, geht ihren eigenen langsamen Schritt und theilt sich nur noch einmal während der uns beschäftigenden Entwicklungsperiode.

Ebenfalls langsam, wenn auch nicht so wie die Geschlechtsanlage, furcht sich die Entodermanlage. Fiel die eben beschriebene Klüftung derselben hinter die vierte Hauptfurchung, so trifft die folgende mit der siebenten zusammen. Die nächste vollzieht sich nach der achten Haupttheilung zugleich mit der entsprechenden Klüftung der *C*-Familie und die letzte ebenfalls zugleich mit einer solchen nach der neunten

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

Hauptfurchung. Dabei zeigen die einzelnen Zellen der Entodermanlage unter sich eine merkwürdige Unregelmäßigkeit im Zeitpunkt der Theilung.

Gegenüber dieser Langsamkeit und Gleichförmigkeit bieten die *MSt*-Zellen ein völlig anderes Bild. Bei ihnen bildet sich bei der nächsten Theilung eine neue Differenzirung aus. Wir sahen bei der Furchung, von welcher wir hier ausgehen, aus der Zelle *MSt* zwei zur Medianebene symmetrisch gelegene Blastomeren, eine rechte und eine linke, entstehen. Beide theilen sich nun wieder zugleich mit den *C*-Zellen je in eine vordere und eine hintere Blastomere. Von diesen gewinnen nun schon bei ihrer nächsten Furchung die vorderen einen Vorsprung vor den hinteren. Diese Theilung der *st*- und *στ*-Zellen fällt noch zwischen zwei Hauptfurchungen, die sechste und die siebente, die nächste aber schon dicht hinter die letztere, die darauf folgende Theilung fällt bereits vollkommen mit der achten Haupttheilung zusammen und mit der neunten die letzte von uns bisher erwähnte, ja diese scheint im Ganzen sogar noch etwas früher sich zu vollziehen.

Eben so viel langsamer, wie jene schneller sich furchen, theilen sich die *m*- und *μ*-Zellen. Ihre erste Theilung fällt etwas nach der ersten Theilung jener zwischen die sechste und siebente Hauptfurchung, ihre zweite Klüftung weit hinter die zweite der *st*- und *στ*-Zellen, fast mit deren dritter und der achten Hauptfurchung zusammen, die folgende endlich ebenfalls fast mit der vierten Theilung jener Zellen und der neunten Hauptfurchung zusammen.

Zum Schlusse sei noch das Folgende bemerkt: Die hier überall als gleich angenommenen Ruhepausen der ersten Hauptgruppe scheinen mir nicht gleich lang zu sein, sondern ich möchte glauben, dass die Zeiten zwischen dem Ende einer Hauptfurchung und dem der nächsten langsam wachsen. Ich schließe dies aus dem häufigeren Vorkommen der älteren Stadien, eine Beobachtung, die ich erst an dem völlig konservirten und gefärbten Material gemacht habe, die also durchaus nicht über allen Zweifel erhaben ist. Es würden dann die Ruhepausen der übrigen Familien als in dem gleichen Maße wachsend sich ergeben. Zweitens reißt mit der großen Zellenzahl auch eine große Unordnung ein, ein Umstand, der ganz dem Satze entspricht, dass »die zeitliche Konkordanz zweier Furchungszellen abhängig ist von dem Grade ihrer Verwandtschaft« (zur Strassen 1896) (zeitliche Konkordanz nennt dieser Autor »die festere oder losere Beziehung zwischen den Theilungsterminen zweier beliebiger Blasto-

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

meren«). Es dauert verhältnismäßig lange, bis alle Elemente einer Familie gefurcht sind, dabei halten sie unter einander keine bestimmte Reihenfolge inne und von nahen Verwandten theilt sich oft die eine lange vor der anderen. Dies finden wir besonders bei den Hauptfurchungen ausgeprägt, bei deren letzten es oft so stark ist, dass sie noch nicht beendet sind, wenn sich in den *C*- und *D*-Zellen schon wieder karyokinetische Figuren zeigen. In alledem ist ganz wie bei *Ascaris* bei verschiedenen Objekten nicht die mindeste Übereinstimmung zu finden, bis auf jene oben erwähnte noch näher zu besprechende Verzögerung der Zelltheilung am dorsalen Hinterende. Immerhin sind diese individuellen Verschiedenheiten nicht so groß wie bei *Ascaris*.

Z. B. theilt sich die P_4-Zelle bei *Cucullanus* fast stets genau gleichzeitig mit der Entodermanlage zwischen der achten und neunten Hauptfurchung. Wenigstens fand ich nie Embryonen mit acht *E*-Zellen, die nicht zwei Propagationszellen zeigten und nie solche mit zwei Propagationszellen, die nicht wenigstens in einer *E*-Zelle bereits Theilungsvorgänge erkennen ließen.

Zweierlei fällt bei den eben reichlich ausführlich besprochenen Verhältnissen auf. Das Erste ist ein rein chronologisches Moment. zur Strassen fand bei *Ascaris*, dass die Furchungsenergie der einzelnen Zellgruppen zumeist von der der übrigen verschieden ist, innerhalb derselben Zellgruppe aber für alle auf einander folgenden Furchungen dieselbe bleibt. Letzteres führt er auf die Vererbung der Theilungsenergie von der Mutterzelle auf die Tochterblastomeren zurück. Wenn nun diese Angaben im Allgemeinen auch bei *Cucullanus elegans* zutreffen mögen, abgesehen natürlich davon, dass man an konservirtem Material überhaupt nur ein konstantes Verhältnis der Zeitdauer zwischen den gleichzeitigen Ruhepausen der verschiedenen Zellfamilien nachweisen kann, nicht aber die gleiche Zeitdauer für auf einander folgende Ruhepausen, so finden wir bei diesem Nematoden doch auch einige Abweichungen von obiger Regel, eine kleinere bei den *m*-, den *μ*-, den *st*- und den *στ*-Zellen, eine bedeutendere in der *E*-Gruppe. Daher konnte ich mich von der Erblichkeit der Theilungsenergie im Sinne zur Strassen's nicht überzeugen, besonders da jene frühe Abweichung der *E*-Blastomeren von ihrem späteren Theilungsrhythmus, welche sich bei *Ascaris* nicht findet, in einer Zeit auftritt, in der sich bei *Cucullanus* die Plattenform ausbildet. Diese Abweichung scheint mir daher dem eigenartigen gesetzmäßigen Theilungsrhythmus eher eine Bedeutung für

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

die Ökonomie der embryonalen Entwicklung zuzusprechen, als dass er der Ausdruck eines so einfachen Gesetzes wäre, wie zur Strassen annimmt.

Vielleicht lässt sich diesem Grunde noch ein zweiter Umstand hinzufügen. Wenn wir nämlich die typische Theilungsgeschwindigkeit einer jener Zellen betrachten, aus denen erst durch Theilung die Anlagen zweier Familien mit verschiedener Theilungsenergie hervorgehen sollen, z. B. P_3 oder *mst*, so finden wir, dass diese verschiedenen Theilungsenergien der neu entstandenen Familien als Mittelwerth doch wieder eine Furchungsgeschwindigkeit ergeben, die ungefähr der der gemeinsamen Mutterzelle gleich ist. Zwei solche Mutterzellen, oder noch mehr als zwei Familien, die von derselben Zelle abstammen, ergeben wieder als Mittel ihrer specifischen Theilungsgeschwindigkeiten ungefähr die jener gemeinsamen Großmutterzelle und so fort. Bei der Bestimmung dieses Durchschnittes müssen natürlich die einzelnen Zellfamilien verschieden gewerthet werden, entsprechend ihrer Stellung im Stammbaum, z. B. ist die *C*-Familie der *D*- plus der *P*-Gruppe gleichwerthig.

Für diese Regel, die mir bei *Cucullanus* im Allgemeinen eben so gültig zu sein scheint, wie jene von der Gleichheit der Theilungsgeschwindigkeit bei auf einander folgenden Furchungen derselben Gruppe, geben uns die *m*- und *st*-Zellen ein einfaches Beispiel. Von diesen eilen nämlich die *st*-Zellen alsbald nach der Theilung von *mst* gegenüber dem früheren Furchungsrhythmus etwa eben so viel voran, als die *m*-Zellen zurückbleiben. Anders könnte man dies Verhalten noch so ausdrücken: Eine Mutterzelle mehrerer Zellfamilien hält mit ihrer Theilungsgeschwindigkeit ungefähr die Mitte zwischen den Theilungsenergien der Zellfamilien, die aus ihr hervorgehen sollen. Dass dies sehr zweckmäßig ist, versteht sich. Neben einer solchen teleologischen oder phylogenetischen Erklärung ist aber eine causale oder in diesem Falle entwicklungsmechanische für diese Thatsache, wenn nicht erforderlich, so doch an sich nicht ausgeschlossen. Sie hier zu geben ist mir natürlich auf diese wenigen Thatsachen hin nicht möglich.

Aus diesem Verhalten würde nun auch das gewöhnliche Verhalten von Mutter- und Tochterzellen, wenn alle derselben Familie angehören, als specieller Fall hervorgehen, dass nämlich in auf einander folgenden Furchungen die Theilungsgeschwindigkeiten innerhalb derselben Familie ungefähr konstant bleiben. Wenn zwischen zwei Tochterzellen einer und derselben Zelle kein Unterschied in der

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

typischen Theilungsgeschwindigkeit besteht, was ja bei Zellen derselben Gruppe der Fall ist, so muss auch die specifische Geschwindigkeit der Mutterzelle als Mittel zwischen gleichen Größen die gleiche sein. Letzteres erklärt zur Strassen, wie wir sahen, aus der Vererbung von Zelle zu Zelle. Das Verhalten aber, von dem wir hier ausgingen, auf diese Grundlage zurückzuführen, dürfte äußerst schwierig sein. Übrigens erscheint diese Mittelgeschwindigkeit der Mutterzellen zweier Familien noch bedeutsamer, wenn wir bedenken, dass ihr zu Liebe die im zwölfzelligen Stadium gewonnene geometrische Symmetrie sofort wieder verlassen wird.

Der zweite auffallende Punkt ist folgender. Bei fast allen Thieren, bei welchen wir inäquale Furchung finden, theilen sich die kleinen Blastomeren zuerst. Das umgekehrte Verhalten treffen wir bei *Ascaris* (Boveri 1899, zur Strassen 1896) und *Rhabditis* (Ziegler 1895). Ähnlich ist es bei *Strongylus paradoxus*, bei welchem wir zwar die kleinen Zellen sich wie gewöhnlich zuerst theilen sehen, die größere aber nur durch den Dotterreichthum so angeschwollen ist, so dass sie an Menge des Plasma selbst, absolut genommen, hinter der kleineren zurücksteht (Spemann 1895). Auf alle drei Fälle passt die gewöhnliche Erklärung, dass es die Dottermengen seien, die, als todte Masse mitgeschleppt, eine Last für die Zelle seien, welche sie an rascher Theilung hindere. Bei *Cucullanus elegans* finden wir nun dasselbe Verhalten, wie in den beiden ersten Fällen, bei *Ascaris* und bei *Rhabditis*, doch sind hier die Verhältnisse besonders auffallend, denn die Zelle, die sich zuerst theilt, übertrifft die zweite oft bis um das Vierfache an Größe. Hier aber lässt sich die Schuld nicht auf den Nahrungsdotter wälzen, denn von dem finden wir bei *Cucullanus* jedenfalls äußerst wenig. Was nun? Über den Causalzusammenhang stehen wir auch hier vor einem Räthsel. Wir könnten die Beschaffenheit des in der zweiten Zelle enthaltenen Keimplasma als verzögerndes Moment ansehen, aber leider findet auch das ein Hindernis. Wir treffen nämlich während der Furchung des *Cucullanus* mehrfach auf inäquale Theilungen, und jedesmal ist es die größere Zelle, die mit der Theilung voraneilt. Dies trifft nicht nur die Theilungen an der Keimbahn, durch die die Ursomazellen entstehen, sondern auch die Theilung der *EMSt*-Zelle, wo, wie gesagt, der Dotterreichthum nicht als Grund angeführt werden kann. Andererseits ist der Unterschied in der Furchungsgeschwindigkeit nach der Abtheilung von der Keimreihe am geringsten zwischen der zweiten Ursomazelle und ihrer Schwester, der zweiten Propagationszelle, ganz

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

entsprechend den mittleren Theilungsgeschwindigkeiten der aus ihnen hervorgehenden Gruppen, und hier finden wir denn auch einen verhältnismäßig sehr geringen Größenunterschied. Es besteht also zwischen Furchungsgeschwindigkeit und Zellgröße bei *Cucullanus* eine enge Beziehung, ob auch ein innerer Zusammenhang, muss unentschieden bleiben. Immerhin ließe sich ein solcher nach den Anschauungen zur Strassen's über die Ursachen der verschiedenen Theilungsgeschwindigkeit sehr wohl denken. Dieser Autor nimmt an, dass »für jede besondere Kategorie von Kernen ein Endzustand hinsichtlich der Größe und Chromatinbeschaffenheit« bestehe. »Sobald der Kern diesen Zustand erreicht hat, ist für ihn der Moment einer neuen Theilung gekommen.« Wachsthum und Ernährung sei aber dasselbe, und daher der Augenblick der Kerntheilung auch (wenn auch nur zum Theil) von den Ernährungsbedingungen abhängig. Da nun der Kern die zu seiner Ernährung nöthigen Stoffe nur aus dem Plasma erhalten kann, dürfte der Kern, der in einem größeren Plasmahaufen liegt, auch die günstigeren Ernährungsbedingungen haben. Auf eine nähere Erörterung der zur Strassen'schen Vermuthungen, die eben so schwer zu widerlegen, wie zu beweisen sein dürften, kann ich hier nicht eingehen, da ich einschlägige genaue Untersuchungen zu machen nicht Gelegenheit fand.

