

Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden.

(Mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung.)

Von

E. Martini.

III.

Mit 13 Figuren im Text.

Theoretische Erörterungen.

a. Über die morphologischen Hauptphasen in der Nematodenentwicklung.

An die in den vorigen Teilen möglichst rein gegebenen Tatsachen möchte ich hier einige Bemerkungen mehr oder weniger theoretischer Natur anfügen. Dabei scheint es mir wünschenswert, zunächst auf rein morphologischem Gebiete zu bleiben.

Wir überblicken in dieser Art zunächst kurz die Furchung. Dieselbe ist bei allen bisher darauf untersuchten Nematoden total und inäqual, letzteres stets insofern als einzelne inäquale Teilungen vorkommen, zu denen meist gleich die erste gehört, bei manchen Formen jedoch auch* deutlich insofern, als man früh einen Pol der kleinen und der großen Blastomeren unterscheiden kann. Am deutlichsten sah ich dies bei *Nematoxys ornatus*, wo die Zelle *B* beträchtlich größer als *A*, ebenso *E* größer als *MSt* ist und so weiter, so daß im allgemeinen der hintere und untere Teil der Blastula aus beträchtlich größeren Blastomeren besteht als der vordere und obere. Eine Ausnahme machen nur zeitweilig hinten unten die kleinen Zellen *P₄* und *D*. Bei andern Formen, z. B. *Cucullanus*, treten diese Größendifferenzen weit weniger hervor, doch sind wenigstens die Entodermzellen stets merklich größer als die übrigen. Die Nematodenblastula ist daher eine Amphiblastula (TH. LIST, 1894. NB. könnte man so gut wie den von *Amphioxus* auch den Keim von *Cucullanus* usw. als Archiblastula bezeichnen).

Eine Furchungshöhle kann vorhanddn sein oder fehlen. Wir

finden sie unter den Nematoden z. B. bei *Ascaris megalcephala*, *Rhabdonema nigrovenosum*, *Nematoxys ornatus*. Sie tritt bei manchen Formen schon im zwölfcelligen Stadium auf, wo sie überhaupt zur Ausbildung kommt, dürfte dies spätestens im 16zelligem Stadium geschehen. Die Furchungshöhle fehlt bei *Cucullanus elegans* und *Pseudalius minor*. Dabei haben wir es in allen Fällen mit einer Leptoblastula, d. h. mit einer einschichtigen Anordnung der Zellen zu tun. Aus diesem Befund geht unzweifelhaft hervor, daß wir dem Vorhandensein oder Fehlen der Furchungshöhle nicht die mindeste morphologische Bedeutung beizulegen haben, da in diesem Punkt bei nächstverwandten Formen Differenzen vorkommen, ohne daß darum bei ihnen auch nur eine einzige Zellteilung verschieden verlief oder die spätere Entwicklung bemerkbare Unterschiede böte. Verschieden ist nur die relative Tiefenausdehnung der Furchungszellen, sie nimmt zu in der Reihenfolge *Rhabdonema*, *Nematoxys*, *Pseudalius*. Demgemäß tritt bei *Rhabdonema* eine geräumige, bei *Nematoxys* nur eine schmale Furchungshöhle auf, die bald verschwindet, während sie bei ersterer Art in die primäre Leibeshöhle übergeht. — Bei *Cucullanus* fehlt die Furchungshöhle infolge der Gesamtform des Keimes. Doch auch dieser stimmt sonst Zelle für Zelle mit den übrigen Arten überein.

Als Parallele sei hier der Fall der Ascidien herangezogen, der nicht minder deutlich die Irrelevanz der Furchungshöhlenbildung für die morphologische Vergleichung erläutert. Bei ihnen bildet sich, wie bei *Nematoxys*, aus der zuerst bei der Furchung entstandenen Blastula mit kleiner Furchungshöhle durch Schwinden der letzteren eine Placula, indem sich die Zellen der animalen und vegetativen Hemisphäre in einer Fläche aneinander legen. Allerdings ist die Gesamtgestalt der Ascidienplacula oft fast kugelförmig, z. B. bei *Distaplia*. Bei andern ist sie dagegen sehr schön ausgeprägt, wenn auch nirgends so extrem wie bei *Cucullanus*. So nimmt ihre Ausbildung bei *Clavellina* bis zum 48-, bei *Ciona* bis zum mehr als 70-zelligen Stadium zu. Die Gastrulation setzt erst später ein. Überhaupt finden wir bei den Ascidien merkwürdige Analogien zu den Verhältnissen bei Nematoden.

Könnte man nun die Placula nicht auch möglicherweise als Gastrula deuten? Das scheint mir ausgeschlossen. Eine solche wird unsrer Meinung nach dadurch gekennzeichnet, daß eine ihrer Zellgruppen von der andern mehr oder weniger umschlossen wird. Eine völlig ausgebreitete Gastrula ist daher eine *Contradictio in adjecto*. Daraus ergibt sich, daß die Placulabildung nur eine Modifikation der Blastula,

ein prinzipieller Unterschied zwischen Sterro- und Cöloblastula daher nicht vorhanden ist.

Dieser Schluß ist durchaus nicht neu und eigentlich selbstverständlich. Eine Höhle kann nur dann prinzipielle Bedeutung haben, wenn sie eine physiologische Aufgabe hat, durch die dann auch ihr Minimum und Maximum gesetzt ist. (Übrigens ist eine derartige Leistung auch eine rein passive, bedingt durch die auf morphologischer Grundlage ruhenden physiologischen Leistungen der Wandung.) Ein Hohlraum ist sonst eben nur eine Negation, im vorliegenden Falle ein Negativ der positiv wichtigen Embryonalzellen. Es kann ihm daher nie mehr Bedeutung beigemessen werden als der Größe der letzteren, ihrer Form und der Gesamtform des Keimes, denen meist wenig Wichtigkeit für die phylogenetische Spekulation beigemessen wird. Natürlich ist damit zur Morula, bei der Zellen von jeder Berührung mit der Außenwelt abgeschnitten sind, die Embryonalanlage sich also gewissermaßen primär mehrschichtig darstellt, die Brücke noch keineswegs geschlagen.

Die Gastrulation.

BOVERI sagt (1899), man könne als Beginn dieses Vorganges die erste ventrale Abflachung des Keimes auffassen, und ZUR STRASSEN steht auf demselben Standpunkt. Für die Verhältnisse bei *Ascaris* und *Rhabdonema* möchte ich mich beiden Forschern anschließen¹. Bei *Cucullanus* sehe ich den Beginn der Gastrulation erst viel später einsetzen. Wenn wir mit BOVERI (1899) die Gastrulation definieren als »den Prozeß, durch welchen gewisse Zellen, die dadurch Ento- bzw. Mesoblastzellen werden, ins Innere verlagert und von den zurückbleibenden nun als Ectoblastzellen zu bezeichnenden umschlossen werden«, so werden wir ihren Beginn erst im 354zelligen Stadium finden können. Bei letzterer Form gehen also Differenzierungsvorgänge, die bei andern Nematoden während und nach der Gastrulation ablaufen, derselben voraus; es fangen bereits die Ectodermzellen an sich histologisch zum

¹ Es ist diese Auffassung nicht völlig einwandfrei. Dieselbe Abplattung kann nämlich bei *Cucullanus* sicher nicht als Beginn der Gastrulation sondern nur als Anfang der Placulabildung angesehen werden. Sie kommt naturgemäß noch nicht an den ersten Furchungsstadien, sondern erst später zum Ausdruck. Es muß daher jede Blastula, die in ihrer Form zur Placula neigt, auf einem jungen Furchungsstadium einen Abflachungsprozeß erkennen lassen. Da sich derselbe jedoch bei den Ascariden auf der vegetativen Seite stärker ausprägt und direkt in die zur Gastrulation führenden Bewegungen übergeht, so ist es sicher praktischer, mit den oben genannten Forschern bereits hier den Beginn der Gastrulation zu setzen.

Epithel, die Entoblasten sich zu Darnelementen umzubilden, und dann erst tritt die Einstülpung auf.

Man kann ganz allgemein fragen: Wenn bei der Gastrulation eine Zellgruppe zu Ectoblasten, die andre zu Ento- und Mesoblasten wird, verändert sich da mit ihrem Platz nur ihr Name oder wird sie wirklich etwas anderes? Anders ausgedrückt: Handelt es sich hier um Selbstdifferenzierung, d. h. läßt sich die histologische Umbildung nicht nur gesondert von der Bewegung vorstellen, sondern auch als von dieser causal größtenteils unabhängig dartun, und ist der Gastrulationsbegriff daher auf die Bewegungsvorgänge zu beschränken. Dazu sei zweierlei bemerkt. Wenn auch der ursprüngliche Gastrulationsbegriff mit der Bewegungsvorstellung die der Entstehung von etwas Neuem, den Keimblättern, verband, so möchten wir bei der erwiesenermaßen vorkommenden Unabhängigkeit beider Vorgänge den Gastrulationsbegriff auf den Vorgang der Materialverlagerung beschränken. Die Keimblätter wären dann nur formell etwas Neues, nicht qualitativ. Wir können daher den Begriff der Gastrulation definieren als den Bewegungsvorgang, der das Ento- und Mesodermmaterial ins Innere einer aus Ectodermmaterial sich bildenden Hülle verschiebt, so daß der Keim dadurch qualitativ zweischichtig wird¹. Diese Vorgänge der Gastrulation durch Bewegung würde man nun wieder einteilen können in der bekannten Weise in eine Gastrulation durch Immigration oder in aufgelöster Ordnung und eine Gastrulation in geschlossener Ordnung durch Invagination oder Epibolie. Nur die letztere Form spielt bei den Nematoden eine Rolle, und wir brauchen hier daher auf die andre nicht einzugehen.

Man kann nun den vorliegenden Bewegungsvorgang causal oder rein deskriptiv behandeln. Für die causale Betrachtung der Gastrulation kann ich selbst Material nicht beibringen, auch sonst wissen wir

¹ Diese Definition begreift offenbar den Gastrulationsprozeß nicht in sich, wie wir ihn einerseits z. B. bei *Clava squamata* (Harm 1902), andererseits bei *Geryonia* (Metschnikoff 1881) finden und als Delamination bezeichnen. Hier tritt Bewegung kaum auf, und es handelt sich nur um eine Demarkation zwischen Ecto- und Entoderm, die im einen Fall durch Zellumordnung zum Epithel, im andern durch Zellteilung vollzogen wird. Die weitere Fassung der Definition könnte man vielleicht so bilden: Die Gastrulation ist der Vorgang, der in dem vorher formell einheitlichen Keim die formelle Sonderung des qualitativ verschiedenen Zellmaterials in eine innere und äußere Schicht bewirkt, die den Primitivorganen entsprechen. Wir könnten dann eine motorische (kinetische) von einer demarkatorischen (diaristischen) Gastrulation unterscheiden. Letztere würde die beiden oben erwähnten Modifikationen der Delamination umfassen.

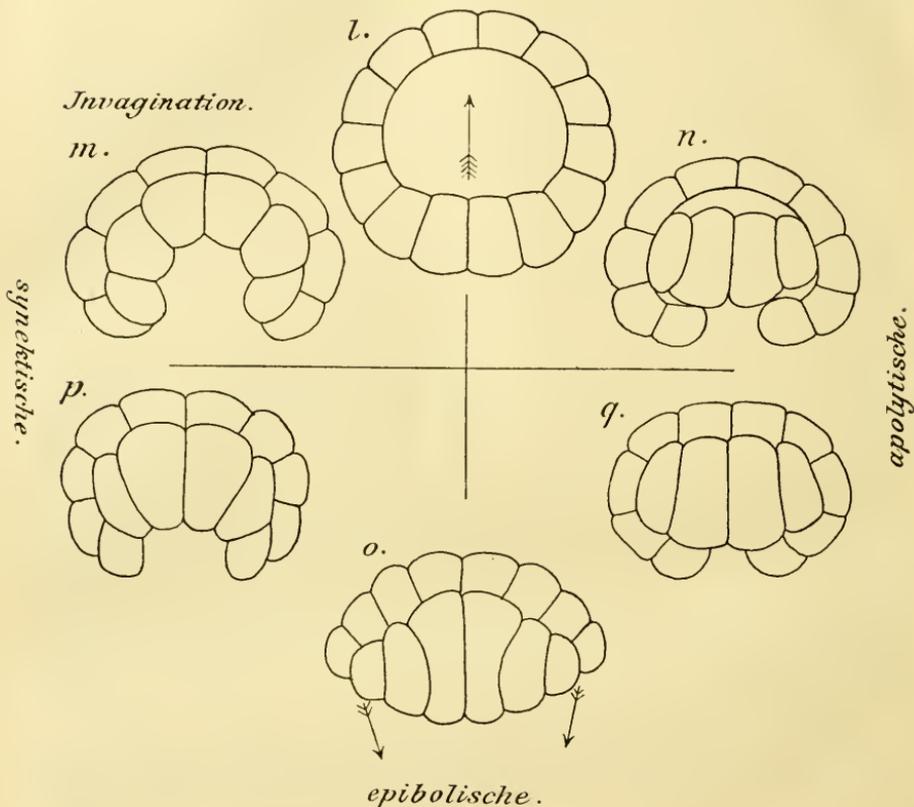
darüber so gut wie gar nichts. Mir scheint hier auch die Frage vorzuliegen: Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung der den Vorgang bewirkenden Zellen. Eine Antwort hierauf erfordert einen so ausgebreiteten Überblick, daß es mir nicht tunlich erscheint, sie im Anschluß an eine die nur Nematoden betreffende Arbeit zu versuchen. Durch RHUMBLERS Arbeit (1902) jedoch scheint sie mir keineswegs im Sinne einer abhängigen Differenzierung gelöst, wenn ich auch mit BÜTSCHLI (1876) in dem Wachstum der Ectodermplatte, allerdings nicht durch Zellvermehrung, sondern durch Volumzunahme der Elemente, bei *Cucullanus*, aber auch bei den andern Nematoden einen wichtigen Teil des Gesamtmechanismus erblicke.

Es bleibt uns also die beschreibende Behandlung der Gastrulation. Da wir dieselbe als einen Bewegungsvorgang betrachten, muß es sich dabei wenigstens um zwei Systeme oder zwei Körper handeln, die ihre räumliche Lagebeziehung zueinander verändern. Rein deskriptiv ist es dabei willkürlich, ob ich den einen oder den andern Teil als bewegt ansehe oder beide. Zur Vergleichung müßten wir nun die Bewegung auf einen ruhenden Punkt übereinstimmend beziehen, der entweder in einem der bewegten Systeme liegen, oder ein Ort außerhalb beider sein könnte. Letztere Möglichkeit bietet sich uns für die Gastrulation nicht. Wir müssen daher eins der beobachteten Systeme als ruhend ansehen und könnten uns dann bei einer typischen Invagination die Sache entweder so vorstellen: Das Entoderm krümmt sich, und das Ectoderm wird darüber hinweg bewegt, wie man sich einen alten Filzhut über den Kopf zieht, oder: der ursprünglich vegetative Pol nähert sich dem animalen immer mehr. Mir erscheint es nun angemessener, den animalen Pol als festen Punkt anzusehen.

Es lassen sich dann zwei Grundverhältnisse denken. Entweder findet bei der Gastrulation eine Annäherung der Zellen des vegetativen an den animalen Pol statt, was nur möglich ist, wenn eine Furchungshöhle gebildet wurde, oder letztere fehlt, und es findet daher eine solche Annäherung nicht statt. Der erstere Vorgang wäre als embolisch zu bezeichnen, unter letzteren Verhältnissen würden wir es mit einer Epibolie zu tun haben. Die Embolie kann nun verlaufen 1) (synektisch) unter Erhaltung der ursprünglichen Kontinuität der Zellen oder 2) (apolytisch) unter Lösung derselben. Anliegende Schemata geben eine Vorstellung von beiden. Geschieht beim Fehlen der Furchungshöhle die Einhüllung des Entoderms durch Epibolie, so kann natürlich auch diese synektisch als Einfaltungsprozeß oder apolytisch als Umwachsung sich abspielen. Wenn man nun auch vielfach einen Einfaltungsprozeß,

wie er bei *Amphioxus* der Embolie folgt, mit unter den Begriff der Invagination nimmt, so daß zu dieser das embolische Moment nicht nötig wäre, so will es mir doch als praktischer erscheinen, nur die embolisch-synektische Gastrulation als Invagination zu bezeichnen. Dieselbe

Embolische Gastrulation.



