

## Zur Embryologie des *Oniscus murarius*.

Von

**N. Bobretzky,**

Doctor der Zoologie aus Kiew.

---

Mit Tafel XXI—XXII.

---

Von der Entwicklung des *Oniscus murarius* besitzen wir schon die Untersuchung von RATHKE<sup>1)</sup>, welcher uns mit den hervorragendsten Vorgängen der Entwicklung und den äusserlichen Veränderungen des Embryo bekannt gemacht hat. Da aber diese Arbeit ziemlich der alten Zeit angehört, so kann sie keineswegs den Anforderungen der heutigen Embryologie entsprechen. Im Folgenden will ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen darlegen, welche ich im Frühling 1873 über die embryonale Entwicklung des *Oniscus murarius* angestellt hatte. Meine Aufmerksamkeit richtete sich dabei hauptsächlich auf die Keimblätter und ihre Theilnahme bei der Entstehung verschiedener Organe. Durch die Untersuchungen von A. KOWALEVSKY und von METSCHNIKOFF haben wir erfahren, dass sich bei den Embryonen der Würmer, Insecten und des Scorpions drei Keimblätter entwickeln, welche den REMAK'schen Keimblättern der Wirbelthiere in mancher Hinsicht sehr auffallend ähnlich sind. Dasselbe war auch ich im Stande in einer in russischer Sprache neuerdings erschienenen Arbeit<sup>2)</sup> für den Flusskrebs und den Palaemon zu bestätigen und mit mehreren neuen Thatsachen zu vervollständigen. Da die Hauptresultate der vorliegenden Untersuchung mit denen der so eben erwähnten Arbeit ganz übereinstimmen, so werde ich mich in folgenden Seiten mehrmals an meine frühere Arbeit wenden.

1) Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte der Menschen und Thiere. Zweiter Theil. Leipzig 1833.

2) «Въ Эмбриологiи Членистоногихъ» in den Schriften der Kiew'schen Gesellschaft der Naturforscher (Bd. III, Heft 2, Taf. I—VI).

Die Methode, welche ich bei der Untersuchung anwendete, ist die der Durchschnitte, welche ich nach der von Prof. STRICKER angegebenen Methode angefertigt und später mit der Camera lucida gezeichnet habe, so dass die Figuren eine genaue Copie derselben darstellen. Die frischen Eier habe ich im Wasser etwas erwärmt, und nach dem Erhärten in verdünnter Lösung von Kali bichromaticum, habe ich sie, bevor ich dieselben in die Wachs- und Oelmischung einlegte, mit Indigocarmin gefärbt.

Ich bin sehr erfreut zur Bestätigung meiner Beobachtungen auf das Zeugniss von Prof. KOWALEVSKY, welcher meine Präparate durchsah, mich berufen zu können.

### Bildung der Keimblätter.

Die Eier des Oniscus haben, wie es schon RATHKE angedeutet hat, des gegenseitigen Druckes in der Brutkammer wegen; verschiedenartige Formen. Die jüngsten aus der Brutkammer genommenen Eier lassen schon zwei Häute sehen: eine äussere, welche sehr lose um das Ei liegt, und manche Falten bildet, und eine innere, dicht den Dotter umgebende, von welchem sie sich nur an einigen Stellen etwas abhebt. Die erstere Haut muss man als Chorion, die letztere als Dotterhaut betrachten. Der gelbbraune Dotter besteht aus grossen stark lichtbrechenden Kugeln, welche nebst kleinen Bläschen in einer geringen Menge Flüssigkeit suspensirt sind. Diese letztere gerinnt bei dem Erhärten des Eies und erscheint als eine feinkörnige Substanz auf der Oberfläche desselben, dicht unter der Dotterhaut.

Die erste Veränderung im Eie, welche ich beobachten konnte, besteht darin, dass sich an einer Stelle der Eioberfläche eine farblose, wasserhelle Masse sammelt, welche aus kleinen hellen Bläschen nebst Körnchen besteht, und nach ihrem Aussehen sowohl, als auch ihren Eigenschaften vom übrigen Dotter sehr verschieden ist. Mit vollem Rechte kann man diese Masse als den eigentlichen Bildungsdotter, welcher sich von dem Nahrungsdotter absondert, betrachten. Fig. 4 stellt dasjenige Stadium dar, auf welchem diese Absonderung des Bildungs- und Nahrungsdotters schon scharf hervortritt. Der Bildungsdotter (*bdh*) erscheint hier an dem einen Eipole als ein kugelförmiger Haufen, welcher, mit seinem unteren Theile in einer Vertiefung des Nahrungsdotters liegend, über die Oberfläche des letzteren stark hervorrägt. Die von dem Bildungsdotter abgehobene Dotterhaut (*dh*) löst sich dort weit vom Dotter ab.

Die erste Theilung des Bildungsdotters konnte ich nicht beobachten obschon ich eine sehr grosse Anzahl von trächtigen Oniscusweibchen

durchgesehen und mehrmals das Stadium der Fig. 4 getroffen habe. Das jüngste von mir beobachtete Furchungsstadium ist in Fig. 2 dargestellt. An einem Eipole sieht man hier eine runde Scheibe (*fsch*), welche uhr-glasförmige Gestalt hat, und, wie der Durchschnitt (Fig. 3) zeigt, aus einer Schicht von grossen Furchungskugeln zusammengesetzt ist. In jeder dieser Kugeln (Fig. 3) kann man deutlich einen grossen runden Kern mit einem, öfter zwei punctförmigen Kernkörperchen und das diese umgebende Protoplasma wahrnehmen, welches am oberen freien Ende der Kugeln glashell und homogen erscheint, während es am unteren, dem Nahrungsdotter anliegenden Theile mit dunklen Körnchen ganz erfüllt ist. Der Nahrungsdotter hat im Durchschnitte ein mehr oder weniger homogenes Aussehen und stellt im Innern zahlreiche rundliche Höhlen von verschiedener Grösse dar.

Aus dem Gesagten ist es schon klar, dass wir es hier mit der sogenannten partiellen Dotterzerklüftung zu thun haben und dass die Furchungsscheibe durch die Theilung des früheren Bildungsdotters entstand.

Die Lage der Furchungsscheibe, sowie auch die Gestalt des Eies, ist nicht stets gleich und regelmässig: bald an dem Eipole, bald neben demselben, bald an der Längsseite des Eies.

Bei weiterer Vermehrung der Embryonalzellen wächst die Scheibe immer mehr und breitet sich mit ihren Rändern weiter und weiter auf der Oberfläche des Dotters aus, wobei die Zellen nur eine Schicht bilden und von dem Centrum der Scheibe zur Peripherie hin an Grösse abnehmen. Bevor aber die Hälfte der Eioberfläche von den Embryonalzellen bedeckt ist, kommt die erste, gemeinsame Anlage des mittleren und unteren Keimblattes zum Vorschein. Schon bei der Betrachtung des Eies im Profil auf dem Stadium der Fig. 4, wo die Embryonalzellen noch nicht die Hälfte der Oberfläche des Eies bedecken, kann man deutlich an dem Centrum der concaven (d. h. dem Nahrungsdotter angelegenen) Fläche der Furchungsscheibe eine Verdickung wahrnehmen, welche in Form eines Hügel in den Nahrungsdotter vorspringt. Fig. 5 stellt einen der vielen von mir angefertigten Durchschnitte durch das Ei auf diesem Stadium dar. Man bemerkt hier, dass die Furchungsscheibe noch immer aus einer Schicht rundlicher Zellen besteht, welche nach ihrer Beschaffenheit den früheren Furchungskugeln sehr ähnlich sind, und sich von ihnen nur durch etwas geringere Grösse unterscheiden. Nur an dem Centrum der Furchungsscheibe befindet sich unter der Schicht der oberen grossen Zellen eine Anhäufung (Fig. 5 *kh*) von bedeutend kleineren Zellen, welche dem oben erwähnten Hügel entspricht. Was aber die Frage über die Entstehung dieser letzteren Zellen betrifft, so kann man nicht zweifeln, dass sie als die Theilungs-

producte von einigen der oberen Zellen anzusehen sind. Auf allen Schnitten, welche durch jenen Zellenhaufen (*kh*) gehen, erscheint er nur sehr wenigen (4—3) der oberen Zellen dicht angelegen, welche sich dabei von den angrenzenden Zellen der Furchungsscheibe durch geringere Grösse auszeichnen (Fig. 5 a). Oftmals kann man wahrnehmen, dass diese oberen Zellen, welche dem oben erwähnten Zellenhaufen den Ursprung geben, ein wenig tiefer als die benachbarten Zellen und mit ihren Rändern etwas unter letzteren liegen, als ob hier eine kleine Einstülpung wäre. Und auf den früheren Stadien erscheint der Zellenhaufen unmittelbar mit den kleinen oberen Zellen verbunden. — Nach dem Gesagten hat man vollen Grund sich die Entstehung des Zellenhaufens damit zu erklären, dass sich einige Zellen an dem Centrum der einschichtigen Furchungsscheibe etwas vertiefen und sich schneller als die benachbarten vermehren, weshalb ihre Theilungsproducte, gedrängt von den Seiten, abwärts, zum Dotter sich begeben und, sich schnell vermehrend, die oben genannte Anhäufung der kleineren Zellen bilden. Auch haben stets nur sehr wenige Zellen bei der Bildung dieses Zellenhaufens Antheil, da man an den aufeinander folgenden Schnitten, welche durch eine und dieselbe Furchungsscheibe gemacht sind, nicht mehr als 5—6 (4—3 in jedem Schritte) obere Zellen finden kann, welche durch ihre geringere Grösse im Vergleich mit benachbarten oberen Zellen sowohl als auch durch das Anliegen an dem Zellenhaufen ihre Theilnahme an dem Ursprunge des letzteren zeigten.

Dieser Zellenhaufen, welchen man als Keimhügel bezeichnen kann, ist die erste Anlage des mittleren und unteren Keimblattes, während die übrige einschichtige Furchungsscheibe das obere Keimblatt bildet.

Bei weiterer Ausbreitung der Furchungs- oder Keimscheibe auf der Oberfläche des Eies (Fig. 6), vermehren sich auch die Zellen des Keimhügels bedeutend, wobei sie dann einen compacten hügelartigen Haufen bilden, welcher in einer Vertiefung des Dotters liegt (Fig. 7). Bald aber beginnen sie sich nach allen Seiten unter der Keimscheibe auszubreiten, und es kommt dabei erst eine anfangs schwache Differenzierung zwischen den Zellen des Keimhügels zum Vorschein. Während einige dieser Zellen auf der Oberfläche des Dotters bleiben und sich dicht an die äussere Schicht legen, versenken sich die anderen in den Nahrungsdotter und saugen den letzteren in sich ein. Dieses Verhalten ist schon auf der Fig. 8 zu bemerken. Unter dem aus mehr oder weniger cylindrischen Zellen zusammengesetzten oberen Blatte findet man hier anstatt des früheren Keimhügels eine Schicht der kugeligen oder ovalen Zellen (*mz*), unter welcher sich noch mehrere im Dotter versenkte

Zellen (*dz*) befinden. In diesen letzteren Zellen sehe ich die erste Anlage des unteren Keimblattes, in ersteren die des mittleren Blattes.

Die Zellen des unteren Keimblattes beginnen bald, dem Wachstum der Keimscheibe entsprechend, sich im Dotter schnell auszubreiten, so dass in diesem Stadium, wo die Embryonalzellen schon die ganze Oberfläche des Eies bedecken und auf diese Weise das Blastoderm bilden, unter dem letzteren im Dotter, anfangs nahe der Oberfläche und später auch im Innern, schon überall grosse, mit Dotterkörnchen erfüllte Zellen zu beobachten sind. Zugleich beginnt auch der früher überall gleiche Dotter an der Oberfläche in rundliche oder polygonale Felder, die sogenannten Dotterschollen oder Dotterballen zu zerfallen. Die gefärbten Schnittpräparate beweisen, dass jeder Dotterscholle eine besondere grosse Zelle entspricht, in welcher man einen runden Kern mit Kernkörperchen und das mit Dotterkörnchen gefüllte Protoplasma deutlich wahrnehmen kann.