Kehren wir nun zu unserer Tabelle zurück! Wir sahen neben der in Fig. 25 dargestellten Theilung der *MSt*-Familie die neunte Hauptfurchung sich vollziehen. Bei derselben bleibt eine hintere dorsale Gruppe, die Zellen *aII2'yII*, *bI2''yI*, *bI2''yII* und *bI2''xII* rechts und *αII2''yII*, *βI2'yI*, *βI2'yII* und *βI2''xII* links nebst den sich ihnen nach vorn besonders am Rande anschließenden Zellen recht lange unverändert zurück, so dass sie sich zum Theil noch während der nächsten Furchung ungetheilt zeigen. Diese wäre wieder nach dem bisherigen Rhythmus zunächst für die *C*-, *D*- und *E*-Zellen zu erwarten. Letztere theilen sich in der That alle, eben so auch wohl die *D*-Zellen, wie ich nach Theilungsfiguren und dem späteren Aussehen dieser Gegend annehmen muss. Auch in den angrenzenden *cII1*-, *γII1*-Zellen traf ich Kerne mit karyokinetischen Figuren, eben so in den *cII2*- und *γII2*-Zellen der anderen Hälfte der ventralen *C*-Gruppe. Fig. 26 z. B. scheint mir eine andere Deutung nicht zuzulassen. Dagegen muss ich behaupten, dass die dorsale *C*-Gruppe zunächst ungefurcht bleibt, da ich deren Zellen ihr Verhalten zu einander und zu den umliegenden *AB*-Zellen keineswegs ändern sah.

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

Nun wäre wieder eine Furchung der *AB*- und *MSt*-Familie zu erwarten. In der That fand ich gleich nach diesen Vorgängen zuerst in der *m*- und *μ*-Region, dann in dem ganzen Gebiet der oben genannten Familien karyokinetische Figuren, nur nicht in denselben dorsalen Zellen am Hinterende, deren vorige Furchung sich schon so sehr verzögert hatte. Hieraus und aus der Anordnung derselben während und nach den vorliegenden Klüftungsvorgängen möchte ich schließen, dass sie ungetheilt bleiben. Es folgt nun im Entoderm keine Theilung mehr, eben so wenig eine Theilung der dorsalen *C*-Zellen. Ob sich die *CII*- und *D*-Zellen noch einmal furchen, konnte ich nicht entscheiden. Eine fernere Klüftung der *AB*- und *MSt*-Zellen hingegen scheint mir unwahrscheinlich, da die vorher besprochene derselben Familien dann völlig in sie übergehen müsste, in welchem Falle ich natürlich ohne genaue Verfolgung der einzelnen Zellen die beiden Furchungen nicht zu trennen vermöchte, was ich aber in dem ganzen bisherigen Entwicklungsgang nicht getroffen habe. Auch scheint mir die schließliche Zellenzahl, die ich natürlich, wenn auch an der Hand einer Zeichnung, nur schätzen konnte, nicht dafür zu sprechen. Die zehnte schon unvollständige Hauptfurchung sehe ich mithin als die letzte Furchung des Embryo an. Während und gleich nach derselben beginnt und vollendet sich die Gastrulation.

Gastrulation und Keimblätterbildung.

I. Beobachtungen.

Wenige Worte werden genügen, das Darzustellende vorzubereiten. Ich erinnere zunächst an das bei Besprechung von Fig. 16 über die Gestalt des Embryo Gesagte. Die Zellen sind nach jenem Stadium viel zahlreicher und viel kleiner geworden. Dadurch hat sich die absolute Höhe des Embryo, seine dorsoventrale Achse, immer verringert, die absolute Länge und Breite stets vergrößert, die Form der zweischichtigen Platte immer deutlicher ausgebildet. Selbst in Embryonen, wie Fig. 25 einen darstellt, konnte ich bei verschieden hoher Einstellung des Mikroskopes nirgends mehr als zwei Zellen über einander finden. Nur die Ränder machen davon natürlich eine Ausnahme. Dabei bleibt die Gestalt der Embryonen lange Zeit völlig flach und ein optischer Durchschnitt zeigt ganz das Bild von Bütschli's Fig. 2. Doch schon auf dem in Fig. 23 dargestellten Stadium zeigt sich oft eine Krümmung von vorn nach hinten, die während der Gastrulation zunimmt (vgl. Fig. 27 u. 34).

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

Unterdessen haben sich bereits vor dem Stadium der Fig. 23 Erscheinungen am Embryo bemerklich gemacht, die nicht einfache Zelltheilungen, sondern Differenzirungsvorgänge an einzelnen Zellgruppen sind und die Gastrulation vorzubereiten scheinen. Schon auf dem Stadium Fig. 22 zeigt uns die Entodermanlage besonders große, und, wie ich hinzufügen muss, wenig färbbare Zellen. Es ist, als wenn das dunkle Innenplasma immer mehr an Umfang abgenommen habe und nun nur auf einen kleinen unregelmäßigen Bezirk um den Kern beschränkt sei. Letzterer ist besonders groß, zeigt einen deutlichen Nucleolus und überwiegend randständiges Chromatin. Zwar erscheinen die *E*-Zellen nach der nächsten Theilung kleiner und weniger von der Umgebung verschieden (Fig. 23), aber alsbald gewinnen sie an Größe, Aussehen und Kernbeschaffenheit das alte Verhältnis zu den seitlich und vorn anliegenden Gruppen wieder (Fig. 24), und büßen es auch bei der nächsten Theilung nicht mehr ein, ihrer letzten vor Beginn der Gastrulation, während welcher sie sich mehr und mehr in der angegebenen Richtung differenziren.

Ähnliche Veränderungen greifen auf der dorsalen Seite des Embryo Platz. Hier betreffen sie die *C*-Gruppe und die angrenzenden Zellen der *AB*-Familie. Diese sehen wir schon auf und gleich nach dem Stadium der Fig. 22 in ähnlicher Weise umgebildet wie die Entodermanlage, dadurch, dass die äußere helle Plasmaschicht gegen die innere sehr an Volum zunimmt und die ganze Zelle wächst. Die erstere Differenzirung geht selbst nach der nächsten Theilung der *C*-Zellen nicht wieder verloren, sondern nimmt rasch zu, letztere wird nach derselben bald wieder erreicht. Beide Erscheinungen sind in den Nachbarzellen unterdessen so stark ausgebildet, dass sie durch die nun folgende Theilung derselben nur etwas herabgemindert werden, um bald wieder den alten Umfang anzunehmen. Während dieser Vorgänge sind die Kerne der betreffenden Zellen ebenfalls stark gewachsen und zeigen große deutliche Nucleoli, die in den kleinen Kernen der umgebenden Zellen nur schwer wahrzunehmen sind. Nun unterbricht in dieser Region des Embryo, wie ich wahrscheinlich zu machen versucht habe, keine Zelltheilung mehr den Fortgang der besprochenen Differenzirung. Wir sehen die Zellen auf dem hinteren Rücken immer größer und heller werden und sich in bestimmter Weise gruppiren. Ihre Schicksale nach dem in Fig. 27 gegebenen Stadium zeigt uns die Geschichte der Gastrulation, die wir jetzt an der Hand einiger Schnitte verfolgen wollen. Angaben über dieselbe finden sich nur bei Bütschli und Conte.

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

Bei dieser Besprechung gehen wir von dem verhältnismäßig jungen Stadium Fig. 28 aus, das sich etwa an Fig. 25 anschließt. Gegen letztere zeigt es wie Fig. 26 darin Fortschritte, dass es nicht mehr so typisch zweischichtig ist, wie der dort dargestellte Embryo und bereits alle 16 Entodermzellen hat. Schon hier finden wir die beiden Zellplatten nicht mehr eben auf einander liegend, sondern gekrümmt, und zwar so, dass der Rücken an der konvexen, die Ventralplatte auf der konkaven Seite liegt. Dabei ist zu bemerken, dass sich diese Krümmung im hinteren Körpertheil, welcher die Entodermanlage enthält, mehr als eine Einschlagung der Ränder (Fig. 28 *b* und *c*), im vorderen mehr als eine Einknickung in der Medianebene darstellt (Fig. 28 *a*).

Diese Erscheinungen werden immer stärker ausgebildet, wie die folgenden Figuren zeigen, von denen die mit gleichen Buchstaben bezeichneten Schnitte etwa die gleiche Körpergegend getroffen haben. Im hinteren Körpertheil falten sich die Ränder der Platte mehr und mehr ein (Figg. 29 *b* und *c*, 30 *b* und *c*) und legen sich schließlich seitlich den stark angeschwollenen Zellen der Entodermanlage an (Fig. 31 *b* und *c*). Vorn geht wohl durch eine Einwucherung beiderseits von der Medianebene die Zweischichtigkeit verloren, was auch in der hinteren Region in der Umgebung der Entodermanlage der Fall war. Hierdurch entsteht im Vorderende beiderseits von der Medianebene eine Anschwellung, und die Form der oberflächlichen ventralen Zellschicht auf dem Durchschnitt entfernt sich immer mehr von der Gestalt eines Bogens und geht durch die eines ausgesprochenen Winkels (Figg. 29 *a* und 30 *a*) in die Form über, wie wir sie bei zwei sich berührenden Kreisen finden (Fig. 31 *a*). Die Rinne, deren Ausdruck dies im Schnitte ist, läuft nicht auf der vorderen Spitze des Embryo aus, sondern flacht sich nach vorn zu ab, um schon etwas vor dem Vorderende mit ihrem Boden die Oberfläche zu erreichen. Ein Gesammtbild dieses oder eines wenig älteren Stadiums zeigt uns Fig. 27, einen Medianschnitt Fig. 34.

Diesen Vorgängen scheint mir als Hauptmoment die starke Anschwellung jener oben erwähnten dorsalen Zellen zu Grunde zu liegen. Dieselben zeigen sich auch auf den Schnitten viel weniger gefärbt als das benachbarte kleinzellige Material, wenn auch etwas mehr als die Entodermzellen, und nur in der Nähe des Kernes und an einigen Stellen der Peripherie scheint das Plasma dichter zu sein. Diese großen Zellen bilden sechs Längsreihen, doch mögen im Vorderende, wo alle diese Zustände weit weniger entwickelt sind, deren mehr

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

sein. Die hierdurch bewirkte Ausdehnung der dorsalen Zellplatte scheint mir die Zusammenkrümmung des Embryo sowohl in der Medianebene von vorn nach hinten, als auch die der Seitentheile ventral- und medialwärts zu bewirken. Für die Verschiedenheiten in der Erscheinungsform dieses Vorganges in beiden Körperregionen dürfte hinten die starke Anschwellung der Entodermzellen Ursache sein, welche darin mit den erwähnten dorsalen Zellreihen wetteifern. Durch diese dürfte hier in den Medianpartien eine Krümmung verhindert werden. Das ist vorn nicht der Fall, und hier muss dann wohl, da die medianen Ektodermzellen Ursache der Krümmung sind, diese schon desswegen in der Mitte am stärksten sein. Dies Verhalten wird noch erhöht, wenn sich in Folge der Einwucherung jederseits die lateralen Partien ventralwärts ausbauchen und, so angeschwollen, der Krümmung einen weit größeren Widerstand entgegensetzen als die Mitte.

