

Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebsses.

Von

Heinrich Reichenbach aus Frankfurt a. M.

Mit Tafel X—XII.

Einleitung.

Ueber die Entwicklungsgeschichte unseres Flusskrebsses existiren drei vorzügliche Arbeiten. Die älteste stammt von RATHKE, der in seinen »Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebsses, Leipzig 1829«, eine klare, für die damalige Technik bewundernswerthe Darstellung der hauptsächlich von aussen wahrnehmbaren Entwicklungsvorgänge gab. Auch LEREBoullet's »Recherches d'Embryologie comparée sur le developpement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse, Paris 1862«, vermehrten unsere Kenntnissse über diesen Gegenstand sehr wesentlich.

In der allerneusten Zeit endlich veröffentlichte BOBRETZKY eine ausgezeichnete und umfassende, mittelst der Schnittmethode angestellte Untersuchung der Embryonalentwicklung des Flusskrebsses, welche in den »Aufzeichnungen der Gesellschaft der Naturforscher zu Kiew 1873«, in russischer Sprache geschrieben, erschien.

Durch die schönen Untersuchungen meines Freundes und Studien-genossen B. HATSCHKE aus Linz über die Entwicklung der Lepidopteren angeregt, machte ich es mir zur Aufgabe, die von demselben zu Tage geförderten Resultate auch am Flusskrebsse zu constatiren. Dabei gelangte ich theilweise zu von den Angaben der drei oben genannten Forscher abweichenden Ergebnissen, welche in vorliegender Abhandlung zum Theil veröffentlicht werden.

Zunächst ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Professor LEUCKART zu Leipzig, auf dessen Laboratorium diese Unter-

suchungen angestellt wurden, für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir stets und in jeder Weise zu Theil werden liess, meinen Dank auszusprechen.

Methode der Behandlung.

Die Eier bezog ich theils vom Leipziger Fischmarkt, theils aus einem Teiche in der Nähe Leipzigs, dem sogenannten Schimmelsteiche. Aus der erstgenannten Quelle das Material zu beziehen, unterliess ich sehr bald, da ich merkte, dass nach der Herausnahme aus dem frischen Wasser die Eier sehr schnell Rückbildungsprocesse eingehen. Ausserdem standen die Eier aus dem genannten Teiche stets alle auf gleichen Entwicklungsstufe, so dass es leicht war, durch successives Sammeln eine continuirliche Reihe von Entwicklungsstadien zu erlangen.

Die Embryonen wurden theils frisch und theils gehärtet untersucht, und zwar wurden in letzterem Falle entweder Flächenpräparate oder continuirliche Schnittreihen angefertigt.

Der Untersuchung im frischen Zustande ist das Chorion wegen seiner Undurchsichtigkeit und Sprödigkeit ein grosses Hinderniss. Beim Oeffnen desselben zerfliesst gewöhnlich der Embryo und man erlangt im günstigsten Falle höchstens einzelne Stücke desselben.

Weit bessere Resultate erzielte ich durch das Studium gehärteter Embryonen.

Um gute Flächenpräparate zu erhalten, hat sich folgende Methode als vorthailhaft erwiesen:

Man erwärmt die Eier, sobald sie von dem Krebse weggenommen sind — was nicht lange aufgeschoben werden darf — in einem Glasballon mit ziemlich vielem Wasser vorsichtig und allmähig bis auf etwa 80° C. Der Nahrungsdotter coagulirt dadurch und die embryonalen Gewebe erlangen eine stärkere Consistenz. Nach dem Erkalten lässt sich das Chorion leicht entfernen. Der Raum zwischen dem Letzteren und dem Embryo ist nämlich mit Flüssigkeit so prall angefüllt, dass nach einem vorsichtigen Einschnitt mit scharfem Messer das Chorion eine grosse Strecke weit aufspringt und dann mittelst Nadeln unter Wasser leicht weggenommen werden kann.

Die anfangs vorhandene äusserst zarte Haut, welche dem Embryo aufliegt, kann leicht entfernt werden. Später nach der Naupliusperiode findet sich aber um den Embryo eine Hülle, welche nur mit Mühe abgelöst werden kann.

Mit sehr scharfem, etwas (mit starkem Alkohol) angefeuchtetem Messer wird nun die Embryonalanlage möglichst flach abgehoben und etwa eine halbe Stunde lang in Picrocarmin (nach der RANVIER'schen

Vorschrift dargestellt) gebracht. Nach dem Abspülen mit Wasser und dem Ausziehen des Letzteren mit Alkohol wird mittelst Nelkenöls aufgehellt; der Embryo wird dann vorsichtig abgetrocknet und nun in Canadabalsam, aus welchem man durch Erwärmen fast alle ätherischen Oele ausgetrieben hat und der in Chloroform wiederum gelöst wurde, eingebettet. Das in späteren Stadien der Bauchseite anliegende Abdomen kann mittelst Nadeln vor der Tinction vorsichtig nach hinten zurückgeschlagen werden.

Die auf diese Weise gewonnenen Flächenpräparate, welche eine schöne Kernfärbung zeigen, können bei auffallendem und bei durchfallendem Lichte studirt werden und ermöglichen eine genaue Untersuchung der von aussen wahrnehmbaren Formverhältnisse. Die Zeichnungen Fig. 3—8 sind nach solchen Präparaten bei durchfallendem Lichte mittelst der Camera lucida entworfen worden.

Indessen muss bemerkt werden, dass spätere Entwicklungsstadien diese Behandlungsweise nicht mehr zulassen.

Behufs vollständiger Erhärtung wurden die Eier nach dem Erwärmen ungeschält auf 24 Stunden in eine wässrige Lösung von doppelt chromsaurem Kalium (4—2%) oder von Chromsäure (0,5%) gelegt; alsdann wurde durch 24—48 stündiges Einlegen der Eier in sehr viel Wasser, welches man öfters zu erneuern hat, das chromsaure Kalium oder die Chromsäure möglichst ausgezogen; nunmehr kamen dieselben auf 24 Stunden in schwachen und auf weitere 24 Stunden in absoluten Alkohol, worauf sie genügend erhärtet waren.

Das Schälen wurde erst unmittelbar vor dem Schneiden vorgenommen, weil das Chorion die zarten Embryonen vor Verletzungen schützt; für die zur Erhärtung angewandten Flüssigkeiten ist das Chorion vollständig durchgängig. Die Art und Weise des Schälens ist dieselbe, wie oben angegeben.

Die Schnitte wurden theils aus freier Hand, theils aber, und zwar mit grossem Vortheil, mittelst des LEISER'schen Mikrotoms hergestellt. Im ersten Falle wurde die zu untersuchende Embryonalanlage vom Ei vorsichtig abgeschnitten und unmittelbar aus absolutem Alkohol, den man erst etwas verdunsten lässt, in eine Mischung von Wachs und Oel von etwa derselben Consistenz, wie der Embryo, eingebettet. Die Schnitte wurden unmittelbar nach dem Schneiden auf dem Objectträger mit saurem Carmin gefärbt. Nach dem Auswaschen wurde das Wasser mit Alkohol ausgezogen, mit Terpentinöl das Wachs gelöst, mit Nelkenöl aufgehellt und der Schnitt in Canadabalsam, der auf die oben erwähnte Weise dargestellt ist, eingebettet.

Bei dem Schneiden mittelst des Mikrotoms wandte ich stets Paraffin als Einbettungsmasse an; es müssen in diesem Falle die Embryonen vor dem Einbetten in toto gefärbt werden¹⁾. Am besten gelingt dies durch längeres Einlegen (bis zu drei Tagen) in ein Uhrschälchen mit Wasser, dem 4—5 Tropfen BRALE'sches Carmin zugesetzt wurden oder auch durch Einlegen in starkes saures Carmin.

Nachdem die gefärbten Embryonen mit Wasser abgespült sind, kommen sie auf einige Zeit in eine grössere Menge von absolutem Alkohol. Frühe Entwicklungsstadien (bis zur Anlage der Gehfüsse) kann man nach dem Aufhellen in Nelkenöl, welches man vorsichtig abtrocknet, in Paraffin einbetten. Bei späteren Stadien thut man besser die Embryonen aus dem absoluten Alkohol in Terpentinöl zu legen und nach vollständiger Durchtränkung auf 15—20 Minuten in eine bis zum Flüssigwerden erwärmte Mischung von Paraffin und Terpentinöl zu bringen. Diese Mischung muss nach dem Erkalten etwa die Consistenz gewöhnlicher Butter haben. Nunmehr erfolgt die Einbettung in heisses Paraffin. Auch hier ist es gut, die Objecte, bevor man sie einbettet, eine Zeit lang in dem mässig erwärmten Paraffin liegen zu lassen.

Die den Schnitten anhaftende Einbettungsmasse wurde auf dem Objectträger mit Benzin gelöst, worauf die Schnitte in Canadabalsam eingeschlossen wurden. Schnitte späterer Stadien zerfallen leicht beim Zusatz von Balsam. Dem kann vorgebeugt werden, indem man nach dem Lösen mittelst Benzins das Deckgläschen auflegt und kurz vor dem völligen Verdunsten des Lösungsmittels den äusserst verdünnten Balsam von zwei Seiten zugleich zufließen lässt. Dabei sich bildende Luftblasen verschwinden bald von selbst.

Auch bei Anwendung des Mikrotoms muss man zur Herstellung sehr feiner Schnitte (bis zu $1/70$ Mm.) den zu untersuchenden Theil vom Embryo mit scharfem Messer abschneiden, da wegen der ungleichen Härtegrade verschiedener Regionen des Embryos das Zerlegen des ganzen Objectes auf unüberwindliche Schwierigkeiten stösst.

Bemerkungen über die Beschaffenheit des Nahrungsdotters und des Blastoderms.

Da die ersten Eier, deren ich habhaft werden konnte, bereits die von LEREBoullet beschriebenen Dotterpyramiden zeigten, so konnte ich über Furchung und über Entstehung des Blastoderms keine Untersuchungen anstellen. Was ich an den mir vorliegenden jüngsten Eiern beobachtete, ist Folgendes:

1) Das Schalen geschieht vor dem Färben.

Ausser der zur Anheftung an die Schwanzfüsse des Weibchens dienenden Membran hatten dieselben noch zwei Hüllen: Das zähe, meist etwas gelbliche und keinerlei Structurverhältnisse zeigende Chorion und eine zarte, dem Ei ganz dicht anliegende Hülle, welche entweder die Dotterhaut ist oder als die durch VAN BENEDEN und BESSELS¹⁾ bekannt gewordene Blastodermhaut zu deuten sein dürfte. Der Raum zwischen Chorion und dieser Haut ist von einer eiweissartigen Flüssigkeit prall erfüllt. Nach dem Erhärten bemerkt man in derselben eine coagulirte, feinkörnige Substanz.

Beim Oeffnen des Eies fliesst der gesammte Inhalt aus, die Dotterpyramiden bleiben nicht in Zusammenhang. Man unterscheidet deutlich das feinkörnige Protoplasma (Bildungsdotter) und das aus dreierlei verschiedenen Elementen zusammengesetzte Deutoplasma (Nahrungsdotter).

Diese Elemente des Deutoplasmas sind folgende:

1) Zahlreiche stark lichtbrechende Kugeln (40—50 μ Durchm.), welche jedenfalls fettiger Natur sind, da sie sich durch die bei oben erwähnten Behandlungsweise in Anwendung kommenden Reagentien (Alkohol, Terpentinöl oder Nelkenöl) lösen. Sie erscheinen auf den Schnitten als runde Löcher (Siehe Taf. XI und XII).

2) Eine äusserst feinkörnige, nach dem Erhärten homogene und mit Carmin sich färbende Substanz, welche viele Pigmentkörner eingelagert enthält und je nach verschiedenen Entwicklungsstadien verschiedene Formverhältnisse zeigt. So bildet diese Substanz kurz vor Beendigung der Blastodermbildung pyramidenförmige Stücke, welche überall von den sub 1 erwähnten fettigen Dotterelementen durchsetzt sind; kurz nach der Ausbildung des Blastoderms zerfallen diese Pyramiden in kuglige Ballen von verschiedenem Durchmesser; diese werden von den nunmehr sich entwickelnden Entodermzellen allmählig aufgenommen und bilden später innerhalb dieser Letzteren abermals pyramidenförmige Massen, welche man noch in den bereits ausgeschlüpften Thieren im Zerfall begriffen antrifft.

3) Ausser diesen beiden Bestandtheilen finden sich noch in geringerer Menge kuglige Elemente von verschiedener Grösse im Nahrungsdotter vor; sie bestehen aus einer protoplasmatischen Substanz und führen zahlreiche Körnchen und vacuolenartige Gebilde. Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 22 μ . Diese Deutoplasmabestandtheile haben einige Aehnlichkeit mit den weissen Dotterelementen beim Huhne; sie unterscheiden sich von diesen durch ihre bedeutendere Grösse. Aus diesem

1) Siehe Literaturverzeichniss 6.

Grunde bezeichne ich dieselben in der Folge der Kürze wegen als weisse Dotterelemente, ohne etwas Weiteres als diese Aehnlichkeit damit ausdrücken zu wollen. Auf den Abbildungen der Schnitte sind sie mit *WD* bezeichnet.

Die Eier dieses Stadiums, welche also die LEREBoullet'schen Pyramiden bereits enthalten, lassen von der Fläche und bei auffallendem Lichte gesehen, polygonale, meist sechseckige, unter einander zusammenhängende Gebilde erkennen, in deren Mitte ein rundlicher dunkler Fleck, umgeben von einem weisslichen Hofe, bemerkbar ist und an deren Umfange ebenfalls weissliche Substanz sich vorfindet. Beim vorsichtigen Oeffnen des Eies und langsamen Ausfliessenlassen bleiben diese Gebilde zum Theil in Zusammenhang und gestatten nun eine Untersuchung bei durchfallendem Lichte und mit starken Vergrösserungen (Fig. 4). Zwischen den ziemlich scharfen Contouren lassen sich Zwischenräume erkennen; der Durchmesser beträgt $170\ \mu$; ungefähr in der Mitte liegt das rundliche, keine scharfen Contouren besitzende Gebilde (*ZK*), welches bei auffallendem Lichte dunkel erscheint. Es misst im Durchmesser etwa $4,18\ \mu$. Wegen seiner hellen Beschaffenheit lässt es bei auffallendem Lichte das dunkel pigmentirte Deutoplasma durchscheinen. In Carmin färbt sich dieses Gebilde intensiv roth und documentirt sich durch sein ganzes Verhalten als Zellkern. Der oben erwähnte, diesen Kern umgebende weissliche Hof ergibt sich jetzt als eine Protoplasmaanhäufung; ebenso findet sich Protoplasma im Umfange stärker angesammelt. In dem von diesen beiden Protoplasmaanhäufungen begrenzten Raume bemerkt man zahlreiche fettige Dotterelemente.

In dem ausgeflossenen Inhalt des Eies beobachtet man noch ein eigenthümliches Gebilde (Fig. 2 C), welches sich auch in späteren Stadien, wo bereits die Gastrula in der Entstehung begriffen ist, vorfindet. Es ist dies ein kugliges Bläschen von $208\ \mu$ Durchmesser, mit scharfen Contouren, in dessen Innerem zahlreiche vacuolenartige Gebilde und fettige Dotterelemente sich vorfinden. Stets ist es von einer hofartigen Protoplasmaansammlung umgeben. Ueber seine Bedeutung konnte ich mir kein Urtheil bilden, aber ich glaube, dass es dem von einigen Forschern beschriebenen Dotterkern in den Eiern gewisser Arachniden homolog ist, von dem aber auch noch nichts weiter bekannt ist, als was LEUCKART in seinem Artikel »Zeugung« (WAGNER's Handwörterbuch der Physiol. Bd. IV, pag. 804) darüber mittheilt.

Feine Schnitte durch die Mitte gehärteter Eier geben wichtige Aufschlüsse über dieses Entwicklungsstadium. Fig. 2 stellt ein Segment eines solchen Schnittes dar.

Zunächst ergibt sich, dass das oben beschriebene Gebilde (Dotterkern?) im Centrum des Eies liegt (C).

Die Dotterpyramiden erscheinen im Längsschnitt; das Undeutlichwerden der seitlichen Contouren derselben in der Nähe der Basis bringt auf die Vermuthung, dass sie hier bereits in Zerfall begriffen seien. An der Basis der im Querschnitt beinahe regelmässig sechseckigen Pyramiden ist feinkörniges Protoplasma, untermischt mit Fetttropfchen und weissen Dotterelementen, angehäuft; in diesen Anhäufungen, welche, von der Fläche gesehen, schon geschildert wurden (Fig. 4), liegt der hier elliptisch erscheinende Kern (ZK). Die Deutoplasmapyramiden ragen mit ihren Spitzen in das um das centrale Bläschen angehäuften Protoplasma und sind auch an ihren Seiten mit einer feinen Schicht Protoplasma umgeben. An einzelnen Stellen des Schnittes in Fig. 2 ist dies auch deutlich wahrzunehmen, und auf Querschnitten erscheinen die Ränder der Pyramidendurchschnitte bei vorsichtiger Tinction stets intensiver gefärbt, — ein Umstand, der darauf hinweist, dass an diesen Stellen ebenfalls eine dünne Protoplasmaschicht sich befindet, da das Protoplasma sich leichter mit Farbstoff imbibirt als der Nahrungsdotter.

Die pyramidenförmigen Dottermassen sind demnach ringsum von Protoplasma umgeben, welches aber vorzugsweise an der Peripherie angehäuft ist und dort einen grossen Zellkern einschliesst.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung zieht sich das gesamte Protoplasma an die Oberfläche des Eies zurück; die pyramidenförmigen Dottermassen zerfallen in kuglige Ballen von mehr oder minder grossem Durchmesser. Wie ich an einer anderen Stelle auseinander zu setzen habe, werden diese später von den Entodermzellen vollständig aufgenommen. Dabei nehmen Letzere alsdann wieder ganz die Form der eben beschriebenen Dotterpyramiden an. Auch bei ihnen ist das Protoplasma dann vorzugsweise an der Basis der Pyramide angehäuft, wo es einen oder zwei grosse Kerne umschliesst.

Ueber die Zellennatur dieser Entodermpyramiden oder, wie man sie passend bezeichnen kann, secundären Dotterpyramiden kann wohl kaum ein Zweifel obwalten. Die Aehnlichkeit derselben mit den oben beschriebenen primären fällt in die Augen und prägt sich auch in dem weiteren Schicksale aus. Auch bei den secundären Dotterpyramiden zieht sich später das Protoplasma vollständig an die Peripherie zurück und schnürt sich von der Dottermasse ab; die so abgeschnürten, nur Protoplasma und Kern enthaltenden Zellen betheiligen sich nunmehr an

der Bildung der aus dem Darmdrüsenblatte ihren Ursprung nehmenden Organsysteme. Die Deutoplasmaballen behalten grösstentheils ihre Pyramidenform, ja man trifft Reste von ihnen noch in den eben ausgeschlüpften Thieren, von welchen sie als Nahrungsmaterial allmählig verbraucht werden.

Nach diesen Thatsachen dürften wohl auch die primären Dotterpyramiden als Zellen zu deuten sein, welche durch den in ihnen enthaltenen Nahrungsdotter ein bedeutendes Volumen angenommen haben.

Ist aber diese Auffassung richtig, so würde man dasjenige Entwicklungsstadium, welches die primären Dotterpyramiden ausgebildet enthält, als ein modificirtes Morulastadium ansehen können, während das Zurückziehen des gesamten Protoplasmas an die Eioberfläche und das Zerfallen der Dotterpyramiden in rundliche Ballen der Bildung der Furchungshöhle holoblastischer Eier entsprechen würde. Das so entstandene Blastoderm würde demnach die Blastosphaera (Blastula) darstellen.

Allerdings bleibt bei dieser Auffassung das centrale kuglige Gebilde (Dotterkern?) unberücksichtigt.

Die Elemente des Blastoderms werden durch lebhafte Proliferation zahlreicher und kleiner und erscheinen auf den Schnitten als ganz flache, pflasterepithelartige Zellen (Fig. 9 bl).

Erste Entwicklungsperiode.

Von den ersten Veränderungen des Blastoderms bis zum Naupliusstadium.

Die erste Entwicklungsperiode lässt sich gut abgrenzen; sie umfasst die Vorgänge von der Bildung des Primitivstreifens an bis zu dem Entwicklungsstadium, welches man wegen der hier auftretenden, den Extremitäten des Nauplius entsprechenden Extremitätenanlagen als Naupliusstadium bezeichnet. Dieses letztere Stadium scheint auch längere Zeit zu persistiren; es ist gleichsam ein Ruhepunkt in der Entwicklung eingetreten. Nach Beendigung dieses Stadiums zeigt der Embryo eine deutliche homogene Hülle, von sehr zarter Beschaffenheit, welche in alle Falten und Winkel des Ectoderms eindringt. Ob sie die stärker gewordene Blastodermhaut ist, oder aber ob sie die Dotterhaut darstellt, kann ich nicht entscheiden. Sie persistirt bis zum Ausschlüpfen.

Die wichtigsten Vorgänge in dieser Periode sind folgende:

Nach der Anlage des Primitivstreifens entsteht die Gastrula und mit ihr zugleich das mittlere Keimblatt. Bald zeigen sich die Kopflappen mit den Kopfscheiben, in deren Mitte sich zwei seichte Vertiefungen bilden. In der Mittellinie tritt eine seichte Rinne auf, welche sich von den Kopfscheiben bis zu der als Ectodermverdickung sich darstellenden Abdominalanlage erstreckt. Nach dem Schluss des Gastrulamundes nimmt Letztere eine bestimmtere Form an, Hinterdarm und Oesophagus beginnen sich einzustülpen, und die ersten Extremitäten, die Mandibulae, erscheinen als leichte Hervorwölbungen des Ectoderms. Bald darauf bemerkt man die Anlagen der beiden Antennenpaare, die ersten Spuren des Nervensystems und des Cephalothoraxschildes. Während dieser Veränderungen am Ectoderm entwickelt sich das Entoderm beträchtlich weiter, seine Zellen beginnen bereits den Nahrungsdotter in sich aufzunehmen. Auch das Mesoderm hat an Masse und Ausdehnung bedeutend zugenommen und seine nicht zusammenhängenden Elemente häufen sich gegen Ende der Naupliusperiode vorzugsweise in der Medianlinie unter der Embryonalanlage an, wo sie einen continuirlichen Zellstrang bilden, welcher sich von dem vorderen Theile der Kopfscheiben bis zur Abdominalanlage erstreckt. Ausserdem sind Mesodermzellen unter der ganzen Embryonalanlage zerstreut; in grösserer Anzahl finden sie sich in den Extremitätenanlagen und im Abdomen. Auch das Herz ist in der Anlage vorhanden.

Bei der genaueren Darstellung dieser Entwicklungsprocesse werde ich zuerst die von aussen wahrnehmbaren Vorgänge schildern und alsdann das Verhalten der Embryonen auf Schnitten einer Betrachtung unterwerfen.

Hierbei unterscheide ich sechs Stadien, welche sich folgendermassen kurz characterisiren lassen:

- Stadium I. Primitivstreifen mit hufeisenförmiger Falte (Fig. 3).
 – II. Primitivstreifen mit ringförmiger Falte (Fig. 4).
 – III. Gastrulamund weit geöffnet; Anlage der Kopflappen mit den Kopfscheiben; Auftreten der medianen, seichten Rinne (Fig. 5).
 – IV. Gastrulamund sehr klein; Vertiefungen in den Kopfscheiben (Fig. 6).
 – V. Gastrulamund geschlossen; Mund- und Aftereinstülpung; Anlage des Abdomen und der Mandibulae (Fig. 7).
 – VI. Naupliusextremitäten (Fig. 8).

Erster Abschnitt.

Die von aussen wahrnehmbaren Entwicklungsvorgänge.

(Fig. 3—8.)

Stadium I. Fig. 3.

Auf der dem Mutterthiere zugewandten Seite des angehefteten Eies werden die Blastodermzellen in einem nahezu ovalen Umkreis, der im Längsdurchmesser etwa $960\ \mu$, im Querdurchmesser $690\ \mu$ misst, bedeutend dichter, und, wie sich aus Schnitten ergibt, beträchtlich höher, während die übrigen Blastodermzellen ganz flach bleiben und mehr den Character von Pilasterepithelzellen haben (Fig. 9 *bl*). Diese ovale Verdickung des Blastoderms stellt den Primitivstreifen dar, mit dessen Längsdurchmesser zugleich die Längsrichtung des Embryo gegeben ist, und dessen Lage dem hinteren Ende der gesamten Embryonalanlage entspricht.

Ungefähr im hinteren Drittel des Primitivstreifens entsteht nun durch Proliferation der benachbarten Blastodermzellen eine Einstülpung, welche zunächst in Gestalt einer halbmondförmigen Furche erscheint, die nach kurzer Zeit hufeisenförmig wird und nach aussen von einer etwas vorspringenden Falte begrenzt ist. Der Durchmesser dieser hufeisenförmigen Falte beträgt im Mittel $370\ \mu$. Der zur Zeichnung benutzte Primitivstreifen (Fig. 3) zeigt die hufeisenförmige Falte am einen Schenkel bereits etwas verlängert.

Es besteht diese erste Embryonalanlage aus dichtgedrängten cylindrischen Zellen, deren Kerne (siehe die schwarzen Punkte auf Fig. 3—8, welche die Kerne darstellen) von oben betrachtet, kleiner erscheinen, als die Kerne der übrigen Blastodermzellen. Auf Schnitten jedoch erkennt man, dass die Grössendifferenz nicht bedeutend ist, denn die ovalen Kerne des Keimstreifens sind mit ihrer Längsachse radiär gestellt und scheinen daher von oben gesehen bedeutend kleiner zu sein, während die Kerne des übrigen Blastoderms mit ihrer Längsachse tangential liegen, also dem Beobachter ihre grössere Fläche zuwenden. Zellgrenzen sind bei starken Vergrösserungen deutlich nachzuweisen; sie sind indessen auf den Zeichnungen (Fig. 3—8) weggelassen, um die Deutlichkeit des Bildes nicht zu beeinträchtigen.

Die convexe Seite der Falte ist nach vorn gerichtet; die vor der Falte gelegene Blastodermpartie ist etwas aufgewulstet (Fig. 3 *A*) und zeigt sehr dicht stehende Kerne. Die auf dem Rand der Falte sichtbaren

Kerne erscheinen länger, indem sie dem Beobachter ihre Längsachse zuwenden.

Die Einstülpung erfolgt nicht nach dem Centrum des Eies zu, sondern schräg nach vorn und nach den Seiten und ist vorn weiter fortgeschritten als an den seitlichen Theilen. Der von der Falte begrenzte Theil des Blastoderms beginnt mit seiner vorderen Region gleichfalls sich in den Nahrungsdotter einzusenken, so dass er nicht mehr vollständig in der Oberfläche des Eies gelegen ist.

Wir haben es hier mit der Entstehung der Gastrula zu thun; der Faltenrand ist ein Theil des Gastrulamundrandes; die bereits eingestülpte Blastodermpartie, sowie die sich zur Einstülpung vorbereitenden Regionen, die eine lebhaftere Zellenproliferation zeigen, stellen das Entoderm dar, während das übrige Blastoderm nunmehr als Ectoderm bezeichnet werden muss.

Stadium II. Fig. 4.

Der ganze Primitivstreifen ist etwas hervorgewölbt. Die Falte vergrößert sich, indem die beiden Schenkel des Hufeisens sich einander nähern, sich vereinigen und so eine ringförmige Figur darstellen, die im Allgemeinen von ovaler Form ist. Ihr breiterer Theil liegt nach vorn und ihr Längsdurchmesser ($440\ \mu$ im Mittel) befindet sich in der Längsrichtung des Primitivstreifens. Der Querdurchmesser der ovalen Falte beträgt $347\ \mu$, ist also nicht unbedeutend kleiner geworden im Vergleich zu dem Durchmesser der hufeisenförmigen Falte des vorhergehenden Stadiums. Mithin ist auf ein Wachsthum der seitlichen Falten nach der Mitte zu zu schliessen. Aus dem Dichterwerden der Kerne in den seitlichen, nach aussen von der Falte gelegenen Partien, sowie aus einer leichten Aufwulstung dieser letzteren geht hervor, dass dieses Wachsthum der seitlichen Faltenränder nach der Mitte zu durch Zellwucherungen der die Falte umgebenden Blastodermregionen vermittelt wird.

Die wulstige Erhebung am vorderen Gastrulamundrand, A, welche die erste Anlage des Abdomens darstellt, ist nur wenig in ihrer Entwicklung fortgeschritten und hat noch keine bestimmten Formen angenommen.

Mit der Faltenbildung auf das engste verknüpft und mit derselben Hand in Hand gehend, schreitet die Einstülpung weiter fort. Die furchenartige Einsenkung an der Peripherie der ovalen Falte erfolgt auch hier nirgends nach dem Centrum des Eies zu; stets ist sie schräg nach vorn, beziehungsweise nach den Seiten und nach hinten zu verlaufend; vorn ist sie weitaus am tiefsten.

Der von der ringförmigen Furche begrenzte Hügel hat sich etwas, wenn auch sehr unbedeutend vertieft; besonders ist dies mit seiner vorderen Hälfte der Fall, die bereits nicht mehr in der Oberfläche des Eies liegt.