Bei der vorschreitenden Ausbreitung der Keimscheibe auf der Oberfläche des Eies werden ihre peripherischen Zellen, welche nach und nach den gesammten Nahrungsdotter umwachsen, sehr platt, während die mittleren Zellen noch eine bedeutende Höhe behalten. Ein noch bedeutenderes in die Höhe Wachsen dieser letzteren Zellen bei entsprechender Verminderung ihres Breitedurchmessers, wodurch sie eine cylindrische Form erhalten, giebt dem Keimstreifen den Ursprung. Bevor aber der Keimstreifen ganz entwickelt auftritt, die Bauchseite des Embryo bezeichnend, kommt auf der Rückenseite, welche sich bis jetzt durch sehr platte Zellen auszeichnete, eine hügelartige Anhäufung der grossen kugeligen Embryonalzellen zum Vorschein. Auf der Fig. 9 ist das Ei auf diesem Stadium abgebildet, und Fig. 10 stellt einen Längsschnitt durch ein solches Ei dar. Vor Allem bemerken wir auf der Bauchseite einen Keimstreifen (Fig. 9 *kstr*), welcher sich durch ziemlich hohe cylindrische Zellen des oberen Blattes (Fig. 10 *ob*) auszeichnet, während das übrige Blastoderm aus sehr platten, dem Pflasterepithel ähnlichen Zellen besteht. Nur an einer eng begrenzten Stelle der Rückenfläche des Embryo werden die Zellen gross und kugelig (Fig. 10 *pr*) und unterscheiden sich dadurch von den benachbarten platten Zellen scharf. Diese Zellenanhäufung spielt keine Rolle bei der weiteren Entwicklung und verschwindet bald ohne Spuren, weshalb man sie als ein provisorisches, dem cumulus primitivus der Spinneneier ähnliches Embryonalgebilde betrachten muss. Nur im Bereiche des Keimstreifens befinden sich unter dem oberen Blatte mehrere, isolirt neben einander stehende ovale Zellen des mittleren Keimblattes (Fig. 10 *mt*), welche dem oberen Blatte dicht anliegen. In dem Nahrungsdotter, welcher bei der Betrachtung des Eies von

aussen (Fig. 9) in die sogenannten Dotterschollen zerfallen erscheint, treten schon, nahe seiner Oberfläche, überall die grossen Darmdrüsenzellen (Fig. 40 *dz*) klar ins Auge; unter dem Keimstreifen aber häufen sich diese Darmdrüsenzellen an einigen Stellen (Fig. 40 *dzn*) bedeutend an, wie in der Zellenhäufung (Fig. 7 *kh*), von der sie sich bald, aller Wahrscheinlichkeit nach, weiter ins Innere des Dotters ausbreiten, denn das nächstfolgende Stadium (Fig. 41) zeigt dieselben schon in der ganzen Masse des Dotters ziemlich gleichmässig zerstreut.

Fig. 41 stellt uns einen Längsschnitt durch das Ei auf dem Stadium dar, wo die ersten Spuren der Extremitätenanlagen zum Vorschein kommen. Die Keimblätter treten hier so klar ins Auge, wie man es nur wünschen kann. Das aus den hohen cylindrischen Zellen bestehende obere Blatt (*ob*) bildet schon an dem hinteren Ende des Keimstreifens eine Einstülpung (*an*), die Anlage des Hinterdarms. Die Elemente des mittleren Keimblattes (*mt*) erscheinen als kleine ovale Zellen, welche dicht am oberen Blatte haften und mit ihrem Längsdurchmesser zur Oberfläche des Eies meistentheils parallel und von einander etwas entfernt liegen, so dass sie keine zusammenhängende Schicht ausmachen. Der ganze innere Raum des Eies ist von der compacten Masse der grossen runden Zellen (*dz*) eingenommen, welche von einander nur durch eine sehr geringe Menge von Dottersubstanz getrennt und dermassen mit Dotterkörnchen gefüllt sind, dass sie bei der Betrachtung des Eies von aussen als blosse Dotterschollen durchscheinen. Auf den gefärbten Schnittpräparaten kann man aber, wie ich schon gesagt habe, im Innern solcher Dotterschollen, deren Contouren dabei nicht so scharf auftreten, einen grossen Kern und ein oder zwei punctförmige Kernkörperchen sehr klar unterscheiden. Zwischen diesen Zellen findet man noch jetzt eine kleine Menge des noch nicht hineingezogenen Nahrungsdotters sowohl, als auch mehrere Höhlen, denjenigen ganz ähnlich, welche ich früher im Nahrungsdotter beobachtet habe. Oftmals befinden sich diese Höhlen im Innern der Zellen selbst und in diesem Falle liegt der Kern nahe der Höhle, welche mit dem feinkörnigen Protoplasma umgeben ist. Was für eine Bedeutung diese Höhlen haben, bin ich nicht im Stande entschieden zu sagen. Man kann annehmen, dass sie den Tropfen der fettartigen Substanz entsprechen, welche durch die Präparirflüssigkeiten (besonders durch das für das Aufbellern der Präparate gebrauchte Terpentinöl) aufgelöst wird.

Die mit den Dotterkörnchen gefüllten grossen Zellen, welche bald den ganzen Nahrungsdotter in sich einsaugen, stellen das Darmdrüsenblatt oder besser den Darmdrüsenkeim dar.

Zur Zeit, da die ersten Spuren der Extremitätenanlagen auftreten, kommt zwischen dem Keimstreifen und der Dotterhaut ein feines structurloses Häutchen zum Vorschein, welches mit der sogenannten Larvenhaut des Asellus und mancher anderer Crustaceen wohl zu parallelisiren ist. Die Larvenhaut, welche auf der Fig. 44 (*lh*) abgebildet ist, erscheint auf der Bauchfläche etwas von dem Keimstreifen abgehoben, während sie auf der Rückenseite, wo die Dotterhaut dicht an der Oberfläche des Eies anliegt, durchaus nicht zu sehen ist. Indem die Larvenhaut sich bald überall dicht an die Dotterhaut anlegt, kann sie später nur in seltenen Fällen wahrgenommen werden.

Hiermit schliesse ich die Beschreibung der Bildung der Keimblätter und bevor ich zur Darstellung ihrer weiteren Veränderungen übergehe, will ich noch einen Blick auf die eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge werfen. Wir haben schon gesehen, dass die Differenzirung der Keimblätter im Ei des *Oniscus* sehr früh stattfindet, und dass das mittlere und das untere Keimblatt einer gemeinsamen Anlage, dem sogenannten Keimhügel ihren Ursprung verdanken, welcher schon auftritt, wenn die Embryonalzellen noch nicht die ganze Oberfläche des Eies bedecken. Differenzirung der beiden Keimblätter aus dem Keimhügel findet dadurch statt, dass einige Zellen in den Dotter hineintreten und den Darmdrüsenkeim bilden, während die anderen an dem oberen Blatte haften bleiben und das mittlere Keimblatt ausmachen. — Ich mache den Leser auf das eigenthümliche Verhalten der Darmdrüsenzellen zum Nahrungsdotter besonders aufmerksam, denn diese Thatsache hat, wie ich glaube, eine grosse Bedeutung und erklärt uns einige Entwicklungsvorgänge, welche bis jetzt räthselhaft und dunkel geblieben sind. Indem sie sich im Dotter schnell vermehren, saugen die Elemente des Darmdrüsenblattes den Dotter in sich ein, so dass zuletzt der ganze Nahrungsdotter in die Zellen hineingezogen wird, welche dadurch sehr gross und ganz mit Dottersubstanz gefüllt werden und bei der Betrachtung des Eies als blosse Dotterschollen erscheinen. Ich muss hier noch ausdrücklich bemerken, dass die Zellenstructur dieser Dotterschollen nur auf den gefärbten Schnittpräparaten klar ins Auge tritt; auf den nichtgefärbten Durchschnitten kann man selbst die Kerne nicht deutlich unterscheiden.

Ein ganz gleiches Verhalten der Darmdrüsenzellen zum Nahrungsdotter habe ich schon früher beim Flusskrebse und *Palaemon* beschrieben<sup>1)</sup>. Im Ei des Flusskrebse bestehen die ersten Embryonalvorgänge darin, dass an einer Stelle des das ganze Ei umgebenden Blastoderms

1) Siehe meine oben (pag. 480) angeführte Abhandlung.

durch das in die Höhe Wachsen der Zellen eine Keimscheibe zum Vorschein kommt, in deren Mitte sich eine rundliche Einstülpung findet, welche sich später schliesst und die Anlage des Darmdrüsenblattes bildet<sup>1)</sup>. Noch bei der ersten Bildung dieser Einstülpung, welche anfangs als eine halbkreisförmige Furche auftritt, bald aber die Gestalt der ringförmigen sich mehr und mehr vertiefenden Grube annimmt, springen am hinteren Rande dieser Grube einige Zellen ins Innere des, zwischen dem Blastoderm und dem Nahrungsdotter befindlichen Raumes vor, vermehren sich dort und stellen die Anlage des mittleren Keimblattes dar. Das Darmdrüsenblatt erscheint also beim Flusskrebse in Form eines geschlossenen, nur durch die Analöffnung ausmündenden, im Dotter aufgehängten Säckchens und behält diese Gestalt auch bei weiterer Entwicklung stets bei. Bei dem fortschreitenden Heranwachsen des Darmdrüsen-säckchens saugen dessen Zellen den Nahrungsdotter ein und vergrössern sich, besonders in die Länge, so stark, dass sie zuletzt als auffallend lange Dotterpyramiden erscheinen, welche mit blossen Auge wahrgenommen und leicht von einander isolirt werden können. Diese Dotterpyramiden, aus welchen der ganze Nahrungsdotter zusammengesetzt ist, hat bereits LEREBoullet als die Elemente des Dotters beschrieben, ihre Zellennatur nicht vermuthend. An dem breiten, pe-

1) Beiläufig will ich hier noch eine Bemerkung einschalten. In meiner Arbeit über die Entwicklung des Flusskrebses habe ich die Schliessung der Blastoderm-einstülpung unrichtig beschrieben. Indem ich bei meinen damaligen Untersuchungen diesen Vorgang nicht Schritt für Schritt verfolgen konnte, so musste ich mich auf die Angaben von LEREBoullet berufen, welchem, einer allgemeinen Annahme zufolge das Verdienst gehörte, die Bildung des Hinterdarms und der Analöffnung genau beschrieben zu haben. LEREBoullet aber behauptet, dass am Boden der Blastoderm-grube ein Hügel gebildet werde, welcher bald in die Höhe bis zum Niveau der Oeffnung der Blastodermgrube wachse, und an dessen hinterer Wand der Hinterdarm als eine sich schliessende Rinne entstehe. Da ich mich gezwungen hielt, meine an den Durchschnitten gemachten Beobachtungen mit den Angaben von LEREBoullet in Uebereinstimmung zu bringen, so wurde ich zu falschen Deutungen geführt, welche ich hier corrigiren will. Als ich im Frühling 1873 meine Untersuchungen über die früheren Stadien der Entwicklung des Flusskrebses wiederholte, konnte ich mich überzeugen, dass die Schliessung der Blastodermgrube ganz einfach, durch die allmähliche Verengerung ihrer Oeffnung, welche dann als Analöffnung bleibt, stattfindet. Da aber die Grube anfangs als eine halbmondförmige später ringförmig werdende Rinne auftritt, welche sich immer mehr vertieft, so erscheint der durch diese umschlossene Raum als ein Hügel, welcher aber später sich wieder ebnet und keine Rolle bei der Bildung des Hinterdarms spielt. — Also muss ich Fig. 4 meiner ersten Tafel gleich auf Fig. 2 und vor Fig. 3 folgen lassen und den Durchschnitt der Fig. 6 als einen, dem unregelmässig entwickelten Eie angehörenden Durchschnitt ansehen. Mit diesen Erklärungen stellen meine Abbildungen die ersten embryonalen Vorgänge ganz richtig und klar dar.

peripherischen Ende einer jeden dieser Pyramiden kann man aber leicht einen grossen Kern und das diesen umgebende feinkörnige Protoplasma wahrnehmen, so dass diese pyramidalen Elemente als echte Zellen zu betrachten sind. Also auch beim Flusskrebse wird der Dotter, welcher früher ausserhalb des Darmdrüsenäckchens lag, zuletzt ganz in die Darmdrüsenzellen hineingezogen.