Die Geschlechtszellen liegen nach wie vor der Entodermanlage ventral auf (Figg. 28 *c*, 29 *c*, 30 *c*).

Die Vollendung der Gastrulation, die die Anlage mehrerer wichtigen Organe des Wurmes in sich schließt, vollzieht sich durch Epibolie. Hinten schieben sich zunächst von beiden Seiten die Mesenchymanlagen, die ursprünglichen Seitenränder der Platte, über die Entodermzellen und die Geschlechtsanlage in der Mitte zusammen und wieder über sie weg die großen Ektodermzellen bis zur Berührung in der ventralen Mittellinie (Figg. 31 *b* und *c*, 32 *b*, *c* und *d* und 33 *b*). Vorn legen sich die Seiten der Rinne an einander und bilden das Rohr des Stomatodäum (Fig. 32 *a*). Dann tritt ebenfalls eine Epibolie der Ektodermzellen ein (Fig. 33 *a*). In der Längsrichtung eilt diese Entwicklung an den beiden Körperenden voraus, doch hinten in weit höherem Maße als vorn, wie aus einem Vergleich der *c*-, *b*- und *a*-Schnitte aller Figuren zu ersehen ist, wo wir in dem Körpertheile, in dem das Entoderm liegt, die Einkrümmung stärker ausgebildet treffen als weiter vorn. Schnitte, die vor den *a*-Schnitten liegen, würden uns auch das ziemlich unbedeutende Vorauseilen dieses Vorganges am äußersten Vorderende erkennen lassen. Dementsprechend treffen wir am Kopftheil in Fig. 32 *a* das Stomatodäum bereits geschlossen, während er am Übergang in den Entoderm enthaltenden hinteren Körpertheil noch offen ist (Fig. 32 *e*). Fig. 33 *a* giebt ein Bild der vorderen, 33 *b* der hinteren Körperregion im Querschnitt nach Beendigung des Gastrulationsvorganges, Fig. 35 einen Sagittalschnitt durch ein nur wenig älteres Stadium.

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

Wir finden dann: vorn in der Mitte das Stomatodäum, gebildet aus der kleinzelligen Mittelpartie des ventralen Vorderrandes, um dasselbe eine mehrschichtige Zellmasse, in der noch keine besonderen Gruppen zu unterscheiden sind. Sie ist dorsal am dünnsten und wird vom großzelligen Ektoderm umgeben. An das Stomatodäum anschließend, treffen wir das vorwiegend zweizeilig angeordnete Entoderm von 16 Zellen, gebildet aus der großzelligen mittleren Partie der ventralen Zellplatte, welche ausschließlich von der mit *E* bezeichneten Blastomere des achtzelligen Stadium abstammt. Auf ihm liegen ventral etwa in der Mitte seiner Länge die beiden Geschlechtszellen. Beide Gruppen werden am Bauch und an den Seiten vom Mesoderm eingehüllt, das den Rücken freilässt, seitlich überwiegend einschichtig, ventral stärker ist. Es wurde gebildet von dem größten Theile der Zellen in der hinteren Hälfte der ventralen Platte und von den entsprechenden dorsalen Randzellen. Alles dies umschließen fünf Längsreihen großer Ektodermzellen, die sich aus den sechs mittleren Zellreihen der dorsalen Platte gebildet haben, indem sich die Zellen der beiden dorsalen Mittelreihen, welche uns die *CII*-Gruppe darstellten, durch einander geschoben haben und nun eine unpaare Reihe in der Medianlinie von der doppelten Zellenzahl bilden. Der Anfang dieser Verschiebung ist in Fig. 27 schon deutlich zu erkennen. Die zwei seitlichen und die zwei ventralen Reihen stammen von hinteren dorsalen Zellen der *AB*-Gruppe ab (vgl. das in der Einleitung zur Gastrulation Gesagte). Ihre ebenfalls stereotype Anordnung will ich hier nicht besprechen.

II. Theoretische Erörterungen.

Vergleichen wir nun das definitive Schicksal der großen Zellfamilien, so viel wir über dasselbe feststellen konnten, mit den entsprechenden Befunden anderer Autoren, besonders Boveri's und zur Strassen's bei *Ascaris*, denen sich andere für andere Nematoden angeschlossen haben. Dieselben geben an,

1) dass allein aus der Zelle *E* des achtzelligen Stadium das ganze Entoderm sich bildet, genau wie es sich auch bei *Cucullanus* findet;

2) dass aus der Zelle P_4 nur die Geschlechtsanlage hervorgehe. Auch dies dürfte sich bei *Cucullanus* ebenso verhalten.

3) soll, wenn ich die betreffenden Autoren recht verstehe, aus den Zellen *st* und *στ* des etwa 28zelligen Stadium, den Zellen *rS* und *lS* bei zur Strassen, nur das Stomatodäum hervorgehen, und zwar

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

dessen ganze Anlage. Für beides sprechen die Verhältnisse bei *Cucullanus elegans* nicht. Denn selbst wenn man noch zwei statt einer Theilung der *MSt*-Gruppe nach dem Stadium der Fig. 25 annimmt, kann ich kaum glauben, dass dieser Zellkomplex so weit nach vorn sich vorschieben könne, wie die Rinne in Fig. 27 reicht. Man wird daher eine mehr oder minder starke Betheiligung der *AB*-Elemente annehmen müssen.

In Bezug darauf, dass aus jenen beiden Zellen allein das Stomatodäum sich bilden soll, möchte ich bemerken, dass es mir schwer erklärbar scheint, wie die Gruppen *stII2* und *στII2*, besonders deren hinterste Blastomeren einen Anschluss an die Stomatodäumbildung gewinnen sollte. Ich bin der Überzeugung, dass wenigstens noch diese acht Zellen der *st*- und *στ*-Familie in die Bildung des Mesoderms bei unserm Objekte eingehen.

4) Wenn daher für *Ascaris* angegeben wird, dass die Zellen *m* und *μ* ebenfalls des etwa 28zelligen Stadium (die Zellen *rM* und *lM* bei zur Strassen) das Mesoderm hervorgehen lassen, so trifft das bei *Cucullanus elegans* bloß in so weit zu, als dieselben hier nur, aber nicht in so weit, dass sie das gesammte Mesoderm aus sich hervorgehen ließen. Denn erstens betheiligen sich *st*- und *στ*-Zellen an dieser Bildung (s. o.). Dann aber sahen wir ja bei der Gastrulation nicht nur alle ventralen Blastomeren, sondern auch die dorsalen Randzellen, d. h. auch zahlreiche Elemente der *AB*-Familie, in das Innere des Embryo gelangen und diese können in der hinteren Körpergegend wohl nur Mesoderm bilden. Doch auch im Vordertheil des Wurmes möchte ich einige *AB*-Zellen für die Mesodermbildung in Anspruch nehmen. Denn bringt man schon die paar Zellen in Abrechnung, die sich an der Ektodermbildung betheiligen (vgl. Figg. 33*a* und 35) und die, welche das Stomatodäum bilden helfen, so bleiben doch noch weit mehr Elemente, als meiner Meinung nach etwa in die Bildung des centralen Nervensystems eingehen können, und dann wohl ebenfalls als ektodermal angesehen werden müssten.

Ob endlich *C*-Zellen und die *D*-Gruppe mesodermbildend sind, kann ich nicht sicher angeben. Ins Innere verlagert werden sie bei der Gastrulation, doch könnten sie das Proktodäum bilden, dessen Material wir nach Vollendung der Gastrulation bereits im Inneren vorfinden, und dieses könnte man dann vielleicht als ektodermal ansprechen. Immerhin glaube ich kaum, dass alle *D*- und ventralen *C*-Zellen für die Bildung des Proktodäum nöthig sind.

Hiermit ist zugleich über den fünften, sechsten und siebenten

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

Punkt, die *C*-, *D*- und *AB*-Gruppen, das Nöthige gesagt, und wir fanden auch hier Abweichungen. Denn ich habe die Angaben früherer Autoren über die erste dieser Gruppen so verstanden, dass sie bei *Ascaris* nur ektodermale Elemente liefern soll.

Eine derartig frühzeitige Sonderung der Anlagen für die hauptsächlichsten Organsysteme wie bei *Ascaris* finden wir also bei *Cucullanus elegans* nicht wieder, trotz der überraschend großen Übereinstimmung der ersten Entwicklungsstadien. Die Behauptung zur Strassen's: »Wir erkennen also, dass der rhythmische Charakter geradezu ein Merkmal abgiebt, um Zellfamilien ungleicher Prospektivität scharf zu unterscheiden. Ja, dieses Merkmal ist sogar dasjenige, welches von allen weitaus am frühesten hervortritt, denn es verräth die Ungleichheit der morphologischen Bestimmung lange bevor von anatomischen Unterschieden das Mindeste bemerkbar wird,« diese Behauptung, sage ich, trifft auf *Cucullanus* nicht zu und kann also nicht einmal für die Nematoden allgemeine Bedeutung verlangen. Vielmehr deckt sich bei *Cucullanus* die rhythmische Differenzirung nicht mit der morphologischen, scheint vielmehr eine Bedeutung nur für die Ökonomie des Embryo zu haben. Allerdings muss ich dies durch Folgendes einschränken.

Die specifische Theilungsenergie aller derjenigen Zellgruppen, welche bei *Ascaris* Mesoderm und Ektoderm liefern, ist im Wesentlichen die gleiche. Die Stellung ihrer Furchungen zu den Hauptfurchungen wird wesentlich nur von dem Augenblick ihrer Entstehung bestimmt, was bei den *C*- und *D*-Zellen für *Cucullanus* völlig zutrifft. Nur die *P*- und *E*-Zellen zeigen eine bedeutende Abweichung der specifischen Theilungsenergie. Beide Familien decken sich aber mit morphologischen Gruppen, und, wenn auch die immerhin vorhandene Differenz zwischen den Kernen der Keimbahn und denen der übrigen Zellen bei *Cucullanus* nicht so deutlich hervortritt wie bei anderen Nematoden, so unterscheiden sich dafür die der Entodermanlage ganz wesentlich von den Kernen der übrigen Blastomeren. Dieser Umstand scheint mir entschieden für die Ansicht zur Strassen's zu sprechen, dass die Größe und Struktur, die ein Kern vor der Theilung erreichen muss und die in differenten Gruppen verschieden sind, für den Augenblick seiner Theilung maßgebend und daher auch bestimmend seien für die specifische Theilungsgeschwindigkeit jeder einzelnen Gruppe, wobei man allerdings das genealogische Moment in dem Begriff der Gruppe unterdrücken müsste.

Es sei mir nun vergönnt noch ein wenig auf die Resultate

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

Bütschli's einzugehen. Die von ihm angegebene hellere Plasmahaut wurde bereits erwähnt, eben so fanden wir seine Figuren 1 und 2 mit vorliegenden Resultaten in Übereinstimmung. Zu Fig. 3 möchte ich bemerken, dass die reihenweise Anordnung der Zellen nicht bei allen Embryonen gleich deutlich hervortreten und dass es mir scheinen will, als ob überhaupt derartige Strukturen mit schwächerer Vergrößerung leichter wahrgenommen würden als bei stärkerer. Dass ein Unterschied zwischen beiden Seiten in der That besteht, sahen wir. Was Bütschli über die Ursachen der Gastrulation und das Wachsen der Ektodermzellen sagt, kann ich nur bestätigen, eben so die von ihm weiter unten erwähnte Differenzirung der Entodermzellen. Dass ich im Gegensatz zu diesem Forscher der Meinung bin, dass auch Zellen, die ursprünglich der dorsalen Platte angehören, ins Innere des Embryo verlagert werden, wurde bereits mehrfach erwähnt. Fig. 5 kann ich ebenfalls nur bestätigen, doch dürfte der optische Schnitt nicht median gefallen sein, oder die Zellenzahl hat sich an demselben nicht genau bestimmen lassen. In Fig. 7 sehe ich einen Querschnitt durch die vordere Region, den ich nach selbst gesehenen optischen Schnitten sehr treffend finde. Dass derselbe sich selten findet, ist bei der dazu erforderlichen Lage des Embryo wohl selbstverständlich. Aus den Figg. 4 und 6 dagegen weiß ich nichts zu machen. Ich fand den Verlauf der Gastrulation durchaus regelmäßig. Figuren dieser Art, welche ich traf, waren stets nur einseitig umgeschlagen, wie dies Textfig. 5 in ganz geringem Maße zeigt, und ich habe derartige Bildungen stets für Kunstprodukte gehalten. Andererseits zeigten Embryonen in Folge der Differenzirung einzelner Zellgruppen oft bei schwacher Vergrößerung Bilder, die an Bütschli's Fig. 4 erinnerten. Was Fig. 8 betrifft, so kennen wir durch die neueren Untersuchungen die von Bütschli's Angaben abweichende Entstehung des Mesoderms bei Nematoden, die ich im Allgemeinen ja auch für *Cucullanus* bestätigen konnte. Bei der Schwierigkeit ohne Schnitte an ungefärbtem Material dieses Stadium zu analysiren, dürfte Bütschli die ventralen Mesodermkerne ins Ektoderm eingezeichnet haben, welches hier keine Kerne zeigt, die Zellen des Proktodäums aber mit zum Entoderm gezogen haben, da er ja auch mehr als 16 Entodermzellen einzeichnet. Die Angabe, dass das Mesoderm auf der Dorsalseite hinter der Ventralseite zurückbleibt, stimmt mit der Thatsache überein, dass auch auf späteren Stadien noch das Mesoderm sich dorsal nur wenig über den Kopf hinaus nach hinten erstreckt.