Auch in diesem Stadium scheinen die auf dem Faltenrand sichtbaren Kerne länger und grösser zu sein, ein Umstand, der darin seine Erklärung findet, dass, wie schon mehrfach erwähnt, die im Allgemeinen ellipsoidischen Zellkerne hier ihre Längsachse dem Beobachter zuwenden, während die übrigen im optischen Querschnitt sichtbar sind.

Der Mundrand der Gastrula ist also völlig ausgebildet, aber die Einstülpung hat sich noch nicht ganz vollzogen. Bemerkenswerth ist aber der oben hervorgehobene Umstand, dass schon in diesem Stadium die Seitenränder sich einander nähern, die Gastrula demnach bereits den Schliessungsprocess eingeht, während sie noch gar nicht völlig ausgebildet ist.

Stadium III. Fig. 5.

Die nächste Entwicklungsstufe zeigt bedeutendere Veränderungen. Die Embryonalanlage hat herzförmige Gestalt angenommen und ist grösser geworden; ihre Länge beträgt $1405\ \mu$ im Mittel. Der vordere Rand ist sanft eingebuchtet und schärfer als die seitlichen Ränder von dem übrigen Blastoderm abgegrenzt. Die zwei elliptischen Ectodermverdickungen sind die Kopflappenanlagen (K)¹⁾; sie erscheinen am frisch untersuchten Embryo als weissliche Flecken. Im vordern Theile dieser Kopflappen lassen sich kreisförmige Verdickungen wahrnehmen, die Kopfscheiben (KS), in deren Mitte eine ganz seichte, hier kaum zu bemerkende Vertiefung auftritt.

In der Medianlinie der Embryonalanlage findet sich eine seichte Rinne (R); vorn breiter, hinten allmähig sich verschmälernd, erstreckt sie sich von der Gegend der Kopfscheiben bis zur Abdominalanlage. Diese Rinne ist bei der Bildung des Nervensystems von Wichtigkeit. Sie entspricht der »Primitivfurche« HATSCHKE'S (Nr. 30 p. 8).

Der früher durch die ovale Furche begrenzte Theil des Blastoderms hat sich jetzt ziemlich tief eingesenkt, so jedoch, dass die vordere Region tiefer liegt, als die hintere; man kann von aussen den eingestülpten Hügel (H) in der Gastrulahöhle wahrnehmen; die bis jetzt noch vorhandene Wölbung nach aussen verschwindet erst später durch allmähiges Abflachen.

Durch die Einsenkung dieses Hügels (H) ist eine ziemlich grosse Oeffnung, der Gastrulamund, entstanden. Die Form des Gastrulamundes

1) In Fig. 5 rechts steht fälschlich V.

ist sehr variabel. Meistens trifft man ihn eiförmig; doch gehören völlig kreisrunde oder auch ganz unregelmässig gestaltete Formen keineswegs zu den Seltenheiten. Die in Fig. 5 dargestellte Form trifft man sehr häufig an, und sie scheint besonders geeignet, durch die Gestaltungsverhältnisse der seitlichen Ränder den Wachsthumprocess der letzteren nach der Mitte zu zu veranschaulichen. Schon oben wurde hervorgehoben, dass gleich nach der Bildung der ringförmigen Falte, vielleicht sogar schon während derselben, der Schliessungsprocess seinen Anfang nimmt. In dem vorliegenden Stadium hat die Schliessung noch weitere Fortschritte gemacht. Während der Längsdurchmesser des Gastrulamundes annähernd der gleiche geblieben ist, hat sich der Querdurchmesser beträchtlich verringert. Er beträgt nur noch etwa $230\ \mu$. Auch hier weisen die dichter stehenden Kerne und die Aufwulstungen in der den Gastrulamund umgebenden Gegend darauf hin, dass der Schliessungsvorgang nicht durch Zellenproliferation solcher Entodermportionen, die bereits eingestülpt sind, vermittelt wird, sondern dass dies vielmehr durch Wucherungen ausserhalb gelegener Blastodermregionen geschieht.

Auch das Entoderm hat sich merklich weiter entwickelt; es ist nicht nur tiefer in den Nahrungsdotter eingedrungen, sondern hat sich auch nach allen Seiten hin weiter ausgedehnt; nach vorn aber immer in weit höherem Maasse. (Man vergleiche die punctirt schraffierte Region in Fig. 49, welche — von oben gesehen — den Verbreitungsbezirk des Entoderms und Mesoderms dieses Stadiums veranschaulichen soll.)

Die Abdominalanlage zeigt auf diesem Stadium noch nichts Bemerkenswerthes. Sie hat an Ausdehnung zugenommen und ist im Allgemeinen von elliptischer Gestalt.

Stadium IV. Fig. 6.

Die Embryonalanlage des nächsten Stadiums hat keine tiefgreifenden Veränderungen und keine Neubildungen aufzuweisen. Die Grösse ist annähernd die gleiche geblieben ($4240\ \mu$); auch die Formverhältnisse lassen sich mit Leichtigkeit auf die der vorhergehenden Stufe zurückführen. Die herzförmige Gestalt ist geblieben, nur hat sich im hinteren Drittel eine sanfte Einschnürung gebildet. Die Zellen, welche den Keimstreifen zusammensetzen, sind ungemein zahlreich und in Folge dessen kleiner geworden; ganz besonders auffallend macht sich Letzteres in den mittleren Regionen bemerkbar.

Die Kopflappen sind länger geworden und haben sich mit ihren hinteren Enden einander genähert. Sehr deutlich treten die kreisrunden Kopfscheiben hervor; an einigen Stellen sind die Zellen in concentrischen Kreislinien angeordnet, besonders ist dies an den nach hinten

und aussen gelegenen Regionen der Fall. Auch die Vertiefungen in den Kopfscheiben (V) sind weiter entwickelt; die sie zusammensetzenden Zellen sind ebenfalls in concentrischen Kreisen angeordnet. An verschiedenen Stellen zwischen den Kopfscheiben stehen die Ectodermzellen sehr regelmässig in quergestellten Reihen. Die mediane Rinne R (»Primitivfurche«) bietet noch dieselben Verhältnisse dar, wie im vorhergehenden Stadium. Dagegen ist die Abdominalanlage weiter entwickelt; sie hat jetzt nicht nur bedeutendere Ausdehnung, sondern auch schärfere, und zwar ellipische Umrisse angenommen. Die bedeutendste Veränderung zeigt der Gastrulamund; er ist sehr enge geworden und hat eine regelmässige, elliptische Form bekommen. Der hintere Rand desselben befindet sich annähernd noch an der nämlichen Stelle, wie im vorhergehenden Stadium, so dass also die Schliessung durch Wachstum des vorderen Randes nach hinten und der seitlichen Ränder nach der Mitte zu erfolgen muss. Die vorn und seitlich um den Gastrulamund gelegenen Ectodermauftwulstungen, welche zahlreiche, sehr dicht stehende und kleine Kerne wahrnehmen lassen, erwecken die Vermuthung, dass diese Zellenproliferationen des Ectoderms mit dem Schliessungsvorgang des Urmundes im Zusammenhang stehen dürften.

Die drei ersten der bisher behandelten vier Entwicklungsstadien unterscheiden sich von allen folgenden nach zwei Richtungen hin.

Erstens laufen sie verhältnissmässig rascher ab, woher es denn auch kommt, dass man von ein und demselben Weibchen verschiedene dieser ersten Stadien erlangen kann, während später ganz constant, wenigstens was die von aussen wahrnehmbaren Veränderungen anbelangt, alle Embryonen eines Mutterthieres annähernd auf gleichem Stadium stehen.

Zweitens: Während alle folgenden Stadien von Nr. IV ab niemals, oder doch nur äusserst selten Abweichungen von dem normalen, durch strenge Symmetrie characterisirten Entwicklungsmodus erkennen lassen, trifft man in diesen ersten drei Stadien auf mannigfache Abweichungen. Nur durch Vergleichung sehr zahlreicher Embryonen kann man zu einer Vorstellung über den eigentlich normalen Entwicklungsprocess gelangen, der durch bilateral symmetrisch vor sich gehende Veränderungen ausgezeichnet ist und im Vorhergehenden von mir geschildert wurde. Ich glaube indessen auf einige häufiger vorkommende Abweichungen besonders aufmerksam machen zu müssen.

Die Symmetrieachse der hufeisenförmigen Falte, die im regelmässig entwickelten Ei genau nach vorn verläuft, steht oft seitlich oder schief nach vorn.

Hier und da besteht die erste Veränderung am Primitivstreifen in der Bildung einer geradlinigen Furche, die dann zur Längsrichtung der Embryonalanlage senkrecht steht; es verläuft dann auch der Einstülpungsprocess auf andere Weise. In manchen Fällen kommt es überhaupt gar nicht zur Bildung einer ringförmigen Furche, sondern gleich nach Entstehung der flachhalbmondförmigen Furche senkt sich der hinter derselben gelegene Blastodermtheil tief in den Nahrungsdotter ein.

Die Bildung der hufeisenförmigen und ringförmigen Falte, wie überhaupt der ganze Einstülpungsprocess, ist bedingt durch eine lebhaft Zellvermehrung in einer bestimmten Blastodermregion, die man mit Rücksicht auf ihre spätere Rolle bereits jetzt als Entodermregion bezeichnen könnte. Ein Ausweichen der durch diese Proliferation ins Gedränge gerathenden Zellen nach dem Nahrungsdotter hin ist um so leichter erklärlich, da gerade die das Entoderm zusammensetzenden Elemente von Anfang an lebhaft diesen Nahrungsdotter in sich aufnehmen, wodurch dann Raum geschafft wird. Manchmal jedoch scheinen dieser Einstülpung Hindernisse in den Weg zu treten; man findet dann in solchen Fällen das sonst immer einschichtige Blastoderm in der Gegend, wo die Einstülpung stattfinden soll, zwei- oder auch mehrschichtig. In solchen Eiern erfolgt dann auch stets der Einstülpungsprocess auf eine von der Regel abweichende Weise.

Wie die Entstehung, so zeigt auch der Schliessungsvorgang des Gastrulamundes mannigfache Abweichungen. Zwischen den Stadien III und IV (Fig. 5 und 6) trifft man sehr verschiedene Formen desselben. Schmale, spaltförmige oder auch schiessschartenartige Gestalten des Urmundes wechseln mit ganz unregelmässigen, Ecken und Winkel nach allen Richtungen zeigenden Formen ab. Doch deuten auch hier die Verhältnisse in den meisten Fällen darauf hin, dass die Schliessung von den Seiten nach der Mitte und von vorn nach hinten zu erfolgt, und dass dieselbe durch Zellvermehrungen in den äusseren Regionen um den Gastrulamund herum vermittelt und bedingt wird.

Durch den Umstand, dass die aus dem fliessenden Wasser genommenen Embryonen, sowie jene, die von dem Weibchen entfernt sind, gewissen Rückbildungsprocessen unterliegen, können die Entwicklungsvorgänge nie an ein und demselben Ei studirt werden. Man ist eben stets darauf angewiesen, die am meisten vorkommenden Gestaltungsverhältnisse aus einer grossen Anzahl von untersuchten Embryonen besonders zu beachten und sie aus einander abzuleiten.

Indessen muss bemerkt werden, dass keineswegs alle Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang als Missbildungen anzusehen sind: vielmehr ist es mehr als wahrscheinlich, dass sich diese Unregelmässig-

keiten später wieder ausgleichen; Letzteres schliesse ich aus dem Umstand, dass ich spätere Stadien nie missgebildet auffand. Aehnliches ist ja auch von andern Thieren zur Genüge bekannt (Hühnchen).

Stadium V. Fig. 7.

Im nächstfolgenden Entwicklungsstadium zeigen sich nicht nur mannigfache Veränderungen in Bezug auf Form und Grösse, sondern auch Neubildungen sind wahrzunehmen.

Die Gestalt der Embryonalanlage ist wieder annähernd herzförmig; die seitliche Einschnürung im hinteren Drittel des vorigen Stadiums hat sich verloren; die Einbuchtung am vorderen Ende zwischen den Kopflappen tritt nicht mehr so deutlich hervor. In der Längsrichtung hat eine nicht unbeträchtliche Verkürzung stattgefunden; die Länge beträgt nur noch $1040\ \mu$; dagegen hat die Breite auffallend zugenommen; während dieselbe im vorigen Stadium im Maximum $770\ \mu$ mass, beträgt sie jetzt $1020\ \mu$.

Nicht nur die den Keimstreifen zusammensetzenden Zellen haben sich beträchtlich vermehrt, sondern auch die übrigen Ectodermportionen bestehen jetzt aus zahlreicheren, aber kleineren Elementen.

Durch die ausserordentliche Vermehrung der Zellen im ganzen Gebiet des Keimstreifens wird verursacht, dass man die einzelnen Formverhältnisse und Umrisse, die früher scharf sich von ihrer Umgebung unterscheiden liessen, nicht mehr so deutlich wahrzunehmen vermag. So kann man die Umgrenzungen der Kopflappen nicht mehr gut erkennen; die kreisförmigen Kopfscheiben lassen sich gar nicht mehr beobachten, dagegen heben sich die in denselben befindlichen Vertiefungen (*V*) immer deutlicher hervor. Die sie bildenden Ectodermzellen unterscheiden sich von den umliegenden durch die scheinbar bedeutendere Grösse ihrer Kerne und deren Anordnung in concentrischen Kreislinien oder auch in Spiralförmigkeit. Dem Späteren vorgreifend, mag hier bemerkt werden, dass diese Zellen, resp. ihre Kerne, die eine ovale Form besitzen, nicht grösser sind, als die übrigen. Sie sind nur ihrer ganzen Länge nach sichtbar und erscheinen daher von bedeutenderer Ausdehnung als die im optischen Querschnitt sich präsentirenden Kerne.

Die Primitivfurche (*R*) in der Medianlinie des Keimstreifens ist auch in diesem Stadium noch in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden und zeigt keine wichtigen Veränderungen. Nur in ihrer Mitte bemerkt man eine flache Vertiefung (*Oe*), in welcher die Zellkerne ebenfalls in ihrer

ganzen Länge sichtbar sind und annähernd concentrische Kreislinien bilden. Diese flache Vertiefung ist die erste Spur der Oesophaguseinstülpung. Unmittelbar vor derselben ist die mediane Rinne nicht mehr so tief, wie vorher.

Der im vorigen Stadium noch verhältnissmässig grosse Gastrulamund hat sich vollständig geschlossen; nur in günstigen Fällen kann man noch eine Spur davon beobachten. Man bemerkt dann unmittelbar hinter der Anlage des Abdomens einige Zellkerne eigenthümlich angeordnet; sie sind nicht im optischen Querschnitt sichtbar, wie die meisten anderen, sondern wenden dem Beobachter ihre Längsachse zu und bilden einen kleinen Trichter, ein Umstand, der darauf hinweist, dass sich hier die Schlussstelle (G) des Gastrulamundes befindet.

Die im vorigen Entwicklungsstadium einen elliptischen Wulst vor dem Gastrulamund bildende Abdominalanlage hat andere, charakteristische Formen angenommen und sich bedeutend hervorgewölbt. Sie hat die Gestalt eines nahezu regelmässigen Pentagons, dessen eine Seite, und zwar die nach vorn gelegene senkrecht zur Längsachse der Embryonalanlage steht. Diese nach vorn gelegene Seite ist die kürzeste von allen und ist nach hinten ein wenig eingebuchtet; die beiden seitlich nach vorn gerichteten Seiten sind etwas länger und ebenfalls nach innen eingebuchtet; dagegen sind die beiden nach hinten gerichteten Seiten etwas nach aussen hervorgewölbt; in dem Winkel, den sie mit einander bilden, liegt die Schlussstelle des Gastrulamundes (G).

Beinahe in der Mitte der Anlage des Abdomens zeigt sich die erste Spur der After- resp. Hinterdarmeinstülpung (*an*) dadurch, dass hier mehrere Zellen eine kleine trichterartige Vertiefung bilden.

In einiger Entfernung neben der Anlage des Abdomens bemerkt man nach hinten und nach den Seiten zu eine geringe faltenartige Erhebung des Ectoderms (*B*); da nun die Abdominalanlage ebenfalls aus dem Keimstreifen nicht unbedeutend hervorragt, so entsteht rings um dieselbe eine Vertiefung, resp. ein Graben von hufeisenförmiger Gestalt. Die diese Vertiefung umgebende faltenartige Ectodermerhebung ist die Anlage des Cephalothoraxschildes.

Etwas vor der Abdominalanlage befinden sich zu beiden Seiten symmetrisch gelegene Hervorwölbungen des Ectoderms (*Ma*) von ovaler Form. Ihre hintern Contouren heben sich sehr scharf von der Umgebung ab, indem hier die Zellen sehr regelmässig in eine Reihe angeordnet sind, während vorn noch keine scharfen Umgrenzungen wahrgenommen werden können. Erst später treten hier deutlichere Umrisse auf. Diese ovalen Erhebungen stellen die Anlagen des ersten Extremitätenpaares und zwar der Mandibulae dar.

Die zwischen diesem und dem nächsten Stadium stattfindenden, von aussen wahrnehmbaren Entwicklungsvorgänge sind im Wesentlichen folgende.

Es legt sich zunächst noch ein Extremitätenpaar an, die vorderen (inneren) Antennen. Sehr bald nachher erscheinen auch die hinteren (äusseren) Antennen als leichte Ectodermverdickungen, die sich allmählig hervorwölben und ausstülpfen. Hand in Hand hiermit schreitet die Weiterentwicklung des Oesophagus, des Hinterdarms und des Abdomens fort; die Formen treten schärfer hervor, bis endlich jenes Stadium erreicht ist, welches als Naupliusstadium unseres Flusskrebse bezeichnet werden muss, wegen der zu jener Zeit in der Anlage existirenden für den Nauplius charakteristischen Extremitäten.

Dieses Entwicklungsstadium, welches auch längere Zeit von aussen wenigstens keine tiefgreifenden Veränderungen zeigt, soll nun näher beschrieben werden.

Stadium VI. Nauplius. Fig. 8.

Die Embryonalanlage des Naupliusstadiums hat eine nahezu elliptische Gestalt angenommen; ihre Länge beträgt durchschnittlich 830 μ , ihre Breite 770 μ . Es hat demnach eine beträchtliche Verminderung dieser Dimensionen stattgefunden.

Die Ectodermzellen sind bedeutend zahlreicher und kleiner geworden¹⁾. Dies ist zunächst also Proliferationsprocessen zuzuschreiben. Indessen dürfte die Abnahme des Volumens der Zellen und ihre scheinbar viel grössere Zahl auch das Resultat beträchtlicher im Ectoderm stattfindender Contractionen sein. Denn auch die Grösse der Embryonalanlage hat bedeutend abgenommen; und die Organanlagen haben ihre gegenseitige Lage mehrfach merklich geändert. Die Vertiefungen in den Kopfscheiben (V) sind dem Oesophagus näher gerückt und haben sich zugleich der Medianlinie etwas genähert. Aeusserlich lassen diese Vertiefungen keine Veränderungen erkennen.

Die Mundöffnung erscheint als ein halbmondförmiger Spalt, dessen convexe Seite nach hinten gerichtet ist.

Vor der Mundöffnung befindet sich da, wo früher ein Theil der Primitivfurche war, jetzt eine sanfte Hervorwölbung, welche theils der

1) In einigen Fällen beobachtete ich in dieser Beziehung interessante Abweichungen. Ich traf Embryonen, die augenscheinlich ganz normal entwickelt, aber aus ungemein grossen Zellen zusammengesetzt waren, deren Grösse mehr als das Doppelte oder Dreifache von den im gleichen Entwicklungsstadium befindlichen Zellen betrug.

Bildung der Oberlippe (*lb*), theils, wie wir sehen werden, der Entstehung des oberen Schlundganglions ihren Ursprung verdankt.

Durch die Bildung dieser Hervorwölbung ist also im vorderen Abschnitt die Rinne verschwunden. Der hinter der Mundöffnung gelegene Theil derselben ist noch deutlich wahrzunehmen; er erstreckt sich von der Mundöffnung bis unter die Abdominalanlage in diejenige Falte, welche diese Letztere mit der Bauchseite des Embryo bildet und welche als Caudalfalte bezeichnet wird. Die zwischen den Mandibularanlagen gelegenen seitlichen Theile der Rinne sind stark hervorgewölbt und nehmen eine tiefe Einstülpung der mittleren Rinnenpartie zwischen sich.

Die bis jetzt in der Anlage vorhandenen Extremitäten sind die beiden Antennenpaare (*At I* und *At II*) und die Mandibulae (*Md*). Sie repräsentiren ziemlich bedeutende Ausstülpungen des Ectoderms und zeigen elliptische Formen. Die nach hinten und nach den Seiten gelegenen Randpartien sind von der Umgebung durch eine Reihe regelmässig gestellter Zellen deutlich abgegrenzt. Die Längsachsen der vorderen Antennen (*At I*) sind nur wenig nach hinten geneigt; diejenigen der hinteren (*At II*) stehen beinahe senkrecht zur Längsrichtung der Embryonalanlage, während die Längsachsen der Mandibulae mit der des Embryo einen nach hinten offenen Winkel von nahezu 45° bilden.

Die Anlage des Abdomens hat nur unwesentliche Veränderungen aufzuweisen. Was die Gestalt anbelangt, so ist zwar die fünfeckige Form noch zu erkennen, aber die nach den Seiten gelegenen Ecken sind abgerundet und die Einbuchtungen der nach vorn gelegenen Seiten verschwunden.

Von der Schlussstelle des Gastrulamundes ist hier keine Spur mehr nachzuweisen. Die Afteröffnung (*an*) ist dagegen grösser geworden und leicht aufzufinden wegen der sie umgebenden Zellen, deren Kerne regelmässig radiär gestellt sind.

Die das Abdomen hinten und an den Seiten umgebende Ectodermfalte, welche die Anlage des Cephalothoraxschildes (*B*) repräsentirt, ist etwas höher geworden, wodurch denn auch die hufeisenförmige Vertiefung um das Abdomen deutlicher hervortritt.

Unmittelbar hinter dem Abdomen bemerkt man eine unbedeutende Aufwulstung des Ectoderms. Unter dieser Aufwulstung legt sich bereits das Herz an, wie wir später sehen werden.

Zweiter Abschnitt.

Verhalten der Embryonen auf Schnitten.

Zunächst werde ich die ersten drei der beschriebenen sechs Stadien in ihrem Verhalten auf continuirlichen Quer- und Längsschnittreihen schildern, alsdann zur Behandlung der Frage nach der Abstammung des mittleren Blattes schreiten und dann erst zu den noch übrigen Stadien mich wenden.

Die Zahlen an den Flächenbildern der Embryonen auf Taf. X beziehen sich auf die Figurenzahl des Schnittes, der jene Gegend getroffen, so dass dem Leser eine rasche Orientirung ermöglicht ist.

Ein medianer Längsschnitt durch das Stadium mit der hufeisenförmigen Falte (Fig. 9) ergibt, dass das den Primitivstreifen bildende Blastoderm aus einer einzigen Zellenlage besteht; in der Mitte sind diese Zellen sehr hoch, nach vorn, nach hinten und nach den Seiten zu werden sie allmählig niedriger und gehen in das pflasterepithelartige Blastoderm (*bl*) über.

Die in den Nahrungsdotter eingestülpte Falte ist vorn schon tief eingedrungen und bildet mit dem nach vorn gelegenen Blastoderm einen spitzen Winkel. Die auffallend hohen Zellen, welche vor dem vorderen convexen Rand der Falte liegen, setzen den beschriebenen Wulst, der die Abdominalanlage darstellt, zusammen.

Der hinter der Einstülpung befindliche Blastodermtheil, welcher den später sich völlig in den Dotter versenkenden Hügel *H* repräsentirt, ist bereits in seinem vorderen Theile etwas tiefer gelegen. In dem Winkel, den die eingestülpte Falte mit der nach vorn liegenden Blastodermregion bildet, liegen in dem Nahrungsdotter rundliche, ziemlich grosse Zellen (*m*) zerstreut; sie bilden die Anlage des mittleren Blattes, welches demnach gleichzeitig mit der Gastrula entsteht. Die in den Dotter eingestülpten Blastodermportionen, sowie diejenigen Regionen des Blastoderms, welche später eindringen, geben dem Darmdrüsenblatte (Entoderm) den Ursprung. Das noch übrige Blastoderm ist mithin von jetzt an als Ectoderm zu bezeichnen.

Was den Nahrungsdotter anbelangt, so ist in demselben keine Spur mehr von den Dotterpyramiden wahrzunehmen. Die rundlichen Ballen stellen die homogenen Deutoplasmaelemente dar, welche überall von kreisrunden Löchern, in denen früher die jetzt gelösten Fettkugeln gelegen waren, durchsetzt sind. In nicht allzureichlicher Menge trifft

man auch die weissen Dotterelemente (*WD*) an; am häufigsten liegen dieselben in der Nähe der Mesodermelemente.

Ein mehr seitlich durch das nämliche Stadium geführter Längsschnitt (Fig. 40) belehrt uns, dass hier die Einstülpung weniger tief ist, und dass das Mesoderm in dieser Gegend in geringerer Masse auftritt. Am zahlreichsten finden sich seine Elemente also in der Mediangegend unter der Abdominalanlage. Der tiefste Theil der Entodermfalte (Fig. 40) ist flächenhaft getroffen, so dass die irrige Vorstellung entstehen könnte, das Entoderm sei zweischichtig, was aber durchaus nicht der Fall ist.

Nur die weissen Dotterelemente sind in der Zeichnung wiedergegeben; denn das Verhalten der übrigen Dotterbestandtheile ist genau das gleiche wie auf dem Schnitte Fig. 9. Mit Ausnahme von Fig. 22, 25 und 26 sind überhaupt immer nur die weissen Dotterelemente gezeichnet.

Querschnitte aus dem Stadium II (Fig. 44, 42 u. 43) lassen erkennen, dass der Primitivstreifen in seinen seitlichen Theilen ziemlich unvermittelt in das flache Ectoderm übergeht. Je weiter nach vorn, desto höher werden die in der Mediangegend befindlichen Zellen. Aus Fig. 44 und 42 geht hervor, dass die seitlichen Theile der eingestülpten ringförmigen Falte mit dem Ectoderm einen spitzen Winkel bilden; der vordere Theil des aus ungemein hohen Zellen bestehenden Entodermhügels (*H*) liegt bereits nicht mehr in der kugligen Oberfläche des Eies und die vordere Partie des Entoderms ist schon so weit nach vorn vorgedrungen, dass man auf dem Querschnitt (Fig. 43) ein abgeschlossenes Lumen (*en*) erhält.

Auf dem nämlichen Schnitt (Fig. 43) erscheint auch die Anlage des Abdomens (*A*) als eine starke Verdickung des Ectoderms, die von der Fläche gesehen als Hervorwölbung wahrzunehmen ist. Unter der Abdominalanlage bemerkt man eine beträchtliche Anhäufung von Mesodermelementen (*m*); je weiter man mit den Schnitten nach hinten kommt, desto spärlicher werden dieselben; in den seitlichen Regionen des Gastrulamundes trifft man nur noch einzelne Mesodermzellen (Fig. 44 u. 42 *m*). Der auf den in Fig. 44 abgebildeten folgende Schnitt, der weiter nach hinten durchgeht, zeigt gar keine Elemente des mittleren Blattes mehr. Auch nach vorn zu vermindert sich die Anzahl der letzteren und unmittelbar vor der Abdominalanlage sind keine mehr zu finden.

Noch muss hervorgehoben werden, dass sowohl Ectoderm als Entoderm überall einschichtig ist; das vom Entoderm gebildete Lumen auf dem Querschnitt in Fig. 43 könnte in dieser Hinsicht freilich zu Täu-

sungen Veranlassung geben; allein auch hier ist das Entoderm flächenhaft getroffen.

Ein nicht ganz genau medianer Längsschnitt durch das nämliche Stadium (II, siehe Fig. 44) ergibt ebenfalls, dass das Mesoderm in der Mediangegend des vorderen Gastrulamundes am bedeutendsten entwickelt ist. Der vordere Theil der Falte ist weiter vorgedrungen und lässt ein sehr enges Lumen erkennen. Von besonderer Wichtigkeit ist der schief nach hinten abfallende vordere Rand der Einstülpung ($r-r'$), der offenbar im Begriff ist, weiter nach unten vorzudringen. Der Entodermhügel hat sich hier erst sehr wenig in seiner vorderen Region vertieft.

Wie ich schon oben bei der Beschreibung der Flächenbilder hervorhob, geht die Schliessung des Gastrulamundes von denjenigen Partien aus, welche die vorderen und seitlichen Ränder desselben umgeben. Der Querschnitt, der durch den vorderen Rand des Gastrulamundes geht, und zwar in dem Stadium III, wo derselbe weit geöffnet erscheint, beweist, dass sich die seitlichen Ränder einander nähern und sich schliesslich treffen, wodurch der Verschluss bewerkstelligt wird. Die auf den schief nach innen abfallenden Rändern befindlichen Zellen kommen dabei offenbar nach innen zu liegen und werden daher als Entodermelemente betrachtet werden müssen. Die an dieser Stelle besonders zahlreich auftretenden Mesodermzellen verdanken höchst wahrscheinlich diesem Schliessungsprocesse ihren Ursprung. Letzteres kann man besser aus der Betrachtung der möglichst naturgetreuen Abbildung erkennen, als dies die Beschreibung der einzelnen Verhältnisse darzustellen vermag (siehe Fig. 46). In dem sich auf der Bauchseite abschliessenden Entodermhügel bemerkt man noch eine Spur des allmählig sich abflachenden Hügels *H* (Fig. 46).

