

# Studien zur Entwicklungsgeschichte der *Leptodora hyalina* Lillj.

Von

**Max Samter.**

(Aus dem zoologischen Institut in Berlin.)

---

Mit Tafel XI—XVI.

---

Die vorliegende Arbeit fügt ein neues Glied jenen Arbeiten hinzu, welche auf dem Wege der ontogenetischen Untersuchung Aufschlüsse für die Genealogie des Cladocerenstammes zu geben bestrebt sind. Sie reiht sich somit jenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an, welche GROBBEN (1) mit seiner bekannten *Moina*-Arbeit begann, und welche, bis in die letzten Jahre fortgesetzt, auch heute kaum als völlig abgeschlossen zu betrachten sind.

CLAUS (2) sagt in seinem Werke über das Crustaceensystem: »Ein Fortschritt ist möglich, sobald wir unsere Spekulation in den engen Grenzen des Erreichbaren von dem reichen Schatze thatsächlicher Erfahrungen leiten lassen, fern von dem Wahn, in kühnem Fluge der Ideen das Ziel erreichen zu können, dem uns nur ausdauernde Arbeit langsam und allmählich näher führen kann.«

Da nun aus dem in diese vorliegenden stammesgeschichtlichen Fragen sich vertiefenden Arbeitscyklus einige Anschauungen ohne ontogenetische Untersuchung noch der Hauptstütze entbehren, und die Kontroversen daher Kontroversen bleiben, so sei der Ausspruch von CLAUS Kommentar dieser neuen Arbeit, welche es sich im Speciellen zur Aufgabe stellt, die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Leptodora hyalina* Lillj. zu den übrigen Cladoceren Gruppen auf ontogenetischem Wege klar zu stellen.

In kurzen Andeutungen gebe ich einen Abriss von dem Wege, welchen die Forschung zu den ontogenetischen Cladocerenuntersuchungen hinleitet. Ausgangspunkt bilden die Erkenntnisse, welche

in den Arbeiten von FR. MÜLLER (3) enthalten sind, in so fern sie auf die Entomostraken zunächst das Hauptaugenmerk lenken, von denen genealogische Aufschlüsse über unsere Krebsfauna zu erlangen wären. Vor ihm sind die in großer Anlage unternommenen Versuche, das genealogische Gebäude des Crustaceenstammes aufzuführen, spielende Unternehmen, da ohne Erkenntnis der Bedeutung des Nauplius die gesicherte Basis für die Speculation fehlt, und die unzeitgemäß gestellte Aufgabe daher der Wichtigkeit einer besonderen Berücksichtigung der Entomostraken sich noch nicht zur Genüge bewusst ist. Erst mit der Erkenntnis, dass im Nauplius eine in der Entwicklung der Entomostraken sowie der Malakostraken wiederkehrende Entwicklungsform gegeben sei, nahm nach der Eliminirung der DOHRN'schen (4) Anschauung, dass die Zoëaform als Entwicklungsstufe auch auf die Entomostraken zu übertragen sei, die eigentliche Cladocerenforschung ihren Weg.

Zunächst werden auf Grund detaillirter, feinsten Untersuchungen morphologischer Art, welche theils erst vorgenommen, oder auf welche zurückgegriffen wird (5), die Argumente für die ersten begründeten Thesen gegeben, welche ihre Beweiskraft im Grunde nur aus dem die Zeit beherrschenden Darwinismus herleiten. Sofern diese Arbeiten aber bereits auf die feinsten und genauesten Detailuntersuchungen ihre Deduktionen beziehen, bringen sie für die kommende Forschung auch ohne eingehendere ontogenetische Nachprüfung im besten Sinne exakte und wohl fundirte Thesen und nehmen die allgemeine Erkenntnis, welche spätere Zeit in ontogenetischer Untersuchungsmethode wiederfindet, vorweg. Zunächst weist CLAUS (6) nach, dass das Abdomen der Daphniden und Lynceiden den Estheriden gegenüber einen vereinfachten und seiner ursprünglichen Gliedmaßenanlage verlustig gegangenen Körpertheil bedeute. Das Fehlen der Abdominalextrimitäten bei den Daphniden und Lynceiden wird als ein sekundärer Verlust erkannt, diejenigen Cladoceren, welche im Mittelleib sechs Beinpaare tragen, eben so wie *Euryceerus lamellatus* unter den Lynceiden und wie *Sida* werden gleichsam als Zwischenformen zwischen die fünf Beinpaare tragenden Daphniden und zwischen die Estheriden gestellt, zumal noch auf die geringere Krümmung der Abdominalsegmente dieser Formen hingewiesen werden kann, und somit die Estheriden mit ihren zahlreichen Beinpaaren als der am wenigsten differenzirte Typus, gleichsam als Ausgangsform der Cladocerenorganisation, gedeutet; und in der Arbeit über die genealogische Grundlage des Crustaceensystems werden von CLAUS die Cladoceren

von Jugendformen der Estheriden ausdrücklich abgeleitet. In der weiteren Ausführung dieser ersten orientirenden Deutung scheiden sich die Wege, und zwar treten CLAUS (6) und WEISMANN (7) in Kontroverse. Es handelt sich um die Stellung der einzelnen Cladoceren-gattungen zu einander. Die Extremitätenbildung des Phyllo-podenbeines wird zum Hauptargument. Nach einer monographischen Behandlung der *Leptodora hyalina* tritt WEISMANN auf der Wies-badener Naturforscher-Versammlung 1874 mit dem Satze hervor: Die Leptodorinen sind an die unterste Wurzel des Cladocerenstammes zu verweisen! Die Bildung der Schale und die Körpergliederung seien ausschlaggebende Beweismittel, und die mit der Verkürzung des Körpers abnehmende Zahl und Modifikation der Gliedmaßen bilden die Detaillirung dieser Beweise. Die CLAUS'sche Argumentik, welche zu dem entgegengesetzten Resultate kommt, geht von der Voraussetzung aus, dass das Urbild der Cladocerenextremität in einer zweiästigen Fußanlage zu suchen sei, und aus diesem Grunde alle Modifikationen dieser typischen Form erst sekundär erworben wären. Sofern die phyletische Beziehung der Cladoceren zu den Branchio-podiden zu Recht besteht, ist auch das Postulat der Zweiästigkeit für die primitive Cladocerenextremität ein unumgängliches. Und CLAUS kommt daher zu dem Ergebnis, dass die Einästigkeit der *Leptodora*-Extremität, die bereits bei allen sechs Thorakalbeinen zur Durchbildung gelangt sei, wegen ihres absoluten Mangels irgend einer Andeutung der ursprünglichen Form gegenüber der Zweiästigkeit, wie sie am Daphnidenbein, und zwar am schärfsten an der zweiten Thorakal Extremität, sich widerspiegelt, ein Hinweis auf das sekundär Modifizierte der *Leptodora* bedeute. Wegen der Gleichartigkeit der einzelnen Extremitätenpaare unter einander und wegen der Übereinstimmung derselben mit denen der Estheriden werden die Sidinen als Ausgangspunkt für die Cladoceren genommen und als vermittelnde Brücke zwischen diese und die Branchiopodiden gesetzt. Für die Leptodorinen aber ergibt sich auf Grund der bis zum äußersten Extrem durchgeführten Umgestaltung der primären zweiästigen Extremitätenform der Phyllo-poden nach CLAUS die unabweisbare Konsequenz, dass die von WEISMANN verfochtene Auffassung der *Leptodora* als einer Art Ur-Daphnide, die als Ausgangspunkt zur Ableitung des Cladocerenorganismus dienen könne, unhaltbar sei.

Ich habe die beiden vorliegenden Anschauungen in dem Kern ihrer Kontroverse gegeben, um hieran anschließend in kurzer kritischer Gegenüberstellung des Für und Wider in dieser Streitfrage die

Nothwendigkeit einer ontogenetischen Beweisführung am schärfsten zum Ausdruck zu bringen, ohne welche weder die eine noch die andere Partei direkt widerlegt werden kann. Sofern speciell bei *Leptodora* unumgänglich als primitiv zu deutende Charaktere persistiren, lässt auch die längsgestreckte Form mit gleichem Rechte, wie sie CLAUS bezüglich des langausgezogenen Abdomens als sekundäre Erscheinung deutet, auf eine ursprünglich überkommene Eigenschaft schließen. Denn, während bei den Daphniden bereits in den den Metanauplien der Branchiopodiden gleichenden Entwicklungsstadien die Verkürzung des Abdomens zum Ausdruck kommt, weist der Metanauplius der *Leptodora* ein dem Metanauplius von *Apus* äquivalentes abdominales Gebilde auf, dem nur die Extremitätenanlagen fehlen. Ein fester Stützpunkt aber dafür, dass dieser Metanauplius mit diesen Organisationsverhältnissen sich als typisch und ursprünglich deuten ließe, liegt im Vorhandensein seiner sechs Thorakalextrimitäten gegenüber dem gänzlichen Fehlen jeder Anlage für das sechste Thorakalbein bei den Daphniden. Da nun dem nur rudimentär ausgebildeten sechsten Fuß der ausgewachsenen *Leptodora* kaum eine physiologische Rolle zukommt, so wäre aus dem Vorhandensein dieses Extremitätenrudiments eine direkte Ableitung der *Leptodora* aus dem typischen Daphnidenbau ohne Weiteres kaum verständlich, jedenfalls eine so enge Beziehung, wie sie nach CLAUS zwischen der *Leptodora* und den Daphniden bestehen müsste, kaum anzunehmen, wenn sich nicht in der Ontogenie der *Leptodora* ausgesprochen Daphniden-ähnliche Charaktere finden ließen. Am besten dokumentirt die Persistenz alter Charaktere eben der von SARS (8) bei der Wintergeneration nachgewiesene Metanauplius, welcher allein der Gattung *Leptodora* zukommt, indem er als solcher bereits das Ei verlässt. Er besitzt noch den ruderförmigen Tasterantheil an der Mandibel, der in der Daphnidenentwicklung geschwunden ist, ihm fehlt hingegen in diesem Entwicklungsstadium die Schale noch gänzlich, die sich bei den Daphniden bereits entsprechend der ausgebildeten Form zeigt, und schließlich weist er noch das Naupliusauge auf, welches in der Daphnidenentwicklung gänzlich in Wegfall gekommen ist. Für die Deutung im WEISMANN'schen (7) Sinne wäre ferner auf den Ursprung des Ruderantennennervs der *Leptodora* hinzuweisen, der ausgesprochener, als es bei den Daphniden der Fall ist, fast völlig mit den Verhältnissen übereinstimmt, die sich bei der von KLUNZINGER (9) beschriebenen ägyptischen Estherie finden. Bei den Daphniden sind die Ovarien aus dem Abdomen in Folge

der Verkürzung desselben sekundär in die vorderen Körperpartien verlagert; hinsichtlich der Lage der Ovarien der *Leptodora* ist es deshalb die natürlichste Deutung, wie dieses auch CLAUS zugiebt, ein von ursprünglichen Lagerungsverhältnissen direkt überkommenes Verhalten anzunehmen. Stände nicht bei der Persistenz der erwähnten typischen Charaktere zu erwarten, eine den Daphniden ähnliche Lage in den *Leptodora*-Larven wiederzufinden, wenn *Leptodora* auf dem Umwege über die Daphniden-Organisation entstanden sei? Wenn aber die Ovariallage bei *Leptodora* eine ursprünglich vererbte ist, wie verhält es sich alsdann mit der von CLAUS angenommenen sekundären Streckung des Abdomens bei den Leptodorinen? Zieht man ferner in Erwägung, dass die Vielgestaltigkeit der Extremitätenbildung, wie sie einerseits unter den einzelnen Phyllopodengruppen, andererseits unter den verschiedenen Extremitätenpaaren ein und derselben Form zu verzeichnen ist, auf eine bedeutende Variationsfähigkeit zur Zeit der ersten Herausbildung der einzelnen Phyllopodengattungen schließen lässt, und kommt hierzu in Betracht, dass die Gestaltbildungen der Cladocerenextremitäten mit ihren Anhängen aus der zweiästigen Extremität einen komplizierteren Bildungsgang und dem zufolge eine längere Entwicklungszeit in Anspruch nehmen mussten als das Rudimentwerden des einen Astes bei der *Leptodora*-Extremität, welche auch nicht eine Spur einer jener epidodialen Cladocerenanhänge besitzt, so wird die Argumentik, auf welche die Anschauung von CLAUS sich stützt, in ihrem Werthe stark zurückgesetzt, und es erhebt sich die Frage, ob gegenüber der CLAUSschen These die von WEISMANN verfochtene nicht zu Recht besteht. Dann würden wir mit WEISMANN (10) nach der Gliederung des Körpers und der Bildung der Schale zu systematisiren haben, und die Daphniden zusammen mit den Ostracoden als zwei Endpunkte der Entwicklung, *Leptodora* aber wegen der scharfen Sonderung des Körpers in Kopf, Brust, Bauch, ihres viergliedrigen Abdomens und ihrer flachen, napfförmigen Schale als Ausgangspunkt zu betrachten haben. So stehen sich zwei Deutungen gegenüber, morphologische Vergleiche und Folgerungen haben sie ergeben, das Fehlen einer gesicherten entwicklungsgeschichtlichen Basis ist der Grund der Zweifeln der Anschauungen.

Und eng verknüpft mit dieser auf phylogenetische Specialerörterungen sich zuspitzenden Frage, drängt ein weiterer Komplex von Erwägungen, die erfolgreichen entwicklungsgeschichtlichen Cladocerenuntersuchungen (11—14) der letzten Jahre an *Leptodora* aufzunehmen.

Der Dotterreichthum des Eies giebt die Veranlassung; denn aus dotterreichen Eiern sind bekanntlich die Cladoceren ursprünglich hervorgegangen, die bisher ontogenetisch untersuchten Cladocereier sind jedoch dotterarm und speciell dieser Eigenschaft halber wegen der mit der Dotterarmuth verbundenen Durchsichtigkeit ausschließlich zur Untersuchung herangezogen worden. Es steht zu erwarten, dass die Ontogenie des dotterreichen Leptodora-Eies restirende Aufschlüsse bringen wird, da der Dotterreichthum des Leptodora-Eies trotz derselben Ernährungsweise, wie sie bei den dotterärmeren Daphnideiern durch Blutplasma stattfindet, keineswegs ohne Weiteres als erst nachträglich erworben zu kennzeichnen ist. Denn diese Art der Ernährungsweise ist nicht hervorgerufen worden durch ein allmähliches Herabgehen des Dottergehaltes, sondern umgekehrt, sie ist Veranlassung gewesen für das Zurückgehen des Dottergehaltes der ursprünglich dotterreichen Cladocereier. Bei Leptodora kann daher der Dotterreichthum, wie jene anderen angeführten Charaktere, trotz der neu auftretenden Ernährungsform des Eies persistent geblieben sein. Giebt die ontogenetische Untersuchung hierfür einen Beleg, so schafft sie für Leptodora nicht allein eine andere Auffassung und eine andere Stellung im System, sondern löst zugleich in weiterem Sinne für die Art der Cladocerenentwicklung wichtige, noch offene Fragen.

Wie hat sich bei den Cladoceren ursprünglich der Mitteldarm gebildet, und welche Rolle hat der Nahrungsdotter hierbei gespielt? Entspricht die Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschluss kommt, der späteren Ösophaguseinstülpung, wie dieses GROBBEN (1) für *Moina* behauptet, oder liegt er in der Gegend des späteren Afters?

Ist der Gastrulationsprocess von GROBBEN für *Moina* irrthümlich angenommen, so dass bisher kein Beispiel für typische Gastrulation trotz des Dotterverlustes der betreffenden Eier bekannt ist?

Giebt es bereits in der Blastosphaera die von GROBBEN für *Moina* angenommene Sonderung in drei differente Keimblätter, oder sind die Funde, welche SAMASSA (11) an *Daphnia hyalina* und *Daphnella brachyura* gemacht, typisch für die gesammte Cladocerenentwicklung? Wann und in welcher Weise bildet sich die Genitalanlage?

Ein Hinweis auf die Divergenzen und Unklarheiten, welche die neueren Untersuchungen für die Cladocerenentwicklung enthalten, möge die Basis erweitern, auf welche die vorliegende Arbeit ihre Begründung baut. Im Anschluss an die Ergebnisse der eigenen Unter-

suchung wird es im Speciellen Aufgabe der Arbeit selbst sein, jene Differenzen eingehend zu beleuchten.

An dieser Stelle ist es mir Bedürfnis, dem Herrn Geheimrath Prof. Dr. FRANZ EILHARD SCHULZE meinen Dank auszusprechen für das mir gezeigte Interesse und die liebenswürdige Überweisung der nöthigen Litteratur, eben so dem Herrn Dr. RICHARD HEYMONS, sowie dem Herrn Prof. LUDWIG PLATE für die Rathschläge, mit denen sie meine Untersuchungen unterstützt haben.

*Leptodora* ist bekannt geworden durch W. FOCKE (15), welcher sie 1844 im Bremer Stadtgraben entdeckte und 1846 als *Polyphemus Kindtii* beschrieb. Nachdem 15 Jahre später der Schwede LILLJEBORG (16) in schwedischen Seen dasselbe Thier wiederfand, das auf der Bremer Naturforscher-Versammlung bei seinem ersten Vorweisen wegen seines von allen bisher bekannten Cladoceren abweichenden Körperbaues und wegen seiner besonders schön ausgebildeten hyalinen Beschaffenheit berechtigte Aufmerksamkeit erweckt hatte, wurde es 1860 zum ersten Male unter der Bezeichnung *Leptodora hyalina* in die Wissenschaft eingeführt. Durch die Untersuchungen von P. E. MÜLLER (17), welcher die *Leptodora* auch im Genfer- und Bodensee fand und die ersten Angaben über einige Entwicklungsstadien der Sommerbrut machte, und durch die Beschreibung von N. WAGNER (18), welcher ohne Kenntniss des LILLJEBORG'schen Fundes sie als *Hyalosoma Dux* aus einem See bei Kasan beschrieb, war, nachdem WEISMANN (10) im Anschluss an seine monographische Bearbeitung dieser Form 1874 ihr Vorkommen auch im Lago maggiore nachgewiesen hatte, der Beweis für eine allgemeine Verbreitung der *Leptodora* gegeben, und sie war aus dem Niveau einer aberranten Lokalform zu allgemeiner Bedeutung erhoben.

Es ist heut bekannt, dass ihr Auftreten nur an größere Seen, die einen steten Wasserwechsel haben, geknüpft ist. In der Umgegend von Berlin wurde sie 1876 zum ersten Male von dem Gymnasiallehrer Dr. SCHOEDLER (19) gefunden. Entwicklungsgeschichtlich ist *Leptodora* außer von P. E. MÜLLER noch von G. O. SARS (8) behandelt, welcher 1873 an den letzten Entwicklungsstadien der Wintereier eine Metamorphose für *Leptodora* nachwies; 1895 gelang es mir (20), unsere Kenntnisse von der Metamorphose durch den Nachweis zu erweitern, dass bei der Frühlingsgeneration, welche sich aus befruchteten Eiern entwickelt, sich auch die Lage und Form der Schale während des Larvenlebens verändert, so dass sie erst beim ausgebildeten Thiere der Frühlingsgeneration die gleiche Lage und Form erhält, wie bei

der Sommergeneration. Schließlich sei noch erwähnt, dass WEISMANN (21) 1876 die für den ganzen Cladocerenstamm gültige Art der Eibildung zuerst bei der *Leptodora* nachgewiesen hat.

Bei der vorliegenden Arbeit ergab die technische Behandlung derartige Schwierigkeiten, dass durch sie mehr als die Hälfte der Arbeitszeit in Anspruch genommen war, und ich mich daher veranlasst sehe, die bisher gefundenen Resultate, welche den weitaus größten Theil der Entwicklung umschließen, als speciell beschreibenden Theil gesondert zur Publikation gelangen zu lassen, an welchen anschließend ich später die letzten Entwicklungsstadien und die allgemeinen Ergebnisse und Schlüsse im allgemeinen Theil zusammenzufassen beabsichtige.

Da die gefangenen Thiere im Aquarium sich nur einige Tage lebend erhalten ließen, zumal in den Wasserbehältern immer ein gut Theil auf dem Transport oder beim Fang zu Grunde gegangener Individuen sich befanden, das Herausnehmen derselben aber, oder das Übertragen der noch Lebenden in reines Wasser für deren Lebensdauer selbstredend Nachteile brachte, so war im Vergleich zu der Mühe des Transportes die Zahl der gut zu konservirenden Eier eine zu geringe und es musste dem zufolge die Konservirung des Materials an der Fundstelle selbst, am Wannsee bei Berlin, vorgenommen werden. Für die Konservirung bildet der Wasserreichtum des Eies und die geringe Durchlässigkeit der Eischale besondere Schwierigkeiten. Die Anwendung alkoholischer Reagentien ruft Schrumpfungen und Deformationen hervor, rein wässrige Fixirungsmittel schließen wegen der Undurchlässigkeit der Schale brauchbare und gute Konservirungen aus. Heiße Reagentien sind unbrauchbar. Je nach der Zahl der Eier konnten nur zwei, höchstens vier Thiere gleichzeitig technisch behandelt werden. Da der Fixirungs- und Erhärtungsprocess, sowie die folgende technische Behandlung sehr langwierig war, so ergibt sich schon hieraus das Zeitraubende der technischen Vorarbeiten.

Es wurden je zwei oder drei Thiere mit einer auf ungefähr 30° erwärmten Sublimatlösung, welche 5—10%igen Alkohol enthielt, überschüttet, und die schnell vermittels Pipette aus dem Brutraum ausgespülten Eier möglichst mehrmals punktirt und unmittelbar nach der Punktation in eine alkoholische Sublimatlösung von 15—20% bei gleichem Wärmegrade gebracht. In kurzen Zeitintervallen von höchstens 10 Minuten wurde die warme alkoholische Sublimatlösung um etwa 10% ihres Alkoholgehaltes erhöht, so dass 50—60 Minuten

nach der ersten Abtödtung das punktirte Ei in einer 50%igen alkoholischen Sublimatlösung sich befand. Aus dieser wurde dann das Ei in reinen 50%igen Alkohol übertragen und durch gleichmäßiges Erhöhen des Alkoholgehaltes um 10% allmählich in absoluten Alkohol übergeführt.

Für die weitere Behandlung nach der Erhärtung des Eies war der Dyalysator von unersetzlichem Werthe. Mit seiner Hilfe wurden die Eier in Benzol aufgeheilt. Zum Zweck der Einbettung brachte ich die Eier zunächst in Paraffin von 30° Schmelzpunkt, da durch höhere Wärmegrade die feineren histologischen Verhältnisse stark beeinträchtigt werden, und dann erst nach der Durchtränkung in Paraffin von 30° in solches von 63° Schmelzpunkt, und zwar in dem Augenblick der Erstarrung desselben. Orientirt habe ich die Eier vor der Einbettung auf die von mir in der Zeitschrift für wiss. Mikroskopie Bd. XIII angegebene Weise dadurch, dass ich sie unter Alkohol auf ein rechtwinkelig zugeschnittenes Stück der Eihaut eines Hühnereies aufklebte und dieses Plättchen mitsammt dem darauf orientirten Ei zur Einbettung brachte.

### I. Das ungefurchte Ei.

Das in den Brutraum frisch abgelegte Ei besitzt völlige Kugelform und erscheint im Leben wie ein farbloser durchsichtiger Glaskörper. Bei erster Betrachtung zeigt das von unten her einfallende Licht im Innern des lebenden Eies eine große Zahl großblasiger Gebilde, welche das ganze Ei ausfüllen, und welche nach erfolgter Fixirung sich als dichtgehäufte, auffallend große, das gesammte Einnere lückenlos ausfüllende Dotterkugeln darstellen. Dieser Dotter ist größer als er sonst bei Entomotrakeneiern zu sein pflegt. Ohne Reagentien ist am lebenden Ei außer ihm nichts scharf erkennbar. Die Größe des frisch in den Brutraum übergetretenen Eies bewegt sich im Durchschnitt zwischen 0,204—0,255 mm. Vergleicht man diese Größe mit der Größe anderer Cladocerenier, so muss es auffallen, dass im Vergleich zur Größe des Thieres die Eier besonders klein sind. An sich wäre dieser Umstand nicht auffallend, wenn nicht ein Vergleich der Eigröße zur Thiergröße anderer Cladoceren die Thatsache nahe brächte, dass ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen Eigröße und Thiergröße bei den betreffenden Cladoceren bestünde. Nur zum Belege dieser Thatsache, ohne mich weiter in die daraus entspringenden Fragen einzulassen, gebe ich nach den Angaben der betreffenden Autoren die Größenwerthe der bisher ge-

messenen Cladocereneier und füge hierzu die ungefähren Größenverhältnisse der von mir gemessenen Thiere selbst. Ich drücke die Größe der betreffenden Thiere, zumal eine ganz exakte Volumenbestimmung unmöglich ist, nur durch ihr Längsmaß aus, da sie in ihrem Dickenvolumen alle ungefähr zwischen  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  mm differiren, so dass hauptsächlich die Länge des Thieres das Ausschlaggebende für die Größe des Thieres ist. Die erste Spalte der Tabelle enthält die den betreffenden Arbeiten entnommenen genauen Größenangaben der Eier, die zweite Spalte giebt bei längsovalen Eiern die abgerundete und auf eine Hauptachse gebrachte Durchmessergröße, und Spalte 3 die Größe des betreffenden Thieres selbst.

Moina rectirostris . . . . .	(GROBEN) 0,095—0,112 mm	0,10 mm	1 mm
Moina paradoxa . . . . .	(WEISMANN) 0,12—0,15 mm	0,13 mm	1 mm
Leptodora hyalina . . . . .	(SAMTER) 0,204—0,255 mm	0,23 mm	5 mm
Daphnia pulex . . . . .	(WEISMANN) 0,19 auf 0,25 mm	0,22 mm	1 $\frac{1}{2}$ mm
Ceriodaphnia quadrangulata	(SAMTER) 0,09 auf 0,15 mm	0,12 mm	1 mm
Ceriodaphnia reticulata . .	(SAMTER) 0,11 auf 0,26 mm	0,19 mm	1 mm
Bosmina longirostris . . .	(SAMTER) 0,07 auf 0,10 mm	0,085 mm	$\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ mm
Ceriodaphnia mucronata .	(WEISMANN) 0,16 auf 0,12 mm	0,14 mm	1 mm
Daphnella brachyura . . .	(SAMASSA) 0,18 auf 0,24 mm	0,21 mm	1 mm
	(WEISMANN) 0,17 auf 0,30 mm	0,24 mm	
Sida crystallina . . . . . an verschiedenen Fund- stellen	(WEISMANN) 0,20 auf 0,35 mm 0,22 > 0,38 mm 0,25 > 0,45 mm	0,30 mm	2 mm
Simocephalus vetulus . . .	(WEISMANN) 0,18 auf 0,22 mm	0,20 mm	2 mm
Camptocercus macrurus . .	(WEISMANN) 0,12 auf 0,17 mm	0,14 mm	1 mm
Polyphemus oculus . . . . .	(WEISMANN) 0,08 mm	0,08 mm	$\frac{3}{4}$ mm

Ein Vergleich der Thier- und Eigröße der in der Tabelle aufgeführten Formen ergibt den Beleg für die Thatsache, dass das Leptodora-Ei im Verhältnis zur Körpergröße des Mutterthieres auffallend klein ist. Da bei allen Cladoceren die Embryonen der Sommerbruten in gleicher Ausbildung den Mutterorganismus verlassen, so

wächst die Ernährungsfähigkeit des Mutterthieres, mag es sich um die Versorgung des Eies oder der sich bildenden Embryonen handeln, proportional ihrer Körpergröße. Da bei *Leptodora* diese Proportionalität im Gegensatz zu den in der Tabelle aufgeführten übrigen Cladoceren in der Größe ihrer Eier nicht zum Ausdruck kommt, so muss der Verbrauch der Leistungsfähigkeit nach einer anderen Seite hin gerichtet sein.

So weit nun unsere Kenntnisse von den physiologischen Vorgängen bei der Bildung von Nachkommen reichen, und wie dieses auch WEISMANN bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die Bildung der Sommereier bei den Daphniden angenommen hat, geht die Bildung von Sommereiern bei günstiger Ernährung den ganzen Sommer ohne Unterbrechung vor sich, so dass nach Ablage der einen Brut wiederum eine neue Serie von Eiern für den Übertritt in den Brutraum sich vorbereitet. Bei *Leptodora* habe ich in den Sommermonaten verhältnismäßig wenig Thiere gefunden, die keine Embryonen im Brutraum hatten, und deren Ovarialeier dennoch erst in den ersten Perioden ihrer Entstehung sich befanden. Der Mutterorganismus bildet daher bereits neue Eier zu einer Zeit, in welcher er die Aufzucht seiner Embryonen besorgt.

Berücksichtigen wir, bevor wir zu den ersten aus dieser Tatsache hervorgehenden Erwägungen kommen, die Zahl der bei *Leptodora* gleichzeitig zur Bildung gelangenden Eier, so stoßen wir auf keine ausnahmsweise hohen Zahlen. Die Maximalzahl der von Cladoceren überhaupt gleichzeitig gebildeten Eier, die ungefähr 20 beträgt, wird auch von *Leptodora* nur in ganz extremen Fällen und dann natürlich nur um ein Geringes überschritten. Nie bildet sich eine doppelt hohe Zahl von Eiern, deren Ausbildung schon in Anbetracht der Raumverhältnisse des Brutbehälters, zumal er kleiner ist als bei den übrigen Cladocerenfamilien, nicht möglich wäre. Nachdem somit erwiesen ist, dass die Nährzufuhr des Mutterthieres nicht für eine gleichzeitig sich entwickelnde doppelte Embryonenzahl in Anspruch genommen wird, so wäre es möglich, dass bei *Leptodora* die Ausbildung der für die Cladoceren als normal geltenden Eigröße in die Embryonalentwicklung verlegt wird und auf Kosten des Blutplasmas des Mutterthieres vor sich ginge, ohne eine Verschiebung in der Entwicklungsdauer der Eier auf der einen oder der Embryonen auf der anderen Seite herbeizuführen.

Eine kurze Erwägung und der Vergleich der Größenverhältnisse zwischen den Wintereiern von *Leptodora* und denen von anderen

Cladoceren verwirft diese Möglichkeit, setzt wenigstens ihre Bedeutung für die Ergänzung der fehlenden Eigröße stark herab. Zunächst muss es auffallen, dass der Dotterreichthum des *Leptodora*-Eies gegenüber den weit dotterärmeren Cladocereneiern sich nicht in einer entsprechenden Eigröße geltend macht. Da sich aber bei allen Cladoceren alle Sommereier auf gleiche Art aus vier Keimzellen bilden, ob sie mehr oder weniger oder überhaupt keine Dotterelemente in ihrem Inneren abscheiden, — auf *Daphnella*, welche eine Ausnahmestellung in Bezug auf die Bildung ihrer Sommereier einnimmt, komme ich später zu sprechen — so würde jede Erklärung für das Überwiegen von Protoplasma bei den einen, von Deutoplasma bei den anderen Eiern, ermangeln, wollte man nicht in dem Deutoplasma eine Konzentration der aus den drei Nährzellen bestehenden Nährsubstanz sehen. Dem zufolge müsste bei gleicher Zahl der Eier und gleicher Ernährungsweise das Volumen der in gleicher Zeit gebildeten nährdotterreichen Eier kleiner sein als das Volumen dotterarmer, weil das Material, welches für das Deutoplasma verbraucht wird, im Deutoplasma in konzentrierter Form erscheint. Den besten Beleg für die Konzentration des Nährmaterials als Deutoplasma giebt ein Vergleich der Sommer- und Wintereier von *Moina paradoxa*. Das aus nur einer Eikammer gebildete dotterarme Sommerei von *Moina* misst im Durchschnitt 0,13 mm, das dotterreiche Winterei, welches aus 11 Eikammern entsteht, müsste demnach 1,43 mm ohne die in der Bildung von Deutoplasma liegende Konzentration messen; da es nur 0,29 mm misst, ist die Konzentration im Deutoplasma bewiesen. Bei *Leptodora* geht das besondere Kapacitätsvermögen aus dem Umstande hervor, dass aus nur zwei Nährkammern im Winterei das Material für die Bildung des hochentwickelten *Metanauplius* genommen wird, und diese konzentrierte Nährmasse einem Eivolumen entspricht, das in Anbetracht des Abhängigkeitsverhältnisses, wie es bei anderen Cladoceren zwischen den dotterarmen Sommereiern und der Größe der entsprechenden Thiere zum Ausdruck kommt, der Eigröße der Sommereier dieser Cladoceren entsprechen würde.

Diese Kompressionsfähigkeit aber, ohne welche bei gleicher Bildungsart der Eier das Auftreten des Deutoplasmas unverständlich bliebe, ist es, welche das *Leptodora*-Ei kleiner erscheinen lässt, als es ohne diese Kompression wäre. Ohne Weiteres zeigt schon die Kleinheit des *Leptodora*-Eies, dass mit dem Dottergehalt, welcher es vor allen anderen Cladocereneiern auszeichnet, nicht eine besonders reiche Ausstattung des Eies erzielt werden soll, in so fern im gün-

stigen Falle bei Aufhebung der Kompression das *Leptodora*-Ei die gleiche Größe erlangen würde, als sie die dotterarmen Cladocereneier entsprechend der Körpergröße ihrer Mutterthiere besitzen.

Das Vorhandensein des Dotterreichthums der *Leptodora*-Eier spricht in Folge dessen nothgedrungen für das Bedürfnis einer Volumenverkleinerung der Ovarialeier. Der Dotterreichthum ist demnach hier nichts Ursprüngliches, sondern durch nachträglich eingetretene Änderungen in den Raumverhältnissen der Ovarien hervorgerufen worden.

Ein Vergleich der in der Tabelle aufgeführten Eigrößen und der entsprechenden Thiergrößen giebt die nicht zu übersehende Thatsache, dass mit der Größenzunahme des Thieres eine Größenzunahme des zugehörigen Eies Hand in Hand geht. Die kleinsten Arten produziren die kleinsten, die größten Arten die größten Eier, und zwar scheint, was beachtenswerth ist, einer Thiergröße von 1 mm ein Minimalmaß von ungefähr 0,10 mm Eidurchmesser zu entsprechen. Nur *Daphnella* und *Leptodora* bilden eine Ausnahme, *Daphnella* zeigt einen zu hohen, *Leptodora* einen zu niederen Werth. Bei *Daphnella* löst sich der scheinbare Widerspruch, sobald erwogen wird, dass das Sommerei von *Daphnella* nicht aus vier Keimzellen, sondern nach den WEISMANN'schen Untersuchungen aus der doppelten Zahl, also aus acht Keimzellen sich bildet. So erhält *Daphnella* auf Grund des doppelten Materialverbrauches das doppelte Eivolumen. Nun produciren die meisten Cladoceren bei günstiger Ernährung 12—20 Sommereier, *Daphnella* jedoch gleichzeitig nur drei. Dieser Umstand legt die Vermuthung nahe, dass bei allen Cladoceren entsprechend der betreffenden Thiergröße in gleichen Zeitintervallen die für die Bildung der Sommereier aufgewandte Nährfähigkeit entsprechend groß ist. Jedenfalls zeigt ein Vergleich der in der Tabelle enthaltenen Zahlenwerthe, dass die Größe des mütterlichen Organismus für die Größe seines Eies in so fern bestimmend ist, als das Ei vor Übertritt in den Brutraum eine Minimalgröße erlangt haben muss, welche durch nachträgliche Ernährung vermittels Blutplasmas nicht ersetzt werden kann.

Ist diese Ansicht aber richtig, muss in der That das Sommerei der Cladoceren entsprechend der Größe des Mutterthieres ein bestimmtes Minimalvolumen besitzen, so ist dieses noch ein weiterer Grund, in dem Sommerei der *Leptodora* ein durch Kompression nur scheinbar verkleinertes Ei zu sehen. Der Process der Kompression des Dottermaterials in der Eizelle wird sich direkt dadurch verfolgen lassen,

dass trotz des Beginns der Dotterabscheidung in der Eizelle, also trotz des beginnenden Zerfalles der drei Nährzellen, diese dennoch für einige Zeit auf ihrer gleichen Größe bleiben, eventuell sogar an Volumen noch zunehmen, so dass daraus erwiesen wäre, dass die Ernährung von Seiten des Mutterthieres trotz des Beginnes der Eibildung ununterbrochen fortbesteht. In doppelter Beziehung habe ich die Kompression nachweisen können. Durch Größenvergleiche der Ovarialeier und der in den Brutraum entleerten Eier zeigt sich, dass nach Übertritt in den Brutraum die Kompression noch um ein Geringes zunimmt. Das Maximalmaß der im Brutraum befindlichen Eier beträgt 0,25 mm. Von so geringem Eidurchmesser finden sich ausgebildete Eier im Ovarium höchst selten, im Ovarium schwankt der Durchmesser der Ovarialeier zwischen 0,28 mm und 0,33 mm. Einen Durchmesser von 0,48 mm, wie ihn WEISMANN für die Ovarialeier der Sommerbruten angiebt, habe ich nie gefunden und glaube daher, dass hier ein Irrthum vorliegt. Das in den Brutraum ausgestoßene Ei zeigt somit eine durch Zahlen zu belegende, noch weiter durchgeführte Kompression, welche in diesem Maße durch die Verhältnisse des Brutraumes herbeigeführt ist. Punktirt man nun ein frisch entleertes Ei, so zeigt sich am besten, unter welchem hohem Drucke dasselbe steht. Bei gut 50 % aller Eier schießt bei der Punktation der zusammengepresste Dotter in momentanem Impuls aus dem Einnern hervor. Dem zufolge findet sich der Nährdotter, welcher den wesentlichsten Bestandtheil des Eies bildet, auch niemals in lockerem Zusammenhange, wie bei den bisher untersuchten Cladoceren-eiern oder in Gestalt vereinzelter Fetttropfen, sondern dicht gedrängt, eine Dotterkugel fest auf die andere gefügt, ist er komprimirt in das Ei als eine feste Masse eingelagert.

Von der ernährungsphysiologischen Seite betrachtet, spielt diese Kompression eine große Rolle. Allseitig drängt der Nährdotter gegen die im Inneren des Eies liegende Hauptmasse des Bildungsdotters an, so dass die angrenzenden Dotterkugeln sich mit ihren rundlichen Flächen in die Oberfläche des Bildungsdotters hineindrängen und auf diese Weise die Energie der Nahrungsaufnahme vermehren müssen. Ob die Lage der Hauptmasse des Bildungsdotters eine Folge der Druckwirkung der Nährmassen ist, will ich hier nicht erörtern. Die einzelnen Dotterkugeln haben wohl gleichen qualitativen Werth, die völlige Schwärzung derselben durch Osmiumsäure beweist ihren Fettgehalt, die starke Aufnahmefähigkeit von Farbstoffen ihren Eiweißgehalt.

Die Hauptmasse des Bildungsdotters selbst liegt mitten im Ei, rings von den Nährballen umschlossen und in ihr central gelegen der erste Furchungskern (Fig. 1). Von allen Seiten ist der Bildungsdotter durch die herandrängenden Dotterkugeln eingebuchtet, und sein Aussehen gewinnt auf diese Weise die Gestalt einer amöboiden Zelle. Allseitig gehen von dieser Hauptmasse des Bildungsdotters dickere oder feinere Ausläufer aus, welche mehr oder weniger weit sich durch den Dotter hindurchziehen und zum Theil bis zur Eiperipherie hinauflaufen. An der Berührungsstelle mit der peripheren Plasmahaut ziehen sie sich zu einem breiten Plasmabündel aus einander, so dass am gefärbten Ei kreisrunde Scheiben einer granulirten Plasmamasse an der Oberfläche erscheinen. Schnittfigur 63 zeigt diese an der Peripherie sich erweiternden Plasmazüge. Da von diesen pseudopodienartigen Hauptplasmastraßen feinere Verzweigungen abgehen, so zieht ein ganzes Fachwerk feinsten Plasmazüge durch das Ei, in welchem die Dotterkugeln eingebettet liegen.

WEISMANN (22), welcher in seinen Untersuchungen über das Zahlenverhältnis der Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern die ersten Entwicklungsstadien der *Leptodora*-Eier wiedergibt, zeichnet in seinen Totalbildern statt des ruhenden Kernes eine ungefärbte lichte Stelle. Auch mir gelang es trotz anderer Fixirungs- und Färbemethode niemals, an diesem ungefurchten Ei sowie in den folgenden beiden ersten Furchungsstadien eine intensive Kernfärbung zu erhalten, so dass ich annehmen möchte, dass wir auch hier ein Beispiel von den bekannten von HENKING beschriebenen, unfärbbaren Kernen vor uns haben. Hierzu kommt noch, dass die Vertheilung des Protoplasmas in dieser Hauptmasse des Bildungsdotters eine ungleiche ist, und zwar nach der Oberfläche hin an Dichte zunimmt. Möglichenfalls kommen in dieser Vertheilung des Protoplasmas die Prozesse der Assimilirung zum Ausdruck. In späteren Theilungsstadien schwindet das Auffällige in der Plasmavertheilung innerhalb der einzelnen Zellen gänzlich.

Außer dieser bisher berücksichtigten Hauptmasse des Protoplasmas breitet sich über die Peripherie ein feiner plasmatischer Überzug, das WEISMANN'sche Keimhautblastem. In dieses Keimhautblastem münden die Ausläufer des Innenplasmas. Alle protoplasmatischen Wachsthumsercheinungen spielen sich ausschließlich in der Hauptmasse des Innenplasmas selbst ab, dem Keimhautblastem kommt daher allein die Aufgabe des Gasaustausches zu.

Die Lage des Innenplasmas ist eine excentrische, so dass nach

der Lage desselben das Ei sich in eine animale und eine vegetative Eihälfte zerlegen lässt. Die Excentricität ist in der Mehrzahl der Fälle gleich, meist nur gering, nur vereinzelt erreicht sie einen auffallend hohen Grad. In der Regel wird man, wie dieses die schematische Fig. 1a wiedergibt, durch das Ei eine äquatoriale Ebene in der Weise legen können, dass die eine Eihälfte, die vegetative, gänzlich frei ist vom Innenplasma, in der anderen aber, der animalen, in größerem oder geringerem senkrechten Abstände vom Mittelpunkt dieser Äquatorebene das Innenplasma zu liegen kommt. In dem geringsten Grade der Excentricität berührt das Innenplasma die Äquatorebene oder geht in den extremsten Fällen noch um ein Geringes über dieselbe in die vegetative Eihälfte hinaus; in ihrem höchsten Grade liegt das Innenplasma in gleichem Abstände von dem Mittelpunkte der Äquatorebene und der Eiperipherie. Noch deutlicher wird die Excentricität der Lage des Innenplasmas dadurch, dass es nach der animalen Eihälfte eine größere Zahl stärkerer Plasmafortsätze entsendet.

