

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden.

I. Die Entwicklung von *Ammonothea echinata* Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform.

Von

Dr. Johannes Meisenheimer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XIII—XVII und 12 Figuren im Text.

Die Pantopoden bilden eine jener Thiergruppen, die trotz verhältnismäßig starker Gliederung in Genera und Species eine außerordentliche Einheitlichkeit und Abgeschlossenheit der Organisation gegenüber allen übrigen Thierformen aufweisen und so eine etwas isolirte Stellung im Systeme einnehmen, in so fern die verwandtschaftlichen Beziehungen zum Hauptstamme, dem sie entsprossen sind, nur schwer noch zu erkennen sind. Völlig zweifellos ist es wohl, dass die Pantopoden Arthropoden sind, eben so ist es fast unbestritten, dass sie weit näher Crustaceen und Arachnoiden als den Tracheaten stehen, und erst bei der näheren Bestimmung des Verwandtschaftsgrades traten die Schwierigkeiten auf. Bald schienen Entwicklung und Organisation mehr auf die Crustaceen hinzuweisen, bald mehr auf die Arachnoiden, bald wieder glaubte man, sie keiner von beiden Gruppen zutheilen zu müssen, sondern sie als gleichwerthigen, einer ähnlichen Stammform entsprungenen Entwicklungszweig den Crustaceen und Arachnoiden zur Seite stellen zu müssen.

Ein längerer Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel im August und September 1900 bot mir Gelegenheit, entwicklungsgeschichtliches Material für eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse zu sammeln. In den Algen am Ufer der Via Caracciolo fanden sich zahlreiche Vertreter von *Ammonothea echinata* Hodge (*Ammonothea fibulifera* Dohrn), und da die Fortpflanzungszeit derselben gerade in jene Monate fiel, so gelang es mir, ein überreiches Material an allen

Entwicklungsstadien bis zur ausgebildeten Larve zu erhalten. Allerdings nicht weiter, da in der immerhin beschränkten Zeit meines Aufenthaltes die Entwicklung nur bis dahin vorgeschritten war, und selbst die ältesten, mehrere Wochen in kleinen Aquarien gehaltenen Larven ihre Gestalt bis auf eine geringe Größenzunahme nicht veränderten. Meine Schilderung wird daher mit diesem Stadium abschließen müssen, bis ein späterer Aufenthalt mir vielleicht Gelegenheit bieten wird, auch die älteren Stadien in den Kreis meiner Untersuchung zu ziehen und so diese Studie zu einem abschließenden Ende zu führen.

Einige Worte betreffs der Art der Konservierung mögen hier Platz finden. Die Thiere wurden mitsammt den an den Eierträgern befestigten Eihäufchen in kalte HERMANN'sche oder ZENKER'sche Lösung geworfen, und in beiden Fällen erwies sich die Konservierung als wohl gelungen, da die Hüllen so zart sind, dass sie den Durchtritt der Reagentien ohne Schwierigkeiten gestatten. Zur Untersuchung wirklich brauchbar waren jedoch fast nur die mit ZENKER'scher Lösung behandelten Objekte, da bei Anwendung der HERMANN'schen Lösung die Dotterkörnchen so intensiv geschwärzt wurden, dass Kerne und Zellgrenzen zwischen ihnen kaum zu erkennen waren. Aus dem gleichen Grunde bereitete auch die Anwendung der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinfärbung Schwierigkeiten, und nach längeren Versuchen erwies sich P. MAYER's Hämalaungemisch als das vortheilhafteste Färbungsmittel, da auf diese Weise der Dotter völlig farblos blieb, Kerne und Zellgrenzen dagegen scharf hervortraten. Für die Totalpräparate wurde ausschließlich Alaunkarmin verwandt. Von unschätzbarem Vortheile erwies sich für die Orientirung beim Schneiden der sehr kleinen, jüngeren Stadien die Methode meines Freundes R. W. HOFFMANN, welche es ermöglichte, unter sehr starker Vergrößerung in Ruhe jede beliebige Schnittebene mit der größten Genauigkeit und Sicherheit zu fixiren. Die Einbettung und Ausführung der Schnitte von durchgängig $5\ \mu$ Dicke erfolgte demgemäß ausschließlich in Nelkenöl-Kollodium (vgl. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Band XV, pag. 312).

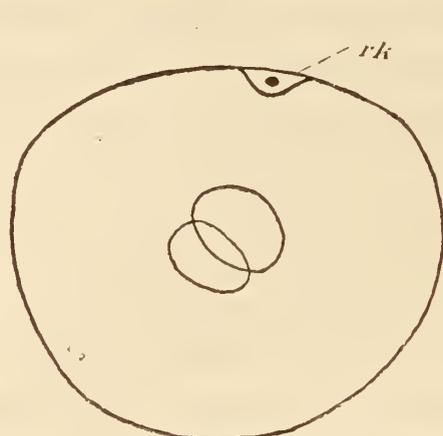
Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem Königlich Preußischen Kultusministerium für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für die Bewilligung eines Reise-Stipendiums meinen ergebensten Dank zu sagen. Zu Danke verpflichtet bin ich ferner Herrn Dr. LO BIANCO für die Bereitwilligkeit, mit welcher er mir die Arbeitskräfte der Zoologischen Station bei

der zum Theil recht mühseligen Beschaffung des Materials zur Verfügung stellte.

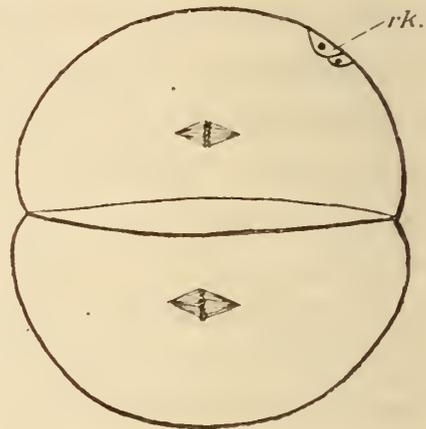
1. Verlauf der äußeren Entwicklungsvorgänge am Keime.

Die Eier von *Ammothea echinata* werden wie bei allen Pantopoden von dem Männchen an einem besonderen, dem dritten, Extremitätenpaare umhergetragen, in einer größeren Anzahl zusammengehalten durch eine zähe, schleimige Masse. Die Festheftung der von einer einfachen Hülle umgebenen Eier muss unmittelbar nach der Richtungskörperbildung erfolgen, wenigstens habe ich das Stadium der Eireifung selbst nie auffinden können, wohl aber öfter dasjenige der Befruchtung (Textfig. 1). Sehr bald treten die Eier in die Furchung ein, eine erste Furchungsebene zerlegt das Ei in zwei gleich große Hälften, auf deren einer in der Regel in unregelmäßiger Lagerung die Richtungskörperchen sich finden (Textfig. 2). Eine bestimmte Beziehung ihrer ursprünglichen Lage zu den späteren Ebenen des Embryos habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, weil eben der sehr regelmäßig gebaute Furchungskeim eine Unterscheidung von oben, unten, vorn und hinten nicht gestattet. Die nächste Furchungsebene steht genau senkrecht auf der ersten (Textfig. 2), sie theilt das Ei in vier gleich große und gleich gestaltete Blastomeren (Textfig. 3 und 4), deren Berührungsflächen eine ganz konstante, bestimmte Anordnung aufweisen. An den beiden Polen nämlich, wo die vier Enden der Blastomeren sich nähern, stoßen nicht alle vier zusammen, sondern nur je zwei einander gegenüberliegende berühren sich in einer breiteren Fläche, durch welche zugleich die beiden anderen von einander getrennt werden. Und während so am einen Pole *A* und *B* sich berühren, sind es am entgegengesetzten *C* und *D*, und diese an der Oberfläche des Eies als einfache Linien auftretenden Berührungsflächen stehen genau senkrecht auf einander, bilden also eine Kreuzfigur (Textfig. 4), ganz so wie sie auch in anderen Thiergruppen, beispielsweise den Mollusken, auftritt. Die nächstfolgende Theilung steht wiederum genau senkrecht auf der vorhergehenden (Textfig. 3), sie liefert ein aus acht völlig gleichartigen Blastomeren sich zusammensetzendes Stadium (Textfig. 5 und 6), und eine nochmalige, wieder in rechtem Winkel zur letzten stehende Theilung ein 16zelliges Stadium (Textfig. 6 und 7), bestehend aus 16 gleichmäßig angeordneten Blastomeren, die zwei Ringe aus je acht Zellen bilden, in deren Berührungsebene die Richtungskörperchen gelegen sind. Weiter habe ich die Furchung nicht verfolgt, da die Aussichten einer erfolgreichen

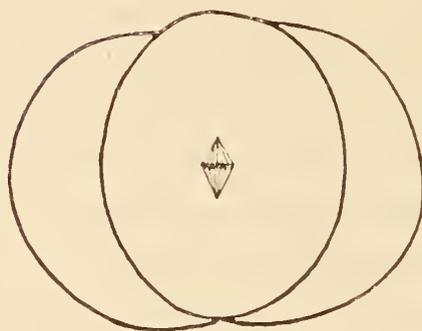
Verknüpfung der Furchungsebenen mit den definitiven Körperebenen des sich ausbildenden Embryos in Folge der völligen Gleichartigkeit der Zellelemente nur äußerst geringe sind. Die Furchungszellen fahren fort sich in senkrecht auf einander stehenden Richtungen zu theilen, zu-



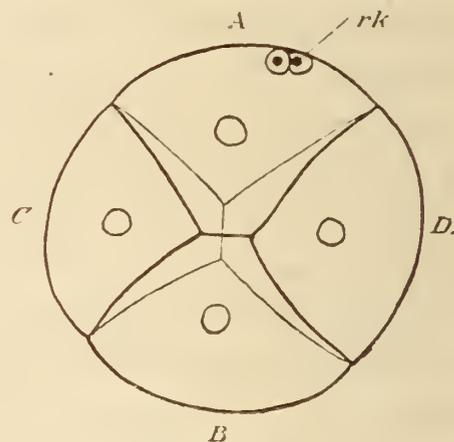
Textfig. 1.



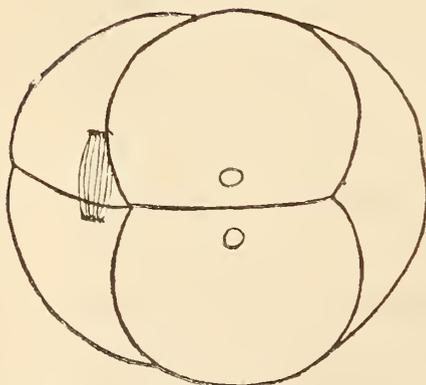
Textfig. 2.



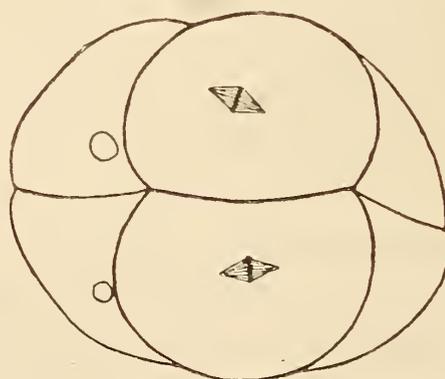
Textfig. 3.



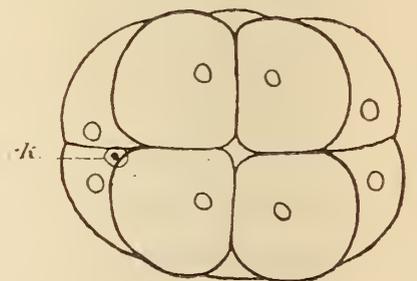
Textfig. 4.



Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

Textfig. 1—7. Jüngere Furchungsstadien von *Ammotheca echinata*. Fig. 1, Stadium der Befruchtung; Fig. 2, zweizelliges Stadium mit Ausbildung der nächsten Theilungsspindeln; Fig. 3 und 4, vierzelliges Furchungsstadium in zwei auf einander senkrechten Richtungen betrachtet; Fig. 5, achtzelliges Furchungsstadium; Fig. 6, dessgl. mit Theilungsspindeln zum 16zelligem Stadium; Fig. 7, 16zelliges Furchungsstadium. *rk*, Richtungskörperchen. Vergr. 440.

nächst noch ziemlich regelmäßig, bald aber nicht mehr alle gleichzeitig, wie man ja bereits auf dem Übergang zum acht- und sechzehn-

zelligen Stadium zu beobachten Gelegenheit hat (Textfig. 5 und 6), und schließlich entsteht so eine kugelige, vielzellige Blastula mit völlig gleichartigen Zellelementen und ohne jede polare Differenzierung. Und so wird man verstehen, dass es unmöglich ist, die jüngsten Furchungsstadien in Rücksicht auf die späteren Körperebenen des Embryos zu orientiren, ich vermag nicht zu sagen, was an denselben vorn, hinten, oben oder unten ist, ich kann nur den Typus der Furchung angeben, die sich in einer Reihe genau senkrecht auf einander stehender Theilungen als eine totale, äquale darstellt.

Alle Pantopoden mit dotterarmen Eiern scheinen diesem Typus zu folgen, schon DOHRN machte für *Pycnogonum littorale* einige darauf hinweisende Angaben und MORGAN bestätigte dieselben für *Tanystylum* und *Phoxichilidium*. Auch hier stehen die ersten Theilungsebenen genau senkrecht auf einander und selbst die Kreuzfurchen an zwei einander gegenüber liegenden Polen sind sehr wohl ausgeprägt. Andere Formen mit dotterreichen Eiern, wie *Pallene* und *Nymphon*, weisen gewisse Modifikationen in so fern auf, als die Furchung typisch inäqual verläuft und es so zum Gegensatze eines kleinzelligen und eines großzelligen Poles kommt, aber die senkrecht auf einander folgenden Theilungen sind auch hier vorhanden, wenigstens bei den Makromeren, während die Mikromeren in ihrer Theilung größeren Unregelmäßigkeiten zu unterliegen scheinen.

In ihrer Gleichförmigkeit gestört wird die Blastula von *Ammonothea* zunächst dadurch, dass die Kugelform sich etwas abzuplatten beginnt, und dass an einem dieser abgeplatteten Pole die Kerne von der Oberfläche in die Tiefe versinken, so dass an dieser Stelle oberflächlich ein kernfreier, ganz schwach eingebuchteter Raum entsteht (Taf. XIII, Fig. 1 *est*). Diese sich ins Innere verlagernden Kerne stellen das Bildungsmaterial eines großen Theiles der inneren Organe dar, äußerlich ist von diesen Vorgängen jedoch bis auf eine allmähliche Abnahme des kernfreien Raumes nichts zu merken, wesshalb wir ihre nähere Schilderung auf später verschieben wollen.

Von größerer Bedeutung für die äußere Gestaltung des Embryos sind die Vorgänge, welche sich am entgegengesetzten Pole abspielen. Über mehr als den halben Umfang des Keimes hin tritt hier eine tiefe Furche auf, kurz vor der eben erwähnten, jetzt stark verengten Einsenkungsstelle beginnend zieht sie auf der einen Seite über den Keim hin und schlägt sich an der entgegengesetzten wieder etwas empor (Textfig. 8 *a* und Taf. XIII, Fig. 2 *vr*). Diese ziemlich tief einschneidende Rinne erleidet sehr bald Komplikationen, indem senkrecht

zu ihr gerichtet neue Spalten auftreten, zunächst eine einzige (Taf. XIII, Fig. 3 qr_1), und dann noch eine zweite von geringerem Umfange in beträchtlichem Abstände von der ersten (Taf. XIII, Fig. 4 qr_2). Durch diese drei Rinnen sind die Körperbezirke des Embryos im Wesentlichen abgegrenzt, wir können zur Orientirung dieses Stadiums nun ohne Schwierigkeiten schreiten. Die durch die Rinnen abgegrenzten Felder sind nichts Anderes als die Anlagen der drei Beinpaare, wie sie normalerweise der Pantopodenlarve zukommen, sie bezeichnen also die Ventralseite. Das Vorderende wird bezeichnet durch die oben erwähnte verengte Einsenkungsstelle, sie hat sich nach dem einen Ende des länglichen Keimes hin verschoben und stellt auf diesem Stadium bereits die Stomodäumanlage dar. Es theilte demnach die erste Querrinne, die näher an dieser Stomodäumanlage entstand, das erste Extremitätenpaar von den übrigen ab (Taf. XIII, Fig. 3 ext_1), während die zweite Querrinne zweites und drittes Beinpaar schied (Taf. XIII, Fig. 4 ext_2 und ext_3). Wenn wir von dem derart orientirten Embryo nun auf jüngere Stadien zurückgehen, so ergibt sich zunächst, dass die erste Rinne (vr) genau der ventralen Medianebene entsprechen haben muss, und weiter, dass die ihr direkt gegenüber gelegene Einsenkungsstelle mithin die Dorsalseite einnehmen musste. Wir kommen später genauer auf diese Verhältnisse zurück.

Frühere Beobachtungen über diese Vorgänge sind sehr spärlich, nur DOHRN beschreibt und bildet ein entsprechendes Stadium ab von *Pycnogonum littorale*, auch hier stellen drei von vorn nach hinten kleiner werdende Felder jederseits von der Medianebene die drei Extremitätenpaare dar. *Pallene empusa*, welche MORGAN untersuchte, scheint sich etwas abweichend zu verhalten. Indem sich hier die Zellen nach der Furchung an dem einen Pole zusammendrängten, bildete sich eine Art von Cumulus primitivus aus, der dem Dotter als eine Zellenkappe aufsitzt. Zunächst tritt dann hier eine Einsenkung auf, welche das Stomodäum liefert, und sodann eine Reihe von Verdickungen, welche den Extremitätenpaaren nebst den zugehörigen Ganglien entsprechen. Wie sich dieselben im Einzelnen ausbilden, giebt MORGAN nicht an, das jüngste von ihm beschriebene Stadium scheint schon eine ziemlich hohe Differenzierungsstufe darzustellen.

Die weiteren Veränderungen bestehen nun im Wesentlichen in der fortschreitenden Ausbildung der Extremitäten und in der Neubildung des Schnabels. Die Extremitäten zeigen in ihrer frühen Anlage ein von den übrigen Arthropoden im Allgemeinen recht ab-

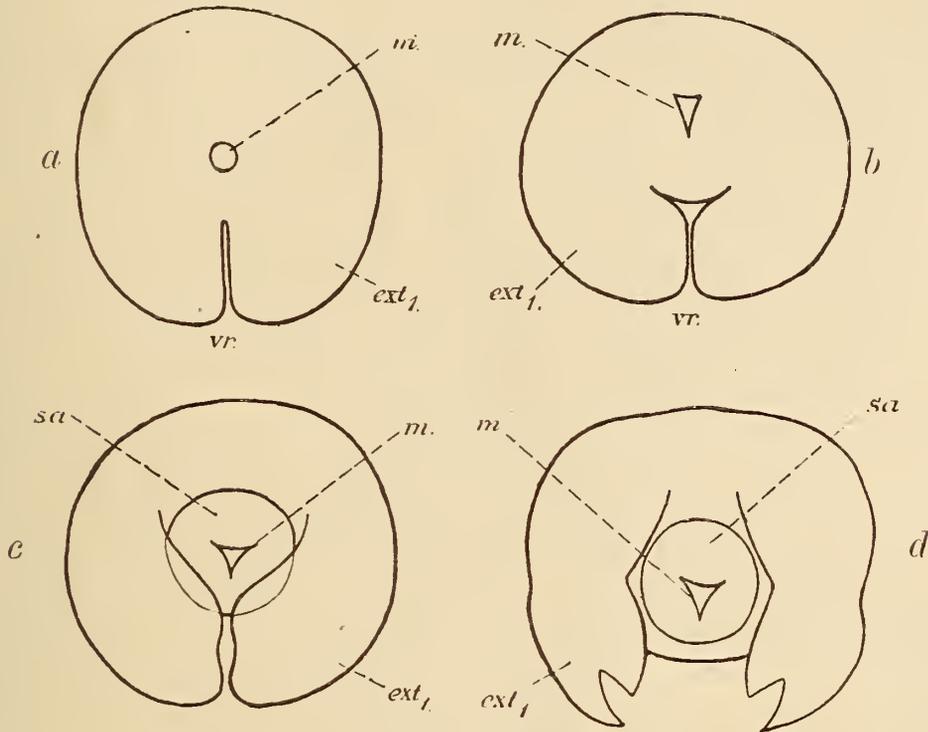
weichendes Verhalten, sie liegen paarweise einander gegenüber, aber nicht in der Form von Wülsten, die über die Kugelfläche des Keimes hervorragen, sondern in der Gestalt gleichmäßig gewölbter Felder, die durch tiefe in das Innere des Keimes eindringende Furchen von einander abgegrenzt werden. In Folge dieses Verhaltens sind die Extremitäten gezwungen, bei einem selbständigen Längenwachstum sich gegen einander zu verschieben und so kommt das eigenthümliche Bild von Fig. 5 (Taf. XIII) zu Stande, wo die bisher gerade verlaufende Ventralrinne sich zur Zickzacklinie umgestaltet hat. Abwechselnd greifen die Extremitäten beider Seiten in einander, am wenigsten deutlich bei der ersten Extremität, welche im Wesentlichen die ursprüngliche Lage beibehält, da ihre Hauptausdehnung sich direkt ventralwärts richtet, sehr scharf ausgeprägt dagegen bei dem zweiten und dritten Beinpaare. Aus dem fast quadratischen Umriss von Fig. 4 sind dieselben zunächst stumpf kegelförmig geworden (Fig. 5) und strecken sich nun auf dem folgenden Stadium von Fig. 6 noch mehr in die Länge. In Folge der fortschreitenden gegenseitigen Verschiebung ist die Zickzacklinie noch weiter ausgedehnt, die Extremitäten selbst weisen bereits auf ihre spätere schlanke Form hin und tragen die ersten Spuren einer Gliederung in drei Glieder. Nur die erste Extremität hat sowohl Lage wie Form im Wesentlichen beibehalten, sie stellt sich als ein beiderseits von der Medianebene gelegenes, plattenförmiges Gebilde dar. Auf dem nächsten Stadium von Fig. 7 tritt die Zickzacklinie als auffallende Linie völlig zurück, die langgestreckten zweiten und dritten Extremitäten weisen nun eine deutliche dreifache Gliederung auf und sind sehr beträchtlich gegenseitig über die Medianebene hin in einander verschoben, das erste Extremitätenpaar zeigt an seinem inneren Rande eine deutliche Einbuchtung, das erste Zeichen der Scherenausbildung. Hinter ihnen wird eine kegelförmige Vorwölbung sichtbar, die Schnabelanlage (*sa*). Ein ungefähr entsprechendes Stadium giebt DOHRN von *Pycnogonum littorale*.

Die weiteren Differenzirungen sind nun sehr leicht zu verfolgen, sie ergeben sich ohne Weiteres aus dem Vorhergehenden. Die Gliederung der zweiten und dritten Extremität lässt bereits die spätere Gestalt der einzelnen Glieder erkennen, in so fern das erste kurz und gedrungen bleibt, das mittlere an Umfang am mächtigsten wird, und das Endglied endlich sich lang und schmal zur Klaue zuspitzt (Taf. XIII, Fig. 8). Die erste Extremität zeigt noch deutlicher die Scherenbildung, die dann in Fig. 9 durch ein Auswachsen der beiden

stumpfen Höcker zu spitzen Haken vollendet wird. Der Schnabel stellt sich als eine zunächst abgerundete, später sich immer mehr zuspitzende Vorwölbung am vorderen Ende des Embryos dar. Und so sehen wir schließlich die fertige Larve in Fig. 9 eingekrümmt innerhalb der Eihülle liegen, an Umfang hat sie gegen die vorhergehenden Stadien bedeutend zugenommen, im Inneren sieht man einzelne der nun fertig ausgebildeten Organe durch die Körperdecke hindurchschimmern. Es bedarf nur noch der Sprengung der Eihülle und die Larve ist frei, zu einer selbständigen Existenz befähigt. Wir werden ihren Bau später bis ins Einzelne hinein kennen lernen.

Einige Punkte der bisher geschilderten äußeren Entwicklung bedürfen noch einer nachträglichen genaueren Beleuchtung. Von Fig. 7 an sehen wir den Schnabel als einen stumpfen Zapfen zwischen dem ersten Extremitätenpaar auftreten. Zuerst fast ganz von ihnen verdeckt wird er unter seitlicher Verdrängung der Schere immer deutlicher sichtbar, so dass er zuletzt (Fig. 9) die direkte Fortsetzung der Ventralseite bildet. Einige Seitenansichten (Taf. XIII, Fig. 10—12) mögen uns zunächst diese dorsoventrale Verschiebung deutlicher vor Augen führen. Wir beginnen mit einem Stadium, welches etwa der Fig. 5 entspricht, und welches ein gewiss recht auffallendes Bild darbietet (Fig. 10). Deutlich erkennen wir die plumpen Extremitätenstummeln, wir sehen das Ende der sie abgrenzenden Querfurchen und vor Allem in der vorderen Hälfte der Dorsalseite das durchschimmernde Stomodäum (*sto*). Indem wir einige Stadien überspringend uns dem Stadium von Fig. 11 zuwenden, welches etwa Fig. 7 entspricht, so bemerken wir recht bedeutsame Veränderungen. Die Umbildungen der Extremitäten werden aus dem früher Gesagten ohne Weiteres verständlich sein, hinweisen will ich hier nur auf die Dreigliederung der ersten Extremität in Basalglied, festes und bewegliches Scherenglied, wie es sich auf diesem Stadium in erster Anlage darstellt. Das Stomodäum hat dagegen seine frühere Lage völlig verändert, es liegt nun nicht mehr dorsal, sondern nach dem Vorderende hin verschoben, und zugleich hat sich die Körperwand in seinem Umkreise zu einem ringförmigen Walle aufgewulstet, der erste Anfang der Schnabelbildung, welche also ganz so verläuft, wie sie schon DOHRN für *Pycnogonum littorale* angab. Die verbindenden Zwischenstadien der späteren Schilderung überlassend, gebe ich sodann noch eine letzte Totalansicht in Fig. 12, wo der Schnabel seinen Platz an der Ventralseite völlig eingenommen hat, und er eben so wie die Extremitäten die spätere Gestalt im Wesentlichen bereits aufweist.

Noch klarer werden uns die Verschiebungen von Stomodäum und Schnabel in ihren Beziehungen zu den Körperflächen des Embryos werden, wenn wir endlich noch einige Vorderansichten studiren, die ich hier in Umrisszeichnungen dem Texte beifüge. Textfig. 8a wurde bereits früher schon erwähnt, sie zeigt die Beziehungen zwischen Stomodäumanlage (*m*) und Ventralrinne (*vr*). In Fig. 8b hat die Stomodäum-



Textfig. 8a—d.

Ausbildung und Verschiebungen der I. Extremität sowie des Schnabels am vorderen Körperpole. *ext*₁, I. Extremität; *m*, Mund; *sa*, Schnabel; *vr*, Ventralrinne. Vergr. 360.

anlage eine dreieckige Mündungsform angenommen, die Ventralrinne hat sich in zwei seitliche Falten ausgezogen, welche die erste Extremität vorn und oben vom übrigen Larvenkörper abspalten, sonst sind die Lagebeziehungen genau dieselben geblieben wie bisher. Nicht mehr dagegen in Fig. 8c, wo das Stomodäum oder vielmehr der inzwischen ausgebildete Schnabelwulst, der in seinem Centrum die dreieckige Mundöffnung trägt, sich zwischen das erste Extremitätenpaar, dessen Abgrenzung gegen den Körper nunmehr vollzogen ist, tief eingedrängt hat. Denken wir uns diesen Process successive weiter fortschreiten, so wird schließlich das Bild von Fig. 8d zu Stande kommen, wo der Schnabel sich gänzlich zwischen die zur Seite gedrängten Extremitäten hineingeschoben hat und so die Ventralseite nahezu oder endlich ganz erreicht.

Diese Erörterungen der äußeren Gestaltsveränderungen mussten vorausgeschickt werden, sie erleichtern das Verständnis der inneren

Entwicklungsvorgänge, die uns erst ein tieferes Eindringen in das Wesentliche der sich hier abspielenden Prozesse gestatten.