Bei *Palaemon* verwandelt sich das Ei nach einer regelrechten totalen Zerklüftung in eine sehr dickwandige, nur aus einer Schicht sehr grosser conischer oder pyramidaler Furchungsproducte bestehende Blase, in deren Innerem sich der körnige, nichtgetheilte Dotter befindet. An dem breiten, peripherischen Ende dieser Furchungsproducte bemerkt man einen, von feinkörnigem Protoplasma umgebenen Kern, während der übrige, grösste Theil derselben ganz aus Dotter besteht und in den centralen, nicht getheilten Dotterhaufen unmittelbar übergeht, welcher bei weiterer Furchung immer mehr wächst. Das Blastoderm entsteht dadurch, dass sich die peripherischen, mit Kern und Protoplasma versehenen Enden der Furchungsproducte von dem Dotter absondern und, sich mit einander verbindend, eine geschlossene den gesammten Nahrungsdotter überziehende Hülle bilden. Bevor aber das Blastoderm in diesem Sinne zum Vorschein kommt, bildet sich am Ei eine kleine Einstülpung, welche sich später schliesst und dem mittleren sowie dem unteren Keimblatte den Ursprung giebt. Dabei bilden die Zellen der Seitenwände dieser Einstülpung, indem sie sich vermehren und die Höhle der letzteren ausfüllen, die Anlage des mittleren Keimblattes, während die Zellen des Bodens der Einstülpung, welche in den Dotter hinabsinken und dort sich vermehren, zuletzt den compacten Darmdrüsenkeim ausmachen, der dem soeben bei *Oniscus* beschriebenen ganz ähnlich sieht.

Die, schon nach der Bildung des Blastodermser folgende Zerklüftung des Nahrungsdotters in rundliche oder polygonale Stücke, die sogenannten Dotterschollen oder Dotterballen, wurde bereits von ZADDACH an Eiern der *Phryganea grandis* beobachtet; man hat später diese Erscheinung bei den meisten Insecten, Arachniden und Crustaceen constatirt, so dass sie als ein Entwicklungsvorgang zu betrachten ist, welcher beinahe allen Arthropoden gemeinsam zu sein scheint. Bis jetzt aber war die Aufmerksamkeit der Beobachter sehr wenig auf denselben gerichtet, und seine Bedeutung blieb ganz und gar unerklärt. Man hatte angenommen, dass diese Zerklüftung des Dotters keinen morphologischen Werth habe und nur zum schnelleren Verbrauch und zur Auflösung des Dotters diene. Da ich mich jedoch bei meinen Untersuchungen über die Embryologie des Flusskrebse und des *Palaemon* überzeugen konnte,

dass bei genannten Thieren die secundäre Zerklüftung des Nahrungsdotters mit der Verbreitung der Darmdrüsenzellen im Dotter in Verbindung steht und von dieser unmittelbar abhängt, und dass die sogenannten Dotterschollen bei Palaemon oder Dotterpyramiden beim Flusskrebse echte grosse, von Dotterkörnchen erfüllte Zellen sind, so habe ich im Schlusscapitel meiner Arbeit die Meinung ausgesprochen, dass auch bei anderen Arthropoden, bei welchen die Zerklüftung des Nahrungsdotters (schon nach der Bildung des Blastoderms) beobachtet wurde, der in die Schollen zerfallende Dotter als Darmdrüsenkeim, die Dotterschollen selbst aber als Darmdrüsenzellen zu betrachten seien. Das erklärt uns hinlänglich nicht nur die bis jetzt räthselhafte secundäre Zerklüftung des Dotters, sondern giebt uns auch den Schlüssel zur Entscheidung der Frage über die Entstehung des Mitteldarms bei Arthropoden, einer Frage, welche bis jetzt mit Recht als eine der schwierigsten und verwickeltesten in der gesammten Embryologie der Arthropoden allgemein angesehen wurde. — Von den vielen anderen Erwägungen und Thatsachen, mittelst welcher ich dort meine Ansicht zu stützen suchte, will ich hier nur die eine anführen, dass im Dotter der *Apis mellifica* sowohl, als auch in den Dotterballen vieler anderen Insecten, besonders der Lepidopteren, von A. KOWALEVSKY <sup>1)</sup> die Kerne beobachtet wurden. Indem er die Bildung der Dotterballen bei *Pterophorus pentadactylus* beobachtete, kam jener berühmte Embryologe zu dem Schlusse, dass die Entstehung der Dotterballen unmittelbar von den Zellen des Blastoderms abhängt, obschon er die Rolle, welche die letzteren dabei spielen, nicht erklären konnte <sup>2)</sup>.

Meine Ansicht über das Darmdrüsenblatt der Arthropoden stimmt mit den Angaben von A. KOWALEVSKY über die Bildung dieses Keimblattes bei Insecten, wonach dasselbe durch Biegung und Verflachung der Randzellen des unteren (d. h. mittleren) Blattes entstehen soll, nicht überein. Ich glaube aber, dass A. KOWALEVSKY, indem er nur ungefärbte Durchschnitte anfertigte, die erste Bildung des Darmdrüsenblattes habe übersehen können, und dadurch erkläre ich mir den Schluss, zu welchem er kam, dass nämlich das Darmdrüsenblatt der Insecten kein Analogon bei den Wirbelthieren habe, sondern ein den von ihm untersuchten Insecten speciell zukommendes Gebilde sei <sup>3)</sup>; denn aus meinen Untersuchungen über die Embryologie der Decapoden geht hervor, dass man das Darmdrüsenblatt dieser Thiere eben so gut, wie das

1) Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. p. 48—49.

2) *l. cit.* p. 48—49.

3) Ebendasselbst. p. 6.

obere Keimblatt, mit dem entsprechenden Keimblatte der Wirbelthiere parallelisiren kann.

Die soeben beschriebene Bildung der Keimblätter bei *Oniscus* bestätigt die von mir ausgesprochene Ansicht in Bezug auf die Isopoden vollständig.

#### Erste Bildung der inneren Organe.

Nachdem ich im vorhergehenden Capitel die Bildung der Keimblätter beschrieben habe, wende ich mich jetzt zur Darstellung ihrer weiteren Veränderungen und der Rolle, welche sie bei der Entstehung verschiedener Organe spielen.

Wir haben den Embryo des *Oniscus* auf demjenigen Entwicklungsstadium verlassen, wo die ersten Spuren der Extremitätenanlagen zum Vorschein kommen. Der Keimstreifen nimmt nun, wie es Fig. 44 zeigt, die ganze Bauchseite des Eies ein und tritt am vorderen und hinteren Ende etwas auf den Rücken über. An seinem hinteren Ende bemerkt man schon die Anlage des Hinterdarms (*an*) während die MundEinstülpung zu dieser Zeit noch nicht beobachtet werden kann. Der durch ein Paar der Extremitätenanlagen geführte Querschnitt (Fig. 43) zeigt uns, dass gleich ausserhalb der letzteren (*p*), welche als die von den Zellen des mittleren Blattes (*ml*) ausgefüllten Ausstülpungen des oberen Keimblattes erscheinen, der Keimstreifen scharf aufhört und die hohen cylindrischen Zellen des oberen Blattes hier unmittelbar in die sehr platten Zellen des die übrige Oberfläche des Eies bedeckenden Blastoderms übergehen. Bei diesem Querschnitte kann man schon die ersten Spuren der Leberanlagen finden, obschon sie auch an dem ein wenig älteren Eie, welches in Fig. 42 im Profil abgebildet ist, von aussen noch durchaus nicht zu sehen sind. An den Seitenrändern des Schnittes (Fig. 43) bemerken wir dicht unter den platten Zellen des Blastoderms eine Reihe der grossen, fast würfelförmigen Zellen (*lr*), welche sich an beiden Enden bald im Dotter verliert und das sich bildende Epithel der Lebersäcke darstellt. Dass dieses Epithel aus den grossen Darmdrüsenzellen oder aus den Dotterzellen, wie ich sie kürzer bezeichnen will, entsteht, kann man schon daraus schliessen, das jenes an den Rändern in die letzteren unmittelbar übergeht, und dass sich unter dieser Epithelschicht nur der homogene und wie es scheint, flüssige Nahrungsdotter, ohne Kerne, befindet. Wenn wir dazu die Analogie mit dem Flusskrebse und dem *Palaemon* zu Hülfe rufen, so haben wir vollen Grund anzunehmen, dass die Dotterzellen sich vermehren, dass ihre Theilungsproducte unmittelbar an die Oberfläche des Darmdrüsenkeims zu liegen kommen, und dass das Epithel gebildet wird, indem sich dabei die mit dem Kerne versehenen Protoplasmaklumpen von dem Dotter absondern und mit einander verbinden.

Die Extremitätenanlagen treten, wie es schon RATHKE angedeutet hat, beinahe gleichzeitig in voller Anzahl auf, mit Ausnahme des letzten Paares der echten oder Gangbeine, welches sich erst später, nach dem Austritte des Embryo aus dem Eie, bildet.

Fig. 14 stellt uns im Profil das Ei auf demjenigen Stadium dar, da die Leberanlagen zuerst in Form zweier kleiner rundlicher Scheiben (*lr*) von aussen bemerkbar werden, und auf der Fig. 15 ist ein Längsschnitt durch ein solches Ei abgebildet. Das auffallendste, was uns diese letztere Figur zeigt, besteht in der bedeutenden Verdickung des oberen Blattes an der Bauchseite des Keimstreifens, welches hier aus drei bis vier Schichten rundlicher Zellen besteht. Diese Verdickung (*bn*), welche die erste Anlage der Bauchnervenketten darstellt, beginnt bei der Mundöffnung und hört auf, ohne das hintere Ende des Embryo zu erreichen, wo das obere Blatt noch immer aus einer Zellschicht besteht. Auch vor der Mundöffnung, welche in die als eine Einstülpung des oberen Blattes erscheinende Anlage des Vorderdarms (*vd*) führt, beobachtet man eine solche Verdickung, welcher das Gehirn seinen Ursprung verdankt. — Auf dem, durch den vorderen Theil desselben Embryo geführten Querschnitte (Fig. 16) bemerken wir, dass das einschichtige obere Blatt der Segmentanhänge (*p*) unmittelbar in die Zellmasse der soeben erwähnten Bauchverdickung (*bn*) übergeht. Der Darmdrüsenkeim (*dz*) zeigt uns keine wichtige Veränderung; nur die Leberanlagen (*lr*) sind etwas grösser geworden und erscheinen im Querschnitte als zwei bogenförmige Zellenreihen, welche die untere Hälfte des Nahrungsdotters überziehen, dann mit ihren Enden in den Dotter umbiegen und dort sich verlieren. Die Leberelemente haben schon ihr charakteristisches Aussehen insofern angenommen, als sich in ihrem hellen Protoplasma sehr feine grünliche Körnchen vorfinden. — Die isolirt neben einander liegenden ovalen Zellen des mittleren Keimblattes (*mt*) häufen sich nur im Innern der Extremitätenanlagen und ausserhalb der letzteren in jenen Ausstülpungen des oberen Blattes an, aus welchen sich die hervorragenden Seitenränder der Segmente entwickeln. Wie früher, so befinden sie sich auch jetzt nur auf der Bauchseite des Embryo, im Bereiche des Keimstreifens, so dass auf der Seiten- und Rückenfläche des Eies die Leberanlagen und die Dotterzellen unmittelbar unter den platten Zellen des Blastoderms liegen. — Der Hinterdarm (Fig. 15 *hd*) zeichnet sich durch sein auffallend weites Lumen aus, welches auf den nachfolgenden Stadien immer noch zunimmt. Einige Zellen des mittleren Keimblattes legen sich dicht an die äussere Fläche des Hinterdarms an, um später seine Muskelwand zu bilden.