Nach den WEISMANN'schen Untersuchungen bildet das Keimbläschen sich bereits im Ovarium zur Richtungsspindel um, und unmittelbar nach der Entleerung des Eies in den Brutraum wird die Richtungsspindel an der Oberfläche des Eies im Rindenplasma sichtbar. Das Richtungskörperchen, welches wie bei allen parthenogenetisch sich entwickelnden Entomotrakeneiern nicht über die Oberfläche des Eies hinaustritt, ist nur kurze Zeit in der Rinde des ungefurchten Eies anzutreffen. Für die Orientirung des ersten Furchungskernes zur Richtungsspindel bietet dieser Umstand große Schwierigkeiten. Es ist aus diesem Grunde auch nicht gelungen den Richtungskörper mit Bestimmtheit nachzuweisen, ich glaube jedoch annehmen zu sollen, dass die breite Plasmastraße in Fig. 1 und Fig. 63, welche sich konstant bei ungefurchten Eiern und noch zu Beginn der ersten Furchung und dann in schräger Stellung zu dem sich längs ausziehenden Innenplasma wiederfindet, auf die ursprüngliche Lage des Richtungskörpers hinweist. Um so mehr werde ich in dieser Ansicht bestärkt, als nach der WEISMANN'schen Untersuchung die Richtungsspindel schräg zur Eioberfläche steht, und dem zufolge auch wahrscheinlich das die Richtungsspindel bildende Keimbläschen nicht auf dem kürzesten Wege, das heißt im Eiradius, zur Eioberfläche emporgestiegen ist. Da durch die Excentricität des ersten Furchungskernes die Lage der Äquatorebene annähernd bestimmt ist, und die Neigung, in welcher dieselbe durch das Eicentrum gelegt werden muss,

nur nach einer Seite hin, und zwar nur um einen sehr kleinen Winkel schwankt, so habe ich die Lage des Richtungskörpers nicht genauer zu bestimmen versucht, zumal mir ausreichend ungefärbtes Material nicht zu Gebote stand, und die Aussichtslosigkeit so gut wie auf der Hand lag, da das ungefärbte Innenplasma durch die Dotterkugeln nicht zu erkennen ist, an gefärbten Eiern aber die Plasmastrahlung des Innenplasmas ein sicheres Unterscheiden ungemein erschwert.

### Zweizelliges Stadium.

Für das zweizellige Stadium bieten die beobachteten Eier verschiedene Bilder, welche ihre Entstehung der verschiedenen stark ausgebildeten Excentricität der ersten Furchungszelle verdanken. Übergänge zur ersten Theilung, wie sie mir in verschiedener Gestalt zu Gesicht kamen, zeigen unschwer das Typische. Im Allgemeinen weichen die beiden ersten Furchungszellen fast parallel zur Äquatorebene aus einander (Fig. 2). In der Regel wird sich daher noch die animale mit den beiden Theilprodukten von der vegetativen Eihälfte sondern lassen. Ist die Excentricität des ersten Furchungskernes eine sehr starke, so ist die erste Theilung schräg zur Äquatorebene erfolgt, so dass die Verbindungslinie der Mitten beider Theilprodukte unter einem spitzen Winkel die Äquatorebene schneidet. Dieser Winkel kann dann  $30^\circ$  erreichen. In der Mehrzahl der Fälle aber wird in Folge der geringeren Excentricität der Neigungswinkel beträchtlich spitzer sein, ungefähr  $10^\circ$  nicht übersteigen, so dass die beiden ersten Theilprodukte am rotirenden Ei scheinbar in der Mitte desselben zu liegen kommen. So hängt von der Excentricität der ersten Furchungszelle die erste Theilungsrichtung ab, und zwar sehe ich mich veranlasst, ein Variiren der Theilungsrichtung anzunehmen, weil in den folgenden Theilungsstadien das Bestreben, zu variiren, deutlich zu Tage tritt. Dass es aber eine Parallelstellung zur Äquatorialebene ist und keine Senkrechtstellung, welche durch die erste Theilung annähernd erzielt wird, geht aus dem Umstande hervor, dass in einigen Fällen im viertheiligen Stadium die Theilprodukte mit dem größeren Theil ihrer Plasmamasse in die animale Eihälfte zu liegen kommen. In Bezug auf das Variiren aber in der Lage der ersten Furchungszelle und der ersten Theilungsrichtung sehe ich, in so fern konstant wiederkehrende Verhältnisse noch nicht vorhanden sind, in dem Dotterreichthum des Eies den Grund für dieses Variiren und möchte deshalb den Dotterreichthum des *Leptodora*-Eies auch aus diesem Grunde als eine

sekundäre Erwerbung betrachten. Das Unfertige in Bezug auf eine bestimmte Theilungsform schwindet erst dann, wenn durch die fortgesetzten Theilungen eine annähernd gleiche Vertheilung der Furchungszellen in dem Ei erreicht ist.

#### Vierzelliges Stadium.

Nachdem die beiden ersten Furchungszellen ungefähr so weit aus einander gerückt sind, dass sie in dem zweiten und vierten Fünftel des in fünf gleiche Theile getheilten Eidurchmessers zu liegen kommen, schicken sich beide gleichzeitig wiederum zu einer neuen Theilung an. Vor der zweiten Theilung wachsen also die Theilprodukte der ersten Theilung annähernd zu der Größe der ersten Mutterzelle heran. Verbindet man nach erfolgter zweiter Theilung dann die aus einander weichenden Theilprodukte, so erhält man für die Theilungsrichtung eine Kreuzstellung. Die Theilung erfolgt also in beiden Furchungszellen für die erste Betrachtung in entgegengesetztem Sinne. Eine Projektion der mit einander zu je zwei verbundenen Theilzellen auf eine zwischen beide gelegte Mittelebene ergiebt eine Neigung von ungefähr  $45^\circ$  der beiden entgegengesetzten Theilungsrichtungen. Variationen kommen vor. Die Neigung wird bisweilen so gering, dass die Verbindungslinien beinahe parallel zu einander verlaufen. Für das Typische der Theilung sind dieses jedoch nur Ausnahmen. Das Maximum der Neigung beider Kreuzlinien ist in einem Winkel von  $60^\circ$  gegeben.

Es entsteht nun die Frage, wie das Vierersystem über die animale und vegetative Eihälfte vertheilt ist. Über die Lage des Vierersystems zur Äquatorebene ist zunächst eine Orientirung nöthig. Nach der Mehrzahl der Fälle, deren Typus in Fig. 3 wiedergegeben ist, wäre es möglich, dass die Neigung der beiden Theilungsrichtungen mehr einer Senkrechten, eben so gut aber auch einer Parallelen zur Äquatorebene nahe käme. Trotz dieser anfangs nicht löslich scheinenden Schwierigkeit geben die bereits erwähnten, nur selten auftretenden Neigungsextreme einen Aufschluss in dem Falle, wenn mit einer annähernden Parallelität der beiden Verbindungslinien von je zwei der vier Furchungszellen eine besonders excentrische Lage der einen ersten Furchungszelle verbunden ist. Alsdann kommen vegetative und animale Eihälfte noch deutlich zum Ausdruck, und es zeigt sich dann, dass, eben so wie in dem angedeuteten extremen Falle, die Theilung zum Äquator parallel verläuft, in allen übrigen Fällen die Neigung auf eine Abweichung von der Parallelen zurück-

zuführen ist. Eine besondere Berücksichtigung verdient für die Art der zweiten Theilung alsdann der Umstand, dass ein Variiren in der gegenseitigen Theilungsrichtung zu verzeichnen ist, durch welches eine verschiedene Neigungsrichtung zur Äquatorebene hervorgerufen und zugleich die Kreuz- oder Malstellung der vier Furchungskugeln im Ei bedingt wird.

Aus der Betrachtung der Lagebeziehungen der vier Furchungszellen zu einander und zum Äquator des Eies ergibt sich also die Thatsache, dass beide Theilungsrichtungen sich zum Äquator nach der vegetativen Eihälfte hinneigen, und dass diese Neigung in der einen Theilungsrichtung stärker zum Ausdruck kommt, als in der anderen, so dass auf der einen Seite ein Theilprodukt tiefer in die vegetative Eihälfte rückt, als auf der anderen. Das Hinzutreten des Umstandes, dass diese Neigung außerdem noch stark bei den verschiedenen Eiern variirt, so dass, wie bereits erwähnt, sich alle nur möglichen Übergänge von völliger Parallelität bis zu einer Neigung von  $60^\circ$  zwischen den vier Furchungszellen finden, möchte besonders dafür sprechen, dass das *Leptodora*-Ei sich bis zu dieser Phase seiner Entwicklung in der Neugestaltung einer neuen Furchungsrichtung befindet. Und zwar lässt sich die Parallelität der beiden Theilungsrichtungen zur Äquatorebene als das Ursprüngliche, die Modifikationen hiervon als Neubildungen in Anspruch nehmen. Die neu eintretende Umgestaltung im ersten und zweiten Furchungsprocess meine ich aber auf eine erst sekundär gesteigerte Anhäufung von Nährdotter in der vegetativen Eihälfte mit einigem Rechte zurückführen zu können, zumal in den nun folgenden Theilungen eine bestimmt fixirte Gesetzmäßigkeit zu konstatiren ist, und innere physikalische Unterschiede in den verschiedenen Eiern als die Ursache für die Variationen überhaupt nicht in Frage kommen. Ich meine, dass je nach dem Verlauf der beiden ersten Furchungen sich ein Ei mehr als das andere den veränderten Verhältnissen anpasst. Aus einer parallel zur Äquatorebene verlaufenden Theilung wäre eine zu ihr senkrecht verlaufende in Bildung begriffen, veranlasst durch die auf der vegetativen Seite aufgespeicherten Nährmassen. Um so mehr wird diese Annahme gestützt, als ein Vergleich des Furchungsverlaufes der ersten beiden Theilungen an dotterarmen und dotterreicheren *Cladocere*neiern zeigt, dass derselbe von dem Nährdotter beeinflusst wird. Einen Übergang in der Art der ersten beiden Furchungen im *Leptodora*-Ei sehe ich aber aus dem Grunde, dass das dotterarme *Moina*-Ei sein vierzelliges Theilungsstadium durch doppelte Theilung der Theilkerne

in der Äquatorebene oder doch in einer Parallelen zur Äquatorebene entstehen lässt, das dotterreichere Daphnella-Ei dagegen wegen seines Dotterreichthums und wegen der Art der Vertheilung desselben die erste Furchung parallel zur Äquatorebene richtet, so dass die beiden ersten Theilprodukte senkrecht über und unter derselben zu liegen kommen, und die vier Theilprodukte der folgenden Theilung, ähnlich wie im Leptodora-Ei, im Gegensatz aber zum Moina-Ei, zu je zwei über und unter der Äquatorebene gelegen sind.

Nach der Vertheilung des Innenplasmas mit seinem Furchungskern lässt sich das äußerlich völlig ungefurchte Ei in zwei asymmetrische Eihälften zerlegen, die je zwei Quadranten der animalen und je zwei der vegetativen Eihälfte umfassen. Die vegetative Eihälfte ist als solche noch in so fern markirt, als in ihr nur eine der vier Furchungszellen zu liegen kommt, die zweite fast ausschließlich dem Grenzgebiet, wenn nicht, was ich häufiger fand, der animalen Eihälfte angehört.

Auch jetzt ziehen noch von den vier Furchungszellen Plasmastraßen nach den verschiedenen Richtungen und vereinigen sich an der Peripherie mit dem Keimhautblastem, doch haben sie an Zahl und Dicke abgenommen. Die resorbirende Bedeutung, welche ihnen wohl zukommt, tritt mit der erhöhten Zahl der Furchungszellen zurück, da durch die Vertheilung der Furchungszellen von mehreren Punkten her eine gesteigerte Resorption des Dotters von den Oberflächen der Furchungszellen stattfinden kann. Mit der Viertheilung nähern sich die vier Theilzellen der Eioberfläche, so dass sie, wie Schnitte zeigen, ungefähr in dem zweiten Siebentel des Eidurchmessers zu treffen sind. Ihre Größe variirt bei annähernd gleich großen Eiern.

#### Achtzelliges Stadium.

Nach der nächstfolgenden, der dritten Theilung, erreichen die Theilprodukte alsdann ganz die Eioberfläche und fließen mit dem Keimhautblastem zusammen (Fig. 4). Die Theilung erfolgt in jeder der vier Mutterzellen gleichzeitig, und zwar verläuft die Theilung selbst gleichmäßig in jeder der vier Zellen. Die Theilungsebene liegt parallel zur Theilungsrichtung des vorhergehenden Stadiums, so dass in den vier Furchungszellen die Furchungsspindeln senkrecht zu den kreuzweise sich schneidenden Theilungsrichtungen des vorhergehenden Stadiums stehen. So kommt nach erfolgter Theilung, indem die Furchungszellen aus einander rücken, in so fern eine Schiefstellung

der Theilprodukte zu Stande, als dieselben, auf beiden asymmetrischen Eihälften unter sich zu je vier quadratisch verbunden, eine Schiefstellung dieser Quadrate zu einander ergeben. Der leichteren Orientirung halber füge ich zu der Totalansicht Fig. 4 noch eine schematische Darstellung des dritten Theilungsprocesses in Fig. 4a hinzu und gebe die beiden asymmetrischen Eihälften neben einander in ihrer ungefähren gegenseitigen Lagebeziehung wieder. Die Ziffer innerhalb der Kreise giebt an, in welcher Furchung die einzelnen Theilprodukte entstanden sind, und der Buchstabe *A* die der einen, der Buchstabe *B* die der anderen asymmetrischen Eihälfte angehörenden Theilprodukte. Wie aus dieser schematischen Figur ersichtlich ist, richtet sich die Schiefstellung nach dem Neigungswinkel, unter dem die Theilungsrichtungen des vorhergehenden Viererstadiums standen, so dass bei der dritten Theilung selbst alle Übergänge von annähernder Parallelität bis zur Senkrechtheit der Theilungsrichtungen in beiden asymmetrischen Eihälften vorkommen. In der Regel aber liegt, nachdem nach erfolgter Theilung die Theilprodukte die Oberfläche erreicht haben, auf der einen Eihälfte in Folge der stärkeren Neigung der beiden Mutterzellen zur Äquatorebene je eines ihrer Theilprodukte fast ganz auf dem Äquator, je eines auf den durch den animalen und vegetativen Eipol gehenden Meridian, auf der anderen Eihälfte aber kommen die vier Theilprodukte in Folge der geringeren Neigung ihrer Mutterzellen mehr zwischen Äquator und Meridian, also mehr in die vier Eiquadranten selbst zu liegen. Gemäß der geringeren Neigung der beiden Mutterzellen in der einen der asymmetrischen Eihälften zur Äquatorebene ist dieselbe auch noch in ihren Theilprodukten nachweisbar, so dass in diesem dritten Furchungsstadium noch animale und vegetative Eihälfte durch die Art der Vertheilung der acht Furchungszellen deutlich zum Ausdruck kommen. Zum animalen Pol hin neigen sich die Furchungszellen in kleineren Abständen als zum vegetativen Pol, und in der Mehrzahl der Fälle liegen auf der animalen Eihälfte daher fünf, auf der vegetativen nur drei Furchungszellen.

Im Übrigen ist der Abstand zwischen den einzelnen Furchungszellen ungefähr so groß, als der doppelte Durchmesser einer jeden von ihnen beträgt, so dass noch ein breiter Dotterstreif zwischen den einzelnen peripher gelegenen Theilzellen sich vorfindet. Ihre Trennung durch den Dotter ist keine absolute, sondern durch starke Anastomose sind sie amöbenartig kontinuierlich verbunden und in

diesem Stadium repräsentiren sie daher schon dasselbe Bild, wie es von WEISMANN erst für ein viel älteres Stadium gegeben wurde.

### Sechzehnzelliges Stadium.

Indem sich die acht Zellen des vorhergehenden Stadiums zu gleicher Zeit theilen, entstehen sechzehn Theilprodukte, welche sich in annähernd gleichmäßigen Abständen über die Eioberfläche vertheilen. Eine Orientirung über die Art der erfolgten Theilung ist daher nur an einem Zwischenstadium möglich, in welchem die vorhandenen acht Zellen sich eben zur Theilung anschicken (Fig. 5). In einem solchen Stadium lassen sich je vier Furchungszellen, von denen je zwei noch in Zusammenhang stehen, leicht zu einer Gruppe vereinigt zusammenfassen, so dass vier Gruppen von je vier Zellen die Bildung des sechzehnzelligen Stadiums repräsentiren. In der Mitte einer jeden der vier Gruppen muss die Zelllage des vierzelligen Stadiums zu suchen sein. Nach der Art der Lagerichtung, welche die Theilprodukte in den vier Gruppen einnehmen, lassen sich diese ohne Weiteres wiederum in zwei durch ihre differente Theilungsrichtung verschiedene Hauptgruppen von je acht Zellen sondern, von denen jede einzelne Gruppe ihre acht Theilzellen in gleicher Richtung aus einander weichen lässt, so dass in beiden Gruppen zwei Parallele durch je vier Furchungszellen sich legen lassen, und diese beiden Parallelsysteme in beiden Gruppen schiefwinkelig zu einander geneigt sind. Da also die Neigung des achtzelligen Stadiums gewahrt ist, bleibt die Asymmetrie der beiden Eihälften und ergiebt als Hauptmoment neben der Gleichzeitigkeit auch eine Gleichartigkeit der Theilung auf beiden asymmetrischen Eihälften. Und zwar erfolgt die Theilung in allen acht Zellen des vorhergehenden Stadiums senkrecht zur Theilungsrichtung des achtzelligen Stadiums, so dass in allen acht sich theilenden Zellen die Furchungsspindeln senkrecht zu den Furchungsspindeln des vorherigen Theilungsstadiums stehen. Dass die Theilung senkrecht zur vorhergehenden Theilung erfolgt, geht daraus hervor, dass immer zwei und zwei in Theilung begriffene Zellen einander näher stehen. In Fig. 5 stehen die Zellen *a*, und *a*,, und die Zellen *b*, und *b*,, einander genähert, so dass wir *a*, und *a*,, und ebenso *b*, und *b*,, von einem Ursprung entstanden und desshalb als zusammengehörig betrachten müssen.

Durch die senkrechte Theilung entstehen aber ferner, wenn die sechzehn Zellen nicht mehr nach ihrer Entstehung in die beiden besprochenen Hauptgruppen zusammengefügt werden, und daher die

Asymmetrie der beiden Eihälften unberücksichtigt bleibt, als beachtenswerthe Lagebeziehung durch Zusammenfügung je einer Gruppe von je vier Zellen aus jeder der beiden asymmetrischen Eihälften zu einer neuen Hauptgruppe zwei Zellbänder, aus je zwei parallelen Zellreihen gebildet, deren acht Zellen einen Kreisbogen von ungefähr  $\frac{2}{3}$  der Eiperipherie darstellen. Durch die freibleibende Stelle der Eiperipherie tritt der zweite Kreisbogen ein, und sein erstes Zellenpaar liegt zwischen dem zweiten und dritten Zellenpaar des ersten Kreisbogens. Beide Kreisbögen zeigen ihre Öffnungen einander zugewandt. Zur schnelleren Auffindung der beiden Kreisbögen sei noch bemerkt, dass dieselben dadurch zu Stande kommen, dass die erste Gruppe von vier Zellen der einen mit der zweiten Gruppe der anderen asymmetrischen Eihälfte verbunden, den einen Kreisbogen, die beiden restierenden Zellgruppen den anderen Kreisbogen ergeben.

Eine Orientirung nach dem animalen und vegetativen Eipol ergibt, dass derselbe zwischen dem zweiten und dritten Zellpaar der beiden Kreisbögen gelegen ist. Es kommen daher nach erfolgter vierter Theilung acht Zellen auf die animale und acht auf die vegetative Eihälfte zu liegen.

Als Résumé dieser Thatsache ergibt sich der Umstand, dass auf Grund der Schiefstellung der Theilungsrichtung des vierzelligen Stadiums eine gleichmäßige Vertheilung der sechzehn Furchungszellen über die animale und vegetative Eihälfte nach gleichmäßiger aufeinander folgender Senkrechttheilung der beiden letzten Furchungen herbeigeführt werden konnte. Hätten sich bei der zweiten Furchung die beiden excentrisch in der animalen Eihälfte gelegenen Furchungszellen gleichmäßig mit meridionaler Furchungsebene getheilt, dann wäre auch im sechzehnzelligen Stadium die Vertheilung auf animaler und vegetativer Eihälfte noch eine ungleichmäßige geblieben. Aus der weiteren Erwägung, dass eine Theilung mit äquatorialer Theilungsebene für das vierzellige Stadium ohne Weiteres denselben Erfolg für das sechzehnzellige Stadium ergeben hätte, geht noch deutlicher hervor, dass die schiefe Art der Theilung im Viererstadium nur einen Übergang zu einer Theilung darstellen kann, in welcher die Furchungsspindeln genau senkrecht zur Äquatorebene gelegen sind. Dass die auf Schiefstellung beruhende Asymmetrie der beiden Eihälften selbst, welche bis zum sechzehnzelligen Stadium deutlich zu Tage tritt, ohne Bedeutung für die Gestalt- und Lagebeziehung des späteren Embryos ist, geht aus der neu auftauchenden asymmetrischen Stellung in den sechzehn Furchungszellen hervor, welche den Beginn

für eine neue Gruppierung der peripheren Furchungszellen markirt. So steht die Schiefstellung selbst in keinem Causalzusammenhang mit den späteren Gestaltungsvorgängen am Ei und kann ihre Bedeutung allein in der gleichmäßigen Vertheilung der Furchungszellen über die Eiperipherie finden.

In dem quer über den animalen Eipol gehenden Zellband ist der Abstand zwischen dem zweiten und dritten Zellenpaar größer als zwischen allen übrigen Zellenpaaren. In diesem Stadium ist der Entfernungsunterschied noch unbedeutend, tritt jedoch in Folge der weiteren Theilungen bald scharf hervor, zumal diese Zellen im späteren Verlaufe in den Theilungen zurückbleiben. Ich werde später zeigen können, dass die Partie der Eioberfläche, welche die größeren Abstände aufweist, zur Ventralseite wird; die animale Eihälfte entspricht somit der späteren Ventralseite des Embryos, und die Längsachse des Embryos steht senkrecht auf der durch den animalen und vegetativen Eipol gelegten Achse.

Vergleichen wir nun die ersten beiden Furchungsrichtungen und das Resultat der vierten mit denen von *Moina* und *Daphnella brachyura*, so zeigt es sich, dass trotz der Verschiedenartigkeit der beiden ersten Furchungsrichtungen zu der durch animalen und vegetativen Eipol gelegten Hauptachse bei allen drei Formen in Bezug auf die Längsachse des Embryos das Resultat der vierten Furchung übereinstimmend das gleiche ist. Eben so wie bei *Moina* und *Daphnella* finden wir auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite je acht Zellen vor, wobei hervorgehoben sei, dass bei *Daphnella* im Gegensatz zu *Moina* und *Leptodora* die Hauptachse des Eies zugleich Längsachse des Embryos ist. Während aber bei *Moina* sowohl wie bei *Daphnella* in der dorsalen wie der ventralen Eihälfte die acht Furchungszellen in gleicher Richtung zur Längsachse liegen, sind bei *Leptodora* die acht Furchungszellen mehr oder weniger schief zu der Längsachse geneigt. — Bis auf die unbedeutenden Entfernungsunterschiede zwischen den Furchungszellen auf der ventralen Seite ist im sechszehnzelligen Stadium eine Differenzirung der einzelnen Blastomeren selbst noch nicht eingetreten. Sie sind in übereinstimmender Größe durch Anastomose zu je zwei mit einander verbunden, im Ganzen durch den bis zur Peripherie reichenden Dotter getrennt. Derselbe bleibt in diesem Stadium von der Furchung noch vollständig unberührt.

### Zweiunddreißigzelliges Stadium.

Mit dem nächstfolgenden Stadium finden sich zweiunddreißig Zellen auf der Oberfläche des Eies in gleicher Größe und in ungefähr gleichen Abständen von einander. Das Zwischenstadium Fig. 6 zeigt alle sechzehn Zellen in Theilung begriffen, so dass nach der Größe der Theilprodukte oder der Zeit ihrer Theilung ein äußerer Unterschied unter den einzelnen Blastomeren nicht zu verzeichnen ist. Hier tritt der erste Unterschied in der Entwicklungsweise der *Leptodora* zu der der bisher beschriebenen Cladocerenentwicklungen zu Tage; im allgemeinen Theile werde ich auf diesen Punkt eingehen.

Die Vertheilung der zweiunddreißig Zellen ist folgende. Es lassen sich zwei Zellbänder aus je sechzehn Zellen gebildet am rotirenden Ei auf der Oberfläche deutlich abzählen. Jedes Zellband besteht aus zwei parallelen Zellschnüren, jede Parallele aus acht auf einander folgenden Zellen. Jedes der beiden Bänder umspannt ähnlich wie im vorhergehenden Stadium ungefähr  $\frac{3}{4}$  der Eioberfläche, und durch das freibleibende Drittel legt sich das zweite Zellenband, so dass dessen erstes Zellenpaar zwischen die vierte und fünfte Zelle des ersten Zellenbandes zu liegen kommt. So ergiebt das Resultat der Theilung eine annähernd gleichmäßige Vertheilung der einzelnen anastomosirenden und noch durch Dotter getrennten Furchungszellen über die Eioberfläche. Zur genauen Feststellung der Lageverhältnisse fixirte ich auf einer Glaskugel nach einem schwach rotirenden Ei die Lage der einzelnen Furchungszellen, indem ich dünne Scheiben von Modellirwachs auf die Glaskugel klebte und zur Orientirung zweierlei Farben benutzte. Fig. 6 stellt das betreffende Stadium dar, ihrer Lage nach sind die Zellen nach dem Präparate selbst eingezeichnet, die verschiedene Färbung der Furchungszellen in der Zeichnung ist nach dem Glasmodell gegeben. Die sechzehn rothen Furchungszellen repräsentiren das eine Band, die sechzehn grünen das zweite. Auf beiden asymmetrischen Eihälften ist demnach die Theilung senkrecht zur vorhergehenden Theilung erfolgt, so dass die Furchungsspindeln des zweiunddreißigzelligen Stadiums zur Theilungsrichtung der vorhergehenden Theilung senkrecht stehen. So erhalten wir in Folge der asymmetrischen Lage der vier Urzellen vom Viererstadium in beiden asymmetrischen Eihälften eine Schiefstellung der beiden Theilungsrichtungen zu einander. Die Schiefstellung ist jedoch nur noch so lange erkennbar, als sich, eben so wie im vorhergehenden Stadium, Gruppen von je vier Zellen, von denen immer

zwei Zellen eben erst ihre Theilung beenden, zusammenfassen lassen. Ist erst die völlige Lösung der einzelnen Zellen von einander erfolgt, so dass zweiunddreißig Zellen sich gleichmäßig über die Eioberfläche vertheilen, dann schwindet die Asymmetrie der beiden Eihälften fast gänzlich. Es treten alsdann die beiden erwähnten Zellbänder scharf hervor. So ergibt sich, dass jedes der Zellbänder aus der Hälfte der Zellen jeder der asymmetrischen Eihälften gebildet ist. Auf Grund ihrer Entstehung verlaufen beide Zellbänder nicht geradlinig, sind jedoch in Folge der gleichen Theilungsrichtung der sie bildenden Furchungszellen deutlich aus einander zu halten, zumal noch die zusammengehörigen Tochterzellen stets einander etwas genähert sind.

Ihrer Lage zu den beiden Eipolen nach geht das eine Band quer über den animalen, das zweite in gleicher Weise über den vegetativen Eipol hinweg, so dass die Hälfte eines jeden Zellbandes je zwei kreuzweise zu einander stehende Quadranten der beiden ursprünglich asymmetrischen Eihälften inne hat. Da somit in beiden asymmetrischen Eihälften je sechzehn Furchungszellen zu liegen kommen, so ist demnach mit dem zweiunddreißigzelligen Stadium die ursprüngliche Asymmetrie aufgegeben. Auf der Dorsalseite des Eies aber liegen von dem einen Zellbande die beiden Mittelgruppen von je vier Zellen von dem zweiten Zellbande die beiden Endgruppen und eben so auf der Ventralseite die beiden Mittelgruppen des einen und die beiden Endgruppen des anderen Zellbandes, so dass auch dorsal und ventral je sechzehn Zellen gelegen sind. Trotz dieser scheinbar völlig gleichartigen Vertheilung der Zellen über die Eioberfläche wird, was ich schon im sechzehnzelligen Stadium erwähnte, der Eindruck erweckt, als ob auf der Ventralseite die beiden Mittelgruppen unter sich und von den umgrenzenden Gruppen einen etwas größeren Abstand aufwiesen. Es hat den Anschein, als ob sich die beiden Endgruppen des einen Zellbandes sich vom ventralen Pol entfernend um ein Geringes der Äquatorlinie nähern wollten. Da diese Verhältnisse speciell für dieses Stadium nicht von der maßgebenden Bedeutung sind, und am rotirenden Ei genaue Messungen unmöglich sind, so gehe ich auf die gemachte Beobachtung hier nicht weiter ein. Der Verlauf der weiteren Theilungen wird ergeben, dass an dieser Stelle eine allmähliche Lageverschiebung der Furchungszellen zu der Äquatorlinie hin stattfindet, und es ist von geringem Belang, ob sich dieselbe schon in diesem oder erst in späteren Stadien nachweisen lässt.

### Vierundsechzigzelliges Stadium.

Auf der folgenden Entwicklungsstufe weist das Ei vierundsechzig Zellen auf. Alle zweiunddreißig Zellen des vorhergehenden Stadiums theilen sich also gleichzeitig. Die Abzählung geschah auf die angegebene Art. Die Theilung ist in Fig. 7 noch nicht völlig beendet, je zwei und zwei Zellen stehen noch in Zusammenhang; so ist die Zusammengehörigkeit, und die Art der Theilung in Folge dessen leichter zu ermitteln. Das Bild ist folgendes: Zwei Hauptgruppen von je sechzehn Zellen liegen einander gegenüber, die übrigen zweiunddreißig Zellen bilden ein Zellband, welches in zwei Parallelen von je sechzehn Zellen zwischen diesen beiden Hauptgruppen in einer Wellenlinie mit zwei Wellenbergen verläuft. In den beiden Hauptgruppen bilden die sechzehn Zellen je vier Gruppen aus vier Zellen, welche insgesamt die gleiche Theilungsrichtung inne halten. — Die Theilungsrichtung der einen Hauptgruppe schneidet die Theilungsrichtung der anderen in einem Winkel von etwa  $45^\circ$ . Eben so lassen sich in dem wellig verlaufenden Zellbande von zweiunddreißig Zellen Gruppen von je vier vereinigen. Vier von diesen aus vier Zellen gebildeten Gruppen bilden dann ihrerseits wieder eine Hauptgruppe, jede dieser Hauptgruppen repräsentirt ein halbes Wellenthal und einen halben Wellenberg in dem einheitlichen Zellbande. Beide Hauptgruppen dieses Zellbandes beschreiben daher auf einander projiziert eine geschlossene Achterschleife: Fig. 7 (äquatoriales Zellband).

Werden nun zu den sechzehn Zellen der beiden einander unter einem Winkel von  $45^\circ$  gegenüberstehenden Hauptgruppen, welche in Fig. 7 über und unter dem Zellbande liegen, mit je sechzehn Zellen des Zellbandes mit entsprechend gleicher Theilungsrichtung verbunden, dann entstehen zwei neue Zellgruppen, welche sich aus dem zweiunddreißigzelligen Stadium ohne Weiteres herleiten lassen und dem zufolge auch die Art der erfolgten neuen Theilung ergeben.

Theilen sich im zweiunddreißigzelligen Stadium jede der vorhandenen Mutterzellen senkrecht zur vorangegangenen Theilung, so müssen die beiden sechzehnzelligen Zellbänder des zweiunddreißigzelligen Stadiums jedes nicht nur zweiunddreißig Zellen aufweisen, sondern auch für das neue Stadium dieselben gegenseitigen Lagebeziehungen beibehalten.

So sind zwei Zellbänder von vier Parallelen, jede Parallele aus acht Zellen entstanden, jedes der beiden Zellbänder umfasst wie im vorhergehenden Stadium ungefähr  $\frac{3}{4}$  der Eioberfläche, so dass in

dem freibleibenden Viertel die vier Parallelen des zweiten Zellbandes hindurchgehen. Der animale sowie der vegetative Eipol liegt zwischen der zweiten und dritten Parallele und der vierten und fünften Zelle der betreffenden Parallelen. Die beiden Zellbänder verlaufen also quer über die beiden Eipole und von der ursprünglichen Asymmetrie ist nichts mehr vorhanden. Nachdem die Theilung vollständig erfolgt ist, ist das Ei von vierundsechzig Zellen gleichsam wie übersät.

Aus der ersten Betrachtung, wie ich sie an den Anfang der Darstellung dieser Furchung gesetzt habe, zeigt sich, dass im vierundsechzigzelligen Stadium das Zellmaterial, welches bestimmt ist in späteren Stadien die Ventralseite und die Dorsalseite zu bilden, sich bereits deutlich von der übrigen Masse der Zellen zu sondern beginnt. Und zwar liefern die sich kreuzweise gegenüberstehenden Hauptgruppen von je sechzehn Zellen Rücken und Bauch des späteren Embryos, das wellig verlaufende Zellband von zweiunddreißig Zellen, welches, wie nunmehr ersichtlich, im Äquator liegt, die Seiten desselben. In so fern aber im Verlauf der folgenden Furchungsvorgänge diese Lagebeziehungen zur Gewissheit werden, so fällt auf dieses Stadium das Hauptgewicht, da es den Übergang von der ersten Andeutung der Ventralseite, wie sie sich im zweiunddreißigzelligen Stadium in den acht auf dem animalen Pol gelegenen Furchungszellen in ihrem ersten schwachen Anfang bemerkbar macht, zu der in späteren Stadien scharf als Ventralseite sich markirenden Zellkomplex vermittelt. Und aus diesem Grunde, um eine genaue Orientirung der Ventral- und Dorsalseite nach den beiden Eipolen vornehmen zu können, habe ich mich der Aufgabe unterzogen, im vorhergehenden Stadium sowie in dem vorliegenden eine genaue Abzählung und Feststellung der gegenseitigen Lagebeziehung der einzelnen Furchungszellen vorzunehmen. Die Identität der Lagebeziehung der Bauch- und Rückenseite zu den beiden Eipolen bei den verschiedenen Cladoceren nachzuweisen, wird Aufgabe des theoretischen Theiles sein. Hier sei hervorgehoben, dass sie bei *Moina rectirostris* und *Leptodora hyalina* vorhanden ist, da die Längsachse der Thiere senkrecht zu der Hauptachse der beiden Eier steht.

Als eine weitere Erscheinung, die sich in diesem Stadium noch bemerkbar macht, ist zu erwähnen, dass sich um je vier Zellen eine seichte Einschnürung des Dotters bildet, so dass der Dotter von der Oberfläche betrachtet in polygonale Felder zerlegt wird. Die Einkerbung selbst ist eine nur auf die äußerste Schicht sich erstreckende, an Schnitten sind nur minimale Spuren dieser Furchung

vorhanden, der größere Theil des Dotters bleibt von ihr völlig unberührt. Da kurz vor der Theilung die einzelnen Zellen im Totalpräparat eine intensivere Färbung zeigen als nach erfolgter Theilung, so dürfte wohl anzunehmen sein, dass sie ihr Plasma auf der Oberfläche des Eies ausbreiten, um in möglichst nahe Berührung mit einander zu kommen. Diese Berührung, das heißt der Schluss zur Blastosphaera wird mit diesem Stadium jedoch noch nicht erreicht; die einzelnen Furchungszellen sind noch durch dazwischenliegende Dotterelemente getrennt. Der Dotter selbst füllt das Eiinnere noch vollständig aus, und ist eine Veränderung in ihm oder in seiner Form noch nicht zu konstatiren; immer sind es noch dieselben rundlichen Ballen wie zu Beginn der Furchungen.

Charakteristisch für die Art der Entwicklung ist die Gleichförmigkeit, mit welcher die Theilungen verlaufen, und der späte Beginn irgend welcher Differenzirung in den durch die Furchung entstandenen Theilzellen. Noch mit dem vierundsechzigzelligen Stadium ist von einem Beginn irgend welcher Werthdifferenz zwischen den vierundsechzig Zellen nicht die Rede. Im Gegensatz zu diesem Verhalten stehen alle bekannten Cladocerenentwicklungen. Ich möchte dieses Verhalten mit dem Dotterreichthum des Eies in Zusammenhang bringen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung fällt es zunächst auf, dass die Zellen vom vierundsechzigzelligen Stadium nicht mehr zu der ursprünglichen Dicke der Mutterzellen heranwachsen. Die Zellen der folgenden Stadien sind flacher und daher am Totalpräparat durchscheinender, bis schließlich der Dotter des Eies nur von einem feinen Plasmaüberzug anastomosirender, durch kleine Zwischenräume getrennter Zellen überzogen ist. Bisweilen sind, da der Dotter sich mit Farbstoffen stark tingirt, und in Folge dessen eine starke Entfärbung desselben nöthig ist, um die dünnen Zellüberzüge heraus zu differenziren, nur noch die Kerne derselben gefärbt, während das Zellplasma selbst wie der Dotter des Eies gänzlich farblos erscheint und daher am Totalpräparat kaum noch zu erkennen ist. Die einzelnen Furchungen, wie sie in den weiteren Stadien auf einander folgen, habe ich nun übergangen. Die Zeit und Mühe, welche das immer schwerer werdende Abzählen macht, scheint mir nach den gewonnenen Resultaten mit dem noch weiter zu erhoffenden Erfolge nicht in Einklang zu stehen, so dass ich nunmehr zur Keimblätterbildung selbst übergehe.

## II. Keimblätterbildung.

Der Umstand, dass mit dem weiteren Verlaufe der Furchungen die dem Dotter aufliegenden Blastodermzellen mehr und mehr an Dicke abnehmen, wird für die Orientirung über die Reihenfolge der nächsten Stadien und das wesentliche Entwicklungsmoment in dieser Reihe von Wichtigkeit. Während die erste gröbere Sonderung des für die Untersuchung vorbereiteten Materials zunächst scheinbar ein gänzlichliches Fehlen aller derjenigen Stadien ergibt, in welcher die ersten embryonalen Körperformen in Bildung begriffen sind, dagegen eine übergroße Fülle scheinbarer Blastulastadien repräsentirt, führt nach der erfolgten Untersuchung der Furchungen der erwähnte Umstand dazu, durch geeignete Färbung und Differenzirung in den vermeintlichen Blastulastadien alle jene scheinbar fehlenden Zwischenglieder der Entwicklungsreihe zu suchen. Nach und nach entstehen dann als Repräsentanten der auf einander folgenden Entwicklungsphasen ähnliche Schattenbilder in der Leptodora-Entwicklung, wie sie REICHENBACH (23) für *Astacus* gefunden hat, oder wie sie für *Mysis* von NUSSBAUM reproducirt sind (Figg. 8—18).

Als das wesentliche Moment in der Art der Entwicklung ergibt sich also zunächst, dass sie abweichend von der Entwicklungsweise der bisher beschriebenen Cladocerenentwicklungen verläuft, bedingt durch den Dotterreichthum des Eies, und dass sie sich im Prinzip ihrer Entwicklung dotterreichen Malakostrakeneiern oder auch Eiern von Insekten anschließt. Es ist möglich, dass bei *Daphnella*, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, ähnliche Verhältnisse zu Tage treten, zumal SAMASSA angiebt, dass alle Extremitätenanlagen gleichzeitig auftreten. Um von den betreffenden Stadien bei *Leptodora* möglichst klare Bilder zu erhalten, ist es nothwendig, die Eier vierundzwanzig Stunden in Boraxkarmin zu lassen und unter mikroskopischer Kontrolle so lange zu entfärben, bis der Dotter jede Spur einer Färbung verloren hat. War das Ei an mehreren Stellen punkirt, so war allseitig in das Zellplasma und dessen Kerne so viel Farbstoff eingedrungen, dass nach vollständiger Entfärbung des Dotters eine Spur desselben noch im Zellplasma vorhanden war, und die dünne Zelle von dem farblosen Dotter abhob, die Kerne selbst aber deutlicher in ihrer intensiveren Färbung hervortreten ließ. Nach der Differenzirung ist alsdann, da wegen der Kleinheit der einzelnen Partien auf der Eioberfläche die Form des Eies unversehrt bleiben muss, wegen der Zartheit des ganzen Gebildes eine sehr gründliche

Erhärtung, welche für die spätere Behandlung größere Widerstandsfähigkeit giebt, durchaus nöthig. Ich habe deshalb Eier dieser Stadien meist vier Wochen in 93<sup>o</sup>/<sub>o</sub>igem Alkohol gehärtet.

Da nun die amöboiden Zellen der Eioberfläche sich vom achtzelligen bis zum vierundsechzigzelligen Stadium in gleichmäßiger Weise fortlaufend getheilt haben, und der bloße Theilungsprocess als solcher noch über das vierundsechzigzellige Stadium hinaus deutlich zu verfolgen ist, so durfte wohl auch angenommen werden, dass durch allmähliches Fortschreiten des Theilungsprocesses schließlich eine allseitig geschlossene, einschichtige Zellenblase, eben so wie sie in der Entwicklung von *Astacus* vorhanden ist, zu Stande kommen würde.

Diese geschlossene Zellenblase fehlt in der *Leptodora*-Entwicklung. Noch bevor dieselbe zur Ausbildung gelangen kann, treten bereits im Inneren des Eies in mehrschichtiger Lage Zellmassen auf. Die Gastrulation schreitet also der Ausbildung der Blastosphaera voraus.

