

# Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen.

Von

E. Mattiesen.

Aus den Zoologischen Instituten zu Dorpat und Leipzig.)

Mit Tafel X—XIII und 3 Figuren im Text.

Unsre heutige Kenntnis von der Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen gründet sich ausschließlich auf drei Arbeiten, die »Embryologie von *Planaria polychroa*« von E. METSCHNIKOFF<sup>1</sup>, die »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen« von ISAO IJIMA<sup>2</sup> und die »Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce« von P. HALLEZ<sup>3</sup>. Vor ihnen erschien eine Untersuchung von B. KNAPPERT über dasselbe Thema unter dem Titel »Bijdragen tot de ontwikkelings-geschiedenis der Zoetwater-Planariën«<sup>4</sup>, doch kommt derselben heute nur noch eine historische Bedeutung zu. Seine Resultate sind infolge der damals noch so unvollkommenen technischen Methoden durch die genannten späteren Arbeiten zum Teil überholt, zum großen Teil aber auch widerlegt worden, weshalb ich von einer eingehenden Berücksichtigung dieser Schrift im vorliegenden Falle absehen darf. Die mannigfachen technischen Schwierigkeiten in der Untersuchung der im übrigen überall leicht zu beschaffenden Eikokons der Süßwasserdendrocölen erklären es ebenfalls, warum auch die Beobachtungen der drei erstgenannten Forscher, auf deren diesbezügliche Arbeiten ich hier näher einzugehen haben werde, nicht wenig in manchen grundlegenden Punkten voneinander abweichen. Dieser Umstand gab den Anlaß zu der vorliegenden nochmaligen Revision des Tatbestandes, weshalb auch mein

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.

<sup>2</sup> Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

<sup>3</sup> Paris 1887.

<sup>4</sup> In den »Natuurkundige Verhandelingen, uitgegeven door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van kunsten en wetenschappen«. Utrecht 1865.

Hauptaugenmerk auf die Lösung dieser uns bis heute vorliegenden Widersprüche gerichtet war. Die Anregung hierzu gab mir mein hochverehrter Lehrer Prof. Dr. J. v. KENNEL in Dorpat. Für die freundliche Förderung meiner Arbeit bin ich ihm zu aufrichtigem Dank verpflichtet, ebenso den Professoren Dr. C. CHUN und Dr. O. ZUR STRASSEN und Herrn Dr. R. WOLTERECK in Leipzig, wo ich diese Arbeit fortgeführt und beendet habe. Ich bin mir der mannigfachen Lücken in dieser Abhandlung sehr wohl bewußt; äußere Umstände veranlassen mich jedoch, die Arbeit abzuschließen.

Das Objekt meiner Untersuchungen war in erster Linie *Planaria torva* (M. Schultz), das in der Umgegend von Dorpat bei weitem am häufigsten vorkommende Turbellar. Nebenbei habe ich, namentlich was die Eireifung anbetrifft, auch die verschiedensten Stadien von *Dendrocoelum lacteum* und einige von *Planaria polychroa* untersucht. Hierbei konnte ich mich von einer völligen Übereinstimmung ihrer Entwicklung in allen Hauptpunkten überzeugen, so daß ich sehr wohl dort, wo meine Beobachtungen an *Planaria torva* Lücken aufweisen, die entsprechenden Stadien der genannten beiden andern Süßwassertricliden zur Aushilfe heranziehen kann.

Was meine Untersuchungsmethoden anbelangt, so habe ich ausschließlich mit Schnittserien gearbeitet. Die von METSCHNIKOFF, besonders aber von IJIMA und HALLEZ angewandte Methode, die ganz jungen Embryonen durch Schütteln in verdünnter Essigsäure von den anhaftenden Dotterzellen nach Möglichkeit zu befreien und dann gefärbt oder ungefärbt in toto unter dem Deckglase zu untersuchen, gestattet kein so sicheres Urteil über feinere Verhältnisse, wie eine Schnittserie durch einen unzertheilten Kokon, wobei außerdem die Embryonen durch die Schnittmethode weder deformiert, noch unnötig von den anliegenden Dotterzellen getrennt werden. Um ein rasches Eindringen der Reagentien in den von einer starken Schale umgebenen Kokon zu ermöglichen, habe ich letzteren stets anstechen müssen. Es ist bei einiger Übung nicht schwer, mit zwei sehr spitzen Nadeln unter Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung ein mehr oder weniger großes Fenster in die Kokonschale einzureißen, ohne den Inhalt zu lädieren. (Hierbei ist es am besten, die eine Nadel nicht zu tief einzustecken, sie sodann gegen den Boden des Schälchens zu drücken und mit der andern Nadel den Kokon zu befreien. Es ist ratsam, diese Prozedur unter einer Präparierlupe vorzunehmen.) METSCHNIKOFF hat die gehärteten Kokons geschält. Das ist nicht in allen Fällen notwendig, da ich trotz der harten Schale mit quergestelltem Mikrotommesser Bandserien von 7—10  $\mu$  Dicke schneiden konnte. Um meine dünneren Schnitte von 4 und 5  $\mu$  Dicke herzustellen, schälte ich die in Paraffin eingeschmolzenen Kokons unter einer Lupe und bettete sie nochmals in Paraffin ein, eine Methode, bei der eine Verletzung des Inhalts ausgeschlossen ist. Einige Vorsicht ist hierbei geboten insofern, als die Eizellen oft sehr dicht unter der Schale liegen. Nachdem das zarte Syncytium der kugeligen Embryonen sich mit der Ektodermmembran umgeben hat

(etwa 4. oder 5. Tag), kann man ohne Bedenken die Kokonschale ganz zerreißen und aus dem Inhalt die Embryonen behufs Fixierung mit einer Pipette heraussuchen.

Zum Fixieren wandte ich die verschiedensten Mittel an: die besten Resultate erzielte ich in allen Stadien durch Übergießen mit fast kochendem Sublimat oder Alkohol, beide Reagentien läßt man mehrere Stunden lang einwirken. Gut bewährte sich auch FLEMMINGSche Lösung für manche histologische Details, bei welcher Konservierung ich namentlich die besten Bilder vom Embryonalpharynx erhielt. IJIMA wendet 1%ige Chromsäure an, HALLEZ empfiehlt Osmiumsäure. Nach METSCHNIKOFFS Abbildungen zu urteilen ist seine Methode, ungeöffnete Eikapseln 1—2 Minuten lang in kochendem Wasser zu halten und dann erst anzuschneiden, nicht empfehlenswert, denn seine Abbildungen Fig. 9, 10, 11, 12, 15 und 16 auf Tafel XV und XVI zeigen fraglos deformierte Embryonen. Auch ist es nicht wohl ratsam, vor dem Fixieren und Härten die Schale des Kokons zu entfernen, denn auch seine Fig. 7 auf Tafel XXIII zeigt einen lädierten Embryo. Was die Färbemittel anlangt, so hat sich beim noch ungefurchten Ei HEIDENHAINsches Hämatoxylin als das bei weitem beste, in manchen Fällen als das einzig wirklich brauchbare Reagens erwiesen. Diese Methode bewährte sich auch bei allen übrigen Stadien. Daneben habe ich auch mit gutem Erfolg Hämalaun und BÖHMERSches und DELAFIELDSches Hämatoxylin angewandt und ganze angestochene Kokons mit Alaunkarmin und Boraxkarmin durchgefärbt. Mit Anilinfarben habe ich durchgängig schlechte Resultate erzielt.

### Inhaltsübersicht.

Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen will ich in drei Hauptabschnitten berichten, und zwar im ersten über die Bildung, Ablage und den Inhalt des Kokons, im zweiten über die Eireifung (die Reifung des Eies im Ovarium und die Bildung der Richtungskörper) und im Anschluß daran über die Bildung und Umwandlungen des ersten Furchungskernes bis zur ersten Mitose, und im dritten über die embryonale Entwicklung der Süßwasser-Planarien.

Ich war im allgemeinen bemüht, die Arbeiten meiner Vorgänger zu ergänzen und in einigen Punkten zu berichtigen. Doch um die vorliegende Arbeit zu einer mehr in sich abgeschlossenen zu gestalten, läßt es sich nicht vermeiden, daß ich wenigstens in Kürze auch die Punkte behandle, in denen meine Beobachtungen vollkommen mit denen meiner Vorgänger übereinstimmen und somit bloß eine Bestätigung dieser letzteren enthalten.

#### I. Bildung, Ablage und Inhalt der Kokons der Süßwasserdendrocölen.

Wie sämtliche Süßwasser-Tricladen, so legt auch die von mir zum erstenmal speziell untersuchte *Planaria torva* ihre Eier in hartschaligen Kokons ab, in denen wenigen Eizellen eine außerordentlich große Menge Dotterzellen beigegeben ist. Den Angaben METSCHNI-



KOFFS, IJIMAS und HALLEZ' über die Bildung dieser Kokons und die Natur der Dotterzellen habe ich nicht viel hinzuzufügen.

Die Ablage der Kokons beginnt in der freien Natur im Frühjahr mit dem Eintritt genügend warmer Temperatur und dauert bis in den Herbst hinein. Ein Vorteil, den *Planaria torva* bei den Untersuchungen gewährt, ist der Umstand, daß ihre Legeperiode besonders lange dauert: meine im Sommer und im Herbst gesammelten Exemplare legten fast den ganzen Winter hindurch in den Aquarien des Dorpater zoologischen Instituts ihre Eikokons ab, mit der Abnahme der Wassertemperatur (im Winter betrug dieselbe bloß 7—8° R.) zwar immer seltener, bis im Frühjahr wieder eine sehr rege Eiablage begann. Noch am 18. November beobachtete ich eine Begattung; ein Konservierungsversuch in copula mißlang leider. Dagegen berichtet METSCHNIKOFF von *Planaria polychroa*, daß die Ablage ihrer Kokons vom Frühjahr bloß bis zum August dauere, während nach HALLEZ *Dendrocoelum lacteum* noch viel früher damit aufhört. Letztere Angabe ist jedenfalls nicht ganz einwandfrei, indem in unsern Aquarien auch *Dendrocoelum lacteum* noch im Oktober fleißig Kokons ablegte. IJIMA berichtet, daß seine Anfang Mai gesammelten Individuen von *Dendrocoelum lacteum* sämtlich im Laufe von 1½ Monaten zugrunde gingen, nachdem ein jedes wenigstens drei Kokons gelegt hatte. Daraus schließt er, daß diese Tiere wahrscheinlich nach einer kurzen Periode geschlechtlicher Tätigkeit zugrunde gehen. Dagegen möchte ich einwenden, daß, nach meiner oben erwähnten Beobachtung, dieselben Individuen von *Planaria torva*, nach einer Ruhepause im Winter, im Frühjahr zu neuer reger Eiablage schritten. Das frühe Aufhören der Eiablage und das von IJIMA beobachtete Zugrundegehen der Dendrocölen ist wohl auf ungenügende Ernährung während der Gefangenschaft zurückzuführen. Frisch gefangene Individuen legten stets am fleißigsten in meiner Zucht, die Dendrocölen anfangs manchmal alle 2 Tage, später bloß alle 7—14 Tage einen Kokon, bis sie, wenn ich sie nicht mit geronnenem Blute oder rohem Fleische fütterte, das Eierlegen ganz einstellten und immer mehr zusammenschrumpften<sup>1</sup>. Die Ablage erfolgt vorwiegend in den frühen Morgenstunden, nach METSCHNIKOFF bei *Planaria polychroa* während des Tages, stets vor Sonnenuntergang.

Betrachten wir zunächst die Bildung eines solchen Kokons im

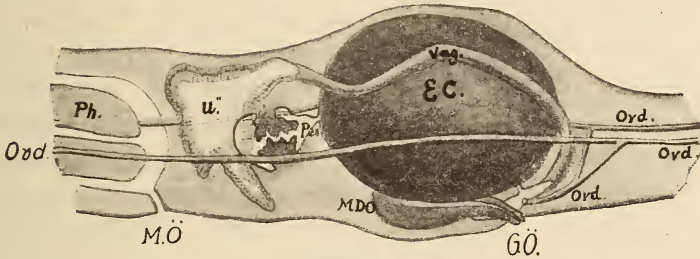
<sup>1</sup> Ebenso berichtet auch EUGEN SCHULTZ in seiner Abhandlung »Über die Regeneration bei Turbellarien« (02), daß hungernde Planarien nach einigen Monaten schließlich nur noch ¼ oder weniger ihrer normalen Größe haben.



Muttertiere. Da tritt uns in allen bisherigen Arbeiten eine große Unsicherheit in der Deutung der Funktion der einzelnen Organe des Geschlechtsapparates entgegen und infolgedessen auch noch einige Widersprüche in den allerneuesten dieses Thema behandelnden Arbeiten. Bei den in voller Geschlechtstätigkeit befindlichen Tieren fand ich stets den von der Außenseite ins Ovarium einmündenden Oviduct durch einen eigentümlichen hohen in das Ovarium hineinragenden Zellzapfen verschlossen. Derselbe besteht, wie aus Fig. 1 ersichtlich ist, aus einer Reihe sehr hoher Zellen, die ein äußerst enges, nur auf Querschnitten sichtbares Lumen umschließen. Wohl durch einen chemischen Reiz angezogen, drängen sich die reifen Eier durch diesen Verschlußapparat hindurch und gelangen in eine gleich dahinter liegende Erweiterung des Oviducts (*RS*). Diese ist stets von einer Spermamasse dicht erfüllt und stellt wohl fraglos das bisher vermißte Receptaculum seminis dar. KENNEL (82) erwähnt diese Erweiterung des Oviducts bereits bei den Landplanarien, nicht aber die Spermaansammlung in derselben. Dagegen beschreibt BERGENDAHL (96) bei *Uteriporus*, einer Meerestriclade, ampullenartig erweiterte Vorderenden der Oviducte, in denen die Spermatozoen zusammengedrängt werden, und die ihm demnach als Receptaculum seminis zu funktionieren scheinen. In der Tat habe ich bei den Süßwasserendocölen sonst nirgends im ganzen Tiere eine Spur von fremdem Sperma gefunden. Die Wände dieses Receptaculum seminis weisen eine Menge von Zellen augenscheinlich drüsiger Natur (*DrZ*) auf, deren Sekret voraussichtlich dazu dient, das Sperma lebend zu erhalten, vielleicht aber auch den die reifen Eizellen anlockenden chemischen Reiz ausübt. Die Spermatozoen bohren sich in die Wände ein und dringen eine Strecke weit im feinen ins Ovarium führenden Kanal vor, ohne jedoch in das letztere hineingelangen zu können. Beim Passieren durch diese Spermamasse findet wohl sicher die Befruchtung des Eies statt. Gleichzeitig sind bereits die Dotterstücke bis kurz vor ihre Einmündungen in den Oviduct prall gefüllt. Die von KENNEL (82) zuerst beschriebenen und auch von IJIMA (84) erwähnten großen blasigen Zellen an diesen Einmündungen habe ich bei jedem geschlechtsreifen Tier gefunden, was im Widerspruche steht mit der Mitteilung von IJIMA, wonach dieselben während der Eiablage völlig verschwinden. Da ich sie stets unmittelbar neben der Einmündung des Dotterstockes auffand, glaube ich annehmen zu dürfen, daß es sich vielleicht um Zellen handelt, die durch Anschwellung diese Öffnung verschließen. KENNEL (82) erblickt in ihnen

»Drüsengebilde sui generis«, wofür ich keine sicheren Anhaltspunkte habe.

Über den Ort, wo die Kokonbildung vor sich geht und über die Rolle, die bei dieser der sog. »Uterus« spielt, gehen die Meinungen stark auseinander. Eine vollständige und übersichtliche Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten finden wir in einem Aufsatz von BERGENDAHL über den Uterus der Tricladen (92). Eine ausführliche Wiedergabe derselben glaube ich mir hier ersparen zu dürfen. BERGENDAHL kommt auf Grund dieser verschiedenen Beobachtungsergebnisse und eigener Untersuchungen zum Schlusse, daß die Kokonbildung bei *Dendrocoelum* in der Penisscheide, bei *Polycelis* und *Planaria* (*polychroa*) dagegen augenscheinlich im »Uterus« stattfindet. Ich möchte dem entgegen, daß es von vornherein nicht wahrschein-



Textfig. 1.

Schematischer Längsschnitt durch die Gegend der Copulationsorgane einer *Planaria* mit einem Kokon in der Penisscheide. EC, Eikokon; GÖ, Genitalöffnung; MDO, »muskulöses Drüsenorgan«; M.Ö, Mundöffnung; Ovd, Oviduct; Ph, Pharynx; Pen, Penis; »u«, Schalendrüse (»Uterus«); Vag, Vagina.

lich ist, daß die so überaus übereinstimmend gebauten Geschlechtsorgane bei diesen miteinander so nahe verwandten Turbellarien verschieden funktionieren. In der Tat lassen mich meine diesbezüglichen Untersuchungen ein gleiches Verhalten bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria torva* annehmen. Es ist mir geglückt, bei diesen Turbellarien die Kokonbildung ziemlich in ihren allerersten Anfängen zu beobachten. Der jüngste von mir im Muttertiere gefundene Kokon war bereits von einer ganz dünnen, noch blasigen Schalenschicht umgeben, und die in demselben befindlichen Eizellen hatten noch nicht die erste Polzelle ausgestoßen. Dabei nahm der Kokon bereits dieselbe Lage im Endabschnitte der Penisscheide ein, die er bis zur Ablage beibehält und die ich in der schematischen Abbildung im Texte wiedergegeben habe. Der bisher als Vagina bezeichnete aus dem Uterus kommende lange Gang (*Vag*) mündet unmittelbar unter dem Kokon ins Geschlechtsatrium, ist aber vom Kokon oft durch

eine sphincterartige Falte, die letzteren gegen die Geschlechtsöffnung zu abschließt, getrennt. Es scheint mir recht unwahrscheinlich, daß der Kokon anfangs im Uterus gelegen war und von dort, anstatt hinaus befördert zu werden, erst ein Stück in die Penisscheide zurückgleitet. Die Vagina ist für ein Passieren des fertigen Kokons auch wohl zu eng. Ich glaube vielmehr (mit IJIMA und LOMAN [87]) annehmen zu dürfen, daß der mit Unrecht sog. »Uterus« stets als reine Schalendrüse funktioniert, indem er sein Sekret durch die »Vagina« zu den im Geschlechtsatrium angesammelten Dotter- und Eizellen gelangen läßt. Die Epithelzellen dieses Drüsenorgans sind zur Zeit der Kokonbildung besonders hoch, haben an der Basis festes, zum Lumen des sackförmigen Organs zu ein schaumiges Plasma, das große Tropfen enthält. Die Kerne sitzen in der sich dunkel färbenden Basalschicht. Das Innere des Sackes fand ich in frühen Stadien der Kokonbildung stets von einer sich sehr schwach färbenden, einem körnigen Brei gleichenden Masse prall erfüllt, die späterhin zu schwinden scheint. Dieselbe Masse habe ich auch bei einem Exemplar von *Dendrocoelum* gefunden, bei dem kein Kokon im Geschlechtsatrium vorhanden war; es lag augenscheinlich ein Individuum vor, bei dem die Ansammlung der Dotter- und Eizellen im Geschlechtsatrium unmittelbar bevorstand. Schon dieses Verhalten des Uterus läßt eine Kokonbildung in seinem Inneren unwahrscheinlich erscheinen. Mehrere Autoren führen Fälle an, wo sie bei Planarien im Uterus eine größere oder geringere Zahl von Dotter- und Eizellen gefunden haben, und sehen in diesen die erste Ansammlung des Materials zur Kokonbildung. Auch ich habe einmal bei *Planaria torva* im Uterus Dotterzellen und einige, diesen an Größe etwa gleiche, unregelmäßig geformte Gebilde gefunden, die fraglos aus bereits erhärteter Schalensubstanz bestanden. Da aber im Geschlechtsatrium desselben Individuum ein vollkommen intakter, zur Ablage reifer Kokon lag, berechtigt mich diese Beobachtung gerade zum entgegengesetzten Schlusse: eine Kokonbildung im »Uterus« halte ich gerade in diesem Falle für ausgeschlossen, denn es wäre dann nicht recht verständlich, wie diese Zellen und Schalenteile im »Uterus« zurückgeblieben sein sollten, ohne von der sich bildenden Schale mit umschlossen zu werden. Ich nehme vielmehr an, daß dieselben schon vor der Schalensubstanzbildung etwa durch heftige Kontraktionen oder anderweitige Störungen unnormaler Weise von der übrigen Masse abgesondert und aus dem Geschlechtsatrium in die Schalendrüse hineingelangt sind. Entgegen den Beobachtungen einiger Autoren habe ich, trotz der gar nicht



geringen Zahl von Individuen, die ich geschnitten, niemals im »Uterus« Spermatozoen gefunden und glaube auch nicht, daß solche normalerweise in dieses Organ gelangen.

Die Kokonschale unterscheidet sich auf den verschiedenen Stadien ihrer Bildung nicht unbedeutend durch ihre Struktur. Wie oben erwähnt, fand ich bei *Dendrocoelum lacteum* im Geschlechtsatrium einen Kokon, dessen Schale noch lange nicht die definitive Dicke erreicht hatte. Sie war dicht erfüllt von kleinen Tröpfchen, deren Inhalt wohl durch die Einwirkung der angewandten Reagentien aufgelöst war. Auf Fig. 2 a habe ich einen Schnitt durch eine ältere, ebenfalls noch in der Bildung begriffene Schale abgebildet. Auch hier sehen wir die feinkörnige Grundsubstanz erfüllt von Tropfen, die aus einer andern Substanz bestehen und eine jetzt deutliche regelmäßige Anordnung aufweisen, indem ihre Größe nach der Außenseite der Schale zu bedeutend zunimmt. Ihr Inhalt, der sich durch intensivere Färbung von der Grundsubstanz unterscheidet, war auch hier an manchen Stellen aufgelöst. Die Grundsubstanz der Schale scheint mir identisch mit der die Schalendrüse erfüllenden Masse zu sein, in der ich aber nicht den Tropfen entsprechende Gebilde gefunden habe. Es ist daher möglich, daß dieselben andern Ursprungs sind, etwa von der den Kokon umschließenden Wand des Geschlechtsatrium und der Penis-scheide ausgeschieden sind. Die Epithelzellen dieser Wand sind jedoch infolge der gewaltigen Dehnung so außerordentlich flach, daß ich eine starke sekretorische Tätigkeit derselben nicht annehmen kann. Daß sie, wie IJIMA (84) annimmt, die ganze Schale aussondern, möchte ich für ausgeschlossen halten. Noch im Muttertiere ändert sich das Aussehen der Schale, indem sie daselbst schließlich ihre definitive Struktur annimmt. Die Tropfen lösen sich auf, werden kleiner und ordnen sich, wenn sie nur noch als feine Granula sichtbar sind, in feinen, parallelen, die Schale der Quere nach durchsetzenden Reihen an. Das auf Fig. 2 a sichtbare Verhalten, wonach nach der Innenseite der Schale zu die Tropfen an Größe abnehmen, könnte man dadurch erklären, daß im inneren, d. h. älteren Teile der Schale diese Auflösung früher begonnen hat. Schließlich verschwinden die Tropfen vollständig. Bei starker Vergrößerung scheint die Schale jetzt aus einer Unmenge feinsten Stäbchen zusammengesetzt zu sein (Fig. 2 b). Beim Schneiden mit dem Mikrotom splitterte die Schale an Bruchstellen manchmal in pinselartige Stäbchenbündel auseinander. Auf Flächenschnitten erscheint sie fein punktiert. Die scheinbare Stäbchenstruktur ist wohl auf die Anwesenheit außer-

ordentlich feiner Porenkanälchen zurückzuführen, die die Schale durchsetzen und den Gasaustausch erleichtern sollen. Auf Querschnitten durch eine ungenügend entwässerte Schale fand ich dichte parallele Reihen kleiner Wasserbläschen in der Schale. Auch manche Reagentien dringen durch die Schale des lebenden Kokons hindurch: in einen Kokon, den ich unverletzt auf 48 Stunden in 1%ige Osmiumsäure mit einem Zusatz von wenigen Tropfen Essigsäure legte, war auf der ganzen Oberfläche die Säure eine Strecke weit eingedrungen und hatte die Fetttropfchen in den Dotterzellen geschwärzt. Ich kann über die Entstehungsweise dieser Porenkanälchen nichts Sicheres mitteilen, da ich nicht nachzuweisen vermochte, ob vielleicht feine Pseudopodienfädchen des anliegenden Epithels in die noch weiche Schale eindringen, oder ob es sich sozusagen um eine Art Kristallisationsprozeß in der Schalensubstanz handelt. Mit dem Festerwerden nimmt die Dicke der Schale nämlich um ganze  $\frac{2}{3}$  ab. Die Dicke der auf Fig. 2a abgebildeten Schale betrug 0,03 mm, während die eines alten Kokons (Fig. 2b) bloß etwa 0,01 mm im Durchmesser mißt. Auf letzterer Abbildung sehen wir besonders deutlich die Zusammensetzung der Schale aus drei Schichten, die beim durch das Schneiden verursachten Zersplittern sich stellenweise voneinander gelöst haben: nach außen liegt die bei weitem am stärksten ausgebildete Stäbchenschicht, ferner folgt eine viel dünnere, hellere, fast homogene Schicht, der nach innen noch eine zähe, membranartige Schicht anliegt. Alle drei sind in ihrer Anlage bereits im jüngeren, auf Fig. 2a wiedergegebenen Stadium sichtbar und gegeneinander abgegrenzt. Ich muß aber bemerken, daß sehr oft die Grenzen lange nicht so scharfe sind, wie auf Fig. 2b abgebildet. Wie bereits meine sämtlichen Vorgänger berichten, ist die Farbe der Schale im Muttertiere anfangs weiß, wird aber nach der Ablage schnell gelb, darauf rotbraun, dunkelt im Laufe des ersten Tages noch weiter und ist schließlich fast schwarz. Zugleich wird die Schale härter und spröder. Dabei habe ich bemerkt, daß auch durch die wasserentziehende Wirkung des Alkohols bei der Konservierung die noch weiße Schale stets gelbbraun wurde, was vielleicht einiges Licht auf die nachträglichen Farbenveränderungen wirft. Bestätigen kann ich auch die Beobachtung von HALLEZ, daß im Falle einer Verletzung des frisch gelegten Kokons, die oft spontan eintritt, der Inhalt durch Eindringen von Wasser sehr schnell abstirbt und die Schale dann ihre weiße Farbe und ihre Elastizität viele Tage hindurch gar nicht ändert. Stoffwechselforgänge im lebenden Inhalt des Kokons spielen bei diesem Prozesse der Schalenumwandlung

augenscheinlich eine wichtige Rolle. Bei *Planaria torva* und *polychroa* wurden nach meinen Beobachtungen die Kokons fast ohne Ausnahme noch weiß abgelegt und färbten sich im Laufe der ersten halben Stunde gelbbraun. Bei *Dendrocoelum lacteum* wurden dagegen die Kokons so lange im Muttertiere zurückgehalten, daß sie bereits im Geschlechtsatrium sich verfärbten und bräunlich durchschimmerten. HALLEZ berichtet von Fällen, wo vom ersten Auftreten eines weißen Fleckes bis zur Ablage des Kokons gar 20—23 Stunden verflossen, während die längste von mir beobachtete Zeit bis zur Ablage bloß etwas über 6 Stunden betrug, wobei ein bereits rotbrauner Kokon zutage befördert wurde.

Die Kokons kleben sämtliche Süßwasserdendrocoelen mittels eines Tropfens einer farblosen Klebmasse an die Glaswände der Aquarien oder an Wasserpflanzen. Ich halte es für recht wahrscheinlich, daß diese Klebmasse ausgesondert wird von einem birnförmigen Organ, das von O. SCHMIDT als »rätselhaftes Organ«, von IJIMA als »muskulöses Drüsenorgan«, von HALLEZ als »organ énigmatique« bezeichnet wird, und dem mit Unrecht von den Autoren die verschiedensten Funktionen zugeschrieben worden sind. Ich schließe mich im folgenden in seiner Deutung einer bereits von M. SCHULTZE ausgesprochenen Vermutung an. Spermatozoen, die HALLEZ (79) in dem genannten Organe beobachtet haben will, habe ich nie in demselben gefunden. Die Ansicht, daß es sich um ein Receptaculum seminis handelt, gibt er selbst in seiner späteren Schrift (87) auf. Dagegen fand ich ebenso, wie viele frühere Beobachter, ein Sekret in seinem engen Lumen. Außerdem zeigt Textfig. 1 einen Fall, wo dieses Organ ein wenig zur Geschlechtsöffnung hinausragt, während im Geschlechtsatrium ein Kokon der Ablage entgegensteht. Die starke Muskulatur dürfte dazu dienen, die zähe Klebmasse hinauszupressen, die im Wasser offenbar sehr schnell erhärtet. Die Möglichkeit, das Organ bedeutend zu strecken, kommt bei dem Ankleben dem Kokon sicher auch zu gute. Übrigens habe ich namentlich bei *Planaria torva* häufig bemerkt, daß die Tiere, während sie langsam, mit der Bauchseite nach oben, unter dem Wasserspiegel hinkriechen, ihren Kokon ablegen, der dann frei auf dem Wasser schwimmt.

Die Kokons von *Planaria polychroa* und *Dendrocoelum lacteum* sind von METSCHNIKOFF, IJIMA und HALLEZ ausführlich beschrieben. Erstere unterscheiden sich von denen der übrigen Süßwasserdendrocoelen dadurch, daß sie mit einem langen, mit verbreiteter Basis versehenen Stiele angeheftet werden. Die kugeligen Kokons von



*Dendrocoelum lacteum* messen im Durchmesser 2—3, selten 4 mm, die von *Planaria polychroa* etwa 1,5 mm. Die Kokons von *Planaria torva* sind ebenso wie die von *Polycelis tenuis* elliptisch. Ihre Größe und Form wechselt nicht unbedeutend. Im Durchschnitt beträgt ihr großer Durchmesser 1,5, ihr kleiner etwa 1 mm, oft dagegen nähert sich ihre Form der Kugelgestalt, manchmal aber verhalten sich ihre Durchmesser wie 1 : 2. Die größten Kokons legten meist die wohlgenährten, frisch gefangenen Individuen.

Das Innere des Kokons ist so dicht erfüllt von Dotterzellen, daß dieselben sich gegenseitig abplatten. Unter ihnen liegen zerstreut, meist mehr oder weniger nahe der Peripherie, die wenigen Eizellen. In den feinen Lücken befindet sich eine eiweißhaltige Flüssigkeit. Außerdem habe ich oft zwischen den Zellen in wechselnder Zahl sehr kleine, meist kugelige Gebilde gefunden, die manchmal im Innern einige Bläschen aufwiesen. Sie schienen mir aus derselben Substanz zu bestehen wie die Schale und dürften in dem Falle vielleicht zu Beginn der Schalenbildung ins Innere gelangt sein.

Ein Kokon von *Planaria torva* enthält 7—14 Eizellen. Ihre Zahl ist abhängig von der Größe des Kokons. Die Zahl der in einem Kokon befindlichen Dotterzellen schätze ich nach einer ungefähren Berechnung auf 10—12000 oder noch mehr<sup>1</sup>. Auch METSCHNIKOFF (83) nimmt bei *Planaria polychroa* auf 4—6 Eizellen im Kokon 10000 Dotterzellen an. Bei *Dendrocoelum lacteum* findet man nach IJIMAS und HALLEZ Angaben 20—40 Embryonen. Die Zahl der Dotterzellen beträgt in einem solchen reichlich 2 mm im Durchmesser messenden Kokon etwa 80—90000. Da die Eizellen im 2. Kapitel Gegenstand einer ausführlichen Besprechung sein werden, so füge ich an dieser Stelle noch einige Bemerkungen über die Dotterzellen hinzu.

Auf Fig. 4 a habe ich eine lebende Dotterzelle aus einem eben in physiologischer Kochsalzlösung geöffneten Kokon abgebildet. Wir finden das Innere von einer Unzahl kleiner, stark lichtbrechender Tröpfchen erfüllt. Dieselben kehren auf Fig. 3 a, die einen Schnitt durch eine mit heißem Sublimat fixierte Dotterzelle darstellt, als große,

<sup>1</sup> Ich zählte auf einem medianen Schnitte die Zahl der Dotterzellen, die im größeren, resp. kleineren Durchmesser Platz haben, und erhielt so die Maße des Kokons, ausgedrückt in Dotterzellendurchmessern. Daraus berechnete ich nach der Formel des Rotationsellipsoids das Volumen des Kokons, ausgedrückt in Dotterzellenvolumina, was gleich ist ungefähr der Zahl der den Kokon erfüllenden Dotterzellen.

runde Vacuolen wieder. Es sind dies Dottertropfen, die sich durch Osmiumsäure nicht schwärzen. Auf dem Schnitte sowohl, als auch an der lebenden Dotterzelle bemerken wir, daß die periphere Plasmaschicht frei von Tropfen ist. Auf Schnitten fallen noch in jeder Dotterzelle einige wenige bedeutend größere Tropfen auf (Fig. 3 a, *F.t.*), die nicht, wie HALLEZ (87) annimmt, einfach durch Verschmelzen mehrerer der kleinen entstanden sind, sondern eine entschieden andre chemische Zusammensetzung zeigen: sie allein werden durch Osmiumsäure geschwärzt, enthalten also wohl Fett; ferner treten sie auf mit Boraxkarmin gefärbten und mit angesäuertem Alkohol differenzierten Schnitten deutlich hervor, während da die kleinen Tropfen kaum im übrigen Plasma zu erkennen sind (Fig. 3 b). In den reifen noch im Dotterstocke befindlichen Zellen erkennt man bereits einzelne große Tropfen neben vielen kleinen, die sich aber alle daselbst durch viel größere Färbbarkeit von den im Kokon befindlichen unterscheiden. Bei Heidenhain-Färbung treten außerdem noch im grobschaumigen Plasma oft viele intensiv gefärbte »Plasmakörnchen« hervor.

Die stechapfelartigen Pseudopodien, die man beim Untersuchen lebender Dotterzellen in Kochsalzlösung oder Wasser stets zu beobachten Gelegenheit hat und die ich in ihrer charakteristischen Form auf Fig. 4 wiedergegeben habe, hat bereits SIEBOLD (41) beschrieben, ebenso die peristaltischen Bewegungen dieser Zellen. Da ich jedoch ähnliche Pseudopodien nie in konservierten Kokons fand, auch wenn ich mit kochenden Reagentien eine möglichst plötzliche Fixierung zu erzielen suchte, und da andererseits die Zahl der solche Pseudopodien aussendenden Zellen nach einiger Zeit in der Kochsalzlösung zunimmt, so nehme ich an, daß es sich hierbei lediglich um eine durch Diffusion oder den Reiz des ungewohnten Mediums, in dem sich die Zellen befinden, hervorgerufene pathologische Erscheinung handelt. Da die Dotter- und Eizellen in der eiweißhaltigen Flüssigkeit liegen, so ist es mir auch nicht gelungen, dieselben in Kochsalzlösung längere Zeit lebend zu erhalten, obgleich ich Kochsalzlösungen aller Konzentrationen zwischen 0,6 und 0,8% anwandte.

Ferner mache ich auf ein besonderes Verhalten des Kerns aufmerksam, das durch die Fig. 3 a und b illustriert wird. Beide Dotterzellen waren mit heißem Sublimat fixiert, erstere mit HEIDENHAIN'SCHEM Hämatoxylin, letztere mit Boraxkarmin gefärbt. Bei letzterer Färbung erscheint der ganze Kern dicht mit sich intensiv färbenden Körnern erfüllt, die den Nucleolus oft vollkommen verdecken. Bei der HEIDENHAIN-Färbung dagegen finden wir bloß an der Peripherie des

Kernbläschens unregelmäßig geformte Chromatin-Körner und -Bänder. Entfärbt man ein mit Boraxkarmin behandeltes Präparat vollkommen und färbt es dann nach HEIDENHAIN, so treten dieselben zahlreichen Körnchen jetzt intensiv schwarz hervor. Andre Hämatoxylinfarbstoffe geben ganz ähnliche Bilder wie die HEIDENHAINsche Methode. Ich wüßte keine andre Erklärung als die, daß Boraxkarminbehandlung das Chromatin stark aufquellen läßt. Nicht selten fand ich in Kernen der Dotterzellen zwei oder gar drei Nucleolen. HALLEZ' Mitteilung, daß er in Vacuolen frei flottierende Kerne angetroffen hat, kann ich auf Grund einiger Fälle bestätigen. Nur stimme ich deshalb seiner Folgerung, daß »der Kern für die Dotterzellen ein überflüssiger Körper geworden sei«, nicht zu. Es handelt sich vielmehr um durchaus noch lebensfähige Zellen, was man daraus schließen kann, daß ich in jungen Kokons gar nicht selten Kerne in verschiedenen Phasen der Durchschnürung gefunden habe (dasselbe findet, wie wir im 3. Kapitel sehen werden, besonders häufig bei den im Syncytium liegenden Dotterkernen statt). Weiter habe ich nicht selten statt des einen großen zwei kleine Kerne in einer Dotterzelle beobachtet, — ob es aber auch zur Teilung der ganzen Zelle kommt, habe ich nicht feststellen können, bezweifle es fast.

Das Verhalten der Dotterzellen zu den von ihnen umgebenen Eizellen wird am Anfang des 3. Kapitels ausführlich besprochen werden.

Unter den Dotterzellen finden sich nicht selten Abnormitäten, wie z. B. Zwergzellen, in denen ein Kern von normaler Größe bloß von einer dünnen Plasmaschicht umgeben ist, oder kernlose Bruchteile von Zellen (Fig. 4 b), die wohl schon im Dotterstocke abgeschnürt worden sind. Auffallend ist, daß, wenn überhaupt solche abnorme Gebilde in einem Kokon auftreten, sie dann gleich sehr zahlreich sind, was wohl jedesmal auf eine besondere Veranlagung des Muttertieres schließen läßt.