Bei weiterer Entwicklung vergrössern sich die Leberanlagen auf

Kosten des Darmdrüsenkeimes sehr stark (Fig. 18), so dass die beiden Anlagen bald auf der Bauchseite mit einander in Verbindung kommen, und dann als zwei schlauchförmige Ausstülpungen nach hinten zu wachsen beginnen (Fig. 19). In Fig. 17, welche einen Längsschnitt durch den mit ziemlich grossen Leberanlagen versehenen Embryo darstellt, bemerken wir, dass der vordere Theil des Dotters, nach der Mittellinie der Bauchfläche, von einer Epithelschicht (*lr'*) überzogen ist, welche der Verbindungsstelle beider Leberanlagen entspricht.

Gleichzeitig mit dem Wachsthum der Lebersäcke und der anderen inneren Organe, nimmt der Darmdrüsenkeim an Umfang ab, indem er von hinten nach vorn allmählig verschwindet. Um die Bauverhältnisse verschiedener innerer Organe zur Ansicht zu bekommen, muss man sich abermals zu den Schnitten wenden. Fig. 20 stellt einen Längsschnitt des auf der Fig. 19 abgebildeten Embryo dar. Vor Allem bemerken wir, dass die oben erwähnte Verdickung des oberen Blattes in mehrere hinter einander liegende würfelartige Stücke (*bg*) zerfiel, deren jedes einem Segmente entspricht. Die Absonderung der würfelförmigen Körper, welche die erste Anlage der paarigen Ganglien der Bauchnervenketten darstellen, tritt im vorderen Theile viel schärfer hervor, als im hinteren, wo sie noch nicht zu sehen ist. Die Gehirnanlage (*ga*) erscheint als eine compacte, ungetheilte Zellengruppe. Der Vorderdarm lässt schon zwei unbemerkt in einander übergehende Abtheilungen sehen: einen kurzen Oesophagus und einen weiten Magen, dessen hintere, dem unveränderten Darmdrüsenkeime und der Leber anliegende Wand bedeutend dünner als die des übrigen Theiles ist. An der inneren Oberfläche des Magens befinden sich mehrere, in seine Höhle hineinragende Vorsprünge, welche als Zellenauswüchse erscheinen und die Anlagen der künftigen Zahnplatten darstellen. Auf dem in Fig. 20 abgebildeten Durchschnitte, welcher beinahe durch die mittlere Linie des Körpers ging, kommt nur ein solcher Vorsprung (*zp*) an der oberen Wand des Mangens zum Vorschein. Vor der weiten Mundöffnung sieht man eine grosse, dicke Oberlippe (*ol*). Der Hinterdarm (*hd*) wurde noch bedeutend länger und weiter. Während er früher (vergl. Fig. 17) allseitig von den Dotterzellen umgeben war, erscheint der Hinterdarm jetzt nur mit seinem vorderen Ende dem Dotter anliegend. Dabei wird seine vordere, an den Darmdrüsenkeim grenzende Wand dermassen dünn, dass sie in ihrer Mitte fast aufgelöst und von einem Loch durchbrochen erscheint, welches nur durch die Dotterzellen dicht geschlossen ist. Der Darmdrüsenkeim (*dz*) zeigt uns, ausser der Abnahme an Umfang, nur insofern eine Veränderung, als seine Zellen etwas kleiner als früher sind. Während er oben unmittelbar unter den, die Rücken-

fläche des Embryo bedeckenden platten Zellen liegt, steht er unten in offener weiter Communication mit der Leberhöhle, welche von dem flüssigen, im Durchschnitte homogenen Dotter erfüllt ist. Nur hinten sind die Lebersäcke (*lr*) von dem Darmdrüsenkeim, wie auch von einander abgetrennt, und ihre hinteren gespitzten Enden kommen etwas unter den Hinterdarm zu liegen. Die Leberelemente, welche als ziemlich grosse, platte, mit feinen grünlichen Körnchen gefüllte Epithelzellen erscheinen, gehen an der Stelle, wo die Leberhöhle in Communication mit dem Darmdrüsenkeim tritt, unmittelbar in die Dotterzellen des letzteren über. An der vorderen, dem Boden des Magens anliegenden Wand der Lebersäcke werden die Zellen so dünn, dass sie nur schwer wahrzunehmen sind.

Das mittlere Keimblatt zeigt auf dem Durchschnitte der Fig. 20 nur sehr beschränkte Entwicklung. Ueber der Anlage des Bauchnervensystems erscheint es nur durch wenige, entfernt von einander liegende Zellen repräsentirt. Die äussere Fläche der Lebersäcke sowohl als auch des Hinter- und Vorderdarms ist von den isolirt neben einander stehenden ovalen Zellen des mittleren Blattes überzogen, welche nur da fehlen, wo diese verschiedenen Organe mit einander und mit dem Darmdrüsenkeime in enge Berührung treten. An dem hinteren Ende der Lebersäcke beobachtet man eine Anhäufung solcher Zellen (*mb*), welche später, wie es scheint, weiter zwischen den Darmdrüsenkeim und die Lebersäcke eindringen sollen, um dort die äussere Darm- und Leberwand zu bilden. Eine noch grössere Anhäufung der ovalen Zellen des mittleren Keimblattes befindet sich an der hinteren unteren Ecke des Magens (*mb'*). Aus diesen Zellen entwickeln sich später die den Kauapparat des Magens in Bewegung setzenden Muskelbündel.

Bei dem ersten Auftreten des Hinterdarms, welcher sich als eine schlauchförmige, mit der Oeffnung nach oben gekehrte Einstülpung beinahe auf der Rückenseite des Eies bildet und das hintere Ende des Embryo bezeichnet, ist die Rückenwand des Schwanzes noch nicht zu unterscheiden (vergl. Fig. 14 und 15), denn die obere oder besser vordere Wand des Hinterdarms geht unmittelbar in die Oberfläche des Eies über. Sie kommt erst bei weiterer Entwicklung dadurch zum Vorschein, dass auf der Rückenfläche des Eies, dicht vor der Analöffnung, eine sich immer mehr vertiefende Falte (Fig 17 *rf*) entsteht, welche den Schwanz des Embryo von dem Rumpfe abtrennt. Der Schwanz also ist anfangs auf den Rücken umgebogen; indem er aber an Länge zunimmt, glättet sich die soeben erwähnte Falte nach und nach aus, und der Schwanz wird immer mehr gerade. Auf der Fig. 20 erscheint derselbe nur leicht nach oben gebogen. Zwischen der, aus einer Schicht kleiner,

platter Zellen bestehenden Rückenwand des Schwanzes, und der, noch eine bedeutende Falte zeigenden oberen Wand des Hinterdarms, entsteht eine Höhle, in welcher mehrere ovale Zellen des mittleren Keimblattes (*mt'*) zu beobachten sind.

Der Querschnitt eines ein wenig mehr entwickelten Embryo (Fig. 21) lässt uns noch manche Veränderungen sehen. So bemerken wir vor Allem, dass sich die Nervensystemanlage (*bg*) schon vollständig vom oberen Blatte abgeschieden hat und von der dünnen Hypodermis-schicht (*hp*) überdeckt ist. Die Ganglienanlage zeigt nun an ihrer unteren Fläche eine seichte longitudinale Furche, durch welche sie sich in zwei symmetrische Abschnitte theilt. Im oberen Theile der Ganglienanlage, dicht unter der Oberfläche, sieht man inmitten der Zellenmasse zwei, symmetrisch auf beide Abschnitte vertheilte Anhäufungen auffallend feinkörniger Substanz, welche immer an Umfang zunehmen und sich zuletzt mit einander verbinden (vergl. Fig. 24 *f/s*). Das Auftreten der feinkörnigen Substanz innerhalb der Ganglienanlagen, an der Stelle der künftigen Fasermasse, habe ich schon beim Flusskrebse und Palaemon nachgewiesen, und es scheint ein allen Arthropoden gemeinsamer Vorgang bei der Entwicklung des Nervensystems zu sein. Beide Lebersäcke (*lr*), welche in diesem Durchschnitte (Fig. 21) als vollständig geschlossen erscheinen, stossen in der Mitte dicht an einander, während sie oben dem Darmdrüsenkeim anliegen. Auf dem Durchschnitte (Fig. 22), welcher durch den vorderen Theil der Lebersäcke geht, erscheinen diese noch mit einander in ein ganzes verschmolzen, und nur eine, aufwärts gerichtete spitzwinkelige longitudinale Falte an der unteren Wand bezeichnet die Theilung in zwei Abschnitte. Da gleichzeitig die Seitenwände der Leber, bald nach ihrer Umbiegung nach einwärts verschwinden, so findet noch eine offene Communication zwischen der Leberhöhle und dem, die Leber oben überdeckenden Darmdrüsenkeime (*dz*) statt. In dem homogenen, flüssigen, keine Kerne enthaltenden Nahrungsdotter, welcher das Lumen der Lebersäcke ausfüllt, befinden sich auf dem Durchschnitte noch Höhlen verschiedener Grösse, denjenigen ganz ähnlich, welche wir schon im Nahrungsdotter, sowie in dem Darmdrüsenkeime gesehen haben. Manchmal erscheint das Lumen der Lebersäcke auf dem Durchschnitte leer, was besonders bei weiter entwickelten Embryonen der Fall ist.

Wenn wir die Fig. 21 mit dem Querschnitte des vorhergehenden Stadiums (Fig. 16) vergleichen, so bemerken wir, dass sich der Keimstreifen in die Breite bedeutend vergrössert hat; die Zellen des mittleren Blattes erscheinen jetzt nicht nur an der Bauchseite des Embryo, wie es früher der Fall war, sondern auch zwischen den Seitenwänden des

Embryo und den Lebersäcken verbreitet, und nur der Darmdrüsenkeim bleibt noch unmittelbar unter dem oberen Blatte liegen. An den Seitenwänden des Embryo haben schon die Zellen des oberen Blattes cylindrische Form angenommen, und nur der den Darmdrüsenkeim überziehende Theil des oberen Blattes erscheint noch aus sehr platten Zellen zusammengesetzt. — Auf beiden Seiten der Gangliananlage befindet sich eine besondere Anhäufung der Zellen des mittleren Blattes ( $\alpha$ ), welche, wie man annehmen kann, die Anlage der, bei dem reifen Oniscus hier bedeutend entwickelten und durch die Haut durchscheinenden Längsmuskelbänder bildet. Gleichfalls beobachtet man zwischen den Lebersäcken und den Seitenwänden des Körpers zwischen zerstreuten Zellen auch einen, aus rundlichen Zellen bestehenden Haufen. Welche Bedeutung dieser Zellenhaufen hat, kann ich jedoch nicht sagen.