Wie sehr meine Angaben trotz der vielerlei Abweichungen mit

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

denen Bütschli's übereinstimmen, wurde mir erst klar, als mir die jüngst erschienene Arbeit Conte's: »Contributions à l'embryogénie des Nématodes« in die Hände kam. Nach seiner Angabe in dem auf unsere Stadien bezüglichen Abschnitt über *Cucullanus elegans* führt eine totale Furchung zu einer Blastula à cavité de segmentation virtuelle. So weit stimmen unsere Angaben. Der Autor fährt nun fort: »Cette blastula ne tarde pas à s'aplatir sur une de ses faces: les cellules de la face bombée débordant celles de la face aplatie. Ces dernières au nombre de trois (Fig. 37) représentent les initiales mésoendodermiques.

La fente blastocoelienne devient de plus en plus apparente. La face bombée s'incurve de plus en plus, le massif mésoendodermique s'enfonce et on arrive à un stade représenté en coupe par la figure 38 et qui a l'aspect d'une gastrula embolique. Puis les cellules superficielles continuent à se multiplier, enveloppent complètement le massif interne (Fig. 39) et finissent par constituer un mauchon dont la paroi s'accroît très rapidement et dans lequel sont plongées les initiales mésoendodermiques. C'est ce que l'on voit dans les figures successives 39 et 40.

La gastrulation que nous verrons n'est point une véritable gastrulation embolique: les initiales mésoendodermiques ne se multiplient pas en s'invaginant: ce sont les cellules ectodermiques, qui se multiplient pour arriver à les envelopper. Cette multiplication se poursuit très activement. Le résultat est une lame (Fig. 42) à deux couches de cellules entre les quelles quelques éléments représentent les initials mésoendodermiques dont le développement est beaucoup plus tardif.« Den übrigen Theil dieses Abschnittes füllen neben einer ökologischen Angabe Betrachtungen über die Verkehrtheit der Anschauungen Bütschli's und eine kurze Zusammenfassung der eigenen Resultate im Gegensatz zu denen Bütschli's.

So wichtige Behauptungen stützen sich nun auf sechs Abbildungen von Schnitten, von welchen vier, Figg. 38—41, von schlecht orientirten Embryonen stammen, und drei, Figg. 39—41, nicht auf einander folgende, sondern ungefähr gleichalterige Stadien wiederzugeben scheinen. Dies Vorkommnis darf uns übrigens nicht Wunder nehmen. Conte hat nämlich seine Untersuchungen vorwiegend, bei *Cucullanus*, vermuthe ich, ausschließlich, an Schnittserien durch den ganzen mit Eiern gefüllten Uterus angestellt, wobei sich natürlich nur sehr selten ein in einer brauchbaren Richtung getroffener Embryo findet. Über diese und das Alter der einzelnen

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

Stadien ist sich der Verfasser, scheint es, selbst nicht klar gewesen. Dafür spricht wenigstens, dass er für keine der Figuren die Schnittrichtung angiebt, obwohl er doch aus den Arbeiten von zur Strassen und Spemann, — die von Ziegler und die neue von Boveri (1899), haben ihm noch nicht vorgelegen, — ersehen musste, dass bei den von diesen untersuchten Nematoden das Bild je nach der Richtung des Schnittes nothwendig ein durchaus verschiedenes wird, was schon danach und erst recht nach den Angaben und Darstellungen Bütschli's — die Kölliker's und Gabriel's hat er nicht erwähnt — auch für *Cucullanus elegans* zu erwarten war. So kann man sich leicht vorstellen, dass ein im Embryo seiner Fig. 37 durch die zweite Zelle der face bombée von oben rechts und die Mittelzelle der face aplatie geführter Schnitt ein ganz ähnliches Bild, wie es Fig. 38 zeigt, ergeben könnte. Dabei erfahren wir nicht das Geringste über die Blastomerenzahl der den Figuren zu Grunde liegenden Objekte, nicht einmal das relative Alter aus der Größe festzustellen bietet sich eine Möglichkeit, da alle Angaben über die Vergrößerung fehlen.

Conte spricht ferner von einer fente blastocoelienne, zeichnet aber gerade wie ich die hellen Schichten des Außenplasmas oft als Spalten zwischen den Zellen. Was man in seinen Figuren allenfalls für ein spaltförmiges Blastocöl halten könnte, unterscheidet sich nun durchaus nicht von solchen doppelt gezeichneten Zellgrenzen, aber auch über diese Schwierigkeit wird uns kein Wort der Aufklärung gegönnt. Der Verfasser muss dann aber nicht von uns verlangen, dass wir seine Behauptung einer fente blastocoelienne für erwiesen ansehen sollen. Wie er aber endlich zu seiner Fig. 42 kommt und was man sich bei dem hellen granulirten mittleren Intercellularraum denken soll, ist mir ein Räthsel.

Auf solche Grundlagen und eine Vermuthung Roule's gestützt erklärt nun Conte die bisher allgemein für richtig gehaltenen Resultate eines unserer zuverlässigsten Beobachter, Bütschli's, zu denen derselbe auf Grund viel genauerer Angaben kommt, für irrthümlich. Fehlerlosigkeit kann man ja sicherlich nicht von einer Arbeit fordern. Immerhin durfte man doch wohl unter den vorliegenden Verhältnissen den Versuch einer etwas sorgfältigeren Begründung erwarten.

Eine Vermittlung zwischen Conte's und meinen Resultaten über *Cucullanus elegans* konnte ich nirgends entdecken. Wo ich glaubte eine seiner Figuren nach meinen Resultaten auf ein bestimmtes that-

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

sächliches Stadium beziehen zu können, widersprach dem der Text, und wo ich es von den Angaben des letzteren glaubte, widersprachen die Figuren. Übrigens scheinen mir letztere selbst nicht alle in Übereinstimmung mit den Angaben des Textes, ich meine die Fig. 39 und die Angaben über die Ento- und Mesodermanlage. Die Kernverhältnisse links oben in besagter Figur scheinen sich nur so deuten zu lassen, dass sich dort so eben eine Zelle getheilt hat und von den Tochterzellen, in denen die Kerne noch nicht völlig zur Ruhe gekommen sind, die eine in der Ektodermhülle liegt, die andere sich im Inneren derselben findet. Fassen wir nun die allgemeinen Beziehungen dieses Schnittes eben so auf wie Conte, so wird es uns kaum gelingen dieses Bild zu deuten. Dass bei der Entwicklung des Entoderms und Mesoderms noch vom Ektoderm Elemente an diese Keimblätter abgegeben würden, davon finden wir beim Autor nichts. Dass es sich aber um eine bei ihrer Einwanderung in die Blastulahöhle sich theilende Zelle der drei initiales mésoendodermiques handele, diese Annahme verbietet uns die ausdrückliche entgegengesetzte Angabe des Verfassers.

Recht interessant dagegen ist jene ökologische Beobachtung Conte's, die ich zur Ergänzung der wenigen bereits in der Einleitung gemachten einschlägigen Bemerkungen hier anführen will. Conte fand nämlich den *Cucullanus elegans* nur äußerst selten im Barsch, äußerst reichlich dagegen im Enddarm von *Acerina cernua* Cuv., die aus der Saône stammten.

Interessant war mir ferner, dass Herr Conte für *Sclerostomum equinum* auf älteren Stadien genau dieselbe rinnenförmige, das Entoderm vom Bauch her umfassende Anordnung des Mesoderms angiebt und im Querschnitt darstellt, wie sie von ihm auch für *Cucullanus elegans* an einer Stelle, wo er auf dessen spätere Entwicklung zu sprechen kommt, dargestellt wird und wie sie auch, etwas modificirt, meine Figur zeigt. Übrigens hat jetzt Herr Neuhaus dieselbe Anordnung für *Rhabdonema nigrovenosum*, und viel früher zur Strassen für *Bradynema rigidum* beschrieben, so dass es scheint, als ob derartige Verhältnisse thatsächlich bei den Nematoden sehr verbreitet sind. Auch eine Angabe Th. List's (1893) lässt sich wenigstens in diesem Sinne deuten. Derselbe bildet für ein entsprechendes Stadium von *Pseudalius inflexus* einen Durchschnitt ab, der dem von Conte für *Sclerostomum* gegebenen sehr ähnelt, nur dass er Ventral- und Dorsalseite vertauscht hat.

Die Veröffentlichung Conte's von 1901 enthält, so weit sie uns

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

hier interessirt, nichts von der eben besprochenen Arbeit wesentlich Abweichendes und braucht daher nicht näher durchgegangen zu werden.

Dies ist aber für die Dissertation von Th. List (1894) nothwendig, da der Verfasser angiebt über den Furchungstypus des *Cucullanus elegans* durch seine Untersuchungen an *Pseudalius inflexus* Aufschluss gegeben zu haben. Hierin irrt er, so weit ich aus seinen Angaben die Verhältnisse beurtheilen kann, ohne sein Objekt selbst studirt zu haben. Leider giebt List keine Abbildungen, doch wird dieser Mangel durch die recht anschauliche Beschreibung einiger Stadien theilweise ausgeglichen. List's Angaben stimmen sehr mit denen Hallez' überein, so die über die Stadien 1—8, auch kommt er zu derselben irrthümlichen Ableitung der Schwanzzellen, wie er unsere Zellen *cII* und *γII* nach Goette's Vorgang (1882) bezeichnet, von seiner *En*-Blastomere des zweizelligen Stadiums. Dagegen sieht er erst auf einem Stadium mit acht Abkömmlingen der letzterwähnten Blastomere die Urmesodermzellen, zwei an der Zahl, als gesondert an, im Gegensatz zu Hallez, der Boveri's und unsere Zellen *MSt* und *C* des achtzelligen Stadiums bereits als solche anspricht, und wohl unabhängig von Boveri, dessen Arbeit von 1892 er nicht zu kennen scheint. Die erste nachweisliche Abweichung von *Cucullanus elegans* besteht in dem Auftreten einer Furchungshöhle bei *Pseudalius inflexus*, ein Unterschied, der allein schon die Verschiedenheit beider Furchungstypen zeigt. Denn wenn ich auch glaube mich Bütschli anschließen zu dürfen, in Betreff der geringen Werthung dieses Unterschiedes für principielle Fragen, so gewinnen doch die thatsächlich vorhandenen Unterschiede in der Gesammtform der Embryonen hierin einen deutlichen Ausdruck. In dem nun folgenden Absatz giebt List an, dass das Ektoderm durch Zelltheilung vierreihig und dann mehrreihig wird. Leider bleibt ungewiss ob Quer- oder Längsreihen gemeint sind, so dass wir daraus keinen Maßstab für das Alter der vorliegenden Stadien gewinnen können. Nun folgt der für unsere Auffassung wichtigste Abschnitt.