Zum Schluß möchte ich noch aufmerksam machen auf eine Besonderheit beim Aufspringen der Kokons zum Zweck des Ausschlüpfens der Embryonen. Bei *Planaria torva* löst sich an einem Pole ein rundes, unregelmäßig konturiertes Deckelchen, worauf die Larven durch die geräumige Öffnung ins Freie gelangen. Bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa* dagegen entsteht ein Längsriß, dessen Ränder sich einrollen, so daß der verlassene Kokon oft einem hohlen Schiffchen ähnlich sieht. In keinem Falle habe ich auf Schnitten einen präformierten Riß bemerkt. Wohl aber ist mir einige Mal durch unvorsichtigen Druck beim Anstechen älterer Kokons im ersten



Falle das Deckelchen, im zweiten der Längsriß aufgesprungen, was wohl deutlich auf eine irgendwie vorgebildete Stelle schließen läßt.

## II. Die Eireifung, die Bildung und Umwandlungen des ersten Furchungskernes und die erste Mitose.

Ogleich die gesamten Reifungsvorgänge des Eies der Süßwasserdendrocölen, soweit ich dieselben untersucht habe, eigentlich kaum etwas wesentlich Neues bieten, so ist es doch vielleicht nicht ohne Wert, auf meine diesbezüglichen Beobachtungen näher einzugehen, insofern als die Eireifung der Süßwasserdendrocölen bisher noch nicht Gegenstand einer Untersuchung gewesen ist. Dieselbe enthält, wie ich im folgenden darzulegen haben werde, teils eine Bestätigung, teils eine Ergänzung vieler Beobachtungen an verwandten Objekten, und läßt somit eine weitere Verallgemeinerung mancher auf Grund derselben aufgestellten Regel zu.

### Die Vorstadien der Eireifung.

Der anatomische resp. histologische Bau des paarigen, kugeligen Ovarium ist schon mehrfach eingehend beschrieben worden (so von MOSELEY, KENNEL, LANG, IJIMA, HALLEZ, CURTIS), so daß ich mich mit seiner Schilderung nicht zu beschäftigen brauche. Doch ist von keinem dieser Forscher der recht augenfällige Unterschied im Aussehen der Ovarien auf den verschiedenen Stadien der Geschlechtsreife richtig erkannt und berücksichtigt worden. Das gesamte Ovarium schreitet nämlich in seiner Reifung anfangs gleichmäßig fort, eine richtige Keimzone existiert somit nicht. Wir bemerken bloß, was IJIMA (84) bereits erwähnt, daß im Verlaufe der letzten Entwicklung die äußersten peripheren Eizellen in der Reifung zurückbleiben, während die zentralen, frei im Maschenwerke des Stroma gelegenen Eier zuerst ihre Entwicklung beenden. Daraus erklärt sich auch leicht, daß, wie CURTIS (02) mitteilt, das erschöpfte Ovarium degeneriert und schließlich gänzlich verschwindet. Ein Ersatz der verausgabten Eizellen ist eben nicht möglich.

Die Zellen, aus denen das unreife, noch in der ersten Entwicklung befindliche Ovarium sich zusammensetzt (Fig. 5 u. 6), besitzen einen großen bläschenförmigen Kern mit großem kugeligen Nucleolus. Das Chromatin ist in Form von einer Unzahl feiner Körnchen oder meist kurzer Fädchen mehr oder weniger regelmäßig verteilt. Der übrige Kernraum ist von einem sich ebenfalls deutlich färbenden Kernsaft erfüllt. Im Zellplasma fand ich häufig große Mengen licht-

brechender Kügelchen, die wohl als Dotterkonkretionen zu deuten sind. Wenn das Ovarium ungefähr seine definitive Größe erreicht hat, beginnen gleichzeitig bei sämtlichen Eizellen die Reifungsvorgänge. Dieselben werden im vorliegenden Falle dadurch eingeleitet, daß die Chromatin-Körnchen und -Stäbchen sich um den Nucleolus ansammeln und sich hierbei zu einem oder mehreren sehr langen Fäden vereinigen. Eine Zeitlang bilden sie ein kompaktes Knäuel. Wir haben es hier fraglos mit einer Erscheinung zu tun, die vollkommen der sogenannten »Synapsis« entspricht. Was diese Anordnung des Chromatins bedeutet und bezweckt, ist durchaus unklar und strittig. BRAUER (93), der sie in den Spermatozyten von *Ascaris* beschreibt, betrachtet sie als Vorstadium der Reifungsteilung. Bei unsern Turbellarieneiern hat es bis zu dieser aber noch eine gute Weile. HÄCKER (95) und WOLTERECK (98) halten dieselbe für Dispireme der letzten Ureerteilung resp. eine unterdrückte Mitose. Auch zu letzterer Annahme habe ich in meinen Objekten nicht den geringsten Anhalt gefunden. Es scheint sich im vorliegenden Falle um eine Erscheinung zu handeln, die das Zusammenschließen des Chromatins zu langen Fäden begleitet und augenscheinlich fördert<sup>1</sup>. Dieser ganze Vorgang ist illustriert durch die Abbildungen Fig. 7—9, die Eizellen aus dem Ovarium einer jungen *Planaria polychroa* — resp. ihre Kerne allein — darstellen. Inmitten des dichten Chromatinknäuels sieht man auf Fig. 7 noch deutlich den großen Nucleolus. Es scheint mir aber fast, als ob der Nucleolus während der Synapsis verschwindet, denn nach der Wiederauflösung des Chromatinknäuels (Fig. 10 a u. b) fand ich einzelne Eizellen ohne, resp. mit ganz kleinem Nucleolus. Das Tier, dessen Ovarium die betreffenden Abbildungen entnommen sind, hätte seiner Größe nach schon geschlechtsreif sein können. Seine Vasa deferentia waren in der Tat bereits dicht mit Sperma gefüllt. Das ganze Ovarium setzte sich, wie nach dem vorhin Gesagten zu erwarten, aus Eiern dieses Typus zusammen. Dabei waren die das Synapsisstadium aufweisenden bei weitem in der Minderzahl und, wie in der Regel die weiter vorgeschrittenen Eizellen, zentral gelegen. (Nicht unerwähnt will ich lassen, daß ich in demselben Ovarium einige wenige Eier fand, die [vielleicht durch die Konservierung] ein wenig geschrumpft schienen, sich bedeutend intensiver färbten und eine besonders kompakte Anhäufung des Chromatins — oft sogar in zwei Ballen — aufwiesen. Fig. 9 stellt ein

<sup>1</sup> Vgl. diese Arbeit S. 292.

Ei dieses letzten Typus dar. Ich vermag indessen nicht sicher anzugeben, ob es sich im gegebenen Falle um ein normales Entwicklungsstadium oder etwa um degenerierende Eizellen handelte. Daß sich das Eiplasma regelmäßig in einzelnen Entwicklungsstadien besonders intensiv färbt, werden wir späterhin, bei Besprechung des Stadiums der Fig. 17 nochmals zu erwähnen haben.) Alle weiteren sich hier anschließenden Stadien der Vorreifung fand ich wiederum vereint im Ovarium von Tieren, die sich gerade in reger Tätigkeit der Eiablage befanden.

Dieser weitere Reifungsprozeß besteht nun darin, daß das Chromatinknäuel sich wiederum lockert (Fig. 10 *a, b*) und zu einem typischen Spiremstadium überleitet. In demselben tritt hierauf eine Längsspaltung des Chromatinfadens auf (Fig. 10 *c* und 11). Bemerkenswert hierbei ist, daß in ziemlich regelmäßigen Abständen diese Spaltung unterbleibt, so daß aus jedem Teilstücke des Fadens eine mehr oder weniger regelmäßige Kette entsteht. Fig. 12 zeigt an einzelnen herausgesuchten Fadenstücken in besonders klarer Weise das allmähliche Fortschreiten dieses Prozesses. Es fällt sofort in die Augen, daß, wie zu erwarten, durch die Spaltung der Chromatinfaden zunächst entsprechend dünner wird (vgl. Fig. 10 *b* und *c*), später nimmt er an Stärke wieder zu. Er erscheint anfangs fein gekräuselt und weist feine Knötchen und Körnchen auf. Dieses Aussehen hängt vielleicht mit dem Dickenwachstum, der Apposition feiner Chromatinteilchen, zusammen. Der große kugelige Nucleolus, der bei der Auflockerung des Chromatinknäuels inmitten des Fadens, gleichsam als starke Verdickung desselben, erschien, nimmt dementsprechend dieselbe Lage in der Kette ein (Fig. 10 und 11). Ein Unterschied zwischen dem *Dendrocoelum*-Ei und dem *Planaria*-Ei besteht nun darin, daß bei ersterem der Nucleolus auch noch während der weiteren Umwandlungen des Chromatins inmitten der Kette unverändert erhalten bleibt, während er bei *Planaria* bereits während der Bildung der Kette an Größe abnimmt und sehr bald vollkommen verschwindet. Ferner sind die Kettenglieder bei *Dendrocoelum* etwas kleiner und bleiben länger in ihrem Zusammenhange, während sie bei *Planaria* in der Regel fast schon während ihrer Bildung, jedenfalls noch vor der später zu besprechenden Vierergruppenbildung, sich in größeren oder kleineren Gruppen voneinander ablösen. Auf Fig. 13 finden wir bei *x* eine solche Bruchstelle, an der zwei Glieder losgelöst werden. Die Bruchstücke verteilen sich dabei vornehmlich an der Peripherie des Kernes, wodurch Bilder, wie Fig. 14 und 15



entstehen. Das Endglied einer Kette ist sehr häufig kein geschlossener Ring, sondern besteht aus zwei offenen Schenkeln (Fig. 11—16). Dieselben entstehen augenscheinlich durch Öffnen eines Ringes. Die Zahl der Ringe scheint keine ganz konstante zu sein, sie schwankt zwischen 15 und 20, am häufigsten zählte ich um 16 herum. Die weitere Umbildung der Kettenringe besteht darin, daß sich an ihnen Verdickungen bilden, zunächst unregelmäßige, wie auf Fig. 16 *a*, nicht selten bloß einseitige, in welch letzterem Falle eine »Siegelringform« entsteht, wie auf der genannten Figur links oben. Oft sind es zwei einander gegenüberliegende Verdickungen (dieselbe Figur), oder es sind ihrer drei oder vier, die dann mehr oder weniger regelmäßig angeordnet sind (Fig. 16 *b*). Die vorhin erwähnten offenen Schenkel schwellen dabei auch keulenförmig an. Auf diese Weise werden schließlich aus jedem Ring vier Kügelchen (Fig. 16 *b* und *c*). Bei Betrachtung der Fig. 16, 17, 18 und 20 fällt auf, daß einige dieser Vierergruppen einzeln im Kerne umherliegen, andre dagegen in langgestreckten Gruppen zusammengeballt bleiben. Diese Erscheinung ist von großer Wichtigkeit bei der Beurteilung der Entstehung der definitiven Chromosome aus den Vierergruppen. Der Nucleolus verschwindet nunmehr auch bei *Dendrocoelum*, nachdem er bereits im Stadium der Fig. 17 Bläschen und Vacuolen, ein Anzeichen der Degeneration, gezeigt hatte.

Werfen wir nochmals einen Blick auf die hier beschriebenen Vorgänge, um festzustellen, wieweit dieselben sich in das allgemeintätige Schema der Samen- und Eireifung einordnen lassen. Auch bei unsern Süßwasserplanarien sind zunächst durch Längs- und Querteilung Vierergruppen entstanden. Davon kann aber wohl kaum die Rede sein, daß dieselben bereits Tetraden im gewöhnlichen Sinne entsprechen, da ihre Zahl in diesem Falle zu groß wäre. Von den richtigen Tetraden entspricht bekanntlich jede einem ganzen Chromosom des Keimbläschens. In unserm Turbellarienei dagegen bilden sich aus allen diesen vielen Vierergruppen zunächst vier kompakte, gedrungene Chromosome (Fig. 21—23), aus denen dann die bei der ersten Reifeteilung vorhandenen acht Chromosome, wie wir sehen werden, durch Querteilung entstehen (Fig. 24—26). Es muß also eine Reduktion der Zahl und augenscheinlich auch der Masse dieser scheinbar selbständigen Chromatinelemente stattfinden. Man könnte sehr wohl annehmen, daß jedes der vier Chromosome durch Verschmelzung aus einer der erwähnten, langgestreckten Körnergruppen (Fig. 16 *c*) entsteht. In der Tat habe ich öfters gerade vier solche Vierergruppen-

massen gefunden (z. B. Fig. 17), und an diesen manchmal eine ziemlich weitgehende Verschmelzung der Körner konstatieren können (Fig. 18 c). In bezug auf die einzeln anzutreffenden Vierergruppen (Fig. 16 b, c) wären drei Möglichkeiten vorhanden: entweder sind sie bloß durch die Konservierung künstlich auseinandergesprenge Gruppen oder Ketten, was ich für recht unwahrscheinlich halte, oder sie gehen durch Auflösung ganz zugrunde, wozu ich in meinen Beobachtungen keine Anhaltspunkte habe, oder endlich, was ich für das Wahrscheinlichste halte, sie schließen sich nachträglich vorhandenen Gruppen an oder sich selbst zu größeren Gruppen zusammen. Was in diesem Falle die Ring- und Vierergruppen zu bedeuten haben, bleibt unaufgeklärt.

Übrigens wäre eine solche Entstehungsweise der Chromosome nichts prinzipiell Neues. Gerade bei nahen Verwandten unsrer Süßwasserdendrocölen, bei Meeresspolycladen, ist recht Ähnliches beobachtet worden, und zwar in erster Linie bei *Thysanoxoon Brocchi*, der bei weitem am besten untersuchten Polyclade. Nach SCHOCKAERTS (01, 02) Angaben bilden sich in den jungen Eizellen von *Thysanoxoon* Chromatinfäden von perlschnurartigem Aussehen durch Aneinanderschließen von Körnern, die aus dem Zerfall von Chromatinschleifen hervorgegangen sind. In denselben tritt eine Längsspaltung auf, »die jedoch nicht ein vorzeitiges Auftreten der Längsteilung der Chromosomenstäbchen der ersten Reifespindel ist«. Durch diese Längsspaltung entstehen aus Doppelreihen von Körnchen bestehende Bänder und wie SCHOCKAERTS bloß in seiner ersten Arbeit abbildet (01, Tafel I, Fig. 20, 21; Tafel II, Fig. 33) auch deutliche feine Ketten. Ein Teil dieser Chromatinbänder löst sich auf (nucléine résiduelle), ein anderer Teil (»tronçons persistants«) schließt sich zu starken, verschlungenen Abschnitten zusammen, verliert die Körnerstruktur, wodurch auch die Längsspaltung »maskiert« wird. Diese »tronçons persistants« gehen durch Quer-, nicht Längsteilung aus dem Chromatinband hervor. Aus ihnen bilden sich direkt die Chromosome der Reifeteilung. Man erkennt auf den ersten Blick die große Übereinstimmung mit dem von uns geschilderten Vorgange, nur daß hier keine Vierergruppenbildung aus den Kettenringen stattfindet und ich kein sich auflösendes »Nucléine résiduelle« habe beobachten können.

Ähnlich lautet der Bericht von GÉRARD (01) über die Vorreifung bei andern Polycladen, bei *Prostheceræus vittatus*, *Stylochus* und *Lep-  
toplana*. Hervorzuheben ist, daß er das von SCHOCKAERTS vermißte Synapsisstadium beobachtet hat. Daneben beschreibt er noch ein

besonderes Stadium der Karyolyse, das ich auch als richtiges Synapsisstadium anzusehen geneigt bin. Es würde sich dann hier ebenfalls ergeben, daß das vordem in Körnchen verteilte Chromatin nach Auflösung der Synapsis sich zu Fäden zusammengeschlossen erweist. Somit bezweckt wohl die Synapsis, wie ich bei meinem Objekte (S. 288) erwähnte, sozusagen ein Umgießen des Chromatins in eine neue Form. Im weiteren Verlauf der Reifung bilden sich auch hier perlschnurförmige Chromatinschleifen, die ebenfalls, wenigstens vorübergehend, durch Längsteilung feingliedrige Ketten bilden. Ein Teil des Chromatins soll wiederum der Auflösung verfallen, und GÉRARD glaubt sogar beobachtet zu haben, wie dasselbe durch die intakte Kernmembran ins Zellplasma hinüberdiffundiert (s. seine Fig. 47, 48, 49 auf Tafel II). Die übriggebliebenen Schleifen geben dann durch Querteilung die Chromosome.

VAN DER STRICHT (97 a), KLINCKOWSTRÖM (97) und FRANCOU (98) erwähnen leider in ihren Arbeiten über die Eireifung verschiedener Polycladen gar nicht die hier besprochenen Vorgänge der Vorreifung. So berichtet FRANCOU (von *Leptoplana*, *Cycloporus* und *Prosthiosomum*), daß der Spiremfaden durch Querteilung gleich in eine der Anzahl der späteren Chromosome entsprechende Zahl von Segmenten zerlegt wird. Aus diesen entstehen durch Längsteilung wieder Ringe und Rauten und aus diesen weiter durch Bildung von Verdickungen in den Winkeln — Vierergruppen. Augenscheinlich ist ihm eine ganze Reihe von Vorstadien entgangen, indem er gleich zu den Chromosomen entsprechenden Vierergruppen gelangt, wie wir sie auch weiterhin bei unsrer ersten Reifungsteilung treffen werden (Fig. 26).

Erwähnen will ich noch, daß auch bei andern Tieren, so z. B. bei dem klassischen Objekte der *Ascaris megalcephala*, während der Samen- resp. Eireifung perlschnurförmige doppelte, nach BRAUER (93) sogar vierfache Chromatinfäden beobachtet worden sind, die durch Verschmelzung der Körner und Verdichtung, nicht durch Auflösung, sich zu Chromosomen verkürzen.

Haben die Eier der Süßwasserendocölen die eben beschriebenen Stadien der Vorreifung durchlaufen, so beginnt bei ihnen die Bildung der ersten Richtungsspindel. Um Mißverständnissen vorzubeugen, bemerke ich ausdrücklich, daß während der hier besprochenen Umwandlungen des Kerns die Eier noch frei im Stroma des Ovarium, zum großen Teil zentral und nicht mal nahe der Einmündung des Oviducts liegen. Im Zustande der ersten Richtungsspindel verharren



die Eier bis zu ihrem Austritte aus dem Ovarium und der damit verbundenen Befruchtung. Es würde dies wohl entsprechen einer Beobachtung von VAN DER STRICHT (97 a) an *Thysanoxoon* und von KLINCKOWSTRÖM (97) an *Prostheceraeus*, wonach das Ei bei diesen Polycladen im Stadium der ersten Richtungsspindel im Uterus verbleibt, bis das Tier Gelegenheit zur Ablage desselben findet.

#### Die Herkunft und die Umwandlungen der Centrosome der ersten Richtungsspindel.

In ganz reifen Ovarien von *Dendrocoelum* fand ich zwei Stadien von Eizellen, deren Plasma sich besonders intensiv gefärbt hatte und deren Kernmembran wellig und geschrumpft erschien, während dieselbe bei allen übrigen Eiern desselben Ovarium vollkommen prall war. Das Chromatin war in vier oder fünf Gruppen verteilt. In den einen Eiern kündigte sich vielleicht das Auftreten des Centrosoms an, insofern um den Kern eine helle Zone und in derselben oft ein hellerer Fleck oder einige Mal sogar eine kaum sichtbare Strahlung bemerkbar war. Sicherer ist die Deutung bei den andern der erwähnten Eizellen (Fig. 17): der Kern war hier tief schüsselförmig eingedrückt (dementsprechend auf dem Querschnitte sichelförmig), das Eiplasma wies eine gröbere, fädige Struktur auf und in der Öffnung dieser Kernschüssel lag ein sehr feines längliches Körnchen, das von einer deutlichen, zarten Strahlung umgeben war. Dieses fasse ich als jüngstes von mir beobachtetes Stadium eines zweifellosen Centrosoms auf. Wenn ich nun in der Frage nach dem intra- oder extranucleären Ursprung des Centrosoms Stellung nehmen soll, so möchte ich mich für den letzteren entscheiden. Die Kernmembran war nämlich im eben beschriebenen Stadium stets vollkommen intakt, so daß ein Austreten eines festen Körpers aus dem Kerne ausgeschlossen erscheint, wobei außerdem nie ein als Centrosom zu deutendes Gebilde in einem dieser Kerne zu finden gewesen war. Andererseits fehlt in früheren Stadien auch im Plasma jede Spur eines solchen, — die mannigfachen im Plasma vorhandenen Körner können wegen ihres regellosen Vorkommens kaum in einen Zusammenhang mit dem Centrosom gebracht werden. Ich glaube vielmehr daher annehmen zu dürfen, daß es sich in dem in der Fig. 17 abgebildeten Stadium tatsächlich um das erste Sichtbarwerden des Centrosoms handelt. Während im Kerne die Chromatinringe vorgeschrittene Tetradenbildung aufweisen, rückt dieses Centrosom an die Peripherie der Zelle und tritt uns dort entgegen als ein großer, halbkugelförmiger,

sich dunkel färbender Fleck, in dem besonders bei HEIDENHAIN-Färbung um einen hellen Hof eine deutliche radiäre Strahlung sichtbar ist (Fig. 18). An seiner Peripherie zum Zellplasma zu ist dieser Hof auffallend scharf begrenzt. Inmitten des hellen Hofes liegt das eigentliche Zentralkörperchen in Gestalt eines rundlichen, soliden Körnchens. Zum Vergleich hatte ich einige mit Hämalaun gefärbte Präparate mit HEIDENHAIN'SCHEM Hämatoxylin umgefärbt. Dabei ergab sich, daß, wie zu erwarten, das eigentliche Centrosom (Zentralkörper, Centriole) erst bei letzterer Färbung sichtbar wird. Ich verweise besonders auf den Vergleich zwischen Fig. 18 *a* und *b*. Ersterer Schnitt, mit Hämalaun gefärbt, zeigt den von deutlicher Strahlung umgebenen hellen Hof, in diesem ein Bläschen und in dessen Mitte einen ellipsoiden, stark lichtbrechenden Körper. Der mit HEIDENHAIN umgefärbte Schnitt zeigt ausnahmsweise die Strahlung weniger deutlich, aber den lichtbrechenden Körper intensiv schwarz gefärbt. An der Peripherie der Strahlenzone sind mehrere Dotterkörnchen sichtbar, die meist von einer hellen Zone umgeben sind. Solche finden wir oft in großen Mengen bei HEIDENHAIN-Färbung im Plasma der Eizellen (s. alle die folgenden Abbildungen). Das in beiden Abbildungen mit *CP* bezeichnete Gebilde entspricht fraglos nach der VAN BENEDENSCHEN Auffassung dem Polkörperchen (*corpuscule polaire*)<sup>1</sup>, sein heller Hof wohl der Attraktionskugel (s. a. *sphère attractive*). Die das Polkörperchen umgebende, deutliche dunkle Kontur mag durch eine regelmäßige Lagerung feiner Granula zustande gekommen sein. Ich habe dieselbe sonst nie beobachtet<sup>2</sup>. Bemerkenswert ist, daß ich in zwei Fällen den Strahlenhof nicht nach dem Innern der Zelle zugewandt, sondern als Halbkugel (Fig. 18 *c*) nach außen hervorragend gefunden habe. Es erinnert dies stark an eine Beobachtung, die HEIDENHAIN (99) an Epithelzellen des Froschuterus gemacht hat. Er beschreibt an den freien Oberflächen dieser Zellen eigenartige fingerförmige Plasmafortsätze, die das Zentralkörperchen mit einer Strahlung umgeben enthielten. Diese Fortsätze sollen sich

<sup>1</sup> »Centriole« nach BOVERI.

<sup>2</sup> Centrosome, die dem hier beschriebenen (Fig. 18 *a*) ganz auffallend gleichen, bildet CONKLIN (02) bei der ersten Reifungsteilung von *Crepidula* ab. Nur durchlaufen dort die Zentralkörper (*c.p*; *s.a*) nicht die Veränderungen, die wir hier an ihnen zu verfolgen haben werden, sondern behalten das Aussehen zweier ineinander liegender Bläschen, bis aus dem nach der ersten Reifungsteilung zurückbleibenden Polkörperchen (*c.p*), immer noch innerhalb der Attraktionskugel (*s.a*), durch Teilung die beiden Polkörperchen der zweiten Reifungsteilung samt der dieselben verbindenden Zentralspindel hervorgehen.

völlig abschnüren können und durch Einwirkung des in »molekularer Verdünnung« auf die Zellen einwirkenden Fixierungsmittels, des Sublimats, entstehen. HEIDENHAIN bemerkt zu seiner Beobachtung, daß das Mikrozentrum augenscheinlich »den Ort bestimme, in dessen Umgebung ein zu besonderen Bewegungserscheinungen führender Reiz sich lokalisiert«. In meinem Falle ist wohl aus irgend welchen unbekanntem Gründen die Richtung des Reizes, der um das Zentrum die halbkugelige Strahlenzone verdichtet, umgekehrt worden. Ich habe keinen Grund, die von mir angeführten Gebilde für Artefacte zu halten, wie HEIDENHAIN dies zu tun geneigt ist. Sämtliche übrige Eizellen der betreffenden Ovarien — bis auf die erwähnten zwei, — ebenso die zahlreichen Eizellen der vielen andern von mir der gleichen Behandlung unterworfenen Ovarien, erwiesen sich stets als gut konserviert und gaben normale Bilder. Ob diese eine vorgewölbte Strahlensphäre enthaltenden Eier zu einer normalen weiteren Entwicklung fähig sind, kann ich natürlich nicht entscheiden.

Weiterhin tritt eine Teilung des an der Peripherie des Eies gelegenen Centrosoms ein: das dunkle Zentralkörperchen teilt sich (Fig. 19 *a*), die beiden Teile rücken auseinander, indem sich beide mit je einer Sphäre umgeben (Fig. 19 *b* und 20 *a*). Ich habe dieselben, stets noch an der Peripherie der Eizelle haftend, in den verschiedensten Entfernungen voneinander angetroffen. Sind die beiden Centrosome nun an Punkten der Eioberfläche angelangt, die etwas über einen rechten Winkel voneinander entfernt liegen, so schwindet die bisher auffallend scharfe Grenze der Strahlensphäre. Die Strahlung dehnt sich stark nach dem Innern aus und erreicht die nunmehr nach Auflösung der Kernmembran frei daliegenden vier massiven Chromosome (Fig. 21—23). Die Zentralkörperchen bestehen jetzt aus zwei parallelen Stäbchen, die bei zu intensiver HEIDENHAIN-Färbung leicht zu einem dicken Stäbchen zusammenfließen. Bekanntlich ist die HEIDENHAINsche Färbemethode eine Reduktionsfärbung, daher beim Überfärben die Centrosome nicht nur an Intensität der Färbung, sondern infolge von Farbniederschlägen auch an Größe deutlich zunehmen und erst bei einem gewissen Extraktionsgrade ihren normalen Umfang zeigen. Das auf Fig. 20 *b* abgebildete Centrosom in Gestalt eines dicken Stäbchens mit gespaltenem Ende zeigt vielleicht uns die Entstehung der beiden Stäbchen aus dem Körnchen. Auf Fig. 22 und 23 fällt neben jeder das Centrosom umgebenden Strahlung eine Nebenstrahlung auf, die an Sichtbarkeit auf Fig. 23 *a* und *d* wohl der Hauptstrahlung stark nachsteht, auf Fig. 22 *c* jedoch derselben



fast gleichkommt. Die einzelnen Strahlen durchkreuzen einander deutlich. Einen Zentralkörper habe ich in ihrem Zentrum, das eine deutliche helle »sphère attractive« aufweist, nicht gefunden. (Nur im Innern der linken Nebenstrahlung auf Fig. 22 *c* erschien nach mehrmaligem Umfärben mit HEIDENHAINSCHEM und BÖHMERSCHEM Hämatoxylin ein kleines, undefinierbares Körnchen.) Eine Erklärung über ihre Bedeutung und Herkunft zu geben bin ich nicht imstande. Es sind dies beides die einzigen Fälle, wo ich dergleichen beobachtet habe. Vielleicht handelt es sich hier um eine Erscheinung, die ähnlichen Ursprung hat, wie das Auftreten zahlreicher Strahlencentren, von denen nur zwei als die späteren Centrosome und Strahlungen bestehen bleiben, wie solches mehrfach beobachtet worden ist (bei *Chaetopterus* durch MEAD, bei *Thalassema* durch GRIFFIN (99), bei *Macrobodella* von WATASÉ, bei *Cerebratulus* durch KOSTANECKI). Ferner fällt in Fig. 23 *a* und *b* das Vorhandensein einer deutlichen Spiralstrahlung auf, während sich am entgegengesetzten Eipole eine vollkommen geradlinige, normale befindet. Aus dem Vorhandensein dieser letzteren kann man schließen, daß die Ursache nicht in Wirbelströmungen im Eiplasma liegen kann. Dagegen kann man sich den spiraligen Verlauf der Strahlen entstanden denken durch Drehung des Centrosoms zusammen mit dem ganzen Zentrum der Strahlung, während die Peripherie in Ruhe verharrte. Die gegenseitige Stellung der beiden Centrosomstäbchen ist eine so wechselnde, daß sich aus derselben keine Schlüsse ziehen lassen, ob solch eine Drehung des einen Centrosoms in der Tat stattgefunden hat. Wir müssen daher in diesem Falle eine Abnormität erblicken, die sich einer sicheren Erklärung zunächst noch entzieht. Die gleiche Beobachtung ist übrigens auch an andern Objekten gemacht worden, z. B. berichtet MARK (81) von einigen solchen Fällen bei *Limax campestris*.

Sind nun die beiden Centrosome an entgegengesetzten Punkten der Eioberfläche angelangt, so treten sie näher an die Chromosome heran, die sich, wie z. B. in Fig. 24, zu einer deutlichen Äquatorialplatte angeordnet haben. Diese liegt inmitten einer hellen Sphäre, die sich auf der folgenden Fig. 25 zur Spindel umgebildet hat. Jedes Centrosom besteht nach wie vor aus zwei parallelen Stäbchen. Diese Stäbchen befinden sich jetzt in einem sich ebenfalls (mit sämtlichen Hämatoxylinfarben) stark färbenden Kügelchen, das auf meinen Sublimatpräparaten (vielleicht bloß infolge dieser Behandlungsmethode) nicht von einer Strahlung, wohl aber von einem etwas helleren Hofe umgeben ist (Fig. 24 und 25). Das Kügelchen liegt in Fig. 25 mit

deutlich abgeflachter Basis der scharfbegrenzten Spindeloberfläche fest auf. In der Regel scheinen die Stäbchen in der Richtung der Spindelachse, also senkrecht zur Äquatorialplatte zu stehen, doch habe ich auch Fälle beobachtet, wo das eine Stäbchenpaar parallel oder schräg (Fig. 25) zu letzterer sich eingestellt hatte. In bereits im Kokon befindlichen Eizellen im Stadium der ersten Richtungs- spindel fand ich die beiden Stäbchen in zwei Körner umgewandelt.

Bekanntlich neigt die Mehrzahl der Beobachter der Auffassung zu, daß die Centrosome nicht im Kern, sondern im Eiplasma ihre Entstehung nehmen. An Beobachtungen, die einen nucleären Ursprung des Centrosoms zu beweisen scheinen, fehlt es jedoch auch nicht. Und gerade von Meerespolycladen berichten dies SCHOCKAERT (02) und GÉRARD (01) in ihren aus dem Institut CARNOY hervorgegangenen Arbeiten. Dieselben haben übereinstimmend, ersterer bei *Thysanoxoon*, letzterer bei *Prostheceraeus*, an einer Nucleole ein sichelförmiges Band aus chromatischer Substanz beobachtet; dieses Gebilde verblasse allmählich, worauf das Centrosom neben der Kernmembran als ähnlich gestaltetes Körperchen mit dunklem Band auftritt. Doch schon LUBOSCH (01, S. 723) macht auf das Unzulängliche des von ihnen geführten Identitätsbeweises aufmerksam. Die Resultate der übrigen Untersuchungen an Polycladeneiern sind in diesem Punkte zu wenig eingehend, um beweiskräftig zu sein. FRANCOU (98, S. 283) nimmt einen »cytoplasmatischen Ursprung« des Centrosoms an, während KLINCKOWSTRÖM (97, S. 591) und VAN DER STRICHT (97a, S. 387 ff.) einen nucleären Ursprung beobachtet haben. Wir ersehen daraus, die Frage ist mindestens offen geblieben. Dagegen finden wir einen Fall, in dem sowohl der Ursprung, als auch die weiteren Umwandlungen der Centrosome der ersten Richtungsspindel ganz auffallend den von uns beschriebenen gleichen. Es sind dies die Centrosome, die HALKIN (01) und GOLDSCHMIDT (02a) bei *Polystomum integerrimum* beschreiben. GOLDSCHMIDT beobachtete auch einen schüsselförmigen Kern, in dessen Höhlung sich ebenfalls das Centrosom seiner Meinung nach bilden soll. Die darauf folgenden Umbildungsstadien finden wir bei HALKIN. Auf seiner Fig. 1, Taf. I bildet er ein Centrosom ab, das die größte Ähnlichkeit mit den auf meinen Fig. 18—20 wiedergegebenen hat: ebenfalls an der Peripherie der Eizelle eine kleine halbkreisförmige Strahlung, in deren Zentrum, von einer hellen Zone umgeben, in diesem Falle ein etwas geknicktes Stäbchen liegt. Die weiteren Vorgänge der Teilung und des Auseinanderrückens längs der Eioberfläche verlaufen vollkommen analog den unsrigen. Der

einzigste Unterschied scheint somit die verschiedene Gestalt des Zentralkörperchens und der Umstand zu sein, daß bei den Süßwasserdendrocölen anfänglich die Strahlung besonders kompakt und nach dem Zellinnern zu scharf begrenzt ist. Aus zwei parallelen Stäbchen bestehende Centrosome, die denen der Süßwasserdendrocölen sehr ähnlich sind, hat bei der ersten Richtungsspindel GÉRARD (01) bei *Prosthecceraeus* beschrieben, aus einem Doppelkörnchen bestehende VAN DER STRICHT (97a) und SCHOCKAERT (02) bei *Thysanoxoon*.

### Die beiden Reifungsteilungen.

Kehren wir nun zurück zu den Chromosomen, die wir in Form von vier massiven Stäbchen (Fig. 21—23) verlassen hatten. Während sich die Äquatorialplatte für die erste Reifeteilung anlegt, verdoppelt sich die Zahl der Chromosomen, auf meinen Präparaten schwankte ihre Anzahl zwischen vier und acht. Wie ich aus einer sehr verschiedenen Länge der Chromosome während ihrer Vermehrung schließe, geschieht dies durch Querteilung. Gleichzeitig tritt jetzt die Längsspaltung, die bei den vier Chromosomen vorhin nur noch andeutungsweise vorhanden war, wieder deutlich hervor. Indem die Chromosome sich teilweise in die Länge strecken, entstehen jetzt wiederum Bilder, die große Ähnlichkeit mit den in reifenden Eiern (z. B. Fig. 14 und 15) zu beobachtenden Chromatinfingern haben. Ich habe solche in Bildung begriffene Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung aus Ovarialeiern in Fig. 24—26 abgebildet. Fast kein Chromosom gleicht in denselben dem andern. Wir finden Ringe, Ringe mit einem kleinen Stiel, schleifenartige Chromosome, die aus einem Ring mit zwei »offenen Schenkeln« bestehen, Achter mit und ohne Stiel und offenen Schenkeln, aus drei Ringen bestehende Kettchen mit und ohne Schenkel und allerlei andre unregelmäßige Gestalten. Bemerkenswert ist, daß wir auch hier eine Konzentration des Chromatins zu kleinen Kügelchen beobachten (Fig. 24 und 26). In Fig. 26 a, b und c haben sich — augenscheinlich aus Ringen — regelrechte Vierergruppen gebildet. Wir finden darunter einige Chromosome, die in der Mitte zwischen Ring und Vierergruppe stehen. Es scheint mir aber auch durchaus möglich, daß diese Vierergruppen das Primäre sind, und aus ihnen sich wieder Ringe, Achter usw. bilden. Wir hatten angenommen, daß die vier Chromosome, aus denen die späteren acht ihren Ursprung nehmen, durch Verschmelzen aus vielen Vierergruppen resp. Chromatinkörnern entstanden sind. Dieselben konnten jetzt wiederum während der Auflockerung des



Chromatins frei werden. Die große Verschiedenheit der Formen weist darauf hin, daß wir es mit noch in Bildung begriffenen Chromosomen zu tun haben. Die Ähnlichkeit der Gestalt mit den während der Vorreifung vorhandenen Chromosomen legt den Gedanken nahe, daß sie aus diesen direkt hervorgegangen sein könnten. Dagegen spricht aber ihre geringere Anzahl. Die Chromosome lagen meist ohne regelmäßige Anordnung bunt durcheinander in einer Ebene, umgeben von einer hellen Sphäre, in der ich nur in wenigen Fällen eine feine Strahlung konstatieren konnte (Fig. 25).

In diesem Stadium der ersten Richtungsspindel verläßt das Ei das Ovarium und wird, wie ich annehme, beim Passieren der als Receptaculum seminis funktionierenden, mit Sperma gefüllten Endanschwellung des Oviducts befruchtet. Leider habe ich die Eizelle auf ihrem Wege durch den Oviduct nicht verfolgen können.

Das nächste Stadium, das ich beobachtete, ist in Fig. 27 *a* und *b* abgebildet. Es sind dies Eizellen, die bereits in der Penisscheide in einem ganz jungen Kokon lagen, der schon von einer sehr dünnen Schalenschicht umschlossen war. Die Chromosome der ersten Eizelle liegen dicht auf einen Haufen gedrängt und zeigen noch vielfach dieselben Formen, wie bei den eben besprochenen Ovarialeiern: man erkennt Achter und Schleifen, sogar auch eine Vierergruppe. Nur sind die Fäden gegen früher bedeutend dünner und die Längsspaltung ist zum Teil viel weiter fortgeschritten. Noch deutlicher sehen wir letzteres an der zweiten abgebildeten Eizelle, die offenbar weiter entwickelt ist. Bei den meisten Chromosomen sind die Ringbildungen infolge des Auseinanderweichens der beiden Fadenhälften verschwunden. Die Chromosome zeigen die deutliche Tendenz V-förmige Winkel zu bilden. Es ist mir nicht möglich gewesen, ihre Zahl genau zu bestimmen, doch glaube ich annehmen zu dürfen, daß es nach wie vor acht sind, weil nach Ausstoßung des ersten Richtungskörpers vier in der Eizelle verbleiben (Fig. 28). Ich kann nämlich die von mir beobachteten und hier reproduzierten Bilder nicht anders erklären, als indem ich annehme, daß vier von diesen acht bereits selbständigen Chromosomen bei der ersten Reifungsteilung ausgestoßen werden, und daß nicht etwa zuvor eine Längsteilung derselben, wie wir sie angedeutet finden, eintritt. Es müßten in diesem Falle ja acht selbständige Chromosome nachbleiben, was nach Fig. 28 nicht der Fall ist. Die Abschnürung des ersten Richtungskörpers, die mir allein ganz sicheren Aufschluß hierüber gegeben hätte, habe ich leider nicht beobachtet. Gleich nach derselben habe ich die vier zurückbleibenden

Chromosome pinselförmig vereint gefunden. Auf Fig. 82 haben dieselben sich wieder voneinander getrennt. Die abgeschnürte erste Polzelle liegt an der Oberfläche der Eizelle, die an dieser Stelle noch eine eigentümlich gefärbte, schwache Vorwölbung zeigt.