Textfig. l—q.

Schemata für die Gastrulation in geschlossener Ordnung. l, Cöloblastula; m, embolisch-synektische, n, embolisch-apolytische Gastrulation; o, Placula (Sterroblastula); p, epibolisch-synektische, q, epibolisch-apolytische Gastrulation.

wäre dann meist von einem epibolischen Prozeß gefolgt, der zu Verengerung des Urmundes führt¹. In welchem Maße beide Prozesse an

¹ Die bei superfizieller und diskoidaler Furchung sich findenden Gastrulationen sind entsprechend der systematischen Stellung der Tiergruppen, denen sie zukommen, als stark abgeleitete Abarten einfacherer embolisch-epibolischer Prozesse anzusehen und in dieser Besprechung nicht berücksichtigt.

einer Gastrulation beteiligt sind, richtet sich nach der Größe des Blastocöls.

Wie weit finden wir nun diese gedachten Bewegungen verwirklicht?

Die zweite Form, die embolisch apolytische Gastrulation, sehen wir deutlich im Querschnitt von *Ascaris* (BOVERI, 1899, Fig. 28c). Die synektische Embolie treffen wir unter den Nematoden bei *Rhabdonema* und bei *Nematoxys*, bei welcher sie infolge der Enge der Furchungshöhle sehr bald in die epibolisch synektische Form übergeht. Diese letztgenannte Form kommt rein bei *Cucullanus* und *Pseudalius* vor. Bei *Cucullanus* erreicht die Gastrula eine beträchtliche Ähnlichkeit mit einer durch Invagination gebildeten. Nur die epibolisch apolytische Gastrulation findet sich meines Wissens bei Nematoden nicht.

Diese Sachlage lehrt, daß der Unterschied zwischen Epibolie und Invagination für die Homologisierung zweier Entwicklungsreihen nicht wichtig zu sein braucht. Stellt er sich uns doch einfach als eine Modifikation desselben Vorganges einerseits bei der Placula, anderseits bei der Cöloblastula dar und beweist seine Irrelevanz durch das mit allen Übergängen verbundene Auftreten beider Formen in einer eng verwandten Tiergruppe, deren Entwicklung sonst Zelle für Zelle übereinstimmt.

Mit dem Gastrulationsbegriff sind die Worte Urdarm und Urmund eng verbunden. Als Urdarm fassen wir die durch das Einsinken einer Zellgruppe bedingte, von außen in den Keim eindringende Höhle auf. Immerhin bleibt zweifelhaft, ob die nur im Grunde entodermal ausgekleidete, sonst streckenweise nur durch eine ectodermale Zellschicht von der Außenwelt abgegrenzte Höhle, wie sie BOVERI (1899, Fig. 28c) darstellt als Urdarm bezeichnet werden kann. Mit der Vorstellung ihrer Funktion als Darm bei Vorfahrenformen stimmt das nicht. Übrigens ist die Vertiefung sehr verschieden stark entwickelt. Bei *Ascaris* und *Rhabdonema* gut ausgeprägt, ist sie bei *Pseudalius minor* sehr gering. Bei *Cucullanus* tritt der Urdarm am deutlichsten hervor. Durch die Einkrümmung der Ränder wird auf der Unterseite eine ziemlich tiefe Konkavität gebildet, deren Wände aus dem Ento- und Mesoderm bestehen, wozu in der Gegend des Urmundrandes noch ectodermale Bestandteile kommen. Der Keim ist dabei überall zweischichtig. Trotzdem wird man sich selbst hier schwer davon überzeugen können, daß eine solche relativ flache, weit geöffnete Höhle als Darm habe funktionieren können. Es mag vielleicht interessieren, daß diese Bildung bei allen von mir untersuchten Nematoden nicht bei Bestand bleibt, sondern im weiteren Verlauf des Gastrulationsprozesses restlos ausgefüllt wird. Daß auch das definitive Darmlumen sich in keiner Weise

auf das des Urdarmes beziehen läßt, soll beim Darm näher besprochen werden. Es läßt sich also die Anschauung, der Urdarm entspräche phylogenetisch einer Darmbildung, nur anwenden unter der Hilfsannahme weitgehender Cenogenese.

Wie es auch mit der Gasträallehre stehen mag, viele gemeinsame Züge verbinden die Gastrulationsprozesse der verschiedensten Tiergruppen. Es scheint daher durchaus erforderlich, dieselben in Parallele zu setzen. Das ergibt dann ohne weiteres die Berechtigung der Begriffe Urdarm, Urmund, Ectoderm, Entoderm, die uns den Vergleich der Gastrulae ermöglichen.

Mit der Besprechung des Urmundes hängt die Frage nach dem Abschluß des Gastrulationsprozesses zusammen. Denn wenn auch sicher nicht wohl eher von der Beendigung desselben gesprochen werden kann, als bis deutlich eine Zelllage innerhalb der andern liegt, so muß sich doch die Antwort in dieser Frage ganz verschieden gestalten, je nachdem wir mit BOVERI (1899)¹ den Verschuß des Blastoporus dem Gastrulationsvorgang subsummieren oder nicht mit ZUR STRASSEN (1896). Letzteres scheint vom Standpunkt der Gasträatheorie aus das richtigere. Denn der Verschuß des Blastoporus ist ein Vorgang, der von diesem Standpunkt aus als eine cenogenetische Zutat zur Gastrulation erscheint. So wird er auch in der älteren Literatur meist gesondert besprochen. Blicken wir aber nur auf die Tatsachen, so stellt sich der Blastoporuschluß meist als eine kontinuierliche Fortsetzung der als Gastrulation bezeichneten Bewegung dar. Denn wenn, wie mir scheinen will, ZUR STRASSEN die Gastrulation als beendet ansieht, wenn der embolische Vorgang aufhört und der epibolische einsetzt, so muß darauf hingewiesen werden, daß bei nahe verwandten Formen letzterer allein vorkommt, sein Beginn also nicht das Ende der Gastrulation bezeichnen kann.

Bei dieser Kontinuität der Vorgänge wäre der Zeitpunkt, wann wir die Gastrulation beendet sein und den Urmundschluß beginnen lassen wollen, rein willkürlich zu wählen. Deswegen, und weil es uns praktischen Bedürfnissen besser zu entsprechen scheint, sehen wir mit

¹ Vgl. seine oben zitierte Definition des Gastrulationsvorganges. Nach derselben muß BOVERI dann allerdings den Keim schon als Gastrula bezeichnen, ehe der Gastrulationsprozeß beendet ist, wird doch der *Amphioxus*-Keim allgemein als Gastrula aufgefaßt, lange bevor Ento- und Mesoderm von Ectoderm umschlossen werden, zu einer Zeit, wo der Urmund noch die ganze Dorsalseite einnimmt. Was aber den Acraniern am Rücken recht ist, ist den Nematoden am Bauche billig.

BOVERI als Ende der Gastrulation den Verschluß des Urmundes an, d. h. den Augenblick, wo Urdarm- und Genitalanlage ventral vom Ectoderm völlig bedeckt sind¹. Damit ist wenigstens ein fester Markstein gewonnen, wenn auch die Zellverschiebungsvorgänge in derselben Weise über diese Grenze andauern können, wie wir unten sehen werden.

Über den Ort und den Modus des Urmundschlusses verweise ich auf das 1903 Gesagte.

Das dritte Keimblatt.

An die Entstehung des dritten Keimblattes knüpft sich so eng die Leibeshöhlenfrage, daß wir hier jetzt beides zusammen erledigen wollen. Wir schicken voraus, daß wir uns mit den meisten Forschern in Übereinstimmung glauben, wenn wir nur da eine sekundäre Leibeshöhle annehmen, wo entweder in einer kompakten Mesodermmasse ein oder mehrere Hohlräume entstehen, oder solche von Mesoderm umschlossene Bläschen sich direkt vom Darm abschnüren. Nur in dem Fall, wo wir ein solches Cölom finden, sprechen wir von einem Mesoblast, sonst von Mesenchym.

Die erste Tatsache, die wir jetzt zu erwähnen haben, betrifft das Blastocöl. Es ist auf den uns hier beschäftigenden Stadien bei einer Reihe von Nematoden völlig verschwunden, während es sich bei andern erhält und in die primäre Leibeshöhle übergeht. Dieser Unterschied ist natürlich ohne prinzipielle Bedeutung. Die Bildung des Mesoderms geht so vor sich, daß entweder die neben dem Entoderm gelegene Mesodermreihe sich durch Zellteilung dorsoventral ausdehnt und als einfache Schicht der Darmanlage anliegt, oder es ist (bei *Cucullanus*) schon während dem Beginn der Gastrulation mit seinen Zellteilungen fertig und wird im weiteren Verlauf dem Entoderm seitlich angelegt. Die so entstandene, zwischen Ento- und Ectoderm in der Seitenregion eingeschaltete Zellschicht sondert sich dann in allen Fällen in zwei dorsale und zwei ventrale Zellreihen, zwischen denen Ento- und Ectoderm durch keinerlei Zellen getrennt sind.

Daraus geht hervor, daß von Cölobildung bei den Nematoden nicht die Rede sein kann. Die in der Transversalrichtung nur eine Zelle starke Mesodermreihe ermöglicht nicht einmal die Vorstellung eines virtuellen Cöloms, und zerfällt dann in Zellreihen, die bei einzelnen

¹ Immerhin könnte man die Propagationszellen auch zum Ectoderm rechnen und demgemäß das Ende des Gastrulationsprozesses etwas früher ansetzen (mit NEUHAUS 1903).

Formen (*Rhabdonema*), frei in der primären Leibeshöhle nur dem Ectoderm angelagert, nicht einmal ein ganzes parietales Blatt darstellen würden und, wie bemerkt, bei den protocöllosen Formen an vier Streifen dem Ectoderm die direkte Berührung mit dem Entoderm gestatten. Da wir keinen von Mesoderm umschlossenen Hohlraum haben, haben wir eben kein Cölom und also auch keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, und die Leibeshöhle der ausgebildeten Nematoden ist eine primäre. Das gilt natürlich so gut wie für *Rhabdonema* s. o. auch für die Formen, bei denen die Leibeshöhle wie bei *Cucullanus* erst durch Auseinanderweichen der Keimblätter entsteht.

Wenn nun auch GOLDSCHMIDT (1906) gezeigt hat, daß bei erwachsenen Nematoden alle inneren Organe von den eigentümlichen weit ausgebreiteten Ausläufern einiger weniger Zellen eingehüllt werden, so beziehen sich die entscheidenden Beobachtungen auf die Zeit vor der Zelldifferenzierung und höchstens noch auf deren erste Anfänge. Die großen Mesenchymzellen werden hier also noch nicht völlig ausgebildet sein. Aber selbst beim erwachsenen Tier, scheint uns, wird durch diese Zellen nicht im entferntesten eine Bildung bedingt, die mit einer sekundären Leibeshöhle einige Ähnlichkeit hätte. Wir können es daher nicht berechtigt finden, wenn R. HERTWIG noch in seinem Lehrbuche die Nematoden zu den Cölhelminthen stellt.

Fragen wir nun nach der Herkunft der Mesodermzellen, so ist ja ihre Abkunft genealogisch durch BOVERI, ZUR STRASSEN und SPEMANN bekannt. Kann man sie auch morphologisch vom Entoderm ableiten? Legen wir BOVERIS Fig. 28c (1899) zugrunde, so ist klar, was wir als primäres inneres Blatt anzusehen haben, und wir können ruhig sagen: Das Mesoderm sondert sich in zwei Streifen vom Entoderm. Auch die Verhältnisse bei *Cucullanus* legen dem keine Schwierigkeiten in den Weg, wenn man etwa von dem Bild ausgeht, das ich 1903 in Fig. 29b gegeben habe und das einer Invaginationsgastrula sehr ähnlich ist. Doch es ist wohl noch eine andre Auffassung möglich.

Denn abgesehen von der verschiedenen Abstammung, auf die ich, weil in den ersten Furchungen vollzogen, nicht viel Gewicht legen möchte, unterscheidet nichts die Mesomeren von den Ectomeren. Man könnte also auch eine ectodermale Abkunft des Mesenchyms annehmen, um so mehr als sich bei manchen Arten in direktem Anschluß an sie auch Teile des Ectoderms in die Tiefe begeben. Wenn BOVERI und ZUR STRASSEN von den Nachkommen von *M St* die Bildner des Stomatodäum als ectodermal rechnen, so beweist das, daß auch sie die Abstammung von derselben Ursomazelle nicht als ausschlaggebend ansehen.

Doch wie schwierig die Beurteilung der Keimblätterverhältnisse wird, wenn man die histologischen Verhältnisse mit zum Maßstab der Beurteilung nimmt, beweist O. HERTWIGS Versuch bei Amphibien, den Streit um die Herkunft der Chorda dadurch zu beseitigen, daß er sie weder ento- noch mesodermal nennt, sondern im entscheidenden Augenblick nur von Chorda-, rechter und linker Mesodermanlage spricht. Damit haben wir fünf Primitivorgane und also fünf Keimblätter, und die ganze Keimblätterlehre erscheint bedenklich. Es ist daher jedenfalls einfacher, das Mesoderm der Nematoden seiner Herkunft und seiner Lage neben den Darmzellen nach vom primären Entoderm abzuleiten und sich darauf zu beschränken, auf die Möglichkeit einer andern Auffassung hingewiesen zu haben.

Die Organogenese.

α. Die Epidermis.

Bei der Besprechung der Organogenese stellen wir unser eigentliches Thema, die Bildung der Seitenfelder und der Subcuticula voran.

Wir hatten bei allen Formen gefunden, daß sechs dorsale ectodermale Längsreihen von Zellen, die sich durch das Verschmelzen der beiden mittleren in fünf unlagern, die äußere Bedeckung des Embryo bilden, indem sie alle andern ursprünglich oberflächlichen Zellen überlagern, zumeist sie auf der Ventralseite hinter der Mesodermanlage her in die Tiefe schiebend, so daß sich dieser Umlagerungsprozeß als direkte Fortsetzung der Gastrulation darstellt. Die medioventral eingestülpten Zellen berühren die Oberfläche später höchstens in sehr geringem Umfange. Sie dürften zu Nerven und Sinneszellen werden.

Die fünf Zellreihen erleiden dabei aber eine eigenartige Umbildung. Bei den meisten derselben rücken die Kerne in die Seitenregion des Embryo, und nun drücken die peripherwärts vordringenden Muskelzellen den großen Deckzellen über und unter ihren Kernen eine tiefe Rinne ein, damit zugleich eine scharfe Abgrenzung der Seitenfelder nach unten und oben schaffend. Unter den Muskelbändern wird das Plasma der Ectodermzellen schließlich bis auf eine dünne Schicht zusammengedrängt und so jeder Zellkörper der dorsalen und ventralen Ectodermreihen in einen subcuticularen und einen den Längslinien zugehörigen Teil gesondert. Da also Subcuticula und Längsfelder eine gewebliche Einheit, ja nur Teile derselben Zellen sind, so können wir sie wohl zusammen als Epidermis bezeichnen.

