Referent: Prof. Dr. Reisinger

Tag der mündl. Prüfung: 24. Februar 1934

Zoolog. Museum
Berlin
1 - OKT. 1937
Bücherei

Beiträge zur Embryologie der Landplanarien. I.

Von

Rolf Carlé

Mit 18 Textabbildungen (42 Einzelbildern)

Sonderabdruck aus

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

(Abt. A der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

29. Band, 4. Heft

Abgeschlossen am 22. März 1935

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1935

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 40 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum gleichen Preise berechnet werden, den die Arbeit im Heft kostet, da die umfangreiche Versendung von Sonderdrucken den Absatz der Zeitschrift schädigt. Dissertationsexemplare werden von der Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht geliefert.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Leipzig, Zoologisches Institut der Univ., Talstr. 33

oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner **Schulze**

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Sammel-Nr. B 1, Kurfürst 8111. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin.

Reichsbank-Giro-Konto und Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C.

29. Band **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft

Seite

Vogt, Wilhelm, Die Entwicklung der Antennendrüse der Mysideen. Mit 20 Textabbildungen (27 Einzelbildern) 481

Vogt, Wilhelm, Über ein Seitenorgan der Mysideen. Mit 2 Textabbildungen 507

Bergold, Gernot, Die Ausbildung der Stigmen bei Coleopteren verschiedener Biotope. Mit 9 Textabbildungen 511

Carlé, Rolf, Beiträge zur Embryologie der Landplanarien. I. Mit 18 Textabbildungen (42 Einzelbildern) 527

Faasch, Werner Joachim, Darmkanal und Blutverdauung bei Aphanipteren. Mit 29 Textabbildungen (33 Einzelbildern) 559

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln.)

BEITRÄGE ZUR EMBRYOLOGIE DER LANDPLANARIEN. I.

FRÜHENTWICKLUNG, BAU UND FUNKTION DES EMBRYONALPHARYNX[1].

Von

Rolf Carlé.

Mit 18 Textabbildungen (42 Einzelbildern).

(Eingegangen am 5. August 1934.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 527

Material, Methodik und ökologisch-biologische Angaben 529

Die Frühentwicklung von *Geoplana notocelis* bis zur Rückbildung des Embryonalpharynx 532

Zur Funktion des Embryonalpharynx 545

Vergleich der Embryonalorgane bei den verschiedenen Trikladenformen . . 549

Zusammenfassung 556

Literaturverzeichnis 558

In der Entwicklung der Trikladen zeichnet sich die frühembryonale Periode durch die Absonderlichkeit der dabei zu beobachtenden ontogenetischen Vorgänge aus.

Die Trikladen bilden Eikapseln, die neben einer gewissen Anzahl von Keimzellen (Eizellen) Tausende von Dotterzellen einschließen („ectolecithale Eier") und daher beträchtliche Größe erreichen. Aus jeder Eizelle gehen durch eine unregelmäßige Folge von Teilungen zahlreiche Blastomeren hervor, die in der Dottermasse auseinander wandern und dabei ihren Zusammenhang miteinander scheinbar aufgeben (Blastomerenanarchie). Hat die Zahl der Blastomeren einige Hunderte erreicht, so bildet sich aus ihnen ein gegen den Dotter abgegrenzter Embryo dadurch, daß einige periphere Zellen sich zu einem den Blastomerenbezirk umgebenden feinen Häutchen, dem sogenannten provisorischen Ectoderm zusammenschließen. Etwa gleichzeitig sammeln sich andere Blastomeren an einem Pol dieser soliden Kugel und ordnen sich hier zu einem embryonalen Organ an, dem Embryonalpharynx, dem an seinem distalen Ende ein sackförmiger provisorischer Darm ansitzt. Die restlichen Blastomeren liegen im inneren Raum der Embryonalkugel verstreut. Ist der Embryonalpharynx funktionsfähig ausdifferenziert, so beginnt er die freien Dotterzellen der Eikapsel, die noch in großer Menge vorhanden sind, zu schlucken und in den provisorischen Darm zu befördern.

[1] Nr. 16 der Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in Brasilien 1913/14 von Professor Dr. E. Bresslau.

Dieser wird dadurch stark ausgedehnt und bewirkt eine bedeutende Vergrößerung des Embryos. Aus seiner ursprünglichen Gestalt, einer kleinen soliden Kugel, wird der Embryo in eine mehr und mehr anschwellende immer dünnwandiger werdende Hohlkugel umgewandelt. Diese erwirbt schließlich durch Abplattung bilaterale Symmetrie und nähert sich damit allmählich gestaltlich dem jugendlichen Wurm.

Die Bildung des Embryonalpharynx bei den Trikladen wurde zuerst in großen Zügen von KNAPPERT (1865) beschrieben. 18 Jahre später lieferte METSCHNIKOFF (1883) eine eingehendere Darstellung der Vorgänge bei der Entwicklung. METSCHNIKOFF, IJIMA und anschließend auch HALLEZ (1887) versuchten die frühembryonalen Bildungen der Trikladenentwicklung dem Keimblattschema einzuordnen; ein Versuch, der wie zuerst MATTIESEN (1904) und später FULINSKI (1916) noch eingehender nachgewiesen haben, nicht durchführbar ist.

Die Frühentwicklung der Trikladen zielt vielmehr vornehmlich auf die Bildung eines provisorischen Organs hin, das dazu dient, das außerhalb der Embryoanlage liegende Nährmaterial dem Keim einzuverleiben. Die weitaus größte Zahl der embryonalen Zellen beteiligt sich an dieser besonderen Differenzierung. So entsteht eigenartigerweise ein *Vorembryo*, dessen Organisationsschema weder zum fertigen Tier noch zu einer phylogenetisch bedeutsamen Larvenform in Beziehung gesetzt werden kann. Die besondere Ausbildung dieses Vorembryos ist nur als eine sekundäre Differenzierung im Dienste einer bestimmten *Funktion* zu verstehen.

Alle vorgenannten Arbeiten beziehen sich ausschließlich auf Süßwasserplanarien, während aus der Entwicklung der marinen und terrikolen Trikladen lediglich bekannt ist, daß auch bei ihnen ein Embryonalpharynx gebildet wird (BRESSLAU 1928, 1928—1933), ohne daß aber nähere Beobachtungen darüber vorliegen. Dabei mußte gerade die Untersuchung der fraglichen Verhältnisse bei den Landplanarien aussichtsreich erscheinen, da diese Formen die meisten Strudelwürmer weit an Größe übertreffen und auffallend große Eikapseln bilden. Es war daher zu hoffen, daß hier die sich bei der Ontogenese abspielenden Vorgänge, zumal mit Rücksicht auf die zytologischen Differenzierungen der mikroskopischen Analyse wesentlich leichter zugänglich sein würden, als bei den soviel kleineren paludikolen Trikladen.

Aus diesen Überlegungen heraus sammelte Herr Prof. Dr. BRESSLAU auf seinen beiden Brasilienreisen 1913/14 und 1929 u. a. eine große Anzahl Eikapseln von *Geoplana notocelis*. Diese Landplanarie ist in den von ihm besuchten Gegenden besonders häufig anzutreffen[1].

An Hand dieses brasilianischen Materials, das ich noch durch Material von der einheimischen, terrikolen Art *Rhynchodemus terrestris* (O. F. MÜLLER) und von mehreren einheimischen Paludikolen ergänzen konnte, habe ich folgende Fragen zu bearbeiten versucht:

1. Wie verläuft bei den Landplanarien die Frühentwicklung bis zur Bildung der Embryonalorgane?
2. Wie ist die Funktion des Embryonalpharynx abzuleiten und zu erklären?
3. Wie verhalten sich die Embryonalorgane zueinander bei den bisher daraufhin untersuchten Trikladenformen?

[1] Für die Anregung und Förderung dieser Arbeit sowie für das mir zur Verfügung gestellte Material gestatte ich mir, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. E. BRESSLAU und Herrn Prof. Dr. E. REISINGER meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Material, Methodik und ökologisch-biologische Angaben.

Die Eikapseln von *Geoplana notocelis*[1] besitzen einen mittleren Durchmesser von 8—9 mm und sind von einer derben Schale umhüllt, die bei der Ablage weißlich ist, sich aber dann rasch über ein rötliches Gelb dunkelbraun verfärbt.

Zur Konservierung verwandte BRESSLAU die Gemische von TELLYESNITZKY und BOUIN. Um ihr rasches Eindringen zu gewährleisten, stach er stets die Eikapseln an einer Stelle an und entfernte dann mit feinen Pinzetten Stücke der Schalenwand, bis eine größere Öffnung vorhanden war. Das Austreten von Eikapselinhalt bei dieser Prozedur konnte dadurch auf ein Mindestmaß herabgesetzt werden, daß die Präparation unter Flüssigkeit, sei es in physiologischer Kochsalzlösung, sei es gleich in dem Fixiergemisch vorgenommen wurde. Die Konservierung erwies sich in beiden Fällen als gleich gut.

Über die systematische Stellung des Untersuchungstieres wird RIESTER in seiner demnächst erscheinenden Bearbeitung der von BRESSLAU gesammelten Landplanarien berichten. Hier sei nur erwähnt, daß es sich bei *Geoplana notocelis* um eine mit *Geoplana rufiventris* FR. MÜLLER nahe verwandte Spezies handelt.

Zeitlich verläuft die Entwicklung von *Geoplana notocelis* so, „daß am dritten bis vierten Tage nach der Eikapselablage der Embryonalpharynx gebildet ist und am sechsten bis siebenten Tage die Umwandlung des kugeligen Embryos in den abgeplatteten Wurm beginnt. Vom neunten bis zehnten Tage an sind in den Eikapseln bereits sechs bis acht kleine Würmer enthalten, die aber frei von Pigment aus der Schale herauspräpariert noch nicht lebensfähig sind. Etwa vom zwanzigsten Tage ab sind dagegen die Würmer bereits pigmentiert und ausschlüpfbereit. Doch verlassen sie normalerweise jetzt die Schale noch nicht, sondern bleiben wohl noch längere Zeit in derselben" (BRESSLAU 1927).

Die zum Vergleich und zur Ergänzung herangezogenen Exemplare der einheimischen Landplanarie *Rhynchodemus terrestris* (O. F. MÜLLER) entstammten vorwiegend dem Garten des Zoologischen Instituts der Universität Köln. Doch sammelte ich auch weitere Exemplare in der Umgebung von Düsseldorf und Lüdenscheid. Am häufigsten fand ich

[1] Über Lebensweise, Fang und systematische Stellung von *Geoplana notocelis* s. E. BRESSLAU (1927).

die Tiere in oder in der Nähe von feuchten Laubansammlungen, die mehrere Jahre ungestört und gegen völliges Austrocknen geschützt lagen. Weil die Tiere eines besonderen Verdunstungsschutzes der Körperoberfläche ermangeln und ihre Fortbewegung von einer dauernden Schleimproduktion abhängig ist, müssen sie fortgesetzt aus ihrer Umgebung Wasser aufnehmen, um leben zu können. Eine wesentliche Bedingung für das Gedeihen von *Rhynchodemus terrestris* ist daher eine gleichmäßig hohe Luftfeuchtigkeit; tropfbar flüssiges Wasser vertragen sie dagegen ebensowenig wie Trockenheit. Mit der Feuchtigkeit der verschiedenen Jahreszeiten schwankend, sogar in Abhängigkeit von dem temporären Wechsel der Luftfeuchtigkeit (Niederschläge) zu den verschiedenen Tagesstunden, fand ich *Rhynchodemus terrestris* auch in den entsprechenden verschiedenen Höhenlagen des Blatthaufens. Zu Zeiten großer Feuchtigkeit, Trockenheit oder bei Kälte ziehen sich die Tiere in die Regenwurmlöcher zurück, die gewöhnlich in großer Zahl von der Basalschicht des Laubhaufens aus in den Boden verlaufen. Hier überstehen sie die Zeit der ungünstigen Lebensbedingungen.

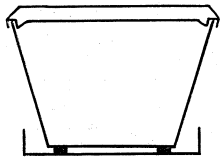


Abb. 1. Schema des Zuchtbehälters 1 : 15.

Bei meiner Materialsuche stellte ich fest, daß *Rhynchodemus terrestris* im hiesigen Bezirk weit verbreitet ist und nur deshalb bei einer Nachsuche in dem geeigneten Milieu nicht besonders auffällt, weil dieses Turbellar individuenarm in seinem Lebensraum ist. Um Kulturen anzulegen, empfiehlt sich daher das Sammeln nach der Fallenmethode, die E. Bresslau in seinem Reisebericht (1927) beschrieben hat. Die Lebensweise ähnelt offenbar derjenigen, die E. Bresslau für die Geoplaniden beobachtete. Während die Tiere tagsüber in den dunkeln Schichten des Laubhaufens zusammengerollt liegen, vagabundieren sie des nachts in einiger Entfernung von der schützenden Laubansammlung umher. Folgt dann beim Morgengrauen der Wechsel von Tag und Nacht schneller als an trüben Tagen, so wird der nächste geeignete Stein oder ein Holzstück aufgesucht, unter dem das Tier Schutz gegen Licht und Verdunstung findet. (Besonders bevorzugt als Unterschlupf waren verwitterte rote Ziegelsteine und morsche Holzstücke.)

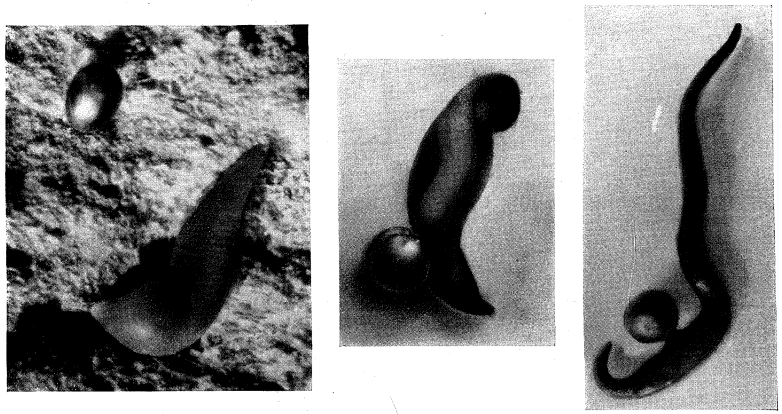
Rhynchodemus terrestris ist schon im Freien kein widerstandsfähiges Tier. Daher gestaltet sich die Zucht in Kulturschalen noch schwieriger. Immerhin gelingt es, die Würmer in Drygalski-Schalen einige Monate auf angefeuchtetem Fließkarton zwischen einigen zerfallenden Blättern zu halten und zur Eikapselablage zu bringen. Schwierig aber ist es, die ausgeschlüpften jungen Tiere groß zu ziehen, weil die zur Ernährung notwendige Mikrofauna in einer verschlossenen Glasschale nur ungünstige Lebensmöglichkeit findet. Ein weiterer Übelstand der Glasschalenzucht liegt darin, daß die eingelegten Blätter zu modern beginnen und die Kultur allmählich verpilzt.