2. Die inneren Entwicklungsvorgänge.

Die jüngsten von mir aufgefundenen Eier befanden sich, wie schon erwähnt, auf dem Stadium der Befruchtung (Taf. XV, Fig. 24). Im Centrum des Eiplasmas, welches gleichmäßig überall von kleinen, stark lichtbrechenden Dotterkörnchen erfüllt ist, liegen männlicher und weiblicher Vorkern (σ , ρ *vk*), während die dem Ei als kleine, helle Bläschen dicht angelagerten Richtungskörperchen auf dem Schnitt nicht getroffen sind. Nach der Vereinigung beider Kerne setzt die totale, äquale Furchung ein, wie sie oben bereits beschrieben wurde. Auf dem zwei- und vierzelligen Stadium liegen alle Zellen dicht an einander, ihre Trennungslinien berühren sich noch direkt im Centrum des Eies, eine Furchungshöhle ist also noch nicht vorhanden (Taf. XV, Fig. 25). Aber bereits auf dem achtzelligen, sowie vor Allem auf den sich unmittelbar anschließenden Stadien sind die Zellen im Inneren durch einen Hohlraum von einander getrennt. Diese Furchungshöhle ist zunächst noch klein (Taf. XV, Fig. 26 *fl*), nimmt aber bald an Umfang bedeutend zu (Taf. XV, Fig. 27 *fl*), während der Keim noch eine völlig kugelige Gestalt bewahrt und keinerlei Differenzirungen innerhalb seiner Zellelemente erkennen lässt. Die ersten weiteren Veränderungen bestehen in einer Abflachung des ganzen Keimes, wobei zugleich die erste Differenzirung der Zellelemente der Blastula stattfindet, in so fern die Zellen der einen Seite an Größe die der anderen übertreffen (Taf. XV, Fig. 28 *est*). Aus der Lage, welche ich dieser Figur gebe, ersieht man, dass ich diesen mit größeren Zellen ausgestatteten Pol dorsal orientire, eine Lage, welche nur aus den späteren Stadien indirekt erschlossen werden kann. Zugleich mit ihrem Auftreten drängen sich die größeren Zellen ins Innere gegen die kleineren vor und machen so die kaum aufgetretene Furchungshöhle sehr bald wieder verschwinden (Taf. XV, Fig. 28 *fl*). Diese Vorgänge stellen die Einleitung zu einem recht sonderbaren Prozesse vor, der im Wesentlichen darin besteht, dass die dorsalen Zellen oder vielmehr nur deren Kerne sich in einer sehr regelmäßigen Anordnung ins Innere versenken, dabei die Figur einer typischen Einstülpung darstellen, ohne jedoch die sonst mit derselben verbundene Einstülpungsöffnung aufzuweisen. Äußerlich am Kerne machen sich diese äußerst wichtigen Entwicklungsvorgänge nur durch

eine ganz schwach eingebuchtete, kernfreie Stelle bemerkbar, wie sie oben bereits näher geschildert wurde (Taf. XIII, Fig. 1).

Das erste dieser Stadien stellt uns Fig. 29 auf Taf. XV dar. Unter starker Verlängerung haben sich die dorsalen Zellen weit gegen die ventrale Seite hin vorgeschoben, so dass jede Spur der früheren Furchungshöhle verschwunden ist, ihre Kerne bilden dagegen in ihrer Anordnung eine nach oben ausgehöhlte Bucht, wie sie vollständig einer regelmäßigen Einstülpung entspricht. Noch mehr tritt dies auf dem nächsten Stadium von Fig. 30 hervor, wo die Einstülpung bereits eine sehr tiefe geworden ist. Wenn wir die Anordnung der Kerne allein beobachten, so können wir uns kaum ein typischeres Bild einer Gastrula vorstellen, eine äußere Schicht mit kleineren Zellen und kleineren Kernen biegt am einen Pole in eine innere, tief in die erste eingesenkte zweite Schicht um, die aus bedeutend größeren Zellen und Kernen besteht. Und doch fehlt jede Spur einer Gastralhöhle, das Innere wird völlig eingenommen von dem Plasma der größeren Zellen, nur selten ist eine ganz kleine Einstülpungsöffnung zu beobachten, wie ich sie auf Fig. 32 dargestellt habe (*est*). Die Größendifferenz der Kerne beider Schichten ist zuweilen eine recht beträchtliche, namentlich wenn einige Kerne der inneren Zellen vorübergehend sehr stark anschwellen (Taf. XV, Fig. 31).

Diese regelmäßige Lagerung zweier in einander eingesenkter Schichten wird jedoch sehr bald gestört und zwar durch Umlagerungen im Zellenverbände der inneren Schicht. Es treten Spindeln auf, die senkrecht zur Oberfläche der Schicht gestellt sind (Fig. 32), die also ihre Theilprodukte zur Hälfte in das Innere, also zu einer dritten Schicht abgeben müssen. Und dies geschieht in der That, so dass die inneren Zellelemente nun ihrerseits wiederum in einen äußeren, seine regelmäßige Lagerung beibehaltenden Wandbelag, und in eine innere, zunächst nur aus wenigen Zellen bestehende, unregelmäßig angeordnete Zellenmasse zerfallen (Fig. 33 i_1 und i_2). Die letzteren Zellen füllen das Centrum völlig aus und nehmen durch energische Theilung schnell an Zahl zu.

Im Verhältnis zur äußeren Schicht des Keimes hat die innere Zellenmasse in ihrer Gesamtheit ebenfalls einige beträchtliche Veränderungen erlitten. Die kernfreie, die ursprüngliche Einsenkungsstelle anzeigende Partie hat sich nämlich aus ihrer rein dorsalen Lage nach dem einen Pole des nunmehr ovalen Keimes hin verschoben, wie es Fig. 31 schon andeutet, Fig. 33 aber bereits sehr ausgeprägt zeigt (*est*). Diese Verschiebung hat zur Folge, dass die

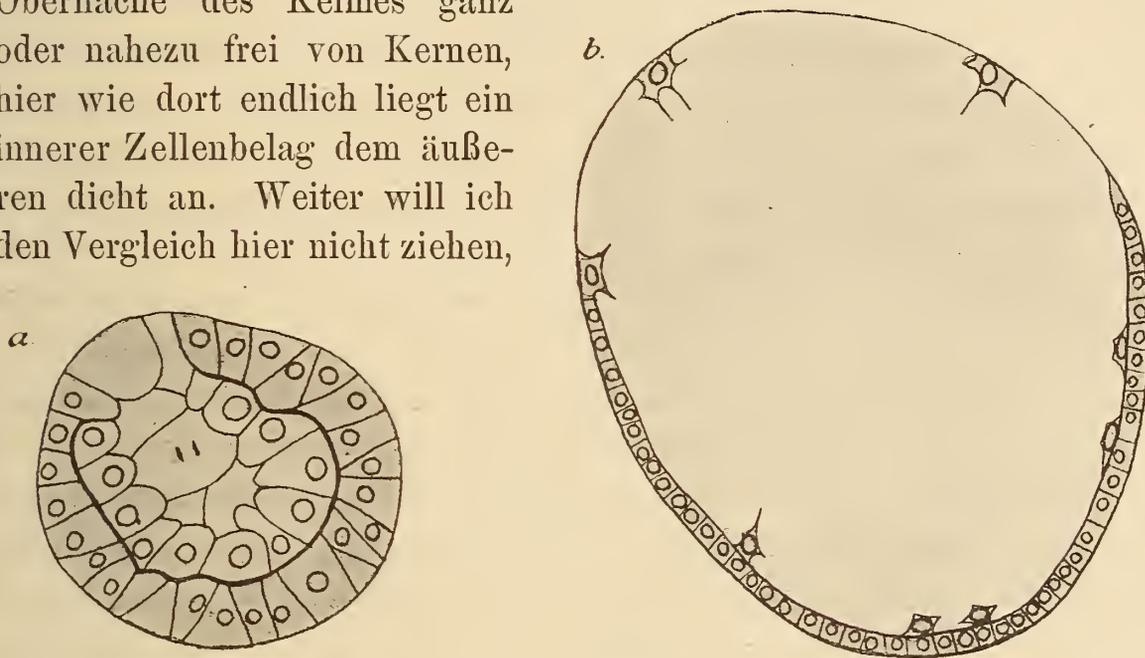
äußere Zellschicht des Keimes sich dorsalwärts weit nach vorn hin vorwärts schiebt, ganz ähnlich, wie es bei der Umwachsung des Dotters durch die Keimstreifen geschehen mag. Noch schärfer tritt dies in Fig. 34, dem nächstfolgenden Stadium, hervor. Die kernfreie Stelle (*est*) hat sich bedeutend verengt, die äußere Schicht ist dorsal weit nach vorn gerückt und berührt sich fast mit derjenigen der entgegengesetzten Seite. Die innere Zellenmasse zeigt bis auf eine geringe Vermehrung der central gelegenen Zellen noch die gleichen Verhältnisse, wie sie Fig. 33 darbot.

Sehr gering sind die Angaben, welche ich über diese Vorgänge in der Litteratur finde. Eine Furchungshöhle stellt MORGAN für *Tanystylum* und *Phoxichilidium*, die sicherlich dem gleichen Typus wie *Ammothoa* folgen, in Abrede, dagegen giebt er eine solche für das 32zellige Stadium von *Pallene empusa* an, aber unter der Einschränkung, dass sie möglicherweise ein durch den Einfluss der Reagentien hervorgerufenes Kunstprodukt sei. Hier bei *Ammothoa* ist sie jedoch sicherlich eine durchaus normale Bildung.

Die Entwicklungsvorgänge, die zur Bildung der inneren Zellen führen, hat MORGAN zunächst von *Tanystylum* und *Phoxichilidium* sicher vor sich gehabt, sie in ihrem Verlaufe aber nicht klar zu erkennen vermocht. Er stellt den ganzen Process als eine multipolare Delamination dar, indem jede Zelle sich radial in eine äußere und eine innere theilen. Aber seine Bilder beweisen nichts weiter, als dass die genaue Sagittalebene des Keimes, in der die lokalisierte Einsenkung stattfindet, eben nicht getroffen ist, die geringste Abweichung von dieser Schnittebene liefert derartige, über die wahren Verhältnisse täuschende Bilder in großer Mannigfaltigkeit. Der Gegensatz zweier Pole findet erst auf einem sehr späten Stadium Erwähnung, in so fern die Ektoblastzellen der einen Hemisphäre höher sind als die der entgegengesetzten. Diese höheren Zellen entsprechen wahrscheinlich der Ventralseite, wie unsere späteren Stadien uns noch lehren werden.

Am genauesten verfolgt hat MORGAN die Bildung der einzelnen Schichten an dem dotterreichen Ei von *Pallene empusa*. Auch hier soll eine Delamination stattfinden, ohne dass mir freilich seine Darstellung eine völlige Klärung dieser Verhältnisse zu bringen scheint, wenn auch sicherlich der Dotterreichthum des Eies gewisse Modifikationen im Einzelnen mit sich bringen muss. Nur auf eine Beziehung zwischen *Ammothoa* und *Pallene* will ich hinweisen, die ich allerdings, da zu viele Zwischenstadien von *Pallene* in MORGAN'S

Darstellung fehlen, noch nicht völlig klar darzulegen vermag. Ich greife das Stadium seiner Fig. 5 auf Taf. I für *Pallene* und meine Fig. 33 auf Taf. XV für *Ammonothea* heraus. Orientire ich das Stadium von *Pallene* nun entsprechend demjenigen von *Ammonothea*, wie es in Textfig. 9 a und b geschehen ist, so ergeben sich ganz auffallende Beziehungen. Hier wie dort umgiebt eine äußere Zellenlage, ein Blastoderm, eine innere Zellenmasse, die nur bei *Pallene* sehr dotterreich, bei *Ammonothea* dotterarm ist, hier wie dort ist ein größerer Theil der Oberfläche des Keimes ganz oder nahezu frei von Kernen, hier wie dort endlich liegt ein innerer Zellenbelag dem äußeren dicht an. Weiter will ich den Vergleich hier nicht ziehen,



Textfig. 9 a und b.

Zwei entsprechende Entwicklungsstadien von *Ammonothea* und *Pallene*, letzteres nach MORGAN.

da mir die Grundlagen für *Pallene* noch zu unsicher erscheinen, aber schon diese Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, dass ein genaueres Studium dieser Vorgänge bei *Pallene* sowohl für die früheren wie für die späteren Stadien weit engere Beziehungen zwischen beiden Typen ergeben wird, als es bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein hat.

Alle Angaben der älteren Autoren über diese Vorgänge sind für unsere Diskussion belanglos, kehren wir deshalb nunmehr zu *Ammonothea* zurück. Die nächstfolgenden Stadien sind von ausschlaggebender Bedeutung für die ganze Auffassung der Entwicklung. Der auf dem Stadium der Figuren 33 und 34 bereits angebahnte Process hat nunmehr nahezu seinen Abschluss erreicht, d. h. die kernfreie Stelle hat sich oberflächlich völlig geschlossen, die bisher getrennten oberen und unteren äußeren Zellschichten berühren sich nun in ihr, oder anders ausgedrückt, die Umwachsung der inneren Zellenmasse ist nun

vollendet, wobei die letzten Phasen derselben sich am vorderen Pole vollzogen (Taf. XV, Fig. 35). Ein enges Rohr verbindet noch innere und äußere Zellschicht (Fig. 35), an ihrer Berührungsstelle hat sich eine neue, kleine Einsenkung des äußeren Blattes gebildet, wie ich vorausgreifend bemerken will, die Anlage des Stomodäums (Fig. 35 *sto*). Die Verhältnisse der inneren Zellenmasse sind noch ziemlich unverändert die gleichen geblieben, eine unregelmäßig gelagerte centrale Zellenmasse wird von einem regelmäßigen Epithel umkleidet (Fig. 35 *ix₂* und *ix₁*). Die Hauptbedeutung dieses Stadiums liegt jedoch darin, dass es uns zum ersten Male sichere Handhaben für die Orientirung des Embryos giebt. Die erste Anlage des Stomodäums zeigt uns den vorderen Pol an, sie beweist uns außerdem, dass die Abschließung der inneren Zellenmasse genau an derselben Stelle, also am vorderen Pole, erfolgte. Was aber noch wichtiger ist, wir vermögen außerdem nun mit Sicherheit zu entscheiden, dass diese Stelle auf der dorsalen Seite des Embryos gelegen ist. Die dem Stomodäum gegenüberliegende Seite des äußeren Blattes weist nämlich eine gewisse unregelmäßige Lagerung der Kerne auf, die vor-springend und zurücktretend drei ganz leichten Vorbuchtungen entsprechen. Diese Vorwölbungen sind nichts Anderes als die ersten Anzeichen der Extremitätenanlagen, die oberflächlich überhaupt noch nicht zu erkennen sind (Fig. 35 *ext₁₋₃*). Hierdurch wird diese Seite aufs deutlichste als die Ventralseite gekennzeichnet, alle bisher geschilderten Vorgänge, welche mit der Bildung der inneren Zellenmasse in Verbindung standen, müssen sich demgemäß auf der entgegengesetzten, d. h. auf der dorsalen Seite des Embryo abgespielt haben. Nichts im ganzen Verlaufe der Entwicklung nöthigt uns dazu, etwa eine Verlagerung der Einsenkungsstelle von der Ventralseite über den vorderen Pol auf die dorsale Seite anzunehmen, im Gegentheil, Alles spricht dagegen, genügt doch die Annahme einer kleinen Verschiebung nach dem vorderen Pole, um sofort alle Lageveränderungen aufs leichteste mit einander in Einklang zu bringen. Auch die spätere Entwicklung bringt uns nur eine Bestätigung dieser Annahme, da die Verschiebung von der Dorsalseite nach vorn und ventralwärts in dem gleichen Sinne weiter fortschreitet und erst an der Ventralseite völlig angelangt Halt macht. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, dass alle diese Beziehungen der Beobachtung außerordentliche Schwierigkeiten entgegenstellen, da der Keim seine gleichmäßig abgerundete Oberfläche während dieser Vorgänge unverändert beibehält, und dass nur eine genaue Präcisirung der Schnittrichtung, die am aufgehellten

Keime unter starker Vergrößerung erfolgen muss, zum Ziele führen kann, wie es mir eben die Nelkenöl-Kollodium-Methode ermöglichte.

Weit leichter dem Studium zugänglich sind die nächstfolgenden Stadien. Fig. 36 gewährt verglichen mit Fig. 35 zunächst einen etwas eigenthümlichen und fremdartigen Eindruck, trotzdem dieses Stadium der Zeit der Entwicklung nach nur sehr wenig von dem vorhergehenden entfernt ist. Es kommt dies daher, dass die auf der Ventralseite auftretenden Längs- und Querfalten, welche bei der Schilderung der äußeren Entwicklungsvorgänge des Näheren erörtert wurden, und die auf Fig. 35 eben erst angedeutet waren, sich nun plötzlich tief in den Embryonalkörper eingesenkt haben und so einen großen Theil des letzteren für die Bildung der Extremitäten in Anspruch nehmen. Einige Querschnitte werden uns diese Verhältnisse noch besser verstehen lernen. Fig. 45 auf Taf. XVI zeigt uns zunächst nochmals das Stadium von Fig. 35, aber nun im Querschnitt durch den vorderen Körpertheil. Wieder erkennen wir dorsalwärts die sich verschließende Einsenkungsstelle der inneren Zellenmasse, an welche sich direkt als erneute Einstülpung die Anlage des Stomodäums (*sto*) anschließt, wir sehen im Inneren das Zellenmaterial in einen Wandbelag und einen unregelmäßigen, centralen Zellenhaufen geschieden, wir erkennen endlich ventralwärts eine leichte Einbuchtung der Kerne in der Medianebene, die erste Anlage der Ventralrinne. Dieselbe drängt sehr bald nach innen, die innere Zellenmasse dabei vor sich herschiebend (Fig. 46 *vr*), und bildet schließlich einen sehr tiefen Längsspalt (Fig. 47 *vr*). Diese zunächst genau senkrecht zur Oberfläche gestellte Rinne beginnt nun weiter sich seitlich zu verschieben und gegen die Seiten hin vorzuwachsen, wodurch nunmehr eine neue, im Inneren gelegene Ventralseite entsteht, welche definitiv der Larve angehört (Figg. 49, 50). Wenn wir dabei zugleich uns daran erinnern, dass dem Auftreten der Ventralrinne zwei senkrecht auf ihr stehende Querfurchen unmittelbar folgten, dass weiter diese Querfurchen bis zu den seitlichen Verbreiterungen der ursprünglichen Ventralrinne durchschneiden, so ergibt sich daraus als nothwendige Folge, dass die von der Ventralrinne jederseits abgeschiedene untere Partie nicht eine einheitliche, längsverlaufende Platte darstellen kann, wie es beispielsweise die Figuren 49 ff. vermuthen lassen könnten, sondern dass dieselbe durch eine Reihe von Querfurchen, welche auf den Figuren nicht dargestellt sind, in einzelne Abschnitte zerfallen muss, die eben nichts Anderes sind als die Extremitäten. Von einem älteren Stadium wird dieses Verhalten etwa erläutert durch den Frontal-

schnitt von Fig. 58 auf Taf. XVI, er wird ohne Weiteres verständlich werden, wenn man die Totalbilder auf Taf. XIII nochmals zum Vergleiche heranzieht.

Nach dieser längeren Abschweifung kehren wir zu unserer Fig. 36 auf Taf. XV zurück. Auf der Ventralseite ist einmal die Ventralrinne (*vr*) in ihrem ganzen Verlaufe getroffen und dann zugleich ihre eine seitliche Wandung, welche bereits die Spuren der tief einschneidenden Querfurchen ($qr_{1,2}$) trägt. Es kommt auf diese Weise das eigenthümliche Bild zu Stande, dass der Embryonalkörper plötzlich in eine obere, größere und drei kleinere, untere Partien zerfallen erscheint, erstere ist der eigentliche Körper der späteren Larve, letztere sind die Extremitäten. Auf allen folgenden Sagittalschnitten werden wir nun stets das gleiche Verhalten antreffen, nur dass die Extremitäten an Durchmesser abnehmen, schlanker werden und in der Fünzfahl auftreten. Letztere Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass die beiden hinteren Extremitätenpaare über die Medianebene hinweg gegenseitig in einander eingreifen, so dass sie nothwendig alle vier getroffen werden müssen. Bei der ersten Extremität tritt keine Verschiebung gegen einander ein, sie wird somit nur in der Einzahl getroffen (vgl. Figg. 37—39). Auf älteren Stadien wird die Lagerung der Extremitäten eine unregelmäßige, nur hier und da werden noch einzelne im Sagittalschnitt getroffen (Figg. 40—42). Auf der Dorsalseite des Stadiums von Fig. 36 sind dagegen die Veränderungen nur gering, das Stomodäum (*sto*) hat sich etwas verlängert und bildet eine gegen die innere Zellenmasse sich tief einsenkende Einstülpung.

Nunmehr können wir uns endlich den Vorgängen innerhalb des Embryos selbst zuwenden, welche im Wesentlichen auf Differenzierungs- und Sonderungsprocessen der inneren Zellenmasse beruhen. Wir hatten gesehen, wie innerhalb der letzteren eine Scheidung in zwei Zellenlagen stattfand, diese Scheidung schwindet zunächst spurlos. Die innerste, unregelmäßige Zellenmasse (ix_2) nimmt immer mehr an Umfang zu, nicht nur durch Theilung, sondern auch auf Kosten des regelmäßigen, inneren Wandbelags (ix_1), von dem ja in letzter Instanz alle Zellen des Centrums abstammen. Er verfällt der Auflösung und das Resultat ist schließlich eine völlig einheitliche innere Zellenmasse, in der sogar die Zellgrenzen nicht mehr zu erkennen sind. Deutlicher als auf den Sagittalschnitten treten diese Verhältnisse auf den Querschnitten hervor. Auf Fig. 46 (Taf. XVI) ist noch deutlich das ursprüngliche Verhalten zu erkennen, auf Fig. 47

beginnt die Auflösung, indem die trennenden Zellgrenzen zu schwinden anfangen, und in Fig. 48 haben wir ein einheitliches, inneres Zellsyncytium ($i\lambda_3$) vor uns. Diese undifferenzierte, innere Zellenmasse stellt die einheitliche Primitivanlage dreier sehr verschiedener Organsysteme dar, die wir nun getrennt in ihrem speciellen Entwicklungsgange verfolgen wollen. Aus den centralen Theilen geht der mittlere Darmabschnitt hervor, aus den seitlichen Partien das Mesenchym-Muskelgewebe der Larve und aus dem dorsalen Abschnitt ein Gebilde, welches sehr wahrscheinlich die Herzanlage darstellt. Diese drei Organsysteme sind zunächst untrennbar in dieser inneren Zellenmasse vorhanden, ihre Entfaltung ist die nächste Aufgabe der Entwicklung.

Wir beginnen mit der **Entwicklung des Darmtractus**. Der mittlere Abschnitt desselben geht hervor aus den centralen, vorderen, hinteren und ventralen Partien der inneren Zellenmasse. Die ersten Differenzirungen sind rein histologischer Natur, sie beruhen auf dem Verhalten des Dotters, indem die kleinen stark lichtbrechenden Dotterkörnchen, welche bisher ganz gleichförmig die äußere wie innere Schicht des Keimes erfüllten, sich zu größeren Dotterschollen, die oft in ihrer Mitte einen Kern enthalten, zusammenzuballen beginnen. In seinen ersten Phasen sehen wir diesen Process in Fig. 47 auf Taf. XVI ($i\lambda_3$), auf den folgenden Stadien werden die Dotterschollen zahlreicher und zahlreicher und schließlich erfüllen sie den größten Theil der centralen Zellenmasse. Das Chromatin der Kerne, welche sie umschließen, wird sehr eng zusammengedrängt, es erscheint auf späteren Stadien nur noch als ein kleiner, fast homogen gefärbter Körper und scheint schließlich zu Grunde zu gehen, während rings im Dotter natürlich noch eine große Zahl normaler Kerne erhalten bleibt. Die Vertheilung dieser Dotterschollen ermöglicht die erste genauere Abgrenzung innerhalb der ganzen Zellenmasse, in so fern dieselben nur im Bereiche der Zellen auftreten, die später zu Theilen des Mitteldarmes werden. Auf diese Weise wird zunächst dorsalwärts eine mächtige Zellenplatte abgeschieden (Taf. XV, Fig. 39—42, Taf. XVI Fig. 50—56 $d\lambda p$), auf die gleiche Weise spalten sich seitlich zwei umfangreiche Zellenpartien ab (Taf. XVI, Fig. 48—53 $m\lambda x$), beides Gebilde, denen wir erst später eine eingehende Betrachtung zukommen lassen werden, hier wollen wir zunächst nur das Schicksal der centralen Masse, die in ihrer Abgrenzung ja nunmehr gegeben ist, weiter verfolgen.

Alle Zellenlagen waren bisher dicht an einander gedrängt, sie

beginnen nun sich von einander abzuheben, indem Spalträume im Innern des Körpers auftreten. Unter starker Abrundung und festerem morphologischen Zusammenschlusse der von Dotterschollen erfüllten centralen Zellenmasse treten diese Spalträume zuerst vorn und ventral auf (Fig. 39, 40), sodann dorsal (Fig. 41, 55, 56) und gleichzeitig unter dem Einflusse der Ausbildung des Muskelgewebes auch seitlich (Fig. 51—56), ein Vorgang, den wir später noch genauer kennen lernen werden. Schließlich heben sich die Wände der äußeren Körperschicht weit ab und innerhalb dieses weiten Sackes liegt nun als kleines, abgerundetes Säckchen der Mitteldarm (Fig. 42 *md*), von dessen innerer Struktur noch Einiges nachzuholen ist. Zunächst beginnen im Inneren wieder deutliche Zellgrenzen aufzutreten, welche die späteren Mitteldarmzellen abgrenzen, wie wir sie deutlich ausgeprägt in Fig. 51, 53, 56 auf Taf. XVI sehen, und weiter erscheint im Centrum ein deutliches Lumen (Fig. 53 auf Taf. XVI, Fig. 41, 42 auf Taf. XV), welches sich allmählich unter Abflachung seiner Wandung bedeutend erweitert, und so allmählich dem Mitteldarmsäckchen die Gestalt verleiht, wie wir sie später bei der fertigen Larve kennen lernen werden (Taf. XVI Fig. 44 *md*). Weitere Veränderungen betreffen die seitlichen Partien des Mitteldarmes, in so fern dieselben sich entsprechend den drei Extremitätenpaaren auszustülpfen beginnen, und so drei von vorn nach hinten an Größe abnehmende Divertikel jederseits bilden. Fig. 67 auf Taf. XVII zeigt uns die mittlere derselben im Querschnitt (*mda*₂), die Besprechung der Larvenform wird uns nochmals genauer auf sie zurückführen.

Mit dieser Mitteldarmanlage treten nun zur vollen Ausbildung des ganzen Darmtractus noch zwei weitere Anlagen in Verbindung, ein Stomodäum und ein Proctodäum. Das erstere, die Anlage des Vorderdarmes, lernten wir in seinen frühesten Stadien bereits kennen, aus einer schwachen Vertiefung am vorderen Pole (Fig. 35 *sto*) ging dieselbe in eine tiefe Einsenkung über (Fig. 36 *sto*), die ein deutliches Lumen aufweist. Während diese unter nicht unbeträchtlicher Verdickung der Wandung tief nach innen und hinten wächst, beginnt sich ihre äußere Mündung von der Dorsalseite über die Vorderseite hinweg auf die Ventralseite zu verschieben, und beginnen sich zugleich die äußeren Ränder der Mündung ringförmig aufzuwulsten und zum Schnabel vorzuwachsen. Diese drei Processe gehen unmittelbar neben einander her, deutlich erkennbar ist der Ringwulst bereits in Fig. 38 (*sa*), in Fig. 39 ist er als kleiner Schnabelvorsprung morphologisch schon schärfer ausgeprägt und zugleich seine Verschiebung

auf die Ventralseite sehr weit vorgeschritten. In Fig. 40 endlich ist diese Verschiebung ganz vollzogen, indem die untere Begrenzung des Schnabels mit der Ventralseite des Körpers eine gerade Linie bildet, und der Schnabel selbst bereits als umfangreicher Vorsprung vom übrigen Körper abgegliedert erscheint. Seiner ganzen Länge nach durchsetzt ihn die Vorderdarmanlage (*sto*), welche unter leichter, nach oben gerichteter Biegung sich tief in die Mitteldarmanlage einsenkt.