Bevor ich nun die in Frage kömmanden Verhältnisse beschreibe, will ich versuchen, eine Erklärung für diese abweichende Form der Gastrulation, die meines Wissens in der Crustaceenentwicklung noch nicht beschrieben ist, zu geben. Zunächst steht auf Grund der gewonnenen Thatsachen die Annahme fest, dass außer rein mechanischen Gesetzen vor Allem phyletische Momente ausschlaggebende Bedeutung für den Modus der Gastrulation bei Eiern von gleichem Dottergehalt gewinnen. Wäre diese Grundanschauung falsch, dann müsste beispielsweise wie bei *Astacus*, das *Leptodora*-Ei vor der Gastrulation erst eine allseitig geschlossene Zellenblase entstehen lassen, da ein mechanischer Grund für das Ausbleiben derselben schlechterdings unauffindbar wäre. Eine phyletische Erklärung meine ich daher für das Fehlen des Blastulastadiums in der *Leptodora*-Entwicklung annehmen zu müssen. Noch deutlicher tritt die Nothwendigkeit dieser Annahme zu Tage, wenn wir erwägen, dass der Dottergehalt einen größeren oder geringeren Einfluss auf die Zahl der Blastodermzellen und der aus der Blastosphaera sich absondernden Entodermzellen mehr oder minder ausüben wird, was im Allgemeinen sich auch in den verschiedenen Crustaceenentwicklungen bestätigt findet. So würde auch aus rein ernährungsphysiologischen Gründen, zumal das *Leptodora*-Ei sich im Brutsaft der Mutter bis zur völligen Ausbildung entwickelt, eine Veranlassung für das auffällig vorzeitige Eindringen des Entoderms nicht vorliegen. Da nun trotzdem die Thatsache besteht, so nehme ich auch aus diesem Grunde an, dass der Dotterreichtum

des Leptodora-Eies eine Erwerbung aus neuerer Zeit bedeutet, und die Einwanderung zu einer Zeit geschieht, in welcher die für die Stammformen typische Zahl der Blastodermzellen ungefähr erreicht ist. Da phyletische Charaktere nicht sofort ohne Spur überwunden werden, so dürfte von diesem Gesichtspunkte aus das Fehlen der Blastosphaera oder das frühe Eindringen der Entodermanlage noch von einem Ei mit ursprünglich geringerem Dottergehalt übernommen sein, und zwar muss auf eine besonders nahe Beziehung zu Cladoceren mit dotterarmen Eiern geschlossen werden. Die Art der ersten Furchung, das Schwanken der Theilungsrichtung in der zweiten und das frühzeitige Eindringen der Entodermanlage mit Umgehung eines eigentlichen Blastosphaerastadiums sind die Gründe, die bis zu diesem Punkte der Entwicklung mich zu der Annahme von der sekundären Dottervermehrung im Leptodora-Ei veranlassen, andere kommen noch in dem Entwicklungsverlaufe hinzu, welche dieselbe weiter bestärken werden. Das Stadium, welches den Beginn für die ersten Differenzierungen unter den Blastodermzellen aufweist, und mit welchem die Bildung der Ento-Mesodermanlage ihren Anfang nimmt, stellt sich folgendermaßen dar:

#### Stadium A.

Die Eioberfläche wird von einer zunächst unbestimmbaren Zahl kleiner, sehr dünner Blastodermzellen, die jedoch, wie bereits bekannt, noch nicht zu einem festen Verbände zusammengeschlossen sind, überdeckt. Zwischen den einzelnen Blastodermzellen sind überall noch Spalten und Zwischenräume vorhanden, und die dichtgedrängte Masse der Dotterkugeln tritt an diesen Stellen noch deutlich bei oberflächlicher mikroskopischer Einstellung hervor. Das ganze Ei überspannt außerdem noch die dünne Schicht des ursprünglichen Rindenplasmas, und in dieses als Verdickungen eingelagert finden sich die einzelnen Blastodermzellen, welche sich ihrerseits zwischen die Dotterkugeln einnisten. Unter einander ist zwischen den einzelnen Blastodermzellen durch feinste amöboide Verästelungen eine Anastomose hergestellt. Wie bereits hervorgehoben, werden diese Details erst nach gründlicher Entfärbung des Dotters deutlich. Als dann zeigt sich auch (Fig. 9), dass sich ein Theil der Oberfläche zunächst durch seine zartere Färbung von der übrigen Eioberfläche abhebt. In ihm ragen aus dem Eiinnern die Dotterkugeln bis dicht an die Oberfläche hervor, während sie im Übrigen zu ihrem weitaus größten Theile wenigstens von den kleineren Blastodermzellen bedeckt

bleiben. Auch in dieser zarter sich färbenden Stelle der Eioberfläche beweist eine feine Granulation die Existenz des äußerst zarten Plasmaüberzuges über die hervorragenden Dottermassen. Der Plasmaüberzug hat von seiner ursprünglichen Dicke am ungefurchten Ei bedeutend eingebüßt. Die physiologische Rolle, welche ihm während der ersten Furchungsstadien zufiel, ist mit der Vermehrung der Zellen auf der Oberfläche des Eies beendet. Es gelingt dann ferner auch für diesen Bereich der Eioberfläche gleichfalls amöboide Zellen mit ihren Kernen nachzuweisen. Sie sind jedoch um  $\frac{2}{3}$  dünner als die übrigen Blastodermzellen und entgehen daher bei den ersten technischen Versuchen leicht der Beobachtung. Diese weitaus dünnere Art der Blastodermzellen zeichnet sich dann noch vor Allem durch ihre Größe aus. Das Zellplasma dieser Zellen ist also an Menge ungefähr gleich dem des übrigen Blastoderms, aber in anderer Lagerung befindlich, ausgespannt gleichsam einen größeren Theil der Dotterkugeln bedeckend. Es ist ungefähr der doppelte Theil, den jede von ihnen gegenüber den übrigen Blastodermzellen auf der Eioberfläche einnimmt. Die erste vom Blastoderm herausdifferenzirte Anlage des Ento-Mesoderms ist in ihnen gegeben. Ento- und Mesoderm ist also von Anfang an noch nicht getrennt, sondern in einer Anlage vereinigt. Die Seite der Eioberfläche, welche die Anlage trägt, ist in Fig. 9 dem Auge zugekehrt. Als Oberflächenbild zeigt sie die großen, dünnen, amöboid verästelten Zellen in besonders feinem röthlichen Hauch. Bei durchscheinendem Licht treten unmittelbar unter jenem Entodermüberzug unter einander in unregelmäßiger Anordnung liegend die Dotterkugeln in Gestalt eines Maschenwerkes markant hervor. Im Inneren des Eies ist in diesem Stadium keine Zelle vorhanden. Die kleinen indifferenten Blastodermzellen verursachen in Folge ihrer Dicke und dichteren Stellung auf den Oberflächenbildern die intensivere Färbung. Kurze Zeit nach der ersten Sonderung des Entoderms von dem übrigen indifferenten Blastoderm bilden sich einige der Entodermzellen zu gesonderten Mesodermzellen um.

Auf das Verwandtschaftliche dieser Erscheinung mit bestimmten Crustaceengruppen werde ich im allgemeinen Theile zurückkommen. Zunächst sind diese größeren Zellen einander gleichwerthig, und ich bezeichne die ganze Anlage desshalb kurz als Entoderm. Dieses Entoderm umfaßt ungefähr  $\frac{1}{6}$  der ganzen Eioberfläche. Somit steht die Ausdehnung des Entoderms unter den Crustaceeneiern, bei denen die Entodermanlage einen verhältnismäßig großen Theil der Eioberfläche

einnimmt, in erster Reihe. In ihrer Lage bestimmt sie zugleich die Lage des Gastrulamundes, der, was die spätere Entwicklung dann noch bestimmter hervortreten lässt, die ganze Ventralseite des Embryos von der künftigen endgültigen Mundöffnung bis zur Afteröffnung einnimmt. Entsprechend der Ausdehnung der Entodermanlage auf der Eioberfläche ist auch die Zahl der Entodermzellen, wie bereits erwähnt, eine entsprechend hohe. Es lässt sich nicht bestimmt feststellen, ob die Zahl der Entodermzellen konstant ist. Nur äußerst kurze Zeit steht das Ei in dieser Phase seiner Entwicklung still, und unmittelbar nach Entstehung derselben treten an den Rändern dieser Entodermscheibe Veränderungen auf, welche es alsdann sofort zweifelhaft erscheinen lassen, ob die betreffenden randständigen Zellen zur Entodermscheibe zu rechnen sind oder schon dem übrigen indifferenten Blastoderm angehören. Dass aber nicht unter 40 Entodermzellen vorhanden sind, darf als feststehend angesehen werden. Hinsichtlich ihrer Lage auf dem Dotter ist noch nachzutragen, dass ihre Kerne und mit diesen der Haupttheil des Plasmas in den Lückenträumen zwischen den Dotterkugeln gelegen ist. Ihrer Lage nach lassen sich die Entodermzellen in Längsreihen und Querreihen mit Leichtigkeit gruppieren, ein Beweis für die Ursprünglichkeit ihrer Lage.

Ein ungefährer Schluss auf die Zahl der Blastodermzellen ist auf Grund der Zahl der Entodermzellen möglich, eben so auf den Zeitpunkt der ersten Differenzirung der Entodermanlage als solcher. Vergewenwärtigen wir uns, dass im vierundsechzigzelligen Stadium bereits eine merkliche Sonderung in Dorsal- und Ventralseite eingetreten war, und nehmen wir dann eine erneute gleichmäßige, d. h. gleichzeitige Theilung für ein folgendes Stadium an, so würden wir 128 Zellen erhalten, welche entsprechend der verschiedenen Vertheilung im vorhergehenden Stadium dieselbe auch jetzt noch als Dorsal- und Ventralseite zum Ausdruck bringen müssten. Naturgemäß wird der dorsale und ventrale Bezirk bei der erneuten Theilung einen engeren Unkreis erhalten als er vordem besaß, das heißt ein Theil der 16 ventral und dorsal gelegenen Randzellen wird mit seinen Theilprodukten mit den Theilprodukten des ursprünglich äquatorialen Zellbandes vereint lateral eine breitere Zone um die Eiperipherie bilden, so dass nicht die doppelte Zahl von 16 Zellen in den dorsalen und ventralen Bezirk zu liegen kommen. Wir würden alsdann von diesem Stadium Bilder zu erwarten haben, welche außer einer deutlichen Vermehrung der Blastodermzellen zugleich

dorsal und ventral eine gegenüber dem vierundsechzigzelligen Stadium erhöhte, jedoch nicht verdoppelte Zahl von Zellen aufweisen, welche im Vergleich zu den übrigen Blastodermzellen in größeren Abständen von einander liegen und im Vergleich zum vierundsechzigzelligen Stadium einen kleineren Bezirk auf der Eioberfläche umschreiben. Dem ist in der That so. In einem Stadium, welches ich als Zwischenstadium der Kürze halber als *Z*-Stadium (Fig. 8) bezeichne, ist im Vergleich zum Stadium *A* (Fig. 9) in der Größe der Zellen eine kaum merkliche Differenz vorhanden. Da nun ferner auf der Dorsal- und Ventralseite des vorliegenden *Z*-Stadiums nunmehr in ungefähr  $\frac{1}{6}$  der Eioberfläche ungefähr 20 Zellen liegen, so dass bei einer gleichzeitig erfolgten Theilung aller 64 Furchungszellen des vorhergehenden Stadiums für die restirende Gürtelzone von ungefähr  $\frac{4}{6}$  Eioberfläche 88 Zellen übrig bleiben, und da ferner dieser Art der Zellvertheilung entsprechend in der That die Distanzdifferenz zwischen dorsal und ventral auf der einen Seite und lateral auf der anderen Seite nicht mehr so scharf zu Tage tritt, wie im vierundsechzigzelligen Stadium, so ist die Art der Zellvertheilung im *Z*-Stadium fast beweisend für die gleichzeitig und gleichartig erfolgte Theilung aller vierundsechzig Zellen des vorhergehenden Furchungsstadiums.

Da nun die differente Entodermanlage im vorliegenden Stadium  $\frac{1}{6}$  der Eioberfläche einnimmt, und nunmehr aus etwa 40 Zellen besteht, auf der übrigen Eioberfläche aber die Zahl der Zellen vermehrt erscheint, so haben wahrscheinlich unter allen Zellen des *Z*-Stadiums nochmals Theilungen stattgefunden, und während dieser Prozesse müssen die im Stadium *A* zu Tage tretenden Wachstumsmodifikationen zu suchen sein. In diesen Processen ist also das Entoderm entstanden, und an der Hand von Totalbildern und Schnitten gelingt es, den Moment des ersten Auftretens der differenten Entoderm-Urzellen genauer festzustellen. Während im *Z*-Stadium die Eioberfläche der Totalbilder auf  $\frac{1}{6}$  noch mit ungefähr 20 Zellen bedeckt ist, zeigen die Schnitte, welche durch ein um wenig älteres Eistadium gelegt sind, dass die ventral gelegenen Zellen in der Zelltheilung dem übrigen Blastoderm nachfolgt. In der Schnittfig. 64 treffen wir an der Oberfläche fünf große Zellen in großen Zwischenräumen, während auf der übrigen Eiperipherie die Zellen dichter stehen und ungefähr um die Hälfte kleiner sind. Da sich nun diese großen Zellen auf dem größeren Theile der ganzen Schnittserie verfolgen lassen, so identificire ich dieselben als die in Längsreihen

gestellten Entoderm-Urzellen des Z-Stadiums, zumal sie ebenfalls  $\frac{1}{6}$  der Eiperipherie einnehmen, so dass sie an Zahl unverändert die 20 Entoderm-Urzellen des Z-Stadiums darstellen. Somit macht sich unmittelbar nach dem Z-Stadium durch eine verlangsamte Theilung von ungefähr 20 Zellen die erste Entodermdifferenzirung bemerkbar. Dieselbe ist zugleich aller Wahrscheinlichkeit nach die erste Theilungsdifferenz seit der ersten Furchung.

Der Ursprung der Entodermzellen ist mithin gegeben. Ich führe denselben auf das vierundsechzigzellige Stadium zurück und nehme an, dass ein Theil der ventral gelegenen 16 Furchungszellen zum Entoderm geworden ist. Da nun feststeht, dass die differente Entoderm-scheibe nie die zweifach verdoppelte Zahl von 64 Zellen aufweist, so nehme ich mit Bestimmtheit an, dass im vierundsechzigzelligen Stadium ein Theil der Theilprodukte der 16 ventral gelegenen Furchungszellen zu dem späteren Ektoderm, ein Theil, und zwar der central gelegene, zu dem Entoderm erst nach erfolgter Theilung sich herausdifferenzirt. Während die 20 Entoderm-Urzellen des Z-Stadiums sich theilen, nehmen die indifferenten Blastodermzellen zugleich wieder an Größe zu, und es ergiebt sich dann dem zufolge ein Totalbild mit ungefähr gleich großen Zellen und weniger scharfen Grenzen an der Entoderm-scheibe. Erst mit dem nächsten Entwicklungsbilde Stadium A tritt die verschiedene Wachstumsenergie zwischen Entoderm und indifferentem Blastoderm wieder zu Tage. In dem Stadium, welches für diese Betrachtung als Ausgangspunkt diene, und welches ich dem folgenden Abschnitt als A-Stadium voransetze, hebt sich dann, wie im Eingang dieser Entwicklungsperiode bereits eingehend geschildert war, die Entoderm-scheibe mit mindestens 40 Entodermzellen deutlich ab. Die wiederum und nunmehr konstant verlaufenden Theilungen in dem randständigen Blastoderm sind die Ursache für die auffälligen Größenunterschiede in demselben Maße, wie das seit dem Z-Stadium sich bemerkbar machende Bestreben der Entodermzellen, eine möglichst hohe Flächenausdehnung ihres Zellplasmas herbeizuführen. Erwähnen will ich noch, dass diese Erscheinung mit der Zellvermehrung in dem randständigen Blastoderm zunimmt, so dass sie als eine Folge dieser regen Zelltheilung, wie ich sie im folgenden Abschnitt eingehend behandeln werde, angesehen werden darf. In so fern nun mit dem Vorhandensein einer deutlich sich abhebenden Entoderm-scheibe wesentliche Wachstums- und Vermehrungsunterschiede in den einzelnen Blastoderm-partien auf der Eioberfläche Hand in Hand gehen, welche das bis zu dieser Ent-

wicklungsetappe einigermaßen durchgeführte Princip der Gleichmäßigkeit aller Theilungsvorgänge am Ei aufheben, und in so fern sie die nunmehr auftretenden Zellgruppierungen und Gestaltungen auf der Eioberfläche einleiten, bilden sie den Markstein zwischen dem bisher durchlaufenen Entwicklungsweg und dem nun folgenden Abschnitt in der Embryologie des Thieres. Die ersten Anzeichen für die Neugestaltungen, wie sie in der Weiterentwicklung des *A*-Stadiums sich geltend machen, werden daher in einem neuen Abschnitt zusammen mit den aus ihnen folgenden Entwicklungsbildern zur Darstellung kommen.

### III.

Mit der schärferen Ausbildung der differenten Entodermscheibe werden die Wachstumsunterschiede unter den die Eioberfläche bedeckenden Blastodermzellen immer größer. Das Entoderm bleibt zunächst auf dem Stande seines Zellmaterials stehen, statt dessen aber macht sich eine bedeutende Steigerung der Wachstumsenergie der randständigen Ektodermzellen bemerkbar, wie das indifferente Blastoderm nunmehr im Gegensatz zu der Entodermscheibe bezeichnet werden darf. Die folgenden Entwicklungsstadien zerfallen in drei Hauptphasen und anschließend an das zuletzt dargestellte bezeichne ich sie als Stadien *B*, *C* und *D*.

#### Stadium B.

Zunächst kommt es, und damit charakterisirt sich das erste Stadium, in dem Ektoderm, welches unmittelbar der Entodermscheibe angrenzt, allmählich zu einer schnelleren Zelltheilung, welcher ein Zellwachsthum vorausgeht. Schon im Stadium *A* waren die ersten Andeutungen hierfür vorhanden. So kommt in der ersten Phase dieser Erscheinung ein Bild zu Stande (Fig. 10), in welchem zunächst nach der Anordnung und der Größe der Zellen auf der Eioberfläche drei Gebiete unterschieden werden: 1) die Entodermscheibe, 2) die sich lebhaft theilenden Randzellen um die Entodermscheibe und 3) auf der dieser entgegengesetzten Eihälfte von der Theilung noch nicht berührte größere Zellen mit größeren Zwischenräumen unter einander, das indifferente Ektoderm. Hier entsteht der Rücken, in den sich theilenden Randzellen die Seiten des Thieres und in der Entodermscheibe, wie schon erwähnt, die Ventralseite. Die Hauptaufmerksamkeit beanspruchen die Theilungsvorgänge um die Entodermscheibe,

welche das ursprüngliche Bild vollständig verwischen und eine Klärlegung der sich abwickelnden Prozesse stark erschweren.

Es stellt sich nämlich aus dem weiteren Verlauf dieser Vorgänge heraus, dass unter den Entodermzellen, welche zunächst jedes Größenthum suspendirt haben, die ersten Andeutungen und Folgen eines vom Centrum radiär nach dem Rande der Entodermscheibe gerichteten Auseinanderweichens sich bemerkbar machen.

Durch die in den Randpartien gesteigerten Theilungsvorgänge nun einerseits und die Lageverschiebung der Entodermzellen nach dem Rande hin andererseits findet da, wo die Entodermzellen mit den sich vermehrenden Ektodermzellen in Kontakt kommen, eine Zusammenziehung der Entodermzellen und somit eine Verdickung derselben statt, so dass sich an der Grenzpartie die Unterschiede zwischen dem Entoderm und dem Ektoderm fast ganz aufheben. In diesen Stadien erscheint es alsdann zunächst, als ob die Zahl der Entodermzellen zurückgegangen wäre. Wenn alsdann die sich vermehrenden Ektodermzellen einen immer größeren Raum in Anspruch nehmen, dann füllen sie am Rande der Entodermscheibe die Zwischenräume zwischen den einzelnen Entodermzellen aus und gelangen auf diese Weise allmählich in die Entodermscheibe hinein, so dass die randständigen Entodermzellen alsdann zwischen das spezifische Ektoderm zu liegen kommen. Nur die Größe und mehr ovale Gestalt der Kerne kann dann noch den Ausschlag geben für die Natur der Zellen; die Ektodermzellen haben etwas kleinere runde Kerne.

Die Wanderung der Entodermzellen geschieht, wie dies schon jetzt scheinen will, nicht gleich stark nach allen Richtungen, sondern der Hauptstoß ist nach dem Hinterrande der Entodermscheibe gerichtet. Der Hinterrand der Entodermscheibe ist zugleich die hintere Partie des werdenden Embryos. Spätere Stadien zeigen, dass hier die Bildungsstätte für den Thoracoabdominaltheil gelegen ist, während am gegenüberliegenden Rande sich der Kopf herausgestaltet, und die beiden Seiten der Entodermscheibe dann zunächst hauptsächlich von der Bildung der Ruderantenne in Anspruch genommen werden. — Da an gut konservirten Eiern eine Auflösung der Entodermzellen nicht nachweisbar war, so musste die fehlende Zahl der Entodermzellen, welche mit der Ausdehnung der in wachsender Vermehrung begriffenen Ektodermzellen immer höher stieg, innerhalb dieser Ektodermzellen selbst zu suchen sein, zumal sich in späteren Stadien herausstellte, dass keine einzige der Entodermzellen schließlich in Folge ihrer Wanderung in der ursprünglichen Entodermscheibe zurückgeblieben

war. Die zur Eruirung dieser ziemlich complicirten Verhältnisse vorgenommenen Messungen an verschiedenen Eistadien von gleicher Eigröße ergaben folgende Zahlen für die Größe der Entoderm-scheibe in den auf einander folgenden Überwachungsstadien:

$$\begin{aligned} \text{Stadium } B^1 &= 0,160 \text{ mm} \\ - \quad C &= 0,136 \text{ mm} \\ - \quad D &= 0,085 \text{ mm.} \end{aligned}$$

Mit dieser Größenabnahme geht innerhalb der Entoderm-scheibe eine Abnahme der Entodermzellen Hand in Hand. Und dass nicht etwa die als Entoderm in Anspruch genommenen Zellen sich von den Rändern der Scheibe her selbst successive theilen, ergibt das folgende Stadium, in welchem zugleich auch die weiteren Unterschiede in der Art der Energie der Zelltheilungen des Ektoderms auftreten.

#### Stadium C.

Da, wo im vorhergehenden Stadium die vereinzelt Entodermzellen der äußersten Randpartie bereits stellenweis zwischen sich Ektoderm aufwiesen, sind dieselben durch die weitere Vermehrung im Ektoderm ganz von diesen überwachsen, in eine untere Zellschicht also hinabgedrängt und hier in diesem Stadium gerade sind sie dann, da die ektodermalen Zellvermehrungen sich fortwährend in schneller Folge fortsetzen, in den Entodermzellen aber bisher jedes Wachstum aufgehört hat, in Folge dessen durch ihre ursprüngliche Größe namentlich aber durch die ovale Form ihrer Kerne von dem sie bedeckenden Ektoderm deutlicher als bisher gekennzeichnet. Nun wird es auch so recht erwiesen, dass es die in Wanderung begriffenen Entodermzellen der ursprünglichen Entoderm-scheibe sind; denn deren Schwesterzellen, welche mehr der Mitte der Entoderm-scheibe entstammen und dem Hinterrande der Entoderm-scheibe zuwandern, drängen sich hier in gleicher Weise wie die randständigen Zellen der Entoderm-scheibe in Fig. 10, unmittelbar vor dem immer weiter vorwachsenden Ektoderm zusammen. Und da es zwischen den nach vorn sich lebhaft vermehrenden Ektodermzellen und dem nach hinten drängenden Entoderm eine Zeit lang gleichsam zum Kampfe kommt, findet eine Ruhepause in der Entwicklung scheinbar statt, so dass die Zahl der gerade in diesem Stadium gefundenen Eier eine ver-

---

<sup>1</sup> Gemessen mit ZEISS  $\frac{A}{3}$  vom Vorderrande zum Hinterrande der Entoderm-scheibe.

hältnismäßig hohe ist, und auf diese Weise für das aus dem vorhergehenden und dem nächstfolgenden Stadium schwer verständliche der Entwicklungserscheinungen die genügende Deutung ermöglicht wird. Rings um die Entodermscheibe geben in diesem Stadium zahlreiche Kerntheilungsfiguren in gleicher Weise wie in Fig. 10 Zeugnis von der Lebhaftigkeit der Vermehrungsvorgänge, doch da am Vorderrande wie zu den Seiten der Keimscheibe nur vereinzelt die Entodermzellen nach außen wandern und in Folge dessen hier der gegenseitige Widerstand nur gering ist, und das Entoderm, erst einmal aufgenommen von den es mehr und mehr umgebenden Ektodermzellen, leicht von diesen durch Überwachsung in ein tieferes Niveau gedrängt wird, so bleibt am Hinterrande, wo die größere Zahl der Kerntheilungsfiguren das weitaus größte Wachstum am Ei zeigt und wohin der weitaus größte Theil der Entodermzellen drängt, der größere Widerstand. Und schon jetzt geben diese zahlreichen Theilungsfiguren am Hinterrande der Entodermscheibe die erste Andeutung, dass die mehr und mehr von Zellen sich entblößende Entodermscheibe in der Hauptsache von hinten her nach vorn überwachsen wird. Wie in Fig. 10 finden sich in  $\frac{1}{3}$  der Entodermscheibe am Hinterrande derselben und schon etwas über denselben nach außen hinausgerückt die größere Zahl der Entodermzellen eng zusammengedrängt, rings von den kleinen Ektodermzellen umgeben, in denen Kerntheilungsfiguren überaus häufig sind und von denen schon vereinzelt einige Zellen über die größeren Entodermzellen hinübergedrängt sind. In der lichtereren Stelle der Entodermscheibe tritt unter dem feinen Plasmaüberzug das Maschenwerk der Dotterkugeln immer deutlicher hervor.

Das mit diesem Stadium besonders deutlich zur Geltung kommende gegensätzliche Verhalten der Produkte des Entoderms und Ektoderms zeigt als das Ursächliche der ersten Differenzirung beider Keimblätter, sofern dieselbe, wie sich nunmehr mit aller Bestimmtheit verfolgen lässt, auf Wachstumsdifferenzen basirt, ein rein entwicklungsgeschichtliches Moment. Die Furchungszellen waren bis zum Beginn der zweiten Entwicklungsepoche einander gleich, die Vertheilung derselben war ebenfalls noch nach dem vierundsechzigzelligen Stadium fast eine gleichmäßige, das Eiinnere war gleichmäßig von Dotterkugeln erfüllt, ein äußeres Moment war für ein nothwendiger Weise verschiedenartig verlaufendes Wachstum nicht gegeben, und doch kam es noch vor der gleichmäßigen Ausbildung der Blastosphaera zur ersten Wachstumsdifferenz, welche in sich das erste Zeichen einer

auf tretenden Zelldifferenzirung bedeutete. Von diesem Zeitpunkte an stand sich Ektoderm und Entoderm verschieden einander gegenüber. Die Deutung dieser Erscheinung habe ich bereits im Anfange des zweiten Abschnittes in der sekundären Dottervermehrung zu geben gesucht, durch welche das Entoderm sich schneller schon vor der Blastosphaera in größerer Zellzahl herausbildet, um dann in Anlehnung an den ursprünglichen Entwicklungsgang, so lange die eigenen Vermehrungsprocesse zu suspendiren, als wie das Ektoderm den Bestand von Zellmaterial erlangt hat, um eine einheitlich geschlossene Zellenblase zu ergeben.

Einen weiteren Stützpunkt aber für das Sekundäre der in Erwägung gezogenen Vorgänge scheint die Entwicklungsart, wie sie die beiden letzten Bilder ergeben, zu enthalten. Dieses unregelmäßige sich Ineinanderschieben der Entoderm- und Ektodermzellen macht durchaus den Eindruck, als wenn ursprüngliche Verhältnisse gestört und stark variirt wären. Wenn das Auseinanderweichen der Entodermzellen, durch welches das Sichineinanderschieben zu Stande kommt, mit der späteren Bildung des Mitteldarmrohres in konstruktiver Hinsicht in Zusammenhang stände, dann ließe sich das Auseinanderweichen der Entodermzellen als nothwendiges erstes Glied für die Konstruirung des Mitteldarmrohres in Anspruch nehmen und mit Recht als etwas Ursprüngliches deuten. Es müsste dann aber auf das erste Auseinanderweichen eine allmähliche, gleichmäßige Umwachsung des Dotters bis über die Dorsalseite hin erfolgen, wie dieses bei Mysideen und Arthrostraken auch der Fall ist, wo dann in der That das erste Auseinanderweichen der Entodermzellen das für die Konstruktion des Mitteldarmrohres unentbehrliche Anfangsglied darstellt. Bei der *Leptodora* ist, wie die folgenden Stadien sehr bald ergeben, die Art der Bildung des Mitteldarmes eine durchaus andere. Wie schon aus dem zuletzt beschriebenen Stadium hervorgeht, kommt es schon kurz nach dem ersten Auftreten der Erscheinung bei *Leptodora* nicht zu einem gleichmäßigen Auseinanderweichen des Entoderms nach allen Seiten, sondern der größere Bestandtheil des Entoderms drängt nach hinten und bildet auf diese Weise eine geschlossene Zellenlage, welche dann, wie die folgenden Stadien zeigen werden, nach ihrer ektodermalen Überwachsung ihre Lage auf der Ventralseite bewahrt und nicht peripher um die Dorsalseite gleichmäßig herüber wächst.

Dieser fundamentale Gegensatz in der Bildung des Mitteldarmrohres zeigt, dass auch in dem ersten Auseinanderweichen bei *Lepto-*

dora und bei den erwähnten Crustaceen ein fundamentaler Unterschied besteht, und dass den gleichscheinenden Anfangsgliedern eine verschiedene Ursache für ihre Bildung innewohnt. Und der Umstand, dass die Entodermscheibe, da sie später als einschichtige Lage auf der Ventralseite liegen bleibt, nicht als geschlossene Platte versinkt, und dass das Ektoderm sich nicht in gleichmäßiger Überwachsung über dieselbe hinwegzieht, spricht für das sekundär Abgeänderte der ganzen Entwicklungsweise. Die Folgen, welche diese Entwicklungsform mit sich bringt, sind augenscheinlich. Das stark entwickelte Entoderm bleibt in seiner Weiterentwicklung eine Zeit lang zurück, statt dessen werden im Ektoderm die Theilungsvorgänge stark angeregt. Es ist nicht anzunehmen, dass beide Thatsachen beziehungslos nur gleichzeitig neben einander eintreten, sondern zwischen beiden besteht ein Causalzusammenhang. Aus der über den Dotter sich ausbreitenden Lage der Entodermzellen dieses und der vorhergehenden Stadien und aus der Funktion eines Theiles der Entodermzellen als typische Dotterzellen oder Vitellophagen möchte ich annehmen, dass sich in den vorliegenden Stadien auf Grund der abgeänderten Ernährungsweise des Eies eine Art Arbeitstheilung bemerkbar macht. Die Entodermzellen ernähren die randständigen Ektodermzellen. Diese Art der Arbeitstheilung ist jedoch nicht auf Grund eines ursprünglichen Dotterbesitzes als Ursache für die frühzeitige Heraufdifferenzirung des Entoderms anzusehen. Dagegen spricht nicht allein das Fehlen einer ähnlichen Erscheinung bei ursprünglich dotterreichen Eiern, sondern auch die ungleichmäßige Einzeleinwanderung der Entodermzellen trotz der einheitlichen Anlage derselben. Es wird durchaus der Eindruck erweckt, als wenn es ähnlich wie bei dotterarmen Eiern zu einer einheitlichen Einstülpung eines im Blastosphaerastadiums vorgebildeten Entoderms kommen sollte, und dass es der Dotterreichthum ist, welcher diese phylogenetische Bildungsweise auflöst und einen neuen Einwanderungstypus erzwingt. Die Kompression des Eidotters würde diese Annahme wesentlich unterstützen.

Bevor ich die in Frage kommenden Verhältnisse weiter verfolge, möchte ich noch auf die Schnittfiguren 19 und 20 verweisen. Beide sind Längsschnitte, ungefähr durch die Mitte der Entodermscheibe gelegt. Fig. 19, welche einen Schnitt durch das Stadium *B* darstellt, zeigt neben den flachgezogenen großen Entodermzellen am Hinterende der Scheibe in Folge der stärkeren Ektodermvermehrung eine Zusammenziehung und Anschwellung der Entodermzellen; auf diesem Schnitt liegen vier dieser großen Entodermzellen neben einander, und

dieser Kreisbogen der Eiperipherie ist daher mit dem in der Fig. 10 als *Ent* bezeichneten Theil der Entodermscheibe zu identificiren. Die folgenden und vorangehenden Schnitte zeigen dieselben Bilder. An diesem Stadium vorgenommene Messungen ergaben im Vergleich mit den Messungen an Totalbildern und an Schnitten des vorhergehenden und des folgenden Stadiums nochmals mit völliger Bestimmtheit die Identität der zusammengezogenen Zellen mit den ursprünglich flach ausgezogenen Zellen aus dem hinteren Abschnitt der Entodermscheibe. Fig. 20, ebenfalls ein Längsschnitt durch die Mitte der Entoderm-scheibe, welcher der Zeit nach mit einem durch das Stadium *C'* gelegten Längsschnitt zu identificiren ist, zeigt die Ursache für das Zusammenziehen der Entodermzellen in den sich über die äußersten derselben hinüberdrängenden Ektodermzellen. Die Ektodermzellen sind schon merklich kleiner geworden.

Weder in der vorhergehenden noch in dieser Schnittserie sind Dotterzellen im Inneren des Dotters, welcher nach wie vor das Ei-innere dicht erfüllt, und dessen Elemente auch noch denselben Charakter beibehalten haben, vorhanden. Wenn daher in der nächsten Folge sich Dotterzellen herausbilden, so sind es Umbildungsprodukte des Entoderms. Mit der Entstehung dieser Dotterzellen leitet die Entwicklung zum Stadium *D* hinüber.

#### Stadium D.

In diesem Stadium ist die Überwachsung der Entoderm-scheibe noch stärker vorgeschritten, so dass von den zusammengepressten Entoderm-zellen aus dem hinteren Abschnitt der Scheibe keine derselben mehr auf der Eioberfläche sich befindet, vielmehr (Fig. 11) von einer größeren, in lockerem Zusammenhange stehenden Zahl von kleinen Ektodermzellen überdeckt ist. In der Abbildung scheinen unter diesem lockeren Zellüberzuge stellenweis die großen Entodermzellen aus dem Inneren hervor, und diese Stellen scheinen in Folge ihrer Mehrschichtig-keit im Totalbild intensiver gefärbt. Nur bisweilen zeigen, namentlich in den Seiten der ursprünglichen Entoderm-scheibe, die unter den kleinen, zerstreut liegenden Ektodermzellen durchscheinenden Dotter-maschen die ursprüngliche Größe der Entoderm-scheibe. In dem noch auf der Oberfläche selbst befindlichen Stück der ursprünglichen Entoderm-scheibe ist in Folge des Wanderns der Entodermzellen der Zusammenhang zwischen ihnen noch mehr gelockert. Die in den Zwischenräumen der Dotterkugeln eingenisteten Entodermzellen erscheinen jedoch nunmehr im Gegensatz zu dem vorhergehenden Sta-

dium zusammengezogen und daher in mehr kompakter Gestalt. Als neue Erscheinung treten dann am Totalpräparat zunächst an dem Vorderande und an den Seiten der Entodermis Scheibe am deutlichsten einige unter den entodermalen Wanderzellen als Dotterzellen hervor. Ihre Größe und die längsovale Gestalt ihrer Kerne charakterisirt sie als differente Produkte des Entoderms. Zunächst noch unbedeutend in ihren differenten Charakteren, wachsen sie in den nächstfolgenden Stadien über das Doppelte an Größe an, und ihre Kerne erlangen dann spindelförmige Gestalt. Auf ihre Entstehung zurückgeführt, sind es die dem Entoderm in der Wanderung vorausgehenden Zellen der Randpartie der Entodermis Scheibe, so dass die meisten der nach vorn und nach den Seiten wandernden Zellen zu Dotterzellen werden, die nach hinten wandernden aber nur in ihrer Randschicht Dotterzellen zur Ausbildung bringen. Offenbart sich auf diese Weise in den randständigen wandernden Entodermiszellen ihre ernährungsphysiologische Funktion, so scheint die Beziehung in dem Stillstande der Wachstumserscheinungen im Entoderm, welcher ungefähr bis zum Stadium *C* deutlich zu verfolgen war, zu der im Verlauf dieser Stadien lebhaft angeregten Wachstumsenergie in dem angrenzenden Ektoderm gegeben. Das augenfällige Zurückbleiben der Entodermisentwicklung, die Ausbreitung des Zellplasmas über einen möglichst großen Theil der Dotterkugeln von Seiten der Entodermiszellen selbst während eines kurzen Abschnittes innerhalb dieser Entwicklungsphase, die Erscheinung der Ausbildung der randständigen Zellen in der Entodermis Scheibe zu typischen Dotterzellen, diese drei Momente erscheinen in ihrem Zusammentreffen, sobald sie in Beziehung gebracht werden zu den Wucherungserscheinungen in den ektodermalen Randpartien als Anhalt dafür, dass diese entodermalen Zellelemente schon im Embryonalleben im Interesse des in Bildung begriffenen Embryos sich in Funktion befinden. Das Äußerliche der ganzen Erscheinungen spricht wenigstens für diese Deutung, obwohl ein direkter Beweis nicht zu erbringen ist. Erst wenn die ektodermalen Wucherungen namentlich am Hinterrande der Entodermis Scheibe ungefähr über  $\frac{1}{3}$  der Entodermis Scheibe sich ausgebreitet haben, sind wiederum geringe Vermehrungsvorgänge im Entoderm zu konstatiren. Mit der Zellvermehrung geht in gleichem Schritt die Zellwanderung des Entoderms nach hinten, so dass in diesem Stadium bald mehr bald weniger Entodermiszellen in der noch unbedeckten Entodermis Scheibe angetroffen werden. Im Stadium *D* ist es alsdann am Hinterrande der Entodermis Scheibe zu einer deutlichen dem aboralen Eipole zu-

gekehrten Ausbuchtung des Entoderms gekommen, welches durch seine Färbung unter dem Ektoderm schon bei schwacher mikroskopischer Vergrößerung am Ei hervortritt. In diesem Stadium erstreckt sich die nach hinten geschobene Masse des Entoderms auf ungefähr ein Drittel des Eidurchmessers in die Breite, und ist nur ein halb mal so lang als breit. Über die in der Mitte der Keimscheibe gelegenen Entodermzellen sind bereits vereinzelt Ektodermzellen hinübergetreten, welche durch ihre besondere Kleinheit leicht übersehen werden. Eben so ist die ektodermale Zellmasse zu beiden Seiten des ursprünglichen Entodermherdes in Folge der fortgesetzten Theilungen erheblich in ihren Elementen kleiner geworden, so dass der Kontrast dieser Zellen im Gegensatz zu den dorsal gelegenen schon in diesem Stadium recht deutlich hervortritt. Der Zusammenhang der Entodermzellen lockert sich in der Folge mehr und mehr. Die erste Anlage des unteren Blattes liegt zum weitaus größten Theile im Bereich der Entodermscheibe, so dass sich schon aus den Totalbildern herausstellt, dass das Wandern der Entodermzellen zunächst auf eine Konzentration der Zellen von vorn und von den Seiten der Entodermscheibe nach der Mitte ihres Hinterrandes hinausläuft.

Figg. 21 und 22 stellen Längsschnitte durch dieses Stadium dar. Namentlich in den durch die Mitte des Embryos gelegten Längsschnitten dieser Schnittserie, welcher die beiden Figuren entnommen sind, liegen die Entodermzellen gleichsam durch einander gedrängt in verschiedenen Lagen. Theilungsfiguren habe ich nicht gefunden, eine Entodermvermehrung findet daher in diesem Stadium höchstens nur erst ganz vereinzelt statt. Da ferner, wie dieses auch bereits das Totalpräparat zeigte, auch aus der vergleichenden Zusammenstellung der Schnittserien des Stadiums *C* und des vorliegenden Stadiums ergibt, dass im Vergleich zu der ursprünglichen Entodermscheibe die ganze Anlage bereits an Breitenausdehnung abgenommen hat, so ist wohl anzunehmen, dass auch von den Seiten der hinteren Hälfte der Entodermscheibe her ein Theil der Entodermzellen nach der Mitte des Hinterrandes der Scheibe zusammendrängen. Zunächst bilden nach den Längsschnitten die im Eiinnern als unteres Blatt sich ausbreitenden Entodermzellen ein verästeltes mit kleineren oder größeren Zwischenräumen versehenes Zellenwerk, so dass die Zellen den Eindruck von amöboiden Wanderzellen hervorrufen. Die Kerne dieser Entodermzellen sind bereits deutlich oval und einige derselben, an Schnitten tritt dieses am besten am Vorderrande der Entodermanlage hervor, durch die Größe und die etwas länger gezogene Form ihrer

Kerne bereits als Dotterzellen gekennzeichnet. In der Entoderm-scheibe selbst, welche im Vergleich zum Schnitt 19 fast um die Hälfte kleiner geworden ist, liegen sie von einander getrennt und nur drei Entodermzellen sind in dem vorliegenden Schnitt 21 noch an der Oberfläche anzutreffen, an den übrigen Schnitten, welche durch die ursprüngliche Entoderm-scheibe gehen, ist das Verhältnis ein ähnliches. Über den im Inneren liegenden Entodermzellen breiten sich die kleineren, viel dichter stehenden Ektodermzellen in mehrschichtiger Lage aus. Aus den Schnitten gewinnt man den Eindruck, als ob durch die lebhaft Vermehrung im Ektoderm unter den Zellen ein Drängen zu Stande käme. Meist habe ich im Ektoderm tangentielle Theilungsfiguren gefunden. Unmittelbar hinter den letzten Entodermzellen stehen in den Schnitten die Ektodermzellen in größeren Zwischenräumen.

Für die Art, in welcher die Keimblätterbildung vor sich geht, ist somit festgestellt, dass es bereits in einem frühen Stadium während der Bildung der Blastomeren zu einer differenzirten Urentoderm-anlage von einer größeren Zahl von Entodermzellen kommt, und dass diese Anlage durch Überwachsung von Seiten des Ektoderms und eine nur in geringer Ausdehnung stattfindenden Immigration das untere Keimblatt liefert. Trotz der einheitlichen Anlage des Entoderms kommt es also nicht zu einer Invagination derselben, verhindert durch den Widerstand des Dotters, es findet auch keine vereinzelt Einwanderung einzelner Zellen aus dem in Frage kommenden Ver-bande statt, was schon die Charakterisirung desselben als gleichmäßig differente, einheitliche Anlage ausschließt, sondern die ganze Anlage wird zum Versinken gebracht, aktiv in geringerem Umfange durch Wanderung der beteiligten Zellen und passiv durch Überwachsung der Ektodermzellen vom aboralen Pole aus. Die Keimblätterbildung steht also zwischen der eigentlichen Invagination und der Immigration als Zwischenglied. Die Beziehung dieser Art der Keimblätterbildung zu der verwandter Formen, und die Schlüsse, welche sich aus derselben für die phyletische Stellung der Leptodora ergeben, behandle ich im zweiten Theile der Untersuchungen eingehender.

