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

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden.

I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation.

Von

Erwin Taube.

(Aus dem zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel XX, XXI und 6 Figuren im Text.

Material.

Während eines längeren Aufenthaltes in Bergen (Norwegen) hatte ich im Frühjahr 1907 Gelegenheit, eine größere Menge Euphausideneier — das Material für die vorliegende Arbeit — zu sammeln.

Gegen Mitte März begann das Meeresplancton aufzublühen, und mit einem Schlage veränderte sich das faunistische Bild, das man von den an Bergen angrenzenden Fjorden gewann. Im Laufe des Winters hatte ich mehrfach im Puddefjord und Byfjord in der Nähe der Stadt, sowie in weiter nach außen liegenden Fjorden nach Plancton gefischt und nur sehr geringe Mengen fangen können. Um so überraschender ist daher der rasche Wechsel, der sich im Frühjahr im Laufe von wenigen Tagen im pelagischen Tier- und Pflanzenleben bemerkbar macht. Besonders ist die kolossale Entwicklung von Diatomeen ins Auge fallend. An einer Stelle, wo ich eine Woche vorher das Netz eine halbe Stunde gezogen und dabei nur so viel Plancton gefangen hatte, daß davon das Wasser in einem größeren Gefäß fast nichts an Durchsichtigkeit verlor, zog ich nach einer Viertelstunde das Netz heraus, fand seine Wände ganz braun und den Grund des Netzes mit einer dicken Lage dunkelbraunen Schlammes bedeckt. Da mir die rapide Mengenzunahme der Planctonorganismen zu gewissen Jahreszeiten aus eigner Erfahrung noch nicht bekannt war, glaubte ich anfangs nichts andres, als daß das Netz auf dem Boden geschleift hätte. Ich stellte durch Loten genau die Tiefe fest, warf zum zweiten Male das Netz so aus, daß es unmöglich auf dem Boden schleppen konnte — und fand das Netz doch wieder

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

mit dem rätselhaften, braunen Schlamm gefüllt. Zu Hause klärte mich ein Blick ins Mikroskop sofort über die Natur dieses Schlammes auf — es waren ungeheuere Mengen Diatomeen, hauptsächlich der Gattung *Chaetoceras*.

Um beim Durchsuchen des Planctons nicht durch die Massen des störenden Nebenmaterials behindert zu werden, ist es daher ratsam, Netze mit nicht allzu kleinen Maschen zu verwenden. Mit Seidengaze Nr. 20 erhält man immer gewaltige Mengen von Diatomeen. Man muß Seidengaze Nr. 16 oder Nr. 12 anwenden.

Auch in der Nähe der Stadt Bergen waren im Plancton Euphausideneier, jedoch nicht in sehr großen Mengen, zu finden. Wenn ich das Netz etwa 20—30 Minuten gezogen hatte, fand ich im ganzen Fang vielleicht 50—60 Eier.

Am 2. und 3. April 1907 wurde von der biologischen Station in Bergen eine größere Dampferexkursion unternommen — hauptsächlich um ozeanographische Untersuchungen vorzunehmen —, an der ich Gelegenheit hatte, teilzunehmen. Die Fahrt führte uns mehr in die äußeren Fjorde, den Hjelte- und Herlöfjord. Während dieser Zeit hatte ich mehrfach Gelegenheit, vom Dampfer aus nach Plancton zu fischen. Besonders ein Fang erwies sich als besonders ergiebig, und ihm verdanke ich die Hauptmasse meines Materials. Der Fang wurde gleich an Ort und Stelle konserviert; nach der Rückkehr wurden die Eier ausgesucht und in Alkohol übergeführt. Die genaue Durchsicht und Bearbeitung des Materials konnte erst etwa 2 Monate später in München begonnen werden. Es stellte sich sehr bald heraus, daß das Material in gewisser Hinsicht sehr einseitig und unvollständig war. Es fehlten nämlich merkwürdigerweise fast alle jüngeren Furchungsstadien. Unter mehreren tausend Eiern, die auf das genaueste durchsucht wurden, fand ich nur etwa fünf bis sechs Eier auf dem Stadium von 16 Zellen, während die ersten Furchungsstadien vollkommen fehlten. Leider hatte ich auch versäumt, frei schwimmende Nauplien zu konservieren, weil ich anfangs ihre Zugehörigkeit zu den Eiern nicht genau kannte. Es liegt nahe, das Fehlen der ersten Furchungsstadien dadurch zu erklären, daß der Fang wohl schon zu spät im Jahr vorgenommen war. Daß dieses nicht die richtige Erklärung sein kann, beweist aber der Umstand, daß ich auch noch mehrere Tage später Eier auf verhältnismäßig jungen Stadien (32—62 Zellen) fand. Ich erwähne hier noch, daß die Fänge meist in den Vormittagsstunden, selten am Nachmittage gemacht wurden.

An dem vorhandenen Material konnte ich mit großer Genauigkeit

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

die Furchung des Eies vom 16-Zellenstadium bis zu 122 Zellen verfolgen und für jede einzelne Zelle ihre Genealogie feststellen. Es wäre natürlich von größtem Interesse gewesen, jede Zellgruppe bis zu ihren Urahnen verfolgen zu können, doch dazu mußte erst mein Material vervollständigt werden. Anfang Januar 1908 wandte ich mich daher an einige zoologische Stationen am Mittelländischen Meer mit der Bitte, mir in gewissen Abständen einige Planctonproben zu schicken, die ich auf mein Material hin durchsuchen wollte. Daß die gesuchten Eier im Mittelländischen Meer vorkommen würden, konnte ich aus einer Angabe Metschnikoffs (12, 13) entnehmen, der Eier und Larven in Messina und Villefranche gefunden hatte. Außerdem glaubte ich, daß die Laichzeit der betreffenden Tiere im Mittelländischen Meer früher sein würde, als im Norden, und daß ich also auf diese Weise früher zum gewünschten Material kommen könnte. Später wandte ich mich mit derselben Bitte auch an die biologische Station in Bergen.