Allen Anforderungen zur Beherbergung einer Stammkultur genügte eine eigens dafür angefertigte Ton-Urne. Nach Schema Abb. 1 ließ ich im Westerwald [1] aus dem dort gewonnenen weißen Ton eine Urne anfertigen und unglasiert brennen. Der Deckel setzte mit einer Nut auf (s. Schema), die im Gebrauch durch Einlegen von Fließkarton den Deckelverschluß vollständig machte. Wurde der Topf nach dem Brennen in einem Tümpel gewässert und anschließend mit zerfallenden Laubblättern gefüllt, so entwickelte sich in wenigen Wochen eine Mikrofauna, so daß

[1] Oberdreis, Kreis Altenkirchen Ww.

nunmehr die Zuchttiere eingesetzt werden konnten. Schließlich stellte ich das Tongefäß in einen Raum von etwa 10° C. Durch die poröse Beschaffenheit des Tones findet an der Oberfläche der Urne eine dauernde Verdunstung und durch Nachsaugen von Wasser aus dem Untersatz ein Feuchtigkeitsersatz im Tontopf statt. Mit dieser Zirkulation ist ein gleichmäßiger Gaswechsel im Gefäß verbunden. Dies ermöglicht wiederum über Jahresfrist konstante Feuchtigkeitsstufen in dem Gefäß zu erhalten und ein Verpilzen der Kultur zu vermeiden.

Die Ablage der Eikapseln erfolgte stets in der Nacht bis zum Morgen. Die Eikapseln werden in einer sehr feuchten Laubregion, meist direkt über dem tropfenfeuchten Gefäßboden abgelegt.



a *b* *c*

Abb. 2*a*—*c*. *Rhynchodemus terrestris* O. F. Müller, Eikapselablage (leicht retuschiertes Photo). *a* trächtiges Tier; die Anschwellung am Körperende läßt die Lage der Eikapsel erkennen. Links oben eine früher abgelegte Eikapsel. 4 : 1. *b* Eikapselablage. Das Tier preßt, auf dem Rücken liegend, die Eikapsel aus dem Atrium. 3 : 1. *c* Eikapselablage. Das Tier streift weiterkriechend die Eikapsel vom Körper ab. 3 : 1.

Auszug aus dem Beobachtungsprotokoll [1]:

Eine Eikapselablage von *Rhynchodemus terrestris* wurde am 24. und 25. 11. 1932 beobachtet. Das die Eikapsel ablegende Tier war seit zwei Monaten in Kultur. An den Tagen vor der Ablage klebte es zusammengerollt in der feuchten und lichtgeschützten Höhlung eines Steines. Die Reaktion auf Licht- und Berührungsreize war gering und die Nahrungsaufnahme ganz eingestellt. Am 24. 11. 19 Uhr hob sich die Eikapsel deutlich im Inneren des Tieres von der Umgebung ab und schimmerte schließlich durch das pigmentierte Körperepithel hindurch (Abb. 2*a*). — Um 2 Uhr des folgenden Tages ist eine Verfärbung eingetreten; die Eikapsel schimmert nicht mehr weißlich, sondern grau, und die Umrisse sind noch deutlicher sichtbar. — Um 6 Uhr ist die Eikapsel hellgelb und in ihrer ganzen Größe wahrnehmbar. Die Ablage steht

[1] Der Vorgang der Eikapselablage wurde unter dem Binokular beobachtet und wesentliche Stadien vergrößert photographiert.

unmittelbar bevor. — Um 7^{10} Uhr verläßt die Eikapsel das Atrium. Nur ein dünnes Häutchen hält sie noch. Ihre Schale zeigt hellbraune Farbe (Abb. 2*b*). — Um 7^{30} Uhr: die noch am Körperschleim des Tieres haftende Eikapsel wird beim Fortkriechen abgestreift (Abb. 2*c*).

Die Frühentwicklung von Geoplana notocelis[1].

Schnitte durch eine Eikapsel, deren Embryoanlagen etwa 40—50 Blastomeren zählen, geben makroskopisch das Bild einer einheitlichen Dottermasse, unterbrochen von unregelmäßig im Raum verteilten Verdichtungen, den Embryoanlagen, von denen etwa 5—8 in einer Kapsel zu finden sind. Mikroskopisch erkennt man die einzelnen Dotterzellen, die für gewöhnlich dicht nebeneinander liegen, gelegentlich aber auch durch kleine Safträume voneinander getrennt sind. Ihr Aussehen ist charakterisiert durch zahlreiche Dottervakuolen, die im Plasma der Zellen liegen (Abb. 3*a*). Der Dotterzellkern ist durch mäßige Größe, einen oder mehrere Nukleoli und stark gefärbte kleine Körnchen gekennzeichnet. Dieser Zustand der Dotterzelle hält nicht lange an. Vielmehr finden sich schon in der gleichen Eikapsel Dotterzellen, die durch Verschmelzen mehrerer Nährstoffvakuolen eine größere Zellblase gebildet haben, so daß der Kern mit einem kleinen Plasmarest an der Peripherie der Zelle liegt (Abb. 3 *b*). Zugleich ist mit dieser Veränderung meist eine Volumenverminderung verbunden. Schließlich entsteht durch Verschmelzung der Zellen miteinander ein Syncytium. Dies vollzieht sich fortlaufend in der Umgebung der jungen Embryoanlage: von außen treten Dotterzellen mit weitgehend verflüssigtem Inhalt an die Embryoanlagen heran und verschmelzen mit ihr durch Aufgabe der Zellbegrenzungen. Es entsteht hierdurch peripher die Zone der „eintretenden Dotterzellen". Auf sie folgt nach innen eine zellstrukturlose Zone, in der die Dotterzellkerne, die bei der Zellinhaltsverflüssigung erhalten bleiben, sich anhäufen, „die Dotterzellkernzone". Im Zentrum der Anlage liegt die „Blastomerenzone" (Abb. 4). Die Embryoanlage setzt sich also aus zwei Komponenten zusammen, den Blastomeren und einem Nährmedium, in dem die Blastomeren nach schnellen „ungeordneten" Teilungsvorgängen (Blastomerenanarchie) den Embryonalpharynx und den provisorischen Darm bilden. Im Laufe der Entwicklung von etwa 50—500 Blastomeren nimmt der Durchmesser der

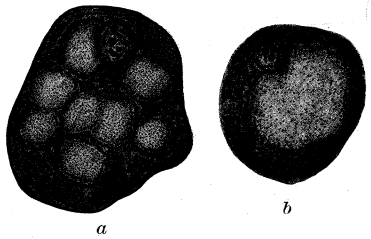


Abb. 3*a*—*b*. *a* Dotterzelle mit zahlreichen Dottervakuolen. 600 : 1. *b* Dotterzelle mit einer durch Verschmelzung entstandenen, großen Dottervakuole. 600 : 1.

[1] Abb. 3—17*b*. *Geoplana notocelis* RIESTER.

kugeligen Embryoanlagen durch dauernde Aufnahme von Dotterzellen an der Peripherie um nahezu das Doppelte zu. Im Zentrum findet in Umgebung der Blastomeren eine dauernde Nahrungsverarbeitung der Dottersubstanz statt.

Schon von den frühesten Stadien ab tritt regelmäßig an einer Seite der Embryoanlage ein ihr peripher dicht anliegender Dotterbezirk auf, dessen Substanz ähnlich wie der Inhalt der Nährvakuolen in den Dotterzellen feinste Gerinnungsstruktur zeigt (vgl. Abb. 3*a*—*b*, 4). Es ist

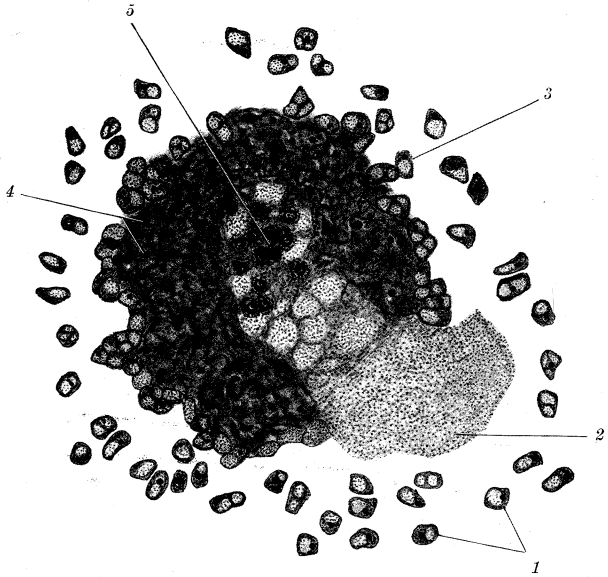


Abb. 4, *1*—*5*. Schnitt durch eine Embryoanlage von etwa 100 Blastomeren. *1* Dotterzellen der Eikapsel, *2* polare Dottermasse, *3* eintretende Dotterzellen, *4* Dotterzellkerne, *5* zentraler Blastomerenbezirk.

anzunehmen, daß es sich hier um einen Bezirk handelt, in dem die Dottermasse vor der Resorption vollständig verflüssigt ist. Dies ist um so wahrscheinlicher, als sich in dieser Zone später der Embryonalpharynx differenziert (s. S. 542). Graphische Rekonstruktionen einer vollständigen Embryoanlage zeigen, wie sich diese Massen gleich einer Kalotte — manchmal aber auch kranzförmig — über ein Drittel der Embryonalkugel stülpen. Alle Schnitte lassen die Kalotte als polare Differenzierung an der Embryonalanlage erkennen. Die Embryoanlagen einer Eikapsel tragen im allgemeinen diese Ansammlungen am gleichen Pol. Meist gesellt sich hierzu innerhalb der Zone der „eintretenden Dotterzellen" eine Substanzansammlung mit bräunlicher Eigenfarbe. Gerinnungsstrukturen sind nicht zu erkennen. Diese homogene Masse wird durch ein oder mehrere fladenförmige Gebilde repräsentiert, die zusammen die Größe von 2—3 Dotterzellen haben. Lage und Aussehen dieser

Substanz erlauben die Deutung, daß es sich hier um einen Rest von Schalendotter handelt, den die Dotterzellen zur Bildung der Eikapselschale in frühester Jugend mit sich führen, und der bei Eintritt von Dotterzellen in das Syncytium ausgeschieden wird. Regelmäßig angeordnet erscheinen die nunmehr zu besprechenden Dotterzerfallsprodukte. Bei der Entstehung des Syncytiums haben wir gesehen, daß die kleinen Dottervakuolen zu einigen größeren Dotterblasen zusammenfließen. Diese sind nach Eintritt der Zelle in das Syncytium noch lange am Rande als helle unfärbbare Vakuolen zu erkennen. Gegenpolar zu dieser Ansammlung heller Dotterbläschen erscheint bei einigen Embryonen verschiedenen Entwicklungsalters (zwischen etwa 60 und 500 Blastomeren) eine periphere Anhäufung dunkler, stark gefärbter Vakuolen. Dabei ist jeweils eine Anzahl Vakuolen derart um einen Dotterzellkern gruppiert, daß der ganze Komplex, Kern und zugehörige Vakuolen, seiner Größe nach einer „jugendlichen" Dotterzelle entspricht. Es bestand die Möglichkeit, daß es sich bei den dunklen Vakuolen um solche Dotterbläschen handelt, die als Fixationsartefakt eine einmalige Bildung darstellen. Dagegen spricht jedoch die Tatsache, daß sie verhältnismäßig häufig und vor allem stets in der gleichen Anordnung zu finden sind. Da sich diese Bildung in der Dotterkernzone befindet, erschien es nicht ausgeschlossen, daß die Schollen durch pyknotischen Zerfall der degenerierenden Dotterzellkerne entstanden sein könnten. Zur Prüfung wurde eine Anzahl Präparate der Thymonuklealreaktion nach Feulgen unterworfen. Dabei zeigte sich, daß Rotfärbung nur bei den Dotterzellkernen selbst eintritt, während die sie umgebenden Vakuolen ungefärbt blieben. Hiermit erledigte sich auch dieser Deutungsversuch.

Nach besonders geeigneten Präparaten ist die Herkunft der dunklen Vakuolen wohl so zu erklären, daß Dotterzellen bei Eintritt in das Syncytium die zwischen den Nährvakuolen verstreut liegenden Plasmareste in Vakuolen sammeln und in gewisser Anzahl um den Zellkern anordnen. Im Syncytium bleiben die Plasmavakuolen solange in der Dotterzellkernzone erhalten, bis sie von der Nährmasse nicht mehr unterscheidbar sind. Eine solche Erklärung ist durch die eintretenden Dotterzellen einiger Embryoanlagen gegeben, die zeigen, wie sich zerfallendes Plasmamaterial an oder um die hellen Dottervakuolen legt.

Das allseitig periphere Auftreten einer Vakuolenart oder das gegenpolare Erscheinen der dunklen und hellen Vakuolen ist so gleichmäßig und geordnet, daß sich der Gedanke aufdrängt, die Anordnung der verflüssigten Nähr- und Plasmasubstanzen könnte ebenso, wie die Lage der feingranulierten Dotterkalotte durch die verschiedene Schwere der Substanzen bedingt sein. Schon Metschnikoff (1883) hat diese dunkel gefärbten Vakuolen am Rande der Embryoanlage in der Entwicklung von *Planaria polychroa* auf Tafel 15, Abb. 11, 12 und 13, gezeichnet, ohne sie indessen im Text zu erwähnen.