»Sobald die Ektodermplatte ihre größte Ausdehnung erreicht hat, stellt der Embryo eine vollständig zusammengedrückte zweischichtige Zellplatte dar. Dieses Stadium, das nur von kurzer Dauer ist, ist ein sehr charakteristisches. Bald darauf sehen wir die ektodermalen Ränder der dorsalen Seite gegen die ventrale Seite hin umbiegen. . . Dieser Zeitpunkt ist desshalb wichtig, weil sich außerdem noch sehr wesentliche Veränderungen abspielen. Das Entoderm, das vorher

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

noch deutlich vom Ektoderm durch die Blastulahöhle getrennt war, ist während der Zellenvermehrung auf der Dorsalseite immer mehr in die Tiefe gesunken und hat die Blastulahöhle vollständig verdrängt. Auf der Ventralseite bemerken wir außer den wenigen neu entstandenen Entodermzellen, dass die ersten Mesodermzellen als Descendenten der beiden Mesodermzellen entstanden sind. Sie liegen zu beiden Seiten des Entoderms. Die Mesodermzellen zeichnen sich vor Allem durch ihre geringe Größe aus, sie sind perlschnurartig an einander gereiht und schwer in diesem Stadium zu beobachten. . . .

Klaren Aufschluss über die Lage der Mesodermzellen giebt uns wieder ein Querschnitt. Die kleinen Mesodermzellen sind den großen Entodermzellen aufgelagert und eng dem umgestülpten Ektodermrand angeschmiegt.«

Um zu einem Urtheil über diese Vorgänge zu gelangen, glaube ich, ist es am einfachsten, das letztgeschilderte Stadium näher ins Auge zu fassen. Es sind wenige Entoderm- und die ersten Mesodermzellen neu entstanden. Es würde diese Angabe zunächst auf ein Stadium von vier *MSt*-Zellen schließen lassen. Da man aber bei je zwei Zellen nicht wohl von perlschnurartiger Aneinanderreihung sprechen kann, so muss man wohl die Existenz von jederseits vier, also im Ganzen acht *MSt*-Zellen annehmen, und somit müssten wir zum Vergleich Boveri's Fig. 23 heranziehen. Mit dieser und den anschließenden stimmt denn auch der obige Querschnitt einigermaßen überein, und die Angabe, dass erst in dieser Zeit das Ektoderm auf die Ventralseite übergreift, was bei *Cucullanus elegans* kaum einen Sinn geben würde, verstehen wir hier leicht, wenn wir die Querschnitte 22 *d*, 23 *c*, 25 *b* der Boveri'schen Arbeit vergleichen. Auf diesem Stadium, so hören wir nun weiter, beginnt die Gastrulation, also ganz wie bei *Ascaris*, besonders wenn man beachtet, dass die Entodermzellen sich bereits vorher einsenkten, und ganz wie bei dieser vollzieht sich der Vorgang unter lebhaften Zelltheilungen. Bei *Cucullanus* sahen wir letztere fast beendigt zur Zeit der Einkrümmung, welche sich auch, genau wie Bütschli angiebt, durch Größenwachsthum ektodermaler Elemente vollzieht. Ich glaube dies wird genügen, um zu überzeugen, dass *Pseudalius inflexus* sich überwiegend nach Art von *Ascaris* entwickelt und nur in der stärkeren Abplattung einiger früher Stadien und dem Verschwinden des Blastocöls während der Gastrulation Ähnlichkeiten mit *Cucullanus* aufweist.

Übrigens sehen wir, dass List in der Erkenntnis der Mesoderm-

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

bildung der Wirklichkeit schon weit näher gekommen ist als Goette und es ist ein Irrthum, wenn er glaubt, die Angaben desselben bestätigen zu können. Denn die Zellen, welche Goette bei *Rhabditis* als Urmesodermzellen zeichnet, treten erst auf viel späterem Stadium auf und können daher nicht wohl den Zellen *m* und *μ* oder *mst* und *μστ* der Boveri'schen Arbeit oder den entsprechenden Blastomeren in der Arbeit List's gleich gesetzt werden.

Nach diesen Ausführungen ist es nicht mehr nöthig, die Mittheilung List's von 1893 näher durchzugehen, da dieselbe außer der bereits oben erwähnten Figur und den zugehörigen Angaben über das Mesoderm in Kürze dasselbe giebt wie die Dissertation.

Wir sahen also, dass mit höchst geringen Abweichungen sich die Zelltheilungen bei *Cucullanus* genau eben so vollziehen, wie bei *Ascaris*, dass sich aber die Gestalt langsam zu einer Platte ausbildet, die sich immer deutlicher ausprägt. Dabei geht der Zeitpunkt der Gastrulation, wie wir ihn bei *Ascaris* finden, bei welcher zur Strassen das 48zellige Stadium als solchen bezeichnet, während Boveri letzteres wenigstens als Beginn gelten lässt, ohne merkliche Formänderungen vorüber, wenn wir nicht auf jenes momentane Verschwinden der *E*-Zellen Werth legen wollen. Die verschiedenen Organanlagen erreichen eine Größe, bei welcher bei anderen Nematoden die Gastrulation wohl meist als abgeschlossen angesehen wird, und es zeigen sich deutliche histiologische Differenzirungen. Aber der junge Wurm gleicht noch immer völlig einer Platte oder ist höchstens ein wenig in der Längsrichtung gekrümmt. Da plötzlich während, oder vielmehr nach fast beendeter zehnter Haupttheilung krümmt sich die Platte von den Seiten her zusammen und es tritt eine Gastrulation ein. Aber dies ist kein reiner Gastrulationsprocess, mit ihm, oder durch ihn verläuft die Bildung anderer wichtiger Organanlagen, so dass nach Vollendung der Gastrulation gleich auch der Wurmtypus da ist. Die Fertigstellung zum Ausschlüpfen geschieht, wie ich schon hier verrathen will, ganz oder fast ganz ohne Zelltheilung, nur durch Streckung aller vorhandenen Elemente.

Was hat dies Alles nun für eine Bedeutung. Mir scheint wir haben es in Zusammenhang zu bringen mit der Ernährung des Embryo. Derselbe bekommt kaum Nahrungsdotter mit, wächst aber thatsächlich. Er kann dies, wie bereits andere Autoren angaben, nur dadurch, dass er aus der ihn umgebenden intrauterinen Flüssigkeit, die leicht durch die äußerst zarte Embryonalhülle diffundiren kann, gelöste Nährstoffe aufnimmt, und zwar geschieht dies wahrscheinlich von

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

allen Zellen. Hierfür ist die flach ausgebreitete Form ein außerordentlicher Vorzug gegenüber der anderer Nematoden, bei welcher eine ausreichende Ernährung aller Theile auf diese Weise nur recht schwer möglich erscheint, wie wir ja auch unter ähnlichen Umständen oft die Embryonen, dem unorganisirten Dotter flach ausgebreitet aufliegend, sich entwickeln sehen. So schiebt der *Cucullanus* seine Abrundung möglichst weit hinaus, bis er auch die letzte Zelltheilung hinter sich hat, die ihm nöthig war, um nachher als freie Larve den Kampf ums Dasein aufzunehmen. Hat er diese im besten Ernährungszustande vollendet, so rollt er sich zusammen, streckt sich, macht sich dünn und verlässt das Mutterthier. Es ist also diese Form des Embryo eine Anpassung an die intrauterine Ernährung und ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich sie als cänogenetisch durch die vivipare Fortpflanzungsweise des *Cucullanus elegans* entstanden anspreche. Daher geben diese Verhältnisse keine Grundlage ab für weitgehende phylogenetische Spekulationen, die sich auf Homologie gründen sollen, und bieten nur vielleicht eine hübsche Analogie mit manchen Entwicklungsformen bei ganz fern stehenden Thiergruppen, bei welchen sich Ähnliches aus ähnlichen Gründen an viel komplicirteren Organismen phylogenetisch ausgebildet hat. Übrigens darf man aus Hallez' Angaben schließen, dass sich eine zusammenhängende Reihe von Übergängen findet, zwischen der normalen Nematodenentwicklung und den extremen Zuständen, wie wir sie bei *Cucullanus elegans* treffen (Hallez 1885). Für diese Auffassung spricht auch das Vorkommen ähnlicher Verhältnisse bei *Pseudalius inflexus*, einem Nematoden, der nach Schneider's Monographie ebenfalls vivipar ist. Um aber ein definitives Urtheil über den Zusammenhang zwischen intrauteriner Ernährung und der Gestalt des Embryo bei den Nematoden zu fällen, dazu scheinen mir unsere Kenntnisse von der Entwicklung der einzelnen Nematodenarten doch noch bei Weitem nicht auszureichen.

Nun käme ich zur Darstellung, wie diese Entwicklung des *Cucullanus elegans* aufzufassen sei. Denn wenn auch, wie bereits erwähnt, ein Vergleich mit den ontogenetischen Erscheinungen bei anderen Würmergruppen keinen großen Werth zu haben scheint, so könnte man doch vielleicht erwarten, dass ich Einiges darüber sage, wie die Vorgänge bei der Ontogenese des *Cucullanus elegans* auf die bei anderen Nematoden beobachteten zurückzuführen seien, besonders ob ich die zweischichtige Zellplatte als eine zusammengedrückte Blastula oder als eine ausgebreitete Gastrula ansehe. Dies werde

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

ich aber nicht thun, da ja in dieser Hinsicht die Auffassung nicht einmal bei *Ascaris* eine übereinstimmende ist und zwei Autoritäten auf diesem Gebiete, wie Boveri und zur Strassen verschiedener Meinung sind. Selbst aber etwas Allgemeines bezüglich der Gastrulation bei den Nematoden vorzutragen, werde ich mich nicht unterfangen, finde ich doch nicht einmal eine genügende Definition des Begriffes »Gastrulation«, mit der ich arbeiten könnte. Thatsächlich ist Folgendes: Die Verlagerung einer Zellgruppe ins Innere der anderen verläuft bei anderen Nematoden gleichzeitig mit Furchungsvorgängen und der Ausbildung des Zellmaterials für die einzelnen Keimblätter. Dabei mögen beide Einzelerscheinungen in causalem Zusammenhang stehen, jedenfalls erscheinen sie wie ein einheitlicher Vorgang. Dagegen sind bei *Cucullanus elegans* beide wohl im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zeitlich von einander getrennt. Es besteht zwischen ihnen kein causaler Zusammenhang mehr, der vielleicht durch geringe Änderungen in der Theilungsrichtung und der Theilungszeit einiger Blastomeren gelöst wurde. Daher wurde denn auch für die Verlagerung der einen Zellgruppe in das Innere der anderen, der besondere neue Mechanismus nothwendig und es stellen sich nunmehr beide Erscheinungen als zwei völlig verschiedene Vorgänge dar. Betrachten wir die Sache so, so scheinen diese Verhältnisse selbst für die Systematik der Nematoden von sehr geringem Werth. Denn das Nichtauftreten jener Gastrulationsverzögerung würde nichts beweisen, ihr Auftreten aber nur zu der Annahme führen können, dass bei der betreffenden Form oder schon bei ihren Vorfahren die vivipare Fortpflanzungsart bereits seit langer Zeit sich findet.

Rostock, im December 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. et m. d. sav. étrang. de l'acad. Belg. T. XXXIV. 1869.
2. Boveri, Über Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. Bd. II. 1887.
3. —— Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala nebst Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. VIII. 1892.
4. —— Die Entwicklungsgeschichte von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. In der: Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag von Karl von Kupffer. Jena 1899.

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

5. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
6. Conte, Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'université de Lyon I. 8. 1902.
8. Gabriel, De Cucullani elegantis vivipari evolutione. Diss. Berolini 1853.
9. Hallez, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes. Paris 1885.
10. Kölliker, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Müller's Archiv 1843.
11. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 1876.
12. List, Th., Zur Entwicklungsgeschichte des Pseudalius inflexus. Biol. Centralblatt XIII. 1893.
13. —— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena 1894.
14. vom Rath, Zur Konservirungstechnik. Anat. Anz. XI. 1896.
15. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
16. Spemann, Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. 1895.
17. zur Strassen, Bradynema rigidum. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.
18. —— Embryonalentwicklung von Ascaris megalocephala. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
19. Ziegler, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

(Über die Buchstabenbezeichnung und die Farbengebung siehe die Einleitung.)

Fig. 1. Zweizelliger Embryo in Vorbereitung zur Furchung. Vergr. 1050/1.

Fig. 2. Dreizelliger Embryo in Vorbereitung der Furchung von der Seite. Vergr. 1050/1.

Fig. 3. Vierzelliger Embryo von rechts. Vergr. 1050/1.

Fig. 4. Vierzelliger Embryo während der Kerntheilung, *a*, von links, *b*, von der Bauchseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 5. Sechszelliger Embryo von der Ventralseite. Vergr. 970/1.

Fig. 6. Sechszelliger Embryo in der Kerntheilung von links. Vergr. 970/1.

Fig. 7. Achtzelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventral-, *c*, von der linken Seite. Vergr. 1090/1.