Unterziehen wir nunmehr die Elemente der drei Keimblätter, wie sie in diesen ersten drei Stadien sich zeigen, einer genaueren Betrachtung:

Die Elemente des die Embryonalanlage zusammensetzenden Ectoderms sind im Allgemeinen von cylindrischer Form; unmittelbar benachbarte zeigen nie auffallende Grössendifferenzen, es nimmt vielmehr die Grösse derselben von der Mittellinie nach aussen ganz allmählig ab. Am grössten sind diejenigen Ectodermzellen, welche die Abdominalanlage bilden. Im Gegensatz dazu erscheinen die Ectodermelemente, welche ausserhalb des Keimstreifens sich befinden, sehr flach und zeigen den Character von Pflasterepithelzellen. Die Kerne der Ectodermelemente sind meist von ellipsoidischer Gestalt und stehen in vielen Fällen mit ihren Längsachsen radiär. Bei stärkeren Vergrösse-

rungen bemerkt man meist zwei Nucleoli, die dann in der Gegend der Brennpuncte des Ellipsoids sich befinden; es tingiren sich dieselben mit BEALE'schem Carmin intensiver als der Kern. Das Protoplasma der Zellen besteht aus ungemein feinen Körnchen; in dem dem Nahrungsdotter zugewandten Theil der Zelle finden sich in dem Protoplasma zahlreiche vacuolenartige Gebilde von verschiedener Grösse; diese Gebilde ähneln ausserordentlich den oben beschriebenen weissen Dotterelementen und die Vermuthung erscheint nicht ungerechtfertigt, dass weisse Dotterelemente von diesen Zellen aufgenommen worden sind; es ist dann fernerhin anzunehmen, dass das nach aussen gelegene feinkörnige Protoplasma durch Assimilation des aufgenommenen Dottermaterials entstanden sei. Für diese Vermuthung spricht ausserdem noch der Umstand, dass die weissen Dotterelemente mit fortschreitender Entwicklung seltener werden und dass in Bezug auf die homogenen Dotterballen sich von den Entodermzellen späterer Stadien etwas Aehnliches bestimmter nachweisen lässt. Nur selten bemerkt man in einer zweifellos dem Ectoderm angehörenden Zelle zwei Kerne, was auf eine weniger intensive Vermehrung schliessen lässt.

Die Entodermelemente dagegen zeigen sehr wechselnde Form- und Grössenverhältnisse und unterscheiden sich dadurch und durch noch andere Umstände nicht unwesentlich von den Zellen des Ectoderms. Man trifft cylindrische, aber auch mehr kuglige Formen; die dem Nahrungsdotter zugewandte Seite ist stets sehr bedeutend hervorgewölbt. Sie scheinen in noch weit höherem Maasse als die Ectodermzellen die Elemente des weissen Dotters aufzunehmen, wie aus den Anhäufungen der oben erwähnten vacuolenartigen Gebilde hervorgeht; auch hier ist das feinkörnige Protoplasma vorzugsweise in dem peripherischen Theil der Zellen angehäuft. Die Kerne sind mehr kuglig und meist in der Zweizahl vorhanden; sehr häufig trifft man auch solche, welche in Theilung begriffen sind. In Bezug auf ihre Grösse und ihr sonstiges optisches Verhalten unterscheiden sie sich nicht von den Kernen der Ectodermzellen; auch sie lassen meist zwei Kernkörperchen erkennen. Am meisten variabel bezüglich der Form und Grösse der Zellen sowohl als auch der Grösse und Anzahl der Kerne verhalten sich die nach vorn gerichteten Entodermregionen (siehe Fig. 14 und 15). Hier trifft man auffallend grosse Zellen dicht neben ganz kleinen; einige zeigen mehrere Kerne von geringerem Umfange, während die in der Einzahl vorhandenen durch ihre Grösse auffallen.

Was die Elemente des Mesoderms anbelangt, so zeigen sich einige Verschiedenheiten von den Elementen der beiden primären Keimblätter (Fig. 9—16 m).

Sie bilden kein zusammenhängendes Gewebe, sondern liegen zerstreut in dem Deutoplasma und variiren hinsichtlich ihrer Form und ihrer Grösse nicht unbedeutend. Im Allgemeinen von rundlicher Gestalt lassen sie zwischen der kugligen und der elliptischen Form viele Uebergänge erkennen. Diese wechselnden Gestaltungsverhältnisse können das Resultat eines von verschiedenen Seiten wirkenden Druckes sein; sie könnten aber auch der Ausdruck amöboider Bewegungen sein, denn dass die Mesodermzellen wandern, geht aus dem Umstand hervor, dass man sie weit vorn, entfernt von ihrem Entstehungs-orte, den wir bald näher bezeichnen werden, antrifft. Auch in dem Protoplasma der Mesodermzellen findet man jene vacuolenartigen Bildungen, die eine so frappante Aehnlichkeit mit den Gebilden in den weissen Dotterelementen haben, welche die Mesodermzellen von allen Seiten umlagern; nur sind sie hier überall zerstreut und nicht an einer besondern Stelle in der Zelle angehäuft. Letzteres würde auch für die oben ausgesprochene Vermuthung bezüglich der Aufnahme dieser Bildungen durch die Zellen sprechen, denn die Mesodermzelle kann von allen Seiten aufnehmen, während die Elemente der primären Blätter dies nur mit der dem Nahrungsdotter zugewandten Zellenpartie vermögen. Auch die Kerne der Mesodermzellen bieten sehr wechselnde Gröszen- und Formverhältnisse dar, wie ein Blick auf die Zeichnungen besser kund thut als die Beschreibung.

Aus dem Bisherigen geht hervor, dass sich die Mesodermzellen ziemlich gut von den die beiden anderen Keimblätter bildenden Elementen durch ihre Grösse und Form, sowie durch ihr isolirtes Auftreten und ihr Verhalten in Bezug auf die vacuolenartigen Gebilde in ihrem Innern unterscheiden lassen. Ganz anders verhält es sich mit den Zellen des Ectoderms im Vergleich zu denen des Entoderms: Wenn auch die Unterscheidung in manchen Fällen leicht gelingt, so ist dies an den Uebergangsstellen doch nicht möglich, ein Umstand, den ich später zur Sprache bringen muss.

Behufs Feststellung der Lagerungsverhältnisse und der Verbreitungsbezirke der Keimblätter in den ersten drei Entwicklungsstadien wurden die Schemata auf Fig. 47 bis 49 auf folgende Weise entworfen: Jeder einzelne Schnitt der betreffenden Serie wurde mittelst der Camera lucida gezeichnet und die Distanzen mittelst des Cirkels auf das Flächenbild, auf welchem die einzelnen Schnitte eingetragen waren, übertragen. Durch die Verbindung der dabei gewonnenen Punkte wurde eine unregelmässige Curve erhalten, die in jedem einzelnen Falle des gleichen Entwicklungsstadiums mehr oder minder bedeutende Verschiedenheiten ergab. Die in die Schemata eingezeichneten Linien sind unter Berücksichtigung

sichtigung dieser Abweichungen abgerundet gezeichnet. Die punctirt schraffierte Region giebt — von oben gesehen — den Verbreitungsbezirk des Entoderms, die dunkel angelegte den des Mesoderms an, während von dem Ectoderm nur die (schwarze) Grenzlinie, welche auf dem Mundrand der Gastrula liegend gedacht wird, in die Zeichnung aufgenommen ist (Fig. 17 – 19 GR).

Ein Stadium ohne Mesoderm wurde von mir nicht beobachtet; in dem Stadium I (Fig. 3) hat das mittlere Blatt, wie Fig. 17 darstellt, schon eine bedeutende Ausdehnung gewonnen; es befindet sich genau symmetrisch zur Medianlinie des Keimstreifens am vorderen Rande des in der Entstehung begriffenen Gastrulamundes und reicht etwas weiter nach vorn als das Entoderm. Der Verbreitungsbezirk des Letzteren ist punctirt schraffirt und zwar auch diejenigen Regionen des Blastoderms, welche noch nicht eingestülpt sind, aber jetzt schon als zum Entoderm gehörig angesehen werden müssen.

Wenn sich die Furche zu einem Ringe geschlossen hat (Fig. 18), ist das Mesoderm nur wenig in der Entwicklung fortgeschritten. Das Entoderm dagegen ist nicht nur tiefer in den Dotter eingedrungen, sondern hat sich auch nach den Seiten und nach hinten weiter ausgedehnt.

Ist der Entodermhügel eingesenkt, der Gastrulamund also weit geöffnet (Fig. 19), so erstreckt sich das Mesoderm an den Seitenrändern des Gastrulamundes weit nach hinten. Auch hier hat seine Verbreitungsregion eine symmetrische Lage zur Embryonalanlage. Das Entoderm hat ebenfalls Fortschritte gemacht. Seine vordere Grenze ist jetzt weiter vom Urmund entfernt, besonders aber ist es in die Tiefe und nach den Seiten hin vorgedrungen.

Aus der Betrachtung dieser schematischen Darstellungen, sowie aus den vorhergehenden Auseinandersetzungen ist ersichtlich, dass die Wachsthumsvorgänge bei der Bildung der Keimblätter im Allgemeinen bilateral symmetrisch ihren Verlauf nehmen.

Was die Abstammung der Keimblätter anlangt, so haben wir bereits gesehen, dass die beiden primären Blätter aus dem einschichtigen Blastoderm ihren Ursprung nehmen, indem sich ein Theil desselben in den Nahrungsdotter einstülpt und in die Bildung des Entoderms eingeht, während der an der Oberfläche verbleibende Theil des Blastoderms das äussere Blatt bildet. Eine genaue Grenzlinie dieser beiden Blätter lässt sich in den ersten hier in Rede stehenden Entwicklungsstadien nicht ziehen.

Nicht so einfach ist die Frage nach der Entstehung des Mesoderms zu erledigen, obwohl es sich, wie bereits bemerkt, von den beiden

übrigen Blättern immer gut unterscheiden lässt. In den ersten von mir beobachteten Stadien tritt es gleich in beträchtlicher Masse auf und liegt in dem vorderen Winkel, den die eingestülpte Entodermfalte mit dem Ectoderm bildet. Es können sich nun entweder beide primäre Keimblätter an der Bildung des mittleren Blattes theilnehmen, oder das Letztere ist nur von einem derselben abzuleiten¹⁾. Ganz exact lässt sich die Frage nicht entscheiden, doch kann man durch Berücksichtigung aller Verhältnisse zu einem genügend sicheren Schluss gelangen.

Fasst man zunächst das Verhalten des Ectoderms in dieser Hinsicht ins Auge, so sprechen verschiedene Umstände gegen eine Theilnahme desselben an der Mesodermbildung. Schon oben bei der genaueren Schilderung der Elemente der drei Keimblätter wurde hervorgehoben, dass benachbarte Ectodermzellen in ihren Form- und Grössenverhältnissen nur unbedeutende Unterschiede wahrnehmen lassen; nur allmählig werden sie nach der Peripherie des Primitivstreifens zu kleiner. Ebenso wurde bemerkt, dass man nur selten zwei Kerne in einer Ectodermzelle antrifft, dass sie also nicht sehr lebhaft proliferiren; damit hängt zusammen, dass sie ja auch in geringerem Grade Deutoplasmabestandtheile aufnehmen. Man kann daher von vornherein vermuthen, dass das Ectoderm sich entweder gar nicht, oder nur unbedeutend an der Bildung des Mesoderms theilnimmt; denn Letzteres tritt ja gleich anfangs in so beträchtlicher Masse auf. Ausserdem vermochte ich, trotz der genauen Untersuchung einer sehr grossen Zahl von Quer- und Längsschnitten, in keinem Falle eine Mesodermzelle zu finden, welche man unzweifelhaft von den in unmittelbarer Nähe gelegenen Ectodermportionen hätte ableiten können; denn die in Fig. 9, 10, 13, 14 und 15 dem Ectoderm anliegenden Zellen des mittleren Blattes sind zum Theil viel grösser als die benachbarten Ectoderm-elemente, und diese Letzteren zeigen weder bedeutende Unterschiede in Bezug auf Grösse, noch lassen sie Theilungsprocesse vermuthen, da sie meist nur einen einzigen Kern enthalten. Dies Alles sind meines Erachtens Umstände, welche gegen die Theilnahme des Ectoderms an der Bildung des Mesoderms sprechen. Betreffs der kleinen Mesodermzellen, die hier und da zu beobachten sind, lässt sich meist nachweisen, dass sie Anschnitte grösserer Zellen sind. Stets konnte ich zwischen den Mesodermzellen und dem dicht anliegenden Ectoderm deutliche Grenzen erkennen und nie waren im Gang begriffene Abschnürungsprocesse anzutreffen. Letzteres konnte bezüglich des unteren Keimblattes oft und sicher beobachtet werden.

1) Von einer Einwanderung aus dem Nahrungsdotter kann hier keine Rede sein.

Was das Vorkommen der Mesodermelemente in den vorderen Regionen der Embryonalanlage betrifft, so ist dies durch Annahme einer Wanderung genügend zu erklären. Ich konnte freilich nie amöboide Formen der Mesodermzellen auffinden; doch finden sich die Letzteren vielfach im Dotter zerstreut, was bestimmt auf Wanderung schliessen lässt.

Die unzweifelhafte Abstammung von Zellen des mittleren Blattes aus solchen Regionen des Keimstreifens, die mit Sicherheit dem Ectoderm zuzurechnen sind, konnte also nirgends nachgewiesen werden. Ausserdem aber sprechen die oben erwähnten Umstände überhaupt gegen eine Betheiligung des oberen Blattes an der Bildung des mittleren.

Bei den nachfolgenden Auseinandersetzungen gehe ich von der bestimmten Voraussetzung aus, dass sowohl diejenigen Blastodermregionen, die bereits eingestülpt sind, als auch die, welche erst später eindringen, zum Entoderm zu rechnen sind. Hält man dies fest, so kann nachgewiesen werden, dass Elemente des Mesoderms aus dem Entoderm stammen. Zunächst deuten die meist in der Zwei-, resp. Dreizahl in den Entodermzellen vorhandenen Kerne darauf hin, dass Vermehrungsprocesse stattfinden. Diese Letzteren finden physiologisch durch die massenhafte Aufnahme von Nahrungsdotter seitens der Entodermzellen ihre genügende Erklärung. Ausserdem bieten die hier in Frage kommenden Regionen des unteren Blattes bezüglich der Grösse ihrer Zellen sehr wechselnde Verhältnisse dar. Die Vermuthung, dass diese Umstände mit der Entstehung des gleich so ausgebreitet auftretenden mittleren Blattes in Zusammenhang stehen, bestätigt sich.

Die Zelle *m'* Fig. 10 gehört augenscheinlich dem Mesoderm an; da sie nun in unmittelbarer Nähe der auffallend kleinen Entodermzelle *en'* hegt, so ist die Annahme berechtigt, dass die Erstere durch Theilung aus der Letzteren hervorgegangen sei. Die etwas tiefer gelegenen Entodermzellen *en''* und *en'''* haben durch ihr Volumen und durch das Vorhandensein zweier Kerne in der einen, das Aussehen, als ob sie sich zu einem Theilungsprocesse vorbereiteten. Lage und Grösse der beiden Mesodermzellen *m'* und *m''* in Fig. 11 weisen ebenfalls auf eine Abstammung von den benachbarten Entodermelementen hin, während die Entodermzellen *en'* und *en''* sich zur Theilung anzuschicken scheinen. Etwas Aehnliches beweist der Schnitt Fig. 12, wo die Verhältnisse auf der linken Seite auch auf eine Abstammung vom Entoderm hinweisen. Auch die Untersuchung des Schnittes Fig. 14 liefert das gleiche Resultat. Wenn auch die den tiefsten Theil der eingestülpten Falte zusammensetzenden Zellen in keinem sicheren Zusammenhang mit der Bildung des Mesoderms stehen, da hier wahrscheinlich die Falte flächenhaft getroffen ist, so verhält sich dies doch anders mit dem nach vorn ge-

richteten Faltenheil; die wechselnden Grössenverhältnisse der Zellen dieser Region, das Vorhandensein zweier Kerne in einigen Elementen, sowie die Lagerungs- und Grössenverhältnisse der in der Nähe befindlichen Mesodermzellen lassen mit ziemlicher Sicherheit erkennen, dass die Letzteren von dem vorderen Theil der Entodermfalte ihren Ursprung genommen haben.

Das in Fig. 45 dargestellte vordere Stück eines nahezu medianen Längsschnittes einer andern Serie des nämlichen Stadiums zeigt, dass die Mesodermzellen m' , m'' und m''' ebenfalls von der nach vorn gerichteten Entodermregion abzuleiten sind. Ähnliches zeigen auch die Schnitte Fig. 46 u. 22.

Der Hauptentstehungsherd des Mesoderms in den allerfrühesten Stadien scheint allerdings der vordere steil nach innen abfallende Rand des Gastrulamundes zu sein, wie dies auch schon von BOBRETZKY hervorgehoben wurde. Ein ähnliches Bild, wie dessen Fig. 4 A, habe ich in Fig. 45 wiedergegeben. Die Zellen en' und en'' , die sich auf diesem steil abfallenden Rande befinden, scheinen im Begriffe zu sein, ganz aus der Continuität des Blastoderms heraustreten zu wollen, um zu Mesodermzellen zu werden. Jedenfalls ist auch die Mesodermzelle m^{IV} dieser Gegend entstammt. Die Zellen der entsprechenden Region auf dem Schnitte in Fig. 44 $r--r'$ zeigen zum Theil zwei Kerne und scheinen demnach gleichfalls sich an der Mesodermbildung betheiligen zu wollen.

Es fragt sich nun, welchem der beiden primären Keimblätter diese Randregion zuzurechnen sei. Hierbei kommen vorzugsweise die vorderen und seitlichen Theile dieses Randes in Betracht, indem ja der hintere Theil fast unverrückt die gleiche Stelle einnimmt und sich auch nicht an der Bildung des mittleren Blattes betheiligt. Im Hinblick auf diese Frage habe ich oben bei der Schilderung der von aussen wahrnehmbaren Entwicklungsvorgänge darauf besonderes Gewicht gelegt, dass die Schliessung des Gastrulamundes, welche von vorn nach hinten und von den Seiten nach der Mitte zu erfolgt, durch Wucherungen der um den Urmund gelegenen Blastodermportionen bedingt ist. Dabei werden nun die auf dem Rand stehenden Zellen, die sich auch sonst in ihrem Verhalten den Entodermzellen nähern, nach innen gedrängt, wofür auch ihre Form und ihre Stellung spricht (vergl. Fig. 9—12; ferner Fig. 14—16). Es wird dies auch um so leichter geschehen, als die schon eingestülpten Entodermzellen reichlich Nahrungsdotter aufnehmen und nach allen Richtungen ausweichen. Demnach würden die in frühen Stadien auf dem Rande befindlichen Zellen später weiter nach innen vordringen und mithin zum Entoderm zu rechnen sein. Auch diejenigen Zellen, die den

Mundrand der weit geöffneten Gastrula nach aussen umgeben, würden hiernach zum Entoderm gehören, denn sie müssen bei dem Schliessungsprocess zunächst an den Rand zu stehen kommen und schliesslich nach innen gedrängt werden.

Für die Richtigkeit der Deutung dieser Randzellen als Entodermbestandtheile spricht auch noch die von HAECKEL¹⁾ geschilderte Entstehungsweise derjenigen Gastrulaform, welche er als Perigastrula bezeichnet. Die Einstülpung des Entoderms findet in dem Nahrungsdotter anfangs ein mechanisches Hinderniss, kann also nicht in dem Maasse rasch vor sich gehen als die Zellenproliferation fortschreitet, sondern wird verzögert. Ein Theil des zur Einstülpung bestimmten Blastoderms wird noch längere Zeit zurückbleiben (man denke an den oben erwähnten Entodermhügel *H*) und erst später nach innen gelangen können. Zu diesen letzteren Partien würden die Randregionen des Gastrulamundes entschieden zu rechnen sein.

Dadurch, dass das Wachsthum der Seitenränder vom Urmund nach der Mitte zu anfänglich mit stärkerer Intensität erfolgt, ist es erklärlich, dass man auf Querschnitten nicht so leicht in Zweifel kommt, ob die den Mesodermzellen den Ursprung gebenden Elemente zum äusseren oder inneren Blatte gehören. Denn sie werden rascher nach innen gedrängt (vergl. Fig. 44, 42 und 46). Der Querschnitt in Fig. 46 führt sehr deutlich vor Augen, wie die fraglichen Randpartien sich bereits zu einander hinneigen und schliesslich nach innen gelangen werden. Hand in Hand mit dieser Verwachsung geht eine lebhafte Abschnürung von Mesodermzellen vor sich.

Da nach den bisherigen Auseinandersetzungen Mesodermelemente vom Ectoderm mit Sicherheit nicht abzuleiten sind, und da ferner einestheils Zellen des Mesoderms von solchen Regionen abstammen, welche zweifelsohne dem Entoderm angehören, andernteils aber die Randpartien des Gastrulamundes, die in den ersten Stadien hauptsächlich die Ursprungsstelle des Mesoderms darstellen, zum Entoderm zu rechnen sind, so folgt also, dass das Mesoderm vom Entoderm abstammt. Hierbei ist nochmals die p. 449 gemachte Voraussetzung zu betonen, dass diejenigen Blastodermregionen, die nachweislich später an der Einstülpung Theil nehmen, zum Entoderm gerechnet werden.

Ich werde später zu zeigen haben, dass das Entoderm sich von jetzt an in ganz eigenthümlicher Weise an der Mesodermbildung theiligt.

1) Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 1875.

Von dem Stadium IV führe ich drei Querschnitte an (Fig. 20, 21 und 22).

Der Schnitt durch die Vertiefungen in den Kopflappen (Fig. 20) lässt erkennen, dass diese als flache Grübchen erscheinenden Vertiefungen (V) aus besonders hohen Cylinderzellen, die an der tiefsten Stelle das Maximum ihrer Grösse erreichen, bestehen. Die mediane Rinne (R) ist hier äusserst flach, ihre Wände bestehen aus sehr kleinen Zellen und zeigen zu beiden Seiten zwei leichte Aufwulstungen. Die hohen Zellen der Kopflappen gehen nach den Seiten hin allmähig in die flachen Elemente des die Embryonalanlage umgebenden Ectoderms über. Ferner beweist dieser Schnitt, dass die Mesodermelemente m^I bereits bis hierher gewandert sind. Neben denselben gewahrt man unter dem Ectoderm noch eigenthümliche Gebilde von kugliger Form, scharfen Contouren und mehr oder minder grossem Durchmesser. Sie lassen bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 36) ein feinkörniges Protoplasma wahrnehmen, in welchem ausser mehreren Vacuolen eine Anzahl stärker tingirte Körperchen sich vorfinden. Diese Gebilde werden später einer genaueren Betrachtung unterworfen werden. Vorgreifend deute ich sie jetzt schon als Zellen, welche sich an der Bildung des Mesoderms theiligen. Wegen ihrer eigenthümlichen Beschaffenheit und Entstehungsweise bezeichne ich dieselben als secundäre Mesodermelemente zum Unterschied von denjenigen, welche bereits bei der Bildung der Gastrula auftreten, und welche ich von jetzt ab als primäre Mesodermelemente aufführen werde. In den Figuren der Tafeln XI und XII sind die Letzteren mit m^I die Ersteren mit m^{II} bezeichnet.

Ein Querschnitt durch die Mitte der Embryonalanlage Fig. 21 zeigt die mediane Rinne R (»Primitivfurche«), zu beiden Seiten derselben zwei leichte Hervorwölbungen des Ectoderms (»Primitivwülste«)¹⁾ und unter dem oberen Blatte zerstreut eine Anzahl von Elementen des primären und des secundären Mesoderms. Entoderm erscheint erst auf dem folgenden Schnitte.

Der Querschnitt durch die Abdominalanlage (Fig. 22) ergiebt, dass sich das Ectoderm, dessen Zellen noch höher geworden sind, hervorzuwölben beginnt. Unter dem Ectoderm liegt eine grosse Menge von primären Mesodermzellen, die höchst wahrscheinlich ihren Ursprung einem Abschnürungsprocesse aus den Entodermzellen verdanken. Das Entoderm zeigt auf dem Schnitte (Fig. 22) ein abgeschlossenes Lumen und hat sehr unregelmässige Formverhältnisse. Das Lumen ist

1) »Primitivfurche« und »Primitivwülste« nach HATSCHER. Nr. 30. p. 8.

meist mit einer feinkörnigen, jedenfalls geronnenen Substanz erfüllt. Seine Elemente haben mit Ausnahme derjenigen, welche die der Embryonalanlage zugewandte Region zusammensetzen, ihren Character wesentlich geändert. Sie zeigen eine bedeutende Grössenzunahme; ihr Volum beträgt meist mehr als das Doppelte des früheren; die Form ist im Allgemeinen cylindrisch; doch sind die Grundflächen stark nach aussen hervorgewölbt. Kerne enthalten diese Entodermzellen meist in der Zweizahl, nicht selten auch in der Dreizahl. Dieselben besitzen bezüglich ihrer Form und Grösse bedeutende Verschiedenheiten. Man trifft darunter kuglige, ovale, biscuitförmige und halbmondförmige Gestalten. Das feinkörnige Protoplasma ist nicht in grosser Menge vorhanden, stets aber in demjenigen Theil der Zelle angehäuft, welche dem Nahrungsdotter sich zuwendet. In diesem ist auch fast immer der Kern gelagert. Der übrige Raum der Zelle ist mit kugligen Ballen von verschiedenem Durchmesser, welche sich mit Carmin weniger leicht färben, angefüllt. Wenn diese Ballen besonders gross oder in grösserer Anzahl vorhanden sind, so beeinflussen sie nicht selten die Form des Kernes der Art, dass dieser eine oft abenteuerliche Gestaltung annimmt. Dabei sind die Ballen mit kugligen Hohlräumen durchsetzt, deren Durchmesser bedeutend variirt.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass sich die betreffenden Ballen mit den sie durchsetzenden Hohlräumen von dem Theile des ausserhalb der Entodermzellen befindlichen Nahrungsdotters optisch wenigstens durchaus nicht unterscheiden. Sehr feine und geeignet tingirte Schnitte geben auch sichere Anhaltspunkte zu einer Vorstellung darüber, wie diese Dotterballen in das Innere der Entodermzellen gelangen.

In Fig. 24 sind einige Entodermzellen eines solchen Schnittes bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Ausserhalb derselben ist ein Theil des Nahrungsdotters (*N*) dargestellt, der in rundliche Ballen zerfällt und von den kreisrunden manchmal etwas elliptischen Lücken durchsetzt ist. Auch innerhalb der Zellen gewahrt man bereits einzelne Deutoplasmaballen (*N*) und kreisrunde Lückenräume in dem feinkörnigen Protoplasma. Von dem dem Nahrungsdotter zugewandten Theil der Zellen sieht man mehr oder minder feine Protoplasmafäden, die ganz das Aussehen von Pseudopodien haben (*p*), ausgehen. Sie dringen zwischen die Dotterballen ein und scheinen dieselben allmählig zu umfliessen. So sind die mit *x* bezeichneten Ballen schon ringsum mit einer feinen Protoplasmaschicht umgeben; während die mit *y* bezeichneten noch nicht vollständig umflossen sind, also noch nicht ganz im Innern

der Zelle liegen. Die Entodermzellen nehmen also den Nahrungsdotter ganz nach Art fressender Amöben in sich auf.

Es muss bemerkt werden, dass man dies nur mit Hülfe äusserst feiner und sehr vorsichtig gefärbter Schnitte nachzuweisen vermag, indem sich Protoplasma etwas rascher färbt als die Dotterelemente. Bei längerer Einwirkung der Farbe aber gehen die auf diese Weise erzeugten Unterscheidungsmerkmale der feinen Protoplasmafäden wieder verloren, so dass man sie dann nicht mehr so deutlich wahrnehmen kann.

