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

Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden.

Von

B. Ulianin in Moskau.

Mit Tafel XXIV.

Die in den nachfolgenden Blättern niedergelegten Beobachtungen wurden während der Sommermonate des Jahres 1879 in Sebastopol gesammelt [1]. Als Beobachtungsmaterial dienten Eier verschiedener Orchestia-Arten (mediterranea, Montagui, Bottae), die überall am Strande des Hafens von Sebastopol unter faulenden Zosteramassen in großen Mengen zu finden sind, so wie theilweise Eier des im schwarzen Meere sehr gemeinen Gammarus poecilurus. Trächtige Weibchen der letztgenannten Art findet man während des ganzen Sommers bis in den Spätherbst; mit Brut beladene Weibchen der Orchestia-Arten findet man im Gegentheil nur während der Sommermonate; schon gegen Mitte September werden eiertragende Orchestia-Weibchen sehr selten; zu Ende des Monats sucht man nach ihnen vergebens. Um in jeder Zeit in beliebiger Menge Orchestia-Eier gewünschter Stadien zu besitzen, brauchte ich große Glasgefäße, die ich mit faulender Zostera füllte; nicht trächtige Weibchen, die in solche Gefäße zusammen mit einer Anzahl Männchen gesetzt sind, begatten sich bald und legen in ihre Bruttasche in der Regel schon am nächsten Tage Eier ab. Wenn man mehrere solcher Gefäße bei der Hand hat, so ist es nicht schwer eine ganze Reihe auf einander folgender Entwicklungsstadien beständig bereit zu haben; damit wird das Anschaffen des Materials sehr erleichtert und sehr viel Zeit erspart.

Die Eier aller genannten Orchestia-Arten sind prachtvolle Unter-

[1] Die Hauptresultate dieser Untersuchungen wurden der Zool. Sektion der VI. Versammlung Russischer Naturforscher in St. Petersburg (December 1879) mitgetheilt. Siehe Zool. Anz. Nr. 52. p. 163—165.

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

suchungsobjekte. Ihre beträchtliche Größe erlaubt eine ziemlich eingehende Untersuchung der Eier mit schwachen Vergrößerungen im auffallenden Lichte; wegen der Größe der Eier ist es auch nicht schwer sich bei der Wahl der Schnittfläche zu orientiren. Sehr günstig für die Untersuchung bei auffallendem Lichte erweist sich außerdem die dunkelviolette Farbe des Dotters, auf dem die weißen zelligen Elemente besonders schön zu beobachten sind.

Als beste Erhärtungsflüssigkeit für frühere Entwicklungsstadien der Amphipoden-Eier erwies sich die von Kleinenberg empfohlene Mischung von Pikrin- und Schwefelsäure. Diese Flüssigkeit wirkt ausgezeichnet auf Eier, in denen entweder noch das Blastoderm nicht angelegt ist, oder wenn ein solches schon vorhanden ist, eine Cuticularhaut, die den Embryo umhüllt, noch nicht ausgeschieden ist. Gleich nach der Wirkung der Mischung auf solche junge Eier beginnt das Chorion sich stark aufzublähen; gewöhnlich schon nach wenigen Minuten nach dem Einlegen des Eies in die Mischung platzt das Chorion und wird von dem Ei abgestreift. Nach ungefähr zweistündigem Aufenthalte des Eies in der Mischung wurde es in Alkohol entfärbt, dann mit Beale'scher Karminlösung tingirt. So behandelte Eier gaben mir eine Reihe ausgezeichneter Schnitte.

Viel schwieriger gelingt das Erhärten von Eiern späterer Entwicklungsstadien, nämlich solcher Stadien, wo rings um den Embryo eine feine Cuticularhaut ausgeschieden ist, und zwischen dieser Haut und dem Embryo eine gewisse Quantität eiweißartiger Flüssigkeit sich ansammelt. Die erhärtende Flüssigkeit dringt durch die Cuticularhaut nur äußerst langsam und schwer, wesshalb die eiweißartige Flüssigkeit, die den Embryo umspült, nicht gerinnt; das Reactiv gelangt auch nicht bis an den Embryo, der unerhärtet bleibt. Unter der Wirkung siedenden Wassers gerinnt freilich die den Embryo umspülende Flüssigkeit; der Embryo wird auch zur Erhärtung gebracht. So behandelte Präparate sind aber zum Schneiden nicht verwendbar, da die geronnene eiweißartige Flüssigkeit so fest an die Oberfläche des Embryo, so wie an die innere Fläche der Cuticularhaut anklebt, dass es niemals gelingt sie zu entfernen ohne den Embryo zu Grunde zu richten. Um solche spätere Stadien der Orchestia-Eier zu härten fand ich nur ein Mittel. Ich brachte frische Orchestia-Eier in einem Uhrgläschen unter die Lupe und zerriss mit der Nadel die Cuticularhaut an der Bauchseite des Embryo. Nachdem der größte Theil der eiweißartigen Flüssigkeit durch den Riss ausgeflossen ist, bringe ich das Ei in die erhärtende Flüssigkeit, die jetzt verhältnismäßig leicht bis zum Embryo gelangt. Die Schwierigkeit und der Zeitverlust bei dieser Manipulation sind Ursachen, warum ich von späteren Entwicklungsstadien nur wenige und ziemlich unvoll-

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

ständige Beobachtungen zusammenzubringen im Stande war. Von den im Nachfolgenden mitgetheilten Beobachtungen sind die unvollkommensten die Beobachtungen über die Entstehung des Entoderms, das sich bei den Orchestien verhältnismäßig sehr spät anlegt; über die Entstehung des unteren Keimblattes habe ich nur ganz vereinzelte Beobachtungen gemacht, die ich den späteren Bearbeitern der Entwicklung der Amphipoden ganz besonders zur Prüfung empfehle.

Litteratur.

H. Rathke, Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien. 1837. Enthält Beobachtungen über Entwicklung der Amphithoë picta, Gammarus gracilis, Amathia carinata und Hyale pontica. — Die Beobachtungen von Rathke haben Bedeutung nur in historischer Hinsicht.

Meissner, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. (Diese Zeitschr. Bd. VI.) — Enthält die ersten sehr dürftigen und größtentheils unrichtigen Angaben über das kugelförmige Organ.

La Valette St. George, Studien über die Entwicklung der Amphipoden (Abhandl. d. naturhist. Gesellsch. zu Halle. V. 1860. p. 155—166. 2. Tf.).

La Valette studirte sehr eingehend die Entwicklung des Eies des Gammarus pulex im Eierstocke, so wie den Entwicklungsgang des Blastoderms. Über den Bau des ausgebildeten kugelförmigen Organs sind auch einige exaktere Beobachtungen als bei Meissner mitgetheilt.

Fr. Müller, Für Darwin. 1864.

Das Vorhandensein der Larvenhaut bei Amphipoden-Embryonen wird zum ersten Male gezeigt.

A. Dohrn, Studien zur Embryologie der Arthropoden. Habilitationsschrift. 1868. Die ziemlich oberflächlichen Beobachtungen von Dohrn beziehen sich auf die Dotterklüftung des Eies, auf das Anlegen und die Ausbildung der Falte, die den Kopftheil des Embryo von dem Schwanztheile abgrenzt, und auf den Entwicklungsgang des kugelförmigen Organes.

E. van Beneden und E. Bessels, Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lérnéens et les Copépodes (Mémoires couronnés de l'Acad. roy. de Belgique. XXIV. 1869). Vorläufige Mittheilung in d. Bulletin de l'Acad. roy. de Belgique. 2 sér. XXV. 1868. p. 443. Beobachtungen über die Bildung des Blastoderms beim marinen Gamm. locusta und bei dem im süßen Wasser lebenden Gamm. pulex und fluviatilis. Besonders eingehend ist die Segmentation der ersten der genannten Arten beschrieben.

E. Bessels, Einige Worte über die Entwicklungsgeschichte und den morphologischen Werth des kugelförmigen Organes der Amphipoden (Jenaische Zeitschrift. V. 1869). Sehr oberflächliche Beobachtungen über die Entwicklung der Amphipoden und über den Bau des kugelförmigen Organes. Das letztgenannte Organ wird mit dem Rückenstachel der Zoëa homologisirt.