Die weitere Ausbildung des Vorderdarmes beruht nun im Wesentlichen auf der Umbildung des Schnabels in seine typische Gestalt, indem er eine kegelförmige Form mit zierlich aufgeworfenen Rändern annimmt, wie es uns auf einem jüngeren Stadium Fig. 41 (Taf. XV), auf einem älteren Fig. 44 (Taf. XVI) zeigt. Auch ventralwärts ist der Schnabel nunmehr durch eine deutlich erkennbare Furche vom Körper abgegliedert (Fig. 41, 44). Im Vorderdarme selbst vollziehen sich eine Reihe von Veränderungen, deren wir bei der histologischen Schilderung der Larve gedenken wollen, nur ein Process ist hier noch näher zu erörtern, der Durchbruch und die Verbindung des Vorderdarmes mit dem Mitteldarme. Von Fig. 36—41 erscheint der erstere einfach in die Zellenmasse des letzteren eingesenkt, in Fig. 42 ist jedoch der Vorderdarm bereits bis zum Lumen des Mitteldarmes vorgedrungen und durchsetzt so dessen Wandung vollständig. Beide Anlagen verschmelzen schließlich ihre Lumina mit einander, indem ein völliger Durchbruch stattfindet und ein kleiner, ins Darmlumen vorspringender Ringwulst die innere Öffnung trägt (Fig. 44).

Einen dritten Bestandtheil des Darmes bildet endlich noch das Proctodäum. Bis zu dem Stadium von Fig. 41 ist von einem Enddarme noch keine Spur zu sehen, erst wenn die äußere Körperschicht sich weit abgehoben hat, bemerkt man an ihrem hinteren Ende eine kleine Anhäufung von Ektodermzellen, die zipfelförmig gegen die Mitteldarmanlage hin vorwächst (Fig. 42 *pr*). Auf einem etwas älteren Stadium vergrößert sich diese Anlage, sie gewinnt sogar den Anschein einer regelrechten Einstülpung (Fig. 43 *pr*), während zugleich die Mitteldarmanlage in einem deutlich erkennbaren, hinteren Zipfel derselben entgegenwächst. Schließlich verschmelzen beide Anlagen innig mit einander, sie liegen sich gegenseitig dicht an, ohne dass es jedoch bis auf den ältesten von mir beobachteten Stadien zu einem wirklichen Durchbruch gekommen wäre, ein solider Zellenstrang verbindet allein den Mitteldarm mit der Körperwand (Taf. XVI, Fig. 44 *pr*).

Alle bisherigen Angaben über die Bildung des Darmes bei den Pantopoden lassen sich kaum zu einem näheren Vergleiche verwerthen; erwähnen will ich nur, dass MORGAN bei *Pallene empusa* ein ganz ähnliches Stomodäum und Proctodäum beschreibt, wie ich hier von *Ammonothea*, dass mir dagegen die Beziehungen des Dotters und der in ihm enthaltenen Zellen zu dem späteren Mitteldarme noch keineswegs durch seine Darstellung völlig geklärt erscheinen.

Eng mit der Ausbildung des Darmkanals verknüpft ist die Entstehung der **Herzanlage** in Gestalt einer dorsalwärts sich abspaltenden Zellenplatte. Dieser Process beginnt damit, dass aus der noch gemeinsamen, inneren Zellenmasse heraus Kerne an der Dorsalseite sich anzuhäufen beginnen, wie wir dies sehr deutlich auf den Querschnitten der Fig. 50 und 51 *d:p* sehen. Die Kerne mit ihrem dotterärmeren Protoplasma (Fig. 69, Taf. XVII, *d:p*) grenzen sich nun immer schärfer von den darunter gelegenen, eigentlichen Mitteldarmzellen ab und bilden schließlich eine wohl differenzirte, über die ganze Dorsalseite hinziehende Zellenplatte. Der Process der Abschnürung, der ganz allmählich stattfindet, ist dargestellt auf dem Sagittalschnitt von Fig. 39 (*d:p*) auf Taf. XV, sowie auf den Figuren 51 und 52 (*d:p*) auf Taf. XVI, die abgeschnürte Platte im Sagittalschnitt auf Fig. 41, 42 (Taf. XV), im Querschnitt auf Fig. 53—56 (Taf. XVI) und endlich in ihrem ganzen Querverlaufe auf Fig. 70 (Taf. XVII). Sie bildet sonach fertig ausgebildet eine langgestreckte Scheibe, welche die ganze Dorsalseite einnimmt, an den Seiten aber sich nur wenig nach unten umschlägt. Während Kerne und Protoplasma sich bisher abgesehen von einem etwas geringeren Dottergehalt kaum von den Mitteldarmzellen unterschieden, ändert sich dies nun beim Abheben der äußeren Körperschicht, in so fern als das Chromatin der Kerne sich eng zusammenballt und eine sehr dunkle Färbung annimmt, das Plasma jede Spur von Dotterkörnern verliert und an ihrer Stelle zahlreiche feine Konkrementkörnchen enthält, welche in den Zwischenräumen weiter Vacuolen gelegen sind. Im Querschnitt zeigt uns dieses Verhalten Fig. 71 (Taf. XVII) *d:p*, im Sagittalschnitt Fig. 42 (Taf. XV). Noch nach dem Ausschlüpfen der Larve ist das Gewebe sehr wohl erhalten, dann aber beginnt seine Auflösung, indem die bisher kompakte Zellenplatte ihren engen Zusammenhang verliert und ihre Bestandtheile sich in dem Larvenkörper vertheilen. Und zwar liegen sie zerstreut in dem Raume zwischen Mitteldarmsäckchen und dorsaler Körperwand, wie es beispielsweise der Sagittalschnitt von Fig. 44 auf Taf. XVI (*d:p*) deutlich zeigt; zuweilen glaubte ich

sogar eine gewisse Regel in ihrer Anordnung bemerken zu können, in so fern sie hauptsächlich in zwei Sagittalebene zu beiden Seiten über dem Darne sich vorfanden. Ihre eigenthümliche, histologische Struktur lässt darauf schließen, dass sie zum mindesten vorübergehend eine exkretorische Funktion besitzen, wofür eben die Vacuolen und Konkreme im Inneren der Zellen sprechen würden, und welche darin bestände, die Abfallprodukte des resorbirten Dotters in sich aufzunehmen, wozu sie ihre enge Beziehung zu den Mitteldarmzellen sehr wohl befähigen könnte. Andererseits scheinen sie jedoch damit ihre Rolle noch nicht ausgespielt zu haben, sie bleiben dem Larvenkörper erhalten, und ihre Lage und Anordnung lässt die Deutung nicht als allzu gewagt erscheinen, in ihnen die Bildner des Herzschlauches zu sehen. Immerhin kann erst das Studium älterer Stadien, wie sie mir leider nicht mehr zur Verfügung standen, und die Verknüpfung mit der Organisation des fertigen Thieres uns hierüber völlige Klarheit verschaffen. Beobachtet wurde die Herzanlage bisher nur von MORGAN, er leitet sie bei *Pallene* aus einem dorsal gelegenen Schizocölraum ab, bei *Tanystylum* dagegen ist sie erst auf einem vorgerückten Stadium der Metamorphose zu erkennen.

Wir kommen endlich zur Ausbildung des dritten und letzten Bestandtheiles der inneren Zellenmasse, zur **Entwicklung des Muskel- und Bindegewebes**. Wir sahen oben, dass die Differenzirung der Mitteldarmzellen mit der Ausbildung großer Dotterschollen im Inneren begann, und dass dieser Process von innen nach außen fortschritt, freilich nur bis zu einer bestimmten Grenze. Er tritt nie auf im Bereiche der dorsalen Zellenplatte, er findet sich gleichfalls nie in den seitlichen Zellenmassen, und hiermit ist schon frühzeitig ein Gegensatz zwischen diesen Partien und den centralen Bestandtheilen geschaffen. dann schon, wenn im Übrigen die ganze innere Zellenmasse noch ein einheitliches Gebilde darstellt. Die seitlichen Zellpartien erfüllen vollständig die Extremitäten, wie es nicht anders möglich ist, wenn wir uns die Bildungsgeschichte derselben ins Gedächtnis zurückrufen, wonach sie nur einen durch die Ventralrinne abgegliederten Theil der gesammten Körpermasse bilden, die seitlichen Partien erstrecken sich außerdem von den Extremitäten aus seitlich an der Körperwand empor (Taf. XVI, Fig. 48 *mbx*). Nicht lange bleibt dieser Zustand bestehen, dann beginnt eine immer schärfer werdende Trennungslinie eine definitive Scheidung zwischen inneren Mitteldarmzellen und den seitlichen Zellenplatten herbeizuführen. Ich habe versucht in Fig. 49 auf Taf. XVI das erste Auftreten dieser Trennungslinie dar-

zustellen, kaum bemerkbar zieht sie von der Umbiegungsstelle der Ventralseite quer hinüber an die obere Hälfte der seitlichen Körperwand. In Fig. 50 endlich ist diese Linie bereits sehr scharf ausgeprägt (*mbx*), die Trennung hat sich vollzogen. Im Allgemeinen sind die Dotterkörner in den seitlich gelegenen Zellen kleiner als in den Mitteldarmzellen, und so kommt auch ein, freilich nur geringer histologischer Gegensatz beider Schichten zu Stande, der erst durch die beginnende Umwandlung derselben zu ihren spezifischen Organsystemen beträchtlich verstärkt wird. Die gesammte, seitlich abgeschmürte Masse bildet also jederseits eine namentlich an den Ansatzstellen der Extremitäten mächtig verdickte Zellenplatte, welche den ganzen Raum zwischen Mitteldarmanlage und Körperwand sowie die gesammten Extremitäten erfüllt. So zeigt es uns beispielsweise Fig. 50 (*mbx*).

Die weiteren Differenzirungen vollziehen sich nun im Wesentlichen in der Weise, dass Zellgrenzen für jeden Kern eine bestimmte Plasmamasse aus dem Syncytium abgrenzen, dass weiter eine Ablösung der gesammten Masse von Mitteldarm und Körperwand erfolgt. Die neu abgegrenzten Zellen (Fig. 51—53 *m*.) zeichnen sich zum weitaus größten Theile durch eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt aus, sie werden zum größeren Theile zu Muskelzellen, die, wie wir später noch sehen werden, einen sehr bedeutenden Bestandtheil der Larvenorganisation bilden. Zur Spindelform tritt sehr bald noch eine zweite histologische Differenzirung, nämlich die Ausscheidung feinsten Fibrillen in der Längsrichtung der Zelle, und diese Fibrillen sind nichts Anderes, als die späteren kontraktile Muskelfasern, die allmählich innerhalb der Zelle auf Kosten des Plasmas und der Dotterkörner zunehmen. Die ersten Fibrillen sind in Fig. 54 an einigen Extremitätenmuskelzellen wahrzunehmen, in Fig. 55 sind die Körpermuskeln ihnen nachgefolgt, in Fig. 56 überwiegt bereits die fibrilläre Partie gegenüber Plasma, Dotterkörnern und Kern. Ganz allmählich vollzieht sich dieser Übergang der spindelförmigen Zellen zur typischen Muskelfaser, immer mächtiger werden die fibrillären Fasermassen, immer mehr nehmen Plasma und Dotterkörner an Umfang ab (vgl. Fig. 53—55), in Fig. 56 ist die Muskelfaser bereits deutlich ausgeprägt, seitlich liegt ihr das Protoplasma mit dem Kern und einigen Dotterkörnern an, und in Fig. 57 endlich ist die Muskelfaser völlig ausgebildet, bis schließlich der letzte Rest von Plasma und Dotterkörnern auch noch schwindet. Gleichzeitig mit diesen strukturellen Umbildungen hat sich die Körperwand abgehoben, Lückenräume treten auf, deren Zustandekommen wir schon

gelegentlich der Betrachtung des Darmtractus kennen lernten, und die sich nun auch zwischen die einzelnen Muskelzellen einschieben (Fig. 51—53, 55—57), so dass dieselben endlich frei einen weiten Leibesraum in den verschiedensten Richtungen durchqueren. Ihre typische Anordnung im Einzelnen kennen zu lernen, dazu wird uns die Betrachtung der Larvenorganisation Gelegenheit geben:

Aber nicht alle spindelförmigen Zellen wandeln sich zu Muskelzellen um, ein kleiner Theil von mehr abgerundeter Form bleibt zurück (Fig. 54—57 *b*.) und bildet Mesenchymzellen, die in spärlicher Anzahl das Innere des Larvenkörpers durchziehen. Irgend welche regelmäßige Anordnung weisen sie nicht auf, von den Seiten schieben sie sich bald auch in die oberen und unteren medianen Theile des Körpers ein und sind dann überall anzutreffen (Fig. 40—42, 55, 56 *b*.).

Ich muss die unregelmäßige Lagerung dieser Zellelemente ganz besonders betonen, weil MORGAN glaubt, aus ihrer Anordnung auf ein Cöloin schließen zu können. Was er für *Tanystylum* als solches ansieht, ist wohl außerordentlich problematischer Natur (man vgl. hierzu auf seiner Pl. I die Fig. 13 *M*), größere Beachtung verdienen seine Angaben über *Pallene empusa*. Hier beschreibt er in jeder Extremität einen wohl abgegrenzten Hohlraum des Mesoblasts als Cöloin. Ich glaube, es lässt sich leicht erweisen, dass dieses vermuthliche Cöloin nichts weiter ist, als der Spaltraum, welcher zwischen den beiden Muskellagen der Extremitäten auftritt. Derselbe ist völlig konstant, aber diese Konstanz beruht nicht auf einem morphologisch gesonderten und differenzirten Hohlraum, sondern auf der konstanten Lage bestimmter Muskelzellen. Und damit hängt es auch zusammen, dass die Zellen, welche diesen Hohlraum abgrenzen, etwas anders aussehen, als die beispielsweise mehr nach innen hin gelegenen Mesenchymzellen, es sind eben sich ausbildende, spindelförmige Muskelzellen, wie ich mit Sicherheit aus MORGAN'S Darstellung schließen zu dürfen glaube. Zudem fehlt bei ihm jeder Hinweis auf die Muskelzellen trotz der mächtigen Entfaltung derselben im Körper der Pantopodenlarve. Ein Cöloin kann ich mithin für die Pantopoden durchaus nicht als erwiesen betrachten, muss die Annahme eines solchen vielmehr, zum mindesten für *Ammonothea*, völlig zurückweisen. Über die Differenzirung des Muskelbindegewebes finde ich in der Litteratur keine verwendbaren Angaben.

Die theoretische Bedeutung dieser Vorgänge werden wir am Schlusse erörtern, einige Bemerkungen nur seien hier noch angefügt. Davon ausgehend, jede Organanlage so präcis als irgend möglich

auf ihr frühestes embryonales Auftreten zurückzuführen, nahm ich im Anfange meiner Untersuchung die ganze innere Zellenmasse zunächst als reine Mitteldarmanlage in Anspruch, wofür ja Mancherlei in sehr verführerischer Weise sprach und suchte demgemäß nach einem anderen Ursprungsorte für das Muskelbindegewebe, also beispielsweise im Ektoderm. Alle Versuche, die in dieser Hinsicht unternommen wurden, mussten schließlich bei sorgfältigster Kontrolle als unhaltbar aufgegeben werden, täuschend wirkte hier namentlich der dicke Zellenwulst an der oberen Ansatzstelle der Extremitäten, der nichts Anderes als die Ausbildung der Gelenkverbindung zwischen Körperwand und Extremität darstellt. Ich will hier nicht alle die mühseligen, in dieser Hinsicht vorgenommenen Versuche aufzählen, es genügt, ihre völlige Resultatlosigkeit nochmals hervorzuheben, und eben so resultatlos erwies sich der Versuch, nun, nachdem der Entstehungsort sicher festgestellt war, die Trennung der Anlagen weiter zurückzuführen als bis zu dem Stadium der Fig. 49 oder allenfalls noch der Fig. 48. Jede vorgenommene Trennung auf den jüngeren Stadien erwies sich als durchaus künstlich und gezwungen, eben so wie sie auf den nur wenig älteren Stadien ohne Weiteres in die Augen fällt, und so blieb schließlich der geschilderte Entwicklungsgang als unumgekehrbare Thatsache für mich bestehen.

Gänzlich vernachlässigt haben wir bisher die Umbildungen der äußeren Körperschicht, sowie die aus derselben sich ableitenden Organe, wir müssen dieselben nunmehr nachholen. Zunächst gehört hierher die **Ausbildung des äußeren Körperepithels**, es entsteht direkt aus der äußeren Keimschicht unter starker Abflachung ihrer Zellen, und scheidet kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve eine feine Cuticula ab, die in Folge der Konservirung meist weit abgehoben erscheint (vgl. beispielsweise Taf. XVII, Fig. 66—68). Diese Cuticula bekleidet nicht nur alle äußeren Körperteile der Larve bis zu den äußersten Spitzen der Extremitäten, sie erstreckt sich auch weit in den Ösophagus hinein als unmittelbare Fortsetzung der Cuticula des Schnabels. Weiter entstehen von der äußeren Keimschicht aus alle **Drüsen** der Extremitäten, ihre Entwicklung wird uns jedoch erst nach der Kenntnis des fertigen Baues völlig verständlich sein.

Als wichtigstes ektodermales Gebilde ist das **Nervensystem** anzusehen. Wie ich vorausgreifend bemerken will, sind an der Larve von *Ammothea* neben dem oberen Schlundganglion drei Paare von Bauchganglien nebst Anlage eines vierten Ganglions zu unterscheiden. Alle diese Theile leiten sich aus Wucherungen der äußeren Keim-

schicht ab. Zu der Zeit, wo Stomodäum und Ventralrinne sich an zwei einander entgegengesetzten Seiten des Keimes anzulegen beginnen, bemerkt man an der Dorsalseite jederseits vom Stomodäum eine mächtige Verdickung (Taf. XVI, Fig. 60 *osg*), die schnell an Umfang zunimmt, sich nach innen verbreitert, nach außen hin dagegen vom Ektoderm abschnürt und mit ihren beiden Hälften in der Medianebene nähert (Fig. 61 *osg*). Schließlich verschmelzen die beiden Hälften und bilden nun das einheitliche obere Schlundganglion (Fig. 59 und 66 *osg*), dessen Bau im Einzelnen wir genauer bei der Schilderung der Larvenorganisation kennen lernen werden.

An der Ventralseite treten zunächst drei wohl geschiedene Ganglienanlagen auf. Das erste Bauchganglion entsteht ganz im vorderen Theile des Embryos zu beiden Seiten des Stomodäums in dem Winkel zwischen Ventralseite und der ersten Extremität, stellt zunächst eine einfache knötchenförmige Verdickung des Ektoderms dar (Fig. 62 *bg*₁), schnürt sich dann ab und rückt so ins Innere zwischen die Zellen der Mitteldarmanlage und des Muskelbindegewebes (Fig. 63 *bg*₁), deren Scheidung noch nicht ganz vollzogen ist. In seinem weiteren Schicksal unterscheidet es sich von allen übrigen Bauchganglien, indem es sich immer mehr dorsalwärts verschiebt, mit dem oberen Schlundganglion in Verbindung tritt und zugleich einen steten Zusammenhang mit der Bauchganglienkette bewahrt, so dass es mithin den Hauptbestandtheil der Schlundkommissur bildet, in deren Mitte es eingelagert erscheint (Fig. 59 *bg*₁). Auf seine Bedeutung und seine weiteren Beziehungen zum Larvenkörper kommen wir später zurück.

Zweites und drittes Bauchganglion entstehen sehr eng neben einander, so dass sie fast eine einzige Anlage darstellen. Dieselbe liegt direkt auf der Ventralseite im Bereiche der zweiten und dritten Extremität, auch sie stellt zunächst eine einfache Verdickung des Ektoderms zu beiden Seiten der Medianebene dar (Fig. 64 *bg*_{2 + 3}), wulstet sich dann mächtig empor, um mit ihren beiderseitigen Hälften zur Ausbildung der Querkommissur zu verschmelzen (Fig. 65 *bg*_{2 + 3}), und löst sich endlich ganz vom Ektoderm ab (Taf. XVII, Fig. 67 *bg*_{2 + 3}). Auf den Querschnitten ist die Zweitheilung der ganzen Anlage nicht zu erkennen, desto deutlicher tritt sie auf den Sagittalschnitten von Fig. 38 und 40 (*bg*₂ und *bg*₃) auf Taf. XV hervor. Einen Überblick über alle drei Bauchganglienpaare giebt uns der Frontalschnitt von Fig. 58 auf Taf. XVI. Derselbe schneidet direkt die Ventralseite, vorn erkennen wir neben dem Stomodäum das kleine erste Bauchganglion (*bg*₁), dahinter liegt eine mächtige, lang gestreckte Zellen-

masse, die durch einen Einschnitt in zwei Hälften zerfällt, die Anlagen des zweiten und dritten Bauchganglions (bg_2 und bg_3).

Die Anlage des vierten Bauchganglions erfolgt beträchtlich später, zuerst zu beobachten ist sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve, bildet während der Larvenperiode eine beträchtliche Anschwellung zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie (Taf. XVII, Fig. 68 bg_4) und behält diesen Zusammenhang mit dem Ektoderm bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien bei.

Nähere Angaben über die Entwicklung des Nervensystems der Pantopoden besitzen wir von MORGAN. Bei *Pallene empusa* verläuft dieselbe derart, dass auf eine vorausgehende Zellenwucherung eine tiefe Einstülpung nachfolgt, die eine längliche Grube jederseits bildet, sich später verschließt, aber noch lange als abgeschlossener Hohlraum in den Ganglien erhalten bleibt. Von diesen sogenannten Ventralorganen, die bei *Pallene* ganz zweifellos vorhanden sind, konnte ich trotz der allergrößten Mühe keine Spur auffinden, auf allen genau untersuchten Stadien fand sich nie irgend etwas von einer Einstülpung oder einem inneren Hohlraume, und ich muss dieselben desshalb für *Ammonothea* durchaus in Abrede stellen, eben so wie mir ihr Vorhandensein für *Tanystylum*, welches sich in seinem Entwicklungstypus nahe an *Ammonothea* anschließt und wo sie nach MORGAN gleichfalls vorhanden sein sollen, keineswegs als erwiesen erscheint. Eine Verallgemeinerung ihrer Bedeutung für phylogenetische Beziehungen bedarf demnach wohl sehr der Einschränkung.

Endlich noch einige Worte über die Ausbildung der Längskommissuren. Dieselben entstehen nur zum geringeren Theile durch Auswachsen der Ganglien selbst, direkte Wucherungen des Ektoderms mögen hauptsächlich an ihrer Bildung Theil haben, wenigstens sieht man sehr oft die entsprechenden Zellenstränge in engem Zusammenhange mit dem Ektoderm (Taf. XVI, Fig. 54, 56 *sc*). Auch die Längskommissuren zwischen drittem und vierten Bauchganglion fand ich in stetem Zusammenhang mit dem Ektoderm.

Es blieben uns endlich als ektodermale Gebilde noch die Sinnesorgane zu betrachten übrig. Dieselben spielen in der Organisation der Pantopodenlarve nur eine sehr untergeordnete Rolle, einigermaßen entwickelt sind nur die **Augen**. Meine Untersuchungen betreffs der Entwicklung derselben lehrten mich nun zwar, dass dieselben ziemlich weit seitlich aus einander liegenden und allmählich sich der Medianebene nähernden Faltungen des Ektoderms ihren Ursprung verdanken, die näheren Einzelheiten wage ich jedoch bei der Kleinheit und

Komplicirtheit des Objectes nicht zu einem Ganzen zu vereinigen. Ich beschränke mich desshalb darauf, im nächsten Abschnitt eine genaue Schilderung des fertigen Baues des Larvenauges zu geben, bis mir eine spätere Untersuchung Gelegenheit zum Vergleiche mit anderen Formen bieten wird, wodurch allein ein sicheres Urtheil in dieser Frage zu ermöglichen ist. Auch MORGAN's Angaben für diese jüngsten Stadien bringen keinen Aufschluss über ihre früheste Ausbildung, DOHRN lässt sie aus zwei nach innen gerichteten Vorwölbungen der Hypodermis entstehen, die sich mit ihren einander zugekehrten kugeligen Flächen berühren.

3. Die Organisation der Larve.

Die Larve von *Ammothea echinata* besitzt nach dem Ausschlüpfen einen fast quadratischen, abgeplatteten Körper, an dessen Ventralseite ein Schnabel und drei Paare von Extremitäten ansitzen. Der Körper, dessen Ecken stark abgerundet sind, ist von der Dorsalseite aus gesehen (Taf. XIV, Fig. 14) vorn am breitesten und verjüngt sich allmählich nach hinten, in der Seitenansicht zeigt er ovalen Umriss (Taf. XIV, Fig. 15), im Querschnitt flacht er sich von vorn (Taf. XVII, Fig. 66) nach hinten (Fig. 67 und 68) ab. Diese Abplattung des Körpers vollzieht sich unmittelbar nach dem Ausschlüpfen.

Ventral und vorn sitzt dem Körper der Schnabel an, der aus einer unpaaren Vorwölbung des Körpers über dem Stomodäum entstanden ist, er besitzt eine sehr zierlich geschweifte, kegelförmige Gestalt, ist durch eine ringförmige Falte scharf vom übrigen Körper abgesetzt und trägt an seiner Spitze eine trichterförmige Einsenkung, in deren Grund der eigentliche Mund gelegen ist (Taf. XVI, Fig. 44). Im Inneren enthält er den Vorderdarm nebst dessen zugehörigen Muskeln, Drüsen und Ganglien.

Von den drei Extremitätenpaaren sitzt das erste und größte der Vorderseite des Körpers oberhalb des Schnabels an, die beiden übrigen sind den Seitentheilen des Körpers eingelenkt. Alle Extremitäten bestehen aus drei Bestandtheilen, einem Basal-, Mittel- und Endglied. Das Basalglied (Taf. XIV, Fig. 13 und 15) vermittelt die Verbindung mit dem Körper, bei der ersten Extremität ist es sehr umfangreich, bei der zweiten und dritten dagegen klein. An seinem äußeren, distalen Rande trägt es bei allen Extremitäten einen Dorn, welcher durchbohrt ist und den Ausführgang einer Drüse aufnimmt. Wie schon das Basalglied der ersten Extremität am mächtigsten entwickelt ist, so hat hier auch der Dorn nebst der zugehörigen Drüse seine stärkste

Ausbildung erlangt (Taf. XIV, Fig. 13 d_1). Diese Dornen können bei den verschiedenen Species der Pantopoden im Übrigen eine sehr mannigfache Form annehmen, und zum Theil sogar ganz fehlen. Das Mittelglied ist sehr verschieden gestaltet, bei der ersten Extremität zieht es sich zu dem feststehenden, hakenförmig gebogenen Gliede einer Schere aus (Fig. 13), bei der zweiten und dritten Extremität bildet es den langgestreckten Hauptstamm eines Schreitfußes (Fig. 13). An ihrer Spitze tragen die Extremitäten endlich noch das Endglied, welches bei der ersten Extremität einen beweglichen Scherenast darstellt (Fig. 13) und die Mündungen eines besonderen Drüsenkomplexes aufnimmt, bei der zweiten und dritten Extremität zu besonderen Endklauen umgewandelt ist, mit deren Hilfe sich die Larve festklammert (Fig. 13). Diese Endklauen sind als ein den übrigen völlig gleichwerthiges Extremitätenglied anzusehen, wie dies ja am deutlichsten aus ihrer Entwicklung hervorgeht, aber auch auf späteren Stadien enthalten sie stets im Inneren einige Hypodermiskerne. Zur Vervollständigung der äußeren Gestalt wäre endlich noch die Anlage des vierten Beinpaares zu erwähnen, welche sich als kleiner, stumpfer Höcker unmittelbar hinter der dritten Extremität erhebt und bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien diese Gestalt unverändert beibehält (Taf. XIV, Fig. 13—15 *ext*₄).

Die Schilderung des inneren Baues der Larve beginnen wir mit der **Hypodermis**, die ein äußerst stark abgeplattetes Epithel darstellt und an ihrer Oberfläche eine sehr zarte, in Folge der Konservirung meist weit abgehobene Cuticula abgeschieden hat. Von besonderer Bedeutung sind die **Drüsen**, welche ihr zugerechnet werden müssen, und von denen wir zuerst die eigentlichen Extremitätendrüsen betrachten wollen. Dieselben finden sich an allen drei Extremitätenpaaren, wo sie auf der Spitze der Dornen ausmünden, unterscheiden sich aber recht beträchtlich in ihrer Ausbildung. Die Drüse der ersten Extremität ist ein sehr umfangreiches Organ, ihr Drüsenkörper (Fig. 13 *ext.dr.I*) liegt am proximalen Ende des Basalgliedes und sendet einen feinen Ausführgang (ag_1) durch das ganze Glied hindurch in den Dorn hinein. Im Einzelnen ist ihr Bau sehr complicirt. Im Drüsenkörper unterscheiden wir zunächst zwei mächtige Drüsenzellen mit je einem großen, auf späteren Stadien zusammenschrumpfenden Kern und einer eigenthümlichen, fadenförmigen Struktur des Protoplasmas, in welche dunklere Körnchen eingelagert sind (Taf. XVII, Fig. 77 *d*). Diese beiden großen Zellen, welche schon frühzeitig dem Beobachter in die Augen fielen, sind wohl zweifellos die eigentlichen

Sekretzellen. Umhüllt werden sie von einem äußeren, dünnen Epithelbelage (*epx*), an ihrer Vorderseite sitzen ihnen zwei kleinere Zellen (*rx*) auf, in deren Plasma ein feines Rohr frei hineinragt, und welche wohl als eine Art Sammelreservoir der Sekretprodukte aufzufassen sind. Das Rohr, welches den Ausführgang darstellt, besitzt äußerst zarte Wände, vor seinem Eintritt in den Dorn liegt ihm ganz konstant seine Bildungszelle auf (Fig. 77 *agx*), es durchzieht sodann den ganzen Dorn und mündet endlich an dessen Spitze aus. Das Sekret der Drüse besteht aus einem feinen Faden, mit dessen Hilfe die Larve sich zu fixiren vermag.