Ein (nicht genau) medianer Längsschnitt (Fig. 23) durch den Embryo der gleichen Entwicklungsstufe (Stadium IV) liefert folgende Ergebnisse: Das den vorderen Theil des Keimstreifen bildende Ectoderm zeigt vier Hervorwölbungen resp. Verdickungen; die dem Urmund zunächst gelegene ist die Abdominalanlage (A), die übrigen aber sind als die ersten Spuren der Extremitäten zu deuten. Das am hinteren Rand des Gastrulamundes befindliche flache Ectoderm geht ganz unvermittelt und plötzlich in das aus hochcylindrischen Elementen bestehende Darmblatt über; hier lässt sich also, wie oben schon erwähnt wurde, eine Grenze zwischen beiden Blättern ziehen. Ferner giebt dieser Schnitt Aufschluss über die Weiterentwicklung des Entoderms in der Längsrichtung. Noch immer bemerkt man auf dem Boden der Gastrulahöhle eine leichte Hervorwölbung, welche die letzte Spur des später eingestülpten Entodermhügels darstellt. Das Verhalten der Entodermzellen ist schon oben auf den Querschnitten geschildert. Was das Mesoderm anlangt, so zeigt sich auch hier wieder die bedeutendste Anhäufung seiner Elemente an der vorderen Entodermwand. Einige seiner Elemente sind weit nach vorn gewandert. Das Kleinerwerden der letzteren könnte vielleicht als eine Folge von Vermehrungsprocessen gedeutet werden. Ich will indessen nicht unerwähnt lassen, dass es mir nur in vereinzelten Fällen gelang, in einer Mesodermzelle mehr als einen Kern anzutreffen, weshalb ich denn auch annehmen zu dürfen glaube, dass die Vermehrung der Mesodermzellen vorläufig wenigstens lediglich eine Folge weiterer Einwanderungen aus dem Entoderm ist. Das kleinere Volumen der nach vorn vorgedrungenen Mesodermelemente wird dann mit dem Verschwinden, resp. Seltnerwerden der oben beschriebenen vacuolenartigen Gebilde in deren Innerem in Zusammenhang gebracht werden können. Die dem Entoderm an verschiedenen Stellen dicht anliegenden Mesodermzellen beweisen, dass sich immer noch Elemente des mittleren Blattes aus dem unteren neubilden. Auch der nach hinten gelegene Theil des Entoderms liefert jetzt Mesodermbestandtheile, wie die Lage der beiden Zellen *m* und die Grösse der benachbarten Entodermzellen beweisen.

Elemente des secundären Mesoderms treten hier nur spärlich auf.

Die Schnittreihen durch den Embryo des fünften Stadiums (Fig. 7) ergeben nichts besonders Bemerkenswerthes. Die meisten der hier auftretenden Verhältnisse begegnen uns auch im folgenden Stadium und werden dort behandelt werden. Nur so viel sei bemerkt, dass die Elemente der drei Keimblätter sich bedeutend vermehrt haben; die Entodermzellen sind durch die Aufnahme grösserer Mengen von Deutoplasma noch grösser geworden. Die Elemente des secundären Mesoderms treten in auffallend grosser Zahl auf.

Von Wichtigkeit sind mediane Längsschnitte durch den Embryo dieser Stufe, weil sie über die Verhältnisse der beginnenden Aftereinstülpung und des sich schliessenden Gastrulamundes Aufschluss geben.

Fig. 25 stellt den hinteren Theil eines solchen medianen Längsschnittes dar. Das obere Zellenstratum ist das Ectoderm (*ec*), das untere dagegen (*en*) die der Bauchseite des Embryo zugewandte Partie des Entoderms, die dadurch ausgezeichnet ist, dass sie nur in geringem Grade Deutoplasmaelemente aufnimmt. In einigen der Entodermzellen bemerkt man Gebilde, die den secundären Mesodermelementen vollkommen gleichen. Das Entoderm ist völlig vom oberen Blatte abgeschnürt. Zwischen den beiden primären Keimblättern zeigen sich sehr zahlreiche Mesodermzellen. Die primären liegen mehr nach hinten, die secundären, die auf diesem Stadium zuerst in solcher Menge auftreten, mehr nach vorn.

Die ungemein grossen Ectodermzellen formiren die Abdominalanlage (*A*). Vor derselben beginnt die Caudalfalte (*cd*) sich zu bilden. Ziemlich in der Mitte der Abdominalanlage, unmittelbar hinter der starken Aufwulstung bemerkt man eine deutliche Einstülpung (*an*): die Anlage des Afters und des Hinterdarms. Sie wird bald tiefer eindringen, sich mit dem Entodermsacke vereinigen und dann die Communication des Entodermolumens mit dem so entstandenen ectodermalen Hinterdarm vermitteln. Von dem Gastrulamund ist auf diesem Schnitte nichts mehr wahrzunehmen. In etwas früheren Stadien kann man an Längsschnitten, die durch den Hals der eben abgeschnürten Gastrulaeinstülpung geführt sind, sich überzeugen, dass die Schlussstelle hinter der Afteröffnung liegt.

Zugleich folgt hieraus, dass die Einstülpung des Hinterdarms nach der Schliessung des Urmundes stattfindet. Die soeben erwähnten Zellen, die den Hals der Gastrulaeinstülpung bildeten, scheinen aus ihrer Continuität zu treten und zu Mesodermzellen zu werden. Man trifft sie nämlich bald nicht mehr in ihrer ursprünglichen Lage. Man vergleiche

auch die Schnitte Fig. 16, 22 und 25, welche ebenfalls darauf hinweisen, dass die in Rede stehenden Entodermzellen in Mesoderm-elemente sich umzubilden scheinen.

Schliessung des Gastrulamundes und Einstülpung des Hinterdarmes scheinen sehr rasch auf einander zu folgen.

Wenden wir uns nunmehr zur Betrachtung der Schnitte durch das Naupliusstadium und fassen wir zunächst die Veränderungen am oberen Blatte ins Auge.

Querschnitte durch die vordere Region liefern keine besonders wichtigen Ergebnisse. Das Ectoderm ist überall noch einschichtig; die Zellen, welche die Kopflappen bilden, sind etwas höher als die übrigen. Ausserdem kann man noch zahlreiche Mesoderm-elemente unter dem oberen Blatte wahrnehmen. Von Wichtigkeit ist der Schnitt, der durch die beiden Vertiefungen in den Kopflappen geht (Fig. 26). Man sieht, dass die Vertiefungen (V) jetzt nicht mehr als flache Grübchen erscheinen, sondern mehr den Character von Einstülpungen angenommen haben. Die früher zwischen denselben noch vorhandene Rinne ist nicht mehr da. Wie die folgenden Schnitte beweisen, stehen diese eingestülpten Ectodermportionen in continuirlichem Zusammenhange mit zwei durch Verdickung des oberen Blattes gebildeten Strängen¹⁾, welche in ihren vor der Mundöffnung gelegenen Theilen gegen die Letztere convergiren, an der Einstülpung des Oesophagus vorbeigehen und sich bis zur Caudalfalte verfolgen lassen. Ihre hinter der Mundöffnung gelegenen Theile laufen annähernd parallel und erscheinen auf Querschnitten manchmal nur als Aufwulstungen des Ectoderms (»Primitivwülste«); meist aber ist doch wenigstens der Anfang einer Verdickung zu constatiren. Etwas vor der Mundöffnung erreichen diese Stränge das Maximum ihrer Dicke. Man bemerkt an dieser Stelle auch in der Flächenansicht des Embryos eine leichte Aufwulstung, die indessen auch mit der Bildung der Oberlippe im Zusammenhange steht. Fig. 27 stellt einen Querschnitt dar, der etwas vor der Mundöffnung hindurchgeht. Die Anlagen der vorderen Antennen (*At I*) erscheinen als bereits bedeutend entwickelte Ausstülpungen des Ectoderms. Die beiden Ectodermstränge (»Seitenstränge«) liegen symmetrisch auf beiden Seiten und zeigen rundliche Umrisse (*gs*). Die unmittelbar vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte beweisen, dass diese Stränge nach vorn und nach hinten zu allmähig an Umfang abnehmen. Zu beiden Seiten der Oesophaguseinstülpung (Fig. 28 *Oe*) erscheinen sie auf dem Querschnitt aus 6—7 Zellen be-

1) »Primitivwülste« oder »Seitenstränge« nach HATSCHKE. Literaturverzeichniss Nr. 30. p. 8.

stehend, welche kreisförmig angeordnet sind und deren ellipsoidische Kerne mit ihren Längsachsen radial gerichtet stehen (Fig. 28 *cm*).

Auch auf den Schnitten, welche hinter der Mundöffnung durchgehen und die hinteren Antennen treffen, zeigen die Ectodermstränge das nämliche Verhalten, wie Fig. 29 zeigt, welche einen solchen Schnitt darstellt; *cm* sind wieder die beiden Verdickungen des Ectoderms; sie liegen an den Seiten der hier noch vorhandenen medianen Rinne (*R*). Höchst wahrscheinlich sind diese Verdickungen aus den beiden seitlich von der Medianrinne in früheren Stadien wahrnehmbaren Aufwulstungen (»Primitivwülsten«) hervorgegangen (man vergl. Fig. 24). Die Rinne selbst (Fig. 29 *R*) ist etwas tiefer geworden; sie besteht nicht mehr aus einer einfachen Zellenlage, sondern lässt eine Wucherung bemerken. In Erwägung, dass die Rinne bedeutend schmaler und etwas tiefer geworden ist, dass sie früher aus einer Zellenlage bestand, jetzt aber deren zwei oder auch drei wahrnehmen lässt, kann man zu der Vorstellung gelangen, dass hier ein Process, der von einer Einstülpung im Principe nicht verschieden ist, vor sich gegangen ist. In der Gegend zwischen den Anlagen der Mandibulae stülpt sich der mittlere Theil der Rinne auch wirklich ein. Der vordere Theil dieser Einstülpung ist am tiefsten. Fig. 30 enthält das mittlere Fragment eines Querschnittes durch die Gegend, wo in Fig. 8 die Ziffer 30 steht. Die eingestülpte Rinne (*R*) ist nach oben abgeschlossen. Zu der Bildung eines Rohres kommt es nicht, obwohl die Anordnung der Zellen und die Stellung ihrer Kerne manchmal auf eine solche hinzuweisen scheinen. Bei einem einzigen Embryo dieses Stadiums konnte ich ein allerdings ausserordentlich kleines Lumen auf einem Schnitte erkennen; da ich dies jedoch bei anderen Individuen nicht wiederfand, möchte ich diesem einen Falle keine Bedeutung zuschreiben und eher eine zufällige Verletzung an der betreffenden Stelle annehmen. Zu beiden Seiten der Einstülpung erkennt man die Querschnitte der Ectodermstränge (»Seitenstränge«) als leichte Hervorwölbungen; die Verdickung scheint bereits begonnen zu haben, worauf die beiden in diesen Hervorwölbungen liegenden Ectodermelemente hinweisen (siehe Fig. 30 *g*).

Der unmittelbar darauf folgende Schnitt Fig. 31 lässt die mittlere Einstülpung (*R*) besonders gut erkennen. Man bemerkt wieder die beiden Hervorwölbungen (*g*) (»Seitenstränge«), von denen sich die links gelegene ebenso verhält, wie die beiden auf Fig. 30 gezeichneten¹⁾. Man gewahrt ausserdem noch auf dem Schnitte Fig. 31 die Anlagen der Mandibulae (*Ma*), aus ungemein hohen Cylinderzellen bestehend.

1) In Fig. 31 ist aber irrthümlich in der Seitenstranganlage links statt eines Kernes eine Vacuole gezeichnet.

Auch der folgende Schnitt (Fig. 32) ist von Interesse.

Die mittlere Einstülpung ist hier nicht mehr so tief, dagegen sind die Ectodermstränge wieder sehr auffallend verdickt (*g*). Weiter nach hinten konnte ich weder die Rinne, noch die Einstülpung, noch die Ectodermverdickungen verfolgen.

Wie aus der Untersuchung späterer Stadien folgt, sind die in der Mediangegend der Embryonalanlage stattfindenden Differenzirungen die ersten Anlagen des Nervensystems. Es tritt dasselbe demnach zuerst als eine seichte Medianrinne (»Primitivfurche«) auf, die sich schon in dem Stadium III wahrnehmen lässt. Die leichten Hervorwölbungen an ihren Seiten (Primitivwülste) entwickeln sich später zu den beschriebenen Ectodermsträngen (KOWALEWSKY's Medullarplatten).

Der vor der Mundöffnung gelegene Theil der Rinne giebt dem oberen Schlundganglion und einem Theil der Commissuren den Ursprung. Die seitlichen Theile der Rinne verdicken sich ausserordentlich rasch und liefern den grössten Theil des Gehirnes (Fig. 27 *gs*). Der mittlere Theil der Rinne aber wölbt sich nach aussen etwas hervor (Fig. 27). Nun ist aber von höchstem Interesse, dass sich dieser mittlere Theil später doch noch zu einer Einstülpung umbildet, welche dann mit in die Bildung des oberen Schlundganglions eingeht¹⁾. Dieser Vorgang findet statt, wenn eben die Gefässe sich zu bilden beginnen. Es scheinen dieser Einstülpung demnach eine Zeit lang Hindernisse in den Weg zu treten, welche, wie ich glaube, einestheils durch die gleich mit solcher Intensität stattfindende Zellwucherung in den seitlichen Theilen der Rinne, andernteils durch die Hervorwölbung, welche mit der Bildung der Oberlippe in Zusammenhang steht, bedingt sind.

Wie ich oben beschrieb, findet zwischen diesen als Ectodermstränge sich documentirenden Theilen des oberen Schlundganglions und den Einstülpungen in den Kopflappen ein continuirlicher Zusammenhang statt. Von dieser Einstülpung lässt sich nachweisen, dass die sie bildenden Zellen gleichfalls in die Bildung des Nervensystems eingehen und zwar entwickeln sich aus ihnen die Ganglia optica und wahrscheinlich auch der percipirende Apparat.

Das Gehirn des Krebses besteht daher, seinem Ursprunge nach, aus drei Theilen:

1) Dieser sich einstülpende mittlere Theil der Rinne dürfte dem von HATSCHKE (Nr. 30) beschriebenen Mittelstrang entsprechen.

- 1) aus den seitlichen Verdickungen der Medianrinne (»Seitenstränge«),
- 2) aus dem später sich einstülpenden mittleren Theile dieser Rinne (»Mittelstrang«),
- 3) aus den Einstülpungen in den Kopflappen.

Die zu beiden Seiten des Oesophagus verlaufenden Ectodermstränge (Fig. 28 u. 29 *cm*) bilden die erste Anlage der Schlundcommissur. Schon bei Embryonen, welche die ersten Spuren der Maxillarfüsse zeigen, können dieselben von der Fläche wahrgenommen werden.

Die Veränderungen, welche der hinter der Mundöffnung gelegene Theil der Medianrinne erleidet, und welche die Bildung der hinteren Abschnitte der Commissuren und die des unteren Schlundganglions veranlassen, sind im Principe die gleichen, wie die des vorderen Theils, nur ist die Reihenfolge der Vorgänge eine andere. Während die unmittelbar hinter der Mundöffnung gelegene Partie der Rinne etwas tiefer wird und Zellwucherungen in ihrer Mitte erkennen lässt, stülpt sich die weiter nach hinten gelegene mittlere Region tief ein und erst jetzt erscheint die Verdickung der seitlichen Theile. Diese hintere Region der Rinne, welche also jetzt aus der mittleren Einstülpung und den seitlichen Verdickungen besteht, stellt die Anlage des unteren Schlundganglions dar (Fig. 30, 34, 32 *g*), während aus den unmittelbar hinter der Mundöffnung befindlichen Ectodermsträngen sich die hinteren, resp. unteren Abschnitte der Commissur entwickeln (Fig. 29 *cm*).

Wie man sieht, bildet sich das untere Schlundganglion im Wesentlichen auf die gleiche Weise, wie das obere. Bei Ersterem findet Einstülpung und Verdickung gleichzeitig statt, bei Letzerem erfolgt der Einstülpungsprocess später.

Die Bildung der übrigen Bauchganglien erfolgt auf ähnliche Weise wie die des unteren Schlundganglions. Stets erkennt man auf den Querschnitten der nächsten Stadien, wo sich die Bauchganglienkette anlegt, eine mittlere Einstülpung und zu beiden Seiten derselben Verdickungen des Ectoderms.

Wie ein Vergleich der Querschnitte Fig. 27, 29 u. 32 lehrt, sind von den Extremitäten die vorderen Antennen (*At I*) und die Mandibulae (*Md*) am stärksten entwickelt, während die hinteren Antennen (*At II*) noch nicht so stark ausgestülpt sind.

Was das Verhalten des Abdomens auf Schnitten anlangt, so sind hier besonders mediane Längsschnitte von Interesse, denn diese geben Aufschluss über das Verhalten des Hinterdarms. Fig. 33 führt die hintere Partie eines solchen Schnittes vor Augen. Die Afteröffnung

(an) führt in ein Lumen, welches dem Hinterdarm (*hd*) angehört. Die Zellen des Letzteren haben ganz den Character der Ectodermelemente; sie stehen in ziemlich unvermitteltem Zusammenhange mit den Entodermzellen; es communicirt demnach schon im Naupliusstadium der Hinterdarm mit dem Mitteldarme.

Die tiefe Falte vor dem Abdomen ist die Caudalfalte (*cd*).

Bei der Beschreibung der Flächenbilder wurde hinter dem Abdomen eine leichte Hervorwölbung erwähnt, die an derjenigen Stelle sich befindet, wo sich in späteren Stadien das Herz entwickelt. Fig. 34 stellt einen Querschnitt aus dieser Region dar. Man bemerkt die Hervorwölbung des Ectoderms, welches hier aus ziemlich grossen Elementen, die nach den Seiten zu allmähig kleiner werden, besteht. Unter dieser Hervorwölbung liegen nun eine grosse Menge primärer Mesodermzellen (*h*), welche als die erste Anlage des Herzens zu deuten sind.

Das Entoderm hat gegen Ende des Naupliusstadiums bedeutend an Ausdehnung zugenommen. Besonders intensiv geschah die Ausbreitung in horizontaler Richtung nach allen Seiten hin, vorzugsweise aber nach vorn. Die vordere Wand des Entodermsackes reicht jetzt bis in die Gegend der Kopflappen, wie Fig. 26 zeigt, auf der eine solche Entodermregion etwas schief getroffen ist. In die Tiefe ist das Entoderm weit weniger gedrungen. Das von ihm gebildete Lumen, welches, wie wir gesehen, bereits mit dem Hinterdarm communicirt, ist stets mit feinkörniger geronnener Substanz angefüllt.

Was die Zellen des Entoderms anbelangt, so haben sie im Allgemeinen ihren Character wenig geändert. Nur haben die seitlichen und unteren Partien desselben eine solche Menge von Dotter aufgenommen, dass die Elemente ausserordentlich gewachsen sind. Verhältnissmässig geringes Volumen haben die Zellen, welche die der Bauchseite des Embryos zugewandte Region des Entoderms zusammensetzen (Fig. 34 *en*); am kleinsten sind die in der Nähe des Abdomens befindlichen (Fig. 33 *en*). Die Form der Entodermzellen ist meist cylindrisch. Wenn sehr viel Nahrungsdotter aufgenommen wurde, sind die Grundflächen stark nach aussen hervorgewölbt (Fig. 34). Die an der Bauchseite des Entodermsackes liegenden Zellen haben in ihrem Innern ausser dem feinkörnigen mit Carmin bei guten Tinctionen schwach rosa sich färbenden Protoplasma noch eine andere etwas gröber granulirte Masse, welche von Vacuolen durchsetzt ist, sich schwerer färbt, aber von dem in den übrigen Zellen vorhandenen Nahrungsdotter theils durch die feinkörnige Zusammensetzung, anderntheils aber dadurch, dass sie keine rundlichen Ballen mehr bildet, sich unterscheidet. Am nächsten liegt die Annahme, dass diese Substanz

den chemisch veränderten Nahrungsdotter darstellt. Die Grenzen der Entodermzellen sind stets deutlich sichtbar. Auf dem Schnitte Fig. 26 aber, der die vordere Wand des Entodermsackes traf, sind die unteren Grenzen nicht vorhanden, weil hier ein Anschnitt vorliegt. Wie in den früheren Stadien, so ist auch hier das Protoplasma der Darmdrüsenzellen vorzugsweise peripherisch angehäuft; es ist im Verhältniss zu dem aufgenommenen Nahrungsdotter nur spärlich vorhanden.

In dieser Protoplasmaanhäufung liegen meist die Kerne. In den meisten Fällen sind deren mehrere in einer Zelle vorhanden. Gewöhnlich sind es drei, man findet aber auch Zellen, wo sechs Kerne zusammenliegen und ein maulbeerförmiges Häufchen bilden. Hier und da fehlt auch der Kern vollständig. (Vergl. Fig. 26, 33, 34.) Die Kerne sind durch Mannigfaltigkeit ihrer Grösse und ihrer Form ausgezeichnet. Am häufigsten trifft man ellipsoidische, deren Längsdurchmesser zwischen 44 und 30 μ variirt; aber auch kuglige, biscuitförmige, halbmondförmige Kerne sind wahrzunehmen. Besonders in solchen Zellen findet man sehr wechselnde Kernformen, welche viele Dotterballen enthalten, indem diese die Formen der Kerne vielfach modificiren. Sehr häufig weisen Einschnürungen an den Kernen auf Theilungsvorgänge hin. Die Existenz solcher Theilungen beweist auch der Umstand, dass man sehr oft die Kerne dicht beisammen sieht (Fig. 35). Bei Anwendung starker Vergrösserungen gewahrt man in dem rosa gefärbten Kerne eine Anzahl von Kernkörperchen (2—6) von wechselnder Form und Grösse (Fig. 35 *kk*). Sie unterscheiden sich von der übrigen Kernsubstanz, die feinkörniges Aussehen hat, durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen und durch ihre grössere Imbibitionsfähigkeit mit Carmin.

In denjenigen Zellen, welche die Bauchseite des Entoderms bilden, findet man ausserdem jene eigenthümlichen Gebilde, welche ich schon oben vorgreifend als secundäre Mesodermzellen bezeichnete (Fig. 26, 34, 35). Dieselben sollen nunmehr einer genaueren Betrachtung unterworfen werden.

Fig. 35 stellt die peripherischen Theile dreier Entodermzellen aus der betreffenden Region und ausserdem noch einige der secundären Mesodermzellen dar.

Durch glückliche Tinction mit BEALE'schem Carmin konnte man auf sehr dünnen Schnitten (bis zu 1/70 Mm.) das in den Entodermzellen vorhandene Protoplasma von der bereits beschriebenen, dem Nahrungsdotter entstammenden Substanz unterscheiden. Das Protoplasma färbte

sich nämlich schwach rosa, die Kerne etwas stärker, die Kernkörperchen aber sehr intensiv, während sich die erwähnte Substanz wenig oder gar nicht mit diesem Carmin imbibirte.

Die Zelle links in Fig. 35 enthält fast gar kein Protoplasma; auch fehlt der Kern. Statt dessen gewahrt man kuglige Gebilde von verschiedener Grösse und mit scharfen Contouren. Es bestehen dieselben aus einer feinkörnigen, schwach rosa gefärbten Substanz, welche ich vermöge der oben angegebenen Reaction und wegen ihres sonstigen Aussehens als Protoplasma ansprechen muss. In diesem sind mehrere vacuolenartige Gebilde eingelagert, deren Durchmesser verschiedene Grösse zeigt. Zwei der kugligen Elemente (*a* und *b*) führen ausser diesen Vacuolen mehrere stärker sich färbende Körperchen von ungleicher Form und Grösse. Die Kleineren derselben, welche in der Zeichnung dunkler dargestellt sind, besitzen ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen und haben mit den Nucleoli der Entodermzellkerne auffallende Aehnlichkeit. Das dritte kuglige Element (*c*), welches in der nämlichen Zelle liegt, enthält nur ein solches stärker gefärbtes Körperchen, von etwas grösserem Volumen, welches aber in seinem sonstigen Verhalten ganz die Merkmale der Entodermzellkerne hat. Es färbt sich genau ebenso wie diese, enthält aber keine Kernkörperchen.

Die mittlere der drei Entodermzellen zeigt in einem Winkel noch etwas wandständiges Protoplasma, in welchem ein riesiger Kern (*k*) eingelagert ist, der eine Anzahl Kernkörperchen (*kk*) erkennen lässt. Die Einschnürung in seiner Mitte dürfte als beginnende Theilung zu deuten sein. In der nämlichen Zelle findet sich noch eines der fraglichen Gebilde (*c'*), in dessen Innerem ausser drei Vacuolen noch ein kernartiges, länglich rundes, schwach gekrümmtes Körperchen liegt.

Die dritte Zelle endlich enthält vier auf einem Häufchen liegende, offenbar durch Theilung aus einander entstandene Kerne; Protoplasma konnte hier nicht beobachtet werden. Dagegen liegt in der Nähe der Kerne wiederum eines der in Rede stehenden Gebilde, welches denen in der Zelle links befindlichen, mit *a* und *b* bezeichneten, sehr ähnlich ist.

Auf den Schnitten Fig. 25, 26 und 34 sind ganz ähnliche Verhältnisse bei schwächeren Vergrösserungen dargestellt. Fast durchgängig steht die Anzahl der in einer Entodermzelle vorhandenen Kerne in umgekehrtem Verhältnisse zu der Anzahl der in derselben Zelle sich findenden, kugligen Elemente. Wo viele Kerne sind, trifft man höchstens eines der Letzteren (Fig. 35 die Zelle rechts), häufig aber auch gar keines; dagegen fehlt oft der Kern und statt dessen findet sich dann

eine grössere Anzahl der in Rede stehenden Elemente (Fig. 35, die Zelle links).

Die auf Tafel XII abgebildeten Schnitte belehren uns aber ferner, dass diese Elemente sich auch ausserhalb der Entodermzellen vorfinden. Sie sind überall unter dem die Embryonalanlage zusammensetzenden Ectoderm ausgebreitet; einzelne derselben sind auch in dem Nahrungsdotter zerstreut (Fig. 26). Schon in dem Stadium IV, aus welchem der Schnitt Fig. 23 entnommen ist, sind einzelne derselben zu beobachten. Hier liegen dieselben aber stets in unmittelbarer Nähe des Entoderms. Mit weiter fortschreitender Entwicklung werden sie zahlreicher und nähern sich mehr und mehr dem Ectoderm. Schon aus diesen Umständen könnte man zu der Vermuthung gelangen, dass die fraglichen Elemente aus dem Entoderm auswandern.

Es gelang mir aber ausserdem in einigen Fällen, Entodermzellen zu beobachten, die an der oberen Grenze durchbrochen waren und in der so entstandenen Oeffnung eine Menge der fraglichen Gebilde enthielten, welche eben im Begriffe zu sein schienen, aus der Entodermzelle auszuwandern. Indessen können diese Beobachtungen vermöge der angewandten Untersuchungsmethode nicht als direct beweisend angesehen werden.

Wie schon mitgetheilt, sind die betreffenden Elemente immer kuglig, nie konnte ich amöboide Formen erkennen. Immerhin ist es aber am wahrscheinlichsten, dass dieselben wandern, und dass der Härtungsprocess die Veranlassung der Kugelgestalt ist.

Dass diese Gebilde als Zellen zu deuten sind, obwohl sie die Merkmale einer Zelle nicht so unmittelbar zur Schau tragen, geht aus Folgendem hervor:

Man findet nämlich häufig ganz in der Nähe des Entoderms kuglige Elemente, von nahezu derselben Grösse, deren Zellennatur nicht angezweifelt werden kann. In Fig. 35 *d* sind solche gezeichnet und zwar ist in der Zeichnung auch die Lage zu dem Entoderm genau angegeben. Sie zeigen ebenfalls scharfe Contouren und bestehen aus feinkörnigem, schwach rosa gefärbtem Protoplasma, in das ausser mehreren Vacuolen ein deutlicher Kern mit einem oder zwei Kernkörperchen eingelagert ist. Sie haben also alle Merkmale einer Zelle.

Grösse, Form und Lage, sowie das Vorhandensein der Vacuolen sprechen dafür, dass sich diese Zellen aus den in den Entodermzellen und auch ausserhalb derselben befindlichen kugligen Gebilden entwickelt haben. Die Annahme, dass diese Letzteren auch Zellen sind, scheint mir daher berechtigt zu sein. Dass die in der Nähe des Entoderms gelegenen Zellen (Fig. 35 *d*) nicht primäre Mesodermzellen sind, welche etwa von

ihrem Entstehungsorte hierher gewandert wären, geht daraus hervor, dass sich solche in diesen Regionen gar nicht vorfinden, sondern stets in der Nähe des Ectoderms verbleiben.

Ueber die Art und Weise wie sich jene eigenthümlichen zelligen Elemente in dem Entoderm entwickeln, kann ich nichts absolut Genaues angeben. Dass aber die Kerne der Entodermzellen dabei betheiligt sind, ist evident; denn das Entoderm besteht in dem folgenden Stadium nicht aus so vielen Zellen, als Kerne im Naupliusstadium vorhanden sind. Vielmehr beobachtet man in Embryonen mit eben angelegten Maxillarfüssen, dass die Entoderm Elemente, welche jetzt nur einen oder höchstens zwei Kerne enthalten, wohl an Umfang, aber nicht bedeutend an Zahl zugenommen haben. Auf die Betheiligung der Entodermzellkerne bei der Bildung jener Zellen weist aber auch der Umstand hin, dass in denjenigen Elementen des Entoderms, in welchen zahlreiche Kerne vorkommen, nur wenige oder gar keine dieser eigenthümlichen Zellen vorhanden sind. Ausserdem haben die in diesen Letzteren zu beobachtenden intensiver lichtbrechenden und stärker tingirten Körperchen eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Nucleoli der Entodermzellkerne.