A. Dohrn, Die Überreste des Zoëa-Stadiums in der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Crustaceen-Familien (Jenaische Zeitschrift. V. 1870). Das kugelförmige Organ wird mit dem Rückenstachel der Zoëa homologisirt;

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

zur Feststellung dieser Meinung werden viele Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Crustaceen verschiedener Abtheilungen gebracht.

Frisch abgelegte Eier der von mir untersuchten Orchestia-Arten sind, wie aus der Tafel XXIV zu sehen ist, dunkelviolett gefärbt und vollkommen undurchsichtig. Der Inhalt des frischen unverletzten Eies scheint ausschließlich aus fettartigen dunkelvioletten Tropfen verschiedener Größe zu bestehen. An unter dem Mikroskop zerquetschten Eiern ist es aber nicht schwer sich zu überzeugen, dass diese tropfenartigen dunkelvioletten Körperchen nicht den ganzen Inhalt des Eies ausmachen, dass zwischen ihnen eine ansehnliche Menge einer durchsichtigen feinkörnigen Masse vorhanden ist, mit anderen Worten, dass das Ei, wie das schon von La Valette an den Eiern des Gammarus pulex ganz richtig erkannt wurde, aus dem durchsichtigen Bildungsdotter oder dem Protoplasma und aus dem farbigen Nahrungsdotter oder dem Deutoplasma besteht.

Das frisch abgelegte Ei ist nur von einer ziemlich weit von seiner Oberfläche abstehenden Membran — dem Chorion — umhüllt. Eine Dotterhaut fehlt den Orchestia-Eiern; von der Abwesenheit der Dotterhaut ist es leicht sich zu überzeugen durch Untersuchung von unter dem Mikroskop zerquetschten Eiern, so wie durch Durchmustern feiner Schnitte aus frisch gelegten Eiern.

Wegen der vollkommenen Undurchsichtigkeit der Orchestia-Eier kann man an lebendigen Eiern kein Keimbläschen unterscheiden; nichts was an ein Keimbläschen erinnert, konnte ich an zerquetschten Eiern, so wie an Schnitten auffinden. Trotzdem glaube ich nicht, dass das Keimbläschen fehlt; vielmehr bin ich geneigt anzunehmen, dass es, ähnlich wie in Eiern anderer Thiere, einer ganzen Reihe von Veränderungen unterworfen ist, die es nur äußerst schwer unterscheidbar machen.

Schon bald nachdem das Ei in dem Brutsack des Weibchen angelangt ist, beginnt es sich vermittels einer Ringfurche in zwei ganz gleiche Hälften zu theilen (Fig. 1). Die Furche, die Anfangs ziemlich tief ist und die zwei Hälften des Eies scharf von einander abgrenzt, wird allmählich seichter, bis endlich die Segmentationskugeln wieder scheinbar vollkommen zusammenfließen. An Querschnitten, die aus solchen zweigetheilten Eiern angefertigt wurden und in denen ich auch kein Keimbläschen auffinden konnte, sieht man, dass die Furchung des Eies nur ganz oberflächlich ist, und dass die größere Masse des Eies unsegmentirt bleibt. Auch in allen späteren Phasen der Segmentation bleibt sie oberflächlich.

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

Bald nachdem das Ei sich in zwei Theile zerlegt hat, zerfällt es in vier unter einander gleiche Theile (Fig. 2). Im Innern des Eies dieses Stadiums findet man beständig vier sehr große amöboide Zellen, von denen eine in der Fig. 12 abgebildet ist[1]. Diese Zellen bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma, das eine Anzahl fadenförmiger, zum Theil sehr langer Fortsätze aussendet und in deren Centrum ein blasenförmiger Kern mit mehreren langgezogenen, sich stark färbenden Kernkörperchen zu sehen ist. Diese vier großen Zellen, die zur Zeit des Zerfallens des Eies in vier Theile im Inneren des Nahrungsdotters liegen, treten bald auf die Oberfläche des Eies hervor und unterscheiden sich auf dem dunkelvioletten Grunde des Nahrungsdotters als vier große sternförmige Körper, von denen jeder auf einer der vier Furchungskugeln seine Lage hat. Es ist nicht schwer sich an lebendigen Eiern zu überzeugen, dass diese Zellen echte amöboide Zellen sind: zuweilen sieht man alle fadenförmigen Fortsätze sich in den Körper der Zelle einziehen, dann wieder neue Fortsätze aus dem Körper der Zelle herauswachsen. An Schnitten, die aus Eiern dieses Stadiums mit den vier ersten an die Oberfläche des Eies ausgetretenen Zellen genommen sind, sieht man, dass diese amöboiden Zellen mit dem größten Theile ihrer Masse in den Nahrungsdotter eingesunken sind und dass sie nur mit einem kleinen Theile ihrer Körper auf die Oberfläche des Eies heraustreten (Fig. 15).

Diese vier großen amöboiden Zellen, die zuerst auf die Oberfläche des Eies gelangen, liefern, wie das aus dem Nachstehenden zu sehen

[1] Diese Zellen entsprechen offenbar den Zellen, die bei der Bildung des Blastoderms im Insekten-Ei, so wie im Eie verschiedener anderer Arthropoden beobachtet wurden. In seinem Handbuche der vergleichenden Embryologie spricht Balfour diesen kernhaltigen Anhäufungen von Protoplasma die zellige Natur ab. (Deutsche Ausgabe. p. 114.) Die von dem englischen Embryologen angeführten Gründe einer solchen Meinung sind folgende: 1) die zellige Natur der aus dem Inneren der Arthropoden-Eier austretenden Körper ist mit der vom Verfasser gemachten Auffassung der Eier als einzellige Gebilde unvereinbar und 2) gegen die Deutung dieser Körper als Zellen sprechen die Beobachtungen über die Entwicklung der Araneinen und anderer Arthropoden. Alles was bis jetzt über die Blastodermbildung bei verschiedenen Arthropoden bekannt ist, scheint mir ganz gut mit der zelligen Natur der aus dem Inneren des Eies auf seine Oberfläche austretenden Körper zu stimmen. Alle solche Körper werden als aus einem Kern und aus ihn umhüllendem Protoplasma bestehend beschrieben und abgebildet; von allen Beobachtern werden diese Körper, wenn sie an die Eioberfläche gelangen, als Blastoderm zellen gedeutet; warum diese Zellen, wenn sie noch vom Nahrungsdotter umhüllt sind, Kerne genannt werden müssen, ist schwer zu verstehen. Der andere von Balfour angeführte Grund für seine Anschauung (die einzellige Natur sämmtlicher thierischer Eier) kann auch nicht ins Gewicht kommen, da die Auffassung, die sich Balfour über die Natur des Eies gemacht hat, noch längst nicht bewiesen ist.

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

ist, das Material für alle Zellen des Blastoderms; außer diesen vier primären enormen Zellen treten aus dem Inneren des Eies auf seine Oberfläche keine zelligen Elemente mehr.

Einige Zeit nachdem auf der Oberfläche der vier ersten Furchungskugeln die vier großen amöboiden Zellen erschienen sind, beginnen diese sich zu theilen; jede von den vier Zellen verlängert sich, wird biskuitförmig und theilt sich endlich in zwei sehr ungleiche Theile (Fig. 3). Gleichzeitig mit der Theilung der vier großen Zellen zerfällt auch vermittels eines spaltförmigen Risses die Oberfläche jeder der vier Furchungskugeln in zwei sehr ungleiche Felder. Dieses Zerfallen des Nahrungsdotters wird, wie mir scheint, durch die Bewegungen der vom Nahrungsdotter fast vollkommen umgebenen amöboiden Zellen bewirkt. Solche oberflächliche, zuweilen ziemlich unregelmäßige Spaltungen des Nahrungsdotters beobachtet man bei jeder Theilung der an der Oberfläche des Eies wandernden amöboiden Zellen. Wenn die Bewegungen der Zellen zur Zeit des schon gebildeten Blastoderms aufhören, dann schwinden auch sehr bald die durch Spaltung des Nahrungsdotters entstandenen Felder.

