Von

# E. Martini

(Rostock).

# I.

# Mit Tafel XXXI-XXXIII und acht Figuren im Text.

Die Arbeit, deren ersten Teil ich jetzt im Begriffe stehe der Öffentlichkeit zu übergeben, ist gewissermaßen eine Fortsetzung meiner Inauguraldissertation, die sich mit Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans beschäftigte. Es hat mich seit jener Zeit die zugrunde liegende Idee durch mehrere Jahre begleitet, und der Plan für ihre Bearbeitung die Gestalt mehrfach verändert. Schon damals bemerkte ich beim Aufsuchen und beim Studium der darzustellenden Stadien, daß das Ectoderm der Leibeswand wenigstens im mittleren Teile des Embryo zu einer gewissen Zeit nur aus sechs Längsreihen großer Zellen gebildet schien und konnte beobachten, wie nach einigen Veränderungen in deren Gruppierung ihre sämtlichen Kerne zu je drei Längsreihen in die seitliche Region des werdenden Wurmes gelangten. Diese stets typisch wiederkehrende Anordnung der Ectodermkerne fesselte mich zuerst sehr und war durchaus dazu angetan, Gedanken in mir wachzurufen über das Verhältnis der Seitenlinien zum Ectoderm, die mir nicht unwichtig erschienen. Fanden sich doch auch in den Seitenfeldern des erwachsenen Tieres große Kerne, und zwar auf Querschnitten meist gleichzeitig einer in dessen ventraler und einer in der dorsalen Hälfte. Es stellen also auch dann noch diese großen Kerne in ihrer Gesamtheit einfache Längsreihen dar (jedoch, wie mir schien, nur zwei jederseits). Dabei konnte ich sonst in der Subcuticula nirgends eine Spur von einem Kerne nachweisen.

Da jedoch meines Wissens weder von den Embryonen einer andern Art gleiche Beobachtungen vorliegen, noch mir damals über

das Vorkommen von Kernen oder Kernreihen in den Seitenfeldern der Nematoden Angaben in die Hände gefallen waren, meinte ich zunächst nicht an eine allgemeine Bedeutung der von mir hier besprochenen Verhältnisse glauben zu dürfen. Ich ließ daher die ganze Sache eine Zeitlang liegen. Stellten sich der Ausführung doch auch allerlei technische Schwierigkeiten entgegen, die besonders aus der Kleinheit des Objektes entsprangen. Anderseits erschien mir, wenn er einmal ausgesprochen werden sollte, für diesen Gedankengang eine möglichst breite Basierung, und dafür wiederum ein bedeutender Aufwand von Zeit und Arbeit erforderlich, die ich meinen medizinischen Studien nicht glaubte entziehen zu können.

Immerhin habe ich die Angelegenheit nicht aus den Augen verloren und mich in der Literatur nach einschlägigen Mitteilungen umgesehen.

Dabei war es zuerst NASSONOW, der den Wunsch, die Nematodenstudien fortzusetzen, in mir wieder lebendig machte. Er hat in seiner Arbeit von 1897 nach BRAUNS Referat im Centralblatt f. Bact. u. Paras. I. Abt. Bd. XXV festgestellt, daß die Matrix der Cuticula bei Oxyuris flagellum auf dem Querschnitt aus acht Zellen zusammengesetzt ist, von denen in den vorderen zwei Dritteln des Körpers durch die Muskulatur je drei in die Seitenfelder zusammengedrängt werden. Besonders aber waren es die schönen Arbeiten von Jäger-SKIÖLD 1894 und GOLDSCHMIDT 1903, die mich eindrücklich auf den großzelligen Bau der Nematoden hinwiesen, der mit meiner Vermutung so sehr gut in Einklang stand. Dabei führten mich vor allem die Darstellungen des ersteren von Querschnitten durch Ascaris clavata und rotundata zu meinen Beobachtungen an Cucullanus zurück. So habe ich der Versuchung nicht länger Widerstand leisten können, diesem von meinem jetzigen Studium etwas abseits gelegenen Gebiete Zeit und Arbeit wieder zuzuwenden.

Wenn es sich, wie bei der Frage nach Herkunft, Bedeutung und gegenseitigem Verhältnis von Subcuticula und Seitenlinien um prinzipielle Dinge handelt, so ist anzunehmen, daß unter so ähnlichen Formen, wie es die meisten Nematoden sind, was für die eine, auch ebensogut für alle gilt. Es ergeben sich demnach zwei Wege zur Lösung unsrer Aufgabe. Entweder sind die oben genannten Fragen für eine Art unwiderleglich zu beantworten. Das stößt aber auf erhebliche Schwierigkeiten. Denn es wäre dazu erforderlich, die ganze Entwicklung des betreffenden Nematoden vom Ei bis zum

geschlechtsreifen Tier lückenlos zu verfolgen. Bei der parasitischen Lebensweise und ihrer zum Teil noch recht dunklen Lebensgeschichte dürfte jedoch ein derartiges Unternehmen nicht sehr aussichtsvoll sein.

Der zweite Weg wäre der, die Entwicklung vom Ei bis zum Freiwerden der Larve möglichst vollständig aufzuklären und zu versuchen, an der Hand des genau analysierten Baues derselben den des ausgewachsenen Tieres zu verstehen. Diese Lösung des Problems ist aber besonders dann nicht einwandsfrei, wenn sich zeigt, daß die an einer einzelnen Form gewonnenen Resultate mit der bestehenden Auffassung der Nematodenorganisation und den Beobachtungen, die bisher über die Entwicklung andrer Species gemacht sind, keineswegs übereinstimmen. Denn wenn der Bau der jungen Larve<sup>1</sup> auch in der Hauptsache der für die Nematoden typische ist, so könnten sich in einigen Organen doch noch recht wesentliche Veränderungen, in allen aber beträchtliche Zellvermehrungen abspielen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Im Gegensatz zu SCHNEIDER und v. LINSTOW, unserm bewährtesten Nematodenkenner, werde ich, und möchte das hier gleich vorausschicken, um Mißverständnisse zu vermeiden, jeden aus der Eihülle und aus dem Mutterleibe freien Nematoden als Larven bezeichnen, soweit er natürlich noch nicht die Reife durch das Vorhandensein der äußeren Geschlechtsmerkmale bekundet, und werde demgemäß den Begriff des Embryo auf die Objekte beschränken, die ich noch im mütterlichen Organismus oder in der Eihülle eingeschlossen finde. v. LINstow bezeichnet auch junge Nematoden mit Bohrzahn, also wohl vor der ersten Häutung als Embryonalform. Ich verkenne nicht, daß diese Tiere ihrer anatomischen und histologischen Beschaffenheit nach ohne Grenze in die von Eihülle oder Uterus umschlossenen Formen übergehen und der Übergang von einer zur andern Lebensweise bis zu einem gewissen Grade sogar ein zufälliger sein mag, während, wohl infolge der ersten Häutung, oft deutliche Unterschiede zwischen solchen Embryonalformen und älteren Larven bestehen. Aber ich finde die betreffenden Ausdrücke sonst in der Zoologie überall in dem von mir gewünschten Sinne verwertet. Wird doch kein Entomologe die jungen Räupchen einer Aglia tau Embryonen nennen, weil sich ihr Aussehen im späteren Leben auffällig ändert, während doch auf dem letzten Stadium im Ei das Tierchen fast genau so ausgesehen haben muß, wie in den ersten Tagen seines freien Lebens. Selbst das Wort Embryonalform scheint mir dem gegenüber nur geeignet Mißverständnisse herbeizuführen. Auch erscheint sie mir um so bedeutungsloser, als es uns doch nicht möglich ist für jedes Stadium zwischen zwei Häutungen einen besonderen Namen zu finden, so daß also trotzdem, gerade wie bei Insekten ohne vollständige Metamorphose, das Wort Larve außerordentlich verschiedenartige Zustände in sich begreift.

<sup>2</sup> Es ist eine merkwürdige Tatsache, daß in der postembryonalen Entwicklung bei den Polymyariern eine recht bedeutende Zellvermehrung statthat, es aber trotzdem sehr selten gelingt, irgendwo außerhalb der Geschlechtsorgane eine

Bedenken wir nun, daß die Entwicklung des *Cucullanus*, wenn ich auch schon in obiger Arbeit glaubte die Vermutung aussprechen zu dürfen, daß sich Übergänge finden würden, doch nach unsrer bisherigen Kenntnis von den Nematoden ziemlich vereinzelt dasteht, so erscheint es von vornherein nicht als ausgeschlossen, daß in der Entwicklung dieser Form Vorgänge zusammengezogen sein könnten, die sich, wenn überhaupt bei allen Nematoden, doch bei den übrigen erst viel später und in andrer Art vollziehen. Oder es könnte gar der eigentümliche Gastrulationsmechanismus (l. c. S. 43 ff.) ebenso eigenartige Verhältnisse notwendig gemacht haben, die erst durch spätere Entwicklungsvorgänge wieder rückgängig würden.

Die in der mangelnden Kenntnis letzterer bestehende Lücke in der Beweisführung muß also gedeckt werden durch den Versuch, zu zeigen, daß die Verhältnisse, wie sie bei den übrigen Nematoden gefunden werden, sehr wohl mit den Resultaten übereinstimmen, die aus der Entwicklungsgeschichte einer einzelnen Form gewonnen wurden, daß aber anderseits auch die Ontogenie, selbst bei Arten, bei denen sie auf den ersten Blick unähnlich der bei *Cucullanus elegans* zu verlaufen scheint, doch wenigstens bei genauer Betrachtung nichts enthält, was uns zur Annahme einer prinzipiellen Abweichung zwingen könnte.

Es gliedert sich demgemäß die Arbeit in 1) den vergleichend embryologischen und 2) den vergleichend histiologischen Teil, denen unter Umständen noch eine Untersuchung über die histiologischen Vorgänge während der Häutung anzuschließen wäre.

Da nun die embryologische Untersuchung möglichst vieler verschiedener Nematoden ein ins Ungemessene gehendes Unternehmen wäre, soweit man doch die Sache so gründlich betreiben wollte, daß etwas Wissenschaftliches dabei herauskommt, so sah ich mich genötigt, die Zahl der in Betracht kommenden Arten nach bestimmten Gesichtspunkten einzuschränken.

Zellteilung nachzuweisen. So liegt és vielleicht nicht zu fern, wenn man bedenkt, wie die Gesamtorganisation doch schon vor der ersten Häutung eine nahezu typische ist, durch diese Einrichtung das Wachstum aber zu einem periodischen gestaltet wird, anzunehmen, daß auch die Zellteilung zu dem Häutungsprozeß, sei es in allen, sei es nur in einigen Organen, in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis steht. Dabei könnten die Teilungsvorgänge zeitlich regellos auf die Häutungspausen verteilt sein, oder sie könnten sich zusammendrängen, in die Zeit nach, während oder vor der Häutung. Letzteres besonders will mir nicht unwahrscheinlich erscheinen, doch fehlen einschlägige Beobachtungen.

703

## Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

Zunächst war hier eine rein praktische Rücksicht maßgebend. Da Ovi- und Viviparität bei den Nematoden durch so vielfache Übergänge verbunden sind, oft auch in derselben Gattung in dieser Beziehung die größten Abweichungen vorkommen und im wesentlichen durch die Anforderungen der Umgebung bedingt zu sein scheinen, endlich auch die Entwicklung der Eier meist ungestört fortschreitet, wenn auch ihre Entleerung aus dem Uterus zur normalen Zeit nicht zustande kommt, so war anzunehmen, daß sich zwischen beiden Entwicklungsarten morphologisch irgendwie bedeutende Unterschiede nicht finden würden und man sich daher die außerordentliche Erleichterung machen dürfe, die für das Sammeln des Materials und die Anfertigung der Totalpräparate darin besteht, daß man nur mit viviparen Formen arbeitet.

Wichtiger war der zweite Gesichtspunkt, die Notwendigkeit von möglichst verschiedenen Gruppen Material zu untersuchen. Immerhin habe ich es vorgezogen, einige anscheinend stark divergente Gruppen (Trichotracheliden, Gordiiden, Echinorhynchen) von Anfang an aus dem Rahmen unsrer Studie auszuschließen, und mich vorläufig auf die große Menge der typisch gebauten Nematoden zu beschränken.

Um nun dieser Anforderung gerecht zu werden, habe ich mich an das SCHNEIDERsche System gehalten, bei dem ich natürlich die Holomyarier nicht als besondere Hauptgruppe, sondern als im wesentlichen zu den Polymyariern gehörig betrachten mußte. Es blieben also als Hauptgruppen die letzteren und die Meromyarier. Für jene hatte ich bereits in *Cucullanus elegans* ein günstiges Objekt in Händen, für diese suchte ich anfangs *Oxyuris spirotheca* zu erhalten, die nach GALEBS Untersuchungen (1878) vivipar ist. Da mir dies nicht gelang, benutzte ich den häufigen *Nematoxys ornatus*.

Nach den Angaben von RADKEWITSCH über die Oxyuren der Blatta (1872) glaubte ich annehmen zu dürfen, daß Entwicklung in dieser Gattung mit der des *Cucullanus* manche Ähnlichkeit biete. Ich war daher angenehm überrascht, dies auch bei *Nematoxys ornatus* so zu finden. Da aber gerade in diesen Punkten beide Formen von den bisher meist untersuchten abzuweichen schienen, so war es notwendig, auch wenigstens eine der letzteren heranzuziehen, womit ein weiterer Gesichtspunkt für die Auswahl des Materials gegeben war.

Auch hier wären wieder poly- und meromyare Formen zu untersuchen gewesen. Unter letzteren wurde *Rhabdonema nigrovenosum* gewählt, einmal als eine der meist untersuchten Arten, dann aber

auch, weil sie, wie mir aus der Arbeit von NEUHAUS, die ich hier im zoologischen Institut entstehen sah, bekannt war, aus den Fröschen hiesiger Gegend leicht in reichlicher Zahl erhältlich ist.

Es hätte nun am nächsten gelegen unter den Ascariden eine der bereits viel untersuchten Formen: megalocephala oder lumbricoides zu wählen. Da mir jedoch durch Zufall von Pseudalius-Arten reichlich Material zur Verfügung stand, so habe ich mich entschlossen für unsre Untersuchung Pseudalius minor als vierte Form heranzuziehen. Diese Form zeigt einmal, wenigstens am Totalpräparat, die bei Cucullanus so deutlichen Erscheinungen nur in so wenig auffälliger Weise, daß man sie kennen muß, um auf sie aufmerksam zu werden. Zweitens erschien der beträchtliche Abstand diese Art von Cucullanus elegans im System sie zu empfehlen. Allerdings zeigt die Seitenlinie jener großen Ascariden Abweichungen von dem bei den Nematoden gewöhnlichen Bau und es bildet die Übergehung dieser Objekte daher eine gewisse Lücke, doch dürfte gerade der Umstand, daß hier auch prinzipiell noch eine Aufgabe zu lösen ist, noch Bearbeiter anlocken, zumal Materialschwierigkeiten kaum entstehen können.

Für unsre Arbeit ergibt sich demnach die folgende Disposition:

- A. Embryologische Untersuchungen.
  - I. Beobachtungen.
    - 1) Polymyarier.
      - a. *Cucullanus elegans*: Genitalanlage, Entoderm, Stomatodäum und Proctodäum, das übrige Ectoderm und Mesoderm (die Anlage des Nervensystems und der Sinnesorgane [Papillen] wird dabei nicht berücksichtigt werden).
      - b. *Pseudalius minor*: Die Organe in derselben Reihenfolge wie bei *Cucullanus*.
    - 2) Meromyarier.
      - a. Nematoxys ornatus: Die Organsysteme in der Reihenfolge wie unter 1a.

b. *Rhabdonema nigrovenosum*: Die Organe wie unter 1a. II. Theoretische Erörterungen.

- 1) Bezüglich der morphologischen Hauptphasen Blastula, Gastrula usw.
- 2) Über die Gesetzmäßigkeit in Einzelheiten der Nematodenentwicklung.
- 3) Über die Rhabditis-Larve.

# B. Vergleichend-histologischer Teil.

Die nähere Gliederung dieses Abschnittes kann ich noch nicht angeben, da ich nicht weiß, wie weit mir bei seiner Vollendung Material zur Verfügung stehen wird. Die Disposition wird später dem Abschnitte vorausgeschickt werden.

Ehe ich nun zur Ausführung des soeben mitgeteilten Planes schreite, möchte ich noch die angenehme Pflicht des Dankes zwei Herren gegenüber erfüllen, deren gütige Unterstützung mir die Möglichkeit der Durchführung dieser Arbeit gab, in erster Linie Herrn Professor SEELIGER, der mir in ausgedehntem Maße die Hilfsmittel des Zoologischen Institutes zur Verfügung gestellt, und mich auch sonst in allen Schwierigkeiten, welcher Art sie auch sein mochten, aufs freundlichste unterstützt hat, und Herrn Professor PFEIFFER dessen Güte ich die Erlaubnis zu ausgiebiger Benutzung der optischen Instrumente im hiesigen Hygienischen Institut, sowie manche Förderung bei der Beschaffung des Materials danke.

Auch sonst habe ich bei der Arbeit, die so viel verschiedenes Material beanspruchte, die Güte vieler mir näher oder ferner stehender Herren in Anspruch nehmen müssen, und ich möchte ihnen allen an dieser Stelle nur ganz im allgemeinen für das liebenswürdige Entgegenkommen danken, das meine oft nicht ganz bescheidenen Ansprüche auch außerhalb meines engeren Vaterlandes gefunden haben.

# A. Embryologische Untersuchungen.

Über die Entwicklungsgeschichte der Nematoden liegt uns bereits eine große Zahl von Arbeiten vor, so daß ich mich bei dem Versuch, eine Übersicht unsrer bisherigen Kenntnisse und der noch bestehenden Streitfragen zu geben, auf die wichtigsten beschränken muß. Hat doch unsre Gruppe schon in den ersten Zeiten, als man anfing die Ontogenese der Wirbellosen zu erforschen, die Beobachter angezogen, einerseits wohl weil von ihr Material stets leicht zu erhalten war, doch sicher nicht weniger der Vorteile wegen, welche letzteres der Untersuchung bot. Die Möglichkeit, an demselben Ei eine Reihe von Stadien zu verfolgen, war sicher ein solcher, mindestens ebensosehr wird aber in jener Zeit der wenig ausgebildeten Technik die außerordentliche Durchsichtigkeit der Objekte ins Gewicht gefallen sein.

So kann es uns nicht wundern, wenn an unsern Tieren und ihrer Entwicklung die Lösung von ontogenetischen Problemen der allgemeinsten Bedeutung versucht wurde. So interessant es nun auch

sein mag, jene Schriften zu studieren, in denen auf dem Gebiete der Nematoden die Kämpfe um Fragen, wie das Verschwinden des Keimbläschens und die Bedeutung der Furchungszellen und der hellen Flecke in ihnen von den damaligen Führern der Wissenschaft ausgefochten wurden, so sind es doch gerade die Dinge, die in ihren Werken, in die kleinsten Einzelheiten verfolgt, die große Menge der Blätter einnehmen, nicht die uns hier interessieren, sondern die oft nur spärlichen Mitteilungen, die, ohne allgemeine Bedeutung zu beanspruchen, sich speziell auf die Entwicklung der Nematoden beziehen.

Derartige Angaben finden wir bereits bei BAGGE »de Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae evolutione dissertatio« 1841<sup>1</sup>, die, daß von den beiden ersten Furchungskugeln, die oft von ungleicher Größe sind, die eine weit mehr Nahrungsdotter enthält als die andre, und daß sich erstere dann vor der dunkleren teilt, so daß auf das zweizellige<sup>2</sup> ein drei- und dann ein vierzelliges Stadium folgt. Die weitere Furchung führt zu einem eiförmigen Zellhaufen, aus dem sich durch Streckung der Wurmkörper entwickelt, wobei Kopf und Schwanzende sich immer näher zusammenbiegen.

KÖLLIKER bestätigt in seinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere 1843 diese Angaben für Ascaris dentata im wesentlichen, bringt aber für Cucullanus elegans eine merkwürdige Anschauung vor. Nachdem er sehr richtig beschreibt, wie der Klumpen der Embryonalzellen immer mehr seine Kugelgestalt verliert und »in der Richtung der Querachse glatt« wird, fährt er fort: »Von diesem Stadium bis zu dem nächstbeobachteten, wo der Embryo deutlich in gewundener Lage erkannt werden konnte, habe ich keine Übergänge getroffen, und ich sehe mich daher zu der Annahme bewogen, daß der Haufen der Embryonalzellen auf einmal in den spiralig gewundenen Embryo zerfällt.

REICHERT bestätigt BAGGES Angaben ebenfalls für junge Stadien

<sup>2</sup> Ich verwende des bequemeren Ausdruckes halber schon hier die Bezeichnungen Furchungskugeln und -zellen promiscue, sowie Kern im jetzigen Sinne, bin mir aber wohl bewußt, den jener Autoren damit nicht zu treffen.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Leider lagen mir die Abbildungen des Verfassers nicht vor. so daß ich nicht mitteilen kann, was derselbe sonst noch geschen, aber nicht besprochen hat. Welche der Arten aus dem Mastdarm unsrer Batrachier mit Ascaris acuminata gemeint ist, kann ich nicht sagen, da die beiden RUDOLPHIschen Arten Ascaris acuminata und brevicaudata, später von DIESING zu brevicaudata zusammengefaßt, Ascaris commutata und Oxyuris ornata erst nach RUDOLPHI von DUJARDIN und DIESING aufgestellt sind.

von Strongylus auricularis, 1846, doch geht diese Arbeit, wie schon ihr Titel: »Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellbildung um Inhaltsportionen« vermuten läßt, auf ältere Entwicklungsstufen nicht ein.

Wie KÖLLIKER für *Cucullanus*, so gibt NELSON, 1852, an, der bereits mehrfach gewundene Embryo von *Ascaris mystax* entstehe direkt durch Zerfallen des Haufens von Furchungszellen, und diese Ansicht hat noch ein ziemlich langes Leben.

Zwar wies schon GABRIEL, 1853, in seiner Dissertation »de Cucullani elegantis vivipari evolutione« nach, daß die wurmförmige Gestalt durch Streckung der embryonalen Zellmasse erreicht werde und bildete mehrere einschlägige Stadien ab, in denen er auch die Darmanlage deutlich hervortreten läßt.

Auch MEISSNER lehrte in seinen Arbeiten über Mermis 1853 und 55 die Bildung des Embryo durch Verlängerung und Zusammenkrümmung des ursprünglich eiförmigen Zellhaufens.

Dennoch gibt SCHNEIDER wieder 1866 in seiner Nematodenmonographie die Darstellung von Kölliker und Nelson. Auch sonst fördert diese übrigens so schöne Arbeit unsre Kenntnis von der Embryonalentwicklung nicht wesentlich. Die Reihenfolge der Zellenzahlen 1, 2, 3, 4, 5, 6 usw. bestätigt sie. Sonst wird nur die fertige junge Larve beschrieben, an der Mitteldarm (bei *Leptodera* und *Pelodera* aus ebenso geformten Zellen wie beim erwachsenen Tier aufgebaut), Enddarm mit After, Oesophagus (im Verhältnis zur Gesamtlänge des Tieres besonders groß) und die Geschlechtsanlage (repräsentiert durch eine ein- oder mehrkernige Zelle) erkannt werden.

LEUCKARTS Resultate, zu denen er auf Grund seiner Studien in früheren Arbeiten gekommen war, wurden 1876, also 10 Jahre nach SCHNEIDER, in dem Buch »Die menschlichen Parasiten« zusammengefaßt. Leider ist auch hier die Embryonalentwicklung etwas zu kurz gekommen. Immerhin ist die Erkenntnis, daß schon, ehe der Embryo mit Streckung und Krümmung beginnt, der Darm als ein solider Strang großer in der Furchung zurückgebliebener Zellen angelegt ist, in dem sich später erst das Lumen ausbildet, sowie die endgültige Beseitigung des Irrtums von der Entstehung des gekrümmten Embryo direkt aus dem Haufen der Blastomeren ein entschiedener Fortschritt. Eine weitere neue Angabe ist die Bildung des Mundes durch Einstülpung am Vorderende.

Wie überall, so hat auch auf unserm Gebiete die Keimblätter-

lehre, mag man von ihrer Berechtigung auch halten wie man will, sehr befruchtend gewirkt.

BÜTSCHLI war 1876, also in demselben Jahr, in dem LEUCKARTS Werk erschien, der erste, der diese Theorie auf die Nematoden anwendete. Nach seiner Arbeit »Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*« rollen sich die Ränder der Placula, die ja bereits KÖLLIKER erkannt hatte, zusammen, einen Spalt zwischen sich offen lassend, und verschmelzen dann bis auf eine an einem Ende des Tieres gelegene Öffnung, die der späteren Mundöffnung entspricht. Die Mesodermanlage soll, ventral schneller, von am Munde gelegenen Blastomeren auswachsen. Außer dem großzelligen Mitteldarm zeichnet BÜTSCHLI auch das Stomatodäum zeitig deutlich ein und führt die Streckung, durch die der Embryo seine Wurmform gewinnt, hauptsächlich auf eine Vergrößerung der Ectodermelemente zurück.