Eine Bildung der Epidermis ist die Cuticula, es sind also Subcuticula und Seitenfelder als Matrix der Cuticula anzusehen. Auch geht

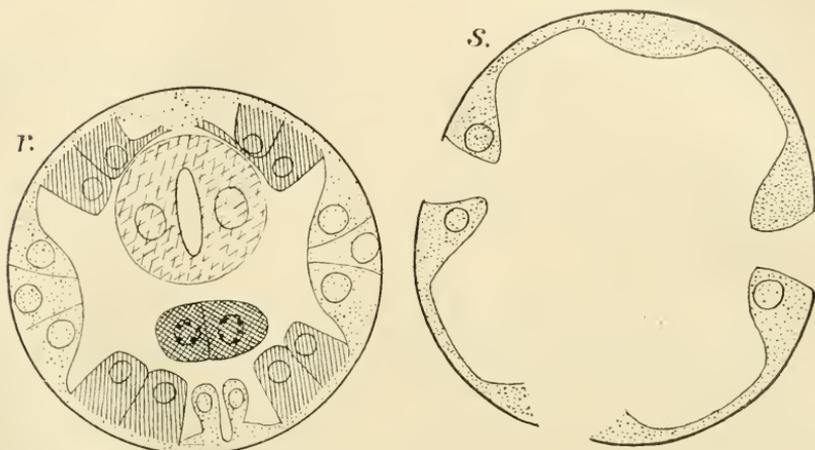
dementsprechend das Ectoderm natürlich bei der Cuticulabildung nicht verloren. Daß Subcuticula und Seitenfelder dasselbe Gewebe sind, ist nicht neu, das findet man in einigen der verbreitetsten Lehrbücher, wie R. HERTWIG und LANG, ferner bei SCHNEIDER (1866), NASSONOW (1897), JÄGERSKIÖLD (1894), HAMANN (1892), COBB (1888) und vielen andern. Diese Gleichartigkeit läßt sich sehr wohl auch am erwachsenen Tier erkennen. Von der Entwicklungsgeschichte ausgehend kommt zu demselben Resultat WANDELLEK (1892), ZUR STRASSEN (1892), JAMMES (1894). Daß die Gewebe ectodermal sei, gaben z. B. an: HERTWIGS Lehrbuch, WANDOLLEK, JAMMES, HAMANN usw. gegen ZUR STRASSEN (1892), GOLDSCHMIDT (1903) u. a. die sie als mesodermal ansehen.

Alle diese Autoren waren aber meiner Meinung nach den Beweis für ihre Auffassung der fraglichen Gebilde als ectodermal oder mesodermal schuldig geblieben. Aus histologischen Merkmalen läßt sich doch ein sicherer Schluß auf das Keimblatt, dem ein Organ entstammt, nicht ziehen, sondern (im Gegensatz zu BRAEMS Ausführungen 1895) nur aus der Entwicklungsgeschichte. Daß aber unter den widerstreitenden Angaben auf dem Gebiet der letzteren sich keine findet, die die wirklichen Schicksale des Ectoderms nachgewiesen hat, zeigt ein Vergleich mit den hier gewonnenen Resultaten. Somit dürfte in dieser Arbeit zuerst bewiesen sein, daß Subcuticula und Längsfelder ectodermal sind. Aber indem wir in beiden Teilstücke derselben Zellen erkannten und fanden, daß die Abschnitte in den Längsfeldern den Kern enthalten, also die Hauptteile sind, kommen wir zu einer ganz neuen Anschauung. Aus derselben folgt, daß außerhalb der Längsfelder die Subcuticula (den Schwanz ausgenommen) bei der Nematodenlarve kernfrei ist und dieser Befund beim erwachsenen Tier nicht überraschen kann. Das braucht nach dem in den tatsächlichen Abschnitten Erörterten nicht mehr ausgeführt zu werden.

Sehr auffällig wird die Form der einzelnen Elemente, in denen die großen den Längsfeldern angehörenden Stücke mit dem eigentlichen Zellkörper nur durch die dünne Subcuticula zusammenhängen. Fig. r, s zeigt schematisch diese merkwürdigen Gestalten. Zugleich ergibt sich eine eigentümliche Differenz der einzelnen Längsfelder. Nur im vordersten Körperteil bleiben auch in der Medianlinie Zellkörper und Kerne liegen, nur hier finden wir alle vier Längslinien kernhaltig. Im größeren hinteren Teile des Körpers ist die Rückenlinie ein nach Auswanderung der Ectodermkerne aus diesem ihren ursprünglichen Wohnsitz von den eindringenden Muskelzellen übrig gelassener größerer Rest der Ectodermzellreihen. Sie ist somit bei der Larve stets kernlos. Anders die

Bauchlinie. Sie nimmt den Raum ein, wohin das ursprünglich den Embryo größtenteils bedeckende kleinzellige Material zusammengeschoben ist. Demgemäß enthält sie Kerne. Dieselben sind jedoch völlig abweichend von denen der Seitenfelder gebaut und dürften Ganglien und Sinneszellen angehören.

Aber auch in den Seitenfeldern zeigen die Zellen unter sich Verschiedenheiten. Wir fanden sie in drei Längsreihen angeordnet. Da



Textfig. r.

Textfig. s.

Textfig. r. Rohes Schema für den Bau der Nematodenlarve, soweit ich ihn analysieren konnte. Ectoderm punktiert, Entoderm mit Kreuzchen, Muskulatur schraffiert. Genitalanlage doppelt schraffiert. — Textfig. s. Einzelne isolierte Epidermiszellen, schematisch.

nun die Elemente der oberen Reihe sich eng an die der unteren anschließen, scheint für die mittlere eine größere Beteiligung an der Integument- und Cuticulabildung ausgeschlossen. Hierin prägt sich ein verschiedener Wert der die Seitenlinie aufbauenden Elemente aus. Die oberen und unteren stimmen unter sich in ihren Leistungen überein und haben eine andre Bedeutung als die Mittelreihen. Das spricht sich auch im histologischen Bau aus. Während in den Seitenfeldern von *Nematoxys* und *Rhabditis* die Kerne der oberen und unteren Zellreihe einander gleich sind an Größe, werden sie von denen der mittleren Zellen erheblich übertroffen. Das tritt schon hervor zu einer Zeit, wo die Zellen für die Seitenfelder eben erst entstanden sind (vgl. die Fig. 52). Bei *Cucullanus*, wo die Größe nicht merklich verschieden ist, findet sich ein anderer Unterschied. Die Kerne der Mittelreihe stehen hier nämlich stets nahe der Körperoberfläche, die der beiden andern Reihen in den innersten Winkeln ihrer Zellen. Schnittserie Fig. 27 illustriert

dies Verhalten, das oft schon bei jungen Stadien deutlich ist. Auch bei *Nematocys* läßt sich dasselbe neben dem Größenunterschied der Kerne bemerken. So erscheint jedes Seitenfeld wieder in sich symmetrisch schon bei Embryonen in der ersten Anlage, genau wie wir es bei vielen erwachsenen Tieren finden.

Im Schwanz fallen diese Unterschiede fort, hier bildet die Epidermis eine einheitliche, nicht durch Muskelzellen unterbrochene Schicht mit wenigen großen Kernen.

Wenn auch diese Verhältnisse zunächst für die Larve allein gelten, so will das bei den Nematoden, deren Entwicklung ohne echte Metamorphose verläuft, eine geringere Einschränkung sein, als es etwa bei Anneliden wäre. So werden wir also erwarten dürfen, unter den erwachsenen Formen neben vielleicht stark umgebildeten doch auch einige zu treffen, bei denen sich der ontogenetische Grundzug des Baues noch erkennen läßt.

β. Nervensystem und Sinnesorgane.

Über beide habe ich nichts Neues zu berichten. Daß BOVERI (1899) und ich selbst (1903) die Zahl der hier in Betracht kommenden Elemente unterschätzt haben, sei hier betont. Ich muß jetzt annehmen, daß alle Elemente des primären Ectoderms und auch des sekundären, die nicht als Epidermisbildner oder als Matrix der End- und Vorderdarmauskleidung oder Drüsenzellen dieser Darmabschnitte Verwendung finden, also der größere Teil der ectodermalen Elemente, zum Aufbau des Nervensystems verbraucht werden. Damit stimmen die Angaben von GOLDSCHMIDT (41 Zellen für die Lippensinnesorgane und 162 für das Nervensystem) sehr gut überein, da ich eine postembryonale Vermehrung der Gewebselemente in diesen Organen nicht annehmen kann (s. u.).

Am Embryo wären also hierher zu rechnen: die größte Zahl der kleinen Zellen des Schwanzes, der ventralen Medianlinie und der kleinzelligen Masse um den Oesophagus. Die Sonderung dieser Elemente aus dem epithelialen Verbände des Ectoderms stellt sich nun, wenigstens in der ganzen Länge der Bauchlinie, als direkte Fortsetzung des Gastrulationsprozesses dar, wie mehrfach gezeigt wurde (Fig. 30—32, 1903). Wir bezeichneten daher auch den von uns als Abschluß der Gastrulation angenommenen Zeitpunkt als willkürlich. Prinzipiell scheint mir diese tatsächliche Verbindung zweier theoretisch heterogener Dinge bemerkenswert.

Über die Umbildung der Keimblattzellen zu nervösen Organen

habe ich nichts beobachten können. Auf dem Stadium der Fig. 11 ist bei *Cucullanus* der Schlundring bereits gebildet, und da der Embryo etwa auf diesem Stadium die ersten spontanen Bewegungen zeigt, wird man seine Nerven wohl bereits als funktionsfähig ansehen müssen. Interessant ist noch, daß wir in der ganzen Rückenlinie, in der der motorische Nerv für alle dorsalen Muskelzellen verläuft, außer im vordersten Teil, keine Kerne finden, daß dort auch nachweislich keine degeneriert sind. Es müssen also in diesem Falle entweder die Epidermiszellen an der Bildung der Nerven beteiligt sein, oder diese müssen vom Kopf her den ganzen Rücken der Larve entlang wachsen.

γ. Muskulatur und Bindegewebe.

Man wird die Muskulatur als Bildung des Mesoderms ansehen können.

Aus der gemeinsamen Mesenchymlage sondern sich, wie wir gesehen hatten, vier Streifen, zwei dorsale und zwei ventrale. Dieselben rücken immer weiter auseinander durch vermutlich aktives Dorsalwärtswandern der ersteren. Jedenfalls scheint bei einer Form mit Leibeshöhle wie *Rhabdonema* ein passives Verschobenwerden durch den Druck anderer Zellen nicht annehmbar.

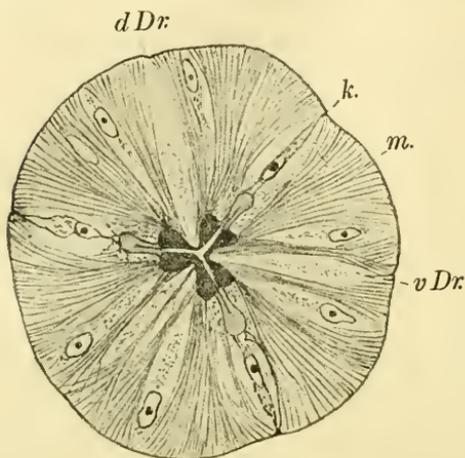
Über die Entstehung der contractilen Substanz in den Muskelzellen der Leibeshöhle habe ich nichts ermittelt, ebensowenig wie für die Schlundmuskulatur. Dagegen konnte die Längsstreckung der Zellen deutlich beobachtet werden und ebenso ihre Anordnung genau nach dem meromyaren Schema. Wie sich nach der letzten Furchungsteilung die Schwesterzellen auf die einzelnen Muskelreihen verteilen, sah ich nicht. Bei dem annähernd reifen Embryo ist die Muskulatur deutlich platymyare, ebenso ist ihre Verbindung mit den Medianlinien, wie nicht anders zu erwarten, bereits ausgebildet (vgl. Fig. 64). An diesen völlig differenzierten Zellen laufen bei einzelnen Arten später noch Teilungsprozesse ab, bei andern nicht mehr.

Die Entstehung der Bindegewebszellen sah ich nicht.

δ. Der Darmkanal.

Vorder- und Enddarm fassen wir vielleicht etwas anders auf als unsere Vorgänger. Der Enddarm dürfte im wesentlichen aus Zellen des sekundären und tertiären Ectoderms aufgebaut sein. Vermutlich schließen sich ihm aber bereits bei der Larve Muskelzellen mesenchymatischer Abkunft an, wie wir sie hier später beim erwachsenen Tier finden.

Der Vorderdarm wird vielfach als eine einfache Epithelmuskelröhre angesehen und dementsprechend entweder für ectodermal oder für mesodermal gehalten, oder durch einen Querschnitt zwischen diese beiden Blätter oder zwischen Ectoderm und Entoderm geteilt. Die neueren Untersuchungen von LOOS (1896) und GOLDSCHMIDT (1904) zeigen aber, daß wir hier ein hoch entwickeltes Organ vor uns haben, in dem wir Drüsen und Muskelzellen leicht unterscheiden können. Es



Textfig. t.

Oesophagus von *Cucullanus* (schematisch). *dDr*, dorsale Drüse; *vDr*, subventrale Drüse; *k*, Kantenzone; *m*, Muskelzelle.

und die Matrix der den Oesophagus auskleidenden Cuticula (vgl. Textfig. t).

Bei dieser Auffassung, nach der also der sogenannte Vorderdarm sich als eine Verbindung verschiedenartiger Elemente darstellt, sind auch die Kontroversen bezüglich seiner Entstehung verständlich. Daß auch das über letztere Bekannte für eine Bildung des Vorderdarmes aus ectodermalen und mesenchymatischen Elementen spricht, werden wir unten sehen.

Natürlich kann sich aber diese abgeleitete Darstellung der Stomatodäumbildung an Sicherheit nicht mit dem über die andern Organe Gesagten vergleichen.

Der Mitteldarm, sollte man nach dem in den ersten Abschnitten Gesagten denken, sei hier das einfachste Kapitel. Dem ist nicht so. Allerdings wie der Mitteldarm aus dem Entoderm entsteht, wie seine Zellen sich zweireihig anordnen, wie zwischen beiden Reihen als ein

erscheint mir daher wahrscheinlich, daß am Oesophagus ähnliche Verhältnisse Platz gegriffen haben wie an der Leibeswand und Epithel- und Muskelzellen auch hier in dieselbe Schicht zusammengerückt und zu einem engen Verbande vereinigt sind.

Dabei beurteile ich nicht nur die drüsigen Elemente als ectodermal, sondern sehe auch in den Kantenzellen, die nach GOLDSCHMIDTS Angabe histologisch wie die Seitenfelder gebaut sein sollen, ectodermale Elemente

Spalt das Darmlumen entsteht, ist so einfach zu beobachten und oben so oft beschrieben, daß es hier keiner Besprechung mehr bedarf. Auch die Widerlegung CONTES (1902) brauche ich hier nicht zu wiederholen (vgl. S. 50 meiner Arbeit von 1903).

Doch hat das Kapitel eine theoretische Schwierigkeit. Wenn wir Mesoblastbildungen nicht homologisieren dürfen, bei denen die eine eine als Teil des Urdarmlumens entstandene Leibeshöhle umschließt, die andre aber eine solche, die als ein Spaltraum ihren Anfang nahm und nicht einmal auf einem Vorstadium virtuell mit einem wirklichen oder ebenfalls gedachten Urdarm anastomosiert haben kann, so können wir natürlich auch zwei Därme nicht homologisieren, von denen der eine einen Teil der Urdarmhöhle, der andre nur einen Spalt zwischen zwei Zellreihen darstellt. — In der Tat, selbst wenn wir der sobald verschwundenen Urdarmhöhle noch eine virtuelle Existenz einräumen würden, nachdem sie bereits nicht mehr ist, von der Ansicht ausgehend, daß, wenn die umgebenden Zellen etwas weniger dick wären, vielleicht ein Lumen übrig bliebe, so würden wir dasselbe doch nur ventral von der Darmanlage finden können (vgl. Fig. 60, 75 usw.), und niemals ließe sich das Darmlumen selbst auf diesen gedachten Urdarm beziehen.

Daß es sich hier um einen funktionierenden Darm und nicht um einen Spalt im Entoderm einer Tierart handelt, deren Darm funktionslos ist, beweist der häufig gefundene Darminhalt. Übrigens bleibt der Darm gerade bei einigen freilebenden Formen zeitlebens auf dieser Stufe. Also ist der Mitteldarm der Nematoden dem aller andern Metazoen nicht homolog?