Am Ende der Theilung der vier primären amöboiden Zellen ist die Oberfläche des Eies in acht Felder getheilt; jedes von diesen Feldern trägt auf seiner Oberfläche eine sternförmige amöboide Zelle. Vier von diesen Feldern sind groß und tragen große amöboide Zellen, während die anderen vier kleiner und mit kleinen amöboiden Zellen versehen sind. Wenn man ein Ei dieses Stadiums von der Seite, wo die kleinen Zellen gelagert sind, beobachtet (Fig. 3 giebt ein Bild des Eies in einer solchen Lage), so bilden die großen Felder des Nahrungsdotters mit den zugehörigen großen Zellen die äußere Reihe, während die kleinen Felder des Nahrungsdotters mit ihren kleinen Zellen die innere Reihe bilden.

Die in diesem Stadium eintretende Differenzirung der amöboiden Zellen in große und kleine erlaubt schon in dieser sehr frühen Zeit der Entwicklung der Orchestia den Ort des Anlegens des Blastoderms bestimmt zu erkennen: die erste Anlage des Blastoderms geschieht immer im Centrum des Kreises, der aus den kleinen Zellen gebildet ist. Wir sind folglich im Stande schon in dieser Zeit der Entwicklung im Ei zwei Pole zu unterscheiden; einen von diesen Polen, den nämlich, an welchem die Anlage des Blastoderms geschieht und der der Bauchfläche des späteren Embryo entspricht, bezeichne ich mit dem Namen unterer Pol des Eies; den entgegengesetzten Pol nenne ich oberen Pol; die diese zwei Pole vereinigende Achse bezeichne ich als Querachse.

Im Laufe der weiteren Entwicklung des Eies vermehren sich die großen und kleinen sternförmigen Zellen, so wie die ihnen als Unterlage

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

dienenden Felder des Nahrungsdotters. Die erste Theilung geschieht in der Querrichtung (parallel der Querachse des Eies). Am Ende der Theilung besteht das Ei aus sechzehn Feldern des Nahrungsdotters, auf deren jedem eine amöboide Zelle liegt; acht von diesen Zellen sind groß, die anderen acht — klein. Wie aus der Fig. 4 zu sehen ist, bilden die Zellen, ähnlich wie in dem vorigen Stadium, zwei concentrische Kreise. Das nächste Stadium, das in der Fig. 5 abgebildet ist, unterscheidet sich durch die Vermehrung der amöboiden Zellen bis zu zweiunddreißig. In diesem Stadium sind die sechzehn kleinen Zellen in zwei koncentrische Kreise dicht am unteren Pole gedrängt. Mit diesem Stadium hört das Zerfallen des Nahrungsdotters in Felder auf; diese beginnen von dieser Zeit an allmählich zusammenzufließen. Mit dem Anfange der Verschmelzung der Felder des Nahrungsdotters fällt auch die erste Anlage des Blastoderms zusammen.

Gleich nachdem die Zahl der amöboiden Zellen bis zweiunddreißig gewachsen ist, beginnt ein außerordentlich reges Leben am unteren Pole des Eies in dem Gebiete der kleinen Zellen. Diese Zellen, besonders die Zellen der inneren Reihe, zeigen zu dieser Zeit viel stärkere amöboide Bewegungen. Vermittels dieser Bewegungen nähern sich diese Zellen an einander noch mehr; einige von ihnen theilen sich, andere scheinen im Gegentheil mit den nahestehenden zusammenzufließen. Endlich ziehen einige von diesen Zellen ihre Pseudopodien in den Körper zurück und wandeln sich zu ruhenden Zellen um, die eine mehr oder minder ausgeprägte polygonale Form haben und die die ersten Zellen des Blastoderms bilden (Fig. 6). Die Zahl dieser ersten Zellen des Blastoderms ist sehr variabel; in der Fig. 6 ist ein Ei abgebildet, in dem sechs solche eben gebildete Zellen des Blastoderms sich finden; nicht selten aber beobachtete ich solcher aus der inneren Reihe der kleinen amöboiden Zellen neugebildeter Zellen acht, in einigen Fällen sogar zehn.

Nachdem die kleinen amöboiden Zellen der inneren Reihe in ruhende Zellen des Blastoderms umgewandelt sind, treten auch in den kleinen Zellen der äußeren Reihe Vorbereitungen zum Übergange in die Blastodermzellen auf. Sie verlängern sich, wie das aus der Fig. 6 ersichtlich ist, in der Richtung der ersten schon angelegten Zellen des Blastoderms und nehmen die für in Theilung begriffene Zellen charakteristische biskuitförmige Form an. Die von diesen Zellen durch Theilung abstammenden neuen kleineren amöboiden Zellen wandern in die Nähe der ruhenden Zellen des Blastoderms, ziehen die fadenförmigen Fortsätze ein, und wandeln sich in ruhende Zellen um, die ganz ähnlich den zuerst angelegten Blastodermzellen sind. Nach mehrfacher Theilung Anfangs der kleinen Zellen der äußeren Reihe, dann der großen Zellen

© Biodiversitätszentrum Wien; www.zobodat.at

der inneren und endlich der äußeren (oberen) Reihe und nach allmählicher Umwandlung der durch diese Theilungen neu entstandenen Zellen in ruhende polygonale Zellen erscheint das Blastoderm in Form einer großen Scheibe, die ungefähr zwei Drittel der ganzen Eioberfläche einnimmt. Der obere Rand dieser Scheibe ist, wie die Fig. 9 zeigt, nicht gerade, sondern wellenförmig. Die acht Auswüchse des Randes der Blastodermscheibe entsprechen den großen amöboiden Zellen der äußeren (oberen) Reihe, die zuletzt das Material zur Bildung der Blastodermscheibe lieferten.

So geht die Bildung des Blastoderms bei den von mir beobachteten Orchestia-Arten vor sich. Über die ersten Entwicklungsstadien der Amphipoden besitzen wir zwei ausgezeichnete Arbeiten, nämlich die von La Valette St. George über Gammarus pulex und die von E. van Beneden und E. Bessels über Gamm. locusta und fluviatilis. Nach den Angaben von La Valette klüftet sich das Ei des Gamm. pulex nicht; das Blastoderm wird aus Zellen gebildet, die im Inneren des Eies aus Derivaten des Keimbläschens und aus Anhäufung des Bildungsdotters um denselben entstehen, und allmählich auf die Oberfläche des Eies heraustreten. Diese Angaben von La Valette ähneln sehr dem, was ich an den Eiern der Orchestia-Arten beobachtet habe. Es finden sich nur folgende Unterschiede: 1) während die Orchestia-Eier, wenn auch einer sehr oberflächlichen und kurzen doch einer echten Furchung unterworfen sind, segmentiren sich die Eier des Gamm. pulex gar nicht; 2) beim Gamm. pulex tritt aus dem Inneren des Eies eine große Anzahl von Zellen, die, wenn sie an die Oberfläche des Eies gelangt sind, direkt zu Zellen des Blastoderms werden; bei den Orchestien aber treten aus dem Inneren des Eies nur vier große amöboide Zellen, die nur nach mehrfacher Theilung und Wanderung auf der Oberfläche des Eies in ruhende Blastodermzellen übergehen; während der Wanderung der amöboiden Zellen auf der Oberfläche des Eies wird außerdem der Nahrungsdotter wieder einer Art oberflächlicher Segmentation unterworfen; 3) bei den Orchestien ist es möglich gleich nach der ersten Theilung der vier großen aus dem Inneren des Eies ausgetretenen amöboiden Zellen den Pol zu unterscheiden, an welchem das Blastoderm angelegt wird und der später der Bauchfläche des Embryo entsprechen wird; bei dem Gamm. pulex aber ähneln alle Blastodermzellen einander, so dass es nicht möglich ist, den Bildungspol des Eies früh zu unterscheiden.

Etwas dem ähnliches, was La Valette bei Gammarus pulex gesehen hat, beobachteten E. van Beneden und Bessels beim Gamm. fluviatilis. Die Eier dieser Art sollen ähnlich wie die Eier des Gamm. pulex keiner Segmentation unterworfen sein; ähnlich auch den Eiern des Gamm.