#### IV.

##### Stadium E.

Mit dem Auftreten der folgenden Erscheinungen gelangt das Ei in eine neue Periode seines Embryonallebens, welche von der eben

durchlaufenen sich dadurch abhebt, dass mit ihr die ersten Differenzierungen der einzelnen Körperregionen am Ei beginnen, und welche in ihrem Verlaufe vor der Herausbildung der ersten körperlichen Embryonalform ihr Ende erreicht. Während demnach das Wesentliche der letztbesprochenen Entwicklungsperiode darin bestand, dass auf der einen Seite ein Überwuchern des Ektoderms über das ursprüngliche Bereich der Entodermanlage und auf der anderen Seite eine Konzentrirung der Entodermzellen um die Mitte des Hinterrandes der ursprünglichen Entodermscheibe das Resultat aller Wachstums- und Wanderungserscheinungen war, so besteht das Wesentliche der neuen Erscheinungen nicht so sehr in Wachstumsvorgängen, als vielmehr in Gruppierungsprocessen des sich weiter vermehrenden Zellmaterials. Dadurch, dass die Zellen der Eioberfläche sich um gewisse Centren in bestimmter Anordnung gruppieren, kommen für die Embryonalstadien dieser Periode Bilder zu Stande, welche sich am besten als embryonale Schattenbilder bezeichnen lassen, und welche, wie bereits erwähnt, mit den entsprechenden Entwicklungsstadien von *Astacus* und *Mysis* unter den Crustaceen ihrem Wesen nach eine auffällige Verwandtschaft haben. Die Reihe dieser Stadien ist eine große. Zunächst beginnt von allen Seiten in den lateral zur Entodermscheibe gelegenen Ektodermzellen ein Wandern nach einem etwas seitwärts von dem im letzten Stadium sich markirenden Rande der Entodermscheibe gelegenen Centrum. In Fig. 12 finden sich daher die gesammten Zellmassen zu beiden Seiten des Gastrulamundes bereits in Kurvenstellung in der Weise, dass sie je näher dem Centrum in desto engeren, je weiter nach außen in desto weiteren Kurven stehen. Noch ist das Centrum selbst nicht deutlich ausgeprägt, doch lässt die Lagebeziehung der einzelnen Kurven die spätere Lage desselben bereits vermuthen. So repräsentirt dieses Stadium den Beginn der Zellkonzentration und ist ein Beweis für die Richtigkeit der REICHENBACH'schen Anschauung. Es findet in der That ein Wandern der Zellen nach einem Centrum hin statt und nicht, wie vielleicht anzunehmen wäre, ein von einem Centrum ausgehender successiver Theilungsprocess. Die weitaus größte Zahl der Theilungsfiguren finden sich in den äußeren Kurvenlinien, und mit zunehmender Konzentrirung lässt sich trotz lebhafter Theilungen in den peripheren Zellenkreisen doch eine Entblößung der äußersten Gebiete der von der Konzentrirung betroffenen Partie der Eioberfläche nachweisen. Zur Ergänzung der REICHENBACH'schen Beobachtungen über die concentrische Anordnung der Epithelzellen in den Bezirken erster Organ-

bildungen ist zu erwähnen, dass in Folge der ungleichen Wanderung nur gelegentlich konzentrisch geschlossene Kreise sich finden, dass vielmehr in der Regel von einem Punkte einer geschlossenen Kreislinie eine kurze konzentrisch gebogene Kreislinie abzweigt, die dann nur aus einigen wenigen Zellen besteht und sich zwischen zwei konzentrische Kreise einschleibt.

Im letztbeschriebenen Stadium fanden sich durch große Zwischenräume von einander getrennt die über den ursprünglichen Entodermrand hinübergewucherten Ektodermzellen in annähernd gleicher Vertheilung. Im vorliegenden Stadium ist die Zahl dieser den Gastrulamund überdeckenden Zellen zwar größer geworden, trotzdem aber ist es bisher weder zu einem völligen Verschluss des Gastrulamundes noch überhaupt zu einem epithelialen Ektodermverbande auf der ursprünglichen Entoderm Scheibe gekommen. In der Mitte des Gastrulamundes befinden sich die Ektodermzellen in lichterem Stellung, und bevor noch ein völliger Verschluss des Gastrulamundes eintritt, wandern die Ektodermzellen nach den Randpartien zu beiden Seiten wieder aus einander, um sich an den Kurvenbildungen zu beiden Seiten des Gastrulamundes zu betheiligen. Wie bereits erwähnt, entsteht aus diesen ersten Kurvenbildungen zu den Seiten des Gastrulamundes die Ruderantenne, sie ist somit dasjenige Extremitätenpaar, welches vor allen anderen zur Bildung gelangt. Die ersten Erscheinungen, welche die Bildung der Ruderantenne wie der weiteren Organe einleiten, bestehen außer den Konzentrirungsvorgängen noch im Wesentlichen aus Wucherungserscheinungen im epithelialen Zellverbande nach innen. Und da die Wucherungserscheinungen im Bereich einer Anlage nur stellenweise auftreten, so erhält der Embryo im Präparat ein fleckiges Aussehen. Dass dieser Wachsthumsmodus nur eine Folge der Ernährungsweise des Eies ist, ergibt am deutlichsten die Abbildung in Fig. 12, denn mit dem stärkeren Auftreten von Wucherungen ist stets ein Vorhandensein von einer größeren Zahl von Dotterzellen verbunden. In diesem Stadium sind die Dotterzellen auf beiden Seiten bereits über die Ruderantennenanlagen hinaus vorgedrungen, eben so sind sie über die Thoracoabdominalanlage bis gegen die Dorsalseite und vorn bis in das Bereich der sich nunmehr herausdifferenzirenden Scheitelplatten gewandert, je weiter vom Gastrulamunde entfernt, in desto weiteren Zwischenräumen. So weist ihre Lage zurück auf ihren Ursprung, auf die randständigen Zellen der Entoderm Scheibe. Ihre Zahl ist in Zunahme begriffen, ihre Kerne haben das Vierfache ihrer ursprünglichen Größe erreicht und treten

unter dem ektoderimalen Verbande deutlich durch die Intensität ihrer Färbung hervor.

Die zweite Differenzirung, welche sich zugleich mit den Ruderantennenanlagen bemerkbar macht, ist die Bildung der beiden Scheitelplatten. Vorn am Gastrulamunde differenziren sich im Ektoderm einzelne auffallend große Zellen mit großen leicht färbbaren Kernen heraus. Sie entstehen nicht von einem Centrum aus nach einander oder gleichzeitig, sondern zerstreut bildet sich eine oder die andere der Ektodermzellen, während dazwischenliegende indifferent bleiben, zum Ektoderm der Scheitelplatten um. In Fig. 12 sind auf diese Weise ungefähr 15 Zellen auf jeder Seite entstanden. Diese beiden primären Anlagen sind von einander weit entfernt ganz in die Ecken des Vorderrandes des Gastrulamundes gerückt. Während diese Zellen jetzt noch zerstreut sind, liegen sie kurze Zeit später eng zusammen in konzentrischer Anordnung, und der Umstand, dass ihre Zahl sich dabei nicht weiter erhöht, spricht deutlich für die Wanderung der differenten Zellen nach einem Centrum hin.

Trotz der großen Zahl der in diesem Stadium vorhandenen Dotterzellen sind außer den eigentlichen unter dem Thoracoabdominaltheil befindlichen Entodermzellen im Bereich der ursprünglichen Entodermscheibe am Totalpräparat noch vereinzelt Entodermzellen unter dem Ektoderm nachweisbar. Die Größe ihrer Kerne hebt sie von dem Ektoderm ab. In den seitlichen Partien der ursprünglichen Entodermscheibe im Bereich der Ruderantennenanlagen liegen mehrere dieser restingen Entodermzellen zusammen bereits ganz von Ektodermzellen überwachsen. Dass dieselben aber zu beiden Seiten der Mitte des Gastrulamundes als eine einheitliche Anlage aufzufassen sind, ist nach den zahlreich untersuchten Eiern zu bestreiten. Sie gewähren in diesem Stadium durchaus den Eindruck, als ob sie von der Mitte her nach den Seiten des Gastrulamundes in Wanderung begriffen wären. Diese unter dem Ektoderm noch in dem Bereich des Gastrulamundes befindlichen Entodermzellen sind für die weiteren Entwicklungsvorgänge im Auge zu behalten, da sie diejenigen Zellelemente sind, aus denen in späteren Stadien aller Wahrscheinlichkeit nach die Genitalanlage entsteht. Über die Lageverhältnisse dieser Zellen geben die Schnittserien durch dieses Stadium bessere Auskunft als die Totalpräparate. Schnittfig. 23 stellt einen Längsschnitt durch die Seite der Keimscheibe dar, der unmittelbar seitwärts von der Scheitelplatte durch den Embryo geführt ist. Zwar ist er einem etwas späteren Stadium entnommen, doch

sind die Beziehungen aus ihm zu dem in Betracht kommenden Stadium noch ersichtlich. In den auffallend kleinen und sich in einander drängenden Ektodermzellen ungefähr in der Mitte der Keimscheibe zeigt sich die Bildung der Ruderantenne.

Unter dieser und noch weiter nach vorn finden sich einige wenige Entodermzellen in einem dicken Blutplasma. Auf dem folgenden Schnitte Fig. 24, dem ersten, welcher durch die Scheitelplatte geht, und eben so auf allen weiteren, welche zwischen beide Scheitelplatten durch die Mitte des Gastrulamundes geführt sind, findet sich keine Entodermzelle mehr am Vorderrande des Gastrulamundes vor. Nur noch einige Dotterzellen treten hin und wieder in den Schnitten durch diese Partie des Embryos auf. Nur in den mehr seitwärts gelegenen Schnitten finden sich in der in Betracht kommenden Partie noch Entodermzellen vor. Zwischen Ektoderm und Dotter breitet sich also von der Ruderantenne an sich unter dieser hinziehend seitwärts bis hinauf zur Scheitelplatte auf beiden Seiten des Gastrulamundes eine in einem dicken Blutplasma eingebettete Schicht einiger zerstreut liegender Entodermzellen aus. Die Breitenausdehnung dieses Zellstranges ist durch die Breite der Ruderantenne bestimmt, über dieselbe nach innen geht er also nicht hinaus. Diese Entodermzellen unterscheiden sich im vorliegenden Stadium in nichts von denen, welche unter dem Ektoderm des Thoracoabdominaltheiles gelegen sind, und wie diese sind es Theilprodukte der in den vorhergehenden Stadien aus der Entodermscheibe nach allen Seiten hinausgewanderten gleichwerthigen Entodermzellen.

Wenn aus diesen seitlich gelegenen Entodermzellen die Genitalanlage entsteht, so ist dieselbe ihrer Lage nach auf einige in den Seiten der Entodermscheibe des Stadiums *D* gelegenen Entodermzellen zurückzuführen, ihrem Wesen nach, da es nicht bestimmte Entodermzellen sind, welche zu Dotterzellen werden, oder welche zur Bildung des Mitteldarmrohres zusammentreten, mit allen Zellen der Entodermscheibe gleichwerthig. Der Embryo der *Leptodora* würde also in seiner ersten Bildung keine einheitliche Genitalanlage besitzen, welche nach erfolgter Theilung nach beiden Körperseiten aus einander rückt. Von vorn herein sind es vielmehr zwei gesonderte Zellterritorien, welche die beiden Ovarien des Thieres ergeben.

Würde es sich in der Bildung der Genitalanlage um eine Erscheinung handeln, welche von der Stammesentwicklung abweiche, und würde eine frühzeitige Herausbildung einer einheitlichen Genitalanlage ein entwicklungsgeschichtliches Moment sein, welches

dem ganzen Stamme in dem Sinne angehörte, als es auf Qualitätsunterschieden basirte, dann dürfte die Hineinziehung der Genitalzellen in die entodermalen Zellen, von denen die Randzellen Dotterzellen, die übrigen das Mitteldarmrohr und seine Anhänge liefern, bei der *Leptodora* kaum zu deuten sein. Würde die Genitalanlage schon in den vorhergehenden Stadien different vor allen anderen Zellen vorhanden sein, und würde mit Umgehung der ersten sichtbar einheitlichen Anlage sofort eine Zweitheilung der Geschlechtsanlage zu Stande kommen, dann wäre die Gleichzeitigkeit der Herausbildung dieser Genitalzellen zusammen mit der Herausbildung der Entodermzellen und obenein noch die Gleichartigkeit der äußeren Erscheinung aller dieser Zellen in der Entodermplatte ein auffälliges Zusammentreffen. Es darf desshalb vielleicht angenommen werden, dass Entodermzellen und Genitalzellen ihrem Wesen nach in diesem Stadium noch völlig gleichwertig sind, und dass dem zufolge das frühzeitige Auftreten des Genitalorgans in der Entwicklungsgeschichte anderer Cladoceren nicht auf einer wirklichen Differenz des für die verschiedenen Organe in Anspruch genommenen Zellmaterials beruht, sondern dass die Absonderung für ein bestimmtes Organ als reine Folge der Entwicklungsbedingungen bald früher bald später in der Entwicklung der verschiedenen Cladoceren eintritt. Es könnte vielleicht angenommen werden, dass in erster Linie der Dottergehalt die erste Anlage der Genitalzellen bestimmt, so dass bei dotterärmeren Eiern nur eine beschränkte Zahl von Zellen in einheitlicher Anlage, bei dotterreicheren eine größere Zahl nach Maßstab des Dotterreichthums dann sogar in getrennter Lage das Genitalorgan in seinem ersten Auftreten repräsentirt. Da im Verlauf der folgenden Stadien sich die Genitalanlage aus dem Entoderm als gesondertes Organ herausdifferenzirt, so bildet das vorliegende Stadium *E* das Bindeglied, welches den Ursprung des Genitalorgans verständlich macht. Nicht das späte Auftreten der Genitalanlage in der *Leptodora*-Entwicklung ist also das Wesentliche, als vielmehr die Art der Entstehung selbst, welche sich weder an bestimmte Zellen knüpft, — wenigstens giebt es hierfür keinen augenscheinlichen Gegenbeweis — noch aus einer einheitlichen Anlage herzuleiten ist. Als Folge dieser Erscheinung ist die Vorstellung wohl nicht ganz unberechtigt, dass noch in der Stammreihe der Cladoceren nicht mit Nothwendigkeit das Genitalorgan als eine einheitliche qualitative differente Zellanlage vor allen anderen Zellen im Organismus vorhanden war, sondern dass die Stelle, an welcher sich Genitalzellen absonderten, dieselben Zellen

besaß, wie sie der übrige Zellorganismus aufwies. Die Leptodora-Entwicklung würde dann in dem Stadium *E* jene Verhältnisse aus der Stammesgeschichte repräsentiren, in der es gleichgültig war, welche von den in einem bestimmt umgrenzten Bereich des Körpers gelegenen Zellen Genitalzellen wurden, und da im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte eine paarige Anlage zur Ausbildung gelangte, so tritt bei Leptodora dieser Stammescharakter von vorn herein in der Entwicklung auf. Da das Stadium *E* die einleitende Phase der Naupliusperiode darstellt, so kommt es bei der Leptodora erst im Verlaufe der Naupliusperiode selbst zur wirklichen Abscheidung des Genitalorgans.

Erwähnt sei noch, dass die ursprünglich indifferenten Ektodermzellen, welche der Dorsalseite genähert waren, bereits regeren Antheil an der Ausbildung der Keimscheibe nehmen. Unmittelbar hinter der Thoracoabdominalanlage stehen die Zellkerne des Ektoderms dicht neben einander. Zwar ist auf der Dorsalseite selbst ebenfalls ein geschlossener Verband unter den Zellen erreicht, bereits berühren sich die Zellen mit ihren polygonalen Rändern, die Kerne stehen aber in weiteren Zwischenräumen und die Zellkörper sind flach aus einander gezogen.

Im Übrigen besitzt der Embryo in diesem Stadium noch völlige Kugelform, alle Vorgänge sind also Zellvermehrungs- und Zellgruppierungsvorgänge im Bereich der Eioberfläche selbst. Der Embryo ist von der ursprünglichen Eihaut umgeben. Wenn ich kurz das Entwicklungsresultat, welches in diesem Stadium erreicht ist, zusammenfasse, so sei zunächst hervorgehoben, dass es zu einem Verschluss des Gastrulamundes nicht kommt. Derselbe geht vielmehr direkt in seinem vorderen Theile in die spätere Mundöffnung über. Indem er die ganze Ventralseite des Embryos umfasste, bricht hinter ihm mit der Anlage des sechsten Segmentes die Afteröffnung durch. Bisher war der Urmund bis gegen die Mitte hin annähernd überwachsen, und besonders in dem letzten Stadium war die Überwachsung, deren erste Anfänge sich in den Stadien *C* und *D* bemerkbar machten, stark fortgeschritten. So wird, wenn auch nicht eine völlig geschlossene, so doch eine dichtere Gruppierung der Ektodermzellen auf dem Gastrulamunde mit dem Stadium *E* erreicht. Es wird also vom Stadium *D* des vorhergehenden bis zum Stadium *E* der vorliegenden Entwicklungsperiode die Schließung des Gastrulamundes im Princip festgehalten. Dass es in Wirklichkeit nicht zum definitiven Schlusse des Gastrulamundes kommt, sondern dass das auf dem Gastrula-

munde befindliche Zellmaterial, wie bereits erwähnt, zur Bildung der Ruderantennenanlagen herangezogen wird, und es dann nochmals zu einer sekundären Überwachsung kommen muss, zeigt, dass die in dem Stadium *E* ihrem Abschluss nahe primäre Überwachsung in der *Leptodora*-Entwicklung ein Moment ist, welches einen phyletischen Entwicklungscharakter respäsentirt.

Das Entoderm, welches nach seiner Versenkung bereits eine augenscheinliche starke Zellvermehrung aufweist, erstreckt sich als eine gleichmäßig starke Plasmamasse, in welcher die einzelnen Zellen unregelmäßig zerstreut liegen, zwischen den beiden Ruderantennenanlagen über den hinteren Theil und die beiden Seiten des Gastrulamundes unter den Antennen und geht nach vorn zu beiden Seiten der Scheitelplatten über die ersten ektodermalen Konzentrationen der Ruderantennen hinaus. Die amöbenartig wandernden Dotterzellen sind bereits im ganzen Bereich der Eiperipherie, vereinzelt bereits auf der Dorsalseite, anzutreffen.

#### Stadium F.

In dem Weiterverlauf werden die ersten schattenhaften Anlagen auf der Eioberfläche deutlicher. Die Keimscheibe wird dunkler gegenüber der übrigen Eioberfläche, die Konzentrirung der Zellmassen nach der Keimscheibe hin schreitet fort. Aber nicht allein, dass die Zellmassen der Keimscheibe vermehrt erscheinen, so finden zugleich in den einzelnen Theilen derselben noch wesentliche Umgestaltungs- und Neubildungsvorgänge statt. Von hinten her drängen gegen die Mitte der Scheitelplatten die schon im vorhergehenden Stadium in Wucherung begriffenen kleinen Zellen und haben sich im vorliegenden Stadium bereits zwischen die großen Zellen hineingeschoben, so dass ein Ausschnitt in die ursprünglich rundlichen Anlagen entsteht, und dieselben nach vorn gedrängt werden (Fig. 13). Auf diese Weise gewinnt auf beiden Seiten die Anlage Kegelform mit abgerundeter Spitze. Außerdem hat sich die Anlage von den Ecken des Gastrulamundes etwas nach der Mitte zusammengezogen, so dass Umlagerungsprozesse bereits herausdifferenzirter Zellen auf der Eioberfläche zu konstatiren sind. Mit der Wanderung der Scheitelplatten nach der Mittellinie des Eies hat auch der Wucherungsherd unterhalb der Scheitelplatten an Ausdehnung zugenommen, so dass die Antennenanlage nach hinten zurückgedrängt erscheint. Während im Stadium *E* wegen des ersten Beginnes der Zellkonzentrirung eine Eruirung der Centren nicht ganz leicht war, zeigen sich nunmehr neben den Neubildungen der

ersten Antenne und der Mandibel deutlich zwei gesonderte Centren mit den dazu gehörigen Zellkurven. Wenn aus dem späteren Verlauf der Extremitätenbildung der Ruderantennen sich ergibt, dass dieselbe aus drei in gesonderter Anlage sich bildenden Zellkomplexen von concentrischer Zellstellung zusammenwächst, so ist die obere Zellkonzentration des vorliegenden Stadiums *F* als der Exopodit, die untere, seitwärts geneigte als Endopodit für die Ruderantenne des ausgebildeten Thieres in Anspruch zu nehmen. Sobald aber in Betracht kommt, dass der Haupttheil dieser Extremität, der Stamm erst am Embryo mit vier Thorakalextremitäten als dritter Zellkomplex zur ersten Anlage kommt, und dass, wie die Stadien *F*, *G* und *H* zeigen, eine sekundäre Umlagerung der beiden Zellkonzentrationen vor sich geht, so dass die obere sich auf der Eioberfläche seitwärts nach außen, die untere medianwärts nach innen schiebt, so wird, zumal die Lagebeziehung und die auffällig schnelle Bildungsweise der ersten Antenne und der Mandibel etwas von der Erwartung Abweichendes enthalten, die Vorstellung erweckt, als ob den beiden ersten Zellkonzentrationen des Stadiums *E* und *F* von vorn herein nicht ihre definitive Bestimmung innewohnte. In ihrer Lage unter einander und unmittelbar unter der ersten Anlage der Scheitelplatten rufen sie, so lange uns die folgenden Stadien nicht bekannt sind, den Eindruck von zwei gleichwerthigen, auf einander folgenden Extremitätenpaaren hervor. Neben diesen beiden Zellkonzentrationen zeigt im Bereich des Gastrulamundes die Fig. 13 die in Bildung begriffene erste Antenne und Mandibel; die Kleinheit der Zellen und ihre dichte Konzentration zeigt die Schnelligkeit der Bildungsweise. In Parallelstellung zu den äußeren Zellkonzentrationen liegen sie unmittelbar hinter den Scheitelplatten, neben den beiden Konzentrationen der Ruderantenne sich berührend, unmittelbar hinter einander. Auf diese Weise wird der Gastrulamund an seinen Rändern verengt, und da von vorn her zwischen die beiden Scheitelplatten eine immer intensivere Zelleinwanderung sich bemerkbar macht und den Vorderrand des Gastrulamundes um die beiden Innenschenkel der Scheitelplatten zu umwachsen beginnt, so erscheint derselbe in diesem Stadium deutlich breiter als lang und zwar hinter der Mandibelanlage nach dem Thoracoabdominaltheil hin stark erweitert. Auf dem Gastrulamunde finden sich weniger Zellen als im vorhergehenden Stadium. Unter ihnen scheinen die noch in diesem Bereich befindlichen Dotterzellen mit ihren großen Kernen deutlich durch. Die Überwachsung ist daher wieder zurückgegangen, und die zurück-

wandernden Zellen haben an den Seitenrändern das Material für die Anlage der ersten Antenne und der Mandibel geliefert. Die Thoracoabdominalanlage hat an Ausdehnung nur unwesentlich zugenommen, zeigt dagegen aber eine dichtere Zellgruppierung. Im Gegensatz hierzu ist der Zusammenhang der außerhalb der Keimscheibe gelegenen Zellen ein lockerer geworden, und namentlich auf der Dorsalseite erscheinen die Zellen deshalb stark abgeflacht. Längsschnitt 25 geht seitwärts von der Mediane durch die Scheitelplatte hindurch, so dass er den Gastrulamund noch trifft. Der Gastrulamund kennzeichnet sich durch die Dünnschichtigkeit seines Plasmaüberzuges. Unter ihm liegt am Vorderrande eine der großen amöboiden Dotterzellen. Die Zahl der Entodermzellen unter der Thoracoabdominalanlage ist eben so wie an diesem Schnitt so auch durch die ganze Schnittserie hindurch nicht vermehrt. Die Zellen unterscheiden sich aber bereits deutlicher vom Ektoderm als im vorhergehenden Stadium durch die Größe und rundliche Gestalt ihrer Kerne, welche nach wie vor in einem dicken Blutplasma eingebettet sind. Es ist demnach eine Zellvermehrung im Ektoderm des Thorakaltheiles eingetreten, welche die Zellkleinheit des Ektoderms zur Folge hat. Unter der Scheitelplatte findet sich gemäß dem vorhergehenden Stadium keine Entodermzelle vor. Zwischen den großen Zellen der Scheitelplatte und dem Gastrulamund finden sich, wie der Schnitt 25 zeigt, die zwischen die Ektodermzellen der Scheitelplatte hineingewanderten kleinen Ektodermzellen. Auch am Hinterrande des Gastrulamundes finden sich kleinere Ektodermzellen als im Endabschnitt der ektodermalen Thoracoabdominalplatte, so dass wohl auch an dieser Stelle eine Zellvermehrung vom Rande des Gastrulamundes aus stattfindet, welche eine Ausdehnung der Thorakalplatte über den Gastrulamund zur Folge hat. Erwähnt sei im Anschluss an den Längsschnitt 25, dass sich unter den Entodermzellen der Thoracoabdominalanlage bereits das Bestreben bemerkbar macht, eine einheitliche Entodermplatte zu bilden, während noch im vorhergehenden Stadium die Mitteldarmzellen im Anschluss an die erste Einwanderung eine ungleichmäßige Vertheilung aufwiesen. Auf dem Schnitt liegen die Entodermzellen größtentheils bereits perlschnurförmig neben einander gereiht, und nur vereinzelt liegen noch Entodermzellen außerhalb dieser Zellreihe. Schnitt 26, welcher etwas seitwärts vom Schnitt 25 durch dasselbe Ei gelegt ist, geht durch die Anlage der ersten Antenne und der Mandibel. In der Mitte des Schnittes ist da, wo die große amöboide Dotterzelle dem Ektoderm anliegt, noch der letzte Theil des

Gastrulamundes getroffen. Unmittelbar davor liegen die kleinen Ektodermzellen der sich bildenden Extremitäten am Rande des Gastrulamundes.

Unterhalb dieser Anlagen nun zeigt der Schnitt 26 und der Schnitt 27, welcher einem etwas jüngeren Stadium entnommen ist und nur ein Weniges der Mediane genähert ist, so dass er noch den Außenschenkel der Scheitelplatte getroffen hat, vier flach gezogene Entodermzellen. Verfolgt man die beiden Schnittserien nach den beiden Seiten, nach den Anlagen der Ruderantenne hin, so treten, wie Fig. 28, welche der ersten Schnittserie entnommen ist, zeigt, immer wieder vereinzelte Entodermzellen mit ihren längsovalen Kernen und ihrer flachen spindelförmigen Gestalt auf. In weiten Zwischenräumen sind sie durch eine dünne Plasmaschicht mit einander verbunden. In der Lage dieser entodermalen Zellschicht zu den ektodermalen Theilen ist keine wesentliche Veränderung im Vergleich zum vorhergehenden Stadium eingetreten, das Blutplasma aber, in welches diese Zellen im vorhergehenden Stadium eingebettet waren, ist fast völlig geschwunden, und die einzelnen flachgezogenen Zellen haben sich zu einer einheitlichen Lage im Bereich der ersten Antenne, der Mandibel und der Ruderantenne dicht unter dem Ektoderm ausgebreitet. In ihrer Mitte steht diese entodermale Zelllage nach hinten mit dem Entoderm der Darmanlage noch in Verbindung. In den Schnitten 26, 27 und 28 zeigt sich dann ferner die bereits eingetretene Differenzirung der in Frage kommenden Entodermzellen. Die Kerne der im Thorakaltheil liegenden entodermalen Zellen sind im Gegensatz zu diesen rund, die Dotterzellen aber haben auffallend größere Kerne und sind außerdem meist amöbenartig verästelt.

Da im Thorakaltheil noch keine Segmentation vorhanden ist, und der Embryo außer der Kopfanlage in seinen Zellkonzentrationen auf der Eioberfläche drei Paare von Extremitätenbildungen aufweist, so spiegelt er in diesem Stadium den Nauplius des Crustaceenstammes wieder. Wie dieser Nauplius sich aber zeigt, ist er weit von irgend welcher selbständigen Form entfernt und stellt sich als durchaus embryonale Entwicklungsstufe der Leptodora-Entwicklung selbst dar. Um so mehr ist dieses der Fall, als die erste Antenne und die Mandibel gemäß ihrer späteren Einästigkeit als einfache Zellkonzentration auftreten, die zweite Antenne aber schon die Modalität ihrer Entwicklungsweise in der doppelten Zellkonzentration von Beginn ihrer Bildung zur Schau trägt. Indem hierzu die gegenseitige Lageverschiebung der drei vorhandenen Extremitätenanlagen hinzukommt,

zeigt es sich, dass die stattgehabten Umbildungserscheinungen während der stammesgeschichtlichen Entwicklung der *Leptodora* selbst diesem Stadium ihren Stempel aufgedrückt haben, so dass in der *Leptodora*-Entwicklung selbst in embryonaler Weise der Nauplius in seiner Ursprünglichkeit geschwunden ist. Sofern aber, wie bereits erwähnt, keine definitiven Lagerungsverhältnisse der einzelnen embryonalen Anlagen in diesem Stadium zu Tage treten, sondern außer der bereits erfolgten sekundären Umlagerung der Scheitelplatten in den folgenden Stadien noch weitere in ausgedehnter Weise stattfinden werden, so ist möglichenfalls die ursprüngliche gegenseitige Lagebeziehung auf ursprüngliche Verhältnisse zurückzuführen. Und um so mehr möchte ich dieses annehmen, als die Art des Auftretens der ersten Antenne und der Mandibel gleichsam einer Ersatzbildung gleichzukommen scheint. Dass nun trotz des Dotterreichthums des Eies, welcher, wie die späteren Stadien ergeben, eine möglichst gleichzeitige Ausbildung der definitiven Organisationsverhältnisse ergibt, die ersten Bildungsvorgänge der Extremitätenanlagen nicht nur nach einander, sondern in weit höherem Maße in anderer Form, als sie der ausgebildete Zustand vorschreibt, entstehen lässt, legt die Annahme nahe, dass wir es mit dem Dotterreichthum des *Leptodora*-Eies als mit einer jungen Erwerbung zu thun haben.

#### Stadium G.

Die Zellvermehrung in allen Theilen der Keimscheibe ist in stetem Fortgange begriffen, und der Embryo ist nunmehr als  $\frac{1}{3}$  seiner letzten Längsausdehnung um die Eioberfläche herungewachsen. Die fortgesetzt stattfindenden Zellvermehrungen haben nicht allein eine Größenzunahme herbeigeführt, sondern zugleich das Zellmaterial der einzelnen Theile vermehrt, und es treten dadurch dichtere, den Eindruck von kompakteren Bildungen hervorrufende Anlagen uns entgegen. Immer wieder machen sich im Verlauf der Zelltheilungen die gleichen Formationsgesetze geltend, welche die Kurvenstellung bedingen. Das Wachsthum der Keimscheibe beruht nicht ausschließlich auf Zellwucherung im Bereich der vorgebildeten Anlagen, sondern, indem von außen her noch aus den indifferenten Zellen der Dorsalseite neues Material zu den Wucherungsherden hinzukommt, wird die Größenzunahme der einzelnen Theile noch erhöht. So finden sich um die ursprünglich vorgebildeten Anlagen auf der Eioberfläche in deren näheren Umgebung in kleineren, in deren weiteren Umgebung in größeren Abständen die indifferenten dorsalen Ektoderm-

zellen vor. Sie befinden sich vom Rücken her auf Wanderung zur Keimscheibe, und diese Wanderung setzt sich ununterbrochen fort. Die Zellen der Dorsalseite erscheinen daher namentlich in den mittleren Bezirken des Rückens trotz der stattfindenden Theilungen nicht vermehrt und breiten sich im Gegentheil, um über dem Dotter in Kontakt zu bleiben, immer mehr zu flachen Überzügen aus. Im Wesentlichen liegen hier somit wahrscheinlich dieselben Entwicklungsphänomene vor, wie sie sich in der Entwicklung von *Astacus* zeigen. Und mit REICHENBACH ist wohl anzunehmen, dass diese Wanderungen der indifferenten Dorsalzellen in Zusammenhang mit der Koncentricität, welche sie bei der Wanderung alsbald einnehmen durch Zugkräfte, welche von bestimmten Punkten der Eioberfläche nach außen hin wirken, veranlasst sind.

Nur auf diese Weise wird die gesammte Neugestaltung der Lagebeziehungen der einzelnen Organanlagen der Keimscheibe zu einander, welche schon im vorhergehenden Stadium sich in der Zusammenziehung der beiden Scheitelplatten andeutete, in diesem Stadium aber auch in der Lageveränderung der übrigen Organanlagen schärfer hervortritt, verständlich. Eine Wanderung derselben findet nach der Medianlinie hin statt, und aus doppelten Gründen erscheint daher bei der ersten Betrachtung des Totalbildes Fig. 14 die Keimscheibe im Vergleich zu dem vorhergehenden Bilde in die Länge gezogen. Am stärksten wird von diesem Zuge zunächst die Mandibel betroffen. Während sie im vorhergehenden Stadium hinter der Anlage der ersten Antenne schräg nach außen gerichtet war, hat sie sich jetzt nach der Mitte des Embryos in ihrem Centrum verschoben und bildet mit der Anlage der ersten Antenne eine nach der Mediane geneigte schräge Linie. Der Gastrulamund wird auf diese Weise im Gegensatz zu seiner ursprünglichen Gestalt umgekehrt nach hinten zu verschmälert, und es leiten sich in Folge dessen mit dieser Umlagerung der Mandibel die Verhältnisse ein, die zur definitiven Mundbildung führen. Dieser Wechsel in dem Lagerungsverhältnis der beiden Extremitätenanlagen zu einander zeigt noch deutlicher als die Zusammenschiebung der Organanlagen nach der Mitte der Keimscheibe die Ursprünglichkeit der ersten Lagerungsverhältnisse. Die Wanderung der Mandibel, welche sich also als eine Drehung um die erste Antenne darstellt, ist dann mit einer Wanderung der ersten Antenne selbst verbunden, so dass als Wirkung der stattgehabten Zusammenziehung das Bereich des ursprünglichen Gastrulamundes auch in seinem Vordertheil gegenüber dem Stadium *F* etwas verengt er-

scheint. Im Vergleich zur Wanderung der Mandibel ist die der ersten Antenne jedoch von nur geringer Bedeutung. Der Hauptattraktionspunkt liegt ungefähr in der Mitte des ursprünglichen Gastrulamundes. Die geringste Einwirkung auf ihre Lage erleiden daher die beiden Scheitelplatten. Während sie im vorhergehenden Stadium mit ihren Spitzen noch eine geringe Neigung nach der Medianlinie zeigten, sind sie jetzt (Fig. 14) umgekehrt mit ihrem Basaltheil einander genähert, während ihre äußeren Enden divergieren. Durch diese Neigungsänderung ist den unterhalb derselben zwischen Scheitelplatte und erster Antenne hereindrängenden indifferenten Entodermzellen der Zutritt zur Keimscheibe geöffnet, und der geschaffene Zwischenraum zwischen Scheitelplatte und erster Antenne wird von den indifferenten Ektodermzellen sogleich ausgefüllt (Fig. 14). Im Übrigen weisen die Anlagen der Mandibelbildung und der ersten Antenne keine Größenausdehnung auf, nur ihr Zellmaterial hat sich vermehrt.

Die Wucherung der kleinen Zellen zwischen den großen Zellen der beiden Scheitelplatten ist ebenfalls stark vorgeschritten, in diesem Bezirk der Keimscheibe finden sich äußerst zahlreiche Theilungsfiguren mit auffallend kleinen Zellen. Die großen Zellen werden in Folge dieser Wucherung noch weiter nach vorn gedrängt, als wie im Stadium *F*, und im Totalpräparat macht sich bereits der Beginn einer Überwucherung über die großen Zellen, welche zu ihrem weitest aus größtem Theile noch der Eioberfläche angehören, bemerkbar.

Mit der bisher besprochenen Umlagerung der einzelnen Organbildungen macht sich im Stadium *F* im Allgemeinen eine völlige Neugruppirung der einzelnen Extremitätenanlagen zu einander bemerkbar. Es bilden sich die Lagerungsverhältnisse heraus, welche für definitive Gestaltung gültig sind. Aus dem Nebeneinander der beiden Ruderantennenäste und der ersten Antenne und der Mandibel entwickelt sich ein Nacheinander, die erste Antenne zusammen mit der Mandibel beginnt sich zu den Ästen der Ruderantenne zu verschieben, und auch die Äste dieser Antenne selbst drehen sich hierbei gegenseitig mehr und mehr nach außen. Die erste Lagebeziehung der beiden Äste der Ruderantenne war demnach nur eine provisorische, ihre Bedeutung wahrscheinlich ursprünglich eine andere, und in ihrer Entstehungsweise sind die erste Antenne und die Mandibel scheinbar sekundäre Neubildungen.

Im Gastrulamund, wie er sich nach der Neulagerung der Extremitäten darstellt, ist der Zusammenhang des Ektoderms immer

noch ein lockerer, und in seiner Mitte treten am Totalpräparat bisweilen noch entodermale Zellen deutlich hervor. Bessere Auskunft über die Ausdehnung des Entoderms in diesem Bezirk ergeben die Schnitte. Eben so wie die einzelnen Organbildungen am Totalpräparat in Folge ihrer konzentrirten Zellstellung durch ihr intensiveres Roth mehr als im Stadium *F* hervortreten, so markirt sich auch die Thoracoabdominalplatte ausschließlich durch ihren dunkleren Farbenton. Mit diesem Stadium aber theilen bereits zwei abwechselnd auftretende Farbennuancen in den seitlichen Partien die Thorakalplatte in drei Segmente. Längs der Mediane beginnen sich kaum merklich aus dem indifferenten Ektoderm der Thorakalplatte die Neuroblasten allmählich herauszubilden

Im Entoderm haben, wie die Schnittserien ergeben, ebenfalls lebhaftere Theilungsvorgänge stattgefunden, so dass sie mit dem Ektoderm des Thorakaltheiles gleichen Schritt halten. Da aber zu den Entodermzellen von außen keine neuen Zellen hinzutreten, wie dies an den Rändern der ektodermalen Thorakalplatte geschieht, so ist nach dem äußeren Eindruck die Zellvermehrung im Entoderm nicht gleich intensiv der im Ektoderm, und die Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen des Ektoderms sind daher auffallend kleiner. Außer dem vorhandenen Längswachsthum der entodermalen Zelllage, welche durch Zellvermehrung innerhalb derselben, wie Theilungsfiguren zeigen, vor sich geht, hat sich das Entoderm gemäß der Neigung, die es bereits im vorbergehenden Stadium *F* zeigte, in der Medianlinie zu einer einschichtigen Lage angeordnet. Da in den Seiten der Entodermischeibe die Zellen mehrschichtig auftreten, und wohl kaum anzunehmen ist, dass die Randpartien der Entodermischeibe größere Wachsthumintensität entfalten als die mediane Partie, so möchte ich annehmen, dass ein Drängen der Entodermzellen aus der Mediane nach den beiden Seiten der Entodermischeibe die Ursache für die Zellansammlung in der Entodermischeibe zu beiden Seiten der Mediane ist. Es treten somit dieselben Processe in dem entodermalen Zellblatt ein, die bereits SAMASSA bei anderen Cladoceren beschrieben hat. Das Entoderm wölbt sich zu beiden Seiten der einschichtigen Mediane mehrschichtig auf, so dass längs der einschichtigen Medianplatte durch die ganze Thorakalanlage zu beiden Seiten zwei Längswülste hinziehen. Zugleich mit diesen Processen macht sich der Beginn einer Segmentation der Entodermmassen bemerkbar, und zwar kommt sie zunächst in den beiden Längswülsten zum Ausdruck, wodurch im Totalpräparat die Farbennuancirung be-

dingt ist. Die einschichtige mediane Partie des thorakalen Entoderms bleibt von der Segmentation völlig unberührt.