Das trifft doch nur zu, wenn man bei morphologischer Vergleichung auf die Lumina Gewicht legt. Aber unsrer Meinung nach ist jedes Loch gerade so homolog oder nicht homolog, wie das Löcher überhaupt sein können. Aus ihrer Funktion kann sich nur Analogie ergeben, die umgebenden Zellen können homolog sein. Die Lumina sind doch nur die eventuell durch gleiche Anordnung und Form der homologen Zellen ähnlich gestalteten negativen Abbilder derselben. Mit der Betrachtung der Zellen ist daher unsrer Meinung nach alles erledigt. Der ganze Unterschied zwischen den Nematoden und den Formen, bei denen das Darmlumen auf den Urdarm zurückgeführt zu werden vermag, ist der, daß das homologe Entoderm sich sein Lumen im ersten Fall, zweireihig angeordnet, durch Spaltbildung verschafft, im andern dagegen, flächenhaft angelegt, durch Aufrollung.

ε. Excretions- und Genitalapparat.

Über das Excretionsorgan fanden wir nur, daß es schon früh seine späteren Beziehungen zeigt. Seine Herkunft von einem Keimblatt und seine Ausbildung konnten wir nicht beobachten.

Ebenso konnten wir über den Genitalapparat Neues nicht feststellen. Daß es streitfähig ist, welchem Keimblatt er zugerechnet werden muß, wollen wir nur erwähnen, ohne uns auf eine Diskussion einzulassen.

Hervorgehoben mag hier nur werden, daß sich (außer bei *Cucullanus*) bei allen untersuchten Arten sehr früh eine Besonderheit im Bau der Geschlechtskerne nachweisen ließ, die uns beweist, daß eine relativ frühe Differenzierung von Soma und Keimbahn bei den Nematoden fast allgemein verbreitet ist, und daß dieser Prozeß in der Gattung *Ascaris* nur am deutlichsten zur Beobachtung kommt, aber auch hier in verschieden hohem Maße.

b. Über die Gesetzmäßigkeit in Einzelheiten der Nematodenentwicklung.

Allgemeines über determinierte Entwicklung.

Hatten wir bisher die Entwicklung der Nematoden kurz so besprochen, wie man die Entwicklung der Tiere eben bis vor kurzem zu verfolgen pflegte, indem man sich zuerst über den Typus der Furchung klar zu werden suchte, dann die Art der Keimblätterbildung, das Verhalten der Furchungshöhle und der Leibeshöhle beschrieb und endlich die Organogenese untersuchte, so kommen wir jetzt zu den Fragen, die sich um das Determinationsproblem gruppieren und wie dieses erst seit den letzten 25 Jahren in den Vordergrund des Interesses der deskriptiven und experimentellen Forschung gerückt sind. Selbstverständlich ist hier am Ende einer tatsächlichen Untersuchung über eine einzelne Tiergruppe nicht der Ort, den ganzen Umfang dieses Gebietes zu besprechen, es kann sich nur darum handeln, diese Dinge insoweit zu berühren, als sie für die Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse wichtig sind, oder als letztere geeignet sind, einige der modernen Probleme besonders scharf zu beleuchten. Es gewinnen natürlich unter diesem veränderten Gesichtspunkt manche der früher bereits besprochenen Themata ein ganz neues Aussehen.

Was zunächst das Cell-lineage betrifft, so verdanken wir die ersten Untersuchungen darüber, wie bereits in der Einleitung bemerkt ist, GÖTTE (1882) und HALLEZ (1885). Es folgten die Studien von STRU-

BELL (1888), LIST (1894), WANDOLLEK (1892). Aber erst durch die neuen Arbeiten von BOVERI (1892, 1899), ZUR STRASSEN (1896), ZIEGLER (1895), SPEMANN (1895), ZOJA (1896) und mir, sowie kürzlich von MÜLLER (1903) ist für eine Anzahl Rundwürmer das Cell-lineage bis zu recht vielzelligen Stadien festgestellt worden. Es gleichen die Nematoden den Ctenophoren, Rotiferen, Turbellarien, Nemertinen, Anneliden, Gastropoden, Lamellibranchiern, Ascidien u. a. darin, daß bei jedem Individuum die Furchung genau ebenso abläuft, wie bei jedem andern derselben Species, d. h. daß jede Spindel in jedem Individuum zu gleicher Zeit und in gleicher Lage auftritt, jede Zelle ihren bestimmten Platz und bestimmte Nachbarn hat. Wir können an dieser Furchung die zeitliche und räumliche Konstanz ihrer Einzelprozesse unterscheiden.

Vor den übrigen obengenannten Klassen zeichnen sich nun die Nematoden in zweierlei Hinsicht aus, 1) geht die Furchung kaum modifiziert bei allen Angehörigen der Gruppe nach demselben Schema vor sich, 2) bleibt der Verlauf der organogenetischen Prozesse bis zur Ausbildung aller für einen Rundwurm charakteristischen Organe, ja in mancher Beziehung fürs ganze Leben, determiniert. Beides zeichnet die Rundwürmer vielleicht jedoch nur deswegen vor ihren Genossen aus, weil bei diesen die Forschung noch nicht so weit vorgeschritten ist wie bei jenen.

Was den ersten Punkt betrifft, so liegen uns zum Vergleich Beobachtungen an folgenden Nematoden vor: *Ascaris megalcephala* BOVERI (1899), ZUR STRASSEN (1896), *Ascaris lumbricoides* BONNEVIE (1901), *Strongylus paradoxus* SPEMANN (1895), *Rhabdonema nigrovenosum* ZIEGLER (1895), *Cucullanus elegans* ego (1903), dazu kann ich einige gelegentliche Beobachtungen an *Nematoxus ornatus* beitragen. In allen diesen Fällen ist während der Furchung die Zellgenealogie absolut gleich, und man kann daher für jedes Element des Keimes das homologe im Keim einer andern Art wiederfinden. Unterschiede der Arten bestehen a. in der Gesamtform des Keimes, b. im Furchungsrhythmus, c. in der relativen Zellgröße. Punkt a ist oben schon anlässlich der Gastrulation besprochen. Was Punkt b betrifft, so wies ich schon 1903 auf einen Unterschied zwischen *Ascaris* und *Cucullanus* hin, der darin besteht, daß die Propagationszelle P_4 und die Darmanlage vom 28-Zellenstadium an im Vergleich mit *Ascaris* bei *Cucullanus* in der Entwicklung zurückbleiben. Ähnliches zeigt der Vergleich von *Cucullanus* und *Nematoxys*. Im Viererstadium folgt bei *Cucullanus* die gleichzeitige Teilung beider Ectodermzellen, so daß ein sechszelliges Stadium auftritt, dann die Teilung der Zelle *EMSt* und fast gleichzeitig die von P^2 , so daß nach

Andeutung eines sieben- gleich das achtzellige Stadium entsteht. Bei *Nematoxys* teilt sich zuerst die Urgeschlechtszelle, und es bildet sich ein fünfzelliger Keim, durch die Furchung der beiden Ectodermzellen wird er siebenzellig, diese Stufe ist deutlich ausgebildet, während eine sechszellige fehlt. Endlich kommt auch *EMSt* an die Reihe, und damit ist genau dasselbe Achtzellenstadium entstanden, das *Cucullanus* besitzt, denn alle Teilungen sind der Richtung nach genau dieselben gewesen und nur zu verschiedenen Zeiten eingetreten. Es ist dieser Punkt insofern zubeachten, als er zeigt, daß bei Nematoden die Furchungsrichtung konstanter ist als der Furchungsrhythmus. Dafür sprechen auch kleine individuelle Abweichungen im Teilungstermin. Diese kommen einmal vor bezüglich der relativen Furchungszeiten zweier verschiedener Zellgruppen, wie BOVERI zuerst bei *Ascaris* gezeigt hat und ich bei *Cucullanus* bestätigen konnte (vgl. auch GÖTTE 1882). MÜLLER (1903) hat nun aufdecken können, daß beträchtliche derartige Unterschiede bei geschädigten Eiern pathologisch auftreten. Die Bedeutung dieser Variation erscheint dadurch auch da, wo sie in einer Brut nur selten und in geringem Maßstab beobachtet wird, für die normale Entwicklung etwas zweifelhaft. Immerhin ist beachtenswert, daß auch pathologischen Einflüssen gegenüber der Furchungsrhythmus labiler ist als die Richtung. Eine Beschränkung auf pathologisches Gebiet scheint jedoch bei der zweiten Form der Variabilität unmöglich, das sind die geringen Abweichungen in der Teilungszeit, zwischen Angehörigen derselben Zellfamilie, Unterschiede, die anscheinend einem Gesetze nicht folgen und mit der Zahl der Zellgenerationen, die eine solche Gruppe gemeinsam durchlaufen hat, zunehmen. Wie bereits ZUR STRASSEN (1896) bemerkt hat, machen sich diese Unregelmäßigkeiten am primären Ectoderm am stärksten bemerkbar. Über die relativen Zeitverhältnisse der Furchungen bei einigen Nematoden gibt die nebenstehende Tabelle Auskunft.

Die Verschiedenheiten der relativen Zellgrößen (Punkt c) sprechen sich endlich darin aus, daß bei manchen Formen mit verhältnismäßig vielem Dotter die Differenz in der Zellgröße von vorn oben und hinten unten viel erheblicher ist und sich viel früher ausprägt als in andern. Doch kommen in dieser Hinsicht auch individuelle Abweichungen geringeren Grades vor. Wie dies schon GÖTTE aufgefallen war, konnte ich es für die erste Teilung des Eies bei *Cucullanus* bestätigen.

Die drei erwähnten Unterschiede hindern aber die Übereinstimmung zwischen zwei etwa gleichweit entwickelten Furchungsstadien so wenig, daß dieselbe vollständig wird, wenn wir uns die Zellen, die beim

Tabelle.

<i>Ascaris megalocepala</i>	<i>Cucullanus elegans</i>	<i>Strongylus paradoxus</i>	<i>Rhabdonema nigrovenosum</i>	<i>Nematoxys ornatus</i>
AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1	AB^2, P_1
A^3, B	$3, A, B$	$3: A, B$	$3: A, B$	$3: EMSt, P_2$
$4: EMSt, P_2$	$4: EMSt, P_2$	$4: EMSt, P_2$	$4: EMSt, P_2$	$4: A, B$
$6: a/\alpha, b/\beta$	$6: a/\alpha, b/\beta$	$7: a/\alpha, b/\beta$	$6: a/\alpha, b/\beta$	$5: c/P_3$
$7: c/P_3$	$7: E/MSt$	$8: c/P_3$	$7: E/MSt$	$7: a/\alpha, \beta/b$
$8: E/MSt$	$8: c/P$		$8: c/P$	$8: E/MSt$
$12: aI/aII \text{ etc.}$	$12: aI/aII \text{ etc.}$	$12: a/IIaII$	$12: aI/aII$	$9: D/P_4$
$14: mst/\mu\sigma\tau, c/\gamma$	$13: mst/\mu\sigma\tau$ $15: EI/EII, c/\gamma$	$13: mst/\mu\sigma\tau$	$14: EI/EII, mst/\mu\sigma\tau$	$13: aI/aII \text{ etc.}$
$16: EI/EII, D/P_4$		$15: EI/EII, c/\gamma$	$15: D/P_4, 16: c/\gamma$	$15: EI/EII, c/\gamma$
24 }	24 }	24 }	24 }	24 }

Embryo der einen Art hinter den homologen einer andern zurückgeblieben sind, in ihrer späteren Furchungsrichtung geteilt denken. Alsdann würden sich homologe Zellen an homologen Punkten finden und die Nachbarschaft der einen genau dieselbe sein wie die der andern. Eine derartige Übereinstimmung auch ohne gedachte Teilung bieten schon eine große Menge Embryonen und dieselbe geht, wenn vielleicht nicht in allen, doch sicher in vielen Zellen bis zur Ausbildung der Organe weiter, so daß zum Beispiel in der Epidermis alle Zellen bis auf eine auch bei verschiedenen Arten nach Lage, Form und Kernstellung der Reihe nach genau übereinstimmen.

Diese letztere Übereinstimmung war der zweite Punkt, durch den die Nematodenentwicklung die übrigen bisher bekannt gewordenen Fälle determinierter Ontogenie übertrifft. Denn es stimmen, wie ich bereits 1903 zeigen konnte, alle *Cucullanus*-Embryonen bis über das 210 zellige Stadium hinaus völlig überein, und dann ist wieder, wie ich 1906 auf dem Anatomenkongreß mitteilte, bei der jungen Larve nicht nur die Epidermis des einen Exemplares derselben Species in ihrer eigenartigen Anordnung Zelle für Zelle mit Form und Kernstellung das getreue Abbild des andern, sondern ebenso die Muskulatur, der Oesophagus, Mittel- und Enddarm, die Geschlechtsanlage und manche andre Zelle. Das will bei der Nematodenlarve besonders viel heißen, da dieselbe in somatischer Hinsicht völlig den gleichen Bau hat, wie ein erwachsener Rundwurm. Zwischen beiden Stadien liegt aber nur noch eine Zellteilung, so daß man mit ziemlicher Sicherheit auch deren determinierten Verlauf erschließen kann. Dies ließ sich in der vorliegenden Arbeit ganz allgemein für den Mitteldarm und bei *Nematoxys ornatus* auch für eine Reihe von Epidermiselementen nachweisen. Bezüglich der Ableitung letzterer befinde ich mich in völliger Übereinstimmung mit H. MÜLLERS Beobachtungen an *Ascaris*¹.

Die oben erwähnte, 1906 vorläufig mitgeteilte Konstanz der Elemente wurde in dieser Arbeit für das ectodermale Epithel am eingehendsten an allen untersuchten Arten nachgewiesen, sie wurde nebenbei

¹ Aus den Resultaten dieser Arbeit, die mir leider erst diesen Sommer bekannt wurde, möchte ich hier kurz die Ableitungen der primär-ectodermalen Zellen geben in der von uns 1905 verwendeten Nomenklatur und möchte dadurch das auf S. 34 Teil II dieser Arbeit gegebene vervollständigen. Es ist danach $\lambda_1 = \beta I 2' y II \beta$, $\lambda_2 = a II 2'' y II \beta$, $\lambda_3 = a II 2'' y II \alpha$, $\lambda_4 = a II 2'' y I \beta$, $\lambda_5 = a II 2'' y I \alpha$, $\lambda_6 = a II 2'' x I \beta$, $\lambda_7 = a II 2'' x I \alpha$, $-\gamma_1 = \beta I 2' y II \alpha$, $\gamma_2 = \beta I 2' y I \beta$, $\gamma_3 = \beta I 2' y I \alpha$, $\gamma_4 = \beta I 2' x II \beta$, $\gamma_5 = \beta I 2' x II \alpha$, $\gamma_6 = \beta I 2' x I \beta$, $\gamma_7 = \beta I 2' x I \alpha$, $\beta = a II 2'' x II \beta$. Die entsprechenden Zellen rechts würden, soweit es α -Zellen sind, sich ebenso von $a II 2''$ ableiten, z. B. $b_2 = a II 2' y II \beta$, soweit es β -Zellen sind, ebenso von b , z. B. $\gamma_2 = b I 2' y I \beta$.

leicht festgestellt beim Mitteldarm und der Geschlechtsanlage für alle Arten. Für Vorder- und Enddarm wurde der entsprechende Nachweis nur bei *Cucullanus* versucht und auch erbracht, für die Muskulatur wurden wieder mehrere Formen herangezogen.

Während meiner *Cucullanus*-Untersuchung hatte ich diese Gewebsart noch nicht besonders im Auge. Daher sind die Muskelkerne, die sich im Vorderende und in den subventralen Feldern recht schwer erkennen lassen, nicht überall gut eingetragen. Immerhin läßt Fig. 13 a, c, e alles Wesentliche erkennen. Erst bei den größeren Embryonen von *Rhabdonema* und *Nematoxys* gelang es mir jedoch, auch für die dorsalen Muskelbänder, wenigstens für ihren größeren hinteren Teil, die Konstanz der Elemente festzustellen, doch glaube ich, wird wohl keiner zweifeln, daß sich dieselbe auch bei den übrigen Muskelzellen findet.

