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

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions.

Von

Dr. **August Brauer.**

(Aus dem Zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel XIX—XX und 6 Textfiguren.

Wenn auch in der letzten Zeit die Frage, ob die *Arachnoiden* den *Xiphosuren* oder den *Hexapoden* verwandt sind, häufig erörtert ist, so ist dieselbe doch noch keineswegs zu einem entscheidenden Abschluss gekommen. Während z. B. Lang (13) und R. Hertwig (8) in ihren Lehrbüchern die Ansicht vertreten, dass sie mit den *Insekten*, den *Myriapoden* und mit *Peripatus* als *Tracheaten* zusammenzufassen sind, schließen sich Korschelt und Heider (11) der von Ray Lankester zuerst eingehend begründeten Hypothese an, dass die *Arachnoiden* von jenen Gruppen zu trennen sind, und als ihre nächsten Verwandten die *Paläostraken*, besonders *Limulus* anzusehen sind. Dass diese beiden Ansichten sich neben einander erhalten können, dürfte vornehmlich darin seine Ursache haben, dass man bei der Abwägung der ausschlaggebenden Momente vorwiegend auf die Ergebnisse der Anatomie der ausgebildeten Thiere angewiesen war und desshalb nicht entscheiden konnte, ob man es mit Analogien oder Homologien zu thun hatte, dass dagegen die Entwicklungsgeschichte zu wenig durchgearbeitet war und einwandfreie Resultate nicht vorlagen. Es gilt das Letztere besonders für diejenigen Formen, welche wegen ihrer Körpergliederung am ehesten bei einer Erörterung der obigen Frage in die Betrachtung zu ziehen sind, nämlich für die *Solpugiden* und die *Skorpioniden*. Die Embryologie der ersteren ist so gut wie unbekannt, die der letzteren ist zwar mehrere Male Gegenstand einer Untersuchung gewesen, indessen weichen die Resultate noch sehr von einander ab und weisen noch große Lücken auf. Die beste Arbeit, welche wir über den Skorpion besitzen, ist immer noch die von Metschnikoff (18) aus dem Jahre 1871, nicht nur

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

wegen ihrer wichtigen Resultate, sondern auch wegen ihrer guten Oberflächenbilder. Eine andere Untersuchung ist von Kowalewsky und Schulgin (12) ausgeführt; ihre Ergebnisse sind bisher aber leider nur in einer vorläufigen Mittheilung ohne Abbildungen niedergelegt. Eine dritte Arbeit, welche Laurie (15) vor zwei Jahren veröffentlicht hat, ist zwar ausführlicher und von mehreren Tafeln begleitet und enthält, da die neuesten Untersuchungsmethoden in Anwendung gekommen sind, wichtige Berichtigungen der früheren Angaben und neue Resultate, aber es sind nur wenige Stadien untersucht worden, und es finden sich desshalb große Lücken und weiter hat, wie besonders die Oberflächenbilder leicht zeigen, schlecht konservirtes Material vorgelegen. Außer diesen sind noch einige Arbeiten von Blochmann, Parker, Patten, Laurie (16) und Johnson zu erwähnen, welche aber entweder nur einzelne Organe oder kurze Abschnitte aus der Entwicklung des Skorpions behandeln.

Unter diesen Umständen schien mir eine erneute, möglichst eingehende Untersuchung nicht werthlos.

Ein Aufenthalt an der Triester Zoologischen Station vom 1. Mai bis Mitte Juli 1892 und ein zweiter in Torbole am Gardasee von Mitte Juli bis Ende August 1893 gaben mir Gelegenheit, Material zu sammeln. Bei Triest war mein bester Fundort das Boschetto, wo *Euscorpius carpathicus* L.[1] besonders im Laubwalde — im Nadelwalde habe ich ihn niemals angetroffen — in den höher gelegenen Theilen seitwärts von den Wegen in sehr großer Menge sich findet; doch kommt er auch in anderen Gegenden bei Triest vor, z. B. auf dem Monte Spagato, bei Muggia, bei Divacca u. a. Bei Torbole lieferte mir vor allen der Monte Brione zwischen Riva und jenem Ort Material, außerdem die Wälder am Loppiosee, Malcesine u. a. Doch waren hier die Thiere viel weniger häufig als im Boschetto; während ich an letzterem Orte z. B. an günstigen Stellen in einer Stunde 20 bis 30 erwachsene Weibchen sammeln konnte, habe ich am Monte Brione oft drei bis vier Stunden gebraucht, um nur zwei bis drei brauchbare Thiere zu erlangen. Die Ursache dürfte zum Theil in der geringen Bewaldung und in dem zu trockenen Boden liegen.

Bei Triest fand ich mit ganz wenigen Ausnahmen im Freien nur die kleinere, gelbliche Art, Euscorpius carpathicus L.; die zweite größere schwärzliche Art, Euscorpius italicus Herbst, welche in Häusern, wie es scheint, allein sich verbreitet, kam im Boschetto sehr selten vor, und dann nur in oder an Mauern in der Nähe von Häusern. Hier waren die

[1] Die Thiere sind bestimmt nach Karsch (9).

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

beiden Arten in ihrer Verbreitung so begrenzt, dass man nur wenige Schritte von den Mauern, in welchen Euscorpius carpathicus nicht sich aufhielt, sich zu entfernen brauchte, um dann unter den Steinen nicht mehr italicus, sondern carpathicus anzutreffen, und ersterer niemals im Walde gefunden wurde. Am Gardasee aber kamen beide Arten in Wäldern neben einander vor, in ganz vereinzelten Fällen habe ich unter einem und demselben Steinhaufen sogar beide gefunden; italicus war hier die überwiegende Art. In Folge dieser Verbreitung lag mir für das Studium der jüngeren Stadien fast nur Euscorpius carpathicus vor, für das der älteren auch Euscorpius italicus.

Die Vertheilung der Individuen ist ganz verschieden. Wo die Steine zerstreut lagen, da saß fast immer nur ein Skorpion unter einem Steine, zwei nur dann, wenn der Stein auf der unteren Seite so gewölbt war, dass auf jeder Seite Platz für je einen Skorpion war, ohne dass ein Zusammentreffen möglich war; wo dagegen die Steine, besonders kleine, in einem Haufen vereint lagen, konnte ich zuweilen bis 20 ausgewachsene Thiere, jedes aber unter einem verschiedenen Steine finden, und außerdem noch jüngere Thiere in verschiedenen Größen, welche eine Dauer der Entwicklung bis zum geschlechtsreifen Thiere von sicher 3 bis 4 Jahren anzeigen. Steine, unter denen Ameisen ihr Nest haben, oder welche auf den Wegen liegen, auf welchen das Regenwasser abwärts fließt, werden vom Skorpion fast immer gemieden.

Da das Thier, das bekanntlich am Tage an der Unterseite des Steines, nicht auf dem Erdboden sitzt, beim Umwenden des Steines meist nicht fortläuft, sondern ruhig auf seinem Platz bleibt, so ist der Fang ein äußerst bequemer.

Nach Metschnikoff (l. c. p. 207) beginnt die Trächtigkeit des Skorpions am Anfange des Sommers oder Ende des Frühlings. In dem einen Jahre fand er die ersten Spuren der Embryonalbildung erst am 4. Juni, in dem anderen um dieselbe Zeit dagegen schon sehr weit entwickelte Embryonen. Kowalewsky und Schulgin geben nur an, dass im Juni die Entwicklung im vollsten Gange ist. In der Hoffnung die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge wenigstens in den wichtigsten Punkten verfolgen zu können, begann ich bereits am 1. Mai zu sammeln. Zu meiner Überraschung zeigte sich, dass mein ganzes Material, welches ich den Monat Mai hindurch erlangt hatte, fast nur Furchungsstadien enthielt und nur sehr wenige Reifungs- und Befruchtungsstadien. Da ich Tag für Tag die Embryonen von vier bis acht Thieren konservirte, so glaube ich mit Bestimmtheit angeben zu können, dass bereits Anfang Mai die Entwicklung des Skorpions beginnt. Da das Frühjahr 1892 kühl und nass

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

war, welche Witterung den Skorpionen wenig zuträglich ist, so ist es sehr leicht möglich, dass die Trächtigkeit in wärmeren Jahren in den genannten Gegenden, und besonders in noch südlicher gelegenen, noch früher beginnt. Dem ungewöhnlich warmen und trockenen Frühjahr und Sommer 1893 möchte ich es wenigstens zuschreiben, dass ich, obwohl ich in Torbole, welcher Ort sicher kühler als Triest ist, genau zu der Zeit meine Sammlung wieder begann, zu welcher ich sie in Triest im Jahre vorher abgebrochen hatte, fast durchweg die Entwicklung weiter fortgeschritten fand als an letzterem Ort. Die ältesten Stadien, welche ich Mitte Juli 1892 in Triest sammelte, die aber sehr selten waren, waren zu derselben Zeit 1893 nur noch wenig zu finden, die meisten waren bereits älter.

Es kommen bedeutend mehr Eier zur Anlage, als zur Befruchtung und zur Entwicklung. Aber auch von letzteren machen durchaus nicht alle immer die ganze Entwicklung im mütterlichen Körper durch, sondern einige gehen früher zu Grunde und werden entweder zu Gunsten der übrigen resorbirt, oder bei der Geburt der übrigen mit ausgestoßen. Es dürfte die verschiedene Ernährung die Ursache sein. In einem Falle habe ich sogar nur ein einziges entwickeltes Ei angetroffen, die übrigen waren zum Theil noch im Follikel, zum Theil in der Eiröhre, aber, wie die Größe anzeigte, früh in der Entwicklung stehen geblieben; in anderen Fällen betrug die Zahl der nicht entwickelten Eier nur vier bis zehn, in den meisten waren alle normal entwickelt, und dann schwankte die Zahl zwischen 20 bis 40.

Unter dem in Triest gesammelten Material habe ich mehrere Doppelembryonen gefunden, welche entweder so gelagert waren, dass der eine diese, der andere die entgegengesetzte Seite des Eies einnahm, oder mit einander in verschiedener Weise verwachsen waren. Die genauere Darstellung derselben werde ich bei einer anderen Gelegenheit geben.

Die dem lebenden Thiere entnommenen Ovarialröhren wurden, so lange die Eier noch sehr klein waren, also wenig Dotter vorhanden war, in kalter Chromosmiumessigsäure konservirt, die späteren Stadien entweder in 0,2 %iger Chromsäure (24 Stunden) gelassen oder für eine bis zu einer und einer halben Minute in heißes, nahe dem Kochen befindliches Wasser und dann in Chromessigsäure (zwei bis sechs Stunden) oder Chromosmiumessigsäure (zehn bis zwanzig Minuten je nach der Größe der Eier) gelegt. Die nach der ersteren Methode behandelten Eier wurden erst, nachdem sie eine halbe bis zu einer Stunde in der Chromsäure gelegen hatten, aus den Eiröhren entfernt, weil vorher die Eier noch zu

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

weich waren und daher fast regelmäßig verletzt wurden. Die mit heißem Wasser behandelten Eier dagegen wurden sofort in der Chromessigsäure bezw. Chromosmiumessigsäure unter dem Präparirmikroskope aus der sog. Leber und den Ovarialröhren herauspräparirt; später, wenn sie im Wasser oder in Alkohol liegen, gelingt es sehr schlecht, das Epithel der Eiröhren abzuziehen. Eine Entfernung der Embryonalhäute ist auf den frühen Stadien der Segmentirung, wo es erwünscht wäre, nicht möglich, ohne den Embryo zu verletzen, in den späteren Stadien unnöthig, weil sie für das Studium der Oberfläche bei der Konservirung mit Chromsäure nicht hinderlich sind. Meiner Ansicht nach ist es sogar besser, die Häute am Embryo zu lassen, weil sie denselben beim Transport und bei der späteren Behandlung vor einer Verletzung schützen.