Weit einfacher verhalten sich die Vorgänge bei der zweiten Reifeteilung. Die Centrosome haben die Gestalt eines kleinen, intensiv gefärbten Kügelchens, das inmitten eines hellen Bläschens oder Höfchens liegt. Daß auch hier auf meinen Schnitten keine Spindelfasern zu sehen waren, ist möglicherweise auf die Konservierung mit heißem Sublimat zurückzuführen.

Die Umbildung der Chromosome können wir auf den Abbildungen 28—32 verfolgen. Wir sehen, daß augenscheinlich durch die schon vorhin angedeutete Längsspaltung aus den zurückgebliebenen vier Chromosomen (Fig. 28) wieder acht (Fig. 29 und 31) werden. An den beiden Chromosomen der Fig. 28 *a* ist die Längsspaltung wohl nur temporär infolge von Verkleben der Fäden verschwunden. In Fig. 29 sind die acht Chromosome bereits in einer Ebene zu einer Äquatorialplatte angeordnet, aber auffallend gedrunken und nicht alle winkelförmig geknickt. Desto regelmäßiger sind die acht V-förmigen Chromosome in Fig. 31 *a*. Auffallend ist der Unterschied in der Stärke der Chromosomfäden, die in der zweiten Eizelle viel feiner erscheinen. Wir bemerken ferner, daß hier die Chromosome in einer etwas dunkleren Wolke liegen. Man könnte meinen, daß es sich um aufgelöste Chromatinsubstanz handelt, was auch die geringere Stärke der Chromosomfäden erklären würde. Etwas Ähnliches werden wir anlässlich der ersten Mitose der Eizelle (S. 310) zu berichten haben (s. Fig. 44 und 45). Am Berührungspunkte und zum Teil auch am freien Ende zeigen die beiden Schenkel der Chromosome je eine kleine Anschwellung (Fig. 31 *a*). Eine Teilung am Scheitelpunkte, wie sie den Beobachtungen von FRANCOU (98), VAN DER STRICHT (97 *a*) und KLINCKOWSKIRÖM (97) an Polycladen entsprechen würde, findet hier augenscheinlich nicht statt. Ebenso wie bei der ersten, werden voraussichtlich auch bei der zweiten Reifungsteilung vier von den acht Chromosomen ausgestoßen. Nachdem nämlich das zweite Richtungskörperchen abgeschnürt ist, welchen Vorgang ich leider ebenfalls auf meinen Präparaten nicht habe verfolgen können, sammeln sich vier geknickte Chromosomfäden um das Centrosom (Fig. 32). Letzteres und ebenso die Strahlung verschwinden allmählich (Fig. 33 und 34). Gleichzeitig beginnt eine Auflösung des Eikerns (*ek*), die wir später besprechen werden.

Zuvor muß ich bemerken, daß ich wegen der recht komplizierten Chromosomfiguren nicht imstande war, eine ganz einwandfreie Deutung der Reifungsteilungen zu geben. Es wäre von großem Interesse zu ermitteln, ob es sich hierbei um eine Postreduktionsteilung, Präreduktionsteilung oder vielleicht um eine zweimalige Äquationsteilung der Chromosome handelt. Ich gebrauche hier die Bezeichnungen dieser Teilungsmodi in dem Sinne, wie KORSCHULT und HEIDER sie auf S. 581 des allgemeinen Teils ihres »Lehrbuchs der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere« (03) anwenden. Es handelt sich nach dieser Bezeichnungsweise um eine Präreduktionsteilung, wenn die Reduktionsteilung (= Querteilung des Chromatinfadens) der Äquationsteilung (= Längsteilung des Chromatinfadens) vorhergeht, während man im entgegengesetzten Falle von einer Postreduktionsteilung redet.

Im vorhergehenden nahm ich bei der ersten Reifungsteilung an, daß durch Querteilung aus den vier massiven Chromosomen acht entstehen, die gleich bereits eine Längsspaltung aufweisen, daß darauf bei der zweiten Reifungsteilung die angedeutete Längsspaltung zur Ausführung kommt, wodurch wiederum acht Chromosome entstehen, von denen vier ausgestoßen werden. Der ganze Reifungsprozeß wäre somit eine Präreduktionsteilung. Um diese Auffassungsweise auf sichere Füße zu stellen, sind wohl noch eingehendere Studien notwendig, zu denen meine Resultate wenigstens als Ausgangspunkt werden dienen können.

In gleichem Sinne deutet übrigens SCHOCKAERT (01, 02) in seiner letzten ausführlichen Arbeit die Reifungsvorgänge bei *Thysanoxoon*. Auch die von ihm beschriebenen Chromosomfiguren sind den meinen recht ähnlich. Er beschreibt während der Metaphase der ersten Reifungsteilung Ringe und Stäbe mit und ohne Haken an den Enden (vgl. meine Fig. 26 a und 28 a). Durch Querteilung entstehen aus diesen die doppelte Zahl stab- und V-förmiger Chromosome. In denselben wird eine Längsspaltung sichtbar, worauf die Hälfte der vorhandenen Chromosome ausgestoßen wird. Die definitive Längsteilung tritt aber auch erst während der zweiten Reifungsteilung ein. FRAN-COTTE (98), KLINCKOWSTRÖM (97) und VAN DER STRICHT (97 a) deuten in etwas älteren Arbeiten dieselben Teilungsvorgänge bei den Polycladen wesentlich anders, indem sie bei der ersten Mitose eine Längsteilung und bei der zweiten eine Querteilung annehmen, wodurch das Ganze als Postreduktionsteilung aufzufassen wäre. Es würde mich aber zu weit führen, wenn ich hierauf näher einginge. Es kommt



eben auf verschiedene Deutung im übrigen ähnlicher Figuren heraus, die, wie KORSCHULT und HEIDER (03) bemerken, auch auf eine zweimalige Längsspaltung der Chromosome zurückgeführt werden können. Daß die Anschauungen über die Reifungsteilungen bei den Turbellarien sich noch wenig geklärt haben, geht unter anderm daraus hervor, daß jeder Forscher eine andre Chromosomenzahl feststellt: FRANCOTTE (98) gibt für verschiedene Polycladen die Zahl 8 resp. 16, KLINCKOWSTRÖM (97) für *Prostheceraeus* 6 resp. 12 und VAN DER STRICHT (97a) endlich für *Thysanoxoon* 9 resp. 18 an. Dafür herrscht aber eine große Übereinstimmung hinsichtlich der bei den Reifungsteilungen auftretenden Chromosomfiguren, welche nicht nur allein Turbellarien, sondern auch andre Gruppen betrifft. Ich erwähne als frappante Beispiele die Chromosome von *Myxostoma glabrum* (WHEELER [97]), die von *Crepidula* (CONKLIN [02]), von *Thalassema* und *Zirphaea* (GRIFFIN [99]) und *Diemytilus* (LEBRUN [02]). Aus dieser Übereinstimmung dürfte man schließen können, daß es sich, trotz der widersprechenden Deutungen, dennoch im Grunde um Teilungsvorgänge von größter Allgemeingültigkeit handelt.

Die Austrittsstelle der Richtungkörper bleibt unter Umständen sehr lange erkennbar durch den vorhin erwähnten, auf einer Umwandlung des Plasmas beruhenden Fleck. Auf sämtlichen Eizellen der Fig. 28—31 bemerken wir bei HEIDENHAIN-Färbung an der Oberfläche diese halbkugelförmige, intensiv gefärbte, körnige Stelle. Die Sichtbarkeit dieses Fleckes scheint verschieden lange zu dauern. Auffallend lange kenntlich scheint er in Fig. 45 zu sein. An dieser Eizelle, in der sich eben die Äquatorialplatte zur ersten Mitose anlegt, sieht man neben dem unteren Centrosom einen dem vorhin beschriebenen äußerst ähnlichen Fleck. Wir erkennen diese Austrittsstelle, wenn auch ein wenig umgebildet, auf Fig. 36 bei einer Eizelle eines soeben abgelegten Kokons, an der noch die beiden Polzellen haften. Die betreffende Stelle der Oberfläche ist kenntlich durch eine eigentümliche grobschaumige Plasmakugel, die, ebenso wie die beiden darüber sichtbaren Vorkerne, von einem hellen Hofe umgeben ist, und deren Schaumbläschen in deutlich zu den außen liegenden Polzellen gerichteten Streifen angeordnet sind. Ich stelle dieses merkwürdige Gebilde, das augenscheinlich als Anomalie aufzufassen ist, jedenfalls in Zusammenhang mit der an diesem Punkte vor sich gegangenen Richtungskörperausstoßung. Die Richtungkörper gehen in der Regel sehr früh zugrunde (auf Fig. 33 haben sie bereits sichtlich an Größe verloren), und so erklärt es sich, daß es keinem meiner Vorgänger

geglückt ist, sie aufzufinden. Im eben abgelegten Kokon sind sie tatsächlich in der Regel verschwunden.

Auf Fig. 31 *b* habe ich beide Richtungskörper abgebildet. Man bemerkt einen körnigen Zerfall des in ihnen vorhandenen Chromatins, das sich später in einem Klumpen zusammenbackt und schließlich aufzulösen scheint, was ich daraus schließe, daß die ganzen Polzellen sich in der Regel intensiv färben (Fig. 28—30). Alles dies sind wohl Zeichen der frühen Degeneration. Eine Teilung des ersten Richtungskörpers habe ich nie beobachten können.

### Die Bildung der beiden Vorkerne.

Verfolgen wir zunächst das Schicksal des weiblichen Vorkerns. Die nach der letzten Reifungsteilung zurückgebliebenen vier Chromatinfäden (Fig. 32) nehmen unregelmäßige Gestalt an, an ihnen treten immer deutlicher werdende Knoten und Körner auf. Wir sehen dies auf Fig. 33 und 34. Der Eikern ist auf der letztern Abbildung umgeben von einer im Schwinden begriffenen Strahlung, die von einem im nächsten Schritte sichtbaren verschwommenen Centrosom ausgeht. Das unregelmäßige Chromatingerüst liegt in einem hellen, augenscheinlich flüssigkeitsreichen Hofe, der recht scharfe Konturen aufweist. Wir haben in diesem Stadium gewissermaßen einen »bläschenförmigen« Pronucleus vor uns. Beim Fortschreiten der Auflösung konzentriert sich die Chromatinsubstanz augenscheinlich zu wenigen Kügelchen, die sich nunmehr mit Höfen umgeben. Auf Fig. 35 sind es mehrere, der Zahl der Körner entsprechende kleine helle Höfe. Offenbar sind dieselben Überbleibsel des vorigen gemeinsamen Hofes, denn auf Fig. 34 sehen wir rechts an der Peripherie des Eikerns (*Ek*) bereits zwei solche Chromatinkörnchen in einem sich abschnürenden Bläschen liegen. Die hellen Höfe verschwinden jedoch, indem sämtliche Körnchen sich mit einem gemeinsamen dichteren Hofe umgeben, der sich bei Hämatoxylinfärbung dunkel färbt (Fig. 36). Derselbe entsteht vielleicht durch Verdichtung aus im umgebenden Eiplasma enthaltenen Substanzen. Wir sehen bereits in Fig. 35 die hellen Höfe von einer dunklen Wolke umgeben.

Eine ganz analoge Umwandlung geht mit dem Spermakern vor sich. Das Eindringen des Spermatozoons und dessen erste Umwandlungen habe ich, wie bereits bemerkt, nicht verfolgen können. Erst nachdem die Eizelle im Geschlechtsatrium angelangt war, aber

noch vor der ersten Reifeteilung, fand ich den Spermakern in Gestalt eines sehr dichten Körnerhaufens. Auf einigen dünnen Schnitten, wo derselbe weniger kompakt war, schien es mir bei stärkster Vergrößerung, als ob diese Körner Knötchen und querschnittene Fäden eines unentwirrbaren Fadenknäuels sind. Im Innern bemerkt man einzelne gröbere Körnchen und manchmal ein etwas helleres Zentrum (Fig. 27 *a* und *b*). Während der Reifeteilungen verändert sich das Aussehen des Spermakerns nicht wesentlich, höchstens daß er sehr allmählich an Umfang zunimmt, indem er sich lockert. Nach Abschnürung des zweiten Richtungskörpers finden wir auf Fig. 33 die sehr umfangreiche, eine gewisse radiäre Struktur an der Peripherie aufweisende Kugel von einem hellen Hofe umgeben. Nunmehr löst sich der Spermakern in eine Unmenge größerer und kleinerer Körnchen auf, die mehr oder weniger deutlich durch Fäden verbunden sind (Fig. 32). Im Zentrum bemerken wir noch ein dichteres Fadenknäuel, von dem Fäden radiär an die Peripherie verlaufen. Auch hier, ebenso wie beim Eikerne, hellt sich das Plasma, in dem dieses Fadengerüst liegt, zu einem scharf umschriebenen Hofe auf. Die weiteren Umwandlungen habe ich nicht verfolgen können. Immerhin läßt das Aussehen des Spermakerns auf späteren Stadien (Fig. 35) den Schluß zu, daß der Vorgang der Chromatinkonzentration in ihm derselbe ist, wie beim Eikerne. Wir sehen auf dem in Fig. 35 abgebildeten Schnitte im Spermakern ein ebensolches schwarzes Korn in einem bläschenförmigen, hellen Hofe, um den sich ein dunkler Fleck verdichtet, ganz wie beim darunterliegenden Eikerne. (Aus wievielen solchen Körnchen in diesem Stadium der Spermakern besteht, konnte ich nicht konstatieren, da mir der folgende Schnitt fehlte.) Auch auf der folgenden Fig. 36 gleichen die beiden Vorkerne einander vollkommen, indem auch der Spermakern seinen dunklen Hof erhalten hat. Bloß die Zahl der intensiv gefärbten Körner war in den beiden nie gleich. Im einen Hofe fand ich drei bis höchstens fünf, im andern dagegen stets bloß ein bis zwei Körner. Ersteren, den chromatinreicheren, bin ich geneigt für den Eikern, letzteren für den Spermakern zu halten. Die dunklen Höfe haben keine Membran und zeigen die unregelmäßigsten Gestalten, da sie amöboid beweglich sind und unter Umständen sehr lange pseudopodienartige Ausläufer aussenden können (ich habe noch viel längere beobachtet, als sie in Fig. 36 abgebildet sind). In diesem Stadium befindet sich die Eizelle im eben abgelegten Kokon.



## Die Bildung und die Umwandlungen des ersten Furchungskernes.

Während die Ovarialeier, namentlich die jüngeren Stadien, durch gegenseitigen Druck oft recht unregelmäßige Formen erhielten, haben die im Kokon befindlichen Eizellen die Gestalt eines recht regelmäßigen Rotationsellipsoids, das sich aber oft stark der Kugelgestalt nähert. Was die Größe der Eizellen anbelangt, so gibt IJIMA (84) für *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa* als Durchschnittsdurchmesser 0,044 mm an. Er scheint dieselben nach seiner gewöhnlichen Methode mit der wohl stets Quellung verursachenden Essigsäure fixiert oder in frischem Zustande gemessen zu haben, denn an mit Sublimat konserviertem Material fand ich (wohl infolge geringer Schrumpfung) als kleinen resp. großen Durchmesser bei *Dendrocoelum lacteum* 0,035 und 0,04 mm, bei *Planaria torva* 0,028 und 0,038 mm<sup>1</sup>. Das Eiplasma hat eine deutlich feinschaumige Struktur. Dottermaterial ist in demselben nicht zu bemerken. Die alecithalen Eier erhalten Nährstoffe durch Diffusion von den umgebenden Dotterzellen. Die Eier sind nackt, was bereits METSCHNIKOFF, IJIMA und HALLEZ festgestellt haben, im Gegensatz zu KNAPPERT, der ihnen irrtümlich eine Membran zuschreibt.

Im abgelegten Kokon gehen nun die Bildung des Keimbläschens aus den beiden Vorkernen und einige sehr merkwürdige Veränderungen innerhalb desselben vor sich. Diese Vorgänge dürften im Verein mit andern ähnlichen Beobachtungen mit dazu beitragen, einiges Licht zu werfen auf die Rolle und die Umwandlungsprozesse des Chromatins und der Nucleolarsubstanz. Zuvor will ich bemerken, daß bei meinen Untersuchungen am ungefurchten Ei die HEIDENHAINsche Färbemethode sich als die einzige befriedigende erwiesen hat. Die übrigen Hämatoxylinfarben gaben nicht annähernd so deutliche Bilder, und mit Karminfarbstoffen konnte ich überhaupt keine deutlichen Kerne nachweisen (vgl. Fig. 54 a).

Die hier zu besprechenden Vorgänge in der Eizelle dauern, von der Ablage des Kokons an gerechnet, 17—18 Stunden, nach welcher Zeit die erste Mitose eintritt. Sie bestehen im wesentlichen darin, daß früher oder später eine Vereinigung der beiden Vorkerne stattfindet. Gleichzeitig tritt durch Zerspaltung eine Vermehrung der das Chromatin enthaltenden Körnchen ein. Das Keimbläschen verbleibt

<sup>1</sup> KNAPPERT (65) gibt für *Planaria fusca* und *nigra* 0,09 mm als Durchmesser an (?!).

aber nicht lange in Ruhe. Es entsendet wiederum amöboide Ausläufer, die eine immer weiter fortschreitende Zerklüftung des Kernes verursachen. Dieser zerfällt schließlich in eine große Zahl von untereinander in keinem sichtbaren Zusammenhang stehenden Fragmenten (»Karyomeriten«). Mittlerweile ist auch eine Sonderung der jetzt recht zahlreichen dunkel gefärbten Körnchen in größere fraglose Nucleolen und viel feinere Chromosome eingetreten. Aus letzteren bilden sich Fäden, die sich zu den definitiven Chromosomen der ersten Mitose zusammenziehen, während die dunklen Höfe, die sie umgaben, verschwinden. Die Nucleolen werden an die Peripherie der Eizelle befördert und verfallen dort der Auflösung.

Bevor wir nun die Einzelheiten dieser Vorgänge an der Hand unsrer Abbildungen betrachten, möchte ich noch vorausschicken, daß ich bemüht war, mich bei der Rekonstruktion dieser Entwicklungsreihe nicht bloß auf ein willkürliches Aneinanderreihen der einzelnen erhaltenen Bilder zu beschränken. Das hat bekanntlich schon des öfters zu Fehlschlüssen geführt. Ich habe mich vielmehr bemüht, stets das Alter der abgelegten Kokons zu bestimmen und danach die Reihenfolge der Bilder festzustellen. Doch muß ich gleich bemerken, daß diesen Altersbestimmungen nur ein relativer Wert zukommt. Denn abgesehen davon, daß es nicht immer gelingt, bei der Ablage gerade jener Kokons zugegen zu sein, die später die besten Bilder liefern, ist auch der Ausgangspunkt unsrer Altersbestimmung — die Ablage der Kokons — ein unsicherer, indem die Kokons, wie im 1. Kapitel erwähnt (S. 283), sehr verschieden lange Zeit im Muttertiere zurückbehalten werden.

Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Kernbilder, die ich gefunden, ist zurückzuführen auf die bedeutende amöboide Bewegungsfähigkeit des Kernes. Der Zerklüftungsprozeß schreitet recht verschieden rasch und weit fort. Ich muß mich daher darauf beschränken, bloß eine Reihe charakteristischer Bilder zu schildern.

Wir haben wiederum auszugehen von Fig. 36, die die beiden noch getrennten Pronuclei zeigt. Der homogene dunkle Hof ist sehr unregelmäßig konturiert, aber gegen das umgebende Eiplasma vollkommen scharf abgegrenzt. Er unterscheidet sich vom letzteren durch bedeutend größere Dichtigkeit und stärkere Färbbarkeit mit Hämatoxylinfarben. (Alaun- und Boraxkarmin färbten den Hof gar nicht.) Das den Hof unmittelbar umgebende Eiplasma weist eine gröbere Schaumstruktur auf wie das periphere und erscheint deshalb heller. Es ist, als wenn die Chromatinkörner dem Plasma Substanz entzogen und um sich zu den

Kernhöfen verdichtet hätten. In dieser Gestalt bleiben die Pronuclei verschieden lange Zeit, oft einige Stunden lang erhalten.

Die folgenden drei Fig. 37 *a—c* stellen die Vereinigung der beiden Vorkerne zum ersten Furchungskern dar, erstere in einem Ei von *Planaria polychroa* aus einem  $\frac{1}{2}$  Stunde alten Kokon, letztere beide in einem Ei von *Planaria torva* aus einem etwa 1 Stunde alten Kokon. Die Verschmelzung der beiden Kerne ist offenbar eben vor sich gegangen. Die auf den Bildern sichtbare starke Zerteilung der Kernhöfe könnte man sich vorstellen als Folge der heftigen chemotaktischen Anziehung, auf die die Vereinigung doch wohl zurückzuführen ist. Bemerkenswert ist, daß die Konturen der stark verästelten Höfe in beiden Fällen sehr verschwommen sind.

Aus demselben Kokon wie Fig. 37 *b* u. *c* stammen auch die auf Fig. 38 *a* und *b* abgebildeten Eizellen. Wir finden in denselben bereits einen einheitlichen, wiederum scharf konturierten Furchungskern, hervorgegangen durch abermalige Verdichtung des dunklen Kernhofes<sup>1</sup>. Diese Verdichtung des Plasmas um den Kern ist vielleicht der Grund, weshalb letzterer jetzt wieder von einem weniger dichten, sich heller färbenden Plasmasaume umgeben<sup>2</sup>.

Nun tritt sichtlich eine schnell fortschreitende Zerklüftung des Kernes ein. Fig. 39 *a* und *b* stellen Eizellen aus einem Kokon dar, dessen Alter ich nicht genau anzugeben imstande bin, an denen wir jedoch das Fortschreiten dieses Prozesses gut verfolgen können. Diese Bilder leiten direkt hinüber zum Stadium der Fig. 40, deren Alter ungefähr 8 Stunden von der Ablage des Kokons an gerechnet beträgt.

<sup>1</sup> Fig. 38 *b—40* sind nach 10—15  $\mu$  dicken Schnitten gezeichnet, die den ganzen Kern auf einem Schnitte enthalten. Sie gewähren somit alle Vorteile eines Totalpräparates, indem sie ein mehr oder weniger plastisches Bild des Kernes geben.

<sup>2</sup> Es ist vielleicht nicht uninteressant, im Zusammenhang hiermit auf die Entstehung eines Irrtums älterer Autoren hinzuweisen, der in den meisten früheren Arbeiten über die Embryologie der Süßwasserplanarien wiederzukehren scheint: indem die alten Gelehrten den ungefärbten Inhalt der Kokons untersuchten, hielten sie die ganze Eizelle für das Keimbläschen, und indem sie in demselben wiederum bloß ein einheitliches Bläschen finden konnten (den hier besprochenen Furchungskern), erklärten sie dasselbe für den Keimfleck (WAGNER'schen Fleck). Somit faßten sie den ganzen Kokoninhalt als Syncytium mehrerer Eizellen auf. Durch Konzentration der Dotterelemente um die Keimbläschen sollten dann die Embryonen entstehen. Diese irrige Auffassung finden wir von SIEBOLD (41), QUATREFAGES (45) und auch sogar noch ED. VAN BENEDEN (70) vertreten, wiewohl letzterem doch die Arbeit von KNAPPERT (65) vorlag, der diesen Fehler nicht begeht.



Auf Fig. 39 *a* beginnt der Kern beulenartige Auswüchse auf seiner Oberfläche zu entwickeln, die auf der nächsten Fig. 39 *b* bereits zu einer Zerklüftung des Kernes in zwei Hauptstücke mit mehreren fingerförmigen Ausläufern geführt haben. Noch weiter fortgeschritten finden wir diesen Prozeß auf den nächsten Fig. 40 und 41. Die letztere zeigt einen dünnen Schnitt durch einen etwa 8 Stunden alten Furchungskern von *Planaria torva*. Wir sehen daselbst deutlich sämtliche Teile des Kernes in noch teilweise Zusammenhang miteinander, aber offenbar bereits im Begriffe, sich vollständig voneinander zu lösen. In noch älteren Kokons von *Planaria torva* (15—16 Stunden nach der Ablage) beobachtete ich eine vollkommene Auflösung des Kernes in etwa 20 selbständige Kernsegmente, die durch den ganzen Raum der Eizelle ziemlich gleichmäßig verteilt waren (Fig. 42). Einige von ihnen bestanden ausschließlich aus Teilen des früheren dunklen Hofes und enthielten keine Körner. Der helle Plasmahof um den dunklen Kernhof war in diesen letzten vorgeschrittenen Stadien nicht mehr zu bemerken. Für die Kernsegmente will ich die auch von GOLDSCHMIDT (02 *a*) für die analogen Gebilde seiner Polystomum-eier angenommene, ursprünglich von BÖHM (88) herstammende Bezeichnung »Karyomeriten« annehmen. Hierbei muß ich darauf aufmerksam machen, daß es sich bei mir, wie bei BÖHM, um Teile des Furchungskernes handelt, bei GOLDSCHMIDT dagegen um Teile des unvereinigten Sperma- und Eikernes.

Gleichzeitig mit dieser Zerklüftung des Kernhofes geht auch die Zerspaltung der das Chromatin enthaltenden dunklen Körnchen vor sich, die ebenfalls verschieden rasch fortschreitet. Während wir in den beiden Pronuclei im ganzen etwa fünf Körnchen zählten, finden wir gleich nach der Vereinigung derselben 10—13 (vgl. Fig. 37 mit Fig. 38). Auf Fig. 47 *a* und *b* sehen wir deutlich diese Vermehrung vor sich gehen. In sämtlichen übrigen Eizellen des Kokons, dem diese beiden Abbildungen entnommen sind, waren die beiden Pronuclei noch unvereinigt. Sie enthielten wie gewöhnlich einige wenige Körnchen, die auffallend an Größe zugenommen hatten. Das sehen wir auch in Fig. 47 *a*, die die beiden Vorkerne, offenbar unmittelbar vor ihrer Vereinigung, schon in Kontakt miteinander zeigt. In Fig. 47 *b* ist diese Vereinigung eben eingetreten: die Einschnürung in der Mitte des Kernes stellt wohl noch die Grenze der beiden Vorkerne dar. Die wenigen großen Körnchen sind jetzt bereits in sechzehn kleinere zerfallen, von denen zwölf noch paarweise beisammen liegen, meist in Gestalt von zwei mit ihren konvexen Seiten gegeneinander

gekehrten Commata =  $\times$ . Diesen Teilungsvorgang der Körnchen habe ich auch sonst noch in etwas älteren Stadien bei stark zerklüftetem Kerne beobachtet. Darauf ist wohl auch das häufige, auch in meinen vorhergehenden Abbildungen anzutreffende paarweise Beisammenliegen von Körnchen zurückzuführen. Bemerkenswert ist ferner, daß, wie wir am Beispiele der Fig. 47 sehen, die Vereinigung der Pronuclei auch ganz ohne Pseudopodienbildung vor sich gehen kann.

Auf den ersten Blick fällt einem auf, daß die Körner die deutliche Neigung haben, in die Vorwölbungen und später in die Enden der Ausläufer des dunklen Kernhofes einzuwandern, eine Erscheinung, auf die wir noch zum Schluß dieses 2. Kapitels anläßlich der Mitose der Blastomeren zurückzukommen haben werden (vgl. Fig. 51 *b* und auch 52 *a*). Da viele dieser Vorwölbungen und Ausläufer keinerlei Körner enthalten, ist es nicht anzunehmen, daß die letzteren es sind, die etwa durch eine selbständige Beweglichkeit die Masse des Kernhofes vorwölben.

Es ist nun nicht leicht zu konstatieren, welcher Natur diese intensiv gefärbten Körnchen sind, d. h. welche von ihnen Nucleolen und welche Chromosomen sind. Ich nehme an, daß wir es anfangs mit Körnchen zu tun haben, die sämtliches Chromatin — vielleicht bereits neben andern (»Nucleolar«-) Substanzen — enthalten. Im Laufe der fortgesetzten Teilung dieser Körnchen findet eine Sonderung von Chromatin- und Nucleolar-Substanz statt und das Chromatin wird in »reinem Zustande« abgespalten. Ich glaube diesen Vorgang, der kurz vor dem Eintritt der Mitose deutlich zutage tritt, an den Fig. 42—45 erläutern zu können. In Fig. 42, einer 15—16 Stunden alten Eizelle, finden wir in einzelnen Karyomeriten große Ballen, in welchen zum Teil einige dunklere feine Körnchen zu sehen sind, in andern Karyomeriten bemerken wir eine Menge ähnlicher feiner, freidaliegender Körner. Die großen dunklen Ballen (»Plastin-Nucleolen«) bestehen, wie ich annehme, aus Nucleolarsubstanz, die offenbar eine Rolle im Stoffwechsel gespielt hat. Die feinen Körnchen, vielleicht auch die noch in den Nucleolarballen eingeschlossenen, enthalten wohl die reine Chromatinsubstanz. Die weiteren Fig. 43—45 sind einem etwa 18 Stunden nach der Ablage fixierten Kokon von *Dendrocoelum lacteum* entnommen. Auf dem jüngsten Stadium derselben (Fig. 43) lösen sich die dunklen Höfe der Karyomeriten auf. Die Chromatinkörnchen ordnen sich — meist auf der Oberfläche der letzteren — in Reihen und scheinen schon durch Fäden verbunden zu sein. Die großen Nucleolen werden ins Eiplasma abgeschoben, wo wir sie noch

in der nächsten Fig. 44 finden. Zwischen denselben liegen in diesem Stadium die Chromatinfäden bunt umher. Die Schlingen und Ösen an einigen derselben lassen auf eine Längsspaltung der Fäden schließen. Weiterhin ordnen sich diese Fäden, nachdem sie lang und dünn geworden sind, in einem wirren Knäuel zu einer Äquatorialplatte (Fig. 45). Auf dieser wie auf der vorhergehenden Abbildung bemerkt man deutlich, wie unmittelbar um diese Chromatinfäden das augenscheinlich verdichtete Protoplasma sich intensiver färbt, wobei aber um jeden Chromatinfaden ein heller Saum erscheint. Die Zahl dieser verschlungenen Fäden konnte ich nicht feststellen. Vor Beginn der ersten Furchung kontrahieren sie sich zu acht unregelmäßig geformten Chromosomen (Fig. 46). Während dessen haben die Nucleolen weiter an Umfang zu-, an Dichtigkeit dafür abgenommen. Sie erhalten ein glasiges Aussehen (Fig. 44 und 45), werden an die Peripherie der Eizelle befördert, wo sie sich vollends auflösen. Sie haben ihre Rolle ausgespielt.

\* In Fig. 45 sehen wir die Centrosome bereits auf ihren Plätzen (das obere ist zufällig in dem Schnitte durch einen Nucleolus verdeckt, scheint aber durch denselben hindurch). Sie haben bei HEIDENHAIN-Färbung das uns bereits bekannte Aussehen eines intensiv gefärbten Kügelchens in einem hellen Hofe. Auf Fig. 46, im Stadium einer sehr schön ausgebildeten Strahlung, erscheinen sie in einer zur Spindelachse senkrechten Ebene scheibenförmig abgeflacht. Die gleiche Formveränderung der Centrosome haben KOSTANECKI und SIEDLECKI (97, S. 260 uf.) bei *Ascaris* beobachtet und schreiben dieselbe dem Zuge der direkt an dem Centrosome inserierenden Strahlen zu, von denen die äußersten sich in größter Dehnung befänden. Auch bezüglich der Herkunft dieser bei der ersten Mitose in Wirksamkeit tretenden Centrosome herrschen bekanntlich die einander widersprechendsten Ansichten<sup>1</sup>. Ich will nicht auf dieselben näher eingehen, da meine eignen diesbezüglichen Beobachtungen bei den Süßwassertendrocölen sehr unsicherer Natur sind. Im ganz jungen Spermakerne fiel mir einige wenige Mal ein größeres Körnchen in einem lichtbrechenden Bläschen auf (Fig. 30). Es könnte dies als Centrosom

<sup>1</sup> Für die Turbellarien macht die bestimmtesten Angaben VAN DER STRICHT (97b). Derselbe hat beim *Thysanoxoon* einen Vorgang beobachtet, der im höchsten Grade der »quadrille des centres« von FOL gleicht. Ein Centrosom männlichen und eines weiblichen Ursprungs teilen sich, so daß eine Zeitlang vier Centrosome mit Sphären vorhanden sind. Die Vereinigung derselben zu zwei Centrosomen gemischten Ursprungs vermutet VAN DER STRICHT wohl, hat sie aber nicht beobachten können.



gedeutet werden, das in den bei weitem meisten Fällen durch die dichten Körnchen des Spermakerns verdeckt und infolgedessen unsichtbar gewesen sein könnte. Auf Fig. 32, wo der Spermakern sich bereits zu einem Fadenknäuel aufgelöst hat, erblicken wir über demselben zwei dunkle Körnchen in hellen Höfen, die durch ein helles Band noch miteinander verbunden sind. Es könnten dies die beiden Centrosome sein, die durch Teilung aus dem vorhin erwähnten entstanden sind. Eine Strahlung um dieselben ist nicht bemerkbar. Auch habe ich ihr Schicksal wegen der vielen regellos vorkommenden Plasmakörnchen nicht weiter verfolgen können.

Ebenso wie bei der Bildung der beiden Richtungskörper, finden wir vor dem Beginn der Mitose keinerlei Strahlung um die Centrosome, wohl aber um das Ganze einen großen, hellen, kugelförmigen Hof, der in diesem Falle von einem dunklen Saume umgeben ist (Fig. 45 und 49). In dessen Mitte liegt die Äquatorialplatte. An den Polen ist der die Centrosome enthaltende dunkle Saum etwas verdickt. FRANCOTTE (98) beschreibt bei *Prostheceraeus vittatus* während der Reifungsteilung vollkommen gleiche, sich zu einer Kugel ergänzende dunkle Kalotten, die er als erste Spuren der späteren Sphäre betrachtet.

Wie bereits (auf S. 302) erwähnt, erblicke ich in dem dunklen, halbkreisförmigen Flecke an der Peripherie der auf Fig. 45 abgebildeten Eizelle die Austrittsstelle der Richtungskörper. In diesem Falle wäre keinerlei Zusammenhang zu finden zwischen den Achsenrichtungen der Reifeteilungen und der ersten Furchung, da dieselben einen Winkel von etwa  $45^\circ$  bilden.

Ein dem hier geschilderten analoger Zerfall des Kernes in eine Zahl von Karyomeriten ist schon mehrfach beschrieben worden, so unter andern bei den Meeresspolycladen: bei *Thysanoxoon* von VAN DER STRICHT (97a und b), bei *Prosthlostomum* von FRANCOTTE (98), bei *Prostheceraeus* von KLINCKOWSTRÖM (97), ferner bei *Myxostoma glabrum* von WHEELER (97). Sehr groß ist auch die Übereinstimmung mit dem entsprechenden Vorgange bei *Polystomum integerrimum*, bei welchem Tier ihn HALKIN (01) und namentlich GOLDSCHMIDT (02a) ausführlich beschreiben. Ein Unterschied wäre darin zu finden, daß HALKIN und GOLDSCHMIDT übereinstimmend die beiden Pronuclei vor der ersten Furchung nicht vereinigt fanden, so daß zwei Gruppen von Karyomeriten vorhanden sind, deren größere dem weiblichen, und deren kleinere dem männlichen Pronucleus entspricht. Bei *Prostheceraeus* soll die Bildung eines einheitlichen Furchungskernes

fakultativ sein. Ob auch bei den Süßwasserplanarien eine, resp. zwei Chromosomenschleifen je einem Karyomeriten entsprechen, wie dies FRANCOTTE, KLINCKOWSTRÖM und GOLDSCHMIDT für ihre Objekte berichten, lassen meine sehr abwechslungsreichen Bilder unwahrscheinlich erscheinen.

Es sei mir hier auch noch gestattet, zu einem Punkte der GOLDSCHMIDTschen Arbeit über die Eireifung bei *Polystomum* (02a) Stellung zu nehmen, in dem er von HALKIN (01) abweicht. GOLDSCHMIDT läßt nämlich bereits vor der ersten Reifungsteilung einen Zerfall des weiblichen Kernes in eine Anzahl Karyomeriten eintreten und in letzteren die Chromosomen von den Nucleolen gebildet werden. HALKIN dagegen hat keine so frühzeitige Zerklüftung des weiblichen Kernes beobachtet und läßt, ebenso wie ich dies für die Süßwasserdendrocölen beschrieben habe, die Chromosomen ausschließlich aus dem ebenfalls perlschnurähnlichen Kerngerüst hervorgehen. Auch LUBOSCH weist in seinem vorhin erwähnten Aufsätze (01) auf diesen Widerspruch hin, nimmt aber an, die Beobachtungen GOLDSCHMIDTs seien eben vollständiger und HALKIN sei der Zerfall des Kernes vor der ersten Reifungsteilung wohl entgangen. So liegen die Sachen meiner Meinung nach nicht. Trotzdem mir persönliche Erfahrung am genannten Objekte fehlt, glaube ich doch auf Grund der großen Ähnlichkeit dieser Reifungsvorgänge mit den entsprechenden der Polycladen und den von mir bei den Süßwasserdendrocölen beobachteten annehmen zu dürfen, daß HALKIN kein Stadium übersehen hat, vielmehr die GOLDSCHMIDTschen Bilder 4, 5 und 8—10 in der Reihenfolge nicht dahin gehören, wo sie vom Autor hingesezt sind. Vergleichen wir nämlich das Spermatozoon auf den in Frage kommenden Abbildungen (Fig. 4 und 8) von GOLDSCHMIDT mit den entsprechenden Abbildungen von HALKIN (Fig. 1, 2, 9, 11, 12, 13), so liegt die Annahme nahe, daß das von GOLDSCHMIDT als »Spermakopf« angesprochene Fleckchen gar nicht ein solcher ist. Mir scheint es vielmehr, daß es sich bei diesen GOLDSCHMIDTschen Abbildungen um viel spätere Stadien handelt, die etwa den Abbildungen 20—23 von HALKIN entsprechen und zwischen Abbildung 20 und 21 von GOLDSCHMIDT zu setzen sind. Wir hätten es also in dem Fall mit Stadien zu tun, in denen der Spermakern bereits ebenfalls in Karyomeriten zerfallen und nicht mehr gegen den Eikern abgegrenzt ist<sup>1</sup>. Mithin dürfte der von HALKIN angenommene Hergang, wonach seine Fig. 6

<sup>1</sup> Leider stützt sich GOLDSCHMIDT auf keine konkreten Altersbestimmungen der von ihm untersuchten Eier.

wohl ein Spiremstadium darstellt, aus der die Chromosome der Reifungsteilungen direkt ihren Ursprung nehmen, der richtige sein, denn diesem kommt wohl auch eine weitgehende allgemeine Gültigkeit zu.