Die wahrscheinlichste, weil mit allen der Beobachtung zugänglichen Thatsachen am besten harmonisirende, Hypothese bezüglich der Entstehung dieser Gebilde scheint mir folgende zu sein:

Einer der meist in der Mehrzahl in einer Entodermzelle befindlichen Kerne umgiebt sich zunächst mit einer dünnen Schicht des umliegenden Protoplasmas. (Dies konnte ich niemals mit absolut befriedigender Sicherheit erkennen, obwohl ich hier und da etwas Aehnliches zu sehen glaubte. Da aber stets in jenen Theilen der Zellen Protoplasma angehäuft ist, so können immer Täuschungen mit unterlaufen.) Dieser Kern erleidet nun eine eigenthümliche Metamorphose, welche zunächst darin besteht, dass sich in seinem Innern Vacuolen bilden. Fig. 36 stellt einen solchen Kern aus einer Entodermzelle dar; sein Volumen ist etwas bedeutender, als das anderer Entodermzellkerne. Diese Zunahme dürfte möglicher Weise auf Rechnung der entstandenen Vacuolen zu setzen sein, welche durch Aufnahme von flüssigen Substanzen aus dem Protoplasma ihren Ursprung genommen haben können. Die weiteren Veränderungen des Kernes bestehen nun wahrscheinlich darin, dass sich seine festeren Bestandtheile zusammenballen und jene etwas stärker sich färbenden Körperchen, welche sich in diesen Elementen finden, darstellen. Die Nucleoli sind aber, bei den meisten wenigstens, noch eine geraume Zeit wahrzunehmen. Bei einigen scheinen dieselben bereits innerhalb der Entodermzellen zu verschwinden (Fig. 35 c u. c').

Ob nun eines jener verschieden grossen und stärker gefärbten Gebilde innerhalb der so entstehenden Zelle die Rolle des Kernes übernimmt, ist nicht festzustellen. Sicher ist aber, dass sich in diesen Zellen später wieder ein deutlich markirter Kern mit charakteristischem Kernkörperchen beobachten lässt. (Vergleiche Fig. 35 d.)

Die Bildung dieses Kernes sammt seiner Kernkörperchen geschieht meist später, als dies nach Fig. 35 erscheint, und zwar ausserhalb der Entodermzellen. Wie es scheint, nehmen diese Zellen bei ihrer Wanderung durch den zwischen Ectoderm und Entoderm liegenden Nahrungsdotter Nahrungsmaterial auf und sind erst dann im Stande den grossen Kern, den man später in den Mesodermzellen antrifft, auszubilden. In einigen Fällen jedoch differenzirt sich der Kern schon früher, wie bei dem Embryo, aus welchem Fig. 35 entnommen ist. Hier fanden sich sogar innerhalb der Zellen des Entoderms solche Gebilde vor, die schon einen deutlichen Zellkern wahrnehmen liessen (Fig. 35 c und c').

In einer vorläufigen Mittheilung, die ich über die Entwicklung des Krebses publicirt habe¹⁾, ist die Entstehungsweise dieser Gebilde anders angegeben. Ich konnte damals vermöge der weniger günstigen Tinction keine so genauen Beobachtungen anstellen. Noch will ich hervorheben, dass zur Untersuchung dieser Gebilde nur äusserst feine Schnitte (bis zu $\frac{1}{70}$ Mm.) verwendet werden können, da sich sonst äusserst complicirte und schwer zu deutende Bilder ergeben.

Wie schon erwähnt, wandern diese Zellen aus dem Entoderm aus, verbreiten sich in dem Nahrungsdotter, der zwischen Ectoderm und Entoderm sich befindet, nähern sich aber später dem oberen Blatte, wo man sie alsdann mit den primären Mesodermzellen untermengt antrifft. (Siehe die Figuren auf Tafel XII.)

Es ist demnach ganz natürlich, diese Elemente, welche auf so eigenthümliche Weise entstehen und anfänglich wenigstens von den schon früher vorhandenen Mesodermzellen ihrem Aussehen nach abzuweichen, ebenfalls als Bestandtheile des mittleren Blattes aufzufassen. Für diese Auffassung dürfte noch der Umstand sprechen, dass die früher vorhandenen Mesodermzellen nur sehr selten zwei Kerne enthalten, dass sie also durch Theilung sich nicht so rapid zu vermehren scheinen, wie man nach der grossen Anzahl, in welcher sie im nächsten Stadium auftreten, vermuthen sollte.

Wegen ihrer eigenthümlichen Beschaffenheit und Entstehungsweise und wegen ihres späteren Auftretens bezeichnete ich diese Elemente als secundäre Mesodermzellen, während die schon bei der Bildung

1) Centralblatt für die medic. Wissenschaften. 1876. Nr. 41.

der Gastrula auftretenden Mesodermelemente als primäre eingeführt wurden.

In den Figuren der Tafel XII sind Letztere mit m^I Erstere mit m^{II} bezeichnet.

Gegen Ende der Naupliusperiode bemerkt man die secundären Mesodermelemente ausser in dem Nahrungsdotter zwischen Ectoderm und Entoderm auch in den Ausstülpungen des Ectoderms, welche die Anlagen der Extremitäten bilden (Fig. 32).

Ganz besonders aber sind sie in dieser Zeit in der Mediangegend unmittelbar unter dem Ectoderm der Embryonalanlage angehäuft. Zwischen ihnen finden sich dann weder Dotterelemente noch primäre Mesodermzellen eingelagert; sie bilden einen continuirlichen Zellstrang von ziemlich bedeutender Dicke, der aber auf dem Querschnitte sehr wechselnde und unregelmässige Formverhältnisse wahrnehmen lässt, meistens jedoch rundlich ist (siehe Fig. 26 und 27 St). Es erstreckt sich dieser Strang von der vorderen Gegend der Kopflappen bis in die Nähe des Abdomens, wo sich seine Bestandtheile allmähig zerstreuen. Von der Oesophaguseinstülpung durchbrochen, zerfällt er an dieser Stelle in zwei Theile (Fig. 28).

Dieser Strang scheint nur vorübergehend aufzutreten und zwar in einer bestimmten Entwicklungsperiode; denn nicht in allen Embryonen, welche äusserlich die Merkmale des Naupliusstadiums zur Schau trugen, konnte dieser Strang mit gleicher Deutlichkeit nachgewiesen werden. Sehr oft war er nur andeutungsweise wahrzunehmen (Fig. 29). Am charakteristischsten war er bei solchen Embryonen, die durch Grössenverhältnisse der Extremitäten, der Oesophaguseinstülpung u. s. w. sich als weiter in der Entwicklung fortgeschritten erwiesen. Ob dieser Strang nur einer zufälligen Anhäufung von Mesodermelementen seine Existenz verdankt, mag dahin gestellt bleiben.

Im folgenden Entwicklungsstadium, bei Embryonen also, welche die Anlage der Maxillarfüsse zeigen, haben die secundären Mesodermzellen ihren specifischen Character vollständig verloren. Sie sind dann von den primären nicht mehr zu unterscheiden. Auch findet sich in diesem Stadium keine solche Anhäufung in der Mittellinie mehr vor.

Ich konnte daher vorläufig über das endliche Schicksal der secundären Mesodermzellen nichts weiter feststellen, ich habe aber die nicht unbegründete Vermuthung, dass sie mit der Bildung des Blutes im Zusammenhang stehen.

Ergebnisse.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sind theils Bestätigungen, beziehungsweise Berichtigungen der Angaben früherer Autoren, theils von mir neu beobachtete Thatsachen.

1) Das Ei des Flusskrebse zeigt in dem Stadium, in welchem die Dotterpyramiden auftreten, zwei Hüllen:

- a. das Chorion, eine zähe, gelbliche und ziemlich derbe Haut.
- b. eine äusserst feine und homogene dem Ei dicht anliegende Hülle.

2) Das Deutoplasma besteht aus dreierlei Elementen. Diese sind:

- a. kuglige, fettige Bestandtheile.
- b. feinkörnige, nach dem Erhärten homogene Elemente, die in Carmin sich roth färben. Sie nehmen je nach den Entwicklungsperioden verschiedene Formverhältnisse an. Kurz vor Beendigung der Blastodermbildung formiren sie pyramidenförmige Stücke. Diese zerfallen bald in kuglige Ballen, welche von den Entodermzellen späterer Stadien aufgenommen werden und in denselben zum zweiten Male pyramidenförmige Gestalt annehmen.
- c. kuglige Elemente, aus einer protoplasmatischen Substanz bestehend und viele Vacuolen einschliessend.

Diese kommen nur in früheren Entwicklungsperioden vor; Embryonen, welche die ersten Spuren der Extremitäten erkennen lassen, enthalten dieselben nicht mehr.

3) Kurz vor dem Auftreten des ausgebildeten Blastoderms besteht das Ei aus lauter pyramidenförmigen Zellen, deren Basis nach der Peripherie, deren Spitze nach dem Eicentrum gerichtet ist. Ihrer Hauptmasse nach bestehen diese Pyramiden aus Deutoplasma. Das Protoplasma ist vorzugsweise an der Peripherie und im Centrum des Eies angehäuft; der Kern dieser Zellen liegt stets in der Protoplasmaanhäufung an der Peripherie.

4) Im Centrum des Eies findet sich auf diesem Stadium ein scharf contourirtes, kugliges Gebilde mit Vacuolen und fettigen Dotterelementen im Innern, welches wahrscheinlich dem Dotterkern der Arachniden entspricht.

5) Das Protoplasma zieht sich bald ganz an die Eioberfläche zurück und die Dotterpyramiden zerfallen in rundliche Ballen.

6) Das ausgebildete Blastoderm ist überall einschichtig und besteht aus flachen, pflasterepithelartigen Zellen. Es umgiebt das Ei ringsum.

7) Die erste Veränderung am Blastoderm besteht in der Anlage des ovalen Primitivstreifens. Mit der Längsachse desselben ist zugleich die

Längsrichtung des Embryo fixirt. Mithin ist die erste Embryonalanlage eine bilateral symmetrische.

8) In der hinteren Region des Primitivstreifens entsteht die Gastrula auf folgende Weise:

Es stülpt sich zunächst eine hufeisenförmige Falte in den Dotter ein. Die convexe Seite derselben ist stets nach vorn gerichtet. (Ausnahmen hiervon sind als Abweichungen von dem regelmässigen Entwicklungsgange anzusehen.) Die Falte ist vorn am tiefsten eingestülpt; die eingestülpte Partie ist nicht nach dem Eicentrum gerichtet, sondern bildet einen spitzen Winkel mit den vorderen und seitlichen Blastodermregionen.

Die hufeisenförmige Falte wird bald zu einer ovalen ringförmigen; die Längsachse des Ovals fällt mit der Längsrichtung des Embryos zusammen. Der von der ringförmigen Falte begrenzte Blastodermtheil dringt zuerst mit seiner vorderen, später auch mit seiner hinteren Partie in den Dotter ein.

9) Der Gastrulamund schliesst sich vollständig.

Die Schliessung erfolgt durch Wucherungen der den seitlichen und den vorderen Mundrand umgebenden Blastodermregionen, während der hintere Mundrand fast unverändert in seiner Lage verbleibt.

10) Sowohl durch den Bildungsprocess als auch durch die Art und Weise der Schliessung, sowie durch ihre Formverhältnisse documentirt sich die Gastrula als ein bilateral symmetrisch angelegtes Gebilde.

11) Das durch Einstülpung auf diese Weise entstandene Entoderm, welches nur kurze Zeit einen nach aussen überall abgeschlossenen Sack darstellt, breitet sich allmähig in dem Nahrungsdotter aus, indem seine Zellen diesen Letzteren in sich aufnehmen.

Die Entodermelemente werden dadurch sehr gross und wachsen durch Aufnahme des ganzen Nahrungsdotters zu pyramidenförmigen Zellen aus.

12) Die Entodermzellen nehmen die Nahrungsdotterballen nach Art fressender Amöben, in sich auf.

13) Das Mesoderm legt sich gleichzeitig mit der Entstehung der hufeisenförmigen Falte an. Es liegt in dem Winkel, welchen die eingestülpte Falte mit dem nach vorn gelegenen Blastoderm macht, also im vorderen Theil des Gastrulamundrandes. Seine Zellen bilden kein zusammenhängendes Stratum. Sein Verbreitungsbezirk liegt in Bezug auf die Embryonalanlage bilateral symmetrisch.

14) Das Mesoderm nimmt seinen Ursprung aus dem Entoderm auf zweierlei Weise.

- a. In den ersten Stadien schnüren sich seine Elemente von dem in der Nähe des Gastrulamundrandes nach vorn gelegenen Entoderm ab. Etwas später finden solche Abschnürungsprocesse auch in tiefer gelegenen Entodermregionen statt. (Primäres Mesoderm.)
- b. In späteren Stadien (von dem an, wo die ersten Spuren der Extremitäten als Ectodermverdickungen sich anlegen bis zum Ende der Naupliusperiode) entstehen zahlreiche Mesodermzellen innerhalb derjenigen Entodermzellen, welche der Bauchseite des Embryo zugewandt stehen.

Einige der in den Letzteren meist in der Mehrzahl (bis zu sechs) sich bildenden Kerne umgeben sich mit Protoplasma (?) und erleiden dann eine eigenthümliche Metamorphose, welche darin besteht, dass sich im Innern des Kernes Vacuolen bilden, und dass die festeren Bestandtheile desselben sich zusammenballen. Jedem solcher Entodermzellkerne entspricht dann ein eigenthümliches, kugliges, scharf contourirtes Gebilde, welches viele Vacuolen und mehrere stärker tingirte Körperchen von verschiedener Form und Grösse zeigt; meist kann man in denselben auch noch die Kernkörperchen des Entodermzellkernes wahrnehmen.

Diese Elemente, welche aller Wahrscheinlichkeit nach amöboide Bewegungen zu machen im Stande sind, wandern aus und verbreiten sich unter dem Ectoderm der Embryonalanlage, wo sie sich mit den primären Mesodermelementen vermischen. Theils schon innerhalb der Entodermzellen, meist aber ausserhalb derselben entsteht in diesen Zellen ein Kern mit deutlichem Kernkörperchen. (Secundäres Mesoderm.)

45) Gegen Ende der Naupliusperiode häufen sich die secundären Mesodermelemente vorzugsweise in der Mittellinie der Embryonalanlage an und formiren hier einen Zellstrang, der sehr wechselnde Form und Grössenverhältnisse darbietet und sich von dem vorderen Theil der Kopflappen bis zum Abdomen erstreckt.

46) Nach dem Naupliusstadium sind primäre und secundäre Mesodermelemente nicht mehr von einander zu unterscheiden. Auch existirt der mediane Zellstrang nicht mehr.

47) In dem Stadium mit weit geöffnetem Gastrulamund legen sich vor demselben die ovalen Kopflappen an, indem die Ectodermzellen jener Region höher werden.

48) In dem vorderen Theil der Kopflappen entstehen zwei kreis-

runde Scheiben, die Kopfscheiben, deren centrale Partien flach vertieft sind.

19) In der hinteren Kopflappenregion entwickeln sich die drei Paar für den Nauplius charakteristischen Extremitäten als Ectodermausstülpungen. Zuerst treten die Mandibulae auf, alsdann folgt das vordere und bald darauf das hintere Antennenpaar.

20) Das Abdomen erscheint zuerst als ein vor dem Urmund gelegener Wulst des Ectoderms, der bald elliptische Form annimmt, später aber abgerundet fünfeckige Gestalt zeigt und eine Ausstülpung des Ectoderms repräsentirt.

21) Ungefähr in der Mitte der Abdominalanlage entsteht der After und der Hinterdarm als eine Einstülpung des Ectoderms. Diese Einstülpung liegt etwas vor der Schlussstelle der Gastrula.

22) Die Communication des Hinterdarms mit dem Mitteldarm ist im Naupliusstadium bereits hergestellt.

23) Um das Abdomen legt sich eine hufeisenförmige Falte an, welche die Anlage des Cephalothoraxschildes repräsentirt.

24) Die erste Anlage des Herzens giebt sich im Naupliusstadium kund als eine Hervorwölbung und Verdickung des Ectoderms, unter welcher zahlreiche Mesodermelemente sich anhäufen.

25) Mundöffnung und Oesophagus entstehen durch Einstülpung des Ectoderms in dem Stadium, welches die erste Spur der Hinterdarminstülpung erkennen lässt.

26) Vor der Mundöffnung entwickelt sich die Oberlippe als eine Hervorwölbung des Ectoderms.

27) Das Nervensystem tritt in dem Stadium mit weit offenem Gastrulamund als eine mediane seichte Rinne auf, welche, vorn breiter und hinten etwas schmaler, sich von der vorderen Grenze der Kopflappen bis zur Abdominalanlage erstreckt.

28) Die vor der Mundöffnung gelegene Region der Rinne geht zum grössten Theil in die Bildung des oberen Schlundganglions ein. Dieses entsteht auf folgende Weise :

Die seitlichen Theile der Rinne bilden sich durch Wucherung der Zellen zu Ectodermsträngen aus, welche bilateral symmetrisch gelegen sind und gegen die Mundöffnung convergiren; theils durch diese intensiven Wucherungen, theils durch Entwicklung der Oberlippe verschwindet die Rinne als solche. Ihr mittlerer Theil wölbt sich sogar etwas nach aussen hervor.

Dieser mittlere Theil stülpt sich in dem Stadium mit angelegten Gefässen tief zwischen die beiden Ectodermstränge ein und wird zum integrierenden Bestandtheil des oberen Schlundganglions.

29) Die beiden Vertiefungen in den Kopfscheiben stülpen sich im Naupliusstadium ebenfalls ein; diese Einstülpungen stehen mit den sub 28 erwähnten Ectodermsträngen in continuirlichem Zusammenhange und bilden die Anlage der Ganglia optica¹⁾.

30) Die seitlichen Stränge des oberen Schlundganglions lassen sich im Naupliusstadium bis in die Nähe des Abdomens verfolgen. Sie repräsentiren theils Hervorwölbungen des Ectoderms, theils aber und zwar meistens Verdickungen desselben.

Die zu beiden Seiten des Oesophagus liegenden Abschnitte stellen die Anlage der Schlundcommissur dar.

31) Der hinter der Mundöffnung gelegene Theil der Rinne giebt dem unteren Schlundganglion den Ursprung.

Die seitlichen Regionen der Rinne bilden die sub 30 erwähnten Stränge. Die mittlere Partie der Rinne dagegen, welche in der Nähe der Mundöffnung ziemlich tief ist und Wucherungen der sie zusammensetzenden Zellen wahrnehmen lässt, stülpt sich in der Gegend der Mandibulae tief ein.

Zu den Seiten dieser Einstülpung sind die Ectodermstränge als Verdickungen am deutlichsten ausgeprägt.

Einstülpung und Verdickungen gehen in die Bildung des unteren Schlundganglions ein. Die Vorgänge bei der Entwicklung des Letzteren sind mithin im Principe die gleichen, wie diejenigen, welche die Bildung des oberen Schlundganglions veranlassen, nur ist die Reihenfolge eine andere.

Dritter Abschnitt.

Literaturangaben und Vergleiche.

Bei dem Vergleiche meiner Beobachtungen mit denen anderer Forscher werde ich vorzugsweise die Literatur über Arthropoden- und zwar specieller die über Crustaceenentwicklung²⁾ berücksichtigen und nur in einzelnen Fällen auf andere Thiergruppen übergreifen.

Im Allgemeinen werde ich dabei diejenige Disposition einhalten,

1) Und wahrscheinlich auch des percipirenden Apparates.

2) Die in russischer Sprache geschriebene Abhandlung BOBRETZKY's kann ich leider wegen Unkenntniss dieser Sprache nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit citiren. Unterlaufende Unrichtigkeiten und Unterlassungsfehler meinerseits in dieser Beziehung dürften daher wohl auf Entschuldigung Anspruch machen. Das Referat (Nr. 4) soll stets ausreichende Berücksichtigung erfahren; ebenso diejenigen Angaben BOBRETZKY's über die Entwicklung von *Astacus*, die sich in seinem Aufsatz über die Entwicklung von *Oniscus murarius* befinden (Nr. 5).

welche durch die am Schlusse des vorigen Abschnittes befindliche Uebersicht der Ergebnisse bestimmt ist.

Die eingeklammerten Nummern beziehen sich auf die entsprechenden Nummern des Literaturverzeichnisses am Schlusse dieser Abhandlung.

Betreffs der Hüllen des Eies, resp. des Embryos, stimmen die Angaben in Bezug auf *Astacus* nicht überein.

RATHKE (Nr. 4, p. 6) beschreibt am frisch gelegten Ei ausser dem Chorion, noch eine äusserst zarte und höchst durchsichtige Dotterhaut, welche bis zum Ausschlüpfen des Embryo persistire.

LEREBOULLET stellt die Existenz dieser Membran wenigstens in ganz frühen Stadien in Abrede. Er sagt (Nr. 2, p. 234), dass sich eine solche homogene Dotterhaut später entwickle, ohne jedoch über die Zeit ihrer Entstehung Mittheilung zu machen.

BOBRETZKY erwähnt der Eihüllen bei *Astacus* meines Wissens nicht.

Ich sah eine äusserst zarte Haut dicht den Blastodermzellen anliegen, kann aber, da ich ganz frühe Stadien nicht erlangen konnte, nicht entscheiden, ob diese Haut eine echte Dotterhaut ist, oder ob sie die durch VAN BENEDEN und BESSELS (Nr. 6, p. 28) bekannt gewordene Blastodermhaut darstellt, welche eine cuticulare Abscheidung der Blastodermzellen repräsentirt.

Die von mir gegen Ende der Naupliusperiode wahrgenommene Haut ist höchst wahrscheinlich eine Neubildung. Während die Blastoderm- oder Dotterhaut so überaus fein und zart ist, dass man sie nur bei der grössten Aufmerksamkeit wahrnimmt, ist diese Naupliushaut auffallend kräftiger entwickelt. und da sie in allen Falten und Winkeln der Embryonalanlage zu finden ist, so scheint die Vermuthung, dass sie eine Neubildung sei, um so mehr berechtigt. Diese Haut würde einem embryonalen Häutungsprocesse ihre Entstehung verdanken, der um so bedeutsamer erscheint, als er kurz vor der Beendigung der Naupliusperiode unseres Flusskrebsses abläuft und der Naupliushäutung anderer Crustaceen entsprechen würde. Diese Haut persistirt bis zum Ausschlüpfen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Oniscus murarius*; das Oniscusei ist nach BOBRETZKY (Nr. 5, p. 480) ausser mit dem Chorion noch mit einer zarten Dotterhaut umhüllt, die auch schon von RATHKE beschrieben ist (Nr. 8). Später tritt noch eine dritte Haut auf; diese homologisirt BOBRETZKY mit der Larvenhaut von *Asellus* und andern Crustaceen und sie ist auch höchst wahrscheinlich der Naupliushülle von *Astacus* homolog.

Palaemoneier haben nach BOBRETZKY ebenfalls anfangs zwei (Nr. 4) Hüllen.

DOHRN beschreibt von *Scyllarus arctus* (Nr. 9, p. 254), *Palinurus vulgaris* (Nr. 9, p. 250) und *Portunus* (Nr. 9, p. 648) ebenfalls zwei Hüllen, nennt aber die zweite Haut bald Larvenhaut, bald Blastodermhaut, so dass sich hier nichts Weiteres sagen lässt.

Die ausser dem Chorion und der Dotterhaut auftretende dritte Haut ist auch bei andern Arthropoden bekannt und wurde zuerst von LEUCKART (Nr. 40, p. 449) als das Resultat einer embryonalen Häutung aufgefasst, auch von ihm schon der bis dahin für eine Eihaut gehaltenen ersten Larvenhaut der Arthropoden gleichgestellt.

LÉREBOULLET ist der Erste gewesen, der die Dotterpyramiden von *Astacus* ausführlich untersuchte (Nr. 2, p. 238 ff.) und abbildete (Nr. 2, Fig. 46 und 47).

In den meisten Punkten kann ich seine Beobachtungen bestätigen. Auch er beschreibt ein Netz aus polygonalen Maschen auf der Eioberfläche und bemerkt, dass jedem dieser Polygone ein Dotterkegel, resp. eine Dotterpyramide entspreche; er deutet aber fälschlich das als Zellkern anzusprechende Gebilde als Furchungskugel (*»globe de segmentation«*).

Die Spitzen der Dotterpyramiden ragen nach LÉREBOULLET in eine centrale sphärische Masse, welche aus gewöhnlichen Dotterelementen und transparenten Körperchen bestehe. Weder diese Angabe noch seine Fig. 46 lassen sich mit meinen Beobachtungen über den räthselhaften Dotterkern in Einklang bringen.

Das Gebilde aber, welches LÉREBOULLET p. 234 beschreibt und Fig. 29 abbildet, entspricht offenbar dem auch von mir gesehenen. Er sah es ebenfalls in solchen Stadien noch auftreten, wo bereits die Gastrula sich zu differenziren beginnt.

Eine Protoplasmaanhäufung im Centrum des Eies und ganz besonders um jenen Dotterkern wird von LÉREBOULLET nicht erwähnt, ebenso wenig beschreibt er das zwischen den Pyramiden sich findende Protoplasma. Er fasst die Segmentation des Nahrungsdotters als einen von der Furchung vollständig verschiedenen, selbständigen Process auf.

RATKE übersah die Dotterpyramiden, die auch von BOBRETZKY nur vorübergehend erwähnt werden mit der Bemerkung (Nr. 5, p. 495), dass dieselben den Furchungszellen entsprächen, wofür jedoch keine Gründe angegeben werden.

Bei der Schilderung der Eifurchung von *Palaemon* beschreibt BOBRETZKY die Pyramiden ausführlicher (Nr. 4). Eier mit 128 oberflächlichen Segmenten liessen die Pyramiden deutlich wahrnehmen. Die Spitzen jener Pyramiden ragen aber nicht, wie bei *Astacus*, in eine

Protoplasmaanhäufung, sondern vereinigen sich mit dem körnigen Dotter zu einer gleichförmigen Masse.

Wie bei *Astacus*, so ist auch bei *Palaemon* das Protoplasma vorzugsweise an der Basis der Pyramiden angehäuft und umschliesst dort den Zellkern. Ebenso hebt sich auch hier das Protoplasma später vom Deutoplasma vollständig ab.

Nach HAECKEL (Nr. 7, p. 447 ff.) bleibt der Nahrungsdotter von *Peneus* bei der Furchung völlig unbetheiligt und zerklüftet sich auch später nicht.

Wie man sieht, herrscht hier wenig Uebereinstimmung und neue Forschungen müssen hierüber mehr Licht verbreiten.

Die Vorgänge bei der Blastodermbildung der Spinnen, welche von HUBERT LUDWIG (Nr. 44) geschildert werden, erinnern in mancher Beziehung sehr lebhaft an die entsprechenden Verhältnisse bei *Astacus*.

Die von LUDWIG als Deutoplasmaschollen bezeichneten Dottermassen entsprechen dem aus Nahrungsdotter bestehenden Theil der Pyramide des Flusskrebsses. Auch bei den Arachniden gehört zu einer jeden Deutoplasmascholle auf einem gewissen Stadium eine Protoplasmaportion mit eingelagertem Kern. Letztere sondert sich ebenfalls später vom Dotter ab und wird zur Blastodermzelle. Doch werden diese Protoplasma und Deutoplasma enthaltenden Gebilde von LUDWIG nicht als Zellen gedeutet. Seine Fig. 8 entspricht etwa dem Stadium von *Astacus*, in dem das Protoplasma vom Nahrungsdotter bereits scharf geschieden ist, die Blastodermzellen sich schon vermehrt haben und die Dotterpyramiden im Zerfall begriffen sind.

LUDWIG's Figuren 9, 40 und 44 zeigen bezüglich des Verhältnisses des Protoplasmas zu dem Deutoplasma Aehnliches wie meine Fig. 2; auch hier, bei den Arachniden, werden die cylindrischen Deutoplasmaportionen von Protoplasma umfasst, allerdings nur eine Strecke weit, im Gegensatz zu *Astacus*, wo Letzteres in dünnen Schichten um die ganze Nahrungsdotterpyramide sich erstreckt.

Nach RATHKE (Nr. 4, p. 44) entsteht das Blastoderm nur an einer bestimmten Stelle des Eies, ist aber nicht über die ganze Eioberfläche ausgebreitet. Diese Angabe ist irrthümlich und findet darin ihre Erklärung, dass RATHKE nur den als Blastodermverdickung in die Erscheinung tretenden Primitivstreifen beobachtete, das zu jener Zeit ausserordentlich dünn werdende übrige Blastoderm aber übersah.

LEREBOULLET (Nr. 2, p. 256) bezeichnet den Primitivstreifen als »la tache embryonnaire« und lässt denselben aus mehreren Zellenlagen bestehen. Diese Angabe steht mit den Beobachtungen BOBRETZKY's, dem

ich vollständig beistimmen muss, im Widerspruch. Das Blastoderm ist stets nur einschichtig und bleibt es auch noch geraume Zeit nach den ersten Veränderungen, die zur Bildung der Gastrula führen. Eier, welche ein-, zwei- und mehrschichtiges Blastoderm erkennen liessen, ergaben sich stets durch die abweichenden Symmetrieverhältnisse, durch das Aussehen der Zellen und ganz besonders des Nahrungsdotters als unregelmässig entwickelte, resp. als in der Rückbildung begriffene.