Bei weiterer Entwicklung nimmt der Darmdrüsenkeim an Umfang mehr und mehr ab, während sich auf seine Kosten die Lebersäcke und der Darm allmählig vergrössern. Wir haben schon gesehen, dass der Hinterdarm in unmittelbare Verbindung mit dem Darmdrüsenkeime tritt, indem seine Zellen in die Dotterzellen übergehen. Wenn er sich weiter auf Kosten des Darmdrüsenkeims verlängert, so muss man diesen aus den Dotterzellen seinen Ursprung nehmenden Theil als nicht mehr dem Hinterdarme, sondern dem Mitteldarme angehörend betrachten, obschon zwischen diesem und jenem keine Grenze und kein Unterschied zu bemerken ist, was auch vom Flusskrebse und Palaemon gilt. Jedenfalls wird ein nur sehr kleiner Theil des Darmdrüsenkeims zur Bildung des kurzen Mitteldarms verbraucht, während sein grösster Theil den Lebern den Ursprung giebt.

Die Entstehung des Mitteldarms bei den Arthropoden wurde bis jetzt allgemein als ein schwierigst zu beobachtender Vorgang in der Embryologie der Arthropoden angesehen und fand keine befriedigende Erklärung. Man hatte angenommen, dass der Mitteldarm aus dem sogenannten Dottersack, einer, den gesammten Nahrungsdotter überziehenden Zellenhülle, entstehe. Woher aber und wie der Dottersack selbst seinen Ursprung nimmt, blieb ohne entscheidende Antwort. Nachdem ich beim Flusskrebse und Palaemon das eigenthümliche Verhalten der Darmdrüsenzellen zum Nahrungsdotter aufgefunden hatte, konnte ich bei den genannten Crustaceen die erste Bildung des Mitteldarmepithels Schritt für Schritt verfolgen. Dieses letztere kommt zuerst an den Lebersäcken und an der hinteren, dem Hinterdarm anliegenden Seite des Darmdrüsenkeims zum Vorschein. Beim Flusskrebse nimmt das Epithelium des Mitteldarms (nebst den Lebern) seinen Ursprung dadurch, dass die mit Kernen versehenen Protoplasmenklumpen, welche

an dem peripherischen Ende der langen pyramidalen Elemente des Darmdrüsenblattes liegen, sich durch Theilung vermehren, sich etwas von den Dotterpyramiden, welche sofort in kleine Stücke zerfallen und bald einer Auflösung unterliegen, abheben, und, sich mit einander verbindend, eine zusammenhängende Hülle ausmachen. Ganz ähnlich verläuft die Bildung des Mitteldarmepithels auch bei Palaemon, nur mit dem Unterschiede, dass im compacten Darmdrüsenkeime desselben die früher überall gleichmässig verbreiteten Kerne später dicht unter die Oberfläche zu liegen kommen. Die Bildung des Mitteldarmepithels erscheint also der des Blastoderms sehr ähnlich, worauf bereits ZADDACH bei den Phryganiden aufmerksam gemacht hatte, und es ist sehr merkwürdig dass bei der Embryonalentwicklung der Nahrungsdotter zweimal ähnliche Veränderungen erfährt, indem er bald als ein Bestandtheil der Zellen erscheint, bald sich von diesen absondert. Nach der totalen Zerklüftung ist das Ei von Palaemon in lange, conische Abschnitte getheilt, deren jeder an seinem peripherischen Ende einen mit Protoplasma umgebenen Kern einschliesst. Wenn sich die peripherische Schicht des Eies als Blastoderm von dem Dotter absondert, so verwischen sich die Grenzen der Dotterabschnitte, und der Dotter erscheint wieder überall homogen, um später, bei der vollständigen Ausbildung des Darmdrüsenkeimes, abermals in die Dotterschollen zu zerfallen. Die Absonderung der äusseren, die Kerne und Protoplasma enthaltenden Schicht von den darunter liegenden Dotterschollen giebt nun der Epithelwand des Mitteldarms den Ursprung, wie sie früher, bald nach der Furchung des Eies, dem Blastoderm den Ursprung gab, während die Dotterschollen in kleine Stücke zerfallen und einer Auflösung unterliegen. Auch beim Flusskrebse erscheint der Dotter, wie es bereits LEREBoullet angegeben hat, unmittelbar vor dem Auftreten des Blastoderms aus langen Pyramiden zusammengesetzt, welche den Furchungszellen entsprechen. Nach der Bildung des Blastoderms wird der Dotter überall homogen, ohne alle Spuren der früheren Pyramide, und später, wenn der gesammte Nahrungsdotter in die Darmdrüsenblattzellen hineingezogen wird, erscheint er wieder aus langen pyramidalen Elementen zusammengesetzt.

Kehren wir aber zu dem Embryo des Oniscus zurück. — Auf der Fig. 23 ist ein Längsschnitt des Embryo abgebildet, welcher keinen Darmdrüsenkeim mehr enthält. Man sieht, dass der Darm vollständig ausgebildet ist, mit seinem vorderen Ende schon dicht dem Magen anliegt, aber noch keine Communication mit dem letzteren zeigt. Ausserhalb der, aus den ziemlich hohen cylindrischen Zellen zusammengesetzten Epithelschicht (*ew*) lässt die Darmwand noch eine andere, aus länglichen, mit einander verbundenen Zellen gebildete äussere Hülle

(*mw*) erkennen. Im Querschnitte (Fig. 24) erscheint das Darmrohr etwas von oben nach unten abgeplattet. Von der Theilung in Mittel- und Hinterdarm kann man keine Spur finden. — Unter dem Darm liegen zwei grosse, sehr breite Lebersäcke, welche von einander schon ganz abgetrennt und nur mit dem vorderen, an den Magen angrenzenden Theile des Darmes in Verbindung stehen. Der Längsschnitt der Fig. 23, welcher etwas schief durchging, zeigt uns die Communication (*r*) der Darmhöhle mit der Höhle eines der Lebersäcke, und an dieser Communicationsstelle kann man die letzten Reste des der Auflösung unterliegenden Dotters wahrnehmen. Das Leberepithelium unterscheidet sich durch sein Aussehen scharf von demjenigen des Darms. In der Leberhöhle befindet sich noch der flüssige Dotter, während das Lumen des Darmrohres stets leer erscheint. Obschon die dicht an einander liegenden Wände des Darmrohres und des Magens sehr dünn sind, existirt doch zu dieser Zeit noch keine Communication zwischen diesem und jenem, wie ich mich bei mehreren durch den Embryo auf diesem Stadium angefertigten Schnitten überzeugen konnte. Der Magen zeigt an seiner inneren Fläche verschiedene grosse Vorsprünge, die Anlagen der Zahnplatten, und an seiner äusseren Fläche befestigen sich starke Muskelbündel, welche die Zahnplatten bewegen sollen. Auf diesen Durchschnitte (Fig. 23) ist nur ein solches Muskelbündel an der Bauchfläche des Magens zu bemerken. An der hinteren Grenze der Mundöffnung, der grossen Oberlippe gegenüber, sieht man einen jener paarigen Mundanhänge (*zg*), welche SAVIGNY als »Zunge« bezeichnet hat. — Die den einzelnen Segmenten entsprechenden Ganglienanlagen (*bg*) treten jetzt schon deutlich hervor, nur gegen den Schwanz hin verwischen sich im Durchschnitte ihre Grenzen, wahrscheinlich dadurch, dass hier der Schnitt genau nach der Mittellinie ging, wo sich die Ganglienanlagen nicht so scharf von einander abtrennen, wie es an ihren Rändern der Fall ist. Im Querschnitte (Fig. 24) zeigt uns die Anlage der Bauchnervenkette, an deren Bauchfläche sich eine deutliche longitudinale Furche vorfindet, in ihrem oberen Theile, dicht unter der Oberfläche eine, durch den der Bauchfurche entsprechenden Zellenvorsprung in zwei symmetrische Abschnitte getheilte Anhäufung der feinkörnigen Substanz, deren erstes Auftreten ich bereits auf dem vorbergehenden Stadium angedeutet habe. Bei der Betrachtung der Ganglienanlagen von der Rückenfläche (Fig. 25) bemerken wir, dass die soeben erwähnte feinkörnige Substanz fast die ganze Oberfläche derselben einnimmt und nur durch den wenig breiten Saum der Zellenmasse begrenzt ist. Während die einzelnen Ganglienanlagen sich von einander an den Rändern durch ziemlich tiefe Einschnitte abtrennen, geht die feinkörnige Sub-

stanz durch die ganze Bauchnervenketten ununterbrochen fort, indem sie sich in den Zwischenräumen der Ganglienanlagen etwas verengt und in der Mitte derselben wieder verbreitert. Gleichfalls in der Gehirnanlage treten grosse, symmetrisch liegende Anhäufungen der feinkörnigen Substanz auf, welche sich bald mit einander verbinden und sich in die, den Oesophagus umgebenden Zellenstränge fortsetzen, um mit derselben Substanz der Bauchnervenketten in Verbindung zu treten.

Es ist merkwürdig, dass der Anlage des Bauchnervensystems nur sehr wenige Zellen des mittleren Keimblattes anliegen. Auf dem Längsschnitte (Fig. 23) konnte man gewöhnlich an der Rückenseite der Bauchnervenketten, jedem der Einschnitte gegenüber, welche die einzelnen Ganglienanlagen von einander abtrennen, nur eine verlängerte Zelle wahrnehmen.

Zwischen dem Darm und der Rückenwand des Körpers findet man jetzt im hinteren Theile des Embryo schon das Herz gebildet. Es ist mir leider nicht gelungen, die erste Bildung des Herzens zu verfolgen; man muss aber annehmen, dass es aus denjenigen Zellen des mittleren Blattes seinen Ursprung nimmt, deren bedeutende Anzahl wir auf dem vorhergehenden Stadium zwischen dem Darm und der Rückenwand des Embryo, an der Stelle, wo später das Herz zum Vorschein kommt, gesehen haben. Auf dem Längsschnitte (Fig. 23) erscheint das Herz (*h*) als ein längliches Säckchen, dessen dünne Wand sich nach vorn inmitten der zerstreuten ovalen Zellen verliert. Der durch das Herz geführte Querschnitt (Fig. 24) zeigt uns, dass zwischen dem von oben nach unten abgeplatteten Herzen und dem unter ihm liegenden Darmrohre eine aus länglichen Zellen gebildete Scheidewand (*ps*) existirt, welche denjenigen Theil der Körperhöhle, wo das Herz liegt, von der Visceralhöhle abtrennt. Die Wand des Herzens erscheint aus verschmolzenen Zellen zusammengesetzt, deren Grenzen sich ganz verwischen, während die ziemlich grossen, oft mit vielen Kernkörperchen versehenen, von einander bedeutend entfernten Kerne in einer hellen Protoplasmaschicht sehr klar ins Auge treten. Gewöhnlich befinden sich in einem Querschnitte nur sehr wenige Kerne, wie es Fig. 24 zeigt, welche die genaue Copie des Präparates darstellt. Die obere Wand des Herzens liegt der Hypodermis des Rückens dicht an; an seinen Seitenwänden befestigen sich mehrere verlängerte Zellen (*hm*), welche sich später in Muskeln verwandeln.

Bei dem auf der Fig. 23 abgebildeten Embryo, ist der Schwanz nur leicht nach oben gebogen; bald aber wird er gerade und biegt sich zuletzt auf den Bauch um.

Die definitive Ausbildung der verschiedenen Organe des Oniscus-

embryo konnte ich nicht verfolgen und habe darüber nichts Neues zu sagen.

Es bleibt mir noch ein embryonales Gebilde zu besprechen, welches bis jetzt nur sehr unvollständig bekannt war.