Über die Sinnesorgane hat nun GOLDSCHMIDT (1903) bei erwachsenen Ascariden angegeben, daß sie sich aus je einer oder wenigen konstanten Zellen aufbauen. Wie bei allen Nematoden, so dürfte auch bei den Larven innerhalb der Species Gesetzmäßigkeit für die Zahl der Papillen herrschen. Aus diesen beiden Tatsachen ergibt sich der Schluß, daß sich auch bei den Larven dieselbe Konstanz der Sinnesorganzellen findet wie bei *Ascaris lumbricoides*.

Daraus läßt sich folgern, daß, wenn die Reizaufnahmestellen und die Effektorgane für eine Species oder Larve typische Zahl und Anordnung besitzen, dies auch für die zwischen beiden vermittelnden Nervenzellen gelten wird. Diese Ansicht für die Larve wird fast zur Gewißheit dadurch, daß es GOLDSCHMIDT (1907) gelungen ist, bei der erwachsenen *Ascaris lumbricoides* im Nervensystem bereits die typische Zellenzahl, -form und -anordnung zu ermitteln. Übrigens geht für einen Teil der sensorischen und nervösen Elemente dies auch schon aus unsern Untersuchungen am *Cucullanus*-Embryo hervor. Denn in der Gegend, wo die periproctalen Ganglien und Papillen liegen, haben wir nur konstante Elemente gefunden, wenn wir auch die einzelnen hier beobachteten Kerne einer bestimmten der beiden eben genannten Kategorien kaum vermutungsweise zuteilen können.

Diese Konstanz der Elemente in Epidermis, Sinnesorganen, Nervensystem, Verdauungstrakt, Genitalanlage, Excretionsorgan und Muskulatur würde sich zu einer Konstanz aller Zellen des Embryonalkörpers steigern, wenn auch die Bindegewebszellen konstant sind. Dafür spricht die geringe Zahl und relativ gesetzmäßige Lage, die GOLDSCHMIDT (1906) ihnen nachsagt. Daß sie nicht zahlreich sind, geht auch daraus hervor, daß sie bei der Larve im Hinterende überhaupt

fehlen. Dies Gesamtergebnis steht in gutem Einklang mit der Gesetzmäßigkeit im Bau der Furchungsstadien bis gegen die letzte Zellteilung hin.

Die Konstanz histologischer Elemente, die so dem ganzen Organismus der Nematodenlarve ein eigenartiges Gepräge gibt, ist bisher im Verlaufe determinierter Entwicklung kaum anderswo hervorgetreten. Als Analogon kann ich im Augenblick nur auf die Konstanz der Zellen einiger Trochophoren, die E. B. WILSON (1904) und WOLTERECK (1904) erbracht haben, verweisen. Das sind jedenfalls geweblich differenzierte Elemente, aber von einem typisch larvalen Gepräge. Demgegenüber zeigen die Zellen der Nematodenlarve bereits die vollendete histologische Ausbildung.

Ja bei den Nematoden behält das Prinzip der determinierten Entwicklung noch über das Larvenleben hinaus seine Bedeutung. Bei *Cucullanus* fand ich — das mag hier bereits bemerkt werden, da die Hauptbedeutung auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiet liegt — im Oesophagus alle Kerne wieder, die auch die Larve zeigt, und ebenso stimmt die Zahl 162 der Ganglienzellen (GOLDSCHMIDT 162) und 43 der Sinneszellen im Vorderende (GOLDSCHMIDT 1903) recht gut zu der, die sich für die *Cucullanus*-Larve annähernd berechnen läßt. Auch im Nervensystem ist daher nach der Geburt eine Zellteilung kaum anzunehmen, und es bleibt dasselbe also wohl fürs ganze Leben unverändert. Wenn ich hier noch hinzufüge, daß das Muskelsystem der Oxyuren dem der Nematodenlarven sehr ähnlich ist, vermutlich Zelle für Zelle mit ihm übereinstimmt (MARTINI 1908), so wird man darin, wenigstens für diese Gattung, einen weiteren Grund für die Annahme sehen, daß sich postembryonale Veränderungen im Nervensystem nicht vollziehen.

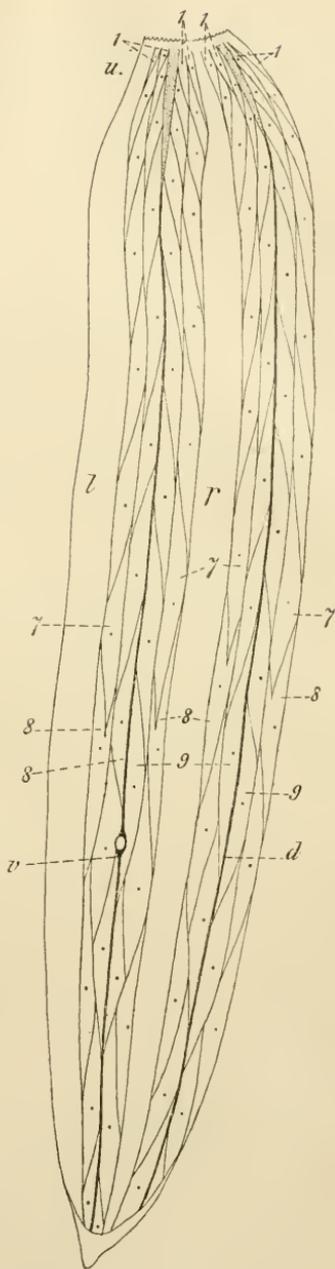
Eine Reihe von Organen besteht also auch noch bei den erwachsenen Rundwürmern aus Zellen von für die Art, vielleicht gar für die Gattung, typischer Form, Zahl, Anordnung und Bau, und bei der jungen Larve läßt sich bis zur Geburt überhaupt für jede Zelle des einen in jedem andern Individuum derselben Species die homologe finden, und jede dieser Zellen hat ihre bestimmte, in allen Einzelfällen übereinstimmende Genealogie. Man könnte fast sagen, daß jedes Entwicklungsstadium, das durchlaufen wird, bei allen Individuen Zelle für Zelle kongruent ist.

Übrigens besitzt nicht nur die Muskulatur der Oxyuren bis zu ihrer definitiven Ausbildung eine determinierte Entwicklung, sondern wir finden dasselbe auch noch bei andern Nematoden. So haben zwei Arten der Gattung *Sclerostomum* in jedem Muskelfeld 22, nur im linken

subventralen bloß 21 Zellen. Da dies mehr sind als der Nematodenlarve sonst zukommen, darf man hier wohl auf eine postembryonale Vermehrung schließen, die dann auch noch determiniert verlief. Die Entwicklungsart beherrscht also das Leben der Nematoden auch noch über die Geburt hinaus.

Es lassen sich hier noch einige Bemerkungen anknüpfen. In dieser Mosaikentwicklung liegt meiner Meinung nach, wie oben ausgeführt, der Grund für die Konstanz der Ganglienzellen. Ich sehe in ihr nicht wie APÁTHY (1907) einen prinzipiell bedeutenden Punkt, sie ist vielmehr nur eine Seite der Konstanz histologischer Elemente bei Nematoden. Das habe ich 1907 näher ausgeführt.

Ferner finde ich hier ein hübsches Beispiel für »eine erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Organismus, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen«, wie es HEIBERG kürzlich (1907) bei Vertebraten gezeigt hat. In dem Falle der *Oxyuris curvula* wächst also eine Muskelzelle von etwa 30μ auf rund 6 mm heran, also linear um das 200 fache. Daß eine derartige Größenzunahme histologischer Elemente im Laufe der individuellen Entwicklung kein allgemeines Gesetz ist, betont HEIBERG mit Recht. Bemerken möchte ich jedoch, daß auch die von ihm erwähnte Gleichheit der Zellgröße bei Riesen- und bei normalen Individuen sowie unter nahe verwandten Arten nicht verallgemeinert werden darf. Sie mag Geltung besitzen entsprechend dem histologischen Charakter einer bestimmten Klasse, bei den Nema-



Textfig. u.

Muskulatur eines Sklerostomum. Ansicht von innen. r, rechte, l, linke Seitenlinie. d, Dorsal-, v, Ventrallinie.

toden hat sie dieselbe nicht. So sind homologe Muskelzellen bei *Oxyuris curvula* zwölfmal so groß wie bei *Oxyuris vermicularis* und beim ♂ ersterer Form, wenn man das von RAILLET (1883) oder EHLERS (1899) angegebene Gesamtmaß zugrunde legt, etwa fünfmal kleiner als bei den ♀♀.

Diese Tatsachen scheinen mir allen bisherigen Theorien zu widersprechen. Der Fall ist so drastisch, daß er mit einem allgemeinen Gesetz von der Konstanz der Zellgröße für eine Species, oder gar über deren Kreis hinaus, völlig aufräumt, in Übereinstimmung mit dem Resultat PFEFFERS (1901) und A. DIMONS (1901), der bei den aus Teilen des Samens gezogenen Pflanzen Bildungen aus relativ kleineren und zahlreicheren Zellen entstehen sah, und ZOJAS, der bei Medusen (1895) bei $1/2$ -Larven ebenso viele, aber kleinere Zellen fand wie bei Ganzlarven. ZUR STRASSENS Beobachtungen an *Ascaris*-Riesen beweisen auf unserm Spezialgebiet dasselbe. Aus dieser Zusammenstellung schon ergibt sich, daß das oben erwähnte Gesetz weder bei Mosaik noch bei Regulationseiern gilt.

Auch BOVERIS Anschauungen von der Abhängigkeit der Zellgröße von der Chromosomenzahl, deren Verallgemeinerung dieser Autor nur sehr reserviert angedeutet hat (1905), treffen hier nicht zu. Denn eine andauernde Vermehrung der Chromosomenzahl im ruhenden Kerne der Oxyuriden z. B. ist schwer anzunehmen. Da auch bei *Liriope* (ZOJA, l. c.) diese Erklärung BOVERIS vermutlich nicht paßt, ist dieselbe auch weder für Mosaik noch für Regulationseier allgemein gültig.

Es sind bei Nematoden Zahl und Form der Zellen außerordentlich konstant, die Größe dagegen ist sehr variabel. Soll man nun mit DRIESCH (1898) hier fragen, warum bei den Oxyuren die Zellteilung aufhört, oder vielmehr wie kommt es, daß in der Muskulatur der meisten Nematoden später noch wieder eine lebhaftere Zellteilung einsetzt. Diese und ähnliche Fragen, für die unser Fall ein besonders schönes Beispiel bietet, sind sicher interessant, aber scheinen einstweilen noch sehr schwer zu beantworten.

Merkwürdigerweise kommen bei Nematoden auch in betreff der räumlichen Konstanz Varietäten vor.

Erstens konnte ich Situs inversus beobachten. ZUR STRASSEN hat denselben in einer Reihe junger Stadien 1894 festgestellt und dann bei der erwachsenen *Ascaris* am Excretionsorgan wiedergefunden.

Über die Verhältnisse der zahlreichen andern asymmetrischen Organe der Nematoden ist leider noch nichts in dieser Hinsicht bekannt. Es kämen in Betracht die ventralen Nerven, einzelne Ganglienzellen,

sowie sicher bei manchen Arten die Muskulatur, beim reifen Embryo ferner die Anordnung der Kerne in der dorsalen Ectodermreihe. In letzterer Beziehung hat H. MÜLLER (1903) schon auf Situs inversus aufmerksam gemacht, und ich kann seine Angaben nach mehreren Fällen bestätigen, die mir besonders bei *Cucullanus* und *Nematoxys* zu Gesicht kamen.

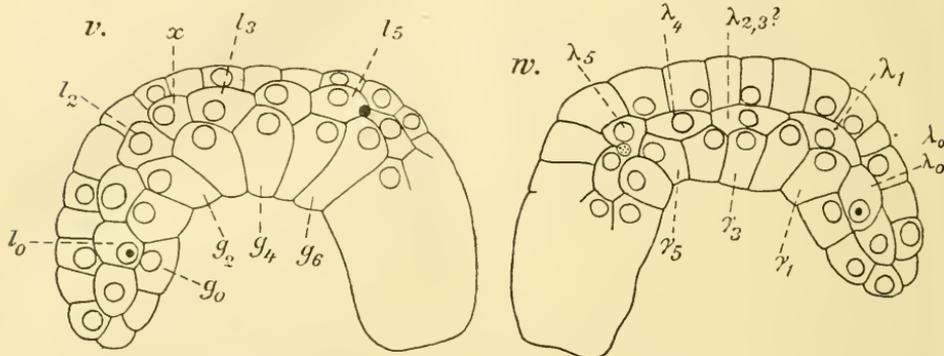
Sonst habe ich in diesem Kapitel der Zusammenstellung CONKLINS nichts hinzuzufügen. Ob sein Erklärungsversuch glücklich war, bleibt wohl dahingestellt. Dagegen kann ich, wie ich hier anfügen möchte, in den Erscheinungen des abnormen oder physiologischen Situs inversus der Gastropoden und ihrer Furchungsstadien den Beweis für eine spiralige Polarität nicht sehen. Daß inverse Furchung die Ursache eines inversen Erwachsenen ist, bestätigt sich, wie wir fanden, auch anderswo, wo von Spiralen keine Rede ist. Daß die Furchung mit abwechselnd dexiotropen und leiotropen Zellteilungen nicht in Zusammenhang mit der späteren Spiralwindung eines Eingeweidessackes zu stehen braucht, beweist das Vorkommen des Spiraltypus der Furchung auch bei völlig symmetrischen Tieren, z. B. Turbellarien (LANG 1884), während z. B. der mit einer Darmspirale ausgestattete Seeigel sich radiär furcht. Daß auch die Centrenstrahlungen hier nichts nützen, hat ebenfalls CONKLIN gezeigt.

Wenn man also überhaupt an eine Polarität der kleinsten Teile im Ei glaubt, so mag man auch eine Spiralpolarität annehmen. Jedenfalls bieten die Fälle von Situs inversus bei Mollusken keine Stütze der Polaritätslehre. Wünschenswert zur Lösung dieser Probleme wäre es, wenn sich unsre Kasuistik des Situs inversus vermehren ließe, was bei größerer Aufmerksamkeit auf diesen Punkt wohl gelingen müßte.

Die zweite räumliche Varietät besteht darin, daß in der Dorsalreihe die Ectodermkerne nicht genau alternierend von einer Seite zur andern wandern, sondern daß wir einmal in zwei Nachbarzellen die Kerne rechts, einmal links finden. Ich verweise hier auf die Textfig. *d*. Wie schon dort erwähnt, fällt auf, daß trotz der Abnormität des ganzen Verhaltens die Verteilung der Kerne auf die beiden Körperseiten ziemlich gerecht ist. Ich muß diese Verhältnisse, die mir noch durchaus nicht klar sind, der Vollständigkeit halber, hier erwähnen. Näher darauf eingehen möchte ich nicht und nur bemerken, daß mir eine Beeinflussung des Verhaltens einzelner Zellen durch den Gesamtorganismus oder ihre Nachbarn in diesem Falle fast wahrscheinlich ist.

Wesentlich schwerer noch zu erklären ist eine dritte Varietät, die ich ein einziges Mal bei *Cucullanus* fand und in Textfig. *v*, *w* abbildete.

Sie besteht darin, daß sich in der rechten Lateralreihe eine Zelle zuviel, in der linken dagegen eine zuwenig findet. Die übrige Zellanordnung erscheint normal. Bei der Entstehungsart der in Frage kommenden Zellreihen ist es schwer, sich von der Bildung dieser Abnormität eine Vorstellung zu machen. Sicher wäre wohl das Studium derartiger Mißbildungen bei der Einfachheit des Nematodenbaues sehr interessant; erfordert aber sehr reiches Material und viel Zeit.



Textfig. v.