In Fig. 29—34 bilde ich sechs Längsschnitte ab, welche ein und demselben Embryo entnommen sind und den Embryo in ungefähr der gleichen Entwicklungshöhe darstellen als das Flächenbild Fig. 14. Schnitt 29 ist seitwärts von der Scheitelplatte durch das Ei gelegt. Das Ektoderm befindet sich auf der ganzen Eioberfläche noch in dem Einiveau selbst, und nirgends ist eine Spur einer Hervorwölbung, sei es einer der drei am Totalbild bereits deutlich markirten Extremitäten, sei es der drei Segmente der Thorakalregion vorhanden. Links ist bis zur entodermalen Aufbauchung in der Mitte des Schnittes die vordere Hälfte der Keimscheibe getroffen, rechts die Thorakalanlage. Im vorderen Theile finden sich die Ektodermzellen in einander geschoben, theils in demselben, theils in verschiedenem Niveau, während sie kurz davor und in dem ganzen hinteren Theile nur in einer Lage angetroffen werden; wenn auch unbedeutend, so sind diese Zellen auch merklich kleiner als in der zweiten Hälfte der Keimscheibe. Dieser Schnitt hat also im Vordertheil des Embryos einen Wucherungsherd angeschnitten, welcher dem unter der Scheitelplatte zur Ausbreitung gelangten Wucherungsherde der ersten Antenne entspricht. Vor demselben liegt das Ektoderm in ähnlich gedrängter einschichtiger Lage, wie im zweiten Abschnitt der Keimscheibe, und zeigt, dass ein beträchtlicher Theil der indifferenten Dorsalzellen bereits an den Seiten der Scheitelplatten in das Bereich der Keimscheibe hineingezogen ist. Die Schnitte 30 und 31 treffen im Bezirk  $A_1$  nochmals die erste Antenne und liegen ebenfalls gleich dem Schnitt 29 noch seitwärts der großen Zellen der Scheitelplatte. Im Ektoderm dieser Schnitte finden sich gelegentlich Theilungsfiguren, welche auf eine weitere Zellverdichtung schließen lassen. Auch in den beiden letzten Schnitten ist in dem hinteren Theile der Keimscheibe das Ektoderm durchgängig einschichtig. Schon im Schnitt 30 und 31 waren in dem Bezirk  $A_1$  die Zellen gedrängter und kleiner als in dem hinteren Theile des Ektoderms, in dem folgenden Schnitt 32 zeigt sich dann in dem Zelllager des Bezirkes  $A_1$  das Ektoderm wieder einschichtig, während es unmittelbar hinter diesem Bezirk in der Zone  $Md$  alsdann mehrschichtig auftritt und dann auf einigen weiteren medianwärts geführten Schnitten denselben in einander geschobenen Eindruck hervorruft, wie das Ektoderm des Bezirkes  $A_1$  in den Schnitten 29—31. Es ist der Wucherungsherd der Mandibel. Auf den folgenden Schnitten hört diese Wucherung allmählich wieder auf und in den stark der

Mediane genäherten Schnitten, von denen ich in Fig. 33 einen abbilde, werden die Ektodermzellen hinter der im Vordertheil der Keimscheibe getroffenen Scheitelplatte größer und stehen in weiteren Zwischenräumen als in den Schnitten, welche durch die Seitentheile der Keimscheibe geführt sind. Indem in den mehr seitlich gelegenen Schnitten durch die Keimscheibe zuerst die erste Antenne und dann erst der Mitte der Keimscheibe genähert, die Mandibel auftritt, ist auch aus den Schnitten ein Wechsel in den Lagebeziehungen dieser beiden Extremitäten erwiesen, in so fern in den Schnittfiguren des vorhergehenden Stadiums die Lagebeziehung eine umgekehrte war. Eine Einsenkung in der Medianlinie ist nicht vorhanden. Schnitt 32 und 33 zeigt in *S* die großen Zellen der Scheitelplatten. Ein Vergleich dieser Schnitte mit Schnitt 30 und 31 beweist, dass sich zwischen Scheitelplatte und erster Antenne eine Schicht neuer Ektodermzellen aus den seitlichen indifferenten Partien der Eioberfläche eingeschoben hat. Auf Schnitt 33 ist der Wucherungsherd der kleinen, in ihrem ersten Auftreten hinter der Augenanlage befindlichen Zellen in diese selbst weit hineingetreten, und am Schnitt 33 treffen wir zwei der großen Zellen der Scheitelplatte bereits ganz vorn am Rande der Anlage an. Während ferner im vorhergehenden Stadium *F* zwischen den beiden die Innenränder beider Scheitelplatten treffenden Längsschnitten noch eine Reihe von Schnitten dazwischen lag, tritt in diesem Stadium nach dem letzten medianwärts gerichteten Schnitt durch die eine Scheitelplatte gleich auf dem zweiten oder dritten der folgenden Schnitte die zweite Scheitelplatte hervor. Die beiden Scheitelplatten sind also eng an einander gerückt und schicken sich an, mit einander zu verschmelzen.

Nach der Art der vom Flächenbild bereits bekannten und aus den Schnitten deutlich wahrnehmbaren Lageveränderung in den ektodermalen Bildungen dürfte die Ursache dieser Lageverschiebungen in einer Zugwirkung bestehen, welche vom Gastrulamund her unterhalb der Mandibel ungefähr von ihrer Mitte her ausgeht und nach den Seiten und nach vorn hin ihren Einfluss übt. Auch im Entoderm lassen Lageveränderungen zu den Seiten des Gastrulamundes gleiche Vorgänge vermuthen. Ich komme auf dieselben, nachdem ich im vorhergehenden Stadium nachgewiesen habe, dass das Entoderm zu beiden Seiten des Gastrulamundes bereits eine differente Zellgestalt angenommen und sich in einer Zelllage im Gegensatz zu dem Entoderm der Thoracoabdominalanlage ausgebreitet hatte, im Folgenden ausführlicher zu sprechen. Im Schnitt 29 zeigt sich das Entoderm

im Thorakaltheil wie im Vorderabschnitt des Embryos in mehr oder minder einschichtiger Lage. Unmittelbar hinter dem Wucherungsgebiet der ersten Antenne weist es dann eine Lücke auf, welche in dem Präparate, dem diese Schnitte entnommen sind, schon auf dem vorhergehenden und dann noch auf dem folgenden vorhanden ist und erst auf dem dritten, welchen ich in Fig. 30 abbilde, zu schwinden beginnt. Hinter dieser Lücke aber, da, wo im Ektoderm die dichtere Lage der Kerne die Wucherungszone der Mandibel darstellt, finden sich über der einschichtigen Lage des Entoderms (Fig. 29) zwei etwas größere Zellen hinüber gewandert. Auf dem Schnitt 30, da, wo die Lücke im Schwinden begriffen ist, finden wir dann drei weitere dieser Entodermzellen und in Schnitt 31 und 32 hat sich dann ein ganzer Ballen von Entodermzellen unterhalb des Centrums der eigentlichen Mandibelbildung zusammengelagert. Mit Beziehung auf die seitwärts befindliche Lücke im Entoderm ist daher wohl nicht mit Unrecht anzunehmen, dass die den Zellballen zusammensetzenden Entodermzellen von den seitwärts gelegenen Partien des zwischen Ruderantenne und Mandibel gelegenen Entoderms stammen und nach der Mitte und nach hinten gewandert sind. Die in späteren Stadien auf das deutlichste nachweisbare Wanderung dieses Zellballens nach hinten mag als weiterer Beweis dienen, dass auch die Lage, welche diese Zellen im vorliegenden Stadium einnehmen, nicht ihre ursprüngliche, sondern auf Wanderung zurückzuführen ist. Die Lücke im Entoderm vorn und zur Seite dieses Ballens weist auf ihren Ursprung hin. In diesem Ballen markirt sich die erste Absonderung der Genitalzellen. Zunächst sind sie also auf eine Zusammenziehung der zu den Seiten des Gastrulamundes des Stadiums *F* gelegenen bereits differenzirten Entodermzellen zurückzuführen und in Bezug auf ihren ersten Ursprung stammen sie von dem in der Entodermscheibe des Stadiums *B* seitlich gelegenen Entodermzellen, von denen die äußersten Randzellen zu Dotterzellen wurden, während die mehr in der Mitte gelegenen mit den am Hinterrande der Scheibe befindlichen nach hinten unter die spätere Thorakalplatte hinunterwanderten, so dass im Stadium *B* die Genitalzellen in keiner Weise von dem übrigen Entoderm zu sondern waren. Da sie dann ferner bis zum Stadium *F* noch keine Differenzirung erfahren hatten, so gelangt die Genitalanlage bei der *Leptodora* erst im Verlaufe des Nauplius ähnlichen Entwicklungsstadiums zur ersten Anlage.

Da das Entoderm unter der ersten Antenne, der Mandibel und der zweiten Antenne von der Scheitelplatte an bis zur Thorakalplatte

bis zum vorhergehenden Stadium *F* gleichwerthig erschien, und nichts darauf hinwies, dass gerade in den im vorderen Theile dieses fraglichen Bezirks gelegenen Entodermzellen schon vor ihrer Wanderung eine qualitative Differenz seit längerer Zeit vorhanden war, so ist auch kein innerer Grund für eine Absonderung von Genitalzellen im hintersten Theile dieses Bezirkes selbst, an der Stelle, an welcher das erste Auftreten der Genitalanlage zu verzeichnen ist, wenn nicht entwicklungsgeschichtliche Ursachen derselben hindernd entgegenständen. So meine ich, dass das erste Auftauchen der Genitalzellen in dem vorderen Abschnitt der Mittelregion des Embryos in Verbindung mit dem Wandern derselben nach hinten ein entwicklungsgeschichtliches Moment aus der Entwicklung der Stammreihe darstellt, das zunächst darauf hinweist, dass das ganze Umlagerungsphänomen ein erst in neuerer Zeit auftretender Vorgang ist. Ursprüngliche Verhältnisse würden in der ersten Lage der Genitalzellen zum Ausdruck gebracht. Da in dem ausgebildeten Thiere das Genitalorgan im dritten und vierten Abdominalsegment liegt, und da, wie ich annehmen zu müssen glaube, kein Unterschied zwischen den Zellelementen des Entoderms der Mittelregion des Embryos bis zum Stadium *F* bestand und da ferner keine mechanischen Gründe einwirken, welche das erste Differenziren unmittelbar vor der Thorakalplatte also im hinteren Theile der mittleren Embryonalregion verhindern, so ist das erste Auftreten dieser Genitalzellen zusammen mit ihrer späteren Wanderung der reine Ausdruck eines phylogenetischen Zustandes. Bei jenen Cladoceren aber, bei denen von vorn herein das Genitalorgan im hinteren Theile des Embryos zur Absonderung gelangt, dürfte daher eine Abweichung von dem ursprünglichen Entwicklungsgange zu Tage treten. Daraus aber, dass die Genitalanlage auf Grund ihrer Wanderung kein konstantes Lagerungsverhältnis zu den übrigen Organen im Verlaufe der Stammesentwicklung aufweist, ist möglichenfalls der Umstand herzuleiten, dass bei den verschiedenen Cladocerengruppen der Oviduct am Ovarium eine verschiedene Ansatzstelle aufweist. Indem mit dem Auftreten neuer Segmente am Embryo die Genitalanlage nach hinten wandert, müssten, sobald irgend welche Raumverhältnisse die wandernde noch nicht zum völligen Organ ausgebildete Genitalanlage aus ihrer definitiven, in der Entwicklung ursprünglich vorgesehenen Lage nachträglich noch weiter nach hinten verdrängt, die Oviducte am entgegengesetzten Ende des Ovariums zum Durchbruch gelangen, als dies bei anderen der Fall ist.

Weitere Veränderungen im Entoderm beziehen sich auf die Aus-

dehnung desselben. Gegenüber dem vorhergehenden Stadium *F* lässt sich in erster Reihe in der seitlich vom Gastrulamunde gelegenen Entodermlage, der auch die Genitalzellen entstammen, eine starke Zellvermehrung nachweisen. Dieselbe besteht ununterbrochen fort. Zahlreiche Theilungsfiguren, von denen in Figg. 29, 30 und 31 im Vordertheile der Keimscheibe einige getroffen sind, geben hiervon Zeugnis. Bei dieser Vermehrung hat die Entodermlage nach vorn und nach beiden Seiten an Raumausdehnung gewonnen. Zwar reicht sie auch jetzt nur bis zur Scheitelplatte nach vorn, doch wie aus Figg. 31 und 32 ersichtlich, und wie die Lageveränderung der Scheitelplatten nach der Mediane hin ergibt, ist eine Längsausdehnung im Vordertheil der Keimscheibe dennoch vorhanden. Die seitliche Ausdehnung der Entodermlage am Rande des ursprünglichen Gastrulamundes, namentlich nach der Mitte der Keimscheibe, wird aus Schnitt 33 und 34 evident. Im vorhergehenden Stadium hatte schon hinter dem noch etwas seitlicher befindlichen Centrum der Augenanlage die einheitliche Lage des Entoderms aufgehört, jetzt, wo die Scheitelplatten in der Mediane zusammengedrückt sind, findet sich das Entoderm auf allen Schnitten hinter der Scheitelplatte. Über dieselbe nach vorn geht es aber nicht hinaus. Nach der Mitte der Keimscheibe, im Mittelbereich des ursprünglichen Gastrulamundes, wird es dann seltener. Auf allen Schnitten lässt sich ferner von den Seiten des Embryos aus nach der Mediane hin unter der Ruderantenne, der Mandibel und der ersten Antenne eine einheitliche Verbindung mit dem Entoderm der Thorakalplatte nachweisen. Das Entoderm, welches ursprünglich aus der Entodermscheibe nach den Seiten hin aus einander wich, hat sich also sekundär mit dem nach vorn sich ausbreitenden thorakalen Entoderm zu einem einheitlichen Zellenlager wieder vereinigt (Figg. 31—34). Im Stadium *F* waren, wie die Schnitte 26—28 ergeben, die zu den Seiten des Gastrulamundes gelegenen Entodermzellen von den im Thorakaltheil gelegenen noch durch einen geringen Abstand von einander getrennt. Das erste Auseinanderweichen des Entoderms aus der Entodermscheibe beruht daher auf rein ernährungsphysiologischen Gründen, in so fern es der schnelleren Dotterresorption dient und hiermit in Zusammenhang markiert es phylogenetische Vorgänge. Denn von vorn herein darf die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass gerade in Bezug auf den ursprünglich einheitlichen Zusammenhang der Entodermscheibe eine einheitliche Einsenkung ähnlich dem Einsenkungsprocess der *Astacus*-Entwicklung ursprünglich bestanden hat, durch stärkere Dotterver-

mehring aber unmöglich geworden und zu dem Auseinanderweichen geführt hat. Die sekundäre Wiedervereinigung der gesammten Entodermmasse giebt einen neuen Beleg für das Sekundäre des Dottererwerbes. Im Schnitt 29, dem am weitesten seitwärts geführten Schnitt, ist das im Thorakaltheil gelegene Entoderm einschichtig, im Schnitt 30 mehrschichtig und in Schnitt 32 treten die ersten Spuren von Segmentation innerhalb des Entoderms auf. Die abwechselnde Farbennuancirung im Flächenbilde hängt ausschließlich von dieser Segmentation des Entoderms ab. Nach der Mitte hin schwindet dieselbe, und bereits in Fig. 33 macht sich das Bestreben nach Einschichtigkeit bemerkbar. In Schnitt 34 ist dieselbe dann erreicht und auf den folgenden in unmittelbarer Nähe der Medianlinie beibehalten, um auf der anderen Seite wiederum zu den drei Segmenten im Thorakaltheil anzuschwellen. Da nun nach der Medianlinie das im Thorax gelegene Entoderm immer lockerer gelagert ist, und in den mehrschichtigen Seitenpartien keine Theilungsfiguren auftreten, so findet die bereits ausgesprochene Auffassung ihre Bestätigung, dass im Thorakaltheil von der Medianlinie aus das Entoderm nach beiden Seiten aus einander drängt und sich zu beiden Seiten des Embryos zu zwei Längswülsten anordnet.

Was die Segmentation betrifft, so schiebt sich das Entoderm nicht segmentweise von vorn nach hinten vor, indem am Ende des Segmentes der Hauptwucherungsherd für das neue Segment liegt, sondern gleichmäßig finden in der ganzen Entodermmlage des Thorakaltheiles Vermehrungsprocesse statt, welche ein gleichmäßiges Wachstum des Entoderms bedingen, so dass aus dem vorhandenen Entoderm sich sogleich drei Segmente gleichzeitig herausbilden. Ich habe kein Stadium in der Entwicklung gefunden, in welchem nur zwei Segmente im Entoderm zur Sonderung gelangt wären, so dass ich eine gleichzeitige Herausbildung von drei Segmenten annehme. Die folgenden Segmente bilden sich alsdann am Rande des dritten Segmentes. Die Processe der Segmentbildung im Entoderm deuten demnach darauf hin, dass sie im Stadium des Überganges zu einer neuen Art der Segmentbildung sich befinden. Denn während als ursprünglicher Zustand eine successive Anlage der Segmente nach einander gelten muss, giebt der vorliegende Fall ein Stadium, welches in der äußerst schwachen Andeutung der ersten drei Segmente zum Ausdruck bringt, dass die eigentliche Segmentation mit der Zellvermehrung des Entoderms noch weiter in der Entwicklung sich hinauschiebt, um dann bei ausreichendem Entodermmaterial wirklich scharf

innerhalb des ganzen Entoderm-lagers gleichzeitig eine Segmentation in eine größere Zahl von Segmenten erfolgen zu lassen. Auch in diesem Punkte verräth sich die sekundäre Dottererwerbung.

### Stadium H und I.

Die folgende Entwicklungsphase habe ich in zwei Unterstadien gesondert, die ich als Stadium *H* und Stadium *I* bezeichne, von denen ich jedoch nur eine Flächendarstellung in Fig. 15 gebe. Im Stadium *H* ist bereits ein Theil der kleinen Ektodermzellen über den Innenast der beiden Scheitelplatten hinübergetreten. Zwischen den Scheitelplatten selbst deutet eine Zellkonzentration den Beginn der Bildung der Oberlippe an. Da das Attraktionscentrum genau in der Mitte unter beiden Scheitelplatten gelegen ist, so werden die seitlichen Theile unterhalb der Scheitelplatten, über die im vorhergehenden Stadium die Zellen noch gleichmäßig vertheilt waren, immer stärker von Zellen entblößt, was im Totalpräparat durch die mattere Färbung der seitlichen Theile schon bei schwacher Vergrößerung zum Ausdruck kommt. Ihre dichteste Stellung zeigen die Kerne im Attraktionscentrum. Die erste Antenne hat sich in ihrer Größe nicht verändert, die konzentrische Kurvenbildung der Mandibel hat dagegen an Ausdehnung zugenommen. Sie ist in gleicher Weise wie im vorhergehenden Stadium zusammen mit der ersten Antenne schräg gegen die Medianlinie geneigt, vielleicht gemäß der vorhandenen Neigung um ein Weniges der Mediane weiter genähert. Während jedoch im vorhergehenden Stadium *G* die konzentrischen Kurvenlinien der ersten Antenne und der Mandibel sich noch berührten, ist mit diesem Stadium eine Trennung beider Extremitätenanlagen erfolgt. Da die Anlagen nicht kleiner geworden sind, so ist die Trennung auf ein Längswachsthum zwischen den beiden Extremitäten zurückzuführen. Der Nachweis dieses Längswachsthums an dieser Stelle der Eioberfläche ist deshalb von Werth, da es die Schnittserie leichter verständlich macht. Außer diesem aus dem Flächenbilde sich ergebenden Längswachsthum ist die Sonderung der beiden Extremitätenanlagen von einander außerdem mit Zellkonzentrationen im Eiinnern unterhalb der ektodermalen Zellkonzentrationen verbunden, wie dieses die Schnittserien ergeben und im weiteren Verlaufe immer entschiedener zu Tage treten lassen. Am stärksten wachsen die Anlagen der Ruderantennen; die konzentrischen Kreisfiguren des Innenastes weisen in der Kleinheit und der dichten Stellung ihrer Zellkerne auf lebhaftere Theilungsvorgänge zurück. Der Außenast hat sich ebenfalls als selbst-

ständige Zellkonzentration von dem Innenast abgehoben, die ganze Anlage liegt jedoch noch vollkommen im Einiveau. Der Raum zwischen Ruderantenne und Scheitelplatte ist stark von Zellen entblößt, nur an den seitlichen Rändern der Scheitelplatten konzentriren sich die Ektodermzellen wieder. Das Ektoderm, welches den von der ersten Antenne und der Mandibel umgebenen Gastrulamund bedeckt, ist in seinem der Thorakalanlage genäherten Theile ein wenig dichter als unmittelbar unter der Oberlippenbildung. Vom Thorakaltheil findet daher in weiterer Folge die Herbeischaffung neuen Zellmaterials zum völligen Schlusse des ursprünglichen Gastrulamundes statt. Im Thorakaltheil heben sich nunmehr die drei Segmente durch ihre intensivere Färbung deutlich ab, die Segmentation erstreckt sich nach wie vor nur auf die seitlichen Theile der Thorakalplatte. Am deutlichsten tritt das erste Segment hervor, die Schnittserie ergiebt, dass die nach innen gerichtete Aufwölbung am ersten Segment am stärksten ist.

Auch auf das Ektoderm übt bereits die Segmentation der inneren Zellmassen ihre erste Wirkung, die Ektodermzellen wandern in den seitlichen Theilen der Thorakalplatte zu den Segmenten hin. Immer handelt es sich um die gleichen Gesetze, welche in der Wanderung die Kurvenstellung hervorrufen. So sondern sich auf dem Thorakaltheile im Ektoderm Segmentalzone mit dichterem und Intersegmentalzone mit lockerer Zellstellung. Das dritte Segment scheint nach hinten am weitesten ausgedehnt. Naturgemäß bedingt der Umstand, dass permanent von außen her durch Zellapposition die ganze Keimscheibe und insbesondere die Thorakalplatte vergrößert wird, ein starkes Zurückdrängen der successiven Folge in der Bildung der folgenden Segmente, denn bevor noch das nächste Segment zur eigentlichen markanten Darstellung gelangt, ist das folgende bereits in seiner Bildung begriffen. Dennoch geht aus der dichteren Stellung der Zellen in dem vorderen Theile des dritten Segmentes hervor, dass die Zellbildung eine successiv auf einander folgende ist.

Von den Processen der Segmentbildung unberührt bleibt nur der mediane Theil der Keimscheibe. Hier findet im Ektoderm vom letztbesprochenen Stadium *G* an weder eine Wanderung noch eine Zellvermehrung statt. Irgend welche gesetzmäßige Stellung dieser Zellen lässt sich daher zunächst nicht nachweisen, und scheinen sie vor den mehr seitwärts gelegenen Zellen größer und etwas intensiver roth. Es tritt mit größerer Deutlichkeit als im Stadium *G* erst jetzt die Herausbildung der Neuroblasten im Thorakaltheil hervor, aus denen dann in späteren Stadien die Neuralrinne sich aufbaut. Nur

im letzten Theile des dritten Segmentes ist unter den Ektodermzellen noch keine Differenz nachzuweisen. Die Verlängerung der späteren Neuralrinne beruht auf Vermehrung der bereits vorhandenen Neuroblasten. Neue Neuroblasten bilden sich aus indifferentem Ektoderm auf der Mediane der folgenden Segmente also nicht mehr.

Die Ovarien markiren sich am Totalpräparat bereits deutlich als zwei kugelförmige Gebilde zu beiden Seiten der Keimscheibe. Ihre Lage beweist, dass sie aus dem Vorderabschnitt des Körpers aus der Region der späteren Maxillen nach hinten in den Thorakaltheil auf Wanderung begriffen sind. Der Wichtigkeit wegen, welche dieser Wanderung beizumessen ist, stelle ich die beiden Unterstadien *H* und *I* in ihrem Thorakaltheil gesondert dar (Fig. 16 *a* und Fig. 16 *b*). In *H* (Fig. 16 *a*) befindet sich die Genitalanlage mit ihrer hinteren Hälfte genau auf dem ersten Segment, in *I* (Fig. 16 *b*) ist sie in das Bereich der Intersegmentzone gelangt und deckt nur noch mit ihrer vorderen Hälfte das erste Segment. In der vergrößerten Darstellung der beiden Thorakalanlagen kommt die Wanderung der Ektodermzellen zu den Segmentalzone und die Herausbildung der Neuroblasten scharf zum Ausdruck.

Während im Stadium *G* und auch noch im Stadium *H* die ektodermale Zellvermehrung auf der Eioberfläche innerhalb der einzelnen Organe und Körperbildungen im Niveau der ursprünglichen Blastomeren vor sich ging, indem aus den dazwischen liegenden Partien immer neue Zellen zu den Organbildungen hinzutraten, kommt es vom Stadium *H* zu *I* in Folge des Überschusses von Zellen in den Organanlagen bei weiterer Vermehrung derselben zu einer leichten zunächst noch fast verschwindenden Aufwölbung der einzelnen Organe um den Gastrulamund. Die seichten Einfaltungen zwischen den einzelnen Körpertheilen sind stark von Zellen entblößt und erscheinen daher am Totalpräparat nur matt gefärbt. Das Princip, welches sich in dem ganzen Entwicklungsverlaufe vom Abschnitte III und IV geltend macht, ohne Rücksicht auf den vorhandenen Zellbestand, das Zellmaterial nach verschiedenen Punkten der Eioberfläche hinzuziehen, um auf diese Weise die Zellvermehrung an bestimmten Punkten möglichst intensiv zu gestalten und eine schnelle Anlage der Organe zu erzielen, ist bis zum Stadium *I* gewahrt und findet gerade in diesem Stadium seinen markantesten Ausdruck. Mit den verhältnismäßig wenigen Zellen zwischen den einzelnen Körperbildungen machen diese den Eindruck, als wenn sie vereinzelt ohne jeden Zusammenhang entstanden wären. Am deutlichsten heben sich die

Mandibel und die erste Antenne ab, und es beginnt bereits der vordere Theil des Thorax sich aus dem umgebenden Niveau herauszuheben.

Es tritt somit in diesem Stadium des Embryonallebens, trotzdem die Körperwandung des Embryos gegenüber den einzelnen Anlagen im und am Organismus in ihrer Entwicklung nachsteht, das Bedürfnis hervor, trotz des für die Größenverhältnisse noch nicht hinreichenden Zellmaterials körperliche Gestaltung anzunehmen. Dieses frühzeitige Auftreten der ersten körperlichen Bildungen dürfte ebenfalls zu den ursprünglichen Entwicklungserscheinungen, wie sie die *Leptodora*-Entwicklung schon an mehreren Punkten gezeigt hat, zu rechnen sein. Der Embryo bleibt, wie spätere Stadien zeigen, längere Zeit ungefähr auf dem gleichen Niveau der körperlichen Ausgestaltung stehen; in dem ersten Auftreten der körperlichen Ausbildung wird also der Beginn einer successiven Herausbildung der Körperformen, was vielleicht als Entgegnung gelten könnte, nicht erblickt werden können. Vereinigen wir dann ferner die Thatsache des Fehlens einer genügenden Zellzahl zwischen den Organanlagen zusammen mit dem frühen Auftreten und dem längeren Stillstande in der weiteren Ausbildung der körperlichen Gestalt des Embryos mit der verschiedenen Art der Segmentbildung, sofern die ersten drei Segmente gleichzeitig entstehen, die folgenden successive sich anlegen, und findet die Bildungsweise der Neuralrinne ihre Berücksichtigung, so ist eine weitere Stütze für die Annahme gegeben, dass der *Leptodora*-Embryo unter anderen Bedingungen in früherer Zeit schon in diesem Stadium eine körperliche Ausbildung besessen hat. Da nun Dotterreichthum und Entwicklungshöhe, in welcher der Embryo das Ei verlässt, in Causalzusammenhang steht, und da in Folge dessen in dotterarmen Eiern der Embryo sich auf Kosten seiner definitiven Ausbildung früher zum selbständigen Organismus ausbildet als in dotterreichen Eiern, so ist das frühe Auftreten von körperlichen Formen mit einem ursprünglich geringeren Dottergehalt des Eies in Zusammenhang zu bringen.

Im Eiinnern sind die Veränderungen nur geringfügiger Natur. Zunächst zeigt ein Vergleich mit der Schnittserie des Stadiums *G* in den Figg. 29—34, dass das Entoderm in den Figg. 35—38 zwar an Zellzahl aber nicht an Ausdehnung wesentlich zugenommen hat. Die Entodermzellen stehen dichter, ihre Kerne sind kleiner, und namentlich auf Schnittfigur 35, welche einen am weitesten seitwärts geführten Längsschnitt durch die Keimscheibe darstellt, zeigen zahl-

reiche Theilungsfiguren im Entoderm, wie dieses sich an seinem Rande im Thorakaltheile nach den Seiten und nach hinten auszu dehnen beginnt. Auch in den Längsschnitten Figg. 36 und 37, welche derselben Schnittserie entnommen sind, weisen noch die vereinzelteten Theilungsfiguren auf die Vermehrung des Entoderm in seiner Randzone. Die Segmentation, welche eben so wie im Stadium *G* in den Figg. 29—31 auf den ersten Schnitten durch die Seiten des Embryos im Entoderm noch nicht vorhanden ist (Fig. 35), wird in Fig. 36, welche einen Schnitt längs durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel darstellt, erst deutlich. In *S* ist die Scheitelplatte mit ihren großen Zellen, in *A*<sub>1</sub> die erste Antenne, in *Md* die Mandibel getroffen, die drei folgenden Aufwölbungen stellen die drei ersten Segmente dar. Es zeigt sich, dass die Aufwölbungen nicht wesentlich fortgeschritten sind, das dritte Segment hat sich aber mehr in die Länge gestreckt, so wie dieses bereits aus dem Flächenbilde Fig. 15 ersichtlich ist.

Die in Schnittfigur 35 getroffene Genitalanlage, welche über dem einschichtigen nicht segmentirten Entoderm liegt, ist daher seitwärts den Thorakalsegmenten anliegend anzutreffen. Während sie im Stadium *G* in Schnittfigur 32 im Bereich der Mandibelbildung lag, ist sie, wie die Schnitte der Fig. 35 und der Fig. 36 ergeben, nach hinten gewandert. Und zwar zeigt der Vergleich des Schnittes in Fig. 32 des vorhergehenden Stadiums und der Schnitte in Fig. 35 und 36 des vorliegenden Stadiums, dass diese Wanderung nach hinten eine bedeutende ist, und dass sie daher, da der Embryo in dieser Zeit nur geringfügige Entwicklungsprocesse erkennen lässt, mit besonderer Schnelligkeit vor sich geht. Möglicherweise ist die schnelle Wanderung nach hinten in Zusammenhang zu bringen mit dem hohen Alter der Lage des Genitalorgans im hinteren Körpertheil.

Am deutlichsten zeigt Schnitt 36, dass in dem zu den einzelnen Extremitätenanlagen gehörenden Entoderm sich eine Sonderung einleitet, so dass sich das zu einer Anlage gehörige Ento- und Ekto-derm von dem angrenzenden Theile durch eine mit einer Aufwölbung verbundene Einschnürung sondert. So tritt schon in Fig. 35 die nach innen gerichtete Aufwölbung der Ruderantenne in *A*<sub>2</sub> und in Fig. 36 in *A*<sub>1</sub> die erste Antenne und in *Md* die Mandibel, in Fig. 37 in *Lb* die Oberlippe deutlich abgegrenzt hervor. In dieser Gliederung des Entoderms üben die ursprünglichen Entwicklungsprocesse ihre Wirkung. Würde der Embryo unter gleichen Bedingungen im ganzen Verlaufe der Stammesgeschichte sich entwickelt haben, dann

würde eine gleichzeitige Segmentation aller Wahrscheinlichkeit nach zu erwarten sein.

Die zwischen den einzelnen Anlagen gelegenen Ektodermzellen sind cylindrisch schmal und hoch mit spindelförmigen Kernen und weisen bereits in dieser Gestalt den Charakter auf, den erst in späteren Stadien alle die äußere Körperhaut bildenden Ektodermzellen annehmen. In Schnitt 36 liegen derartige Zellen zwischen Scheitelplatte (*S*) und erster Antenne ( $A_1$ ), und zwischen erster Antenne und Mandibel (*Ma*), in Schnitt 37 und 38 zwischen Mandibel und Oberlippe (*Lb*). Die Dotterzellen, welche noch dieselbe typische Gestalt besitzen, wie in den vorhergehenden Stadien, liegen niemals im Dotter selbst, sondern stets zwischen Dotter und Keimstreif.

Der weitere Verlauf der Entwicklung bis zur ersten körperlichen Larvenform spielt sich mit besonderer Lebhaftigkeit ab, und die nunmehr folgenden Stadien, welche gegen das Ende des vorliegenden Entwicklungsabschnittes fallen, präsentiren sich in stets abweichenden Bildern, so dass genau der gleiche Entwicklungszustand sich kaum in mehreren Eiexemplaren zeigt, dafür aber der kontinuierliche Verlauf der Entwicklung mit größerer Leichtigkeit sich lückenlos zur Darstellung bringen lässt. Dasselbe Princip, welches, basirend auf der Nährfülle des Dotters, die Art des Entwicklungsganges bis zu dem letztbeschriebenen Stadium *I* bedingt, bleibt auch fernerhin maßgebend, und der Embryo bringt in schneller Folge immer neue Anlagen hervor, ohne dass die bereits vorhandenen eine derartige Ausbildung erführen, die man mit Recht als körperliche in Anspruch nehmen könnte. Im weiteren Verlaufe macht der Embryo daher, nachdem bereits schon zehn Segmente zur Anlage gelangt sind, durchaus noch den Eindruck des Schattenhaften, wie es die ersten Darstellungen aus diesem Abschnitt wiederzugeben suchen, nur dass natürlich die Umrisse der einzelnen Theile immer schärfer werden. Erst mit der Loslösung des Kopftheiles von dem Einiveau, welcher der Schwanztheil unmittelbar folgt, so dass der Dottersack als rundliche Aufwölbung nunmehr in der Mitte des Rückens dem Embryo aufsitzt, ist das erste körperliche Embryonalgebilde erreicht. Während der Entwicklung, die der Embryo bis dahin in vier oder fünf Stadien in kürzester Zeit durchläuft, richten sich die Entwicklungsprozesse auf die drei Momente der Ausbildung der bereits vorhandenen vorderen zum Kopftheile gehörigen Anlagen, der Entstehung von Thorakalextremitäten, der Anlage von neuen Segmenten am Embryo.

Es eilt somit, indem diese drei Entwicklungsmomente sich gleichzeitig abspielen, bedingt durch die günstigen Ernährungsverhältnisse, die Anlage neuer Körpersegmente der Ausbildung der bereits vorhandenen Körperanlagen voraus. So kommt es zu einer Verschiebung des Entwicklungsganges, zumal die ersten stammesgeschichtlichen Stadien ganz fehlen, und gleich drei Segmente sich bilden; immerhin findet sich in der zeitlichen Folge aller weiteren Anlagen ein Anklang an die Verhältnisse der Stammesentwicklung. Dieses Nacheinander in der Segmentbildung, wie es auf der einen Seite, wenn auch in beschränkter Weise zum Ausdruck kommt, in Verbindung mit dem ersten gleichzeitigen Auftreten der ersten drei Thorakalsegmente, dann die außergewöhnlich schnelle Folge der Segmentbildung der folgenden Segmente bis zum zehnten Segment, welche bei der unbedeutenden Weiterentwicklung der vorderen bereits angelegten Theile das Schwergewicht der Entwicklungsintensität zum mindesten als gleichmäßig über die ganze Keimscheibe vertheilt erkennen lässt, spiegelt den Kampf, in welchem der Embryo mit seiner Entwicklungsweise sich befindet. Auf der einen Seite lässt sich der Zug somit nachweisen, eine möglichst gleichzeitige Anlage von möglichst vielen Segmenten eintreten zu lassen, auf der anderen Seite aber spricht der Umstand, dass dieser unverkennbar vorhandene Zug in der That nicht erreicht wird, neben den zahlreichen Gründen aus dem ersten Theile der Embryologie für das Sekundäre der Dottererwerbung. Von einem ursprünglichen Besitz würde eine gleichzeitige Ausbildung der einzelnen Körpertheile die Folge sein.

Für die Mechanik dieser Entwicklung zeigt sich, wie eine sekundäre Dottererwerbung nicht ohne Weiteres den ursprünglichen Entwicklungsgang völlig umzustoßen im Stande ist; für die Phylogenie ergibt sich aus dieser Art der Segmententwicklung mit dem sie begründenden Momente, dass der Ursprung der Cladocerengruppe in einem dotterarmen Ei zu suchen ist. *Leptodora* würde alsdann auch von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet eine durchaus sekundär modificirte und deshalb vom Cladocerentypus aberrant entwickelte Form darstellen, wie dies bereits auf morphologischem Wege von CLAUS gegen WEISMANN behauptet worden ist. Die Entwicklung innerhalb der vorliegenden Periode ergibt dann im Speciellen den vollgültigen Beweis, so weit er sich in erster Hinsicht auf die erste Gestalt der Thorakalextrimitäten bezieht, von denen WEISMANN annimmt, dass sie als einästiger Greiffuß im ausgebildeten Zustande von vorn herein der Urform des Cladocerenfußes entspräche. Wie

die Entwicklung am Ende dieses Abschnittes aber zeigt, legt sich die Leptodora-Extremität zweiästig an, rekapitulirt also die typische Cladoceren-Extremität, und weist auf diese in Folge dessen als auf ihren Ursprung hin. Ohne an dieser Stelle auf die weiteren Beziehungen, welche sich in diesem Theile der Entwicklung zu den übrigen Cladoceren ergeben, näher einzugehen, kommt die Darstellung von dem letztbeschriebenen Stadium *I* Fig. 15, mit dessen drei Thorakalsegmenten zu dem in Fig. 17 in Totalansicht in abgerolltem, ausgebreitetem Zustande dargestellten Stadium *K*.

### Stadium *K*.

Zwar liegt zwischen diesem und dem letztbeschriebenen Stadium *I* ein Stadium  $K_1$  dazwischen, von diesem aber gebe ich in Anbetracht der Geringfügigkeit der sich bemerkbar machenden Veränderungen aus Raumrücksichten keine Totaldarstellung. Dieses Stadium  $K_1$ , sowie das zur Abbildung gelangende Stadium *K*, als auch noch in verstärktem Maße die weiteren zwei folgenden Stadien repräsentiren einen Cyklus von vier Entwicklungsbildern, welche bei der ersten Betrachtung hauptsächlich durch Änderungen am Kopfteil, und zwar besonders der Partie des ursprünglichen Gastrulamundes, also des Stückes der Oberfläche auffallen, die zwischen Oberlippe, Mandibel und erstem Thorakalsegment gelegen ist. Diese Partie bietet für die erste Betrachtung ein besonders günstiges Merkzeichen für die Altersunterscheidung des Embryos, weil die Hauptänderungen, die er an der Segmentzahl erfährt, in Folge der starken Umwachsung der Eioberfläche erst durch Abrollung, welche in diesem Stadium bereits eine bedeutende ist, eruiert werden kann. Während im letztbeschriebenen Stadium *I* der Theil zwischen Oberlippe, erster Antenne und Mandibel sich noch als eine gleichmäßig helle Partie mit einem dünnen Zellüberzuge von den sie umgebenden dunkleren Zellkonzentrationen der Oberlippe, der ersten Antenne und der Mandibel in Gestalt eines Römers (Fig. 15) abhob, macht sich im Stadium  $K_1$  in dem Fußtheile dieses Römers zwischen den beiden Mandibelanlagen eine stärkere Zellvermehrung bemerkbar, welche im Stadium *K* bereits so weit angewachsen ist, dass der untere Theil von einem dichten ektodermalen Zellblatt zwischen den Mandibelanlagen bedeckt ist und dem ursprünglich römerförmigen Gastrulamunde nunmehr sichelförmige Gestalt giebt. Im Stadium *K* ist diese Sichel noch ziemlich breit und an beiden Seiten stumpf endigend.

Eben so wie in diesem Theile des Embryos, in welchem sich

nummehr der vollständige Verschluss des Gastrulamundes, und damit gleichzeitig die Bildung der definitiven Mundöffnung einleitet, lassen sich dann im Allgemeinen die Prozesse, welche sich zwischen dem Stadium *I* und dem Stadium *K* abspielen, auf stärkere Zellvermehrungen zurückführen, welche nunmehr ihrerseits, während aus den Zellvermehrungen bis zum Stadium *I* nur die ersten Anlagen der einzelnen Organe herbeigeführt wurden, die Bildung der festeren ektodermalen Körperwand einzuleiten beginnen. Es wird auf diese Weise das scharf präcisirte Bild des Stadiums *I* mit den sich scharf markirenden Organanlagen von dem Zwischenstadium  $K_1$  an immer stärker beeinträchtigt und verwischt. Die Zellvermehrung in den Scheitelpalten des Embryos führt zur vollständigen Überwachsung des Innenschenkels der großen Neuroblasten beider Kopflappen. Dieses, sowie der beginnende Verschluss des Gastrulamundes und eine deutliche Zellkonzentration des Entoderms der Oberlippe, welche sich in dieser Zeit dadurch an der Oberlippe bemerkbar macht, dass am Totalpräparat ein helleres etwa dreieckiges Feld, gleichsam eine Lücke, mitten zwischen der Basis der nahe an einander gewachsenen Kopflappen und der ektodermalen Konzentration der Oberlippe entsteht, sind die wesentlichen Prozesse, welche seit der letzten Phase der Entwicklung im vorderen Theile der Keimscheibe eine Änderung bedingt haben. Im Gegensatz hierzu ist am Ende der Keimscheibe ein neues Segment zur Bildung gelangt, so dass vier Segmentzonen und eine in Bildung begriffene Zellkonzentration hinter der letzten Zone sich herausgebildet haben. Da nicht anzunehmen ist, dass die Entwicklung in größeren Zeitintervallen vom Stadium *I* über  $K_1$  zum Stadium *K* schreitet, ein direkter Gegenbeweis ist die geringe Zahl der gerade in diesen Stadien sich befindenden Embryonen, so steht die Wachsthumintensität im hinteren Theile auf einer höheren Stufe, als im Vordertheile, die vorderen Theile werden vom Stadium *I* an die ganze weitere Reihe hindurch bis zur ersten körperlichen Ausgestaltung des Embryos gleichsam überholt, und es bestätigt sich der Schluss, dass eine Neigung vorhanden ist, möglichst gleichzeitig eine möglichst hohe Zahl von Segmenten zur Anlage zu bringen. Auch in dem folgenden Stadium, in  $K_2$ , sind die vorderen bereits seit dem Stadium *I* vorhandenen Partien wenig weiter entwickelt, während am Ende der Keimscheibe bereits fünf Segmente vorhanden sind und das sechste der Vollendung entgegengeht. Demnach hat die Annahme Berechtigung, dass die im Stadium *I* zunächst angelegte, dann aber suspendirte und fast unterdrückte körperliche Aus-

bildung auf einen Metanauplius von drei Thorakalsegmenten gerichtet war, dass aber durch neue Ernährungszustände die Bildung neuer Segmente gleichzeitig mit der Weiterbildung der bis zum Stadium *I* angelegten Theile ermöglicht war.

Die weiteren Veränderungen beziehen sich auf die Segmentbildung selbst. Während die Segmente im Stadium *I* noch von einander durch weite Spalträume getrennt waren, haben sich diese Spalträume zunächst dadurch, dass das Entoderm der einzelnen Segmente gleichmäßig an Ausdehnung zugenommen hat, stark verschmälert, so dass an den Oberflächenbildern die helleren Zonen zwischen den Segmenten beträchtlich schmaler geworden sind.

Die Segmente markiren sich im Ektoderm durch die scharf hervortretende Centrenstellung dieser Zellen. In dem Zwischenstadium  $K_1$  macht sich alsdann auch bereits im Bereich der großen Neuroblasten, welche von vorn nach hinten bis zum vierten Segment die Mediane einnehmen, eine Segmentation, die im Stadium *I* noch fehlte, bemerkbar, dadurch, dass sich zwischen den Segmenten die Neuroblasten in zwei parallele Zellschnüre anordnen.