Fig. 8. Achtzelliger Embryo bei der Kerntheilung. Ventralansicht. Vergr. 1090/1.

Fig. 9. Zwölfzelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventral-, *c*, von der linken Seite. Vergr. 1090/1.

Fig. 10. 13-zelliger Embryo *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 11. 15-zelliger Embryo *a*, von der Dorsal-. *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

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

Fig. 12. 15-zelliger Embryo in Vorbereitung zur Furchung; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 13. 19-zelliger Embryo während der Furchung; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

Fig. 14. Embryo von 20 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1050/1.

(Figg. 23 *a* bis 25 siehe folgende Tafel.)

Tafel XXVII.

(Über Buchstabenbezeichnung und Farbengebung siehe die Einleitung.)

Fig. 15. Embryo von 24 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 16. Embryo von 28 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 17. Embryo von 35 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Beide Ansichten sind nicht genau entgegengesetzt. Vergr. 1030/1.

Fig. 18. Embryo von 45 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1030/1.

Fig. 19. Embryo von 53 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1170/1.

Fig. 20. Embryo von 91 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1170/1.

Fig. 21. Embryo von 108 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 22. Embryo von 177 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

(Figg. 23—25 mussten in Rücksicht auf das Tafelformat auf Tafel XXVI untergebracht werden.)

Fig. 23. Embryo von 198 Zellen; *a*, von der Dorsal-, *b*, von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 24. Etwa 210-zelliger Embryo von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 25. Embryo von 354 Zellen von der Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Tafel XXVIII.

Allgemein gültige Bezeichnungen. *Ek*, Ektoderm; *En*, Entoderm; *Mes*, Mesoderm; *Pr*, Urgeschlechtszellen; *Sta*, Stomatodäumanlage; *SE*, Zellreihen des sogenannten sekundären Ektoderm (= der dorsalen *C*-Gruppe); *Sto*, Stomatodäum. *KAZ*, Zellen der Anlage des Kopf-, *SAZ*, des Schwanzendes.

Fig. 26. Dorsalseite eines etwas älteren Embryo als der der Fig. 25. Vergr. 1110/1.

Fig. 27. Embryo während der Gastrulation; *a*, Dorsal-, *b*, Ventralseite. Vergr. 1110/1.

Fig. 28. Querschnitte durch einen Embryo von etwa gleichem Alter wie der der Fig. 26. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch das Hinterende der Kopfregion); *b*, fünfter Schnitt (durch die Gegend vor den Geschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Geschlechtszellen).

Fig. 29. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die vordere Körperregion); *b*, fünfter Schnitt (dicht vor den Geschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Geschlechtszellen).

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

Fig. 30. Querschnitte durch ein etwa Fig. 27 entsprechendes Stadium. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die Gegend der Stomatodäumanlage); *b*, vierter Schnitt (durch die Gegend der vordersten Entodermzellen); *c*, fünfter Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen); *d*, sechster Schnitt (durch die Gegend der hintersten Entodermzellen).

Fig. 31. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo. Vergr. 1110/1. *a*, Dritter Schnitt der Serie (durch die Gegend der Stomatodäumanlage); *b*, fünfter Schnitt (durch die Gegend vor den Urgeschlechtszellen); *c*, sechster Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen).

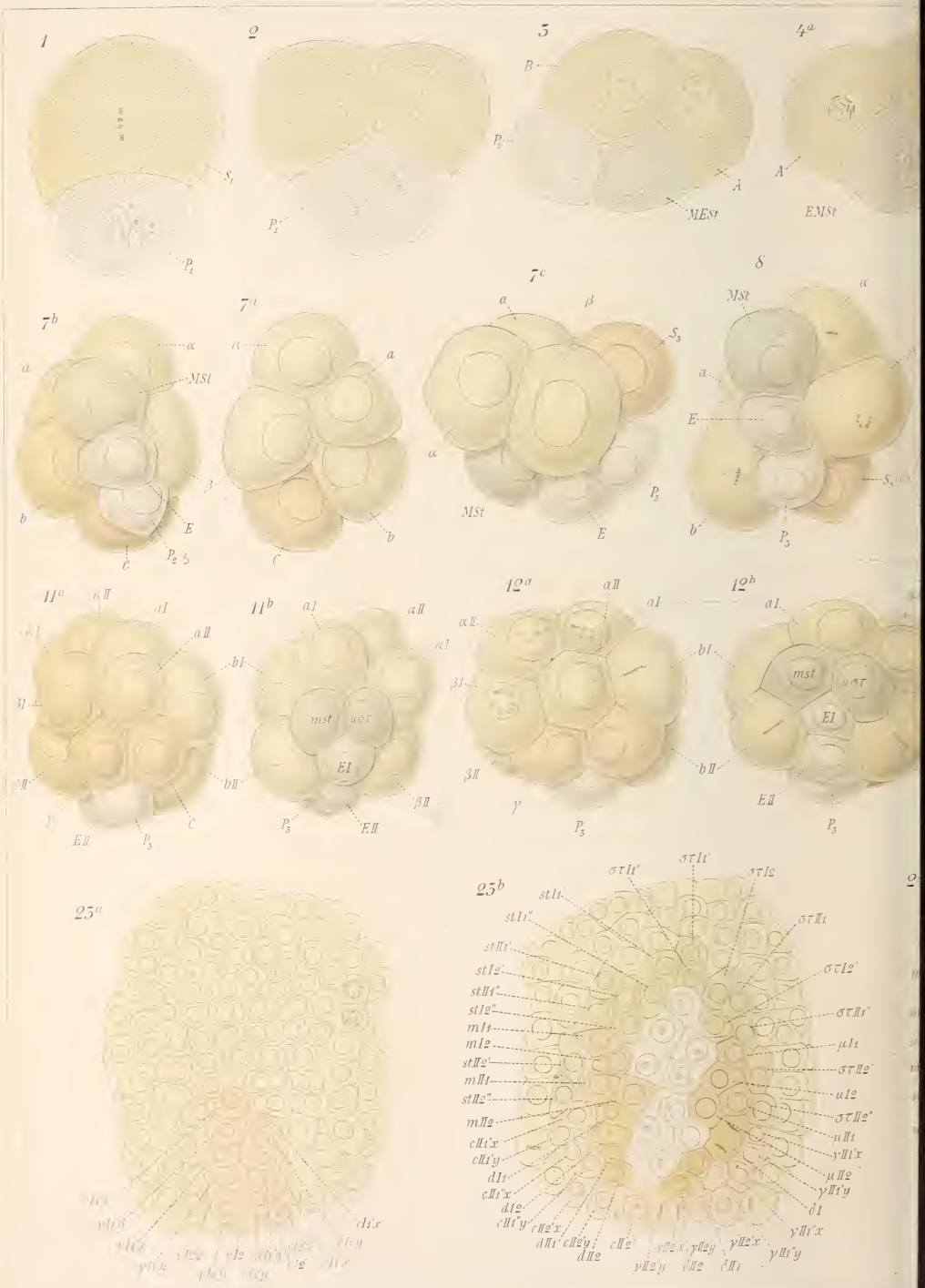
Fig. 32. Querschnitte durch einen Embryo bei fast vollendeter Gastrulation. Vergr. 1110/1. *a*, Zweiter Schnitt der Serie (durch die Gegend des Stomatodäums); *b*, vierter Schnitt (durch die Gegend vor den Urgeschlechtszellen); *c*, fünfter Schnitt (durch die Gegend der Urgeschlechtszellen); *d*, sechster Schnitt (durch die Gegend hinter den Urgeschlechtszellen); *e*, dritter Schnitt (durch die Gegend des Hinterendes der Stomatodäumanlage).

Fig. 33. Querschnitte durch Embryonen nach Vollendung der Gastrulation. Vergr. 1110/1. *a*, Querschnitt durch die Gegend des Stomatodäum; *b*, Querschnitt durch den hinteren Körpertheil (eines anderen Embryo).

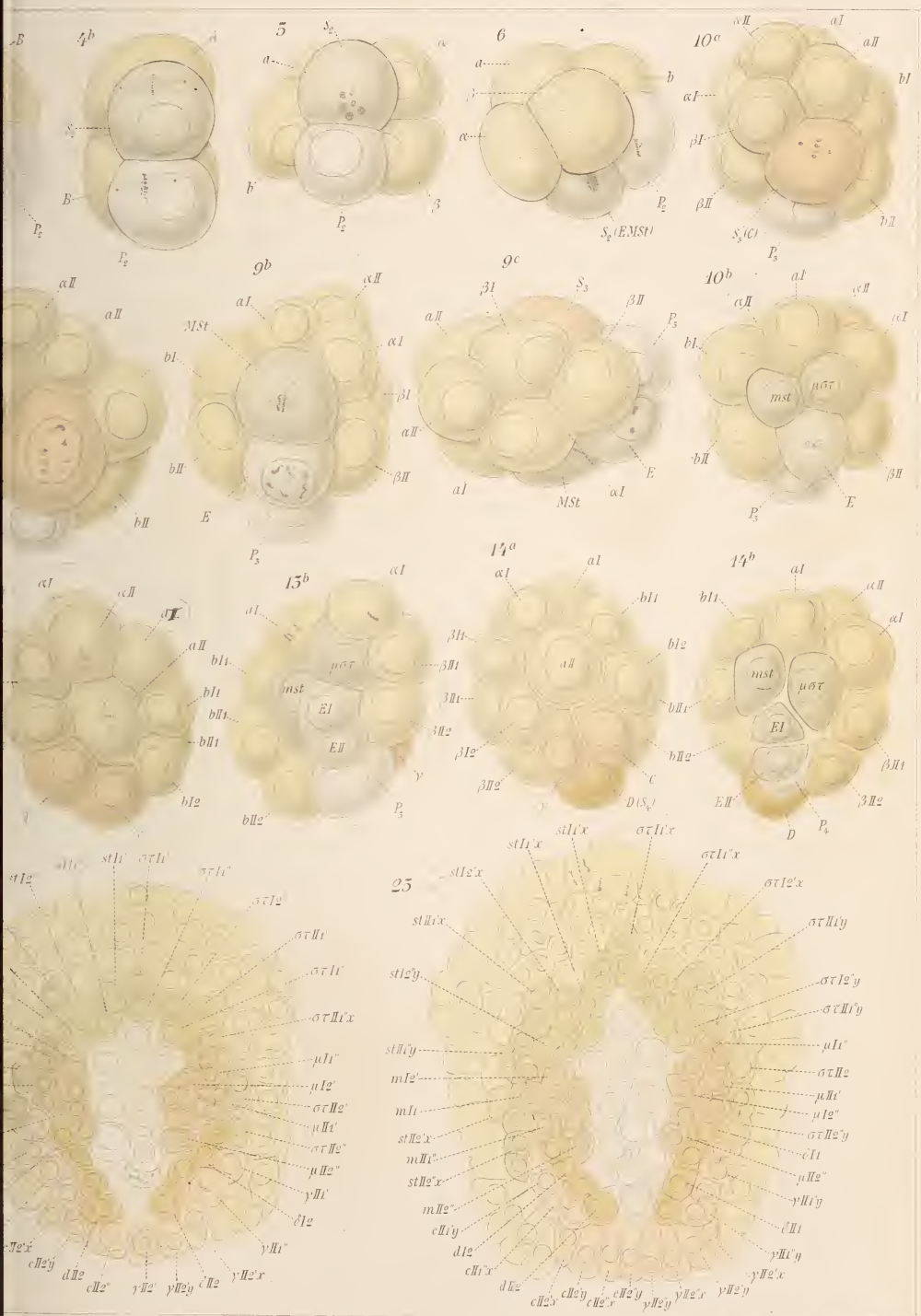
Fig. 34. Längsschnitt durch einen Embryo von ungefähr demselben Alter wie der der Figuren 27 und 30. Vergr. 1110/1.

Fig. 35. Längsschnitt durch einen Embryo, der wenig älter ist als das Stadium der Figur 33.