### Die Kerne der ersten Blastomeren.

Im Anschluß hieran möchte ich noch eine Schilderung der Kerne in den ersten Blastomeren und deren Mitosen folgen lassen. Wenn wir nämlich dieselben mit dem hier soeben besprochenen ersten Furchungskerne vergleichen, so finden wir, wie zu erwarten, einerseits viele Übereinstimmungen, anderseits aber auch manche prinzipielle Unterschiede. In Fig. 52 und 53 sind einige Blastomeren von typischem Aussehen wiedergegeben. Die Kerne haben wiederum sehr unregelmäßige Konturen. Einigemal sah ich sie in zwei oder drei Karyomeriten zerspalten (Fig. 55). Wir sehen in ihnen eine, zwei oder noch mehr große Nucleolen. Der übrige Raum des Kernes erscheint bei Hämatoxylin- und HEIDENHAIN-Färbung homogen dunkel gefärbt, genau wie der dunkle Kernhof bei den Pronuclei und dem ersten Furchungskerne des Eies (Fig. 52). Bei Boraxkarminfärbung dagegen tritt ein Unterschied zu Tage: während in der Eizelle der Kern diese Färbung überhaupt nicht annahm, erscheint in den Blastomeren der Kernhof dicht erfüllt mit einer Unmenge feiner Körnchen (Fig. 53). Auch auf zuerst mit Boraxkarmin und darauf nach HEIDENHAIN umgefärbten Präparaten erschienen diese Körnchen intensiv schwarz gefärbt (Fig. 51 c). (Wir haben hier also ein umgekehrtes Verhalten, wie dasjenige der Chromatin-Nucleolen im Eikerne, die sich gerade mit Boraxkarmin nicht färben ließen.) Die Konservierungsmethoden hatten auf die Färbbarkeit keinerlei Einfluß, — ich wandte in der Regel heißes Sublimat an. Weiter habe ich auf diese interessanten Verhältnisse nicht eingehen können, obwohl sie einer Untersuchung wohl wert wären. Es ist mir daher nicht gelungen, eine rechte Erklärung für das eigenartige Verhalten dieser Körnchen zu erbringen. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß sie das Chromatin enthalten und in diesem Falle als gleichwertig anzusehen wären den feinen Chromatinkörnchen in den Karyomeriten der Fig. 42 und 43. Ich hatte am Ende des ersten Kapitels auf das Verhalten der groben Chromatinkörner in den Dotterzellkernen hingewiesen (S. 285), von denen ich vermutete, daß sie bei Boraxkarminfärbung aufquellen. Dasselbe könnte bei den feinen Körnchen der Blastomerenkerne der Fall sein, die wegen ihrer Feinheit mir vorher



entgangen waren. Ich führe hier als analogen Fall eine Beobachtung von JANICKY (03) an, der bei der ersten Furchung des Eies von *Gyrodactylus elegans* ebenfalls das Chromatin in Form von feinen Körnchen sich zuerst über den ganzen Kernhof verteilen sah.

Die Mitose der Blastomeren verläuft ganz übereinstimmend mit der der Eizellen. In Fig. 49 sehen wir lange Chromatinfäden, die ich aus den Körnchen des Kernhofes ableite, in noch wirrem Knäuel zu einer Äquatorialplatte sich anordnen. Die Chromosome nehmen an Stärke zu, während sie nach den Centrosomen hin auseinander-rücken. Letztere verschwinden, wenn die Chromosome in ihrer unmittelbaren Nähe angelangt sind (Fig. 51 *a*). Die gegeneinander gekehrten Ausläufer der Chromosomenbüschel verkürzen sich immer mehr (Fig. 51 *b* und *c*), werden dabei dicker und bilden schließlich einen normalen Kern, der anfangs noch an einigen Zacken und Ausläufern seine frühere Form erkennen läßt. Die Chromatinsubstanz scheint sich frühzeitig in die Körnchen aufzulösen, denn gelegentlich noch vor der Durchschnürung der Zelle tritt das verschiedene Verhalten des Kernes den Farbstoffen gegenüber hervor (vgl. Fig. 51 *b* und *c*). Wiederum fällt uns auf, daß die Nucleolen zu Beginn der Mitose an der Peripherie der Zelle der Auflösung verfallen (Fig. 49), sich frühzeitig wieder neu bilden und sich dann mit Vorliebe in den Spitzen der Ausläufer des Kernes aufhalten (Fig. 51 *b*).

Meine Vorgänger, METSCHNIKOFF, IJIMA und HALLEZ, sind auf alle die in diesem Kapitel besprochenen Veränderungen im Eikerne gar nicht eingegangen. Jeder von ihnen gibt einzelne Stadien der Eizellen wieder, die in zum Teil etwas unklaren Abbildungen entweder einen einheitlichen Furchungskern oder mehrere Karyomeriten aufweisen. Übrigens bin ich jetzt auch instande nachzuweisen, woher KNAPPERTS irriige Auffassung stammt, daß das Ei eine Membran besitze, die auch noch die ersten Blastomeren umschließt: seine Fig. 5 und 6 auf Taf. I zeigen zweifellos Eizellen mit in Karyomeriten zerfallenem Kerne, — auf der ersten Abbildung sind es drei, auf der zweiten sollen es »ungefähr 32« (?) sein, — die KNAPPERT für die Furchungskugeln hielt. Daher übertrifft auch der vermeintliche Embryo im drei- resp. 32-Zellenstadium nach seiner Zeichnung nur ganz unbedeutend die ungefurchte Eizelle, was, wie wir im folgenden Kapitel sehen werden, nicht zutrifft.

### III. Die embryonale Entwicklung der Süßwasserdendrocölen.

#### a. Von den ersten Furchungsstadien bis zur Bildung des Urdarmes (Gastrulastadium).

##### Die Vermehrung der Blastomeren und die Bildung des Syncytium.

Wir hatten im vorigen Kapitel das Schicksal des Eies bis zur ersten Mitose und diese selbst betrachtet. Wie schon erwähnt, findet die erste Mitose nach meinen Beobachtungen bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria torva* 17—18 Stunden nach der Ablage des Kokons statt, nach METSCHNIKOFF (83) bei *Planaria polyehroa* 8—11 Stunden und bei *Dendrocoelum lacteum* nach HALLEZ (87) 24 Stunden nach der Ablage<sup>1</sup>. Ferner berichtet IJIMA (84), die Umwandlung des Keimbläschens zum ersten Amphiaster könne schon im Ovarium stattfinden. Wie aus meinen Angaben im vorigen Kapitel hervorgeht (S. 292), hat er die Richtungsspindel der ersten Reifeteilung vor sich gehabt. Wenn er weiter in einem in der Penisscheide befindlichen Kokon bereits zwei große Kerne gefunden hat in Eiern, die noch nicht in die beiden Furchungskugeln zerfallen waren, so sind dies natürlich die beiden Pronuclei und keine Vorstadien der ersten Furchung. Die erste Furchung des Eies ist total und äqual. Bei den von mir beobachteten Planarien begann in einem 18 Stunden alten Kokon bereits die in Fig. 49 abgebildete zweite Teilung. In der Regel fand ich in 24 Stunden alten Kokons bereits lauter Vierzellenstadien.

Nach den übereinstimmenden Angaben resp. Abbildungen von HALLEZ und IJIMA findet die zweite Teilung in einer der ersten perpendikulären Ebene statt. Ich habe nun eine beträchtliche Zahl von Vierzellenstadien von *Dendrocoelum* und *Planaria torva* zu beobachten Gelegenheit gehabt, aus denen mit Sicherheit hervorgeht, daß diese zweite Teilung vielmehr in zwei der ersten Teilung parallelen Ebenen erfolgt. Ich fand nicht nur in der Regel die vier ersten Blastomeren in einer Ebene zu einer schwach gebogenen Kette angeordnet, wie dies auf Fig. 50 wiedergegeben ist, sondern, was wohl am beweisendsten ist, ich beobachtete auch im Zweizellenstadium die Bildung der Äquatorialplatten. Diese standen, wie auf Fig. 49 abgebildet, parallel zur ersten Teilungsebene und fast parallel,

<sup>1</sup> Dabei muß ich bemerken, daß bei METSCHNIKOFF die ganze Entwicklung bis zum Ausschlüpfen ganz auffallend schnell verläuft (vgl. S. 346), vielleicht infolge besonders hoher Temperatur.

in einem sehr spitzen Winkel, zueinander, woraus sich die erwähnte, etwas gekrümmte Anordnung der ersten vier Blastomeren ergibt. Die dem widersprechenden Angaben von IJIMA und HALLEZ erklären sich ohne weiteres dadurch, daß in den meisten Fällen noch vor einer weiteren Teilung die vier Blastomeren sich mehr oder weniger gegeneinander verschieben. In der auf S. 317 befindlichen Textabbildung habe ich neben einer normalen auch einige durch nachträgliche Verschiebung zustande gekommene Stellungen abgebildet. Wie wir sehen, findet sich darunter auch die von IJIMA und HALLEZ als Norm betrachtete kreuzweise Anordnung. Auch METSCHNIKOFF (83) bildet auf seiner Fig. 8, Taf. XV ein Vierzellenstadium ab, das noch deutlich die kettenförmige ursprüngliche Stellung erkennen läßt.

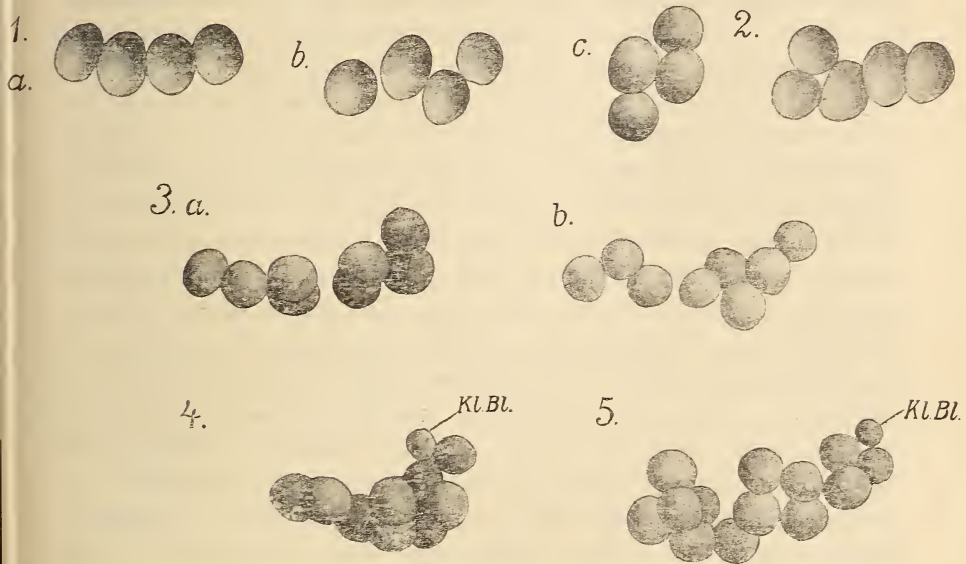
Stets berührten sich auf meinen Präparaten in diesen frühen Stadien die Blastomeren, nie habe ich die von meinen Vorgängern beschriebene zeitweilige völlige Trennung derselben beobachten können. (Die Lücke zwischen den beiden ersten Blastomeren auf Fig. 55 ist bloß eine Folge von Schrumpfung durch die Konservierung.) Wenn IJIMA (84) auf S. 443 angibt, er habe die ersten beiden Furchungskugeln durch die umgebenden Dotterzellen vollständig voneinander getrennt gefunden, so bin ich sehr geneigt, dies als ein durch die Konservierung verursachtes Kunstprodukt aufzufassen.

Von den vier ersten Blastomeren sind die äußeren um ein ganz Geringes kleiner, als die beiden inneren. Nicht uninteressant ist es, daß derselbe Verlauf der ersten Furchung neuerdings von HALKIN (01) und GOLDSCHMIDT (02 a und b) für *Polystomum integerrimum* beschrieben worden ist, einen wohl entfernten Verwandten der Turbellarien, dessen Eier jedoch unter recht gleichen Bedingungen sich entwickeln. Die erste Furchung des Eies der nächsten Verwandten der Süßwasserendocölen, der Meerespolycladen, verläuft bekanntlich stark abweichend. Die Entwicklung des Eies der rhabdocölen Turbellarien ist noch so gut wie unerforscht.

Wie aus der nebenstehenden Textabbildung, die Furchungsstadien bis zu 14 Blastomeren in schematisch gehaltenen Rekonstruktionen darstellt, und wie aus den Fig. 9 und 10 Tafel XV von METSCHNIKOFF hervorgeht, finden, wiederum ganz wie bei *Polystomum integerrimum*, auch die weiteren Teilungen zum großen Teil mehr oder weniger parallel der ersten Teilungsebene statt. Daraus ergibt sich die langgestreckte Gestalt des Embryo, die immer noch einer schwach gebogenen, unregelmäßigen Zellkette ähnlich ist. Auch dieser



Umstand, den meine Vorgänger ganz übersehen zu haben scheinen, spricht für den von mir angegebenen Modus der ersten beiden Teilungen. Die Aufeinanderfolge dieser Teilungen bin ich nicht imstande genauer zu bestimmen, da die Stellung der Blastomeren in diesen jungen Embryonen keineswegs konstant ist. Man vergleiche z. B. die beiden (in Fig. 3 *a* und *b* abgebildeten) Achtzellenstadien. Die Blastomeren verschoben sich ja schon im Vierzellenstadium in vielen Fällen. Deutlich geht dies hervor z. B. auch aus Fig. 51 *b*,



Textfig. 2.

Schematisierte Rekonstruktionen von Embryonen in den ersten Furchungsstadien. 1. Vierzellenstadium. *a*, normal, *b* und *c*, nachträglich mehr oder weniger verschoben. 2. Fünfzellenstadium. 3. *a* und *b*, zwei verschiedene Achtzellenstadien. 4, 10-Zellenstadium. 5. 14-Zellenstadium. (*Kl. Bl.*, besonders kleine Blastomere.)

auf der aus einem 24-Zellenstadium zwei Blastomeren wiedergegeben sind, die sich eben geteilt haben. In beiden Zellen lassen die Kerne in ihren nach einer Richtung verlaufenden Ausläufern noch deutlich die Strahlen der Tochteraster erkennen. Aus der gegenseitigen Stellung dieser beiden Aster ist wiederum ersichtlich, daß die Blastomeren sich seit der Mitose fast um einen rechten Winkel gegeneinander verschoben haben. Auf diesen Umstand, der auf eine auffallend geringe gegenseitige Affinität der Blastomeren schließen läßt, muß ich im folgenden nochmals zurückkommen.

Bevor wir die weitere Vermehrung der Blastomeren verfolgen, sei es gestattet die Aufmerksamkeit auf ein merkwürdiges Verhalten

der Dotterzellen dem Ei und den Blastomeren gegenüber zu lenken, da von demselben in hohem Grade die ganze Bildungsweise des Embryo abhängig ist. Im eben gelegten Kokon bemerkt man schon, daß die der Eizelle unmittelbar anliegenden Dotterzellen sich durch ihre runde Gestalt und etwas geringere Größe von den übrigen unterscheiden. Dies ist offenbar darauf zurückzuführen, daß sie an die Eizelle flüssige Substanz durch Diffusion zwecks Ernährung abzugeben begonnen haben. Der erwähnte Größenunterschied tritt im Laufe der nächsten Stadien immer deutlicher hervor, indem die umgebenden Dotterzellen sich in der auf Fig. 54 und 55 wiedergegebenen Weise eng anschmiegen. Ihr Plasma färbt sich mit sämtlichen Farbstoffen intensiver, wie das der übrigen Dotterzellen, und auch ihre Kerne unterscheiden sich dadurch, daß das Chromatin, das bisher in Form von Körnern ziemlich gleichmäßig verteilt war, sich zu sehr verschiedenartig geformten Klumpen zusammenballt (vgl. Fig. 3 mit Fig. 55). Die Zahl der sich an die Eizelle herandrängenden Dotterzellen nimmt immer mehr zu: sie werden augenscheinlich durch einen chemischen Reiz von derselben angezogen. Daraus ergibt sich infolge des gegenseitigen Druckes schließlich eine ausgesprochene radiäre Anordnung der anklebenden Dotterelemente in oft noch viel größerer Menge, wie dieses in Fig. 54*b* abgebildet ist. Bei dieser Abbildung verweise ich besonders auf zwei langgestreckte Zellen, die sich zwecks reichlicherer Diffusion mit deutlich verbreiteter Basis an die Blastomere (es handelt sich im vorliegenden Falle bereits um ein Zweizellenstadium) angeschmiegt haben. Es ist augenscheinlich eine Kraft wirksam, die die nächstliegenden Dotterzellen veranlaßt, eine möglichst enge Berührung mit der Eizelle resp. deren Abkömmlingen zu suchen. In diesen Dotterzellen fand ich bei Boraxkarminfärbung in der Regel eine pigmentähnliche gelblich-braune Masse, die ich als Zerfallsprodukte der Dottertropfen ansehe. Auf der Fig. 55 finden wir die Auflösung dieser Dottertropfen bereits sehr weit vorgeschritten. Auf dieser, wie auch der vorhergehenden Abbildung bemerkt man die offenbare Tendenz der Kerne, in das distale Ende der Zellen zu wandern. Diese Zellen sind es, die, wie meine Vorgänger bereits angeben, beim Schütteln des Kokoninhalts mit verdünnter Essigsäure fest an der Eizelle haften bleiben. Alles dies weist auf einen regen Stoffaustausch zwischen Keimzellen und Dotterzellen hin. Wie aus meinen Abbildungen hervorgeht, bilden die anhaftenden Dotterzellen, auch wenn ihre Zahl durch Verkleben neuer Schichten zunimmt (Fig. 56), eine Kugel, resp. ein Ellipsoid.

Sie grenzen sich bei gelungener Konservierung — wenigstens bei der von mir hauptsächlich untersuchten *Planaria torva* — deutlich gegen den übrigen Dotter ab. Aus der auf S. 322 befindlichen Tabelle ist ersichtlich, daß ihre Zahl mit der fortschreitenden Vermehrung der im Innern dieses Zellballens eingeschlossenen Blastomeren nicht unbedeutend zunimmt. Bald bemerken wir, daß die Zellgrenzen zwischen diesen Dotterzellen zu schwinden beginnen, und im Zentrum beginnend fließen dieselben schließlich zu einem Syncytium zusammen. In demselben sind anfangs noch ganze, in Auflösung begriffene Zellen sichtbar (Fig. 57), späterhin nur noch die Kerne derselben (Fig. 58 und 59). Letzere sind wohl ein wenig kleiner als die Kerne der übrigen, nicht verschmolzenen Dotterzellen, gleichen denselben aber sonst jetzt wieder vollkommen, da das Chromatin jetzt nicht mehr in der vorhin erwähnten Art zusammengeballt ist. Das schaumige Protoplasma des Syncytiums färbt sich intensiv. Im Innern der Masse liegen nach wie vor zunächst noch in unregelmäßiger langgestreckter Anordnung die Blastomeren. Diese Syncytiumbildung tritt bei *Planaria torva* ein im Stadium von 16—20 Blastomeren, bei *Planaria polychroa* und *Dendrocoelum lacteum*, wie es nach meinen Beobachtungen scheint, ein wenig früher. Nach HALLEZ beginnt bei *Dendrocoelum* die Syncytiumbildung im Achtzellenstadium, am häufigsten jedoch im 13—20-Zellenstadium.

Durch diese Schilderung des Vorgangs der Syncytiumbildung habe ich bereits Stellung genommen in der prinzipiell sehr wichtigen Frage nach seiner Abstammung, in der einerseits METSCHNIKOFF und HALLEZ, andererseits IJIMA zu einander widersprechenden Anschauungen gelangt sind. Erstere beiden Forscher lassen das Syncytium zustande kommen durch Verschmelzen der die Blastomeren umschließenden Dotterzellen, welcher Auffassung ich mich im vorhergehenden auch angeschlossen habe. Dagegen beschreibt dies IJIMA auf S. 443 und 444 (84) anders und zwar folgendermaßen:

»Die Furchungskugeln kommen in eine feinkörnige Flüssigkeit zu liegen . . . . Die erwähnte Flüssigkeit wird von den umgebenden Dotterzellen geliefert, die immer kleiner sind, wie die weiter entfernten . . . . Im nächsten Stadium besitzt der Embryo eine vollständig kugelige Gestalt . . . , die dadurch zustande kommt, daß ein feingranuliertes Protoplasma mit Kernen den rundlichen Zellhaufen umgibt . . . Zwischen diesem und dem Stadium, in dem die Furchungskugeln einen morulaähnlichen Haufen bildeten, habe ich kein Übergangsstadium beobachten können. Bezüglich des Ursprungs



der peripherischen verschmolzenen Zellen ist aber zu berücksichtigen:

1) Daß die Grenze dieser Schicht gegen die ihr anhaftenden Dotterzellen eine ununterbrochene, ziemlich scharfe Linie darstellt, eine Tatsache, welche gegen die Annahme spricht, daß diese Schicht durch Verschmelzung der Dotterzellen entstanden ist.

2) Daß der Durchmesser des Embryo ungefähr derselbe ist, wie der des letzten Stadiums, in welchem die Furchungskugeln nur einen Haufen bildeten.

3) Daß die Zahl der im Zentrum des kugeligen Embryo liegenden Zellen meist weniger als 15 beträgt, während in dem Haufen von Furchungskugeln deren immer über 20 enthalten sind.

4) Daß in noch späteren Stadien die Grenzen der mehr peripherisch gelegenen Zellen und der inneren Zellmasse sich verwischen, worauf diese sich dann zu den verschmolzenen Zellen gesellen.

Diese Tatsachen halte ich für genügend, um anzunehmen, daß die Schicht von verschmolzenen Zellen durch Metamorphose aus peripherischen Furchungskugeln hervorgeht.«

Soweit IJIMA, der also für einen embryonalen Ursprung des Syncytium eintritt. Die prinzipielle Seite dieser Frage wird dadurch noch schwerwiegender, daß ebendasselbst IJIMA die Meinung ausspricht, daß diese beiden Zellschichten »nach ihrer relativen Lage und . . . ihrer späteren Bestimmung als Ectoderm und Entoderm bezeichnet werden dürfen«.

Dieser entschieden irrümlichen Anschauung tritt schon HALLEZ auf S. 61 (87) entgegen mit folgenden Beweisen, denen ich auf Grund meiner persönlichen Beobachtungen vollkommen beipflichten kann:

Erstens, schickt er voraus, hat IJIMA nicht die von ihm beschriebene Metamorphose selbst verfolgen können. Ferner gegen den Punkt 3 von IJIMA: dieses Argument verliere seine Beweiskraft dadurch, daß das Verschmelzen der Dotterzellen eben verschieden früh eintreten und verschieden rasch verlaufen kann. Wenn er aber weiterhin gegen den Punkt 1 noch anführt, IJIMA sage selbst aus, daß die anfänglich scharfe Grenze zwischen dem peripheren Syncytium und den dasselbe umgebenden Dotterzellen später wieder verschwinde, so beruht dies augenscheinlich auf einem Irrtum, denn IJIMA gibt dieses nirgends zu. Und zwar scheint mir dies auf ein Mißverstehen des in der Tat nicht ganz klar gefaßten obigen 4. Punktes zurückzuführen zu sein: IJIMA meint daselbst wohl fraglos, es schwinden die Grenzen zwischen dem Syncytium (welches er wohl unter den

»mehr peripherisch gelegenen Zellen« versteht) und den Blastomeren (= der inneren Zellmasse) und nicht, wie HALLEZ es verstehen will, die Grenzen zwischen den umgebenden, unverschmolzenen Dotterzellen und der Syncytiummasse. Schließlich verweist HALLEZ zugunsten seiner Anschauung auch noch auf die vollkommen gleiche Struktur der Dotterzellenkerne und der freien Kerne im Syncytium, welche letztere, wie auf unsrer Abb. 58 und 59 zu sehen ist, sich bedeutend von denen der wirklichen Blastomeren unterscheiden. Hierzu möchte ich noch bemerken, daß ich, ebenso wie IJIMA, in den Syncytiumkernen niemals Mitosen, wohl aber oft eine Vermehrung derselben durch einfache Durchschnürung beobachtet habe, worin dieselben ebenfalls mit den Dotterzellkernen übereinstimmen. Eine solche fortgesetzte amitotische Teilung ist aber bei embryonalen Zellen wohl so gut wie ausgeschlossen. Auf S. 39 bemerkt HALLEZ ganz richtig, daß sich im Syncytium auch die Fetttropfchen aus den verschmolzenen Dotterzellen wiederfinden. Da man dieselben jedoch, falls man mit IJIMA einen embryonalen Ursprung der Syncytiummasse annimmt, als durch Stoffwechsel erst im Syncytium entstanden hinstellen kann, sind sie meiner Meinung nach kein ganz einwandfreies Beweismaterial für die Bildungsweise des Syncytiums.

Den letzten nach diesen Argumenten vielleicht noch möglichen Zweifel in betreff der Syncytiumabstammung bin ich imstande zu zerstreuen, indem es mir gelungen ist, bei *Planaria torva* auf meinen Schnittserien die Bildung des Syncytiums in jedem Stadium zu verfolgen. Die Hauptetappen dieses Vorgangs habe ich auf Fig. 56 bis 59 abgebildet. Ich verweise besonders auf Fig. 57, welche das von IJIMA und HALLEZ vermißte Übergangsstadium darstellt, indem im Syncytium stellenweise noch deutliche Zellgrenzen sichtbar sind. Nach IJIMAS Auffassung hätten wir hier die Bildung des Syncytiums aus dem morulaähnlichen Haufen von Furchungskugeln vor uns, während in Wirklichkeit die verschmelzenden Zellen auf den ersten Blick als Dotterzellen zu erkennen sind. In der Tat waren bei einigen weniger weit entwickelten Embryonen desselben Kokons diese Zellen noch ganz unverschmolzen, etwa wie in Fig. 56. Die Zahl dieser an den Blastomeren haftenden und die Verschmelzung eingehenden Dotterzellen beträgt bei *Planaria torva* gegen 150 (bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa* scheint sie geringer zu sein). Etwa ebensoviel Kerne sind gleich danach im Syncytium zu zählen. Die Zahl der Blastomeren nimmt während dessen immerfort zu (vgl. umstehende Tabelle S. 322). Aus dem oben unter Punkt 3 von IJIMA

Angeführten folgt, daß er annimmt, anfangs verschmolzen bloß wenige der peripheren Blastomeren, deren Zahl vor der Syncytiumbildung 20, nach derselben 15 beträgt. Aus dem Obigen folgt, daß somit auch dies sicher nicht zutrifft. Ebenso ergab sich auch aus meinen sämtlichen an Embryonen dieses Stadiums von *Planaria torva* angestellten Messungen, daß, wie zu erwarten, der Durchmesser des kugeligen Embryo nach der Syncytiumbildung gleich war dem des Haufens von fraglosen Dotterzellen, in dessen Mitte die Blastomeren lagen. Er betrug beim Stadium der Fig. 56 0,13 mm, dem der Fig. 57 0,14 bis 0,15 mm. Damit wird auch als letzter der obige Punkt 2 von IJIMA hinfällig<sup>1</sup>.

Entspricht dem Entwicklungsstadium der Fig. ...	Enthält . . . Blastomeren,	die umgeben sind von . . . Dotterzellen, resp. Dotterzellkernen im Syncytium	Durchmesser des Embryo incl. der anhaftenden Dotterzellen resp. dem Syncytium	Bemerkungen	
Fig. 54a	1 Eizelle	22	} 0,7 mm		
	»	24			
	»	36			
	»	38			
	»	82			
Fig. 55	2 Blastomeren	etwa 60	} 0,10 mm		
	» »	105			
Fig. 50	4 Blastomeren	120	} 0,11—0,15 mm		
	» »	140			
Fig. 56	10 Blastomeren	157	0,13 mm	Erster Beginn der Syncytiumbildung im Innern.	
Fig. 57	12 Blastomeren	etwa 150			
	17 Blastomeren	105 (oder mehr)	} 0,14—0,15 mm	Im Syncytium liegen viel degenerierende, schwer erkennbare Kerne, die nicht mitgezählt wurden.	
	18 Blastomeren	117			
	21 Blastomeren	114			
Fig. 58	26 Blastomeren	106			0,15 mm
	28 Blastomeren	etwa 160			0,17 mm
Fig. 59	40 Blastomeren	etwa 180	0,19—0,20 mm		

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung vergrößert sich die Syncytiumkugel, im Stadium der Fig. 58 (etwa 24 Blastomeren) beträgt der Durchmesser 0,15 mm, in dem der Fig. 59 0,19—0,20 mm (etwa 40—45 Blastomeren). Auf die Zunahme der Dotterkerne im Syncytium verweisen bereits IJIMA und HALLEZ. Ich verweise hierzu auf die obige Tabelle, in der ich die Resultate einer Zählung

<sup>1</sup> Auch bei vielen Trematoden scheinen ähnliche Beziehungen zwischen Embryo und Dotterzellmaterial zu bestehen. LOOSS (92) berichtet von dem von ihm untersuchten *Amphistomum subclavatum*: »Aus den zerfließenden Dotterzellen in der Umgebung des Embryo treten die sich stark färbenden Kerne an den Embryo heran, ein Teil von ihnen wird in das Innere des Embryo hineinbezogen und ist hier längere Zeit in Form kleiner stark gefärbter Kügelchen sichtbar. . .«



von Dotterzellkernen und Blastomeren während der verschiedensten Entwicklungsstadien von *Planaria torva* zusammengestellt habe. Hierbei sind namentlich bei den größeren, in die Hunderte gehenden Zahlen Zählungsfehler in gewissen Grenzen anzunehmen. Erstens konnte ich häufig unmöglich ein Doppelzählen von halbierten, auf zwei aufeinander folgenden Schnitten vorhandenen Kernen vermeiden, zweitens erschwerten die vielen, kaum noch erkennbaren, bei der Syncytiumbildung durch Degeneration zugrunde gehenden Dotterkerne stark eine genaue Zählung. Bei den großen Ziffern sind jedoch Fehler, die selbst 15% und mehr erreichen, augenscheinlich ohne Einfluß auf die Resultate.

Um einen Vergleich zu erleichtern, lasse ich hier eine gleiche, auf etwas ältere Stadien sich beziehende Tabelle folgen, auf die wir weiterhin zurückzukommen haben werden.

Entspricht dem Entwicklungsstadium der Fig. ...	Enthält Dotterkerne im Syncytium	An der Bildung des embryonalen Pharynx und des Urdarmes sind beteiligt	»Wanderzellen« im Syncytium	Bereits abgeflachte Ectodermzellen	Summe der Blastomeren	Durchmesser des Embryo
Fig. 61	etwa 200	37	8	11	56	0,25 mm
	etwa 290	33	8	10	51	
	etwa 400	35	13	7	55	
Fig. 63	etwa 450	28 (oder mehr?)	10	17	55	0,25—0,30 mm
Textfig. 3 A	etwa 475	?	15	13 (?)	—	0,30 mm
Textfig. 3 B (auf S. 336)	etwa 600	—	—	—	—	

Bei *Dendrocoelum lacteum* ist die Zahl der Dotterzellen, die durch Verschmelzen das Syncytium bilden, geringer und nicht so konstant, wie bei *Planaria torva*. Ich lasse, um dies zu illustrieren, hier einige Daten von HALLEZ folgen. Derselbe fand bei einem Embryo von

	16 Blastomeren	6 »freie Dotterkerne« (!?),
bei einem von	18	» 30 »
» » »	23	» 21 »
» » »	24	» 24 »
» » »	30	» 22 » und

bei einem Embryo, dessen Embryonal-Pharynx zum Funktionieren fertig war, 300 »freie Dotterkerne«.

HALLEZ führt diese Massenzunahme des Syncytiums und die Vermehrung der Dotterkerne in demselben darauf zurück, daß immer neue Schichten von Dotterzellen mit dem Syncytium verschmelzen. Dabei soll jedesmal, wenn eine neue Schicht, dicht radiär gedrängt,

sich hineinzuergießen beginnt, die äußere Grenze des Syncytiums sich verwischen. Bei *Planaria torva* habe ich nie ein derartiges Hinzutreten von neuen Dotterzellschichten bemerkt. Obwohl auch ich einige Mal ein scheinbares Eindringen von Dotterzellen in den Embryo beobachtet habe (Fig. 58 stellt solch ein extremes Verhalten dar), so war doch auch in allen diesen Fällen die Grenze des Embryo überall deutlich und scharf, so daß ich ein Verschmelzen der Dotterzellen mit dem Syncytium nicht annehmen kann. Vielmehr schreibe ich dergleichen Bilder dem Konservieren mit heißen Reagentien (Sublimat) zu: durch die Hitze findet eine starke Ausdehnung des gesamten Kokoninhalts statt (daher quillt derselbe durch die künstliche Öffnung der Schale hervor). Die festeren Dotterzellen dringen infolgedessen leicht ins weichere, mehr Flüssigkeit enthaltende Syncytium hinein. Ich erinnere bei der Gelegenheit auch an das bloß scheinbare Eindringen der in den Embryondarm aufgeschluckten Dotterzellen ins Mesoderm, das seinerzeit METSCHNIKOFF irreführt hat (vgl. S. 339). Auf meinen Präparaten schien das Syncytium nach außen hin, besonders in den späteren Stadien kurz vor der Ectodermbildung, von einer festeren Rindenschicht, die oft einer deutlichen Membran gleich, begrenzt. Auf Fig. 19 Taf. II von HALLEZ (87) sehen wir wohl eindringende Dotterzellen ihre pseudopodienartigen Fortsätze in das Syncytium des Embryo hineinstrecken, doch haben wir es hier abermals mit einem durch Druck und Quellung fraglos deformierten Essigsäurepräparate und einer äußerst schematischen Zeichnung zu tun. Die Gestalt meiner Embryonen war dabei stets die einer mehr oder weniger regelmäßigen Kugel. Indem ich somit ein nachträgliches Hinzutreten von Dotterzellen zum mindesten für *Planaria torva* glaube in Abrede stellen zu dürfen, führe ich die nicht sehr bedeutende Größenzunahme des Embryo auf osmotische Aufnahme von flüssiger Nahrungssubstanz aus der Umgebung zurück. Schwieriger zu erklären ist bei dieser Auffassung die starke Vermehrung der Dotterkerne im Syncytium, wie dieselbe aus den obigen Tabellen ersichtlich ist. Diese ist meiner Meinung nach auf die vorhin erwähnte amitotische Teilung dieser Kerne zurückzuführen. Zwei Punkte kann ich zur Stütze dieser Annahme anführen: erstens mache ich darauf aufmerksam, was auch aus der Tabelle ersichtlich ist, daß die Vermehrung dieser Syncytiumkerne unvermindert fort dauert, auch nachdem die Syncytiumkugel sich mit der dünnen Ectodermmembran zu umhüllen begonnen hat, von welchem Moment an aber ein Neuhinzutreten von ganzen Zellen oder einzelnen Kernen von außen her einfach

ausgeschlossen ist (Stadium der Fig. 60 u. ff.). Zweitens ist es einfach undenkbar, daß die Syncytiummasse mit ihren 200—400 deutlichen Kernen durch Verschmelzen aus ebenso vielen Dotterzellen entstanden ist, da das Volumen der Kugel bei weitem viel zu gering hierzu ist, wenn man die vielen aufgelösten Kerne mit in Betracht zieht. Es ist nämlich zu bemerken, daß diese Syncytiumkerne massenweise zugrunde gehen, indem sie schrumpfen und ihre Fähigkeit, sich zu färben, schnell verlieren (Fig. 60—64 *dD*). Aus unsrer Tabelle ist ersichtlich, daß diese Degeneration sofort nach Bildung des Syncytiums beginnt. Während wir nämlich im Zwölfblastomerenstadium reichlich 150 Dotterzellen mit dem Embryo verklebt fanden (Stadium der Fig. 57), weist das eben zusammengeflossene Syncytium bloß etwas über 100 deutliche Syncytiumkerne auf, außer diesen aber viele schwer erkennbare, zugrunde gehende. Wenn in den weiteren Entwicklungsstadien die Zahl dieser Kerne trotzdem wieder rasch zunimmt, so muß die erwähnte amitotische Vermehrung derselben eine sehr lebhaft sein; und in der Tat sind in der Durchschnürung begriffene Syncytiumkerne recht häufig in meinen Schnitten zu finden (Fig. 59 *th.K*).

Daraus wird man schließen dürfen, daß diese Syncytiumkerne noch eine augenscheinlich nicht unwichtige Rolle bei den Stoffwechselfvorgängen in der Syncytiummasse spielen. Diese letztere hat die Aufgabe, in erster Linie die Nahrungssubstanz der Dotterzellen in innigsten Kontakt mit den Blastomeren in ihrem Innern zu bringen, da die alecithalen Eizellen ja kein Dottermaterial mitbekommen haben. Ferner werden wohl die notwendigen gegenseitigen Verschiebungen der Blastomeren in dieser halbflüssigen Masse leichter vor sich gehen können.