Zwei Jahre später erschienen die Arbeiten von NATANSON über die Embryonalentwicklung von drei Oxyuris-Arten aus Periplaneta und GANIN über die Entwicklung von Pelodera teres. Beide kenne ich leider nur aus dem Referate im XXVIII. Bande dieser Zeitschrift. Nach ihnen bildet sich durch die Furchung eine Morula und dann eine deutliche Blastula. An dieser erkennt GANIN bereits in einer Gruppe von drei bis vier Zellen das spätere Entoderm. Dies sondert sich vom Ectoderm, indem sich an der Bauchfläche eine Verdickung und dann eine leichte Einstülpung nach der Furchungshöhle zu ausbildet (Gastrulation). Nachdem sich dann das Ectoderm vom Entoderm abgehoben hat, wird die Bauchfläche wieder eben. Seitlich vom Entoderm sondert sich das Mesoderm als zwei längliche Massen. Aus ersterem gehen Mittel- und Vorderdarm hervor. Mund und After bilden sich als Einstülpung. Das Entoderm ist bei Pelodera regelmäßig aus zwei Zellreihen aufgebaut. Über das Nervensystem gibt nur GANIN an, daß sich Anlagen für die Ganglia lateralia als zwei walzenförmige Körper aus einer ventralen Verdickung sondern, am Rücken differenziere sich das Kopfganglion, rings aus dem Ectoderm der Nervenring und aus diesem dann wieder das Ventralganglion. Weiteres erfahren wir über die Organogenese nicht.

Differenzen gegen Bütschli bestehen, wie wir sehen, zahlreich. Von ihnen sind die bezüglich der Mesodermbildung und der Entstehung von Mund und After wohl nicht aus der Verschiedenheit des Materials zu erklären.

Noch weit abweichender gestalten sich die Resultate, zu denen im gleichen Jahre GALEB kam in seiner umfänglichen Arbeit »Orga-

nisation et Développement des Oxyuridés«. Aus einer regelmäßigen Furchung geht eine Morula neben und übereinander gelegener Zellen hervor, die durch eine in ihrer Mitte entstehende und mehr und mehr sich erweiternde Höhle zu einer einschichtigen Zelllage gedehnt wird. Dies Blastoderm wird durch Delamination zweischichtig. Die Höhle wird länger und schmaler, mit ihr der Embryo. Aus dessen innerer Zellschicht bilden sich Muskeln und Längsfelder, indem ein Teil der Elemente sich zu Spindelform streckt, die übrigen untereinander zu einem Syncytium verschmelzen. Die äußere Schicht scheidet über dem anfangs nackten Embryo die Cuticula aus und geht dabei selbst in die couche vaginale über.

Der Darm bildet sich aus zwei an den Enden des Tieres gelegenen Knospen, die sich entgegenwachsen und in der Mitte verschmelzen. Ebenso bildet sich der Geschlechtsapparat, der periphere Teil zuerst, aus einer ventralen Knospe, die einwärts wächst, sich gabelt usw. Diese Angaben weichen völlig von allen vorhergehenden ab, und daß man an dieser Differenz nicht dem Material die Schuld beimessen darf, geht daraus hervor, daß es zum großen Teil dasselbe ist, bei dem NATANSON zu ganz andern Resultaten gekommen ist. Da die Arbeit ohne Einwirkung auf die folgenden Untersucher geblieben und sich nur bei JAMMES an sie einige Anklänge finden, wollen wir sie im folgenden nicht weiter berücksichtigen.

GOETTES Entwicklungsgeschichte von Rhabditis nigrovenosa bringt 1882 viel Neues. Hierher gehört gleich der Versuch die Prospektivität der ersten Embryonalzellen zu erkennen. Es wird nämlich das ganze Entoderm auf die eine Blastomere des zweizelligen Stadiums zurückgeführt, auf Grund einer Genealogie der Furchungskugeln, die beruhend auf der Erkenntnis der stets typischen Zellanordnung und Teilungsvorgänge bei den jüngeren Embryonen, bis zu einem Stadium von über zwölf Zellen fortgeführt wird. Dies dürfte als Anregung zu vielen der späteren Arbeiten besonders wichtig sein. Bei der Gastrulation wird das Entoderm, das eine Urdarmhöhle enthalten soll, durch das Ectoderm überwuchert. Der lange Protostomspalt schließt sich von hinten nach vorn durch Zusammenrücken der Zellen von den Seiten her. Nur die letzte Öffnung am Vorderende wird konzentrisch geschlossen. Das Mesoderm leitet GOETTE von zwei hinten aus dem Entoderm austretenden Urmesoblasten ab, die den Abbildungen nach einem etwa 64 zelligen Stadium angehören. Von ihnen aus wachsen die Mesodermstreifen nach vorn. In denselben differenziert sich dann jederseits eine Urgeschlechtszelle, die sich

später quer teilt. — Aus dem Entoderm wird Mittel- und Vorderdarm, der After entsteht durch Auseinanderrücken von Zellen des Ectoderm, das auch Mund und Schlund bildet durch Einstülpung an der Stelle des Blastoporusschlusses. Während Bütschli die Krümmung des Embryo auf Zellenwachstum zurückführte, wird sie nach GOETTE durch Zellvermehrung im Ectoderm erreicht, das unter Absonderung der Cuticula zur Hypodermis wird. Das definitive Schicksal des Mesoderms, das sich nach und nach überall hin zwischen Ento- und Ectoderm verbreiten soll, wird nicht angegeben.

Die früheren Arbeiten von HALLEZ aus den siebziger Jahren haben wir übergangen, da sie mir nicht zugänglich waren. Um so länger können wir bei seinen »Recherches sur l'Embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes«, die 1885 erschienen, verweilen. Bringt er auch nichts Neues zur Organogenese der Cuticula, Subcuticula, Muskeln und Seitenlinien, so hat er doch die Genealogie jeder einzelnen Blastomere bis zum 24 zelligen Stadium genau verfolgt. Entoderm und Mesoderm, von je zwei Zellen des achtzelligen Stadiums abstammend, wachsen nebeneinander zu Reihen aus. Aus einer Sterroblastula mit schmaler fente blastocoelienne bildet sich bei einigen Formen durch Invagination, bei andern durch Epibolie, die Gastrula. Ihr Urmund hat mit dem definitiven Mund nichts zu tun, sondern schließt sich in der Gegend, wo der Kopfteil in die mittlere Körperregion übergeht. Letztere erhält bei der Streckung des Embryo den größten Teil des Mesoderms und erscheint durch das Ectoderm wie geringelt. Stomatodäum und Proctodäum sind Ectcderm-Einstülpungen, doch geht von dem ersteren der Teil hinter dem Nervenring aus dem Entoderm hervor. Mit dem Stomatodäum wird auch das Material für den Nervenring eingestülpt.

So weist diese Arbeit betreffend des Urmundschlusses und der Entstehung des Mesoderms Differenzen von der GOETTES auf, während sich die älteren Angaben von NATANSON und GANIN, die ja eine Zellgenealogie noch nicht versuchten, ganz wohl mit den Resultaten von HALLEZ in Einklang befinden.

STRUBELLS »Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Rübennematoden« 1888 folgen ganz GOETTE, nur, daß er bei seinem Objekt die Blastomerenanordnung in den ersten Furchungsstadien nicht so konstant findet, und das Proctodäum als eine Einstülpung des Ectoderm ansieht. Die nicht weniger schematischen Abbildungen entsprechen ebenfalls fast genau denen GOETTES.

An diesen schließt sich auch WANDOLLEK 1892 mit seiner Unter-

suchung »Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus« im wesentlichen an, kommt aber über ihn und HALLEZ beim Studium der Furchung insofern hinaus, als er die Orientierung der ersten Stadien bis zum achtzelligen richtig gibt, also GOETTES Entodermzellen als Ectodermanlage erkennt und umgekehrt. Auch stellt er die Abstammung der Schwanzzellen vom Entoderm fest, jener Zellen, die seit GOETTE für die Orientierung eine so große Rolle spielten. Ferner konnte er GOETTES Urdarmhöhle nicht finden und leitet mit STRUBELL den Enddarm vom Ectoderm ab. Hervorgehoben zu werden verdient die Auffassung der Seitenfelder als Reihen vergrößerter Ectodermzellen, und daß vom Mesoderm, das er eine Zeitlang auf dem Querschnitt rinnenförmig angeordnet findet, die Muskulatur der Leibeswand, des Anus, der Geschlechtsorgane, vielleicht auch die drüsigen Organe des Enddarmes abstammen sollen.

In demselben Jahre treffen wir eine zweite bedeutende Nematodenarbeit, über Bradynema rigidum, mit der zur Strassen dies von ihm so erfolgreich durchforschte Gebiet betritt. Sie schwimmt nicht mehr im Fahrwasser GOETTES. Allerdings bestätigt er dessen Angaben, insoweit auch er die ersten Entwicklungsstadien konstant mit derselben Zellanordnung findet, so daß er sogar bereits zu der Ansicht kommt, daß das achtzellige Stadium in der von ihm und den Früheren beobachteten Form wohl allen Nematoden gemeinsam sei. Der letzte Verschluß des Urmundes fällt mit der Stelle des späteren Porus excretorius zusammen, also ungefähr dorthin, wo ihn HALLEZ fand. Er hat also mit dem Stomatodäum nichts zu tun. Dies bildet sich, wie auch das Proctodäum aus dem Mesoderm. Das Ectoderm, von dem sich bei jungen Larven noch plattgedrückte Kerne nachweisen lassen, geht später ganz in der Cuticulabildung auf. Subcuticula, Seitenlinien und Muskeln sind mesodermal. Die Anlage der Geschlechtsorgane findet zur Strassen erst auf viel älteren Stadien als die um GOETTE, und zwar als eine unpaare, mediale Gruppe von wenigen Zellen auf der Ventralseite des Darmes.

Mit der Arbeit desselben Jahres von BOVERI und den bald folgenden von ZUR STRASSEN (1894), ZOJA (1896), ZIEGLER (1895), SPEMANN (1885) und BOVERI (1899) erhalten wir endlich auf Grund sorgfältiger Beobachtungen bezüglich der ersten Entwicklungsstadien festen Grund unter den Füßen. Diese Arbeiten stellen den exakten Ausbau der nach und nach durch GOETTE, HALLEZ und andre erworbenen Kenntnisse über die Zellgruppierung der ersten Furchungsstadien und die Anordnung und Bedeutung der großen Zellfamilien dar. Das gemein-Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXXXI Bd. 46

same Resultat dieser Arbeiten ist, daß durch eine wohl für alle Nematoden bis ins Detail typische Furchung sich aus der Reihe der Propagationszellen ein somatisches Element nach dem andern abspaltet, um einer Zellfamilie von gesetzmäßiger Zahl der Elemente, bestimmter Anordnung und wahrscheinlich auch Prospektivität die Entstehung zu geben. Nur aus der zweiten somatischen Zelle gehen noch verschiedene Familien hervor. Für die Art dieser Abzweigung bei *Cucullanus elegans* gebe ich unten ein Schema, wie es BOVERI für Ascaris megalocephala gibt.



Für Cucullanus elegans konnte ich 1903 nachweisen, daß bei ihm die Verhältnisse genau ebenso liegen wie bei den übrigen Nematoden, auch ist es mir gelungen, die Zellgenealogie noch etwas weiter zu erkennen. Seit BOVERIS und ZUR STRASSENS Arbeiten besitzen wir also eine genaue Kenntnis von Zahl und Anordnung der Zellelemente am Nematodenembryo bis zu der Zeit, die ersterer für das Ende der Gastrulation hält. Ich will hier kurz die betreffenden Daten für den Ascaris-Embryo geben (im Anschluß an BOVERI 1899).

Derselbe ist ungefähr eiförmig, die Längsachse entspricht der des zukünftigen Wurmes, die Dorsoventralachse ist etwas verkürzt. Am Hinterende wird die sonst gleichmäßige Rundung gestört durch ein Paar weiter vorragende Zellen, die Schwanzzellen. Das Innere des Körpers wird eingenommen von den Mesoderm- und Entodermzellen. Letzteres füllt als von fast vorn bis hinten verlaufende Masse die mediale Gegend und besteht aus 16 Elementen oder etwas wenigern, wenn noch einige die letzte Teilung nicht vollzogen haben. Das gleiche gilt vom Mesoderm, das, in zwei Wülste getrennt, dem Entoderm seitlich anliegt. Die Hülle äußerer Zellen ist fast geschlossen, bis auf ein kleines Loch etwas vor der Mitte der Ventralseite, wo

713

# Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

die Entodermzellen noch zutage liegen. Diese Öffnung ist vorn und auf beiden Seiten begrenzt von den Stomatodäoblasten, die sich auch gerade im Übergang von 8 zu 16 Elementen befinden. Die hintere Begrenzung wird von der einen der beiden jetzt vorhandenen Propagationszellen gebildet. Die zweite liegt hinter ihr; den größten Teil der Hülle bildet das primäre Ectoderm. Es nimmt auf der Bauchseite die seitlichen und vorderen Teile ein, von denen aus es kontinuierlich die ganze Rückenfläche überzieht, bis auf einen hinteren Ausschnitt, der wie der entsprechende Körperpol, vom sekundären Ectoderm gedeckt wird. Zwischen dasselbe und die Begrenzung der ventralen Lücke legt sich als querer Zellstrang im hintersten Teil der Ventralfläche das tertiäre Ectoderm. Letzteres besteht wohl meist noch aus nur vier Zellen, das sekundäre aus deren 16, das primäre aus 128 oder mehr. Der Rest der Öffnung schließt sich dann durch Zusammenrücken seiner Grenzen, endlich versinken auch die beiden Urgeschlechtszellen ins Innere.

Trotzdem wir so genau über diese Stadien durch einwandfreie Untersuchungen orientiert sind, daß über den Furchungsprozeß in dieser Hinsicht kaum noch eine Tatsache zweifelhaft ist, liegen doch über die weitere Entwicklung, besonders die Auffassung der Gastrulation und die Organogenese betreffend, noch zahlreiche Kontroversen vor.

Ehe wir jedoch, das aufgeklärte Gebiet verlassend, zur Besprechung derselben fortschreiten, möchte ich noch einige Arbeiten aus der gleichen und aus neuerer Zeit erwähnen, die uns kaum wesentlich vorwärts gebracht haben.

In dieselben Jahre wie die eben besprochenen Arbeiten fallen die von TH. LIST »zur Entwicklungsgeschichte des *Pseudalius inflexus«*, 1893 und »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden« 1894. Sie beziehen sich hauptsächlich auf die Furchung, die bei *Pseudalius inflexus* ähnlich wie bei *Cucullanus elegans* verlaufen soll. Daß der Verfasser das Mesoderm von zwei Zellen des 16 zelligen Stadium ableitet ist nicht, wie er meint, eine Übereinstimmung mit GOETTE, dessen Urmesoblasten erst viel später auftreten, und stimmt mit den Angaben BovERIS und der andern ganz überein. Den letzten Verschluß des Protostoms findet er jedoch wie GOETTE am Vorderende des Embryo, wie nach diesem bei *Rhabditis nigrovenosa* soll sich auch bei *Pseudalius* die Gastrulation durch Epibolie infolge ectodermaler Zellvermehrung vollziehen. Das Mesoderm bildet anfangs eine dorsale Rinne, dann eine geschlossene Schicht zwischen Ento- und

<del>1</del>6\*

Ectoderm. Über die Organogenese erfahren wir nur, daß der ganze Darm einschließlich Vorder- und Enddarm entodermalen Ursprungs sein soll.

JAMMES' »recherches sur l'embryogénie et le développement des Nématodes« von 1894 und Contes »contributions à l'embryogénie des Nématodes« von 1902 möchte ich gewissermaßen in eckiger Klammer geben. Sie bezeichnen überall einen Rückschritt. JAMMES leugnet jede Regelmäßigkeit der Furchung und läßt, ohne eine histologische Differenzierung oder eine verschiedene Prospektivität der Furchungskugeln anzuerkennen, aus einem Zellhaufen durch Delamination ein Ectoderm entstehen, das als kubisches Epithel das primäre Entoderm umgibt. In letzterem sondert sich die Mesodermanlage als Hohlcylinder um das sekundäre Entoderm, von dem es bald abrückt. Eine Blastoporusfrage besteht somit überhaupt nicht, ebensowenig Urgeschlechtszellen. Das Mesoderm bildet die Muskulatur, die Seitenlinien sind nur Lücken dieses Keimblattes. Mitteldarm und Bulbus sind entodermal, das Ectoderm bildet Schlund und Enddarm durch Einstülpung, der Rest wird durch Abflachung und Differenzierung seiner Elemente zu einer neuroepithelialen äußeren Körperschicht.

CONTE im Gegensatz findet eine deutliche Blastulahöhle, in die als »initiales« der inneren Organe eine oder mehrere Zellen eingesenkt werden. Über die typischen Zellgruppen weiß er noch nichts, nur über die Urgeschlechtszellen denkt er wie die andern. Das Mesoderm, von einer jener initiales abstammend, bildet Muskulatur und Seitenfelder, ersetzt auch bei den parasitischen Formen den zugrunde gehenden ursprünglichen entodermalen Mitteldarm, während dem primären Vorderdarm dies vom Ectoderm geschieht. So werden die parasitischen Nematoden im Gegensatz zu den freilebenden beinahe Cölomtiere!

Während nun JAMMES' Konstruktion der Nematodenentwicklung wohl schon als überwunden gelten durfte, als sie zu Papier gebracht wurde, so müssen wir doch auf die Streitfrage nach der Natur des definitiven Darmes, um die Conte unser Kontroversrepertoir vermehrt hat, näher eingehen, da meines Wissens gleich alte Embryonalstadien noch von keinem andern Forscher auf Schnitten untersucht sind. Über das Ectoderm ist Conte für einige Formen derselben Meinung wie JAMMES, bei andern sollen dessen Zellen einfach degenerieren, so z. B. bei *Cucullanus elegans*.

Nach diesem Einschiebsel möchte ich nun kurz die Streitfragen

durchgehen, die uns die neueren Arbeiten für die späteren Stadien der Nematodenentwicklung ja noch reichlich gelassen haben und dabei gleich die 1903 erschienene Arbeit von NEUHAUS »die postembryonale Entwicklung von *Rhabditis nigrovenosa*«, besprechen, die sich wesentlich nur mit der Organogenese beschäftigt.

Was zunächst die Gastrulation betrifft, so erscheint mir die Differenz zwischen zur STRASSEN und BOVERI insofern unbedeutend, als die Versenkung von Entoderm, Mesoderm und Geschlechtsanlage in die Tiefe einer kleinzelligen Hülle einen fortlaufenden Vorgang darstellt von dem Augenblick an, wo zur STRASSEN die Gastrulation annimmt, bis zu dem der Bedeckung der Propagationszellen durch die kleinen Blastomeren. Ob man diesen ganzen Prozeß oder nur einen Teil desselben als Gastrulation bezeichnet, will mir nicht wesentlich scheinen.

Der Schluß des Blastoporus erfolgte nach GOETTE, BÜTSCHLI, LIST, STRUBELL, WANDOLLEK am Vorderende, nach HALLEZ an der Grenze des ersten und zweiten Drittels, dem dürfte auch die von zur Srassen für Bradynema angegebene Verschlußstelle am Orte des Nephroporus entsprechen. BOVERI findet den Schluß des Protostoms vor den Urgeschlechtszellen, NEUHAUS über denselben, da er sie nur für Nachzügler der inneren Zellmasse hält, die noch eine Zeitlang im Urmund verweilen. Mir scheint nun wahrscheinlich, daß HALLEZ und zur STRASSEN ihre Angaben auf die Vertiefung beziehen, die im Embryonalleibe bei der Bildung des Stomatodäum entsteht. Für diese konnte ich auch bei Cucullanus die Stelle des letzten Verschlusses am Ende des vordersten Körperdrittels nachweisen. Auf dieselbe Vertiefung dürften sich auch die Angaben derer um GOETTE beziehen, obwohl dieselbe von NEUHAUS für Rhabditis nigrovenosa geleugnet wird. Dabei dürften aber diese Forscher den wirklichen Schluß der Spalte übersehen haben, getäuscht durch die in dieser Zeit auftretende konzentrische Anordnung von Zellen am Vorderende, nämlich der distalen Gruppen der Stomatodäumanlage. Auf welchen Prozeß die älteren Angaben von GANIN und NATANSON zu beziehen sind, den Urmundverschluß nach HALLEZ oder nach BOVERI, wage ich nicht zu entscheiden.

Zur Erklärung dieser Differenz wird zu untersuchen sein, ob der Prozeß der Spaltbildung eine kontinuierliche Fortsetzung jenes ersten Prozesses darstellt, wie ich das für *Cucullanus elegans* bereits glaube dargetan zu haben, oder ob beides verschiedene, voneinander unabhängige Vorgänge sind.

Damit können wir auch die Frage nach dem Verhältnis des Blastoporus zu den Körperöffnungen als dahin entschieden ansehen, daß ein Zusammenhang weder mit dem Mund noch mit dem After besteht.

Als aufgeklärt, und zwar im Sinne BOVERIS gegen GOETTE und seine Nachfolger ist ferner zu betrachten die Entstehung der Geschlechtsanlage aus den Urgeschlechtszellen  $P_4$  bzw.  $P_5$  (auf diese Differenz zwischen BOVERI und ZUR STRASSEN kommt hier nichts an), die sich beim neugeborenen Wurme als eine wenig zellige ventrale Anlage wiederfinden. Damit stimmen auch die ältesten Angaben von SCHNEIDER und LEUCKART überein.

Fast unbestritten ist die Bildung des Mitteldarmes aus dem Entoderm. Nur CONTE läßt bei den parasitischen Formen dies Organ in seiner definitiven Gestalt aus dem Mesoderm hervorgehen.

Strittig dagegen sind Vorder- und Enddarm. Während in betreff des ersteren fast alle älteren Autoren darin übereinstimmen, daß er teilweise aus dem inneren, teilweise (im vorderen Teil) aus dem äußeren Keimblatt hervorgehe, eine Anschauung, die noch HALLEZ teilt, läßt GOETTE nur den Mund ectodermal sein. Ihm schließt sich ZUR STRASSEN an, insofern auch er das Stomatodäum für einheitlichen Ursprungs hält, doch nicht ento-, sondern mesodermalen, wenigstens noch 1894. Dem gegenüber haben die an Boveri anschließenden Arbeiten wahrscheinlich gemacht, und unter ihnen befindet sich auch zur Strassen mit zwei Publikationen, daß eine bestimmte Zellfamilie  $(st \text{ und } \sigma r)$ , die man glaubte als ectodermal ansprechen zu dürfen, den Hauptanteil an der Stomatodäumanlage habe; wenn sie auch nach BOVERI noch durch Elemente des primären Ectoderms dabei unterstützt werden. Letzterem tritt NEUHAUS entgegen, wenn er auch sonst glaubt, die Resultate BOVERIS für Rhabditis nigrovenosa bestätigen zu können.

Was das Proctodäum betrifft, so finden wir dasselbe bei BÜTSCHLI, GOETTE und LIST unter den Bildungen des Entoderm, während die älteren Autoren nur des Anus erwähnen, der als ectodermale Einstülpung entstehe. Letzteren läßt GOETTE einfach als einen Spalt zwischen den Ectodermzellen auftreten. Von ihm weichen aber gerade hier STRUBELL und WANDOLLEK ab, die den ganzen Enddarm, wie bereits vorher HALLEZ getan hatte, als Derivat des äußeren Keimblattes ansprechen. Endlich spricht sich zur STRASSEN für einen mesodermalen Ursprung aus und hierin schließt sich ihm NEUHAUS an. So streiten sich alle drei Keimblätter um diesen Körperteil.

717

## Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

Wir kommen nun zu dem Organsysteme, dessen mesodermale Natur unbestritten ist, der Muskulatur. Wie sich aber diese Umbildung, durch die Streckung der einzelnen Elemente, vollzieht, sagen uns nur GALEB und NEUHAUS. Doch sind auch deren Angaben nur sehr kurz.

Die Seitenfelder gehören dagegen wieder zu den viel umstrittenen Dingen. GALEB, der sie zuerst berücksichtigt, hält sie, wie zur SRASSEN, für mesodermal. Dagegen erklärt sie WANDOLLEK für ectodermal, letzterem stimmt JAMMES, ersterem CONTE bei. NEUHAUS gibt über diesen Punkt nichts. Die von andrer Seite aus der Histologie gezogenen Schlüsse über die Natur der Seitenfelder können uns hier nicht interessieren.

Als sicher ectodermal würde man wohl nach übereinstimmender Ansicht aller die Subcuticula halten dürfen, nur zur Strassen hat sich 1894 für deren mesodermale Abkunft ausgesprochen.