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

pulex geht die Bildung des Blastoderms vor sich. Der einzige Unterschied soll nur darin bestehen, dass in den Eiern des Gamm. fluviatilis nicht wie bei dem Gammarus pulex und bei den Orchestien das ganze Protoplasma auf einmal von dem Deutoplasma des Eies sich trennt und auf die Oberfläche des Eies gelangt, sondern nur allmählich aus dem Inneren des Eies herauswandert. Nach den Angaben von van Beneden und Bessels soll das nach dem Austreten der Blastodermzellen aus dem Inneren des Eies auswandernde Protoplasma nicht zum Aufbau neuer, sondern zur Vergrößerung der schon angelegten Blastodermzellen verwendet werden.

Der Bildungsmodus des Blastoderms bei dem marinen Gamm. locusta unterscheidet sich ziemlich wesentlich von dem, was bei den genannten Süßwasserformen beobachtet wurde. Nach den Beobachtungen von van Beneden und Bessels unterliegt das Ei des Gamm. locusta einer totalen Furchung[1], bei deren Anfange, nämlich wenn das Ei sich in zwei ungleiche Hälften getheilt hat, schon der Bildungspol, welcher der Bauchfläche des späteren Embryo entspricht, zu unterscheiden ist. Nach Beendigung der Theilung besteht das Ei aus einer großen Anzahl von Segmentationskugeln, die an der Peripherie des Eies liegen und aus einer im Centrum des Eies befindlichen Masse Nahrungsdotter[2]. Bald tritt in den an der Peripherie des Eies gelegenen Segmentationskugeln eine Differenzirung des Protoplasma von dem Deutoplasma auf; die erstere, den Kern der Furchungskugel einschließend, sammelt sich am äußeren Rande der Kugel, während der Nahrungsdotter näher zum Centrum des Eies liegt. Diese Differenzirung des Protoplasma von dem Deutoplasma tritt anfänglich an dem Bildungspole des Eies auf und schreitet nur allmählich auf die anderen Theile des Eies über. Die am Bildungspole zuerst angelegten Zellen des Blastoderms theilen sich auch früher als die später angelegten und bilden eine Art Keimscheibe.

Alle diese über die Bildung des Blastoderms bei verschiedenen Amphipoden angeführten Beobachtungen zeigen, dass bei allen bis jetzt untersuchten Arten eine sogenannte segm. intravitellina, Bobr. (superficiale Furchung, Hck.) statt hat. Am ähnlichsten dem, was in den Eiern von Spinnen und Insekten bei der Bildung des Blastoderms vorgeht,

[1] Eine totale Furchung bei den Amphipoden wurde schon früher von Kowalevsky, Metschnikoff und Dohrn beobachtet.

[2] An Eiern von Gammarus poecilurus konnte ich mich überzeugen, dass die Furchen, die das Zerfallen des Eies in Segmentationskugeln bedingen, nicht die ganze Masse des Eies durchschnüren und dass der centrale Theil des Eies unberührt bleibt. Ähnliches geht wahrscheinlich bei dem dem Gamm. poecilurus sehr nahen Gamm. locusta vor.

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

ist die Blastodermbildung bei den Süßwassergammariden (Gamm. pulex und fluviatilis). Die Eier der Orchestien bilden schon einen Übergang zu der segm. extravitellina, Bbr. (discoidale Furchung, Hck.): das ganze Protoplasma des Eies wird hier aus dem Deutoplasma in Form von vier großen Zellen, die das Material für das ganze Blastoderm liefern, ausgeschieden; das Blastoderm wird auch bei den Orchestien als eine scharf ausgeprägte Scheibe angelegt. In den Eiern von einigen niederen Krustern (Caligus, Anchorella u. A.) soll schon nach van Beneden und Bessels eine echte segm. extravitellina vorkommen: bei diesen Crustaceen wird aus dem Ei das ganze Protoplasma in Form einer Zelle ausgeschieden; aus dieser einen Zelle entstehen durch wiederholte Theilungen die Zellen des Blastoderms.

Zu der Zeit, wo noch nicht alle amöboiden Zellen des Orchestia-Eies zur Bildung der Blastodermzellen verbraucht sind und die Blastodermscheibe noch lange nicht ihre volle Größe erreicht hat, wird das mittlere Blatt oder das Mesoderm angelegt; die Bildung des Entoderms geschieht erst viel später.

Wenn die Blastodermscheibe ungefähr die in der Fig. 8 abgebildete Größe erreicht hat, wird ihr Centrum undurchsichtig. An Schnitten, die durch die Scheibe in diesem Stadium geführt sind, sieht man, dass an der Stelle, wo die Scheibe undurchsichtig geworden ist, schon zwei Zellenschichten vorhanden sind, und dass die wenigen Zellen der unteren Schicht unregelmäßig zerstreut und in Form und Größe sehr unbeständig sind (Fig. 13).

Über die Abstammung dieser Zellen von den Blastodermzellen kann kein Zweifel sein. Für eine solche Abstammung der Mesodermzellen spricht nicht nur der Umstand, dass in dem Ei zu dieser Zeit keine anderen Mutterzellen als die des Blastoderms vorhanden sind, sondern hauptsächlich die Thatsache, dass man oft an Schnitten in der Theilung begriffene Blastodermzellen beobachten kann (Fig. 13 *blz*).

Das Zerspalten des Blastoderms in Ekto- und Mesoderm beschränkt sich nicht nur auf das Centrum der Blastodermscheibe. Schnitte, die aus der Scheibe in verschiedenen Stadien genommen sind, zeigen, dass Anfangs nur die im Centrum der Scheibe liegenden Blastodermzellen sich theilen, später aber diese Theilung gleichzeitig an verschiedenen Stellen eintritt. Zur Zeit der vollkommenen Ausbildung der Scheibe sind die Zellen des Mesoderms schon in mehreren Lagen unter dem Ektoderm angehäuft (Fig. 14). In diesem Stadium wird auch das kugelförmige Organ angelegt.

Beobachtungen über die Bildung des kugelförmigen Organes wurden

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

bis jetzt nur von Dohrn mitgetheilt[1]. Diese Beobachtungen stimmen aber mit dem, was ich bei den Orchestien gesehen habe, wenig überein.

Dohrn zufolge wird das kugelförmige Organ auf dem Rücken des Embryo zu der Zeit angelegt, wenn das Blastoderm schon um das ganze Ei herum gewachsen ist. Die erste Anlage des Organes besteht aus einem Haufen von Zellen, die viel größer als die Blastodermzellen sind; diese Zellen verlängern sich, werden birnförmig und begrenzen eine röhrenförmige Vertiefung, die in ihrer Mitte erscheint[2]. Ich bin sehr geneigt zu glauben, dass Dohrn die frühesten Stadien der Entwicklung des kugelförmigen Organes übersehen hat, und dass er ein schon fast vollkommen ausgebildetes Organ beobachtet hat. Die folgende Beschreibung dessen, was ich an Orchestia-Eiern beobachtete, wird, wie ich hoffe, zur Bestätigung dieser Meinung dienen.

Wenn die Keimscheibe ihre volle Ausbildung erreicht hat, d. h. wenn schon alle amöboiden Zellen zur Bildung der Scheibe verbraucht sind und die Scheibe ungefähr zwei Drittel der gesammten Eioberfläche einnimmt, dann beginnt an irgend einem Punkte des Randes der Scheibe ein reges Theilen der Zellen des Ektoderms. In Folge dieses Theilens der Zellen und des mit diesem Theilen der Ektodermzellen im Zusammenhange stehenden lokalen Wachsthums des Ektoderms bildet sich schon bald ein ziemlich ansehnlicher streifenförmiger Auswuchs des Ektoderms, ein Auswuchs, der vom Rande der Scheibe nach dem oberen Pole des Eies gerichtet ist und der später an seinem freien Ende in eine kleine Scheibe sich erweitert (Fig. 9). Im Centrum dieser Scheibe unterscheidet man bald eine Vertiefung, die Anfangs sehr seicht, allmählich aber tiefer wird. Schnitte, die durch diesen Auswuchs geführt sind, zeigen, dass wir es hier mit einer echten Einstülpung des Ektoderms zu thun haben (Fig. 16). Die Zellen, die die Vertiefung begrenzen, sind stark in die Länge gezogen und mit einem sehr feinkörnigen Protoplasma erfüllt.