Zur Illustration des Ernährungsvorganges führe ich hier einige Zahlen an, aus denen die Veränderungen des Gesamtvolumens der Eizelle resp. der Blastomeren in den ersten Altersstadien ersichtlich ist. Die Messungen sind ausgeführt an Schnitten durch mit heißem Sublimat fixiertem Material. Eine gewisse Schrumpfung läßt sich ja beim Konservieren kaum vermeiden. Doch dürfte dieselbe eine allenthalben gleichmäßige sein und nicht ins Gewicht fallen. Wegen der doch vorkommenden Schwankungen habe ich die Durchschnittsgrößen einer zum Teil beträchtlichen Zahl von Messungen genommen.

Bei *Dendrocoelum lacteum* konnte ich eine Größenzunahme der Eizelle konstatieren, sofort nachdem dieselbe von den Dotterzellen umgeben worden war:



Eizelle	Großer	Kleiner
	Durchmesser der Eizelle, resp. Blastomere	
im Stadium der ersten Richtungsspindel im Ovarium . . . . .	0,033 mm	0,031 mm
im Stadium der zweiten Richtungsspindel in der Penisscheide . . . . .	0,034 mm	0,032 mm
kurz vor der ersten Mitose . . . . .	0,04 mm	0,03 mm
im Zweizellenstadium sind die Blastomeren, wie zu erwarten, anfangs ein wenig kleiner . . . . .	0,026 mm	0,025 mm
im Augenblicke der Mitose war die Größe der beiden ersten Blastomeren wiederum gestiegen und betrug . . . . .	0,033 mm	0,03 mm
im Vierzellenstadium maß ich . . . . .	0,025 mm	0,022 mm

Berechnen wir aus diesen Zahlen das mittlere Volumen der Eizelle, das der ersten beiden Blastomeren und das der vier ersten Furchungskugeln, so finden wir, daß diese Größen sich verhalten wie 3 : 3,6 : 4.

Meine Messungen an den Embryonen von *Planaria torva* ergaben:

	Großer	Kleiner
	Durchmesser der Eizelle, resp. Blastomere	
Größe der Eizelle im Durchschnitt . . . . .	0,03 mm	0,028 mm
Durchschnittsgröße der Blastomeren im Zweizellenstadium . . . . .	0,0195 mm	0,019 mm
do. im Vierzellenstadium . . . . .	0,020 mm	0,018 mm
do. im Achtzellenstadium . . . . .	0,015 mm	0,015 mm
do. im Zwölfzellenstadium . . . . .	0,014 mm	0,012 mm

Es verhält sich in diesem Falle das Volumen der Eizelle der vier, acht und zwölf ersten Blastomeren wie 3 : 3,3 : 3,7 : 3,9.

Wir können also, auch eine gewisse Ungenauigkeit zugegeben, eine fraglose Volumenzunahme des Embryo während seiner ersten Furchungsstadien konstatieren, die besonders deutlich bei *Dendrocoelum lacteum* uns entgegentritt, wo bereits das Volumen der vier ersten Blastomeren das der Eizelle um  $\frac{1}{3}$  übertrifft. Zurückzuführen ist das auf die Aufnahme von Substanz aus den umgebenden Dotterzellen und dem Syncytium. Weiter konnte ich diese Bestimmungen nicht durchführen, da der Durchmesser der Blastomeren weiterhin zu

sehr variierte und auch die Zahl derselben sich selten mit Sicherheit feststellen ließ<sup>1</sup>.

Nicht lange behalten die Blastomeren die auf S. 317 abgebildete, einigermaßen regelmäßige, langgestreckte Anordnung. Schon im daselbst abgebildeten Achtzellenstadium bemerken wir eine durch Auseinanderweichen der Blastomeren entstandene Lücke in der Zellkette. Sowie erst die Blastomeren im weichen Syncytium eingebettet liegen, beginnen sie mehr oder weniger auseinander zu rücken und sich derart gegeneinander zu verschieben, daß jede Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung aufhört<sup>2</sup>. Trotzdem halte ich eine in gewissem Grade erbungleiche Qualität der einzelnen Furchungskugeln bei den Süßwasserplanarien doch für wahrscheinlich. Es finden nämlich mehrfach inäquale Teilungen der Blastomeren statt. Ich verweise auf die Abbildungen des Zehn- und Vierzehnzellenstadium (auf S. 317), welche am Ende der Zellkette beide Male eine kleinere Blastomere erkennen lassen (ihr Durchmesser betrug bloß 0,0085 mm, der ihrer danebenliegenden Zwillingblastomere, die fast alle übrigen an Größe übertraf, dagegen 0,0153 mm). Ebenso habe ich auf Fig. 51 a aus einem 24-Zellenstadium solch eine inäquale Teilung einer Blastomere abgebildet. Man kann hieraus wohl schließen, daß es sich in diesen Fällen nicht etwa bloß um eine zufällig inäquale, sondern um eine erbungleiche Teilung handelt. Es war mir nicht möglich, das Schicksal dieser kleinen Zellen weiter zu verfolgen, da dieselben nachträglich an Größe etwas zunehmen und sich zwischen den übrigen Blastomeren verlieren. (Die kleinsten Zellen sind späterhin die etwa 35 Blastomeren [von im ganzen etwa 50—60], welche den embryonalen Pharynx bilden. Möglicherweise haben wir hier schon zu denselben gehörende Furchungskugeln vor uns.)

Es bleibt aber weiterhin nicht bei diesem völlig regellosen Blastomerenhaufen im Zentrum der Syncytiumkugel, wie meine Vorgänger dies annehmen. Bei *Planaria torva* habe ich vielmehr etwa vom 24-Zellenstadium an in der Mehrzahl der Fälle beobachtet, daß die Blastomeren recht regelmäßig auf einer Kugeloberfläche verteilt

<sup>1</sup> Ebenso berichtet BRESSLAU (99) von rhabdocölen Turbellarien, die ihre erste Entwicklung ebenfalls inmitten von Dotterzellen im Kokon durchlaufen, daß die Gesamtmasse der ersten Blastomeren infolge Dotterresorption die der ursprünglichen Keimzelle weit übersteigt.

<sup>2</sup> Ein ebensolches scheinbar völlig regelloses Durcheinanderfallen der ersten Blastomeren berichtet METSCHNIKOFF auch für die Meduse *Oceania armata* (s. KORSCHULT und HEIDER (03, S. 89). Ähnlich dürfte es sich nach BRESSLAUS (99) Beschreibung auch bei den Rhabdocölen verhalten.

lagen, während einige wenige im Innern dieser Kugel zerstreut waren. Wir erkennen diese Anordnung deutlich auf den Median-schnitten Fig. 58 und 59. Der von den Blastomeren begrenzte Innenraum der Syncytiumkugel weist ein kompakteres Protoplasma auf. Dasselbe färbt sich dunkler und ist feinschaumiger, als das die Blastomerenkugel umgebende Plasma. Die Entstehungsursache desselben ist wohl zu suchen in gewissen Stoffwechselvorgängen: wie die Blastomeren vordem die Dotterzellen anzogen und sozusagen aus-sogen, so beziehen dieselben auch jetzt, wie vorhin nachgewiesen wurde, aus dem Syncytium Nahrungsstoffe und scheiden wohl auch wiederum ihrerseits Substanzen aus. Man kann sich dieses unvoll-kommene Hohlkugelstadium als in gewissem Grade einer Blastula entsprechend vorstellen. Infolge der Oberflächenspannung muß die ganze Syncytiummasse, wenn keine Störungen einwirken, stets Kugel-gestalt annehmen, — dasselbe gilt von der eine größere Dichtigkeit besitzenden dunklen Plasmamasse in ihrem Zentrum, die ja auch ziemlich scharf begrenzt erscheint. Die Blastomeren scheinen eine mittlere Dichtigkeit zwischen dem spezifisch leichteren äußeren und dem spezifisch schwereren inneren Plasma des Syncytium zu besitzen und dementsprechend die Neigung zu zeigen, sich zum größten Teil auf der Grenzlinie zwischen beiden, auf der Oberfläche des dichteren inneren Plasmatropfens, zu verteilen.

#### Die Bildung des ersten Ectoderms und des Embryonal-pharynx.

Etwa am vierten oder fünften Tage, wenn die Zahl der Blastomeren sich auf ungefähr 55 vermehrt hat (HALLEZ gibt für *Dendro-coelum* die Zahl der Blastomeren in diesem Stadium auf 70–80 an), beginnt gleichzeitig die Ectodermbildung und die Anlage des Embryonalpharynx mit dem mit ihm aufs engste verbundenen Embryonal-darm. Schon früher geben die Blastomeren ihre eben beschriebene Anordnung auf und rücken immer näher zusammen. Dabei muß zwischen ihnen die dunkel gefärbte zentrale Plasmamasse aus dem von ihnen umschlossenen Raume herausquellen. Dies ist bei dem in Fig. 59 abgebildeten Embryo zu sehen. Vergleicht man denselben mit dem auf Fig. 58 abgebildeten, so findet man, daß der Durchmesser der Syncytiumkugel von 0,15 auf 0,19 mm zugenommen hat, der Durchmesser des Blastomerenhaufens dagegen sich von 0,09 auf 0,07 mm verringert hat. Auch sehen wir im zweiten Falle (Fig. 59) vom zentralen Blastomerenhaufen eine radiäre Struktur des Syncytium-



plasmas ausstrahlen. Diese läßt sich aber sehr wohl durch Annahme einer im Zentrum stattfindenden Kontraktion — bewirkt durch das Zusammenrücken der Blastomeren — erklären. Einige wenige Blastomeren trennen sich von diesem zentralen Haufen und zerstreuen sich im Syncytium. Die übrigen rücken in einem dichten, länglichen Haufen an eine zuvor durch nichts kenntliche Stelle der Peripherie der Syncytiumkugel. Diese Stelle scheint auch nicht im Kokon irgend wie konstant orientiert zu sein.

Alle diese komplizierten Bewegungen der Blastomeren erfolgen wohl auf chemotaktische Reize hin. Einzelne der von mir erhaltenen Bilder lassen dies sehr wahrscheinlich erscheinen. Ich fand mehrfach, daß Blastomeren, bei denen ich eine solche Bewegung voraussetzen konnte, eine in der Bewegungsrichtung langgestreckte Gestalt hatten, so z. B. die oben erwähnten Zellen, die gerade im Begriffe standen, den gemeinsamen zentralen Haufen zu verlassen.

Während der Blastomerenhaufen an der Peripherie anlangt, beginnt an mehreren Stellen der Oberfläche gleichzeitig, zunächst aber stets auch in der Umgebung der Pharyngealanlage, die Bildung des Ectoderms aus einigen der zerstreut umherirrenden Blastomeren. Ich will für letztere Zellen die von HALLEZ herstammende, sehr zutreffende Benennung »Wanderzellen« (Cellules migratrices) annehmen. Einige wenige dieser Wanderzellen rücken an die Oberfläche, wo sie sich zum außerordentlich dünnen, embryonalen Ectodermhäutchen abplatteten. Auch meine Vorgänger schildern in der Weise die Ectodermbildung, wobei freilich in Betracht zu ziehen ist, daß IJIMA, der ja den Syncytiumkernen einen embryonalen Ursprung zuschreibt, annimmt, die Ectodermzellen gingen aus umgewandelten Syncytiumkernen hervor, welche Protoplasma als Zelleib um sich anziehen (S. 447). Ebenso irrtümlich ist die von METSCHNIKOFF geäußerte Anschauung, daß um den bisher mit den Dotterzellen verschmolzenen Embryo erst durch diese Ectodermmembran die Grenze bestimmt wird. Wie seine Fig. 15 zeigt, ist METSCHNIKOFF durch fraglos schlecht konserviertes Material irregeleitet worden. Ich bin der Ansicht, daß diese außerordentlich flach ausgebreiteten Ectodermzellen sich nicht mehr durch Teilung vermehren können, und zwar schließe ich dieses aus einer eigentümlichen Degeneration des Kernes, die wir in den Abbildungen Fig. 68 a—e verfolgen können. Die feine Granulierung des Kernes verschwindet, während derselbe sich immer mehr abplattet und seine Grenze zum Zellplasma zu verliert. Das Kernkörperchen bleibt noch längere Zeit sichtbar, verändert dann auch

seine Gestalt, bis schließlich der ganze Kern bloß noch als vollständig homogene Verdickung der dünnen Ectodermmembran erscheint. Ich verweise auch noch auf den in Fig. 69 sichtbaren degenerierenden Ectodermkern (*Ect*<sub>1</sub>). Hiermit würde übereinstimmen, daß, wie ich beobachtet habe, auch noch in weiter vorgeschrittenen Stadien, stets neue Ectodermzellen durch Abplattung von Wanderzellen sich bilden (Fig. 69 und 70 *Ect*<sub>2</sub>) und schließlich, wie ich später beschreiben werde, dieses ganze, wohl nur provisorische Ectodermhäutchen durch ein neues, lebenskräftiges Ectoderm ersetzt wird (s. S. 342). Es findet keine gleichmäßige Verteilung der Ectodermzellen statt, diese gehen vielmehr in ihrer Ausbreitung scheinbar recht »kritiklos« vor, indem ich mehrere Male Ectodermzellen gefunden habe, die im Begriffe standen, sich auf schon vorhandene aufzusetzen. Der eine Fall ist auf Fig. 61 *b* sichtbar (*Ect*<sub>1 u. 2</sub>). Am häufigsten findet man Ectodermkerne in der Umgebung des Embryonalpharynx.

Um dieselbe Zeit, wo das platte Körperepithel auftritt, beginnt auch die Bildung des Embryonalpharynx. Auf diese will ich näher eingehen, da die Angaben meiner drei Vorgänger hierüber eine Reihe von Mißverständnissen und Ungenauigkeiten aufweisen. Seine erste Anlage ist sehr in die Augen fallend und leicht zu beobachten, daher von meinen Vorgängern übereinstimmend beschrieben<sup>1</sup>.

Die Blastomerenmasse erreicht die Oberfläche als ein Haufen, in dem keinerlei bestimmte Anordnung zu beobachten ist. Sehr bald jedoch tritt in dieser Zellmasse immer deutlicher eine fortschreitende Differenzierung zutage. Ich habe diese Umwandlungen der einzelnen Teile des (wie wir sehen werden bloß provisorischen) Embryonalpharynx durch alle Stadien bis zur Degeneration desselben verfolgen können und habe die Hauptetappen in den Fig. 60—64 und 71 und 72 abgebildet. Auf allen Schnitten ist die äußere Öffnung des Pharynx nach unten gerichtet, nach oben zu schließt sich das Entoderm, resp. in den letzten Abbildungen das Darmlumen an. Auf Fig. 60 und 61 habe ich auch einige der dem Embryo anliegenden Dotterzellen mitgezeichnet. Da auf allen diesen Abbildungen die gleichen Zellen mit denselben Buchstaben bezeichnet sind, kann man an der Hand dieser Bilder das Schicksal jeder Zellgruppe leicht verfolgen.

In Fig. 60 ist die Differenzierung der Zellen schon deutlich zu

<sup>1</sup> IJIMA erwähnt jedoch bei dieser Gelegenheit auftretende »Muskelfasern«, die bloß zur Verrückung der Pharyngealanlage zur Oberfläche dienen sollen. Ich habe dieselben ebensowenig wie HALLEZ gefunden.

erkennen. Wir bemerken zuerst im Inneren des Zellhaufens zwei längliche, größere Zellen. Ich habe diese, wie man sich aus der Schnittserie überzeugen kann, in der Vierzahl vorhandenen Zellen mit  $i_1$  (»erste innere Zellen«) bezeichnet. Aus ihnen geht die innere Wandung des Pharyngealrohres hervor. Zwischen ihnen und der Oberfläche des Embryo liegen drei (im ganzen sind es ebenfalls vier) kleinere,  $i_2$  bezeichnete Zellen (»äußere Innenzellen« wollen wir sie wegen ihres gemischten Charakters benennen). Sie sind bestimmt, später den Übergang zwischen den erwähnten »ersten inneren Zellen« und dem Ectoderm zu bilden. Nach oben zu schließen sich an die inneren Zellen wiederum vier kleinere Zellen an (*SZ*), die im fertigen Pharynx die »Schließzellen« bilden, die wohl sicher dazu bestimmt sind, das Darmlumen nach außen abzuschließen und das Heraustreten der verschluckten Dotterzellen zu verhindern, welche Vermutung auch schon IJIMA und HALLEZ ausgesprochen haben. Nach den Seiten zu bemerken wir eine Menge von Zellen, die im Begriffe stehen, sich in zwei Schichten um diese Zellsäule anzuordnen. Ganz oben liegen vier durch ihre große, runde Gestalt von den übrigen sich abhebende Zellen auf (*Ent*, von ihnen sind auf diesem Schnitte drei sichtbar), die das erste Entoderm zu bilden bestimmt sind.

Einen deutlichen Fortschritt hat diese Differenzierung in der Pharyngealanlage auf der nächsten Abbildung Fig. 61 *a* und *b* gemacht. Es sind dies zwei aufeinanderfolgende Schnitte, die den Pharynx leider ein wenig schräg getroffen haben. Durch eine dunklere Färbung zeichnen sich vor allen andern die »inneren« Zellen aus, von denen die »ersten inneren« ( $i_1$ ) sich in der Längsachse des Pharynx noch weiter gestreckt haben, und die »äußeren inneren« ( $i_2$ ) sich parallel zur Oberfläche des Embryo abzuflachen beginnen. Auf dieser, wie den sämtlichen folgenden Abbildungen bemerken wir, daß die Kerne der »ersten inneren Zellen« in die oberen Enden derselben gertickt sind. Um diese Zellen haben die auf dem vorhergehenden Stadium noch zerstreuten Blastomeren sich jetzt zu zwei deutlichen Schichten zusammengeschlossen. Zwei Kerne dieser äußeren Hüllzellen schimmern, da der Schnitt nicht sehr dünn ist (15  $\mu$ ) durch die inneren Zellen hindurch. Über diesem Zellmaterial liegen dicht aneinander gedrängt und von den übrigen Zellen durch einen dünnen Spalt getrennt, die vier Schließzellen (*SZ*) und die vier großen Entodermzellen (*Ent*).

Die definitive Gestalt des Pharynx ist schon deutlich zu erkennen auf den beiden nächsten Abbildungen 62 und 63. Die »ersten inneren



Zellen« weichen auseinander und flachen sich gleichzeitig ab, so daß sie jetzt als Rohr das Pharyngeallumen umschließen. Die dem Rohr anliegenden äußersten Zellen (*a*) platten sich zu einer Membran ab. Die Zellen der mittleren Schicht dagegen haben spindelförmige Gestalt angenommen und umfassen ringförmig die innere Wandung des Pharyngealrohres. Weiterhin unterliegen sie einer merkwürdigen blasigen Metamorphose. Zwischen den in ihnen sich bildenden Vacuolen verzweigt sich das Plasma in Gestalt von radiär gerichteten, peripher sich vielfach verzweigenden Strängen. Auf diese Weise entsteht ein Bau, der eine mittlere Stellung einzunehmen scheint zwischen einem Netzwerk von Fasern und einer grobschaumigen Wabenstruktur. (Die Anordnung der drei das innere Lumen umschließenden Schichten illustrieren die Querschnitte Fig. 63 *b* und 67 in verschiedenen Stadien der Entwicklung.) Die vier in einer zur Längsachse des Pharynx senkrechten Ebene liegenden Schließzellen (*SZ*) setzen sich an die »inneren Zellen« an. Zwischen den Entodermzellen erscheint das Darmlumen.

In fertigem Zustande finden wir endlich den Embryonalpharynx in den Fig. 64—66. Der junge Pharynx auf Fig. 64 hat wohl schon seine definitive Gestalt, augenscheinlich jedoch noch nicht funktioniert, denn seine äußere Öffnung scheint noch von den »äußeren inneren Zellen« verschlossen zu sein. Das Darmlumen (*DL*) ist wohl schon blasenförmig aufgetrieben und von stark abgeplattetem Entoderm ausgekleidet, enthält aber noch keine verschluckten Dotterzellen, sondern bloß eine eiweißhaltige Flüssigkeit, die sich sehr schwach gefärbt hat. Auf dieser Abbildung sowie auf der Fig. 66 erkennt man deutlich den Übergang des Entodermhäutchens und der äußeren Umhüllungsmembran des Pharynx mit einer verbreiterten Basis in das Ectoplasma der Schließzellen. Die Innenwandung des Pharyngealrohres besteht aus besonders dichtem Plasma, das sich entsprechend intensiv färbt. Auf Querschnitten fand ich oft den Innensaum in der in Fig. 67 wiedergegebenen Weise gefältelt. Diese Falten dürften geeignet sein, die starke Dehnung der Membran beim Passieren der Dotterzellen zu erleichtern. Eigentümlich ist die Verbindung der inneren Pharyngealwandung und der mittleren Schicht. Im dürftigen Plasmagerüst der letzteren finden wir nur wenige Kerne, die meisten liegen in einer dünnen, die innere Membran umhüllenden, sich weniger stark färbenden Plasmaschicht (Fig. 64—67). Bei günstiger Schnitt- richtung findet man oft ganze Reihen dieser Kerne übereinander, wie dies auf Fig. 66, besonders klar aber auf Fig. 65 zu sehen ist.

Diese Kerne liegen (Fig. 64 und 65) in helleren Plasmahöfen, zwischen denen die festen radiären Fasern zu entspringen scheinen. Aus der letzteren Abbildung, auf der wir hinter dem Lumen des Pharyngealrohres auch die dasselbe umschließende innere Wandung sehen, ist aber ersichtlich, daß es sich nicht um einzelne Faserstränge, sondern augenscheinlich um ringförmig verlaufende Leisten handelt, zwischen denen diese Kerne liegen. Die Zahl der übereinander geschichteten ursprünglich spindelförmigen Zellen in der mittleren Schicht kann man aus diesen Abbildungen auf sechs bis sieben bestimmen. Auf Fig. 64 entspringen die Radiärfasern mit deutlichen Endanschwellungen in der erwähnten zentralen Plasmaschicht.

An der Hand meiner Beobachtungen möchte ich noch einige Versehen in den Arbeiten meiner Vorgänger berichtigen. HALLEZ übersieht in dem unseren Fig. 62 und 63a entsprechenden Stadium die »Innenzellen« (2<sub>1</sub>) und macht die irrtümliche Angabe, daß die innere Wandung des Pharynx aus einem ganzen Epithel kubischer Zellen gebildet wird, wobei er offenbar unsre »mittlere Schicht« im Auge hat. Seine Abbildungen 18 auf Taf. IV und 3 auf Taf. V sind in der Tat fehlerhaft und irreführend. Die vier »Schließzellen« sind schon von METSCHNIKOFF und IJIMA bemerkt und abgebildet worden. IJIMA gibt ihre Zahl richtig auf vier an und bezeichnet sie als erste Entodermzellen, was schließlich auch richtig ist, da dieselben lange Zeit mit den Urentodermzellen vereint, vom übrigen Pharynx jedoch durch eine kleine Lücke getrennt waren (s. unsre Fig. 60—63). HALLEZ unterläuft ein doppelter Irrtum, indem er behauptet (S. 66 und 71), auf seinen Schnitten bloß zwei Schließzellen gefunden zu haben und daraus folgert, METSCHNIKOFF und IJIMA hätten augenscheinlich ihnen versehentlich die Urentodermzellen zugerechnet. Zwei Schließzellen sieht man freilich in der Regel auf einem Längsschnitte durch den Pharynx, ich habe mich aber durchgängig von ihrer Vierzahl überzeugen können, unter anderm auf Querschnitten durch den Pharynx älterer Stadien. (Übrigens sieht man auch auf Fig. 65, einem etwas dicken Schnitte, alle vier Schließzellen.)

Schon HALLEZ zählt vier Urentodermzellen und glaubt aus ihrer Zahl Schlüsse ziehen zu dürfen auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Planarien. Doch auch hierin dürfte er Unrecht haben. Zunächst möchte ich einwenden, daß, wie aus seiner Beschreibung auf S. 65<sup>1</sup> und namentlich seiner Abbildung 18 auf Taf. IV unzweifelhaft

<sup>1</sup> Er sagt daselbst, daß diese vier Zellen in eine besondere Plasmamasse eingeschlossen sind und unmittelbar hinter dem Pharynx liegen.

hervorgeht, er seinerseits die späteren »Schließzellen« auch zu den »Urentodermzellen« rechnet (aus denen aber bloß das proviso-ri-sche Darmepithel hervorgehen soll), und dabei merkwürdigerweise für alle diese zusammen die Zahl 4 feststellt (8 müßten es in dem Falle sein). Ferner käme der auch von mir in den Fig. 61 und 62 gefundenen Vierzahl der wirklichen Urentodermzellen kein besonderer Wert zu, da fraglos sehr früh einige der in nächster Nähe liegenden »Wanderzellen« ( $W_x$  in Fig. 60—64) sich ihnen anschließen und ebenfalls an der Bildung des Entoderms teilnehmen. So fand ich auf Fig. 63 *a* fünf deutlich zu unterscheidende Entodermzellen und bei einem Embryo im Stadium der Fig. 64 gar sechs. Schließlich werden wir späterhin sehen, daß, ebenso wie das Ectoderm auch das Entoderm fortwährend Ersatz aus dem Mesenchym erhält. Letzteres muß also auch Entodermelemente enthalten.

Außer den hier geschilderten Zellen finden wir (mit alleiniger Ausnahme von Fig. 66) auf allen hier besprochenen Abbildungen noch besondere Zellen beim Übergange der äußeren Pharyngealhülle (*a*) und der »äußeren Entodermzellen« ( $i_2$ ) ins Ectoderm (*Ect*). Wir können dieselben schon beim Auftreten der allerersten Differenzierung im Blastomerenhaufen konstatieren. Ich habe sie auf allen Abbildungen mit *1. Ect* (»erste Ectodermzellen«) bezeichnet. Ihre Zahl scheint nicht ganz konstant zu sein, manchmal habe ich auch gar keine gefunden. Ihre Aufgabe dürfte offenbar sein, den Pharynx mit dem Ectodermhäutchen fest zu verbinden.

Im Syncytium sehen wir außer den erwähnten Wanderzellen ( $W_x$ ) zahlreiche helle aus den Dotterzellen stammende Fetttröpfchen (*Ft*) und viele Syncytium- (Dotterzell-) Kerne, von welchen letzteren manche in der vorhin beschriebenen Weise (S. 325) degenerieren (*dD*). Außerdem aber bemerken wir in der nächsten Umgebung des Pharynx und des Urdarmes eigentümliche, dunkel gefärbte Plasmaverdichtungen von zum Teil phantastischer Gestalt. Ich vermute, daß dies die letzten Reste der seinerzeit im Stadium der Fig. 58 von den Blastomeren umschlossenen dichten zentralen Plasmamasse sind. Dieselbe quoll ja beim Zusammenschließen der Blastomeren zwischen denselben hervor und ist wohl, an der Oberfläche der Pharyngealanlage haftend, mit an die Peripherie der Syncytiumkugel gewandert. Auf den Fig. 60, 63 *a* und 64 ist die Anordnung dieser Plasmateile eine deutlich vom Pharynx ausgehende radiäre.

Die richtenden Kräfte hierbei dürften in den ersten Stadien (Fig. 60) von den sich konzentrierenden Blastomeren ausgehen, die

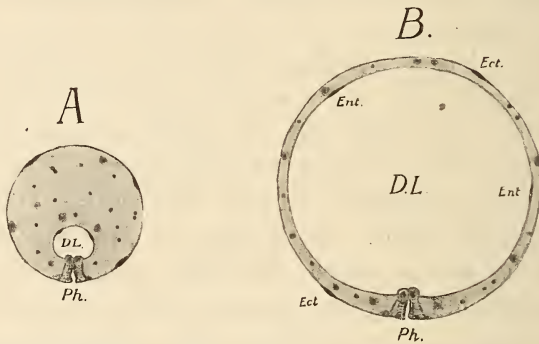


das umgebende Plasma mit sich ziehen. In Fig. 61 und 62, wo das Zusammenschließen der Blastomeren beendet ist, ist die Anordnung der Plasmatröpfchen darum eine vollständig unregelmäßige geworden. Auf den Abb. 63 *a* und 64 dagegen dürfte diese wieder auftretende strahlenförmige Orientierung der Plasmateilchen dadurch zustande kommen, daß in das schnell wachsende Darmbläschen und ebenso ins Lumen des Pharyngealrohres und dessen mittlere alveoläre Schicht von allen Seiten viel Flüssigkeit aus dem Plasma durch Diffusion hineingesogen wird.

Die Aufgabe des provisorischen Embryonalpharynx ist nun, Dotterzellen aufzuschlucken und in das Darmbläschen hineinzubefördern. Die am lebenden Embryo sichtbaren peristaltischen Schluckbewegungen des Pharynx hat auch schon METSCHNIKOFF bemerkt. Es ist aber nicht ganz leicht, die Art und Weise näher festzustellen, wie die einzelnen Teile des Pharynx funktionieren. Nach METSCHNIKOFFS und HALLEZ Auffassung sind die Plasmastränge der mittleren Schicht kontraktiler Natur. Mir scheint die Annahme mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß diese nach der Peripherie zu sich außerordentlich fein verzweigenden Fäden für starke Kontraktionen zu schwach sind und daß die mittlere Schicht in der Hauptsache bloß ein elastisches Polster darstellt. Kontraktile Eigenschaften hätten dann die äußere Hüllmembran und die beiderlei »inneren Zellen«, die mir infolge ihres kompakteren, festeren Baues hierzu viel geeigneter erscheinen. Kontrahieren sich nämlich gleichzeitig die äußeren inneren Zellen in radiärer Richtung und die äußere Hüllmembran in der Längsachse, so erweitert sich die äußere Öffnung des Pharynx etwa in der Weise, wie ich dies zufällig auf dem in Fig. 66 abgebildeten Schnitte gefunden habe. In den hierdurch entstandenen leeren Raum wird dadurch eine Dotterzelle hineingesogen. Schließt sich hierauf wieder die äußere Öffnung und folgt eine peristaltische, nach innen fortschreitende Zusammenziehung der inneren Wandmembran, so wird die eingesogene Dotterzelle ins Darmlumen geschoben, wobei die Schließzellen ein Zurücktreten verhindern.

Indem nunmehr der Embryonalpharynx die umgebenden Dotterzellen aufzuschlucken beginnt und das Darmbläschen sich prall mit denselben anfüllt, nimmt das letztere derart an Umfang zu, daß es dabei die Syncytiummasse schließlich zu einer dünnen Schicht zusammendrängt. Der anfänglich aus einer soliden Syncytiumkugel bestehende Embryo stellt also jetzt nach der Füllung des Darmes eine dünnwandige, von Dotterzellen erfüllte Hohlkugel dar, wie dies

nebenstehende Figur illustriert. Sein Durchmesser ist dementsprechend von 0,3 mm (Stadium der Fig. A) auf 0,6—0,7 mm gewachsen (Fig. B). Ich habe den Darm in den verschiedensten Stadien der Füllung beobachten können und dabei bemerkt, daß anfangs der bereits ziemlich voluminöse Hohlraum nur wenige Dotterzellen enthielt, im übrigen aber durch eine stark wässerige Flüssigkeit prall erhalten wurde. Diese stammt wohl aus dem Kokonraume. Bereits im Stadium der fertigen Syncytiumbildung hat nämlich die eiweißhaltige Flüssigkeit zwischen den Dotterzellen, die augenscheinlich zur endosmotischen



Textfig. 3.

Schematische Querschnitte durch zwei junge Embryonen, die veranschaulichen, wie durch Füllung des Urdarmlumens (DL) mit Dotterzellen, die nicht eingezeichnet sind, das Hohlkugel-(Gastrula-)Stadium entsteht.

Ernährung der Embryonen dient, sich stark vermehrt. Die Dotterzellen liegen nicht mehr so dicht aneinander gepreßt: zwischen ihnen bemerkt man auf Schnitten durch einen ganzen Kokon wellige, zum Teil sehr breite, intensiv gefärbte Flüssigkeitsströme. Zur Zeit, wo der Embryonalpharynx sich bildet, ist der Embryo von einer dicken Lage verklebter Dotterzellen umhüllt. Die innerste Schicht derselben hat sich stark abgeplattet, die einzelnen Zellen sind zu einer die Embryonalkugel umkleidenden Haut verschmolzen (Fig. 60 und 61). Auf den früheren Stadien war dergleichen nicht zu beobachten. Diese Anordnung soll wohl wiederum einen möglichst regen Stoffaustausch zwischen Embryo und Dotterzellen bezwecken<sup>1</sup>. Man vergleiche dies

<sup>1</sup> METSCHNIKOFF beschreibt in seiner ersten Arbeit (77) über die Embryologie von *Polycelis* beim jungen Embryo eine »Membrana limitans« zwischen dem flachen Ectoderm und der dicken mesodermalen Rindenschicht. Ich kann mir dieses nicht anders erklären, als daß er die erwähnte rindenähnliche Dotterzellschicht als Ectoderm, und das wahre Ectoderm als eine Membrana limitans betrachtet hat.

mit der auf Fig. 54 sichtbaren Anordnung der Dotterzellen um die ersten Blastomeren und dem hierüber auf S. 318 Gesagten. Bald sind sämtliche Dotterzellen aufgeschluckt und die Embryonen schwimmen nunmehr in einer den Kokon erfüllenden gelblichen Flüssigkeit.

Mißbildungen sind bei Turbellarienembryonen nichts Seltenes. Nur kurz erwähnen will ich hier einige Fälle, die vielleicht in »entwicklungsmechanischer« Beziehung gewisses Interesse verdienen.

In einem Kokon, dessen Embryonen sämtlich bereits aus 12 oder 14 Blastomeren bestanden, fand ich eine noch ungeteilte Rieseneizelle. Ihr Furchungskern hatte, wie es schien, eine Reihe der notwendigen Umbildungen richtig durchlaufen: das Chromatin erfüllte den ganzen Kernhof in Gestalt feinsten Körnchen und die Eizelle glich mithin hierin vollkommen einer Blastomere. Augenscheinlich infolge der Ernährung durch die zahlreichen anhaftenden Dotterzellen hatte dieselbe ganz bedeutend an Volumen zugenommen, sich aber aus irgend welchen inneren Gründen nicht teilen können.

Mehrmals habe ich ferner beobachtet, daß die Blastomeren nicht imstande waren, die Dotterzellen um sich zum Verschmelzen zu bringen. So fand ich in einem Kokon, bei dessen sämtlichen Embryonen an der Peripherie der Syncytiumkugel sich bereits Embryonalpharynx und Urdarm bildeten, mitten in den unverschmolzenen Dotterzellen einen regellosen, länglichen Haufen von über 40 Blastomeren. Die betreffende Eizelle, von der sie abstammten, hatte also in der Furchung Schritt gehalten mit den übrigen, es war aber nicht zur Syncytiumbildung gekommen. Wir haben in diesem Falle einen Beweis dafür, daß das Zusammenkleben und Verschmelzen der Dotterzellen augenscheinlich auf einen besonderen von der Eizelle ausgehenden chemischen Reiz hin erfolgt, der in diesem Falle ausgeblieben war. An den Dotterzellen kann der Fehler nicht gelegen haben, denn die waren doch wohl im ganzen Kokon die gleichen gewesen.

Endlich habe ich Fälle beobachtet, wo die Syncytiumkugel wohl mit einem Ectodermhäutchen umkleidet wurde, die an die Peripherie gerückten Blastomeren jedoch keinen Embryonalpharynx zustande brachten, sondern in eigentümlicher Weise degenerierten.

Auch hier ist es mir aufgefallen, daß, wenn derartige Abnormitäten unter den Embryonen eines Kokons auftraten, sie sich meist gleich in der Mehrzahl fanden, was auf eine besondere abnorme Veranlagung des Ovariums des Muttertieres schließen läßt.

## b. Der Embryo im Stadium der Gastrula und seine Umwandlungen bis zum spontanen Ausschlüpfen aus dem Kokon.

Schon auf Seite 328 hatte ich den Versuch gemacht, die im Syncytium von den Blastomeren gebildete Hohlkugel als eine Art von Blastula zu deuten. In der Hohlkugelform des Embryo, deren Entstehung wir im vorhergehenden Abschnitt verfolgt haben, könnte man meiner Meinung nach sehr wohl eine Gastrula erblicken. Dieselbe wäre entstanden durch Wiederaushöhlung der während ihrer Wanderung an die Peripherie der Syncytiumkugel verschobenen und



zusammengeschlossenen Blastomerenmasse. Da hierbei das Syncytium ins Mesoderm miteingeschlossen werden soll, müssen die wenigen Ectodermzellen sich an verschiedene Punkte der Oberfläche zerstreuen und dort möglichst flach ausbreiten. Ich meine, daß dies eine berechtigtere und ungezwungener Deutung ist als die von METSCHNIKOFF (83) versuchte, der in dieser Kugelgestalt einen radiären Bautypus sieht, dem er in phylogenetischer Beziehung besondere Bedeutung zuschreibt, — einen solchen weist doch jede Blastula und Gastrula auf.