So bleibt als unbestrittenes Derivat des Ectoderms nur die Cuticula und das Nervensystem. Von ersterer ist weiter nichts zu bemerken, als daß sie teils als Secretions-, teils als Umwandlungsprodukt der Zellen des äußeren Keimblattes angesehen wird.

Über das Nervensystem wollen wir hier nicht weiter sprechen, da es uns auch weiterhin nicht beschäftigen wird.

Nicht unterrichtet sind wir bisher über die Ontogenese der Enddarmdrüsen, das Excretionsorgan, die büschelförmigen Zellen, der als Lippen-, Hals- und Schwanzpapillen unterschiedenen Sinnesorgane, endlich auch nicht über das Verhältnis der Oesophagusdrüsen zu diesem Darmabschnitt.

Die äußeren Geschlechtsorgane brauchen wir hier nicht zu besprechen, da ihre Entstehung erst einer späteren Periode angehört.

# Eigene Beobachtungen.

## A. Cucullanus elegans.

Über das Material ist dem 1903 Gesagten nichts hinzuzufügen. Auch die Methoden sind dieselben geblieben. Neu hinzugekommen ist für Totalpräparate die Anwendung des Goldchlorids auf frisches Material nach APATHY (1893). Dann habe ich auf Anraten von Herrn Professor SEELIGER Objekte, die in Pikrinessigsäure fixiert waren, mit Methylenblau gefärbt und in Glyzerin, das Spuren dieses

Farbstoffes enthielt, aufgehellt. Das Verfahren ergab gute Resultate. Ferner wurde zur Alaunkarminfärbung auch Sublimat und Chromosmiumsäurematerial mit Erfolg herangezogen.

Für Schnitte wurde außer der oben angeführten Methylenblaufärbung noch die nach van GIESON neu verwendet.

# Genitalanlage.

Fangen wir mit der wenigst strittigen Frage an. Wir hatten die Geschlechtsanlage verlassen auf dem Stadium der Fig. 27 l. c. als zweizellige Anlage, ebenso hatten wir sie auf dem Schnitt Fig. 28 c, 29 cgetroffen. Nach vollendeter Gastrulation und, nachdem der Embryo sich bereits so stark gestreckt hat, daß das Kopfende das Schwanzende fast erreicht, finden wir an dieser Stelle, wie Fig. 9 zeigt, vier Zellen, ebenso auf allen späteren Stadien, bis zum Ausschlüpfen der Larve Fig. 10c, 11b usw. Von diesen Zellen sind die mittleren der Viererreihe größer, die terminalen kleiner und kappenförmig. Die Entstehung letzterer aus Zellteilung habe ich nicht beobachtet. Es könnten also auch mesodermale Elemente herangetreten sein, doch ist es zu unwahrscheinlich, daß hier die Verhältnisse anders liegen sollten, als bei andern Nematoden. Deshalb glaube ich, mich unbedenklich den von den übrigen Autoren für diese gemachten Angaben anschließen zu können.

# Mitteldarm.

Wir kommen nun zum Mitteldarm. Wir hatten die Entodermzellen verlassen auf einem Stadium von 16 Zellen (vgl. Angaben und Figuren in meiner Arbeit von 1903). Hier war schon in den letzten Figuren, den Querschnitten 30-33 und dem Längsschnitt Fig. 35, die zweizeilige Anordnung deutlich. Ehe wir jedoch zu weiteren Schnittserien übergehen, wollen wir sehen, was sich an Totalpräparaten erkennen läßt. An Fig. 27 der früheren Arbeit würden sich Fig. 1, 2 und 3 der vorliegenden anschließen. Sie zeigen alle drei etwa gleichalterige Objekte (deren jüngstes Fig. 1), die einem Stadium entsprechen, das dem Alter nach zwischen denen der Schnitte Fig. 31 und 32 (l. c.) steht. Auf der Ventralseite haben sich die großen Ectodermzellen schon fast zusammengeschoben, und zwischen ihnen wird nur noch stellenweise das kleinzellige Material sichtbar, das die Entodermanlage deckt (vgl. Querschnitt 32, l. c.).

Der optische Schnitt durch die Höhe dieser letzteren zeigt uns dieselbe nun beiderseits von einer Reihe kleiner Zellen begleitet.

719

#### Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

Die Zweireihigkeit des Entoderms tritt deutlich hervor. Hierbei sind die Zellen gewissermaßen alternierend geordnet, so daß ihre medianen Grenzen frontal geschnitten, sich als Zickzacklinie darstellen, in deren stumpfen Winkeln sich abwechselnd rechts und links ein Kern findet. Durch dies Verhältnis gehört auch der einen Zellreihe der vorderste Kern, der andern der hinterste an. Eine vorderste und hinterste Zelle ist nicht immer deutlich ausgeprägt.

Freilich sind nicht alle 16 Elemente im optischen Schnitt sichtbar. Entsprechend der aus Fig. 1 und 2 erhellenden Krümmung des Embryo, sind die Zellen in der Mitte desselben am höchsten gelegen, folglich am tiefsten getroffen. So geht die Schnittebene bei den ersten acht durch die Kerne, von da immer höher durch die Zellen, so daß die letzte links nicht mehr im Bilde liegt.

Bei dem vorliegenden Totalpräparat war es aber natürlich leicht, sich von dem Vorhandensein aller 16 Zellen zu überzeugen. Sind doch, wie aus der Fig. 6, 9 usw. leicht ersichtlich und auch schon l. c. von mir betont, die Entodermzellen histologisch deutlich charakterisiert durch die äußerst geringe Färbbarkeit, entsprechend der geringen Menge ihres Plasma, den großen Kern und Nucleolus. Diese stehen an Größe nur wenig hinter denen des Ectoderms zurück, übertreffen dieselben jedoch an Intensität der Färbung. Übrigens läßt sich ebenso leicht konstatieren, daß diese Entodermzellen der Höhe nach nur in einer Schicht angeordnet sind.

In dem Objekt der Fig. 6 konnte ich sie leicht alle wieder auffinden. Das Objekt ist etwas älter als das der Fig. 4 und 5, etwas jünger als das der Fig. 8. Aus der stärkeren Krümmung dieser Embryonen folgt, daß auf demselben optischen Schnitt auch weniger Entodermzellen getroffen sein werden. Wir sehen dementsprechend nur zehn (die Kerne der vordersten und hintersten sind aus andern Schnitten hineinkombiniert, um die Zellen histologisch zu charakterisieren). Daß sich auch hier nicht mehr als 16 Zellen finden, wurde durch genaue Untersuchung festgestellt und entspricht auch dem optischen viel öfter erhältlichen Sagittalschnitt derartiger Präparate, der in zwei verschiedenen Ebenen je eine Reihe acht hoher schmaler Zellen zeigt, die durch geringe Färbbarkeit und die Beschaffenheit ihrer Kerne als Zellen der Mitteldarmanlage charakterisiert sind.

Da der Bogen, den der Embryo bildet, immer stärker wird, die Bauchseite dabei stets nach innen, die Dorsalseite nach außen gekehrt ist, und derselbe sich natürlich der Unterlage möglichst breit auflegt, so wird auf dem nächsten Stadium, Fig. 7, 8 und 9, die Möglichkeit,

einen optischen Frontalschnitt zu erhalten, immer seltener, und ich gebe für dieses Stadium daher nur einen optischen Sagittalschnitt, der uns die eine der bogenförmigen Entodermreihen mit ihren acht Zellen zeigt (Fig. 9). Dieselben sind jetzt schon etwas länger als hoch. Sie zeigen dieselben Kerne wie in den früheren Figuren. Die darunterliegende Reihe besaß ebenfalls acht Zellen, darunter die letzte, von der ein kernloses Stück auf unserem Schnitt sichtbar wird.

Das nächste Stadium wird durch die Fig. 10 und 11 illustriert: 10 gibt das Objekt im allgemeinen dorsoventral orientiert (näheres über die Orientierung s. Figurenerklärung), 11 ein andres auf der Seite liegend. 10c stellt den optischen Schnitt durch die Höhe der Entodermkerne in Objekt 10 dar. Dabei ist zu bemerken, daß wieder in allen Zellen die Kerne gegeben sind. Bei der nicht rein dorsoventralen Orientierung ist es nicht zu verwundern, daß auf der Außenseite mehr dorsalwärts gelegene Partien getroffen sind, also rechts und links vom Entoderm nicht Symmetrie herrscht. Doch über die Verhältnisse dieser Regionen später. - Die Darmzellen selbst sind in der Längsrichtung stärker gestreckt, in der Quere verengt, die Zickzacklinie in der Mediane ist noch deutlich, Kerne und Zellen von der bekannten histologischen Beschaffenheit. Daß man hier von einer vordersten und hintersten Zelle nicht reden kann, ist klar. Die Zellen des vordersten und hintersten Mitteldarmkernes schneiden rechts und links in gleicher Höhe mit den gegenüberliegenden gegen die andern Darmteile ab. Ein Darmlumen ist nicht bemerkbar, doch hat sich gegenüber dem letzten optischen Frontalschnitt eine Veränderung darin eingestellt, daß, wenigstens in den tieferen Partien, das ist in unserer Figur die Innenseite, der Mitteldarm nicht mehr der Leibeswand unmittelbar anliegt.

Letzteres tritt auch auf dem optischen Sagittalschnitt Fig. 11bleidlich deutlich hervor. Derselbe zeigt uns die obere Reihe von acht jetzt schon viel niedrigeren und, wie bemerkt, länger gestreckten Entodermzellen. Die der andern Seite sind rot punktiert eingetragen. Das Alternieren der Kerne tritt auch so recht deutlich hervor. Das Hauptgewicht lege ich aber auf die Tatsache, daß auch jetzt noch die Darmanlage einschichtig bleibt.

Von nun an gebe ich keine plastischen Oberflächenbilder mehr. Fig. 12b zeigt den optischen Frontalschnitt durch die Darm-

anlage eines älteren Stadiums. Wie der ganze Wurm, so sind auch alle seine Organe und Zellen mehr gestreckt. Der Darm ist schmaler,

und seine Lösung von der Leibeswand ist noch weit deutlicher als auf dem vorigen Frontalschnitt ausgesprochen. An Stelle der medianen zickzackförmigen Zellgrenze verläuft jetzt ein geschlängeltes Lumen durch den ganzen mittleren Teil des Wurmes. Wie man durch Verschieben der optischen Ebene feststellen kann, ist dasselbe viel höher als breit; es ist spaltförmig. Gemäß seiner Schlängelung und der Dicke der Zellen ist die Dicke der Wand sehr verschieden, oft außerordentlich unsymmetrisch. Die Zahl und Histologie der Zellen und Kerne ist noch dieselbe wie früher.

Diese Figur ist der letzte optische Durchschnitt. In die folgende Zeichnung, die die Elemente der links oberen und rechts unteren Hälfte der Leibeswand in a und b gibt, sind die Entodermkerne der zugehörigen Darmseite nur rot eingetragen, so daß man sich von ihrer Zahl (16) überzeugen kann. Das Tier hatte sich schon von der Eihülle befreit und war frei im Uterus, bereit, bald auszuschlüpfen.

Ebenso sind in Fig. 16, die ein Stück Leibeswand einer jungen Larve zeigt, die zugehörigen Entodermkerne rot eingetragen, so daß man deren Größe erkennen kann. Auch das Lumen des Darmes ist rot angegeben. Es hat sich auf Kosten der Wanddicke beträchtlich vergrößert, und die Kerne treten demgemäß wieder unmittelbar an die Leibeswand.

Ergänzt werden diese Bilder durch die Zupfpräparate Fig. 17 bis 19.

Fig. 17 zeigt ein Objekt, das ungefähr Fig. 12 entspricht. Gemäß dem zwischen Darm und Leibeswand aufgetretenen Hohlraum ist der Darm verhältnismäßig schmal. Seine Zellen mit den typischen Kernen sind undeutlich abgegrenzt, das Lumen ist bei seiner Schmalheit in der Seitenansicht nicht deutlich.

Fig. 18 gibt die Dorsalansicht von einem freien Darm. Das bereits viel weitere Lumen ist noch geschlängelt, die viel dünneren Wände zeigen die spärlichen, großen, typisch gebauten Kerne, bei denen aber, entsprechend der Wandverdünnung, eine radiäre Abflachung bereits eintritt. Das Lumen enthält einen grobgranuliert erscheinenden Inhalt.

Fig. 19 zeigt ein Stück Darm einer jungen Larve. Wenn auch bei der andersartigen Behandlung dieses Präparates die typische Struktur der Kerne nicht hervortritt, so erweist doch deren Größe, radiäre Abflachung und weitläufige alternierende Stellung (man beachte, daß der Darm nicht nur in einer Ebene gekrümmt, sondern

auch um die Längsachse torquiert ist) die völlige Identität mit dem bisher beobachteten Mitteldarm. Das weite Lumen ist mit einem durch Schrumpfung von den Wänden retrahierten Inhaltscylinder erfüllt.

Ganz dasselbe zeigen die Mikrotomschnitte. Fig. 22, von einem etwas jüngeren Stadium entspricht genau Fig. 3. Die Fig. 35 l. c. gibt einen Sagittalschnitt durch ein wenig älteres Stadium als Fig. 6. (Da der Schnitt nicht genau sagittal von der einen Zellreihe in die andere übertritt, scheint die Zellenzahl größer als acht.) Fig. 27 m zeigt den Frontalschnitt, der in voriger Serie fehlte, durch Stadium Fig. 9. Die Entodermzellen sind in Länge und Quere gleich. Der mittelste Kern liegt schon in der obersten optischen Ebene des Schnittes, die vordersten und hintersten zum Teil unter der untersten.

Die Querschnittbilder zeigen uns die zwei großen Zellen immer nebeneinander und dabei die Ungleichheit beider Seiten, die dem Alter nach in der Reihenfolge der Fig. 25—31 erst zu-, dann abnimmt. In derselben Reihenfolge sehen wir das Lumen entstehen und sich weiten, den Darm seinen Zusammenhang mit der Leibeswand aufgeben und unter Erweiterung wiedergewinnen. Nicht auf allen Präparaten sieht man einen Darmkern (z. B. fehlt derselbe in Fig. 32), manchmal zwei, genau wie es die eigenartige und spärliche Verteilung derselben bedingt (diese kernlosen Strecken fallen besonders bei Verfolgung der Serien auf); überall entspricht der Bau von Kern und Zelle genau den uns bekannten Verhältnissen.

Das Lumen enthält in Fig. 32 eine runde Scheibe, die bei HEIDENHAIN-Färbung tief schwarz ist. Sie entspricht dem Querschnitt durch den geschrumpften Inhaltscylinder der Fig. 19 und dürfte aus Eiweißsubstanz gebildet sein, die der Embryo aus der intrauterinen Flüssigkeit aufgenommen hat. Es kann demgemäß kein Zweifel walten, daß die 16zellige Entodermmasse der sich zusammenrollenden Placula in den definitiven 16zelligen Mitteldarm der *Cucullanus*-Larve und nur in diesen übergeht. Derselbe ist von Anfang an aus zwei Zellreihen, einer rechten und einer linken, aufgebaut, zwischen denen sich das Darmlumen öffnet und mit dem Reifen des Embryo zur Larve zu einem runden Kanal weitet.

Hiermit befinde ich mich im schroffen Gegensatz zu CONTE. Ich glaube aber, daß aus meinen Ausführungen und Figuren ohne weiteres einleuchtet, daß der geringe Plasmagehalt der Entodermzellen auf den jungen Stadien, etwa Fig. 22, die CONTES Fig. 73 entsprechen würde, durchaus nicht der Anfang einer dégénérescence vacuolaire

723

#### Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

ist. Ich muß mich aber doch mit den übrigen Figuren dieses Autors, soweit sie einigermaßen orientiert sind, auseinandersetzen. Daß die Fig. 74 meiner Fig. 29 oder 31 entspricht, wird man vielleicht gleich sehen. Die Fig. 75-78 beziehen sich nun, meiner Meinung nach, alle auf den Oesophagus und zwar trifft man Bilder wie Fig. 75-77 öfter, aber durchaus nicht immer entsprechend dem Funktionszustand im hinteren Teile des Vorderdarmes völlig erwachsener Embryonen. Die Fig. 78 zeigt die typische Kernstellung im vorderen Oesophagus. Die Fig. 79-81 kann ich nicht genau beurteilen, da ich mir nicht die Mühe eines längeren Studiums unorientierter Längsschnitte machen möchte. Doch scheinen mir dieselben teils durch die Stelle des Überganges vom Oesophagus zum Mitteldarm, der letzte (81) nur durch jenen geführt zu sein. Sie sind also weit entfernt, das zu beweisen, was sie sollen. In Fig. 82 weist schon die starke Verjüngung des Wurmes die Zugehörigkeit des Darmstückes zum Oesophagus nach. Daß CONTE ältere Stadien vorgelegen hätten als mir, ergibt sich nirgends aus seiner Arbeit, umgekehrt glaube ich nach derselben annehmen zu dürfen, daß er sich die Mühe des Studiums der kleinen und für Reagentien schwer durchdringlichen jungen Larven nicht gemacht hat.

Was ich im allgemeinen von der CONTESchen Arbeit halte, habe ich schon 1903 gesagt. Ob jemand anders es für nötig halten und Gefallen daran finden wird, die gleichen Resultate desselben Herrn bei andern Nematoden nachzuprüfen, ist mir fraglich.

# Enddarm.

Mit der Besprechung von Vorder- und Enddarm, von denen wir den letzteren vorwegnehmen wollen, kommen wir zu einem schwierigeren Kapitel in der Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus*, zu der Besprechung des kleinzelligen Materials. Es findet sich dasselbe besonders im Vorderende angehäuft, das auf den ersten Blick nur aus solchen Elementen aufgebaut scheint. Den mittleren Körperteil durchzieht es bei jüngeren Stadien als breite, das Entoderm von unten umgreifende Rinne, die sich später in einzelne Längszüge von Zellen auflöst; doch bewahrt der größere Teil die ventrale Lage. Eine zweite Stelle, wo sich kleine Zellen zahlreicher beieinander finden, liegt etwas vor dem Schwanzende in der Aftergegend. Da hier wie vorn die Kerne sehr viel dichter liegen, als in den übrigen Regionen des Embryo, so ist bei der Kleinheit des ganzen Objektes die Durchsichtigkeit und Übersichtlichkeit natürlich stark herabgesetzt.

Das wird einem gründlichen Verständnis der Verhältnisse um so hinderlicher, als auch histologisch hier nicht so deutliche Differenzen der Nuclei zu konstatieren sind, wie z. B. im mittleren Körperabschnitt zwischen Muskel- und Darmkernen (s. u.). So ist es mir denn auch nicht gelungen, mir eine so eingehende Aufklärung, besonders bei jüngeren Stadien, zu verschaffen, wie ich es gewünscht hätte.

Bei den Embryonen der Stadien Fig. 1-3, 4-6, 7-9 nimmt man hinter den letzten Mitteldarmzellen nur eine Anhäufung kleinzelligen Materials wahr, das breit in das der ventralen Rinne übergeht. Ich konnte es von dieser auf Totalpräparaten nur unsicher abgrenzen und auch innerhalb desselben einzelne Organanlagen nicht unterscheiden. Erst auf dem Stadium der Fig. 9 läßt sich an dem auf der Seite liegenden Embryo eine oberste und eine unterste Gruppe erkennen, die in der lateralen Region eng der Leibeswand anliegen (sie sind in Fig. 9 nicht gezeichnet), während der Rest eine mittlere Lage hat und etwa in derselben Ebene, die weiter vorn der Mitteldarm einnimmt, zu finden ist. Er wahrt deutlich den Zusammenhang mit dem ventralen kleinzelligen Material, von dem erstere sich ebenso bestimmt abgegrenzt haben. Näheres über den Aufbau dieser mittleren Gruppe konnte ich am vorliegenden Objekt nicht erkennen, ebensowenig zunächst an Fig. 10, deren optischer Frontalschnitt sie jedoch deutlich getrennt von den beiden lateralen, etwas schwanzwärts verschobenen Gruppen erscheinen läßt. Noch deutlicher wird dies auf Frontalschnitten älterer Stadien (vgl. Fig. 12b). (Es ist dabei zu dieser Figur zu bemerken, daß ein Teil der hintersten Zellen in der Mittelgruppe aus einer tieferen optischen Ebene eingetragen sind. Sie liegen mehr ventral dicht an der Leibeswand.) Während nun gerade der Frontalschnitt es war, der uns die circumanale Zellmasse in drei Hauptgruppen auflöste, gewährt er uns in deren Aufbau nur geringen Einblick. Besonders bringt er uns von der mittleren Gruppe nur ihre beträchtliche dorsoventrale Ausdehnung zum Bewußtsein, läßt aber eine Regel in der Anordnung der Kerne nicht erkennen.

Dies wird anders sobald wir bei einem entsprechend alten Embryo die mittlere Zellgesellschaft im optischen Sagittalschnitt betrachten (Fig. 13d). Hier stellt sich sofort heraus, daß die bedeutende Höhenausdehnung derselben dadurch bedingt ist, daß sie sich wieder aus zwei Untergruppen zusammensetzt. Von diesen liegt die eine, ein sagittal gestellter Rhombus, hinten dorsal, während die übrigen Zellen einen von den letzten Mitteldarmzellen im sanften Bogen zur ventralen Medianlinie verlaufenden Strang darstellen.

Nachdem wir so uns über die Verteilung der Zellen des Hinterendes im allgemeinen orientiert haben, muß nun die nähere Untersuchung der einzelnen Gruppen folgen. Da aber der letztgenannte Strang mit dem kleinzelligen ventralen Material dieser Gegend die enge Berührung aufrecht erhält und daher die typische Anordnung seiner Kerne zu analysieren, auf einige Schwierigkeiten stößt, wollen wir uns erst mit den Kernen der andern drei Gruppen bekannt machen, damit sie uns nachher als gute Vertraute bei der schwierigeren Untersuchung nicht mehr stören.

Fangen wir an mit jenen beiden Gruppen, die uns am auf der Seite liegenden Embryo als oberste und unterste entgegentreten. Sie liegen als zwei symmetrische Kernhaufen, wie bereits gesagt, lateral der Leibeswand an und bestehen aus je fünf Nuclei, die mir stets ungefähr dieselbe Lage zueinander einzunehmen schienen, wie sie in Fig. 20 und 21 abgebildet ist. Sie schließen sich jederseits nach vorn zu an eine Ectodermzelle an, die wir später als  $l_0$  kennen lernen werden und die sich durch besonders dunkle Färbung ihres Plasmas leicht kenntlich macht. Von ihrem oberen Teil zieht eine leicht nach oben konvexe Reihe von drei Kernen schräg nach vorn ventralwärts und endigt mit dem vordersten unpaaren Kern. Die Elemente derselben haben ungefähr gleichen Abstand voneinander.

Die gemeinsame Achse der beiden übrigen ventralen Kerne läuft von etwa der Mitte der großen dunklen Ectodermzelle parallel der oberen Reihe; doch ist jeder Kern mehr oder weniger weit zurückgerückt und steht dem zugehörigen oberen Kerne genähert. Da aber die Kerne nicht alle genau in derselben Sagittalebene stehen, so erscheint ihre Stellung oft etwas anders (vgl. 13*c*). Die Kerne sind klein, nicht sehr dunkel gefärbt, mit feinkörnigem Chromatin und ohne deutlichen Nucleolus. Weder zwischen den kleinen Zellen untereinander, noch zwischen ihnen und der ebenso dunkel gefärbten  $l_0$  konnte ich eine deutliche Grenze erkennen, dagegen setzt sich sonst die ganze stark tingierte Gruppe scharf von ihrer Umgebung ab.

Was die Bedeutung dieser Elemente betrifft, so wird es mir schwer, darüber etwas zu vermuten. Das Wahrscheinlichste ist mir, daß sie dem Nervenapparat der Enddarmgegend zuzurechnen sind.

Nicht anders lautet meine Annahme, betreffend das definitive Schicksal des Zellrhombus, der den dorsoposterioren Teil der mittleren Gruppe bildet. Über seinen Aufbau ist im übrigen nicht viel zu bemerken; er besteht aus vier Kernen, ist sagittal gestellt, wenn

auch die Kerne nicht genau alle in der Medianebene liegen. Er liegt zwischen den beiden oben besprochenen Fünfergruppen über dem After und zwar so, daß die lange Diagonale etwa parallel der Längsachse, die kurze dorsoventral verläuft.

Da die Gruppe gut in sich geschlossen und deutlich von den andern kleinkernigen Zellen getrennt ist, so wird es, wenn man sie einmal kennt, auch nicht schwer, sie auf jüngeren Stadien und bei Embryonen wiederzufinden, die auf dem Rücken oder Bauche liegen. So sehen wir sie in Fig. 12*b* an der typischen Stelle mit roter Farbe eingezeichnet, ebenso ist sie in Fig. 10 und 11 recht wohl kenntlich.