Entwicklungsgeschichtlich haben wir noch die Ausbildung dieser Drüse nachzuholen, da ohne Kenntniss ihres Baues dieselbe schwer zu verstehen gewesen wäre. Auf einem noch sehr jungen Stadium, wenn die Ventralrinne sich eben ausgebildet haben mag, bemerkt man etwa an der Stelle, wo die äußere Wandung der ersten Extremität in die Dorsalseite übergeht, einige kleine, aus dem Ektoderm austretende Zellen (Taf. XVII, Fig. 72 *ext.dr.I*), die rasch an Größe zunehmen, einen Hof von dunkler gefärbtem, dotterfreien Protoplasma um sich ansammeln, aber ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm noch bewahren (Fig. 73 *ext.dr.I*). Endlich lösen sie sich völlig los, aber kleinere Zellen drängen noch nach (Fig. 74 *ext.dr.I*), worauf dann die Drüsenzellen mächtig anschwellen, die kleineren Zellen sich epithelial um dieselben anordnen (Fig. 75, 76), am vorderen Ende sich in die Länge strecken und zu dem Ausführgang ausziehen (Fig. 76 *ext.dr.I*). Alle oben beschriebenen Theile der Drüse sind mithin auf diesem Stadium bereits angelegt, alle leiten sich von der gleichen Ektodermwucherung ab.

Während die Drüsen der ersten Extremität wohl von den meisten früheren Beobachtern in ihren Grundzügen erkannt worden sind und nur in sehr wenigen Fällen überhaupt zu fehlen scheinen, haben sich die Drüsen der zweiten und dritten Extremität bisher völlig der Beobachtung entzogen. Sie liegen als kleine, einfache Zellenhäufchen in den entsprechenden Basalgliedern (Fig. 13, 15 *ext.dr.II* und *III*) und senden einen engen Ausführgang durch den Dorn derselben hindurch. Den feineren Bau zeigt Fig. 17 auf Taf. XIV, auch hier sind zwei Zellenlagen zu unterscheiden, einmal die inneren Drüsenzellen mit helleren und größeren Kernen, und dann ein äußerer Zellenbelag mit kleineren, dunkler gefärbten Kernen. Immerhin ist der Unterschied beider Zellenarten hier lange nicht so auffallend wie bei der ersten Extremität, aber beider Verhältnisse lassen sich durchaus

auf einander beziehen, indem eben die inneren Drüsenzellen hier sich stark vergrößerten und auf die konstante Zahl von zwei Zellen fixirten. Morphologisch müssen beide Drüsenformen als durchaus gleichwerthig angesehen werden, beides sind Hautdrüsen, wie es ja der enge Zusammenhang der zweiten und dritten Extremitäten-drüse mit dem Ektoderm ohne Weiteres verständlich macht.

Völlig unbeachtet bis jetzt geblieben ist endlich noch eine weitere, der ersten Extremität allein zukommende Drüse, deren Entstehung mit der Ausbildung der Schere zusammenzuhängen scheint, wir wollen sie als Scherendrüse bezeichnen. Dieselbe besitzt einen recht ansehnlichen Umfang (Fig. 13—15 *sdr*). Mit einem mächtigen Bündel von Drüsenzellen unmittelbar vor der ersten Extremitätendrüse beginnend zieht sie zunächst direkt nach außen, biegt dann in scharfem Winkel nach vorn um und durchsetzt nun die ganze erste Extremität bis in das bewegliche Scherenglied hinein, wo sie unter allmählicher Abnahme der Drüsenzellen auszumünden scheint. Die histologische Struktur der Drüse zeigt Fig. 18 auf Taf. XIV, welche einen Sagittalschnitt der ersten Extremität darstellt. Große, vacuolenreiche Drüsenzellen bilden den Hauptbestandtheil der Drüse, ihre Ausführgänge vereinigen sich zu einem ventral gelegenen Röhrenbündel, welches bis in das Scherenglied hineinzieht, dessen wirkliche Mündungen ich jedoch nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Entwicklungsgeschichtlich leitet sich die Drüse gleichfalls direkt vom Ektoderm ab, auf Fig. 75 (Taf. XVII) sehen wir ihre erste Anlage vor der ersten Extremitätendrüse in Gestalt einer starken Zellenwucherung (*sdr*) gelegen, welche nach der Lage, die auf einem nur wenig älteren Stadium (Fig. 76) die Scherendrüsenanlage (*sdr*) einnimmt, ohne Weiteres auf dieselbe bezogen werden kann.

Als einzige vielleicht mit der Scherendrüse vergleichbare Gebilde wären die sackförmigen Drüsen anzuführen, welche v. LENDENFELD bei *Phoxichilidium plumulariae* beschreibt und die auf zahlreichen Poren beider Scherenarme ausmünden. Weitere Angaben über ähnliche Gebilde vermochte ich in der bisherigen Litteratur nicht aufzufinden.

An die Betrachtung der Drüsen schließen wir das **Muskelsystem** an, welches im Larvenkörper ein sehr complicirtes und umfangreiches Organsystem darstellt. Die Entwicklung der Muskeln lernten wir bereits kennen, im erwachsenen Zustande fallen sie vor Allem durch die außerordentlich deutliche Querstreifung auf, die sich selbst bei den längsten Muskeln kaum mehr als sieben- bis achtmal wiederholt.

Fig. 16 auf Taf. XIV giebt ein typisches Bild dieser histologischen Struktur.

Ihrer Anordnung nach zerfallen die Muskeln in zwei Hauptgruppen, in die Muskeln des Körperstammes und in diejenigen der Extremitäten. Die ersteren lassen sich wiederum in drei verschiedene Abtheilungen scheiden, einmal in solche, die von einer Stelle des Körperstammes zu einer anderen Partie desselben ziehen, zweitens in solche, welche die Bewegung des Schnabels besorgen, und drittens endlich in diejenigen, welche die Extremitäten als Ganzes bewegen.

Von der ersten Gruppe, den reinen Stammmuskeln, sind nur wenige vorhanden, es handelt sich um kleine Dorsoventralmuskeln (*m.d.v*), die in der Zweizahl jederseits an der Dorsalwand im hinteren Theile des Körpers entspringen, zwischen der zweiten und dritten Darmausstülpung schräg nach vorn und innen ziehen und schließlich an der Ventralseite seitlich vom zweiten und dritten Bauchganglion inseriren (vgl. hierzu wie zu der ganzen folgenden Darstellung die Figg. 13—15 auf Taf. XIV). Ihre Wirkung besteht in einer Abflachung der Körperscheibe durch Kontraktion, und einem Wiederausdehnen bei Erschlaffung, Bewegungen, wie sie wohl die Athmung und die Cirkulation der Leibessäfte erfordern.

Ein weiteres System der Körpermuskeln dient zur Bewegung des Schnabels, und zwar theils als Streck-, und theils als Beugemuskeln. Die Streckmuskeln (*m.ext.r*) bestehen aus vier einzelnen, paarig angeordneten Muskeln, die genau zu beiden Seiten der Medianebene von der dorsalen Wand entspringen, nach vorn und unten zwischen den Schlundkommissuren hindurchziehen und jenseits derselben an der dorsalen Schnabelwand inseriren. Ihre Kontraktion bewirkt ein direktes Emporziehen des Schnabels in der Medianebene. Die Beuger werden durch zwei seitliche, dorsoventrale Systeme dargestellt, sie entspringen als doppeltes Faserbündel jederseits von der Dorsalseite vor und seitlich von den Dorsoventralmuskeln, ziehen dann im Bogen nach vorn und unten, wobei sie sich genau der Einbuchtung zwischen der ersten und zweiten Magenausstülpung anschmiegen, und inseriren endlich auf der Ventralseite an der seitlichen Gelenkverbindung zwischen Schnabel und Körper mit einer deutlich ausgeprägten Sehnenplatte (*m.fl.r*). Bei gleichzeitiger Kontraktion werden sie den Schnabel nach unten beugen, bei einseitiger Wirkung vermögen sie ihn außerdem aus der Medianebene heraus nach rechts oder links zu drehen.

Am zahlreichsten sind die Muskeln zur Bewegung der Extremi-

täten, jedoch sind dieselben keineswegs für alle drei Extremitätenpaare gleich ausgebildet, sondern weisen für jedes Paar besondere Eigenthümlichkeiten auf. Wir beginnen mit der ersten Extremität, deren Bewegungsmechanismus weitaus der komplieirteste ist, und ebenfalls in die zwei Systeme der Extensoren und Flexoren zerfällt. Die Extensoren bilden zwei, je aus einem doppelten Muskelbündel bestehende Gruppen, eine äußere und eine innere, die sämtlich von der Dorsalwand des Körpers seitlich von den Extensores rostri entspringen und an der dorsalen Gelenkverbindung der ersten Extremität inseriren. Die inneren Streckmuskeln (*m.ext.I.i*) liegen näher an der Medianebene, sie heben die erste Extremität nach oben und innen, die äußeren liegen seitlich davon (*m.ext.I.e*), sie bewegen die Extremität nach oben und außen. Von ihren Antagonisten ist nur die äußere Gruppe vorhanden, sie entspringen (*m.fl.I*) ziemlich entfernt von der Medianebene an den Seitenwänden des Körpers und ziehen schräg nach unten und vorn, um hier an den Außenseiten der unteren Gelenkfläche der ersten Extremität zu inseriren. Demnach bewegt ihre Kontraktion die erste Extremität nach außen und unten.

Durchaus anders gestaltet ist das Beuge- und Strecksystem der zweiten Extremität. Als Strecker müssen zwei Muskeln gelten, die von der seitlichen Wandung zwischen den Beugern der ersten Extremität und des Schnabels entspringen, divergirend schräg nach vorn, unten und außen ziehen und an den oberen, proximalen Ecken des ersten Gliedes der zweiten Extremität inseriren. Der vordere (*m.ext.II.a*) wird auf diese Weise die zweite Extremität nach vorn und oben ziehen, die hintere (*m.ext.II.p*) nach oben und hinten. Der Beugemuskel der zweiten Extremität (*m.fl.II*) nimmt dagegen eine Sonderstellung unter allen übrigen Muskeln ein, indem er von der Ventralseite am vorderen Rande des zweiten und dritten Bauchganglions mit sehr starker Ursprungssehne entspringt und schräg nach außen an den unteren Rand des ersten Gliedes der zweiten Extremität zieht, um hier zu inseriren. Er vermag die zweite Extremität nach der Ventralseite hin zu beugen.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei den Streckern und Beugern der dritten Extremität, in so fern hier alle zusammen in einer Gruppe von der hinteren Seitenwand entspringen. Die Extensoren (*m.ext.III.a* und *m.ext.III.p*) verhalten sich nach Anordnung und Wirkung im Übrigen ganz wie die entsprechenden Muskeln der zweiten Extremität, der Flexor (*m.fl.III*) liegt etwas nach innen von ihnen, zieht schräg nach unten und außen und inserirt an der ent-

gegengesetzten, also unteren Gelenkfläche des ersten Gliedes, beugt also die dritte Extremität ventralwärts.

An die Muskulatur des Körperstammes schließt sich eine nicht minder reich entwickelte innerhalb der Extremitäten an zur Bewegung der einzelnen Glieder unter einander. Und zwar gilt dies namentlich für die erste Extremität. Die Muskeln innerhalb des Basalgliedes dienen zur Bewegung des festen Scherenastes, Strecker und Beuger haben hier noch weit mehr als bisher ihre einfache Thätigkeit aufgegeben und dienen zugleich als Rotatoren, doch wollen wir sie der Einfachheit halber mit jenen Namen belegen. Ganz in der dorsalen Seite des Gliedes liegen zwei Muskeln (*m.ext.d*), die von dem hinteren, oberen Außenrande des ersten Gliedes entspringen, diagonal die obere Fläche durchkreuzen und am hinteren, oberen Innenrande des zweiten Gliedes inseriren, sie drehen das Scherenglied bei der Streckung zugleich nach innen. Beugesysteme haben wir dagegen drei. Eine reine Beugebewegung führt der starke Muskel aus, welcher von der nach innen gelegenen Partie des dorsalen Hinterrandes des ersten Gliedes entspringt, direkt nach vorn und unten zieht und am ventralen Innenrande des zweiten Gliedes inserirt, er beugt das Glied nach unten (*m.fl.I₂.i*). Zwischen den Ursprungsstellen der dorsalen Streckmuskeln setzt sich ein weiterer Muskel (*m.fl.I₂.m*) an, um zwischen ihnen hindurch schräg nach vorn, innen und unten zu ziehen und gemeinsam mit dem vorigen zu inseriren. Er führt neben der Beugebewegung eine sehr starke Drehung der Schere nach innen aus. Endlich liegen noch zwei Muskelbündel ganz in der ventralen Hälfte des ersten Gliedes, sie ziehen vom hinteren, unteren Außenrande des ersten Gliedes zu der gleichen Stelle des zweiten Gliedes und rollen neben der Beugung die Schere nach außen (*m.fl.I₂.e*). Die Muskeln innerhalb des zweiten Gliedes dienen zur Bewegung des freibeweglichen Scherengliedes. Zunächst ziehen zwei starke Muskeln vom dorsalen Hinterrande des zweiten Gliedes direkt nach vorn und unten, wo sie am Innenrande des Scherengliedes inseriren, wir bezeichnen sie als obere Beugemuskeln (*m.fl.I₃.sup*), welche die Schere nach innen beugen und schließen. Die gleiche Funktion hat ein zweiter Muskel, der vom hinteren, unteren Innenrande entspringt und gleichfalls am inneren Rande des beweglichen Scherengliedes inserirt (*m.fl.I₃.inf*). Diesen Beugern stehen zwei Streckmuskeln gegenüber, sie entspringen nahe bei einander zwischen den Flexoren, ziehen schräg nach unten und außen und inseriren an der Außenecke des beweglichen Scherengliedes (*m.ext.I₃*). Ihre Kontraktion öffnet die Schere.

Weit einfacher gestaltet ist das Muskelsystem der übrigen Extremitäten. Es ist für sämtliche Extremitäten völlig identisch und besteht aus je einem Strecker und Beuger in Basalglied und Mittiglied. Im Basalglied sind sie von kurzer, gedrungener Gestalt, im zweiten Gliede, wo sie zur Bewegung der Endklaue dienen, lang gestreckt.

Zu erwähnen wären endlich noch einige Muskeln im Schnabel, die zur Stütze und Bewegung des Ösophagus dienen, wir werden sie bei der Betrachtung des letzteren näher kennen lernen.

Eine Tabelle mag uns endlich nochmals das gesammte Muskelsystem einheitlich vor Augen führen:

I. Muskulatur des Stammes:

1. *Musculi dorsoventrales (m.d.r);*
2. *Muskeln zur Bewegung des Schnabels:*
 Extensor rostri (*m.ext.r*),
 Flexores rostri (*m.fl.r*);
3. *Muskeln zur Bewegung der ersten Extremität:*
 Extensores
 interni (*m.ext.I.i*),
 externi (*m.ext.I.e*),
 Flexores (*m.fl.I*);
4. *Muskeln zur Bewegung der zweiten Extremität:*
 Extensores
 anterior (*m.ext.II.a*),
 posterior (*m.ext.II.p*),
 Flexor (*m.fl.II*);
5. *Muskeln zur Bewegung der dritten Extremität:*
 Extensores
 anterior (*m.ext.III.a*),
 posterior (*m.ext.III.p*),
 Flexor (*m.fl.III*).

II. Extremitätenmuskulatur:

1. *Muskeln der ersten Extremität:*
 1. Glied: Extensores dorsales (*m.ext.d*),
 Flexor internus (*m.fl.I₂.i*),
 Flexor medius (*m.fl.I₂.m*),
 Flexores externi (*m.fl.I₂.e*);
 2. Glied: Flexores superiores (*m.fl.I₃.sup*),
 Flexor inferior (*m.fl.I₃.inf*),
 Extensores (*m.ext.I₃*);

2. *Muskeln der zweiten und dritten Extremität:*

1. Glied: Extensor (*m.ext.II₂* und *III₂*),
Flexor (*m.fl.II₂* und *III₂*),
2. Glied: Extensor (*m.ext.II₃* und *III₃*),
Flexor (*m.fl.II₃* und *III₃*).

III. Schnabelmuskulatur.

Als nächstes Organsystem haben wir sodann das **Nervensystem** zu betrachten, welches aus einem oberen Schlundganglion, dem in der Schlundkommissur gelegenen ersten Bauchganglion, den zu einer einheitlichen Masse verschmolzenen zweiten und dritten Bauchganglien, sowie der Anlage eines vierten besteht. Diese aus dem Studium der Entwicklung sich ergebende Auffassung wird durch die Anordnung der abgehenden Nerven durchaus bestätigt (vgl. für das Folgende wieder die Figuren 13—15 auf Taf. XIV).

Das obere Schlundganglion liegt als ein abgerundeter Zellenhaufen dicht unter der dorsalen Körperoberfläche im vorderen Theile des Körpers (*osg*). In seinem Inneren liegen die mächtigen Fasermassen der Querkommissur, wie sie beispielsweise Fig. 59 auf Taf. XVI (*osg*) zeigt. Nach oben entsendet es von den beiden Seitenrändern aus die Sehnerven (*aun*) zu den Augenganglien (*aug*), die als eine verdickte Platte direkt mit dem Ektoderm in Berührung stehen (Fig. 21—23). Weiter entspringt von dem oberen Schlundganglion an der Ventralseite ein unpaarer, median gelegener Zapfen, dessen Fasermassen mit denen der Querkommissur in Verbindung zu stehen scheinen, und der in der Dorsalhälfte des Schnabels als feiner Nervenfaden ausläuft. Fig. 59 auf Taf. XVI zeigt den Zapfen (*dsn*) im Querschnitt, Fig. 44 auf Taf. XVI im Längsschnitt. MORGAN beschreibt genau die gleiche Bildung von *Tanystylum*, sie stellt den unpaaren, oberen Nerven des Schnabels dar, dessen Ursprung aus dem oberen Schlundganglion für die erwachsenen Formen durch DOHRN und andere Beobachter längst bekannt ist.

Der größte Theil der Schlundkommissur wird noch bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien vom ersten Bauchganglion eingenommen, so wie es Fig. 59 darstellt. Die Faserstränge der Kommissur ziehen durch dasselbe hindurch vom oberen Schlundganglion bis ganz auf die Ventralseite, es vermittelt also die Überleitung zur Bauchganglienkette. Seine morphologische Bedeutung geht klar daraus hervor, dass ein starker Nerv an seiner Außenseite entspringt (*n₁*), der direkt in die erste Extremität hineinzieht und dieselbe innerviert,

es ist also das Bauchganglion, welches dem Segmente der ersten Extremität angehört. Alle Angaben der bisherigen Untersucher lassen die erste Extremität vom oberen Schlundganglion aus innerviert werden, einen Hinweis auf ein besonderes Ganglion vermochte ich nirgends zu finden, es müsste denn aus der leider etwas unklaren Darstellung DOHRN's für *Achelia laevis* (*Ammotheca*) sich ein solches herauslesen lassen.

Die mächtigste Ganglienmasse bildet das verschmolzene zweite und dritte Bauchganglion, die Zweitheilung tritt jetzt äußerlich in der Gestalt kaum noch hervor, prägt sich aber noch klar in den seitlich abgehenden Nerven aus. Wir unterscheiden nämlich jederseits einen vorderen und einen hinteren Nerven, von denen der erstere (n_2) die zweite Extremität, der letztere (n_3) die dritte Extremität versorgt, wir haben also hier die Bauchganglien vor uns, welche den Segmenten der zweiten und dritten Extremität entsprechen. Außer diesen beiden Nervenpaaren giebt jedoch diese Ganglienmasse noch ein drittes Paar ab nach vorn (rsn), welches die ventralen Seitentheile des Schnabels versorgt, wir sehen deutlich ihre feinen Fasern in Fig. 13. Diese Verschmelzung des zweiten und dritten Bauchganglions (erstes und zweites Bauchganglion der Autoren) scheint ganz allgemein bei den Larven der Pantopoden sich zu finden, wie namentlich aus den Untersuchungen von DOHRN, HOEK und MORGAN hervorgeht, dessgl. die Abgabe zweier Nervenpaare an die zweite und dritte Extremität. Auch das dritte Nervenpaar zur Innervierung der ventralen Schnabelhälfte findet sich bei den erwachsenen Formen stets in der gleichen Ausbildung vor, dessgleichen vermochte ich von den lokalen Ganglienanschwellungen derselben im Schnabel auf den von mir untersuchten Stadien bereits die ersten Andeutungen (Fig. 19 *sg*) aufzufinden. ADLERZ gelangte in einer mir leider nur in einem kurzen Referate zugänglichen Arbeit auf Grund des dritten, vorderen Nervenpaares zu der Annahme, dass in dieser gemeinsamen Ganglienmasse drei Bauchganglien enthalten seien, von denen das vorderste dann den unteren Antimeren des Schnabels entspräche, der seinerseits aus einer Verschmelzung von Oberlippe und erstem postoralen Beinpaar entstanden sei. Keine einzige der entwicklungsgeschichtlichen That-sachen spricht für diese Theorie, und eine Ableitung des Schnabels aus der Verschmelzung paariger Anlagen ist entwicklungsgeschichtlich gleichfalls durchaus zu verwerfen, so dass wir also in diesem vorderen Nervenpaar nur accessorische Gebilde zu erblicken haben.

Nach hinten schließt sich an das dritte Bauchganglion endlich

unter Vermittelung einer noch mit dem Ektoderm in Verbindung stehenden Längskommissur das vierte Bauchganglion an (bg_4), welches wir oben bereits näher kennen gelernt haben, und welches einen kleinen Nervenfortsatz zur Anlage der vierten Extremität entsendet.

Eng mit dem Nervensystem verbunden sind die Sinnesorgane, von denen wir hier nur das **Auge** zu berücksichtigen haben. Äußerlich stellt sich dasselbe als ein in der Medianebene, unmittelbar über dem Gehirn gelegener, x-förmiger Pigmentfleck dar (Taf. XIV, Fig. 14 *au*), der durch die Berührung zweier von einander abgekehrter Pigmentbecher zu Stande kommt (Fig. 21—23). Den centralen Theil des Bechers nehmen zwei große, helle Kerne ein, die in einer hyalinen Masse eingebettet erscheinen (Fig. 21 *rx*), und umschlossen sind von einer Zellschicht, welche in ihren nach außen gerichteten Partien äußerst stark abgeflacht ist und zuweilen zu einer einfachen Membran reducirt erscheint (Fig. 21 *hx*), in ihren inneren Theilen aber mächtig verdickt und von einem dunkelbraunen Pigment erfüllt ist, zwischen dessen Körnchen noch einzelne Kerne wahrzunehmen sind (Fig. 21, 22 *px*). Nach außen grenzen unmittelbar an die Pigmentbecher zwei stark verdickte Zellenplatten an, die ich namentlich wegen der Lage des Sehnerven für die Augenganglien halten muss (Fig. 21—23 *aug*), sie vermitteln die Verbindung zwischen Auge und Sehnerven. Der innere Theil besteht stets nur aus zwei Kernen, wie es der Querschnitt der Augenkapsel besonders deutlich zeigt (Fig. 20 *rx*), zugleich erkennen wir an demselben Schmitte, dass die Pigmenthülle an der vorderen und hinteren Seite weiter über die ganze Kapsel nach außen sich erstreckt, als es oben und unten der Fall ist, ein Verhalten, welches den Lichtstrahlen möglich macht, direkt von oben auf die inneren, lichtempfindlichen Zellen einzufallen. Über das Ganze zieht als feines Häutchen die Hypodermis (*ax*) des Körpers hinweg.

Einen ganz ähnlichen Bau des Auges hat MORGAN für die jüngsten Larvenstadien von *Tanystylum* beschrieben, die Differenzen sind nur geringfügige, in so fern die Augenkapsel dort nicht so scharf abgegrenzt sich darstellt wie hier bei *Ammonothea*, und außerdem die hier geschlossene Augenkapsel dort in zwei von einander getrennte Zellenlagen, eine äußere hypodermale und eine innere pigmentirte Schicht zerlegt wird. Es hängt dies mit der MORGAN'schen Auffassung des Pantopodenauges als eines invertirten Auges zusammen, meine eigenen Untersuchungen hierüber sind zu lückenhaft, als dass ich auf eine Diskussion dieser Verhältnisse hier eingehen könnte, auch wären

dazu durchaus die späteren Stadien der älteren Larven erforderlich, die mir augenblicklich vollständig fehlen.

Einen sehr umfangreichen Raum im Inneren des Larvenkörpers nimmt der **Darmkanal** ein. Seine hauptsächlichsten Bestandtheile lernten wir bereits kennen, er besteht aus drei Abschnitten, aus Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Vorderdarm bildet ein in der Aufsicht walzenförmig, im Querschnitt jedoch dreieckig gestaltetes Rohr (Fig. 19 *oes*), welches mit dem in einer trichterförmigen Vertiefung des Schnabels gelegenen Munde beginnt und sich in den mit einer dicken Cuticula ausgekleideten Ösophagus fortsetzt. Derselbe hat ebenfalls einen dreizipfligen Querschnitt, der eine Zipfel ist in der Medianebene nach unten gerichtet, die beiden anderen liegen seitlich (Fig. 19). Die sehr complicirten Vorrichtungen im Inneren des Ösophagus, wie sie uns DOHRN ausführlich beschrieben hat, scheinen auf diesen Stadien noch nicht vorhanden zu sein, doch habe ich diesen Verhältnissen nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt.

Außer dem Ösophagus finden sich im Schnabel mehrere Zellenhaufen, über deren Natur ich auf den von mir untersuchten Stadien nicht ganz ins Klare kommen konnte (Fig. 13). Vielleicht entsprechen sie zum Theil den wiederholt beschriebenen Schnabelganglien (Fig. 19 *sg*), einige mögen besondere Drüsenzellen darstellen, wofür mir namentlich zu sprechen scheint, dass sie sich bis vorn an den Mundtrichter hin erstrecken, wo sie eventuell ausmünden könnten. Außerdem finden sich im Schnabel noch zahlreiche Muskeln, die vom Ösophagus zur Körperwand ziehen. Ihre typische Anordnung zeigen die Figuren 13 und 15. Vorn finden sich in der Regel zwei Paar stärkere, weiter nach hinten 4—5 Paare schwächerer Muskelfasern, die theils auf der Dorsal-, theils auf der Ventralseite gelegen sind. In der Spitze des Schnabels liegen endlich noch einige Längsmuskeln von sehr zarter Gestalt.

Der Mitteldarm bildet den Hauptbestandtheil des Darmkanals; von einem mittleren, in der Längsachse des Körpers verlängerten und dorso-ventral abgeplatteten Theile gehen drei seitliche Aussackungen jederseits aus, von denen die vorderste (Fig. 13—15 *mda*₁) direkt nach vorn und oben gerichtet ist, die zweite und dritte dagegen (*mda*_{2 u. 3}) eine seitliche und mehr ventrale Richtung einschlagen. Diese Richtungen entsprechen genau der Lage der drei Extremitätenpaare. Die vorderste Aussackung, welche zugleich die umfangreichste ist, wächst auf die erste Extremität zu, die mittlere, kleinere ist auf die zweite hin gerichtet, und die hintere, welche eben erst als schwache Aus-

stülpung zu erkennen ist, gehört dem Segmente der dritten Extremität an. Im Inneren hat sich gegenüber den jüngeren Embryonalstadien ein mächtiges Lumen ausgebildet, welches sich auch in die Aussackungen fortsetzt (Fig. 66 und 67 auf Taf. XVII *mda*_{1 u. 2}). Die Zellen der gegen früher beträchtlich abgeplatteten Darmwandung sind in einer regelmäßigen Epithellage angeordnet und enthalten noch zahlreiche Dotterkörner.