In der Dotterzellkernzone sind die in großer Anzahl umherliegenden Dotterzellkerne in Degeneration begriffen. Diese schreitet jedoch so langsam fort, daß wir die Kerne noch in den späteren Stadien der Embryonalentwicklung in der Nährmasse erkennen können. Ihre Chromatinsubstanz ist in unregelmäßigen, mehr oder minder großen Häufchen im Kern angeordnet. Der Nukleolus bleibt noch lange erhalten.

Zentral im Blastomerenbezirk schreitet die extrazelluläre Verarbeitung der Dotternährsubstanz weiter fort. In der Umgebung der Blastomeren erkennt man kleine Vakuolen, deren Gerinnungsstruktur feinkörnig, gleich der der Dotterkalotte ist. Fließen zahlreiche solcher Bläschen zusammen, so ergibt sich ein zentraler Flüssigkeitsbezirk, welcher sich gelegentlich bis zur peripheren Dotterkalotte erstrecken und mit dieser in Beziehung treten kann. Der ganze Embryonalbezirk

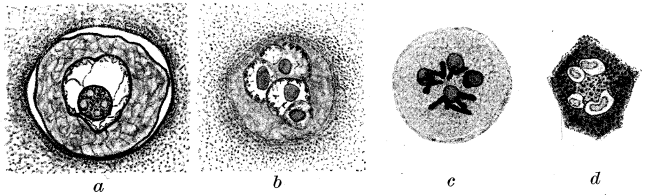


Abb. 5*a*—*d*. *a* Schnittbild einer Blastomere aus einer Embryoanlage von etwa 55 Blastomeren. 900 : 1. *b* Schnittbild einer Blastomere aus einer Embryoanlage von etwa 400 Blastomeren. 900 : 1. *c* Schnittbild einer Blastomere aus einer Embryoanlage von 55 Blastomeren. Äquatorialplatte mit Nukleolen. 900 : 1. *d* Schnittbild einer Blastomere aus einer Embryoanlage von 400 Blastomeren. Karyomeritenbildung. 850 : 1.

ist also ein Nährbezirk, der seine Entstehung dem Zerfall der Dotterelemente verdankt. Durch die Blastomeren werden die Nährelemente in ihrer Umgebung so weitgehend homogenisiert und verflüssigt, daß das Gerinnungsbild nur noch feinkörnige Strukturen zeigt.

Die Blastomeren der Entwicklungsstadien bis etwa 100 Blastomeren sind von einem Hof verdichteten Dottermaterials umgeben (Abb. 5*a*).

An der Peripherie des Zelleibes ist die Dotterzusammendrängung am stärksten. Diese regelmäßige Hofbildung um die Blastomeren hängt offenbar mit der trophischen Tätigkeit dieser Zellen zusammen. Alle Blastomeren einer Embryoanlage von etwa 40 Blastomeren sind nahezu gleich groß. Ihr Durchmesser beträgt etwa 20 μ. Das Plasma der Zellen ist in fixierten Präparaten mehr oder minder fein strukturiert und stark färbbar (Abb. 5*a*). Die Kerne sind manchmal in der Zwei- oder Mehrzahl vorhanden und in jugendlichen Stadien rund. Die Nukleoli zeigen neben Gerinnungsstrukturen ungefärbte Vakuolen in ihrem Inneren.

Die im Entwicklungsalter folgenden Embryoanlagen von etwa 50 bis 60 Blastomeren haben Zellen kleineren Durchmessers (etwa 18 μ). Ihre Kerne — wenn sie sich nicht gerade vor oder nach einer Teilung befinden — zeigen eine für alle späteren Kernschnitte typische Lappung

(Abb. 5*b*). Häufig ist ein solcher Kern mehrzipfig gelappt, wobei jedes Ende einen Nukleolus enthält. Mitosenbilder in diesem Alter lassen auf 8—10 Chromosomen schließen. Bemerkenswerterweise bleiben sowohl in der Metaphase, wie in der Telophase die Nukleolen im zentralen Chromosomenfeld erhalten (Abb. 5*c*).

In den Entwicklungsstadien von etwa 100 und 200 Blastomeren ist am ungefärbten Präparat keine Unterscheidung von Zellplasma und Dotter möglich. Erst nach intensiver Färbung unterscheidet sich die Zelle durch dunklere Tönung ihres Plasmas von der umgebenden Dottermasse. Ihr Durchmesser ist gegenüber dem der vorangehenden Stadien abermals geringer geworden. Auffällig ist die Viellappigkeit der Kerne. In einem besonderen Falle sehen wir eine Blastomere, die in je vier kleinen Bläschen eingeschlossen vier Nukleolen enthält. Diese Bläschen umgeben ein helleres Feld, in dem sich restliches Kernmaterial befindet (Abb. 5*d*, Karyomeritenbildung). Gelegentlich tritt im Nukleolus ein stark lichtbrechender Körper auf.

Bis zum Alter von etwa 500 Blastomeren schreitet die Entwicklung zunächst nach fortgesetzten Zellteilungen zu einer bestimmten Anordnung der Blastomeren im Zentrum der Embryonalkugel — einer *Konstellation der Blastomeren* zueinander — fort.

Durch mehrere Mitosen zerfällt die Eizelle in der viskösen Masse des zentralen Dotterbezirks in zahlreiche Blastomeren, die als Wanderzellen häufig ihren Ort wechseln. So resultiert der Zustand, daß die embryonalen Zellen ohne eine uns verständliche Anordnung in ihrer Nährmasse verstreut liegen (Blastomerenanarchie) (Abb. 6*a*). Gelegentlich findet man Schnitte, in denen durch eine gewisse Geradlinigkeit der Zellanordnung auf Teilungen in einer Ebene hingewiesen wird. Trotzdem gelingt es nicht, irgendeine Gesetzmäßigkeit hierbei zu entdecken.

Bis zum Stadium von etwa 200 Blastomeren besitzen alle Furchungszellen im Inneren der Embryoanlage ungefähr die gleiche Größe von 16 μ Durchmesser. Dieser Durchmesser nimmt in den folgenden Stadien kontinuierlich ab, so daß er in Embryoanlagen mit etwa 400 Blastomeren bei der überwiegenden Mehrzahl derselben nur noch etwa 12 bis 14 μ beträgt. Im Inneren dieser Embryoanlage tritt jetzt aber gleichzeitig mit einer Verdichtung normaler Blastomeren (Abb. 6*b*) eine kleine Gruppe von Furchungszellen auf, die sich durch ihren größeren Durchmesser von etwa 19 μ sehr auffällig von den übrigen Blastomeren auszeichnet (Abb. 6*c*). Wo kommen diese „Großblastomeren" her? Die einfachste Erklärung, daß es sich um Zellen handelt, die aus den Stadien von 50 Blastomeren übrig geblieben sind und sich nicht oder nur wenige Male geteilt haben, trifft nicht zu. Denn dann müßten sie auch in den Stadien zwischen 200 und 400 Blastomeren zu finden sein. Die Großblastomeren sind offenbar dadurch entstanden, daß sie aus Furchungszellen von gleicher Größe wie die anderen durch rasches Wachstum in der zentralen Nährmasse ihre besondere Größe erhalten haben. Sie

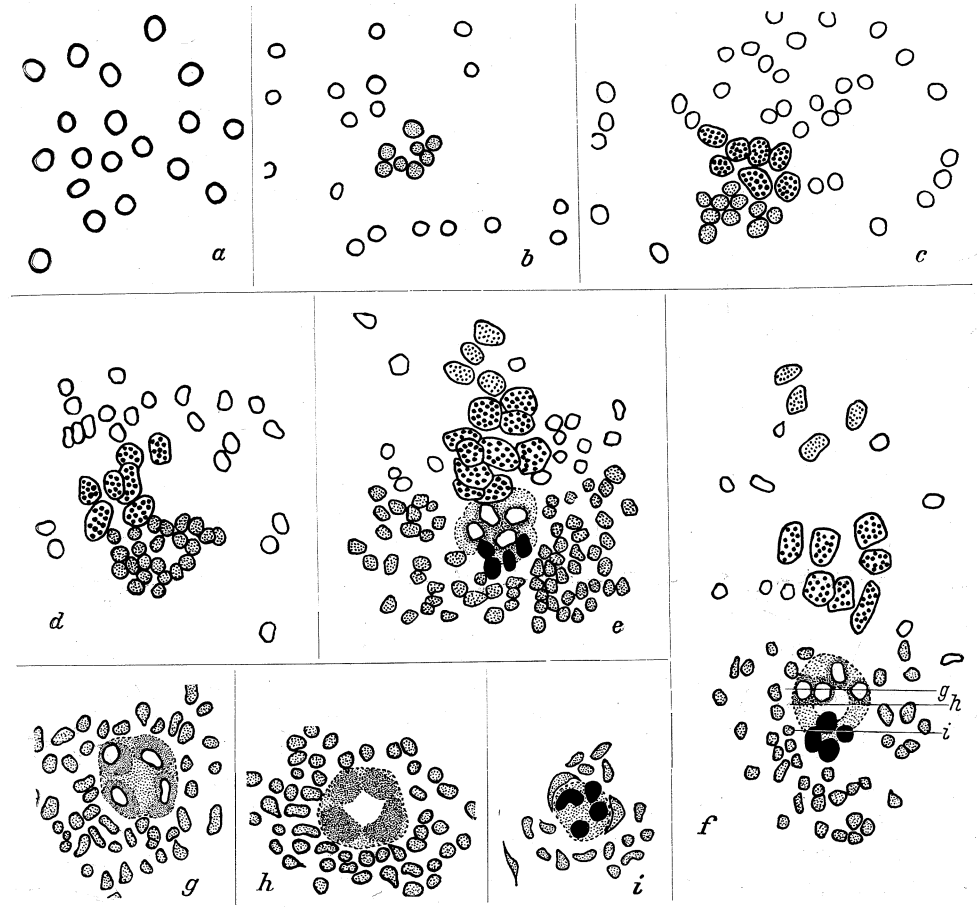


Abb. 6, *a*—*i*. Graphische Rekonstruktion der Lagebeziehungen der einzelnen Blastomerenarten zueinander während der Entstehung des Embryonalpharynx (schematisch). 300 : 1. *a* Unregelmäßige Verteilung der Blastomeren in einer Embryoanlage von etwa 40 Blastomeren. *b* Die erste Blastomerenverdichtung einer Embryoanlage von etwa 400 Blastomeren. (Fein gepunktet: Kleinblastomeren.) *c* Blastomerenverdichtung im zentralen Bezirk einer Embryoanlage von etwa 450 Blastomeren. (Groß gepunktet: Großblastomeren.) *d* Blastomerenverdichtung in einer Embryoanlage von etwa 500 Blastomeren. *e* Anordnung und Differenzierungen in der zentralen Blastomerenzone einer Embryoanlage von etwa 600 Blastomeren. (Mittelgroß gepunktet: die mittelgroßen Blastomeren.) *f* Längsschnitt durch eine Embryonalpharynxanlage im Stadium der Lumenentstehung. *g* Querschnitt durch das proximale Ende einer Embryonalpharynxanlage. (Kernlage der Lumenzellen) im Stadium der Lumenentstehung. *h* Querschnitt durch die Mittelregion der Lumenzellen einer Embryonalpharynxanlage im Stadium der Lumenentstehung. Das Lumen wird von dem Rest der vier Lumenzellen ausgekleidet. *i* Querschnitt durch die Schließzellen einer Embryonalpharynxanlage im Stadium der Lumenentstehung. Zwei von den peripher den Embryonalpharynx umgebenden Kleinblastomeren haben spindelförmige Gestalt angenommen.

sind jederzeit an ihren auffallenden Ausmaßen zu erkennen. Die Gerinnungsstruktur des Zellplasmas ist lockerer als bei den übrigen Blastomeren. Der gelappte Zellkern paßt sich den Größenverhältnissen des Plasmaleibes durch besonderes Wachstum an. Schließlich zerfällt er in mehrere Teile, so daß jede Großblastomere mehrere (meist drei) gelappte Kerne mit zahlreichen Nukleolen besitzt. Diese Eigenart bleibt auch erhalten, wenn sich die Zellen am Aufbau des provisorischen Darmes beteiligen (Abb. 8, 13*a*, 16). In unmittelbarer Nachbarschaft der Großblastomeren sammelt sich gleichzeitig eine Verdichtung kleiner Blastomeren an; beide Zellkomplexe werden rings von den restlichen Blastomeren umgeben. Im Stadium von etwa 500 Blastomeren ist die Ansammlung kleiner Blastomeren zellreicher geworden. Eine auf den später daraus entstehenden Embryonalpharynx hindeutende Lageanordnung der Zellen ist aber zunächst noch nicht zu erkennen (Abb. 6*d*). Die Kleinblastomerenanhäufung besitzt Kugelgestalt, die später auch bei den Großblastomeren auftritt. Stets sind beide Zellansammlungen von einer großen Zahl kleiner Blastomeren umgeben, die in Abständen von ein- bis zwei- bis dreifachem Zelldurchmesser im zentralen Raum der Embryoanlage verteilt liegen.

In den Stadien von etwa 600 Blastomeren tritt zum ersten Male ein weiterer Zelltypus mittelgroßer Blastomeren hinzu, so daß alsdann drei verschiedene Zellsorten vorhanden sind, aus denen sich alle zum Aufbau des Embryonalpharynx und der anderen damit zusammenhängenden Embryonalorgane notwendigen Elemente herleiten lassen (Abb. 6*e*). Die Schnittbilder zeigen von unten nach oben aufeinanderfolgend, in stets gleicher Anordnung, Klein-, Groß- und mittelgroße Blastomeren. Auch die Proportionen der Zellzahl der einzelnen Komplexe zueinander entsprechen sich von jetzt ab trotz Wachstums der Anlage bis zur Ausbildung des funktionsfähigen Embryonalpharynx. Im vorliegenden Entwicklungsalter tritt zum ersten Male eine zytologische Differenzierung in einem der drei Blastomerenkomplexe auf. Vier Zellen des Großblastomerentypus mit auffallend großen Höfen lockerer, faseriger Gerinnungsstruktur liegen, von Kleinblastomeren umgeben, eng an die Großblastomeren angeschlossen. Im Zentrum gehen die Zellhöfe ineinander über. Durch ihre Färbung heben sich die Zellen von der umgebenden Dottermasse ab. Ihrer Herkunft entsprechend zeigen sie im übrigen keine Abweichung von den vorher beschriebenen Großblastomeren. Vier weitere Großzellen sind dieser Differenzierung basal angelagert (Abb. 6*e*). In kleinen Verdichtungen oberhalb der Großblastomeren liegen die mittelgroßen Blastomeren unregelmäßig angeordnet. Sie sind in jeder Embryoanlage mit 600 Blastomeren bis zum Stadium des ausgebildeten Embryonalpharynx zu finden. Ihr Durchmesser beträgt etwa 15 μ. Es handelt sich hier um eine Zellgruppe, die später zusammen mit den Großblastomeren den

„provisorischen Darm" aufbaut. In der weiteren Entwicklung ergänzt sich der Großblastomerenbezirk kontinuierlich aus dieser Zellgruppe. Zwischen beiden Zellsorten besteht nur ein Unterschied im Wachstumsstand.