Die mit Chromsäure behandelten Embryonen eigneten sich nur für ein Studium der Oberflächenveränderungen, hierfür aber in ganz ausgezeichneter Weise, dagegen waren sie zum Verfolgen der inneren Vorgänge völlig untauglich, indem sie, ganz abgesehen davon, dass der Dotter so brüchig wurde, dass die Schnitte, selbst wenn man Mastixkollodium anwandte, fast ohne Ausnahme zerrissen, die Differenzirung der Zellschichten so gut wie gar nicht wiedergaben. Hierfür waren die beiden anderen Konservirungsflüssigkeiten, besonders die Chromosmiumessigsäure nach vorheriger Anwendung von heißem Wasser, ganz ausgezeichnet. Das Schneiden besonders der ersten Stadien war zwar auch hier ohne Anwendung von Mastixkollodium nicht möglich, aber mit diesem Mittel gelang es leicht, lückenlose Serien zu erhalten.

I. Von der Furchung bis zum Beginn der Segmentirung.

Dieser erste Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions behandelt die Periode von der Furchung bis zum Beginn der Segmentirung; dieselbe ist auch noch dadurch begrenzt, dass alle Vorgänge, welche sich während derselben abspielen, nämlich die Furchung, die Entstehung der Keimblätter, die Anlage der Geschlechtsorgane, die Bildung des Mesoderms und der Embryonalhäute außer derjenigen des Amnions im Follikel ablaufen. Erst zwischen der Bildung der Serosa und des Amnions tritt der Embryo aus dem Follikel in die Eiröhre über.

Die Furchung.

(Fig. *A* und *B* und Taf. XIX, Fig. 1—11.)

Wie Metschnikoff (18) und Laurie (15), deren Angaben über die Eibildung ich bestätigen kann, bereits gezeigt haben, wird die Wand der Ovarialröhren von cylindrischen Zellen gebildet, die meist so schmal

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

sind, dass die Kerne benachbarter Zellen auf verschiedenen Höhen zu liegen kommen; außen wird das Ovar von der Peritonealhülle umgeben. Die zu Eiern werdenden Epithelzellen, welche sich früh durch das Keimbläschen und das körnige Protoplasma bemerkbar machen, rücken an die Basis des Epithels und buchten bald, rasch heranwachsend, die Peritonealhülle nach außen vor und geben damit den Anstoß zur Bildung des Follikels. Die benachbarten Epithelzellen der Eiröhre legen sich über ihr zusammen und rücken der jungen Eizelle ebenfalls nach außen nach und setzen den Stiel des Follikels zusammen. Wie es scheint, geht durch Vermittlung dieser Stielzellen auch vorwiegend die Ernährung des Eies vor sich. Zunächst beginnt sich nur in den peripheren Theilen Dotter abzulagern, während das Centrum von einer Ansammlung von dotterfreiem Protoplasma eingenommen wird, in deren Mitte das durch einen großen Nucleolus ausgezeichnete kugelige Keimbläschen liegt. Wenn der Follikel fertig gebildet ist, die Dotterbildung eine Zeit lang fortgedauert hat und das Ei gewachsen ist, so rückt das Keimbläschen nebst dem anliegenden dotterfreien Protoplasma an die Oberfläche und zwar nach dem Pol, welcher dem Stiel des Follikels und damit auch der Eiröhre zugewandt ist. Es plattet sich hier ab (Fig. 1). Wie ich schon oben erwähnte, habe ich nur wenige Stadien von der Reifung und Befruchtung erhalten, auch waren diese zum Theil nicht gut genug zur Verfolgung dieser Processe konservirt, doch genügten sie, um mit voller Sicherheit angeben zu können, dass an jenem Pol nicht nur die Reifung, sondern auch die Befruchtung erfolgt, und die erste Furchungsspindel liegt, dass also nach der Reifung der Eikern nicht in die Tiefe wandert. Wie es scheint, beginnen zur Zeit der Reifung die Zellen des Follikelstieles aus einander zu weichen, zuerst über dem Ei und dann allmählich weiter nach dem Lumen der Eiröhre hin, wodurch ein Kanal und den Spermatozoen Zutritt zum Ei geschaffen wird. Der gleichzeitigen Öffnung dieses Kanals, die wahrscheinlich durch den Druck der wachsenden Eier erfolgt, möchte ich es wesentlich zuschreiben, dass die Befruchtung gleichzeitig an allen Eiern erfolgt und erst nach beendeter Reifung. Würde der Zugang zum Ei früher möglich sein, so wäre zu erwarten, dass man schon auf jüngeren Stadien den Samenfaden im Ei findet und besonders in denjenigen Eiern, welche zu der Zeit, wo die Befruchtung erfolgt, noch nicht in die Reifung eingetreten sind. Die in der Fig. 2 abgebildeten Kerne dürften kaum anders zu deuten sein als Ei- und Spermakern, welche sich im Ruhestadium befinden und an einander sich gelagert haben. Bemerkenswerth ist, dass in beiden Nucleolen sich finden, was im Allgemeinen selten der Fall ist. Die ungleiche Größe der Kerne in der Figur rührt

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

daher, dass der Schnitt sie etwas schief getroffen hat. Im Kanal waren vor dem Ei noch viele Spermatozoen, aber überzählige habe ich im Ei nicht gefunden, obwohl ich dieses Stadium häufiger erhalten habe.

Die gleichzeitige Befruchtung hat auch wenigstens im Anfang eine weitere gleichmäßige Entwicklung aller Eier zur Folge, erst auf späte-

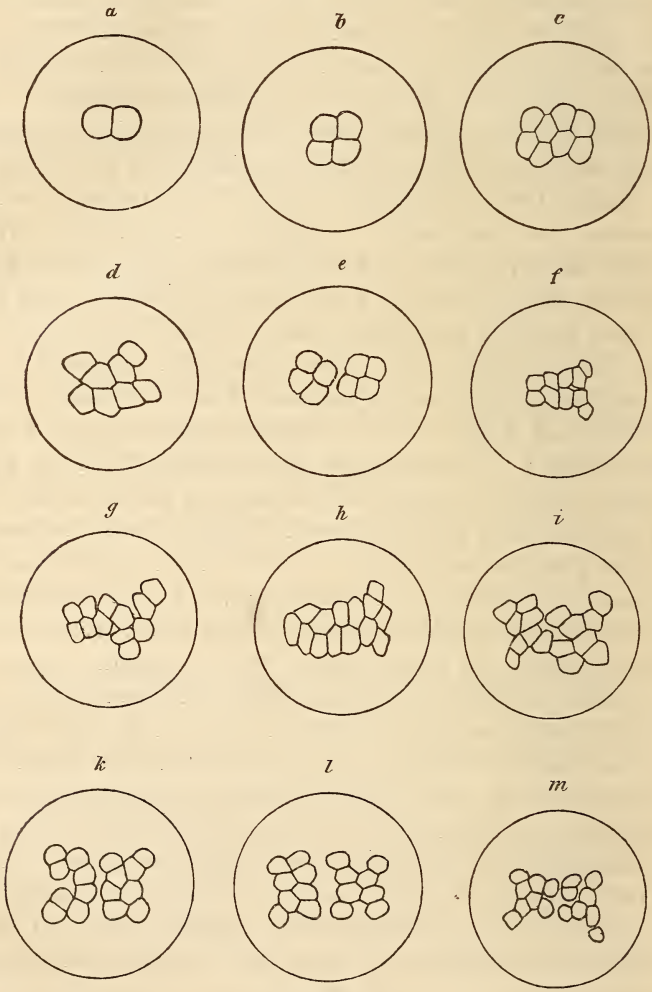


Fig. *A*, *a*—*m*.

ren Stadien sind wahrscheinlich in Folge von ungleicher Ernährung zuweilen geringe Unterschiede zu beobachten.

Das befruchtete Ei setzt sich in seiner Hauptmasse aus Dotterkugeln zusammen, die in Folge der Behandlung zerstört sind, wesshalb

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

auf meinen Präparaten der Dotter fast homogen erscheint oder zuweilen runde Löcher aufweist; derselbe färbt sich etwas. Das Bildungsplasma ist, so scheint es, vollständig an dem genannten Pol, der etwa der späteren Mundgegend entspricht, angesammelt; selbst an der Peripherie ist kaum ein schmaler Saum von Protoplasma nachzuweisen, jedenfalls nie so ausgeprägt, dass man von einem Keimblastem sprechen könnte. Umgeben ist das Ei von einer Dotterhaut.

Die erste Theilung (Fig. *A*, *a*) besteht in einer genauen Halbirung der Protoplasmascheibe. Beide Zellen sind gleich groß, an ihrer Berührungsfläche abgeplattet und gegen einander sowie gegen den Dotter scharf abgesetzt (Taf. XIX, Fig. 3). Die zweite Furche schneidet durch die Scheibe senkrecht zur ersten, und ihr Resultat sind vier gleich große Zellen (Fig. *A*, *b*), welche nach beendeter Theilung sich in der für dieses Stadium charakteristischen Weise lagern, indem zwei gegenüberliegende Zellen sich berühren, die beiden anderen nicht.

Die Ebene der dritten Theilung liegt parallel oder annähernd parallel der ersten, es müssten desshalb die acht resultirenden Zellen, welche wieder gleich groß sind, eine einschichtige Platte bilden, welche aus zwei Reihen von je vier Zellen besteht. Eine so regelmäßige Lagerung (Fig. *A*, *c*) ist indessen nicht stets zu finden; in anderen Fällen nämlich kann man beobachten, dass einige Zellen aus der Reihe herausgerückt sind (Fig. *A*, *d*), und in vereinzelten sogar, dass die acht Zellen in zwei Gruppen zu je vier angeordnet sind, die mehr oder weniger eng zusammenliegen (Fig. *A*, *e*). In diesen letzteren Fällen dürfte wahrscheinlich bereits das vierzellige Stadium nicht die genaue Lagerung der Zellen wie in Fig. *A*, *b* gezeigt haben.

Die nächste Theilung erfolgt wieder an allen acht Zellen entweder, wie mir das Vorhandensein von Kernspindeln in allen Zellen in einem Falle zeigte, gleichzeitig oder allmählich nach einander. Man trifft sowohl Stadien mit 10 (Fig. *A*, *f*), als auch mit 12 (Fig. *A*, *g*) und mit 14 Zellen (Fig. *A*, *h*).

Da die Theilung, wie mir die Stellung der Spindeln zeigte, wieder unter einem rechten Winkel zur vorigen, also parallel zur zweiten erfolgt, so müsste man, falls die Zellen ihre Lage, die sie auf dem achtzelligen Stadium hatten, genau auch während und nach der Theilung beibehalten, eine Platte von 16 Zellen erwarten, welche aus vier parallelen Reihen von je vier Zellen bestände. Indessen bin ich dieser in keinem einzigen Falle begegnet, obwohl ich gerade auf diesem Stadium viele Eier in meinem Materiale antraf. Am regelmäßigsten gebaut sind noch die in den Fig. *i* und *k* dargestellten, wo die Entstehung aus dem achtzelligen Stadium in der beschriebenen Weise klar hervorgeht,

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

indem je eine Tochterzelle die Lage der Mutterzelle beibehalten hat, die andere ihr seitlich gelagert ist. Die Verschiebung der Zellen, die hier schon erkennbar ist, ist in anderen Fällen noch beträchtlicher, wie die Figuren *A*, *g*, *h*, *m* klar zeigen; denn Zellen, welche in den beiden äußeren Reihen hätten liegen müssen, liegen in den mittleren. Diese verschiedene Anordnung der 16 Zellen kann übrigens nicht überraschen, weil bereits das achtzellige Stadium in vielen Fällen Abweichungen von der zu erwartenden Lage zeigte, die naturgemäß mit dem Fortschreiten der Furchung zum schärferen Ausdruck kommen müssen. Besondere Beachtung verdient noch die Fig. *A*, *l*, welche einen Embryo zeigt, dessen 16 Zellen in zwei Gruppen gesondert sind. Es dürfte nicht zu gewagt sein, diese Lagerung auf eine solche der acht Zellen, wie sie Fig. *e* darstellt, zurückzuführen.

Von diesem Stadium ab ist es mir nicht mehr möglich gewesen, den Verlauf der einzelnen Theilungen, besonders die Lage der Ebenen zu bestimmen. Man trifft Stadien mit einer sehr wechselnden Anzahl von Zellen (Fig. *B*), darunter auch oft solche mit 24, 32, 64, welche einen ziemlich regelmäßigen Fortgang der weiteren Furchung vermuthen lassen. Auch dadurch wird das Verfolgen der Theilungen erschwert, dass die Zellen mit verschieden großem Theile die Oberfläche der Scheibe berühren, zum Theil sogar in die Tiefe unter die anderen gedrängt werden (z. B. Taf. XIX, Fig. 5, 7) und ihre Zählung nicht möglich ist, die Zellen schieben sich später aber wieder, wie die älteren Stadien (Fig. 8, 9, 11) mit Sicherheit lehren, zwischen die übrigen ein, ihre subepitheliale Lage ist daher nur eine vorübergehende.