Der Enddarm stellt bis zu den ältesten, von mir beobachteten Stadien einen einfachen, soliden Zapfen dar, der von der Körperwand zum Mitteldarm hinüberzieht (Fig. 13—15 *ed*).

Betreffs des **Herzens** habe ich meinen früheren Ausführungen bezüglich seiner Anlage nichts hinzuzufügen, auch **Exkretionsorgane** spielen nur eine sehr untergeordnete Rolle. Wir vermutheten die Thätigkeit eines solchen von der dorsalen Zellenplatte, welche wahrscheinlich später das Herz liefert, doch finden sich im Körper auch besondere, große, vacuolenreiche Zellen, die sehr wohl rein exkretorische Funktion besitzen können. Konstant und sehr scharf ausgeprägt erscheinen sie in den vorderen Ecken des Körpers, unmittelbar hinter der Ansatzstelle der ersten Extremität (Fig. 14 *ex*). Sie liegen nicht im Ektoderm, sondern frei in der Leibeshöhle, wie der Querschnitt von Fig. 66 (*ex*) zeigt, und sind stets von großen Vacuolen erfüllt. Ähnliche Zellen finden sich, wenn auch nicht konstant, an den verschiedensten anderen Körperstellen, etwas abweichend dagegen verhält sich ein paariges Zellenhäufchen am hinteren Körperende (Fig. 13—15 *x*), dessen drei bis vier Kerne im Ektoderm liegen, sich sehr intensiv färben und von kleinen Vacuolen umgeben sind. Vielleicht darf man bei ihnen an die Anlage von Hautdrüsen denken, wie sie beispielsweise DOHRN für die erwachsenen Thiere beschreibt.

Was endlich die **Genitalanlage** anlangt, so konnte bis zu den ältesten von mir untersuchten Stadien keine Spur derselben nachgewiesen werden, mag sich nun ihre Differenzirung überhaupt noch nicht vollzogen haben, oder mag sie in einer Form im Larvenkörper bereits vorhanden sein, deren schärfere Präcisirung erst durch die Kenntniss der älteren Stadien zu ermöglichen ist. MORGAN beobachtete das erste Auftreten der Genitalorgane in der dorsalen Mittellinie über dem Darne auf einem bereits vorgerückteren Stadium der Metamorphose von *Tanystylum*, nähere Einzelheiten giebt er jedoch nicht an.

4. Allgemeines über Entwicklung und Stellung der Pantopodenlarve.

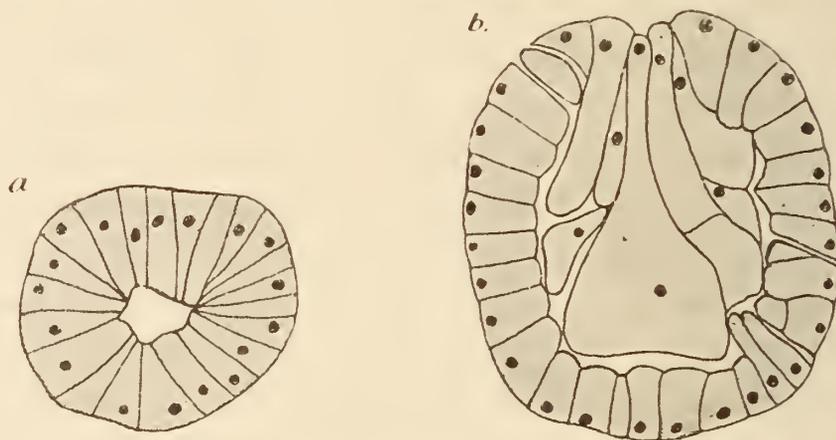
Die Entwicklung von *Ammothea echinata* führt durch eine fortlaufende Entfaltung von Organen zu der Ausbildung einer Larvenform, der Protonymphon-Larve. Aus einer, ihrem äußeren Ansehen nach völlig gleichartig gebauten Zelle entsteht durch wiederholte Theilung ein größerer Zellenhaufen, an dem erst verhältnismäßig spät eine polare Differenzirung auftritt, die ihrerseits zur Bildung zweier in einander geschachtelter Zellschichten führt. Dieser Zustand bleibt längere Zeit bestehen, wobei sich zwar mancherlei Umformungen im äußeren wie inneren Blatte vollziehen, es aber nicht zu wirklichen Differenzirungen kommt. Sobald die letzteren jedoch einmal wirklich begonnen haben, folgen sie sehr schnell auf einander, so in der äußeren Zellschicht Stomodäumanlage, Centralnervensystem, Augen, Proktodäum, Drüsen, in der inneren Mitteldarmanlage, Muskelbindegewebsanlage und Herz. Während die erstere Gruppe von Organen einer zusammengesetzten Primitivanlage nur in so fern angehören, als die ursprünglichen Zellen der Blastula eben eine solche, sämtliche Organe in sich enthaltende Anlage darstellen, bildet die innere Zellenmasse, die sich erst sekundär durch eine Einstülpung von jener primären ableitet, eine recht typische zusammengesetzte Primitivanlage, die bis zu einem späten Stadium drei verschiedene Anlagen in sich enthält. Fast gleichzeitig tritt die Differenzirung ein, indem die centralen Partien zur Mitteldarmanlage werden, die seitlichen Muskel- und Bindegewebe aus sich hervorgehen lassen, und die dorsalen zum Herzen sich umgestalten. Nun könnte man hier vielleicht einwenden, dass wir in diesen Anlagen in ihrer Gesamtheit ein typisches Entomesoderm vor uns haben, aber gewonnen hätten wir mit dieser Bezeichnung gar nichts, indem wir dadurch weder über den Werth noch über die Herkunft und Geschichte dieses Zellkomplexes irgend etwas erfahren. Diese drei Organsysteme müssen zu irgend einer Zeit getrennt von einander entstanden sein, indem sie sich aus bereits differenzirtem oder noch undifferenzirtem Gewebe einer erwachsenen Urform herausbildeten, um erst sekundär auf junge Entwicklungsstadien in ihren Anlagen zurück verlegt zu werden, nachdem sie eben für den ausgebildeten Organismus eine gewisse Bedeutung erlangt hatten und für ihn unentbehrlich geworden waren. Diese Verlagerung der Anlagen in immer jüngere Abschnitte der Embryonalentwicklung lässt sich in einzelnen Fällen sogar äußerlich bis zum ungefurchten Ei zurück verfolgen, in den meisten Fällen jedoch ist die morphologische

Sonderung erst viel später nachzuweisen, und so ist es auch hier. Vollzogen haben sich diese Verschiebungen wohl zu sehr verschiedenen Zeiten der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Pantopoden, die letzteren selbst, für sich allein betrachtet, vermögen uns darüber nur wenig Auskunft zu geben, und deshalb müssen wir nach Homologien jener Zellkomplexe bei anderen Thiergruppen suchen, zunächst bei ihren muthmaßlichen Urahnen, den Anneliden, und dann bei den möglicherweise mit ihnen verwandten Arthropodenklassen der Krebse und Spinnen. Die centralen Partien entsprechen dann wohl ziemlich genau der Mitteldarmanlage der Anneliden, ein »homologes Entoderm« ließe sich also wohl aufrecht erhalten, in so fern dieser Ausdruck nichts weiter angiebt, als die Homologie des mittleren Verdauungstractus, in morphologischer und physiologischer Hinsicht. Diese Anlage würde also direkt von jenen Vorfahren übernommen sein, sich bereits im Lebenscyklus jener Formen zu voller Ausbildung und Funktion entwickelt haben, sie von hier aus noch weiter zurückzuverfolgen, liegt außerhalb des Rahmens unserer begrenzten Betrachtung.

Der Rest der inneren Zellenmasse würde also nun dem »Mesoderm« entsprechen, aber wie steht es mit der Homologie? Wir wissen längst, nicht nur aus KLEINENBERG's berühmter Abhandlung, sondern auch aus neueren Arbeiten, beispielsweise denen E. MEYER's, welch complicirtes und zusammengesetztes Gebilde das »Mesoderm« der Anneliden darstellt, welche Theile desselben sind von den Pantopoden übernommen worden, sicherlich nicht alle, wie wir später noch sehen werden, und wenn nicht alle, welche Theile sind es im Einzelnen? Die Beantwortung dieser Fragen allein vermag uns genauer den Werth und die Bedeutung jener Zellkomplexe für die Entwicklung anzugeben, nicht ihre Zusammenfassung als »Mesoderm«. Zudem bilden sie weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit. Muskelbindegewebsanlage und Herzanlage sind nur so eng mit einander verbunden, wie es jede von beiden Anlagen mit der Mitteldarmanlage ist, beide sondern sich gänzlich unabhängig von einander unter ganz speciellen und specifischen Umbildungserscheinungen, auf keinen Fall gehen sie etwa durch ein ihnen beiden gemeinsames Zwischenstadium hindurch. Wollten wir hier den Begriff eines mittleren Keimblattes beibehalten, so würde dessen Definition sowohl morphologisch wie physiologisch nichts Anderes enthalten als den summirten Werth zweier gänzlich verschiedener Organsysteme.

Zum weiteren Eindringen in die phyletische Bedeutung dieser jüngeren Entwicklungsvorgänge ist es nöthig, verwandte oder wenigstens

möglicherweise verwandte Thiergruppen zum Vergleiche heranzuziehen, wobei wir mit den Crustaceen, speciell den primitiveren Entomostraken, beginnen wollen. Die Furchung weist hier ganz den gleichen, in einer Reihe senkrecht auf einander stehender Theilungen bestehenden Grundtypus auf, so bei fast allen bisher untersuchten Daphniden und Copepoden. Am meisten erinnert an die Pantopoden die Furchung von *Branchipus Grubii*, wie sie BRAUER beschreibt, und diejenige von *Chondracanthus*, einem parasitischen Copepoden, nach der Darstellung von SCHIMKEWITSCH (vgl. Textfig. 10 a), in beiden Fällen ist die Furchung eine fast oder gänzlich totale und äquale, wird eine sehr klar ausgeprägte, dotterfreie Furchungshöhle angelegt. Eben so zeigt die weitere Differenzirung des Keimes große Übereinstimmung, die allerdings bei *Branchipus* noch nicht völlig aufgeklärt



Textfig. 10 a und b.

a, Blastulastadium von *Chondracanthus merlucci*. b, Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus*.
(Nach SCHIMKEWITSCH.)

erscheint, bei *Chondracanthus* dagegen ganz auffällig an *Ammonothea* erinnert (vgl. Textfig. 10 b). Eine Einsenkung der Blastula liefert auch hier ein inneres Blatt, welches das Entoderm und Mesoderm darstellt, ganz wie bei *Ammonothea* finden wir langgestreckte Zellen, die tief ins Innere hineinragen und deren Kerne uns gleichfalls im Wesentlichen die Gestalt einer Gastrula vor Augen führen. SCHIMKEWITSCH nimmt eine sehr frühzeitige, von Anfang an bestehende Sonderung in Entoderm- und Mesodermzellen an, ob dieselbe wirklich besteht, erscheint mir etwas zweifelhaft, namentlich erregen die »durch gegenseitigen Druck erzeugten Abweichungen« von diesem normalen Entwicklungsgang einiges Bedenken. Weniger klar sind die Beziehungen zu den übrigen Copepoden und Daphniden. Bei *Cetochilus* sowohl wie auch bei *Moïna* ist die Sonderung der einzelnen Anlagen nach GROBBEN weit schärfer ausgeprägt, bei ersterer Form von Mitteldarmanlage und »Urzellen des Mesoderms«, bei letzterer

von Mitteldarmanlage, Genitalzellen und Mesodermzellen. Aber weder für die Copepoden (URBANOWICZ) noch vor Allem für die Daphniden scheinen diese Entwicklungsvorgänge bereits gänzlich aufgeklärt zu sein, so widerspricht SAMASSA in vielen Punkten den Angaben GROBBEN'S, namentlich in der Annahme einer einheitlichen Entomesodermanlage, in welcher er mit LEBEDINSKY für *Daphnia* und mit SAMTER für *Leptodora hyalina* übereinstimmt. Auch die frühzeitige Differenzirung der Genitalzellen wird von verschiedenen Seiten bestritten. Sei dem, wie ihm wolle, auf jeden Fall scheint die »Entomesodermanlage« dieser niederen Krebsen durchaus den entsprechenden Bildungen am Keime von *Ammothoa* gleichwerthig zu sein, wie wir gesehen haben, zum Theil sogar bis in Einzelheiten des Bildungsmodus hinein, und wenn SAMASSA hervorhebt, dass die complicirteren Bildungsvorgänge bei den Daphniden auf eine einfache Invagination zurückgeführt werden müssten, so haben wir bei den Pantopoden diesen Vorgang noch weit unverfälschter erhalten.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Lage der Einstülpungsöffnung der inneren Zellenmasse. Wir sahen uns genöthigt, für dieselbe eine dorsale Lagerung anzunehmen, eine Annahme, die im Wesentlichen ihre Begründung in den Beziehungen zur Ventralrinne fand. Es ist dies eine überraschende Thatsache, da wir gewohnt sind, die entsprechenden Bildungsvorgänge an der ventralen oder vegetativen Hälfte des Keimes zu suchen. Sehen wir uns in dieser Hinsicht bei den niederen Entomostraken um, so finden wir hier fast nur unsichere Angaben. Bei *Moïna* war es GROBBEN nicht möglich, auf den jüngeren Stadien bereits Vorn und Hinten zu unterscheiden, während er freilich eine ventrale Lagerung dieser Stelle ohne Weiteres annahm, wie sie aber erst SAMTER für *Leptodora* sicher nachgewiesen hat. Dagegen lässt die Darstellung SAMASSA'S, wie schon GROBBEN hervorhebt, die Deutung einer dorsalen Lagerung thatsächlich zu, in so fern die GROBBEN'sche (Genital-) Zelle nach ihm an der Dorsalseite liegt, wogegen er freilich die Stelle der Entomesodermbildung wieder ventral gelegen sein lässt. Auch für *Cetochilus* ist eine absolut sichere Orientirung bis jetzt nicht zu ermöglichen gewesen, die Basis eines Vergleiches also im Ganzen genommen eine recht unsichere. Sollten sich aber thatsächlich Differenzen in dieser Hinsicht zwischen Pantopoden und niederen Krebsen herausstellen, so scheinen mir diese immerhin nicht bedeutend genug, um die außerordentlich engen Beziehungen beider Gruppen zu beeinträchtigen. Denn schließlich hat die ursprüngliche Einstülpungsstelle mit der späteren Dorsalseite gar nichts zu thun, da

sie sich allmählich nach vorn verschiebt und schließlich auf der Ventralseite anlangt, während die spätere Dorsalfläche sich erst nachträglich von hinten her über den Keim gleichfalls nach vorn schiebt.

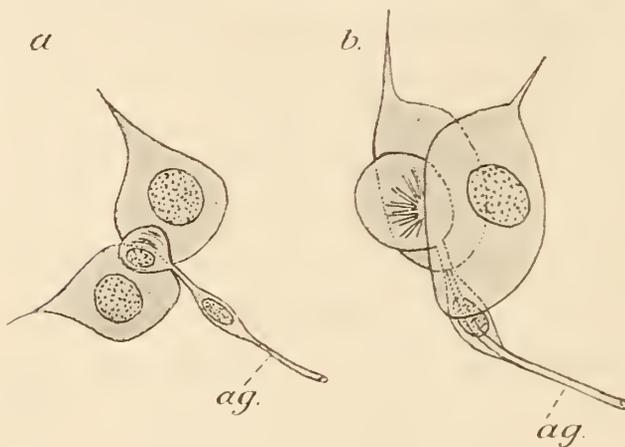
Die Sonderung der einzelnen Anlagen des »Entomesoderms« erfolgt im Wesentlichen bei Entomostraken durch die Spaltung eines mittleren Abschnittes, des späteren Darmes, von zwei seitlichen Partien, dem Mesoderm, genauere Angaben über die Differenzirung der letzteren macht CLAUS von *Branchipus*. Hier sondert sich das mesodermale Zellenmaterial in drei Gruppen, in die dorsale Anlage der Herzkammer und der dorsalen Längsmuskulatur, in die laterale Anlage der Gliedmaßenmuskulatur und in die ventrale der ventralen Längsmuskeln. Bis auf die letztere Anlage findet sich die gleiche Scheidung bei *Ammonothea* vor, natürlich mit bestimmten Modifikationen, wie sie die verschiedenartige Organisation beider Formen nothwendig zur Folge haben muss. Eine sehr heterogene Zusammensetzung des mittleren Keimblattes nimmt PEDASCHENKO für *Lernaea branchialis* an, hervorheben will ich hier nur, dass auch er eine besondere Anlage des Muskel- und Bindegewebes scharf unterscheidet.

Gegenüber den zahlreichen Beziehungen, wie wir sie bis jetzt bereits zwischen den primitiven Formen des Krebsstammes und den Pantopoden aufgefunden haben, erscheint die Kluft um so bedeutender, welcher eben diese letztere Thiergruppe von dem zweiten, hier allein noch in Betracht kommenden Stamme des Arthropodenphylums trennt, von dem Stamme, der über *Limulus* und die Skorpione zu den Spinnen hinüberführt. Indem ich eine zusammenhängende Besprechung der von MORGAN zu Gunsten dieser Verwandtschaft aufgeführten Thatsachen auf später verschiebe, muss ich gestehen, dass mir in der ganzen früheren Entwicklung dieser Formen nur eine einzige Thatsache zu einem Vergleiche verwertbar erschien. Sie betrifft BALFOUR'S Angabe, dass ein Theil des Mesoderms der Araneinen aus dorsalen Dotterzellen abzuleiten sei. Eine solche Anlage könnte möglicherweise mit der Bildung der dorsalen Zellenplatte in Zusammenhang gebracht werden, neuere Untersuchungen haben jedoch Zweifel an der Richtigkeit dieser Angaben erweckt oder zum mindesten ihre erneute Bekräftigung wünschenswerth gemacht (MORIN, SCHIMKEWITSCH 1898). Es bleiben höchstens zum Vergleiche noch die Blutzellen übrig, welche allerdings nach den Angaben mehrerer Forscher von den Dotterzellen abstammen sollen. Einen Theil des Mesoderms leitet auch KISHINOUE bei *Limulus* von Dotterzellen, namentlich der Dorsalseite, ab, doch bestreitet KINGSLEY wieder dies durchaus.

Die bisher besprochenen inneren Vorgänge führen zur Ausbildung der typischen Pantopodenlarve, der *Protonymphonlarve*, wie wir sie mit HOEK bezeichnen wollen. Der Körper dieser Larve weist in seiner typischen Zusammensetzung fünf Segmente nebst der Anlage eines sechsten auf. Das vorderste Segment ist das Kopfsegment, es folgen dann drei Rumpfsegmente und endlich ein Analsegment. Zwischen letzterem und den drei Rumpfsegmenten liegt die Anlage eines vierten Rumpfsegmentes. Das Kopfsegment trägt Augen und Schnabel, sein Ganglion bildet das obere Schlundganglion, die drei Rumpfsegmente besitzen je ein Extremitätenpaar und ein entsprechendes Bauchganglion, welches jederseits einen Nerv zu den betreffenden Extremitäten abgibt, das Analsegment besitzt weder Extremitäten noch ein besonderes Ganglion, auf ihm mündet der After aus. Äußerlich sind die Segmente nicht von einander geschieden, sie ergeben sich erst aus ihrem inneren Bau und ihren Anhängen. Letztere sind sämtlich völlig gleichwerthig gebaut, in so fern sie aus drei Gliedern bestehen, von denen das proximale einen Dorn trägt, der seinerseits den Ausführgang einer Drüse aufnimmt. Diese äußere Körperform der Larve gleicht nun bis ins Einzelne hinein der Larvenform der Entomostraken, d. h. der Naupliuslarve. Auch dort haben wir ein vorderes Kopfsegment, ein hinteres Analsegment und dazwischen gelegen drei Rumpfsegmente, wofern wir das Segment der ersten Antenne als echtes postorales Rumpfsegment annehmen, worauf ich unten noch zurückkomme. Die Vertheilung der Extremitäten an diesen Segmenten ist ganz die gleiche wie bei der Protonymphonlarve, ihre Morphologie weist dagegen mancherlei beträchtliche Verschiedenheiten auf, vor Allem in dem zweiästigen Bau der beiden hinteren Extremitäten. Die Dornenbildung der Pantopodenextremität darf nicht als Hinweis auf einen zweiästigen Bau angesehen werden, sondern stellt eine morphologische Sonderbildung dar. Das Hervorsprossen neuer Segmente erfolgt dagegen wieder bei beiden Larvenformen ganz an der gleichen Stelle, nämlich zwischen Analsegment und letztem Rumpfsegment. Die wichtigsten Beziehungen beider Larvenformen ergibt jedoch zweifelsohne ein Vergleich der inneren Organisation.

Sehr überraschend war es für mich, in der Litteratur über die Phyllopoden unzweifelhafte Homologa der Extremitätendrüsen aufzufinden, und zwar bei *Branchipus*. Schon SPANGENBERG beschrieb diese Gebilde, die theils auf der Ventralseite, theils in den Stamm-lappen der Beine gelegen sind, CLAUS gab in neuerer Zeit eine genaue Beschreibung derselben (vgl. Textfig. 11 a, b). Jede dieser

Drüsen besteht aus einer centralen Drüsenzelle mit stäbchenförmigen Konkrementen, die in einer hellen Vacuole gelegen sind, zwei weit umfangreicheren, seitlichen Drüsenzellen und endlich einem aus einer Zelle bestehenden Ausführgang. Vergleichen wir mit dieser Beschreibung und mit den beigegebenen Abbildungen die oben geschilderte Drüse der ersten Extremität, so ergibt sich ohne Weiteres



Textfig. 11a und b.

a, Bauchdrüse einer *Branchipus*-Larve, von der Fläche gesehen. b, Beindrüse im Stammglied eines *Branchipus*-Beines, seitliche Ansicht. ag, Ausführgang. (Nach CLAUS.)

die größte Übereinstimmung, auch dort haben wir ja zwei große, seitliche Drüsenzellen, dann einen als Sammelreservoir dienenden mittleren Bestandtheil, der freilich aus zwei Zellen sich hier zusammensetzt, und endlich den einzelligen Ausführgang. Nach CLAUS münden sie bei *Branchipus* direkt auf der Cuticula aus, während SPANGENBERG ihren Aus-

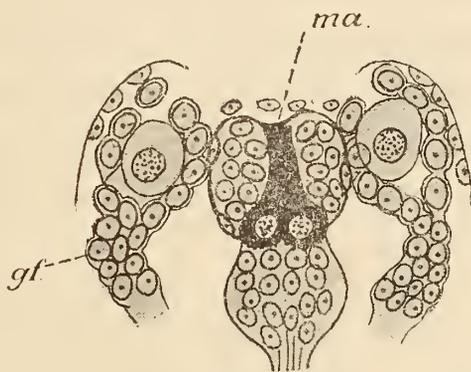
führgang in besondere Hautborsten eintreten lässt, wodurch die Ähnlichkeit beider Gebilde noch erhöht würde. Die Drüsen der zweiten und dritten Extremität lassen freilich diesen Bau nicht mehr erkennen, doch sind sie vielleicht als Rudimente von Drüsen aufzufassen, wie sie nach CLAUS auch bei *Branchipus* vorzukommen scheinen.

Besonderes Interesse verdient sodann ein Vergleich des Nervensystems beider Larvenformen. Die Übereinstimmung ist auch hier eine vollkommene, wenn man das Ganglion der ersten Antenne bei den Krebsen als ursprünglich postoral gelegen auffasst. Während CLAUS dasselbe durchaus als einen präoralen Gehirnabschnitt aufgefasst wissen will, hat sich die Mehrzahl der jüngeren Forscher wohl der von RAY LANKESTER am energischsten vertretenen Ansicht angeschlossen, wonach das Ganglion der ersten Antenne ein ursprüngliches Rumpfsegment darstellt, welches sich erst sekundär als Deutocerebrum dem allein präoralen Protocerebrum anschloss, ganz entsprechend also dem bei der Pantopodenlarve sich abspielenden Vorgange. Wir würden also dann das obere Schlundganglion der Pantopoden dem Protocerebrum der Krebse gleich zu setzen haben, das erste Bauchganglion dem Deutocerebrum, das zweite Bauchganglion dem Tritocerebrum u. s. f. Nur die Vertheilung der Ganglien im Einzelnen würde eine etwas andere sein, indem bei den Pantopoden

stets nur ein Bauchganglion in das Gehirn einbezogen wird, zweites und drittes dagegen konstant zu einem einheitlichen unteren Schlundganglion verschmelzen, Verhältnisse, wie wir sie in weit stärkerer Ausbildung bei dem Arachnoidenstamme ausgeprägt finden. Das viscerale Nervensystem, bei den Pantopoden durch Schnabelnerven und Schnabelganglion dargestellt, weist in beiden Gruppen die gleichen Beziehungen zum centralen Nervensystem auf. Bei den Krebsen liefert das Deutocerebrum einen unpaaren und das Tritocerebrum einen paarigen Nerven zum visceralen Systeme (VIALLANES), ganz das Gleiche findet bei den Pantopoden statt, nur dass hier der unpaare, dem ersten Bauchganglion angehörige Nerv bereits gänzlich auf die Ventralseite des oberen Schlundganglions verlegt worden ist, der paarige Nerv dagegen mit dem zweiten Bauchganglion noch direkt zur Bauchganglienreihe gehört.

Sehr eigenthümlich sind ferner die Beziehungen in der Struktur des oberen Schlundganglions. Wir sahen bei der Pantopodenlarve seitliche Stränge vom Gehirn nach oben abgehen, die sich der Außenseite der Augenbecher anlagerten und die wir als Augennerven und Augenganglien deuteten. Ihre Homologa bei den Krebsen scheinen mir ganz ohne Zweifel die Frontalorgane und deren Ganglienstränge zu sein, wie dies deutlich aus der beigegebenen Figur von *Branchipus* hervorgeht (vgl. Textfig. 12). Auch hier gehen seitlich zwei Stränge vom Gehirn ab und lagern sich mit verbreiteter Basis den Augenbechern außen an, so dass ganz das gleiche Bild wie bei der Protonymphonlarve zu Stande kommt. Bei letzterer fehlen dagegen die paarigen und unpaaren Nerven des Medianauges, und dies bestimmte mich dazu, eine Übertragung der Funktion derselben auf diese seitlichen Ganglienstränge anzunehmen. Von den paarigen Seitenaugen der Krebse und deren Ganglien findet sich dagegen hier bei den Pantopoden nicht die geringste Andeutung, wie ich vor Allem gegen MORGAN hervorhebe, der in den eben besprochenen Strängen Reste derselben zu erkennen glaubte.

Wir werden hierdurch zu einer näheren Besprechung des Medianauges selbst übergeleitet. Vergleichen wir zunächst die paarigen



Textfig. 12.

Querschnitt durch Frontalorgan und Stirnauge einer *Branchipus*-Larve. *gf*, Gehirnfortsatz zum Frontalorgan; *ma*, Medianauge. (Nach CLAUS.)

Pigmentbecher des dreitheiligen Naupliusauges mit den beiden Augenbechern der Protonymphonlarve, so ergibt sich ohne Weiteres eine sehr bedeutende Übereinstimmung ihres morphologischen Aufbaues, wobei wir von den feinsten Details des lichtaufnehmenden Apparates absehen. Hier wie dort (vgl. Textfig. 12 und meine Fig. 21 u. 22 auf Taf. XIV) findet sich am Grunde des Augenbechers eine nur wenige Kerne enthaltende Pigmentschale, in sie eingelagert sind beim Nauplius zahlreiche Retinazellen, bei der Protonymphonlarve zwei, umschlossen wird das Ganze nach außen hin von einer einfachen Zellenlage, die nach CLAUS aus Bindegewebelementen sich zusammensetzt, die mir aber eher mit der Bildungsgeschichte des Auges in Zusammenhang zu stehen scheint und sich wohl als ektodermales Gebilde herausstellen dürfte. Nun ist aber das Naupliusauge dreitheilig, es scheint also zunächst hier ein wichtiger Unterschied gegenüber den Pantopoden vorhanden zu sein, jedoch nur scheinbar. PEDASCHENKO nimmt für *Lernaea* an, dass der unpaare, ventrale Theil des Medianauges, der sich gegenüber den seitlichen Theilen als eine komplicirtere Bildung darstellt, aus der Verschmelzung zweier selbständiger Augenbecher hervorgegangen sei, und damit ist wieder die vollständige Übereinstimmung beider Larvenformen gewonnen, denn auch bei der Protonymphonlarve tritt später noch ein zweites, genau gleich gebautes Augenpaar neben dem ersten auf. Das Medianauge beider Larvenformen würde also sowohl in seiner Zusammensetzung wie auch seinem inneren Bau nach eine vollständig gleiche Ausbildung aufweisen.