Die Zelldifferenzierungen der Embryoanlagen von etwa 800 bis 900 Blastomeren sind nur im Zentrum des Kleinblastomerenfeldes weiter fortgeschritten; d. h. in dem vorliegenden Entwicklungsalter wird im wesentlichen die Ausbildung des zukünftigen Embryonalpharynx gefördert.

Auf Querschnitten stellen wir fest, daß sich das stark färbbare Plasma der oben erwähnten gehöften Zellen (Abb. 7) mehr und mehr auflockert; es bekommt fibrilläre Gerinnungsstrukturen und gleicht sich so der umgebenden Hofsubstanz an. Schließlich entstehen daraus vier große Zellen, die „Lumenzellen". Ihnen liegen basal vier Großzellen an, die entsprechend den Verhältnissen in der Entwicklung der Süßwassertrikladen als „Schließzellen" zu bezeichnen sind (Abb. 6*e*).

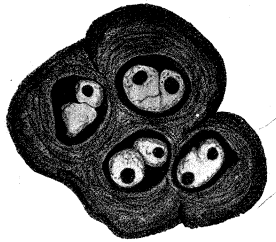


Abb. 7. Querschnitt durch die Lumenzellen einer Embryoanlage von etwa 800 Blastomeren. 600 : 1.

In der Weiterentwicklung nehmen die Zellkörper aller vier Lumenzellen eine länglich-ovale Form an. Sie werden basal von den Schließzellen, am entgegengesetzten Pol von den Großblastomeren begrenzt. Seitlich bildet sich langsam die Umschalung des späteren Embryonalpharynxlumens dadurch heraus, daß sich mehrere (im allgemeinen drei) Reihen von Kleinblastomeren um die Lumenzellen legen. Der nächste Schritt in der Ausdifferenzierung des Embryonalpharynx ist der Durchbruch des zentralen Lumens (Abb. 6*f*). Während bisher die Lumenzellen ohne erkennbare Zellgrenzen ineinander übergingen, beginnen sie nun auseinanderzuweichen. Hiermit setzt zugleich die Rückbildung der Zellkörper und die Resorption ihrer Substanz ein, wobei die Kerne sich nach dem Inneren des Embryos verlagern. Abb. 6*g*, *h*, *i* entstammen einer Querschnittserie annähernd gleichen Entwicklungsalters wie Abb. 6*f* und erläutern den Vorgang der Lumenentstehung.

In dem nun folgenden Entwicklungsschritt setzt die Differenzierung in allen Blastomerenkomplexen ein. Abb. 8 veranschaulicht die Fortschritte der *Embryonalschlundausbildung*. Seit den frühesten Entwicklungsstadien kennen wir die dichte Anhäufung der Kleinblastomeren, die sich auch unter den Lumenzellen deutlich sichtbar erhalten hat. Von diesem Zellkomplex ausgehend, finden wir überall in der Blastomerenregion spindelförmig ausgezogene Zellen, die durch feine Plasmaausläufer mit ihren beiden Spitzen Beziehung zueinander gewinnen. Auf solche Weise entstehen Zellketten und schließlich ein Zellnetz, das zwischen Dotterzellkernzone und zentralem Blastomerenbezirk gelegen

ist. Geht die Mikrotomschnittrichtung tangential durch diese Zone, so entsteht das mikroskopische Bild der Abb. 9a. Die Kleinblastomeren nehmen durch pseudopodiale Ausläufer Beziehung zueinander auf, wobei sich gelegentlich auch einige Zellen zu einem Syncytium vereinigen. Diese Erscheinung ist nicht ganz unvermittelt. Schon auf früheren

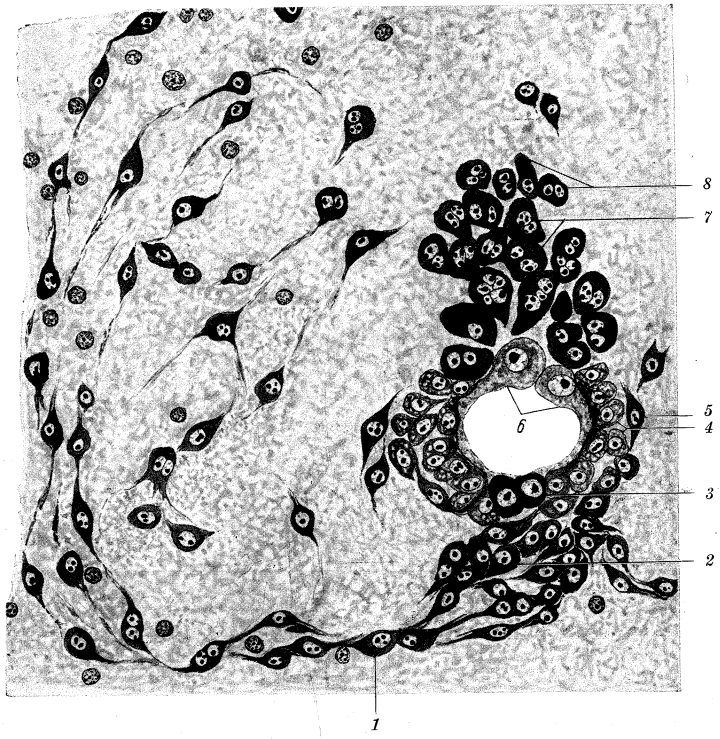


Abb. 8. Embryonalpharynxanlage im Stadium der Entstehung einer epithelialen Abgrenzung des Embryos. 300 : 1. *1* entstehendes Epithel, *2* Kleinblastomerenverdichtung, *3* Mundschließzellen, *4* horizontale Elemente der Embryonalpharynxwand, *5* vertikale Elemente der Embryonalpharynxwand, *6* reduzierte Lumenzellen, *7* Großblastomeren, *8* mittelgroße Blastomeren.

Entwicklungsstufen waren vereinzelt an beliebigen Stellen im Blastomerenbezirk Kleinblastomeren in Spindelform zu sehen. Es sind Vorläufer der jetzigen Netzbildung gewesen. Eine Zellbrücke von Kleinblastomeren schafft die Verbindung vom peripheren Zellnetz zu den Schließzellen (Abb. 8). Hier ist durch weitere Reduktion des Lumenzellen-Plasmakörpers eine wesentliche Vergrößerung des zentralen Hohlraumes erfolgt. Am Lumengrund sehen wir noch das Kernlager der vier Lumenzellenkerne. Von hier aus ziehen als dünne Membranen die Reste der ehemals großen Zellkörper als Lumenauskleidung längs der inneren Embryonalpharynxwand zu den Schließzellen. Die Zellen der Embryonal-

pharynxwandung lassen ihre fortschreitende Differenzierung durch den Erwerb eines spindelförmigen Zellkörpers erkennen (Abb. 9*b*). Erwähnenswert sind noch die seitlich an der Embryonalpharynxwand gelegenen spindelförmigen Zellen, die hier den Abschluß der Umhüllung bilden. Bei der Funktion des Embryonalpharynx kommt ihnen noch eine andere Aufgabe zu (radiäre Faserstränge, s. S. 546). Die Großblastomeren, die sich über den Kernen der Lumenzellen befinden, erlangen birnförmige Gestalt und orientieren sich mit ihrem spitzen Pol zur Embryonalpharynxmitte. Die übrigen groß- und mittelgroßen Blastomeren gliedern sich in ungeordneten Haufen basal an.

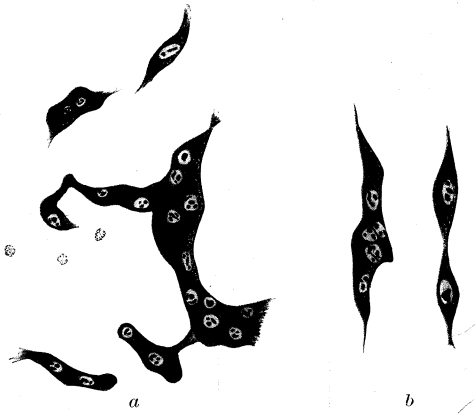


Abb. 9*a*—*b*. *a* Entstehung des den Embryo begrenzenden Epithels aus Kleinblastomeren. *b* spindelförmig ausgezogene Kleinblastomeren der Embryonalpharynxwandung.

Mit der Entstehung einer epithelialen Abgrenzung des Blastomerenbezirkes von dem Eikapseldotter vollzieht sich die Bildung des definitiven Embryos. Bisher lagen 8—14 Embryoanlagen ohne sichtbare Begrenzung in einer Eikapsel. Nunmehr entstehen zellig umhüllte Entwicklungsbezirke, Embryonen. Sie entsprechen in ihrer Ausdehnung nicht immer den Embryoanlagen, sondern sind im allgemeinen kleiner als diese.

Abb. 10. Die epitheliale Abgrenzung des Embryos ist noch lückenhaft. (Unretuschiertes Photo.)

Die provisorischen Organe des Embryos differenzieren sich von jetzt ab in so kurzer Entwicklungsspanne aus, daß zahlreiche Entwicklungsprozesse parallel laufen. In der weiteren Darstellung wird daher die Ausdifferenzierung der einzelnen Organe getrennt bis zur Funktionsfähigkeit beschrieben. Zunächst die *Vervollständigung der epithelialen Abgrenzung* des Embryos. Durch Kleinblastomerenverschmelzung und spindelförmiges Ausziehen einzelner Zellen entstand ein großmaschiges Netz zwischen Dotterzellkernzone und zentralem Blastomerenbezirk (Abb. 8 u. 9*a*). Diese Umhüllung des Embryos vervollständigt sich laufend (Abb. 10). Das Zellplasma wird zu einer dünnen Lamelle ausgezogen,

in der die Lage der Kerne durch eine Anschwellung gekennzeichnet ist. Ringsum ist das ganze Epithel von Feldern aufgelösten Dotters eingeschlossen. Die ehemaligen Kleinblastomeren verflüssigen offenbar auch noch in den ersten Stadien der Epithelbildung den Eikapseldotter. Bei der Dotterauflösung bleiben die zahlreichen Dotterzellkerne der früher in diese Zone eingewanderten Dotterzellen zurück.

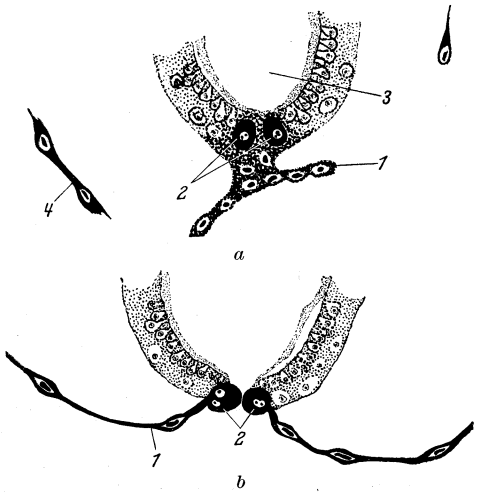


Abb. 11*a*–*b*. *a* Ein Syncytium ehemaliger Kleinblastomeren verbindet die epitheliale Abgrenzung (*1*) mit den Mundschließzellen (*2*) des Embryonalpharynx. *3* Embryonalpharynxlumen, *4* epithelial ausgezogene Zelle; *b* trichterförmige Einsenkung des Embryoepithels (*1*) an den Mundschließzellen (*2*) des Embryonalpharynx. 300 : 1.

Die Begrenzung des Embryonalbezirkes ist in ihrer Lage in keiner Weise festgelegt. Nur an einer Stelle sind die Bildungen stets gleicher Art, dort nämlich, wo später der Mund des Embryonalpharynx zum Eikapseldotter durchbricht. Diese Umgebung des Embryonalpharynxmundes wird zuerst ausdifferenziert. Während sich dann das lückenhafte Epithel am übrigen Embryo schließt, ist es in der Mundregion schon vollständig ausgebildet. Aus Abb. 8 kennen wir die über den Schließzellen gelegene Kleinblastomerenansammlung, von der aus allseitig Zellen zur Epithelbildung auswandern. Der Rest verschmilzt zu einem Syncytium, das die Brücke zwischen Schließzellen und Epithel bildet (Abb. 11*a*). In dem Maße, wie sich die Umhüllung allseitig schließt, wird das Material des Syncytiums aufgebraucht. Bei Schwinden der Brücke senkt sich die epitheliale Abgrenzung zu den tiefer gelegenen Schließzellen ein. Auf Abb. 11*b* sehen wir, wie das Epithel an dieser Stelle eine trichterförmige Einsenkung bildet, an deren Grund der von den Schließzellen flankierte Mund des Embryonalpharynx liegt. Die Anlage des Mundpoles steht in einer bestimmten Orientierung zur Dotterkalotte, und zwar so, daß meist der Embryonalpharynx, niemals aber der provisorische Darm zur polaren Dottersubstanz gerichtet ist (s. S. 533). In der weiteren Ausbildung dehnt sich das Epithel, wobei es deutlich dünner wird, so daß

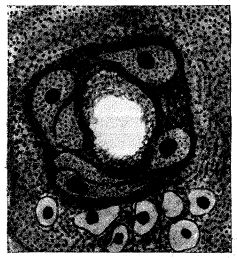


Abb. 12. Querschnitt durch den Mundschließzellenring vor der Funktion. 130 : 1.

die Kerne auf den Schnitten perlschnurartig hervortreten. Allmählich schrumpfen aber die Kerne und degenerieren. Damit geht die epitheliale Bildung in eine Membran über. Mit weiterem Wachstum des Embryos wird die Membran durch dauernd eintretende Zellen ergänzt.