An der Rückenfläche des Embryo von *Oniscus murarius* wurde bereits von A. DOHRN<sup>1)</sup> ein langer Strang wahrgenommen, »welcher dicht hinter dem Kopf auf dem Rücken abgeht und an die Larvenhaut sich befestigt. Und während die Larvenhaut des *Asellus*«, fährt A. DOHRN fort, »keinerlei Zellen mehr enthält, wenn sie sich als eigenes Gebilde bemerkbar macht, sind bei *On. murarius* an der Stelle, wo jener Strang, — den der frühere nach Analogien mit der Bildung der Wirbelthiere suchende Standpunct gewiss für ein Analogon des Nabelstranges erklärt hätte, — sich an die Larvenhaut breit inserirt, noch eine bedeutende Anzahl solcher Zellen zu erkennen«. Man kann sich aber leicht überzeugen, dass mit jenem Strange eine, aus einer Schicht der sehr platten dem Pflasterepithel ähnlichen Zellen gebildete Haut in Verbindung steht. Um diese Zellenhaut klar zu sehen, muss man nur das frische Ei auf einige Zeit in verdünnte Chromsäurelösung oder in schwachen Alkohol legen; dann hebt sie sich von dem Eie ab und ihre Elemente treten klar ins Auge. Auf der Fig. 49 ist diese Haut, schon wenn sie als vollständig ausgebildet erscheint, dargestellt. Wir bemerken vor Allem, dass sie dicht unterhalb der Larvenhaut oder besser der Dotterhaut (denn die erstere ist zu dieser Zeit nicht zu unterscheiden) liegt und die Gestalt eines breiten, das mittlere Drittel der Oberfläche der letzteren einnehmenden queren Gürtels hat, welcher aber auf der Bauchfläche unterbrochen ist, so dass er nicht das ganze Ei umgiebt, sondern nur die Rückenfläche und theilweise die Seiten des Embryo bedeckt. Der vordere und der hintere Rand dieser Zellenhaut scheinen beinahe geradlinig zu sein; ihre Seitenränder sind abgerundet. Die Elemente, aus welchen sie zusammengesetzt ist, erweisen sich als platte, polygonale Zellen mit hellem, nur wenige Körnchen enthaltendem Protoplasma und mit einem linsenförmigen Kern, in dessen Innerem noch ein Kernkörperchen zu unterscheiden ist. An den etwas verdickten Rändern haftet die Zellenhaut an der inneren Oberfläche der Dotterhaut mehr als in der Mitte, wo sie sich manchmal von der letzteren ablöst, und ihre Zellen erscheinen dort etwas auseinandergezogen.

Die Bildung der Zellenhaut beginnt bald nach dem Auftreten des Keimstreifens, gleichzeitig mit dem Erscheinen der ersten Organe des

1) Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus*. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVII, 276.

Embryo, und verläuft von den Rändern, welche sich zuerst von dem Eie abtrennen, allmählig gegen die Mitte hin, wo die Zellenhaut durch den oben erwähnten Strang noch lange mit dem Embryo in Verbindung bleibt. Auf dem Längsschnitte der Fig. 14 kann man die erste Absonderung der Ränder der Zellenhaut von der Rückenfläche des Embryo bemerken. Wir sehen hier, dass an der Stelle, wo die Larvenhaut (*lh*) sich von dem Keimstreifen abzuheben beginnt, an der inneren Oberfläche derselben einige kleine Zellen (*zh*) haften bleiben, welche andererseits in die, den Rücken des Embryo bedeckenden Zellen unmittelbar übergehen und den Rändern der sich bildenden Zellenhaut entsprechen. Diese an dem vorderen und hinteren Ende des Embryo sich von der Rückenfläche absondernden Ränder der Zellhaut erinnern sehr an die Kopf- und Schwanzfalte der sich bildenden Embryonalhüllen der Insecten, sie erscheinen aber nur aus einer einzigen Schichte von Zellen zusammengesetzt und bilden keine Duplicatur.

Die in ihrer ganzen Ausdehnung gleichzeitig auftretenden Ränder der Zellhaut umfassen heinahe denjenigen Theil der Oberfläche des Eies, welcher ausserhalb des Keimstreifens liegt und nur von den platten Zellen des Blastoderms bedeckt ist. Auf der Fig. 12 sind diese Ränder (*zhr*) bezeichnet; der hintere Rand liegt der Analöffnung gegenüber (vergl. auch Fig. 11).

Die Abtrennung der Zellenhaut von dem Embryo geht dann schnell von der Peripherie gegen die Mitte vor sich, wo jene in der mittleren Querlinie noch lange mit dem Rücken des Embryo durch eine niedrige senkrechte Wand verbunden bleibt, welche bei der Betrachtung des Embryo im Profil (Fig. 14) als ein kurzer, dicker, conischer Anhang (*str*) auf dem Rücken desselben erscheint. Wenn man den Embryo von der Bauchfläche betrachtet, so erscheint er auf beiden Seiten des Rückens mit der Zellhaut verbunden. Die Verbindungslinie der senkrechten Wand mit der Zellhaut tritt als ein schmaler dunkler Streifen an der Oberfläche der letzteren auf, welcher auch später bemerkbar bleibt, wenn die senkrechte Wand, indem sie allmählig an Breite abnimmt, sich in einen anfangs kurzen und dicken, später langen Strang verwandelt.

Es ist sehr schwer das Verhältniss der Zellenhaut zu dem Embryo auf Durchschnitten zur Ansicht zu bekommen, denn sie reisst beim Durchschneiden heinahe immer los. Mir aber ist es gelungen, einige Schnittpräparate anzufertigen, welche die Zellenhaut in Verbindung mit dem Embryo sehen lassen. Ein solcher Durchschnitt ist auf der Fig. 15 abgebildet. Wir beobachten hier auf dem Rücken des Embryo, gleich vor der Analöffnung, eine hügelartige Anhäufung (*str*) von

verhältnissmässig grossen ovalen oder rundlichen Zellen, welche oben in das Pflasterepithel der Zellenhaut (*zh*) übergehen. Dabei zeichnen sich jene zwei Zellen des letzteren, welche auf dem Durchschnitte mit der oben erwähnten Zellenanhäufung in Verbindung stehen, durch ihren etwas grösseren Umfang aus.

Bei weiterer Entwicklung nimmt der, die Zellenhaut mit dem Embryo verbindende Strang an Dicke ab und wird dabei immer länger, wie man dies auf Fig. 47 und 48 sehen kann. Später reisst derselbe von der Zellenhaut los und bleibt noch eine Zeit lang auf dem Rücken des Embryo in Form eines spitzwinkligen Vorsprungs bemerkbar (Fig. 49 *str*). Die Zellenhaut verbleibt im Laufe der Entwicklung in ihrem unveränderten Zustande beinahe bis zum Austritte des Embryo aus dem Eie.

Nach Allem, was ich über die Bildung und die Eigenschaften der Zellenhaut des Oniscusembryo gesagt habe, ist es klar, dass man sie als eine nicht ganz ausgebildete, unvollständige Embryonalhülle betrachten muss. Andererseits wird kaum Jemand daran zweifeln, dass sie mit den verschiedenen Gebilden, welche bei der Embryonalentwicklung auf dem Rücken des Embryo mancher Crustaceen auftreten, zu parallelisiren sei. Die blattförmigen Anhänge des Asellus-Embryo und das kugelförmige Organ an der Rückenseite der Amphipoden-Embryonen sind aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Embryonalhülle des Oniscus-Embryo homolog. FRITZ MÜLLER giebt an, dass die Rückenfläche von *Ligia* kurz hinter dem Kopfe mit der Larvenhaut verwachsen sei, was Anlass zu der Vermuthung giebt, dass auch hier Etwas, der Embryonalhülle des Oniscus ähnliches existire. Es bleibt nachfolgenden Untersuchungen zu entscheiden vorbehalten, ob die Thatsache der Existenz der Embryonalhülle bei Oniscus allein stehe, oder ob auch bei anderen Crustaceen ähnliche Gebilde vorkommen.

---

## Erklärung der Tafeln XXI—XXII.

Alle Durchschnitte sind bei der Vergrößerung des Ocul. Nr. 3 und Syst. Nr. 4 HARTNACK'schen Mikroskops gezeichnet; die übrigen Abbildungen beim Ocul. Nr. 2 und Syst. Nr. 4.

### Taf. XXI.

Fig. 1. Ein Ei, in welchem sich schon der Bildungsdotter von dem Nahrungsdotter abgesondert hat.

*ch*, Chorion,

*dh*, Dotterhaut,

*bah*, Haufen des Bildungsdotters.

Fig. 2. Ein Ei mit der kleinen Furchungsscheibe (*fsch*).

*ch* und *dh* auf dieser und den folgenden Figuren wie in der Fig. 1.

Fig. 3. Ein Durchschnitt durch ein solches Ei.

Fig. 4. Ein Ei, dessen Furchungsscheibe (*fsch*) schon die ersten Spuren des Keimhügels zeigt.

Fig. 5. Ein durch die Furchungsscheibe eines solchen Eies geführter Durchschnitt.

*kh*, Zellen des Keimhügels,

*a*, eine kleine obere Zelle, welche dem Keimhügel anliegt.

Fig. 6. Ein Ei mit der, schon die Hälfte seiner Oberfläche bedeckenden Furchungsscheibe.

Fig. 7. Ein Durchschnitt durch ein solches Ei. Der Keimhügel (*kh*) hat sich bedeutend vergrößert.

Fig. 8. Ein Durchschnitt durch ein etwas mehr entwickeltes Ei. Man bemerkt die erste Differenzirung der Zellen des Keimhügels.

*mz*, die dem mittleren Keimblatte den Ursprung gebenden Zellen,

*dz*, die im Dotter liegenden Zellen, welche später den Darmdrüsenkeim bilden.

Fig. 9. Ein Ei mit eben auftretendem Keimstreifen (*kstr*).

*pr*, cumulus primitivus.

Fig. 10. Ein Längsschnitt durch ein solches Ei.

*ob*, oberes,

*mt*, mittleres Keimblatt,

*dz*, Darmdrüsenblatt oder Dotterzellen,

*dzn*, Dotterzellennester,

*pr*, cumulus primitivus.

- Fig. 11. Ein Längsschnitt durch den Embryo, welcher schon die ersten Spuren der Extremitätenanlagen sehen lässt.
- an*, Anus,  
*lh*, Larvenhaut,  
*zh*, Zellenhaut,  
*ob*, *ml*, *dz*, auf dieser und den folgenden Figuren wie in Fig. 10.
- Fig. 12. Ein Ei mit einem bereits mit Extremitätenanlagen versehenen Embryo. In dieser Figur, wie auch in den nachfolgenden, ist nur die Dotterhaut gezeichnet.
- zhr*, Ränder der Zellenhaut (*zh*),  
*an*, Anus.
- Fig. 13. Ein Querschnitt durch einen etwas jüngeren Embryo.
- p*, Extremitätenanlagen,  
*lr*, Leberanlagen,  
*ob*, *ml*, *dz*, wie in der Fig. 10.
- Taf. XXII.
- Fig. 14. Ein Embryo, welcher schon die Leberanlagen (*lr*) von aussen sehen lässt. *str*, der die Zellenhaut (*zh*) mit dem Embryo verbindende Strang, *zhr*, wie in der Fig. 12.
- Fig. 15. Ein Längsschnitt durch einen Embryo desselben Stadiums.
- vd*, Vorderdarm,  
*hd*, Hinterdarm,  
*ga*, Gehirnanlage,  
*bna*, Anlage der Bauchnervenkette,  
*zh*, Zellenhaut,  
*str*, der dieselbe mit dem Embryo verbindende Strang,  
*ml* und *dz*, wie oben.
- Fig. 16. Ein Querschnitt durch den vorderen Theil eines solchen Embryo. Bezeichnung wie in der vorigen Figur.
- Fig. 17. Ein Längsschnitt durch einen etwas älteren Embryo.
- rf*, Rückenfalte,  
*lr'*, Verbindungsstelle beider Leberanlagen,  
*str* und *hd* wie in der Fig. 15.
- Fig. 18. Ein noch mehr entwickelter Embryo mit dem langen Strang (*str*).
- zh*, Zellenhaut,  
*lr*, Leberanlage.
- Fig. 19. Ein Embryo, welcher auf dem Rücken nur einen kleinen spitzigen Hügel (*str*), den Rest des früheren Stranges, sehen lässt. In dieser Figur sind auch die Elemente der Zellenhaut (*zh*) und die Grenzen der Leberanlagen (*lr*) abgebildet.
- Fig. 20. Ein Längsschnitt durch einen Embryo desselben Stadiums.
- ol*, Oberlippe,  
*zp*, Anlagen der Zahnplatten des Magens,  
*bg*, Bauchganglienanlagen,  
*mt'*, die an der Stelle des künftigen Herzens liegenden Zellen des mittleren Keimblattes,  
*mb*, Anlage der äusseren Darm- und Leberwand (?).