Da, wie bereits oben erwähnt, die Schwierigkeit für die Analyse der jetzt zur Besprechung übrigbleibenden Gruppe in ihrer nahen Beziehung zu den Elementen der ventralen Leibeswand besteht, so werden wir letztere auf eine Strecke auch in den Bereich unserer Betrachtung ziehen müssen und wollen nun zunächst versuchen, diese Partie durch ein Paar fester Punkte zu begrenzen. Bei jedem Präparat der Stadien Fig. 13 usw. fand ich unterhalb der lateralen Fünfergruppe eine langgestreckte kleinkernige Zelle (Muskelzelle? s. u. S. 750). Vor und medial von dieser liegt, ebenfalls typisch, jederseits ein heller Kern mit feinerem Chromatin und ohne deutlichen Nucleolus. Er ist wohl als Ganglienkern zu betrachten. Jene Muskelkerne sollen uns die hintere, das zunächst vordere Paar die vordere Grenze des zu betrachtenden Abschnittes bilden. Zwischen letzteren beiden findet sich ebenso typisch median ein Kern, der histologisch mit den beiden vor den letzten Muskelzellen übereinstimmt.

Die schon speziell genannten eingerechnet, handelt es sich in dieser Gegend um 22 Kerne. Von diesen lassen sich einige leicht und deutlich als zum Enddarm gehörig erweisen. An das Hinterende des Mitteldarmes, dessen Lumen und Wände sich ziemlich plötzlich verengen, schließt sich eine Gruppe von zwei Zellen (Sg, Fig. 12, 13) mit kleinen Kernen und deutlichem Nucleolus. Von ihnen liegt der eine dorsal, der andre ventral. Dann folgen drei Zellen mit größeren Kernen und leidlich deutlichen Nucleolen. Sie bilden ein Dreieck, dessen Spitze dorsalwärts gerichtet ist. Alle fünf Kerne schließen sich auf jungen Stadien (Fig. 13) deutlich zusammen und an den Mitteldarm an, sind auch von den übrigen deutlich getrennt, so daß wir in ihren Zellen sicher den Anfangsteil des Enddarmes vor uns haben. Dieser wird nun nach hinten rasch schmäler. Die sich verjüngende Partie zeigt in unserer Fig. 13, an

deren Hand wir die Verhältnisse nun näher erläutern wollen, zwei Kerne, die ziemlich weit auseinander, der eine rechts, der andre links, stehen (Tg). Es folgen dann fünf Kerne, von denen die beiden am meisten ventralen  $(Aq_2)$  unmittelbar vor und hinter der Afteröffnung stehen, also wohl sicher dem Enddarm zuzurechnen sind. Über ihnen und etwas nach vorn findet sich eine zweite ebensolche Gruppe  $(Aq_1)$ . Beide zeichnen sich durch kleine rundliche Kerne aus. Ich werde sie zusammen als circumanale Vierergruppe bezeichnen. Der fünfte Kern, größer als die vier, will sich nicht einordnen, er liegt der Höhe nach zwischen beiden Gruppen und etwas lateral von ihnen. Außer diesen Kernen finde ich noch fünf nicht besprochene, die ungefähr der ventralen Medianebene angehören. Von ihnen liegen die vordersten vier stets ziemlich dicht, und zwar die des vordersten Paares besonders eng beieinander. Sie sind leicht vom Enddarm zu unterscheiden. Auch der fünfte scheint mir mit demselben nichts mehr zu tun zu haben und ist meist deutlich von ihm getrennt, wenigstens in guten optischen Sagittalschnitten. Die Gesamtheit dieser Kerne kann dem Proctodäum gegenüber etwas mehr nach vorn oder zurück gerückt sein; das trifft auch auf die vorderen und, im geringen Maße, auch auf die hinteren Grenzkerne zu. Wir finden die zwölf dem Enddarm zugerechneten Kerne nun auf allen einschlägigen Präparaten wieder. Dabei zeigt sich bei den ersten beiden Gruppen der Unterschied, daß sie in dem Präparat 13 d dicht beieinander liegen, wie wir sie ja auch auf jüngeren Stadien finden (11). Dagegen sehen wir auf älteren Stadien zwischen beiden eine beträchtliche kernfreie Strecke auftreten, vgl. Fig. 12 b, 20, durch die die Länge des Enddarms beträchtlich vergrößert wird. Die Bedeutung dieser kernfreien Strecke ist mir nicht klar. Eine deutliche Trennung beider Gruppen findet sich jedoch schon auf jüngeren Stadien, wo eine tiefe Furche hinter der Sagittalgruppe steil einschneidet. Von den andern Kernen des Enddarms sind Unterschiede nicht zu bemerken, man findet sie immer in typischer Stellung wieder. Nur der fünfte Kern neben der circumanalen Vierergruppe wechselt dem Proctodäum gegenüber die Stellung ein wenig, ist also wohl schon deshalb letzterem kaum zuzurechnen.

In jüngeren Stadien finden wir diese Verhältnisse zum Teil bereits ganz deutlich, und es ist hier auch der Enddarm deutlicher abgegrenzt (Fig. 11). Es wird hier von elf Zellen ein bogenförmiger Strang zusammengesetzt, das sind die Elemente der sagittalen Zweiergruppe, das Dreieck mit dorsaler Spitze, das transversal gestellte Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, LXXXI. Bd. 47

Paar und, diesem sich hier unmittelbar anschließend, die beiden sagittalen Paare vor dem After. Da sich hier dicht neben diesen der zwölfte der oben beschriebenen Kerne nicht fand, so möchte ich doch annehmen, daß nur oben aufgeführte elf Kerne dem Enddarm angehören, wenn es mir auch nicht gelungen ist, die vorderen ventralen Kerne bis zu unsern Grenzzellen hier bei diesem Objekte genau zu analysieren.

Die beiden letzten Muskelkerne und der vor jedem gelegene größere helle Nucleus, die wir oben beschrieben, finden sich auch hier, doch sind von ihnen nur die beiden in dem Objekt nach oben gelegenen eingetragen.

Bei dem etwas jüngeren Stadium der Fig. 10 ist mir wohl zum Teil infolge der ungünstigeren Lage des Embryo eine vollständige Analyse des eigentlichen Enddarms nicht gelungen.

In dieser Figur und Fig. 11 sind auch die rhombischen Vierergruppen eingetragen.

Gehen wir jetzt zu einigen Schnitten über:

In dem Querschnitt 27 e ist die Richtung so gefallen, daß die Dorsalseite (unten) des Embryo etwas von der ventralen, die linke (auf dem Papier rechts) etwas vor der rechten getroffen ist. Den Ventralkern der Sagittalgruppe enthielt schon der vorige Schnitt (f). 27 e bringt also zunächst dorsal den zweiten Sagittalkern, und mit diesem im Dreieck liegend die Basalkerne der Dreiecksgruppe, den rechten etwas eher als den linken. Die Spitze des Dreiecks finden wir in der letzten optischen Ebene dieses und in der vordersten des nächsten Schnittes. Auf letzterem finden wir auch die letzten ventralen Muskelkerne, also die hintere Grenze der zu besprechenden Region. Vor und dorsal einwärts von ihnen liegt jederseits ein großer Kern ohne deutlichen Nucleolus, uns auch bereits bekannt. Daß die Lagebeziehung desselben zum m-Kern, rechts übertrieben, links kaum ausgeprägt ist, beruht auf der Schnittrichtung. Beide Zellen schmiegen sich dicht an eine sagittale Gruppe an, die ihrerseits mit einer transversalen eine T-Figur bildet. In ihnen haben wir die hinteren Zellen  $A_2$  und  $A_1$  und Tg vor uns. Die andern Zellen  $Ag_1$  und  $A_2$  finden wir im hintersten Teile des voraufgehenden Schnittes, auf gleicher Höhe mit ihnen liegt ferner rechts ein großer wenig färbbarer Kern.

Es dürfte das der unsymmetrische Kern sein, den wir stets auf einer Seite in der Nähe der andern Analkerne fanden. Es fragt sich nun, ob sich auch die übrigen Kerne der ventralen Mittellinie finden lassen. Als ihre vordere Grenze hatten wir die zweiten Muskelzellen

729

#### Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

von hinten angesehen, zwischen denen ein einzelner unpaarer Kern liegt. Zwei solcher Gruppen finden wir nun in Fig. f, von denen die hintere also die gesuchte wäre. Die fraglichen Kerne müßten also, außer dem einen, der zwischen den Muskelzellen liegt, auf Schnitt e zu suchen sein und hier finden sich nun in der Tat, außer den bisher besprochenen, und den Kernen der Leibeswand noch fünf, ein etwa medianer vorderster und jederseits zwei laterale Nuclei. So stimmt diese Schnittfolge recht gut mit dem vorher Erkannten überein, doch würden mir zur Sicherung dieser Resultate über doch immerhin etwas komplizierte Verhältnisse weitere Studien wünschenswert scheinen. Hier möge dies genügen, da die Sache nur mittelbar zu unserm Thema gehört. (Über die gemachten Voraussetzungen in betreff der Bestimmung der Kerne in der Leibeswand und der Muskeln siehe weiter unten.)

Es seien noch rasch zwei Schnitte erwähnt: Fig. 23 zeigt einen Frontalschnitt durch ein mit dem vorigen etwa gleichalteriges Stadium.

Er erhält ganz vorn den ventralen Nucleus der ersten Gruppe, dann die drei Kerne der folgenden. An sie schließt sich programmmäßig das transversal gestellte Zellenpaar an und hinter diesen kleinkernige Elemente. Rechts und links finden sich ein Paar Kerne der symmetrischen Fünfergruppe vor den dunkel tingierten Zellen  $l_0$ . Auch Fig. 24, von einem beinahe erwachsenen Embryo, zeigt deutlich die ersten beiden Gruppen, wenn es mir auch nicht gelungen ist, mich in dem sich anschließenden Schwarm kleiner Kerne zurecht zu finden.

<sup>\*</sup> Handelt es sich nun um die Frage, welche von den oben beschriebenen elf Kernen, die wir dem Enddarm zurechnen müssen, den das Lumen begrenzenden Zellen angehören, also Epithelkerne sind, so müssen wir die Antwort schuldig bleiben, da ein Erkennen der Zellgrenzen durch die Kleinheit des Objektes unmöglich gemacht wurde. Die Ergebnisse, zu denen der Vergleich mit dem erwachsenen Tier führt, dessen Enddarm von zehn Zellen gebildet wird, möchte ich hier nicht vorwegnehmen und nur betonen, daß die circumanale Körperregion aller Objekte dieselbe Anzahl Zellen in typisch derselben Lage aufweist und dieselben, soweit sie sich nachgewiesenermaßen am Aufbau des Enddarmes beteiligen, dies in ganz übereinstimmender Weise tun.

# Oesophagus und Bulbus.

Nicht weniger schwierig als im Hinterende liegen die Verhältnisse im vorderen Teile des Tieres, das wir jetzt mit der Besprechung des

Oesophagus in Angriff nehmen. Wir werden hier wohl gut tun, ebenso wie vielfach bei der Betrachtung des Hinterendes geschehen, von einem weiter entwickelten Stadium, bei dem die Organanlagen schon deutlicher differenziert sind, auszugehen und die einzelnen Zellgruppen bis in immer frühere Stadien zurück zu verfolgen.

Die Schnittserie Fig. 34 zeigt uns das Wichtigste über den Bau des Vorderendes. Der Mund ist ein guerer Spalt, an den sich der Oesophagus mit seinem dreizipfligen Lumen anschließt. Wir wollen den Bau desselben zunächst kurz besprechen. Jägerskiöld (und nach ihm GOLDSCHMIDT und Loos) unterscheidet im Oesophagus des geschlechtsreifen Tieres Flächen- und Kantenkerne. Dieselben finden wir auch hier wieder und zwar, wie genannte Forscher angaben, stets zu Gruppen von drei (oder sechs) Flächenkernen oder von drei Kantenkernen in ungefähr gleicher Höhe. Die Anordnung ist nun die folgende: Auf Schnitt 34 c finden wir über der rechten Fläche bereits einen Kern; er gehört zu der ersten dreizelligen Flächenkerngruppe, die wir in den obersten optischen Ebenen des Schnittes d finden. In den tieferen desselben Schnittes finden wir bereits die nächste Dreiergruppe der Flächenkerne, von der schon auf Schnitt e keine Spur mehr ist. Die Kerne dieser beiden Gruppen sind also verhältnismäßig kurz. Unten auf Schnitt e treffen wir dann den rechten Kern der ersten Kantenkerngruppe, auf dem folgenden die zugehörigen ventralen und linken. Auch diese Nuclei sind also kurz, wenn auch nicht so, wie die vorigen: zeigt doch noch der nächste Schnitt oben Spuren der Kerne.

Das nächste Bild h zeigt die dritte Flächengruppe, aus sechs Nuclei bestehend, von denen die beiden über der rechten und die beiden über der linken Fläche noch auf den folgenden Präparaten deutlich sind. Da sie nun nach vorn etwa gleichzeitig auftraten, so folgt, daß letztere beiden Paare verhältnismäßig lang, jedenfalls beträchtlich länger als das dorsale sind. Die nächste Fig. j bringt uns die zweite Kantenkerngruppe und zwar deren rechtes und ventrales Glied, während das linke sich erst im folgenden Schnitt findet, zugleich mit der vierten (sechszähligen) Flächenkerngruppe. Letztere reicht wieder auf das ganze nächste Präparat, enthält also ebenfalls gestreckte Elemente.

Das nächste Bild zeigt uns im Oesophagus keine Kerne, es ist der letzte Schnitt durch diesen im engeren Sinne, der nächste geht schon durch den Bulbus. Über die Begründung dieser Trennung des Vorderdarmes in zwei Abschnitte weiter unten! Demgemäß besteht

der eigentliche Oesophagus der Larve aus sechs Kanten- und achtzehn Flächenkernen.

Schnitt n, der erste durch den Bulbus, zeigt über den beiden ventralen Flächen, je einen großen Kern, in dem jedoch eine genauere Betrachtung zwei übereinander gelegene erkennen läßt. Über der dorsalen Fläche findet sich ein Kernpaar. Die entsprechenden Paare für die ventralen Flächen zeigt das nächste Bild und unter ihnen abermals je einen Flächenkern, deren wir dorsal in diesem Schnitt einen einzelnen unpaaren erkennen. Die letzten (sechsten) Kerne dieser Gruppen finden sich noch in Schnitt p als je ein Flächenkern in den ventralen Dritteln des Bulbus. Über die eben besprochene Gruppe möchte ich noch hinzufügen, daß die Verhältnisse hier nicht so klar liegen, wie in den andern, so daß mir hier immerhin, besonders an der dorsalen Gruppe, ein Irrtum untergeschlüpft sein könnte, was ich bei dem bisher besprochenen Teile des Oesophagus und den nächsten Gruppen des Bulbus für ausgeschlossen halten zu dürfen glaube.

Gruppen des Bulbus für ausgeschlossen halten zu dürfen glaube. Wie bereits in Fig. 34 p sich andeutet, folgt nun wieder eine Kantenkerngruppe, die im folgenden Schnitt deutlich wird. So ist auch die anschließende Sechser-Gruppe von Flächenkernen, in r erst angedeutet, in s vollkommen.

Es folgt ein fast kernfreier Schnitt. Dann aber drängen sich die Kerne zum Schluß äußerst dicht. Neun Kerne zeigt Fig. 34 u, die sich auf drei Dreiergruppen in drei Ebenen verteilen: die oberste und unterste sind flächen-, die mittlere ist kantenständig (vierte Kantenkerngruppe), von letzterer greift der ventrale, von der untersten alle drei Kerne auf Schnitt v über. Doch finden sich unter dieser Flächengruppe noch zwei weitere von ganz besonders großen Elementen, deren ventrale auf den folgenden Schnitt (w) übergreifen, und an die sich auf demselben noch eine weitere gleiche Trias mittelgroßer Kerne anschließt.

Die nun folgenden Kerne kann man wohl Übergangskerne nennen. Von diesen tritt zuerst ein breiter dorsaler, dann Fig. 34x ein unpaarer ventraler, dann ein unsymmetrischer lateraler und endlich treten noch zwei dorsale auf. Damit ist der Übergang zum Mitteldarm gegeben. Doch ist diese Übergangspartie nicht so sicher analysiert wie die übrigen Teile des Oesophagus.

Ganz dieselben Verhältnisse lassen sich bereits im Stadium II erkennen, doch sind hier natürlich die Kerne alle mehr zusammengeschoben, so daß wir auf einem Schnitte mehrere Gruppen nebeneinander finden. Da ich doch eine genaue Analyse der übrigen

Elemente des Vorderendes zu unterlassen gedenke, so sind von diesem Objekt in Fig. 27 außer einigen ectodermalen Elementen nur die Schnitte durch den Oesophagus gegeben.

Die unterste Ebene jedes Schnittes ist die vorderste. Auf dem ersten Schnitt treffen wir nur zwei große Kerne, die uns erst weiter unten interessieren, ebenso gehören die Kerne des zweiten Schnittes nicht zum Oesophagus. Dagegen finden wir auf Schnitt c drei Kerngruppen. Am weitesten vorn drei Flächenkerne, etwas nach hinten drei weitere (die Gruppen Fk 1 und 2), und endlich die erste Kantenkerngruppe. Beide letztgenannten reichen noch auf Schnitt d, wo sich ihnen die dritten Flächenkerne (sechs an der Zahl) anschließen. Auf dem folgenden liegt vor den sechs Nuclei der vierten Flächendie zweite Kantengruppe. Erstere war, wie wir oben sahen, die letzte des Oesophagus im engeren Sinne.

Der nächste Schnitt zeigt uns entprechend dem kürzeren Bau der Bulbusnuclei, eine so große Zahl derselben, daß schwer dazwischen durchzufinden ist. Liegen doch über den ventralen Flächen allein je drei mittlere Kerne und je ein Kernpaar. Von den einzelnen liegen zwei vor den Paaren, ihnen entspricht dorsal keiner. Sie stellen uns also die Gruppen 5 und 6 dar<sup>1</sup>, während die über allen drei Flächen vorhandenen Paare die siebenten sind. Dann folgen drei Kerne, ebenfalls über jeder Fläche einer, die achte Gruppe (rot), und endlich finden sich noch zweimal drei Kerne angedeutet, die wir im folgenden Schnitt (g) vorn wiederfinden, und von denen in Schnitt fnur die drei Eckkerne (Nr. 3) (rot) eingezeichnet sind. Sie und die nur aus subventralen Elementen aufgebaute Gruppe Fk 9 sind in 27 g voll ausgeführt, ebenso die sechs nach hinten sich anschließenden Nuclei Fk 10. Nur mit der Kontur sind die noch weiter caudalwärts gelegenen Kantenkerne der vierten Gruppe eingetragen, rot endlich die Flächenkerne 11 und 12. Über den Flächen zeigt uns dann der nächste Schnitt die Gruppen 13-15. (Daß sich natürlich die nicht genau hintereinander gelegenen Kerne der Schnitte f und g, so die Kanten-, die paarigen und unpaaren Flächenkerne teilweise zwischen einander schieben, braucht wohl kaum erst bemerkt zu werden). Die Untersuchung der Reihenfolge ist demgemäß oft recht schwierig.

Es schließen sich nun die Übergangskerne an (27 i), zuerst zwei eng aneinandergedrückte dorsale, während ich in Fig. 34 nur einen großen unpaaren erkennen konnte, die übrigen wie dort: ein unpaarer

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Sie sind nur als ein Kern in der Figur eingezeichnet.

ventraler, zwei symmetrische dorsale und ein unsymmetrischer ventraler. Dann folgt der Mitteldarm.

Auf Stadium I konnte ich die einzelnen Gruppen ihrer Reihenfolge nach nicht mehr getrennt erkennen. Wenn sich auch die Bilder ganz gut auf die oben geschilderten Verhältnisse beziehen ließen. Der dreistrahlige Bau war noch sehr auffallend, und es ließen sich Gruppen von sechs und drei Flächenkernen, sowie Kantengruppen erkennen.

Von einem Totalpräparat sehen wir in Fig. 13*e* den Oesophagus abgebildet. Das Stadium ist etwas älter als das der Serie Fig. 34. Wir sehen hier zunächst deutlich die ersten beiden Gruppen

Wir sehen hier zunächst deutlich die ersten beiden Gruppen kurzer (kugeliger) Flächenkerne. Dann in andrer Ebene die erste Gruppe Kantenkerne. Dieselben zeigen auch hier gestreckten Bau. Dasselbe erkennt man an der nächsten Gruppe, die sofort durch die Länge der einzelnen Elemente auffällt, sowie dadurch, daß sie beträchtlich dunkler als die vorigen Gruppen und die folgende erscheint. Sie gleicht darin der sechsten. Es beruht dies bei beiden darauf, daß sie sechskernige Gruppen sind, deren Kerne sich teilweise decken und dadurch dunkler erscheinen. Die zwischen beiden gelegene Gruppe ist heller, ihre Elemente befinden sich in andrer Ebene, der mediane Kern ist ventral gelegen. Sie kennzeichnet sich dadurch als zweite Kantenkerngruppe. Hinter der bereits besprochenen sechsten Oesophagusteilen ist nur durch eine leichte Einschnürung angedeutet.

Im Bulbus treffen wir zunächst je zwei subventrale Kerne hinter einander. An sie schließt sich eine etwas unregelmäßige dichtere Gruppe, die ich auf die paarigen Flächenkerne dieser Bulbusgegend glaube beziehen zu dürfen. Auch die nächsten, weniger dicht gestellten Kerne lassen sich als die vier subventralen und der eine dorsale Kern erkennen, die sich den Schnitten zufolge jetzt anschließen müßten (vgl. überall auch Fig.  $12b^{1}$ ).

Erst die nächste Dreiergruppe heller Kerne, unmittelbar vor dem Nervenring gelegen, der als heller Ringstreif besonders bei schwächerer Vergrößerung klar hervortritt, läßt sich wieder deutlich erkennen und entspricht den dritten Kantenkernen. Denn die nun folgende Gruppe langer Kerne charakterisiert sich schon durch ihr dunkles Aussehen und die Gleichwertigkeit ihrer Elemente als die zu erwartende Sechsergruppe von Flächenkernen. Zwar auch die folgende Gruppe ist dunkler, aber ihre Elemente stehen nicht alle auf gleicher Höhe und zeigen auch verschiedenes Aussehen. Sie ist zusammengesetzt

<sup>1</sup> In Fig. 12*b* sind die mediodorsalen Kerne alle fortgelassen.

aus den drei hellen vierten Kanten- und drei zwischen sie eingeschobenen Flächenkernen. Nun folgen weitere zwölf Kerne, deren vier mediodorsal, die übrigen subventral stehen. Von ihnen stehen die ersten besonders weit auseinander, während die folgenden engstehenden besonders klein sind. Auf die letzte Gruppe dieser zwölf Flächenkerne folgen weitere (Übergangskerne), deren Stellung ich nicht genau ermittelt habe.

Ich will hier gleich verraten, daß wir ganz dieselben Kerne in derselben typischen Anordnung und mit derselben Form in dem Oesophagus und Bulbus des erwachsenen Tieres finden. Auf diese Parallele gründet sich auch allein die Trennung zwischen Oesophagus und Bulbus bei Embryo und Larve. Nur ein Unterschied findet sich: Die Zahl der Kerne in den ersten Bulbusgruppen ist mir an der Larve nicht völlig sicher klar geworden, während sich beim erwachsenen Tier bis zu den ersten Kantenkernen des Bulbus jederseits sechs Flächenkerne, dorsal deren nur drei finden.

Die nähere Besprechung des übrigen kleinzelligen Materials des Vorderendes möchte ich hier nicht durchführen, und zwar aus Bequemlichkeitsrücksichten. Denn ich habe keine entsprechenden Präparate des ausgewachsenen Tieres, die mir ein genaues Studium des Centralnervensystems und der Sinnesorgane erlauben würden, sowie der andern Zellen des Vorderendes. Ohne diese Kenntnis oder eine genaue Analyse der Zellen im Vorderende einer andern Nematodenart würde es mir unmöglich sein, die Kerngruppen zu deuten, die ich bei Embryo und Larve finde, ebenso würde eine Beschreibung derselben auch wenig Zweck haben. Nur eine große unpaare Zelle möchte ich erwähnen, die am Ende des in Frage kommenden Körperteiles (ungefähr unter der Stelle, wo der Vorder- in den Mitteldarm übergeht) gelegen ist und sich durch einen besonders beträchtlichen Kern auszeichnet, Fig. 27 *i*.

Dieselbe dürfte uns die Excretionszelle darstellen, die ich beim ausgewachsenen Tier an ungefähr derselben Stelle in genau derselben Beziehung, besonders zu den Seitenfeldern, gefunden habe.