Bei der Betrachtung der Figuren auf Fig. *A* und *B* muss die oft unregelmäßige und isolirte Lage einzelner Zellen oder Zellenpaare auffallen, und man könnte glauben, dass die Lücken in Wirklichkeit nicht vorhanden sind, sondern nur dadurch, dass die Protoplasmabrücken zwischen den einzelnen Zellen so dünn sind, dass der Dotter hindurchscheint, vorgetäuscht werden, indessen zeigen Schnitte, z. B. durch Fig. *A*, *m* (Taf. XIX, Fig. 4 und Fig. 5, 6), dass keine Verbindung vorhanden ist. Es ist aber möglich, dass diese Lagerung nur kurze Zeit nach einer Theilung andauert, und dass später die Zellen zusammenschließen.

In einzelnen Fällen konnte ich auch auf älteren Furchungsstadien eine Anordnung der Zellen in zwei ganz getrennten Gruppen (z. B. Fig. *B*, *k*) feststellen; dieselben sind aber höchst selten. Es kann sein, dass im Laufe der weiteren Theilung die beiden Gruppen sich treffen und zu einer Platte vereinigen, es ist aber auch möglich, dass jede Gruppe getrennt von der anderen sich weiter entwickelt und somit

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

den Anlass zu Doppelbildungen giebt, welche, wie ich schon erwähnte, mehrere Male beobachtet wurden.

Wenn die Keimscheibe eine gewisse Größe erreicht, nämlich so weit sich ausgebreitet hat, dass sie den Rand der runden Öffnung des

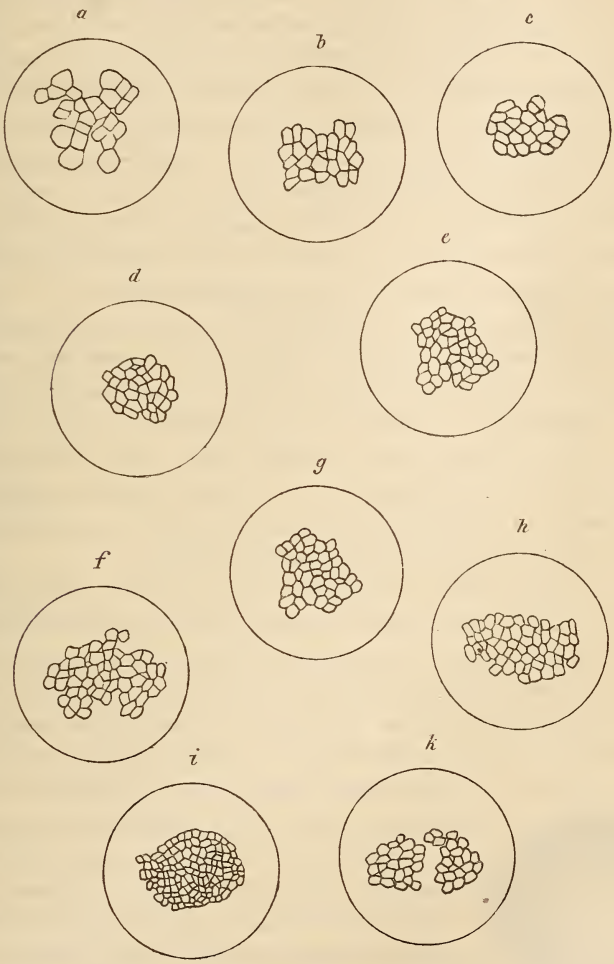


Fig. *B*, *a*—*k*.

Follikels nach der Ovarialröhre berührt, gelang es mir in einzelnen Fällen, dieselbe ohne Verletzung abzupräpariren; sie bleibt dann mit dem Rand des Follikels, dem sie sich dicht anlegt, in Verbindung. Weil ein wenig Dotter unter der Keimscheibe dieselbe undurchsichtig macht, so muss derselbe vorsichtig ganz fortgekratzt werden; es glückte

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

mir am besten bei solchen Eiern, welche nicht lange genug in der Konservirungsflüssigkeit gelegen hatten, so dass die Keimscheibe selbst zwar gut erhalten war, dagegen der Dotter nicht ganz von derselben durchdrungen und desshalb sehr weich und leicht abzupräpariren war. Durch Schnitte die Keimscheibe vom Dotter abzutrennen hat keinen Erfolg, weil ihre Form etwas gewölbt ist, und daher zu viel Dotter unter ihr sitzen bleibt und sie nicht durchsichtig zu machen ist. Eine Konservirung mit Sublimat würde hierfür möglicherweise bessere Resultate geben als eine solche mit Chromosmiumessigsäure, da der Dotter bei einer Färbung mit Hämatoxylin und Nachbehandlung mit salzsaurem Alkohol ungefärbt bleibt, aber ich habe desshalb dieses Mittel nicht angewandt, weil diesem kleinen Vorzuge größere Nachtheile (Sprödigkeit des Dotters, Erschwerung des Herauspräparirens der Embryonen aus den Eiröhren u. A.) gegenüberstehen.

Solche abpräparirte Keimscheiben (Taf. XIX, Fig. 10) nun, welche ein genaueres Studium zulassen, zeigen keine irgend wie bestimmte Anordnung von Zellen oder besondere durch Lage, Größe oder durch sonstige histologische Charaktere ausgezeichnete Zellen. Wohl erscheinen einige heller, andere dunkler, aber diese Differenz dürfte lediglich mit der Theilungsphase, in welcher sie sich befinden, zusammenhängen, und sie liegen zudem so zerstreut, dass es nicht möglich ist ihnen eine bestimmte Bedeutung zuzuschreiben.

Ältere Stadien als sie Fig. *B*, *i* zeigt, konnte ich nicht mehr zeichnen, da die Zellen so klein werden, dass eine genaue Umgrenzung mit der Anwendung des Zeichenapparates nicht mehr möglich ist. Die äußere Betrachtung der Keimscheibe kann nur noch über ihre Form und Ausdehnung Auskunft geben. Die erstere ist mehr oder minder rund, meist oval (Fig. *C*); ihr Wachsthum ist verhältnismäßig unbedeutend, es findet vornehmlich eine fortdauernde Verkleinerung der Zellen durch Theilung statt.

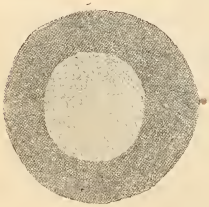


Fig. *C*.

Ein genaueres Studium ist nur auf Schnitten möglich. Diese zeigen (Fig. 11), dass die Furchungszellen eng an einander gelagert sind, und dass sie allmählich mit dem Fortschreiten der Theilungen nicht nur an Größe, sondern auch an Höhe verlieren, aus den Anfangs kubischen Elementen werden allmählich ganz abgeplattete. Auf diesen späteren Stadien habe ich nicht mehr gefunden, dass Zellen von der Oberfläche in die Tiefe gedrängt werden, vielmehr war die Keimscheibe stets einschichtig und in allen Theilen gleich breit. Sie ist wie ein Uhrglas geformt. Die Schnitte geben auch weiter den

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

sicheren Nachweis, dass die Furchung rein discoidal verläuft, dass keine Kerne weder während derselben noch beim Ende derselben sich im Dotter befinden.

Das Resultat der Furchung ist mithin die Bildung eines Blastoderms, das in Form einer einschichtigen, mehr oder weniger stark uhrglasförmig gewölbten runden bis ovalen Platte niedriger Zellen dem Dotter aufgelagert ist und zwar an dem der Eiröhre zugewandten Pole.

Die Thatsache, dass bei nahe verwandten Thieren, ja bei den verschiedenen Eiern derselben Art die Furchung einen ganz verschiedenen Verlauf nehmen kann, schließt von vorn herein die Möglichkeit aus, ihr in dem vorliegenden Falle irgend welche Bedeutung für die Erkundung verwandtschaftlicher Beziehungen beizumessen. In so fern nur kann die Furchung des Skorpions, wie sie im Vorhergehenden beschrieben ist, einiges Interesse beanspruchen, als sie nach dem discoidalen Typus verläuft, weil sein Vorkommen bisher für den Kreis der Arthropoden nur für wenige Formen, ausschließlich Crustaceen, genauer bekannt ist und selbst hier noch von einzelnen Forschern angezweifelt wird. Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass, wo bei den Arthropoden eine Änderung der Furchung durch die Ansammlung einer größeren Dottermenge bedingt wird, dieselbe zwar meroblastisch, aber superficiell verläuft, dass also meist die erste Furchungsspindel im Centrum des Eies liegt, hier auch die nächsten Theilungen erfolgen, und erst die Abkömmlinge früh oder spät an die Oberfläche rücken und hier ein einschichtiges Blastoderm um das ganze Ei bilden, so bei Crustaceen, Insekten, anderen Arachnoiden, Limulus etc. Da in vielen Fällen die Kerne nicht gleich rasch die Oberfläche erreichen, sondern vielmehr die Blastodermbildung auf einer Seite, der künftigen Ventralseite, beginnt und allmählich, indem nur Kerne aus dem Innern sich anreihen, weitere Ausbreitung gewinnt, so hat man versucht, auch die Beobachtungen über rein discoidale Furchung in der Weise auszulegen, dass durch das frühzeitige Erscheinen der Kerne an einem Pole eine solche nur vorgetäuscht wird, dass im Inneren noch Kerne vorhanden seien, die sich nur verspäteten. Man hatte zu diesem Zweifel desshalb ein Recht, weil diese Beobachtungen zum Theil aus früherer Zeit herrührten und nur durch das Studium der oberflächlichen Veränderungen des Eies gewonnen oder weil wie beim Skorpion durch Metschnikoff und Laurie nur sehr wenige bereits etwas vorgeschrittene Stadien der Furchung bekannt geworden waren, welche zwar auf eine discoidale Furchung schließen ließen, aber keineswegs etwaige Bedenken als unberechtigt zurückweisen konnten. Wie die neuere Untersuchung von Nusbaum (20) für *Ligia* uud die vorliegende gezeigt haben, sind der-

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

artige Zweifel an dem Vorkommen von discoidaler Furchung im Kreise der Arthropoden nicht mehr aufrecht zu erhalten. Dieselben enthalten aber meiner Ansicht nach einen richtigen Gedanken, dass nämlich, wenn dieser Typus nachgewiesen wird, er selbständig sich ausgebildet haben muss aus superficiell und nicht aus inäqual sich furchenden Eiern wie bei den *Cephalopoden* und den *Vertebraten*.

Denn zu der Thatsache, dass die Keimscheibe bei den letzteren an der dorsalen, beim Skorpion aber an der ventralen Seite liegt, kommt hinzu, dass der Skorpion — die Annahme dürfte kaum auf Widerspruch stoßen — sicher von Formen abstammt, welche ihre Eier ablegten, dass die Entwicklung in den Eiröhren erst sekundär sich ausgebildet hat. Wenn man aber weiter erwägt, dass die Eier der Verwandten, mag man sie nun unter den Paläostraken oder unter den übrigen Tracheaten suchen, fast ausschließlich mehr oder weniger superficiell sich furchen, so dürfte wohl ein gleicher Verlauf auch für die Skorpioneier, als sie noch abgelegt wurden, anzunehmen sein. Dass in Folge einer Ernährung der Eier seitens der Mutter die Furchung einen anderen Gang einschlägt, lehren z. B. viele Sommereier der *Daphniden*, ferner die Eier von *Peripatus capensis* und *Edwardsii*. Warum freilich diese in dem einen Fall holoblastisch, im anderen meroblastisch und discoidal wird, ist eine andere Frage, deren sichere Beantwortung vorläufig nicht möglich ist.

Ich möchte mich daher der zuerst von Balfour (2) und neuerdings von Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuche (p. 319 ff.) eingehender begründeten Ansicht anschließen, dass die discoidale Furchung einiger *Crustaceen* und des Skorpions nicht in gleicher Weise wie bei den *Cephalopoden* und *Vertebraten*, also aus der inäqualen abzuleiten ist, sondern »aus der superficiellen Furchung mit vorzeitiger Ausbildung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies«.