Textfig. w.

Textfig. v. Varietät eines *Cucullanus*-Embryo von rechts. Textfig. w. Dasselbe von links. Bezeichnungen wie in den Tafeln (MARTINI, 05, 07). x, überzählige Zelle im rechten Seitenfeld.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch erwähnt, daß, wie bereits GOETTE (1882) für *Rhabditis nigrovenosa* angab und BOVERI dann für *Ascaris* des näheren ausgeführt hat, bereits vom vierzelligen Stadium ab, ja schon etwas früher, vgl. ZUR STRASSEN (1903), die sogenannten Achsenbeziehungen des Embryo bestimmt sind, also unterschieden werden kann, was vorn, hinten, oben, unten, rechts und links wird. So frühzeitig, wie es CONKLIN (1905) bei Ascidien festgestellt hat, werden hier die betreffenden Richtungen nicht kenntlich. Ebenso früh geschieht das ja beim Frosch (ROUX, 1895 und SCHULZE, 1899), Immerhin werden diese Bestimmungen sehr früh auch bei Nematoden deutlich. Man kann im vierzelligen Stadium in Übereinstimmung mit BOVERI die Gegend des primären Ectoderms als dorsal, die des Entomesomers als ventral ansehen und den spitzen Winkel, den die Propagationszelle bezeichnet, nach hinten, den gegenüberliegenden nach vorn sehen lassen. Daraus ergibt sich links und rechts von selbst. Es würde hier dann die erste Furche die Dorsoventralachse kenntlich machen, die zweite die transversale und die longitudinale. Vorn und hinten wird jedoch erst durch die Bewegung der Zellen *EMSt* und *P₂*

sichtbar. Im übrigen messe ich dieser Betrachtungsweise keine sehr große Bedeutung zu. Das Wesentliche ist die prospektive Bedeutung der tatsächlich vorhandenen Blastomeren und nicht die Ontogenese gedachter Achsen.

Prospektive Bedeutung und organbildende Keimbezirke.

Die prospektive Bedeutung der Nematodenblastomeren ist verhältnismäßig gut bekannt, wenn auch noch mancherlei zu erforschen bleibt. Das Material verschiedener Prospektivität trennt sich verhältnismäßig früh. Meiner jetzigen Auffassung nach wird durch die erste Furche am animalen Pol nur ectodermales Material abgesondert, das Epidermis, Sinnesorgane, Nervenzellen, sowie die epitheloiden Organe des Oesophagus zu liefern hat. Beim Übergang zum vierzelligen Stadium trennt sich die Entomesodermanlage in Gestalt einer einzelnen Blastomere von der Keimbahn. Im achtzelligen Keim haben sich dann bereits Ento- und Mesoderm in je eine Zelle gesondert, und von der Keimzelle ist wieder ein somatisches ectodermales Element abgelöst. Die Mesodermzelle liefert die Muskulatur der Leibeswand und des Oesophagus, die Entodermzelle den Mitteldarm, die neu entstandene Ectodermzelle außer Epidermis wohl auch Nerven- und Sinneszellen. Nun löst sich von der Keimbahn noch ein ectodermales Element ab, das wohl Enddarmepithel und Drüsen bildet, vielleicht auch Ganglienzellen usw. Die restierende Urogenitalzelle tritt erst relativ spät wieder in Vermehrung ein.

Auf diesen *Conspectus generalis* kann nun die Einzelbesprechung folgen. Aus jeder der oben genannten Zellen stammt eine Familie von Elementen ab, die teils in ihrem histologischen Bau, teils in ihrem Teilungsrhythmus ihre Zusammengehörigkeit bekunden (vgl. meine Tabelle diese Zeitschr. Bd. LXXIV, S. 505). Nur die Mesodermzelle läßt nach vorheriger medianer Teilung aus jeder Hälfte noch zwei neue Gruppen hervorgehen, von denen sich die symmetrischen genau gleich verhalten. Für alle aus den genannten Zellen sich entwickelnde Gruppen hat *BOVERI* Bezeichnungen eingeführt, die wir adoptiert und bisher bereits viel gebraucht haben.

Unter diesen Gruppen ist das spätere Schicksal des Entoderms streitlos. Aus ihm geht nur der ganze Mitteldarm hervor. Besonders strittig dagegen ist die prospektive Bedeutung der Mesoblasten und der Stomatoblasten, sowie die Frage nach dem Aufbau des Stomatodäums. *ZUR STRASSEN* läßt die Mesoblasten am Oesophagus unbeteiligt sein, dieser wird allein und ganz von den Stomatoblasten gebildet. *BOVERI*

nimmt dagegen an, daß außer letzteren auch Teile des primären Ectoderms an der Stomatodäumbildung beteiligt seien. Ich glaube, daß die Stomatoblasten auch zur Bildung der Leibeswandmuskulatur beitragen, im Oesophagus nur die Muskelzellen bilden und daher zu letzterem auch das primäre Ectoderm für die übrigen histologischen Elemente dazu kommt¹.

Zur Begründung meiner Auffassung möchte ich einmal die Zellzahlen, soweit sie für die Organe festgestellt sind, dann die Fig. 25 von 1903 heranziehen. Was letztere, die wichtigste tatsächliche Basis unsrer Erörterung betrifft, so kann ich nur sagen, daß in der Auffassung der einzelnen Zellen, soweit BOVERI und ZUR STRASSEN ihre Analyse geführt haben, zwischen mir und diesen Autoren eine Differenz nicht bestand. Dasselbe trifft auch für die neueren Beobachtungen von H. MÜLLER zu. Endlich ist zu erwähnen, daß nach meinen Beobachtungen 1903 nach dem Stadium der Fig. 25 in den meisten Zellen nur noch eine, höchstens in einigen zwei Teilungen vor sich gehen. In dieser Auffassung weiche ich von H. MÜLLER ab, bleibe aber mit der späteren Zellenzahl in Übereinstimmung.

Es würden demnach die Mesoblasten höchstens die Zahl 64, wahrscheinlich nur 32 erreichen. Diese würden aber für die wahrscheinlich 65, vielleicht mehr, Muskelelemente nicht ausreichen. Dazu hätten sie auch noch im Vorderende die Bindegewebszellen zu bilden. Es müssen also noch Elemente einer andern Gruppe beteiligt sein. Da liegt es denn doch wohl am nächsten, daß die zum Teil lateral unmittelbar ans Mesoderm angelagerten Stomatoblasten hier aushelfen, denn wie ich schon früher bemerkte, erscheint der Lage nach ihre Anteilnahme an der Vorderdarmbildung ausgeschlossen. Erscheint mir damit eine Beteiligung der Stomatoblasten am Aufbau der Körperwandmuskeln fast gesichert, so muß ich anderseits mit BOVERI sagen, daß die ventrale Einziehung bei der Bildung des Stomodäums nach vorn bis in den Bereich des primären Ectoderms vordringt. Die Wahrscheinlichkeit einer Beteiligung des letzteren gewinnt auch dadurch, daß die Zahl der Stomatoblasten für den ihnen zugemuteten Prozeß wahrscheinlich nicht ausreicht.

¹ Wenn ich 1903 dies letztere auch an der Rumpfmuskelbildung beteiligt glaubte, so rührte das, wie schon oben bemerkt, davon her, daß ich bei der Larve des polymyaren *Cucullanus* mehr Muskelzellen voraussetzte als meiner Beobachtung nach die in der entsprechenden Gegend vorhandenen Meso- und Stomatoblasten liefern konnten. Inzwischen ist von mir die meromyare Natur der Nematodenlarve erkannt, so daß das beregte Argument sich als unrichtig erweist.

Da nun die von den sogenannten Stomatoblasten an die Körperwandmuskeln abgegebene Zahl vermutlich etwas mehr als 32 beträgt, so würde diese Gruppe im Verhältnis 48 zu 12, vermutlich sogar noch ungerader geteilt werden, so daß für nahe verwandte Zellen ganz verschiedene prospektive Bedeutung herauskommen würde, wenn nicht die dem Stomodäum verbleibenden Elemente dieser Gruppe auch muskelbildend wären. Es ist ein solcher Fall nicht unmöglich, paßt aber schlecht in die sonstigen Erscheinungen der Nematodenontogenese. Erleichtert wird unsre Annahme durch die oben entwickelte Auffassung des Oesophagus. Nur eine genaue Untersuchung über die Bildung dieses Organs wird jedoch die definitive Entscheidung bringen können. Leider treten in der in Frage kommenden Zeit anscheinend histologische Unterschiede im ganzen vorderen Teil der von den Ectodermen und Stomatoblasten gebildeten Haube kaum hervor.

Wie im vorhergehenden schließe ich mich auch in betreff der prospektiven Bedeutung der Ectoderme im wesentlichen an BOVERI an. Bei dieser Angelegenheit kann ich mich zugleich wieder auf MÜLLER berufen. Es handelt sich um das Folgende. ZUR STRASSEN hatte vermutet, daß die Zellen des primären Ectoderms später einen relativ kleinen Anteil der Oberfläche ausmachen, die hauptsächlich aus sekundärem Ectoderm bestehe. Dagegen sprach sich BOVERI aus, und ZUR STRASSENS Schüler MÜLLER hat dann gezeigt, daß wenigstens 12 bis 14 sekundäre Ectodermzellen an der Hautbildung beteiligt sind. Nach meinen Beobachtungen bilden sie etwa ein Viertel (hinten dorsal) der ganzen Epidermis. Recht hatte BOVERI damals mit seinem Einwurf, »die Annahme (ZUR STRASSENS), daß diejenigen Ectoblastzellen, die sich jeweils stärker färben, die Abkömmlinge von *AB*, die mit hellem durchsichtigen Plasma Abkömmlinge von *C''*« seien, erscheine ihm willkürlich, da »beide Arten von Zellen durch alle Arten von Abstufungen ohne Grenze ineinander übergehen«. Daß aber an manchen Embryonen der besagte Unterschied überhaupt nicht hervortritt, stimmt wohl bei keinem bisher genau untersuchten Rundwurm. Die folgende Argumentation, er (BOVERI) halte es für unmöglich, daß die Zellen des Vorderendes, die an Masse einen kleinen Bruchteil des Embryos ausmachen, aus der Zelle *AB*, d. h. aus der größeren Hälfte des Eies stammen, ist wohl sicher nicht richtig. Denn die außer dem Oesophagus dort gelegenen Zellen dürften die Hälfte aller Zellen des Embryo sein. Immerhin ist BOVERIS Endschluß, daß das sekundäre Ectoderm einen größeren Raum (nicht aber fast die ganze Oberfläche) beim erwachsenen Embryo bedecken mag als bei jüngeren Stadien, durch die

späteren Feststellungen durchaus bestätigt. Bezüglich des primären Ectoderms ergibt sich aus dieser Betrachtung, daß es Epidermis-, Nerven- und Sinneszellen und Teile des Vorderdarmes bildet.

Größer noch sind die Differenzen bezüglich des sekundären Ectoderms. Daß ein Teil desselben Epidermis bildet, ist ja gesichert. Auch die übrigen Elemente dieser Familie hält BOVERI für ectodermal, ZUR STRASSEN und MÜLLER dagegen für mesodermal. Der gleiche Widerspruch besteht bezüglich des tertiären Ectoderms. Verfasser hatte sich BOVERI angeschlossen. Die tatsächlichen Grundlagen sind nicht strittig. Vergleicht man meine Fig. 25 (1903) mit MÜLLERS Fig. 3 u. 5, so wird man zugeben, daß die Nachbarschaftsverhältnisse in beiden die gleichen sind. Ein aufgerollter *Cucullanus*-Keim würde der MÜLLERSchen, ein ausgebreiteter *Ascaris*-Keim meiner Figur entsprechen. Das wirkliche Schicksal hat keiner von uns beobachtet. Nun möchte ich zunächst bemerken, daß zwar ein Teil der fraglichen Zellen in der Körpereggegend liegt, in die sich die Muskelbänder noch erstrecken. Dorthin könnten sich die Mesoblasten aber sehr wohl verschieben, müßten sie doch nach der MÜLLERSchen Rollenverteilung kopfwärts noch weiter wandern, um das Vorderende zu erreichen. Andererseits erstrecken sich die tertiären und sekundären Ectodermzellen nach vorn nur bis zur Genitalanlage. In der von ihnen eingenommenen Region kommen also höchstens 16 Muskelzellen zur Entwicklung. Dagegen beanspruchen die Körperdecke, die Nerven- und Sinneszellen der Aftergegend und der Enddarm selbst ein recht beträchtliches Bildungsmaterial. Die Entscheidung steht noch aus. Immerhin zwingt uns einstweilen nichts unsern Standpunkt zu ändern.

Die Angelegenheit hat Bedeutung. Daß die Entodermzellen sich frühzeitig völlig von den übrigen Entwicklungsbahnen trennen, ist wohl nicht so selten, so früh wie bei den Nematoden aber doch wohl noch nicht beobachtet. Ist nun die Anschauung richtig, daß Stomato- und Mesoblasten die gesamte Muskulatur aufbauen, so würden wir auch das ganze Mesoderm von einer Blastomere des achtzelligen Stadiums abzuleiten haben. Es würde sich also eine sehr frühe Trennung der Elemente verschiedener Prospektivität finden, und zwar nach Keimblättern, während Sinnes- bzw. Nervenzellen noch bis spät mit Epidermiszellen im Gemenge liegen bleiben. Im andern Fall würden die Verhältnisse hier sehr ähnlich liegen wie bei Ascidien (CONKLIN, 1905), wo sich auch die organbildenden Gruppen nach und nach aus Zellen verschiedener Abkunft zusammensetzen. Über die weiteren Erörterungen,

die sich hier machen ließen, möchte ich nicht vor Lösung der zugrunde liegenden Frage selbst sprechen.

Nachdem wir nun, so gut es geht, die einzelnen Organe und Gewebe der jungen Larve und des erwachsenen Tieres auf einzelne Furchungszellen bezogen haben, können wir einen Schritt weiter auf die frühesten Stadien zurückgehen und fragen, ob das Prinzip der determinierten Entwicklung auch auf den ungefurchten Keim der Nematoden anwendbar ist, d. h. ob die Schicksale der einzelnen Teile des befruchteten Eies auch schon ganz bestimmte sind. Das wäre sicher der Fall, und wir könnten ZUR STRASSENS bezügliche Zeichnungen ohne weiteres adoptieren, wenn wir intracelluläre Materialverlagerungen ausschließen könnten. Daß dieselben bei Tieren überhaupt vorkommen, ist bewiesen von CONKLIN (1905 II.) am Ascidienei, von WILSON (1904) bei den Eiern von *Dentalium*, wo das Material des Dotterlappens sehr lebhaft Bewegungen ausführt und endlich teilweise von einem Pol zum andern strömt. Ähnliche Bewegung beschreibt FISCHER (1903) für den Inhalt der *Beroë*-Blastomeren beim merkwürdigen Einschneiden der vierten Furche. Auch die Wanderung des Dotters im Ei von *Asplanchna* (JENNINGS 1896) und die häufige Richtungsänderung von Furchungsspindeln läßt sich hierher ziehen.