In der Tat besitzt der Embryo in diesem Hohlkugelstadium alle einer Gastrula zukommenden Teile, als Ectoderm, Entoderm, — dazwischen spärliches Mesenchym und einen zum Schluckorgan umgewandelten Blastoporus, der, wie das häufig der Fall ist, zugrunde geht und später durch eine sekundäre Schlundöffnung ersetzt wird (s. S. 340). Im dünnen, stark lichtbrechenden Ectodermhäutchen bemerken wir einige wenige degenerierte Kerne. Die infolge der enormen Auftreibung des gefüllten Darmes stark komprimierte Mesodermsschicht ist anfangs bloß 0,02—0,025 mm, stellenweise sogar nur 0,01 mm dick. Am stärksten ist sie in der Gegend um den Embryonalpharynx. In ihrem Innern liegen weit voneinander gerückt Syncytiumkerne und Blastomeren, deren man auf einem äquatorialen Schnitte bloß gegen zwanzig zählt. Doch bald tritt eine sehr rege Vermehrung der mesodermalen Blastomeren ein, besonders in der Umgegend des Pharynx, des Teils des Körpers, der später zur ventralen Seite und Kriechfläche wird. Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, daß IJIMA, der dem ganzen Syncytium irrtümlich einen embryonalen Ursprung zuschrieb, auch jetzt, in demselben Irrtum befangen (S. 448), schreibt, daß das »Mesoderm zahlreiche Kerne aufweist, die meistens mit mehr oder minder deutlichen Zellgrenzen versehen sind«. Letztere Kerne sind allein aus den Blastomeren hervorgegangen und besitzen infolgedessen nach wie vor ihre dichte Plasmaumhüllung (vgl. die Blastomeren auf Fig. 60—64 *Wz*), die übrigen Kerne dagegen »ohne Zellgrenzen« sind nichts andres wie ehemalige Dotterzellkerne und deren Nachkommen. METSCHNIKOFF und HALLEZ weisen bereits ganz richtig darauf hin, daß diese letzteren nunmehr ihren Zweck im Nähr- und Stützgewebe erfüllt haben, jetzt degenerieren und allmählich ganz verschwinden. Ihre letzten Spuren findet man noch in sehr weit entwickelten Larven (s. Fig. 75 *dD*). Währenddessen vermehren sich die embryonalen Zellen außerordentlich rege, so daß man fast auf jedem Schnitte verschieden weit vorgeschrittene karyokinetische Figuren findet. Dabei nehmen sie an Größe entsprechend ab und zehren

das Plasma des Syncytiums allmählich ganz auf. Man vergleiche die Abbildungen 69 und 70, die Schnitte durch die Wandung verschieden alter Embryonen im Hohlkugelstadium darstellen. Diese die Wand der Hohlkugel erfüllenden Zellen sind jedoch keine Mesodermzellen im eigentlichen Sinne, sondern ein noch recht indifferentes Bildungsmaterial, das sehr verschiedener Verwendung fähig ist, wie wir im folgenden mehrfach sehen werden. Trotz des Vorhandenseins eines platten Körperepithels und eines noch zarteren Darmepithels kann man von einer scharfen Sonderung des embryonalen Zellenmaterials in »Keimblätter« also noch keineswegs reden.

Wie bereits IJIMA und HALLEZ bemerkt haben, wandern fortwährend einzelne Kerne aus der Mesenchymmasse an die innere und äußere Oberfläche der Wandung, wo sie sich zu Entoderm-, resp. Ectodermzellen abplatteten. Ich verweise hierzu auf Fig. 69. Das Ectodermhäutchen hat sich, wie dies beim Fixieren gewöhnlich geschieht, ein wenig abgehoben. Mit *Ect* ist ein abgeplatteter, stark metamorphosierter Ectodermkern bezeichnet, mit *Ect*<sub>2</sub> ein »mesenchymaler«, der sich voraussichtlich gleich ebenfalls zur Ectodermzelle abplatteten wird. *Ent* zeigt einen etwas weiter in der Abplattung fortgeschrittenen Entodermkern an. Die dazwischen liegenden Zellen zeigen noch, bis auf den einen Syncytiumkern, die uns bekannte Form der »Wanderzellen«.

Es bleibt uns noch übrig, einige Worte über das embryonale Entoderm hinzuzufügen. Seine erste Anlage aus einigen wenigen Urentodermzellen während der Bildung des Embryonalpharynx hat, wie erwähnt, HALLEZ richtig beobachtet. IJIMA ist dies entgangen: er leitet dasselbe von wandernden Entodermzellen ab, die sich abplatteten, erst wenn das Darmlumen seine definitive Ausdehnung erreicht hat. Das Entoderm ist ein Häutchen, das dem Ectoderm in allem gleicht, nur viel dünner und zarter zu sein scheint. Daher gelingt es in der Tat manchmal gar nicht, dasselbe nachzuweisen. METSCHNIKOFF (77, 83) hat infolgedessen seine Existenz vollkommen geleugnet und angenommen, daß die aufgenommenen Dotterzellen ein »vikariierendes Entoderm« bilden. Bei eben ausgeschlüpften Larven, deren bereits verästelter Darm noch mit Dotterzellresten erfüllt ist, sollen dieselben Nahrungskörnchen (METSCHNIKOFF [83] machte Versuche mit gefärbten Blutkörperchen) in sich aufnehmen und sogar intercellulär verdauen können. Nachher werden sie teils aufgelöst, teils zum Aufbau des definitiven Darmepithels verwandt. Diese irrige Anschauung ist schon von IJIMA und HALLEZ widerlegt worden, so

daß ich kaum auf sie hier einzugehen brauche. Ich will hier nur noch zum eben erwähnten Experiment von METSCHNIKOFF bemerken, daß die Aufnahme von gefärbten Nahrungskörnchen in die stark zersetzten verschluckten Dotterzellen nichts gemein hat mit »intracellulärer« Verdauung des definitiven Darmepithels der Planarien; diese Dotterzellen fließen ja in Klumpen mit zwei, drei oder mehr Kernen zusammen, wie METSCHNIKOFF selbst richtig bemerkt; warum sollen sie dann nicht auch Fremdkörper passiv in sich aufnehmen können.

Es ist mir gelungen, für jedes Entwicklungsstadium das Entoderm deutlich nachzuweisen, wenigstens jedesmal an einzelnen Individuen. Durch Zufall fand ich, daß zu diesem speziellen Zwecke ein Gemisch von Alcohol absolutus, Essigsäure und Chloroform (LEE u. MEYER, S. 44) sich eignet, indem es die Grundsubstanz des mesodermalen Syncytiums so weit auflöst, daß das ento- und ectodermale Häutchen mit seinen Kernen sehr deutlich sichtbar wird.

Ich habe recht wenig hinzuzufügen zu den Angaben meiner Vorgänger in betreff der Entstehung des definitiven Pharynx und der darauf folgenden weiteren Formveränderungen des Embryo. Hinsichtlich der ersteren Frage kann ich als Erläuterung auf Fig. 71 verweisen. Auf derselben sehen wir, daß zunächst das Lumen des embryonalen Pharyngealrohres verschwindet. Die äußere Öffnung wird durch mehrere ectodermale, flache Zellen verschlossen, die vielleicht von den vorhin  $i_2$  bezeichneten »äußeren Innenzellen« abstammen. Die vier inneren Schließzellen verblassen und lösen sich fraglos auf. IJIMAS Vermutung, daß vielleicht »die Zellen des (definitiven) Pharyngealepithels die Nachkommen jener vier Entodermzellen sind, welche am inneren Ende des Embryonalpharynx sich befanden«, kann ich daher unmöglich beistimmen. Während nämlich vom Embryonalpharynx noch eine Zeitlang nur ein Fleck blasigen Gewebes dicht unterm Ectoderm erhalten bleibt, entsteht neben demselben, nicht, wie meine Vorarbeiter annehmen, an seiner Stelle, die zunächst sehr kleine spaltförmige Höhle (*Ph.H.*, Fig. 72) in einer starken Anhäufung von Mesenchymzellen, in die darauf in Gestalt eines hohlen Zapfens der definitive Pharynx hineinwächst (Fig. 73 *a* und *b*). Wenn man den noch immer die Gestalt einer dünnwandigen Hohlkugel besitzenden Embryo nach seiner späteren Längsachse orientiert, so scheint die Pharyngealhöhle stets unmittelbar hinter dem zugrunde gehenden Embryonalpharynx aufzutreten.

Die Einzelheiten dieser definitiven Pharyngealbildung finden wir bei IJIMA und besonders ausführlich bei HALLEZ beschrieben und



abgebildet. Auch ich habe durch alle Stadien verfolgen können, wie zunächst die erwähnte Höhlung beständig größer wird. Wenn sodann der kugelförmige Embryo sich anfängt abzuflachen und Eigestalt annimmt, wächst in derselben zuerst ein Ringwulst hervor, aus dem darauf ein hohler, nach hinten gerichteter Zapfen wird. Wenn schließlich der Embryo sich zu einer länglichen Linse weiter abgeflacht hat, tritt das Lumen des so entstandenen Pharyngealrohres mit dem Darmlumen in Verbindung, während die Pharyngealhöhle sich erst nach dem Ausschlüpfen der Larve nach außen zu öffnen scheint. Dabei ist anfangs sowohl die Wandung der Pharyngealtasche, als auch die Oberfläche dieses definitiven Pharynx und sein Lumen mit einem flachen Epithel bedeckt, das sich später, wo nötig, zu einem Zylinderepithel umwandelt, während im undifferenzierten inneren Zellhaufen des Pharynx durch Streckung der Zellen die Längs- und Radiärmuskulatur entsteht. Nur die eine Frage nach dem Keimblatte, aus dem sich das Pharyngealepithel bildet, ist von meinen Vorgängern offen gelassen worden. Bei einer oberflächlichen Beobachtung scheint der Pharynx mitten im Mesoderm, aus einem großen, sich an den degenerierenden Embryonalpharynx anlehenden Haufen von undifferenzierten Zellen zu entstehen. Ein mesodermaler Ursprung des Pharyngealepithels steht indessen mit allen bei anderen Tiergruppen gewonnenen Erfahrungen so wenig im Einklang, daß auch METSCHNIKOFF und IJIMA den erwähnten Ausweg gesucht haben, indem sie die Vermutung aussprachen, ob nicht die vier (entodermalen) »Schließzellen« des Embryonalpharynx an der Bildung des definitiven Pharyngealepithels teilnehmen, obwohl sie dieselben aus den Augen verloren und über ihren Verblieb nichts Genaueres anzugeben wußten. HALLEZ dagegen geht auf die Natur der den Pharynx bildenden Zellen gar nicht näher ein. Sicher ist IJIMA seiner Sache jedenfalls nicht, denn im nächsten Abschnitte fährt er fort: »ob übrigens das Epithel des Pharyngealganges eine Fortsetzung des Entoderms ist, oder, wie das äußere Epithel des Pharynx und die Auskleidung der Pharyngealhöhle, durch angrenzende Mesodermzellen gebildet wird, habe ich nicht erkennen können«. Etwas weiter bemerkt er ganz richtig: »die Annahme, daß die Pharygealtasche und das Geschlechtsantrum als Einstülpungen der Körperwand entstanden sind, muß demnach aufgegeben werden«. Wie nun vorhin bereits erwähnt, widersprechen meine Beobachtungen durchaus der Annahme, daß Gewebsteile des provisorischen Embryonalpharynx Verwendung finden beim Aufbau des definitiven Pharynx. Andererseits habe ich auch nicht eine Bildung der Pharyngealhöhle

durch Einstülpung der Körperwand beobachten können. Trotzdem bin ich auf Grund folgender Tatsachen zu der Überzeugung gelangt, daß für das gesamte Epithel der Pharyngealhöhle und des Pharynx ectodermaler, für die späteren Muskelschichten des letzteren mesodermaler Ursprung angenommen werden darf.

Wenn wir nämlich an Embryonen der eben in Rede stehenden Entwicklungsstadien, wo die erste Anlage des definitiven Pharynx auftritt, uns das Ectoderm näher anschauen, so finden wir unter diesem hellen Häutchen mit seinen noch immer recht spärlichen Kernen eine zweite Lage stark abgeflachter, epithelartig aneinander gereihter Zellen (Fig. 70 *Ect*<sub>2</sub>). Indem METSCHNIKOFF (83) diese letzteren wahrscheinlich für das eigentliche Ectoderm hielt, erklärte er, daß wir es in diesem Stadium mit einer von den Epidermiszellen abgesonderten Cuticularmembran zu tun hätten. Eine Membran erwähnen weder IJIMA und HALLEZ, noch habe ich eine solche nachweisen können. Vielmehr bin ich der Meinung, daß die streckenweise unter dem Ectodermhäutchen liegenden flachen Zellpartien Ersatzzellen sind, bestimmt, das Ectoderm, dessen Zellen in diesem frühen Stadium sehr wahrscheinlich sich nicht durch Teilung vermehren können, zu ergänzen und zu erneuern. Nie habe ich Teilungen in den flachen Ectodermzellen beobachten können, ebensowenig aber auch eine Häutung des Embryo, einen einmaligen Ersatz der Epidermis durch die darunterliegende Zellschicht. Ich glaube daher nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß zur Zeit, wo der definitive Pharynx sich bildet, aus dem indifferenten Mesenchym Zellen ectodermalen Charakters sich an der Oberfläche des Embryo abplatteten und später streckenweise mit dem bisherigen Ectodermhäutchen verkleben. Kehren wir nun zur Bildung unserer Pharyngealhöhle zurück, so finden wir, daß diese nur durch eine einschichtige Zelllage vom embryonalen Ectodermhäutchen geschieden ist. Diese dünne Zellschicht kann nun sehr wohl aus den besprochenen Ectodermersatzzellen bestehen, und daher ist vielleicht der anfänglich ganz feine Spalt ebenfalls von solchen Zellen ausgekleidet, so daß zuletzt das gesamte Epithel der Pharyngealhöhle als ectodermal bezeichnet werden darf. Diese ectodermale Höhlung könnte man sich sogar sehr wohl durch einen Einstülpungsprozeß des »sekundären Ectodermepithels« (*Ect*<sub>2</sub> auf Fig. 72) entstanden denken. Wenn nun ein hohler mesodermaler Zapfen dieses Epithel vor sich her drängt, erhalten wir ein Pharyngealrohr, deren innere, später muskulöse Schichten mesodermalen, dessen inneres und äußeres

Epithel jedoch, ebenso wie das der Pharyngealtasche, ectodermalen Ursprungs sind.

Ich habe bereits vorhin kurz erwähnt, daß im Verlaufe der weiteren Entwicklung der anfangs hohlkugelförmige Embryo (s. Fig. auf S. 336) sich immer mehr abflacht, um zunächst Eiform und dann die Gestalt einer ovalen Linse anzunehmen (Fig. 73). Schließlich erlangt er, kurz vor dem Ausschlüpfen, das Aussehen einer kleinen, etwas kurzen Planarie, indem er sich dorsoventral noch mehr abplattet (etwa das Stadium der Fig. 74). Hierbei will ich ausdrücklich bemerken, daß die beiden Pharyngealbildungen stets von vornherein auf die Ventralseite zu liegen kommen. Es wundert mich daher sehr, daß die von CURTIS (02) beschriebene *Planaria maculata* hiervon eine Ausnahme machen soll. Dieser amerikanische Autor glaubt nämlich gefunden zu haben, daß der sich bildende definitive Pharynx tatsächlich auf die Ventralseite des Embryo zu liegen kommt, während der degenerierende Embryonalpharynx, der in diesem Falle sogar hinter dem definitiven liegen soll, sich dorsal am äußersten Hinterende befindet. CURTIS bildet auch einen derartigen Embryo im Längsschnitte auf seiner Fig. 51 ab. Ich halte es jedoch für sehr möglich, daß dieser entweder durch die Konservierung stark deformiert oder vielleicht einfach mißgebildet ist, was eine richtige Orientierung ausschließt.

Wie KENNEL (89) berichtet, geht bei der von ihm beobachteten spontanen Teilung von *Planaria fissipara* die Schlundbildung ganz in derselben Weise vor sich, wie bei der ersten Anlage im Embryo: im sich später abschnürenden hinteren Körperabschnitte nehmen sämtliche Teile der Schlundanlage ihren Ursprung inmitten des »Mesoderms«.

Es ist kaum nötig, hier noch zu erwähnen, daß die von KNAPPERT (65) und von METSCHNIKOFF in seiner ersten Arbeit über dieses Thema (77) vertretene Anschauung, daß der definitive Pharynx sich als eine äußere Vorwucherung bildet und erst nachträglich in die Körperwand eingezogen wird, längst widerlegt ist. Ich selbst habe ein einziges Mal auch einen solchen noch eiförmigen Embryo getroffen, auf dessen Oberfläche ein Pharynx ohne Lumen als ziemlich langer Stiel aufsaß. Es war dies aber eine unverkennbare Mißbildung. Ich weiß nicht, ob dergleichen oft vorkommt, und ob solche Exemplare vielleicht den genannten beiden Forschern vorgelegen haben.

Ganz ähnlich, wie der definitive Pharynx, dürfte sich auch das Nervensystem hinsichtlich seiner Herkunft verhalten. Ich konnte



dasselbe erst sicher nachweisen, nachdem die »Punktsubstanz« und die beiden Längsnervenstämme bereits ziemlich weit entwickelt waren und bei Boraxkarminfärbung durch ihre hellgelbe Farbe ins Auge fielen. In diesem Stadium liegen jedoch das vordere Ganglienpaar und die vorläufig bis in die Gegend des Pharynx reichenden Längsnervenstämme bereits recht tief inmitten des Mesoderms (Fig. 74 und 77). Da wir ihre allererste Anlage aber nicht kennen, sehe ich darin noch keinen zwingenden Grund für eine Ableitung des Nervensystems aus dem Mesoderm, wozu meine Vorgänger neigen.

Wenn die Embryonalhohlkugel sich linsenförmig abzuflachen und der Pharyngealzapfen in die Pharyngealhöhle einzudringen beginnt, bemerken wir bereits am Vorderende des Embryo eine besonders auffällige Anhäufung von Mesenchymzellen (Fig. 73 *a* und *b*). In diesem völlig undifferenzierten Zellenmaterial bildet sich das vordere Zentralganglion. Vielleicht handelt es sich auch hierbei um von der subepithelialen Schicht eingewucherte ectodermale Elemente. Noch auf den Fig. 77 und 78, die Längsschnitten durch nicht mehr sehr weit vor dem Ausschlüpfen stehenden Embryonen entnommen sind, fällt es schwer, die Ganglienzellen, welche die wohlausgebildete Punktsubstanz des Ganglion umgeben, von der Masse der umgebenden Mesenchymzellen zu unterscheiden.

Auf die gleiche Weise bilden sich die Längsnervenstämme. Das von vorn nach hinten fortschreitende Wachsen derselben geschieht, wie ich beobachten konnte, durch Aneinanderreihen von außerordentlich langgestreckten Mesenchymzellen.

Augen habe ich geraume Zeit vor dem Ausschlüpfen des Embryo bemerken können. Das Auge scheint zuerst in Form eines kleinen Pigmentbechers aufzutreten, der in keinerlei Verbindung mit dem vorderen Ganglienpaar steht (Fig. 77). In diesem Pigmentbecher bildet sich eine körnige Masse, die wir auf Fig. 78 sehen. Die weitere Umbildung der auf dieser Figur noch völlig undifferenzierten Retinazellen, die in diese Masse ihre Sehkolben hineinsenden, habe ich nicht verfolgen können.

Das Entoderm ist, während die Pharyngealanlage auftritt immer noch ein recht dünnes Häutchen. Nur vermehren sich seine Zellen recht schnell, ebenso, wie beim Ectoderm, durch Hinzutreten der abgeplatteten darunter liegenden Mesenchymzellen. So finden wir denn auf Fig. 70 bereits ein festes Pflasterepithel. Doch werden seine Zellen schließlich immer höher, so daß sie beim ausschlüpfenden Embryo schwer von den Mesodermzellen zu unterscheiden sind.

Der Darmraum ist prall erfüllt von Dotterzellen, die in der Zersetzung mehr oder weniger weit vorgeschritten sind. Dieselben vereinigen sich zu unregelmäßigen Klumpen, die mehrere Kerne enthalten (Fig. 75 *DZB*) und zerfallen schließlich in eine grobkörnige Masse (Fig. 73, 74 und 76 *DZB*). Zu gleicher Zeit erhält der Darm seine verzweigte dreischenkligige Gestalt, indem zur Zeit des ersten Auftretens der Pharyngealhöhle von den Seiten her Septen in den Darmhohlraum einzudringen beginnen. Diese Scheidewände dürfen wohl als Entodermwucherungen angesehen werden, denn anfangs bestehen sie bloß aus einer einzigen dünnen Lamelle von stark abgeplatteten Zellen. Wir sehen dieselbe auf Fig. 75 (*S*), einem Schnitte durch drei solche Septen nahe ihrer Wurzel; der betreffende Schnitt ist parallel der Darmwand durch einen kugeligen Embryo geführt. Weiter entwickelt finden wir diese Septen auf Fig. 76, einem Horizontalschnitte durch einen Embryo von linsenförmiger Gestalt. Bald spalten sich die Septen, von der Basis beginnend, in zwei Blätter, zwischen die Mesoderm hineindringt. Dieses können wir auf den Fig. 74 und 76 verfolgen. Gleichzeitig hat sich auf dieselbe Weise eine vom Hinterende bis zur Pharyngealtasche reichende Längsscheidewand gebildet, die die hintere Hälfte des Darmhohlraumes in die beiden Schenkel teilt (*HS* auf Fig. 73 *a* und 74). Auch diese sendet bald ihrerseits sekundäre Septen aus (Fig. 74). Auf dem Längsschnitte Fig. 73 *a* konnte natürlich nicht die ganze außerordentlich dünne und etwas wellige hintere Längsscheidewand (*HS*) getroffen werden. Wohl aber bemerken wir daselbst, daß eine Verdickung dieser Wand die obere Seite der Pharyngealtasche mit der Dorsalwand des Embryo verbindet. Dieselbe ist wohl bestimmt, gleichsam als Aufhängeband den ganzen hohen, in die Darmhöhle hineinragenden Pharynx zu halten. Indem nun alle diese Septen sich durch Zunahme der mesodermalen Bestandteile bedeutend verdicken, erhält der Darm seine definitive verzweigte, dreischenkligige Gestalt.

Das Ectoderm stellt im Stadium der Fig. 72—74 und 76 noch immer ein aus polygonalen Zellen bestehendes Plattenepithel dar. Auf der Dorsalseite tritt häufig eine feine Fältelung desselben auf und an diesen Stellen nehmen die Zellen zuerst infolge gegenseitiger seitlicher Kompression eine höhere, etwa kubische Gestalt an. Der Zeitpunkt, wo in denselben die Rhabditen auftreten, unterliegt, wie auch die Menge derselben, starken individuellen Schwankungen. HALLEZ läßt diese Schleimstäbchen ausschließlich in besonderen,

tiefer gelegenen Zellen des Mesoderms sich bilden, von wo sie ins Ectoderm eintreten sollen. Ich habe aber demgegenüber sicher konstatieren können, daß die Rhabditen bereits früher auch in den Ectodermzellen selbst entstehen können. So finden wir auf Fig. 76 solche nach der Oberfläche hin konvergierende Schleimstäbchen in den flachen Ventralepithelzellen, während im ganzen Embryo von mesodermalen Rhabditenzellen noch keine Spur vorhanden ist. In Fig. 76 und 77 mache ich auf die deutliche Ectoplasmamembran der ventralen Epithelzellen aufmerksam.

Auch im Mesoderm hat währenddessen eine immer weiter fortschreitende Differenzierung begonnen. In Fig. 77 sehen wir einzelne zu dorsoventralen Muskelfasern ausgezogene Zellen, von denen einige auffälligerweise direkt durch die Punktsubstanz des vorderen Ganglions hindurchgehen. Wie bereits IJIMA erwähnt, findet man neben solchen kernhaltigen Muskelfasern auch solche, die die Kerne verloren haben. Man bemerkt, wie diese Dorsoventralmuskelfasern mit verbreiteter Basis sich an die auf Fig. 77 und 78 bereits ziemlich stark ausgebildete »Basalmembran« ansetzen. In derselben habe ich außer einer feinen Granulierung keinerlei Struktur auffinden können. Sie gleicht mithin vollkommen der von IJIMA bei den erwachsenen Süßwasserplanarien beschriebenen Basalmembran. Über die Entstehung derselben, — ob sie vielleicht eine Art bindegewebiger Ausscheidung der darunterliegenden Zellschicht ist, deren Grenzen zur Basalmembran hin in der Tat sehr undeutliche sind, — darüber habe ich leider wiederum nichts Sicheres ermitteln können.

So weit sind die jungen Planarien entwickelt, wenn sie schließlich den Kokon verlassen. Es fehlt ihnen mithin noch vollkommen der Geschlechtsapparat, und auch die Differenzierung des Mesoderms in Längs- und Ringmuskulatur, einzellige Drüsen usw. ist noch in den allerersten Anfängen begriffen. Auffallend ist, daß das Hinterende der jungen Larve in seiner Entwicklung zurückbleibt, wodurch der Pharynx nicht, wie beim ausgewachsenen Tier, in der Mitte sitzt, sondern weit nach hinten verlagert ist (Fig. 73 a). Dies hängt wohl zusammen mit dem späten Auftreten der umfangreichen, unmittelbar hinter dem Pharynx befindlichen Geschlechtsorgane.

Die Art und Weise, wie der Kokon sich öffnet, habe ich auf S. 286 erwähnt. Die Dauer der ganzen Entwicklung scheint in hohem Grade von individuellen und Temperaturverhältnissen abhängig zu sein und variiert infolgedessen recht stark. METSCHNIKOFF gibt für *Planaria polychroa* als Termin für das spontane Ausschlüpfen den



10. oder 11. Tag nach der Kokonablage an. Während des zweiten Tages (nach 40—48 Stunden) bilde sich bereits der Embryonal-Pharynx und -Darm. HALLEZ läßt dieselbe *Planaria polychroa* am 17.—32. Tage ausschlüpfen (bis zu 32 Tagen dauerte die Entwicklung im Mai, bloß 17 im Juni!), *Dendrocoelum lacteum* dagegen braucht nach ihm zur Entwicklung im Kokon 19—39 Tage (36 Tage während des Februar, 19 im April). Der Embryonalpharynx bildet sich am vierten Tage. Nach IJIMA schlüpft *Dendrocoelum lacteum* erst gar nach 1½ Monaten aus, der Embryonalpharynx bildet sich am siebenten Tage. Nach meinen eignen Beobachtungen endlich dauert bei *Planaria torva* die Entwicklung im Kokon gegen drei Wochen (20—25 Tage). Am vierten und fünften Tage beobachtete ich die Bildung des Embryonalpharynx. Im November ging infolge der niedrigen Temperatur in unsern Aquarien die Entwicklung bedeutend langsamer vor sich.

Eine bestimmte Regelmäßigkeit in der Lagerung der Embryonen im Kokon habe ich nicht bemerken können. Höchstens zeigten sie vom Hohlkugelstadium an, wenn die Dotterzellen aufgeschluckt sind und der Kokon von einer gelblichen Flüssigkeit erfüllt ist, oft das Bestreben, sich mit einer möglichst großen Fläche der inneren Schalenwand anzulegen, wahrscheinlich zur Befriedigung ihres Atmungsbedürfnisses, denn die Schale ist für Gase durchlässig (vgl. S. 282). Eine Ortsveränderung habe ich bei den Embryonen erst beobachten können, wenn dieselben bereits stark abgeplattet waren. Die flachen, länglich-linsenförmigen Embryonen schwammen bereits geraume Zeit vor dem Ausschlüpfen in der Kokonflüssigkeit lebhaft umher. Daraus glaube ich schließen zu dürfen, daß das primäre Ectoderm (*Ect*, auf Fig. 69 und 70) jedenfalls keine Cilien besitzt, im Gegensatz zu METSCHNIKOFF, der die jungen Larven bereits im Hohlkugelstadium rotierende Bewegungen ausführen läßt. Ebenso wenig wie IJIMA kann ich METSCHNIKOFFS Beobachtung bestätigen, wonach die jungen Planarien bald nach dem Ausschlüpfen auf ältere Individuen kriechen, um dieselben auszusaugen.

### c. Die postembryonale Entwicklung.

Wie die ganze von uns bisher betrachtete Organogenese, so läuft auch die gesamte recht langsame weitere Entwicklung nach dem Ausschlüpfen aus dem Kokon heraus auf ein Herausbildieren der verschiedenen Gewebekomplexe aus dem Körpermesenchym. Da zum Verfolgen dieser Vorgänge die feinsten histologischen Untersuchungen notwendig sind, bin ich leider ebenso wenig, wie alle meine

Vorgänger, imstande, hierüber genauere Angaben zu machen. Es fehlte mir hierzu vor allem an Zeit und beim Abschluß der vorliegenden Arbeit während des Winters auch an Material. Außerdem stellen ja gerade die Turbellarien unsern technischen Methoden noch sehr viele Schwierigkeiten entgegen. Diese feineren Umbildungsvorgänge zu untersuchen wäre eine weitere notwendige, wenn auch nicht leichte Aufgabe.

Ich kann hier nur kurz bemerken, daß, wie wir es bereits von IJIMA kurz beschrieben finden, das Nervensystem seine definitive Ausdehnung erreicht durch Bildung der weiteren Querkommissuren und an das Ectoderm verlaufender Abzweigungen, daß ferner eine Menge neuer Muskelzüge durch Streckung von Mesenchymzellen auftreten, daß das Epithel der Körperoberfläche und des Darmes höher wird und sein charakteristisches Aussehen erhält — und ähnliches mehr. Vom Exkretionssystem sind Spuren bereits vor dem Ausschlüpfen zu finden. Dasselbe entsteht wohl durch Lückenbildung im Parenchym, doch ist dieses von niemand beobachtet worden.

Im Gegensatz hierzu ist die Bildung des sehr spät auftretenden Geschlechtsapparates, und zumal die Entstehung der Copulationsorgane, leicht zu verfolgen. Die ersten Spuren derselben habe ich im Frühjahr bei etwa 5—7 mm langen Individuen beobachtet (die Größe der eben ausgeschlüpften Larven betrug etwa 1 mm). Individuen von dieser Länge sind unter Umständen (zu andern Jahreszeiten) bereits geschlechtsreif und können — wenn auch verhältnismäßig kleine — Kokons legen. Die von mir untersuchten Exemplare waren wohl im vorigen Herbst ausgeschlüpft und überwintert, wären im Sommer folglich geschlechtsreif geworden. Ich lasse es daher dahingestellt sein, ob IJIMA Recht hat, wenn er behauptet, *Dendrocoelum lacteum* brauche bis zu seiner völligen Entwicklung einige Jahre.

Was die Dotterstöcke, Ovarien und Hoden anbetrifft, so stimme ich den Angaben IJIMAS vollkommen bei, der die Auffassung LANGS verwirft, wonach dieselben als Knospungen aus dem Darmepithel hervorgehen sollten. Auch ich habe ihren ersten Ursprung wiederum aus dem Mutterboden für die gesamten inneren Organe, nämlich dem Mesenchym, verfolgen können. Die jungen Dotterstöcke fand ich als noch kaum differenzierte Zellstränge, die Hoden als kleine, von vorn herein scharf umschriebene, rundliche Anhäufungen von Mesenchymzellen. Ich möchte die Richtigkeit von IJIMAS Beobachtung, der zufolge die Hoden sich als Anschwellungen an verästelten Zellsträngen

anlegen und von denselben abschnüren, bezweifeln. Wie aus seiner Beschreibung und Abbildung hervorgeht (Taf. XXI, Fig. 21), hat er dieselbe mit jungen Dotterstockanlagen verwechselt. Wohl aber habe ich gefunden, daß die dünne bindegewebige Hülle (Tunica propria), die die Hoden früh erhalten, sich zu einem dünnen einzelligen Zellstrang auszieht, in dem wir vielleicht die Anlage des Vas efferens zu erblicken haben. Viel früher als die Ovarien erreichen die Hoden ihre Reife. Bei jungen Tieren, deren Ovarien noch weit in der Entwicklung zurück waren, fand ich die Hodenbläschen und die Vasa deferentia bereits dicht mit Spermatozoen erfüllt.

Vom Ovarium glaube ich ein früheres Entwicklungsstadium gefunden zu haben, als dies meinen Vorgängern gelungen ist. Als allererste Anlage desselben möchte ich nämlich eine unpaare Ansammlung von einigen wenigen, auffallend großen Mesenchymzellen deuten, die in der Mitte zwischen den Stellen, die die definitiven Ovarien einnehmen, lag. Diese Zellen glichen nämlich auffallend denjenigen, aus welchen die erste paarige Anlage der Ovarien besteht. Sie enthielten denselben bläschenförmigen Kern mit großem Nucleolus inmitten unregelmäßiger Chromatinkörner und -bänder (ähnlich unsrer Fig. 5). Falls sich diese Beobachtung bestätigen sollte, könnte man daraus auf einen Ursprung des Ovariums aus einer resp. wenigen Urzellen schließen, wie derselbe schon für viele andre Tiere nachgewiesen ist.

Ein wenig später tritt die Anlage der Copulationsorgane auf. Zuerst bemerkte ich eine Vermehrung des Bindegewebes gleich hinter der Pharyngealtasche. Während nämlich früher die Darmäste bis unmittelbar hinter den Pharynx reichten, schiebt sich jetzt daselbst eine Bindegewebspartie dazwischen. Dabei nimmt das Hinterende der Planarie an Länge zu, wodurch der Pharynx schließlich in die Mitte des Körpers verlagert erscheint. In diesem Bindegewebe tritt eine starke Vermehrung der Mesenchymkerne an einer Stelle ein, die sich bald in die Länge streckt und als dunklerer Strang, dorsal nicht weit vom Pharynx entspringend, bogenförmig bis zum Epithel der Ventralseite (zur Stelle der späteren Genitalöffnung) hinzieht. Auf diese Weise ist bereits der Verlauf der Copulationsorgane in ihrer ersten Anlage, wie wir sie auf Fig. 79 ausgebildet finden, im großen und ganzen wiedergegeben. Es müssen nun in diesem kompakten, fortwuchernden Bindegewebsstrange nur noch die Aushöhlungen eintreten.

Als erste Höhlung tritt jedenfalls, wie bereits IJIMA beobachtet



hat, durch Auseinanderweichen der Zellen das Geschlechtsatrium auf. Diese Höhlung zieht sich nach vorn, — zum Pharynx zu —, in die Länge, und von dort her dringt als ein solider Zellzapfen der spätere Penis in dieselbe ein. Das nächste Stadium, das ich habe beobachten können, ist in Fig. 79 dargestellt. Der Penis (*Pen*) hat sich eine Strecke weit ausgehöhlt. Bogenförmig verläuft, dorsalwärts aus dem Geschlechtsatrium (*G.A*) entspringend, die Vagina (*Vag*), deren Ende zur Schalendrüse (bisher als Uterus [*»U«*] bezeichnet) anzuschwellen im Begriffe steht. Nach unten zu treibt das Atrium eine Vorwölbung einer ectodermalen Einstülpung entgegen, aus der in der Folge die Geschlechtsöffnung (*G.Ö*) sich bilden wird. Allenthalben sind die Strecken, die noch sich auszuhöhlen bestimmt sind, bereits durch dichte Zellanhäufungen vorgezeichnet. Beim Auseinanderweichen ordnen sich diese Zellen zu einem Epithel an. Solche dunkel gefärbte Zellstränge verbinden die ventrale Vorwölbung des Geschlechtsatriums und die darunter befindliche ectodermale Einstülpung (*G.Ö*). Zwischen denselben erscheint das aufzulösende Gewebe hell. Eine derartige dichte Anhäufung von Kernen erstreckt sich auch von den blinden Enden der Vagina und der Penishöhle zum Pharynx. Deutlich ist zu bemerken, daß die dorsoventralen Muskelfasern zu diesen Zellanhäufungen hin konvergieren, als ob dorthin zu ein Zug in den Geweben stattfände. Ich bringe dies in Zusammenhang mit dem an diesen Punkten stattfindenden Wachstum. Man könnte danach vielleicht annehmen, daß um diese entstehenden Höhlungen das Mesenchym sich aus der Umgegend konzentriert, um später sich zu den bindegewebigen Hüllen, Muskulatur usw. zu verdichten. Im Endabschnitte der Vagina ist eine körnige Masse, augenscheinlich Reste resorbierter Gewebes, sichtbar.

Nunmehr hat nur noch die bereits bemerkbare Endanschwellung der Vagina sich zur Mundöffnung (*M.Ö*) hin als blasenförmige Schalendrüse noch mehr zu erweitern, die Penishöhle links und rechts je eine laterale, weit nach vorn vordringende Ausstülpung, die Vasa deferentia, zu bilden, und endlich die Genitalöffnung durchzubrechen, — alsdann ist der ganze Geschlechtsapparat funktionsfähig.

Da der dichte Zellkomplex, aus dem in der Folge alle diese Copulationsorgane sich bilden, in den frühesten Stadien äußerst klein ist, so liegt auch hier die Annahme nicht fern, daß seine allererste Anlage abermals in einer, resp. wenigen Zellen zu suchen ist.

Es ist nicht uninteressant, aber eigentlich auch gar nicht überraschend, daß die von uns hier gegebene Schilderung von der Bildung

der Geschlechtsorgane bis in die Details übereinstimmt mit den Beobachtungen, die E. SCHULTZ (02) bei der Regeneration derselben Geschlechtsorgane gemacht hat. Die Planarien besitzen bekanntlich eine sehr bedeutende Regenerationsfähigkeit. SCHULTZ hat bei seinen Versuchen die Tiere unmittelbar vor oder hinter dem Pharynx zerteilt und die fehlenden Körperhälften regenerieren lassen. Dabei entstanden die neuen Geschlechtsdrüsen, ebenso wie bei der embryonalen Entwicklung, aus einzelnen, mitten im Mesenchym auftretenden, sich intensiv färbenden Zellen, — resp. die Copulationsorgane aus einer gleichen Zellanhäufung. Es besteht nur der eine Unterschied, daß nach SCHULTZ' Beobachtungen die Penishöhle, die Vagina und das Geschlechtsatrium als drei getrennte Höhlungen auftreten und erst sekundär sich miteinander verbinden, während es mir scheint, als ob die ersteren beiden durch Sprossung aus dem Geschlechtsatrium entstehen, doch ist auch dieser Unterschied wohl recht irrelevant, denn jedenfalls ist von sämtlichen Beobachtern ein Fortwachsen dieser Höhlungen in bestimmten Richtungen konstatiert.

In weiterer Übereinstimmung mit unsern Embryonen bilden sich bei der Regeneration auch das Nervensystem und die Augen aus dem Mesenchym, fern vom Ectoderm.