In dem Stadium *K* kommen all diese in dem Übergangsstadium  $K_1$  nur erst angedeuteten Veränderungen stärker zum Ausdruck. Die Kopflappen sind in diesem Stadium in der Mitte nahezu verwachsen, vorn und zu den Seiten sind sie von mehreren Reihen in Kurvenstellung befindlicher kleiner Zellen umlagert. Die Außenschenkel der in Hufeisenform gestellten großen Neuroblasten in den Kopflappen bleibt mit ungefähr zwölf bis vierzehn Zellen auf der Eioberfläche im Zusammenhang erhalten, während der Innenschenkel, welcher schon in dem Übergangsstadium von den zwischen den beiden Kopflappen sich stark ausbreitenden kleinen Ektodermzellen überwachsen war, unter dem Ektodermüberzuge sich aufzulösen beginnt und seine Wanderung nach hinten antritt. Der Rest der Kopflappen selbst liegt eben so wie die an ihrem Endtheile in Kurvenstellung befindliche Oberlippe noch durchaus im Einiveau selbst. Während die Kopflappen durch die Mehrschichtigkeit ihres Zellmaterials im Totalpräparat intensiv gefärbt erscheinen, und auch die Oberlippe aus dem gleichen Umstande sich dunkel auf der Keimscheibe abhebt, markirt sich zwischen Kopflappen und Oberlippe das dreieckige Feld in seiner Einschichtigkeit immer schärfer. Die Oberlippe, welche eine besonders dichte Zellstellung aufweist, hat bereits die Form erlangt, welche sie in der ersten körperlich ausgebildeten Larvenform besitzt. Nach hinten verschmälert sie sich in einem stumpfen Kreisbogen,

während sie an der Basis der Kopflappen erweitert ist. Eine Centrenstellung ist nur noch in ihrer Mitte nachzuweisen, dafür umgrenzen die Ektodermzellen in der angegebenen Weise die äußeren Umrisse der Oberlippe, die Gestalt derselben auf diese Weise spiegelnd, ohne dass es hierbei jedoch zu einer Erhebung der Oberlippe aus dem Einiveau käme. Der noch sichelförmige Gastrulamund ist noch von Zellen bedeckt, die jedoch nur äußerst spärlich gesät sind und durch die längliche Gestalt ihrer Kerne auffallen. Von den um den Gastrulamund gelegenen Extremitätenanlagen neigt zunächst die erste Antenne dazu, eine nach hinten etwas zugespitzte Gestalt anzunehmen, ohne sich merklich aus dem Einiveau zu erheben. Nur bei der zweiten Antenne ist diese Hebung bereits deutlich zum Ausdruck gebracht. Während im Übergangsstadium  $K_1$  nur zwei große besonders dichte Zellkonzentrationen, die unter einander lagen, und eine kleinere erst in Bildung begriffene Zellkonzentration, die zwischen Kopflappen und den ersterwähnten beiden Konzentrationen lag, die Bildung der zweiästigen Ruderantenne einleiteten, haben sich nunmehr die beiden am längsten vorgebildeten großen Zellkonzentrationen als die beiden Äste der Ruderantenne an ihren seitwärts gerichteten Rändern aus dem Einiveau erhoben, während sie nach der Mitte zu in die dritte bereits vergrößerte Zellkonzentration des späteren Schaftes der Ruderantenne, welcher noch ganz im Niveau des Eies liegt, übergehen. Aus der Lagebeziehung der Mandibel zum ersten Thorakalsegment lässt sich erkennen, dass die drei Extremitätenanlagen nach vorn sich zu verschieben beginnen, um der Bildung der Maxillarsegmente Platz zu machen. In die beiden Zellkonzentrationen der ersten Bildungen für die Ruderantenne waren also ursprünglich die beiden Maxillensegmente aufgegangen, um so mehr als die untere Zellkonzentration des Innenastes der Ruderantenne unmittelbar an das erste Thorakalsegment anschloss. In der ersten Anlage der Segmentbildung im Cephalothorax fehlt ursprünglich jede Andeutung der beiden Maxillarsegmente, erst sekundär schieben sich dieselben zwischen Kopf und Thorax ein. Die Entwicklungsmechanik der *Leptodora*-Entwicklung ist Ursache hierfür. Die zu besonderer Bedeutung gelangte Ruderantenne nimmt für ihren Aufbau zunächst das gesammte, zu beiden Seiten des Gastrulamundes gelegene Zellmaterial in Anspruch. In der Umgebung der ersten Anlage der beiden Maxillensegmente und der sekundären Einschiebung derselben liegt der schärfste Ausdruck für das Modifizierte des ganzen Entwicklungsganges. Die dem gesammten Cladocerenstamme tief ein-

geprägte Tendenz, der Ruderantenne an Größe und Schnelligkeit der Anlage die erste Stelle unter allen Extremitäten einzuräumen und die ursprünglich gleichwerthigen Segmente der Maxillenpaare verkümmern zu lassen, wird in der Entwicklung einer erst in jüngerer Zeit aus dem ursprünglichen Cladocerenkörper abzweigenden Form noch schärfer als bei diesem selbst zur Geltung kommen, um so mehr, wenn dieselbe auf Grund einer besonders günstigen Ernährung zu den definitiven Verhältnissen sich schnell herausbilden kann. Von diesem Gesichtspunkte aus darf wohl die Deutung der vorliegenden Frage unternommen werden. Es wird sich verstehen lassen, dass unter dem Einfluss der Fülle des Nährdotters die schon in der Ahnenreihe prävalirende Bedeutung der Ruderantenne in der Entwicklung durchbrechen muss, und dass bei der bereits in der Ahnenreihe deutlich sichtbare Neigung einer Verkümmern der Maxillarsegmente diese in der abgeleiteten Form noch stärker vorhanden sein wird und wahrscheinlich nur in Folge des Dotterreichthums nicht so weit geht, dass es zu einem völligen Schwinden dieser Segmente kommt. Berücksichtigt man die Art, wie die einzelnen Organanlagen sich in einer Zellkonzentration in der Eioberfläche nur erst andeuten, wie dann zugleich die ersten Entwicklungsstadien schon zu der Bildung möglichst aller der Verhältnisse drängen, die das ausgebildete Thier besitzt, so wird es noch deutlicher, wie die von der Ahnenreihe überkommene Neigung sich bei dieser Art der Entwicklungsprincipien stärker äußern muss. Unter dieser Argumentation repräsentirt sich *Leptodora* auch hinsichtlich dieses Punktes in dem Entwicklungsgange als ein von dem Hauptstamme der Cladoceren abgehender Seitenzweig. Die Veränderungen in der Mandibelbildung sind dahin zu resumiren, dass in der bis zu diesem Stadium als einheitlich zu fassenden Zellkonzentration sich eine Sonderung in drei getrennte Kurvencentren geltend zu machen scheint. Ob durch dieselbe sich eine Dreitheilung der Extremität aussprechen soll, so dass die dichtere untere Zellkonzentration das Basalglied, die beiden anderen die beiden Äste markiren, vermag ich an dem mir für dieses Stadium zu Gebote stehenden Material nicht mit Sicherheit zu entscheiden. So viel aber steht fest, dass in dem kurz folgenden Stadium der Basaltheil der bereits körperliche Form gewinnenden Extremität eine geringe nach innen gerichtete Erweiterung besitzt, welche ihrer Entstehung nach auf die Dreitheilung in der Centrenbildung zurückzuführen ist. Ob sich hieraus aber eine ursprüngliche Zweifästigkeit der Mandibel herleiten lässt, ist erst dann in Frage zu stellen, wenn aus späteren

Stadien sich ergeben sollte, dass diese Erweiterung wirklich zu einer deutlichen Ausbuchtung führt. Ohne dieses möchte ich in Anbetracht der Unsicherheit des ersten Fundes diese Frage nicht entscheiden.

Während der vordere und hintere Theil der Keimscheibe zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment im vorhergehenden Stadium nur durch einen schmalen Streifen getrennt war, bilden sich nunmehr im Stadium *K* zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment in den Seitentheilen Zellbrücken als erste Anzeichen der bald auftretenden Maxillensegmente.

Die Fortschritte in der Thorakalregion selbst sind bedeutendere als in dem vorderen Theile der Keimscheibe. Zunächst ist, wie bereits angeführt wurde, das fünfte Thorakalsegment entstanden und das sechste in Bildung begriffen. Die Art der Segmentbildung selbst zeigt sich in den verschiedenen Entwicklungsstufen, welche die auf einander folgenden Segmente in diesem Stadium einnehmen. Während im vorhergehenden die vorhandenen vier Thorakalsegmente im Ektoderm sich dadurch deutlich machten, dass auf den Segmenten die Zellen eine dichtere Kurvenstellung annahmen, und die Intersegmente immer stärker von Zellen entblößt wurden, haben sich in dem ersten, zweiten und dritten Segment die in Kurvenstellung befindlichen Zellen immer dichter zusammengeschlossen, durch weitere Zellvermehrung größere Ausdehnung erlangt, und die ursprünglich in Kreisform angelegte Kurve hat in ihnen schon stark elliptische Form erlangt, um so die erste Anlage der Thorakalextrimität zu verkörpern. Die Segmente bieten in diesem Stadium daher im Totalpräparat nur erst schattenhafte Zeichnungen, die nach dem dritten Segment immer undeutlicher werden. Doch scheint jetzt die Zellwucherung im Einiveau in den ersten Segmenten ihren Höhepunkt erreicht zu haben, denn die ersten Anzeichen sind vorhanden, dass es mit einem der nächstfolgenden Stadien zu einer Hebung dieser Segmente aus dem Einiveau kommen dürfte. Das erste Segment lässt bereits in dem Fortsatz, den es zwischen beide Mandibelanlagen vorschiebt, die Spuren der Aufwölbung erkennen. Bei sehr genauer Betrachtung ergibt sich, dass die Randzellen dieser Spitze, die sich ungefähr auf zwölf beziffern, um ein Geringes aus dem Einiveau gehoben sind, so dass die zwischen beiden Rändern befindliche Partie des ersten Segmentes sich als eine äußerst seichte Rinne darstellt, und der Theil zwischen erstem Segment und Mandibelanlage ebenfalls um ein Geringes eingesenkt erscheint. Zur Seite nach außen hin verliert sich diese Aufwölbung vollständig. Dieselbe Beobachtung lässt sich am Hinterrande des ersten Segmentes

machen. Auch hier ist in den Seitentheilen der Keimscheibe ein ununterbrochener Übergang von den in Kurvenstellung befindlichen Zellen des ersten Segmentes über das Intersegment zum zweiten Segment vorhanden, ohne dass es zu einer Einfaltung zwischen den Segmenten käme, nach den mittleren Theilen der Keimscheibe aber, der Mediane genähert, sinkt die hellere Intersegmentzone zwischen dem ersten und zweiten Segment um ein nur geringes Maß in ein tieferes Niveau, so dass auch der Hinterrand des ersten Segmentes sich zu heben beginnt. Es erfolgt hieraus die Thatsache, dass die Loslösung vom Einiveau successive und zwar von innen nach außen erfolgt. Auffällig ist diese Erscheinung, in so fern als bei der Bildung der Ruderantenne das Verhältnis ein umgekehrtes ist. Der Beginn dieser Aufwölbung von der Mediane aus dokumentirt sich ferner besonders scharf in der Zellstellung um die Einsenkungsfalte, welche die Segmentränder markirt. Indem auch die mehr medianwärts gelegenen Zellen demselben Zuge folgen, kommt es zu einer Kurvenstellung um die Einsenkungsfalte, welche in ihrem Verlauf dem Innenrande der Falte entspricht. Nur zwischen dem ersten und zweiten Segmente kann in diesem Stadium von dem Beginn einer Einsenkung die Rede sein, alle folgenden Segmentbildungen liegen im gleichen Einiveau. Beachtenswerth ist die Art der Loslösung der Extremitäten von der Keimscheibe, in so fern dieselben in Wachstumsvorgängen, die sich von der Mediane successive nach außen hin abspielen, begründet ist. Möglicherweise ist diese Art der Anlage, weil sie nicht aus einem gegebenen Bedürfnis entspringt, ein Hinweis darauf, dass die erste Extremitätenbildung der ganzen Stammgruppe in einem in der Mediane entspringenden Stummelfuß zu suchen ist.

Fast die ganze Breite zwischen den beiden Genitalanlagen einnehmend finden sich die großen Neuroblasten, welche im Stadium *I* sich aus dem gleichwerthigen Ektoderm herausdifferenzirt hatten. Da die Genitalanlagen sich der Mediane nicht genähert haben, ist ein Breitenwachsthum in den mittleren Theilen der Keimscheibe bereits eingetreten. Die Ganglienkeette beginnt sich auf der Bauchseite auf diese Weise zu bilden. In der Mediane selbst beginnt unter den Neuroblasten sich eine Parallelstellung von vier Parallelen herauszubilden, die mit einer zunächst in nur geringem Maße sich geltend machenden Einsenkung der beiden mittleren Parallelreihen verbunden ist. Diese sich bildende Neuralrinne, deren Ränder von den etwas größer scheinenden Zellen der äußeren Parallelen gebildet werden,

reicht nach vorn bis zwischen beide Mandibeln und bildet hier den bereits erwähnten Fortsatz des ersten Thorakalsegmentes, nach hinten aber endet sie blind vor dem in Bildung befindlichen After. Um das blinde Ende der Neuralrinne stehen in weit nach vorn geöffnetem Bogen fünf Reihen von großen Neuroblasten.

Die Afteröffnung ist durch einen Zellring bereits vorgebildet, doch in diesem Stadium noch geschlossen, sie liegt ventralwärts, jedoch nicht unmittelbar am Ende der Keimscheibe und dichtgedrängte Zellkurven verlaufen in weitem Bogen um den Afterring nach hinten. Die Ventralseite abschließend, finden sich der Kurvenstellung der um den Afterring dicht zusammengedrängten Zellen folgend einige Reihen auffallend langgestreckter Zellen mit langgezogenen, spindelförmigen Kernen, von denen sich im vorliegenden Präparat ein Theil in Theilung befindet.

Zu beiden Seiten der Afterbildung liegen etwas weiter nach vorn zwei weniger dichte Konzentrationen, welche die ektodermalen Bildungen des sechsten Segmentes darstellen. Indem sich also zunächst eine große aber lockere Zellkonzentration bildet, in der fortgesetzte Zelltheilungen stattfinden, entsteht die erste Anlage eines neuen Segmentes, in welches, wie die Kreisbogen der Neuroblasten am Ende der Neuralrinne beweisen, diese successive hineinwächst. Mit der stärkeren Vermehrung in den Zellen der Kurvenbildung sondern sich alsdann zwei getrennte hinter einander liegende Kurvencentren, so dass für die erste Anlage eines neuen Segmentes gleich zwei neue Segmente entstehen. Indem dann während der erörterten Vorgänge analwärts eine neue noch lockere Konzentration sich bildet, werden in kürzestem Intervall drei Segmente zur Anlage gebracht und bei weniger zahlreichem Material entsteht die Vorstellung einer gleichzeitigen Entstehung mehrerer Segmente.

Nachdem die Genitalanlage in die Thorakalregion gelangt ist, was im Verlauf der Stadien *H* und *I* geschah, geht die Wanderung nach hinten nicht in demselben Schnelligkeitsverhältnis vor sich. Es rückt die Genitalanlage mit der Bildung eines neuen Segmentes nicht um ein Segment weiter, sondern ist, nachdem bereits das fünfte Segment in Bildung begriffen ist, und schon die ersten Zellkonzentrationen für das sechste Segment sich am Flächenbilde nachweisen lassen, auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Segment, vereinzelt auf dem zweiten Segment selbst anzutreffen, und zwar liegt sie stets an der äußeren Grenze des Segmentes selbst in einer Linie mit dem in Bildung begriffenen Basaltheil der Ruderantenne.

Die Längsschnitte durch das Stadium  $K_1$ , welche in Figg. 39 bis 42 dargestellt sind, stammen aus ein und derselben Hälfte der Keimscheibe und zeigen, dass das Entoderm seit dem letztbeschriebenen Stadium  $I$  mit dem ektodermalen Zellwachsthum sowohl in lateraler wie longitudinaler Ausdehnung gleichen Schritt hält. Es nimmt von den Kopfklappen bis zum letzten Segment die ganze Ventralseite ein und umfasst die ganze Keimscheibe von der einen bis zur anderen Genitalanlage. Und zwar ist nach Schnitt 39 und 40 zu den Seiten des künftigen Mundes ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen dem Cephalothorax und dem Thorakaltheil vorhanden, wie sich dieser bereits in dem vorher beschriebenen Stadium  $I$  konstatiren ließ. Auch über den letzten Rest des ursprünglichen Gastrulamundes beginnt sich das Entoderm hintüberzuziehen. Die geringe Aufwölbung in den seitlichen Theilen des Entoderms ist nicht vorgeschritten, die einzelnen Segmente haben sich vielmehr in Folge der Vermehrung ihres Zellmaterials in die Länge gestreckt, so dass zwischen ihnen kleinere Zwischenräume zu Stande kommen. Eine Andeutung, dass in der Mediane sich das Entoderm zur Bildung des Mitteldarmrohres absondert, ist in diesem Stadium, wie der gleichmäßige Verlauf des Entoderms durch die Schnittserie der Figuren 39—42 zeigt, noch nicht vorhanden.

Eben so wie im letztbeschriebenen Stadium in der Fig. 36, so schließt sich auch noch im vorliegenden Stadium in Fig. 40 das erste Thorakalsegment unmittelbar an das Segment der Mandibel an. Der Schnitt Fig. 42 macht es zur Gewissheit, dass der mit *Ths1* bezeichnete Theil der Thorakalpartie in der That das erste Thorakalsegment darstellt. Demnach hat das Stadium  $K_1$  bereits fünf Thorakalsegmente, das fünfte in seinem ersten Entstehen und Fig. 39 ergibt alsdann, dass die Genitalanlage zwischen dem ersten und zweiten Segment zu liegen kommt.

Die gleiche Lagebeziehung tritt in der Schnittserie eines älteren Stadiums  $K_2$  zu Tage, welches in den Längsschnitten Figg. 43—49 wiedergegeben ist. Auch in diesem Stadium lässt sich, wie Fig. 46 zeigt, die erste entodermale Aufwölbung im Thorakaltheil unmittelbar hinter der noch vorhandenen Spaltöffnung im Entoderm, welche den restirenden Gastrulamund noch erkennen lässt, als das erste Thorakalsegment in Anspruch nehmen. Demnach liegt auch noch in diesem Stadium, welches alsdann nach Figg. 47 und 48 sechs Segmente aufweist, die Genitalanlage, wie sich aus Figg. 43 und 44 ergibt, zwischen dem ersten und zweiten Thorakalsegment.

Verfolgen wir ferner von Schnitt 46 die Schnittserie nach außen, so erscheint das erste Thorakalsegment nach vorn hin stark verlängert, wie dieses aus den Figg. 44 und 45 ersichtlich ist. Auf diese Weise hebt sich die Anlage der Mandibel auf den Schnitten durch dieses Stadium weniger ab, als in den vorhergehenden Stadien. Somit ergibt auch die Schnittserie, dass sich zwischen das erste Thorakalsegment und das Mandibelsegment das Segment der Maxille eingeschoben hat. Fig. 50, ein Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium, zeigt die Genitalanlage zwischen dem ersten und zweiten Thorakalsegment, Fig. 51, welche einen durch die Oberlippe *Lb* und die Mandibel *Md* gelegten Schnitt darstellt, zeigt in *Mxs* ein neues Segment zwischen Mandibel und erstem Thorakalsegment eingeschoben. Die folgenden Stadien ergeben also, dass dasjenige Segment, auf welchem, oder vor welchem die Genitalanlage in der Fig. 43 und 44 liegt, das zweite ist und nicht das dritte. Das neue Segment hinter der Mandibel ist daher nicht mit dem ersten Thorakalsegment des Stadiums  $K_1$  in Fig. 40 zu identificiren, sondern als das vom Stadium *K* sich herausbildende neue Maxillarsegment in Anspruch zu nehmen.

Die Neuroblasten des Innenschenkels beider Scheitelplatten, welche nach dem Totalbilde der Fig. 15 bereits von kleinen Ektodermzellen überwachsen waren, haben sich im Embryo mit sechs Thorakalsegmenten (Fig. 49) in die Oberlippenbildung *Lb* hineingezogen, in welcher sie die Geschmackszellen liefern. Im folgenden Stadium *L*, in Fig. 50, zeigt der Außenschenkel noch eine größere Zahl der Neuroblasten auf der Eioberfläche, während der Innenschenkel bereits in verstärktem Maße in die Oberlippenanlage eingedrungen ist. Die Zahl der Neuroblasten selbst ist vermehrt und vereinzelte Theilungsfiguren im Verlaufe der Schnittserie weisen auf die Vermehrungsprocesse hin. Das übrige Ektoderm nimmt in den Anlagen der Kopfextremitäten und der Thorakalsegmente immer entschiedener den Charakter von hohen Epithelzellen mit spindelförmigen Kernen an, während die Ganglienzellen der Neuralrinne ihren differenten Charakter mit ihren großen rundlichen Kurven bewahren (Figg. 46—49).

Während im Stadium  $K_1$  in dem Embryo mit fünf Thorakalsegmenten der ursprüngliche Gastrulamund *Gstrm* (Figg. 41—42) noch gleichmäßig vom Ektoderm bedeckt war, macht sich im Stadium  $K_2$  mit sechs Segmenten in den Figg. 46—49 theilweise bereits eine etwas lichtere Stellung der Ektodermzellen auf dem Gastrulamunde be-

merkbar. Mit dem folgenden Stadium *L*, dem Embryo mit sieben Thoracoabdominalsegmenten, wird diese erste Erscheinung in der Bildung der Mundöffnung deutlicher. Fig. 52 zeigt in *M* die Stelle, an welcher derselbe zum Durchbruch gelangt. Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, schreitet die Bildung des Proctodaeums der Einstülpung des Ösophagus voraus. In Bezug auf die Lagerung des Ektoderms in den Thorakalsegmenten ist in den Stadien *K* und *K*<sub>1</sub> keine Änderung nachweisbar, eine gleichmäßig durchgehende Aufwölbung innerhalb der Segmente ist noch nicht vorhanden, die Ektodermzellen liegen annähernd in gleichem Niveau.

Im Verlauf der Stadien *K*<sub>1</sub> und *K*<sub>2</sub> hat sich das Entoderm durch den Thorakaltheil zu einer gleichmäßig einschichtigen Lage ausgebreitet. Die Entodermzellen, welche in den Stadien *H* und *I* in den Seitentheilen in den drei Segmenten noch in weiteren Zwischenräumen unregelmäßig über einander lagen, haben sich lebhaft vermehrt, was sich durch Theilungsfiguren innerhalb der bereits vorhandenen entodermalen Segmentaufwölbungen belegen lässt, und perlschnurartig auf dem äußeren Ektoderm dicht aufgelagert. In der Randzone zu den beiden Seiten und am aboralen Rande der Keimscheibe spielen sich die Theilungsprocesse im Entoderm am intensivsten ab.

### Stadium *L*.

Mit den folgenden Entwicklungsvorgängen, aus deren Reihe ich das Stadium *L* in Fig. 18 in Totalansicht gebe, ist der erste Theil der gesammten Embryonalentwicklung zum Abschluss gelangt. Während der Embryo bis zu diesem Stadium seiner Ausbildung die Entwicklung in der ursprünglichen Eihaut durchläuft, und in seinen Haupttheilen noch keine eigentliche körperliche Ausbildung besitzt, sprengt er in der Folge die Eihaut und tritt uns alsdann zum ersten Male als ein körperliches Gebilde mit körperlicher Ausbildung der einzelnen Theile entgegen. Ich trenne deshalb diese Stadien von den vorangehenden und beschließe den ersten Haupttheil der Entwicklung mit einer kurzen Darstellung der letzten Entwicklungsvorgänge, welche sich an dem Embryo innerhalb der ursprünglichen Eihaut abspielen. Und in so fern einige noch unerwähnte Veränderungen der beiden Stadien *K*<sub>1</sub> und *K*<sub>2</sub> im Stadium *L* deutlicher zum Ausdruck kommen, ziehe ich deren Besprechung in die Darstellung des letzten Stadiums *L* hinein.

Im Verlaufe der Entwicklung vom Totalbilde 17 zum Totalbilde 18

haben sich die Einzeltheile am Embryo, welche ursprünglich zusammenhangslos auf der Keimscheibe neben einander lagen, zu einem geschlossenen Ganzen vereinigt. Die Kopflappen und die beiden ersten Antennen sind verschmolzen, die beiden Ruderantennen sind im Begriff mit dem Kopftheil zu verwachsen, die Mandibeln sind unmittelbar an die Oberlippe in der Mediane eng an einander gerückt, es tritt auf diese Weise schon jetzt ihre Bedeutung als Kaufuß hervor. So dokumentirt sich aus dem Totalbilde eine Verschiebung der einzelnen Extremitätenbildungen am Kopftheil zu den Segmenten, was bei Identificirung der einzelnen Theile an Schnitten von Bedeutung ist. Es haben sich ferner die drei isolirten Anlagen der Ruderantennen zu einer einheitlichen zweiästigen Extremität verbunden und die erste Maxille will sich hinter der Mandibel zu einer dreieckig erscheinenden Aufwulstung herausbilden.

Hand in Hand mit diesen Verwachsungen und Verschiebungen der Kopfextremitäten zu einander einerseits und zum Thoraco-abdominaltheil andererseits macht sich bereits in diesem Stadium eine Zusammenziehung der ganzen Embryonalanlage bemerkbar, so dass der Embryo in gestreckter Form erscheint. Einen deutlichen Beweis für die erfolgte Streckung bieten namentlich die Schnittserien.

Während im Stadium  $K_2$  die Genitalanlage, wie Schnitt 43 zeigt, ungefähr in der gleichen Längslinie mit den beiden Ruderästen lag, so dass sie nach innen ungefähr mit dem Ende derselben abschloss, findet sich dieselbe in den folgenden Stadien Figg. 50, 54 und 59 wenigstens in gleicher Linie mit dem Basaltheile der Ruderantenne. In einzelnen Fällen, zu denen auch das Ei, welchem der Schnitt in Fig. 50 entnommen ist, gehört, ist die Genitalanlage noch weiter der Mediane genähert, so dass sie noch in einem Längsschnitt durch die erste Antenne getroffen ist. Ich nehme an, dass wir es in Zusammenhang mit der nachweisbaren Zusammenziehung der Theile im Cephalothorax auch im Thorax mit einer Zusammenziehung zu thun haben. Aus dem Grunde aber, dass die Zusammenziehung oder Streckung des Thorakaltheiles, wie sie sekundär durch die verschiedene Lage der Genitalanlage zur Mediane gegeben ist, nicht mit Wachstumsprocessen in Zusammenhang zu bringen ist, möchte ich diesen Streckungsprocess des Embryos in diesem Stadium als einen Beweis für das Sekundäre der gestreckten Form des ausgebildeten Thieres in Anspruch nehmen.

Aus Raummangel, und um noch von den beiden folgenden Entwicklungsphasen einige Schnitte geben zu können, habe ich von dem

vorliegenden Stadium *L* nur drei Schnitte zur Darstellung gebracht; Fig. 50, einen Längsschnitt durch die erste Antenne, Fig. 51, einen Längsschnitt durch das Labrum und die Mandibel, Fig. 52, einen Längsschnitt durch das Labrum und die Afterbildung.

Die ersten Anzeichen für eine Loslösung der Kopfextremitäten von dem Einiveau sind bereits vorhanden; die erste Antenne in Fig. 50 *A*<sub>1</sub>, die, eben so wie die Mandibel in Fig. 51 *Md*, eine äußerst dichte Zellstellung im Ektoderm erreicht hat, beginnt dasselbe in ihrem unteren Abschnitte nach innen umzuschlagen, eben so wächst die Mandibel mit ihrem ektodermalen Endtheil nach innen, um sich im folgenden Stadium von dem Einivean zu lösen. Im Thorakaltheil steht die Aufwölbung des Ektoderms in den ersten Anfängen, so dass sie nur gelegentlich einmal an einem oder dem anderen Schnitt erkennbar ist. Erst mit dem folgenden Stadium, wie die Längsschnitte 53—55 ergeben, wird sie auch im Thoracoabdominaltheil deutlich und zwar an allen Segmenten annähernd gleichzeitig. In Anbetracht der Art der Bildung der Extremitäten sowohl wie der Segmente, die nicht von innen nach außen, sondern umgekehrt, von außen nach innen erfolgt, bringe ich diese Wachsthumsvorgänge im Ektoderm im Verlaufe dieser Stadien in Erwähnung. Nach den Aufwölbungen im Entoderm in Fig. 51 sind sieben oder acht Segmente in der Anlage vorhanden, und, wie Fig. 52 zeigt, das Proctodaeum mit einer geringen Einsenkung bereits in Bildung durch ektodermale Einwucherung begriffen. Zu den Einwucherungen dieses Stadiums gehört außerdem noch die Einwucherung jener kleinen Ektodermzellen, welche die Innenschenkel beider Scheitelplatten im Verlaufe der vorhergehenden Stadien überwachsen hatten, welche ich in etwas vorgeschrittenem Stadium in dem Längsspalt der Totaldarstellung Fig. 18 wiedergegeben habe, und welche sich auch in der Schnittserie des vorliegenden Stadiums Fig. 51 bereits bemerkbar macht.

Die gleichmäßige Ausbreitung des Entoderms zu einer einschichtigen Lage im Thoracoabdominaltheil hat in diesem Stadium ihren Höhepunkt erreicht, und es ist bereits in der Mediane in Folge erhöhter Vermehrungsintensität, welche sich besonders in dem oralen und aboralen Theile der Mittellinie bemerkbar macht, zu einer Zellanhäufung gekommen, welche das Mitteldarmrohr in seinem Bestandtheile charakterisirt. Fig. 52 zeigt diese Zellvermehrung in der Mediane, während die seitwärts geführten Schnitte Figg. 50 und 51 das Entoderm noch einschichtig darstellen.

Mit der Weiterentwicklung des Embryos vermehrt sich das Entoderm successive von der Mediane nach außen, wobei die erste Sonderung des für das Mitteldarmrohr bestimmten Entoderms sich einleitet. Während zu den Seiten des Embryos das Entoderm bereits mehrschichtig ist (Fig. 55), ist es im Schnitt 56, der den Seitentheil der Oberlippe trifft, im vorderen Theile wieder ein dünner Zellstrang, der dann in Fig. 57 in die Masse des Mitteldarmrohres übergeht. So bleibt der Dotter außerhalb des Mitteldarmrohres in der Urleibeshöhle, in der er noch in viel späteren Stadien anzutreffen ist, während deren sich das Mitteldarmrohr als ein solider Zellstrang isolirt und durch sekundäres Auseinanderweichen der radiär gestellten Zellen in seinem Inneren das Darmlumen entstehen lässt.

In den beiden letzten Stadien dieses Entwicklungsabschnittes, welche in den Schnittfiguren 53—57 und 58—62 wiedergegeben sind, ist in so fern eine wesentliche Weiterentwicklung zu verzeichnen, als sich die Extremitäten der Kopfsegmente von dem Embryo losgelöst haben. Wie dieses bereits im letztbeschriebenen Stadium *L* sich andeutete, ist die Loslösung durch ektodermales Wachstum nach innen zu Stande gekommen, wobei die zugehörigen entodermalen Zellen in die Extremitätenbildung einbezogen wurden, so dass die Körperwand des Embryos gleichsam gegen den Dotter hingeschoben wurde. Schnitt 54, welcher durch die Basis der losgelösten Ruderantenne gelegt ist, giebt von diesem Vorgange ein klares Bild, sobald man es mit der Bildung der ersten Antenne in Figg. 50 und 55 vergleicht. Außer der ersten Antenne  $A_1$ , ist in dem Schnitt 55 noch die Mandibel  $Md$  in ihrem freien Ende getroffen, welches schräg nach außen gerichtet ist. Schnitt 56 durch die Oberlippe  $Lb$  und die Maxille  $Mx$  zeigt, dass auch unterhalb der Oberlippe eine Einsenkung des Körpers eingetreten ist, welche, wie Schnitt 57 zeigt, in der Mitte der Oberlippe durch eine vertiefte Einstülpung des Ektoderms bereits zur Bildung des Ösophagus geführt hat. Ein Durchbruch desselben zum Mitteldarmrohr ist noch nicht vorhanden; eben so wenig eine Verbindung zwischen Enddarm und Mitteldarm. Die in Figg. 53 und 54 durch Aufwölbung des Thorax sich einleitende Trennung desselben vom Kopftheil wird in der Folge, wie die Schnitte 58—62 durch ein etwas älteres Stadium zeigen, noch vertieft. Nach der Mitte zu lässt die Einsenkung durch Hervorspringen des ersten Segmentes gegen die Mandibel hin nach, Fig. 60, um im Bereich der Maxille  $Mx$  Fig. 62 wieder deutlicher hervorzutreten.

Nachdem ich somit die Entwicklung der *Leptodora* bis zum Beginn der körperlichen Ausgestaltung mit der ersten Anlage der hauptsächlichlichen Organe geführt habe, will ich noch das Verhalten der Dotterzellen erwähnen, welche im Verlaufe der letzten Stadien sich zu langen Spindelzellen mit langausgezogenem Plasmakörper umgebildet und in annähernd gleicher Vertheilung in gegenseitigem Kontakt auf der ganzen Ventralseite zwischen Dotter und entodermalem Zellmaterial in einer Schicht ausgebreitet liegen, und es entsteht schon jetzt der Eindruck, als ob dieselben sich zu einem einheitlichen Zellenlager verbinden wollten, um den Dotter vollständig gegen die übrigen Organbildungen in eine geschlossene Höhle abzuschließen. Auf die Bedeutung dieses Vorganges werde ich im zweiten Theile bei der eingehenderen Darstellung der Organbildung zurückkommen.

Berlin, im März 1900.

### Litteraturverzeichnis.

1. C. GROBBEN, Die Entwicklung der *Moina rectirostris*. Arbeiten aus dem zool. Institut der Universität Wien. Bd. II. 1879.
2. CARL CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.
3. FR. MÜLLER, Verwandlung der Garneelen. Archiv für Naturgesch. 1863.
4. A. DOHRN, Die Überreste des Zoëastadiums in der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Crustaceenfamilien. Jen. nat. Zeitschr. Bd. V. 1870.
5. LEYDIG, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
6. CARL CLAUS, Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
7. A. WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1877.
8. G. O. SARS, Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos *Leptodora*. 1873.
9. KLUNZINGER, Beiträge zur Kenntnis der Limnadiden. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1864.
10. A. WEISMANN, Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
11. P. SAMASSA, Keimblätterbildung bei den Cladoceren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. Bonn.
12. P. SAMASSA, Wintereier der Cladoceren. Zool. Anzeiger. Bd. XX.
13. LEBEDINSKY, Die Entwicklung der *Daphnia* aus dem Sommeri. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.

14. VALENTIN HÄCKER, Die Entwicklung der Wintereier. Bericht der naturforsch. Gesellschaft Freiburg. Bd. VIII.
15. G. W. FOCKE, Der Bremer Stadtgraben. Sonntagsblatt der Weserzeitung. 1846. Nr. 34.
16. W. LILLJEBORG, Beskrifning öfver tvenne markling Crustaceer af ordningen Cladocera. 1860.
17. P. E. MÜLLER, Bidrag til Cladocerernes Fortplantnings historie. Naturhist. Tidsskrift. Bd. V. 1868.
18. N. WAGNER, Arbeiten der ersten Sitzung russ. Naturforscher in St. Petersburg 1868.
19. SCHOEDLER, Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforsch. Freunde Berlin 1876. Mittheilungen über *Leptodora* Kindtii.
20. SAMTER, Die Veränderung der Form und Lage der Schale von *Leptodora hyalina* während der Entwicklung. Zool. Anz. 1895. Nr. 483 u. 484.
21. A. WEISMANN, Zur Naturgeschichte der Daphniden. Über die Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina*. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.
22. WEISMANN u. ISCHIKAWA, Über die Bildung der Richtungskörperchen bei thierischen Eiern. Bericht der naturf. Gesellschaft Freiburg. Bd. III. 1887.
23. REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandlung SENCKENBERG. naturf. Gesellschaft Frankfurt. Bd. XIV. 1886.

## Erklärung der Abbildungen.

### Durchgehende Bezeichnungen:

<i>A</i> <sub>1</sub> , erste Antenne;	<i>Gz</i> , Geschlechtszellen;
<i>A</i> <sub>2</sub> , Basalstück der Ruderantenne;	<i>Llo</i> , Oberlippe;
<i>Abds</i> , Abdominalsegment;	<i>M</i> , Mundbildung;
<i>A</i> <sub>2</sub> <i>En</i> , Endopodit der zweiten Antenne;	<i>Md</i> , Mandibel;
<i>A</i> <sub>2</sub> <i>Ex</i> , Exopodit der zweiten Antenne;	<i>Mx</i> <sub>1</sub> , erste Maxille;
<i>Aft</i> , After;	<i>Mx</i> <sub>2</sub> , zweite Maxille;
<i>C</i> , Kopf;	<i>Mxb</i> , Maxillarbildung;
<i>D</i> , Darm;	<i>Nr</i> , Neuroblasten;
<i>Dp</i> , Deutoplasma;	<i>Oe</i> , Ösophagus;
<i>Dz</i> , Dotterzellen;	<i>Ov</i> , Ovarium;
<i>Ect</i> , Ektoderm;	<i>S</i> , Scheitelplatte;
<i>Ent</i> , Entoderm;	<i>Si</i> , Innenschenkel der Scheitelplatte;
<i>G</i> , Genitalanlage;	<i>Thrabd</i> , Thoracoabdominalplatte;
<i>Gstrm</i> , Gastrulamund;	<i>Thrs</i> , Thorakalsegment.

### Tafel XI.

Fig. 1. Totaldarstellung des ungefurchten Eies. Im Inneren desselben liegt die erste Furchungszelle *A*. Von ihr aus gehen Plasmastraßen zur Eioberfläche. Die eingetragenen Kreise geben das Deutoplasma im optischen Durchschnitt, die Punktation das Keimhautblastem.

Fig. 2. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter erster Zellfurchung. Im

Eiinnern liegen die beiden Furchungszellen zu beiden Seiten des durch animalen und vegetativen Eipol gelegten Meridians.

Fig. 3. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter zweiter Zellfurchung. Die mit gleichen Buchstaben bezeichneten Furchungszellen entstammen ein und derselben Mutterzelle. Die beiden dunkel schattirten Furchungszellen liegen im Vordergrunde. Die asymmetrischen Eihälften liegen rechts und links neben einander.

Fig. 4. Totaldarstellung des Eies nach erfolgter dritter Zellfurchung. Das Ei ist im Vergleich zur Fig. 3 von rechts nach links um  $90^\circ$  gedreht zur Darstellung gebracht, so dass die asymmetrischen Eihälften nicht mehr neben einander, sondern unter einander zu liegen kommen.

Fig. 5. Totaldarstellung des Eies mit sechzehn Furchungszellen auf der Eioberfläche. Das Ei ist in gleicher Lage wie das der Fig. 4 dargestellt. Die von gleichem Ursprung stammenden Furchungszellen sind mit gleichen Buchstaben bezeichnet. Die weniger scharf schattirten Furchungszellen, welche zu den dunkleren in schräger Richtung verlaufen, liegen auf der Eioberfläche der entgegengesetzten Eihälfte.

#### Tafel XII.

Fig. 6. Totaldarstellung des Eies mit 32 Furchungszellen auf der Eioberfläche. Die roth dargestellten verlaufen schräg über den animalen, die grün dargestellten schräg über den vegetativen Eipol. Das Ei befindet sich in gleicher Stellung wie das der Fig. 4 und 5. Die einander genäherten Zellen sind eines Ursprungs.

Fig. 7. Totaldarstellung des Eies mit 64 Furchungszellen auf der Eioberfläche. Das Ei befindet sich in der Stellung der Fig. 6. Um die beiden Eipole liegen je 16, um den Äquator 32 zusammengehörige Furchungszellen, die Tochterzellen sind in der entsprechenden Farbe der vorhergehenden Darstellung wiedergegeben.

Fig. 8. Das Ei ist um seinen Äquator um  $90^\circ$  gedreht, so dass der animale Eipol in der Mitte der zugekehrten Kugelfläche liegt. In derselben Lage sind alle folgenden Totaldarstellungen wiedergegeben. In der zugekehrten Kugelfläche ist die erste Differenzirung des Urentoderms bemerkbar.

Fig. 9. Totaldarstellung der differenten Entodermscheibe.

Fig. 10. Totaldarstellung der Immigration des Entoderms.

Fig. 11. Totaldarstellung des Überwachungsprocesses über die Entodermscheibe. Der größte Theil der Entodermszellen befindet sich bereits unter dem Ektoderm.

#### Tafel XIII.

Fig. 12. Totaldarstellung des Stadiums *E*. Am Vorderrande der Entodermscheibe liegen die großen Zellen der Scheitelplatten (*S*), zu den beiden Seiten entstehen die Zellkonzentrationen der Ruderantennenäste  $A_2Ex$ ,  $A_2En$ . Der Hinterrand bildet den Thoracoabdominaltheil.

Fig. 13. Totaldarstellung des Stadiums *F*. Die Scheitelplatten (*S*) sind in zwei Schenkel aus einander getrieben. Im Bereich des Gastrulamundes liegt die Kurvenbildung der ersten Antenne ( $A_1$ ) und der Mandibel (*Md*) zu beiden Seiten der Äste der Ruderantenne  $A_2Ex$ ,  $A_2En$ . In der Mitte der Keimscheibe liegen einige Dotterzellen (*Dz*) unter dem Ektoderm.

Fig. 14. Totaldarstellung des Stadiums *G*. Embryo mit den Thorakal-

segmenten. Die Scheitelplatten und die Extremitätenanlagen haben ihre gegenseitige Lage verändert. Die Genitalanlage tritt an den Seiten der Keimscheibe auf.

Fig. 15. Totaldarstellung des Stadiums *H (I)*. Embryo mit drei Thorakalsegmenten und dem in Bildung begriffenen vierten Thorakalsegment. Die Oberlippe (*Lb*) tritt als Neubildung hervor.

Fig. 16*a*. Totaldarstellung des Thorakaltheiles des Stadiums *H*. Zellkonzentration auf den drei Thorakalsegmenten (Taf. XVI).

Fig. 16*b*. Totaldarstellung des Thorakaltheiles des Stadiums *I*. Zellkonzentration auf den vier Thorakalsegmenten (Taf. XVI).

Fig. 17. Totaldarstellung des Stadiums *K*. Embryo mit fünf Thorakalsegmenten. Der Innenschenkel der Scheitelplatten ist vollständig überwachsen. Die erste Antenne und die Mandibel sind dem Kopftheil genähert. Der Basaltheil der Ruderantenne tritt hervor. Die Thorakalsegmente heben sich durch ihre Zellstellung scharf von einander ab, die Neuralrinne ist in Bildung begriffen.

Fig. 18. Totaldarstellung des Stadiums *L*. Embryo mit sieben Thoracoabdominalsegmenten. Die Maxillarsegmente sind in Bildung begriffen.

#### Tafel XIV.

Fig. 19. Längsschnitt durch die Mitte der Entodermscheibe aus einem Stadium zwischen *B* und *C*.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Mediane aus dem Stadium *C*.