Die Gesamtzahl der hier im Vorderende der Larve noch gelegenen Kerne beträgt ungefähr 200. Nach GOLDSCHMIDT (1903) kommen auf die Lippenpapillen bei Ascaris megalocephala und lumbricoïdes 40 Zellen, möglicherweise auch bei Cucullanus. In der übrigen Menge von 160 Zellen dürften sich die Ganglienzellen finden und vielleicht noch einige Muskelzellen; ob dieselben alle sich auf diese
Organe verteilen lassen, ist mir fraglich, doch weiß ich nicht, was ich sonst aus ihnen machen soll.

Wir verlassen so, nach etwas unvollständiger Analyse, das Vorderende und gehen zur Besprechung des Ectoderms und Mesoderms über.

# Ectoderm und Muskulatur.

Nachdem wir nun so weit als möglich die Analyse der inneren Organe beendet haben, gehen wir zur Besprechung der Leibeswand über. In Fig. 26 und 27 meiner Arbeit von 1903 zeigte ich, wie bestimmte Zellgruppen des primären und sekundären Ectoderms sich zu großen Zellen umbilden, die in sechs, zunächst dorsalen Reihen angeordnet, anfangs nur den Rücken decken<sup>4</sup>. Die Querschnitte Fig. 28-33 veranschaulichen dann den Entwicklungsgang, wie unter Vergrößerung dieser Zellen die ursprüngliche Placula sich zusammenrollte und die sechs Zellreihen die gesamte äußere Bekleidung des werdenden Wurmes wurden. Zugleich zeigten sie uns die eigenartige histologische Beschaffenheit dieser großkernigen Elemente, die für sie auch weiterhin charakteristisch bleibt, siehe S. 71. Wir wollen nun, entsprechend dem bisher eingeschlagenen Wege, zunächst sehen, was wir an Totalpräparaten erkennen können.

Schon an Fig. 27 l. c. bemerken wir das Übergreifen der lateralen Rückenzellreihen auf die Bauchseite. Die Zahl der Elemente in den einzelnen Reihen konnte ich aber hier noch nicht genau feststellen, da dieselben sowohl nach vorn als nach hinten allmählich in die kleinzelligen Massen übergehen. Man kann nur sagen, daß, wie an Größe, so auch in der Zahl der Anordnung die Zellen der drei Reihen einander entsprechen und rechts und links symmetrisch sind.

Dort erwähnte ich auch bereits, daß die Elemente der beiden mittleren dorsalen Zellreihen der Platte sich im Laufe der Zusammenkrümmung immer weiter ineinander schieben, so daß schließlich eine unpaare Medianreihe von doppelter Zellenzahl resultiert. Diesen Prozeß sehen wir in den Fig. 27 l. c. und 1 dieser Arbeit deutlich. Auch in dieser, die einen etwas älteren Embryo als das letzte Totalbild meiner früheren Arbeit in Rückenansicht darstellt, wird der Leser

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Die Ausdrücke primäres und sekundäres Ectoderm sind der Arbeit von BOVERI entlehnt und sollen nur die Zellfamilie bezeichnen, nicht aber der Beurteilung derselben und ihrer Elemente vom Standpunkte der Keimblätterlehre präjudizieren. Wo ich, was nur selten geschieht, die Worte Ectoderm, Entound Mesoderm benutze, geschieht dies nur der rascheren Verständigung halber im Sinne der früheren Beobachter. Erst weiter unten werde ich auf die Keimblätterfrage eingehen können.

in der medianen unpaaren Reihe noch deutlich die einzelnen Elemente aus jeder der beiden ursprünglichen paarigen dorsalen Reihen wiedererkennen. Auf der Ventralseite (Fig. 1*b*) haben sich die großen Zellen noch nicht zusammengeschoben, so daß hier noch die kleinzelligen Elemente frei zutage liegen. Nichtsdestoweniger gehören die ursprünglich lateralen Dorsalreihen schon überwiegend der Ventralseite an, wenn auch der Kern noch in dem lateralen Teile liegt und, wie dieser, vom Rücken her noch sehr gut sichtbar ist. Von diesem Stadium an möchte ich für die Zellreihen Namen einführen, und zwar für die mittelste kombinierte: Dorsalreihe, die ihr benachbarten jederseits: rechte und linke Lateralreihen, für die beiden ursprünglich am meisten seitwärts gelegenen, jetzt schon zum Teil auf die Bauchseiten verschobenen: rechte und linke Ventralreihe.

Einen Embryo, dessen große Zellen sich nun bereits zu vollständiger Hülle zusammengeschlossen haben, stellt Fig. 4 dar. Wir sehen ihn in a vom Rücken. Im ganzen ist er gegenüber dem vorigen Stadium schmaler und länger geworden. Dabei haben die einzelnen Ectoderm-Elemente besonders in der Längsausdehnung an Größe gewonnen. Die mittlere Zellreihe ist jetzt völlig einheitlich ausgebildet. Entsprechend ihrer Entstehung enthält sie ungefähr doppelt soviel Elemente, als jede der andern vier Reihen, und wie früher auf jede Zelle der Nachbarreihen in jeder der Mittelreihen ebenfalls eine entfiel, so kommen auf dieselben jetzt in der kombinierten Reihe je zwei. Die Anordnung ist dabei so, daß je die zweite Medianzelle auf die Stelle trifft, wo die Seitenzellen aneinander grenzen und sich hier ein wenig zwischen sie einkeilt, so daß drei Zellgrenzen in stumpfen Winkeln zusammentreffen. Diese Dorsalzellen grenzen also an sechs Zellen: vorn und hinten an je eine Dorsal-, rechts und links an je zwei Lateralzellen und haben in der Dorsalansicht eine transversal gestreckte, sechsseitige Gestalt, wogegen die mit ihnen abwechselnden Rückenzellen nur jederseits an eine Lateralzelle grenzen. Sie haben also ungefähr rechteckige Form, entsprechend ihren vier Nachbarzellen. Hierbei ist vorausgesetzt, was auch in Wirklichkeit so ist, daß die Seitenzellen symmetrisch liegen, wie sie es ja schon in Fig. 27 l. c. taten. Da auf diese Weise die Dorsalreihe rechts und links symmetrisch begrenzt ist, so muß jedes ihrer Elemente der äußeren Form nach auch symmetrisch sein.

Die Kerne dieser letzteren in der Querrichtung, wie bemerkt, anfangs sehr gestreckten Zellen sind alternierend so angeordnet, daß sie zwei Reihen in den lateralen Teilen der Rückenreihe bilden und

einen breiten mittleren Streifen freilassen. Dies beruht darauf, daß, wie Fig. 1 lehrt, die Kerne mit der vordringenden keilförmigen Spitze jeder Zelle nach der gegenüberliegenden Seite hinüberwandern.

Schematisch würde sich also das Bild der Textfig. a ergeben, das wir später noch ausgesprochener finden.

Des weiteren ist zu bemerken, daß die rechte und linke Ventralreihe vom Rücken aus nicht mehr sichtbar sind, entsprechend ihrer weiteren ventralen Verschiebung. Ihr Verhalten auf

dieser Seite veranschaulicht Fig. 4b. Auch sie haben ihre symmetrische Lage bewahrt. Daher stoßen sie zu je zwei in der Medianlinie aneinander an. Ihre Kerne finden wir dagegen noch in ihren lateralen breiten Teilen (entsprechend der beginnenden ventralen Einkrümmung des Embryo sind die Zellen dieser Reihe ventralwärts fast keilförmig zugeschärft). So ist auch

Textfig. a.

in der Ventralansicht die breite mittlere Zone des Embryo frei von den großen ectodermalen Kernen.

Ein gleichaltriger Embryo, von der rechten Seite betrachtet, Fig. 5, diene uns zum Verständnis der Zellordnung zwischen lateralen und ventralen Reihen. Die Zellen dieser beiden paarigen Reihen alternieren, wobei sie sich ein wenig zwischeneinander eindrängen. So wird die Grenze der Reihen eine Zickzackfigur. Da sich nun die Kerne der ventralen Zellen in diesen zwischen die seitlichen einge-

keilten Winkeln befinden und auch die Kerne der unpaaren Reihe möglichst weit lateralwärts verschoben sind, so finden wir auf jeder Seite eine nur wenig nach dem Rücken zu verschobene Zone dicht gestellter Ectoderm-Kerne. In dieser sind jederseits die Kerne der lateralen, zu denen der ventralen Reihen alternierend gestellt, während die lateralen unter sich und ebenso die ventralen unter sich symmetrisch

sind. Die Mittelreihen dagegen verhalten sich natürlich links und rechts verschieden, denn da die Kerne abwechselnd in dem äußersten linken oder äußersten rechten Teile ihrer Zellen liegen, so finden sich im typischen Falle ihre Kerne auf der einen Seite stets über denen der Seitenreihe, auf der andern über denen der Ventralreihe. Es ergeben sich also die Schemata der Textfig. b.

Mit der Streckung der Embryonen auf etwas späteren Stadien tritt dies Verhalten immer deutlicher hervor. Besonders schön ist es an

۲	$\odot$	$\odot$	$\odot$		
	$\odot$	$\odot$			
$\odot$	$\odot$	$\odot$	۲		
	$\odot$	0			
$\odot$	$\odot$	۲	$\odot$		
	•	۲	-		
$\bigcirc$	( )	$\odot$	(•)		
0	0	•			
۲	Ŭ •	•	$\odot$		
Textfig. b.					



Fig. 8 zu studieren, auf der die Zellen auch der andern Seite mit roten Linien größtenteils eingetragen sind. Denkt man sich die Zellen des äußeren Blattes in der ventralen Mittellinie auseinander getrennt und die ectodermale Hülle ausgebreitet, so erhalten wir das Schema Textfig. e. Dasselbe gilt jedoch nur für die Mitte des Tieres und ist auch hier bezüglich der Dorsalkerne Änderungen unterworfen. Oft finden sich nämlich in zwei nebeneinanderliegenden Zellen die Kerne auf derselben Seite, so daß auf der andern eine kernlose Strecke von doppelter Länge resultiert. Auch drei Kerne nebeneinander und eine dementsprechend große Lücke auf der andern Seite kommen vor. Meistens wird die ungleiche Verteilung der Kerne auf beide Seiten, die dadurch entstehen würde, schon in den nächsten Zellen ausge-



glichen, Schema d, durch kompensatorische Unregelmäßigkeiten. Kommen derartige Abweichungen auch bei vielen Individuen vor, so zerstören sie doch sehr selten ganz das normale Bild. Fast immer zeigt der größere Teil der Hülle den gesetzmäßigen Bau, und völlig typische Exemplare gehören nicht zu den Seltenheiten.

Auch die Fig. 11 zeigt das entsprechende Bild sehr deutlich. In ihr sehen wir aber bereits einige Reihen kleiner Zellen, die wir bisher in der Leibeswand nicht wahrgenommen hatten. Ehe wir nun zu der Besprechung und Ableitung dieser übergehen, wollen wir noch eine nähere Untersuchung über die einzelnen Zellen des Ectoderms vornehmen.

Betrachten wir Fig. 5, die einen Embryo des Stadiums Fig. 4aund b in Seitenlage darstellt, so sehen wir, daß unser Schema für die mittlere Partie gilt. Hier grenzt jede Zelle der Mittelreihe an drei dorsale und zwei ventrale, die sich zwischen sie und die lateralen Nachbarn einkeilen. Gehen wir nun zurück, so treffen wir auf eine Zelle, die an drei ventrale grenzt, von denen sich die zweite

wieder dadurch erheblich vor den vorgelagerten auszeichnet, daß sie in der Querrichtung kürzer und ihr dorsales Ende nicht keilförmig ist. Diese Lateralzelle ist die dritte vom Ende. Die folgende (zweite) Zelle zeigt nun ein gänzlich andres Verhalten: sie springt aus der Reihe ventralwärts vor und ist von den Dorsalzellen fast völlig abgedrängt. Die folgende Zelle ist die letzte der Lateralreihe; sie grenzt dorsal und nach hinten nur noch an unpaare Zellen. Vergleichen wir hiermit Fig. 8, so sehen wir, daß auch hier die dritte Zelle einer ventralen kürzeren aufliegt. Die zweite ist ventralwärts verschoben und gewinnt dorsal nur an zwei Zellen Anschluß. Sie zeichnet sich auf diesem wie auf allen Alaunkarminpräparaten durch viel dunklere Färbung vor den übrigen Zellen der Reihe aus. In ihr haben wir also einen guten, leicht auffindbaren Orientierungspunkt. Die dahinter gelegene letzte Zelle der Reihe greift über sie in Fig. 5 weit dorsalwärts hinweg, wodurch hier die Berührung mit den beiden dorsalen Zellen gebildet wird. Wenn ich nun von diesem Punctum fixum ausgehend, die Zellen numeriere, so geschieht das einmal, weil ich über das Vorderende, von dem ja die Zählung naturgemäß ausgehen würde, keine so genauen Kenntnisse habe. Setzt doch die dichte Erfüllung desselben mit kleinkörnigem Material die Durchsichtigkeit sehr herab, anderseits bietet jene dunkle Zelle einen überall leicht kenntlichen Merkpunkt.

Ich bezeichne also die vor jener dunklen Lateralzelle gelegenen rechts als  $l_1$  und so weiter nach vorn, links ebenso  $\lambda_1$  usw., die  $l_1$ dorsal angelegene als  $d_1$ , die unter ihr ventral gelegene als  $g_1(\gamma_1)$  usw., die entsprechend weiter zurückgelegenen als  $d_0$ ,  $l_0$ ,  $g_0$ , die vier noch übrigen unpaaren von oben nach unten als  $S_1 - S_4$ . Denken wir uns den Ring  $g_1$ ,  $l_1$ ,  $d_1$ ,  $\lambda_1$ ,  $\gamma_1$  um den Embryo, so finden wir in Fig. 5 die schematischen Verhältnisse in diesem Ring und im ganzen Mittelstück des Tieres weiter nach vorn bis zu einer Zelle  $g_7$  der drei l-Zellen anliegen. Die mittlere derselben  $l_7$  weicht auch bereits dadurch ab, daß sie nur an zwei d-Zellen,  $d_{12}$  und  $d_{13}$ , grenzt. Genau dasselbe treffen wir dann in Fig. 8 wieder. Wenn wir noch bemerken, daß  $g_6$  sich stets etwas tiefer zwischen die l-Zellen einkeilt, so ist dies alles, was von dieser Region zu bemerken ist. Daß die andre Seite bis auf die Kerne der d-Zellen völlig symmetrisch gebaut ist, zeigen die roten Linien. Ebenso sind  $l_0$  und  $l_1$  und  $\gamma_0$  paarig und symmetrisch. Auch  $d_{-1} d_0$  können wir wohl noch ihrer Lage zwischen  $l_{-1}$  $l_0$  und  $l_1$  wegen der Rückenfläche zuzählen.

Wir gehen jetzt zunächst an der Hand von Fig. 5 zum Vorder-

ende, dessen Grenze uns der Ring  $g_7$ ,  $l_7$ ,  $d_{14}$ ,  $\lambda_7$ ,  $\gamma_7$  bezeichnen soll. Von diesen Zellen zeigten, wie wir sahen, alle abweichendes Verhalten.  $q_7$  grenzt an drei l-Zellen, dementsprechend  $l_7$  nur an eine g-Zelle. Sie grenzt aber auch nur an zwei d-Zellen, dagegen  $d_{14}$ wieder an zwei l-Zellen, obwohl die übrigen d-Zellen mit geradem Index jederseits nur eine berühren. Fast normal verhält sich wieder . ls und (abgesehen von der Verschiebung durch die veränderte Stellung von  $d_{14}$ ) auch  $d_{14}$  und  $d_{15}$ . Die weiter vorn gelegenen Zellen habe ich an diesem Präparat nicht mehr genau feststellen können. Die Zellen  $g_8$  und  $l_9$  habe ich noch genau beobachtet. Vor diesen liegt noch eine Zelle  $l_{10}$  und in der Verlängerung der *q*-Reihe eine Zelle  $q_{9}$ . Die über und vor diesen in Fig. 5 gelegenen Zellen sind nur nach der Kontur des Randes angenommen. Soweit diese Resultate sicher sind, treffen wir sie in Fig. 8 wieder. Das hier dargestellte Objekt liegt auf der linken Seite, und zwar ist im Vorderende die Ventralseite ein ganz klein wenig nach oben, hinten ein wenig nach unten verschoben. An ihm konnte ich auch die Zellen  $g_{9,10}$ ,  $l_{10}$  und d<sub>17-20</sub> noch deutlich erkennen. Die obere Seite zeigt die d-Kerne, über denen der Laterallinie Schema 1, die untere demgemäß entsprechend Schema 2 über den Ventralkernen. Hier ließ sich auch noch Näheres über die Zellen des vorderen Körperendes ermitteln. An  $q_7$  grenzen wieder drei Lateralzellen, entsprechend der besonders beträchtlichen Längenausdehnung dieser Zelle. Die vordere derselben  $l_8$  grenzt unten nur noch an  $g_8$ , zeigt also normales Verhalten; vor ihr finden wir  $l_9$  an  $g_8$  und  $g_9$  grenzend, ob auch an  $g_{10}$  kann ich nicht sagen, da ich die Grenze zwischen ihr und der vordersten Lateralzelle  $l_{10}$  nicht sicher feststellen konnte.  $g_{10}$  ist die vorderste Ventralzelle. Von der über  $l_7$  nach vorn sich anschließenden Zelle  $d_{13}$  an zählte ich acht Dorsalzellen, die ihre normale Lagebeziehung behalten haben würden, wenn nicht an  $l_7$  nur zwei, dafür an  $l_8$  vier d-Zellen grenzten. Die vorderste Dorsalzelle ist  $d_{20}$ . Die Mundöffnung ist demnach von fünf Zellen umstellt: oben  $d_{20}$ , rechts  $l_{10}$ , unten  $g_{10}$  und  $\gamma_{10}$ , links  $\lambda_{10}$ . Bemerkenswert ist noch, daß sowohl in den Dorsal- als in den Ventralzellen die Kerne mehr der Medianebene genähert sind, sie liegen bei den d-Zellen ungefähr in der Mittellinie, bei den g-Zellen in deren untersten Teilen. Wir sehen also die Ectodermzellen symmetrisch und, soweit wir feststellen konnten, d. h. im hinteren, mittleren und teilweise auch im Kopfteil des Embryo, von für alle Embryonen typischer Anordnung. Vergleichen wir dies mit Fig. 4 b. In diesem Goldpräparat zeigt lo den

Farbenunterschied von den übrigen l-Zellen zwar nicht so auffällig wie in Alaunkarminpräparaten, aber immerhin deutlich genug, um leichtlich identifiziert zu werden. Nun zählen wir ausgehend von der ventral vor ihr gelegenen Zelle g, in der Ventralreihe nach vorn. Es ist dann alles leicht kenntlich. An  $q_1$  schließt sich nach vorn die g-Reihe an in typischer Stellung, bis  $g_7$  mit einem Male an drei l-Zellen grenzt. Zählen wir von der nur von v7 berührten l-Zelle als  $l_7$  zurück, so kommen wir mit  $l_1$  über  $g_1$  usw. An  $\lambda_7$  schließt sich auch hier nach vorn  $\lambda_8$  in der normalen Beziehung zu zwei Gastralzellen und vor ihr  $\lambda_9$  und  $\lambda_{10}$  ebenso, wie man hier ganz deutlich erkennen kann. Ebenso sind hier die drei vordersten Ventralzellenpaare schön zu sehen. Besonders fällt auf, wie sehr  $g_8$  und 78 die übrigen Elemente ihrer Reihen an Größe übertreffen, es sind das die ersten Zellen (von hinten gezählt), in denen die Kerne die laterale Stellung mit der ventralen vertauschen, ein Übergang, der rechts mehr als links hervortritt. Besonders schön ist hier auch die Anordnung der Zellen  $l_{10}$ ,  $g_{10}$ ,  $\gamma_{10}$ ,  $\lambda_{10}$ ,  $d_{20}$  um den Mund kenntlich, in den man etwas von links hinein sieht. (Die Bezeichnung  $d_{20}$ beruht nicht auf genauem Studium der Dorsalreihe an diesem Objekt.)

Nachdem wir so die typische Lagerung dieser Zellen besprochen haben, wollen wir ihren Bau kurz berücksichtigen. Sie sind sehr groß und plasmaarm, wenigstens lassen sie sich bis auf die peripheren Partien kaum tingieren. Der Kern liegt meist einer Wand an, er ist groß, größer als der der Entodermzellen, bläschenförmig, kugelig, an der Peripherie am stärksten färbbar. Dabei sieht er hier stets feiner granuliert und blasser aus, als die Kerne des Mitteldarms. Ebenso ist der Nucleolus wenigstens gleich groß, aber heller als in diesen. Um den Kern ist das Plasma etwas verdichtet. Die Lage des Kernes in der Zelle, die für jede Reihe typisch ist, siehe unten.

Sind diese Zellen nun wirklich typische, so müssen wir erwarten, sie auch auf den nächsten Stadien zu finden. Davon überzeugt uns ein Blick auf Fig. 11. Das Objekt ist so orientiert, daß es dem Beschauer die rechte Seite zuwendet.  $l_0$  ist als großer Kern mit Nucleolus eingezeichnet. Die *l*- und *g*-Reihe zeigen nach vorn zu die typischen Verhältnisse. In der *d*-Reihe finden sich insofern Abweichungen, als die Kerne nicht alternierend gestellt sind.  $d_0$ steht links,  $d_1$  rechts,  $d_{2,3}$  links,  $d_4$  rechts,  $d_5$  links,  $d_{6,7}$  rechts,  $d_8$  links,  $d_9$  rechts,  $d_{10}$  links,  $d_{11}$  rechts,  $d_{12}$  links. Die Lage der Kerne zueinander entspricht daher keinem Schema. Weiter kopf-

wärts die Zellen zu verfolgen, ist mir nur bei den d- und g-Zellen gelungen, da der Embryo natürlich am Rande (hier Gegend der Medianlinien) durchsichtiger ist; von den Zellen des Schwanzendes ist  $g_0$  nur rechts eingezeichnet (der symmetrische Kern nicht dargestellt), ebenso  $l_{-1}$ ; der unpaare Kern  $d_{-1}$  liegt rechts, ebenso die Kerne  $S_1$  und  $_3$ , während die andern beiden links liegen.

Fig. 10a zeigt uns ein gleiches Stadium von der Rückenseite, doch so, daß die linke ein wenig nach oben kommt, Fig. 10b die Unterseite spiegelbildlich, wobei die rechte Seite ein wenig nach unten gerückt ist. Von den Epithelkernen des Vorderendes sind hier nur die der Lateralreihen sicher erkannt. Im Gegensatz zu den früheren Figuren sind aber hier eine Menge kleiner Kerne zu sehen, die, in Reihen angeordnet, schmalen dunkleren Längsstreifen eingelagert sind. Wo kommen diese Zellen her?!

Gehen wir weiter zurück, so finden wir diese Zellen bereits in Fig. 7a und b, die einem Stadium II entsprechen: a dorsal-, b spiegelbildliche Ventralansicht und in Fig. 6a, die eine Dorsalansicht eines alten Stadium I ist (übrigens wird hier das Verhältnis der d- zu den l-Zellen besonders schön demonstriert). Beide Figuren, sowie alle nun noch folgenden entstammen Karminpräparaten, daher ist, im Gegensatz zu den vorigen (außer 1 und 2 sowie 27 l. c.), die Methylenblau- oder Goldpräparaten entstammen, die Zellkontur weniger, das Plasma schärfer betont. Während uns also bei der Fig. 4 die kleinzelligen Bänder keineswegs stören, erlauben sie uns in 6a zwar noch deutlich die Grenzen der d-Zellen über den Rücken des Embryo zu verfolgen, scheinen aber bereits unmittelbar der Leibeswand anzuliegen, anderseits mit der Basis auf den Darmzellen zu ruhen. Von dem übrigen kleinzelligen Material sind diese dorsalen Bänder deutlich getrennt, wie der optische Frontalschnitt Fig. 6b zeigt, wo neben den in Kernhöhe getroffenen Mitteldarmzellen sich gleich das Ectoderm mit seinen großen blasigen Zellen anschließt, und zwar in den tiefsten Partien (Mitte) mit den Ventralzellen (nur links, weil der Embryo etwas auf der rechten Seite liegt), dann etwas mehr nach vorn und hinten mit den l-Zellen, kenntlich daran, daß ihr Kern stets in einem verdichteten Plasmahaufen der äußeren Zellwand anliegt, während er sich in den g-Zellen mehr an die innere anlehnt, und ebenso meist in den d-Zellen, in denen ihm übrigens nicht viel Spielraum bleibt. Diese Verhältnisse sind interessant, wenn wir nachher auf das mutmaßliche definitive Schicksal der Kerne kommen. Erst

in den vordersten Partien treffen wir mit den *d*-Zellen zugleich kleinkerniges Material: die beiden dorsalen Längsbänder, die sich in unserm Schnitt herabkrümmen.