Zu gleicher Zeit hat auch der *Embryonalpharynx* seine endgültige Differenzierung erfahren. Die Schließzellen am Grunde der trichterförmigen Membraneinsenkung formen einen besonders kräftigen Zellring

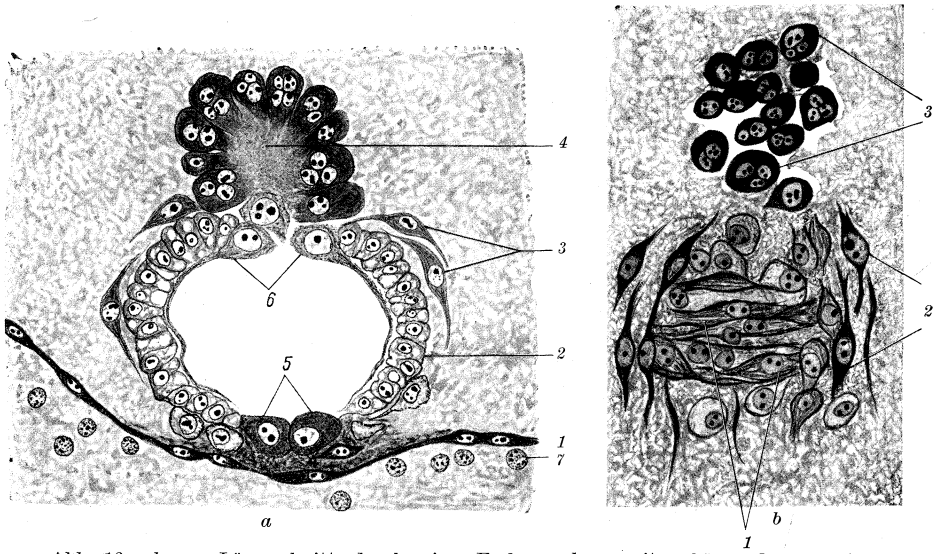


Abb. 13*a*–*b*. *a* Längsschnitt durch eine Embryoanlage mit anhängendem provisorischen Darm im Stadium der Embryoentstehung. 250 : 1. *1* Epithel, *2* Horizontalfasern, *3* Vertikalfasern, *4* provisorischer Darm, *5* Mundschließzellen, *6* Lumenzellreste, *7* Dotterzellkerne. *b* Tangentialschnitt der gleichen Embryoanlage wie *a*. 250 : 1. *1* Horizontalfasern, *2* Vertikalfasern, *3* Großblastomeren.

(Abb. 12), der bei der Funktion des Schluckorgans als Mundsphinkter arbeitet (s. S. 546). Das Lumenzellplasma wurde völlig resorbiert und das Lumen dadurch vergrößert (Abb. 13*a*). Die umhüllenden Kleinblastomeren, die alle spindelförmig gestaltet sind, bilden zwei verschieden gelagerte Gruppen (Abb. 13*b*). Die einen umspannen, mit den spitzen Enden verzahnt, in mehreren Lagen horizontal das Lumen, die anderen umsäumen peripher diesen Mantel in vertikaler Richtung. Der Vorgang der Verzahnung beginnt in der Zellage zunächst dem Lumen. Hierbei vereinigen sich die horizontalen Fasern zu einem kräftigen Ring (Ringfasern), der von den vertikalen Fasern umhüllt wird (Längsfasern) (Abb. 14). Alle wandbildenden Zellen haben nicht nur ihre Gestalt, sondern auch den Kern verändert. Aus dem viellappigen Kern mit zahlreichen Nukleolen wird ein einfacher, runder bis ovaler Körper mit einem Nukleolus. Um den Embryonalpharynx (Abb. 8) entsteht ein

Wabenbau feinverzweigter Fasern. Gleichzeitig erfolgt eine letzte Lumenvergrößerung des Embryonalpharynx um etwa die Hälfte des vorherigen Volumens. Der Schluckapparat erhält nun birnförmige Gestalt, wobei das spitze Ende auf die Öffnung des provisorischen Darmes weist. Der verengte Übergang vom Embryonalpharynx in den provisorischen Darm ist von den Resten der Lumenzellkerne flankiert.

Im funktionsfähigen Zustand trägt der Embryonalpharynx basal ein Sammelorgan, den *provisorischen Darm*, der die geschluckten Dotterzellen bis zur weiteren Verarbeitung durch die Blastomeren beherbergt. Das Organ wird zunächst ausschließlich von Großblastomeren gebildet. Im Verlaufe der Entwicklung schlossen sich alle Großblastomeren zu

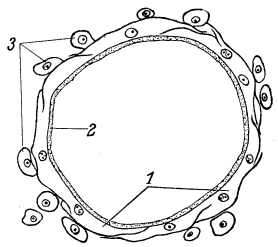


Abb. 14. Querschnitt durch die Embryonalpharynxwand eines Schlundkopfes kurz vor der Funktion. 250 : 1. *1* Ringfasern, *2* die das Embryonalpharynxlumen auskleidenden Plasmareste der Lumenzellen, *3* quer geschnittene Längsfasern.

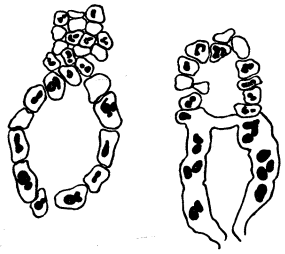


Abb. 15*a*—*b*. *a* Längsschnitt durch den provisorischen Darm mit proximaler Ansammlung mittelgroßer Blastomeren. *b* Längsschnitt durch den provisorischen Darm mit proximaler sackartiger Erweiterung (halb schematisch). 140 : 1.

einer sackförmigen Bildung zusammen, der distal die mittelgroßen Blastomeren anhängen (Abb. 15*a*—*b*). Die für Abb. 8 beschriebene Orientierung einiger Großblastomeren, die mit ihrem spitzen Ende auf die Kerne der Lumenzellen weisen, schreitet proximal weiter fort und erfaßt alle Großblastomeren. Das Resultat dieses Prozesses veranschaulicht das Schnittbild (Abb. 13*a*). Während vorher (Abb. 8) die Anlage massiv war, weichen nunmehr die zentralen Blastomeren auseinander und schieben sich zwischen die peripheren Blastomeren, so daß ein Lumen entsteht. Zwei Bilder aus einer Querschnittserie verdeutlichen den endgültigen Aufbau des provisorischen Darmes vor der Funktion (Abb. 16*a*—*b*). Schließlich vergrößert sich das Lumen des provisorischen Darmes um das Doppelte. Ihm angegliedert findet sich noch der Zellhaufen der mittelgroßen Blastomeren, der endlich eine weitere Vergrößerung der Vorratstasche ermöglicht (Abb. 15*a*—*b*). Die Zellen der provisorischen Darmes verändern ihre frühere Gestalt nicht wesentlich. Nach wie vor enthalten sie zwei bis drei Kerne, von denen jeder einzelne etwa vier bis fünf Nukleoli trägt. Gelegentlich findet eine Verschmelzung von Plasmakörpern statt, so daß ein Syncytium besonders

die Seitenwände der Vorratstasche bildet. Im übrigen ist der Embryo erfüllt von immer weiter zerfallendem Dottermaterial, in dem sich verstreut die restlichen, nicht zum Aufbau des embryonalen Schluckorgans und der provisorischen Darmanlage verbrauchten Blastomeren befinden. Aus ihnen entsteht später das definitive Tier.

Zu erwähnen ist ferner eine geschweifte Substanzansammlung, die außerhalb der Embryomembran um die Mundanlage des Embryonalpharynx gruppiert ist. In Form, Gerinnungsstruktur und Lage zeigt diese Bildung gewisse Ähnlichkeit mit der polaren Dotterkalotte der

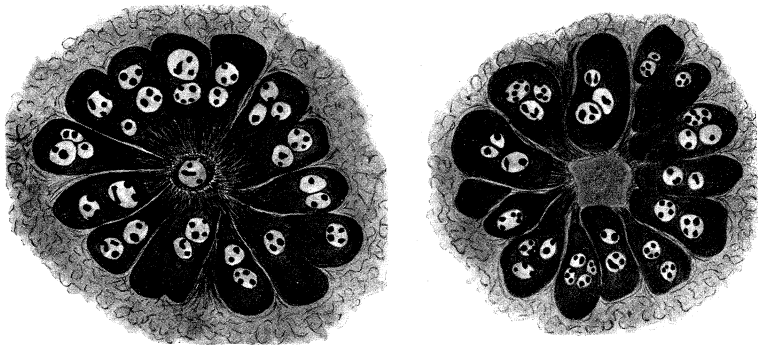


Abb. 16*a*—*b*. *a* Querschnitt durch das proximale Ende eines provisorischen Darmes. 400 : 1. Radiäre Anordnung der Blastomeren um eine Schließzelle. *b* dasselbe wie *a*, 12 μ darunter geschnitten. 400 : 1. Radiäre Anordnung der Blastomeren um das Lumen.

jungen Embryonalanlage einerseits (s. S. 533 u. 542) und dem später bei der Funktion des Embryonalpharynx auftretenden Embryonalwulst andererseits (s. S. 546); nur daß letzterer dem Embryo angehört und unter der Membran liegt.

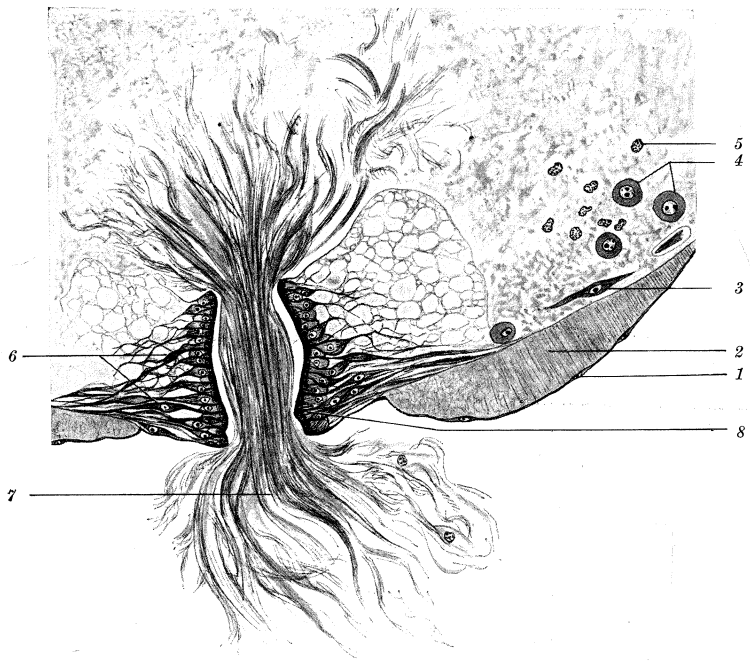
Der Embryonalpharynx und der provisorische Darm sind mit der vorher besprochenen Entwicklungsstufe funktionsfähig. Die Embryonalentwicklung ist damit zu einem gewissen vorläufigen Abschluß gekommen.

Zur Funktion des Embryonalpharynx.

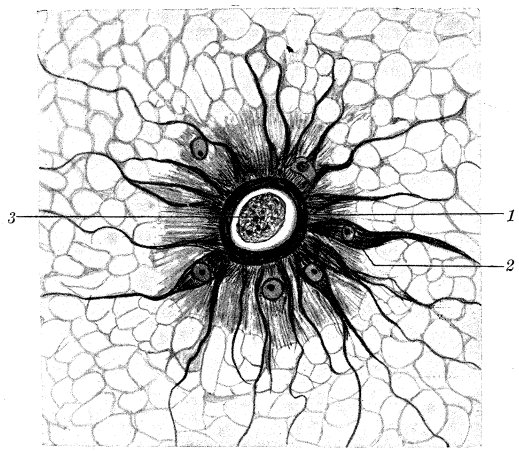
Der embryonale Schluckapparat ist nunmehr funktionsfähig. Die den Embryonalpharynxmund bedeckende Membran zerreißt unter dem Schließzellenring, und die koordiniert, rhythmisch erfolgenden Kontraktionen und Dilatationen pumpen strähnig ausgezogene Dotterzellen in das Speicherorgan. Dabei treten in der Dottermasse während des Durchganges durch den Embryonalpharynx fibrilläre Strukturen auf. E. Bresslau (1928) fand dafür in seiner Arbeit „Zum Problem der Fibrillenbildung" folgende Erklärung: „Unter der mechanisch als Zugspannung zu bewertenden Saugwirkung des Embryonalpharynx nimmt die eingesogene Dottermasse fibrilläre Struktur an. Diese Struktur verschwindet wieder,

sobald die Dottermasse im Inneren der embryonalen Darmhülle angelangt und damit von der auf sie wirkenden Zugspannung entlastet ist.“ Danach kommt dieser Bildung ein rein mechanischer Entstehungsgrund zu.