In allen diesen Fällen ist die Richtung der Bewegung konstant, in dieser Beziehung läßt sich also auch auf die intracellulären Prozesse das Prinzip der determinierten Entwicklung anwenden. Wir könnten es als das beherrschende auch bezüglich des ungefurchten Eies ansehen, wenn wir nicht auch Bewegungsvorgänge kennen, von denen ein konstanter Effekt betreffs der Stoffanordnung in der Zelle noch nicht nachgewiesen ist, so die amöboiden Bewegungen mancher Furchungszellen und die karyokinetischen Strahlungen mit ihren Folgen für die Zellform. In diesen letzteren Fällen wäre denkbar, daß wenigstens zwischen gleichwertigen Bestandteilen des Eies regellose Verschiebungen stattfänden, so daß damit die gesetzmäßige Beziehung einzelner Eiteilchen zu bestimmten Örtlichkeiten in höheren Stadien vereitelt würden. Dasselbe würde der Fall sein, wenn die oben erwähnten intracellulären Ströme nur der Richtung, nicht aber auch dem Umfang nach konstant wären, so daß sie in dem einen Fall noch auf eine Gegend des Keimes weitergreifen würde, die im andern in Ruhe bliebe. Auch das scheint geeignet, eine typische Beziehung zwischen ungefurchtem und gefurchtem Keim zu stören. Einen extremen Fall dieser Art hat uns ZUR STRASSEN an den Dottertröpfchen von *Ascaris* kennen gelehrt, die ursprünglich gleichmäßig verteilt, sich bei den Teilungen AB/P_1 , $P_1/EMSt$ und MSt/E

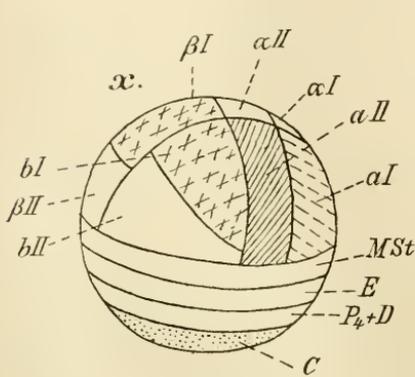
in die stets zu zweit genannte Zelle begeben, alle, oder viele, oder nur die Hälfte. Und doch herrscht hier keine Willkür. Jede Brut verhält sich gleichartig, so daß man vielleicht diese Varietät als bereits im Ovar gebildet ansehen kann. Fast möchte man hier von einer Variabilität der Determination sprechen. — Wo sich dagegen ein konstanter Umfang ergibt, könnten selbst solche Entmischungs- oder Differenzierungsprozesse, wie ihm im *Asplanchna*-Ei der Dotter seine Entstehung verdankt, völlig in den Rahmen des Determinationsprinzips passen, wenn es natürlich auch dem Prinzip der organbildenden Keimbezirke diametral entgegengesetzt ist.

Immerhin ist zu beachten, daß uns in der ganzen organischen Natur nirgends absolute stoffliche Gleichheit begegnet, daß kleine Abweichungen schon bei der Furchung bezüglich der relativen Größe der Zellen vorkommen, wurde bereits oben erwähnt. Und so müßten wir auch wohl beim Nachweis des determinierten Ablaufes der Strömungen im Ei und bei der Ausdehnung des Mosaikprinzips auf den ungefurchten Keim der Nematoden geringe Abweichungen im Umfange der Bewegungen mit in den Kauf nehmen. Übrigens ist zu bedenken, daß individuelle Unterschiede in den morphogenen Einzelprozessen sich bezüglich des Resultates kompensieren könnten.

Bei der Besprechung der organbildenden Keimbezirke müssen wir uns darauf beschränken, wie ZUR STRASSEN, einfach entsprechend der beobachteten Bewegungs- und Teilungsrichtung die Blastomeren ins Ei zu projizieren. Es wird einem nicht leicht gemacht, von HIS' Vorstellungen ein klares Bild zu gewinnen. Gibt er doch in einem 28 Seiten langen Artikel über das Prinzip der organbildenden Keimbezirke (1901), in dem er sich sehr über das geringe Verständnis anderer beklagt, nur zwei Sätze¹, aus denen man einiges, wenn auch nur Negatives, zur näheren Bestimmung seiner Gedanken entnehmen kann. Zunächst soll das Prinzip »eine unmittelbare Folgerung aus den zu machenden Beobachtungen« sein. Dann ist es aber vom Determinationsprinzip verschieden. Denn das war 1875 am Hühnerei nichts weniger als erwiesen. In dieser Beziehung handelt es sich also nur um einen in die allgemeinsten Tatsachen hineingelegten Gedanken. Der zweite Satz betrifft die Ausdehnung des Prinzipes auf das ungefurchte Ei und besagt, daß »die Möglichkeit ihrer (der Theorie) Aufrechterhaltung davon abhängt, ob im Eiplasma oder zwischen den daraus entstehenden Blastomeren Verschiebungen vor sich gehen oder nicht«.

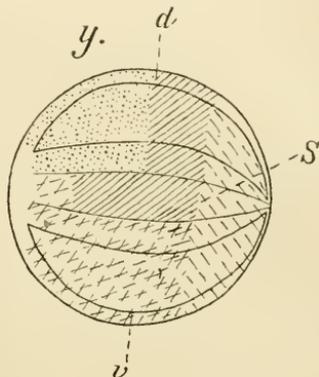
¹ Beide Sätze sind vom Verfasser anscheinend nicht als Erklärungen gedacht, aber doch das einzige, was sich in dem Artikel als solche brauchen läßt.

Für die erste Art der Verschiebung zeigt uns besonders JENNINGS' bereits zitierte Beobachtung am Dotter von *Asplanchna* ein günstiges Beispiel und beweist gemeinsam mit den oben erwähnten ähnlichen Fällen, daß das Hissche Prinzip für den ungefurchten Keim nicht aufrecht zu erhalten ist. Für die Zellverschiebung und die aus ihr resultierenden Verbände, deren Zell- bzw. Plasmamaterial in früheren Stadien nicht beisammen gelegen hat, gibt die Nematodenentwicklung recht lehrreiche Beispiele. Die untenstehende Figur zeigt, in das



Textfig. x.

Ursprungsterritorien der Epidermis unter Benutzung einer Figur von ZUR STRASSEN (1906). Bezeichnung wie bei BOVERI und sonst in dieser Arbeit gebraucht. Ansicht des Eies von der rechten Seite, etwas von oben und hinten. Die Materialien für die ersten 12 Zellen sind abgegrenzt eingezeichnet, soweit sich ihre Territorien als Furchungsrichtung und Zellverschiebung beurteilen lassen.



Textfig. y.

Die Anteile der einzelnen Epidermis bildenden Zellgruppen an letzterer. Embryo durch antero-posteriore Verkürzung zur Kugel umgeformt gedacht. S, das dreiteilige Seitenfeld; d, Dorsal-, v, Ventrallinie. Schraffierungen wie bei Textfig. x. Die Schraffierungen mit durchbrochener Linie hypothetisch. Ansicht, da diese Verhältnisse symmetrisch sind, wie von der rechten Seite.

ZUR STRASSENSCHE Schema eingetragen, die Ursprungsterritorien der Seitenfelder, die zweite auf der zur Kugelform verkürzt gedachten Larve dieselben Elemente. Man sieht hier leicht, daß dasselbe Organ von recht verschiedenen Teilen des Eies sein Material bezieht.

Die Rückenlinie ist doch sicher ein einheitliches Organ, sie bildet sich aber aus Materialien, die im Ei in sehr verschiedenen Territorien gelegen sind. Der vordere Teil ist in der Eizelle nur rechts in der αII -Region vertreten, der hintere würde an den äußersten vegetativen Pol zu projizieren sein. Dazu kommt, daß sich Teile beider Distrikte von dorsal her mit Teilen aus der b - und β -Gegend zur Bildung der Seitenfelder vereinigen.

Durch die mit der Furchung einhergehenden Zellverschiebungen

werden diese Divergenzen immer geringer. So liegen im vierzelligen Keim die Verhältnisse schon wesentlich günstiger für das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und noch mehr im Zwölfzellenstadium. Übrigens hat ja auch HIS das Prinzip im wesentlichen für den gefurchten Keim aufgestellt. Andererseits ist aber selbstverständlich, daß die Lagebeziehungen der Elemente sich mit dem Fortschreiten der Entwicklung mehr und mehr der definitiven Anordnung nähern. Dafür braucht man keine besonderen Prinzipien. Daß trotzdem noch recht spät in der Nematodenentwicklung Prozesse sich abspielen, die getrennte Elemente zusammen führen, zeigt die Bildung der Seitenfelder, bei der mit einem Male Zellen der rechten Körperhälfte zum Aufbau der linken Seitenfelder und umgekehrt herangezogen werden.

Diese Beispiele sind von Organen gewählt, die nur von einem Keimblatt stammen, so daß die Schwierigkeiten, die durch Verbindung verschiedener Keimblätter entstehen, noch gar nicht in Betracht gezogen sind.

Was hier gezeigt werden sollte, ist, daß die Entwicklung nicht (wenigstens nicht bei allen Tieren) durch bloße Delaminationen und Faltungen zustande kommt, sondern auch durch feinere Zellverschiebungsvorgänge, durch welche die beteiligten Elemente neue Anschlüsse gewinnen und zum Teil ganz neue Verbände gebildet werden. Es ist also eine einfache Projektion des erwachsenen Tieres ins Ei nach Öffnung, Dehnung, Streichung usw. durchaus nicht in allen Fällen möglich, genau wie sich nicht in allen Fällen die ersten Furchungskugeln als Bildner senkrechter Ausschnitte des definitiven Organismus darstellen.

Sind nun meine Beobachtungen auch nicht geeignet, über die Frage der Autodetermination der Blastomeren Auskunft zu geben, so muß ich doch der Vollständigkeit halber hier noch einmal auf die schönen Beobachtungen ZUR STRASSENS hinweisen, die beweisen, daß isolierte Blastomeren sich so furchen, wie sie es als Teile des Ganzen getan haben würden und auch eine Reihe von Bewegungen unabhängig von ihrer normalen Lage im Ganzen regelrecht ausführen. Es begegnen sich die Nematoden hier also mit Gruppen wie Ctenophoren (CHUN 1880, FISCHEL 1897), Gastropoden (CRAMPTON 1896, WILSON 1904), Nemeritinen (ZELENY 1904), Ascidien (CHABRY 1887, CONKLIN 1905).

Bei allen diesen Tieren hat man also die zum normalen Ablauf der Furchung bzw. Bewegung notwendigen Kräfte und Reize in der jedesmal in Betracht kommenden Zelle selbst zu suchen. Diese Auffassung haben wir vielleicht auch auf den Gastrulationsprozeß selbst auszu dehnen.

Organbildende Substanzen sind bei Nematoden überhaupt noch nicht entdeckt. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, daß, wenn wir mit ZUR STRASSEN die ersten Furchen in die Eizelle projizieren, das Entodermmaterial mit dem Mesoderm in einer unter dem Äquator gelegenen Zone enthalten ist. Trotz der völlig abweichenden Furchung würden wir dasselbe in der Eizelle also an demselben Ort treffen wie bei *Strongylocentrotus*.

c. Bedeutung der Rhabditislarven für die Systematik.

Es wären zum Schlusse noch einige Worte über die Bedeutung bzw. Deutung der vorgebrachten Tatsachen in Rücksicht auf die Systematik der Nematoden zu sagen.

Die ersten Teile der Arbeit hatten erwiesen im Zusammenhang mit den Arbeiten von BOVERI und andern, daß bei allen Nematoden sich genau dieselbe Furchung abspielt, daß wir das vier-, acht- usw. zellige Stadium bei diesen Formen völlig gleich finden. Auch auf dem Stadium der Blastula herrscht größte Übereinstimmung. Müssen wir nun, dem biogenetischen Grundgesetz folgend, für alle Rundwürmer eine Zellkugel mit geringer Höhlung und etwa 24 Zellen, von denen zwei besonders große die Ernährung besorgen, als Vorfahrenform ansehen? Man wird mir zugeben, daß das recht schwer vorzustellen ist, und daher geneigt sein, die ganzen aus der determinierten Furchung sich ergebenden Verhältnisse der Spezifikationen der Blastomeren nicht ohne weiteres auf die erwachsenen Vorfahren zu übertragen. Man müßte sich vielleicht überhaupt etwas mehr vorsehen, so junge Entwicklungsstadien, wie Blastula und Gastrula, in so hervorragendem Maße zur Grundlage der phylogenetischen Spekulation zu machen. Man tut das doch auch mit dem zwei-, vier- usw. zelligen Stadien nicht, sondern sieht in ihnen nur notwendige Übergangsformen. Irgend eine Blastula oder Gastrulaform muß aber doch auch schließlich jeder tierische Organismus durchlaufen, um ein Gebilde aus mehreren gesonderten Schichten zu werden. Man brauchte also in Blastula und Gastrula auch nur notwendige Übergangsbildung zu sehen.

Fassen wir so die determinierte Entwicklung und die sie veranlassende Selbstdifferenzierung als cenogenetisch auf¹, so würden wir annehmen, daß in der Entwicklung der Natur ursprüngliche abhängige Differenzierung in Selbstdifferenzierung überging. Dabei könnte der

¹ Daß der eben gegebene Gedankengang nicht der einzige mögliche ist, werden wir unten sehen.

ursprüngliche Differenzierungsmodus sich häufig unterstützend, gewissermaßen als doppelte Sicherung erhalten haben, wenn er dann für unsre Beobachtung auch von dem Selbstdifferenzierungsprozeß verdeckt wäre. Ein Beispiel hierfür wären die für die Linsenbildung von LEWIS (1904), SPEMANN (1905 und 1907) und KING (1905) beigebrachten Tatsachen. Auch die von BRAUS (1906) beobachteten Verhältnisse bei der Entbindung der Froschextremität aus dem Kiemendeckel sprächen für Übergang von abhängiger in Selbstdifferenzierung.

Nehmen wir nun an, von den Vorfahren der Nematoden habe keiner so ausgesehen wie die heutige Blastula, woher dann die Übereinstimmung? Konvergente Züchtung? Mir scheint es schwer vorstellbar, daß bei verschiedenen, wenn auch sehr ähnlichen Tieren die gleichen Bedürfnisse einer raschen Ausbildung den physiologischen Prozeß des Werdens in so genau gleiche Bahnen gedrängt haben sollte. Es will mir vielmehr wahrscheinlicher erscheinen, daß schon die den Nematoden gemeinsamen Vorfahrenformen dieselbe determinierte Entwicklung zeigten, wie die jetzigen Vertreter der Gruppe.

Damit würden wir ein wichtiges Mittel in die Hand bekommen, um über die nahe Verwandtschaft einer Tierform mit dem Kreise der parasitischen Rundwürmer entscheiden zu können. Von *Mermis* kann ich angeben, daß das was ich von ihren Embryonen gesehen habe, mit den Verhältnissen bei den übrigen Nematoden übereinstimmt, wie wohl überhaupt für diese Gattung die Zugehörigkeit zu unsrer Würmerklasse feststeht (vgl. M. RAUTHER 1907). Über *Gordius* kann ich leider keine Angaben machen, da mir kein Material zur Verfügung stand.

Nach unsrer Auffassung könnte also die *Rhabditis*-Larve ein Durchgangsstadium gewesen sein, das die Vorfahren der jetzigen Nematoden schon ebenso oder ähnlich besessen hätten, ohne jemals im ausgebildeten Zustand rhabditiform gewesen zu sein. Die jetzt lebenden Rhabditiden wären dann als neotonisch anzusehen. Ich kann hier auf die Frage der Neotonie nicht eingehen, möchte jedoch bemerken, daß ebensowohl die jetzige Gattung *Rhabditis* für ursprünglich gelten kann und die höher entwickelten Nematodenformen für abgeleitet. Ich selbst neige der letzteren Meinung zu. Das habe ich am andern Orte (1907) begründet und dort auch den sich ergebenden Schluß gezogen, daß die SCHNEIDERSche Systematik im Prinzip zu Recht besteht und seine Meromyarier als die niedrigste Gruppe der Nematoden anzusehen sind.

Es würde sich hier möglicherweise eine Gelegenheit bieten, über das wirkliche Alter cenogenetischer Fälschungen nachzuforschen. Ist die *Rhabditis*-Larve mit ihrem typischen Bau und ihrer determinierten

Entwicklung wirklich der Ausgangsform der Nematoden nahe, so daß wir sagen können der gemeinsame Vorfahr der Nematoden besaß bereits dieselbe oder eine sehr ähnliche Ontogenie wie die jetzt lebenden Arten, so sind die cenogenetischen Formen dieser Entwicklung so alt wie die Klasse der Rundwürmer selbst. Es scheint nun allerdings gerade bei diesen skeletlosen Tieren das geologische Alter schwer festzustellen. Immerhin bietet ihre Verbreitung in den Wirtstieren einen Anhalt und aus IHERINGS (1903) Beobachtungen geht hervor, daß die Entozoen ein alter Stamm des Tierreichs sind und manche ihrer Arten sicher bis ins Miocän zurückreichen.