Das so angelegte kugelförmige Organ bleibt eine geraume Zeit fast ganz unverändert, während seine Lage auf dem Ei schon bald eine ganz andere wird: es wird allmählich gegen den oberen, dem Rücken des späteren Embryo entsprechenden, Pol des Eies geschoben. Zur Zeit, wo das kugelförmige Organ seine definitive Lage am oberen Pole des Eies annimmt, ist schon der ganze Nahrungsdotter von den Keimblättern bedeckt.

Während des Wanderns der Anlage des kugelförmigen Organs gegen

[1] A. Dohrn, Studien zur Embryologie der Arthropoden. Habilitationsschrift. 1868.

[2] l. c. p. 10. Taf. I, Fig. 8—10 *a*.

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

den oberen Pol des Eies ist es, wie gesagt, nur sehr wenigen Veränderungen unterworfen; diese Veränderungen bestehen nur in der allmählichen Vertiefung der Einstülpung des Ektoderms, so wie in der starken Verengung der in diese Einstülpung führenden Öffnung. Wenn das Organ seine definitive Lage am oberen Pole des Eies eingenommen hat, ist es schon exquisit kugelförmig geworden, während die Höhle, die im Organe sich findet, cylinderförmig ist.

Sobald das kugelförmige Organ diese Ausbildung erreicht hat, wird von seiner freien Oberfläche, so wie von der Oberfläche des übrigen Ektoderms eine feine strukturlose Cuticularhaut ausgeschieden. Diese Cuticularhaut ist Anfangs hart an die sie absondernde Zellenschicht angeschmiegt und darum nur äußerst schwer zu unterscheiden. Bald aber häuft sich zwischen dem sich bildenden Embryo und dieser Cuticularhaut eine Flüssigkeit, die allmählich das Häutchen von den unter ihr liegenden Ektodermzellen losmacht; die Verbindung mit den Ektodermzellen erhält sich nur in dem Inneren des kugelförmigen Organs; wie bekannt, erhält sich diese Verbindung bis zur Atrophie des Organs.

Die zwischen der Cuticularhaut und dem Embryo sich sammelnde Flüssigkeit — über deren Herkommen und Bedeutung für den Embryo ich leider nichts sagen kann — ist Anfangs vollkommen klar und ungefärbt. Bei weiterer Entwicklung des Embryo häuft sich aber in dieser Flüssigkeit, die stark an Volumen zunimmt, eine beträchtliche Masse einer feinkörnigen Substanz, die mehr oder weniger stark braungelb gefärbt ist. — Zur Zeit wo diese Flüssigkeit unter der Cuticularhaut erscheint, platzt gewöhnlich das Chorion, so dass das Ei nur durch die Cuticularhaut begrenzt ist.

Über die Bedeutung des kugelförmigen Organs wurden von verschiedenen Autoren verschiedene Meinungen ausgesprochen; da allen diesen Meinungen aber theils ungenügende, theils auch verfehlte Beobachtungen zu Grunde lagen, so blieb die Frage über die Bedeutung des in Rede stehenden Organes bis jetzt, ungeachtet der zwanzig Jahre, die seit seiner Entdeckung verflossen sind, unentschieden.

Meissner, der das kugelförmige Organ der Amphipoden entdeckte, beobachtete es an zerquetschten Embryonen, die schon ziemlich weit entwickelt waren. Nach den von Meissner veröffentlichten Abbildungen zu urtheilen, untersuchte er ein zerstörtes Organ, das an Lappen der zerrissenen Cuticularhaut hing. Die Einstülpung der Cuticula in das kugelförmige Organ wurde von ihm als eine Öffnung in der Cuticula, nämlich als eine Mikropylöffnung erklärt. Da er die Membran, in der er eine Mikropylöffnung zu finden glaubte, irrthümlich für die Dotterhaut hielt,

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

so zog er den Schluss, dass die Befruchtung des Eies der Amphipoden noch im Eierstocke vor der Bildung des Chorions geschehe.

Dasselbe Organ wurde später von La Valette St. George viel eingehender und richtiger an ziemlich weit entwickelten Amphipoden-Embryonen beobachtet. Er unterscheidet im Organe zwei verschiedene Theile: 1) die Öffnung an der als Chorion gedeuteten Cuticularhaut und 2) das kugelförmige Organ, das mit dieser Öffnung im Zusammenhange steht und das im Rückengefäße des Embryo liegen soll. Die Öffnung der Cuticularhaut deutet La Valette als eine Mikropyle, dem kugelförmigen Organe ist er aber geneigt eine Rolle bei der Respiration des Embryo zuzuschreiben. Später[1] bekannte La Valette die Unmöglichkeit, die scheinbare Öffnung der Cuticularhaut als eine Mikropyle anzusehen.

Endlich glaubte Sars[2] dem kugelförmigen Organe (auch den blattförmigen Anhängen des Asellus-Embryo) eine Rolle bei der Ernährung des Embryo vindiciren zu können.

Diese Versuche, die physiologische Bedeutung des kugelförmigen Organs zu erklären, erwiesen sich bald als verfehlte: die Beobachtung von La Valette über das Eindringen des Organs in das Rückengefäß des Embryo wurde nicht durch weitere Untersuchungen bestätigt; zur Verstärkung der Sars'schen Meinung kann man auch keinen einzigen Beweis anführen; im Gegentheil spricht Alles, was vom Bau des kugelförmigen Organes und von seiner Lage im Körper des Embryo bekannt ist, gegen die Meinung von Sars. Die beiden oben angeführten Vermuthungen über die Deutung des Organs sind auch mit meinen Beobachtungen über seine Entwicklung unvereinbar: wir wissen, dass das Organ zu der Zeit angelegt wird, wo noch kein einziges Organsystem im Embryo differenzirt ist; dass es seine volle Entwicklung erlangt zu der Zeit, wo die wesentlichsten Organsysteme noch nicht angelegt sind; endlich, dass, wenn der Embryo seine volle Entwicklung erlangt hat, das betreffende Organ zu Grunde geht. Wenn man dem kugelförmigen Organe eine physiologische Rolle zuschreiben will, so muss man ihm dieselbe Bedeutung für das Leben des Embryo zuschreiben, wie jeder anderen Zelle des Embryo; die Zellen des kugelförmigen Organes, ähnlich allen übrigen lebendigen Zellen des Embryo, ernähren sich, athmen u. s. w. Eine speciellere physiologische Bedeutung kann man gewiss nicht dem kugelförmigen Organe zuschreiben.

Viel treffender ist dieses Organ als ein ererbtes Organ anzusehen,

[1] E. van Beneden und E. Bessels, Mém. sur la formation du blastoderme etc. p. 30 des bes. Abdr. Anmerkung.

[2] G. O. Sars, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. 1 Livr. p. 121.

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

ein Organ, dem keine specielle physiologische Funktion zukommt, das aber eine hohe morphologische Bedeutung hat. Für eine solche Anschauung, die von E. van Beneden, Dohrn und Bessels zuerst geäußert wurde, spricht die sehr frühe Anlage des Organes, sein baldiges Verschwinden beim weiteren Wachsthum des Embryo, endlich das Vorkommen desselben Organes in noch verkümmerterem Zustande bei einigen anderen Crustaceen.

Wie schon oben, bei der Litteraturübersicht gezeigt wurde, bemühten sich Bessels und besonders Dohrn, die Frage über den morphologischen Werth des kugelförmigen Organes zu lösen. Beide kamen selbständig zu dem Schlusse, dass das kugelförmige Organ dem Rückenstachel der Zoëa homolog ist.

Für die Richtigkeit einer solchen Meinung führt Bessels fast gar keine Beweise an, während Dohrn eine ganze Reihe von Thatsachen aus der Anatomie der Crustaceen verschiedener Ordnungen, so wie aus deren Entwicklungsgeschichte zur Unterstützung seiner Anschauungsweise zusammenstellt.

Als morphologisch gleichwerthige Theile sieht Dohrn verschiedene Gebilde an, die auf dem Rücken verschiedener ausgewachsener Crustaceen, so wie Crustaceenlarven ihren Platz haben; als Theile homolog unter einander und zugleich homolog mit dem Stachel der Zoëa betrachtet er: das kugelförmige Organ der Amphipoden und einiger Isopoden, den Rückensaugnapf der Daphniden, den frontalen Auswuchs, vermittels dessen viele von den parasitischen Copepoden an fremde Körper sich anheften, den saugnapfähnlichen Auswuchs, vermittels dessen nach Dohrn die Fixirung der Cirripedienlarven geschieht u. s. w.