Vitalbeobachtungen des schluckenden Embryonalpharynx, die von E. Reisinger an Embryonen von *Albiplanaria albissima* Vejd. durchgeführt wurden, ergaben das Bild eines peristaltisch arbeitenden Schlundes, der durch Lumenverengerung und Lumenerweiterung Dottermassen befördert (mündliche Mitteilung). Diese Beobachtung in das Mechanische übertragen bedingt die Notwendigkeit einer Saug-Druckfunktion der Schluckanlage. Am Aufbau eines schluckenden Embryonalpharynx beteiligen sich *zirkuläre* und *radiäre Zellfasern*, die als kontraktile Fibrillen angesprochen werden können. Die zirkulären Fasern bilden einen zylindrischen Mantel um das Embryonalpharynxlumen und entsprechen den „horizontalen“ (Ring-)Fasern (Abb. 17*a*—*b*). Die radiären Fasern setzen einerseits an dem zylindrischen Mantel der zirkulären Elemente, andererseits an dem Embryonalwulst an. Die radiären Zellfasern entsprechen den bisherigen „vertikalen“ (Längs-)Fasern (Abb. 17*a*, *b*). Gegenüber ihrer früheren Lage haben sie eine kleine Drehung vollzogen, wodurch sie mit ihren ausgezogenen Zellspitzen die beiden Anheftungspunkte erreichen. Fixpunkt der Anheftung ist dabei der Embryonalwulst, Erfolgsorgan der mantelförmige Zylinder zirkulärer Fasern. Grundsätzlich geht nun eine Schluckbewegung des Embryonalpharynx derart vor sich, daß bei Kontraktion der zirkulären Fasern das Lumen verengert wird und bei Kontraktion der radiären Fasern die zirkulären Elemente entspannt werden; d. h. daß eine Lumenvergrößerung eintritt. Solche Bewegungen hätten aber an einem an beiden Enden offenen Pharynxschlauche keine dotterbefördernde Wirkung. Deshalb sind an beiden Öffnungen des Embryonalschlundes Verschlußvorrichtungen geschaffen, die sich nach Art eines Sphinkters verschließen und öffnen können. Besonders funktionsfähig scheint nach dem histologischen Bild der Ringverschluß am Embryonalpharynxmund zu sein. Wir entsinnen uns der Umwandlung der vier Schließzellen zu einem kräftigen Zellring (S. 543, Abb. 12). Bei der Funktion übernimmt dieser Ring, verstärkt durch benachbarte kontraktile Fasern, die Aufgabe des Mundsphinkters, der wenige μ über der Mundöffnung gelegen ist. Auf Längsschnittserien durch den funktionierenden Embryonalpharynx bemerken wir stets unmittelbar über der Mundöffnung den Sphinkter als eine taillenförmige Verengerung des Schlundes. Er erscheint wohl infolge der Fixierung auf den Präparaten mehr oder minder zugezogen (Abb. 17*a*). An dieser Stelle sind die radiären Faserelemente besonders zahlreich und kräftig ausgebildet. Hier können wir bis zum einzelnen verfolgen, wo das fein ausgezogene Spitzende der Radiärfasern an den Zelleibern der zirkulären Fibrillen ansetzt und sich das andere Spitzende mit dem Embryonalwulst



a



b

Abb. 17*a*—*b*. *a* Längsschnitt durch den Embryonalpharynx im Stadium der Funktion. 130 : 1. *1* begrenzendes Epithel, *2* Embryonalwulst, *3* Epithelbildung unter dem Embryonalwulst, *4* restliche Blastomeren, *5* Dotterzellkerne, *6* Radiärfasern, *7* Dottersträhnen, *8* Mundsphinkter in partieller Kontraktion. *b* Querschnitt durch den Embryonalpharynx im Stadium der Funktion. 320 : 1. *1* Ring der Zirkulärfasern, *2* Radiärfasern, *3* Dottersträhnen.

vereinigt. In der Mitte der längsgespannten Fasern liegt in einer Auftreibung des Zelleibes der Kern. Weiter nach der Mitte des Embryonalpharynx zu werden die Radiärfasern weniger häufig. Sie finden einen indirekten Fixpunkt an den Strängen des Mundsphinkters und wie alle tiefer gelegenen Radiärelemente im Gerüstwerk, das den Embryonalpharynx seit seiner Ausdifferenzierung umgibt. Ähnlich, aber weit schwächer entwickelt ist der Ringverschluß am Übergang von dem Embryonalpharynx zum provisorischen Darm. Einen besonderen festen Ansatzpunkt haben hier die Radiärstränge nicht; sie verlaufen im Gerüstwerk.

Die Zusammenarbeit der histologischen Elemente am Embryonalpharynx beim Aufschlucken des Dotters erfolgt peristaltisch. Wir sehen daher auf verschiedenen Schnittbildern durch Stadien des schluckenden Embryonalpharynx, wie die Kontraktionswellen zwischen den Sphinkteren verlaufen.

Ist nun das Lumen des Embryonalpharynx von Dotterzellen erfüllt, schließt sich der Mundsphinkter, und eine Kontraktionswelle durchläuft den Schlauch zirkulärer Fasern bis zum Endsphinkter und befördert die Nährmasse in den provisorischen Darm, worauf sich der Endpshinkter schließt. Erschlaffung der zirkulären Elemente und Kontraktion der radiären Fasern weiten das Lumen. Es entsteht im Embryonalpharynx zwischen Mundsphinkter und Endsphinkter ein gegen die Umgebung verringerter Druck (Unterdruck). Öffnet sich darauf der Mundsphinkter infolge der Tätigkeit der besonders kräftigen radiären Zellstränge, so strömt Dottermaterial in das Embryonalpharynxlumen ein. Der Mundsphinkter schließt sich, und der Vorgang beginnt von neuem. Diese Saugdrucktätigkeit erfolgt sehr energisch. Trifft es sich, daß mehrere Embryonalschlünde am gleichen Dotterstrang saugen, wie es E. Bresslau (1928) in seiner Fibrillenarbeit beschrieben hat, so schluckt der kräftigere Embryo den schwächeren mit der Nährmasse auf.

Der peripher gelegene Embryonalschlund nimmt nur einen geringen Teil der Embryokugel ein, während das übrige Volumen vom Nährmaterial und den restlichen Blastomeren erfüllt ist. Bei der Dotteraufnahme und der damit verbundenen Weitung des Speicherorgans werden die Blastomeren verlagert. Der „alte Dotter" mit den Blastomeren wird — wie es nach den Bildern rein mechanisch räumlich zu erklären ist — zu einem peripheren Streifen längs der Embryomembran gepreßt, wobei der Embryonalpharynx von einem besonders breiten Kranz jenes Materials umlagert ist. Dadurch, daß der alte Dotter stark verflüssigt ist und die neue, soeben eingeschluckte Nährmasse im wesentlichen zellige Struktur hat, entsteht zwischen beiden Nährmassen eine Abgrenzung. Begrenzende Zellen, die dem provisorischen Darm entstammen, sind nur selten zu finden. Am Embryonalpharynxmund ist unter dem Embryonalwulst ein Epithel aus Kleinblastomeren entstanden,

wodurch der Embryo in der Mundzone unter Ausschluß des Wulstes begrenzt wird (s. S. 545).

Ist nach mehrstündiger Saugtätigkeit genügend Eikapseldotter von dem Embryo aufgenommen, so degeneriert der Embryonalpharynx völlig. Der kugelige Embryo plattet sich bilateral ab, und es entsteht mit Ausbildung des definitiven Pharynx und der übrigen Organe der junge Wurm.

Vergleich der Embryonalorgane bei verschiedenen Trikladenformen.

Die Untersuchung der frühembryonalen Entwicklung der Trikladen wurde bisher bei den paludikolen Formen an *Planaria torva* M. Schultze, *Planaria polychroa* O. Schmidt, *Polycelis* sp., *Dendrocoelum lacteum* Oerstd., *Bdellocephala punctata* de Man durchgeführt. Im voranstehenden Kapitel ist diese Entwicklungsperiode bei den terrikolen Formen für *Geoplana notocelis* beschrieben worden und soll hier noch durch Befunde an *Rhynchodemus terrestris* O. F. Müller erweitert werden (Abb. 18*a*—*e*).

Es ist das Verdienst Fulinskis (1914/16), die zahlreichen, zum Teil sich widersprechenden Befunde und Ansichten über die Trikladenentwicklung geordnet und kritisch geprüft zu haben. Damit erfuhren die vielseitigen Darstellungen eine Zusammenfassung und Vereinheitlichung, so daß wir heute die allgemeinen Ausführungen und Nomenklatur Fulinskis dem Vergleich der Entwicklung der paludikolen und terrikolen Trikladen zugrunde legen können.

Die junge Embryoanlage der *paludikolen* und *terrikolen* Trikladen (Abb. 18*a*) läßt eine zonale Aufteilung in ein Blastomerenfeld feingranulierten Dotters mit Blastomeren und eine periphere Dotterzellkernzone, bestehend aus verschmolzenen Dotterzellen und zahlreich verstreut liegenden Dotterzellkernen, erkennen. Nach den Abbildungen von Mattiesen und Fulinski scheint die bei den Landplanarien ausgeprägte Zone der „eintretenden Dotterzellen" für die *Süßwasserformen* zu fehlen, oder es tritt sogar wie bei *Planaria torva* (Mattiesen 1904) in einem Entwicklungsalter von 20—40 Blastomeren eine breite, membranige Bildung an ihre Stelle. Es ist wenig wahrscheinlich, daß eine solche Abgrenzung der Embryoanlage auch im Leben vorhanden ist, weil die Anlage in diesem Entwicklungsalter dauernd durch eine ununterbrochene Aufnahme neuer Dotterzellen an der Peripherie wächst.

Die Dotterzellkerne in der „Dotterkernzone" stimmen bei den Süßwasser- und Landformen in ihrem Aussehen überein. Sie sind von rundlicher Gestalt, übertreffen die Größe eines Blastomerenkernes um etwa die Hälfte, haben scharfe Umrisse und tragen zahlreiche, peripher dicht angeordnete Körnchen im Inneren.

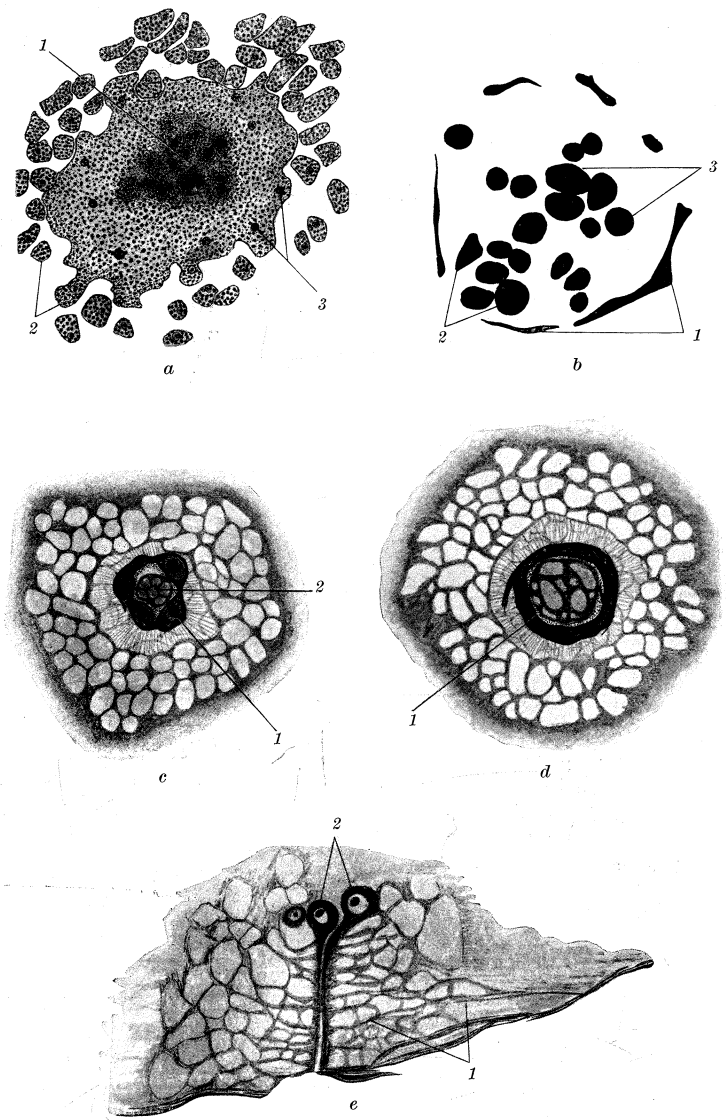


Abb. 18*a*—*e*. *Rhynchodemus terrestris* O. F. Müller. *a* Embryoanlage. 90 : 1. *1* Zentraler Blastomerenbezirk, *2* eintretende Dotterzellen, *3* Dotterzellkerne. *b* Anordnung der Groß- und Kleinblastomeren in einer Embryoanlage zur Bildung des Embryonalpharynx. 350 : 1. *1* Teile des den Embryo begrenzenden Epithels, *2* Embryonalpharynxanlage, *3* provisorische Darmanlage. *c* Querschnitt durch den Mundschließzellenring des funktionierenden Embryonalpharynx. 350 : 1. *1* Zellring des Mundsphinkters, *2* Eingeschluckte Dotterzellen im Embryonalpharynxlumen. *d* Querschnitt durch den funktionierenden Embryonalpharynx; 20 μ tiefer als in *c*. *1* Ring der Zirkulärfasern. *e* Längsschnitt durch den Embryonalpharynx nach der Funktion. 350 : 1. *1* Radiärfasern, *2* Kernlager mit den Plasmaresten der Lumenzellen.

Dagegen besteht weder eine Einheitlichkeit der Blastomerenkerngestalt unter den Vergleichsformen noch innerhalb der Entwicklung einer Trikladenform. Zwischen den beiden Extremen: rundlicher Kern mit einem Nukleolus bzw. mehrere gelappte Kerne mit mehreren Nukleolen, gibt es zahlreiche Übergänge. Am häufigsten ist ein gelappter Kern zu finden, der in jeder Ausstülpung einen Nukleolus aufweist. Diesen beschreibt Fulinski für die Eizelle und die Furchungszellen von *Dendrocoelum lacteum* — in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Mattiesen an *Planaria torva* — folgendermaßen: „Der Kern ist von amöboidaler Gestalt, die aber eine außerordentliche Mannigfaltigkeit zeigt, woraus zu vermuten ist, daß der Eikern eine bedeutende amöboide Bewegungsfähigkeit besitzt. Diese Bewegungen verursachen die Zerspaltung des Kernes in eine ziemlich große Zahl von Karyomeriten.“ Ob tatsächlich aus der amöboiden Gestalt des Kernes eine derartige Bewegungsleistung abzuleiten ist, kann füglich bezweifelt werden. Welche Bedeutung soll diese Beweglichkeit des Kernes für seine Zelle haben; welcher Sinn käme den zahlreichen Nukleolen in den Kernzipfeln im Zusammenhang mit einer Bewegung zu? Die Form des Kernes und das Auftreten der Nukleolen scheint m. E. vielmehr für vergrößerte Oberflächen und damit verbundene erhöhte physiologische Aktivität des Kernes zu sprechen. Hiermit stehen auch offenbar die bei *Geoplana notocelis* in Umgebung der Blastomeren beobachteten direkten stofflichen Veränderungen des Dotterzellmaterials in Zusammenhang (Abb. 5*a*).