*mb'*, Anlage der Muskelbündel des Kauapparates.

*ga*, *hd* und *dz* wie in der Fig. 15.

Fig. 24. Ein Querschnitt durch den mittleren Theil eines etwas mehr entwickelten Embryo.

*hp*, Hypodermissschicht,

*bg*, Ganglienanlage,

*α*, Anlagen der künftigen Längsmuskelbänder,

*lr*, Lebersäcke,

Fig. 22. Ein Querschnitt durch den vorderen Theil der Lebersäcke desselben Embryo, wo dieselben (*lr*) noch mit einander und mit dem Darmdrüsenkeime (*dz*) verbunden sind.

Fig. 23. Ein Längsschnitt durch einen Embryo, welcher keinen Darmdrüsenkeim mehr enthält.

*ew*, Epithelwand,

*mw*, Muskelwand des Darmes,

*r*, Communicationsstelle zwischen dem Darm und einem der Lebersäcke (*lr*),

*zp*, Zahnplatten des Magens,

*ol*, Oberlippe,

*zg*, Zunge (Savigny),

*h*, Herz,

*hp*, Hypodermissschicht,

*bg*, Bauchganglien.

*ga*, Gehirnanlage.

Fig. 24. Ein durch den hinteren Theil eines solchen Embryo geführter Querschnitt.

*h*, Herz,

*hm*, Herzmuskeln,

*ps*, Scheidewand zwischen dem Herzen und dem Darm,

*fs*, feinkörnige Substanz der Ganglienanlage (*bg*),

*rh*, Hypodermissschicht des Rückens.

*lr*, *ew* und *mw* wie in der Fig. 23.

Fig. 25. Ein Theil der Bauchnervenketten, von der Rückenseite betrachtet.

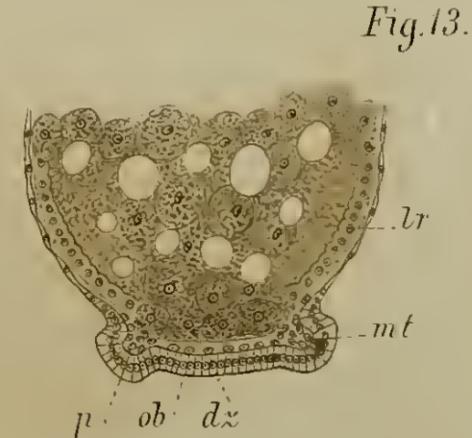
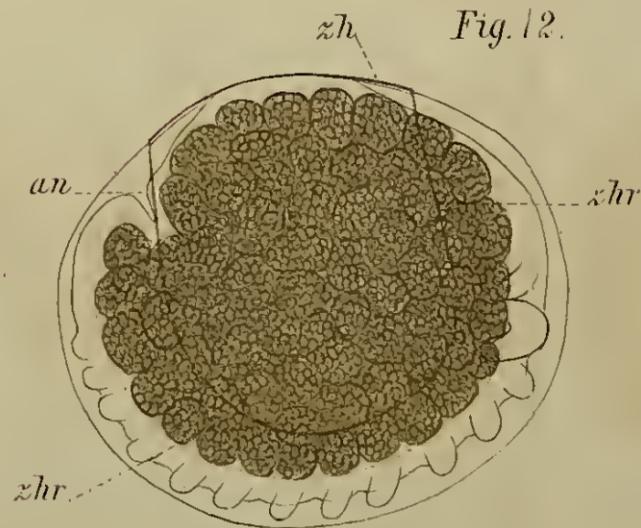
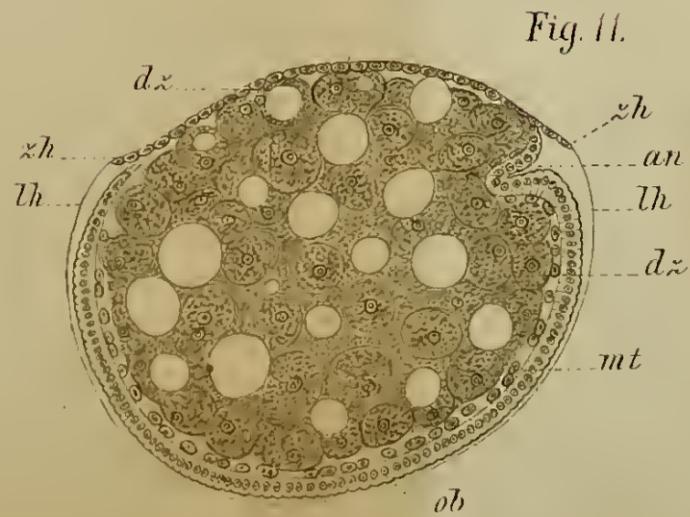
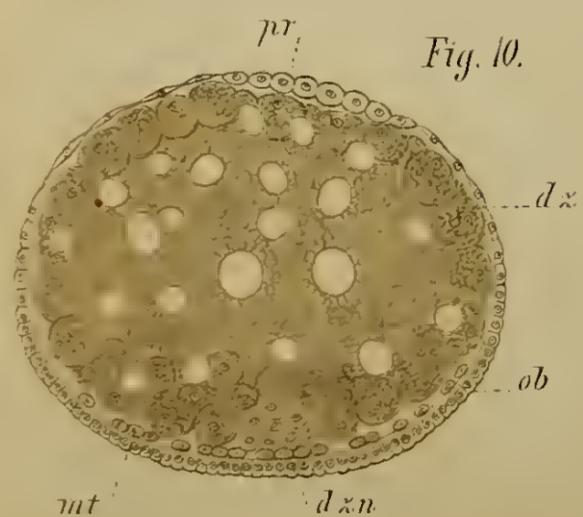
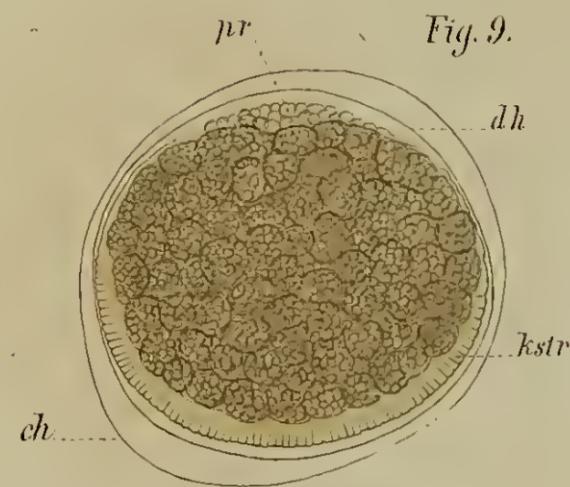
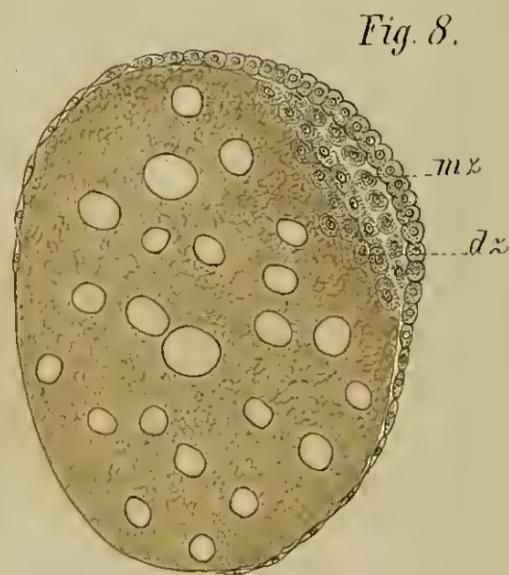
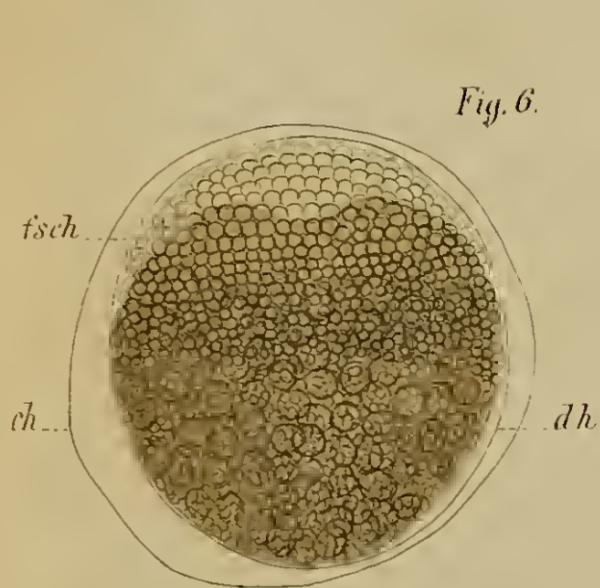
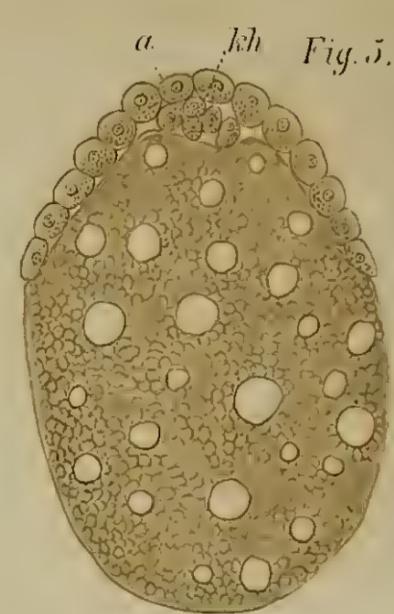
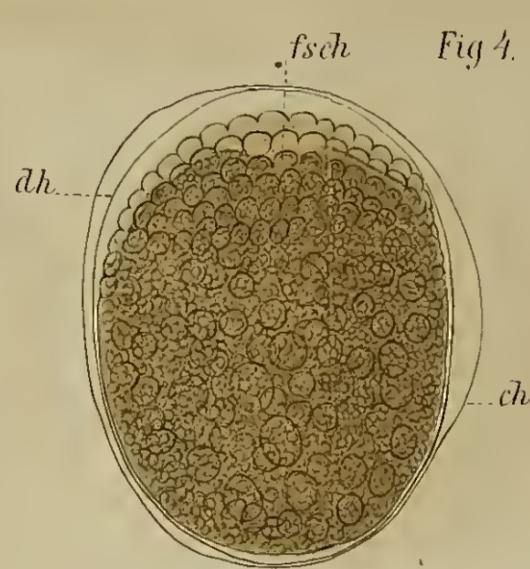
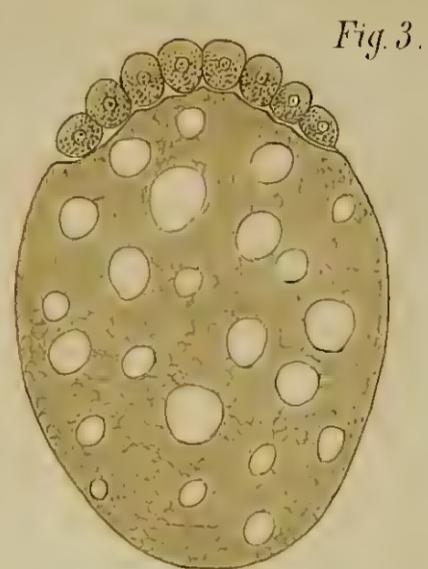
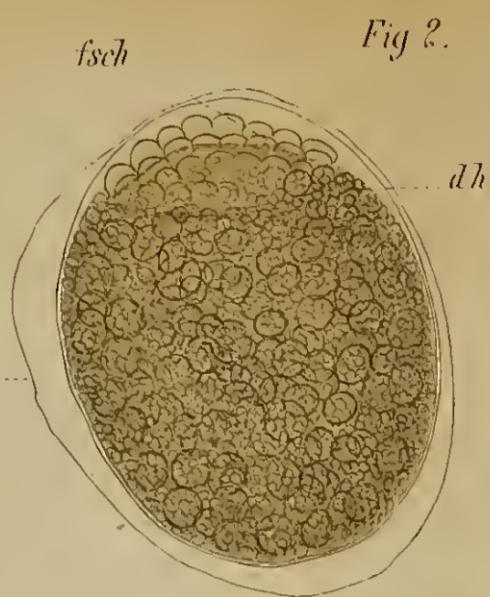
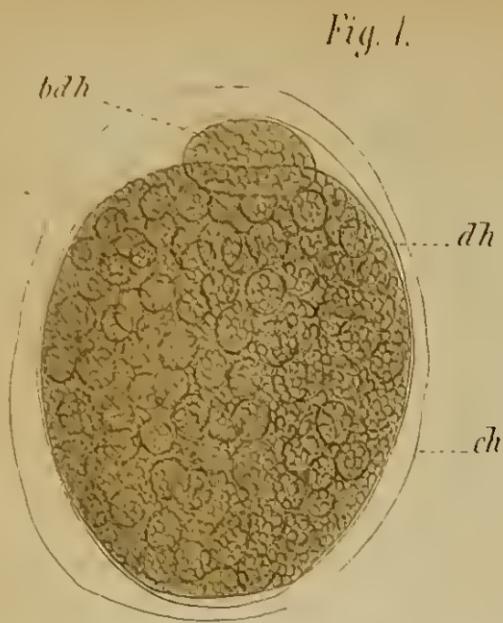