Nur wenige Organe der Protonymphonlarve bleiben uns noch zum Vergleiche übrig. In der Ausbildung der Muskulatur zeigt sich mancherlei Übereinstimmung, so namentlich in der Lagerung und Vertheilung der Extremitätenmuskulatur, bedeutender sind jedoch die Differenzen, wie sie sich namentlich in der starken Entwicklung besonderer Längsmuskeln bei den Krebsen darbieten. Sie sind als specielle Umbildungserscheinungen von nur untergeordneter Bedeutung aufzufassen, wie sie die total verschiedene Lebensweise beider Larvenformen nothwendig zur Folge haben musste, haben wir doch in den Nauplien gewandte Schwimmer, in der Protonymphonlarve ein träges, nur unbeholfen umherkriechendes Geschöpf vor uns.

Als letztes Organsystem müssen wir endlich noch auf den Darmkanal eingehen, der sich bei den erwachsenen Pantopoden durch seine Divertikelbildung so sehr von dem Darne der Krebse unterscheidet. Auch hier glaube ich auf den jungen Larvenstadien eine Berührung

beider Formenkreise nachweisen zu können. Ausstülpungen des Darmes finden wir nämlich von ganz der gleichen Form auch bei den Krebsen, und zwar im vorderen Darmabschnitt. Die sogenannten Leberhörnchen der Daphniden gleichen vollständig den vordersten Darmdivertikeln der Pantopodenlarve, und noch größer wird die Übereinstimmung, wenn man beispielsweise die Leberausstülpungen einer jungen *Apus*-Larve, wie sie uns CLAUS in einer seiner älteren Untersuchungen darstellt, mit den entsprechenden Bildungen der *Ammonothea*-Larve vergleicht. Wir müssen hier eine allen diesen Formen gemeinsame Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes annehmen, die vielleicht auf die gleichwerthigen Bildungen des Annelidendarmes zurückzuführen ist, worauf übrigens schon DOHRN vor Jahren aufmerksam gemacht hat. Bei den Krebsen wurde diese Tendenz stark zurückgedrängt, bei Pantopoden und bei Arachnoiden entfaltete sie sich in vollstem Maße.

Wir haben hiermit so ziemlich sämtliche Organe der Protonymphonlarve mit den entsprechenden Theilen der Naupliuslarve verglichen und überall theils größte Übereinstimmung, theils mehr oder minder nahe Berührungspunkte gefunden. Die Differenzen beider Larvenformen bestehen im Wesentlichen in der Umbildung früher gemeinsamer Organsysteme oder in der durch die verschiedene Lebensweise bedingten Neuerwerbung besonderer Organe. Wir werden dieselben am Schlusse in ihrem gegenseitigen Verhältnisse einander gegenüberstellen.

Unser Vergleich wendet sich nun von den Krebsen den Spinnen zu. Ich will hierbei den bisher eingeschlagenen Weg verlassen und mich direkt an die Darstellung MORGAN's halten, der in neuerer Zeit am energischsten für einen gemeinsamen Ursprung von Arachnoiden und Pantopoden eingetreten ist, in so fern ihre gemeinsamen Vorfahren noch lange nach der Loslösung von den Anneliden identisch waren. Eine Reihe von Gründen führt MORGAN zu Gunsten dieser Verwandtschaft an, die wir im Folgenden kritisch erörtern wollen. Einmal vergleicht MORGAN die multipolare Delamination des Entoderms, wie er sie durch seine Untersuchungen bei den Pantopoden nachgewiesen zu haben glaubt, mit der Abspaltung der Dotterzellen bei den Spinnen; ich glaube, die Unhaltbarkeit dieses Vergleiches bereits durch meine früheren Ausführungen zur Genüge dargethan zu haben, in so fern aus denselben hervorgeht, dass die inneren Organsysteme der typischen Pantopodenlarve nicht von einer multipolaren Delamination, sondern von einer scharf lokalisirten Invagination sich ableiten.

Auch die Heranziehung eines Primitivhügels ist zum mindesten für die typische Larvenform mit ihren dotterarmen Eiern nicht gerechtfertigt, dotterreiche Eier mögen sehr leicht unabhängig von einander ähnliche Bildungen aufweisen, die mir aber im Übrigen selbst für *Pallene* noch nicht genügend aufgeklärt erscheinen.

Die Existenz einer Leibeshöhle an der Basis der Extremitäten gilt MORGAN als ein weiterer Beweis der engen Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden, schon oben habe ich die Gründe dargelegt, wesshalb ich das Bestehen einer solchen auf das allerhöchste zurückweisen muss.

Wirkliche Vergleichspunkte sind dagegen die in die Extremitäten sich hinein erstreckenden Darmdivertikel. Jedoch muss ich an meine obigen Ausführungen hierbei erinnern, wonach die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes sowohl Crustaceen, wie Pantopoden, wie Arachnoiden von ihren annelidenartigen Urahnen in gleicher Weise vererbt worden ist, so dass eine extreme Ausbildung derselben sehr wohl auf zwei Entwicklungsreihen unabhängig von einander möglich war, während sie bei der dritten Reihe, den Krebsen, unterdrückt oder in ihrer Entwicklungstendenz in andere Bahnen gelenkt wurde.

Weiteren Anlass zum Vergleiche zwischen Pantopoden und Arachnoiden bietet die Scherenbildung der ersten Extremität. Scherenbildung finden wir indessen so häufig und in so mannigfacher Variation bei Krebsen und Spinnen, dass auf sie kein allzugroßes Gewicht gelegt werden darf, da eben die Anforderungen der Lebensweise sehr leicht derartige Umformungen des äußeren Körpers herbeizuführen vermögen. Auch DOHRN hält übrigens die Scherenbildung der ersten Extremität der Pantopoden keineswegs für eine ursprüngliche Erscheinung.

Für eine Verwandtschaft mit den Arachnoiden führt MORGAN endlich noch den inversen Bau des Auges an. Diese Ähnlichkeit ist ganz zweifellos eine recht auffallende, aber wir dürfen nicht vergessen, dass, wie HESSE erst neuerdings gezeigt hat, die Inversion sehr verschiedenen Ursprungs sein kann, dass ferner das typische Naupliusauge den Arachnoiden völlig zu fehlen scheint, während es hier bei den Pantopoden zum allermindesten als ein vorübergehendes Entwicklungsstadium längere Zeit bestehen bleibt, und dass wir gerade über den Zusammenhang zwischen diesem Larvenauge und dem fertigen Pantopodenaugē noch sehr wenig oder nichts wissen. Nehmen wir hinzu die außerordentliche Schwierigkeit, welche das Arthropodenaugē überhaupt für phylogenetische Spekulationen darbietet, so wird man zugeben müssen, dass es zum mindesten einer weit eingehenderen

Kenntnis des Baues wie vor Allem der Entwicklung der hier in Frage kommenden Augen bedarf, um sichere Schlüsse auf dieser Grundlage aufbauen zu können, zumal eben das Auftreten typischer Medianaugen bei den Pantopoden einen sehr gewichtigen Grund gegen eine Verwandtschaft mit den Arachnoiden darstellt.

Ein großes Hindernis für den Vergleich zwischen Pantopoden und Spinnen bildete von jeher die Extremitätenzahl beider Gruppen, in so fern wir für die Pantopoden sieben typische Extremitäten annehmen müssen, für die Arachnoiden nur sechs. Dass die siebente Extremität der Pantopoden wohl einer oder vielleicht sogar der ersten Abdominalextremität der Spinnen entspricht, erscheint mir durchaus annehmbar, aber das sagt doch im Grunde nichts Anderes, als dass von den mehr oder minder zahlreichen Extremitätenpaaren, wie sie allen Arthropoden von ihren annelidenartigen Vorfahren her zur Verfügung standen, den Pantopoden eben sieben erhalten blieben, dass mithin die Ausbildung ihrer speciellen Körperregionen einen besonderen Weg ging, ganz wie derjenige der Crustaceen, weiter entfernt derjenige der Arachnoiden und schließlich am weitesten entfernt derjenige der Tracheaten.

Noch an andere Verwandtschaftsbeziehungen hat man bei den Pantopoden gedacht, MEINERT vergleicht ihren Schnabel mit dem Rüssel von *Koenenia*, behauptet, dass Extremität zwei und drei nichts mit den definitiven Gliedmaßen zu thun haben, sondern abgeworfen werden, und setzt schließlich Extremität vier bis sieben den rudimentären Abdominalanhängen der Spinnen homolog, eine zum mindesten etwas kühne Hypothese, deren thatsächliche Begründung mir leider der dänisch geschriebene Text vorenthält. ADLERZ basirt seine Auffassung des Pantopodenkörpers auf einer Ableitung des Schnabels aus der Verschmelzung von Oberlippe und erstem postoralen Beinpaar, wie sie durch die Entwicklungsgeschichte ohne Weiteres auf das vollständigste widerlegt wird, JOURDAIN will sie den Milben auf Grund einer sehr oberflächlichen Betrachtungsweise angeschlossen wissen, und IHLE nimmt gar die Myriapoden als ihre direkten Vorfahren in Anspruch (!).

Meine Untersuchungen haben mich in vieler Beziehung zu der von DOHRN begründeten Auffassung zurückgeführt, in höherem Maße als DOHRN sie selbst später glaubte aufrecht erhalten zu dürfen. Am besten gehen wir dabei von dem Nauplius aus, der nach der jetzt herrschenden Ansicht auf eine, vielleicht bereits gegliederte, Annelidenlarve zurückzuführen ist, die sekundär durch bestimmte Krebscharaktere,

welche von dieser Gruppe erworben und auf jüngere Entwicklungsstadien zurückverlegt wurden, modificirt worden ist. Die jetzige Larvenform ist also keine Ahnenform mehr, sondern cänogenetisch umgeändert, in so fern fremde, von späteren Geschlechtern erworbene Charaktere auf sie übertragen wurden. Solche Charaktere waren Zweiästigkeit der Extremitäten, Rückenschild, unpaares Medianauge, frontale Sinnesorgane, Auflösung des Cöloms. Die gleiche Betrachtungsweise wendete DOHRN auf die Pantopodenlarve an, sie ist eine Annelidenlarve, welche eine ganze Anzahl späterer Pantopodenmerkmale in ihren Bau aufgenommen hat, so die Scherenbildung der ersten Extremität, die Ausbildung eines Schnabels, das unpaare Medianauge, die Auflösung des Cöloms. So weit stimme ich also der DOHRN'schen Definition bei, aber DOHRN leugnet im Übrigen jede Beziehung zu den Crustaceen, und lässt die Urform schon tief an der Wurzel ihres gemeinsamen Ursprungs aus einander gehen. Dieser Auffassung vermag ich mich nicht anzuschließen, muss vielmehr beide Gruppen enger mit einander verbinden. Von gemeinsamen Vorfahren übernommen haben wohl beide die Verhältnisse des Nervensystems, d. h. ein oberes Schlundganglion und den aus einer Reihe postoraler Ganglien bestehenden Bauchstrang, weiter die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes und endlich wahrscheinlich Cölom und Nephridien. Auf der zweiten, noch gemeinsamen Ahnenstufe erworben und auf die noch gemeinsame Larvenform zurückverlegt haben sie die Grundzüge des Bildungsprocesses der Primitivanlagen, die Ausbildung der Beindrüsen und des unpaaren Medianauges, die Auflösung des Cöloms, weiter hier die Rumpfsegmente der Larve auf die Zahl drei fixirt. Nun kam der Zeitpunkt, wo beide Formkreise sich trennten, wo mit veränderter Lebensweise beide früher Gemeinsames verschieden ausbildeten, neue Eigenthümlichkeiten erwarben und sekundär auch dem Bau ihrer Larve einfügten. Die freischwimmende Naupliuslarve und die kriechende Protonymphonlarve hatten sich auf diese Weise gesondert, jene erwarb zweiästige Extremitäten und einen Rückenschild, behielt die Nephridien unter bestimmten Modifikationen bei, diese bewahrte die einästigen Extremitäten, entwickelte in extremer Weise die Blindschläuche des Darmes, verlor die Nephridien und bildete neu den Schnabel und die Schere der ersten Extremität aus.

Wir haben hiermit durch das Studium der Larvenentwicklung eine bestimmte Grundlage zur Beurtheilung der phylogenetischen Beziehungen der Pantopoden gewonnen, die sich also durchaus enger

dem Crustaceenstamme als irgend einer der beiden übrigen großen Arthropodengruppen, den Arachnoiden und Tracheaten anschließen, es würde nun noch erübrigen, die Umbildung der Larvenform zum fertigen Organismus und im Anschluss daran diesen selbst der nämlichen eingehenden, vergleichenden Betrachtungsweise zu unterwerfen. Ich hoffe, dass mir die Zukunft zur Gewinnung des hierzu notwendigen, schwierig zu verschaffenden Materials Gelegenheit bieten wird, um so diese Untersuchung zu einem ergänzenden Ende führen zu können.

Marburg i. H., Januar 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. G. ADLERZ, Bidrag till Pantopodernes morfologi och utvecklings historia. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XIII. Afd. 4. 1888. (Jahresber. Neapel 1888.)
2. F. M. BALFOUR, Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. microsc. sc. N. S. Vol. XX. 1880.
3. A. BRAUER, Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Anhang Abh. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1892.
4. C. CLAUS, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus canceriformis. Abh. königl. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Bd. XVIII. 1873.
5. C. CLAUS, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Institut Wien. Bd. VI. 1886.
6. C. CLAUS, Das Medianauge der Crustaceen. Ebenda. Bd. IX. 1891.
7. A. DOHRN, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 2. Über Entwicklung und Bau der Pycnogoniden. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. V. 1869.
8. A. DOHRN, Neue Untersuchungen über Pycnogoniden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. I. 1878.
9. A. DOHRN, Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. Bd. III. 1881.
10. E. S. GOODRICH, On the relation of the arthropod head to the annelid prostomium. Quart. Journ. micr. sc. N. S. Vol. XL. 1898.
11. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moïna rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
12. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ebenda. Bd. III. 1881.
13. C. GROBBEN, Einige Bemerkungen zu Dr. P. SAMASSA's Publikation über die Entwicklung von Moïna rectirostris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
14. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 1901.

15. P. P. C. HOEK, Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Challenger. Report on the scient. results of the voyage etc. Zoology. Vol. III. 1881.
16. P. P. C. HOEK, Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. Zool. exp. et gén. Vol. IX. 1882.
17. R. W. HOFFMANN, Zur Orientirung kleinster mikroskopischer Objekte. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. XV. 1898.
18. J. E. W. IHLE, Über die Phylogenie und systematische Stellung der Pantopoden. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
19. S. JOURDAIN, Affinités zoologiques des Pantopodes. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. Tome IV. 1892.
20. J. S. KINGSLEY, The embryology of Limulus. Part II. Journ. Morphol. Vol. VIII. 1893.
21. K. KISHINOUE, On the development of Limulus longispina. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. V. 1891.
22. E. KORSCHULT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. II. Heft. Jena 1892.
23. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Jena 1888/1894.
24. J. LEBEDINSKY, Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommereie. Zool. Anzeiger. XIV. Jahrg. 1891.
25. R. v. LENDENFELD, Die Larvenentwicklung von Phoxichilidium plumulariae. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
26. FR. MEINERT, The danish Ingolf-Expedition. Vol. III. Part 1. Kopenhagen. Pycnogonida. 1899. (Jahresber. Neapel 1899.)
27. ED. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.
28. T. H. MORGAN, Contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonida. Stud. Biol. Lab. J. Hopk. Univ. Vol. V. 1891.
29. J. MORIN, Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886/1887.
30. J. MORIN, Studien über die Entwicklung der Spinnen. Abhandl. Neuruss. Gesellsch. Naturf. Odessa. Bd. XIII. 1888. (Russisch.)
31. D. D. PEDASCHENKO, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis L. Trav. Soc. impér. Natur. St. Pétersb. Tome XXVI. 1898.
32. P. PELSENER, Observations on the nervous system of Apus. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXV. 1885.
33. E. RAY LANKESTER, Observations and reflections on the appendages and on the nervous system of Apus cancriformis. Ebenda. N. S. Vol. XXI. 1881.
34. P. SAMASSA, Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moïna rectirostris. II. Daphnella, Daphnia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
35. M. SAMTER, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.
36. WL. SCHIMKEWITSCH, Étude sur l'anatomie de l'Épeire. Ann. sc. nat. Zool. Tome XVII. 1884.
37. WL. SCHIMKEWITSCH, Studien über parasitische Copepoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

38. WL. SCHIMKEWITSCH, Über die Entwicklung des Darmkanals bei einigen Arachniden. Verhandl. K. Nat. Gesellsch. St. Petersburg. Bd. XXIX. 1898.
39. C. SEMPER, Über Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. I. 1874.
40. F. SPANGENBERG, Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. 1875.
41. F. URBANOWICS, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. Zool. Anzeiger. VII. Jahrg. 1884.
42. F. URBANOWICS, Zur Embryologie der Copepoden. Lwow 1885.
43. H. VIALLANES, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. sc. nat. Zool. Tome XIV. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Gebrauchte Abkürzungen:

- | | |
|---|--|
| <i>ag</i> ₁₋₃ , Ausführungsgang der Extremitäten-
drüsen I—III; | <i>ix</i> ₃ , tertiäre innere Zellenmasse; |
| <i>agx</i> , Zelle des Ausführungsganges von Ex-
tremitätendrüse I; | <i>mbx</i> , Muskelbindegewebsanlage; |
| <i>au</i> , Auge; | <i>md</i> , Mitteldarm; |
| <i>aug</i> , Augenganglion; | <i>mda</i> ₁₋₃ , Darmaussackung I—III; |
| <i>aun</i> , Augennerv; | <i>mx</i> , Muskelzellen; |
| <i>ax</i> , äußeres Epithel des Keimes; | <i>n</i> ₁₋₄ , Nerven zu Extremität I—IV; |
| <i>bg</i> ₁₋₄ , Bauchganglion I—IV; | <i>oes</i> , Ösophagus; |
| <i>bx</i> , Bindegewebszellen; | <i>osg</i> , oberes Schlundganglion; |
| <i>ch</i> , Chitinhülle des Körpers; | <i>pr</i> , Proktodäum; |
| <i>d</i> ₁₋₃ , Dorn von Extremität I—III; | <i>px</i> , Pigmentzellen des Auges; |
| <i>dsn</i> , dorsaler Schnabelnerv; | <i>qr</i> , erste und zweite Quersfurche; |
| <i>dx</i> , Drüsenzellen von Extremitäten-
drüse I; | <i>rx</i> , Retinazellen; |
| <i>dxp</i> , dorsale Zellenplatte; | <i>sa</i> , Schnabel; |
| <i>ed</i> , Enddarm; | <i>sc</i> , Schlundkommissur; |
| <i>epx</i> , Epithelzellenbelag von Extremi-
tätendrüse I; | <i>sdr</i> , Scherendrüse; |
| <i>est</i> , Einstülpungsstelle der inneren Zel-
lenmasse; | <i>sg</i> , Schnabelganglien; |
| <i>ex</i> , Exkretzelle; | <i>sto</i> , Stomodäum; |
| <i>ext</i> ₁₋₄ , Extremität I—IV; | <i>vk</i> , Vorkerne (♂ u. ♀); |
| <i>ext.dr.</i> I—III, Extremitätendrüse I—III; | <i>vr</i> , Ventralrinne; |
| <i>fh</i> , Furchungshöhle; | <i>vsn</i> , ventrale Schnabelnerven; |
| <i>hx</i> , Hüllzellen des Auges; | <i>vx</i> , Vacuolenzellen der ersten Extremi-
tätendrüse; |
| <i>ix</i> , primäre innere Zellenmasse; | <i>x</i> , Zellenhäufchen am hinteren Körper-
ende der Larve. |
| <i>ix</i> ₁ , <i>ix</i> ₂ , die beiden sekundären inneren
Zellenlagen; | |

Die Erklärung der abgekürzten Be-
zeichnungen der Muskeln siehe im Texte
p. 224.

Tafel XIII.

Fig. 1. Oberflächenansicht der dorsalen Hälfte des Keimes mit der Ein-senkungsstelle von Mitteldarm- und Muskelbindegewebsanlage. Vergr. 450.

Fig. 2. Oberflächenansicht der ventralen Hälfte des Keimes mit der Ven-tralrinne. Vergr. 450.

Fig. 3. Oberflächenansicht der ventralen Hälfte des Keimes mit der ersten Querfurche zur Scheidung der ersten Extremität von der zweiten und dritten. Vergr. 450.

Fig. 4. Die gleiche, nur etwas ältere Ansicht mit der Anlage der zweiten Furche zur Scheidung sämtlicher drei Extremitätenpaare. Vergr. 450.

Fig. 5. Ventralansicht mit beginnender Verschiebung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 6. Ventralansicht mit vorgeschrittener Verschiebung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 7. Ventralansicht mit Ausbildung des Schnabels und erster Andeu-ting der Scherenbildung der ersten Extremität. Vergr. 450.

Fig. 8. Ventralansicht mit vorgeschrittener Schnabel- und Scherenbildung. Vergr. 450.

Fig. 9. Ventralansicht einer ausgebildeten Larve innerhalb der Eihülle. Vergr. 450.

Fig. 10. Linke Seitenansicht eines Embryo vom Stadium der Fig. 5. Vergr. 450.

Fig. 11. Dessgl. von einem Stadium, welches zwischen Fig. 7 und 8 ge-legen ist. Vergr. 450.

Fig. 12. Dessgl. von einem noch etwas älteren Stadium mit fast vollendeter Schnabel- und Scherenbildung. Vergr. 450.

Tafel XIV.

Fig. 13. Ventralansicht einer freilebenden jungen Larve. Vergr. 350.

Fig. 14. Dorsalansicht der gleichen Larve. Vergr. 350.

Fig. 15. Linke Seitenansicht von der gleichen Larve. Vergr. 350.

Fig. 16. Längsschnitt des dorsalen Retraktormuskels des Schnabels. Vergr. etwa 1500.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Beindrüse der Extremität II. Vergr. 850.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Scherendrüse der ersten Extremität. Ver-größerung 600.

Fig. 19. Querschnitt durch den Schnabel der freien Larve. Vergr. 600.

Fig. 20. Querschnitt durch einen Augenbecher. Vergr. 1200.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Augenbecher senkrecht zur Körperober-fläche. Vergr. 1200.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Augenbecher parallel der Körperober-fläche. Vergr. 1200.

Fig. 23. Theil eines Querschnittes der dorsalen Hälfte der Larve mit Ge-hirn, Augennerv, Augenganglien und Augenbechern. Vergr. 850.

Fig. 16—23 sind sämtlich Details der Organisation der ausgebildeten Larve.

Tafel XV.

Fig. 24. Schnitt durch das Ei auf dem Stadium der Befruchtung. Vergr. 450.

Fig. 25. Schnitt durch das vierzellige Stadium. Vergr. 450.

Fig. 26. Schnitt durch ein etwa 16zelliges Stadium mit beginnender Furchungshöhle. Vergr. 450.

Fig. 27. Schnitt durch eine ältere Blastula mit weiter Furchungshöhle. Vergr. 450.

Fig. 28. Schnitt durch ein älteres Stadium als das vorhergehende mit beginnender Abplattung und Einsenkung des dorsalen Poles. Vergr. 450.

Fig. 29—32. Schnitte durch fortlaufend älter werdende Stadien, den Verlauf der Einsenkung zeigend, sowie (auf Fig. 32) den Beginn der Scheidung innerhalb der inneren Zellenmasse. Vergr. 450.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein weiter entwickeltes Stadium, die Trennung innerhalb der inneren Schicht ist vollzogen. Vergr. 450.

Fig. 34. Sagittalschnitt mit beginnendem Verschluss der Einstülpungsstelle und noch stärkerer Verschiebung nach dem vorderen Pole. Vergr. 450.

Fig. 35. Sagittalschnitt mit der ersten Stomodäum- und Extremitätenanlage. Vergr. 450.

Fig. 36. Sagittalschnitt. Stomodäum tiefer eingesenkt. Ventralrinne und Querschnitten tief eingeschnitten. Auflösung der beiden inneren Zellenlagen. Vergr. 450.

Fig. 37. Sagittalschnitt. Extremitäten vom Körper abgehoben. Stomodäum verschiebt sich nach vorn. Vergr. 450.

Fig. 38. Sagittalschnitt. Stomodäum noch weiter nach vorn geschoben, seine Ränder aufgewulstet. Auf der Ventralseite erste Anlage des Bauchstranges. Vergr. 450.

Fig. 39. Sagittalschnitt. Stomodäum ganz an die Vorderseite verschoben. Schnabel sich vom Körper absetzend. Abspaltung der dorsalen Zellenplatte im Inneren. Anlage des Cerebralganglions vorhanden. Vergr. 450.

Fig. 40. Sagittalschnitt. Der Schnabel hat völlig die Ventralseite erreicht, ist scharf vom Körper abgehoben. Nervensystem und dorsale Zellenplatte bereits deutlich ausgebildet. Vergr. 450.

Fig. 41. Sagittalschnitt eines älteren Stadiums. Schnabel wohl ausgebildet. Erstes Auftreten des Darmlumens. Vergr. 450.

Fig. 42. Sagittalschnitt. Äußeres Körperepithel weit vom Körper abgehoben. Erste Anlage des Proktodäums. Vergr. 450.

Fig. 43. Hinterer Abschnitt eines Sagittalschnittes, die Proktodäumanlage zeigend. Vergr. 600.

Tafel XVI.

Fig. 44. Sagittalschnitt durch eine ausgebildete Larve. Vergr. 600.

Fig. 45. Querschnitt des Keimes, dorsal den Verschluss der Einstülpungsstelle der inneren Zellenmasse zeigend, ventralwärts die erste Anlage der Ventralrinne. Vergr. 450.

Fig. 46. Querschnitt mit stärker ausgeprägter Ventralrinne und deutlicher Scheidung der inneren Zellenmasse in zwei Lagen. Vergr. 450.

Fig. 47. Querschnitt. Ventralrinne tief eingesenkt, innere Zellenmasse aufgelöst. Vergr. 450.

Fig. 48. Querschnitt. Ventralrinne seitlich sich verschiebend zur Ausbildung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 49—51. Querschnitte, die allmähliche Scheidung der Anlagen des Mitteldarmes, des Muskelbindegewebes und der dorsalen Zellenplatte zeigend. Vergr. 600.

248 Johannes Meisenheimer, Beitr. zur Entwicklungsgesch. der Pantopoden.

Fig. 52—56. Querschnitte, die weitere Ausbildung der gleichen Anlagen zeigend. In Fig. 53 tritt ein Darmlumen auf, in Fig. 55 ist die dorsale Zellenplatte völlig losgelöst, sind die Muskelzellen bereits wohl differenzirt. Vergr. 600.

Fig. 57. Längsschnitt durch das Mittelglied der dritten Extremität, die fast fertig ausgebildeten Muskelfasern zeigend. Vergr. 600.

Fig. 58. Frontalschnitt durch die Ventralhälfte des Keimes, sämtliche drei Bauchganglienpaare zeigend. Vergr. 450.

Fig. 59. Schnitt durch den Schlundring auf einem vor dem Ausschlüpfen stehenden Stadium. Vergr. 600.

Fig. 60. Querschnitt, zu beiden Seiten des Stomodäums die Anlage des oberen Schlundganglions aufweisend. Vergr. 450.

Fig. 61. Querschnitt, mit sich eben loslösender Gehirnanlage. Vergr. 450.

Fig. 62. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil des Keimes mit der Anlage des ersten Bauchganglions. Vergr. 450.

Fig. 63. Dessgl. mit losgelöster Anlage des ersten Bauchganglions. Vergr. 450.

Fig. 64. Querschnitt, die erste Anlage des zweiten und dritten Bauchganglions zeigend. Vergr. 450.

Fig. 65. Querschnitt, mit sich eben loslösender Anlage des zweiten und dritten Bauchganglions. Vergr. 450.

Tafel XVII.

Fig. 66. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil der erwachsenen und ausgebildeten Larve. Vergr. 600.

Fig. 67. Dessgl. durch den mittleren Körperabschnitt. Vergr. 600.