Dohrn basirt sein Raisonnement auf seine Beobachtungen über die Entwicklung des kugelförmigen Organes und auf die mehr oder weniger große Ähnlichkeit dieser Entwicklung mit der Entwicklung der oben genannten Gebilde bei verschiedenen Crustaceen. Da aber die Beobachtungen von Dohrn als unvollständige und zum Theil unrichtige sich erwiesen haben, so müssen alle aus diesen Beobachtungen gezogenen Folgerungen auch als unrichtige angesehen werden.

Meine oben angeführten Beobachtungen über die Entwicklung des kugelförmigen Organs können gewiss nicht zur Stütze der von Bessels und Dohrn ausgesprochenen Meinung dienen: gegen die Homologie des kugelförmigen Organs mit dem Rückenstachel der Zoëa spricht die Zeit so wie der Ort der Anlage des Organs. Meine Beobachtungen über die Entwicklung des kugelförmigen Organs dienen aber nicht nur zur Widerlegung der Meinung der genannten Forscher, sie enthalten auch deutliche Fingerzeige bezüglich des Organs, mit dem das uns interes-

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

sirende Gebilde homolog ist und dienen folglich zur Lösung der Frage über den morphologischen Werth des kugelförmigen Organs.

Das kugelförmige Organ wird, wie oben gezeigt wurde, als eine lokale Einstülpung des Ektoderms angelegt; die Zellen dieser Einstülpung scheiden eine Cuticula aus, die mit der zur selben Zeit von der Oberfläche des Embryo ausgeschiedenen Cuticularhaut im Zusammenhange steht. Wenn man in anderen Thieren nach ähnlichen Bildungen sucht, so fällt gleich die große Ähnlichkeit auf, die zwischen dem kugelförmigen Organe und der sogenannten Schalengrube der Mollusken existirt. Die frappante Ähnlichkeit dieser zwei Gebilde wird um so augenfälliger, je mehr der Vergleich durchgeführt wird.

In der That ganz ähnlich der Schalengrube der Mollusken wird das kugelförmige Organ der Amphipoden vor allen anderen Organen angelegt, in der Zeit, wo die Keimblätter sich noch zu differenziren beginnen oder sich eben differenzirt haben; ganz der Schalengrube der Mollusken ähnlich entsteht das kugelförmige Organ der Amphipoden durch eine lokale Einstülpung des Ektoderms; das Provisorische des kugelförmigen Organes der Amphipoden endlich verstärkt noch seine Ähnlichkeit mit der Schalengrube der Mollusken: wir wissen, dass bei denjenigen Mollusken, bei denen eine Schale fehlt, die Schalengrube schon bald nach ihrem Anlegen zu Grunde geht. Die Ähnlichkeit der beiden Gebilde ist so groß, dass ich keinen Zweifel habe sie als Homologa zu betrachten.

Wir kennen bis jetzt nur Weniges über das Vorkommen bei anderen Arthropoden von dem kugelförmigen Organe der Amphipoden ähnlichen Gebilden. Dem kugelförmigen Organe der Amphipoden am ähnlichsten ist das provisorische Organ, das am Rücken der Poduren-Embryonen sich findet; wie bekannt, wird es ähnlich dem kugelförmigen Organe der Amphipoden als erstes Organ im Eie und durch lokale Einstülpung des Ektoderms angelegt[1]. Ein etwas verkümmerteres Organ findet sich außerdem bei den Embryonen verschiedener Isopoden (Idotea[2], Cymothoa[3], Oniscus[4]), bei Praniza[5], bei den Cumaceen[6] und bei den Pentastomiden[7]. In den Fällen, wo das Organ am meisten verkümmert ist, besteht es aus einer Anzahl von etwas vergrößerten Zellen des Ekto-

[1] B. Ulianin, Beobachtungen über die Entwicklung der Poduren (Изв. Общ. Любит. Естествозн. XXI. в. 3. Тб. V. рис. 6, 7).

[2] Dohrn, Studien zur Embryologie der Arthropoden. 1868. p. 14. Fig. 7.

[3] Bullar, On the developm. of the parasitic Isopoda (Philosoph. Transact. for the J. 1878. Vol. 169. P. II).

[4] Bobretzky, Diese Zeitschr. Bd. XXIV.

[5] Dohrn, Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.

[6] Dohrn, Jenaische Zeitschr. V. 1870.

[7] Leuckart, Bau und Entwicklung der Pentastomiden.

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

derms; bei weiterer Entwicklung verschwindet diese lokale Verdickung des Ektoderms ohne Spur. In anderen Fällen stülpt sich dieser verdickte Theil des Ektoderms etwas ein. Bei den Amphipoden und Poduren geht diese Einstülpung des Ektoderms so weit, dass ein echtes kugelförmiges Organ entsteht.

Wenn wir diese freilich sehr dürftigen Data über die Veränderungen, denen das kugelförmige Organ bei den Arthropoden unterworfen ist, mit dem vergleichen, was wir über die Veränderungen kennen, die die Schalengrube bei verschiedenen Mollusken erleidet, so bringt dieser Vergleich nur Bestätigung für die Meinung über die Homologie der beiden Gebilde. Die Schalengrube der Mollusken erscheint wie bekannt, wie das kugelförmige Organ der Arthropoden entweder in Form einer einfachen lokalen Verdickung des Ektoderms oder in Form einer sackartigen Vertiefung dieser Verdickung des Ektoderms. Für die Homologie des kugelförmigen Organes der Arthropoden mit der Schalengrube der Mollusken spricht folglich nicht nur die Lage beider Organe am Körper des Embryo, so wie die Zeit und die Art ihrer Anlagen, sondern auch die Ähnlichkeit der Veränderungen, denen die beiden Organe unterworfen sind.

Die Homologie des kugelförmigen Organs der Arthropoden mit der Schalengrube der Mollusken einmal festgestellt, so fragt sich, ob die Arthropoden auch ein Homologon des Produktes der Schalengrube, ein Homologon der Schale besitzen?

Die Schale der Mollusken ist ein Produkt der Absonderung des sogenannten »Mantels«, der seinerseits nichts Anderes als eine lokale Verdickung des Ektoderms (Schalengrube) ist[1]. Die Ausscheidung der Schale der Mollusken ist folglich auf eine besondere speciell eingerichtete Stelle des Ektoderms aufgelegt. Bei den Arthropoden sehen wir das nicht. In einer Periode der Entwicklung scheidet das ganze Ektoderm des Arthropoden-Embryo eine Cuticularhaut aus und das kugelförmige Organ funktionirt eben so wie das übrige Ektoderm. Die Cuticularhaut der Arthropoden-Embryonen kann darum nicht mit der Schale der Mollusken homologisirt werden. Einige Arthropoden besitzen eine

[1] Gewöhnlich werden unter der Bezeichnung »Mantel« ganz verschiedene Gebilde zusammengestellt. So z. B. ist der Mantel der Cephalopoden etwas ganz Anderes als der Mantel der Gasteropoden und anderer Mollusken. Der Mantel der Gasteropoden ist nichts Anderes als das Epithelium, das den Boden der Schalengrube auskleidet und das nach Ausgleichung der Grube die Schale absondert; der Mantel der Cephalopoden entsteht aber als eine Duplikatur des Ektoderms, die gleichzeitig mit der Schalengrube (echtem Mantel) angelegt wird, folglich etwas ganz Anderes als der letztere ist. Der Mantel der Cephalopoden ist am besten dem Mantel der Brachiopoden zu vergleichen.

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

mehr oder weniger entwickelte Schalengrube, während das Produkt dieser Grube — die Schale — fehlt.