Bei der Betrachtung der Figuren besonders *i—m* auf Fig. *A* und *a—c*, *f*, *h* auf Fig. *B* wird die symmetrische Lagerung der Zellen auffallen, und man wird hierdurch auf den Gedanken gebracht, es möchten dieselben wie in vielen Fällen bereits Beziehungen haben zu einer bestimmten Orientirung des ausgebildeten Thieres; und wenn man weiter die Stadien zurückverfolgt, so scheint es, als ob die in jenen Figuren die Furchungszellen in zwei Hälften trennende Ebene zusammenfiele mit der ersten (Fig. *a*), also auf diesem Stadium bereits linke oder rechte, bezw. vordere oder hintere Körperhälfte vorgezeichnet sei. Derartige Vermuthungen als unberechtigt ohne Weiteres zurückzuweisen halte ich nicht für richtig, zumal hier, wo, wie wir sehen werden, die Differenzirung der Gewebe bereits sehr frühe auftritt, aber auf der

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

anderen Seite muss man auch wieder prüfen, ob für eine solche Annahme sich auch genügende andere Beweise finden lassen. Dieses scheint mir nun nicht der Fall zu sein. Einmal nämlich erweist sich die bilateral-symmetrische Anordnung des Furchungsmaterials, wenn man genauer prüft, nicht so entscheidend durchgeführt, wie man erwarten könnte, dann finden sich viele andere Eier, welche keine Spur von derselben erkennen lassen, bei denen die Keimscheibe ganz rund oder anders gestaltet ist, und endlich verschwindet dieselbe auf späteren Stadien vollständig, so dass eine kontinuirliche Verfolgung von den Furchungsstadien bis in den fertigen Embryo vollständig ausgeschlossen ist. Das fertige Blastoderm ist, wie auch Metschnikoff, Kowalewsky und Schulgin und Laurie angeben, eine runde bis ovale Scheibe, die keine Eintheilung in bestimmte Regionen ermöglicht. Wenn man weiter sieht, dass bei anderen Eiern, welche sich discoidal furchen, wie z. B. den Cephalopodeneiern [Vialleton (22), Watase (24)] und auch bei den unter Druck sich furchenden Seeigeleiern [vgl. Driesch (3)] die ersten Theilungen in gleicher oder fast gleicher Weise wie beim Skorpion verlaufen, so will es mir natürlicher erscheinen, vorläufig keine besondere Bedeutung der bestimmten Lagerung der Zellen in den ersten Stadien beizumessen, sondern anzunehmen, dass sie durch den discoidalen Verlauf der Furchung bedingt ist. Unter dieser Auffassung können auch die verschiedenen Schwankungen in der Anordnung des Furchungsmaterials, wie sie die Figuren *A* und *B* zeigen, nicht verwundern, Schwankungen, welche zwar in ihren Extremen sehr auffallen müssen, aber durch viele Übergänge eine leichte Verbindung finden.

Die Bildung der Dotterzellen, der Keimblätter, die Anlage der Geschlechtsorgane und die Bildung des Mesoderms.

Wie ich schon erwähnte, ist es auf dem Endstadium der Furchung nicht mehr möglich, die einzelnen Zellen bei oberflächlicher Betrachtung wegen ihrer Kleinheit genau zu umgrenzen und mit dem Zeichenapparat zu zeichnen; man erkennt nur eine gleichmäßige Scheibe (Fig. *C*, p. 412), welche zwar etwas heller ist als der umgebende Dotter, der durch die Konservirungsflüssigkeit eine schwarzbraune Farbe erhalten hat, aber doch noch dunkel erscheint, weil durch die dünne Schicht der stark abgeplatteten Zellen der Dotter hindurchschimmert.

Als die erste Veränderung lässt sich beim Studium der Oberfläche bei auffallendem Licht konstatiren, dass, excentrisch gelagert, meist ein weiß erscheinender runder Fleck auf der Keimscheibe sichtbar wird, ohne aber irgendwie sich über die Oberfläche zu erheben (Fig. *D*). Zuweilen liegt er auch mehr der Mitte genähert; ganz im Centrum der

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

Keimscheibe aber, wie Metschnikoff und Laurie angaben, habe ich ihn in keinem Falle gefunden.

Auf anderen diesem Stadium sich direkt anschließenden oder auch oben so alten fallen zuweilen noch außerhalb des Fleckes im übrigen Theile der Keimscheibe zerstreute, unregelmäßige, meist sternförmige Tupfen auf. Wichtiger aber als diese sind, wie wir sehen werden, folgende Veränderungen: Von dem runden Fleck aus breitet sich allmählich die weißliche Färbung weiter über die vor ihm, weniger über die seitwärts und hinter ihm liegenden Partien der Keimscheibe aus, so dass jetzt drei Regionen zu unterscheiden sind: 1) hinten (warum diese Region als die hintere bezeichnet wird, wird sich später ergeben)

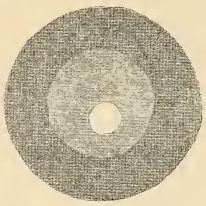


Fig. *D.*

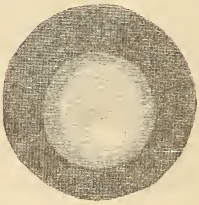


Fig. *E.*

Fig. *F.*

der runde milchweiße Fleck, welcher 2) in einer auch weiß, aber etwas weniger hell erscheinenden ovalen Scheibe liegt, und 3) eine schmale Randzone, welche noch die frühere Färbung der Keimscheibe bewahrt hat (Fig. *E*). Bald verwischen sich auch diese Abgrenzungen, indem die milchweiße Färbung sich immer weiter ausbreitet, zunächst über die ovale Scheibe und zuletzt auch über den Randsaum (Fig. *F*). Wir haben alsdann wieder eine gleichmäßig erscheinende runde Scheibe, welche nur durch ihre Färbung und durch ihren etwas größeren Umfang von der Blastodermscheibe sich unterscheidet.

Damit sind im Wesentlichen diejenigen Veränderungen skizzirt, welche sich während der ersten Periode der Entwicklung durch Betrachtung der Oberfläche feststellen lassen. Über die Bedeutung derselben können nur Schnitte Auskunft geben.

Vorausschicken möchte ich, dass es mir leider nicht gelungen ist, durch die Anfangsstadien genaue Längsschnitte zu erhalten, es tritt desshalb die excentrische Lagerung des weißen Fleckes oder, was dasselbe ist, der Verdickung der Keimscheibe in den Fig. 12—22 nicht hervor, sie nimmt vielmehr mehr oder weniger die Mitte ein. Eine Zählung der Schnitte, welche vor den dargestellten und hinter denselben liegen, lehrt aber, dass die Angabe der excentrischen Lagerung richtig ist.

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

Während das Blastoderm (Fig. 11) aus einer gleichmäßigen Schicht stark abgeplatteter Zellen bestand, lässt sich als die erste Veränderung jetzt feststellen, dass im Bereich des weißen runden Fleckes die Zellen höher werden und dass ferner nicht nur durch Einwucherung von Zellen, wie Kowalewsky und Schulgin besonders betonen, sondern auch durch Theilung, wie radial gestellte Spindeln beweisen (z. B. Fig. 15), das Blastoderm mehrschichtig wird. Die dem Dotter zunächst liegenden Zellen zeigen sehr bald eine auffallende histologische Veränderung, indem sie nämlich einmal pseudopodienartige Fortsätze in den Dotter aussenden, dann ihr Kern an Größe zunimmt und chromatinreicher erscheint, und sie endlich durch Auftreten von Anfangs vielen kleinen, bald wenigen größeren Vacuolen ein blasiges Aussehen gewinnen. Zugleich nehmen sie an Umfang bedeutend zu. Wie leicht ersichtlich ist, haben die Zellen Dotter aufgenommen (Fig. 12—19 *dz*). In Folge der Vacuolenbildung ist es in den meisten Fällen unmöglich, die Grenzen jeder Zelle genau zu verfolgen, da die Wände der Vacuolen zu oft solche vortäuschen. Diese Zellen sind, wenn nicht alle, jedenfalls zum größten Theile Dotterzellen, welche, wie bereits Kowalewsky und Schulgin und Laurie angegeben haben, keinen direkten Antheil am späteren Aufbau des Embryos nehmen. Es sind verhältnismäßig nur wenige Zellen, ihre Zahl schwankt aber bei verschiedenen Individuen sehr.

Mit voller Sicherheit lässt sich nicht entscheiden, ob die Dotterzellen nur an diesem einen Punkte, der Stelle der Verdickung des Blastoderms, entstehen, weil abseits liegende, vereinzelte Zellen z. B. in Fig. 12, welche man zuweilen trifft, eben sowohl dorthin gewandert als dort entstanden sein können; und eben so wenig können Oberflächenbilder, auf welchen die Dotterzellen sich als weißliche, verästelte Tupfen, welche ich oben erwähnte, markirten, eine sichere Auskunft geben. Wahrscheinlich ist mir allerdings, dass sie sich auch von anderen Stellen der Keimscheibe ablösen, denn man findet mitunter Zellen, welche ziemlich entfernt von der Verdickung liegen, welche zwar noch im epithelialen Verbande sind, aber bereits alle Charaktere von Dotterzellen, besonders rhizopodenartige Gestalt und den großen Kern zeigen (z. B. Fig. 13 dz^1).

Der weiße Fleck verdankt aber seine Entstehung nicht allein der Bildung von Dotterzellen, sondern auch anderen, viel wichtigeren Processen, welche entweder gleichzeitig oder kurz nachher ablaufen; nämlich der Anlage des zweiten Keimblattes und der Geschlechtsorgane. Wenn auch die erstere der letzteren vorangeht, so werde ich doch diese vorher besprechen, weil auf den Anfangsstadien das Entoderm gegenüber der Genitalanlage stark zurücktritt, seine wahre Natur erst später

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

erkennbar wird. Das jüngste Stadium der Genitalanlage, welches ich gefunden habe, ist in der Fig. 14 wiedergegeben. Hier fallen drei Zellen (*gz*) auf, welche zwar noch die Peripherie der Keimscheibe erreichen, aber bereits in die Tiefe sich zu verlagern scheinen. Auf den Fig. 15, 16 und den folgenden ist eine Vermehrung der Zellen eingetreten. Wodurch sie sofort in den Präparaten das Auge des Beobachters auf sich lenken, ist schwer genau zu definiren. Die fast stets runden oder ovalen, nie länglichen Kerne färben sich zwar nicht so intensiv, sie sehen eher hell, matt aus, wodurch sie sich besonders von den benachbarten Ektodermzellen unterscheiden, und in Folge dessen hebt sich der eine oder die zwei Nucleolen schärfer vom Kerngrund ab; das Protoplasma der Zellen färbt sich ebenfalls etwas mit, die Form der Zellen ist rund oder unregelmäßig, niemals sind alle nach einer bestimmten Richtung gelagert. So scheinen zwar genügend Unterscheidungsmerkmale vorhanden zu sein; wenn man aber nur eins von ihnen herausgreift und prüft, ob diese Eigenschaft nicht auch andere Zellen zeigen, so wird man bald erkennen, dass dasselbe auch bei anderen zu finden ist. Das Charakteristische liegt nicht in einem Merkmal, sondern vielmehr im Gesammthabitus und weiter — und das ist das Wichtigste — in der strengen Abgrenzung der ganzen Gruppe gegen die benachbarten Zellen. Natürlich tritt dieselbe im Beginne des Auftretens derselben nicht so klar hervor, später aber regelmäßig und immer deutlich. Die Gruppe ist mehr oder weniger kugelförmig; zuweilen scheint zwar ein Durchmesser größer zu sein und die Form dadurch nach einer Richtung abgeplattet (Fig. 18, 20 *gz*), indessen kann hier die Ursache, besonders auf den frühen Stadien, wo die Gruppe erst in der Ausbildung begriffen ist, zum Theil in einer momentanen Verschiebung in Folge lebhafter Vermehrung liegen, zum Theil aber auch in kleinen Pressungen bei der Behandlung. Sie bleibt fast bis zu der Zeit, wo der Embryo in die Eiröhre übertritt (Fig. 14—26), mit der Oberfläche in Verbindung, erst dann wird sie von den Ektodermzellen überwachsen und rückt in die Tiefe. Nach allen Seiten ist sie so scharf abgegrenzt, dass selbst auf Chromsäurepräparaten, auf denen die histologische Differenzirung der den verschiedenen Schichten zugehörigen Zellen in sehr ungenügender Weise zum Ausdruck kommt, dieselbe sofort durch dieses Merkmal auffällt.