Fig.

Fig.

Fig.

Fig.

Fig.

Fig.

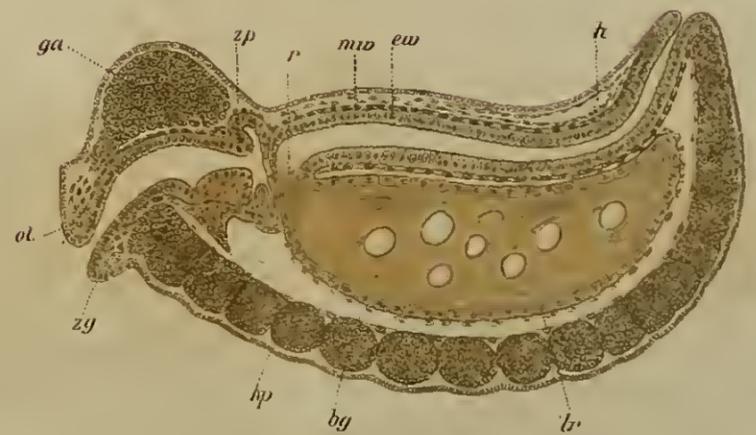
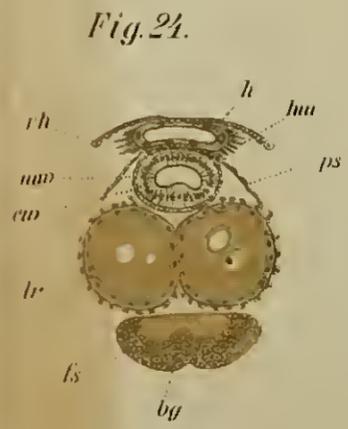
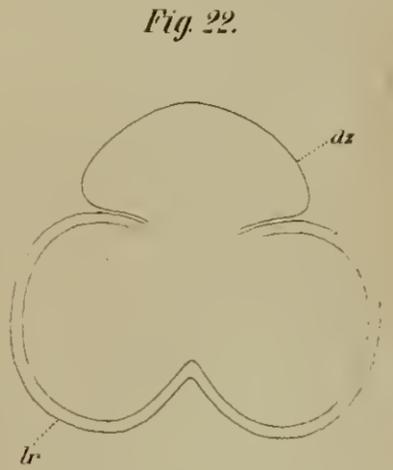
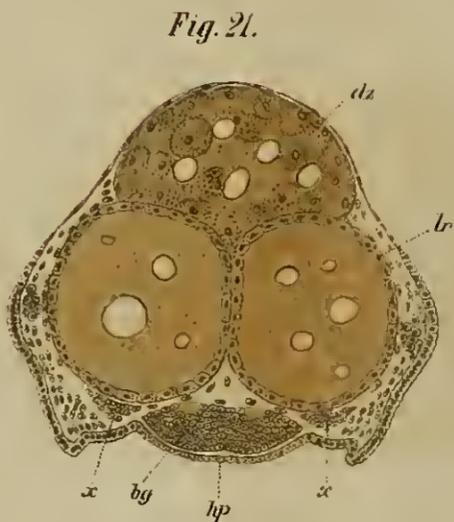
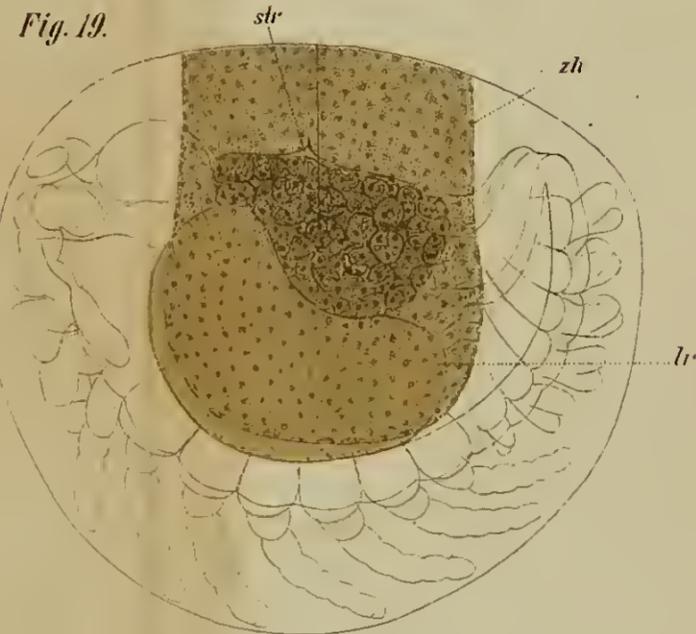
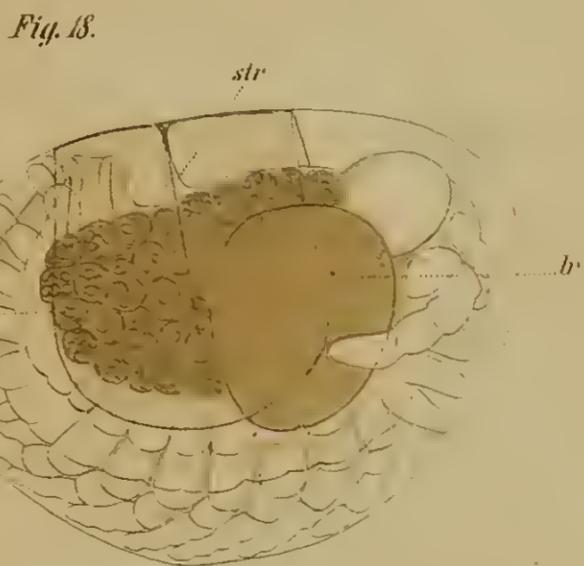
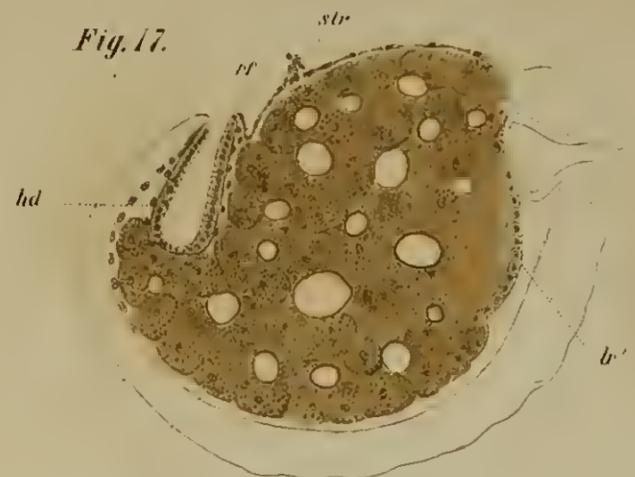
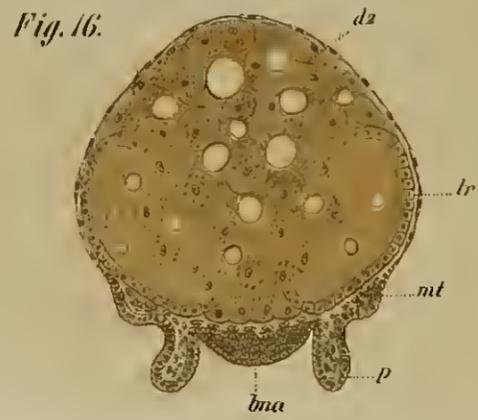
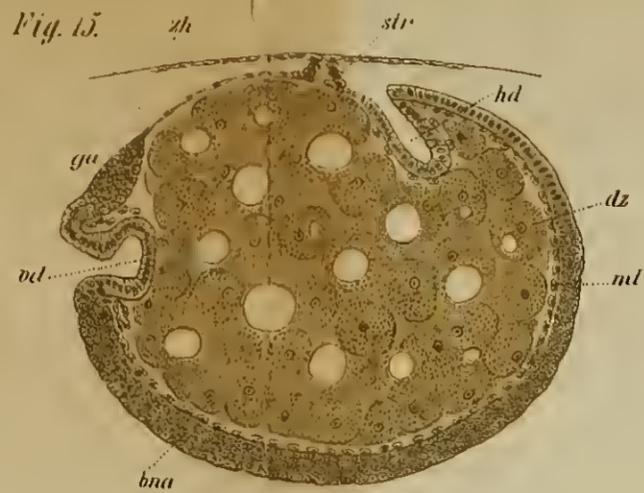
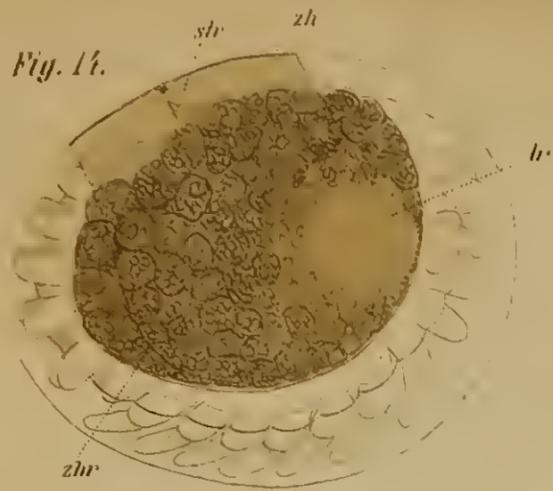
Fig.

Fig.

Fig. 4

Fig.

Fig.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Bobretzky N.

Artikel/Article: [Zur Embryologie des Oniscus murarius. 179-203](#)