Das Vorhandensein einer Schalengrube bei allen etwas sorgfältig auf ihre Entwicklung untersuchten Mollusken wird mit vollem Rechte als ein Beweis für die gemeinsame Abstammung dieser Thiere gehalten[1]. Die Schalengrube giebt auch gute Hinweise über die Aufeinanderfolge in der Entstehung einzelner Glieder der Klasse der Mollusken. In den Fällen, wo die Schale im Inneren des ausgewachsenen Thieres liegt (Cephalopoda decapoda z. B.), schließt sich die Schalengrube schon sehr früh und die Schale wird von dem Epithelium der vom Ektoderm abgeschnürten Schalenhöhle secernirt. Schon bei den den Decapoden nahe stehenden Cephalopoda octopoda, die einer inneren Schale entbehren, bleibt die Schalengrube ungeschlossen und dient als Zeuge der nahen Verwandtschaft der beiden Gruppen. Bei den übrigen Mollusken wird die Schale im Inneren der Schalengrube nur in pathologischen Fällen secernirt; in der Regel wird die Schale von einem verdickten Theile des Ektoderms ausgeschieden, der in einigen Fällen temporär vor der Abscheidung der Schale eingestülpt sein kann. Offenbar ist diese Einstülpung des Ektoderms, die in gar keinem Zusammenhange mit der Bildung der Schale steht, als ein von Formen mit innerer Schale ererbter Vorgang anzusehen.

Wenn man gezwungen ist, die Schalengrube der Mollusken als ein für die Thiere dieser Klasse sehr charakteristisches Gebilde anzusehen und sie als einen kostbaren Zeugen der Aufeinanderfolge der Entwicklung der einzelnen Glieder der Klasse zu betrachten, so ist kein Grund, diese Bedeutung demselben Gebilde bei den Arthropoden abzusprechen. Das Vorhandensein der Schalengrube bei den Arthropoden ist demnach ein sicherer Beweis, dass die Arthropoden und Mollusken sich aus einem gemeinsamen Stamme entwickelt haben. Die Anatomie der Arthropoden und Mollusken giebt auch, wie bekannt, manche Winke, die für die Verwandtschaft der beiden Klassen sprechen.

Alles Gesagte führt zu diesem feststehenden Schlusse. Für weitere, mehr in die Einzelheiten eingehende Schlüsse, erweisen sich aber die Thatsachen noch als viel zu mangelhaft. Wir können desswegen nur ganz muthmaßlich über den Grad der Verwandtschaft der Arthropoden

[1] Einer entgegengesetzten Meinung ist nur H. v. Ihering (Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877), der in der Schalengrube und der Schale keinen Beweis für die phylogenetische Einheit des Molluskenstammes sehen will. Ich kann nur den Einwänden, die gegen eine solche Anschauung von Bobretzky (Untersuchungen über die Entwicklung d. Cephalopoden. 1877. p. 64), Huxley (Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsch von Dr. Spengel. 1878. p. 595) und Gegenbaur (Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1878) ausgesprochen sind, beistimmen.

© Biodiversitätszentrum Wien; www.zobodat.at

mit den Mollusken reden; wir können nur vermuthen, dass die Form, aus der die Arthropoden- und Molluskenstämme sich entwickelt haben, aus einer Anzahl unter einander gleichen Metameren bestand, dass diese Form mit einer dorsal gelegenen inneren Schale versehen war, ein Rückengefäß, einen am hinteren Körperende sich öffnenden Darmkanal und ein aus einem Schlundring und einer Bauchnervenkette bestehendes Nervensystem besaß. Von den in unserer Zeit lebenden Formen stehen dieser hypothetischen Form am nächsten die sogenannten Placophoren (Chitonen), bei denen die Gliederung des Leibes in eine Anzahl von Metameren noch klar ausgeprägt geblieben ist, von der inneren Schale aber, wie es scheint, nur die unbedeutendsten Reste geblieben sind[1]. Da zum Aufbau aller dieser Betrachtungen der Grund zur Zeit noch viel zu unsicher ist, so glaube ich besser zu thun, sie nicht weiter zu führen; ich begnüge mich damit die Blutverwandtschaft der Arthropoden mit den Mollusken festzustellen und gehe zur Schilderung der wenigen Beobachtungen über, die ich über die Anlage des Entoderms gesammelt habe.

Während, wie oben gezeigt wurde, sich schon sehr früh die zwei oberen Keimblätter im Eie der Orchestien differenziren, erscheint die erste Anlage des Entoderms verhältnismäßig sehr spät. Dieses Anlegen des Entoderms geschieht nämlich zu der Zeit, wo das Ektoderm schon um die ganze Oberfläche des Eies gewachsen ist und das kugelförmige Organ am Rücken des Embryo, der von der Cuticularhaut umhüllt ist, seinen definitiven Platz eingenommen hat. Da diese späteren Stadien, wie gesagt, nur äußerst schwer zur Erhärtung gebracht werden können und mir nur wenige brauchbare Schnitte aus diesen Stadien gelungen sind, so konnte ich auch nicht der Bildung des Entoderms Schritt für Schritt folgen. Trotzdem aber, dass mir nur ganz vereinzelte Beobachtungen über die Bildung des Entoderms zu machen gelungen ist, stehe ich nicht an, diese dürftigen Thatsachen mitzutheilen in der Hoffnung, dass sie den späteren Beobachtern vielleicht auch der Beachtung werth erscheinen werden.

Zu der Zeit, wo das kugelförmige Organ seine Lage am Rücken des Embryo erlangt hat, und der ganze Embryo von einem feinen Cuticularhäutchen umhüllt ist, beginnt der gefärbte Nahrungsdotter sich in Dotterschollen von verschiedener Größe und Form zu theilen. Diese Dotter-

[1] Für eine äußerst rudimentäre Schalengrube muss man, wie mir scheint, das stark entwickelte Cylinderepithel deuten, aus dem Kowalevsky zufolge der Rücken des Chiton-Embryo besteht. Nach Kowalevsky sollen die Zellen dieses Epithels an ähnliche Zellen des Mantels (der Schalengrube) der anderen Mollusken-Embryonen erinnern (Zool. Anzeiger. II. Jahrg. p. 473).

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

schollen erhalten sich aber nur sehr kurze Zeit: bald werden sie wieder völlig unsichtbar.

Auf wenigen Schnitten, die mir aus solchen späteren Stadien gelungen sind, sieht man, dass ähnlich wie bei manchen anderen Arthropoden das Zerfallen des Nahrungsdotters in Dotterschollen vom Eindringen von Zellen in den Dotter herrührt. Auf denselben Schnitten sieht man auch, dass das Zerfallen des Dotters in Dotterschollen in der Nähe des kugelförmigen Organes anfängt (Fig. 17) und von diesem Punkte wie von einem Centrum durch den ganzen Nahrungsdotter sich verbreitet. Diese Schnitte führen mich zu der Annahme, dass es äußerst wahrscheinlich ist, dass die Zellen, die in die Dottermasse eindringen und den Zerfall des Dotters in Dotterschollen hervorrufen, von den Zellen des kugelförmigen Organes abstammen. Vorausgesetzt dass bei den Orchestien, ähnlich dem, was bei anderen Crustaceen beobachtet wurde, die das Zerfallen des Dotters in Dotterschollen hervorrufenden Zellen zum Aufbaue des Mitteldarmes verbraucht werden, nimmt das Entoderm seinen Ursprung von den Zellen des kugelförmigen Organes.

Erwiese sich die Vorstellung, welche ich mir von dem Processe der Entodermbildung mache, als eine richtige, so würde bei den Orchestien die Bildung des Mitteldarmes eine ziemlich eigenartige sein. Die Unterschiede aber, die zwischen der soeben geschilderten Bildung des Entoderms und der bei anderen Arthropoden beobachtet sind, scheinen mir keine große Bedeutung zu haben: nach dem, was wir über die Bildung der Keimblätter bei verschiedenen Thieren wissen, trifft man hier sogar bei nahe verwandten Thieren ziemlich große Verschiedenheiten. Wir wissen z. B., dass im Kreise der Arthropoden das Entoderm bei den Crustaceen fast gleichzeitig mit dem Mesoderm angelegt wird, während bei den Insekten (Seidenwurm) das Entoderm viel später als das Mesoderm sich differenzirt[1]; eine sehr verspätete Differenzirung des Entoderms wurde, wie bekannt, auch bei den Cephalopoden beobachtet. Die Ungleichzeitigkeit der Differenzirung der beiden unteren Keimblätter bei den Orchestien kann darum uns auch nicht befremden. Ähnlich wie bei anderen Crustaceen entsteht bei den Orchestien das Mesoderm durch Zersplitterung des Blastoderms, während das Entoderm aus vom Ektoderm abstammenden und in den Dotter einwandernden Zellen zusammengesetzt wird. Die Thatsache, dass die in den Dotter einwandernden Zellen von den Zellen des kugelförmigen Organes abstammen, kann uns auch nicht sehr befremden: das kugelförmige Organ ist, wie

[1] Tichomiroff, Über Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms (Zool. Anzeiger. II. Jahrg. p. 65).