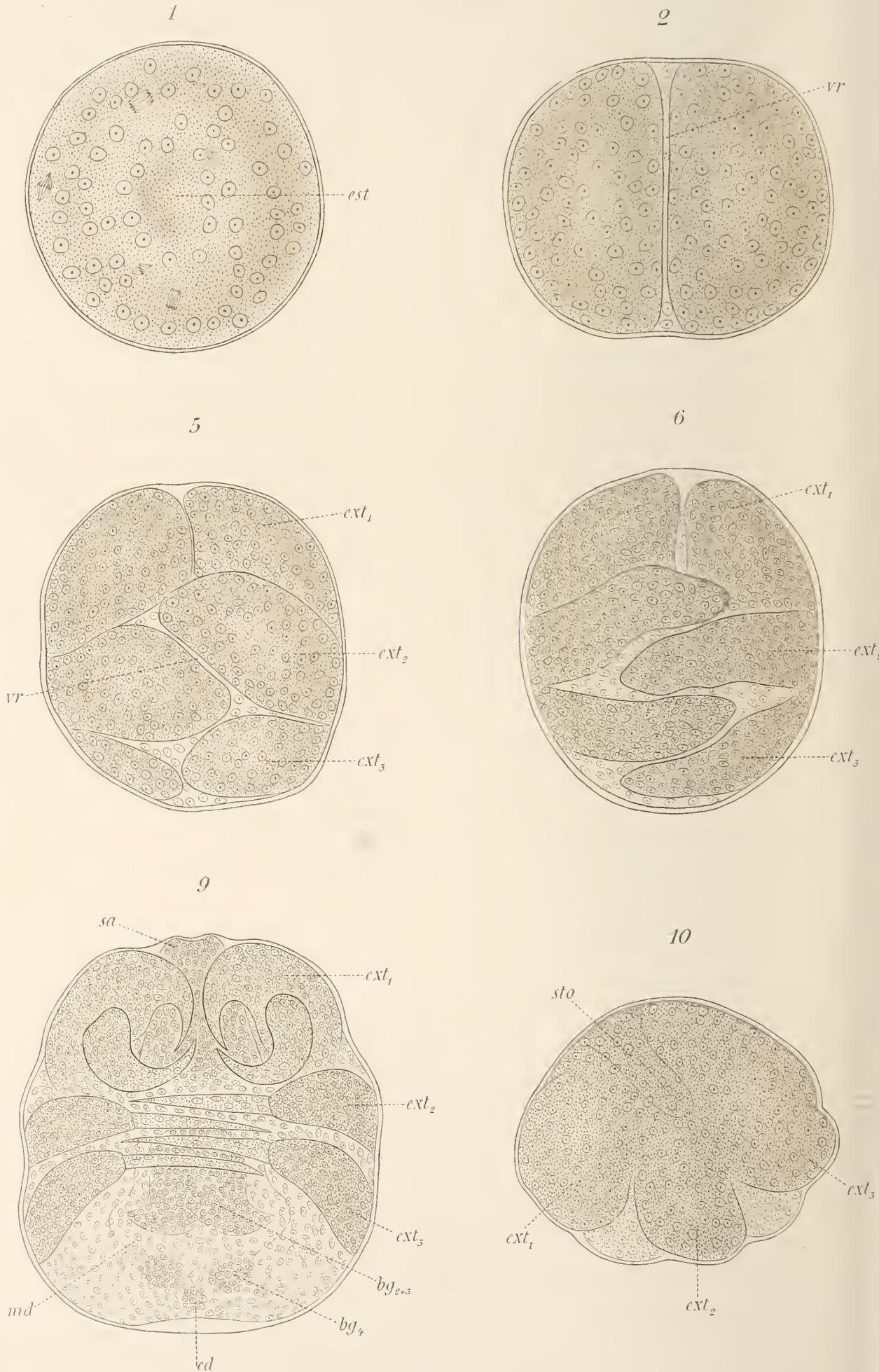
Fig. 68. Dessgl. durch den hinteren Körperabschnitt. Vergr. 600.

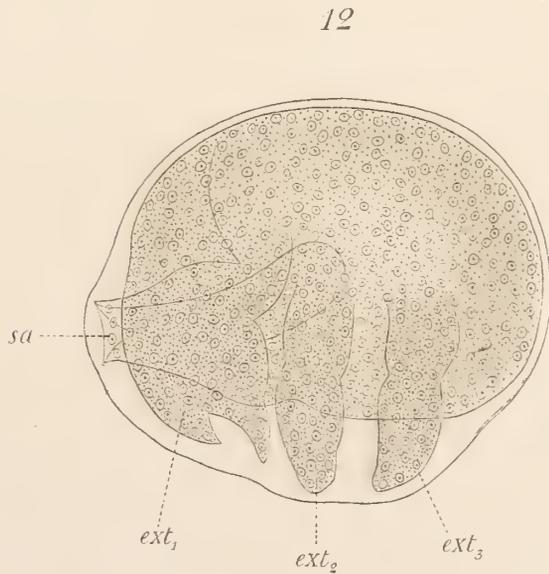
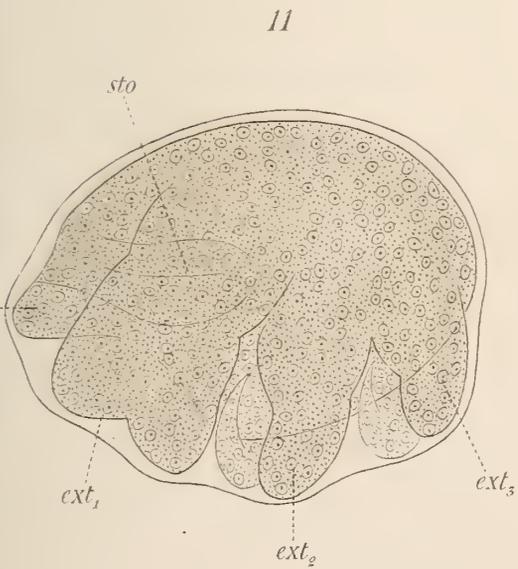
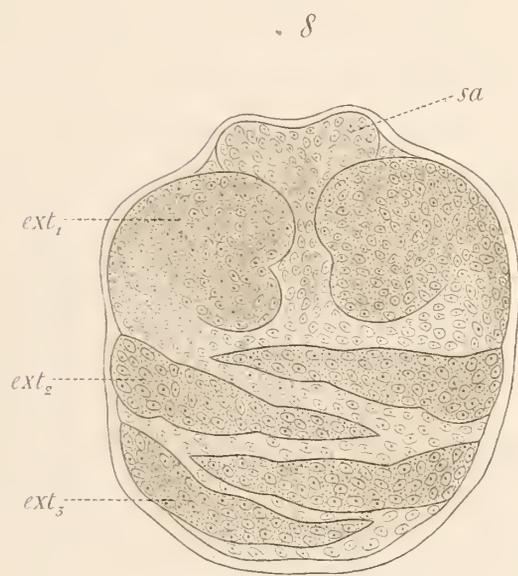
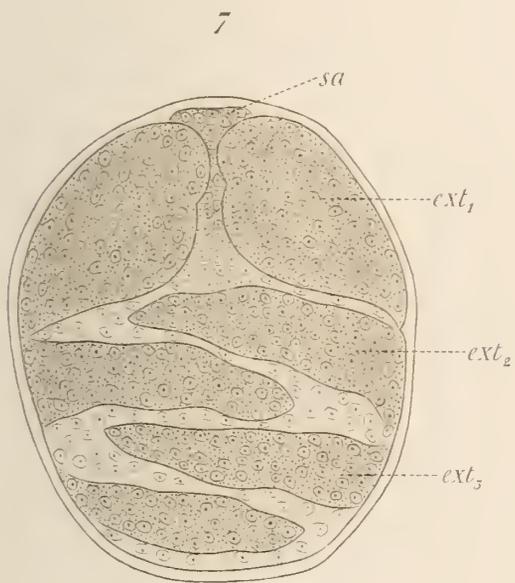
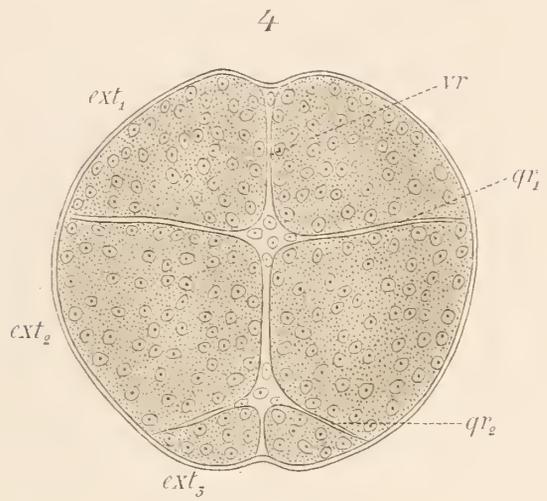
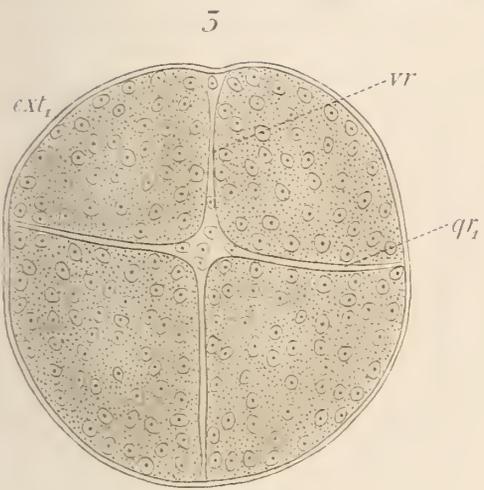
Fig. 69—70. Obere Hälften von Querschnitten, die Ausbildung der dorsalen Zellenplatte darstellend. Vergr. 600.

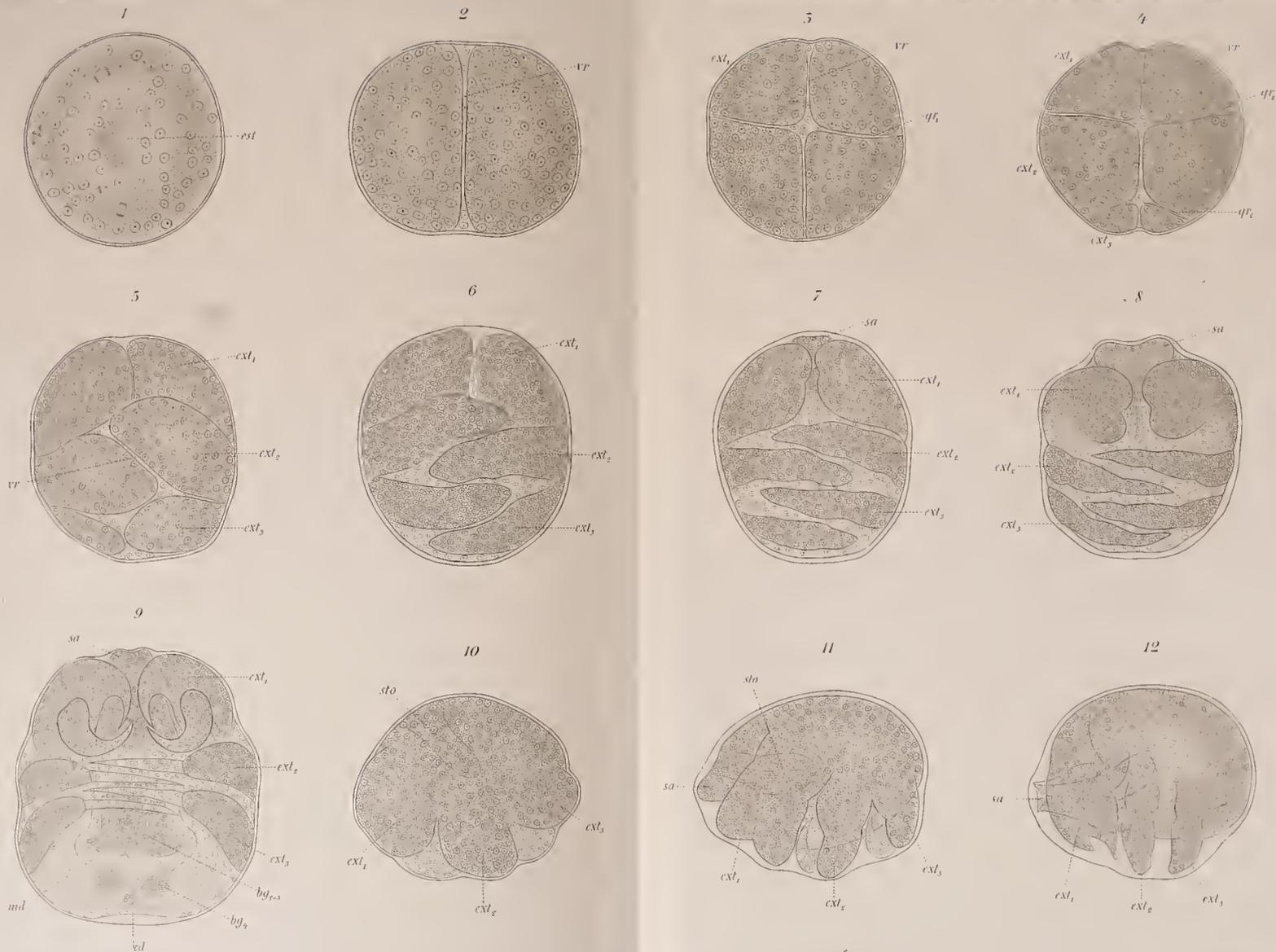
Fig. 71. Querschnitt durch die hintere Hälfte des Körpers einer vor dem Ausschlüpfen stehenden Larve, die Herzanlage (*dxp*) zeigend. Vergr. 600.

Fig. 72—76. Längsschnitte durch die erste Extremität, die Anlagen und Ausbildung ihrer Drüsen darstellend. Vergr. 600.

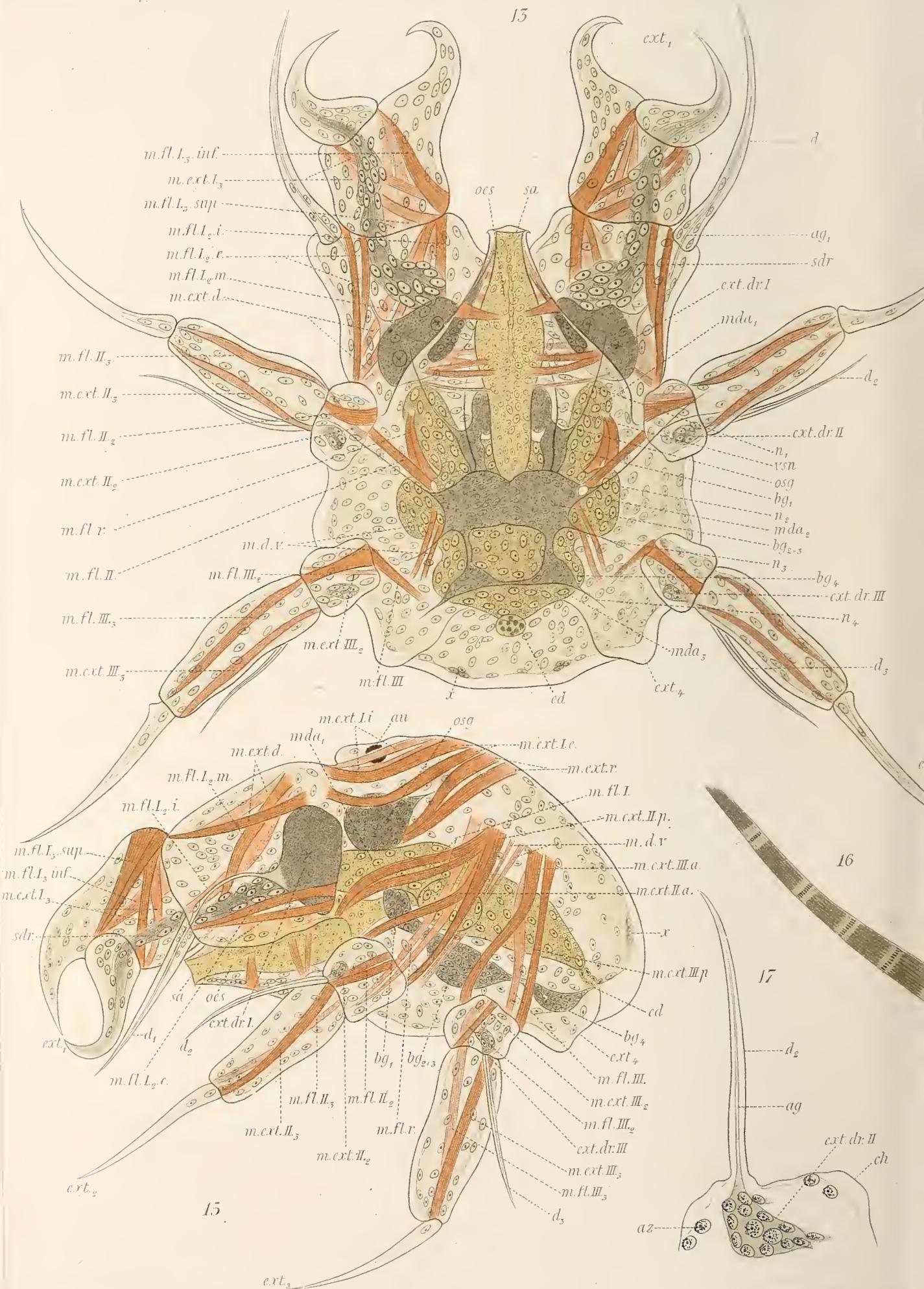
Fig. 77. Extremitätendrüse der ersten Extremität im Längsschnitt. Vergrößerung 850.





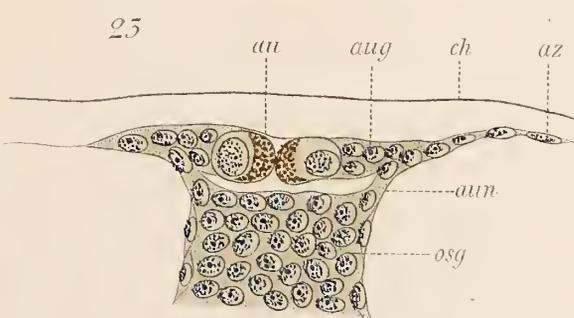
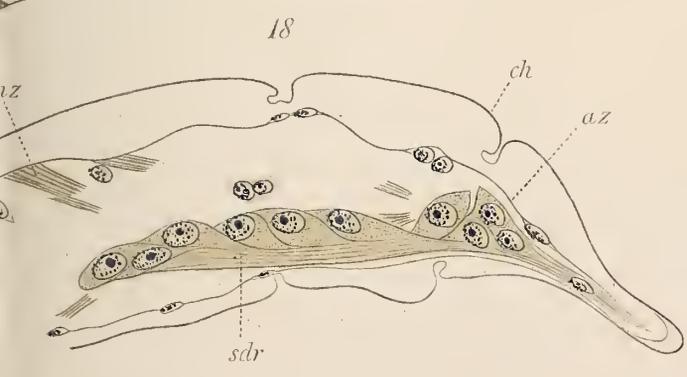
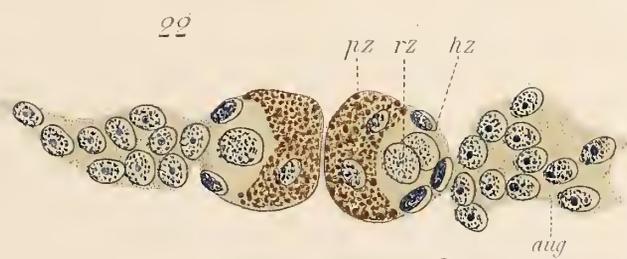
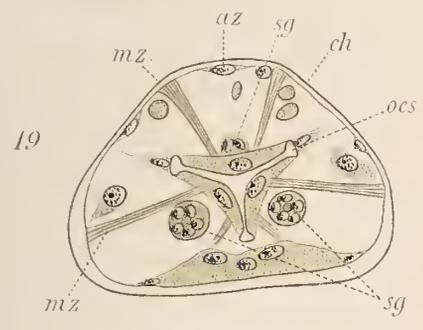
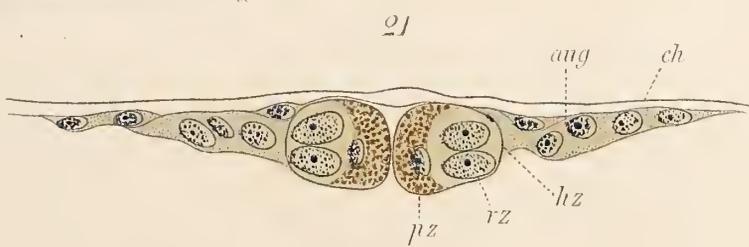
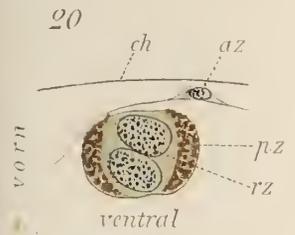
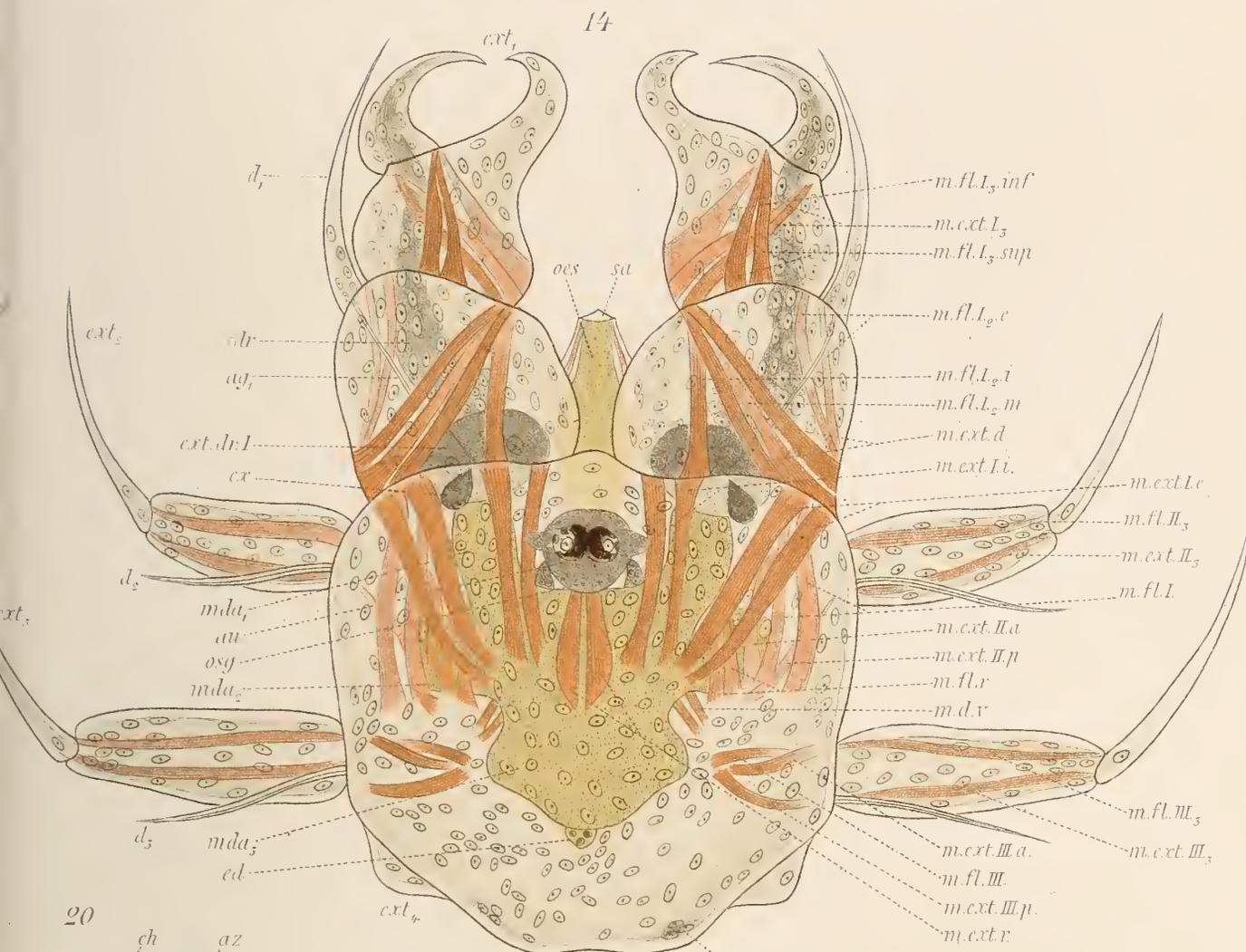