In dem ebenso gefärbten Präparat 1 finden wir das noch nicht, vielmehr treffen wir, vom Rücken nach unten gehend, die ersten kleinen Zellelemente etwa in der Höhe der Mitteldarmkerne. Ich erinnere noch daran, daß wir in meiner Arbeit (l. c.) die Entodermzellen in einer dorsal völlig offenen Rinne kleinzelligen Materials liegen sahen.

Die Entstehung dieses kleinzelligen Bandes läßt sich nun besonders schön an quergeführten Mikrotomschnitten verfolgen. Fig. 33 (l. c.) zeigt einen Embryo, bei dem die Verbindung der am weitesten dorsal gelegenen kleinen Zellen mit den unteren noch erhalten ist. Nur an der Stelle der ectodermalen Kerne der g-Linie, wie in Figura, sind sie auseinander gedrängt. Andre Ectodermkerne können hier ja noch gar nicht eindringen, da die der l-Reihe der Leibeswand anliegen, die d-Nuclei aber dorsal über den kleinen Zellen sich befinden.

# Stadium I1.

Fig. 25 zeigt nun, wie sich die kleinen dorsalen Zellen von den Seiten her unter die *d*-Zelle schieben. Sie verlieren dabei ihren Zusammenhang mit der Ventralmasse völlig, wie besonders schön links zu sehen ist; dabei sind sie aktiv auf die Entodermzellen gestiegen. Ihr Verhältnis zu den *d*-Zellen gestaltet sich so, daß seitlich die beiden Elemente etwa gleich abschneiden. Doch liegt die größte Höhe der kleinen Zelle schon mehr medial. Der Kern der sich immer breiter ausstreckenden *d*-Zelle liegt bereits über dem lateralen Teil der kleinen Zelle. Man kann schon voraussehen, was geschehen wird. Während sich die kleine Zelle immer mehr dorsalwärts verschiebt und ihr Querschnitt sich besonders im medialen Teil gegen die Rückenfläche emporreckt (vgl. Fig. 26, Stadium I/II), reckt sich die *d*-Zelle immer mehr in die Quere, lateral über die kleinen hinaus, dem Seitenfelde zu, und es tritt ihr Kern in die laterale Eeke, liegt also nicht mehr dorsal, sondern lateral von der kleinen Zelle.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Als Stadien 1, 2, 3, 4 bezeichne ich der Kürze halber die Embryonen, je nachdem sie einen geraden, gestreckten oder wenig gebogenen Körper darstellen, also auf dem Querschnitt einmal getroffen werden, oder, zusammengekrümmt, zwei-, drei- oder viermal auf demselben Schnitt getroffen werden: So ist Fig. 11 Stadium 3, Fig. 9 Stadium 2, Fig. 4 Stadium 1.

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXXXI. Bd.

Dabei erleidet sie natürlich eine eigenartige Umgestaltung, indem die Mesodermbänder jederseits die lateralen Teile fast von den medialen abkneifen.

Ähnlich ergeht es den ventralen Ectodermzellen. In der ventralen Mittellinie ist von Anfang an das kleinzellige Material mit der Leibeswand in Berührung geblieben; von dieser Spitze fällt es aber nicht gleichmäßig ab, sondern zeigt im Querschnitt Fig. 25 über den lateralen Zellen eine Konvexität. Auch diese Zellen, deren Kerne mit denen der dorsalen Bänder histologisch völlig übereinstimmen, strecken sich nun centrifugal und gliedern sich dadurch von dem medioventralen kleinzelligen Material ab. Sie bilden ebenso zwei unter dem Mitteldarm gelegene Längsschichten, die sich in die g-Zellen einsenken und fast deren laterales kernhaltiges Stück vom medialen trennen.

# Stadium II.

In Fig. 27 sehen wir nun, wie die vier Längsleisten die Leibeswand erreicht haben. Wenn bei der Kleinheit des Objektes auch die Verbindung der so getrennten Teile der Ectodermzellen über die Leisten hinweg nur undeutlich kenntlich ist, so muß eine solche doch wohl sicher angenommen werden, da sonst das Fortbestehen dieser Zellteile und ihre Beteiligung an der Ausbildung der Cuticula kaum verständlich erscheint. Die Ectodermzellen sind dabei immer enger zusammengeschoben, so daß die mittlere Lateralzelle oft ganz von dem Mitteldarm abgeschnitten und im Querschnitt auf ein kleines peripheres Dreieck reduziert scheint. Siehe Fig. 27*b* links und rechts.

Mit diesem Stadium sind auch die Bilder erklärt, die uns Fig. 10 und 11 boten. Die vier Zellleisten scheinen hier, entsprechend den Querschnitten, in der Leibeswand zu liegen und sind demgemäß mit eingezeichnet. Ihre Kerne sind in der Längsrichtung gestreckter, scheinen grob granuliert, d. h. erfüllt mit deutlichen dunklen Chromatinbrocken, und mit einem kleinen dunklen Nucleolus versehen. Der Zellleib, der um den Kern etwas verbreitert, im ganzen aber äußerst gestreckt ist, wird dunkel tingiert. Ihrer Zahl nach kommt ungefähr in jedem Längsbande ein Kern auf einen Kern der *d*-Zellen, oder zwei auf einen Kern der Lateral- oder Ventralzellen.

Diese vier Zellbänder halte ich für die Muskelbänder der Larve. Bis zum Stadium II habe ich immer nur ventral eingekrümmte Embryonen gefunden, eine Lage, die mir durch den Wachstumsvorgang

als notwendig sich zu ergeben scheint. So finden wir es auch hin und wieder noch bei dem Stadium III, doch treffen wir (s. Fig. 10) auch Objekte, die wesentlich seitlich zusammengekrümmt sind. Diese Bewegung möchte ich nun nicht auf das Ectoderm zurückführen (GOETTE 1882), sondern auf die schmalen Zellleisten, die ihren Anschluß an die Körperwand etwas vorher erreicht haben, also wenn sie Muskulatur darstellen, wofür ihre Lage spricht, jetzt gerade die Funktion beginnen können. Zwischen den beiden ventralen Muskelbändern finden wir nun noch das kleinzellige Material der ventralen Mittellinie. Die Zahl dieser Elemente scheint höchstens doppelt so groß zu sein als die eines der bisher besprochenen Bänder. Ihre Kerne unterscheiden sich deutlich von denen der Muskelzellen. Sie schienen mir bald größer und heller, bald kleiner und dunkler, nie aber zeigen sie einen so deutlichen dunklen Nucleolus. Über ihre Bedeutung und ob sie alle zu demselben Organsystem verwendet werden, kann ich nichts aussagen.

Dies sind alle kleinzelligen Elemente im mittleren Teile des werdenden Wurmes, nur zwei habe ich noch zu erwähnen: an der Grenze der ectodermalen Zellen  $l_5$  und  $l_6$  findet sich in jedem Embryo auf jeder Seite ein kleiner runder Kern von etwa der Größe der *m*-Kerne, mit feiner verteiltem Chromatin und ohne Nucleolus. Die Bedeutung dieser Kerne habe ich nicht gefunden. Ihrer Lage nach könnten sie büschelförmigen Organen entsprechen. Da ich jedoch nie eine vollständige Schnittserie durch den erwachsenen *Cucullanus elegans* gemacht habe, kann ich über das Vorkommen dieser Organe nichts sagen.

Nachdem so alle kleinen Elemente aufgeführt sind, die im mittleren und hinteren Teile des Tieres vorkommen (s. über den Enddarm), ist klar, daß bisher von einem visceralen oder parietalen Blatt des Mesoderms nicht die Rede sein kann, ebensowenig wie von Lymphzellen.

Hatte nun in den letzten Stadien die Konkavität des Embryo uns einfach die Bauch-, die Konvexität-, die Rückenseite bezeichnet, so geht uns dies Kriterium von jetzt ab verloren, da mit Beginn der aktiven Bewegung auch einmal die Dorsalseite an der Konkavität liegen könnte. Wir müssen uns also nach andern Kriterien umsehen. Die Stellung der Darmzellen zueinander, die der  $l_0$ -Zellen usw. würden nur Kriterien abgeben, ob der Embryo transversal oder dorsoventral orientiert ist. Der After würde uns die ganze Orientierung bieten, ebenso die Excretionszelle. Doch sind beide so ungünstig gelegen, daß sie nicht leicht zur Bestimmung dienen können, da sie

selbst nur schwer zu erkennen sind. Viel markanter, besonders auf älteren Stadien, ist die Geschlechtsanlage, die uns stets die Bauchseite kennzeichnet.

Bessere Anhaltspunkte gibt die Leibeswand. Hier werden von den Ectodermkernen die Flanken, von einem Paar *m*-Reihen wird das Dorsum, und von einem solchen Paar mit zwischenliegenden andern kleinen Zellen, die sich oft als eine mittlere Reihe darstellen, der Bauch bezeichnet. Doch auch das Ectoderm bietet in sich allein eine Möglichkeit zur Orientierung. Nach dem Schema 1 und 2 können wir zwar aus 2 nicht erkennen, welche die Dorsalseite ist, dagegen kann entsprechend Schema 1 stets auf der andern Seite der Rücken leicht erkannt werden. Wenn von den drei Reihen in zwei benachbarten die Kerne stets zusammenliegen, während die der dritten mit ihnen alternieren, so bezeichnen letztere notwendig die Bauchseite. Bei dieser Menge von Kriterien ist eine Unsicherheit in der Orientierung ausgeschlossen.

# Stadium III und IV.

Genau dieselben Verhältnisse finden wir nun auf älteren Stadien wieder. Die Figuren sind von jetzt ab nicht mehr plastisch gegeben, sondern nur die Elemente der Leibeswand eingetragen. In Fig. 12a, die den mittleren Körperteil von der Dorsalseite darstellt, erkennen wir deutlich die beiden dorsalen Längsmuskelbänder. An sie schließen sich in den lateralen Partien die Ectodermkerne an. Dieselben sind so gezeichnet, daß die d-Kerne histologisch ausgeführt sind, in die l-Kerne noch der Nucleolus eingetragen, während von den g-Kernen nur die Kontur gegeben ist. Man kann sich hier davon überzeugen, daß die Kernanordnung noch die alte ist. Leichter geht dies natürlich bei Fig. 15, wo ein Blick dazu genügt. Auch die beiden einzelnen kleinen Kerne finden wir in beiden Figuren wieder, da aber in Fig. 15 der gesamte Embryo nicht dargestellt ist, so muß man mir schon so die Mitteilung glauben, daß sie auch hier zwischen  $l_5$ und  $l_6$  ( $\lambda_5$  und  $\lambda_6$ ) liegen. Zugleich geht aus der andern, hier nicht gegebenen Seite des Ectoderms, sowie aus dem an der Grenze der oberen und unteren Hälfte der Konvexität angesammelten kleinzelligen Material hervor, daß die Konkavität dem Rücken entspricht. Von der Bauchseite finden wir ein Stück des gleichen Stadiums in Fig. 14 dargestellt, in der besonders die Genitalanlage deutlich ist.

Einen Überblick über die Gesamtorganisation des Mittelteils reifer Embryonen soll uns nun Fig. 13 geben. Das Objekt ist aus der

Seitenlage um 45° gedreht. Dabei entspricht hier, wie bei allen Embryonen dieses Stadiums und bei allen jungen Larven, die Konvexität der Bauchseite. Fig. 13 a zeigt die rechte und dorsale Partie, Fig. 13b die linke und ventrale (spiegelbildlich). Wir sehen in Fig. 13adie Schema b1 entsprechende Seite, bei Zelle  $l_4$  und 6 den kleinen nucleoluslosen Kern, bei Zelle la die Geschlechtsanlage. An die d-Reihe schließt sich etwas einwärts vor der Höhe der Wölbung die linke dorsale Muskellinie mit ihren kleinen gestreckten Kernen und dunklem Plasma, das, um die letztern breiter angesammelt, nach vorn und hinten schmal ausläuft. Dann folgt die von Kernen jeder Art freie Rückenlinie, und endlich an der inneren Begrenzung der Figur die rechte dorsale Muskellinie mit genau derselben Kernzahl, wie die linke. Dabei sehen wir, daß das Muskelfeld bei jedem Kern auch in das Innere des Körpers stärker vorspringt. Eingetragen sind dann noch aus einer tieferen Ebene die Kerne der linken Mitteldarmzellreihe. Die Kerne der ventralen und linken Teile des Embryo finden wir in Fig. 13b. Die Anordnung der Ectodermkerne entspricht Schema b2: bei  $\lambda_5$  und 6 finden wir den kleinen Kern ohne Nucleolus, in der Höhe von  $\lambda_3$  die Genitalanlage. An die  $\gamma$ -Reihe schließt sich ventralwärts, ein wenig nach außen von der Höhe der Wölbung, das linke ventrale Muskelband mit seinen kleinen gestreckten Kernen und dunklem Plasma, an dieses ein Raum, der zahlreiche kleine Kerne, die des medioventralen kleinzelligen Materials, enthält, und an diesen an der äußeren Kante der Figur das linke ventrale Muskelband mit ungefähr derselben Kernzahl, wie das rechte und die Rückenbänder. Eingetragen (rot) sind dann noch aus einer tieferen Ebene die Kerne der rechten Mitteldarmzellreihe. Ganz ebenso zeigt uns Fig. 16 ein Stück einer auf der Seite liegenden Larve. Auch hier finden wir die drei ectodermalen Kernreihen, und unter ihnen direkt den Mitteldarm, während dorsal und ventral von ihnen je ein kleinzelliges Muskelband verläuft.

An den Figuren erkennen wir nun auch, daß die Leibeswand deutlich als eine schmale Schicht den Körper umgibt, die für die großen Ectodermkerne nicht mehr genügend Platz hat, so daß diese sich abplatten und die Form eines gestreckten Ellipsoids annehmen. Der ganze mittlere Körperteil ist aber bei der Larve dieser Stadien, abgesehen von der Leibeswand, weiter nichts als Darm- und Genitalanlage. Bis auf den Ort der letzteren liegt der Darm, der jetzt zwar schmälere Wände, aber ein Lumen von nicht unbeträchtlicher Weite aufweist, der Leibeswand überall fest an. Andre Organe, als sie uns

der Embryo zeigte, finden wir auch bei der jungen Larve also nicht, so daß sie nur gewissermaßen durch zwei ineinander gesteckte Schläuche dargestellt wird (Darm und Leibeswand).

Im übrigen behaupten sich die oben erwähnten histologischen Unterschiede der einzelnen Organe auch auf diesem Stadium: helle große Zellen mit wenig färbbarem Plasma und einem großen Kern. der einen dunklen anschnlichen Nucleolus einschließt, sind die Ectound Entodermzellen. Sie unterscheiden sich nach wie vor dadurch. daß die ectodermalen Kerne noch größer, aber blässer, und auch ihre Nucleolen, besonders im Methylenblaupräparat, weniger intensiv gefärbt sind, als die Kerne des Mitteldarmes. In letzteren erscheint das Chromatin grobkörniger. Von den kleinen Elementen mit dunklem Zellplasma zeichnen sich die Geschlechtszellen durch ihr reiches Chromatin und großen dunklen Nucleolus aus. Die Muskelkerne sind gestreckt, mit grobkörnigem Chromatin und kleinem dunklen Nucleolus. In den Zellen des ventralen Mittelstreifens kann man kaum noch von Nucleolen reden. Die Kerne sind runder, größer und blasser als die der Muskelzellen. Die einzelnen Kerne zwischen  $l_5$  und 6 sind ebenfalls rund und zeigen keinen Nucleolus.

Einige Bemerkungen möchte ich hier gleich anknüpfen, betreffend die Arbeit von CONTE. Wie bei ihm das Entoderm degeneriert, so auch das ursprüngliche Ectoderm. Die Zellgrenzen schwinden, und die Kerne zerfallen. Ich glaube, nach allem oben Ausgeführten und unter Hinweis auf das bereits beim Mitteldarm Gesagte nichts hinzufügen zu brauchen, als daß es auch mir gelungen ist, von besonders schlecht fixierten Objekten (nur mit alkoholischer Boraxkarminlösung) Schnitte zu erhalten, die nur hier und da in Ecken zwischen den kleinen Zellen große Ectodermkerne zeigten. Die Zellgrenzen der großen Zellen waren dann undeutlich, und sie selbst machten einen zerfallenen Eindruck. Ihre etwas zerfetzte oberflächliche Begrenzung war oft nicht leicht zu erkennen.

Auch die Zellen des Schwanzendes finden wir in älteren Stadien alle wieder. Schon in den Fig. 8 und 11 sahen wir, daß hinter der Reihe  $g_1, l_1, d_1, \lambda_1, \gamma_1$  noch zwölf Ectodermzellen lagen, drei paarige Gruppen und sechs unpaare. Aus einem etwas älteren Stadium als Fig. 8, dem Objekt der Fig. 9, sind sie in Fig. 9b gezeichnet. Wir erkennen hier die paarigen Gruppen leicht wieder. An die beiden letzten *l*-Kerne ist der letzte *d*-Kern:  $d_0$ , eng herangerückt, so daß sich hier eine Gruppe von drei Kernen, einem dorsalen und zwei

lateralen, findet. Die beiden ventralen liegen so eng aneinander an der Medianebene, daß es scheint, als ob Muskelzellen der Leibeswand hier kaum noch Platz hätten. Von den vier Schwanzzellen zeigen die ersten beiden noch Kerne, die in der Reihenfolge der Dorsalreihe alternieren. Auch die Masse der dritten Schwanzzelle liegt auf der der zweiten entgegengesetzten Seite. Zwischen diesen Zellen finden wir noch kleinzelliges Material, das, ähnlich wie im mittleren Teil, auf die großen Zellen verteilt ist. Zwei finden sich bei  $d_0$ , zwei, jederseits eine, bei  $S_1$ , jederseits eine hinter dem Kern von  $S_2$ .  $S_3$  entspricht keine kleine Zelle, dagegen liegen zwei kleine Kerne bei  $S_4$  und zwei weitere bei  $g_0$ , doch nicht mehr ventral, sondern dorsal von den großen Kernen.

Endlich finden wir in Fig. 11a das Bild dieser Zellen auf einem noch älteren Stadium, das aus dem vorigen ohne weiteres verständlich sein wird, und in Fig. 13c das Hinterende des Embryo mit all seinen Zellen.

Leicht fällt die Zelle  $l_0$  auf mit den vor ihr gelegenen fünf kleinen Kernen (siehe den Abschnitt über den Enddarm). Der lo-Kern der andern Seite ist nur angedeutet mit der Kontur, die fünf kleinen Kerne vor ihm der Übersichtlichkeit halber nicht eingezeichnet. Vor dem  $l_0$ -Kern finden wir oben  $d_0$ , weiter vorn  $l_1$ ,  $g_1$ , auf der andern Seite ebenfalls  $\lambda_1$  und  $\gamma_1$ , dicht hinter den Kernen  $q_1$  liegt der After, so daß er wohl als zwischen beiden Zellen mündend anzusehen ist, denn daß  $g_0$  so weit nach vorn reichen sollte, glaube ich nicht. Übrigens findet er sich auch sonst stets vor  $l_0$  und hinter  $l_1$ , so daß man allgemein sagen kann, der After liegt stets zwischen denselben beiden ectodermalen Zellen. Hinter lo treffen wir zuerst das ventrale Zellenpaar  $g_0$ ,  $\gamma_0$  wieder, nur die obere histologisch ausgeführt. In der Höhe dieser liegen zwei kleine Kerne ohne Nucleolen, auch hier liegt der obere hinter dem unteren. Dasselbe finden wir auch bei dem Paar  $l_1$ ,  $\lambda_1$ , vor dem wir wieder oben  $d_1$  treffen, mit ihnen eine Dreiergruppe bildend. In der Gegend dieser großen Zellen sind noch sechs kleine vorhanden, von denen zwei deutlich dorsal, zwei deutlich ventral sind. Wohin die andern beiden zu rechnen sind, muß ich offen lassen. Noch in der Höhe dieser kleinen Kerne finden wir  $S_1$  und 4, hinter diesen  $S_2$  und 3, und endlich in der äußersten Spitze das Kernpaar, das schon in Fig. 9b diese Stellung einnahm. Daß die hier genannten kleinen Zellen des Hinterendes noch alle als Leibeswandmuskeln aufzufassen sind, möchte ich bezweifeln, vielmehr dürften sich zwischen ihnen die Enddarmmuskeln und vielleicht

auch noch Ganglienzellen finden. — Sicher als solche möchte ich die beiden über  $g_0$  gelegenen ansprechen. Während die sicheren Muskelzellen erst weiter vorn beginnen, etwa über  $l_0$ , finden wir die ersten dorsalen vor, und unter ihr, etwa unter der oben (siehe Enddarm) besprochenen Fünfergruppe, die ersten ventralen.

Die Besprechung des Vorderendes wollen wir später an der Hand der Schnitte durchgehen, die wir jetzt zum näheren Verständnis der Lage der Organe zueinander durchsprechen wollen. Naturgemäß finden wir auf denselben, entsprechend der immer zunehmenden Länge des Embryo, immer weniger Kerne, die Zellen schieben sich mehr und mehr von der Seite zusammen. So finden wir die l-Zellen schon auf den letzten oben besprochenen Figuren nur noch da groß, wo ihr Kern liegt, sonst aber nur schmal, besonders am Mitteldarm eingeengt, ja sogar von ihm abgedrängt, so daß ihr Querschnitt trapezbis keilförmig wird. Ähnlich steht es mit den Muskelzellen, die nur am Orte ihres Kernes groß sind und breit den Mitteldarm erreichen (vgl. Fig. 27 f u. 27 g rechts und links). - Fig. 28 zeigt schon, wie sich stellenweise der Darm von den Ectodermzellen löst, die jetzt im Querschnitt nicht mehr die scharfen, regelmäßig geradlinig begrenzten Figuren zeigen. Auf etwas älteren Stadien sind die Zellgrenzen nur noch schwer sichtbar (Fig. 29). Besonders deutlich tritt hier die Abflachung der m-Zellen auf der kernlosen Strecke hervor, wo sie überhaupt kaum wahrzunehmen sind. Daher wird man es erklärlich finden, daß ich die Frage, ob die Cucullanus-Larve platy- oder cölomyar ist, unbeantwortet lassen muß.

Ein Schnitt, der uns die Kerne besonders zahlreich zeigt, kommt von einem etwas älteren Stadium und ist in Fig. 30 wiedergegeben.

Fig. 31 zeigt mehrere Schnitte aus einem noch älteren Stadium. Die drei ersten Schnitte folgen aufeinander, zwischen dem dritten und vierten ist einer, der ungefähr wie der zweite aussah, weggelassen. Das Lumen des, wie immer, der Dorsalseite genäherten Darmes ist schon beträchtlich weiter, die Gesamtform desselben von der der einzelnen Zellen kaum noch beeinflußt. Durch die Anordnung der großen und kleinen Kerne erkennen wir jetzt deutlich die Dorsoventrallinie. Doch erst der dritte Schnitt zeigt uns hier durch den abweichend gebauten unpaaren Kern die Lage der Bauchseite an.

Wir finden in Schnitt 1 alle vier Muskelkerne, den Entodermkern und drei Ectodermkerne. Von den Muskelkernen finden wir in Schnitt 2 noch einen wieder als einzigsten Nucleolus. Dagegen tritt

in Schnitt 3 ein neuer Muskelkern auf, zugleich mit einem ventralen kleinen Kern. Der nächste Schnitt zeigt den Rest des dorsalen *m*-Kerns und den Hauptteil eines gleichseitigen ventralen, ist aber sonst auch kernlos. Erst der fünfte Schnitt also enthält den nächsten Mitteldarmkern und die nächste Dreiergruppe der Ectodermkerne. Daß wir letztere zu dritt finden, zeigt, daß die alte Anordnung noch besteht, und über jedem Ventralpaar ein *d*-Kern als dritter steht und ebenso über jedem Lateralpaar.

Bei diesem Verhalten können wir uns nicht wundern, daß bei dem letzten Schnitt (Fig. 32), den ich hier gebe, durch einen reifen Embryo ein Entodermkern nicht getroffen ist. Er wurde ausgewählt, weil auf ihm gerade fünf kleine Kerne vorhanden waren; vier, die den vier Muskelbändern angehören, und ein fünfter, der der kleinzelligen ventralen Masse zuzurechnen ist. Durch diesen Kern, der keinen Nucleolus aufweist, - auch der rechte obere Muskelkern zeigt keinen, da er nur angeschnitten ist - ermöglicht sich die Orientierung, und wir finden also wieder, wie bisher, die großen ectodermalen Kerne, von denen die links ebenfalls nur angeschnitten sind, in den lateralen Teilen des Embryo. Dessen ganzer Körper zeigt sich hier als ein von einer derben Cuticula eingeschlossener doppelter Schlauch. Die äußere Schicht bildet die Leibeswand == Muskeln + Seitenlinien, die innere der Mitteldarm. Denn das wird, glaube ich, nach allem Voraufgegangenen den Leser nicht frappieren, daß ich die drei großen Zellreihen jederseits, die über und unter sich je einen Muskelstreifen haben, als Seitenlinien anspreche. Zeigt doch auch ein Blick auf Schnitt i in Fig. 27, daß zu ihnen die große Excretionszelle dasselbe Verhalten zeigt, wie beim erwachsenen Tier.