Die Zahl der Zellen vermehrt sich Anfangs durch Theilung der eingewucherten und durch neuen Nachschub oder nur auf erstere Weise bis — so scheint es — zu einer bestimmt großen Zahl. Denn von dem in Fig. 20 dargestellten Stadium an habe ich nur noch ganz vereinzelt Kernspindeln getroffen, und auch die bei den Individuen

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

zwar etwas schwankende, aber im Allgemeinen ziemlich gleiche Größe der Gruppe auf allen späteren Stadien dieser und der folgenden Periode lässt schließen, dass für lange Zeit eine Ruhe eintritt. Die Zellgruppe bleibt dann, scheinbar völlig unbetheiligt an den Veränderungen, die der Embryo durchmacht, abgesehen von einer anderen Lagerung und Ausbreitung dieselbe, wie man sie auf diesen frühen Stadien vor sich hat. Ich habe dieselbe bis in den ausgeschlüpften Embryo verfolgt, und wenn auch zu meiner Überraschung auf diesem späten Stadium die Genitalanlage im Wesentlichen noch keine große Differenzirung erfahren hat, so lässt doch ihre Lagerung nicht den geringsten Zweifel zu, dass jene Zellen die ersten Genitalzellen sind. Der ausführliche Beweis wird im nächsten Beitrag gebracht werden.

Mit dem Nachweis, dass der weiße Fleck oder die Verdickung die Genitalanlage enthält, ist eine sichere Orientirung des Embryos bereits ermöglicht. Wie es Metschnikoff bereits angenommen hat, bezeichnet dieselbe das Hinterende des Embryos; damit sind auch vorn, rechts und links gegeben.

Diese frühe Anlage der Genitalorgane und der auffallende scharfe Unterschied, welchen die Zellen in ihrer Struktur gegenüber den anderen erkennen lassen, zwingen zu dem Schluss, dass die Differenzirung nicht erst im Moment des Einwucherns stattfindet, sondern dass sie bereits früher vorhanden ist, aber in Folge der Kleinheit der Blastodermzellen nicht erkannt werden konnte.

Außer den Dotter- und Genitalzellen sind an derselben Stelle noch andere Zellen eingewuchert, nämlich die ersten Entodermzellen. Wenn man ein späteres Stadium, z. B. das der Fig. 23 betrachtet, so findet man zwischen den Dotterzellen (*dz*) und dem Ektoderm (*ec*), bezw. auch der Genitalanlage, eine einzige Schicht spindelförmiger, abgeplatteter Zellen ausgebreitet, welche das Entoderm (*en*) darstellt. Gehen wir jetzt auf etwas frühere Stadien zurück (z. B. Fig. 16—20), so treffen wir hier ebenfalls ähnliche Zellen gleichen Charakters, welche hier aber auf den Bezirk der Verdickung, oder was dasselbe ist, der Genitalzellengruppe beschränkt sind. Zwar findet man auf noch früheren Stadien, z. B. Fig. 14, auch an derselben Stelle solche Zellen, und man kann geneigt sein, ihnen auch denselben Werth zuzusprechen, indessen kann dieses nicht mit voller Sicherheit geschehen, weil die Ausbildung der Dotterzellen noch nicht so weit vorgeschritten ist, und desshalb jene Zellen eben so gut solche als Entodermzellen sein können. Erst wenn jene ihr blasiges Aussehen durch Aufnahme von Dotter angenommen, und die unterhalb der Genitalzellen liegenden sich eng ihnen angelagert, sich gestreckt haben, und auch der Kern in tangentialer

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

Richtung abgeplattet ist, lässt sich von Entodermzellen reden. Ein weiteres Verfolgen derselben wird die Behauptung stützen.

Schon in dem Stadium der Fig. 20 und 21 ist klar zu erkennen, wie diese spindelförmigen Zellen, deren Zahl durch neue einwuchernde sich vermehrt, seitwärts und vornehmlich, wie man durch das Studium der Schnittserien feststellen kann, nach vorn sich auszubreiten beginnen und eine zweite oder, wo die Dotterzellen bereits ebenfalls sich in einer Lage unter der ganzen Keimscheibe angeordnet haben, eine dritte Schicht in der letzteren zu bilden. In der Fig. 22 ist dieser Process noch weiter fortgeschritten, und wie sich aus derselben ergiebt, geht diese Vergrößerung des Entoderms nicht durch Theilung oder Abspaltung von Blastoderm- oder, wie man sie jetzt richtiger bezeichnet, von Ektodermzellen vor sich, sondern durch Theilung der am hinteren Ende der Keimscheibe eingewucherten Entodermzellen. Auch am Rande ist die Lage und Form der letzteren niemals eine solche, dass man auf einen Ursprung von über ihnen liegenden Ektodermzellen schließen könnte. Ein Schritt weiter führt uns wieder zu der Fig. 23, von welcher wir ausgegangen sind, wo kein Zweifel über die Natur dieser Zellschicht mehr möglich ist.

Bis zum Beginn der Segmentirung und noch darüber hinaus treten im Entoderm wesentliche Veränderungen nicht ein; es bleibt in dieser Zeit ein einschichtiges Plattenepithel (Fig. 24—36 *en*). Nur nimmt die Schicht an Größe zu; sie beschränkt sich bald nicht mehr auf den Bereich der Keimscheibe, sondern sie verbreitet sich, nachdem die Bildung der Serosa ihren Anfang genommen hat, und diese den Dotter zu umwachsen beginnt, dem Ektoderm des Embryos voraneilend, noch darüber hinaus und zwar scheint das Wachsthum Anfangs in der Richtung nach vorn schneller vor sich zu gehen als nach hinten. Hierbei nehmen die äußersten Randzellen des zweiten Keimblattes ein den Dotterzellen etwas ähnliches Aussehen an, indem sie ebenfalls Fortsätze voraus in den Dotter senden und Dotter aufnehmen, welcher sich in Vacuolen ablagert (z. B. Fig. 25, 31). Wegen dieser Ähnlichkeit könnte man auf die Vermuthung kommen, es möchten auch die Dotterzellen Antheil an der Bildung des inneren Keimblattes nehmen, indem sie sich am Rande der Schicht zugesellten, zumal dieselben zu dieser Zeit fast eben so weit unter der Keimscheibe sich verbreitet haben, indessen glaube ich diese Möglichkeit mit Sicherheit ausschließen zu können. Die für die Dotterzellen charakteristische Struktur, welche wir bald nach ihrer Einwucherung beobachten konnten, ist seitdem noch viel schärfer zum Ausdruck gekommen (vgl. die Figuren auf Tafel XIX und XX): durch weitere Dotteraufnahme sind die kleinen Vacuolen zu

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

einer oder wenigen großen zusammengeflossen, die Zellen erscheinen hierdurch sehr stark aufgetrieben, so dass das Protoplasma nur noch in dünnen Lamellen zwischen den Vacuolen und an den Zellwänden sich anordnen kann. Der Kern ist ebenfalls noch gewachsen, zeigt oft Fortsätze und ist meist durch einen oder zwei sehr große Nucleolen ausgezeichnet. Bald nach der Anordnung der Entodermzellen zu einer Schicht beginnen auch die Dotterzellen eine regelmäßige Lagerung anzunehmen und unter dem Entoderm sich in einer gleichmäßigen Schicht auszubreiten. Doch ist, da, wie ich schon bemerkte, die Zahl sehr schwankt, dieses nicht immer der Fall, zuweilen liegen sie so sehr zerstreut, ohne sich zu berühren (z. B. Fig. 25), dass man auf manchen Schnitten keine treffen kann (z. B. Fig. 27). Niemals habe ich beobachtet, dass eine Dotterzelle sich von dem Entoderm entfernt und tiefer in den Dotter eindringt. Da sie auch an den Rändern das Aussehen haben wie in der Mitte, so ist man, selbst wenn die Entodermzellen hier noch so stark vacuolisirt sind, niemals im Zweifel, ob man eine Dotter- oder eine Entodermzelle vor sich hat, und man muss eine Betheiligung der ersteren an der Bildung des Entoderms ausschließen.

Auf einem Präparat fand ich zwischen dem Entoderm und Ektoderm eine Zelle (Fig. 30 *a*), welche durch ihren großen Kern auffiel und mich auf die Vermuthung brachte, ob es vielleicht eine Dotterzelle wäre, welche bei der Ausbreitung des Entoderms nach der Seite durch dasselbe von den übrigen Dotterzellen abgetrennt wäre.

Eben so wie eine Umwandlung von Dotterzellen zu Entodermzellen muss ich auf Grund meiner Beobachtung eine Entstehung von Dotterzellen aus Entodermzellen nach dem Zeitpunkt, wo die letzteren in einer Schicht sich angeordnet haben und seitwärts unter der Keimscheibe sich auszubreiten beginnen, also mindestens nach dem Stadium der Fig. 22, als unwahrscheinlich bezeichnen. Nach Kowalewsky und Schulgin (12, p. 527) »theilen sich während der ganzen Zeit der Ausbildung der Embryonalhüllen von dem unteren mehrschichtigen Blatte« (= Ento-Mesoderm der Autoren) »mehrere Zellen ab und vertiefen sich in den Dotter hinein. Anfangs sind diese Zellen nicht in großer Menge vorhanden, aber mit der Zeit vermehrt sich ihre Zahl bedeutend«. Nach meinen Beobachtungen geht die Bildung der Dotterzellen der Anlage des zweiten Keimblattes, mindestens seiner Differenzirung voraus, die Bildungsstätte ist das Blastoderm, nicht das Entoderm. Es liegen zwar zuweilen Kerne von Dotterzellen dem Entoderm direkt an (z. B. Fig. 23, 24, 25) und man trifft auch manchmal Entodermzellen, welche kleine Fortsätze in den Dotter senden (z. B. Fig. 24), besonders auf den Stadien, wo der Embryo aus dem Follikel in die Eiröhre über-

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

tritt und wo die Keimscheibe stark zusammengedrückt wird, aber damit ist ein Übergang der beiden Zellsorten in einander keineswegs bewiesen. Wenn wirklich auch noch nach der Differenzirung des Entoderms eine starke Vermehrung von Dotterzellen, von der ich aber Nichts gesehen habe, stattfände, so müsste das erstere meiner Ansicht nach ein lockeres Gefüge zeigen und sich nicht als eine so einheitliche, abgeschlossene Schicht repräsentiren, wie es der Fall ist.

Wir müssen jetzt wieder noch einmal auf jüngere Stadien zurückgehen, um die Veränderungen, welche das Ektoderm erfährt, zu betrachten.

Als ich das erste Auftreten von Dotterzellen besprach, erwähnte ich bereits, dass im Bereich des weißen Fleckes oder der Verdickung die Blastodermzellen ihre abgeplattete Form in eine kubische veränderten. Bald geht diese Form über in eine cylindrische. Von der Verdickung allmählich nach dem Rande zu vorwärts schreitend, ergreift dieser Process immer größere Theile der Keimscheibe. Diese Größenveränderung der Zellen ist wesentlich — nebenbei zuweilen auch die Ausbreitung der Dotterzellenschicht — die Ursache für die Entstehung der ovalen weißen Scheibe, welche man (Fig. *E*, p. 416) bei einer Betrachtung der Oberfläche bemerkt. Da die Blastodermzellen am Rande der Keimscheibe noch ihre abgeplattete Gestalt beibehalten, so muss auch die Färbung noch unverändert bleiben. Erst später, wenn das Entoderm, die Serosa und die Dotterzellen bis zu diesen Stellen sich ausgebreitet haben, geht dieselbe in eine weiße über und unterscheidet sich dann nicht mehr von den mehr central liegenden Theilen der Keimscheibe (Fig. *F*, p. 416).