Es geht somit aus unsrer Untersuchung mit Sicherheit hervor, daß bei den Süßwasserendrocölen von einer strengen Scheidung in Keimblätter weder beim Embryo, noch beim erwachsenen Individuum die Rede sein kann. Auch mit der Annahme, die ich vorhin vertrat, daß das Nervensystem, das Pharyngealepithel und die Copulationsorgane vielleicht aus Zellen entstanden seien, die aus dem definitiven Ectoderm (*Ect*<sub>2</sub>) ins Mesenchym eingewandert sind, ist uns, wie bereits SCHULTZ bemerkt, eigentlich wenig geholfen. Tatsache bleibt, — daß die mittlere Körperschicht des Embryo und in gewissem Grade auch noch des erwachsenen Tieres Elemente aller drei Keimblätter enthält. Gebrüder HERTWIG (81) stellen die Vermutung auf, daß bei den »Pseudocöliern«, zu denen ja auch die Turbellarien gehören, »wahrscheinlich der motorische Teil der Zentralorgane im Anschluß an die Muskulatur aus dem Mesenchym, der sensorielle im Anschluß an die Sinnesorgane aus dem Ektoderm stammt. Je nachdem der eine oder der andre überwiegt, wird das Bild der Entwicklungsgeschichte verschieden ausfallen, entweder einen mesenchymatösen oder ektoderma- len, oder einen gemischten Ursprung andeuten«. Doch auch dieser

Versuch, den ausschließlich ektodermalen Ursprung des Nervensystems aufzugeben, die Scheidung der Keimblätter aber noch, soweit möglich, zu retten, ist meiner Meinung nach nicht recht gelungen. Sind doch nach sämtlichen Beobachtungen auch Sinnesorgane bei den Süßwasserdendrocölen, nämlich die Augen, sowohl bei ihrer ersten Anlage, als auch nach SCHULTZ bei der Regeneration, mesenchymatösen Ursprungs. Zieht man außerdem noch in Betracht, daß die Copulationsorgane sich mitten im Mesenchym anlegen, und daß ein Ersatz des primären Ectoderm- und Entodermhäutchens durch die darunterliegenden Zellschichten stattfindet, so scheint tatsächlich von vornherein unmöglich, bei den Süßwasserplanarien von scharf gesonderten Keimblättern zu reden. Trotz den bereits früh auftretenden, augenscheinlich erbungleichen, inäqualen Blastomereteilungen, auf die ich auf S. 327 hinwies, besitzt doch noch die mittlere Körperschicht Elemente von noch indifferentem Charakter, die mithin zu den verschiedensten Entwicklungen fähig sind, oder, um dies mit einem von DRIESCH eingeführten Begriffe präziser zu charakterisieren, eine sehr weitgehende »prospektive Potenz« besitzen. Mesenchymzellen, die diese nicht verlieren, befähigen nachher auch noch die erwachsenen Individuen zu den geradezu erstaunlichen Regenerationsvorgängen.

Die Versuche, auf vergleichend-embryologischer Grundlage die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gruppe der Turbellarien klarzulegen, sind bisher gescheitert. Fraglos ist die erste Anlage des Embryo bei den Süßwasserplanarien sehr stark modifiziert durch seine Entwicklung inmitten der Dotterzellenmenge, wobei in erster Linie die Bildung des Syncytiums aus den Dotterzellen in Anschlag zu bringen ist. Sie hatte zur Folge ein Aus- und Durcheinanderwandern der Blastomeren und eine in der ganzen Tierreihe beispiellos dastehende Aufnahme von Dottermaterial als Nähr- und Stützsubstanz ins Mesoderm. Abweichend von der Entwicklung der Süßwasserdendrocölen verläuft die der Rhabdocölen, von der wir leider noch keine eingehende Beschreibung besitzen. Ein älterer Bearbeiter derselben, HALLEZ (79), kommt zu dem nach BRESSLAU (99) unrichtigen Ergebnis, daß die Entwicklung der Rhabdocölen im wesentlichen ähnlich wie bei den Polycladen verläuft. In Wirklichkeit steht sie, wie aus einer »vorläufigen Mitteilung« BRESSLAUS hervorgeht, der Entwicklung der Süßwasserdendrocölen näher: auch hier tritt uns die Anlage des Nervensystems im undifferenzierten Mesoderm entgegen und, — wenigstens bei einigen Arten, scheint auch ein ektodermaler Ursprung des



Pharyngealepithels ausgeschlossen zu sein. Im übrigen jedoch wird der Rhabdocölenembryo in einer abweichenden Weise angelegt, wohl infolge der andersartigen Entwicklungsbedingungen in seinem Kokon. Wir finden hier eine bedeutend geringere Dotterzellenmasse, die vom einzigen im Kokon befindlichen Embryo umwachsen wird. Somit fällt eine Syncytiumbildung und die Notwendigkeit eines provisorischen Embryonalpharynx zum Aufschlucken des Dotters fort.

Vollständig fehl schlägt endlich jeder Versuch, auf Grund der Entwicklung die Beziehungen der genannten beiden Gruppen der Turbellarien zu den Polycladen des Meeres näher zu bestimmen. Über die Embryologie der letzteren besitzen wir zwei ausführliche Arbeiten von SELENKA (81) und LANG (84). Die Polycladen geben ihren dotterreichen Eiern keine Nährzellen mit, was wiederum einen vollkommen abweichenden Entwicklungsmodus bedingt. Schon die erste Furchung verläuft anders, wie bei den Süßwasserplanarien, indem durch Teilung in zwei perpendikulären Ebenen vier dotterreiche Blastomeren entstehen, die zum späteren aboralen Pole zu vier Urectoderm- und später vier Urmesodermzellen, zum oralen Pole zu vier Urentodermzellen abschnüren. Hier findet somit eine sehr frühe, streng durchgeführte Sonderung der Keimblätter statt. Dabei fällt außerdem noch ins Gewicht, daß bei den Polycladen das Nervensystem und die Copulationsorgane ectodermalen Ursprungs sind, sowohl bei der ersten Anlage, als auch bei der Regeneration, wie die Experimente SCHULTZ' lehren. Das einzige, was die Polycladen mit den Süßwasserdendrocölen im Gastrulastadium gemein zu haben scheinen, ist die so häufig wiederkehrende Vierzahl. Ich erinnere daran, daß ich beim Embryonalpharynx unsrer Planarien vier Urentodermzellen, vier »erste« und vier »äußere innere Zellen« nachgewiesen habe. Auch beim Blastoporus der Polycladengastrula hat SELENKA außer den nach innen anliegenden vier Urentodermzellen vier zu einem Ring verschmelzende Ectodermzellen gefunden, die langsame Schluckbewegungen ausführten. Ich will aber nochmals daran erinnern, daß zu den vier Urentodermzellen der jungen Süßwasserdendrocölen-gastrula noch vor der Öffnung des Blastoporus aus der Zahl der »Wanderzellen« neue Entodermzellen hinzutreten. Noch mehr dürfte der Umstand ins Gewicht fallen, daß bei den Seeplanarien der Blastoporus dauernd erhalten bleibt, während er bei den Süßwasserdendrocölen früh zugrunde geht. Es ist wohl möglich, daß die Polycladen-eier, von keinem Dottermaterial beeinflußt, den ursprünglichsten Entwicklungsgang bewahrt haben. Damit würde es übereinstimmen,

daß sie auch noch in ihrer Entwicklung deutliche Beziehungen zu den Ctenophoren aufweisen, deren Verwandtschaft mit den Turbellarien bekanntlich von vielen Seiten angenommen wird. Bei den dendrocölen und rhabdocölen Turbellarien sind die freischwimmenden Larven wohl sekundär unterdrückt, wie denn überhaupt solche Larvenformen im süßen Wasser auffallend zurücktreten. Da die jungen Embryonen infolgedessen der Möglichkeit, sich selbst Nahrung zu suchen, beraubt sind, muß das Muttertier den Eiern eine sehr bedeutende Menge Dottermaterial mitgeben. Bei den Süßwasserformen der Turbellarien haben sich bekanntlich zu diesem Zweck die sämtlichen, bei den marinen Polycladen sehr zahlreichen Ovarien bis auf zwei zu Dotterstücken umgebildet. Der Embryo ist nun darauf angewiesen, die im Kokon enthaltene Dottermasse möglichst schnell und vollständig in sich aufzunehmen, und zwar erreicht er das, wie wir sahen, auf dreierlei Weise: anfangs durch Diösmose, sodann durch Umwachsen und Resorption von Dottermaterial und schließlich durch Aufschlucken des Restes der Dotterzellen. Infolge der Anpassung an diese neuen Lebensbedingungen ist aber auch die Entwicklung des Embryo so stark modifiziert, daß es vorderhand nicht möglich ist, aus derselben irgendwelche sicheren Schlüsse zu ziehen auf die verwandtschaftliche Stellung der Süßwasserdendrocölen.

Nicht zu verkennen sind, worauf ich zum Schlusse noch kurz hinweisen will, gewisse Übereinstimmungen in der Entwicklung der dendrocölen Turbellarien und mancher Trematoden, z. B. des vorhin öfter erwähnten *Polystomum integerrimum* und des *Amphistomum subclavatum*. Außer den besonders ähnlichen ersten Furchungsstadien finden wir, daß in beiden Fällen die Embryonen in einem gewissen Aufangsstadium aus einer soliden Mesenchymkugel (Morula) bestehen, aus deren Zellmaterial sämtliche Gewebe und Organe sich durch Differenzierung bilden, ohne daß es zu einer klaren Scheidung in Keimblätter kommt. Auch will ich nochmals daran erinnern, daß, wie aus der Anmerkung auf S. 322 hervorgeht, auch bei Trematoden ein Eindringen von Dottermaterial in die Embryonalgewebe beobachtet worden ist.

Leipzig, im Juli 1903.

---

## Literaturverzeichnis.

92. D. BERGENDAHL, Einiges über den Uterus der Tricladen. Festschrift zum 70. Geburtstag R. LEUCKARTS. Leipzig 1892.
96. — Studier öfver Turbellarier. II. Om byggnaden af Uteriporus BgdL. jämte andra bidrag till Tricladernas Anatomi. Lund 1896.
88. A. BÖHM, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.
99. E. BRESSLAU, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. Zool. Anzeiger. Bd. XXII. Nr. 600. 1899.
93. A. BRAUER, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
02. E. G. CONKLIN, Karyokinesis and Cytokinesis in the maturation etc. of *Crepidula* and other Gasteropoda. Philadelphia 1902.
02. W. CURTIS, The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. Boston 1902.
98. P. FRANCOTTE, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Archives de Zoolog. expériment. 3. série. Tome VI. 1898.
01. O. GÉRARD, L'ovocyte de premier ordre du *Prostheceraeus vittatus* avec quelques observations relatives à la maturation chez trois autres Polyclades. La Cellule. XVIII. 1901.
- 02a. R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei *Polystomum integerrimum* Rud. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.
- 02b. — Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des *Polystomum integerrimum*. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
99. B. GRIFFIN, Studies on the maturation, fertilization and cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*. Journ. of Morph. Vol. XV. 1899.
95. V. HAECKER, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
01. H. HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*. Arch. de Biologie. T. XVIII. 1901.
79. P. HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'Institut Zoologique de Lille. 1879. Fasc. II.
87. — Embryogénie des Dendrocöles d'eau douce. Paris 1887.
99. M. HEIDENHAIN, Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung an Epithelzellen und ihre Beziehungen zum Mikrocentrum. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LIV. 1899.
81. O. u. R. HERTWIG, Studien zur Blättertheorie. Heft IV. Die Cölomtheorie. Jena 1881.
03. C. v. JANICKY, Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von *Gyrodactylus elegans*. Zool. Anzeiger. Bd. XXVI. 1903. Nr. 693.
84. I. IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.



82. J. v. KENNEL, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien. Arbeiten des zoolog. Instituts in Würzburg. Bd. V. 1882.
89. — Untersuchungen an neuen Turbellarien. *Planaria fissipara*. Zoolog. Jahrbücher f. Anat. u. Ontog. III. Bd. 1889.
97. A. v. KLINCKOWSTRÖM, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung von *Prostheceraeus vittatus*. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. Bd. 1897.
65. B. KNAPPERT, Bijdragen tot de ontwikkelingsgeschiedenis der Zoetwater-Planariën. Naturkundige Verhandelingen der Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Utrecht 1865.
03. E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. (Allgemeiner Theil.) Jena 1903.
97. K. KOSTANECKI u. M. SIEDLECKI, Über Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.
84. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. 1884.
- 02a. H. LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. La Cellule. T. XIX. 1902.
- 02b. — Les cinèses sexuelles chez *Diemyctilus torosus*. Ibid. T. XX. 1902.
87. J. C. C. LOMAN, Über den Bau von *Bipalium Stimpson* usw. Bijdragen tot de Dierkunde. Amsterdam 1887.
92. A. LOOSS, Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstage R. LEUCKARTS. Leipzig 1892.
01. W. LUBOSCH, Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nucleolärschubstanz und die Erscheinung der Dotterbildung. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XI. 1901.
81. E. L. MARK, Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*. Bulletin of the Museum of comp. Zoolog. at Harvard College in Cambridge. Vol. VI. 1881.
77. E. METSCHNIKOFF, Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien. Notizen der russischen Gesellsch. d. Naturforscher. Bd. V. Odessa 1877. (Im russischen Original benutzt.)
83. — Die Embryologie von *Planaria polychroa*. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
45. DE QUATREFAGES, Mémoire sur quelques Planariés marines. Annales des Sciences naturelles. 3<sup>me</sup> série. T. IV. 1845.
81. E. SELENKA, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig 1881.
41. v. SIEBOLD, Über die Dotterkugeln der Planarien. Monatsbericht der Berliner Akademie. 1841.
01. R. SCHOCKAERT, L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*. (1<sup>re</sup> partie.) La Cellule. XVIII. 1901.
02. — L'ovogénèse chez le *Thysanozoon Brocchi*. (2<sup>de</sup> partie.) Ibid. XX. 1902.
02. EUGEN SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
70. EDOUARD VAN BENEDEN, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Bruxelles 1870.
- 97a. O. VAN DER STRICHT, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de *Thysanozoon*. Arch. de Biol. T. XV. 1897.

- 97b. O. VAN DER STRICHT, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. XI. Versamml. in Gent. Anat. Anz. XIII. 1897.
97. W. M. WHEELER, The maturation, fecundation etc. of Myzostoma glabrum. Arch. de Biol. XV. 1897.
98. R. WOLTERECK, Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.

### Erklärung der Abbildungen.

Für alle Abbildungen gültige Abkürzungen:

- |  |  |
|--|--|
| <i>a</i> , äußere Hüllzellen des Embryonalpharynx;                       | <i>Ft</i> , Fetttropfen aus den Dotterzellen;  |
| <i>Bas.Memb.</i> , »Basalmembran«;                                       | <i>Gangl.</i> , Ganglion;  |
| <i>C.S.</i> , Centrosom;   | <i>H.S.</i> , hinteres Hauptseptum, die beiden hinteren Darmäste trennend;                         |
| <i>D.Ä.</i> , quergetroffene Darmäste;                                   | <i>i<sub>1</sub></i> , »erste innere Zellen«, die innere Auskleidung des Embryonalpharynx bildend; |
| <i>d.D.</i> , degenerierender Dotterzellkern;                            | <i>i<sub>2</sub></i> , »äußere innere Zellen« des Embryonalpharynx;                                |
| <i>D.L.</i> , Darmlumen;   | <i>Mes.</i> , Mesoderm;  |
| <i>D.Z.B.</i> , Dotterzellenbrei im Darmhohlraum;                        | <i>Ph.</i> , Pharynx;  |
| <i>Ect.</i> , Ectoderm;  | <i>Ph.H.</i> , Pharyngealhöhle oder Tasche;  |
| <i>Ect<sub>1</sub></i> , erstes provisorisches Ectoderm;                 | <i>Ret.</i> , Retinazelle;   |
| <i>Ect<sub>2</sub></i> , sekundäres definitives Ectoderm;                | <i>Rh.Z.</i> , Rhabditenzellen;  |
| <i>Ect<sub>1</sub> u. 2</i> , zwei übereinander sitzende Ectodermzellen; | <i>1.Rk.</i> , erstes, <i>2.Rk.</i> , zweites Richtungskörperchen;                                 |
| <i>1.Ect.</i> , Übergangszellen zwischen Embryonalpharynx und Ectoderm;  | <i>S.</i> , Darmseptum;  |
| <i>Ek.</i> , Eikern, weiblicher Pronucleus;                              | <i>Sp.K.</i> , Spermakern, männlicher Pronucleus;  |
| <i>Embr.Ph.</i> , Embryonalpharynx;                                      |  |
| <i>Ent.</i> , Entoderm;  |  |
|  | <i>th.K.</i> , sich durchschnürender Dotterkern.   |

Durch zwei punktierte parallele Striche (: : : : :) sind die aufeinander folgenden Schnitte durch dasselbe Objekt verbunden.

Sämtliche hier wiedergegebene Objekte sind mit heißem Sublimat fixiert, wenn nichts andres besonders bemerkt ist. BÖHM. Häm. = BÖHMERSCHES Hämatoxylin; HEIDENH. Häm. = HEIDENHAINSCHEs Hämatoxylin; Bor.-Karm. = Boraxkarmin; Alaunkarm. = Alaunkarmin.

(Da ich gezwungen war, mit den verschiedensten Mikroskopen und Vergrößerungen zu arbeiten, so wäre es zu weitläufig, wie üblich, bei jeder Abbildung die angewandte Kombination von Ocular und Objektiv anzugeben. Ich beschränke mich darauf, bei den wichtigsten Zeichnungen die natürliche Größe des Objektes hinzuzufügen.) »Zeich.-App.« bedeutet, daß die betreffende Abbildung mit einem Zeichenapparat entworfen worden ist.

### Tafel X—XIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Receptaculum seminis (Einmündung des Oviductes in das Ovarium) eines geschlechtsreifen Individuums von *Dendrocoelum*

*lacteum*. R.S, Receptaculum seminis, mit Sperma gefüllt; Dr.Z, Drüsenzellen der Wandung desselben; V.Z, Verschlusszellen; E<sub>1</sub>—E<sub>3</sub>, Eizellen im Ovarium auf verschiedenen Entwicklungsstadien. HEIDENH. Häm.; Zeich.-App.

Fig. 2a. Querschnitt durch eine junge in Bildung begriffene Schale eines in der Penisscheide befindlichen Kokons von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm. Natürliche Dicke 0,03 mm.

Fig. 2b. Querschnitt durch eine mehrere Tage alte Kokonschale. Natürliche Dicke 0,01 mm.

Fig. 3a. Schnitt durch eine Dotterzelle von *Planaria torva*. HEIDENH. Häm. Natürlicher Durchmesser gegen 0,04 mm.

Fig. 3b. Schnitt durch eine Dotterzelle von *Planaria torva*. Boraxkarmin.

Fig. 4a. Lebende Dotterzelle von *Planaria polychroa* mit Pseudopodien (in physiologischer Kochsalzlösung).

Fig. 4b. Bruchstück einer solchen Dotterzelle mit einigen Dottertropfen, wie sie oft in den Kokons vorkommen.

Fig. 5—9. Eizellen (resp. deren Kerne) aus einem Ovarium einer noch nicht geschlechtsreifen *Planaria polychroa*. BÖHM. Häm.

Fig. 5. Unreife Eizelle.

Fig. 6a und b. Ansammlungen des Chromatins um den Nucleolus.

Fig. 7. Beginn der Synapsis; das Chromatin ballt sich um den Nucleolus zusammen.

Fig. 8 und 9. Synapsisstadium.

Fig. 10—12. Eizellen aus einem reifen Ovarium eines *Dendrocoelum lacteum*, in dessen Penisscheide ein Kokon lag. HEIDENH. Häm. Natürlicher Durchmesser gegen 0,038 mm.

Fig. 10a und b. Spiremstadium.

Fig. 10c. Beginn der Längsspaltung des Chromatinfadens.

Fig. 11. Umbildung des Chromatinfadens zur Kette.

Fig. 12. Bilder von der beginnenden Längsspaltung des Chromatinfadens.

Fig. 13. Eizelle aus dem reifen Ovarium einer *Planaria torva*. HEIDENH. Häm. und Orange-G. Chromatinfaden im Kettenstadium. Bei  $\times$  eine Bruchstelle in der Kette.

Fig. 14. Eizelle aus dem reifen Ovarium einer *Planaria polychroa*. BÖHM. Häm. Zerfall der Kette in Bruchstücke.

Fig. 15. Eizelle aus demselben Ovarium wie Fig. 14. Die Bruchstücke der Kette verteilen sich an der Peripherie des Kernes.

Fig. 16—24. Eizellen aus einem reifen Ovarium von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm.

Fig. 16a, b, c. Bildung von Anschwellungen an den Kettenringen, die zur Bildung von »Vierergruppen« führen.

Fig. 17. Erstes Auftreten des Centrosoms in der Höhlung des schüsselförmig eingedrückten Kernes.

Fig. 18a. Centrosom an die Peripherie der Eizelle gerückt. BÖHM. Häm. C.P, Corpuscule polaire; S.a, Sphère attractive (nach VAN BENEDEN).

Fig. 18b. Dieselbe Eizelle mit HEIDENH. Häm. ungefärbt.

Fig. 18c. Abnormes Centrosom.

Fig. 19a. Teilung des Zentralkörpers in der Sphäre. HEIDENH. Häm.

Fig. 19b. Trennung der beiden Zentralkörper, wobei jeder sich mit seiner eignen Sphäre umgibt. HEIDENH. Häm.



Fig. 20a. Die beiden Centrosome rücken an der Oberfläche der Eizelle auseinander. BÖHM. Häm.

Fig. 20b. Das obere Centrosom derselben Eizelle nach Umfärbung mit HEIDENH. Häm. Der Zentralkörper zeigt die Form eines am Ende gespaltenen Stäbchens.

Fig. 21—23. Die Kernmembran hat sich aufgelöst. Vier gedrungene Chromosome. Zentralkörper in Form von zwei parallelen Stäbchen. HEIDENH. + BÖHM. Häm.

Fig. 22c, 23a und d zeigen neben der Hauptsphäre Nebenstrahlungen.

Fig. 23a und b zeigen eine Spiralstrahlung.

Fig. 24 und 25. Bildung der ersten Richtungsspindel. (Fig. 24 aus einem Ovarium von *Dendrocoelum lacteum*, Fig. 25 aus einem von *Planaria torva*.)

Fig. 26a—d. Sämtliche Chromosome von vier im Stadium der ersten Richtungsspindel verharrenden Eizellen aus dem Ovarium von *Planaria torva*. HEIDENH. Häm. (Die punktierten Linien verbinden durch den Schnitt getrennte Teile vermutlich eines und desselben Chromosoms.)

Fig. 27—34. Eizellen aus in der Penisscheide befindlichen Kokons von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm.

Fig. 27a und b. Eizellen kurz vor der ersten Reifeteilung.

Fig. 28a und b. Eizellen kurz nach der ersten Reifeteilung.

Fig. 29—31a. Bildung der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 31b. Zwei Richtungskörper.

Fig. 32—34. Bildung der Pronuclei.

Fig. 35. Eizelle aus einem ungelegten Kokon von *Planaria torva*. HEIDENH. Häm. Vorgeschrittene Umbildung der beiden Pronuclei.

Fig. 36. Eizelle aus einem soeben gelegten Kokon von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm. Die beiden umgebildeten Pronuclei mit wenigen Chromatinkörnchen. An der Oberfläche hängen zwei Richtungskörper (einer nur sichtbar). Die Austrittsstelle derselben weist eine anomale schaumige Umbildung auf.

Fig. 37a. Vereinigung der beiden Pronuclei unter starker Pseudopodienbildung. Eizelle von *Planaria polychroa*, etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Ablage. HEIDENH. Häm.

Fig. 37b—42. Eizellen aus abgelegten Kokons von *Planaria torva*. HEIDENH. Häm. Natürlicher Durchmesser etwa 0,03 mm. Sie zeigen die Umwandlungen des ersten Furchungskernes bis zur ersten Mitose.

Fig. 37b, c. Eizelle aus einem höchstens 1 Stunde alten Kokon. Pronuclei fließen zusammen unter starker Pseudopodienbildung, wobei die Grenzen der Höfe unscharf werden.

Fig. 38a und b. Eizellen aus demselben Kokon wie Fig. 37b und c. Der einheitliche erste Furchungskern zieht sich zusammen.

Fig. 39a, b. Bildung von Auswüchsen und Fortsätzen auf der Oberfläche des noch einheitlichen Furchungskernes. (15  $\mu$  dicke Schnitte, die den ganzen Kern enthalten.)

Fig. 40. Der Furchungskern beginnt in Karyomeriten zu zerfallen (15  $\mu$  dicker Schnitt, der den ganzen Kern enthält).

Fig. 41. Etwa 8 Stunden alte Eizelle. Die Karyomeriten stehen noch miteinander in Verbindung durch feine Fäden (dünner Schnitt).

Fig. 42. Etwa 15—16 Stunden alte Eizelle. Enthält im ganzen gegen 20 abgerundete Karyomeriten.

Fig. 43—45. Eizellen aus einem etwa 18 Stunden alten Kokon von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm.

Fig. 43. Auflösung der Karyomeriten. Bildung von Fäden aus den Chromatinkörnchen.

Fig. 44. Eizelle nach vollendeter Auflösung der Karyomeritenhöfe und Bildung der Chromatinfäden. Auflösung der Nucleolen.

Fig. 45. Bildung der ersten Furchungsspindel.

Fig. 46. Erste Mitose in einer Eizelle von *Dendrocoelum lacteum*. 18 Stunden nach der Ablage des Kokons (heiβes Alkoholsublimat). HEIDENH. Häm. (Die Chromosome des vorhergehenden und folgenden Schnittes sind mit abgebildet.)

Fig. 47 *a* und *b*. Zwei Eizellen aus demselben Kokon von *Planaria torva*. Dieselben zeigen die Vereinigung der Pronuclei (ohne Pseudopodienbildung) und die Zerspaltung der Chromatinkörner. *X* ein außerhalb des Kernes liegendes Körnchen (Centrosom?). Eosin + HEIDENH. Häm. Fig. 47 *b* stärker vergrößert.

Fig. 40. Die ersten beiden Furchungskugeln. *Planaria torva*. Boraxkarmin. Natürlicher Durchmesser 0,019 mm.

Fig. 49. Beginn der zweiten Furchung. Aus einem 19 Stunden alten Kokon von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm. Natürlicher Durchmesser 0,026 mm.

Fig. 50. Die ersten vier Blastomeren. *Planaria torva*. Boraxkarmin. Natürlicher Durchmesser 0,018 mm.

Fig. 51 *a*. Inäquale Furchung einer Blastomere aus einem 24-Blastomerenstadium. *Planaria torva*. HEIDENH. Häm.

Fig. 51 *b*. Blastomere bald nach der Mitose aus einem 12-Zellenstadium. *Planaria polyehroa*. HEIDENH. Häm.

Fig. 51 *c*. Mitose einer Blastomere aus einem 24-Zellenstadium von *Planaria torva*. Boraxkarmin, mit HEIDENH. Häm. übergefärbt.

Fig. 52. Blastomeren aus einem 12-Zellenstadium von *Planaria polyehroa*. BÖHM. Häm.

Fig. 53. Blastomeren aus einem 36-Zellenstadium von *Planaria torva*. Boraxkarmin.

Fig. 54 *a*. Eizelle mit umgebenden Dotterzellen von *Planaria torva*, aus einem Kokon etwa 1 Stunde nach der Ablage. Boraxkarmin (Eikerne ungefärbt!).

Fig. 54 *b*. Radiäre Anordnung der Dotterzellen um ein Zweizellenstadium von *Dendrocoelum lacteum*. HEIDENH. Häm.

Fig. 55. Zweizellenstadium von *Dendrocoelum lacteum* mit den anhaftenden Dotterzellen. Blastomerenkerne in Karyomeriten zerfallen. Dottertröpfchen in den Dotterzellen zerfallen und resorbiert. HEIDENH. Häm. Zeich.-App.

Fig. 56—59. Embryonen von *Planaria torva* (2. bis 3. Tag).

Fig. 56. 10-Zellenstadium. Boraxkarmin. Natürlicher Durchmesser der Dotterzellkugel 0,13 mm.

Fig. 57. 20-Zellenstadium. Beginn der Syncytiumbildung. Pikrokarmin. Natürlicher Durchmesser des Embryo 0,14—0,15 mm.

Fig. 58. 25-Zellenstadium. Die Blastomeren liegen zum größten Teil auf einer Kugeloberfläche verteilt (Blastulastadium?). Boraxkarmin. Natürlicher Durchmesser 0,15 mm. Zeich.-App.

Fig. 59. 40-Zellenstadium. Boraxkarmin, mit HEIDENH. Häm. übergefärbt. Natürlicher Durchmesser des Embryo 0,19 mm. Zeich.-App.

Fig. 60—63. Bildung des Embryonalpharynx. *Planaria torva* (4. bis 5. Tag). Boraxkarmin, mit HEIDENH. Häm. ungefärbt. Zeich.-App.

Fig. 60—63 *a*. Längsschnitte durch verschieden alte Stadien der Pharyngealanlage.

Fig. 63b. Querschnitt durch eine Pharyngealanlage im Stadium der Fig. 63a gleich unterhalb der »Schließzellen« (S.Z).

Fig. 64. *Planaria torva*. Schnitt durch einen fertigen Embryonalpharynx, der noch nicht funktioniert hat, und das daran befindliche leere Darmbläschen. Boraxkarmin, mit HEIDENH. Häm. ungefärbt. Zeich.-App.

Fig. 65 und 66. Längsschnitte durch den Embryonalpharynx von Embryonen im Hohlkugel-(Gastrula)-Stadium. *Planaria torva*. Boraxkarmin. Zeich.-App.

Fig. 67. Querschnitt durch einen solchen Embryonalpharynx. Zeich.-App

Fig. 68. Ectodermbildung. Abplattung von Wanderzellen zu Ectodermzellen auf der Oberfläche von Embryonen im Stadium der Fig. 60—63. *Planaria torva*. Boraxkarmin. a—e Degeneration des Kernes.

Fig. 69. Querschnitt durch die Wand eines Embryo im Hohlkugelstadium, bald nach Füllung des Darmes. *Planaria torva*. Alaunkarmin. Zeich.-App.

Fig. 70. Querschnitt durch die Wandung eines älteren Embryo im Hohlkugelstadium, zur Zeit, wo der Embryonalpharynx degeneriert und die definitive Pharyngealhöhle auftritt. *Planaria torva*. Alaunkarmin. Zeich.-App.

Fig. 71. Degenerierender Embryonalpharynx. *Planaria torva*. Boraxkarmin. Zeich.-App.

Fig. 72. Schnitt durch den degenerierenden Embryonalpharynx und die dahinter auftretende Anlage der definitiven Pharyngealhöhle. *Planaria torva*. Alaunkarmin. Zeich.-App.

Fig. 73a. Längsschnitt durch einem Embryo von *Planaria torva* von oval-linsenförmiger Gestalt mit noch solidem definitivem Pharynx. Boraxkarmin. Vergrößerung etwa 70 $\times$ .

Fig. 73b. Horizontalschnitt durch einen gleichen Embryo in der auf der vorhergehenden Abbildung durch den Pfeil A—B angedeuteten Fläche. Boraxkarmin. Vergrößerung etwa 70 $\times$ .

Fig. 74. Horizontalschnitt durch einen etwas älteren Embryo von *Planaria torva*. Der Schnitt ist etwas schräg, — links tiefer — geführt, daher sieht man nur auf der linken Seite die Anlage des Nervensystems. Boraxkarmin. C.Ns, Zentralnervensystem. Natürliche Länge des Embryo 0,9 mm.

Fig. 75. Schnitt durch die Basis von drei jungen Darmsepten, parallel und ganz nahe der Wand. Embryo im Hohlkugelstadium, entsprechend der Fig. 70. *Planaria torva*. Alaunkarmin. Zeich.-App.

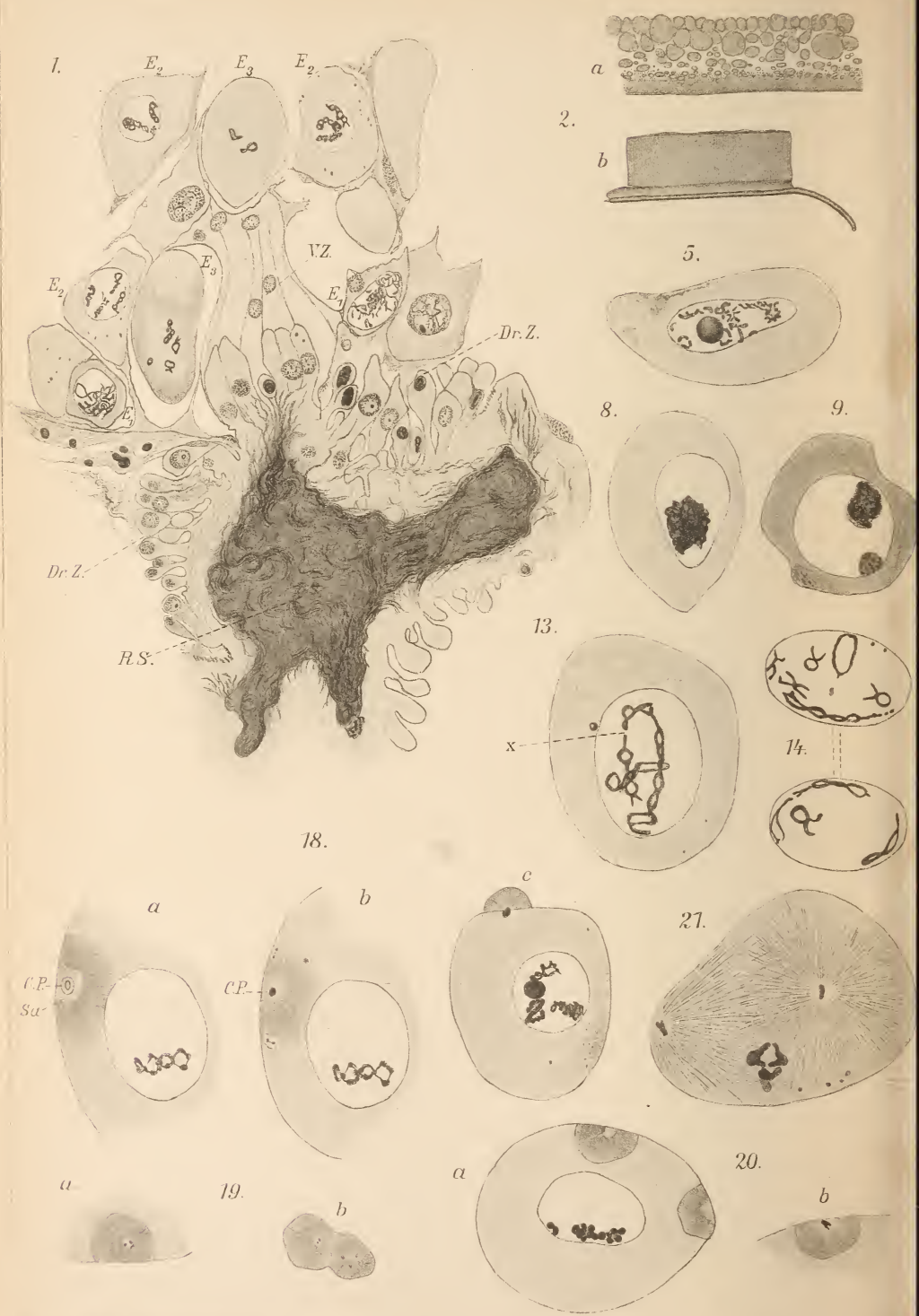
Fig. 76. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von *Planaria torva*, etwa im Stadium der Fig. 74. Einwucherung von Mesoderm in die Darmsepten. Zeich.-App. Boraxkarmin, ungefärbt mit HEIDENH. Häm.

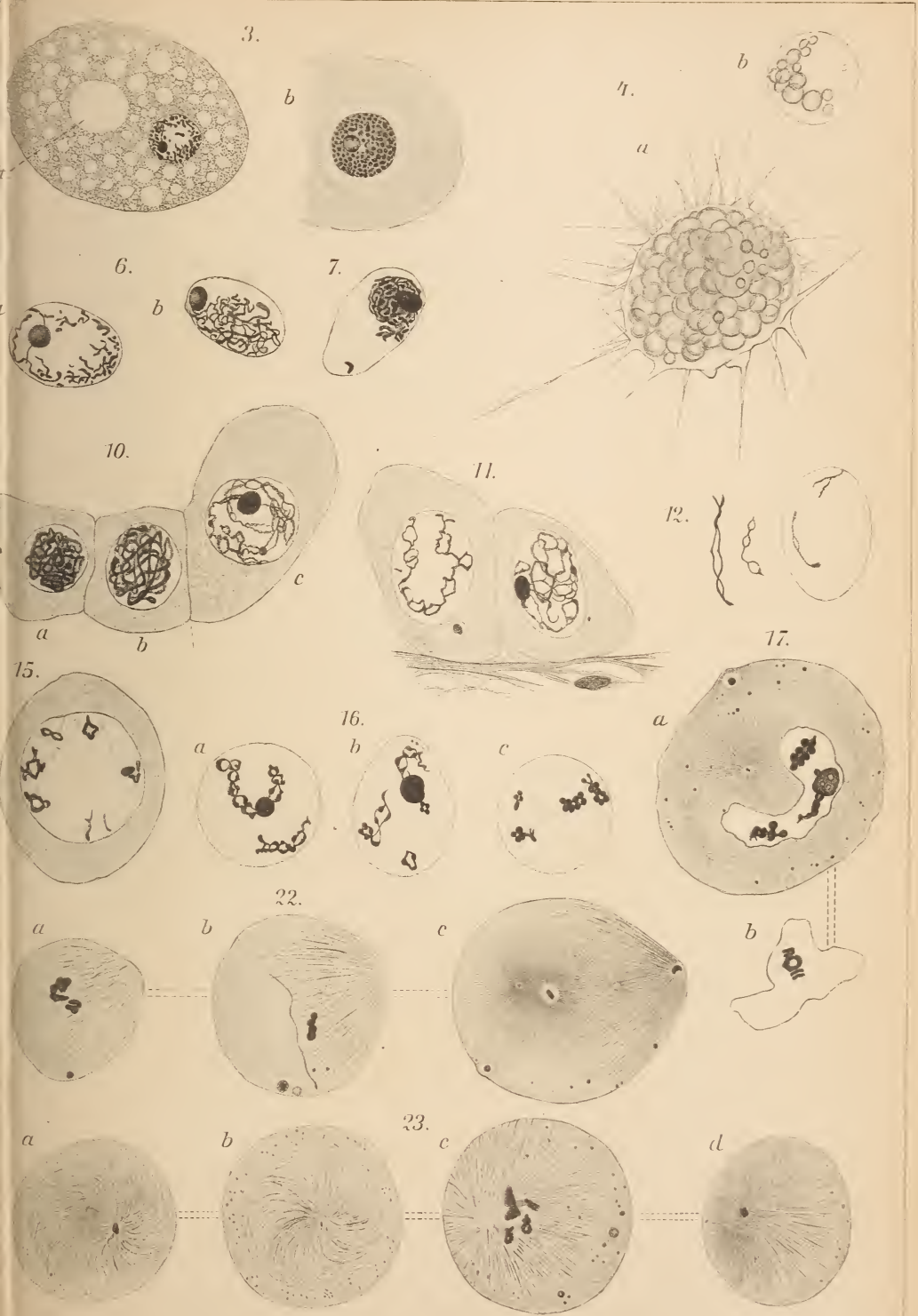
Fig. 77. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von *Planaria torva*, nicht lange vor dem Ausschlüpfen aus dem Kokon. Boraxkarmin. Zeich.-App. Das Auge als Pigmentbecher angelegt.