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

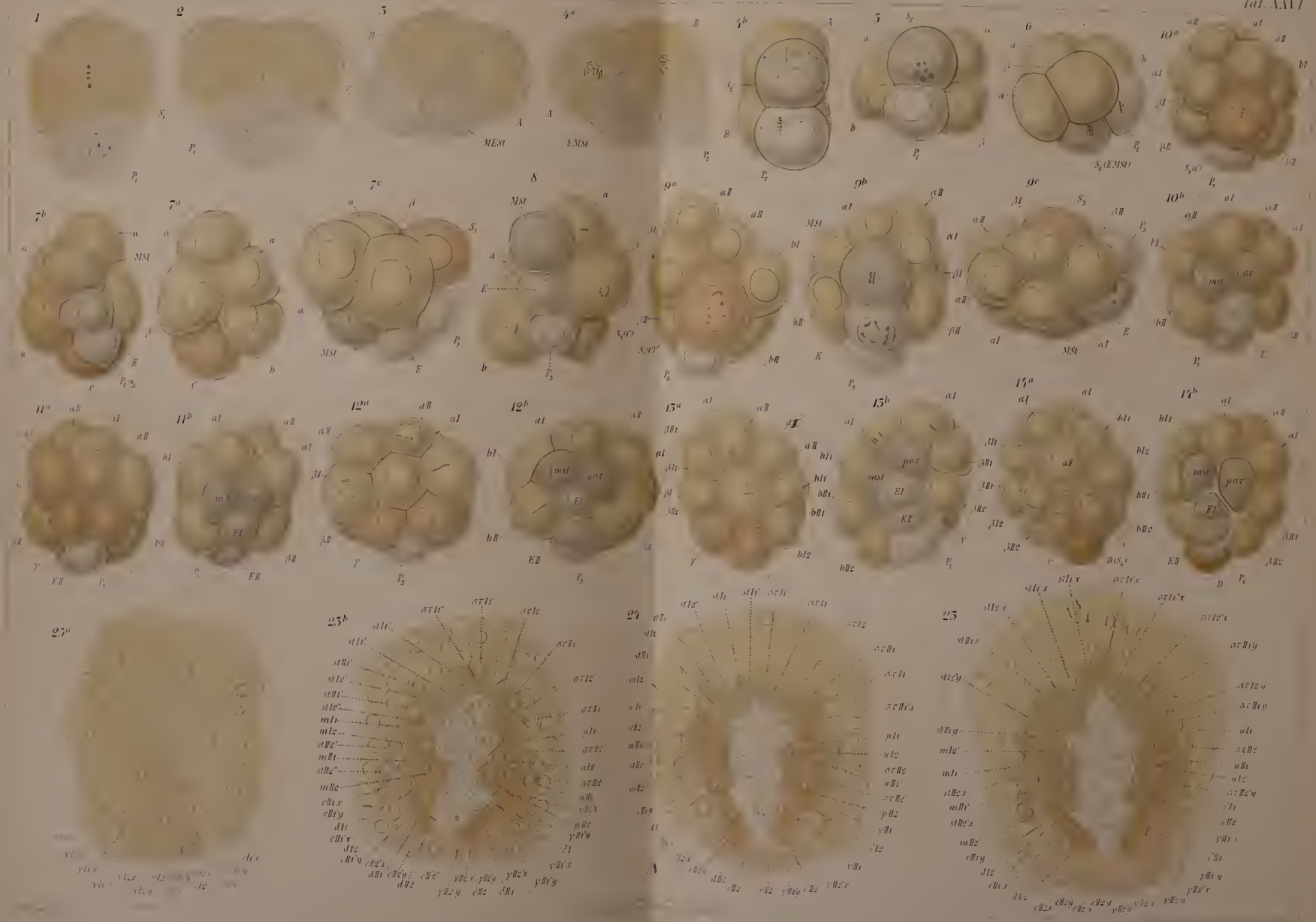


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

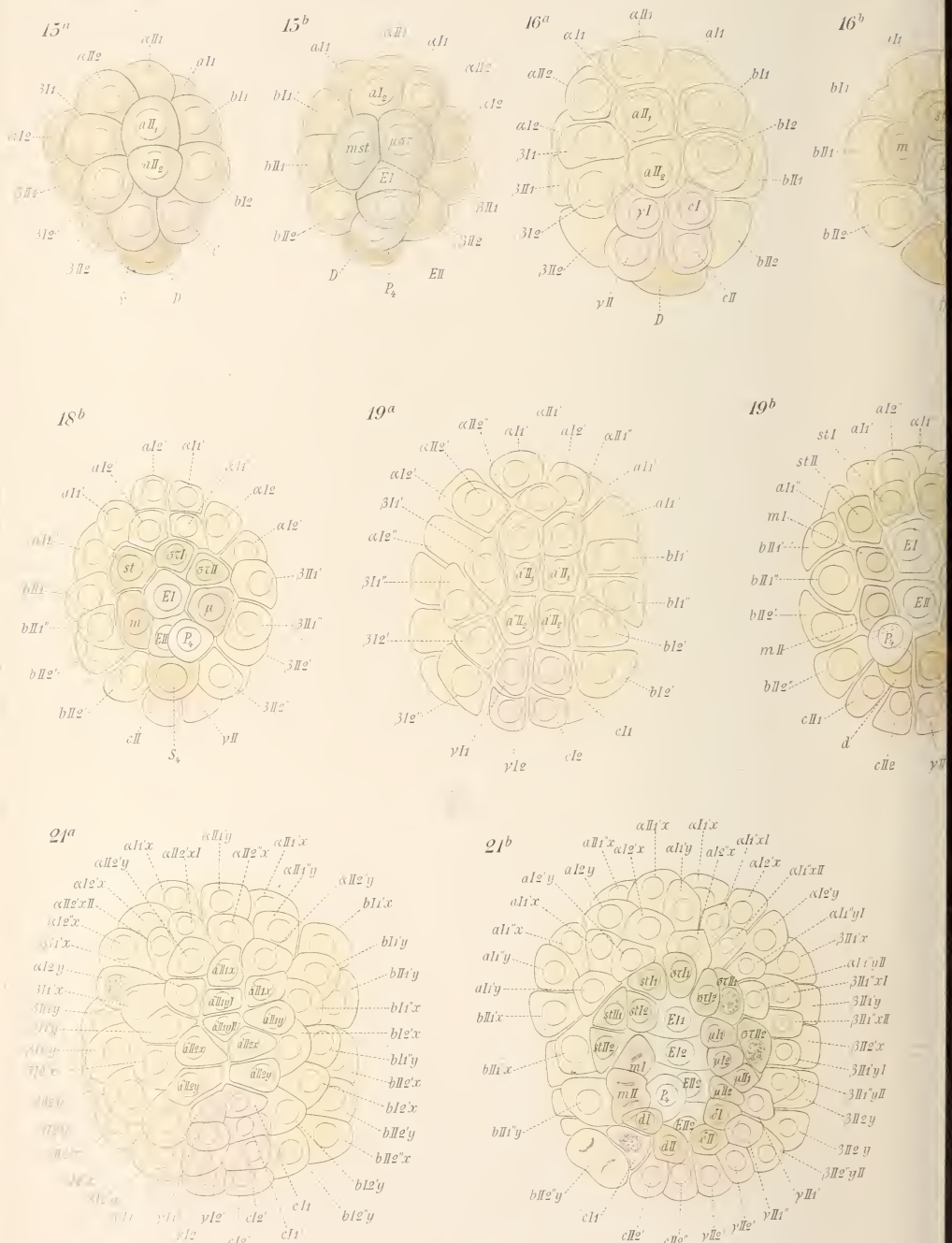


Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

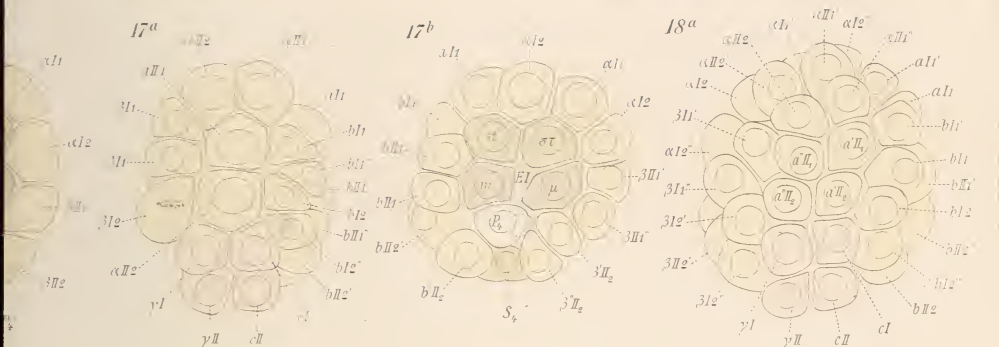
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