Gleichzeitig mit der Veränderung der Form der Zellen geht eine Theilung einher, welche bald so lebhaft wird, dass, da die Keimscheibe sich seitwärts verhältnismäßig wenig vergrößert, die Zellen sehr gedrängt neben einander zu stehen kommen, und die Kerne benachbarter sich in mehreren Lagen über einander anordnen müssen. Der Form der Zelle muss sich auch der Kern anbequemen, das heißt, er wird nach einer Richtung hin stark gestreckt und zwar so, dass sein größter Durchmesser parallel dem Radius liegt. Hierdurch lassen sich die Ektodermzellen, wie man jetzt, da das Entoderm nicht nur gebildet ist, sondern bereits sich zu differenziren angefangen hat, die Blastodermzellen zu nennen hat, sehr leicht von den Zellen des zweiten Keimblattes, deren Kern tangential gestreckt ist, unterscheiden, außer am äußersten Rande, wo sie ihre abgeplattete Form von früher beibehalten haben. Dort, wo die Ektodermzellen der Genitalanlage angelagert sind, müssen sie in Folge der Gestalt der letzteren eine

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

gebogene Form annehmen; sie bilden gleichsam einen oben und unten offenen Mantel um dieselbe, dessen untere Öffnung durch die Entodermzellen abgeschlossen wird, durch dessen obere die Genitalzellen noch die Peripherie der Keimscheibe erreichen.

Die soeben erwähnte rege Theilung im Ektoderm giebt aber nicht nur neuen Ektodermzellen den Ursprung, sondern auch dem Mesoderm. Ob bereits auf den durch die Fig. 12—18 dargestellten Stadien unter den die Verdickung bildenden Zellen einige sind, welche zu Mesodermzellen werden, lässt sich nicht nachweisen, da es eben sowohl Entodermzellen sein können. Einwandfrei lassen sich erst auf dem Stadium der Fig. 22 die ersten Zellen als solche (*me*) bezeichnen, also auf einem Stadium, wo äußeres und inneres Keimblatt in Folge ihrer frühzeitigen Differenzirung gesondert und leicht zu unterscheiden sind. Es sind aber nur sehr wenige solche Zellen, und zwar nur in der Umgebung der Verdickung aufzufinden.

Erst von diesem Stadium ab (Fig. 23—33 *me*) nimmt die Mesodermbildung einen raschen Fortgang; sie erfolgt durch Einwucherung und Theilung von Ektodermzellen, und zwar, wie sich durch Vergleich von Quer- und Längsschnitten feststellen lässt, ebenfalls nahe der Verdickung, also der Ursprungsstätte des Entoderms, der Dotter- und Genitalzellen, besonders vor und zu den Seiten derselben, während hinter ihr die Wucherung keinen so großen Umfang annimmt. Besonders auf älteren Stadien, wo die Serosa bereits gebildet ist, lässt sich an den erwähnten Punkten — man vergleiche besonders die Längsschnitte Fig. 25, 26, 27, von denen die beiden ersten die Genitalanlage getroffen haben, der letztere dagegen etwas seitlich derselben geführt ist — beobachten, dass hier das Ektoderm nicht scharf nach unten abgeschlossen, sondern unregelmäßig begrenzt ist, indem Zellen sich auszukeilen im Begriffe sind, um sich subepithelial zu lagern. Die Zellen sowohl wie ihre Kerne verändern hierbei allmählich ihre Form, je mehr sie aus der engen Lage sich lösen, und runden sich mehr ab. Sie liegen zwischen Ekto- und Entoderm, Anfangs vorwiegend nahe der Einwucherungsstelle und oft auch zu mehreren über einander, später verbreiten sie sich hauptsächlich nach vorn und ordnen sich in einer einzigen Schicht an. Es ist möglich, dass sich auch das übrige Ektoderm an der Bildung des Mesoderms betheiligt, aber wahrscheinlich ist es mir nicht. Denn bei genauer Durchmusterung der Schnittserien lässt sich konstatiren, dass, je weiter man sich von der Verdickung der Keimscheibe entfernt, also hauptsächlich von hinten nach vorn vorgeht, um so gleichmäßiger und abgegrenzter wird das Ektoderm (z. B. Fig. 26), und es lässt die für die Mesodermzellen charakteristische runde Form

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

und der mehr kugelige Kern der hier liegenden Zellen eher den Schluss zu, dass sie hierher gewandert als dass sie hier entstanden sind. Sicherer lässt sich die Frage, ob das Entoderm an der Bildung des Mesoderms betheiligt ist, verneinen, denn ich habe nicht einmal ein Bild gefunden, welches eine Abspaltung von solchen, sei es durch Auswanderung oder durch Theilung hätte anzeigen können.

Die frühzeitige scharfe Sonderung der beiden Keimblätter lässt für den Skorpion keinen Zweifel über die Herkunft des Mesoderms zu. Wenn man selbst zugeben will, dass bereits auf den frühen Stadien unter den Zellen der Verdickung auch Mesodermzellen sich befinden, so würde doch eine Ableitung derselben von einem undifferenzirten Material, das noch »embryonalen Charakter« hat, oder gar vom Entoderm nicht möglich sein, weil die Zeit der stärksten Entwicklung erst später kommt, wo die beiden Keimblätter völlig von einander sich getrennt haben und in Folge der beginnenden Differenzirung klar unterscheidbar sind.

In der Darstellung der im Vorigen besprochenen Processe weiche ich von allen meinen Vorgängern ab. Alle stimmen zwar darin überein, dass die oft erwähnte Verdickung, welche nach Metschnikoff und Laurie im Centrum, nach Kowalewsky und Schulgin aber »in der Mitte der unteren Seite des Blastoderms« liegt, die Bildungsstätte des Ento- und Mesoderms ist, aber im Übrigen sind ihre Angaben verschieden.

Metschnikoff hebt völlig richtig hervor: »Es tritt eine Differenzirung in Keimblättern auf, welche bei dem Skorpion in einer so deutlichen Weise stattfindet, wie es bei nur wenigen Thieren der Fall ist. Die Differenzirung der Keimblätter kommt noch an einem solchen Stadium zum Vorschein, wenn die Keimscheibe ihre ursprüngliche Gestalt unverändert hat.« Indessen ist mir zweifelhaft, ob er nicht die Schicht der Dotterzellen für das Entoderm angesehen hat und, was Mesoderm und Entoderm ist, als mittleres Blatt bezeichnet. Die Beschreibung, welche er von der Entstehung des unteren Blattes giebt, scheint mir mehr für die Dotterzellen zu passen; sie lautet nämlich (p. 212): »Unter der aus zwei Blättern« (=Ektoderm und Mesoderm des Autors) »bestehenden Keimscheibe befinden sich noch mehrere Zellen, welche theilweise auf der inneren Oberfläche des mittleren Blattes haften, theilweise aber zwischen der Keimscheibe und dem Nahrungsdotter ihren Platz finden. Dieselben erscheinen bald in Form kleiner mit körnigem Protoplasma gefüllter und mit feinen Ausläufern versehener Zellen, bald aber in Form größerer fettartige Kugeln enthalten-

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

der Elemente. In diesen körnigen Zellen sehe ich die erste Anlage des bald zum Vorschein kommenden unteren Blattes.«

Die anderen Forscher, Kowalewsky und Schulgin und Laurie betrachten den Hauptheil der Verdickung, also wesentlich den Theil, welchen ich als Genitalanlage bezeichnet habe, als Ento-Mesoderm, welches sich erst später beim Auswachsen der Keimscheibe in Entoderm und Mesoderm sondern soll. Sie haben also weder die Genitalzellen als solche, noch die frühzeitige Anordnung der Entodermzellen in einer Schicht gesehen. Wenn man die Figuren Laurie's, besonders Fig. 18 und 23, betrachtet und die vermeintliche Ento-Mesoderm-Masse mit der von mir als *gz* bezeichneten Gruppe von Zellen vergleicht, so wird Jeder bald erkennen, dass beide identisch, nur verschieden gedeutet sind.

Bildung der Embryonalhüllen.

Nachdem die Sonderung der Keimblätter beendet ist, die Bildung des Mesoderms ihren Anfang genommen hat, in allen Fällen aber, so weit ich beobachten konnte, noch bevor der Embryo aus dem Oviduct in die Eiröhre übergetreten ist, beginnt die Bildung der ersten der beiden Embryonalhüllen. Ich kann in Bezug auf diesen Punkt die Angabe Laurie's, dass die beiden Hüllen nach einander entstehen, vollständig bestätigen. Schon die verschiedene Größe der Kerne, welche die Serosa- und Amnionzellen unter einander zeigen, lassen auf einen ungleichzeitigen Ursprung schließen.

Von der Veränderung der Form der Ektodermzellen waren, wie bemerkt wurde, die äußersten Zellen, welche über den Rand der eigentlichen Keimscheibe, d. h. so weit sie den Embryo aufbaut, hinausgewachsen sind, nicht betroffen worden; sie bleiben platt, ja eher nehmen sie in dieser Beziehung zu denn ab. Die Fig. 22, 29 zeigen klar, wie die Entodermzellen vom Centrum nach der Peripherie allmählich an Höhe abnehmen und ihr größter Durchmesser allmählich aus radialer Lage in eine tangentiale übergeht. Diese Randzellen liegen meist dem Dotter direkt auf, nur wenn das Entoderm oder die Dotterzellen dorsalwärts sich auszubreiten beginnen, werden sie an der Grenze der Keimscheibe durch diese vom Dotter getrennt, darüber hinaus bleibt aber, da diese äußersten oder künftigen Serosazellen in der Umwachsung des Dotters stets den beiden genannten Zellschichten vorauseilen, das Verhältnis dasselbe (z. B. Fig. 27, 29, 31 *se*). An der Grenze der Keimscheibe erfolgt die Trennung der Randzellen von dem übrigen Ektoderm (Fig. 29 *ec* u. *se*). Es scheint, dass eine Schieftheilung den Process einleitet; wenigstens habe ich in einigen Fällen schief gestellte Spindeln

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

gesehen, durch deren Theilung eine Tochterzelle etwas über die Peripherie des Ektoderms hätte gerathen müssen. Von diesem Punkte aus beginnen die Serosazellen das Ektoderm nach der Mitte der Keimscheibe zu, zu überwachsen, hierbei demselben dicht sich auflagernd. Durch die großen und platten Kerne und durch ihre abgeflachte Form lassen sich die Serosazellen leicht von allen übrigen Zellen unterscheiden. In Folge der Trennung der Randzellen vom Ektoderm sind auch die ersteren jetzt als Serosazellen zu bezeichnen. Die Hülle stellt mithin im Anfang einen Gürtel von Zellen dar, welcher nach zwei Richtungen sich zu verbreitern strebt; die einen Zellen überwachsen die Keimscheibe, und es erhält die Serosa, wenn durch ihren Zusammenschluss die obere Öffnung geschwunden ist (Fig. 23, 24, 28, 30, 25 u. a.), die Form einer Kappe, die anderen dagegen beginnen den Dotter zu umwachsen, welcher Process sehr rasch verläuft. Zuweilen schien es, als ob das Überwachsen der Keimscheibe am hinteren Ende rascher erfolgte als am vorderen, Vergleiche indessen ergaben, dass dieses jedenfalls nicht die Regel ist. Da die Serosa aus sehr dünnen Elementen besteht und Anfangs der Keimscheibe dicht aufliegt, so war es mir nicht möglich ihren Rand auf der letzteren allein durch Betrachtung der Oberfläche festzustellen, dagegen war ihre Grenze auf dem dunklen Dotter immer scharf markirt. Erst nachdem sie über der Keimscheibe vollständig zum Verschluss gekommen ist, hebt sie sich meist mehr oder weniger weit von derselben ab.