Betreffs der Gastrulabildung finden sich die ersten Angaben bei RATHKE (Nr. 1, p. 12 ff.); er beobachtete einen hufeisenförmigen Graben, der zu einem ringförmigen sich umbildet. Den von ihm begrenzten Theil der Keimhaut lässt RATHKE nun sich einsenken, wodurch ein Sack entstehe. Bis hierher können wir beistimmen. Jetzt aber lässt er den Boden dieses Sackes wieder hervorwachsen und eine nabelförmige Erhöhung bilden, welche dem Abdomen den Ursprung gäbe. Der Schliessungsvorgang ist ihm also entgangen. Er liess sich offenbar durch das vor dem Urmund gelegene Abdomen täuschen. Die bald erscheinende Falte von hufeisenförmiger Gestalt, welche die erste Anlage des Cephalothoraxschildes darstellt, deutet er als den letzten Rest der ursprünglichen Einstülpungsöffnung. Natürlich konnte RATHKE in Folge dessen das Entoderm (»Schleimblatt«) nicht von den eingestülpten Regionen ableiten. Er findet »das Schleimblatt« in späteren Stadien wieder auf (Nr. 1, p. 28), beschreibt aber nur den der Bauchseite zugewandten Theil desselben, der weniger Dotter enthält, während der übrige Theil des Entoderms seiner Beobachtung entging.

LEREBOULLET (Nr. 2, p. 257 ff.) schildert ebenfalls die Entstehung der Gastrula, die er »la fossette embryonnaire« nennt. Er lässt dieselbe auf sehr verschiedene Weise sich bilden, ohne auf die häufiger vorkommenden und durch bilaterale Symmetrie sich auszeichnenden Formen besonderes Gewicht zu legen. Auch er glaubt, dass der eingestülpte Hügel wieder hervorwachse, wobei er dann die Vorgänge, welche die Schliessung des Urmundes veranlassen, auf diesen Process bezieht. Die Form des kurz vor der Schliessung stehenden Urmundes deutet er als eine im hinteren Theil des wieder hervorwachsenden Hügels entstehende Rinne, welche in den Nahrungsdotter eindringe und sich in demselben ausbreite.

Er schliesst sich der irrthümlichen Ansicht RATHKE's bezüglich der Entstehung des Abdomens aus diesem Hügel nicht an, sondern bemerkt, dass man die Entstehung des Abdomens nicht kenne. Ueber die weiteren Schicksale des herausgewachsenen Hügels macht er keine Mittheilung. Der After geht nach ihm aus der Rinne im hinteren Theil dieses Hügels hervor (Nr. 2, p. 259).

Demnach lässt auch LEREBoullet die eingestülpte Blastodermpartie nicht in die Bildung des Entoderms eingehen. Vielmehr glaubt er, dass dasselbe sich in Form eines Sackes neu bilde, den er »sac vitellaire« nennt und der später mit dem Hinterdarm in Communication trete. Die Wände dieses Sackes bestehen nach ihm nicht nur aus Zellen, sondern auch aus eigenthümlich geformten Dotterelementen (p. 265). Offenbar hatte er hier die mit Dotter angefüllten Entodermzellen vor Augen. Das anfänglich vorhandene Lumen des »sac vitellaire« verschwindet nach LEREBoullet durch Annäherung der Wände; es entstehe so ein Blatt aus zwei Zellenlagen, welches sich nach allen Seiten hin ausbreite und schliesslich eine Hohlkugel mit doppelten Wandungen darstelle. Wie man aus dem Vergleiche mit meinen Beobachtungen sieht, ist hier Richtiges und Falsches untermengt; nichtsdestoweniger wird man die Ueberzeugung gewinnen, dass LEREBoullet eine grosse Menge der Verhältnisse richtig beobachtet, aber unrichtig gedeutet hat. Jedenfalls war es LEREBoullet, der die Gastrula von *Astacus* zuerst verhältnissmässig richtig abbildete, wenn er auch die Bedeutung und die weiteren Schicksale seiner »fossette embryonnaire« nicht kannte. Man vergleiche seine Fig. 28, 30, 34 und 38.

BOBRETZKY, der in seiner russischen Abhandlung (Nr. 3) sich bezüglich der Gastrulabildung an die Angaben LEREBoullet's hielt und dadurch zu der nämlichen falschen Ansicht über diese Verhältnisse gelangte, berichtigt seine dortigen Angaben in seiner Arbeit über die Entwicklung von *Oniscus* (Nr. 5, p. 186, Anmerkung). Meine Beobachtungen stimmen, soweit sie die Entstehung des Gastrulamundes betreffen, mit den seinigen in der Hauptsache überein. Ueber das weitere Schicksal des Urmundes bemerkt BOBRETZKY nur, dass er sich verengere und in den definitiven After übergehe. Ich glaubte dagegen auf die Art und Weise der Schliessung besonderes Gewicht legen zu müssen, weil möglicher Weise derselben eine weitere Bedeutung zuzuschreiben ist, andererseits aber auch deswegen, weil aus dem Schliessungsmodus wichtige Anhaltspunkte zu erlangen sind, um die Frage zu entscheiden, zu welchem der beiden primären Keimblätter die steil abfallenden Randpartien des weit geöffneten Urmundes zu rechnen sind.

Nach meinen Beobachtungen schliesst sich der Urmund vollkommen, und der After entsteht vor der Schlussstelle des Urmundes als eine Ectodermeinstülpung, die auch dem Hinterdarm den Ursprung giebt. Diese Angaben stehen mit den Beobachtungen BOBRETZKY's, der den Urmund in den definitiven After übergehen lässt, im Widerspruche. Er belegt seine Behauptungen in diesen Beziehungen mit seinen Fig. 5, 7 und 8 seiner Tafel I und ein Vergleich mit den von mir gegebenen der ent-

sprechenden Stadien dürfte nicht ohne Interesse sein. Bilder, wie seine Fig. 5, erhielt ich niemals; dieser Schnitt ist einem Stadium entnommen, welches noch keine Extremitätenanlagen erkennen liess; solche Stadien hatten stets noch den Urmund verhältnissmässig weit offen, während hier die Mundränder dicht aneinander liegen. Die Fig. 7 (Nr. 3, Taf. I) ist einem Embryo mit den Spuren der Anlagen dreier Extremitätenpaare entnommen. Dem gleichen Stadium entstammt der in meiner Fig. 23 abgebildete Schnitt. Auffallende Unterschiede des Gastrulamundes sind nicht zu verkennen. Während er auf der von mir gegebenen Zeichnung noch weit geöffnet ist, ist er nach BOBRETZKY schon äusserst enge geworden. Stadien mit geschlossenem Urmund und neu entstehendem After sind BOBRETZKY entgangen (Fig. 25). Seine Fig. 8 entspricht, abgesehen von den genaueren Formverhältnissen, der von mir gegebenen Fig. 33. Hier communicirt der Hinterdarm wieder mit dem Mitteldarm.

Bei Palaemon (Nr. 4) und Oniscus (Nr. 5) entsteht After und Hinterdarm ebenfalls durch Ectodermeinstülpung. HAECKEL lässt es für Peneus unentschieden (Nr. 7).

Ueber das mittlere Blatt finden sich weder bei RATHKE noch bei LEREBoullet irgend welche Mittheilungen.

BOBRETZKY war der Erste gewesen, der es nachwies. Nach ihm entsteht es in früheren Stadien an dem steil nach vorn abfallenden Rande des Gastrulamundes. Bei der Schliessung des Urmundes sollen sich auch einige Zellen von dem Halse des Entodermsackes abschnüren und zu Mesodermzellen werden.

Beide Beobachtungen fanden durch meine Untersuchungen Bestätigung. Bezüglich des letztgenannten Entstehungsortes ist zu bemerken, dass es nicht einige, sondern recht viele Mesodermzellen sind, die sich hier abschnüren (vergl. Fig. 16, 22, 25).

Ob die Randpartien des Urmundes, von welchen in den frühesten Stadien die Mesodermelemente ihren Ursprung nehmen, zu dem Ectoderm oder zu dem Entoderm gehören, lässt BOBRETZKY unentschieden. Ebenso hat er nicht beobachtet, dass später auch eingestülpte Entodermpartien an der Mesodermbildung sich betheiligen. Ueber die von mir als secundäres Mesoderm bezeichneten Gebilde macht BOBRETZKY meines Wissens keinerlei Mittheilung.

Seine weiteren Beobachtungen über die Schicksale des Entoderms stimmen mit den meinigen überein.

Ueber die Art und Weise, wie die Deutoplasmaballen in das Innere der Entodermzellen gelangen, bin ich jedoch zu einem bestimmteren Resultate gelangt. Nach BOBRETZKY geschieht dies auf endosmotischem

Wege; wie wir sahen ist die Art und Weise der Aufnahme eine mehr mechanische und erfolgt ähnlich wie die Nahrungsaufnahme von Amöben.

KOWALEWSKY erwähnt im Dotter der Biene (Nr. 12, p. 48) Kerne, von Protoplasma umgeben, das in viele sich verästelnde Fortsätze ausläuft. Möglicherweise handelt es sich hier um Vorgänge, wie die von mir beobachteten.

Die Vorgänge in der Nährkammer des Eierstockes von *Leptodora hyalina*, die WEISMANN beschreibt (Nr. 18, p. 12), haben einige Ähnlichkeit mit dem Fressen der Entodermzellen. Doch es verhalten sich die Wandungszellen der Nährkammer passiv, während das zum Eindringen in diese bestimmte Protoplasma in dem Raume der Nährkammer in rundliche Ballen sich umwandelt, welche activ in das Innere der Wandungszellen eindringen.

Betreffs der Abstammung des Mesoderms bei andern Crustaceen ist Folgendes zu erwähnen:

Bei *Palaemon* scheint nach BOBRETZKY (Nr. 4) das mittlere Blatt vom unteren abzustammen; dies würde mit dem entsprechenden Vorgange bei *Astacus* übereinstimmen.

Bei *Peneus* entsteht das Mesoderm nach HAECKEL (Nr. 7, p. 450 ff.) auch am Mundrand der Gastrula, aber erst nach Beginn der Darneinstülpung. Aus HAECKEL's Fig. 86, welche einen Medianschnitt darstellt, zu schliessen, ist aber die Ursprungsstelle des Mesoderms nicht die nach vorn gelegene Partie des Gastrulamundrandes wie bei *Astacus*, sondern es scheint sich das mittlere Blatt rings um den Urmundrand anzulegen. Bei *Astacus* spalten sich erst in späteren Stadien auch von den nach hinten gelegenen Entodermpartien Elemente des Mesoderms ab.

Eine weitere Abweichung der Entwicklung von *Astacus* gegenüber der von *Peneus* besteht in Folgendem:

Nach HAECKEL (Nr. 7, p. 270) repräsentirt die Gastrula (Perigastrula) von *Peneus* die einachsige Grundform derselben, die erst später durch Wanderung des Urmundes nach hinten in die dipleure übergeht.

Bei *Astacus* aber ist schon durch die Lage der zuerst auftretenden hufeisenförmigen Falte in der hinteren Region des Keimstreifens, ferner durch den Verlauf des Entstehungs- und des Schliessungsprocesses und durch die Formverhältnisse der Gastrula überhaupt, ausserdem aber durch die gleichzeitige Entstehung des Mesoderms und dessen bilateral symmetrisch gelegenen Verbreitungsbezirk eine bilaterale Symmetrie des Gastrulastadiums so scharf und bestimmt ausgesprochen, dass von einer einachsigen Grundform der Gastrula des Flusskrebsses keine Rede sein kann.

Die Keimblätterbildung bei *Oniscus* (Nr. 5) zeigt mit der von *Astacus*

keine tiefgreifende Aehnlichkeit. Die Anlage des unteren und des mittleren Blattes ist nach der Auffassung BOBRETZKY's eine gemeinsame und besteht in einem unter dem Blastoderm gelegenen Zellenhaufen, der von BOBRETZKY als Keimhügel bezeichnet wurde. Eine Differenzirung der Blätter findet erst in späteren Stadien statt. Wenn jedoch durch die in neuerer Zeit sich mehrenden Angaben eine Abstammung des Mesoderms vom Entoderm bei andern Thiergruppen immer wahrscheinlicher wird (man vergleiche besonders C. RAUL's Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel Nr. 20), so steht der Deutung jenes Keimhügels als Entoderm, von dem sich dann später das Mesoderm entwickelt, nichts im Wege. Diese Deutung ist auch schon von HAECKEL ausgesprochen worden (Nr. 7, Taf. XIX, Fig. 36—37).

Hinsichtlich der Keimblätterbildung bei anderen Arthropoden kommen vor Allem die Arbeiten KOWALEWSKY's in Betracht.

Bei *Hydrophilus* (Nr. 12, p. 34) beginnt die Bildung des Embryos ebenfalls am hinteren Ende. Alsdann erheben sich nach KOWALEWSKY's Schilderung an den Seiten des Eies, welches schon die Anlage des Primitivstreifens als Ectodermverdickung der Bauchseite zeigt, zwei Falten, die erst vorn und später auch hinten in einander übergehen. Ich glaube nun nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass diese Falten in dem Stadium, wo sie vorn in einander übergegangen sind, der hufeisenförmigen Falte bei *Astacus* vollständig entsprechen, und dass hier homologe Bildungen vorliegen. Denn dass sie bei *Hydrophilus* aus zwei Seitenfalten sich zusammensetzt, wird man wohl nicht ernstlich als Gegengrund anführen wollen, zumal wenn man sich die langgestreckte Form des *Hydrophiluseies* vergegenwärtigt. Natürlich würde dann die hinten geschlossene Falte des *Hydrophilusembryo* der ringförmigen bei *Astacus* entsprechen. Diese Falten legen sich nun nach KOWALEWSKY in der Mitte zusammen und vereinigen sich schliesslich in ihrer ganzen Länge in der Medianlinie der Bauchfläche, ein Vorgang, der ja auch bei *Astacus*, wenngleich in etwas abgeänderter Form sich beobachten lässt.

Demnach müsste man also die von KOWALEWSKY beschriebene Falte als Gastrulamundrand auffassen und die später entstehende Rinne als den eingestülpten Blastodermtheil, d. h. als die Anlage des Entoderms. KOWALEWSKY aber deutet diese Einstülpung als Mesodermanlage, von welcher sich erst später das Entoderm abtrenne.

HAECKEL dagegen (Nr. 7, Fig. 38) nimmt die eingestülpten Partien als Entoderm in Anspruch und ich schliesse mich dieser Auffassung um so eher an, als die Querschnitte, welche KOWALEWSKY durch die Rinne gelegt hat, eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Querschnitten durch

die entsprechenden Stadien von *Astacus* zeigen. So dürfte es gewiss von Interesse sein die KOWALEWSKY'schen Figuren 20 bis 25 auf Taf. IX (Nr. 12) mit den von mir gegebenen Fig. 41, 42, 43 und 46 beziehungsweise zu vergleichen.

Bezüglich der Abstammung des Mesoderms lassen sich keine Vergleiche anstellen, da wie schon erwähnt, KOWALEWSKY den eingestülpten Blastodermtheil als mittleres Blatt anspricht.

Auch bei der Biene wird von KOWALEWSKY ein Vorgang beschrieben, der dem bei *Astacus* entspricht. Die Bildung der Rinne (Nr. 12, p. 45 ff.) geht auf ähnliche Weise vor sich. Die Aehnlichkeit ist hier aber noch grösser als bei *Hydrophilus*, da hier sich die Rinne ebenfalls vorn zuerst schliesst und hinten zulezt.

Diese Rinne wird auch von BÜTSCHLI beschrieben (Nr. 44, p. 527), der sie von Falten begrenzt sein lässt und angiebt, dass diese Falten mit der Keimblätterbildung im Zusammenhange stehen dürften.

Die Aehnlichkeit der KOWALEWSKY'schen Figur 24 (Nr. 12, Taf. XII) mit der von mir abgebildeten Fig. 41 fällt in die Augen. Sind die eben erwähnten Vorgänge bei *Astacus* und *Apis* wirklich identisch, so würden die von KOWALEWSKY mit *k* bezeichneten Kerne offenbar den dort befindlichen Mesodermelementen angehören.

Von *Musca*, *Lytta*, *Donacia*, *Rynchites* und mehreren Lepidopteren giebt KOWALEWSKY ganz das Entsprechende an und wahrscheinlich steht auch das WEISMANN'sche Faltenblatt der Dipteren (Nr. 45) mit der Gastrulabildung dieser Gruppe im Zusammenhang.

Von Interesse ist eine Zeichnung METSCHNIKOFF's (Nr. 49, Taf. XXIV, Fig. 9) die einen Durchschnitt eines Embryos von *Strongylosoma Gerv.* darstellt. Sie entspricht fast vollständig meiner Fig. 9; METSCHNIKOFF beschreibt am Keimstreifen eine seichte sich einstülpende Furche und giebt an, dass die unter dem Blastoderm in dem Winkel der Falte befindlichen Zellen die Anlage des zweiten Blattes darstellen. Es scheinen mithin auch hier ganz die nämlichen Processe abzulaufen.

Werfen wir nunmehr noch einen Blick auf einige interessante Aehnlichkeiten in den entsprechenden Entwicklungsvorgängen anderer Thierclassen. Ich hebe nur solche Verhältnisse hervor, die wirklich und ohne Zweifel dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse gemäss mit den beschriebenen Vorgängen beim Flusskrebse verglichen, resp. homologisirt werden können und verweise im Uebrigen auf die ausführlichen theoretischen Erörterungen über das Mesoderm in der Abhandlung von G. RABL »Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel« Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. 4876.

RABL legt, und wie mir dünkt mit Recht, ein bedeutendes Gewicht

nicht nur auf die Abstammung des Mesoderms vom Entoderm, sondern auch auf die bilateral symmetrische Entstehungsweise desselben. Auf letzteren Umstand hatte er schon in einer früheren Arbeit aufmerksam gemacht (Nr. 21) und mich dadurch veranlasst, bei meiner Untersuchung hierauf besonders zu achten. Wenn auch bei *Astacus* das Mesoderm nicht an zwei getrennten und bilateral symmetrisch gelegenen Punkten entsteht, so vermochte ich doch zu zeigen, dass es in der Mittellinie am vordern Urmundrand liegt und längere Zeit eine bilateral symmetrische Lagerung beibehält (siehe Fig. 47 bis 49).

Bei Würmern ist Entsprechendes beobachtet. Bei *Cucullanus elegans* entsteht das mittlere Blatt nach BÜTSCHLI (Nr. 22, p. 408, Taf. V, Fig. 8) ebenfalls aus den dicht an der Mundöffnung der Gastrula gelegenen Entodermzellen.

Bei *Euaxes* (Nr. 42, p. 28) und bei *Lumbricus* (Nr. 42, p. 22) wurde die Abstammung des Mesoderms vom untern Blatte von KOWALEWSKY beobachtet und zwar ist auch hier die Anlage eine bilateral symmetrische.

Bezüglich der Echinodermen sind die Untersuchungen SELENKA's über die Keimblätterbildung der Holothurien hervorzuheben (Nr. 23, p. 460 bis 464). Bei *Holothuria tubulosa* entsteht das Mesoderm zweifelsohne aus dem Entoderm und entsprechend wie bei *Astacus*, gleichzeitig oder etwas früher oder später als die Einstülpung an den Stellen, welche ich in etwas späteren Stadien (wo die ringförmige Falte bereits gebildet ist) ebenfalls als den Entstehungsherd von Mesodermzellen nachzuweisen in der Lage war. SELENKA's Fig. 3 weist viel Aehnlichkeiten auf mit den Schnitten Fig. 44 und 45. Ebenso verhält es sich mit den Angaben SELENKA's über die Entstehung des Mesoderms bei *Cucumaria doliolum* (p. 468). Vergl. SELENKA's Fig. 49 u. 20 mit Fig. 44, 45 u. 46.

Bei Mollusken wurde die Abstammung des mittleren Blattes vom Entoderm bei *Unio* von C. RABL (Nr. 20) nachgewiesen und zwar ist hier die Entstehungsweise desselben eine typisch bilateral symmetrische.

Da die Frage nach der Abstammung der Keimblätter bei den Wirbelthieren eine sehr streitige ist und sich alle Möglichkeiten in dieser Beziehung in allen denkbaren Combinationen von den namhaftesten Forschern vertreten finden, so kann ich hier Vergleiche in dieser Hinsicht füglich unterlassen und auf die theoretischen Auseinandersetzungen C. RABL's (Nr. 20) verweisen.

Was die von mir als secundäre Mesodermzellen bezeichneten Gebilde betrifft, so kann ich folgende Angaben aus der mir zugänglichen Literatur zum Vergleiche heranziehen:

WEISMANN (Nr. 45, p. 65) erwähnt vielkernige Zellen bei der Entwicklung von *Musca vomitoria*, welche möglicher Weise mit den

secundären Mesodermzellen des Flusskrebses in Beziehung zu setzen sind; allein einige namhafte Abweichungen lassen sich doch geltend machen: WEISMANN giebt nämlich an, dass sich bis zu 30 Zellkerne in einer Zelle vorfinden, und dass die Grösse dieser Kerne im umgekehrten Verhältnisse zu ihrer Anzahl stehe. Beides würde mit meinen Beobachtungen unvereinbar sein. Auch lässt die Abbildung dieser Gebilde (Nr. 15, Taf. V, Fig. 62 e) wenig Aehnlichkeiten mit den secundären Mesoderm-elementen erkennen.

BÜRSCHLI (Nr. 14, p. 556) beschreibt bei der Schilderung des Herzens der Biene ganz ähnliche Zellen, wie jene secundären Mesodermzellen und deutet dieselben als die späteren Blutkörperchen. Seine Beschreibung sowohl als auch die betreffenden Abbildungen (Nr. 14, Fig. 36, 37, 38) stimmen in vielen Beziehungen mit meinen Schilderungen und Zeichnungen überein. Indessen muss bemerkt werden, dass BÜRSCHLI jene Zellen erst in viel späteren Stadien und zwar auf der Rückenseite des Embryos auffand, während sie bei *Astacus* ausserordentlich früh und stets und ausschliesslich an der Bauchseite sich befinden. Ueber ihre Herkunft macht BÜRSCHLI keinerlei Mittheilung.

Es wäre nun immerhin denkbar, dass jene secundären Mesodermzellen bei *Astacus* früher entstünden als bei *Apis* und erst später nach dem Rücken zu wanderten und in die Bildung der Blutkörperchen eingingen. Da sich aber in weiter fortgeschrittenen Stadien keinerlei Unterschiede zwischen secundären und primären Mesodermzellen nachweisen lassen, so kann diese Frage vorläufig nicht endgültig entschieden werden.

Interessante Angaben über ähnliche Gebilde finden wir bei DOHRN (Nr. 24, p. 147 ff.). Er erwähnt nämlich Zellen im Dotter von *Bombyx mori*, welche er vergleicht oder auch homologisirt mit den oben erwähnten vielkernigen Zellen WEISMANN's und BÜRSCHLI's. Sie stammen nach DOHRN nicht direct vom Keimstreifen ab, sondern bilden sich im Dotter; er fand sie sowohl frei zwischen den Dotterschollen als auch innerhalb derselben. An Lepidoptereniern, die er an der Unterseite der Blätter von *Hydrocharis morsus ranae* fand, sah er auch, dass diese Zellen eine bedeutende Anzahl von Kernen enthielten. Hier waren die Zellen im ganzen Leibe des Embryos zerstreut, besonders aber waren sie in der Nähe der Einstülpungen des Vorder- und Hinterdarmes angestaut. Auch das Wandern dieser Zellen beschreibt DOHRN und glaubt, dass dies bereits von ZADDACH in dessen Entwicklung des Phryganiden-eies p. 42 unter dem Titel »Fettablagerung« beschrieben worden sei. Wie BÜRSCHLI bei der Biene, so behauptet DOHRN ihr Vorhandensein auch in späteren Entwicklungsperioden und ist ebenfalls der Meinung, dass

diese Zellen den Blutkörperchen und dem Fettkörper den Ursprung geben würden, ohne dies jedoch direct beobachtet zu haben. Für die Wahrscheinlichkeit der Betheiligung dieser Zellen an der Bildung des Fettkörpers macht DOHRN noch die Beobachtung geltend, dass bei *Thrips cerealium* die Pigmentbildung innerhalb der Fettkörper- und der Dottermassen vor sich gehe, und dass dann die betreffenden pigmenthaltigen Zellen auswandern. Ob indessen diese von DOHRN beschriebenen Zellen wirklich den secundären Mesodermzellen des Flusskrebses entsprechen, muss erst bewiesen werden. Ein Paar Schnittserien werden voraussichtlich darüber genügenden Aufschluss geben. Möglicher Weise lassen sich dabei weitere und sicherere Schlüsse über das Schicksal dieser Gebilde ziehen. Hinzugefügt mag noch werden, dass DOHRN diese Gebilde mit den von KOWALEWSKY (Nr. 42, p. 48 ff.) gesehenen Kernen im Dotter der Biene vergleicht, welche von Protoplasma umgeben sind, das in viele sich verästelnde Fortsätze ausläuft. KOWALEWSKY bezeichnet diese Gebilde als Wanderzellen und schreibt ihnen lediglich eine physiologische Function zu, indem sie nämlich zum schnelleren Verbrauch des Dotters verwendet würden und alsdann zerfielen. DOHRN aber hält diese Wanderzellen mit den von ihm gesehenen für identisch und wendet sich mit Entschiedenheit gegen die Ansicht KOWALEWSKY's bezüglich der Function derselben. Ob indessen diese Gebilde im Dotter der Biene nicht Entodermelemente darstellen, deren sich verästelnde Fortsätze die Nahrungsdotterballen umschlingen und in das Innere der Zellen befördern, wie sich dies bei *Astacus* bequem nachweisen lässt, kann nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse über die Keimblätter der Insecten nicht entschieden werden und muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Bei der Beschreibung der ersten Entwicklungsvorgänge von Gadoideneiern schildert HAECKEL (Nr. 7, p. 442) amöboide Zellen, welche im Entoderm ihren Ursprung nehmen, wandern und sich theils in Blutzellen, theils in Bindegewebszellen und Pigmentzellen verwandeln. Nach HAECKEL sind diese Wanderzellen Bestandtheile des Darmfaserblattes.

Auch hier lässt sich nicht entscheiden, ob eine Analogie oder eine Homologie vorliegt; allermindestens könnte nur derjenige eine Ansicht aussprechen, der beiderlei Gebilde bei den *Astacus*- und den Gadoidenembryonen untersucht hat. Denn mikroskopische Objecte zu vergleichen, die man nicht gesehen, hat immer etwas Missliches.

Ebensowenig glaube ich auf die strangartige Anordnung der secundären Mesodermzellen unter der Anlage des Nervensystems in den späteren Naupliusstadien vorläufig irgend welches Gewicht legen zu sollen.

Wenden wir uns nun von den Keimblätterfragen ab und vergleichen wir die Angaben über die übrigen von mir gemachten Beobachtungen:

Die beiden Kopflappen (die auch die Scheitelplattenanlagen enthalten) werden von RATHKE (Nr. 1, p. 13) als zwei nebelartige Flecken beschrieben, welche allmählig keulenförmig werden und dem Keimstreifen die Form eines Kartenherzens geben. Von den Vertiefungen in den Kopfscheiben wird nichts erwähnt. Weder bei LEREBoullet noch bei BOBRETZKY finden sich Angaben über diese Gebilde.

In Bezug auf die Reihenfolge in der Entstehung der drei Nauplius-extremitäten muss ich mit LEREBoullet übereinstimmen (Nr. 2, p. 267 ff.), der zuerst die Mandibulae, dann das vordere und zuletzt das hintere Antennenpaar sich bilden lässt, während nach RATHKE beide Fühlerpaare gleichzeitig entstehen.

Die Mandibulae bilden sich, zufolge LEREBoullet (Nr. 2, p. 267) aus der »fossette embryonnaire«, also aus der ersten Anlage des Urmundes; ebenso bezeichnet RATHKE die Mandibulae als die Ueberreste der Ringfalte, welche Angabe er durch die Bemerkung einschränkt, dass sie wenigstens an der Stelle der verschwundenen Ringfalte sich befänden. In dieser letzteren Fassung können wir ihm beistimmen.

Zwischen den Mandibularanlagen werden von LEREBoullet zwei Höcker beschrieben und abgebildet (Nr. 2, p. 295. 37), die sich später vereinigen sollen, um die Unterlippe zu bilden.

Nach meinen Untersuchungen sind diese beiden Höcker Ectodermverdickungen, hervorgegangen aus den seitlichen Regionen der primitiven Medianfurche, welche später die seitlichen Theile des unteren Schlundganglions zusammensetzen. Jedenfalls stehen diese Gebilde in keinem Zusammenhang mit der Bildung der Unterlippe.

Das erste deutliche Auftreten des Herzens verlegt RATHKE (Nr. 1, p. 30) in ein Stadium, wo schon die Gehfüsse angelegt sind. Er sagt, dass an der Stelle, wo der spätere Hinterleib in den Vorderleib übergehe, die Keimhaut schon frühe aus zwei Schichten bestehe, von denen die innere lockerer und dicker sei und aus weichem formlosem Keimstoffe bestehe, in welchem kleine, sehr durchsichtige und weiche Gallertkugeln eingeschrenkt sich vorfinden.