Fig. 21 u. 22. Längsschnitte durch die Mitte der Entodermscheibe aus dem Stadium *D*. Fig. 21. Dotterzelle *Dz* hat sich aus dem Epithel losgelöst. Am Hinterrande der Entodermscheibe schieben sich die Ektodermzellen in einander.

Fig. 23 u. 24. Längsschnitte durch das Stadium *E*. Schnitt 23 geht seitwärts von der Scheitelplatte, Schnitt 24 trifft in *S* die Scheitelplatte.

Fig. 25—28. Längsschnitt durch das Stadium *F*. Die Schnitte 25, 26, 28 entstammen derselben Schnittserie. Schnitt 25 geht seitwärts von der Mediane durch die Scheitelplatte (*S*). In *Gstrm* ist der Gastrulamund getroffen. Zwischen ihm und den Zellen der Scheitelplatte liegen die kleinen in die Scheitelplatte hineinwandernden Ektodermzellen. Schnitt 26 geht durch die erste Antenne (*A<sub>1</sub>*) und die Mandibel (*Md*). Schnitt 27 trifft den Außenschenkel der Scheitelplatte.

Fig. 29—34. Längsschnitte durch das Stadium *G*.

Fig. 29. Schnitt seitwärts von der Scheitelplatte durch die erste Antenne.

Fig. 30. Schnitt durch die erste Antenne, ein wenig der Mediane genähert. Beide Schnitte treffen die Genitalzellen.

Fig. 31. Längsschnitt durch dasselbe Stadium *G* noch etwas weiter der Mediane genähert. Die erste Anhäufung der Genitalzellen ist durchschnitten.

Fig. 32. Längsschnitt durch die Mandibel, die Genitalzellen in der Mitte der Keimscheibe.

Fig. 33 u. 34. Schnitte durch die Scheitelplatten, zeigen unmittelbar hinter den großen Zellen der Scheitelplatten die kleinen in Wucherung befindlichen Ektodermzellen; in *Gstrm* ist der Gastrulamund angeschnitten.

Fig. 35—38. Längsschnitte durch das Stadium *H (I)*. Schnitt 35 geht durch die Seite der Keimscheibe und trifft in *A<sub>2</sub>* die Ruderantenne und die mit *Ths 1-3* bezeichneten Abschnitte der Thorakalplatte. Schnitt 36 geht durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel.

**Tafel XV.**

Fig. 37. Schnitt durch den Innenschenkel der Scheitelplatte und die Seite der Oberlippe.

Fig. 38. Schnitt zwischen beiden Scheitelplatten durch die Mitte der Oberlippe.

Figg. 39—42. Längsschnitte durch das Stadium  $K_1$ . Schnitt 39 geht durch die Ovarialanlage. Schnitt 40 geht durch den Außenschenkel der Scheitelplatte, die erste Antenne und die Mandibel. Schnitt 41 geht durch die Mediane zwischen beiden Scheitelplatten. Schnitt 42 geht durch den Innenschenkel der Scheitelplatte der zweiten Embryonalseite.

Figg. 43—49. Längsschnitte durch das Stadium  $K_2$ . Der Embryo besitzt sechs in Bildung begriffene Thorakalsegmente. Schnitt 43 geht durch die Ruderantenne und die Genitalanlage. In Folge der seitlichen Krümmung des Embryos ist die Ruderantenne schief durchschnitten. Fig. 44 geht durch die erste Antenne und trifft vor dem ersten Thorakalsegment die in Bildung begriffenen Maxillarsegmente. Schnitt 45 geht durch den Außenschenkel der Scheitelplatte. Schnitt 46 geht durch den Innenschenkel der Scheitelplatte  $Si$ , die Oberlippe und die Mandibel. Schnitt 47 schneidet den Embryo im Bereich der Mediane. Ein Theil der Neuroblasten des Innenschenkels ist in die Oberlippenbildung eingezogen. Schnitt 48 schneidet den Embryo unmittelbar vor der Mediane. Schnitt 49 geht durch die Mediane selbst.

**Tafel XVI.**

Figg. 50—52. Längsschnitte durch das Stadium  $L$ . Schnitt 50 geht durch die Scheitelplatte, die erste Antenne und die Genitalanlage. Schnitt 51 geht durch die Oberlippe, die Mandibel und die Maxillen. Schnitt 52 geht durch die Oberlippe und die Afterbildung.

Figg. 53—57. Längsschnitte durch ein weiter entwickeltes Stadium. Schnitt 53 geht durch die Äste der Ruderantenne. Schnitt 54 geht durch die Basis derselben. Schnitt 55 geht durch die Mandibel. Schnitt 56 geht durch die Oberlippe und die Maxillen. Schnitt 57 geht durch die Mediane und schneidet das Lumen des Ösophagus und die Aftereinstülpung.

Figg. 58—62. Längsschnitte durch das letzte der in der Eischale befindlichen Stadien. Schnitt 58 geht durch die Äste der Ruderantenne. Schnitt 59 geht durch die Basis derselben und durch die Genitalanlage. Schnitt 60 geht durch die erste Antenne und die Mandibel. Schnitt 61 geht durch die Seite der Oberlippe. Schnitt 62 geht durch das Stomatodäum und das Proctodäum. Schnitt 63 giebt einen Schnitt durch die erste Furchungszelle mit ihren protoplasmatischen Ausläufern.

Fig. 64 giebt einen Querschnitt durch das Stadium  $Z$  Fig. 8.

Fig. 16 *a* u. 16 *b* siehe p. 259.

Fig. 1.

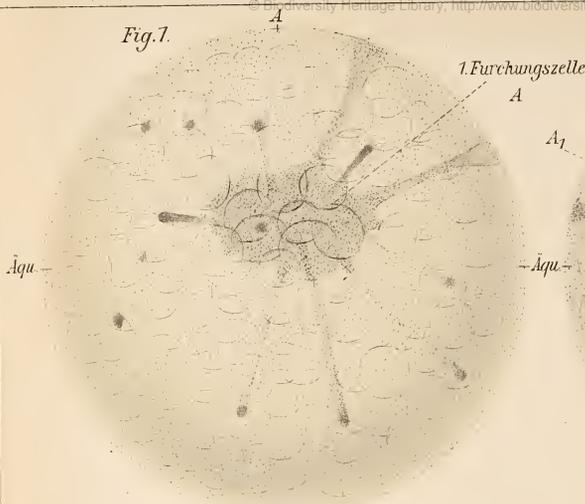


Fig. 2.

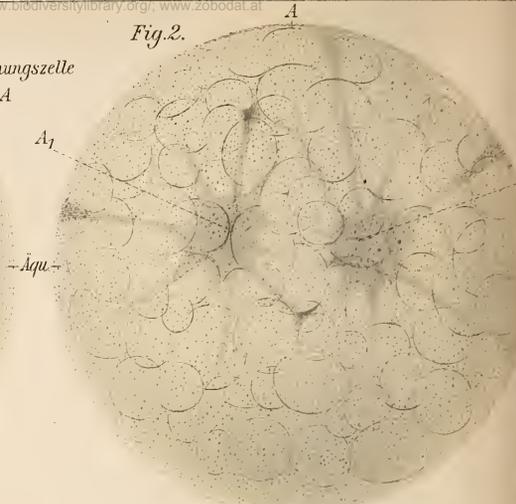


Fig. 5.

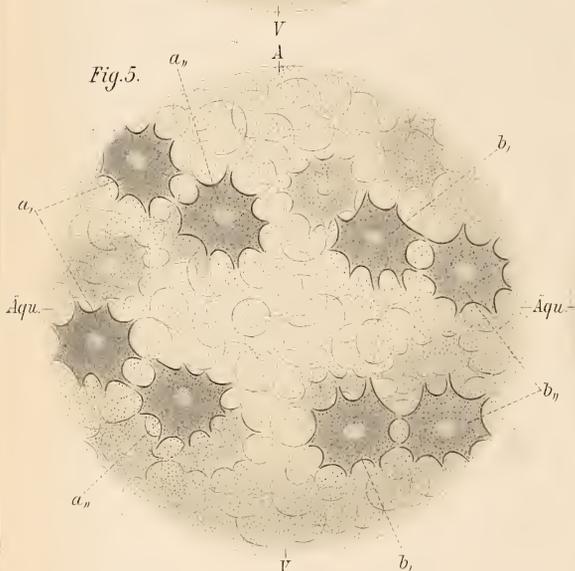


Fig. 6.

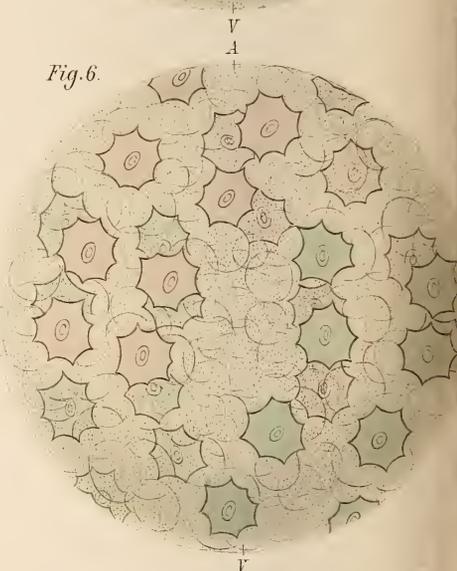


Fig. 9.

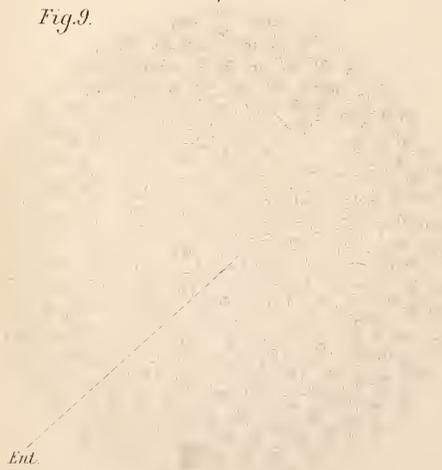


Fig. 10.

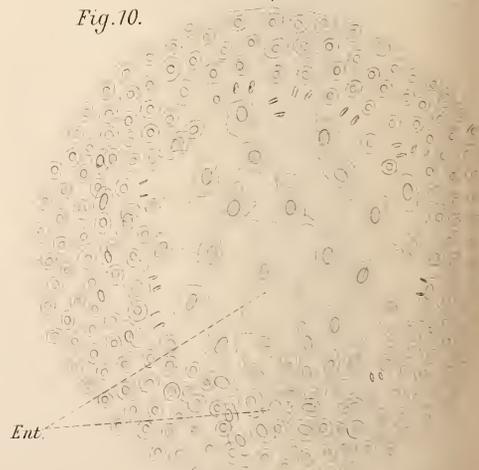


Fig. 3.

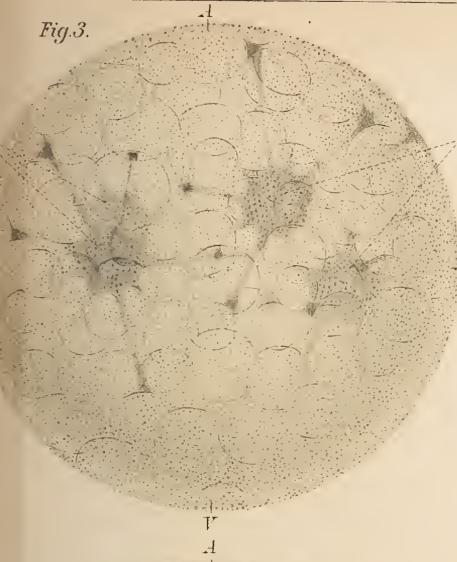


Fig. 4.

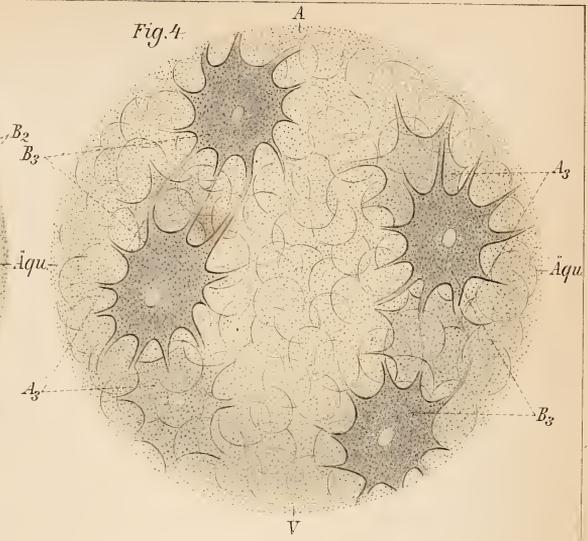


Fig. 7.

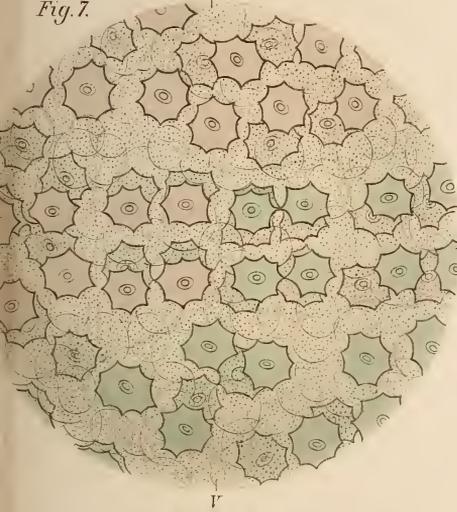


Fig. 8.

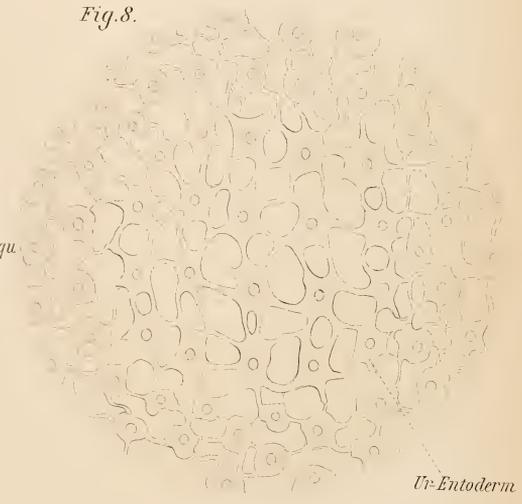
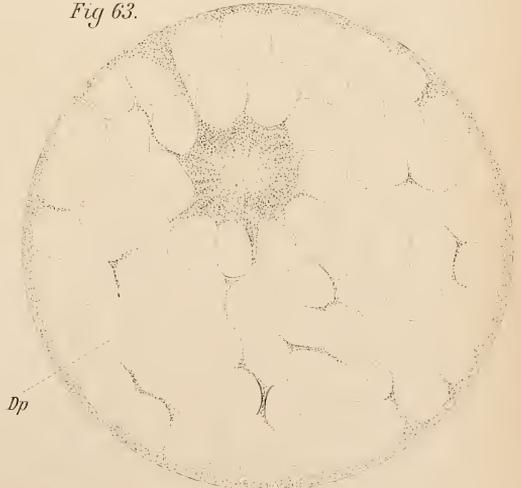
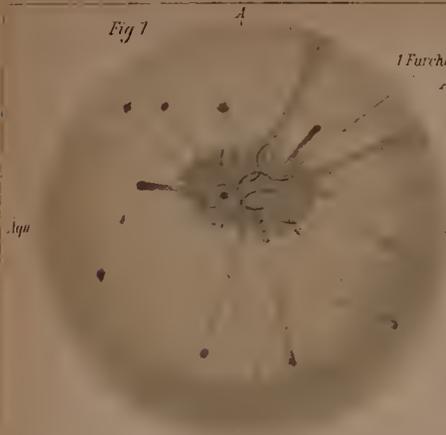


Fig. 11.



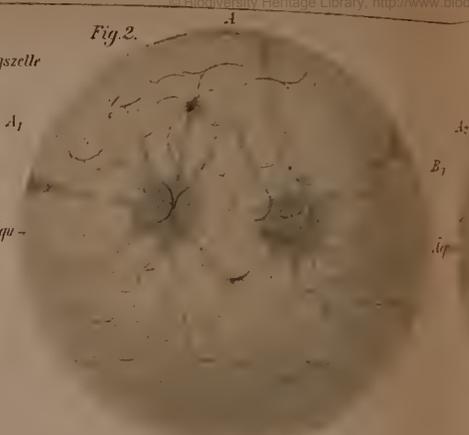
Fig. 63.



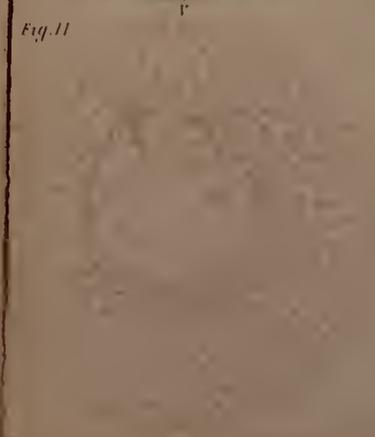
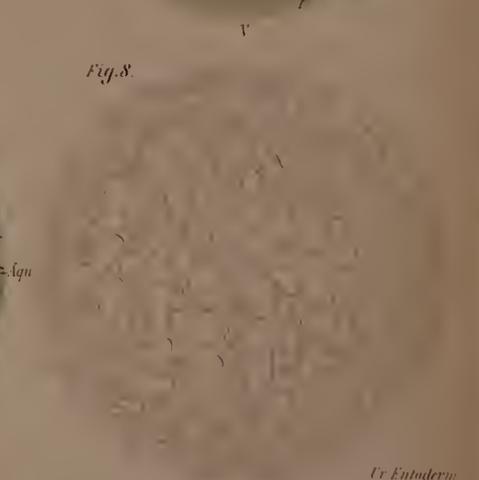
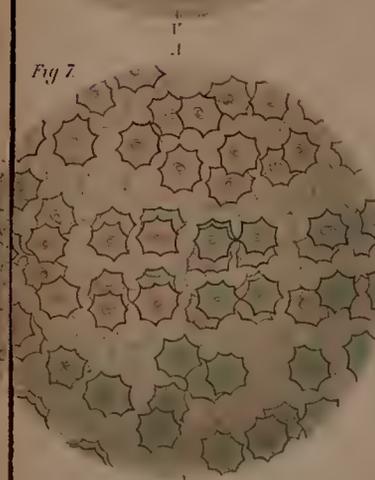
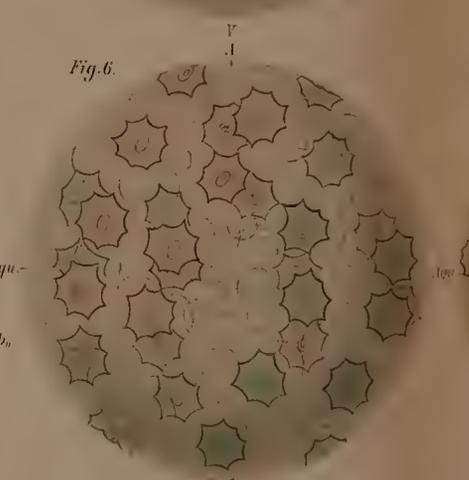
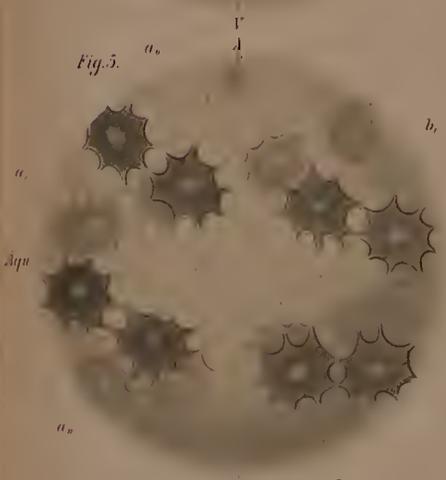
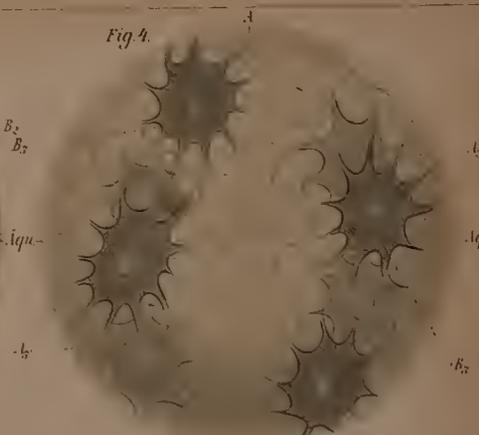


1 Furchungszelle

Aqu



Aqu



Ent

Ent

Cr Entoderm

Op

Fig. 12.

Fig. 13.

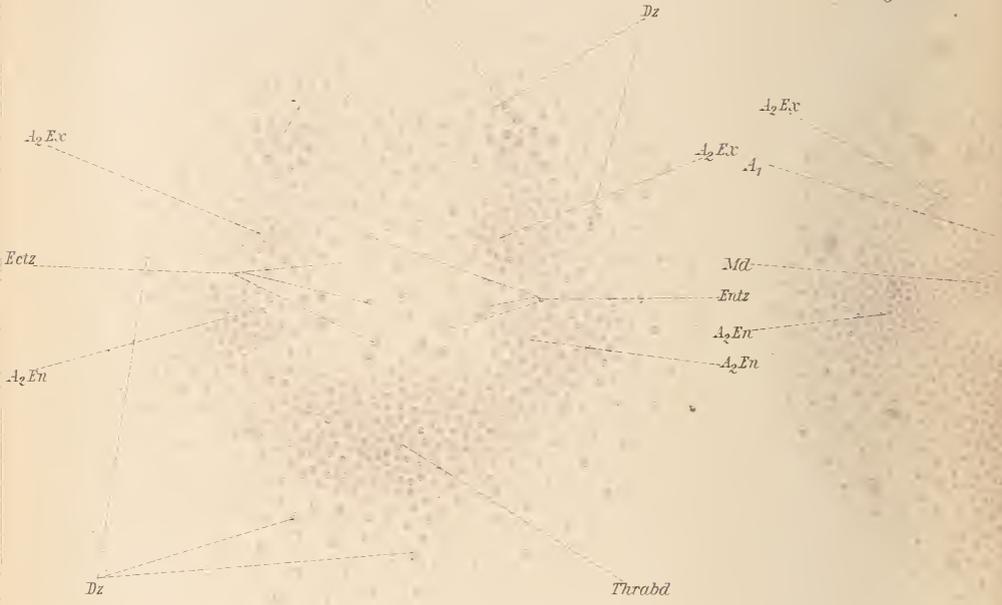


Fig. 15.

Fig. 17.

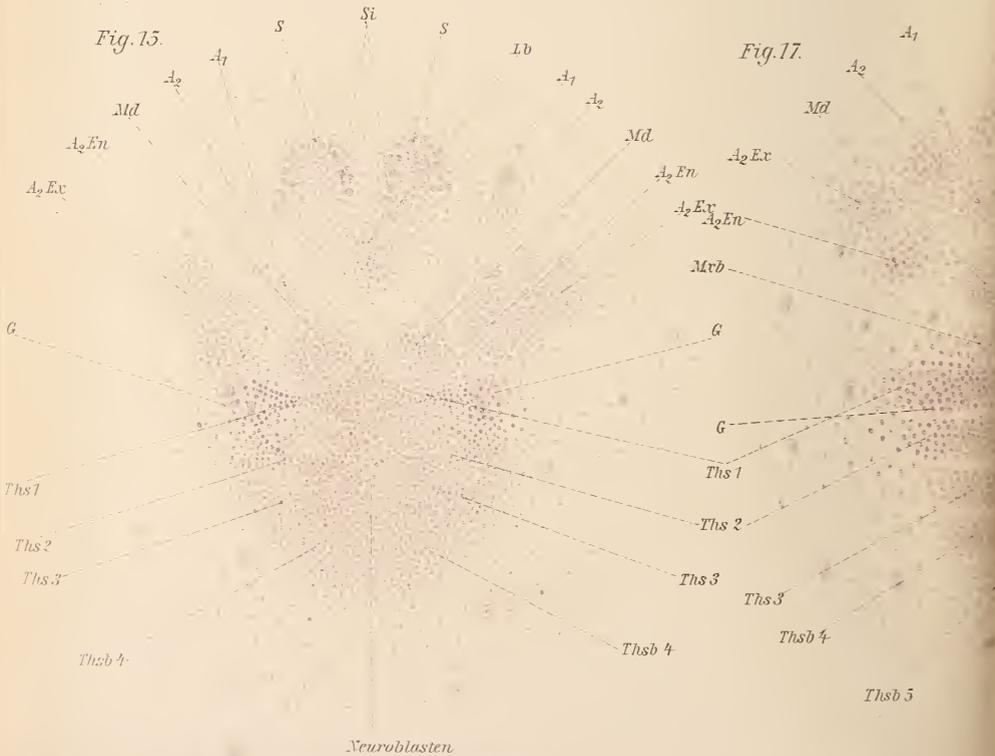


Fig. 14.

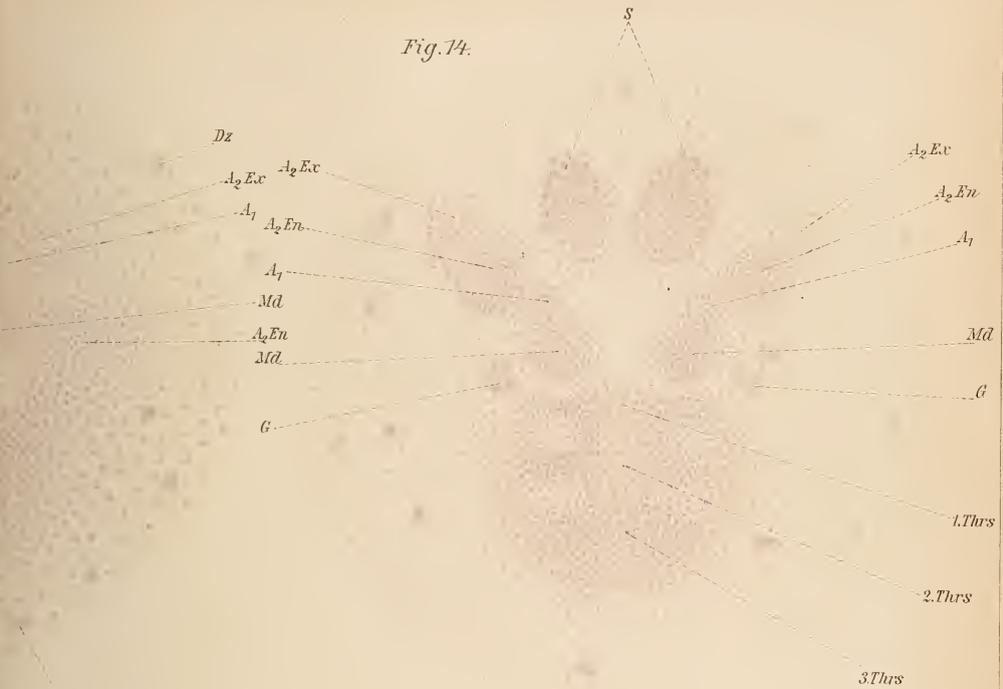
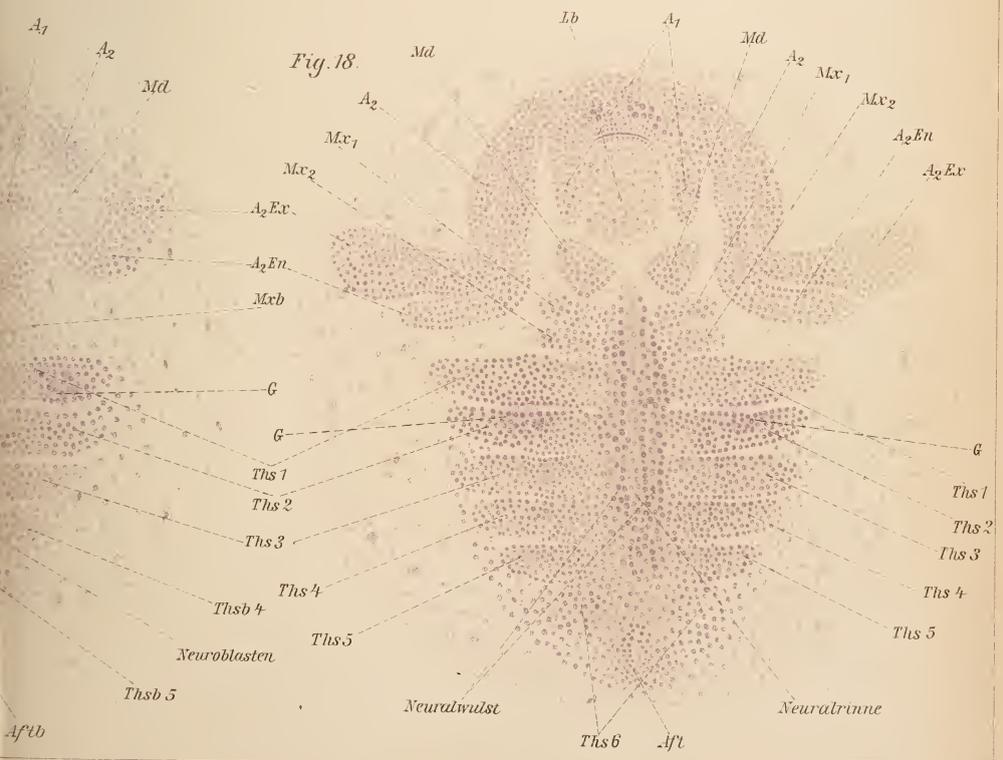


Fig. 18.



S

S

S

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

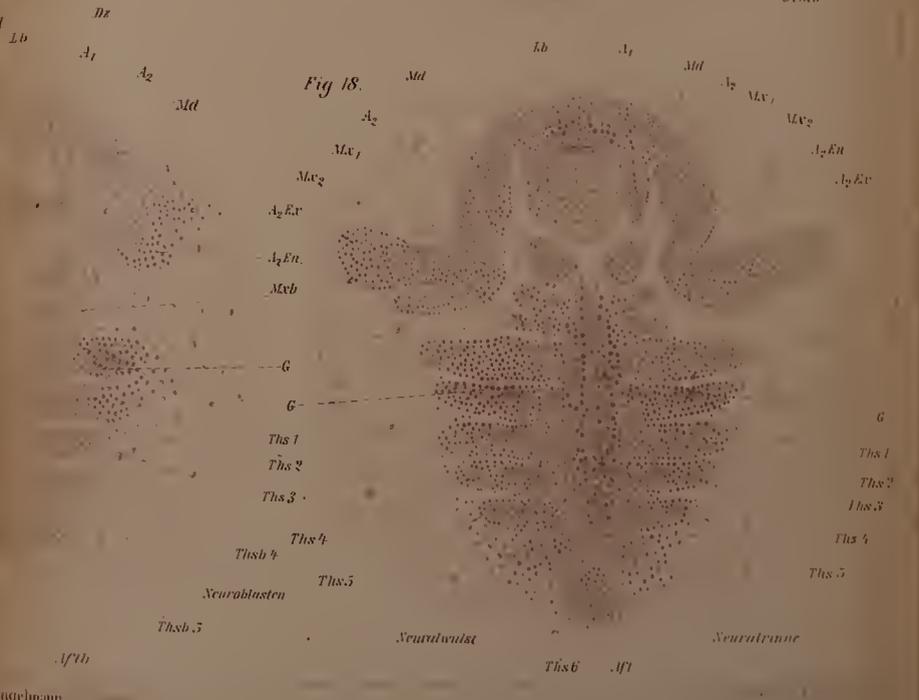
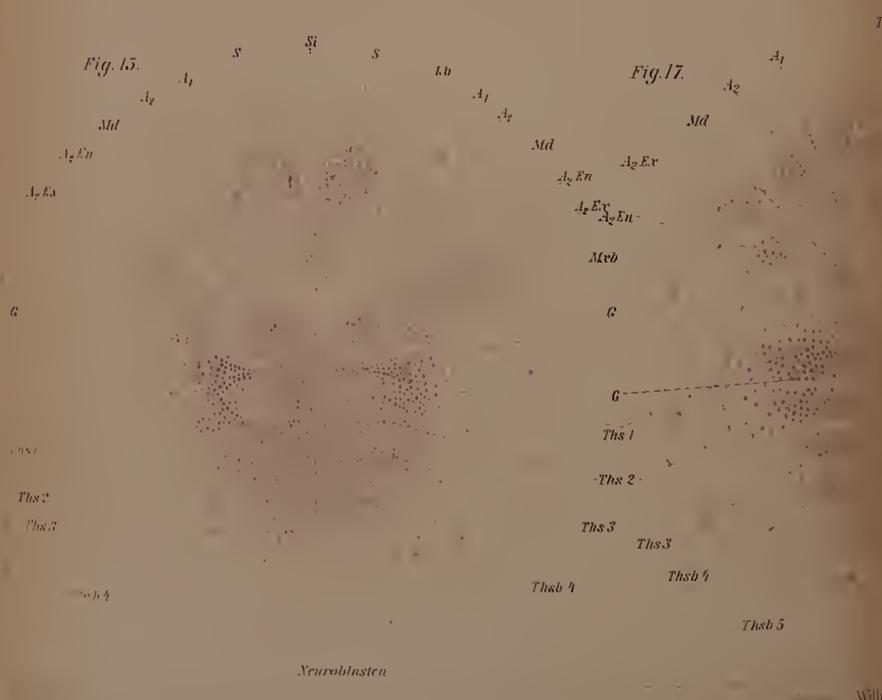
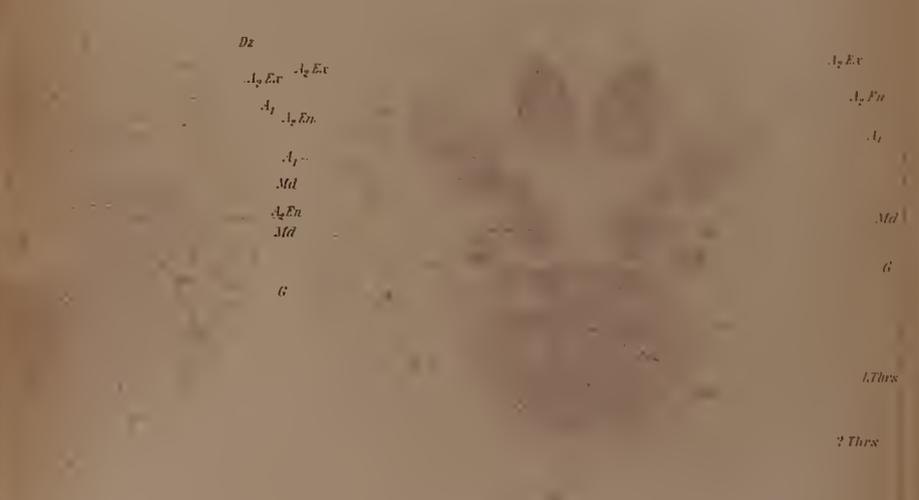


Fig. 16<sup>a</sup>

Fig. 16<sup>b</sup>



Fig. 25.

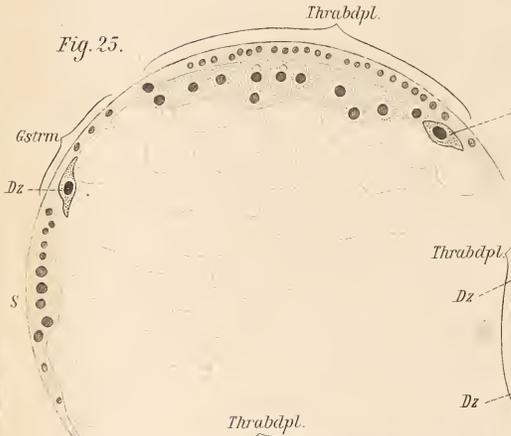


Fig. 27.

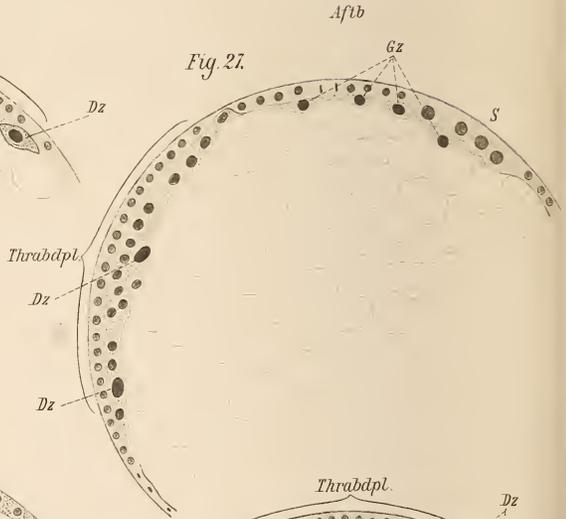


Fig. 26.

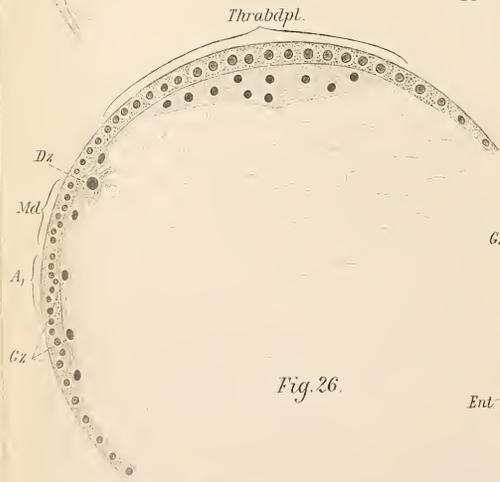
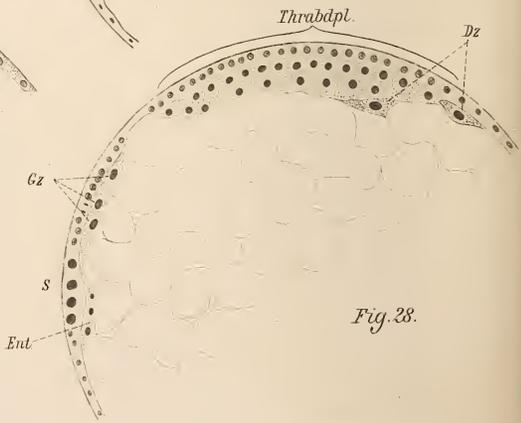


Fig. 28.



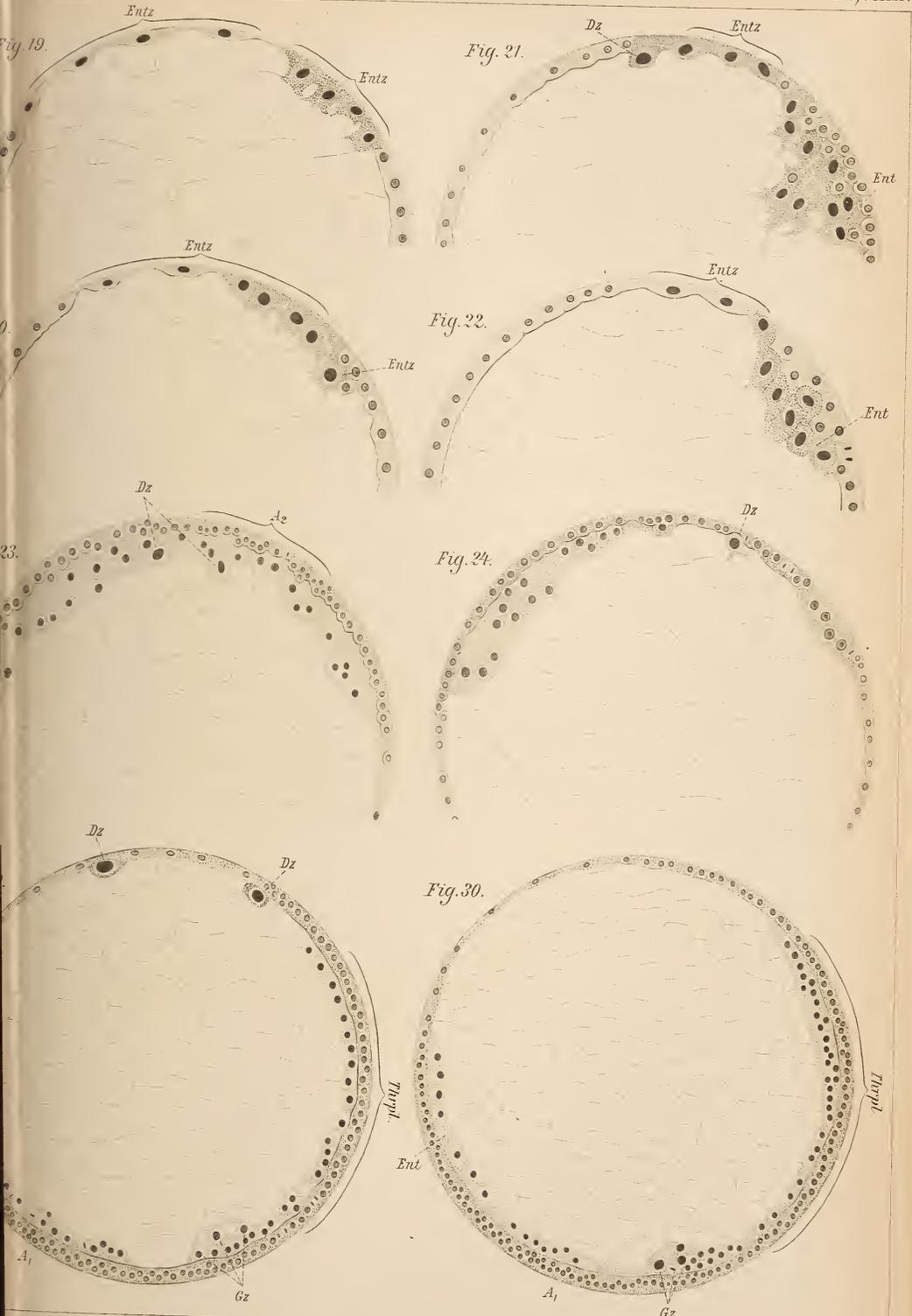


Fig. 16<sup>a</sup>

Neurablaster

Fig. 16<sup>b</sup>

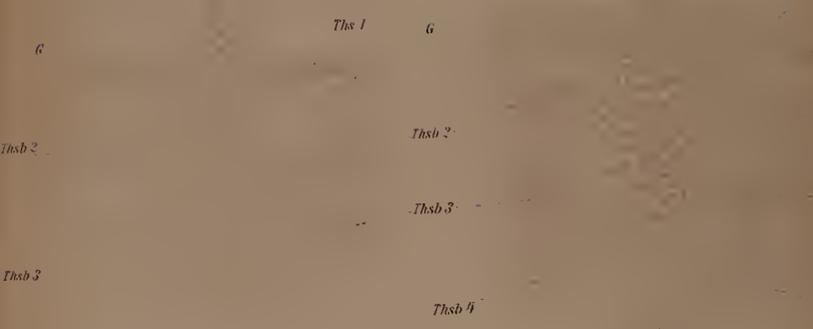


Fig. 19.