Bei Terrikolen wie Paludikolen wechselt die Kernform im Verlauf der Entwicklung mehrfach vom viellappigen Kern mit zwei, drei und mehr Nukleolen bis zum Auftreten von zwei bis drei runden Kerngebilden mit je einem Nukleolus und wieder zurück zum viellappigen Kern.

Nach Schnitten von Süßwasser- und Landtrikladen herrscht der polymorphe Kern so lange vor, als die Zellen Dotter verarbeiten.

Beteiligt sich aber die Blastomere am Aufbau eines der vorembryonalen Organe (Embryonalpharynx, provisorischer Darm, begrenzendes Epithel), so verliert sie ihre Selbständigkeit und übernimmt andere Funktionen. Der Kern gibt mit Änderung der Zellform seine viellappige Gestalt auf und wird rund bis oval. Die zahlreichen im Inneren auftretenden Nukleoli verschwinden allmählich bis auf einen.

Diejenigen Blastomeren, aus denen der provisorische Darm hervorgeht, verhalten sich bei Paludikolen und *Rhynchodemus terrestris* anders als bei *Geoplana notocelis*. Am ausgebildeten provisorischen Darm von *Planaria torva*, *Dendrocoelum lacteum* und *Rhynchodemus terrestris* sind die ehemaligen Großblastomeren oberhalb der Endschließzellen epithelial entwickelt und umspannen das Darmlumen. Bei *Geoplana notocelis* sahen wir, daß das Lumen des provisorischen Darmes von besonders großen, mit mehreren gelappten Zellkernen ausgestatteten Zellen begrenzt wird, also solchen, die zunächst ihre typische Blastomerengestalt behalten.

Obgleich es sich hier um ein Organ im ausgebildeten Zustand handelt, haben die Elemente desselben ihren Blastomerenbau in bezug auf Zellform und Kerngestalt noch nicht aufgegeben. Erst bei Beginn der Funktion des Embryonalpharynx sehen wir die eingeschluckte Dottermasse von wenigen spindelförmigen Zellen umgeben. Es wäre daher denkbar, daß die übrigen provisorischen Darmzellen noch weiterhin Dotter verflüssigen.

Ein Vergleich der zeitlichen Ausdifferenzierung und des Verlaufs der Embryobegrenzung liefert bei Süßwasser- und Landformen interessante Aufschlüsse. Das anfangs lückenhafte Epithel, das die Blastomeren des zentralen Bezirkes der Embryonalanlage umgibt, wird bei den Paludikolen ganz allgemein eng um die Blastomerenansammlung angelegt. Bei *Planaria torva* geht die Bildung des „ersten Ektoderms", wie es Mattiesen nennt, folgendermaßen vor sich:

„Einige wenige Blastomeren trennen sich von dem zentralen Haufen und zerstreuen sich in dem Syncytium. Die übrigen rücken in einem dichten, länglichen Haufen an eine zuvor durch nichts kenntliche Stelle der Peripherie der Syncytiumkugel. . . . Während der Blastomerenhaufen an der Peripherie anlangt, beginnt an mehreren Stellen der Oberfläche gleichzeitig, zunächst aber auch in Umgebung der Pharyngealanlage, die Bildung des Ektoderms aus einigen der zerstreut umherirrenden Blastomeren."

Es differenzieren sich hier also „erstes Ektoderm" und Embryonalpharynx gleichzeitig.

Für *Dendrocoelum lacteum* beschreibt Fulinski die Bildung des ‚provisorischen" Ektoderms wie folgt:

„Während der weiteren Entwicklung werden manche von den Blastomeren etwas kleiner und gelangen an die Oberfläche des Innenbezirkes, wobei ihre Struktur gänzlich verändert wird. Ihr Plasma tritt in Form von feinen Fäden auf, die strahlenförmig angeordnet, die Oberfläche des inneren Bezirkes wie mit einem stellenweise zerrissenen Netz bedecken. . . . Die äußeren Hüllmembranzellen, die in den frühesten Stadien ihrer Differenzierung an der Oberfläche des inneren Bezirkes hervortreten, werden im Laufe der Entwicklung gegen die Oberfläche der Außenschicht verschoben und kommen endlich an die Oberfläche der letzteren zu liegen. Zu derselben Zeit kommt es zu einer raschen Vermehrung der Blastomeren, die sich in ziemlich großer Zahl an einem Pole der Embryonalanlage ansammeln und sich durch die Größe ihrer Plasmahöfe und ihrer Kerne auszeichnen. Dieses Zellhäufchen stellt uns die erste Anlage des Embryonalpharynx dar."

Bei *Dendrocoelum lacteum* ist das „provisorische Ektoderm" bereits epithelial entwickelt, wenn der Embryonalpharynx erst als Blastomerenansammlung auftritt. Bei *Bdellocephala punctata* ergab sich, daß die Anlage des Embryonalpharynx bereits bis zum Auftreten der Lumenzellen fortgeschritten ist, wenn die Bildung eines provisorischen Ektoderms beginnt. *Bdellocephala punctata* zeigt damit ähnliche Verhältnisse, wie sie bei *Geoplana notocelis* beobachtet wurden. Auch bei *Rhynchodemus terrestris* vervollständigt sich die Hüllmembran, während der Embryonalpharynx erst in der Anlage als Zellhaufen polar angeordnet zu erkennen ist (Abb. 18*b*). Es läßt sich also *Rhynchodemus terrestris* in diesem Stadium durchaus mit *Dendrocoelum lacteum* vergleichen. Abweichend hiervon

gestaltet sich dieser Prozeß bei *Geoplana notocelis*. Wir haben oben gesehen, daß schon früh in der Entwicklung ein Zellhaufen kleiner Blastomeren auftritt, der bei der festgelegten Orientierung der Embryoanlage stets unten, d. h. unter dem späteren Embryonalpharynxmund zu finden war. Von dieser Stelle ausgehend, bilden die Zellen durch Verschmelzen allseitig eine Membran. Erst nach Anlage und Differenzierung des Embryonalpharynx und in Abhängigkeit von diesem entsteht die Embryonalumhüllung. Abgesehen davon, daß, wie bei *Planaria torva* angedeutet, hier die Gegend des Embryonalpharynxmundes für die Hüllmembranbildung bevorzugt ist, finden wir bei *Geoplana notocelis* das Zellmaterial des abgrenzenden Epithels bereits in den frühesten Entwicklungsstadien als einen Teil des Kleinblastomerenhaufens vor.

Zeitpunkt und Art der Entstehung der epithelialen Abgrenzung des Vorembryos sind bei den besprochenen Vergleichsformen graduell verschieden.

Ähnlich gestuft erscheint die wechselnde Größe des Embryos im Vergleich zur Embryoanlage. Mit Ausdifferenzierung der Embryobegrenzung wandern die spindelförmigen Zellen, die anfangs ein unterbrochenes Netz um den Embryo bilden, zentrifugal in die Dotterkernzone hinein. Hier bildet sich endlich eine völlige Umhüllung des Embryos aus. Für *Planaria polychroa* geht aus einem Schnittbild durch den gesamten Kapselinhalt (Metschnikoff 1884, Tafel XVI, Abb. 16, 18) klar hervor, daß das vollständig ausgebildete, den Embryo begrenzende Epithel peripher einen Rest der Dotterkernzone außerhalb der Begrenzung liegen läßt. Es umfaßt also der entstandene Embryo nicht die ganze Embryoanlage. Für *Dendrocoelum lacteum* gibt Fulinski an, daß die äußeren Hüllmembranzellen bei Vervollständigung des provisorischen Ektoderms schließlich bis zur Oberfläche der Embryoanlage wandern. Embryoanlage und Embryo sind hier identisch.

Unter den *Terrikolen* erfolgt bei *Rhynchodemus terrestris* die Anlage der Epithelzellen sehr eng um die Blastomeren — wie bei den *Paludikolen*. Die epithelialen Elemente schließen sich schon zur Hülle zusammen, kurz bevor sie die Peripherie der Embryoanlage erreicht haben. Also schließt der Embryo den peripheren Teil der Embryoanlage aus. Bei *Geoplana notocelis* wächst während der Ausbildung der Abgrenzung der Embryodurchmesser nur ein wenig, so daß wir außerhalb der Umhüllung den größten Teil der Dotterkernzone erkennen. In diesem Falle ist der Größenunterschied von Embryo und Embryoanlage am ausgeprägtesten.

In allen untersuchten Fällen wurden zum Aufbau des Embryonalpharynx verschieden große Zellen (Klein-, Mittel- und Großblastomerenhaufen bei *Geoplana notocelis*) verwandt und in gleicher Weise differenziert. Verschieden ist jedoch die Zahl der Zellen, aus welchen sich der provisorische Darm entwickelt. Bei *Planaria torva* gibt Mattiesen

vier Zellen an, für *Dendrocoelum lacteum* sind es acht, und bei *Rhynchodemus terrestris* wird die Zahl acht jedenfalls nicht unterschritten; bei *Geoplana* ist der provisorische Darm aus einer großen Zahl von Blastomeren (zwischen 30 und 50) gebildet, die zudem noch durch mittelgroße Blastomeren ergänzt werden können (Abb. 15*a*—*b*).

Der Vergleich der Funktion des Embryonalpharynx bei Paludikolen und *Rhynchodemus terrestris* mit der von *Geoplana notocelis* zeigt eine Weiterdifferenzierung im Sinne erhöhter Leistungsfähigkeit bei an sich gleichem Ausgangsmaterial.

Da für den Schluckvorgang der Bau des Embryonalpharynx in seinen Einzelheiten von maßgebender Bedeutung ist, möchte ich trotz der ausführlichen Beschreibung Fulinskis die einzelnen Elemente des funktionsfähigen *Paludikolen*embryonalpharynx noch einmal herausstellen. Dies erscheint mir um so wichtiger, als Mattiesen und Fulinski einige zum Verständnis der Funktion notwendige Elemente unerwähnt lassen.

Bei Betrachtung des *Paludikolen*embryonalpharynx erkennen wir ein zentrales Lumen, das von einer mehrschichtigen Wandung begrenzt wird. An beiden Enden dieses Schlundes befinden sich verschließende Zellen, und zwar an der Ausmündung zum Eikapseldotter die Mundschließzellen, an dem verengten Übergang zum provisorischen Darm die Endschließzellen. Die Embryonalpharynxwandung ist aus vier Schichten zusammengesetzt: die platten Schläuche der Lumenzellen begrenzen das Schlundlumen. Um das von ihnen gebildete Rohr legt sich ein feiner zylindrischer Mantel aus spindelförmigen Zellen zirkulärer Zellfasern. Sie sind zwar in Abb. 63*b* der Tafel XII von Mattiesen gezeichnet, aber m. E. unzutreffend als „äußere und innere" Zellen gedeutet worden. Fulinski bildet keinen mittleren Querschnitt des Embryonalpharynx ab und erwähnt auch im Text die Zirkulärfasern nicht. Auf den entsprechenden Schnittserien dieses Entwicklungsstandes von *Polycelis* sp., *Bdellocephala punctata* und *Rhynchodemus terrestris* (Abb. 18*c*—*d*) sind diese Fasern deutlich zu erkennen. An diesem Zylinder zirkulärer Elemente setzen mit feinen Endigungen radiäre Zellfasern an, die auf Längs- und Querschnitten schon von Metschnikoff als solche erkannt und beschrieben worden und bei Mattiesen und Fulinski auch abgebildet sind. Die Radiärfasern enden mit einer Verdickung an den großen, spindelförmigen äußeren Begrenzungszellen der Embryonalpharynxwandung. Diese Zellen verlieren vor ihrer Tätigkeit die Spindelform und sind am funktionierenden Schlundkopf nur noch als intensiv gefärbte Streifen gegen den angrenzenden Dotter zu erkennen. Mattiesen und Fulinski zeichnen diese Bildung stets, ohne sie aber im Sinne der Funktion zu interpretieren. Auch die vorliegenden Präparate von *Polycelis* sp., *Bdellocephala punctata* veranschaulichen diese Ausbildung eindeutig. Bei *Rhynchodemus terrestris* beteiligen sich die äußeren Begrenzungszellen der Embryonalpharynxwandung an der Bildung der Wabenstrukturen, die den Embryonalpharynx umgeben. Abgesehen von den tatsächlichen Befunden ist das Vorhandensein von zirkulären und daran ansetzenden radiären Fasern, ebenso wie die feste Ansatzleiste, die äußeren Begrenzungszellen der Embryonalpharynxwand, eine physikalische Notwendigkeit zum Verständnis der peristaltischen Funktion, die durch Vitalbeobachtungen schon seit Metschnikoff (1883) sichergestellt ist.

Mattiesen wie Fulinski beschreiben die „großwabigen Strukturen" der Embryonalpharynxwand als „retikuläres Gewebe", messen diesem wohl keine funktionelle Bedeutung bei. Sie erklären vielmehr die Schluckbewegung durch wechselnde Kontraktion der Mundschließzellen und der äußeren Begrenzungszellen der Embryonalpharynxwand. Nach Fulinski soll die so gedachte Funktion durch eine gewisse kontraktile Fähigkeit der Fasern in der Mittelschicht des Embryonalpharynx unterstützt werden.

Es ist schwer denkbar, wie mit den oben beschriebenen Bauteilen eine erfolgreiche rhythmische Peristaltik zustande kommen und eine mechanische Erklärung finden kann. Auch die Tätigkeit des Embryonalschlundes bei den paludikolen Formen mit einem zylindrischen Mantel zirkulärer Zellfasern und daran ansetzenden radiären Fasern, die wiederum ihren Fixpunkt an den äußeren Begrenzungszellen der Embryonalpharynxwand finden, ist im Sinne der Funktion des Geoplaniden-Embryonalpharynx (s. S. 546) zu erklären.

Der Deutungsversuch Ijimas, der den netzbildenden Fasern der mittleren Region des Pharynxrohres muskulöse Natur zuschreibt und sie für die Schluckbewegung des Schlundkopfes verantwortlich macht, ist durchaus berechtigt gewesen. Auf eine nähere Analyse der Funktion geht Ijima allerdings nicht ein.