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

oben gezeigt wurde, ein ererbtes verkümmertes Organ, das seine frühere Bestimmung mit der Zeit verloren hat und dem im Laufe der Zeit neue Funktionen bei der Bildung des Entoderms aufgelegt wurden.

Moskau, November 1880.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

az, amöboide Zellen;
blz, Blastodermzellen;
blz', in der Theilung begriffene Blastodermzellen;
ch, Chorion;
d, Nahrungsdotter;
ds, Dotterschollen;
ec, Ektoderm;
f, Dotterfurchen;
k, vom Protoplasma umhüllte Kerne der Dotterschollen;
ms, Mesoderm;
Lh, Larvenhaut;
schg, Schalengrube.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Zweigetheiltes Orchestia-Ei.

Fig. 2. Viergetheiltes Orchestia-Ei. Vier große amöboide Zellen sind auf die Oberfläche der Furchungskugeln herausgetreten.

Fig. 3. Die vier amöboiden Zellen haben sich auf acht vermehrt. Vier von den Zellen sind klein, die anderen vier groß.

Fig. 4. Stadium mit sechzehn amöboiden Zellen, von denen acht groß und die anderen acht klein sind.

Fig. 5. Stadium mit zweiunddreißig amöboiden Zellen, von denen sechzehn groß, die anderen sechzehn klein sind.

Fig. 6. Die kleinen amöboiden Zellen der inneren (unteren) Reihe haben sich schon zu ruhenden Blastodermzellen umgewandelt; in den kleinen Zellen der zweiten Reihe gehen Vorbereitungen zur Theilung vor sich.

Fig. 7. Die Zahl der ruhenden Blastodermzellen ist stark auf Kosten der zweiten Reihe der kleinen amöboiden Zellen gewachsen; in den großen amöboiden Zellen der inneren (unteren) Reihe gehen Vorbereitungen zur Theilung vor sich.

Fig. 8. Zur Bildung der Keimscheibe sind schon die großen amöboiden Zellen der inneren (unteren) Reihe verbraucht.

Fig. 9. Alle amöboiden Zellen sind schon zur Bildung des Blastoderms verbraucht. Erste Anlage des sogenannten Mikropylenapparates.

Fig. 10. Der ganze Nahrungsdotter ist von dem Blastoderm umwachsen. Der Mikropylenapparat hat seine definitive Lage am Rücken des Embryo erreicht.

In den Figuren 4—10 ist das Chorion nicht abgebildet.

Fig. 11. Ein viel weiter entwickelter Embryo um die gelb-bräunlich gefärbte Flüssigkeit, die sich zwischen dem Embryo und der Cuticularhaut sammelt, zu zeigen.

Fig. 12. Theil eines Schnittes durch ein viergetheiltes Ei, in welchem die amöboiden Zellen noch nicht auf der Oberfläche der Furchungskugeln angelangt sind.

© Biblioteka Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków

Fig. 13. Bildung der Mesodermzellen durch Theilung der Blastodermzellen. Der Schnitt wurde von einem etwas jüngeren als in der Fig. 8 dargestellten Ei genommen.

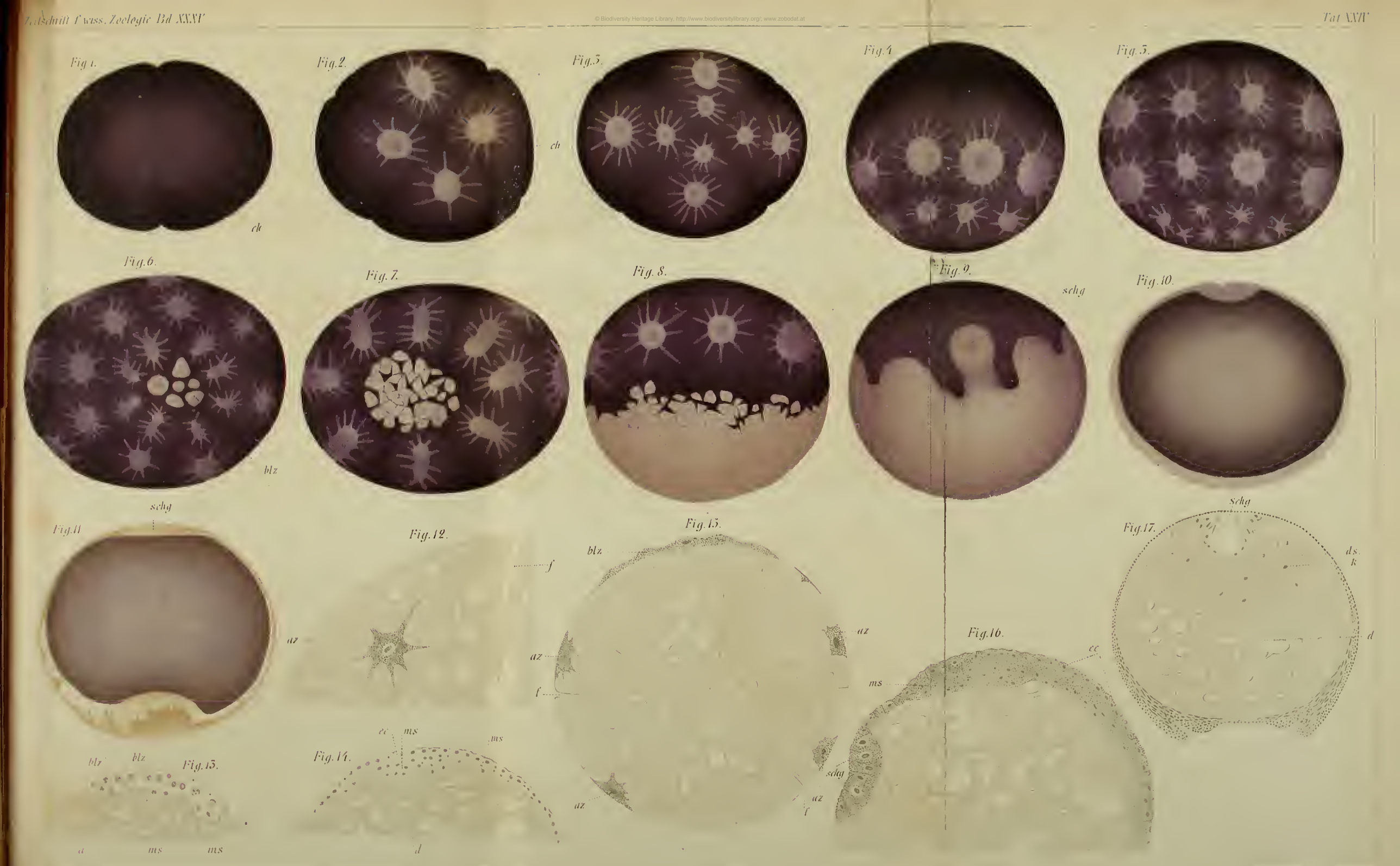
Fig. 14. Weitere Entwicklung des Mesoderms. Der Schnitt wurde von einem etwas älteren als in der Fig. 8 dargestellten Ei genommen.

Fig. 15. Schnitt durch ein Ei, das ungefähr in dem Fig. 6 abgebildeten Stadium ist. Auf dem Schnitte sieht man die Dotterspalten, die amöboiden Zellen, so wie die zuerst angelegten ruhenden Blastodermzellen.

Fig. 16. Schnitt durch ein in dem Stadium Fig. 9 sich befindendes Ei. Der Schnitt geht durch die Anlage des sogenannten Mikropylenapparates.

Fig. 17. Querschnitt eines Embryo ungefähr vom Stadium der Fig. 11. Der Schnitt ist durch den Mikropylenapparat geführt.

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: 35

Autor(en)/Author(s): Ulianin B.

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden. 440-460