Wenn die Serosabildung beendet ist (Fig. 33) oder noch während derselben (Fig. 28) beginnt der Embryo den Follikel zu verlassen. Da der Kanal, welcher nach der Eiröhre hinüber führt, nur eng und wenig erweiterungsfähig ist, so muss der Embryo sich durchquetschen, seine Form der Öffnung anpassen. Die bis dahin uhrglasförmige Keimscheibe erhebt sich (Fig. 33, 28) sehr stark und bildet einen kleinen Knopf und schiebt sich so in den Kanal ein. Allmählich folgt der übrige Theil und drängt die Wände des letzteren möglichst aus einander. Anfangs ist der vordere, dem Eileiter zugewandte Theil der kleinere, der noch im Follikel steckende der größere, bald werden beide gleich groß, und dann tritt das umgekehrte Verhältnis ein, bis der Embryo ganz in die Eiröhre eingerückt ist. Aus den Fig. 33 und 28, welche zwei Embryonen, die im Beginne sind, ihre Lage zu verändern, darstellen, von denen der eine der Länge nach getroffen ist, wie aus der Lage der Genitalanlage hervorgeht, lässt sich erkennen, dass hierbei die Elemente der Keimscheibe stark zusammengedrückt werden, ohne indessen aus ihrem Verbande getrennt zu werden. Weiter fällt auf, dass die Gruppe der Genitalzellen von der Oberfläche in die Tiefe gerückt ist. Ob es passiv

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

in Folge der Lageveränderung des Embryos erfolgt oder, wie mir wahrscheinlich ist, unabhängig von derselben, möge dahingestellt bleiben; kurz vor diesem Stadium (Fig. 32) habe ich die subepitheliale Lage der ganzen Gruppe zum ersten Male getroffen. Die benachbarten Ektodermzellen haben über ihr sich zusammengeschlossen (Fig. 33); in Fig. 28 ist sie sogar noch weiter in die Tiefe verlagert und oberhalb von Mesodermzellen bedeckt. Nach unten stößt sie immer noch wie vorher an das Entoderm.

Die Lage des Embryos in der Eiröhre ist eine verschiedene: manchmal kann man alle in einer der Längsröhren des Ovars mit dem Kopftheil nach den Genitalöffnungen zu gerichtet finden, manchmal aber auch mit dem hinteren Ende und in anderen Fällen liegen einige so, andere so; alle aber ohne Ausnahme sind der Länge, nie der Quere nach in den Eiröhren gelagert, sie haben also gegenüber der Lage im Follikel eine Drehung um 90° gemacht.

Alsbald nach dem Übertritt der Embryonen nimmt die Segmentirung ihren Anfang, und dann erst die Amnionbildung. Die letztere soll hier nur noch dargestellt werden.

Dieselbe erfolgt in einer anderen Weise als die der Serosa. Eine Trennung der Randzellen vom übrigen Ektoderm der Keimscheibe findet nicht statt, vielmehr schlägt sich dasselbe hier nach oben um (Fig. 34, 36 *am*) und beginnt, der Serosa sich anlagernd, von allen Seiten die Keimscheibe zu überwachsen. Wie die Fig. 35 *am* vermuthen lässt, dürfte auch hier mit einer anderen Theilungsrichtung der Zellen der Process eingeleitet werden. Nur in einem Falle, welchen dieselbe Figur darstellt, habe ich noch jenseits der Umschlagsstelle des Amnions Ektodermzellen gefunden, in allen anderen Fällen war hier auch die Grenze des Ektoderms. Amnion und Ektoderm bleiben in der Verbindung, bis beide gemeinsam den Dotter umwachsen haben. In Folge der späten Bildung sind die Kerne der Zellen dieser Hülle bedeutend kleiner als die der Serosa und nicht so stark abgeplattet.

Auch in Bezug auf die Entstehung der Embryonalhüllen weichen die Angaben Kowalewsky's und Schulgin's von den meinigen, welche, wie ich schon erwähnte, mit denen Laurie's übereinstimmen, ab. Es mag sein, dass bei *Androctonus* beide Hüllen gleichzeitig durch »eine Falte, die nur eine einfache Duplikatur des oberen Blattes darstellt, gebildet werden«. Wenn auch schon andere Beobachtungen gezeigt haben, dass an die Stelle der Bildungsweise mittels einer Falte eine solche durch seitliche Überschiebung treten kann, z. B. bei der Bildung der Embryonalhüllen der Biene, Chalicodoma gallica u. A. und bei der Bildung des Medullarrohres von Amphioxus, und man hieraus schließen

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

könnte, dass auch die ungleichzeitige selbständige Anlage der beiden Hüllen beim Skorpion erst sekundär sich ausgebildet hat und von einer solchen mittels einer einzigen Falte abzuleiten ist, so würde doch die Beobachtung der russischen Forscher erst den Beweis geben, dass der Schluss richtig ist.

Bezweifeln muss ich aber die folgenden weiteren Angaben; vielleicht liegt hier ein Versehen in der Beschreibung vor. »In die Duplicatur,« heißt es, »reichen hier und da die Zellen des unteren Blattes hinein.« »Die innere Schicht der Embryonalhülle, deren Zellen mit kleinen Kernen versehen sind, geht direkt in das Entoderm über, während die obere Schicht mit großen Zellkernen in die Theile des oberen Blattes übergeht, welche den Dotter außerhalb der Keimscheibe bedecken. Von diesen zwei Schichten ist die innere das eigentliche Amnion, die obere ist seröse Hülle.«

Wenn auch die Bildung der Keimblätter und des Mesoderms mehr als die Furchung geeignet ist, bei der Erwägung der Momente, welche für die verwandtschaftlichen Beziehungen des Skorpions ausschlaggebend sind, in Betracht zu kommen, so möchte ich doch diesen Punkt bis zum Schluss der ganzen Arbeit verschieben, wenn erst die weitere Entwicklung und besonders diejenige der in dieser Hinsicht wichtigeren Organe mitgetheilt sind. Hier will ich mich darauf beschränken, die Beobachtungen mit denen, welche über die Entwicklung der übrigen Arachnoiden bekannt geworden sind, zu vergleichen und zu vereinigen. Diese Untersuchungen sind allerdings noch derart dürftig, dass fast nur die Phalangiden und Araneen in Betracht kommen können, aber auch hier zeigen die Resultate noch wesentliche Lücken und widersprechen sich derart, dass nur von einem Versuch, sie mit den meinigen in Übereinstimmung zu bringen, die Rede sein kann.

In Bezug auf die Herkunft des Mesoderms kann ich mich kurz fassen, indem, so weit die Beobachtungen zu verwerthen sind, fast alle Forscher dasselbe vom Blastoderm oder sogar sehr bestimmt vom Ektoderm herleiten. Aber es muss bemerkt werden, dass mir dieselben noch nicht genügend zu sein scheinen.

Bei der Beurtheilung der Verhältnisse, welche beim Skorpion vorhanden sind, muss man ohne Frage stets im Auge behalten, dass die Entwicklung innerhalb der Mutter verläuft und dass hierdurch dieselbe wesentlich modificirt sein kann; indessen wird hiervon schwerlich der Kernpunkt der Keimblätterfrage, nämlich wo ist der Ort der Herkunft, betroffen, sondern nur die Bildungsweise und die Zeit der Differenzirung, falls nicht an der Homologie der Keimblätter gezweifelt werden muss.

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

Da beim Skorpion dieselben sehr früh, als zwei sehr leicht unterscheidbare Schichten uns entgegentreten, und hierdurch die Verhältnisse viel klarer zu übersehen sind, so wird man berechtigt sein, diese zum Ausgangspunkt der Vergleichung zu nehmen und mit ihnen diejenigen der anderen Gruppen in Beziehung zu setzen und nicht umgekehrt.

Beim Skorpion ist nun ohne Zweifel der Bezirk der Verdickung, wo die einzige Bildungsstätte des Entoderms ist, und welcher, wie die dort ebenfalls erfolgende Anlage der Genitalorgane erweist, am Hinterende des Embryos gelegen ist, dem Blastoporus gleich zu setzen.

Bei den Phalangiden soll nach Faussek (4, 5) das Entoderm aus Zellen hervorgehen, welche bei der Blastodermbildung im Inneren des Dotters verblieben sind; für die Spinnen machen Balfour (1) und Schimkewitsch (21) eine ähnliche Angabe, nach den übrigen Forschern aber, z. B. Locy (17), Morin (19), Kishinouye (10) bildet sich an der Ventralseite des Blastoderms eine Verdickung aus, von welcher Zellen ins Innere wandern, die das künftige Entoderm bilden sollen. Ohne neue Beobachtungen ist eine Vereinigung dieser Angaben nicht möglich. Nicht unberechtigt scheint mir die Ansicht Korschelt's und Heider's (11, p. 569 ff.) es möchten die Zellen, welche Balfour und Schimkewitsch als Entodermzellen ansehen, Dotterzellen sein, welche, wie beim Skorpion, keinen Antheil am Aufbau des Embryos haben, die Bildung des wirklichen Entoderms aber nicht erkannt sein. Eben so dürften die bei Ixodes von Wagner (23) beobachteten Dotterzellen, welche allseitig vom Blastoderm entstehen und wenn ich den Forscher richtig verstehe, einen Theil des Entoderms bilden sollen, wirkliche Dotterzellen, dagegen die einen Haufen »an der Rückseite des Eies näher zum hinteren Ende zu« bildenden Zellen, welche das übrige Entoderm liefern sollen und zu deren Seiten auch das Mesoderm auftritt, allein Entodermzellen sein. Es muss überhaupt auffallen, dass weder für die Phalangiden noch für die Araneen Dotterzellen angegeben werden, da sie sonst bei dotterreichen Eiern der Arthropoden fast regelmäßig beobachtet sind. Jedenfalls würde die obige Deutung die Durchführung eines Vergleichs der Keimblätterbildung beim Skorpion und bei den anderen Arachnoiden viel leichter ermöglichen.

Eine weitere Schwierigkeit betrifft die Bestimmung der Stelle an der Keimscheibe, wo das Entoderm sich bildet. Während die meisten Forscher als solche den sogenannten Cumulus primitivus, welche Verdickung nach Allen, außer nach Locy, das Hinterende des Keimes bezeichnet, ansehen, spricht Morin demselben jegliche Bedeutung in dieser Beziehung ab; nach ihm stellt er, wenn überhaupt vorhanden, nur eine Ansammlung von Mesodermzellen dar, die eigentliche Keimblätterbil-

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

dung erfolgt vor demselben. Eine Vermuthung kann hier vielleicht für spätere Untersuchungen nicht unwichtig sein, nämlich diejenige, ob nicht der Cumulus primitivus die Genitalanlage darstellt, bei einigen Formen allein, bei anderen dagegen, wie beim Skorpion, auch noch die Bildungsstätte für das Entoderm. Morin's Angabe, dass derselbe aus einem Haufen von Mesodermzellen besteht, würde hiermit zu vereinigen sein. Ferner kommt die Beobachtung Faussek's (4) bei Phalangiden wesentlich in Betracht. »Zwischen den Zellen des unteren Blattes« (d. i des Mesoderms des Autors), schreibt er, »sondert sich vom Anfang an eine Gruppe von Zellen ab, die sich durch ihre Größe und eigenthümliches Aussehen auszeichnen. Die Absonderung dieser Zellengruppe geht sogar der Bildung des Keimstreifens voraus; noch zur Zeit, da das Ektoderm mit einer Zellenschicht das Ei bedeckt, ragt schon diese Zellengruppe als ein kleiner Haufen ins Innere des Eies hinein; dieser Haufen liegt, wie es später zu sehen ist, im hinteren Theile, obgleich nicht ganz am Ende des Bauchstreifens, und bildet somit eine lokale Ektodermverdickung, die fast zugleich mit dem Mesoderm entsteht und später die Keimzellen bildet.« Wenn diese Angabe sich bestätigt, was meiner Ansicht nach zu bezweifeln kein Anlass vorliegt, da die Beschreibung und die Abbildungen (5), besonders Fig. 10, 11, 17, 20, 21 u. a. mit den meinigen über den Skorpion in vollem Einklang stehen, so würde die obige Vermuthung, dass auch in den anderen Gruppen die Genitalzellen sehr frühe sich von den übrigen absondern, wesentlich gestützt werden. Eine Entscheidung können freilich nur neue Beobachtungen bringen.

Marburg, 17. December 1893.

Benutzte Litteratur.

1. F. M. Balfour, Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. Micr. Sc. XX. 1880.
2. Derselbe, Handbuch der vergl. Embryologie. Übers. v. Vetter. Jena 1880.
3. H. Driesch, Entwicklungsmechanische Studien. IV. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1892.
4. V. Faussek, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892. Nr. 1.
5. Derselbe, Studien über die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (Phalangiden). Arbeit. Petersb. Naturf. Gesellsch. Abth. Zoologie. Bd. XXII. 1891. (Russisch.)
6. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.