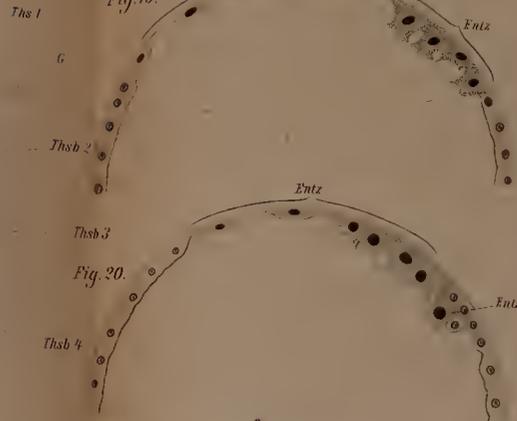


Fig. 21.

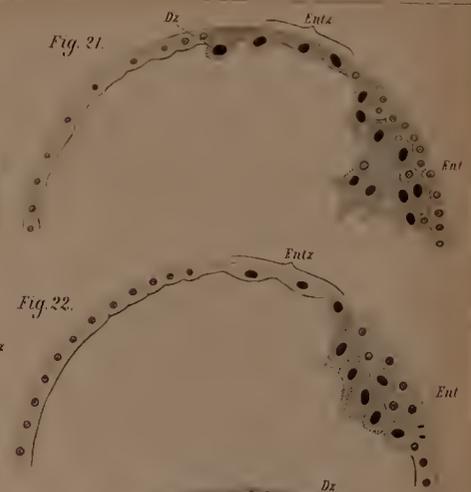


Fig. 20.



Fig. 22.



Fig. 25.

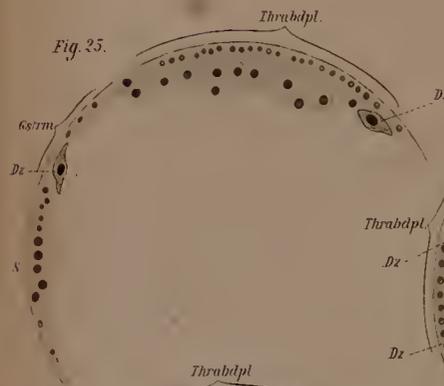


Fig. 27.

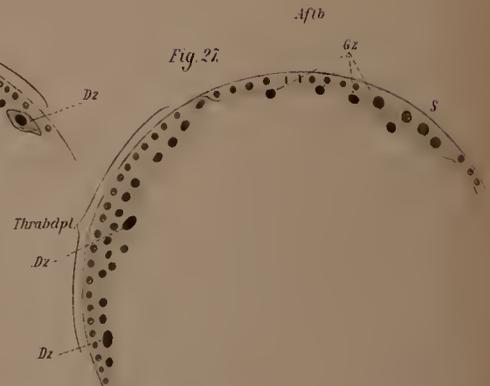


Fig. 23.

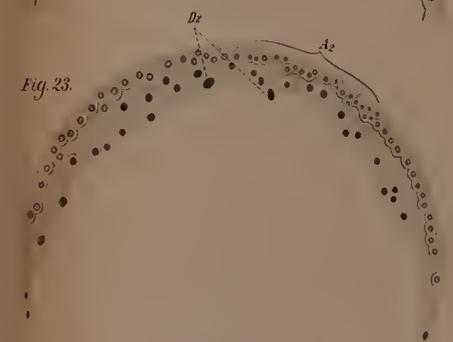


Fig. 24.

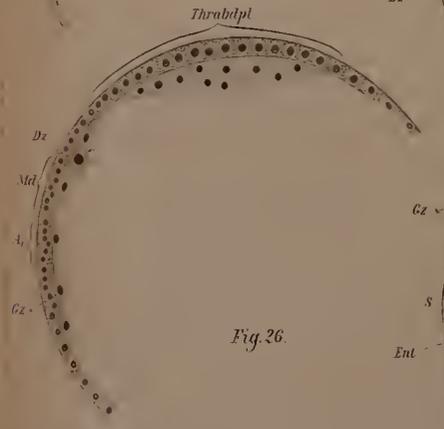


Fig. 26.

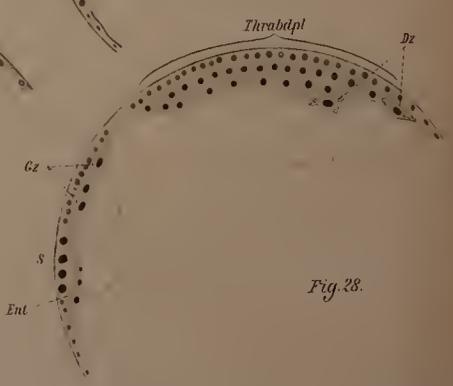


Fig. 28.

Fig. 29.

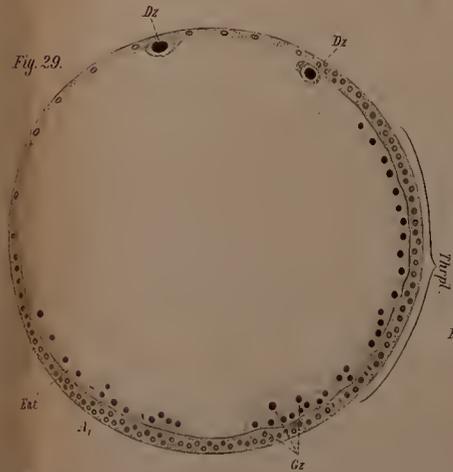


Fig. 30.

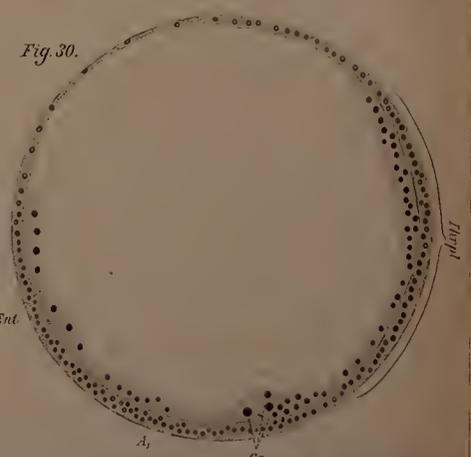


Fig. 31.

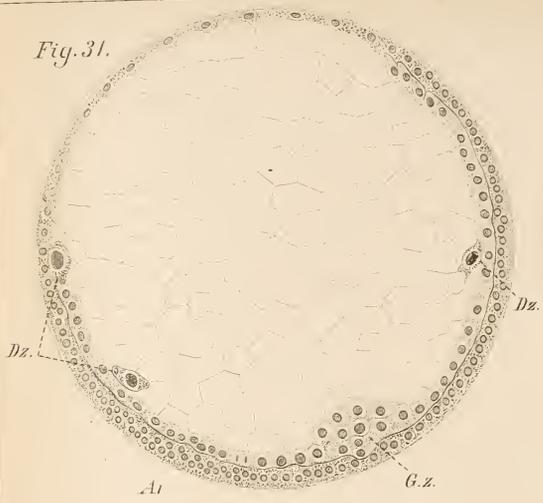


Fig. 32.

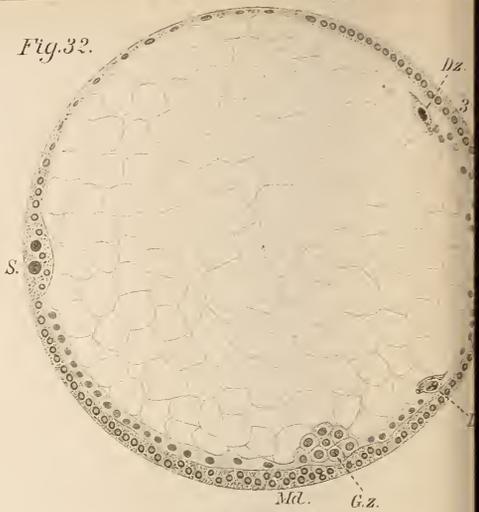


Fig. 35.

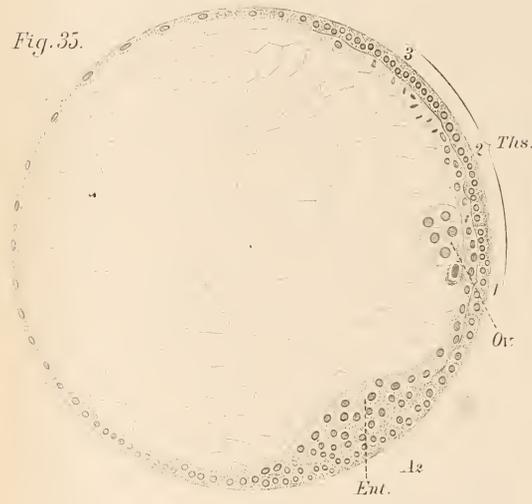


Fig. 36.

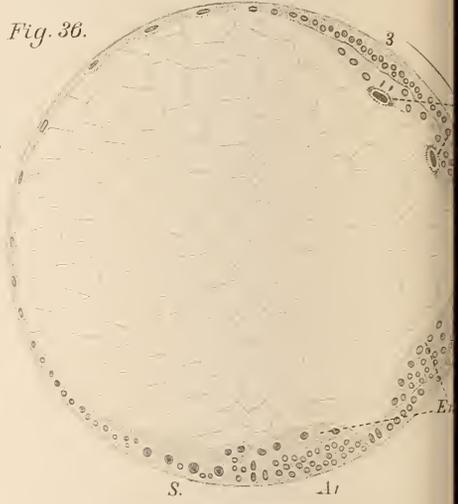


Fig. 39.

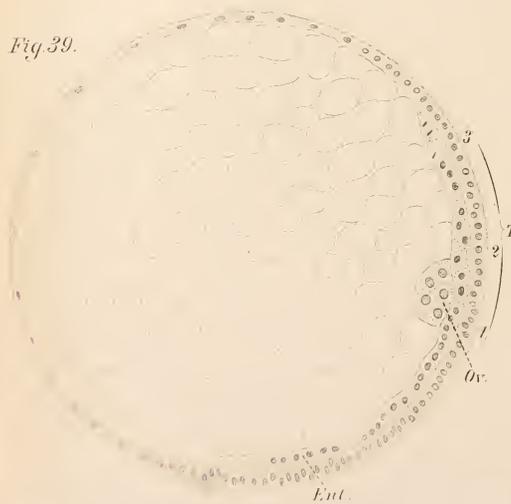


Fig. 40.

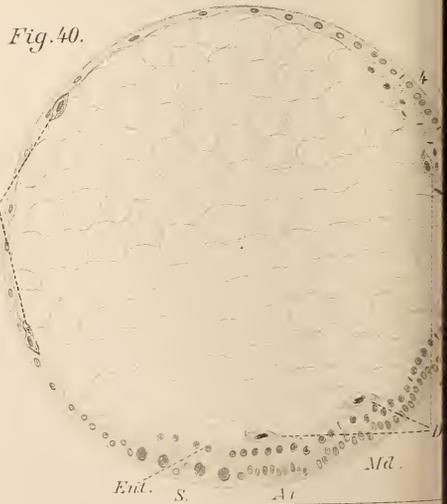


Fig. 33.

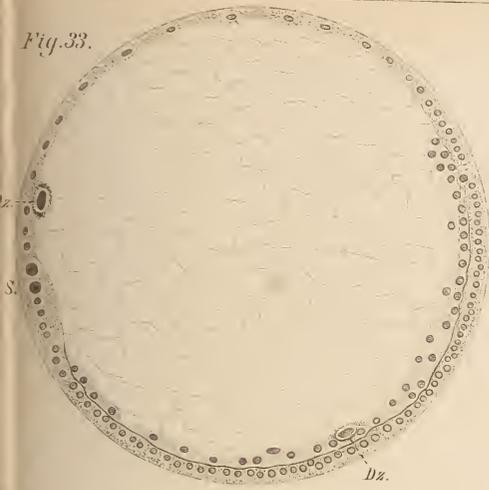


Fig. 34.

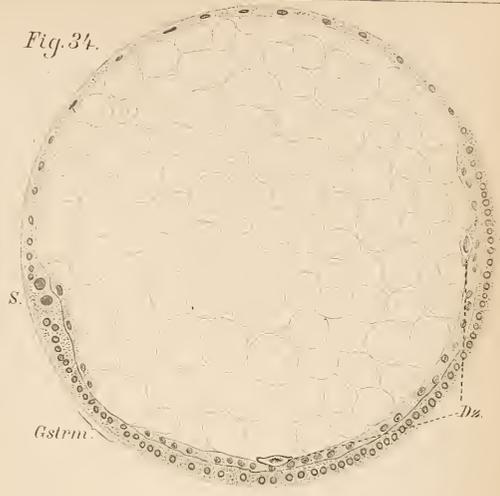


Fig. 37.

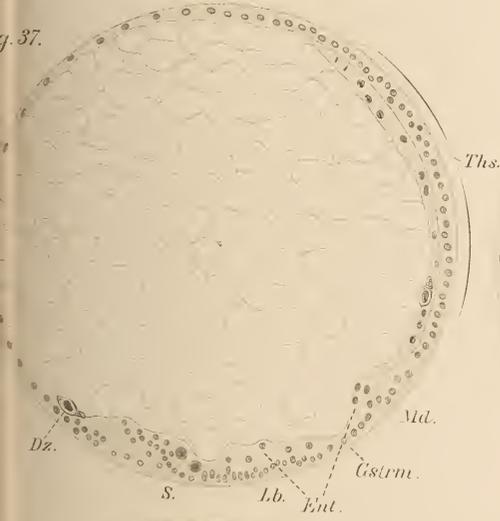


Fig. 38.

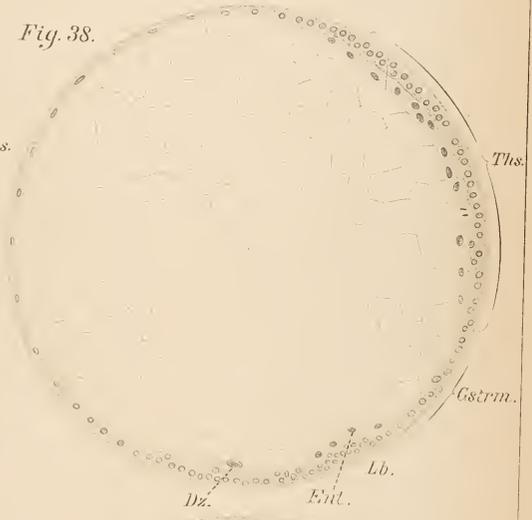


Fig. 41.

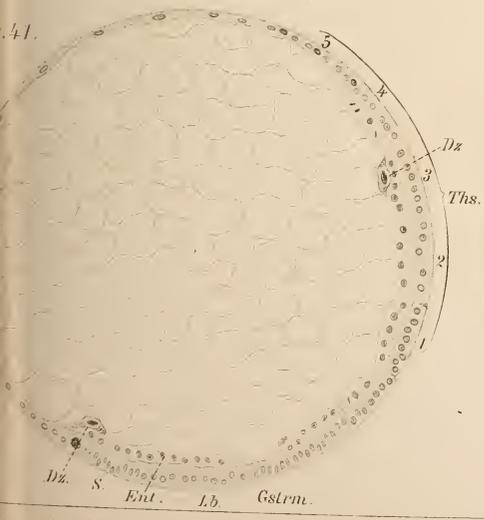
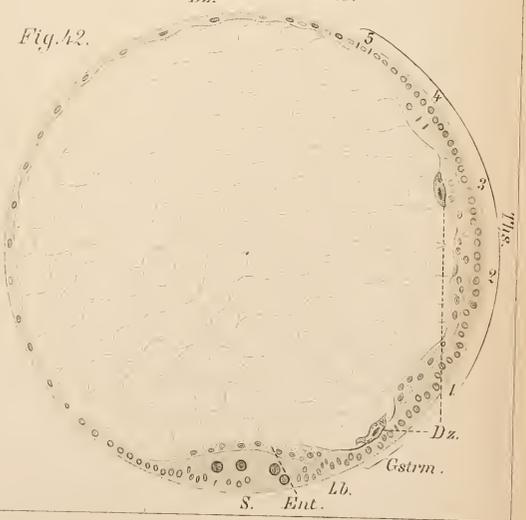


Fig. 42.



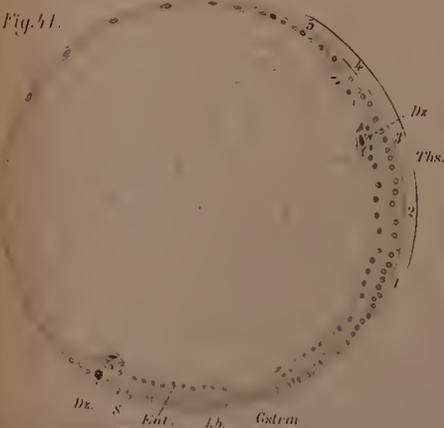
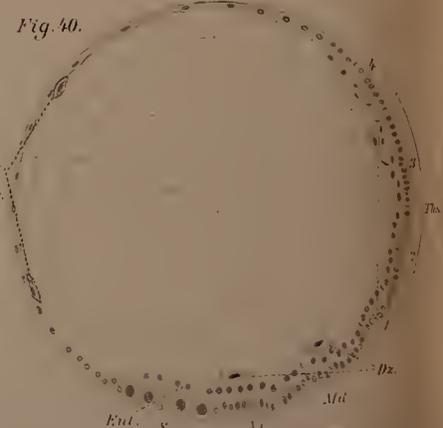
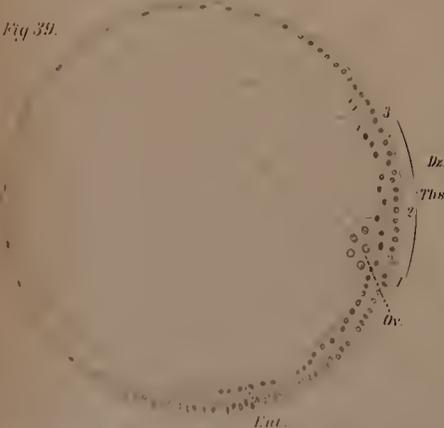
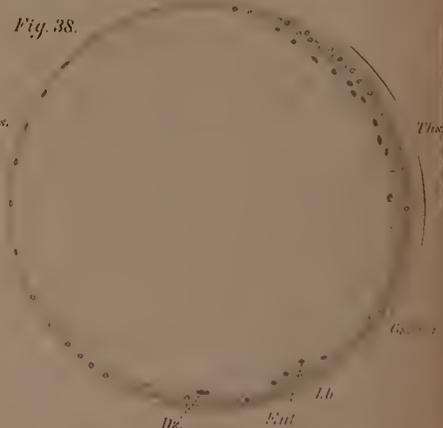
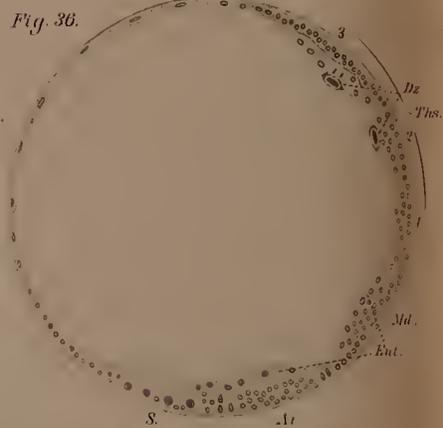
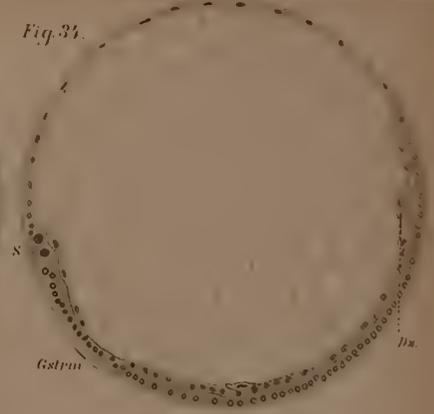
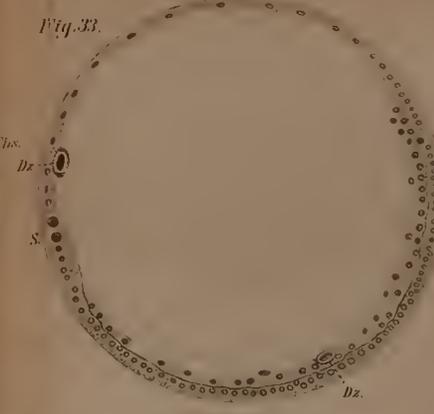
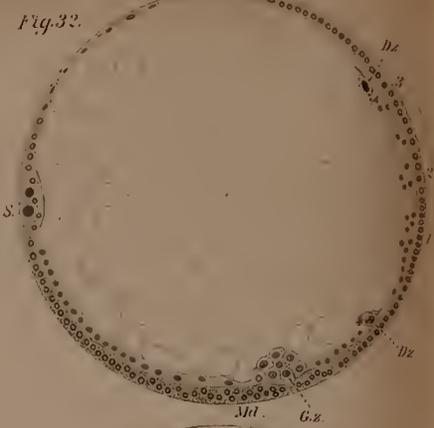
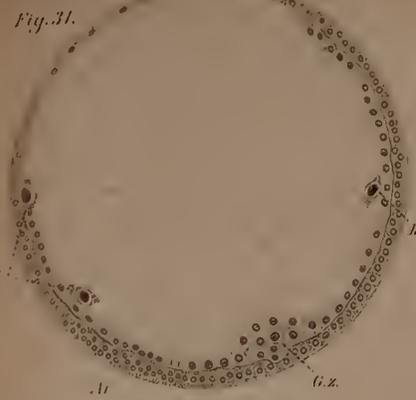


Fig. 43.

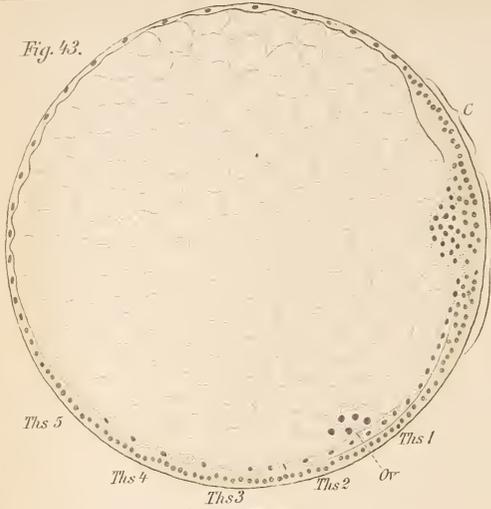


Fig. 44.

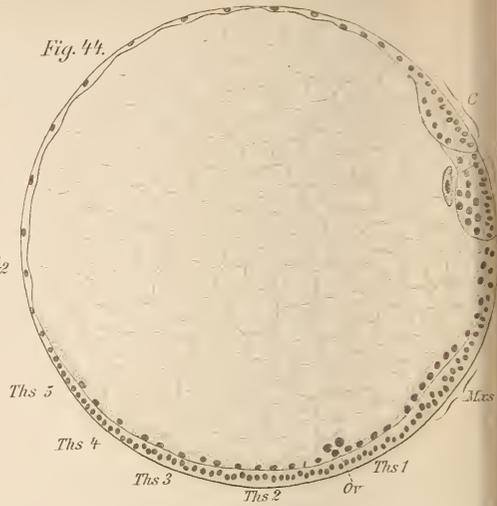


Fig. 47.

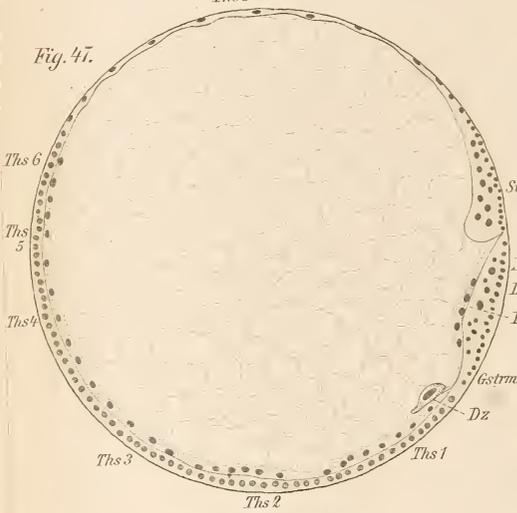


Fig. 48.

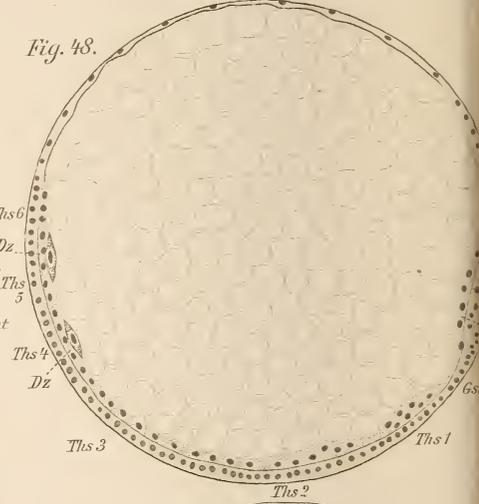


Fig. 51.

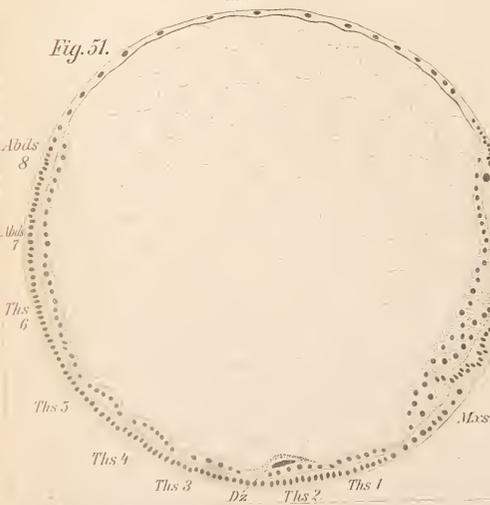
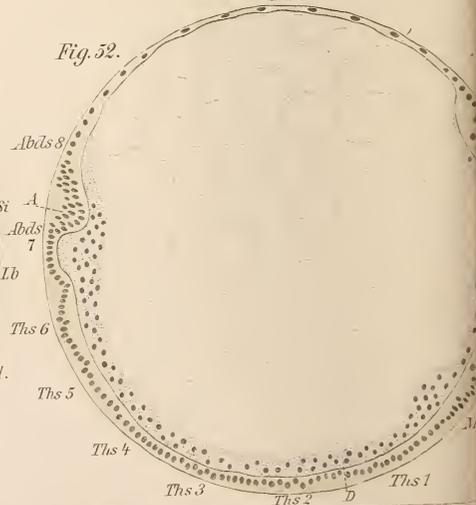


Fig. 52.



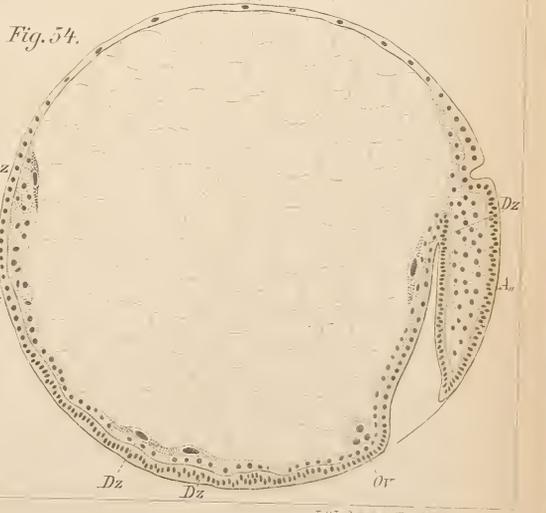
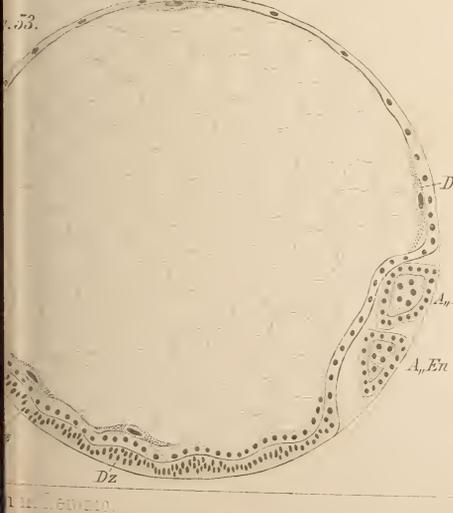
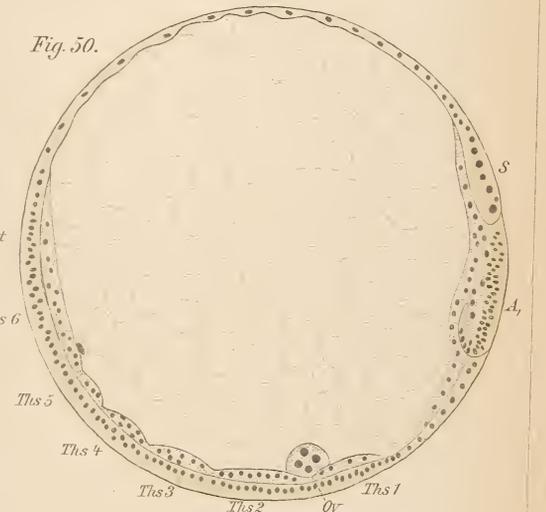
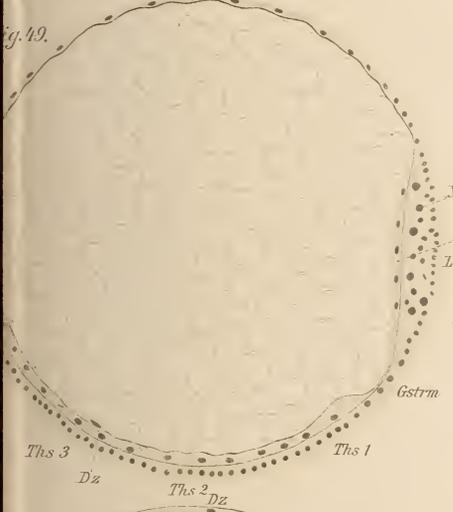
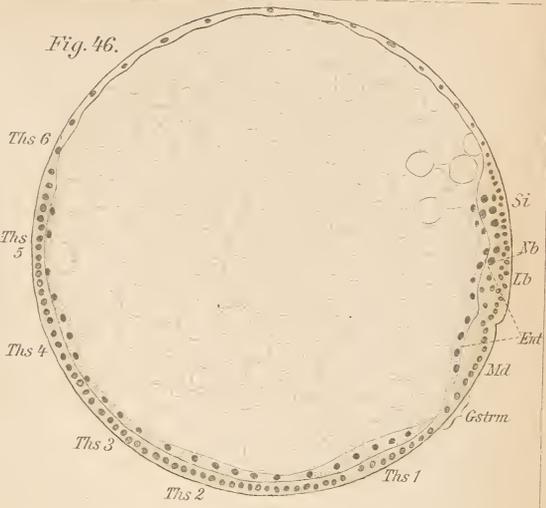
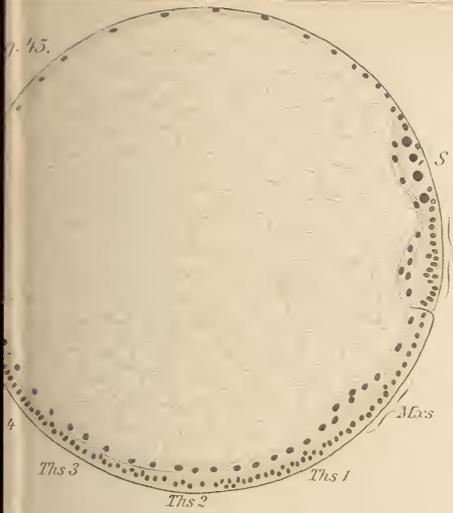




Fig. 55.

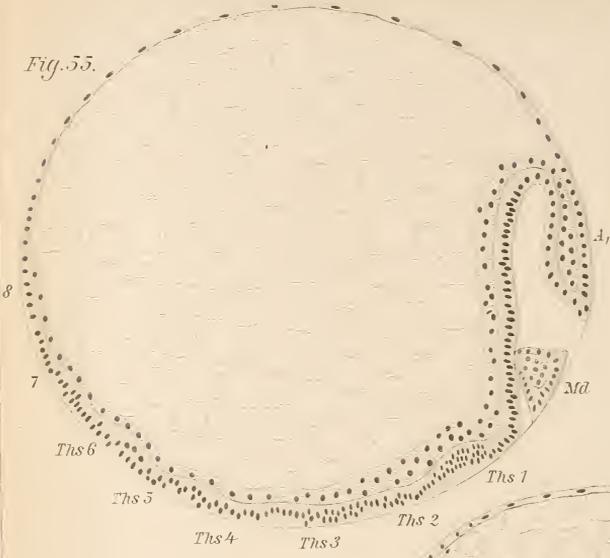


Fig. 56.

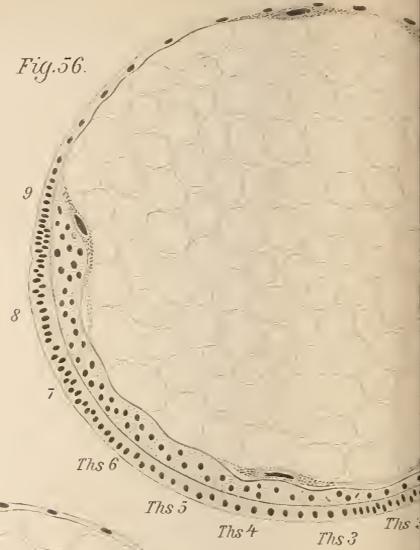


Fig. 58.

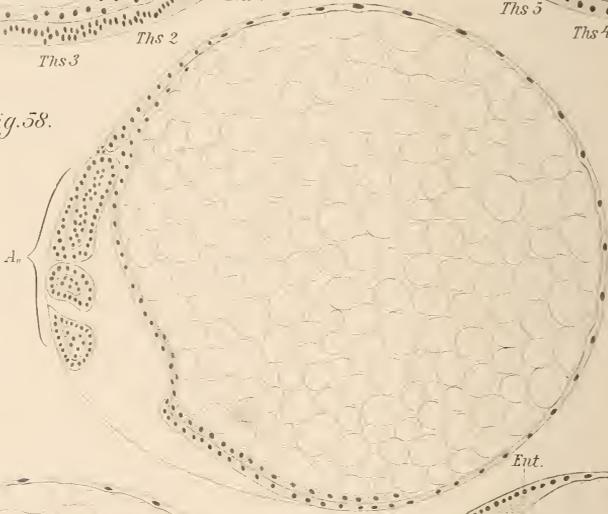


Fig. 59.

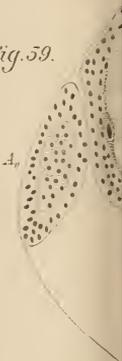


Fig. 61.

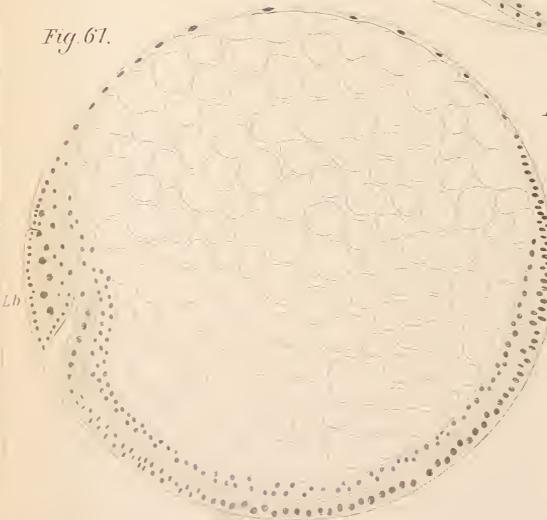


Fig. 62.

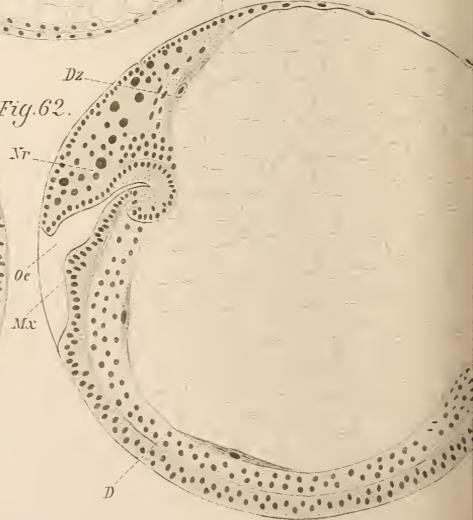


Fig. 57.

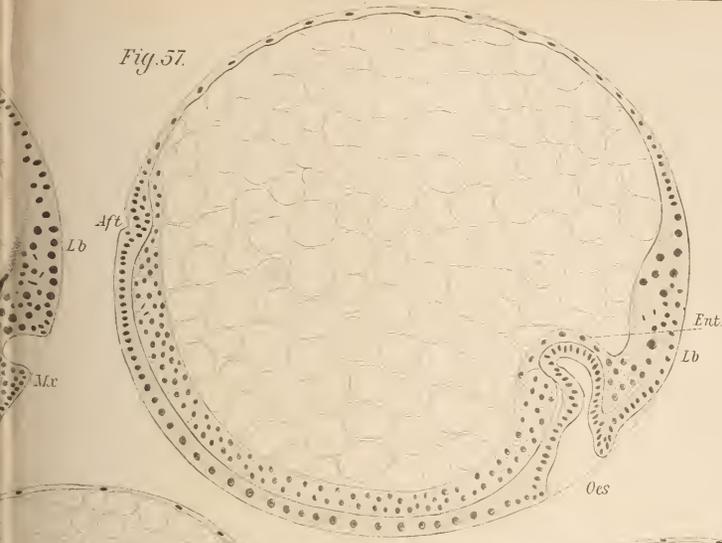


Fig. 7a

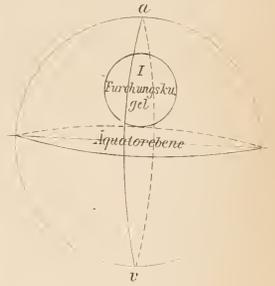


Fig. 60.

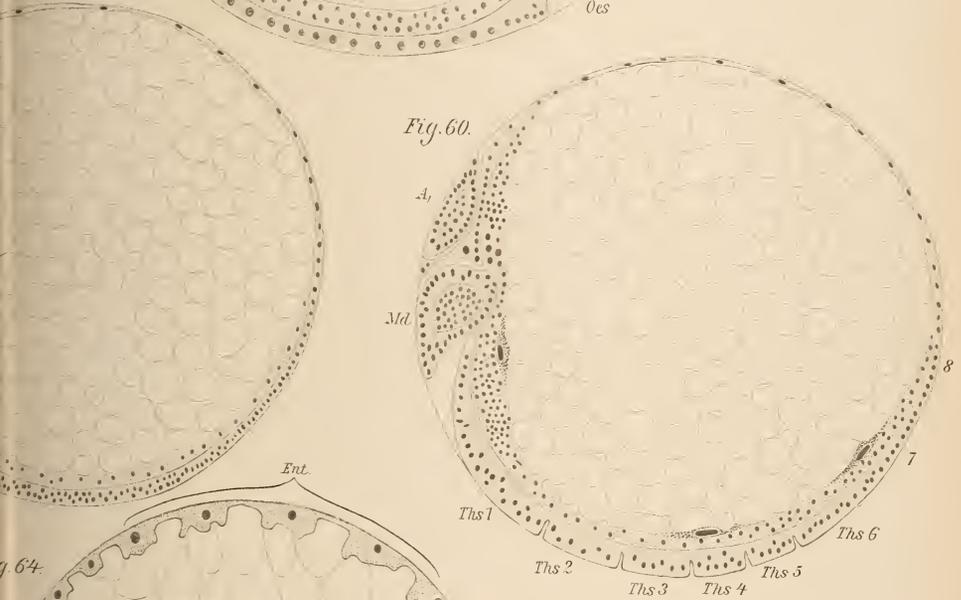


Fig. 64.

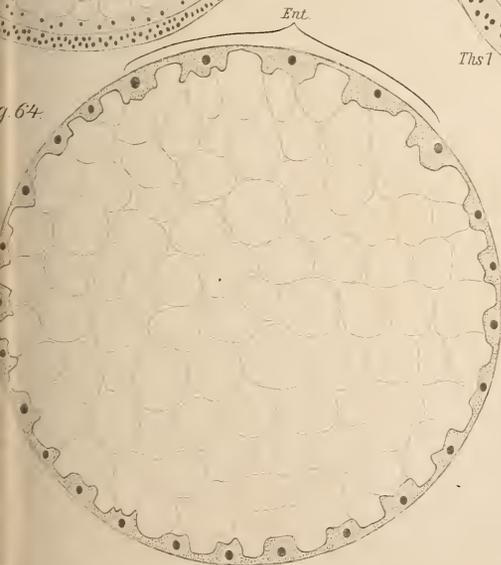
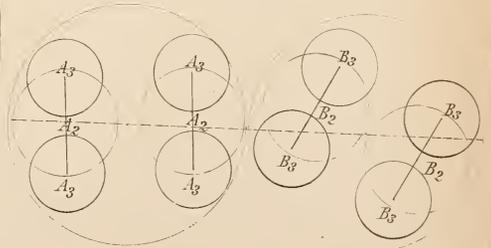


Fig. 4a



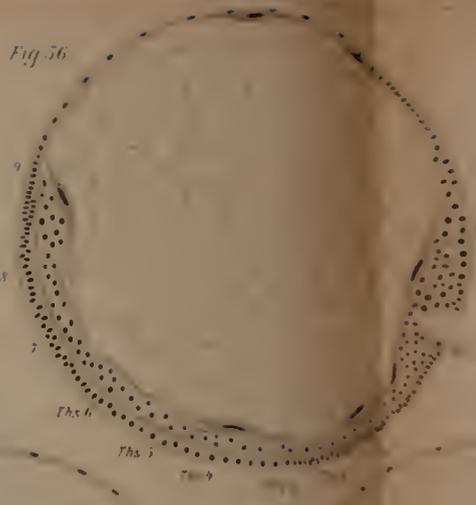


Fig. 55