15

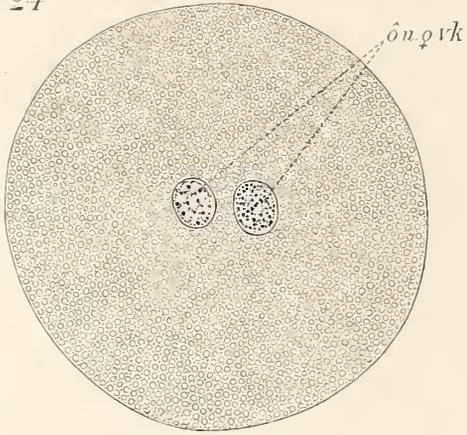


16

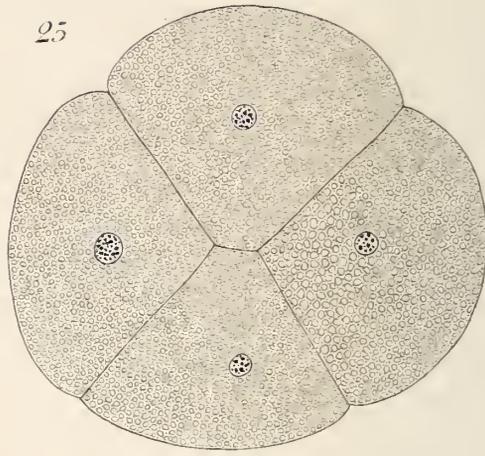
17



24



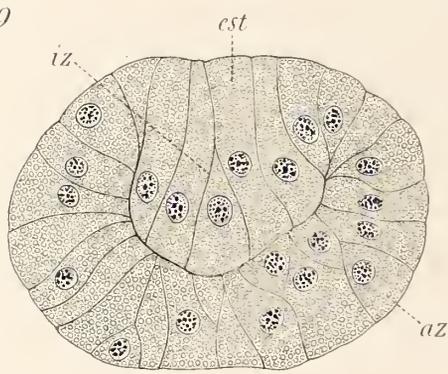
25



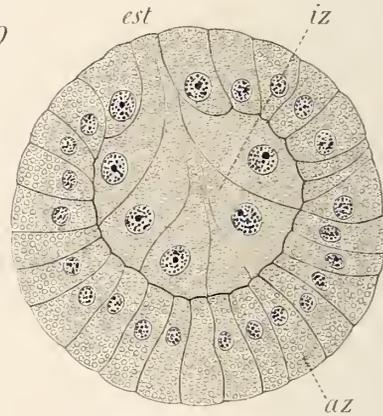
26



29



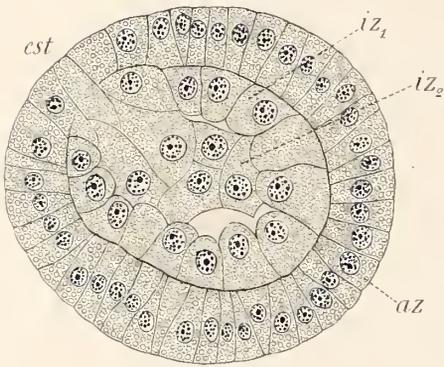
30



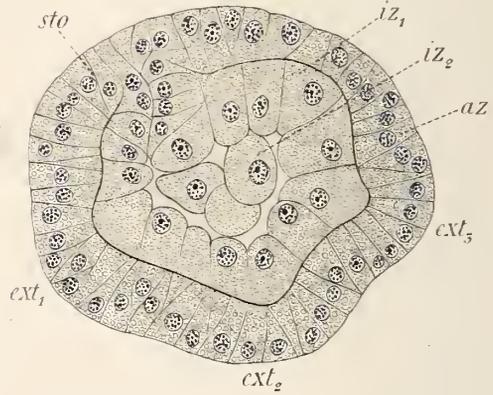
31



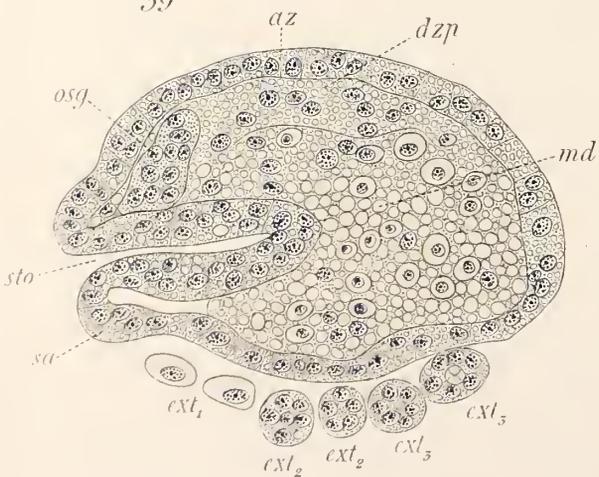
34



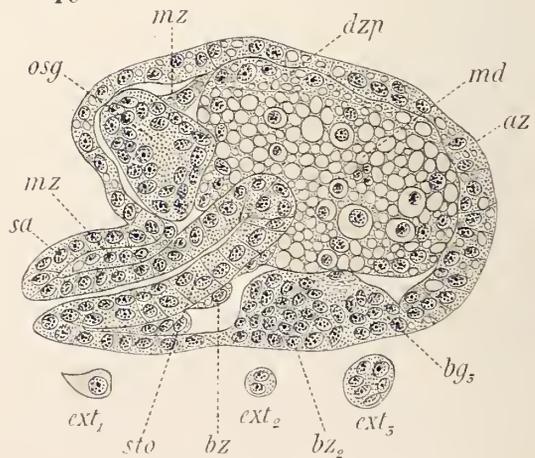
35



39

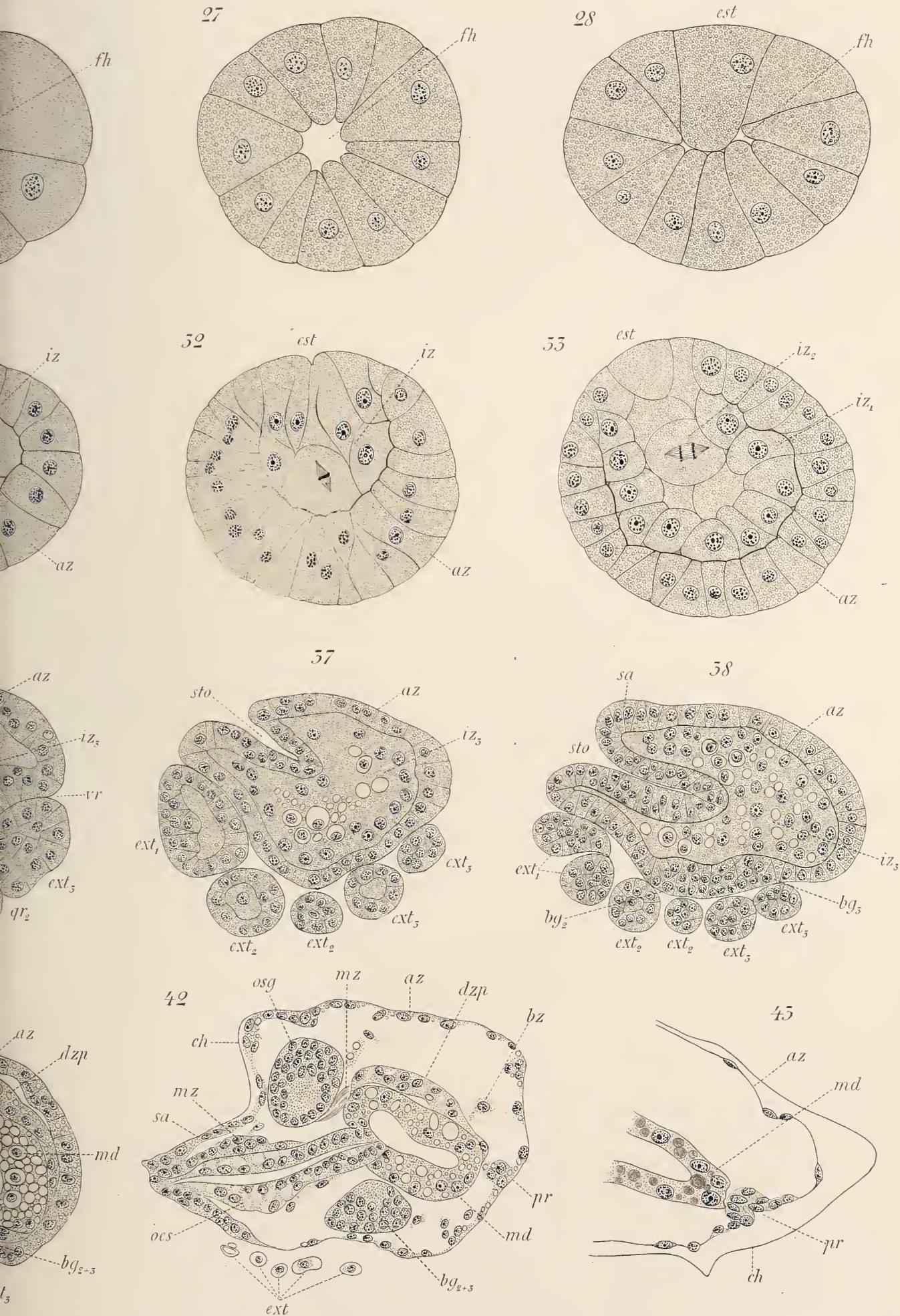


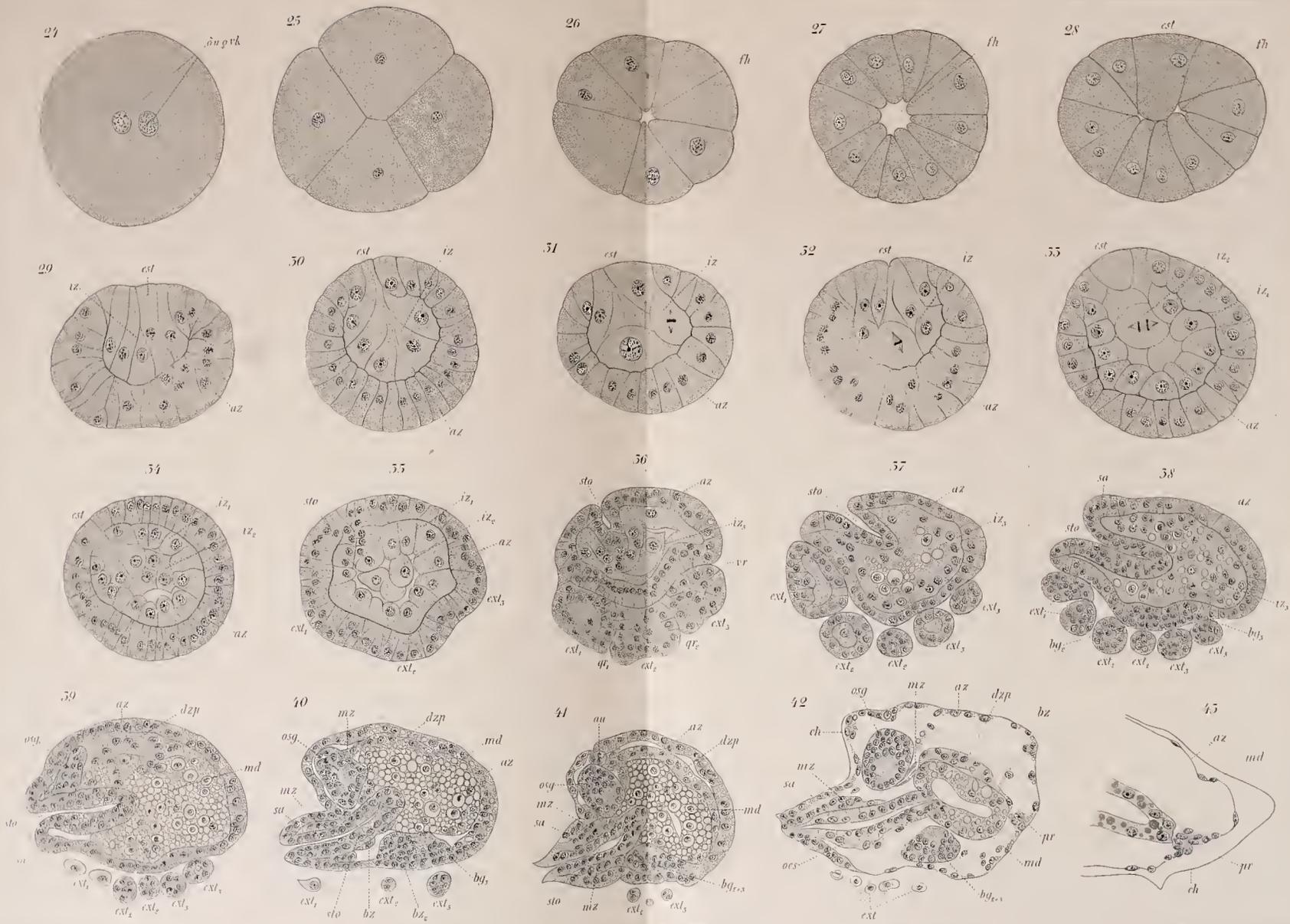
40

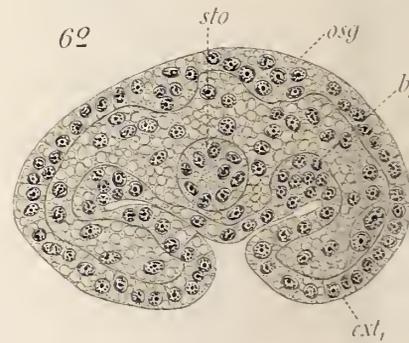
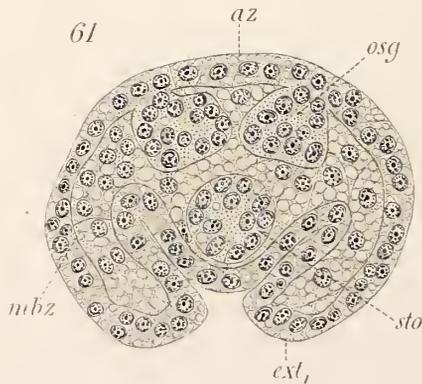
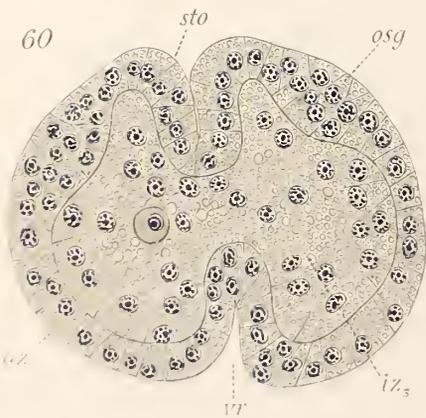
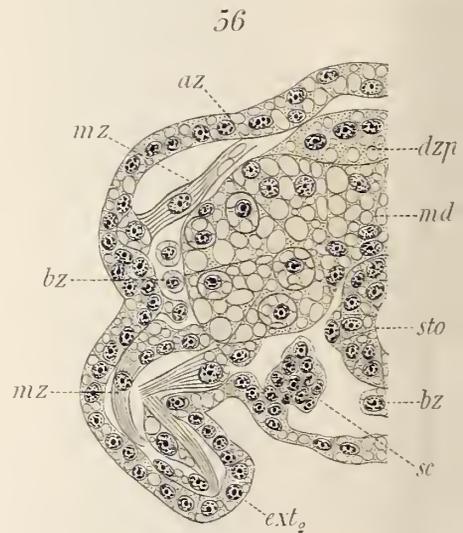
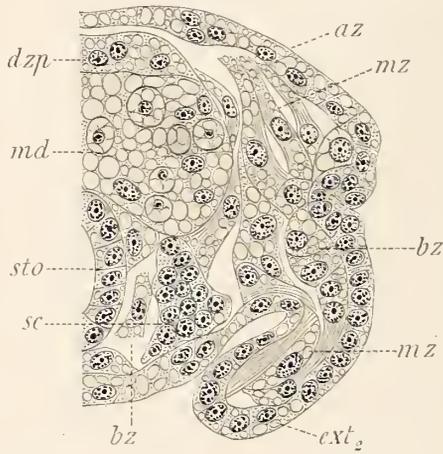
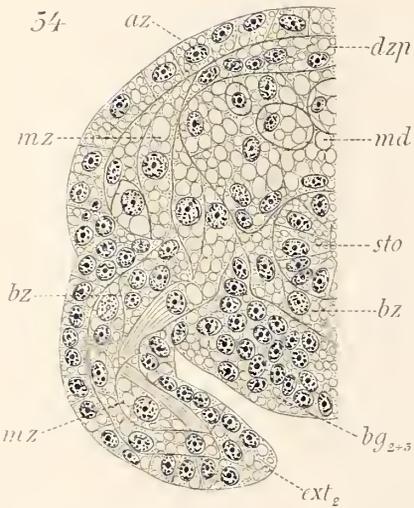
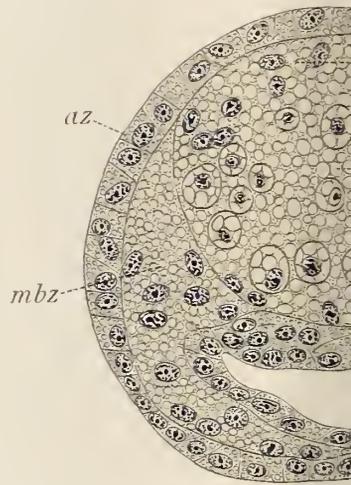
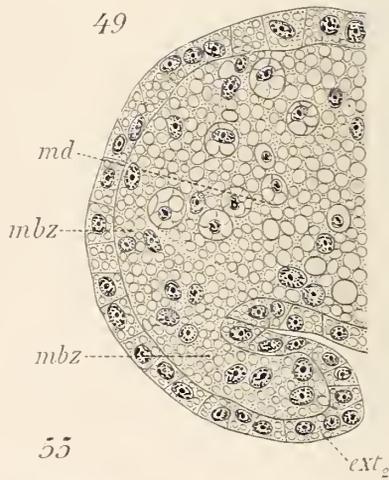
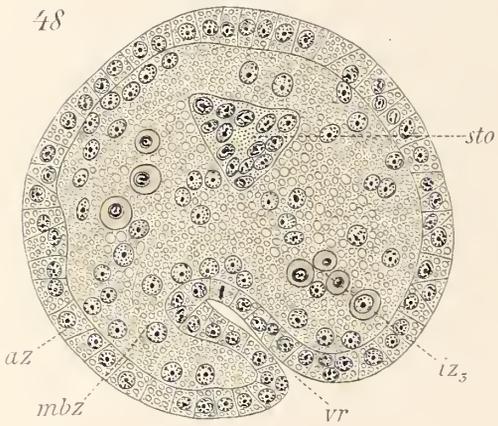
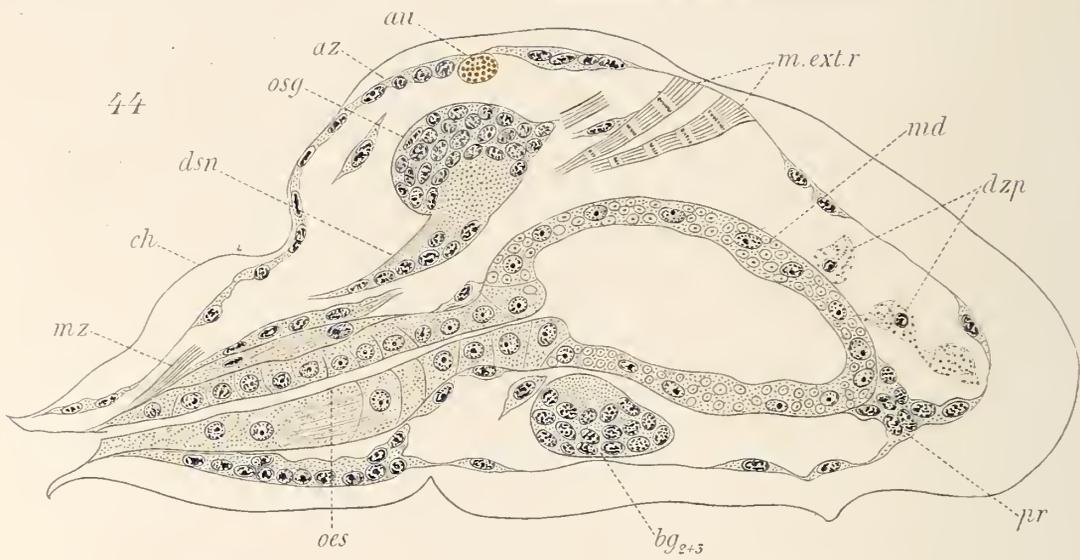


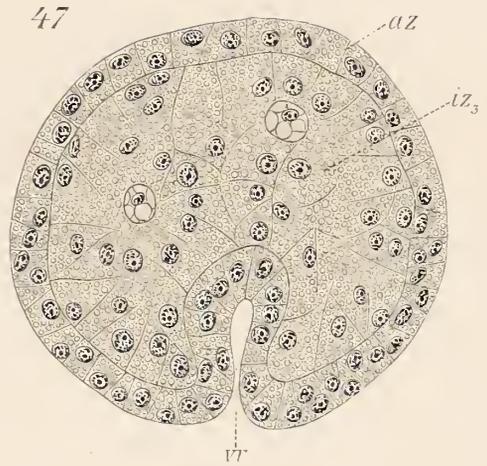
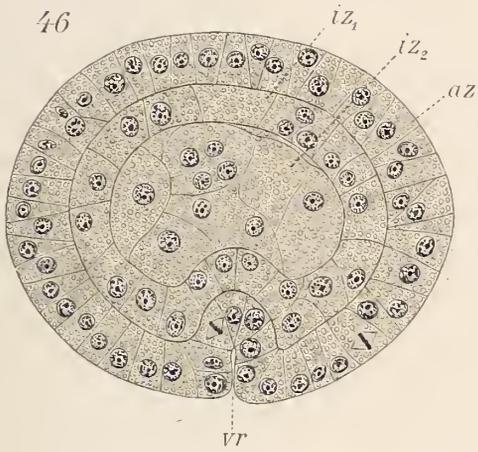
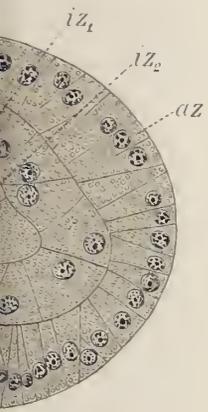
41





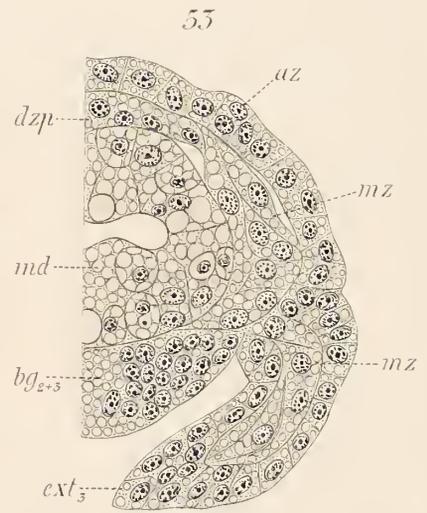
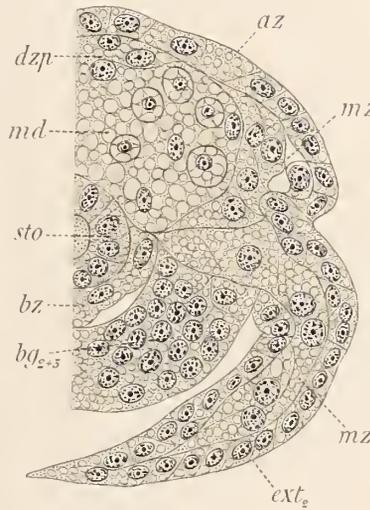
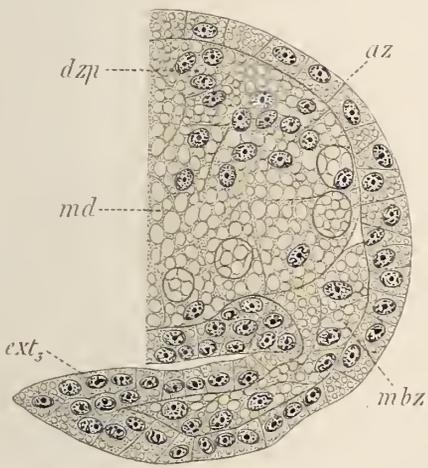




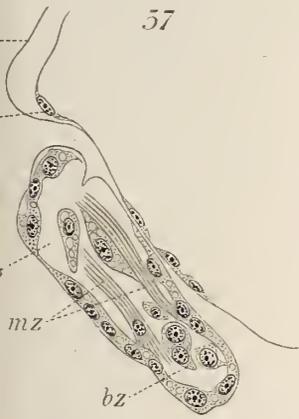


51

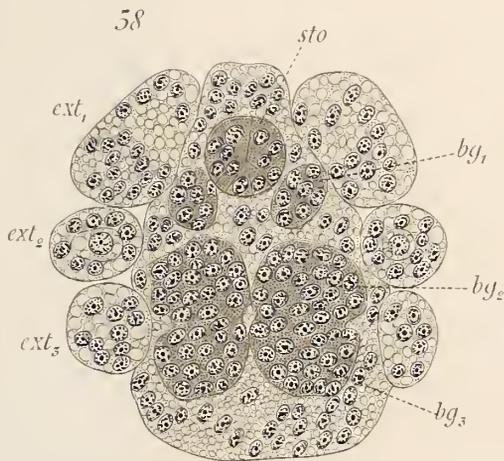
52



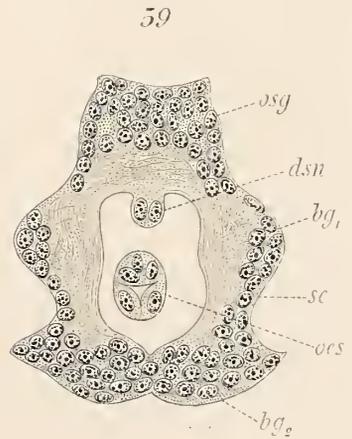
55



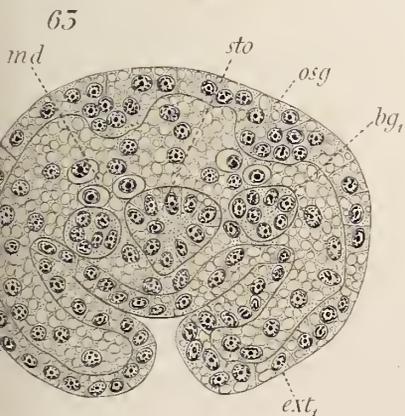
57



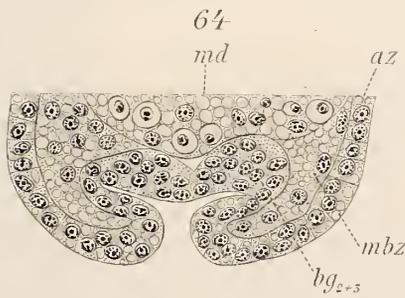
58



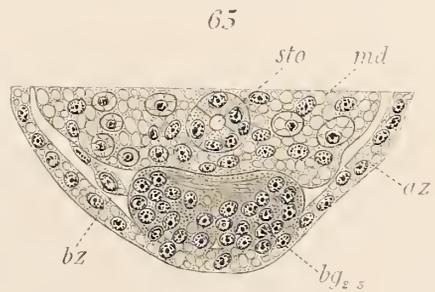
59



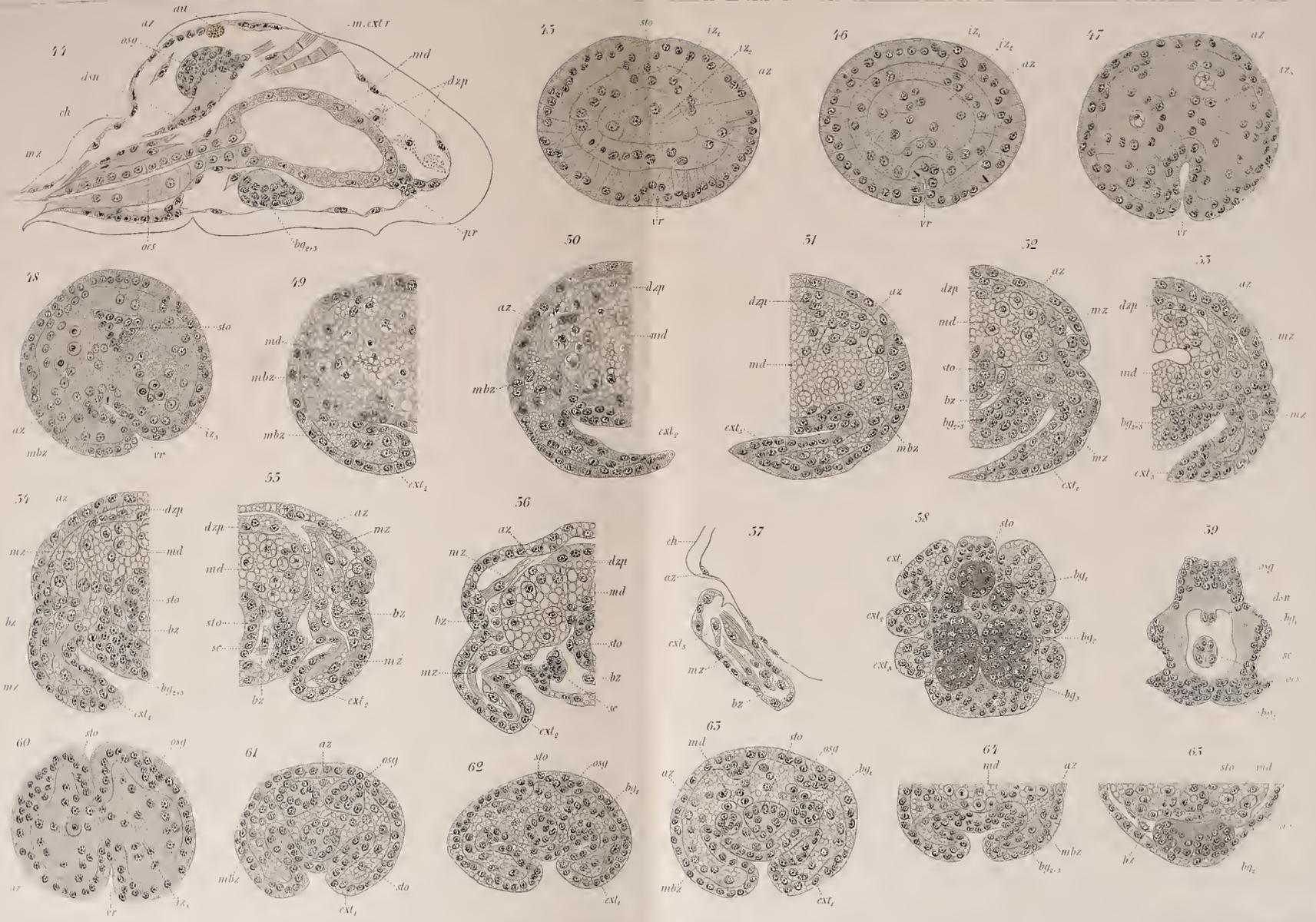
63

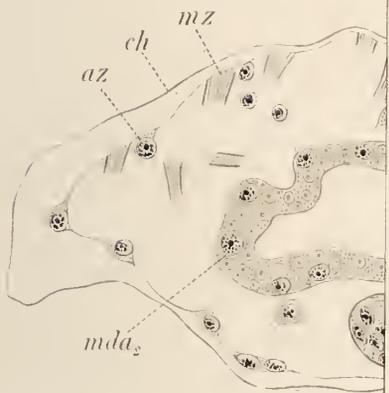
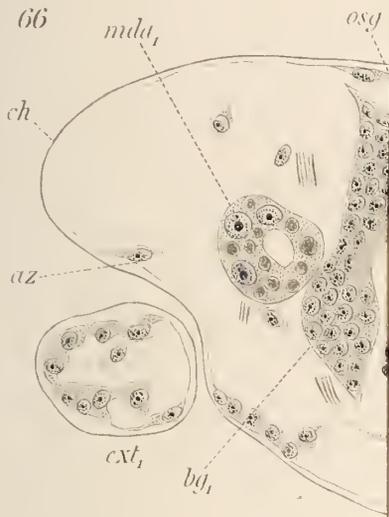


64



65





68



69