Offenbar hatte er ganz dieselben Verhältnisse vor Augen, wie wir sie schon im Naupliusstadium, wenn auch viel weniger ausgesprochen, vorfanden. Jene lockere Schicht RATHKE's ist jedenfalls die oben beschriebene und Fig. 34 abgebildete Anhäufung von Mesodermelementen.

Die Beobachtungen LEREBoullet's stimmen mit den Angaben RATHKE's überein (vergl. Nr. 2, p. 294). BOBRETZKY beschreibt das Herz in seiner ersten Anlage ebenfalls, aber in einem späteren Stadium als

ich. Seine Fig. 44, Taf. II stimmt in der Hauptsache mit meiner Fig. 34 überein, ist aber einem Embryo entnommen, der schon angelegte Maxillarfüsse wahrnehmen liess. Bei solchen Embryonen hat auch die Anlage des Herzens in der That wenig Fortschritte gemacht. Eine Abweichung der BOBRETZKY'schen Abbildung von der von mir gegebenen besteht in dem Verhalten der Darmdrüsenzellen jener Gegend. Selbst in späteren Stadien fand ich dort keine Pyramidenzellen, sondern stets würfelförmige, resp. prismatische, mit sehr wenig Nahrungsdotter im Inneren.

Bezüglich der Angaben jener Forscher über Mund- und Oesophagusbildung stimmen meine Beobachtungen in allen wesentlichen Punkten überein.

Anders verhält es sich betreffs der ersten Anlage des Nervensystems. Ein genaueres Eingehen auf die Schilderungen der Entstehung dieses wichtigen Organsystems bei *Astacus* und anderen Thieren ist um so mehr geboten, als die neuerlich wieder angeregte Frage der Homologisirung des Articulatennervensystems mit dem der Vertebraten in mancher Hinsicht noch unentschieden ist.

Wenden wir uns zuerst zu den Mittheilungen RATHKE's: Von einer Medianfurche in frühen Stadien erwähnt er nichts. Indessen dürfte die Schattirung seiner Fig. 4 Taf. 1 (Nr. 1) möglicher Weise auf dieselbe zurückzuführen sein.

Die ersten Spuren des Nervensystems entdeckt RATHKE erst an dem Embryo mit bereits weit entwickelten Lauffüssen, wo dasselbe allerdings, von aussen gesehen, dem Beobachter sehr deutlich vor Augen tritt. Erwähnt muss ferner werden, dass RATHKE eine mittlere Längsrinne beschreibt (Nr. 1, p. 32), doch hat diese nichts gemein mit der von mir beschriebenen früh auftretenden Medianfurche. Möglicherweise stellt sie die Reste der Einstülpungsrinne dar, die den mittleren Theil der primitiven Furche repräsentirt. Auch die in diesem Stadium sehr deutlich auftretenden Anlagen der Schlundcommissur wurden von RATHKE beschrieben. Merkwürdig aber ist es, dass ihm die auf diesem Stadium schon mächtig entwickelten oberen Schlundganglien entgangen sind; er lässt nämlich die als Wülste sich darstellenden Commissuranlagen nach vorn zu sich allmähig verlieren.

Hervorgehoben aber muss werden, dass RATHKE bereits die Abstammung des Nervensystems aus dem serösen Blatte (Ectoderm) ganz zweifellos festgestellt hatte.

LEREBOULLET (Nr. 2, p. 282 ff.) verlegt das erste Auftreten des Nervensystems in ein Stadium, welches unmittelbar dem Naupliusstadium folgt. Er giebt an, dass es schon vor der Bildung der Maxillar-

füsse wahrnehmbar sei, und bildet einen derartigen Embryo ab (Fig. 49, die fälschlich als Fig. 54 bezeichnet ist). Ich fand an solchen Embryonen aber stets beim Zurückschlagen der Abdominalanlage die Höckerchen der Maxillarfüsse sehr deutlich angelegt und muss behaupten, dass man von der Fläche das Nervensystem erst wahrnehmen kann, wenn die Maxillarfüsse bereits gebildet sind.

Nach LEREBoullet's Schilderung stellt das Nervensystem in seiner ersten Anlage zwei undeutliche knotige Stränge dar, welche sich um die Mundöffnung herumziehen und sich vor Letzterer mit einer undeutlichen Verdickung vereinigen. Von der Betheiligung einer Rinne bei der Bildung des Bauchstrangs und des Gehirnes wird von diesem Forscher nichts erwähnt.

Nach BOBRETZKY (Nr. 3) hat der Embryo mit drei Paar deutlich angelegten Extremitäten ein überall einschichtiges Ectoderm. Diese Angabe muss als irrthümlich bezeichnet werden, was ich durch Hunderte von feinen Querschnitten belegen kann. Selbst an einem Embryo mit Maxillarfussanlagen, bei dem LEREBoullet das Nervensystem bereits sah, fand BOBRETZKY noch keine Spur desselben, während es hier selbst an ungefärbten Embryonen, von der Fläche gesehen, dem Beobachter deutlich entgegentritt. Erst nach der Anlage der Lauffüsse wird von BOBRETZKY das Nervensystem als eine aus mehreren Lagen bestehende Verdickung des Ectoderms aufgefunden. Da jedoch vorliegende Untersuchungen diese späteren Stadien des Nervensystems nicht betreffen, so liegt es mir auch nicht ob, hier weiter auf die Angaben BOBRETZKY's einzugehen. Indessen muss doch erwähnt werden, dass von BOBRETZKY eine in der Mitte des Bauchstrangs verlaufende seichte Rinne beschrieben wird, welche wahrscheinlich die auch von RATHKE gesehene ist und mit der Bildung des Nervensystems nichts zu thun hat, indem sie weder mit der primitiven Medianfurche, noch mit der sich später einstülpenden Rinne identisch ist, auch noch an weit entwickelten Embryonen beobachtet werden kann, bei denen die Einstülpung des Mittelstranges längst erfolgt ist. Ähnlich verhält es sich mit den Mittheilungen BOBRETZKY's über die Entstehung des Bauchstranges von Oniscus (man vergl. Nr. 5, p. 193).

Bei einer ganzen Reihe von Arthropoden und Würmern ist eine in frühen Stadien auftretende, am Bauch verlaufende seichte mediane Längsfurche beschrieben, die wir bei *Astacus* auch fanden, deren Zusammenhang mit der Bildung des Nervensystems aber erst von HATSCHEK (Nr. 30) erkannt wurde.

ZADDACH schon (Nr. 25, p. 7) schreibt eine ventrale Längsfurche vermuthungsweise allen Gliederthieren zu. Bei *Chironomus* wird sie

VON WEISMANN erwähnt (Nr. 45, p. 44 und 45, Fig. 69); ebenso bei *Musca vomitoria* (Nr. 45, p. 56).

KOWALEWSKY beobachtete bei *Hydrophilus* (Nr. 42, p. 37) eine kleine Vertiefung, in der Mitte des Keimstreifens seiner ganzen Länge nach verlaufend und von zwei etwas erhabenen Rändern umgeben. Diese erhabenen Ränder beschrieb ich auch bei *Astacus* als leichte Hervorwölbungen, welche durch Verdickung die Hauptmassen der Ganglien ergeben; sie werden aber von KOWALEWSKY nicht zu der Bildung des Bauchstrangs in Beziehung gesetzt; seine »Medullarplatten« sind spätere Stadien. Ueberhaupt hat die Bauchrinne der Arthropoden nach der Meinung dieses Forschers gar keine Bedeutung, denn er sagt: (Nr. 29, p. 142) »die Bauchrinne der Arthropoden und Hirudineen spielt keine wichtige Rolle in der Bildung irgend welcher Organe.« Bei *Astacus* aber lässt sich das Schicksal dieser Bauchfurche Schritt für Schritt verfolgen und ihre hohe Bedeutung bei der Entstehung des Nervensystems nachweisen; ebenso geschah dies bei den Lepidopteren und bei *Lumbricus*, wo HATSCHKE zuerst nachwies, dass sie sich bei der Bildung des Bauchstrangs betheiligt. Auch bei der Biene findet sich die Bauchfurche als schwache Vertiefung längs der Mittellinie (Nr. 42, p. 49).

METSCHNIKOFF (Nr. 26, p. 399) beschreibt ebenfalls bei *Limulia* eine Rinne in der Mitte des Keimstreifens und bei *Strongylosoma* eine an der Bauchseite verlaufende longitudinale Falte (Nr. 49, p. 257. Vergl. Taf. XXIV, Fig. 44 und Taf. XXV, Fig. 44 A). Von Würmern ist *Euaxes* zu erwähnen, die nach KOWALEWSKY (Nr. 42, p. 47) in der Mittellinie des oberen Blattes an der Stelle, wo später das Nervensystem sich befindet, eine tiefe Furche, von langen mit Flimmercilien bedeckten Zellen umgeben, dem Beobachter darbietet. Ebenso ist es bei *Lumbricus* (Nr. 42, p. 24), wo sich diese Furche nach B. HATSCHKE (Nr. 46) an der Bildung des Nervensystems betheiligt, indem sie sich ihrer ganzen Länge nach tief einstülpt. Auch über die Entwicklung des Nervensystems von *Hirudo medicinalis* existiren Mittheilungen, die hier von Interesse sind.

Nr. 28, p. 703 ff. beschreibt LEUCKART, dass sich die Ganglienanlagen seitlich einer Längsfurche entwickeln und durch Vermittlung eines Längsfaserstrangs sich zu einer gemeinschaftlichen Masse vereinigen. Diese Vorgänge entsprechen offenbar den von mir bei *Astacus* gesehenen. Ebenso verhält es sich mit der Bildung des Hirnes und der zugehörigen Commissuren von *Hirudo* (Nr. 28, p. 705); es legt sich hier das obere Schlundganglion durch Entwicklung eines bogenförmigen, die Mundöffnung umfassenden Zellstranges an. Höchst wahrscheinlich wird sich durch Querschnitte leicht der Zusammenhang der

Enden jener Bogen (Commissuren) mit den Bauchganglienanlagen nachweisen lassen.

Die beiden längs verlaufenden Ectodermverdickungen bei *Astacus* entsprechen offenbar den von HATSCHKE (Nr. 30) bei der Lepidopterenentwicklung als Seitenstränge beschriebenen Differenzirungen. Dieselben Gebilde nennt KOWALEWSKY in weiter vorgeschrittenen Stadien bei mehreren Articulaten »Medullarplatten«; so bei *Hydrophilus*, wo die Vorgänge bei der Entstehung der Ganglienketten ganz in derselben Weise abzulaufen scheinen. KOWALEWSKY's Zeichnung Fig. 30, Taf. X (Nr. 42) lässt sich leicht auf die von HATSCHKE und mir hervorgehobenen Verhältnisse zurückführen.

Wie aus mehreren Bemerkungen weiter oben hervorgeht, können meine Beobachtungen bezüglich der Entwicklung des Bauchstrangs den Untersuchungen HATSCHKE's (Nr. 30) als Bestätigung dienen. Seine Primitivfurche, die man vielleicht zweckmässiger als Medullarrinne bezeichnen dürfte, um jeder Verwechslung mit der Primitivrinne der Wirbelthiere aus dem Wege zu gehen, entspricht genau der medianen Längsfurche bei dem *Astacusembryo*. Ebenso finden sich bei Letzterem mit den von HATSCHKE als Primitivwülste bezeichneten Gebilden identische Differenzirungen.

Auch die übrigen von ihm beschriebenen Entwicklungsvorgänge bei der Bildung des Bauchstranges in späteren Stadien habe ich bei *Astacus* genau ebenso vorgefunden.

Was jedoch die Entstehung der beiden Schlundganglien anbelangt, so sind bei *Astacus* folgende Abweichungen hervorzuheben:

Das untere Schlundganglion, welches nach HATSCHKE bei den Lepidopteren von zwei Segmenten (I. u. II. Maxille) geliefert wird, entsteht bei *Astacus* nur in einem Segment und zwar in dem der Mandibulae.

In die Bildung des oberen Schlundganglions der Insecten lässt HATSCHKE drei wesentlich von einander verschiedene Theile eingehen: einen Kopflappentheil, einen Seitenstrangtheil und eine vom Ectoderm her zwischen diesen beiden Theilen sich einstülpende Falte. Der bei der Bildung der Bauchganglienketten betheiligte Mittelstrangtheil, der sich einstülpt, fehlt. Nach meinen Befunden tritt ein solcher sich einstülpender Mittelstrangtheil in späteren Stadien doch auf und dient als Verknüpfung der längere Zeit getrennt bleibenden Hirnhälften.

Von einer seitlichen Ectodermfalte konnte ich, trotzdem meine Aufmerksamkeit darauf gerichtet war, nichts auffinden. Die Scheidung eines Kopflappen- und eines Seitenstrangtheils des Hirnes ist bei *Astacus* nicht thunlich, da beide völlig unvermerkt mit einander verschmelzen.

Der sich einstülpende Kopflappentheil bei *Astacus*, der, wie wir sahen, die *Ganglia optica* liefert, ist höchst wahrscheinlich ein Theil der von HATSCHKE als secundäre Hirnthteile bezeichneten Kopflappenregionen.

Die einzige von mir gefundene Angabe, welche möglicherweise mit meinen Beobachtungen betreffs der beiden Vertiefungen in den Kopflappen in Einklang zu bringen ist, findet sich bei GANIN (Nr. 47, p. 406), der bei der Schilderung der Entwicklung von *Platygaster* eine seitliche Einbuchtung, welche in das Innere der Kopflappen wächst, beschreibt.

Nach DOHRN (Nr. 9, p. 264) stammt der nervöse Theil des Auges bei *Palinurus* aus den inneren Zellmassen ab; dies steht also in directem Widerspruch mit meinen Befunden.

Werfen wir nun noch einen vergleichenden Blick auf einige Angaben bezüglich der Entstehung des Nervensystems bei Vertebraten.

Die ersten Vorgänge, welche die Bildung des Nervensystems von *Amphioxus* einleiten, lassen sich zum Theil sehr gut mit den bei *Astacus* geschilderten vergleichen.

Nach der Schilderung KOWALEWSKY's (Nr. 27, p. 484 ff.) senkt sich, nachdem durch Verschiebung der Gastrulamund excentrisch geworden, der ganze Rückentheil des Embryo tief ein. Diese Einsenkung ist anfangs von keinen bestimmt ausgeprägten Rändern begrenzt, allmählig aber werden dieselben immer deutlicher, bis sie eine nicht schwer zu erkennende Rückenfurche darstellen. Das hintere Ende dieser Rückenfurche umgiebt nun die Einstülpungsöffnung, deren hinterer Rand zugleich die hintere Begrenzung der Rückenfurche darstellt. Entsprechendes findet sich auch bei anderen Vertebraten. (*Acipenser*, *Acanthias* [nach KOWALEWSKY], *Axolotl* [nach BOBRETZKY], *Bombinator* [nach GÖRTE].) Ebenso verhält es sich bei den Ascidien (Nr. 29, Taf. XI, Fig. 13, 15, 16, 20 und 23).

Bei *Astacus* liegt der Gastrulamund von vornherein excentrisch, er entsteht ja im hinteren Theil des Primitivstreifens; unmittelbar nach seiner Entstehung tritt die Medianrinne auf, welche aber den Gastrulamund nicht umgeben kann, da vor diesem sich schon frühe der Wulst ausbildet, der die Abdominalanlage darstellt.

Die weiteren von KOWALEWSKY beschriebenen Vorgänge bei *Amphioxus* bestehen in der Schliessung der Rückenrinne von hinten her, wodurch eine Communication des Nervenrohrs mit dem Urdarm realisiert wird, ein Umstand, der auch bei den oben erwähnten Vertebraten beobachtet ist. (*Acanthias*, *Acipenser*, *Axolotl* und *Bombinator*.)

Bei *Astacus* ist nun wegen des Abdomens an eine derartige Communication entschieden nicht zu denken. Aber die Schliessung des

Urmundes und der Rinne erfolgt im Allgemeinen in der gleichen Ordnung. Zuerst legen sich die Urmundränder an einander und alsdann beginnt die Einstülpung der mittleren Rinnenregion in ihrem hinteren Theile, wobei es allerdings zur Bildung eines Rohres nicht kommt.

Von Interesse ist es ferner, einige Querschnitte durch *Amphioxus*, wie sie von KOWALEWSKY gegeben sind, mit meinen Darstellungen der entsprechenden Verhältnisse zu vergleichen.

Der Querschnitt durch die Gastrula von *Amphioxus* (Nr. 27, Fig. 10) bietet Aehnliches dar, wie der von mir in Fig. 24 abgebildete, nur mit dem Unterschiede, dass bei *Amphioxus*, abweichend von den entsprechenden Processen bei anderen Vertebraten, die Medullarplatten sich schon sehr frühzeitig vom oberen Blatte abtrennen.

Die von KOWALEWSKY gegebenen Fig. 11, 12 und 13 zeigen ganz ähnliche Bilder wie meine Figuren 29—32; indessen ist hier die Abweichung zu erwähnen, dass bei *Amphioxus* über die Nervenanlage eine Ectodermschicht sich hinwegzieht, und dass es zur Bildung eines vollständigen Rohres kommt.

Es wird auch von KOWALEWSKY hervorgehoben, dass es bei *Amphioxus* nicht die obersten Ectodermlagen sind, die hauptsächlich in die Bildung des Nervensystems eingehen, sondern die unmittelbar darunterliegenden Schichten. Ebenso ist es — der älteren Beobachtungen von REICHERT nicht zu gedenken — nach GÖRRE (Entwicklungsgeschichte der Unke, Atlas Fig. 74) bei *Bombinator*, wo die äussere Ectodermschicht nur das Epithel des Centralcanals liefert und sich die ganze nervöse Masse hauptsächlich aus der unteren Schicht entwickelt.

Ganz Aehnliches findet sich nun bei *Astacus* (Fig. 27—32), wo ja auch zunächst unter einer oberen Ectodermschicht sich Verdickungen bilden, die die Ganglienanlagen darstellen. —

In den vorstehenden Bemerkungen wollte ich hauptsächlich sicher gestellte Thatsachen mit einander vergleichen und möglichst objectiv Aehnlichkeiten und Abweichungen in den Entwicklungsvorgängen hervorheben, so dass, je nach dem Standpunct des Lesers, die berührten Verhältnisse als Analogien oder als Homologien aufgefasst werden können.

Sollte durch weitere Untersuchungen die von verschiedenen Seiten (KOWALEWSKY, SEMPER, DOHRN, HATSCHKE u. A.) angestrebte Begründung der Stammesverwandtschaft der Vertebraten mit den Anneliden und Arthropoden noch fester sich stützen lassen, so würden auch die vorliegenden Untersuchungen hierzu einen Beitrag liefern.

Falls das Nervensystem der Articulaten (Arthropoden und Anneliden) dem der Vertebraten sich als homolog ergeben würde, so müsste

die primitive Medianfurche bei *Astacus*, welche bei einer grossen Zahl von Arthropoden und Anneliden längst bekannt ist, deren Beziehung zum Nervensystem aber erst von HATSCHKE festgestellt wurde, der Medullarrinne der Vertebraten gleich zu setzen sein. Die Lage der Mundöffnung in der Mitte dieser Furche würde die DOHRN'sche Hypothese (Nr. 43) von dem ursprünglichen Mund der Vertebraten in der Fossa rhomboidea, resp. in der Hypophysis cerebri stützen können; man würde ferner an die Augeneinstülpungen, an die wandernden Mesodermzellen denken können u. s. w.

Gehörig gesicherte, zahlreiche und eingehende Untersuchungen in dieser Beziehung bleiben aber abzuwarten.

A n h a n g.

Vorstehende Untersuchungen sollen eine genaue Ausführung und Begründung, beziehungsweise Berichtigung der von mir in einer vorläufigen Mittheilung (Centralbl. f. d. med. Wissenschaften 1876. Nr. 44) bereits veröffentlichten Angaben über die Entwicklungsvorgänge beim Flusskrebs (Nr. 4—6) darstellen.

Hoffentlich werde ich bald in der Lage sein, meine Beobachtungen über die späteren Stadien weiter auszuführen und auszuarbeiten. Einstweilen aber füge ich hier die bereits veröffentlichten Resultate meiner Untersuchungen über die Entwicklung der grünen Drüse und der Geschlechtsorgane bei.

»Die grüne Drüse entsteht durch Einstülpung des Ectoderms in dem Stadium, wo eben die Anlagen der Maxillarfüsse sich zeigen.

Die Geschlechtsorgane liegen bei den eben ausgeschlüpften Thieren unterhalb einer aus Mesodermelementen bestehenden Wand, welche sich über dem Visceralraum befindet; rechts und links der Geschlechtsdrüsenanlagen verlaufen zwei Leberschläuche mit deutlicher Mesodermbekleidung.

Die Anlage der Geschlechtsorgane bildet zwei längliche, in ihrer Mitte auf eine kurze Strecke zusammenhängende Zellstränge, in deren hinteren Theilen jedoch auf dem Querschnitt ein deutliches Lumen bemerkbar ist. Auf einem etwas früheren Stadium befindet sich an der entsprechenden Stelle eine Anhäufung von Mesodermzellen, so dass auf eine Abstammung der Geschlechtsorgane vom Mesoderm zu schliessen ist.«

Literaturverzeichniss.

1. H. RATHKE. Ueber die Bildung und Entwicklung des Flusskrebsses. Leipzig 1829.
2. A. LEREBOULLET. Recherches d'Embryologie comparée sur le developpement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Paris 1862.
3. N. BOBRETZKY. Russische Abhandlung über die Entwicklung von Astacus und Palaemon. Kiew 1873.
4. HOYER. Referat über Nr. 3 in den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von HOFMANN und SCHWALBE. Bd. II. Leipzig 1875. p. 342.
5. N. BOBRETZKY. Zur Embryologie von Oniscus murarius. Diese Zeitschr., Bd. XXIV.
6. VAN BENEDEN und BESSELS. Mémoire sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lérnéens et le Copepodes. Mém. cour. et Mém. de sav. étr. publiées par l'Acad. royale de Belg. Tome XXXIV. 1870.
7. E. HAECKEL. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. II. Neue Folge. 1875.
8. H. RATHKE. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1832.
9. A. DOHRN. Untersuchungen über den Bau und Entwicklung der Arthropoden. 6. u. 10. Diese Zeitschr., Bd. XX. 1870.
10. R. LEUCKART. Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig und Heidelberg 1860.
11. B. LUDWIG. Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Diese Zeitschrift, Bd. XXVI.
12. A. KOWALEWSKY. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.
13. A. DOHRN. Ursprung der Wirbelthiere. Leipzig 1875.
14. O. BÜTSCHLI. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr., Bd. XX.
15. A. WEISMANN. Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.
16. B. HATSCHKE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitzb. d. k. Akad. der Wissenschaften. I. Abthlg. October. Jahrgang 1876. Bd. LXXIV.
17. GANIN. Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten. Diese Zeitschr., Bd. XIX.
18. A. WEISMANN. Naturgeschichte der Daphniden. Diese Zeitschr., Bd. XXVII.
19. E. METSCHNIKOFF. Embryologie der doppeltfüssigen Myriopoden. Diese Zeitschrift, Bd. XXIV.

20. C. RABL. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. 1876.
21. C. RABL. Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. 1875.
22. O. BÜTSCHLI. Zur Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. Diese Zeitschrift, Bd. XXVI.
23. SELENKA. Zur Entwicklung der Holothurien. Diese Zeitschrift, Bd. XXVII.
24. A. DOHRN. Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. Diese Zeitschrift, Bd. XXVI.
25. G. ZADDACH. Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. Heft 1. Berlin 1854.
26. E. METSCHNIKOFF. Embryologische Studien an Insecten. Diese Zeitschrift, Bd. XVI.
27. A. KOWALEWSKY. Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XIII.
28. R. LEUCKART. Die menschlichen Parasiten. Leipzig. 1863. Bd. I
29. A. KOWALEWSKY. Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. VII.
30. BERTHOLD HATSCHKE. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XI. 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen sind mittelst der OBERHÄUSSER'schen Camera lucida entworfen. Die Vergrößerungen sind bei jeder einzelnen Figur angegeben. Die Zahlen, welche neben den Abbildungen der Embryonen in der Flächenansicht stehen, beziehen sich auf die Nummern der Figuren, die den Schnitt durch die betreffende Region darstellen. Der Nahrungsdotter ist nicht überall gezeichnet; sein Verhalten ist aus den Figuren 2, 9, 22, 24, 25, 26 zu ersehen.

Durchgehende Bezeichnungen.

A, Anlage des Abdomens,
an, After,
At I, Vorderes Antennenpaar,
At II, Hinteres Antennenpaar,
B, Anlage des Brustschildes,
bl, Blastoderm,
cd, Caudalfalte,
cm, Commissur,
ec, Ectoderm,
en, Entoderm,
G, Gastrulamund,

- g*, unteres Schlundganglion,
gs, oberes Schlundganglion,
H, Entodermhügel,
h, Herzanlage,
hd, Hinterdarm,
K, Kopflappen,
KS, Kopfscheiben,
lb, Lippe,
m, Mesoderm,
mI, primäres Mesoderm,
mII, secundäres Mesoderm,
Md, Mandibulae,
Oe, Oesophagus,
R, Medianrinne,
St, medianer Zellstrang aus Elementen des secundären Mesoderms bestehend,
V, Vertiefungen in den Kopfscheiben,
WD, Weisse Dotterelemente,
ZK, Kerne der Dotterpyramiden.

Tafel X.

Fig. 1. Dotterpyramiden von der Basis aus gesehen. *ZK*, Kern.

Fig. 2. Dotterpyramiden im Längsschnitt; *C*, centrales Gebilde (Dotterkern?), *ZK*, Kerne der Pyramidenzellen.

Fig. 3. Stadium I. Primitivstreifen mit der hufeisenförmigen Falte.

Fig. 4. Stadium II. Primitivstreifen mit der ringförmigen Falte.

Fig. 5. Stadium III. Embryonalanlage mit Kopflappen (*K*),¹⁾ Medianrinne (*R*) und weit geöffnetem Gastrulamund (*G*).

Fig. 6. Stadium IV. Embryonalanlage mit engem Gastrulamund und deutlichen Vertiefungen in den Kopfscheiben.

Fig. 7. Stadium V. Embryonalanlage mit geschlossenem Gastrulamund, beginnender Aftereinstülpung, differenzirter Abdominalanlage, beginnender Oesophaguseinstülpung und Mandibularanlagen.

Fig. 8. Stadium VI. Nauplius, Embryonalanlage mit drei Paar (Nauplius-)Extremitäten.

Tafel XI.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch den Embryo mit hufeisenförmiger Falte.

Fig. 10. Seitlicher Längsschnitt durch das nämliche Stadium. Zeigt besonders die Betheiligung des Entoderms an der Bildung des Mesoderms.

Fig. 11. Querschnitt durch die Mitte der ringförmigen Falte.

Fig. 12. Querschnitt durch den nämlichen Embryo, etwas weiter vorn wie Fig. 11.

Fig. 13. Querschnitt durch den nämlichen Embryo, noch weiter vorn wie Fig. 12. Die Blastodermeinstülpung ist soweit vorgeschritten, dass das Entoderm auf dem Schnitt ein geschlossenes Lumen darstellt.

1) In der Figur steht rechts fälschlich *V*.

Fig. 14. Längsschnitt durch einen etwas weniger weit entwickelten Embryo. Zeigt besonders deutlich die Betheiligung des Entoderms an der Bildung des Mesoderms.

Fig. 15. Theil eines gleichen Schnittes, der einige Mesodermzellen in der Abschnürung begriffen erkennen lässt.

Fig. 16. Querschnitt durch den vorderen Rand des weit geöffneten Urmundes.

Man sieht, wie die seitlichen Ränder sich aneinander zu legen streben und wie dabei Mesodermzellen in bedeutender Zahl abgeschnürt werden.

Fig. 17, 18 und 49. Schematische Darstellung der Verbreitungsbezirke der Keimblätter in den ersten drei Stadien (von oben gesehen). Die dunkel angelegte Region bezeichnet den Verbreitungsbezirk des Mesoderms, die punctirt schraffierte den des Entoderms. Die schwarz ausgezogene Linie repräsentirt die Grenzlinie des Ectoderms.

Fig. 20. Querschnitt durch die Kopflappen mit den Vertiefungen (von einem Embryo des Stadium IV).

Fig. 21. Querschnitt durch die Mitte des nämlichen Embryos, um die Rinne und ihre aufgewulsteten Ränder zu zeigen.

Fig. 22. Querschnitt durch die Abdominalanlage des nämlichen Embryo. (Etwas schief getroffen.)

Tafel XII.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen Embryo mit engem Gastrulamund. (Nicht genau median.)

Fig. 24. Fressende Entodermzellen aus einem Embryo des nämlichen Stadiums, wo dies am besten zu sehen.

N, *x* und *y*, Nahrungsdotterballen mit kugeligen Höhlen, welche früher mit fettigen Dotterelementen erfüllt waren,

p, pseudopodienartige Protoplasmafortsätze,

x, vollständig } aufgenommene Dotterballen.

y, theilweise }

Fig. 25. Hinterer Theil eines Medianschnittes durch das Stadium mit geschlossenem Urmund und beginnender Aftereinstülpung. Stadium V.