Der ausgebildete Embryonalpharynx von *Geoplana notocelis* zeigt, verglichen mit dem der Paludikolen und von *Rhynchodemus terrestris*, zwei Vervollständigungen: Als Funktionsänderung sehen wir die bisherigen äußeren Begrenzungszellen durch Lageveränderung zu besonders kräftigen radiären Strängen umgewandelt. Als Neuerwerbung tritt der Embryonalwulst, eine wulstförmige Umwallung des Embryonalpharynxmundes, auf (s. S. 546, Abb. 17a). Er wird zum Fixpunkt der radiären Fasern.

Gleichzeitig verstärkt sich der Schließzellenmechanismus am Embryonalpharynxschlauch. Nicht mehr einzelne, spindelförmige Zellen schließen durch Kontraktion das Embryonalpharynxlumen ab, sondern zahlreiche Zellstränge übernehmen diese Aufgabe und funktionieren ähnlich wie ein Sphinkter. Der Mundsphinkter wird wesentlich stärker ausgebildet als der Endsphinkter.

Diese Weiterdifferenzierungen stellen keine direkte Höherentwicklung für das definitive Tier dar, sondern sind Ausbildungen, die vorübergehend die Funktionstüchtigkeit des Embryonalpharynx erhöhen. Eine

äußerlich sichtbare Auswirkung der größeren Saugkraft des Geoplanidenembryonalpharynx gegenüber dem Paludikolenembryonalpharynx erblicke ich darin, daß bei den Paludikolen die Dotterzellen bei Passieren des Schlundes gar nicht oder nur ein wenig ihre Gestalt verändern, während die Dottermassen in der Geoplanideneikapsel in weitem Umkreis um den schluckenden Pharynx mit der Richtung auf den Embryonalpharynxmund zu gebündelt sind und fibrillär umgewandelt werden (Abb. 17*a*).

Wie ein Vergleich des Dottervolumens in den Eikapseln paludikoler oder terrikoler Trikladen lehrt, hat der Embryonalpharynx von *Geoplana notocelis* gegenüber den der Paludikolen und dem von *Rhynchodemus terrestris* absolut und relativ mehr Dottermaterial in seiner Funktionszeit zu verschlucken. Dieser Notwendigkeit dient bei *Geoplana notocelis* die Vergrößerungsvorrichtung des provisorischen Darmes, die proximale Ansammlung mittelgroßer Blastomeren (s. S. 544 und 553, Abb. 15*a*—*b*).

Dieser Vergleich der Frühentwicklung bei verschiedenen Trikladen zeigt in mancherlei Beziehung parallel verlaufende Höherdifferenzierungen der dotterschluckenden und -verarbeitenden Organe bei Paludikolen und Terrikolen. Von *Planaria polychroa* und *torva* geht die funktionelle Weiterdifferenzierung über *Dendrocoelum lacteum* zu *Bdellocephala punctata*. Eine ähnliche Reihe scheint für die Terrikolen bei *Rhynchodemus terrestris* zu beginnen, das, wie wir sahen, teils primitiveren Paludikolen, in anderen Entwicklungseigenarten *Dendrocoelum lacteum* nahe steht. Bei *Geoplana notocelis* erreicht diese eigenartige Differenzierungsprozeß offenbar einen Höhepunkt.

Der Entwicklungsvergleich paludikoler und terrikoler Trikladen darf als eine Bestätigung der von Meixner morphologisch und ökologisch begründeten Auffassung analoger phylogenetischer Reihen innerhalb der Süßwasser- und Landtrikladen betrachtet werden.

Zusammenfassung.

Vorliegende Arbeit behandelt die bisher nicht untersuchte Frühentwicklung bei den Landplanarien *Geoplana notocelis* Riester und *Rhynchodemus terrestris* O. F. Müller und vergleicht sie mit den entsprechenden Verhältnissen bei den paludikolen Trikladen.

1. Während der ersten, scheinbar „anarch" verlaufenden Furchungsvorgänge geht die Dotterverarbeitung derart vor sich, daß zahlreiche intakte Dotterzellen der Eikapsel an die Peripherie der Embryoanlage gelangen und mit ihr verschmelzen. Der Dotter wird hier aufgelöst, während die Kerne noch längere Zeit erhalten bleiben.

2. Anfangs sind alle Furchungszellen einer Embryoanlage gleich groß. Vom Stadium von 200 Blastomeren an erlangen die Furchungszellen bei den Vorbereitungen zur Embryonalpharynxbildung durch Wachstum verschiedene Größe. Es entstehen die Zellkomplexe der Klein-, Groß- und mittelgroßen Blastomeren.

3. Aus den Kleinblastomeren differenziert sich der Embryonalpharynx und das den Embryo begrenzende Epithel. Die Großblastomeren stellen die Mundschließzellen, Lumenzellen und die Bauelemente des provisorischen Darmes.

4. Die Blastomeren enthalten während der Dotterverarbeitung in der Regel einen gelappten Kern mit zahlreichen Nukleolen. Die sich aus den Blastomeren differenzierenden Zellen der Embryonalorgane besitzen rundliche Kerne mit nur wenigen oder einem Nukleolus.

5. Der Embryonalpharynx entsteht derart, daß sich um die mächtig aufgetriebenen Plasmaleiber der Lumenzellen die Funktionselemente des embryonalen Schlundkopfes anordnen. Das Lumen vergrößert sich mit fortschreitender Resorption des Lumenzellplasmas.

6. Vom Embryonalpharynxmund ausgehend erfolgt aus dem Material des Kleinblastomerenhaufens unter den Mundschließzellen die Bildung des den Embryo begrenzenden Epithels.

7. Der provisorische Darm legt sich zunächst als solider Zellhaufen an. Durch Auseinanderweichen der Zellen entsteht das Lumen. Die Großblastomeren, die mehrere (bis zu drei) gelappte Kerne enthalten, ordnen sich strahlig, symmetrisch um das Lumen an.

8. Die Funktion des Embryonalpharynx geht mit folgenden Elementen vor sich: Zirkuläre Fasern bilden einen Mantel um das Embryonalpharynxlumen. Ihre Antagonisten sind die radiären Fasern, die einerseits an zirkulären Elementen, andererseits am Embryonalwulst ansetzen.

9. Die Dotterbeförderung im Embryonalpharynx erfolgt durch Peristaltik.

10. Zeitpunkt und Art der Hüllmembranbildung („provisorisches Ektoderm") sind bei Süßwasser- und Landtrikladen verschieden.

11. Der Entwicklungsvergleich paludikoler und terrikoler Trikladen begründet die Notwendigkeit der Unterscheidung von Embryoanlage und Embryo. Bei *Planaria polychroa* O. Schmidt, *Rhynchodemus terrestris* O. F. Müller, *Geoplana notocelis* Riester ist der Embryo kleiner als die Embryoanlage.

Bei *Dendrocoelum lacteum* Oerstd. sind Embryo und Embryoanlage identisch.

12. Die Zahl der den provisorischen Darm bildenden Zellen ist bei den Vergleichsformen verschieden. Sie steigt bei den Paludikolen an und wird bei den Terrikolen unbestimmt groß.

13. Der Embryonalpharynx von *Rhynchodemus terrestris* stimmt in seinen Bauelementen und in seiner Tätigkeit mit dem der Paludikolen überein. Bei *Geoplana notocelis* kommt noch als neues Funktionselement der Embryonalwulst hinzu. Gleichzeitig bilden sich die Zellen, die bei

den Paludikolen die Embryonalpharynxwand begrenzen, zu Radiärsträngen um.

14. Die Höherdifferenzierung des Embryonalpharynx von *Geoplana notocelis* RIESTER steht in Zusammenhang mit der gegenüber den Paludikolen und *Rhynchodemus terrestris* O. F. MÜLLER absolut und relativ größeren Dottermasse, die von dem Embryo zu bewältigen ist.

Literaturverzeichnis.

Acconci, C.: Osservationi sullo sviluppo delle Planarie d'acqua dolce. Boll. Ist. zool. Univ. Palermo **1** (1919). — **Bresslau, E.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Alliocoelen. Z. Zool. **76** (1904). — Die Entwicklung der Acoelen. Verh. dtsch. zool. Ges. Leipzig **1909**. — Reisebericht über eine Forschungsreise nach Brasilien 1913/14. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt **1927**. — Zum Problem der Fibrillenbildung, Entstehung von Fasern durch Zug im lebenden Organismus. Zool. Jb., Abt. Physiol. **45** (1928). — *Turbellaria*. In Kükenthals Handbuch der Zoologie. 1928—1933. — **Fulinski, B.:** Die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lact.* 1. Teil: Die erste Entwicklungsphase vom Ei bis zur Embryonalpharynxbildung. Bull. Acad. Sci. Cracovie **1914**. — Die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lact.* II. Teil: Keimblätterbildung bei *Dendrocoelum lact.* Zool. Anz. **47** (1916). — **Gelei, W.:** Über die Ovogenese von *Dendrocoelum lact.* Arch. exper. Zellforsch. **11** (1913). — **Hallez, P.:** Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris 1887. — **Hofsten, E.:** Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. Zool. Anz. **39** (1912). — **Ijima, I.:** Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocoelen. Z. Zool. **40** (1884). — **Kawaguti, S.:** On the Physiology of Land Planarians. I Phototaxis, with a Note on the Significance of the Eye spots. II Galvanotaxis. III The Problems of Desiccation. — Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture. Taihoku, Impirial University, Formosa, Japan. Vol. VII, No 1 (Zoology), Okt. 1932. — **Knappert, B.:** Bijdragen tot de ontwikkelingsgeschiedenis der zoetwater-Planarien. Natuurk. Verh. Provinz. Utrechtsch Genootschap Kunst. en Wetensch. Utrecht **1865**. — **Mattiesen, E.:** Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen. Z. Zool. **77** (1904). — **Meixner, J.:** Der Genitalapparat der Trikladen und seine Beziehung zu ihrer allgemeinen Morphologie, Phylogenie, Ökologie und Verbreitung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11**, H. 5 (1928). — **Metschnikoff, E.:** Die Embryologie von *Planaria polychroa*. Z. Zool. **38** (1883). — **Reisinger, E.:** *Turbellaria*. In Biologie der Tiere Deutschlands von P. Schulze. 1924. — **Schleip, W.:** Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala*. Zool. Jb., Abt. Morph. **23** (1906).

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. An *Dissertationen,* soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere

Band XXIX:

Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen

Von Professor **N. P. Krenke**
Leiter der Abteilung für Phytomorphogenese am Timiriaseff-Institut, Moskau

Übersetzt von Dr. **N. Busch,** Kiel

Redigiert von
Dr. **O. Moritz,** Privatdozent am Botanischen Institut der Universität Kiel

Mit 201 Abbildungen im Text und auf zwei farbigen Tafeln. XVI, 934 Seiten. 1933
RM 88.—; gebunden RM 89.80

Band XXX:

Pflanzen-Thermodynamik

Von Dr. **Kurt Stern,** Frankfurt a. M.

Mit 20 Abbildungen. XI, 412 Seiten. 1933
RM 32.—; gebunden RM 33.20

Inhaltsübersicht:

Die physikalischen Grundlagen der Pflanzenthermodynamik. — Thermodynamische Grundbegriffe und der 1. Hauptsatz der Thermodynamik. — Der 2. Hauptsatz der Thermodynamik. — Phasenregel und Phasenübergänge. — Chemische Energie. — Elektrische Energie. — Lichtenergie. — Grenzflächenenergie. — **Die Anwendungen der Thermodynamik auf die Vorgänge in der Pflanze.** — Die Anwendung des 1. und 2. Hauptsatzes. — Thermodynamik der Phasenübergänge in der Pflanze. — Thermodynamik chemischer Prozesse in der Pflanze. — Thermodynamik elektrischer Vorgänge in der Pflanze. — Thermodynamik der CO_2-Assimilation. — Thermodynamik der Grenzflächenerscheinungen in der Pflanze. — Allgemeine Thermodynamik physiologischer Leistungen der Pflanze. — Namen- und Sachverzeichnis.

Band XXXI:

Carotinoide

Ein biochemischer Bericht über pflanzliche und tierische Polyenfarbstoffe

Von

Professor Dr. **L. Zechmeister**
Direktor des Chemischen Instituts der Universität Pécs (Ungarn)

Mit 85 Abbildungen. XII, 338 Seiten. 1934
RM 28.—; gebunden RM 29.40

Prof. Zechmeister's monograph is the first to record the chemical knowledge of the carotenoids. It gives an excellent and detailed account of the individual carotenoids, the methods of establishing their structure, their distribution and determination in plants and animals, their relation to vitamin A, and it discusses their formation in the plant and their physiological rôle. There is a complete bibliography and a good index. It is to be welcomed as an authoritative work from one who, through his own researches, is well qualified to write on the subject, and whose own contributions to it have been important.

K. F. Armstrong in „Nature"

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Verlag von Julius Springer in Berlin. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg.
Printed in Germany.

Lebenslauf.

Verfasser vorstehender Abhandlung, Rolf Carlé, wurde am 2. 1. 1910 als Sohn des Oberingenieurs Ludwig Carlé zu Düsseldorf geboren. Er besuchte von 1916 ab die Goethe-Oberrealschule, später das Realgymnasium an der Rethelstraße zu Düsseldorf und bestand daselbst Ostern 1928 die Reifeprüfung.

Anschließend bezog er die Universität Marburg und widmete sich dort während vier Semester dem Studium der Naturwissenschaften und Leibesübungen. Mit der Lehrbefähigung für Turnen und Sport sowie für vorbeugende und ausgleichende Leibesübungen verließ er die Philipps-Universität und setzte seine naturwissenschaftlichen Studien mit besonderer Berücksichtigung der Biologie an der Universität Köln fort.

Im Sommer-Semester 1932 brachte er das Vorhaben zu speziellen zoologischen Untersuchungen zur Ausführung und arbeitete am Zoologischen Institut der Universität Köln bis zum Sommer-Semester 1933 an der Entwicklung der Landtrikladen.

Allen Lehrern spricht er für die empfangene Belehrung, den Herren Professoren Dr. E. Bresslau †, Dr. E. Reisinger und Dr. H. Sierp außerdem für das erwiesene Wohlwollen und die vielfachen Anregungen seinen ehrerbietigsten Dank aus.

Köln, im Januar 1934.