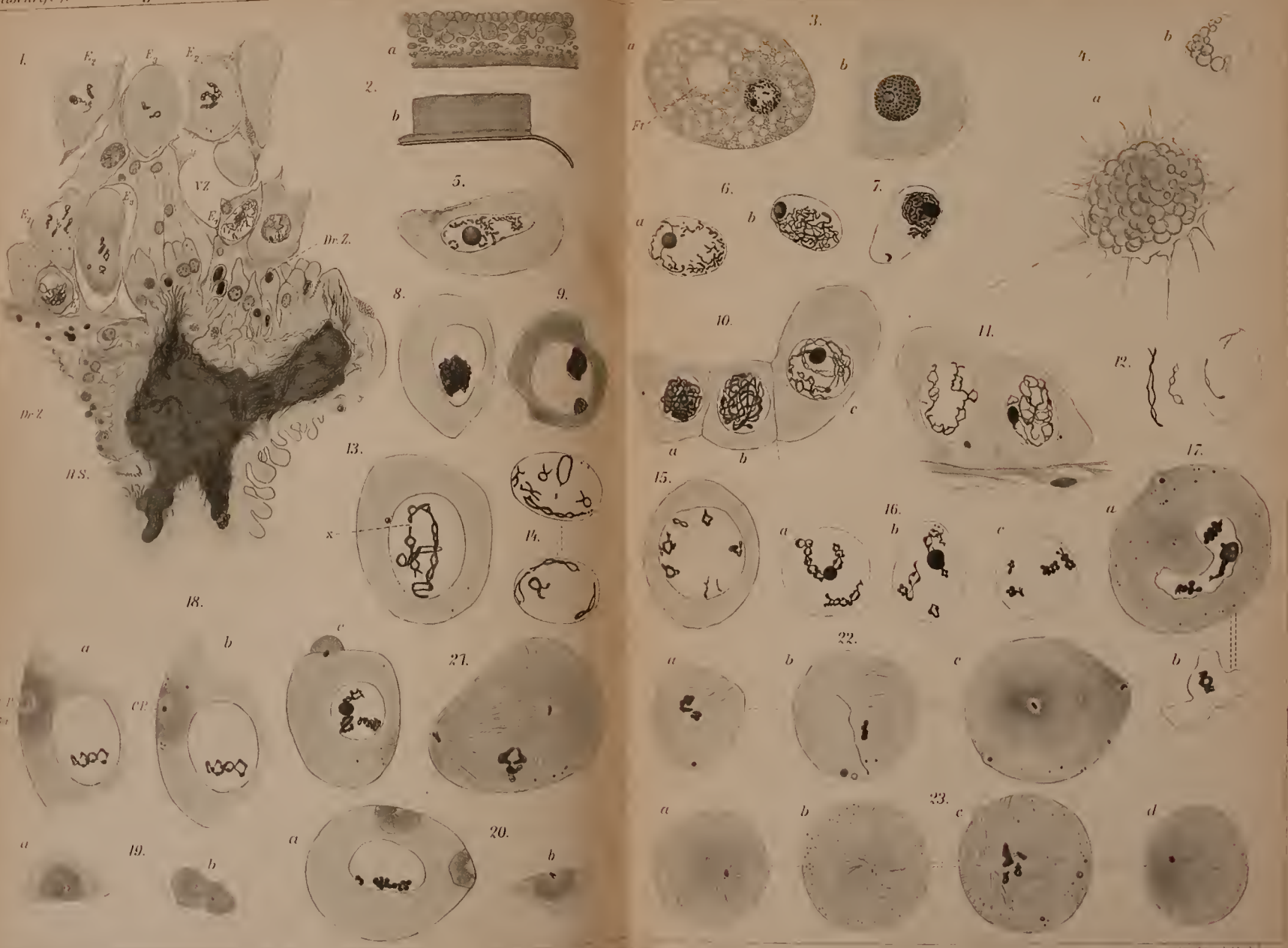
Fig. 78. Aus einem Längsschnitt durch einen Embryo von *Planaria torva*, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen. Boraxkarmin. Zeich.-App.

Fig. 79. Anlage der Copulationsorgane. Mehrere Monate altes, überwintertes Individuum von *Planaria polychroa*. Natürliche Länge desselben etwa 5 mm. Rekonstruktion aus mehreren Längsschnitten. BÖHM. Häm. G.A, Geschlechtsatrium; G Ö, Genitalöffnung; M.Ö, Mundöffnung; Pen, Pisananlage; Ph, Pharynx; vag, »Vagina«; »U«, (»Uterus«) Anlage der Schalendrüse.

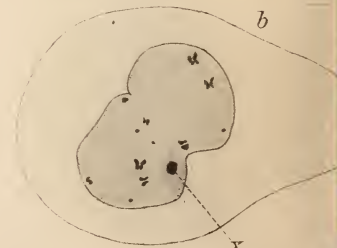
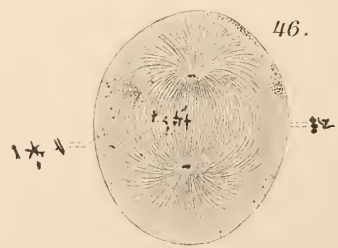
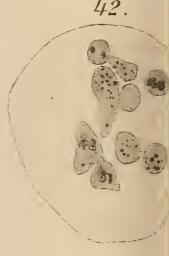
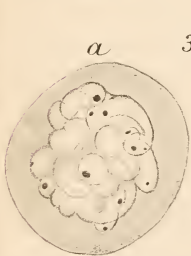
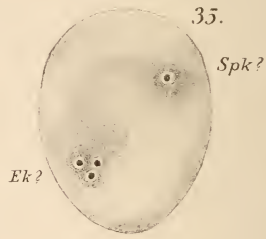
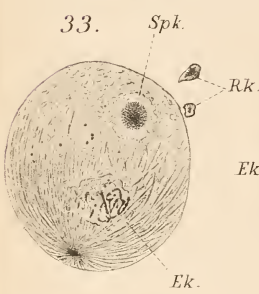
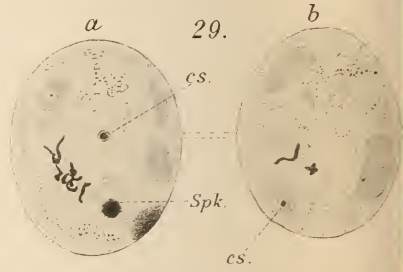
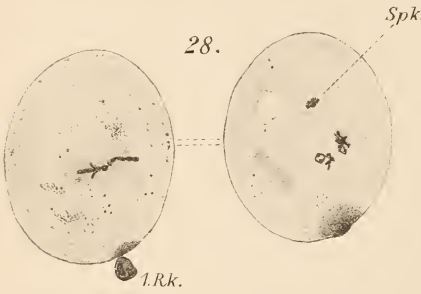
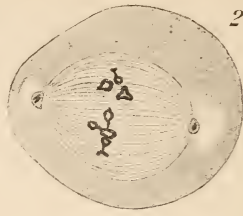
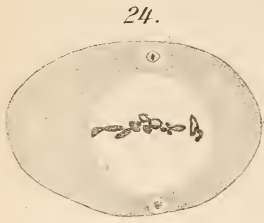


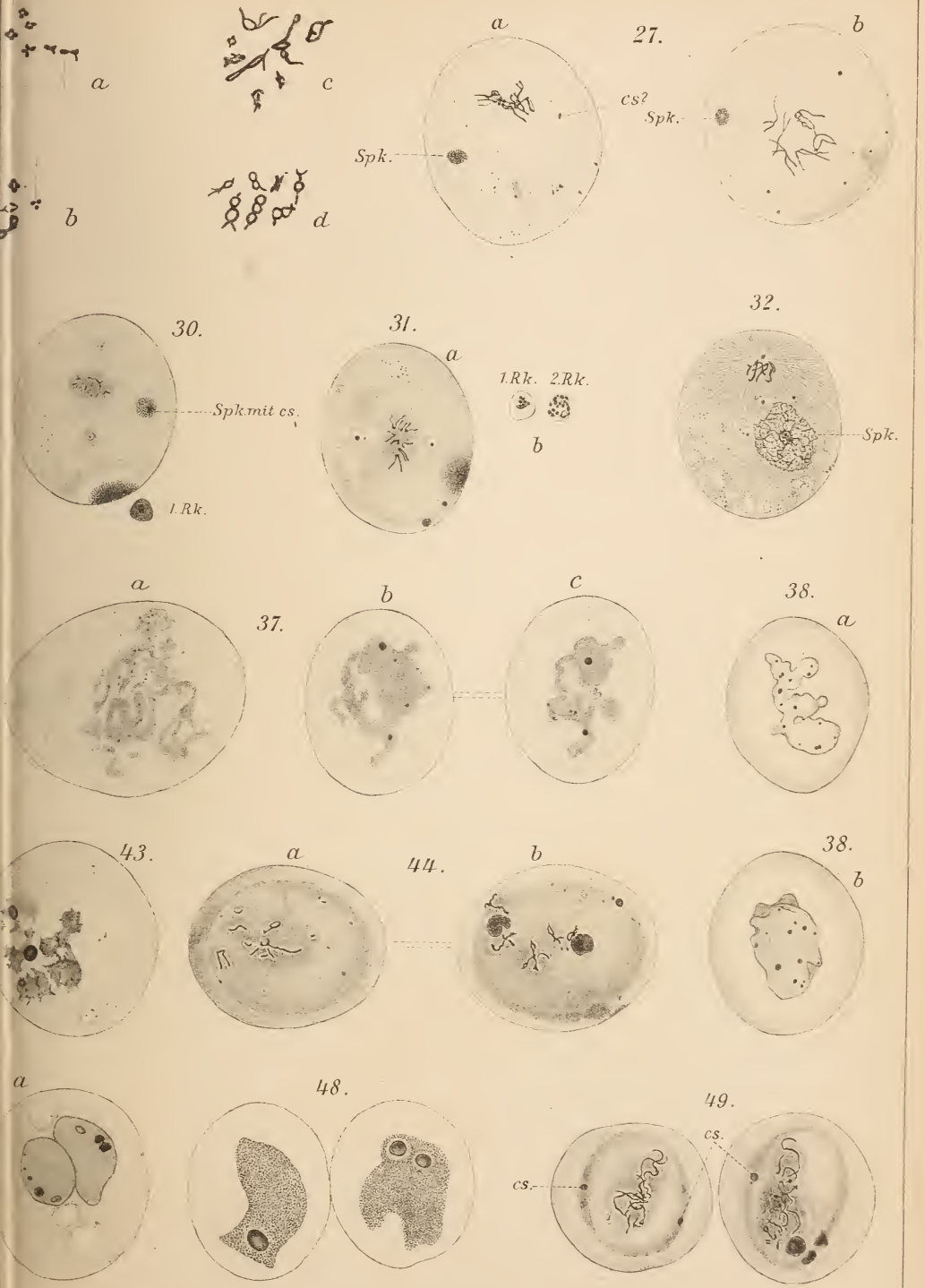


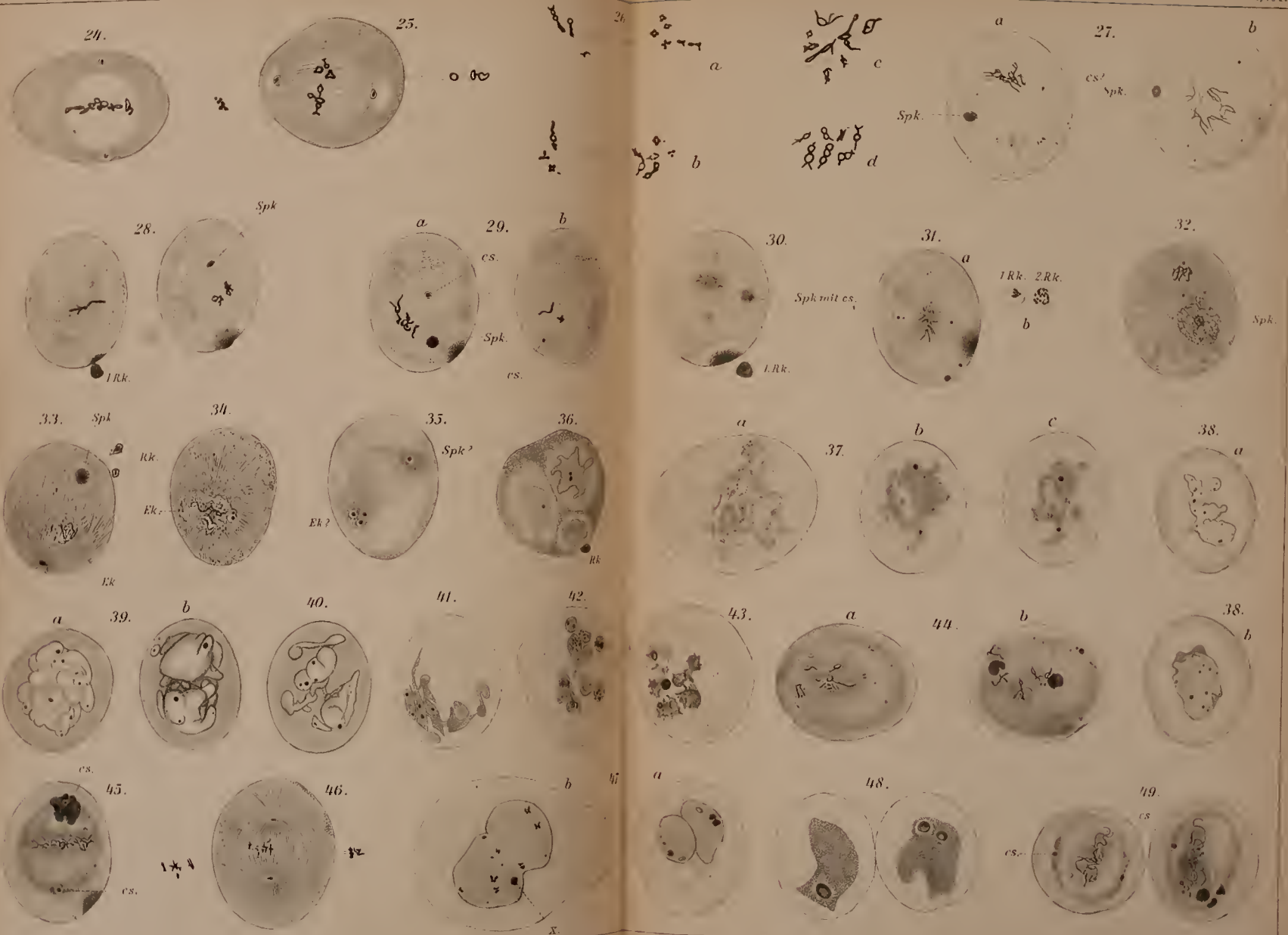




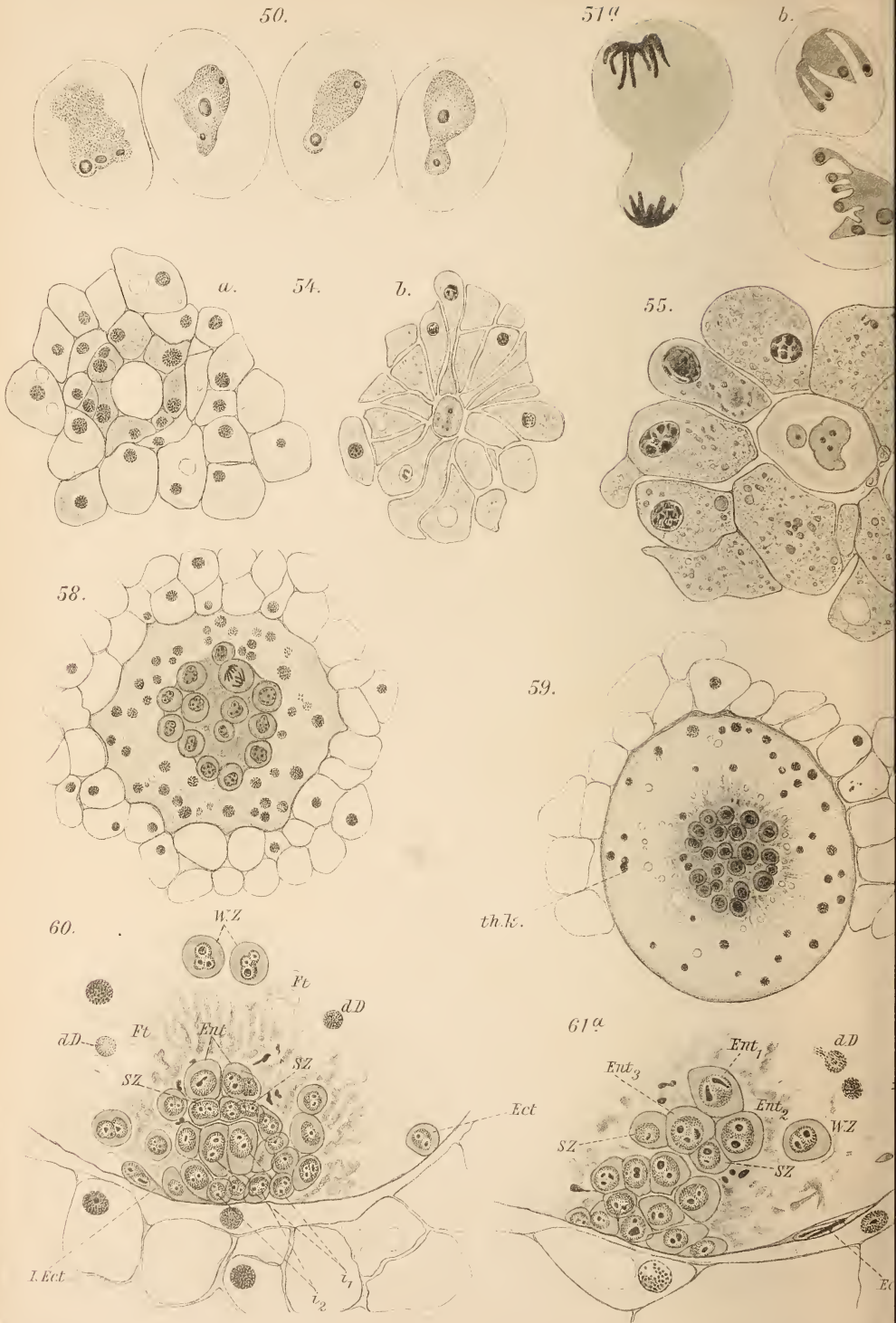


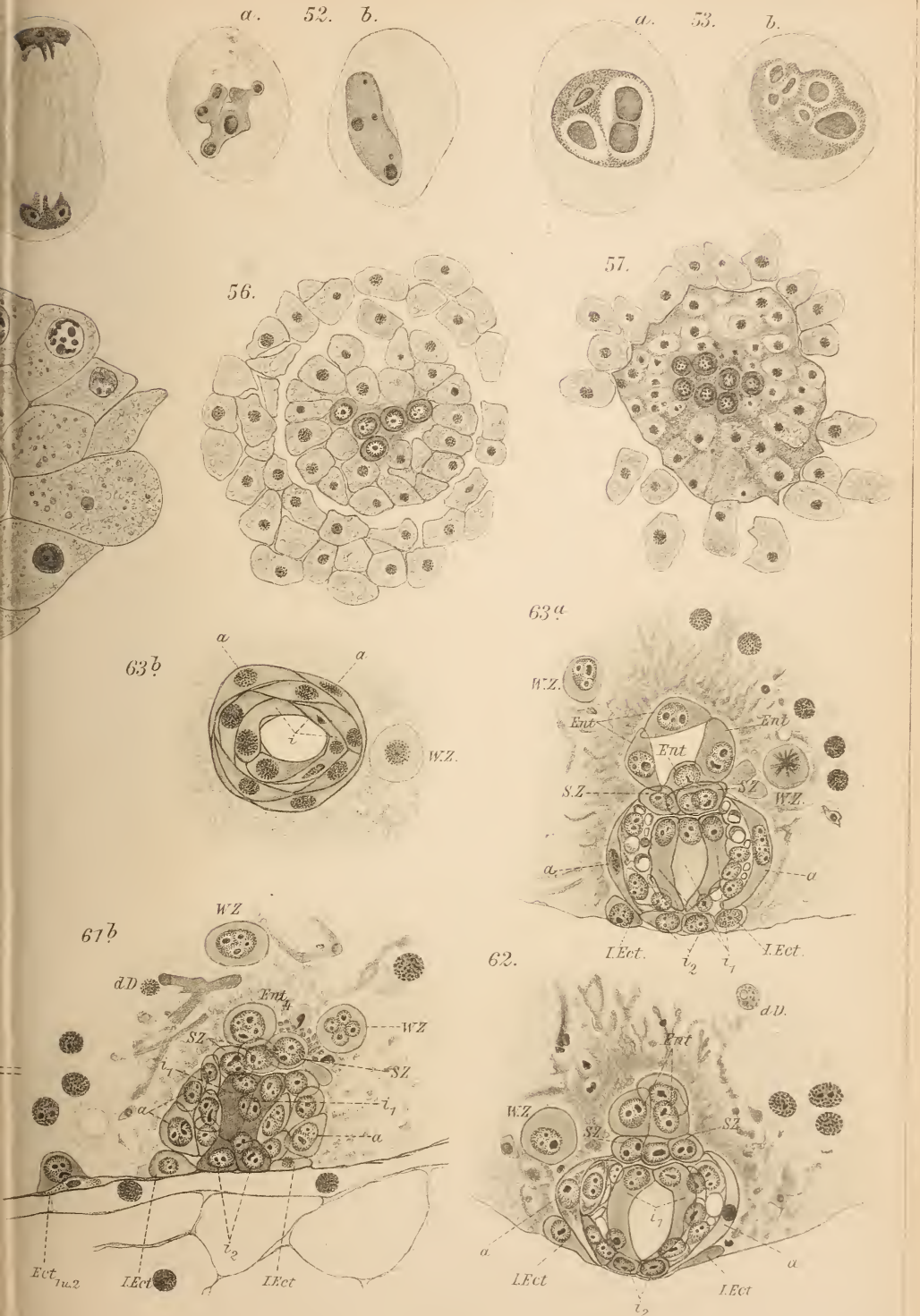










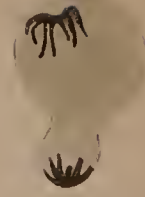




50.



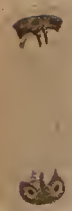
51<sup>a</sup>



b.



c.



a.

b.



a.

b.



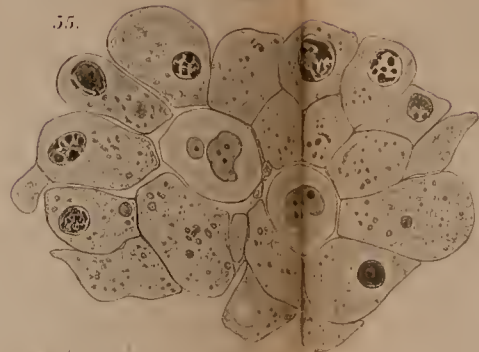
a.

54.

b.



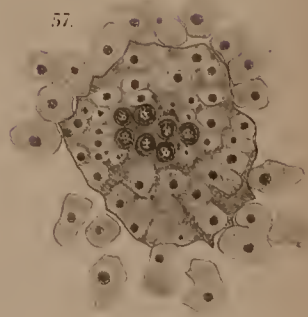
55.



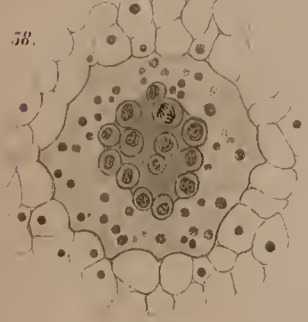
56.



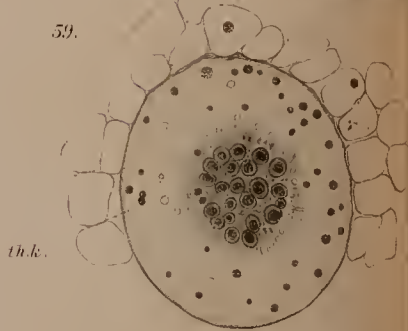
57.



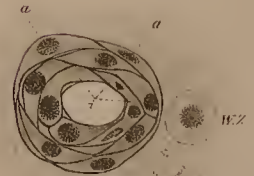
58.



59.



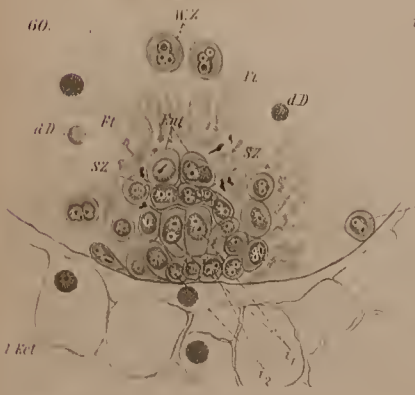
63<sup>b</sup>



63<sup>a</sup>



60.



th.k.

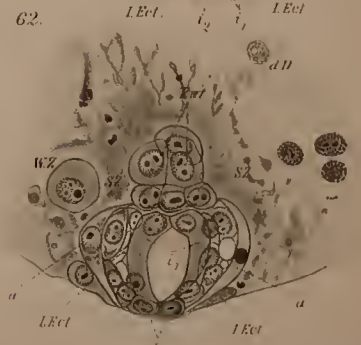
61<sup>a</sup>



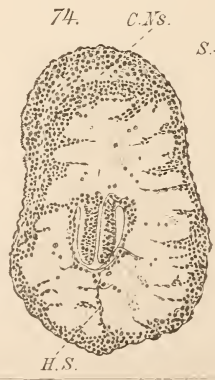
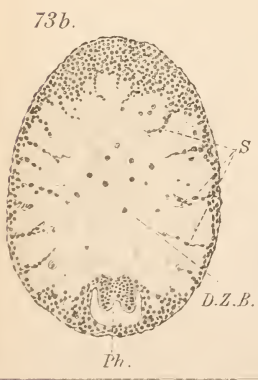
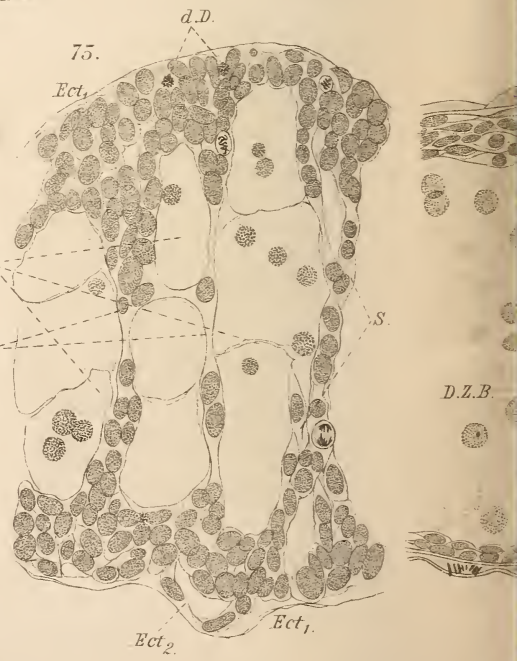
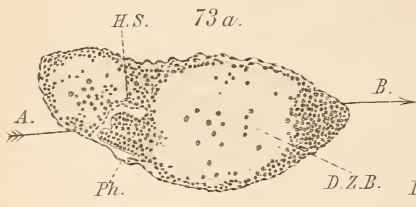
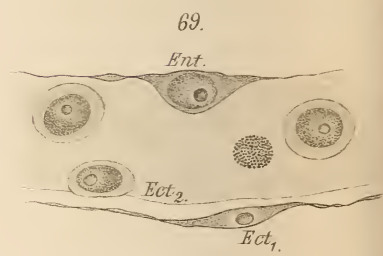
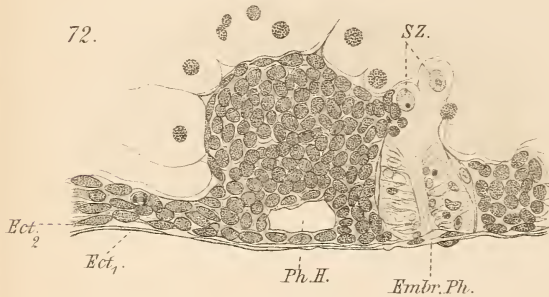
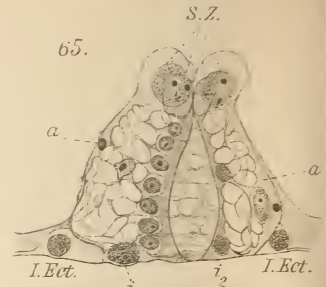
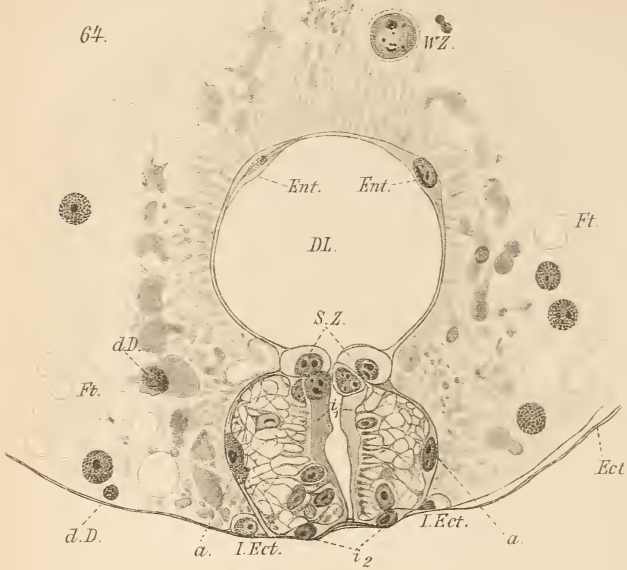
61<sup>b</sup>

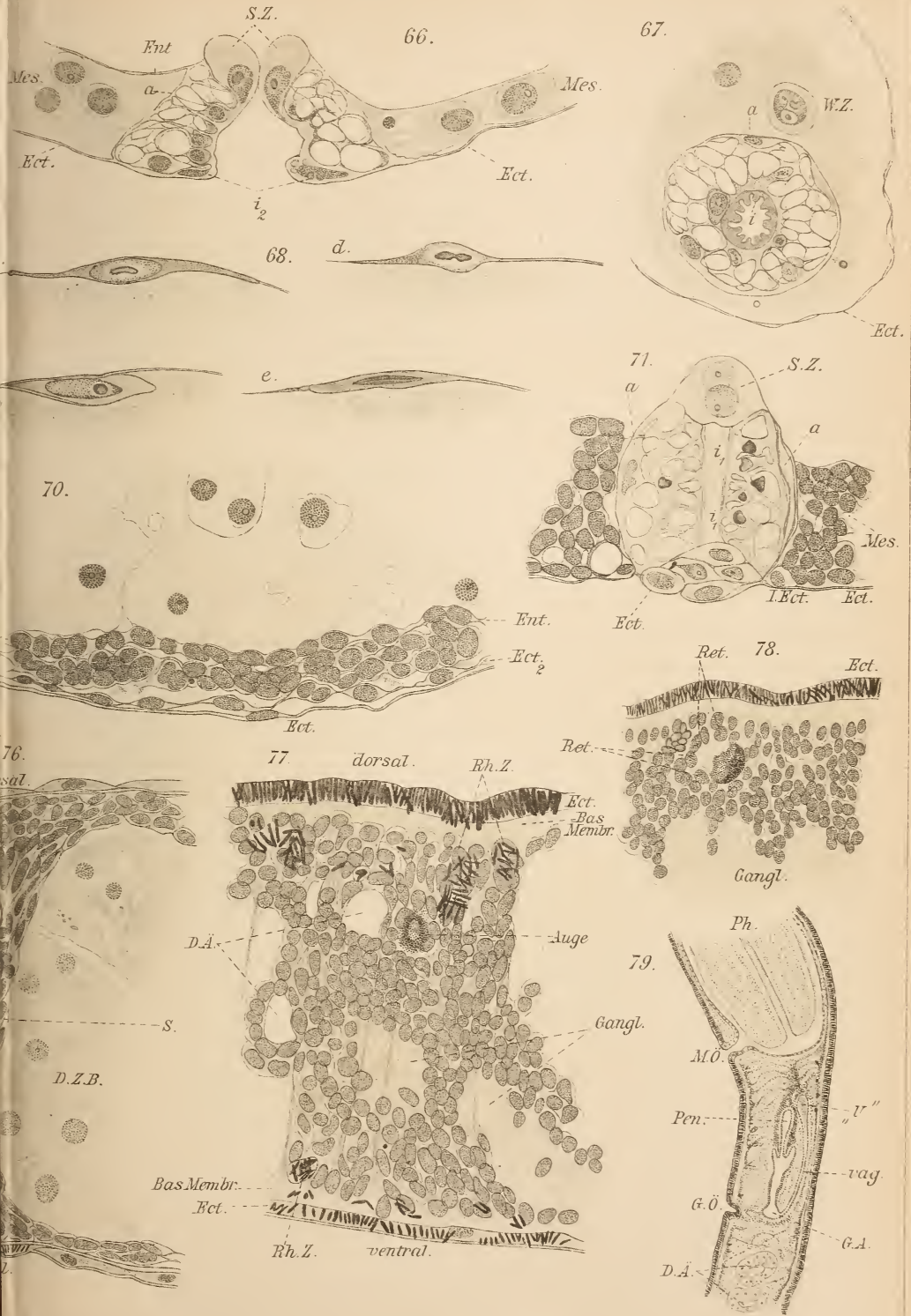


62.

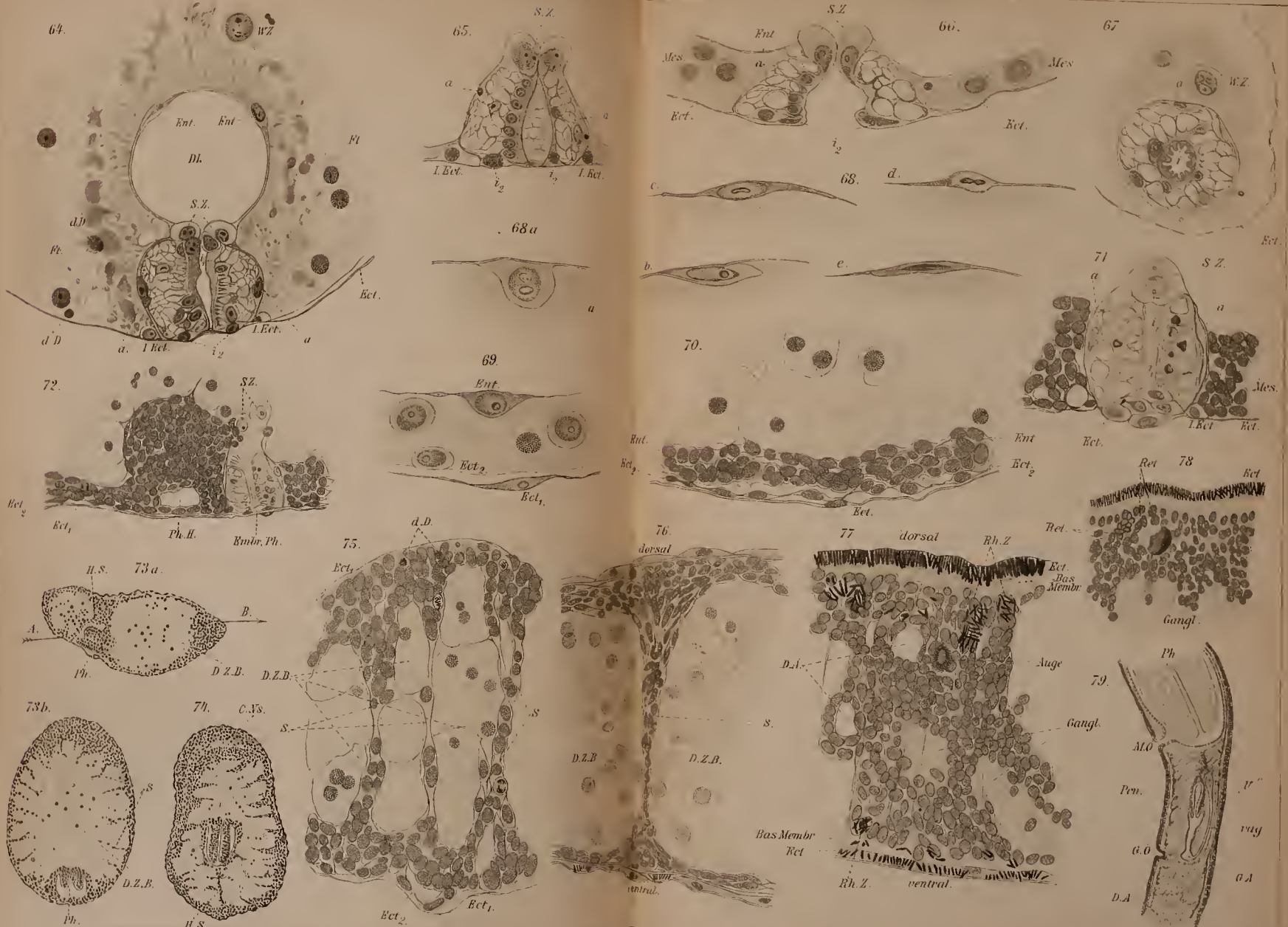












H. Matthes del.