Die Verbreitung der Gattung *Ascaris* und ihrer Unterabteilungen läßt die Vermutung aufsteigen, daß diese Parasiten sich mit dem Stamm der kranioten oder wenigstens der gnathostomen Wirbeltiere entwickelt haben. Damit würden wir endoparasitische Nematoden bis ins obere Silur ansetzen können, und diese würden nach der oben gegebenen Ableitung auch von jener Urform mit determinierter Entwicklung abstammen. Es würde uns das dazu führen, den Stammbaum der Nematoden und mit ihm die Existenz der Mosaakeier bis in die ältesten geologischen Epochen zurückreichen zu lassen, aus denen wir Fossilien kennen.

Dieser sehr hypothetischen Betrachtung können wir zum Schluß würdig ein paar Worte darüber anreihen, ob die Mosaakeier den Regulationseiern gegenüber nicht das primäre Verhalten zeigen, im Gegensatz zu dem oben S. 227 Bemerkten. Besonders könnte man, gestützt auf ihre außerordentliche Verbreitung, die deskriptiv determinierte Entwicklung mit demselben Recht für palingenetisch nehmen, wie die Invaginationsgastrula. Man könnte die einzelnen Formen dieser Entwicklung entstanden denken als Modifikationen des Teilungsmosaiks, das bei einigen Protozoenkolonien besteht, z. B. bei *Eudorina*, *Volvox*, *Gonium* (BÜTSCHLI 1882).

Die ganze Frage erscheint prinzipiell nicht bedeutungslos, ihre Behandlung stößt aber auf mancherlei Schwierigkeiten und würde uns hier zu weit führen.

Rückblick.

Zum Schluß fassen wir die Hauptresultate unsrer Nematodenuntersuchungen zusammen.

I. a. Cöloblastula und Placula, epibolische und Invaginationsgastrula treten bei den einzelnen Arten der Rundwürmer in

verschiedenem Maße für einander ein und erweisen sich dadurch als unbedeutende Varietäten derselben Grundform.

b. Der Urmund schließt sich völlig und steht in keiner Beziehung zu den Körperöffnungen. Ebenso obliteriert der Urdarm vollständig.

c. Ein Cölom besitzen die Nematoden nicht, sondern eine primäre Leibeshöhle, demgemäß haben wir auch bei ihnen keinen Mesoblast, sondern ein Mesenchym vor uns, wenn auch die ausgebildete Muskulatur einer Epithelmuskularis ähnelt.

d. Subcuticula und Längsfelder bilden zusammen die ectodermale Epidermis, die Matrix der Subcuticula. Sie bestehen aus fünf Reihen großer Zellen, deren Körper mit den Kernen in den Längslinien liegen. Während sich hinten nur in den in sich wieder symmetrisch gebauten Seitenlinien Kerne finden, und zwar je drei Reihen, kommen vorn in jeder Längslinie Kerne vor.

e. Die Muskulatur sondert sich aus den einschichtigen, neben dem Darm gelegenen Mesodermplatten in die vier Muskelbänder, die meromyaren Bau zeigen. Bindegewebskerne fehlen im mittleren Körperteil der Larve.

f. Der Vorderdarm besteht aus ectodermalen Elementen: den Drüsen und sog. Kantenzellen usw., und den von den Stomatoblasten gelieferten mesodermalen Muskelzellen.

Der Mitteldarm bildet sich aus zwei entodermalen Zellreihen und erhält sein Lumen ohne Zusammenhang mit dem Urdarm durch Spaltbildung zwischen beiden Reihen.

Der Enddarm wird vermutlich von Ecto- und Mesoderm gebildet.

g. Die Geschlechtszellen zeigen früh von den somatischen differente Kerne.

II. h. Die Nematodenentwicklung ist völlig determiniert von der ersten Furchung bis zur Geburt des typischen jungen Rundwurms. Das Mosaikprinzip zeigt sich in manchen Fällen noch über diesen Zeitpunkt hinaus nicht nur dadurch, daß die einmal gewonnene Konstanz histologischer Elemente fürs Leben erhalten bleibt, sondern auch darin, daß noch spätere Zellteilungen determiniert verlaufen.

i. Die Entwicklung stimmt auf jungen Stadien bei allen Nematoden überein, bis zur Geburt treten in den meisten Organen nur höchst geringfügige Speciesunterschiede auf. Auch beim erwachsenen Tier gibt es Organsysteme, die innerhalb derselben Gattung Zelle für Zelle übereinstimmen.

k. Jede einzelne Zelle mancher Organe wächst im individuellen Leben erstaunlich, und bei nächstverwandten Arten sind homologe

Zellen sehr verschieden groß. Daher kann weder der Ansicht, die Zellgröße sei für eine Art oder kleine Gruppe konstant, noch der, daß dieselbe von der Chromosomenzahl abhängt, über den Kreis hinaus, für den sie ermittelt wurde, Bedeutung zukommen.

l. Außer Situs inversus kommen einige noch unerklärte räumliche Abnormitäten zur Beobachtung. Die zeitliche Konstanz der Entwicklung ist labiler.

m) Die erste Ursomazelle (Stad. 2) liefert die ectodermalen Teile des Oesophagus, etwa $\frac{3}{4}$ der Epidermis, Sinnes- und Nervenzellen. Die zweite Ursomazelle (Stad. 4) liefert aus ihrer hinteren Tochterblasomere (Stad. 8) den Mitteldarm, aus der vorderen vermutlich das Bindegewebe und die Muskulatur, die dritte Ursomazelle (Stad. 8) liefert $\frac{1}{4}$ Epidermis, ferner vermutlich Nerven- und Sinneszellen, die vierte (Stad. 24) ebenfalls das letztere, außerdem die Epithel- und Drüsenzellen des Enddarmes.

n) Ob man das Determinationsprinzip auf den ungefurchten Keim anwenden kann, ist wahrscheinlich, doch nicht sicher.

III. o. Die meromyare Nematodenlarve ähnelt in der Muskelanordnung sehr den Oxyuren und läßt die Meromyarier als die primitivste Nematodengruppe, mithin das SCHNEIDERSCHE System in seinen Grundzügen als berechtigt erscheinen.

Literaturverzeichnis.

1. APÁTHY. 1893. Über die Muskelfasern von *Ascaris* usw. Zeitschr. wiss. Mikrosk. Bd. X.
2. — 1907. Meine angebliche Darstellung des *Ascaris*-Nervensystems. Zool. Anz. Bd. XXXII.
3. BAGGE. 1841. De evolutione *Strongyli auricularis* et *Ascaridis acuminatae* dissertatio. Erlangae.
4. BONNEVIE. 1901. Chromatindiminution bei Nematoden. Jenaische Zeitschr. f. Nat. XXXVI. Bd. (N. F. 29).
5. BOVERI. 1892. Über die Entstehung des Gegensatzes der Geschlechtszellen und der somatischen Zellen bei *Ascaris megaloccephala*. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. München Bd. VIII.
6. — 1899. Die Entwicklungsgeschichte von *Ascaris megaloccephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl v. Kupffer. Jena.
7. — 1905. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXIX.

8. BRAEM. 1895. Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV.
9. H. BRAUS. 1906. Vordere Extremität und Operkulum bei Bombinator-Larven. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV.
10. BÜTSCHLI. 1876. Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschr. Bd. XXVI.
11. — 1882. Protozoen in BRONNS Klassen und Ordnungen. Bd. I.
12. CHABRY. 1887. Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Journal de l'Anatomie et de Physiol.
13. CHUN. 1880. Ctenophoren. Fauna und Flora des Golfs von Neapel I.
14. COBB. 1888. Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr. Bd. XXIII. (N. F. 16).
15. E. G. CONKLIN. 1897. The Embryologie of *Crepidula*. Journ. of Morph. Vol. XIII.
16. — 1903. Cause of Inverse Symmetry. Anat. Anz. Bd. XXIII.
17. — 1905 I. Mosaikdevelopment in Ascidian Egg. Journ. exper. Zool. II.
18. — 1905 II. The Organization and Cell-Lineage of the Ascidian Egg. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. Philadelphia. Bd. XIII.
19. CONTE. 1902. Contributions à l'embryologie des Nématodes. Annales de l'Université de Lyon I. 8.
20. CRAMPTON. 1896. Experimental Studies on Gastropod Development. Arch. Entwicklunsmech. III.
21. DIESING. 1851. Systema Helminthum.
22. H. DRIESCH. 1898. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. Entwicklunsmech. Bd. VI.
23. DIMON. 1901. Experiments on Cutting off Parts of the Cotyledons of Pea and Nasturtium seeds. Biol. Bull. II.
24. DUJARDIN. 1845. Histoire naturelle des Helminthes. Paris.
25. EHLERS, 1899. Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von *Oxyuris curvula* Rud. Arch. f. Naturg. Bd. LXV. I.
26. FISCHEL. 1897, 98. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. Entwicklunsmech. Bd. VI u. VII.
27. — 1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Arch. Entwicklunsmech. Bd. XV.
28. B. GABRIEL. 1853. De *Cucullani elegantis vivipari* evolutione. Diss. Berolini.
29. GALEB. 1878. Organisation et Développement des Nématodes. Arch. Zool. expér.
30. GANIN. 1878. Über die Entwicklung der *Pelodera teres*. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.
31. GOETTE. 1882. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. Leipzig.
32. R. GOLDSCHMIDT. 1904. Histologische Untersuchungen an Nematoden. II. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. 21.
33. — 1903. Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von *Ascaris lumbricoides* u. *megalcephala*. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XVIII.

34. R. GOLDSCHMIDT. 1906. Mitteilungen zur Histologie von *Ascaris*. Zool. Anz. Bd. XXIX.
35. — 1907. Einiges vom feineren Bau des Nervensystems. Verhandlungen d. deutsch. Zool. Ges.
36. HALLEY. 1885. Recherches sur l'Embryogénie et sur les Conditions du Développement de quelques Nématodes. Paris.
37. HAMANN. 1892. Zur Entstehung des Exkretionsorgans, der Seitenlinien und der Leibeshöhle der Nematoden. Centralbl. f. Bact. u. Paras. Bd. XI.
38. HARM. 1902. Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata*. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII.
39. HEIBERG. 1907. Über die erhöhte Größe der Zelle und deren Teile bei dem ausgewachsenen Tier, verglichen mit dem noch nicht ausgewachsenen. Anat. Anz. Bd. XXXI.
40. O. HERTWIG. 1906. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
41. R. HERTWIG. Lehrbuch der Zoologie.
42. W. HIS. 1875. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
43. — 1901. Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch.
44. JAMMES. 1894. Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes. Thèse. Paris.
45. H. S. JENNINGS. 1886. The Early Development of *Asplanchna* Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Comparative Zool. Cambridge. Bd. XXX.
46. IHERING. 1903. Die Helminthen als Hilfsmittel zoogeographischer Forschung. Zool. Anz. Bd. XXVI.
47. H. D. KING. 1905. Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIX.
48. KÖLLIKER. 1843. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Müllers Archiv.
49. A. LANG. 1894. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena.
50. — 1884. Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel XI. Monographie.
51. LEUCKART. 1876. Die Parasiten des Menschen.
52. W. H. LEWIS. 1904. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. I. On the Origin of the Lens. Amer. Journ. Anat. Vol. III.
53. Th. LIST. 1893. Zur Entwicklung des *Pseudalius inflexus*. Biolog. Centralbl. Bd. XIII.
54. — 1894. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena.
55. LOOS. 1896. Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden. Centralbl. f. Bakteriologie. Bd. XIX.
56. MARTINI. 1903. Über Furchung und Gastrulation bei *Cucullanus elegans* Zed. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
57. — 1905—07. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I. u. II. (Die ersten Teile dieser Arbeit.) Diese Zeitschr. Bd. LXXXI u. LXXXVI.

58. MARTINI. 1906. Die Nematodenentwicklung als Mosaikarbeit. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft.
59. — 1907 II. Die Konstanz histologischer Elemente bei erwachsenen Nematoden als Folge determinierter Entwicklung. Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock.
60. — 1908. Zur Anatomie der Gattung *Oxyuris* und zur Systematik der Nematoden. Zool. Anz.
61. MEISSNER. 1853. Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans*. Diese Zeitschr. Bd. V.
62. — 1855. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Ebenda. Bd. VII.
63. METSCHNIKOFF. 1881. Vergleichend embryologische Studien. Ebenda. Bd. XXXVI.
64. H. MÜLLER. 1903. Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. Zoologica. Heft 41. Bd. XVII.
65. NASSONOW. 1897. Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. Arbeiten aus dem zoologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Nach Referat von BRAUN in Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XXV.
66. NATANSON. 1878. Embryonalentwicklung von drei *Oxyuris*arten aus *Periplaneta*; mitgeteilt von GANIN auf der Versammlung russischer Naturforscher in Warschau im September 1876. (Referat von HOYER in dieser Zeitschrift. Bd. XXIII.)
67. NELSON. 1852. On the Reproduction of *Ascaris mystax*. Philosophical Transactions.
68. C. NEUHAUS. 1903. Die postembryonale Entwicklung der *Rhabditis nigrovenosa*. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVII.
69. PFEFFER. 1901. Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. II. Leipzig.
70. RADKEWITSCH. 1872. Zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. (Referat in Hoffmann u. Schwalbes Jahresber. 1873 f. 1872.)
71. RAILLET. 1883. Sur le Mâle de l'*Oxyure* du Cheval (*Oxyuris curvula* Rud.). Bull. Soc. Zoologique de France. Bd. VIII.
72. M. RAUTHER. 1907. Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Hautnerven-Muskelsystems. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. XXIII.
73. RHUMBLER. 1902. Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XIV.
74. REICHERT. 1846. Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. MÜLLERS Archiv. Bd. X.
75. RUDOLPHI. 1819. Entozoorum Synopsis. Berolini.
76. W. ROUX. 1887. Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikernes und Spermakernes. Gesammelte Abhandlungen (1895). Nr 21.
77. F. SCHAUDINN. 1903. Studien über krankheitserregende Protozoen. II. *Plasmodium vivax*. Arbeiten k. Gesundheitsamt. Bd. XIX.
78. SCHNEIDER. 1866. Monographie der Nematoden. Berlin.
79. O. SCHULTZE. 1899. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. Arch. mikroskop. Anatomie. Bd. LV.

80. O. SEELIGER. 1904. Tunicaten. Heft 44—47. BRONNS Klassen und Ordnungen des Thierreichs. III. Bd. Supplement.
 81. H. SPEMANN. 1895. Zur Entwicklung des *Strongylus paradoxus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. VIII. Bd.
 82. — 1905. Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zool. Anz. Bd. XXVII.
 83. — 1907. Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anz. Bd. XXXI.
 84. STRUBELL. 1888. Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Rübennematoden. *Heterodera Schachtii*. Bibliotheca zoologica. Heft 2.
 85. WANDOLLEK. 1892. Zur Embryonalentwicklung des *Strongylus paradoxus*. Archiv f. Naturgesch.
 86. E. B. WILSON. Experimental Studies on Germinal Localization. II. PateLLa and Dentalium. Journ. of experim. Zool. Bd. I.
 87. WOLTERECK. 1904. Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius* entwicklung. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XVIII.
 88. ZELENY. 1904. Experiments on the Localization of Developmental Factors in the Nemertine Egg. Journ. of exp. Zool. Bd. I.
 89. H. E. ZIEGLER. 1895. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Diese Zeitschr. Bd. XL.
 90. ZOJA. 1896. Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVII.
 91. — 1895. Sullo sviluppo de blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. I und II. 1895.
 92. ZUR STRASSEN. 1892. *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.
 93. — 1896. Embryonalentwicklung von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. III.
 94. — 1903. 1906. Die Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megaloccephala* als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. Zoologica. Heft 40. Bd. XVII.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [91](#)

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

Artikel/Article: [Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden
191-235](#)