Auch auf Schnitten finden wir leicht die Zelle  $l_0$  wieder. Sie springt hier, wie Fig. 23 zeigt, weit in den Körper ein, und die beiderseitigen Zellen lassen nur einen engen Spalt zwischen sich frei. Sie grenzen so gewissermaßen den Schwanz nach vorn ab. Vor ihnen treffen wir gleich auf den Enddarm medioventral und die Vierergruppe mediodorsal. Das Schwanzende selbst zeigt große und kleine Zellen, etwas anders angeordnet als im Mittelstück.

Gehen wir jetzt rasch an der Hand von Fig. 34 die Kerne des Vorderendes durch. In Fig. 34 w sehen wir einen Dorsalkern, der noch auf v übergreift. Es ist von hinten gerechnet der zweite mediodorsale Kern also wohl  $d_{14}$ . Außer ihm finden wir in v zwei Lateralkerne, die Kerne  $l_8$  und  $\lambda_8$ . Sie greifen auf Schnitt u über. Wie ist nun ihre Nummer bestimmt? Ich bin dabei von dem einzelnen

kleinen Lateralkern in der mittleren Körperregion ausgegangen. Hinter ihm hatte ich  $l_5$ , vor ihm  $l_6$  und zwischen diesen beiden  $g_6$ . Von diesen Kernen nach vorn gezählt, ergibt sich für unsern Lateralkern die  $Nr_s$ , für die in s und q sich findenden beiden Ventralkerne die gleiche Nummer. Dementsprechend sind sie auch die ersten des ventralen Medianfeldes. In t haben wir auch den zweiten d-Kern, also  $d_{15}$ , der bereits in *s* beginnt. Vor ihm finden wir drei Schnitte keinen. Es liegt hier also in der D-Reihe eine größere kernfreie Strecke vor, die wir auch an den Totalpräparaten wiederfinden werden. Von Schnitt o an folgen sich die Nuclei dieser Reihe dann wieder rasch  $d_{16}$  in o, auf n übergreifend,  $d_{17}$  in m,  $d_{18}$  in k,  $d_{19}$  in *i*,  $d_{29}$ , der vorderste in *f* auf *e* übergehend. Zwischen ihnen finden sich l und  $\lambda_9$  in Schnitt l etwas hinter den neunten G-Kernen vor, von denen der eine, Schnitt k, hinter den andern verschoben ist. Nur an der Mundöffnung finden wir die G-Kerne noch nebeneinander. Hier liegen dann auch die zehnten l und  $\lambda$  Nuclei, so daß wieder  $g_{10}, l_{10}, d_{20}, \lambda_{10}, \gamma_{10}$  den Ring um die Mundhöhle bilden, deren spaltförmige Öffnung uns der Schnitt a und b zeigen. Alles ist also geblieben wie auf jüngeren Stadien, nur daß die G-Kerne acht und neun hintereinander und mehr in die Medianebene gerückt sind.

Es sei mir gestattet diese Verhältnisse noch kurz an den Frontalschnitten eines jüngeren Stadiums zu erläutern. In Fig. 33 a finden wir den kleinen Kern b ganz hinten, vor ihm also den Lateralkern l<sub>6</sub>, in der Mittelzelle der Seitenlinie und an der Peripherie gelegen. Der nächste Schnitt zeigt hinten noch ein Stück  $l_6$ , davor einen g-Kern, also  $q_7$ , ihm gegenüber  $\gamma_7$ , und dorsal über demselben, etwas unten im Schnitt  $\lambda_6$ . Ferner treffen wir vorn die ventrale Mediangegend tangential angeschnitten, und in ihr die Zellen und Kerne  $g_8, \gamma_8, g_9, \gamma_9,$ von den gemäß der Verjüngung nach oben geschobenen Zellen g<sub>10</sub> und  $\gamma_{10}$  dagegen nur ein sehr kleines Stück. Erst der nächste Schnitt c bringt ihre Kerne. Zugleich finden wir zwei d-Zellen, 11 und 12 (als über  $l_6$  gelegen). Der folgende Schnitt ist links gerade die  $\lambda$ -Reihe entlang gegangen und zeigt die Kerne  $\lambda_7$ ,  $\lambda_8$ ,  $\lambda_9$ ,  $\lambda_{10}$ , rechts hat er nur den vordersten und hintersten  $l_{10}$  und  $l_7$  getroffen, die mittleren bringt erst Schnitt e, zugleich mit dem ersten und letzten mediodorsalen d-Kern  $d_{13}$  und  $d_{20}$ .  $d_{13}$  ist aber nur angeschnitten, ein Segment treffen wir noch in Schnitt f neben  $d_{14, 15, 16, 17, 18, 19}$ . Man beachte schon hier die größere Lücke zwischen  $d_{15}$  und  $_{16}$ , eine Reihe von acht mediodorsalen Zellen.

Von einem andern Embryo desselben Stadium zeigt Fig. 10b auf

einem Oberflächenbild die  $\lambda$ -Kerne. Wir finden hier den Kern  $\lambda_7$  in seiner abweichenden Stellung wieder.  $\lambda_8$  und  $_9$  decken lateral den größten Teil des Vorderendes. Der Kern  $\lambda_{10}$  findet sich dicht neben dem Munde. In Fig. 10 *a* ist der Kern  $l_9$  nicht sichtbar, da diese Stelle des Präparates durch eine Verunreinigung getrübt war. Acht *d*-Kerne finden sich in der dorsalen Medianlinie (Fig. 11). Auch auf älteren Stadien gelingt es, wenn auch nicht ohne Mühe, die ectodermalen Kerne wieder aufzufinden: so zeigt sie uns Fig. 12 *a*, nur die Kerne  $g_8$  und  $\gamma_8$  konnte ich wegen der vielen kleinen über ihnen gelegenen Kerne nicht deutlich erkennen. Alle Kerne konnte ich dagegen in Fig. 13 *e* wiedergeben.

Nicht weit hinter dem Mund finden wir die vordersten fünf Kerne, die nächsten ventralen etwas vor, die lateralen etwas hinter der Mitte der Strecke vom Mund zum Nervenring. Etwas vor dem letzteren finden wir wieder ein ventrales Paar, etwas dahinter das laterale Paar  $l_8$ . Die medianen *d*-Zellen, acht an der Zahl, sind etwa gleichmäßig auf die Rückenlinie verteilt, bis auf die deutlich ausgesprochene Lücke zwischen  $d_{16}$  und  $d_{15}$ .

Diese Figur soll nur die Anordnung der Kerne auf diesem Stadium veranschaulichen, sie ist nicht beweiskräftig, weil sie schematisch ist. Dieser Charakter wohnt ihr nicht etwa deswegen inne, daß sie nicht mit dem Zeichenapparate entworfen ist oder die eingetragenen Elemente nicht histologisch genau wiedergegeben wären, sondern lediglich darum, weil alle andern Elemente außer dem Ectoderm weggelassen werden mußten. Wie nun aus den Querschnitten hervorgeht, liegen kleine Elemente ungefähr ebenso nahe der Oberfläche, so daß aus diesem Grunde allein ein Erkennen der ectodermalen Elemente nicht möglich ist, und in allen Abständen finden sich kleine Zellen, so daß die Darstellung der oberflächlichen Zellschicht stets eine willkürliche Begrenzung der Zahl einzutragender Kerne enthalten müßte. Alle einzutragen, würde alles eher als ein verständliches, geschweige denn ein instruktives Bild geben. So ist nur ein Teil der oberflächlichen Kerne eingetragen, und zwar diejenigen, die ihrer histologischen Beschaffenheit nach mit den übrigen Ectodermkernen übereinstimmten, und von allen übrigen Kernen des Vorderendes recht erheblich differierten. Daß ich hier keinen Fehler gemacht habe, muß der Leser annehmen oder nicht, selbst vergleichen lassen kann ich ihn hier nicht, wie in den andern Körperteilen.

Nachdem so im einzelnen die genaue Übereinstimmung älterer und junger Stadien dargetan ist, wollen wir noch kurz an der

Schnittserie 27, die wir zum Teil schon kennen, die untersuchten Zellen uns noch einmal vergegenwärtigen.

In Schnitt a finden wir die Mundöffnung bereits spaltförmig, vgl. Fig. 34 a und b, außerdem Kern d<sub>20</sub> (vgl. Fig. 4 b, 8, 11 a, 12 a, 13 e, 33 e). In Schnitt b finden wir dann den gesamten Fünferring  $d_{20}$ ,  $l_{10}$ ,  $\lambda_{10}$ ,  $g_{10}, \gamma_{10}$  (vgl. Fig. 4 b, 8, 12 a, 13 e, 33 c, d, e, 34 e, für  $l_{10}$  und  $\lambda_{10}$ , ferner Fig. 10 *a* und *b* für  $d_{20}$ ,  $g_{10}$ , Fig. 11 *a* für  $g_{10}$ , 9 *a*) Fig. 27 *c* bringt  $d_{19}$ (vgl. Fig. 4b, 8, 11a, 12a, 13e, 33f, 34i) und  $Fk_1$  und 2,  $Kk_1$  (vgl. Fig. 12 b, 13 e, 34 d, e, f). Neu sind in Fig. 27 d die Kerne  $d_{17}$ ,  $l_9$ ,  $\lambda_9$ ,  $g_{9}, \gamma_{9}$  (vgl. Fig. 4b [bis auf  $d_{17}$ ]; Fig. 8; 12a, 13e, 33b, d, e, f, 34j, k, l, m; ferner für  $d_{17}$  Fig. 11 a, für  $\lambda_9$  Fig. 10b, für  $g_9$  Fig. 9a, für  $l_9$  und  $g_9$  Fig. 5) und die Kerne des Vorderdarms  $Fk_3$  (vgl. Fig. 34 h, i und 12b, 13e). Fig. 27 d enthält  $d_{16}$  (vgl. Fig. 8, 11a, 12a, 13e, 33f, 34o) und  $Fk_4$ ,  $Kk_2$  (vgl. Fig. 12b, 13e, 34j, k, l), sowie den Nervenring (vgl. Fig. 12a, b, 13e, 34s), der also in Fig. 27 sowohl dem Ectoderm als dem Vorderdarm gegenüber weiter kopfwärts liegt als in den drei älteren Stadien. Dies macht sich übrigens schon an den Objekten der Fig. 10 und 11 geltend. Mit Fig. 27 f treffen wir auf die Kerne  $d_{15}$ ,  $l_8$ ,  $\lambda_8$ ,  $g_8$ ,  $\gamma_8$  (vgl. für die *l*- und  $\lambda$ -Kerne Fig. 4*b*, 5, für alle 8 und 13e, 34g-v, für  $l_8$  und  $\lambda_8$  Fig. 10a und b, für  $d_{15}$  und  $g_{15}$ Fig. 11 a, für  $d_{15}$ ,  $l_8$  und  $\gamma_8$  Fig. 12 a, für  $g_8$ ,  $\gamma_8$  Fig. 13 e, für  $l_8$  Fig. 33 d, für  $\lambda_8$  Fig. 33*e*, für  $d_{15}$  Fig. 33*f*) und die ersten Bulbuskerne  $Fk_5 - 9$ , Kk3 (vgl. Fig. 12b, 13e, 34n, o, p, q). Fig. 27g bringt d14 (vgl. Fig. 8, 9a, 11a, 12a, 13e, 33f, 34v) und Fk<sub>9</sub>-12, Kk<sub>3</sub>, 4 (vgl. Fig. 12b, 13e, 34 p-u). Fig. 27 h endlich neben dem letzten medialen Dorsalkern  $d_{13}$ (vgl. Fig. 8, 9a, 11a, 12a, 13e, 33f, e) auch die letzten Bulbuskerne  $Fk_{13-15}$  (vgl. Fig. 12b, 13e, 34v, w). Während nun Schnitt 27i mit der Excretionszelle und den Übergangskernen (vgl. Fig. 34 w, x) den Vorderteil abschließt, beginnt er mit den Kernen  $d_{12}$ ,  $\lambda_7$ ,  $g_7$ ,  $\gamma_7$  die mittlere Körperregion. Daß wir diese Kerne hier beieinander finden, beruht darauf, daß wir bereits in die Region der Krümmung gelangen, also nach unten zu immer mehr caudalwärts geraten (vgl. Fig. 4b, 5, 8, 11, 12a, 13b, e, 33c, d, b). Der folgende Schnitt zeigt uns zuerst das typische Bild der mittleren Körperregion (vgl. zahlreiche Abbildungen); wir finden neben  $l_7$  (vgl. wie bei  $\lambda_7$  usw.) den ersten Mitteldarmkern md, (vgl. Fig. 3, 9a, 10c, 11b, 12b, 13a, 22, 33a). Beim nächsten Schnitt sind wir völlig in der Biegung. Wir treffen in der vorderen Hälfte der Fig.  $d_{11}$ ,  $l_6$ ,  $g_6$ ,  $\gamma_6$ ,  $\lambda_6$  (vgl. Fig. 4b, 5, 8, 11a, 12 a, 13 a, b) die Mitteldarmkerne 2, 3 und 4 (vgl. Fig. 3, 9, 10c, 11 b, 12b, 13a, b). Hier tritt der Schnittverlauf von vorn oben nach hinten

755

## Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

unten noch deutlicher hervor. Der folgende Schnitt ist fast zum Frontalschnitt geworden. Die gezeichnete Ebene zeigt schon die Region, in der Seitenlinien und Mitteldarm sich unmittelbar berühren. In der vorderen Hälfte finden wir die kleinen einzelnen Nuclei b, ß (vgl. Fig. 11a, 12a, 13a, b, 15, 33a), in der Mitte je eine g- und 7-Zelle, von der g5 noch auf den folgenden Schnitt übergreift. Die zugehörigen  $l_5$  und  $\lambda_5$  finden sich darüber im folgenden Schnitt und über und vor ihnen  $d_9$  und  $d_{10}$ , im dorsalsten Schnitt endlich finden wir  $d_8$ , also über der Grenze von  $l_5$  und  $l_4$  und gerade über  $g_5$  und  $\gamma_5$  (vgl. hierzu Fig. 4b, 5, 8, 11 a, 12 a, 13 a, b). Die Fortsetzung des Mitteldarmes wird durch sechs neue Zellen gebildet, die an die noch teilweise im Schnitte enthaltenen  $mk_3$  und 4 anschließen, wir finden alternierend die Kerne  $md_5$ -9, von deren mittleren sich das Hauptstück erst in Fig. 27n findet (vgl. Fig. 3, 9a, 10c, 11b, 12b, 13a, b, 22). Gehen wir nun zum hinteren Teile dieser Schnittgruppe, so sehen wir, daß sich an  $d_s$  in Schnitt  $n d_7$  und weiter in Schnitt m $d_6$  anschließt, in *n* schen wir auch jederseits an  $l_5$   $l_4$  (vgl. Fig. 4*b*, 5, 8, 11*a*, 12*a*, 13*a*, *b*); in *m* treffen wir noch  $g_4$  (es ist diese Seite überhaupt etwas weiter hinten getroffen als die linke).  $\gamma_4$  findet sich erst im folgenden Schnitt l, zugleich  $l_3$  und  $d_5$ ; erst der nächste k bringt auch  $\lambda_3$  (vgl. zu diesen Zellen wie oben). An  $md_5$  haben sich inzwischen angeschlossen  $md_{10}$  und  $_{11}$  in  $l_1$  von denen  $_{10}$  schon in Fig. mangeschnitten war, und in Fig. k md12; daran reihen sich in Fig. i md13 und 14, die noch in dem nächsten Schnitt teilweise wieder getroffen werden (vgl. Fig. 3, 9, 10c, 11b, 13a, b, 22). Außerdem begegnen wir auf Schnitt l und i zwei größeren Kernen im ventralen Bande, den Geschlechtskernen (vgl. Fig. 9a, 10c, 11b, 13a, b, 14), an die sich hier noch die zwei kleinen Zellen nicht deutlich angeschlossen haben. Endlich zeigt Fig. 27 i  $d_4, g_3, \gamma_3, h l_2$ , während  $\lambda_2$ erst auf Schnitt g zugleich mit  $g_2$  sichtbar wird (vgl. hierzu Fig. 4b, 5, 8, 11 a, 12 a, 13 a, b). Auf Schnitt f liegen nun zugleich  $g_2$  und  $\gamma_2$ ,  $d_3$  links und  $d_2$  rechts, was beweist, wieviel weiter vorn die linke Seite getroffen ist (entspricht dies einmal der allgemeinen Richtung der Schnittführung, wie wir ja auch links an der Krümmung dorsalere, im Vorderrande weiter hinten gelegene Partien stets trafen als rechts, so wird diese Abweichung von der transversalen Richtung noch dadurch erhöht, daß das letzte Ende des Wurms ein wenig über die rechte Flanke gebogen, also links konvex ist, was dazu führt, daß, wie Fig. a zeigt, die äußerste Schwanzspitze rechts neben die Mundöffnung zu liegen kommt). Noch eine zweite Abweichung von der

Richtung eines Querschnitts, eine Abweichung von der dorsoventralen Achse läßt der folgende Schnitt erkennen, hier finden wir d1 etwas hinter  $g_1$ , gleichzeitig mit  $g_1 l_1$  ein wenig hinter  $g_1$  getroffen. Vergleichen wir das mit den bekannten Fig. (4b, 5, 8, 11a, 12a, 13a, b, c), so erkennen wir, daß der Rücken besonders rechts weiter vorn getroffen ist, als der Bauch (dies zeigte schon der vorige Schnitt mit  $d_2$ ,  $g_1$ , und das Resultat dieser beginnenden zweiten ventralen Einkrümmung ist eine starke Annäherung des Schwanz- an das Kopfende, die aus den Fig. f, e, d, c, b, a leicht ersehen wird, besonders. wenn man die rasche Verjüngung des Kopfendes mit in Rechnung setzt). Beide Krümmungen und die aus ihnen resultierende Schnittrichtung muß man sich gegenwärtig halten, um die Schnitte durch den Enddarm zu verstehen, zu dem wir jetzt übergehen, und der eingehender bereits S. 728 besprochen wurde. Es sei hier noch bemerkt, daß uns Schnitt f die letzten Mitteldarmkerne 15 und 16 brachte (vgl. Fig. 3 [nur noch 15], 9a, 10c, 11b, 12b, 13a, b).

Die Enddarmgegend wurde uns nach vorn abgegrenzt durch das vorletzte Paar ventraler Muskelzellen. Diese sehen wir bereits auf f in dem hinteren Paar, das zwischen sich eine unpaare Zelle schließt (das letzte: siehe Schnitt d); über dieser findet sich der ventrale Nucleus der Sagittalgruppe, der dorsale ganz vorn dorsal im folgenden Schnitt im Triangel mit den Basiskernen der Dreiecksgruppe, über denen in andrer Ebene der Spitzenkern ihrer Gruppe liegt (vgl. Fig. 10c, 11 b. 12b, 13d, 20, 21, 23, 24), ferner finden wir fünf Zellen der ventralen Mittelgegend (wir sprechen sie nicht als Muskelzellen der Leibeswand an, weil sie einmal viel plasmareicher sind, dann aber auch ihre Kerne noch im inneren Teile des Körpers liegen). In der hintersten optischen Ebene treffen wir endlich die beiden vorderen Analkerne und neben ihnen (zwar peripher gelegen, aber durch das Fehlen des Nucleolus als Nichtmuskelkern gekennzeichnet) einen unsymmetrischen Nucleus (vgl. Fig. 12b, 13d, 20, 21). Die vorderen Anal- und die Transversalkerne bringt der Schnitt d (vgl. Fig. 11b, 12b, 13d, 20, 21, 23), dazu die letzten ventralen Muskelkerne, von denen sich die etwas weiter vorn neben den Analkernen gelegenen Kerne durch Blässe, Größe und Nucleoluslosigkeit deutlich unterscheiden. Ferner liegen in der hintersten Ebene des Schnittes vier gleichgebaute Nuclei, die Rhombuskerne, und rechts von der Fünfergruppe die drei vordersten, links der vorderste (vgl. Fig. 10b, 11b, 12b, 13c, d, 20, 21, 24).

An großen Kernen bringt e die hinterste Calotte von  $g_1$  die

vorderste von  $d_1$ , ferner  $l_1$  und  $\gamma_1$ ,  $\lambda_1$  findet sich in Schnitt d zugleich mit  $d_1$  und  $d_0$  und der vordersten Calotte von  $g_0$ . Das Hauptstück ist, entsprechend der Schnittrichtung, neben  $\gamma_0$  und  $l_0$  auf Fig. c sichtbar (vgl. Fig. 4b, 5, 8, 11a, 9b  $[d_0, l_0, g_0]$ , 13b),  $\lambda_0$  folgt erst auf b; lo ist in dem hinteren Teil des Schnittes gelegen, vor ihm finden sich die beiden letzten, gegenüber links die vier hinteren Kerne der Fünfergruppe (vgl. 20, 21, 13c). Dorsal finden sich noch weitere drei Kerne, von denen einer vielleicht ein Muskelkern ist (rechts), der zweite rechts, viel weiter vorn gelegen, ist undeutlich, ein Stück von ihm fand sich schon in d hinter  $d_0$ , auch sehr undeutlich, der linke ist auch wohl ein Muskelkern, er ist in Stellung und Aussehen dem deutlichen rechts ähnlich. Ein unpaar ventraler findet nach seinem Aussehen zu urteilen im folgenden Schnitt sein dorsales Gegenstück, ein rechts ventraler sein linkes. Ob zwei etwas dunklere runde Flecken, die sich neben  $l_0$  (Schnitt *c* punktiert) und  $\lambda_0$  (Schnitt *b* punktiert) finden, ganz blasse Kerne oder nur durch Plasmastrukturen vorgetäuscht sind, wage ich nicht zu entscheiden. Sonst bringt Schnitt b,  $d_{-1}$ ,  $l_1$ ,  $\lambda_0$ ,  $s_4$ , der letzte  $a \lambda_1$ ,  $s_3$ ,  $s_2$ ,  $s_1$  und vier dorsale und zwei mehr ventrale kleine Kerne, die den auf Fig. 9b bei s4, s2 und s1 gelegenen entsprechen dürften (vgl. Fig. 9b, 11a, 13c, 4b, 5, 8). Von all den kleinen Kernen scheint außer den dorsalen in Fig. c keiner ein Muskelkern zu sein, die in b und c nicht, weil sie anders gebaut sind, die ähnlicher gebauten in a nicht, weil von einer Muskelzelle, wie sie sonst so deutlich zu sehen ist, nichts bemerkt ward (vgl. Fig. 9b, 11a, 13c).

Ich will noch darauf hinweisen, daß ich durch die ganze Serie die dorsalen Muskelkerne möglichst genau verfolgt habe, eingerechnet der zwei in Schnitt 27c fraglich gebliebenen, zähle ich jederseits 20, deren Stellung zu den großen Kernen mir jedoch nicht mit der in Fig. 13 zu stimmen scheint, wo ich die Kerne auch im vorderen Ende mit leidlicher Sicherheit erkannt zu haben glaube.

Das Ergebnis dieses Abschnittes wäre also das, daß die ursprünglichen sechs großzelligen Längsreihen das gesamte ectodermale Hautepithel bei *Cucullanus* bilden, und daß im Laufe dieses Prozesses die sämtlichen Ectodermkerne (ausgenommen im Kopf und Schwanz) in die Seitenfelder wandern, so daß in diesen die Hauptteile der Ectodermzellen liegen, deren flache periphere Ausbreitung jedoch dorsal und ventral den ganzen Körper überziehen. Dabei ist bemerkenswert, daß nicht eine beliebige Anzahl Zellen in beliebiger

Anordnung das ectodermale Epithel bildet, sondern daß jede Zelle sich in genau derselben Lage bei jedem Embryo und jeder Larve wiederfindet, so daß, soweit wir uns eine absolut sichere Kenntnis von diesen Verhältnissen schaffen konnten, nicht nur die Zahl, sondern auch Form und Anordnung der Zellen des Ectoderms eine durchaus typische ist.

Über die Muskulatur haben wir ein Gleiches nicht ermittelt, wir haben hier nur im hinteren Körperabschnitt den Beweis geführt, daß sich dieselben Zellen immer wiederfinden, während wir im mittleren Teile nur die Zahl der Elemente abgeschätzt haben. Immerhin zeigt ihre Gesamtheit sich hier typisch gleich angeordnet, und da das Verhältnis zur Zahl der Ectodermkerne nun stets das (ungefähr) gleiche zu sein schien, letztere aber bei jedem Embryo dieselbe ist, wird man schließen dürfen, daß, wenigstens im mittleren Körperteil — im vorderen haben wir diese Elemente gar nicht berücksichtigt — die Zahl der Muskelzellen bei allen Individuen die gleiche oder doch annähernd die gleiche ist.