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

7. B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. 1888. Jena.
8. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. 1893. Jena.
9. Karsch, Übersicht der europäischen Skorpione. Berliner Entom. Zeitschr. Bd. XXV. 1881.
10. K. Kishinouye, On the development of the Araneina. Journ. Coll. Science Univ. of Japan. Bd. IV. 1890.
11. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. 2. Heft. Jena 1892.
12. A. Kowalewsky u. M. Schulgin, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Biol. Centralbl. Bd. VI. Nr. 17. 1886.
13. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1888.
14. E. R. Lankester, Limulus an Arachnid. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXI. 1881.
15. M. Laurie, The embryology of a scorpion. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXXI. 1890.
16. Derselbe, Some points in the development of Scorpio fulvipes. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. XXXII. 1891.
17. W. A. Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XII. 1886.
18. E. Metschnikoff, Embryologie des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.
19. J. Morin, Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1887.
20. J. Nusbaum, Beiträge zur Embryogenie und Histogenie der Isopoden. Verhandl. d. Krakauer Akad. d. Wiss. Bd. XXV, 1893; auch Biol. Centralbl. Bd. XI, Nr. 2. 1891.
21. W. Schimkewitsch, Étude sur le développement des Araignées. Arch. de Biologie. Bd. VI. 1887.
22. M. L. Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Annal. d. sciences nat. zoologie. 7e. sér. Bd. XVI. 1888.
23. J. Wagner, Zur Entwicklungsgeschichte der Milben. Furchung des Eies, Entstehung der Keimblätter und Entwicklung der Extremitäten von Ixodes. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
24. S. Watase, Studies on Cephalopods. Journal of Morphology. Vol. IV. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

am, Amnion; *dz*, *dz*[1], Dotterzellen; *ec*, Ektoderm; *en*, Entoderm; *gz*, Genitalzellen; *me*, Mesoderm; *se*, Serosa; *V*, vorn; *H*, hinten.

Die Figuren im Text sind gezeichnet bei Zeiss A, Oc. 2 (Vergr. 60), aber auf $^2/_3$ verkleinert, die Fig. 1—9 und 11 bei Zeiss C, Oc. 2 (Vergr. 130) und die übrigen bei Zeiss D, Oc. 2 (Vergr. 230).

Tafel XIX.

Fig. 1. Unreifes Ei; Keimbläschen peripher gelagert.
Fig. 2. Befruchtungsstadium.

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

Fig. 3. Zweizelliges Stadium.

Fig. 4—9. Furchungsstadien.

Fig. 10. Abpräparirte Keimscheibe.

Fig. 11. Blastoderm.

Fig. 12, 13. Bildung von Dotterzellen; Auftreten der Verdickung des Blastoderms.

Fig. 14 wie Fig. 12, 13; die ersten Genitalzellen.

Fig. 15—19. Bildung der Genitalanlage, der Keimblätter und von Dotterzellen.

Fig. 20—22. Ausbreitung des Entoderms, erstes Auftreten von Mesodermzellen.

Tafel XX.

Fig. 23—27. Mesodermbildung und Serosabildung. Fig. 23, 24 Querschnitte, Fig. 25—27 Längsschnitte durch die Keimscheibe.

Fig. 29, 30. Serosabildung.

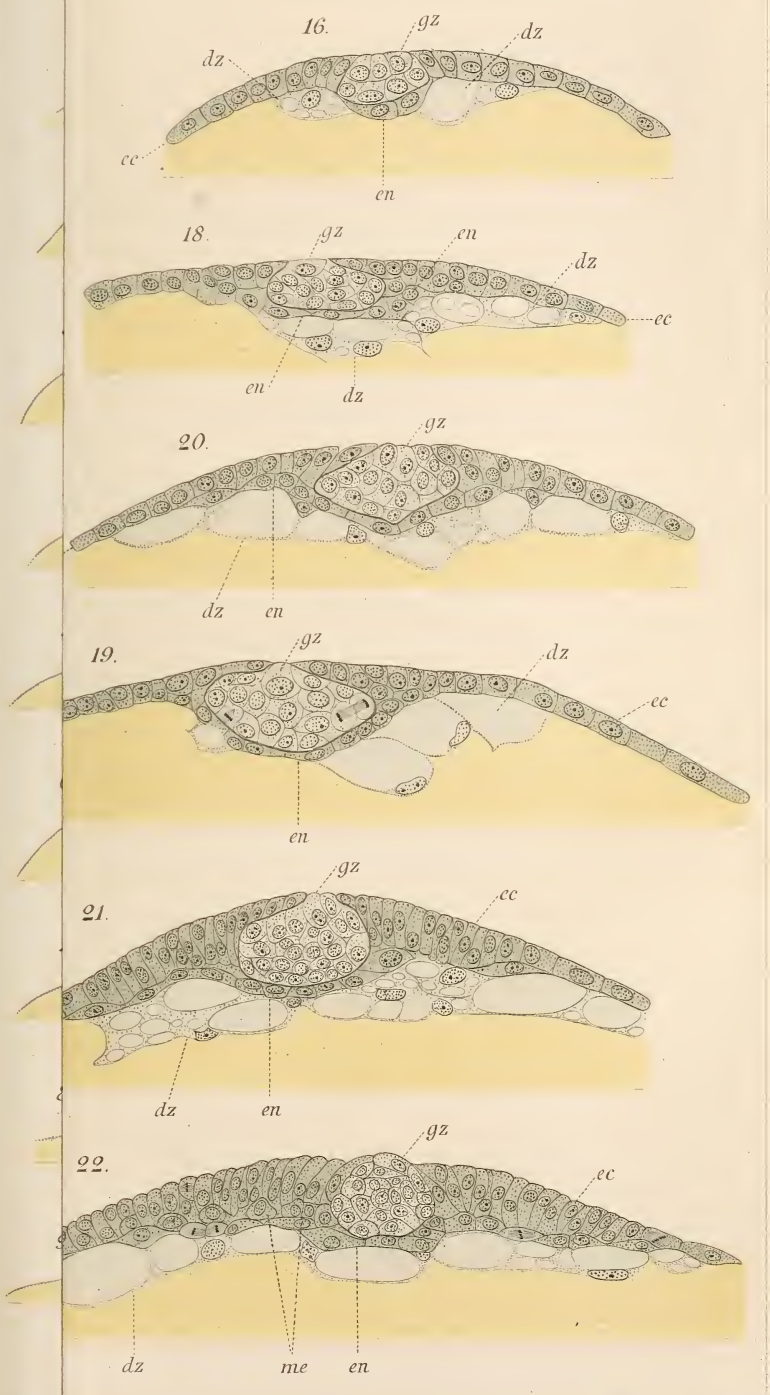
Fig. 31. Rand der Keimscheibe.

Fig. 32. Überwachsung der Genitalanlage durch das Ektoderm.

Fig. 28 und 33. Schnitte durch zwei Embryonen, welche im Begriffe sind, aus dem Follikel in die Eiröhre überzutreten.

Fig. 34—36. Amnionbildung.

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



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

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

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

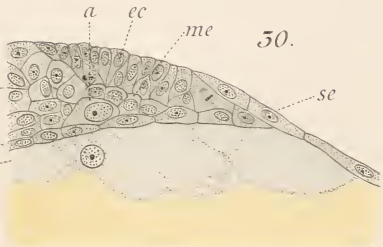
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

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

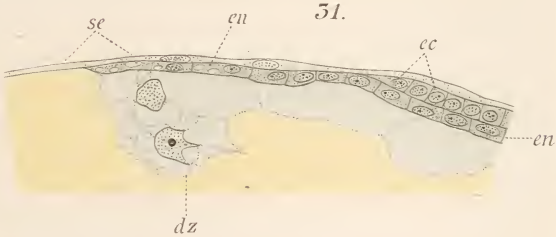
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

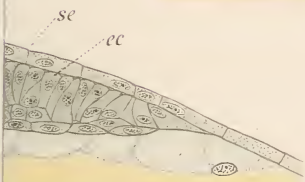
29.

30.

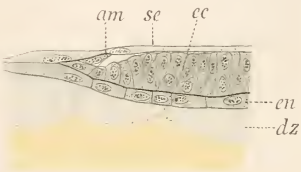


31.

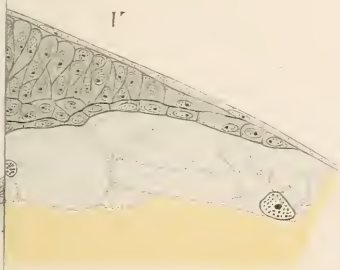




34.



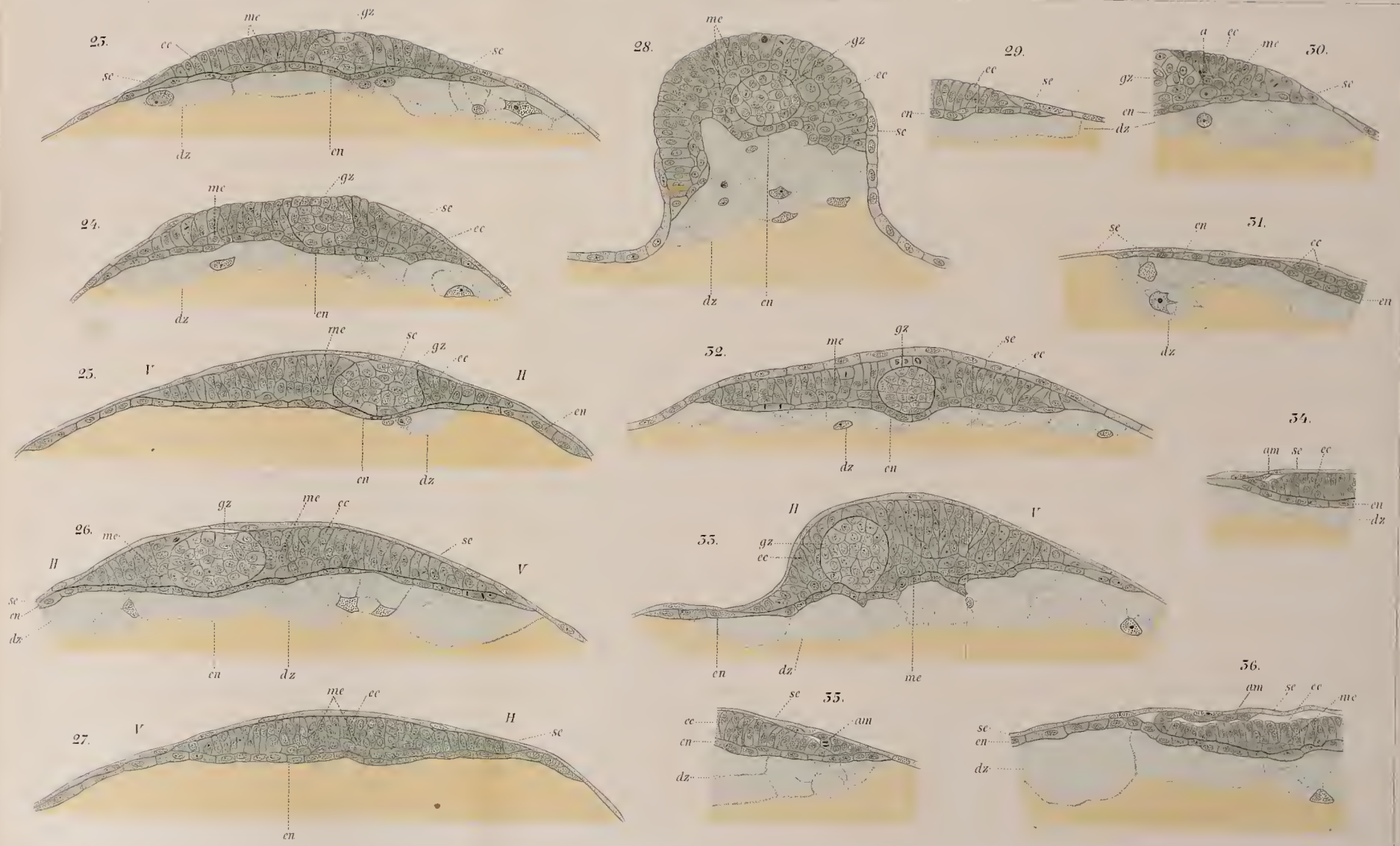
V



36.

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

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



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1893-1894

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Brauer August

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. 402-432