Fig. 26. Querschnitt durch die sich einstülpenden Vertiefungen in den Kopflappen im Naupliusstadium.

Fig. 27. Querschnitt durch den Nauplius in der Gegend der vorderen Antennen, um die Anlagen des oberen Schlundganglions zu zeigen.

Fig. 28. Querschnitt durch den Oesophagus des Nauplius. Zu beiden Seiten des Oesophagus die ersten Spuren der Schlundcommissuranlagen.

Fig. 29. Querschnitt durch den Nauplius in der Gegend der hinteren Antennen. Deutliche Rinne und Anlage der Schlundcommissur.

Fig. 30. Querschnitt durch den Nauplius (mittlerer Theil) mit tief eingestülpter Rinne und beginnender Ectodermverdickung, die zur Ganglienanlage führt. Etwas weiter hinten als der Schnitt in Fig. 29 vom nämlichen Embryo.

Fig. 31. Querschnitt durch den Nauplius, unmittelbar auf den in Fig. 30 folgend. Tiefe Einstülpung der Rinne und beginnende Ganglienanlage¹⁾.

1) Statt der grossen Vacuole in der Seitenstranganlage links sollte ein Zellkern gezeichnet sein.

Fig. 32. Querschnitt durch den Nauplius. Unmittelbar dem Schnitt in Fig. 31 folgend. Deutliche Einstülpung der Rinne und beginnende Anlage der Ganglien.

Fig. 33. Längsschnitt durch die Abdominalanlage des Nauplius, um die erfolgte Communication des Hinterdarms mit dem Mitteldarm zu zeigen.

Fig. 34. Querschnitt durch die Herzanlage des Nauplius. Das Lumen ist durch den Härtungsprocess entstanden.

Fig. 35. Peripherische Abschnitte von drei Entodermzellen aus der Region, die der Bauchseite zugewandt liegt (Naupliusstadium). Im Innern der Zellen und ausserhalb derselben liegen secundäre Mesodermzellen in verschiedenen Entwicklungszuständen.

K, Entodermkerne, *KK*, Kernkörperchen.

Fig. 36. Kern aus einer Entodermzelle der nämlichen Region wie Fig. 35, der eben seine Metamorphose beginnt. Mehrere Vacuolen und ein grösseres festes Körperchen sind entstanden.

Fig. 2. ($\frac{48}{7}$).

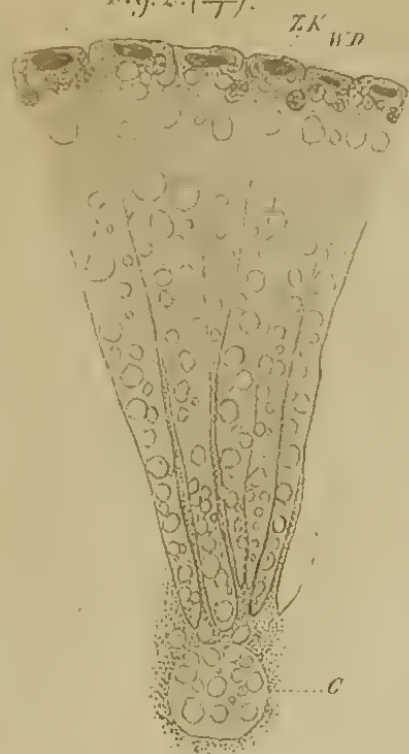


Fig. 3. ($\frac{48}{7}$).

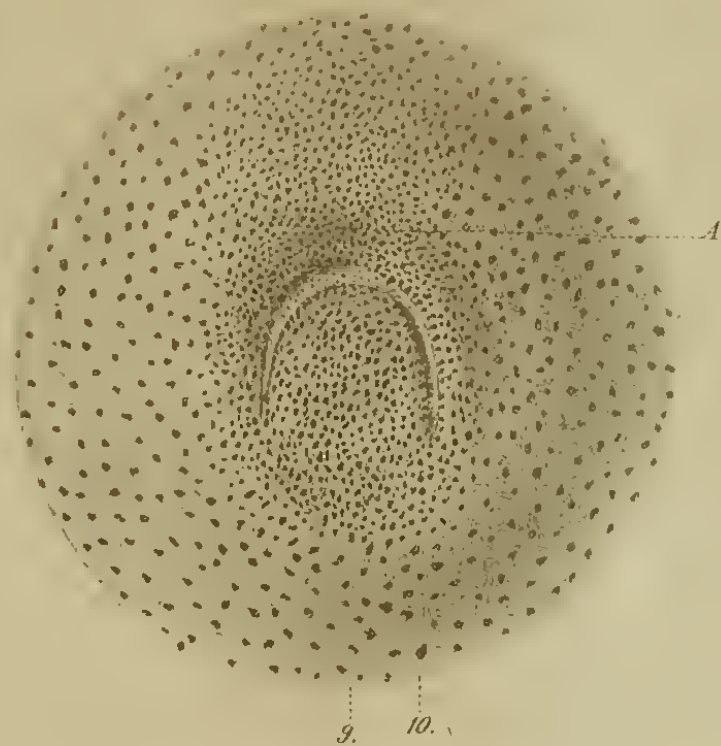


Fig. 4. ($\frac{48}{7}$).



Fig. 5. ($\frac{48}{7}$).

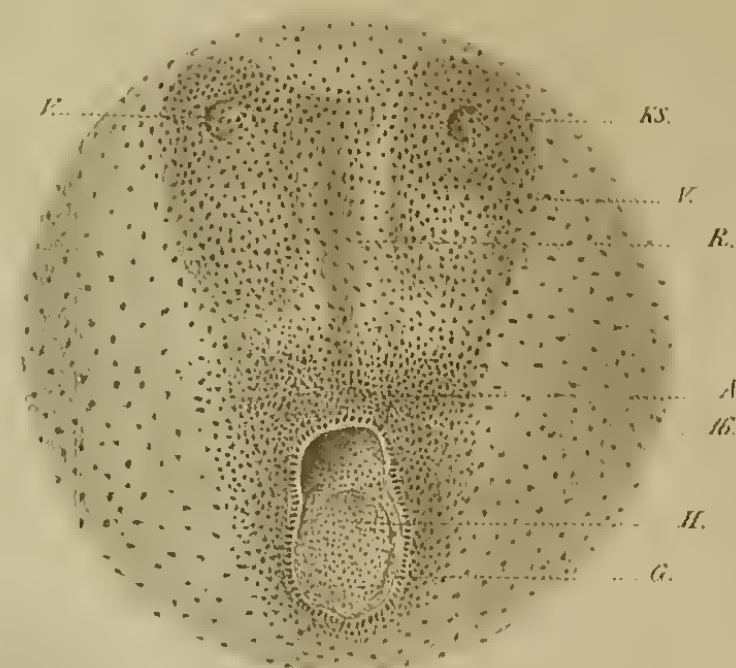


Fig. 1. ($\frac{80}{7}$).



Fig. 6. ($\frac{48}{7}$).

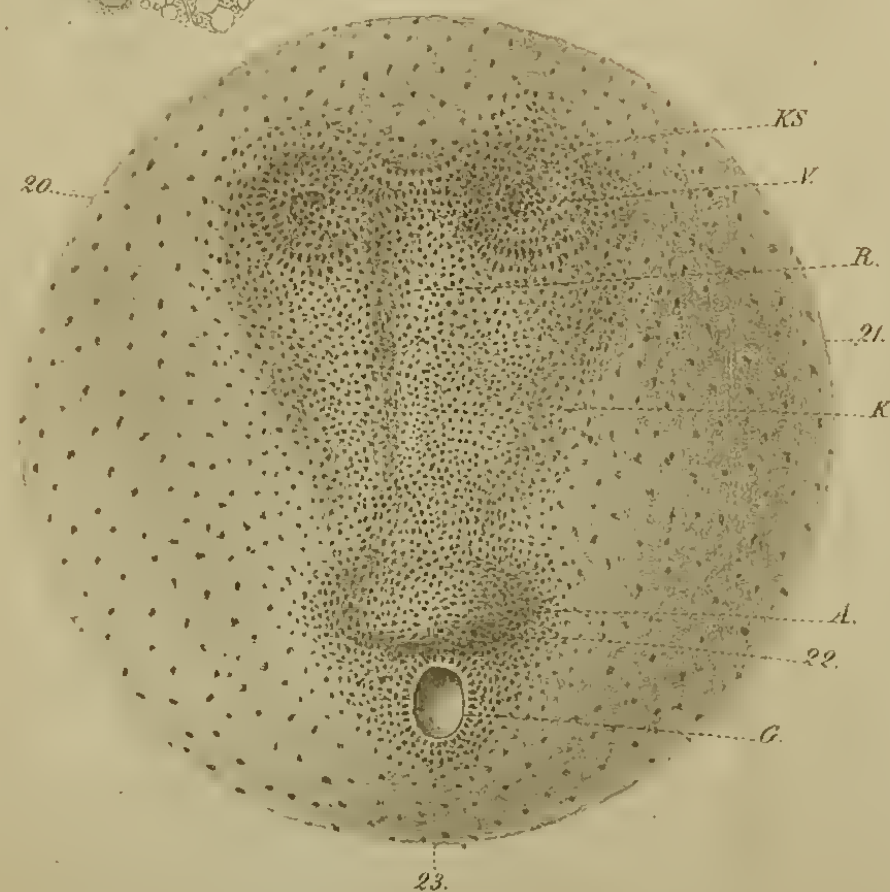


Fig. 7. ($\frac{48}{7}$).



Fig. 8. ($\frac{48}{7}$).



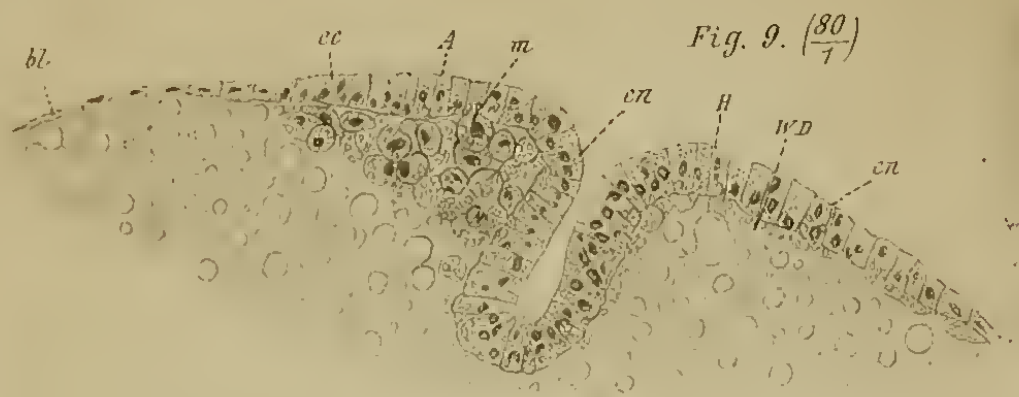


Fig. 15. (80/7)

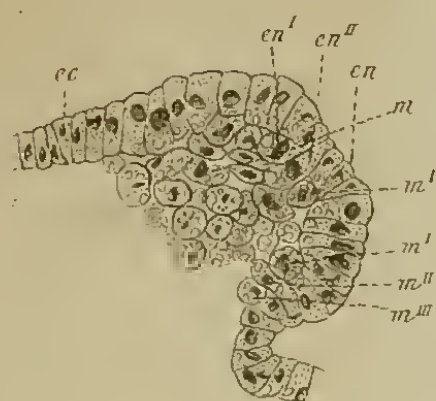


Fig. 14. (80/7)



Fig. 10. (80/7)

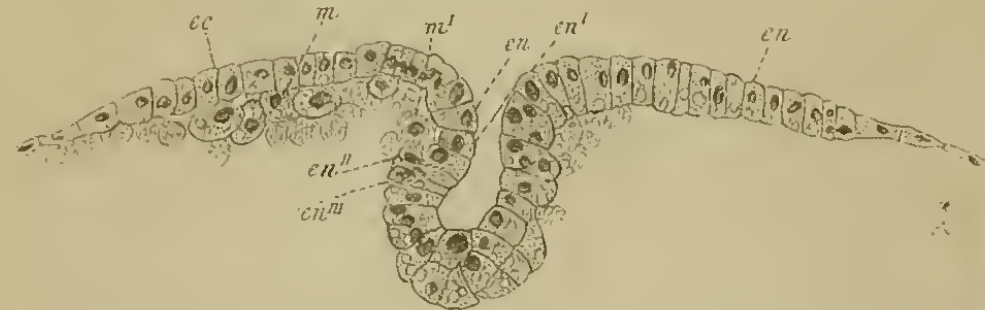


Fig. 17. (48/7)

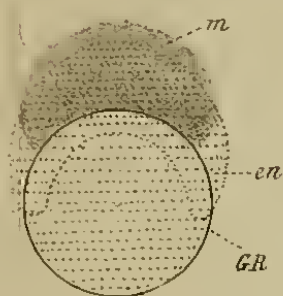


Fig. 18. (48/7)

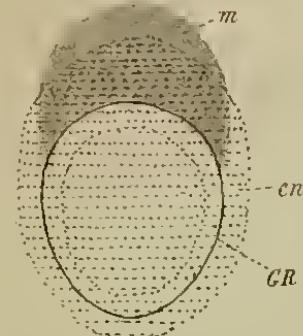


Fig. 16. (80/7)

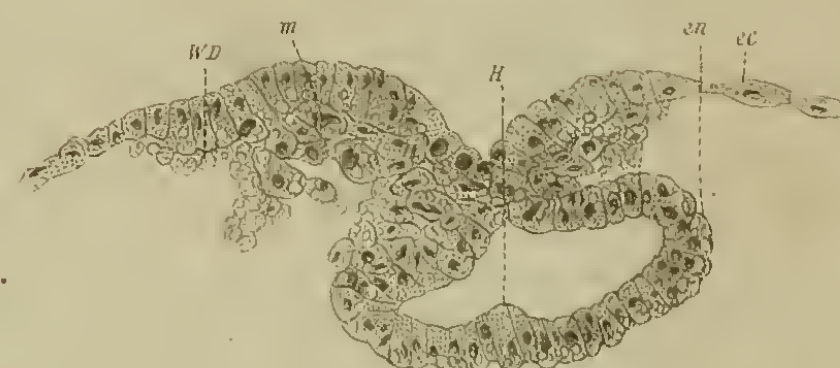


Fig. 11. (80/7)

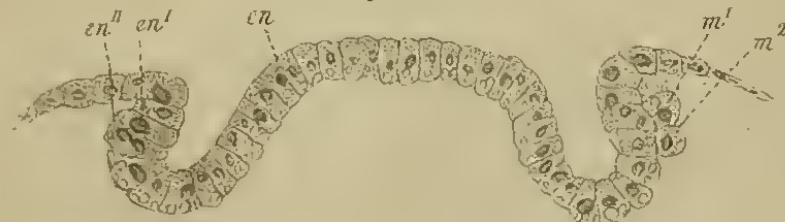


Fig. 19. (48/7)

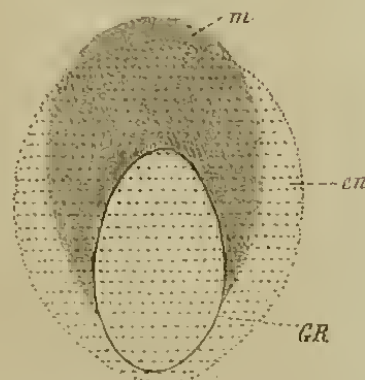


Fig. 20. (80/7)

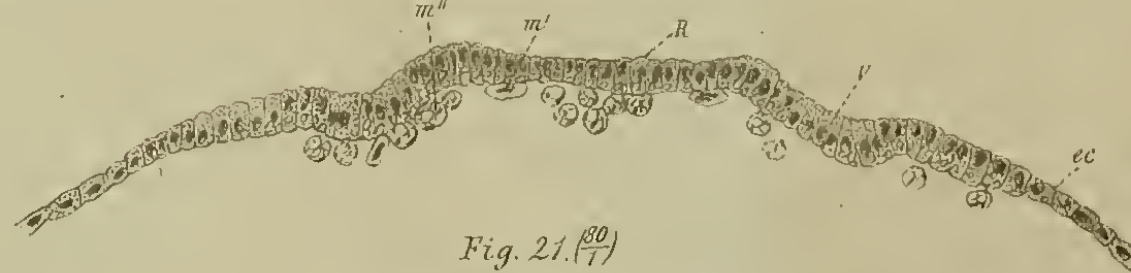


Fig. 12. (80/7)

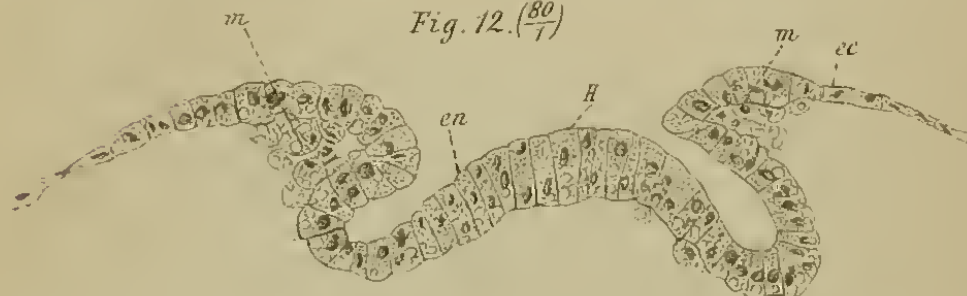


Fig. 21. (80/7)



Fig. 13. (80/7)



Fig. 22. (80/7)



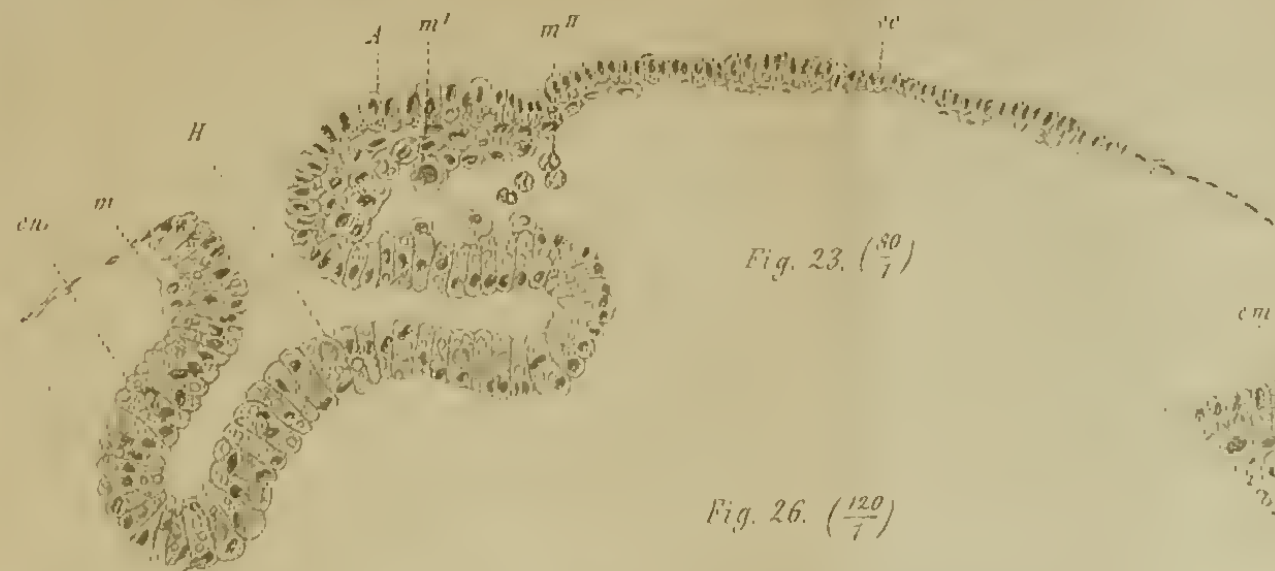


Fig. 23. ($\frac{80}{1}$)

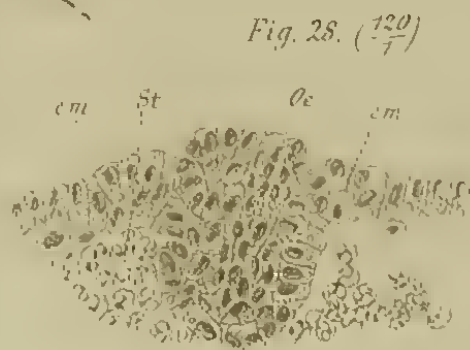


Fig. 28. ($\frac{120}{1}$)

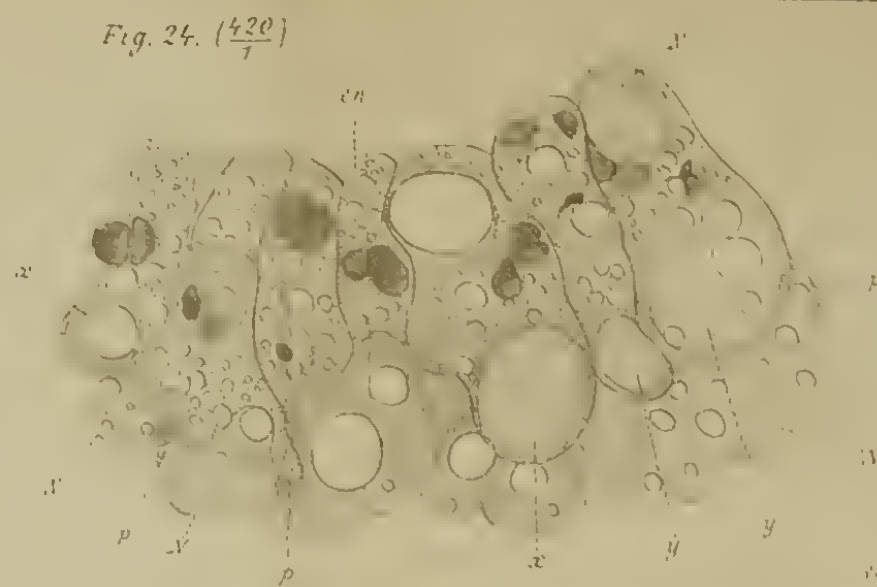


Fig. 24. ($\frac{420}{1}$)

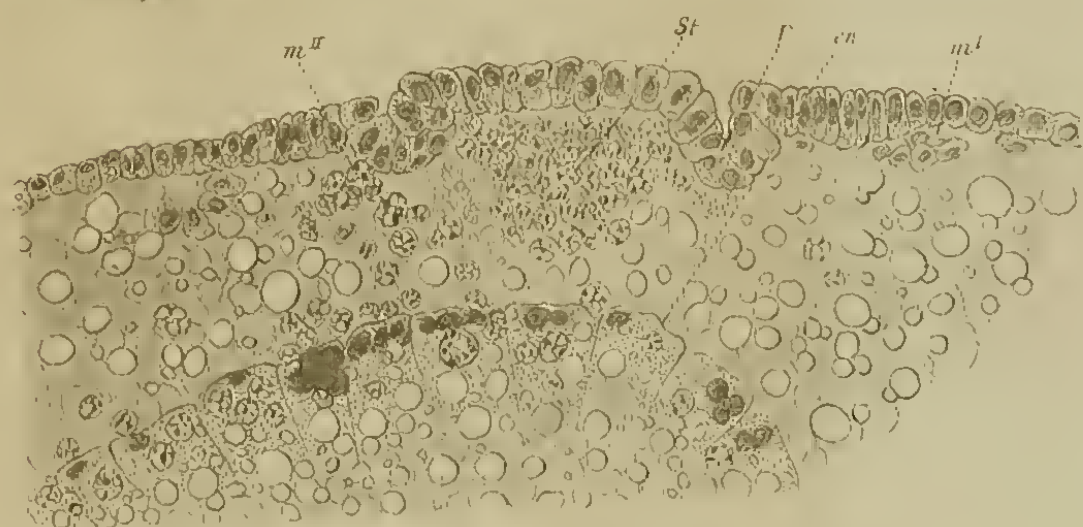


Fig. 26. ($\frac{120}{1}$)

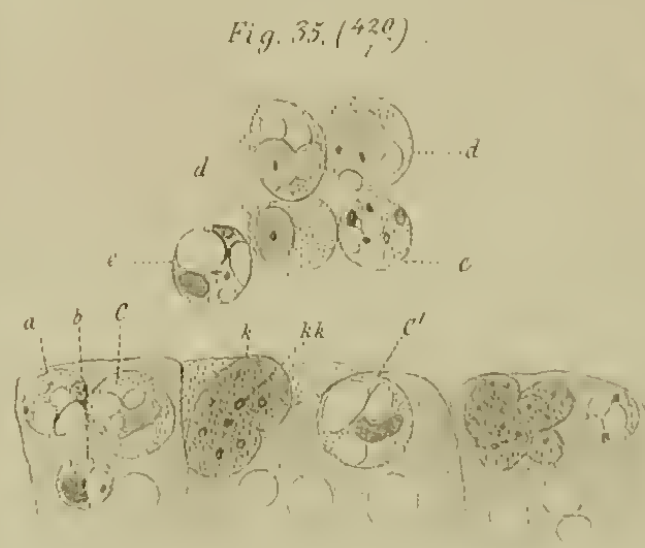


Fig. 35. ($\frac{420}{1}$)

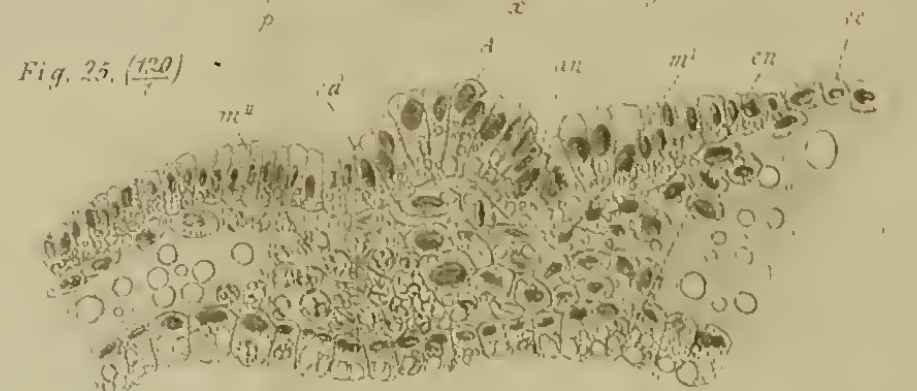


Fig. 25. ($\frac{120}{1}$)

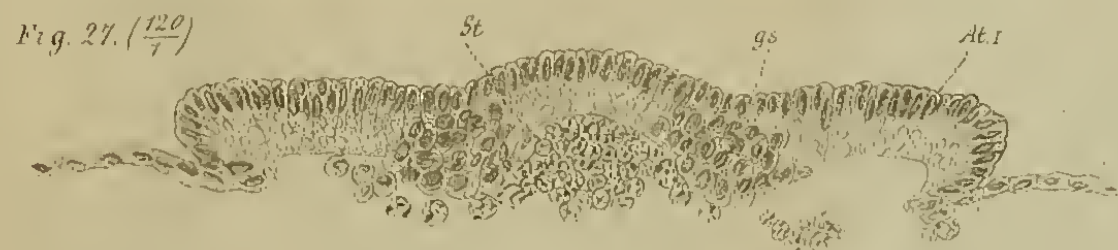


Fig. 27. ($\frac{120}{1}$)



Fig. 33. ($\frac{120}{1}$)



Fig. 29. ($\frac{120}{1}$)

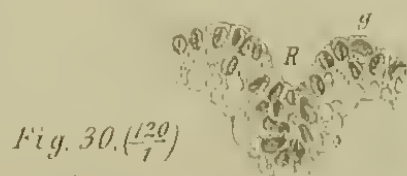


Fig. 30. ($\frac{120}{1}$)



Fig. 34. ($\frac{120}{1}$)

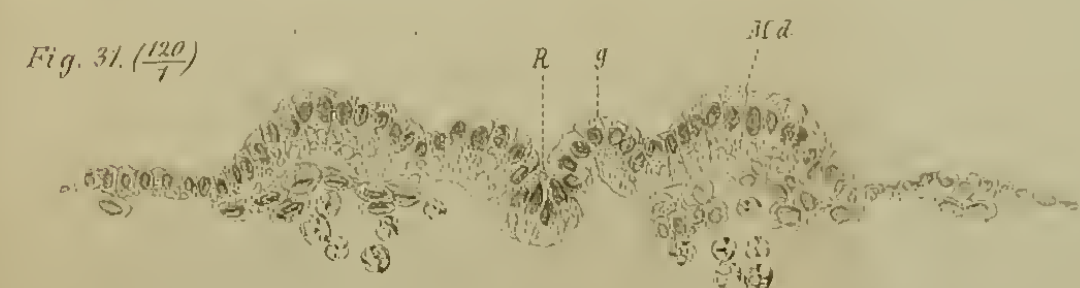


Fig. 31. ($\frac{120}{1}$)

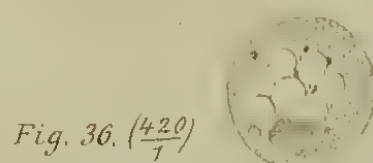


Fig. 36. ($\frac{420}{1}$)



Fig. 32. ($\frac{120}{1}$)