Noch nichts ist bisher über die kleinkernigen Elemente der ventralen Medianlinie gesagt. Daß dieselben als ectodermale Epithelkerne, analog denen der Seitenlinie, zu deuten wären, läßt sich nicht widerlegen, da sie, an der Rhaphe gelegen, von keiner der Zellreihen überwandert wurden und noch in Kommunikation mit der Oberfläche stehen könnten. Denn bei der Kleinheit des Objekts sind diese Verhältnisse schwer zu erkennen. Immerhin möchte ich diese Auffassung für unwahrscheinlich halten: einmal der großen histologischen Unterschiede wegen, die sie von den Zellen der Seitenfelder trennen, dann auch, weil es nach allem, was wir gesehen haben, nur ein äußerst kleines Stück Cuticula sein könnte, das ihnen seine Entstehung verdankt.

Was für eine Bedeutung könnten die Zellen sonst haben?

Einmal könnten sie in den Ventralnerven eingeschaltete Ganglienzellen sein, anderseits könnten wir unter ihnen die Anlage für die Stützzellen der Papillen des Hinterendes suchen (vgl. GOLDSCHMIDT, 1894). Gegen letzteres würde allerdings sprechen, daß die Papillen anscheinend nur beim  $\sigma^{\uparrow}$  vorkommen, es also fraglich sein dürfte, ob sie schon bei der Larve angelegt sein sollten, um dann beim Qzu degenerieren. Doch wird man sich sonst fragen, wo kommen denn beim  $\sigma^{\uparrow}$  mit einemmal die Papillen her. — Mir scheint es sehr wahrscheinlich, daß die ventrale Mittellinie Zellen beiderlei Art enthält, wie auch ihre Kerne sich histologisch untereinander nicht als gleich

erweisen. Andre Organanlagen, die ich hier suchen könnte, sind mir nicht bekannt<sup>1</sup>.

Daß die schmalen Längsbänder tatsächlich die Muskulatur darstellen, eine Annahme, zu der ja schon ihre Entstehung führt, konnte ich dadurch bestätigen, daß in einem Goldpräparat sich in ihnen einzelne, etwa zwei oder drei Längsbalken deutlich zeigten. Wie ist nun aber die Anordnung der Muskulatur in den Bändern? Nach den Zeichnungen ist ja zunächst anzunehmen, daß es sich um eine Längsreihe von Zellen in jeder Muskelleiste handelt, die entweder verschmolzen sind, oder deren schräg oder quer verlaufende Grenzen bei der Kleinheit des Objekts nicht erkannt wurden. Ersteres möchte ich nicht annehmen, weil wir nirgends bei den Nematoden die Muskelzellen verschmolzen finden. Aber in beiden Fällen hätten wir gewissermaßen in dieser Larve eine Art Holomyarier vor uns, dessen Muskelfelder zwar nicht jedes aus einer Zelle, aber doch von nur



einer Längsreihe Zellen gebildet würden (Textfig. e). Dies erscheint aber im Vergleich mit den andern Nematoden unwahrscheinlich. Könnte die Muskulatur nicht auch meromyar sein? Gewiß, wir brauchen uns nur den Zellgrenzenverlauf anders zu denken (Textfig. f).

Da wir keine Zellgrenzen sehen, ist offenbar an und für sich

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Ob alle Kerne in der Gegend des Enddarms, die hier als Muskelkerne angesprochen sind, wirklich diese Bedeutung haben, konnte ich nicht sicher entscheiden.

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXXXI. Bd.

beides gleichberechtigt. Spricht nun für letzteres außer obiger Erwägung noch sonst irgend etwas? Gewiß.

Wir sehen in manchen Längsbändern konstant große und kleine Kernabstände alternieren (Fig. 13). Entweder kann nun der Kern in jeder Zelle in der Mitte liegen, dann ist diese Erscheinung nach Textfig. e unerklärlich, oder er liegt beliebig, dann müßten auch Bänder wie Textfig. ga und gb vorkommen, was nicht der Fall ist.

In der Abwechslung selbst ein Gesetz zu sehen, ist nicht möglich, weil sie eben auch fehlen kann. Leichtverständlich aber wird dies ganze nach Textfig. f bei der Annahme, daß der Kern stets in der Mitte der Zellen liegt oder an sonst einem bestimmten Orte, nicht aber die Kerne der einen Reihe genau in der Mitte zwischen denen der andern Reihe liegen müssen. Eine Verschiebung der einen Reihe gegen die andre läßt dann sofort die Sachlage der Textfig. hentstehen. Schließlich spricht dafür folgendes: An der Bauchseite, wo auf eine r-Zelle zwei Muskelzellen kommen, müßten einzelne derselben (jede zweite) an derselben Ectodermzelle inserieren, von der sie entspringen. Nehmen wir die zweite Textfigur an, so ist zugleich mit der doppelten Größe der Muskelzellen denselben die Möglichkeit gegeben, sich an zwei verschiedenen Zellen zu inserieren. —

Soweit es mir möglich war, die einzelnen Zellen und Zellgruppen zu verfolgen, haben wir das nun gemacht. Über die allgemeinen Fragen, die sich hieraus ergeben, siehe weiter unten, ebenso über das, was Keimblätter usw. betrifft. Wir wollen jetzt nur noch eine Frage kurz erledigen. An einer Stelle in meiner Arbeit von 1903 habe ich mich über die Zahl der am Schlusse der Furchung vorhandenen Zellen ausgesprochen, da mir Furchung und Gastrulation bei Cucullanus zwei völlig voneinander causal und zeitlich getrennte Vorgänge zu sein, also nach Abschluß der Furchung bis zum Ausschlüpfen der Larve, keine Zellvermehrungen mehr vorzukommen schienen. Ich kam zu dem Resultat, daß nach der Teilung der Zellen des primären Ectoderms, die zu einem Bestande von 256 führte, die nächste Teilung unvollständig sein dürfte, und veranschlagte deren Resultat nach der Zahl der Spindeln auf etwa 450 Zellen. Bei den m- und st-Zellen nahm ich in der gleichen Zeit noch eine ganze Furchung an, so daß diese Gruppen zusammen 96 Zellen enthalten würden. Die letzte Teilung der Entodermzellen führte zu 16 Elementen, die gleichzeitige der d-Zellen (tert. Ec.) zu ebenfalls 16, die der C-Zellen (sec. Ec.), die, wie ich glaubte nachweisen zu können, nur die ventrale Gruppe betraf, zu 48 Elementen, so daß nach dieser ungenauen (der größere

Teil [AB] nur abgeschätzt) Veranschlagung der Embryo mit den Propagationszellen etwa 628 Zellen enthalten würde. Wir können jetzt einmal auch die Zahl ungefähr ermitteln, die sich uns für die Larve ergibt und beide vergleichen.

Ich gehe hier so vor, daß ich erst aus Schnitten die Zellenzahl des Vorderendes ohne Oesophagus bestimme, dann die des letzteren und endlich die uns ungefähr bekannten Zahlen für Mitte und Hinterende addiere:

Vorderende, ungefähr	•		200
Oesophagus und Bulbus $24 + 42 = \ldots$			66
Mitteldarm	•		16
Enddarm			12
Genitalanlage			4
Vierergruppe		٠	4
Zwei Fünfergruppen	•		10
Zwei einzelne kleine Zellen, zwischen $l_5$ und $_6$ .			2
Ectoderm			72
Mesodermales und ventrales Mittelband, ungefähr	•		100
			486

Wir erkennen also, daß die erste Angabe zu hoch war, denn die zweite hat im Hinterende nur Fehlerquellen, die allerhöchstens ein minus 10 ergeben könnten, wahrscheinlich aber plus ergeben, während im nach Schnitten bestimmten Vorderende leichtlich viel zu hoch gegriffen sein könnte. Es erscheint mir demnach wahrscheinlich, daß die angenommene Ectoderm-Teilung nicht statthat, also die erste Angabe um 194 herunterzusetzen sein würde, also 434 Zellen ergeben müßte, was den vorliegenden Verhältnissen besser entsprechen dürfte.

Es läge nun nahe, den Versuch von mir zu erwarten, ob sich diese Furchung, die zu 256 *AB*-Zellen führt, nicht auch noch Zelle für Zelle verfolgen ließe. Ich muß aber gestehen, daß mir diese Untersuchung zu umfänglich ist; eine solche Analyse würde Monate beanspruchen und doch insofern wenig Vorteil bieten, als es mir nicht wahrscheinlich ist, daß man die Zellen auch während der Gastrulation im Auge behalten kann. Dazu kommt, daß *Cucullanus elegans* infolge der Kleinheit seiner Embryonen recht ungünstig ist, während er durch die Placulaform wieder bedeutende Vorteile bietet.

Ich überlasse es also einem Fleißigeren, an einer Form, die die Vorteile des *Cucullanus* bietet, ohne seine Nachteile zu zeigen, diesen Versuch zu machen.

Immerhin ergibt sich einiges über die Abstammung der einzelnen Elemente von den ersten Furchungszellen, doch auch darüber später.

Wir wollen uns vielmehr demnächst zu der Betrachtung eines zweiten Objekts wenden.

Rostock, im Oktober 1905.

# Literaturverzeichnis.

- APÁTHY, 1893, Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. X.
- 2. BAGGE, 1841, De evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatae dissertatio. Erlangae.
- BOVERI, 1892, Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. VIII.
- 4. 1899, Die Entwicklungsgeschichte von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. In der: Festschrift zum 70. Geburtstag von KARL v. KUPFFER. Jena.
- BÜTSCHLI, 1876, Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.
- CONTE, 1902, Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'Université de Lyon. I. 8.
- 7. DIESING, 1851, Systema Helminthum.
- 8. DUJARDIN, 1845, Histoire naturelle des Helminthes. Paris.
- 9. GABRIEL, 1853, De Cucullani elegantis vivipari evolutione. Diss. Berolini.
- 10. GALEB, 1878, Organisation et développement des Nématodes. Archiv de Zool. expérimentale.
- 11. GANIN, 1878, Über die Entwicklung der Pelodera teres. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.
- 12. GOETTE, 1882, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. 1. Leipzig.
- GOLDSCHMIDT, 1903, Histologische Untersuchungen an Nematoden. 1. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XVIII.
- 14. HALLEZ, 1885, Recherches sur l'embryogénie et sur les conditions du développement de quelques Nématodes. Paris.
- 15. JÄGERSKIÖLD, 1894, Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. VII.
- 16. JAMMES, 1894, Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes. Thèse. Paris.
- 17. KÖLLIKER, 1843, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Müllers Archiv.
- 18. LEUCKART, 1876, Die Parasiten des Menschen.
- 19. LIST, 1893, Zur Entwicklungsgeschichte des Pseudalius inflexus. Biol. Centralblatt. XIII.

- 20. LIST, 1894, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena.
- 21. MARTINI, 1903, Über Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
- 22. MEISSNER, 1853, Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Diese Zeitschr. Bd. V.
- 1855, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Ebenda. Bd. VII.
- 24. NASSONOW, 1897, Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Referat von BRAUN in: Centralbl. f. Bact. u. Paras. Bd. XXV.
- NATANSON, 1878, Embryonalentwicklung von drei Oxyurisarten aus Periplaneta, mitgeteilt von GANIN auf der Versammlung russischer Naturforscher in Warschau im Sept. 1876. (Referat von Hoyer in: Dieser Zeitschr. Bd. XXVIII.)
- 26. NELSON, 1852, On the reproduction of Ascaris mystax. Philosophical transactions 1852.
- 27. NEUHAUS, 1903, Die postembryonale Entwicklung der Rhabditis nigrovenosa. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVII.
- 28. RADKEWITSCH, 1872, Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. (Referat in: HOFFMANN u. Schwalbes Jahresbericht 1873 f. 1872.
- 29. REICHERT, 1846, Der Furchungsprozeß und die sog. Zellenbildung um Inhaltportionen. Müllers Archiv. X.
- 30. RUDOLPHI, 1819, Entozoorum Synopsis. Berolini.
- 31. SCHNEIDER, 1866, Monographie der Nematoden. Berlin.
- 32. SPEMANN, 1895, Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. VIII.
- 33. STRUBELL, 1888, Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii. Biblioth. Zool. 1888. Heft 2.
- 34. WANDOLLEK, 1892, Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus. Archiv f. Naturgesch. 1892. Bd. I.
- 35. Ziegler, 1895, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. LX.
- ZOJA, 1896, Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.
- 37. ZUR STRASSEN, 1892, Bradynema rigidum. Diese Zeitschr. Bd. LIV.
- ---- 1896, Embryonalentwicklung von Ascaris megalocephala. Archiv f
  ür Entwicklungsmechanik. Bd. III.

# Erklärung der Abbildungen.

## Zeichenerklärung:

 $Ag_1$ , vorderes  $Ag_2$ , hinteres der beiden letzten Zellpaare des Enddarms;

- b,  $\beta$ , einzelner kleiner Kern zwischen  $l(\lambda)_{5 u. 6}$ ;
- D, Mittelreihe (Dorsal-) der großen Ectodermzellen  $d_1$  bis  $d_{20}$ , die einzelnen Glieder dieser Reihe;

Dg, dreieckige Zellgruppe des Enddarms;

ED, Enddarm;

EE, ectodermales Epithel;

 $F(\Phi)$ , rechte (linke) Fünfergruppe lateral hinterm Anus;

Fk, Flächenkern;

 $G(\Gamma)$ , die rechte (linke) der ventralen großen Ectodermzellen,  $g_0-g_{10}$  $(\gamma_0-\gamma_{10})$  die einzelnen Glieder dieser Reihen;

GA, Geschlechtsanlage;

KK, Kantenkerne;

 $L(\mathcal{A})$ , rechte (linke) laterale Reihe großer Ectodermzellen,  $l_1 - l_{10} (\lambda_1 - \lambda_{10})$  deren einzelne Glieder;

M, Muskelleiste;

MD, Mitteldarm;

NR, Nervenring;

R, rhombische Zellgruppe über dem Enddarm;

 $s_1 - s_4$ , die Schwanzzellen des Ectoderm;

Sg, erste (sagittal gestellte) Kerngruppe des Enddarms;

Tg, transversal gestelltes Kernpaar des Enddarms;

Ük, Übergangskern zwischen Vorder- und Mitteldarm;

VD, Vorderdarm;

v, kleine Kerne der ventralen Mittellinie.

Die Erklärung der griechischen Buchstaben ist bei den entsprechenden lateinischen zu suchen. Die Mesodermkerne sind nur in Fig. 13 und 27 nach genauestem Studium eingetragen.

#### Tafel XXXI.

Fig. 1. Junger Embryo, kurz bevor die großen Zellreihen sich auf der Ventralseite erreichen. Dorsalansicht. Alle fünf Reihen sind sichtbar. Die vorderen punktierten Zellen sind ungenau. (Essigsäure-Alaunkarmin.) 550/1:

Fig. 2. Gleiches Stadium von der Bauchseite, zeigt nur die beiden ventralen Zellreihen. (Chlorgold.) 550/1.

Fig. 3. Optischer Frontalschnitt durch den hinteren Teil eines gleichalterigen (Chlorgold). Die vorderen Teile, wo nur der äußere Kontur gegeben, sind ungenau. 550/1.

Fig. 4. Alteres Stadium, bei dem die ventralen Zellreihen des Ectoderms sich bereits erreicht haben (Stadium I).  $\alpha$ , Dorsalansicht ein wenig von der linken Seite, Oberflächenbild. b, Dasselbe Objekt von der Ventralseite und ein wenig von rechts, spiegelbildlich. (Chlorgold.) 780/1, Fig. 4b 550/1.

Fig. 5. Gleiches Stadium von der Seite. Oberflächenbild. Die Kerne sind in den vordersten *D*-Zellen weggelassen, die Grenzen konnten nur aus den Buchtungen des Rückenkontur erschlossen werden. (Chlorgold.) 475/1.

Fig. 6. Ein wenig älterer Embryo.  $\alpha$ , nicht reines Oberflächenbild, um die Muskelleisten hervortreten zu lassen. Dorsalseite ein wenig von links. b, optischer Frontalschnitt durch dasselbe Individuum, in der Mitte daher am tiefsten (durch den Mitteldarm geschnitten) vorn und hinten mehr dorsalwärts, links ein wenig tiefer als rechts. (Pikrinessigsäure, Boraxkarmin.) 780/1.

Fig. 7. Stück eines etwas älteren, schon zusammengekrümmten Embryo (Stadium II). Oberflächenbild mit den Muskelleisten. a, vom Rücken und ein wenig von rechts, b, vom Bauch und ein wenig von links. 570/1.

Fig. 8. Etwas jüngeres Objekt von der Seite und vorn ein ganz wenig

765

#### Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.

von unten. Oberflächenbild. Es sind alle Kerne und Zellen des ectodermalen Epithel der rechten Seite gezeichnet. Die der linken Körpermitte sind rot eingetragen. (Sublimat-Alaunkarmin.) 810/1.

Fig. 9a. Stadium wie Fig. 7 (Stadium II). Optischer Sagittalschnitt. Oesophagus schematisch, und die kleinen Kerne des Vorderendes ungenau. b, Oberflächenbild des Hinterendes eines gleich alten Tieres; mit allen kleinen Kernen. (Essigsäure, Alaunkarmin.) Fig. 9a 1025/1, Fig. 9b 710/1.

Fig. 10. Etwas älterer Embryo (Stadium III). a, von der Rückseite und von links (Spiegelbild). Oberflächenansicht der Leibeswand. Nur mittlerer Körperteil ausgeführt. b, entsprechendes Bild desselben Embryo von unten rechts. c, optischer Schnitt, nicht ganz frontal, da die äußere Seite (linke) mehr dorsal getroffen als die innere. Stomadäumgegend ungenau, ebenso die Enddarmgegend. (Essigsäure, Alaunkarmin.) 810/1.

Fig. 11. Gleichalteriges Objekt wie das vorige (Stadium III). *a*, Ober-flächenbild der Leibeswand von der rechten Seite. Kerne des Vorderendes nicht eingetragen. b, optischer Sagittalschnitt. Die Zellen und Kerne der andern Darmreihe rot eingetragen, ebenso die in andrer Ebene gelegenen Kerne des Enddarms. (Essigsäure, Alaunkarmin.) 810/1.

#### Tafel XXXII.

Fig. 12. Älteres Stadium (III-IV) fast ausgewachsen. a, Dorsalansicht, oberflächliche Zellen des Schwanzes und Kopfes nicht gezeichnet. Die Kerne der *D*-Reihe genau, die der Lateralreihen mit Kontur und Nucleolus, die der Ventralreihen bloß mit Kontur eingezeichnet. Das Kernpaar  $g_8$  konnte wegen der Undurchsichtigkeit des Objektes nicht aufgefunden werden. b, Frontalschnitt durch dasselbe Objekt, außer im Oesophagus sind die Kerne des Vorderendes nicht eingetragen. (Essigsäure, Alaunkarmin.) 475/1.

Fig. 13. Erwachsener Embryo, der aus den Eihüllen frei, aber noch im Uterus eingeschlossen war. a, Bild vom Rücken und rechts, b, von unten und links (spiegelbildlich). Die Kerne der zugehörigen Darmhälfte sind rot einge-tragen, die vier Zellen der Genitalanlage in beiden Figuren eingezeichnet. H, Hinterende; V, Vorderende. Fig. 13c. Das zugehörige Schwanzstück (von rechts und ein wenig vom Rücken). Alle Kerne der Leibeswand beider Körperhälften eingetragen, bis auf die linke Fünfergruppe, den letzten linken Muskelkern mit dem vor ihm gelegenen Kern der ventralen Mittellinie und den vorletzten dorsalen Muskelkern. Fig. 13d. Die Kerne der Enddarmgegend (rot die von andern Kernen gedeckten Nuclei). Fig. 13e. Die Kerne des Vorderdarmes. (Sublimat, Alaunkarmin.) 475/1 (nur Fig. 13d 710/1).

Fig. 14. Ventralansicht eines gleichalterigen Embryo. Gegend der Genitalanlage (eingezeichnet). Sonst nur die Kerne der Leibeswand dargestellt. (Chromosmiumsäure, Alaunkarmin.) 475/1.

Fig. 15. Seitenansicht eines andern reifen Embryo in der Gegend des einzelnen Kernes. Konvexe Seite ventral. Nur alle Kerne der Leibeswand gegeben. (Chromosmiumsäure, Alaunkarmin.) 475/1. Fig. 16a. Dasselbe etwas weiter hinten von einer jungen Larve. Grenze

des Darmlumens und die Darmkerne beider Seiten rot. b, einzelner Kerne des Mitteldarms. (Pikrinessigsäure, Methylenblau.) 710/1. Fig. 17. Stück des Mitteldarms von der Seite. Zupfpräparat. (Sublimat-

Alaunkarmin.) 475/1.

Fig. 18. Das gleiche von etwas älterem Embryo, dorsoventral. (Chromosmiumsäure, Alaunkarmin.) 475/1.

Fig. 19. Das gleiche von junger Larve. [Chromosmiumsäure, Safranin.] 475/1.

Fig. 20. Kerne der Enddarmgegend von erwachsenem Embryo (frei im Uterus) von links und ein wenig von unten. Die Fünfergruppe nur einer Seite dargestellt, die Kerne des dorsalen Rhombus und die meisten der ventralen Mittellinie nur mit der Kontur gegeben. (Essigsäure, Alaunkarmin.) 710/1.

Fig. 21. Dasselbe von oben und ein wenig von links. Darstellung wie vorige. (Essigsäure, Alaunkarmin.) 710/1.

Fig. 22. Frontalschnitt durch einen jungen Embryo, bei dem die großen Zellen sich ventral noch nicht zusammengeschlossen haben. Vorderende nicht ausgeführt (vom RATHsche Pikrin-Osmiumsäure-Platinchlorid, Holzessig.) 780/1.

Fig. 23. Frontalschnitt durch die Analgegend eines älteren Embryo. (Pikrinessigsäure, Alaunkarmin-Hämatoxylin.) 710/1.

Fig. 24. Schnitte durch den vierfach zusammengekrümmten Embryo. a vorderster, b und c die nach hinten folgenden Schnitte. Die roten Kerne sind der Konvexität (Ventralseite) am nächsten. (Ebenso.) 710/1.

Fig. 25. Querschnitt durch jungen Embryo. (Ebenso.) 1000/1.

Fig. 26. Querschnitt durch wenig älteren Embryo. (Ebenso.) 1000/1.

Fig. 27. Die Figur ist des Raumes halber auf Taf. XXXIII gesetzt.

Fig. 28. Querschnitt durch etwas älteren Embryo. (Alaunkarmin, Hämatoxylin.) 710/1.

Fig. 29. Einzelner Querschnitt durch einen dreifach gewundenen Embryo. (Ebenso.) 710/1.

Fig. 30. Etwas älteres Stadium. Querschnitt, der zufällig in jeder Muskelleiste und im ventralen Medianfeld einen Kern getroffen hat. (Ebenso.) 1600/1.

Fig. 31. Schnitte 1, 2, 3, 5 (der Reihenfolge nach), etwas älteres Stadium vierfach gewunden. (Ebenso.) 710/1.

Fig. 32. Embryo, der sich bereits frei im Uterus bewegte, quergeschnitten. (VAN GIESON.) 710/1.

#### Tafel XXXIII.

Fig. 27. Schnittserie durch einen einmal zusammengekrümmten Embryo, vorn quer, in der Mitte frontal. (Alaunkarmin, Hämatoxylin.) 820/1.

Fig. 33. Frontalschnitte durch das Vorderende eines einmal zusammengekrümmten Embryo. Nur die ectodermalen Zellen der Leibeswand und einige der dorsalen Muskelbänder gezeichnet. (Alaunkarmin, Hämatoxylin.) 710/1.

Fig. 34. Schnittserie durch das Vorderende eines fast ausgewachsenen Embryo. (VAN GIESON.) 710/1.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

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

Zeitschrift f. wiss. Zeologie Bd. LXXXI



Moroim nez

Fil and Wilhelm En



.ufl\_ 11 1.

life state on a summary and a gala





Martini apiz.

# Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXXI



verlagv.a. Wilheh
g.14. Fig.15. 19. CE Fig.17. 0 Fig.18. . 00 ê 0 Fig.16. a Ъ V0 M EE ۲ Fig.20. +0 20--MD EE  $\phi$ EE \_M R tt==Ag2 Τg Ag1 Dg Fig.19. 21. R SgMDSqLo M (5) (0) M M Ag, Ag2 v Ń Fig. 25. Fig. 30. Fig.29. Fig.32. Fig.28. Fig.31. b С

aun ir. Leiz 215.

المترادية المتالية الالا أحتتم والبل

## Zeitschrift f. miss. Zoologie Bd. LXXXI



Martini gez



Martini qez.

Verlagva, Wilhelm

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

## Taf.XXXIII.



mun.Leir z. j.

The Max Call in 100 bins of

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



Marinn gez

Tellesvor, Wilhelm Engelmann n. Lenger

-