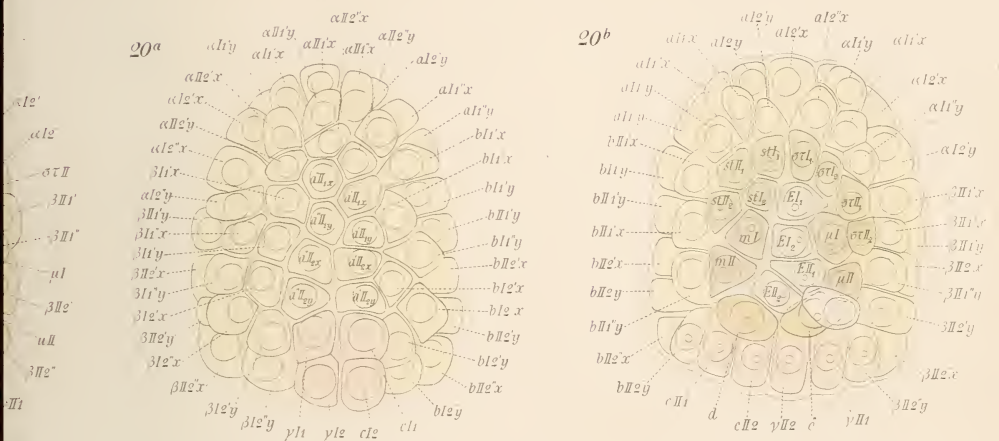


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

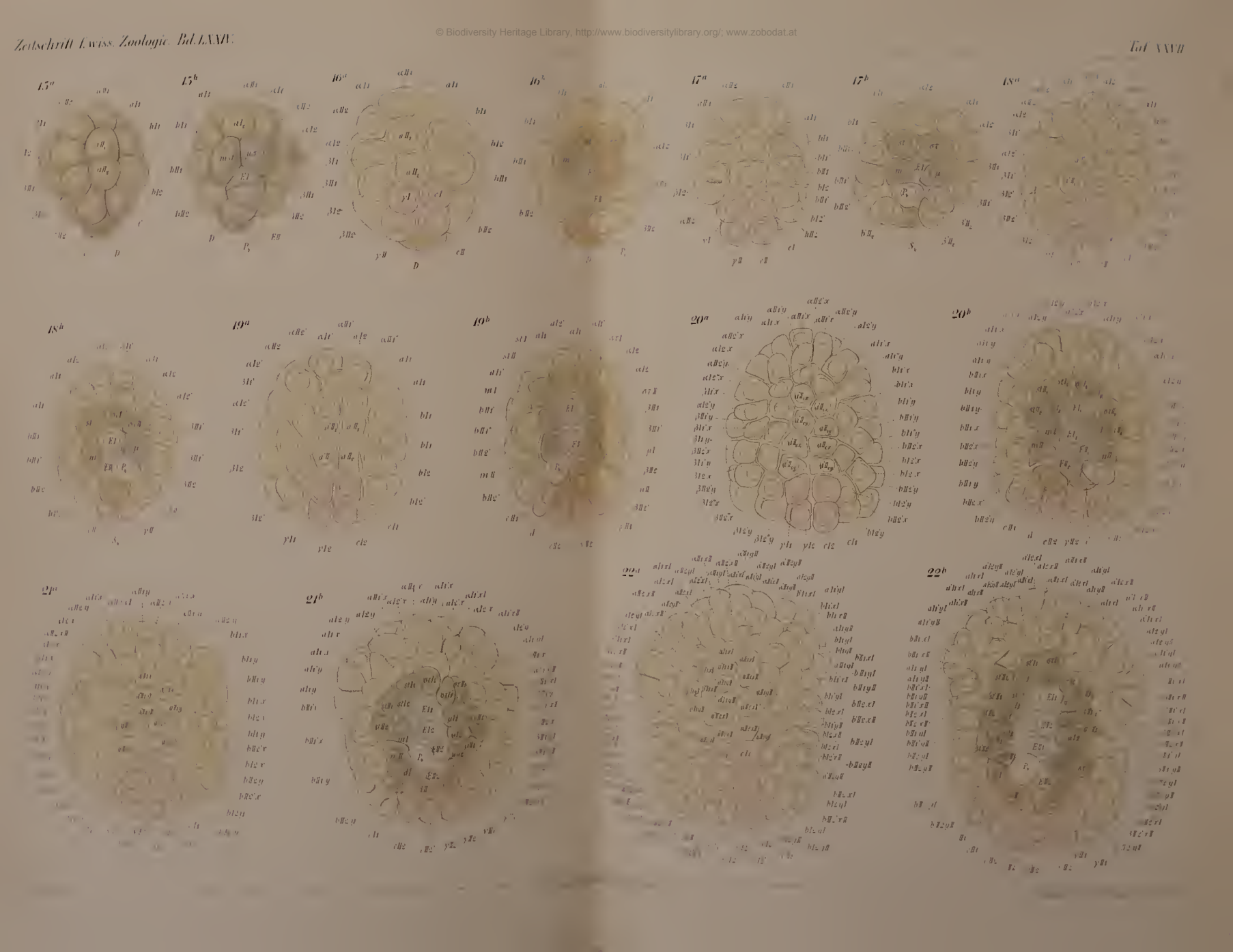


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

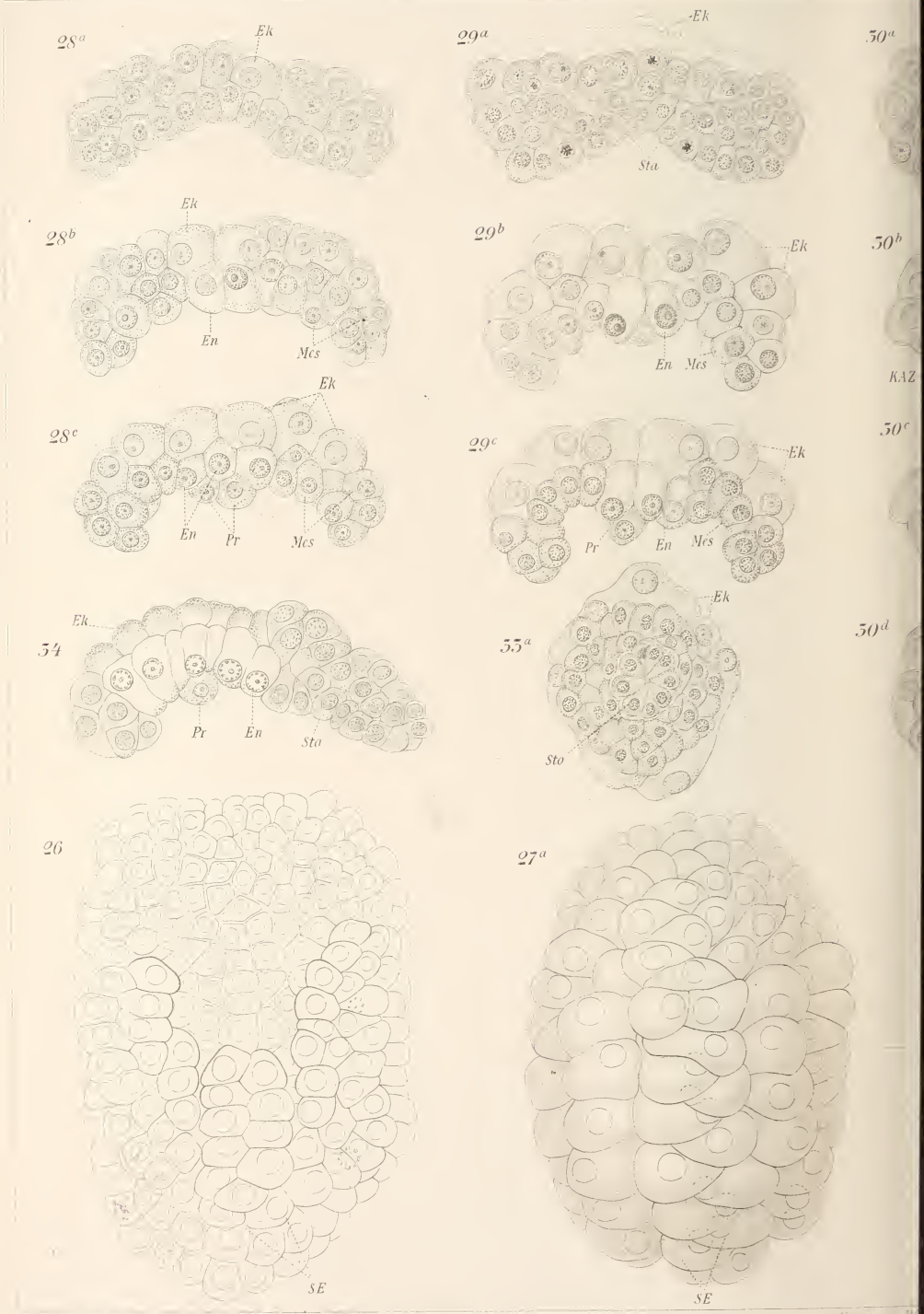




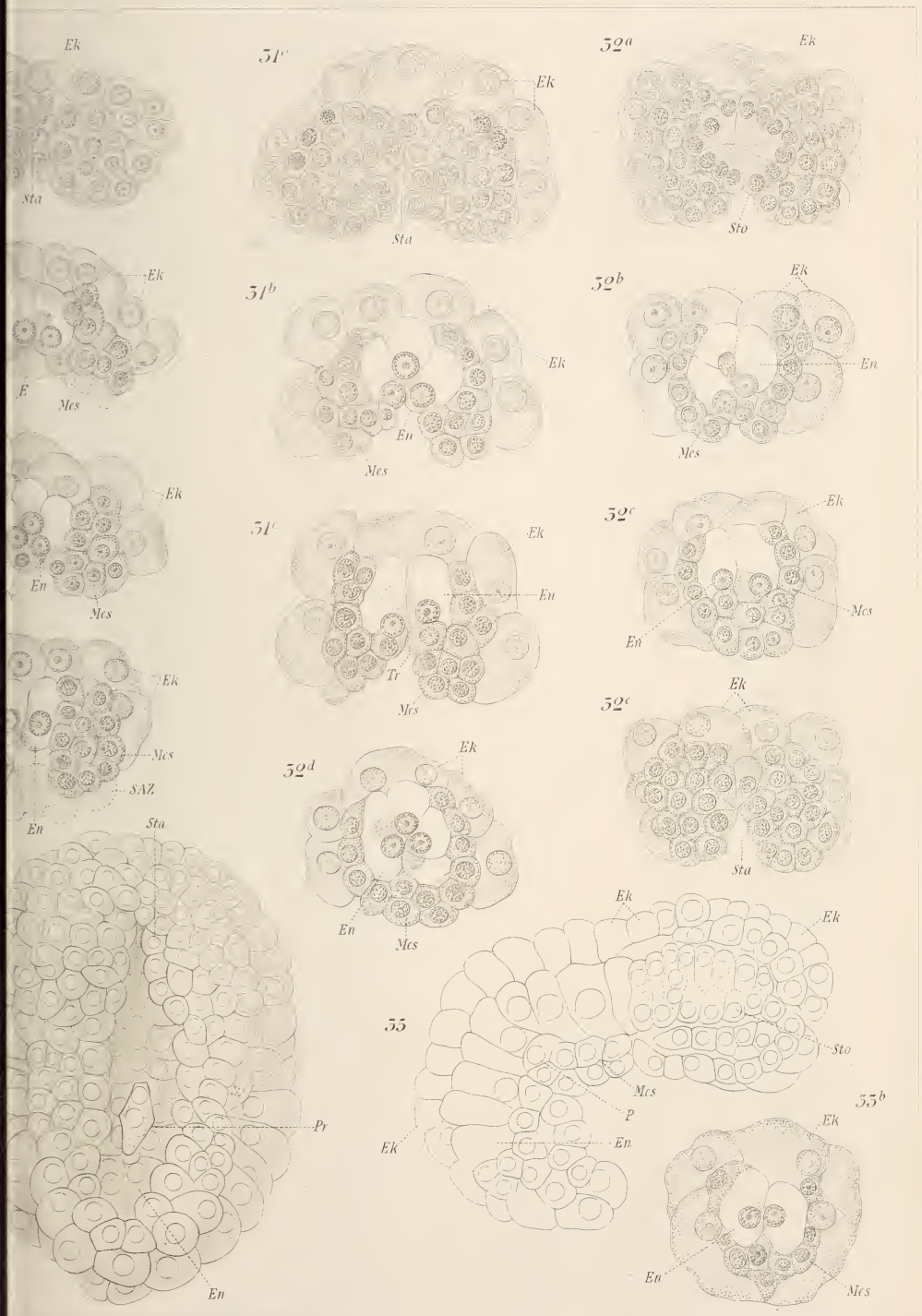
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



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



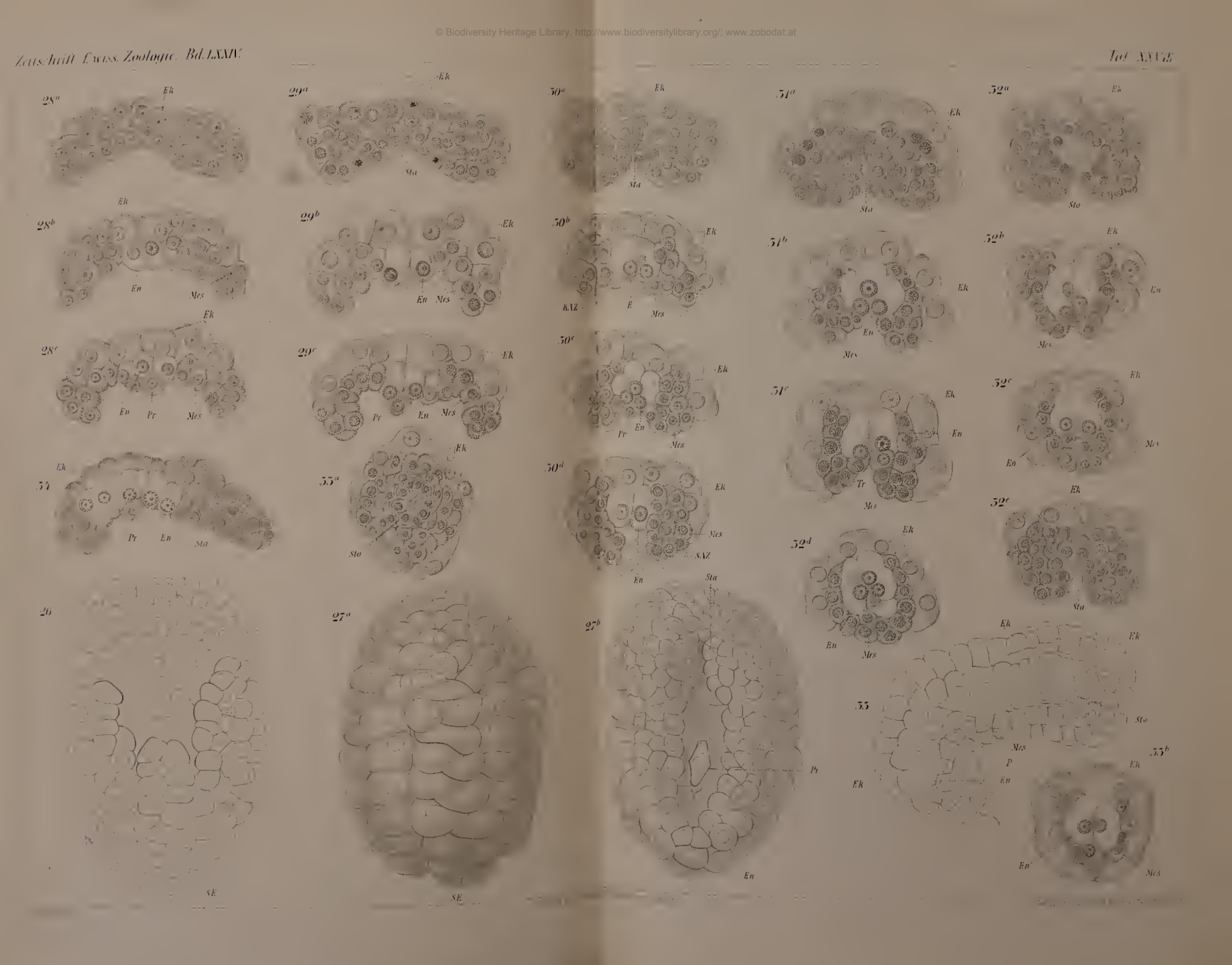
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag Leipzig

Lith. Inst. v. Werner & Winter Frankfurt a. M.

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 74

Autor(en)/Author(s): Martini E.

Artikel/Article: Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans Zed 501-556