Aus Rovigno und Villefranche bekam ich einige Planctonproben zugesandt, in denen aber anfangs nichts vom gesuchten Material zu finden war. In der dritten Sendung aus Villefranche — der Fang war am 8. Februar gemacht — fand ich eine geringe Anzahl von Eiern und einige Nauplien. Hiermit hatte ich also die Gewißheit, daß die Eier auch jetzt in Villefranche zu finden seien. Da ich mir sagte, daß ich durch eignes Nachsuchen an Ort und Stelle viel eher dazu kommen würde, die fehlenden Stadien zu finden, als in einigen mir zugesandten Planctonproben, und da es natürlich auch wichtig war, die am konservierten Material gemachten Untersuchungen noch einmal am lebenden nachzuprüfen, entschloß ich mich zu einer Reise nach Villefranche, um an der dortigen Zoologischen Station meine Untersuchungen fortzusetzen.

Während meines fünfwöchigen Aufenthaltes in Villefranche — von Ende Februar bis Anfang April — habe ich fast täglich das von den Stationsfischern gebrachte Plankton genau durchsucht. Außerdem habe ich selbst zahlreiche Fänge in der Bucht, wie im offenen Meer zu allen möglichen Tages- und Nachtzeiten in den verschiedensten Tiefen von der Oberfläche an bis zu 300 m ausgeführt. Es gelang mir aber nicht, die gewünschten ersten Furchungsstadien zu finden. Dagegen fanden sich ältere Stadien: Gastrulen, Nauplien und das sog. Calyptopisstadium. So zahlreich, wie ich die Eier in Norwegen gefunden hatte, traten sie aber hier niemals auf. Erst in der letzten Zeit meines Aufenthaltes in Villefranche glaubte ich dahinter gekommen zu sein, woran es lag, daß mir nie die jüngsten Furchungsstadien zu

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

Gesicht kamen. Nach einer frühmorgens unternommenen Fahrt, untersuchte ich den Fang sofort nach meiner Rückkehr, fand in ihm zwar nur einige wenige Eier, darunter aber eins von vier Blastomeren. Unter dem Mikroskop konnte ich die Furchung dieses Eies bis zum Achterstadium beobachten, worauf ich das Ei konservierte. Ich schloß daraus, daß die Eier wahrscheinlich nur in den frühen Morgenstunden abgelegt werden, und da ich bis dahin nur Fänge untersucht hatte, die später gemacht worden waren oder die erst nach einiger Zeit nach dem Fang zur Untersuchung kamen, so befanden sich die Eier stets in einem vorgerückteren Furchungsstadium. Es lag mir daran, diese Annahme dadurch zu prüfen, daß ich Fänge, die frühmorgens gemacht wurden, gleich nach dem Heraufholen konservierte. Von der Administration der Station wurde mir zuvorkommend die Stationsmotoryacht zur Verfügung gestellt, und ich unternahm auf ihr am Morgen eine Fahrt weiter hinaus aufs Meer, während der mehrere Fänge in 300 m, 100 m und an der Oberfläche ausgeführt wurden. Sofort nach dem Heraufholen der Netze wurden die Fänge konserviert. Es fanden sich aber darin nur eine verschwindend geringe Menge von Nauplien und etwas älteren Stadien. Eine einige Tage später unternommene Morgenfahrt hatte dasselbe Resultat. Ich konnte daher mit Sicherheit annehmen, daß die Laichzeit der Tiere schon vorüber sei, und daß sich Anfang April und später bei Villefranche überhaupt nicht mehr junge Furchungsstadien finden lassen würden. Deshalb beendete ich meinen Aufenthalt in Villefranche und kehrte nach München zurück.

In München fand ich eine Sendung aus Bergen vor, enthaltend mehrere Tausend von Euphausideneiern. Meiner Bitte, mir Planctonmaterial zu senden, war man in der liebenswürdigsten Weise entgegengekommen und hatte mir sogar die Mühe des Aussuchens der Eier aus dem Plancton abgenommen. Die erste flüchtige Sichtung des Materials zeigte mir sofort, daß ich es hier fast durchweg mit ganz jungen Stadien zu tun hatte. Bei genauerer Prüfung ergab sich die merkwürdige Tatsache, daß die Hauptmasse des Materials aus Eiern von acht und 16 Blastomeren, bzw. einem Übergangsstadium von acht zu 16 Zellen, bestand. Die ganze Masse der Eier mußte also fast gleichzeitig befruchtet worden sein und sich gleichmäßig weiter entwickelt haben. Vereinzelte Eier, die schon bedeutend älter waren und schon Extremitätenanlagen zeigten, konnten also nicht zum selben »Satz« gehören, sondern mußten früher abgelegt worden sein. Sehr selten waren in der großen Menge Stadien von vier oder sogar von zwei Zellen zu finden. Dagegen fanden sich einige ungefurchte Eier. — Auf

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

meine Anfrage wurde mir mitgeteilt, daß dieser Fang um etwa 1 Uhr nachmittags gemacht worden sei. Meine Annahme, daß die Eier schon in den frühen Morgenstunden abgelegt würden, wie ich nach meinen Beobachtungen in Villefranche schließen zu dürfen glaubte, trifft also jedenfalls für die Verhältnisse in Norwegen nicht zu, denn sonst hätten die um 1 Uhr nachmittags konservierten Eier in der Furchung schon weiter voraus sein müssen.

Geschichtliches.

Über die Entwicklung der Euphausiden existiert eine kleine Reihe von Arbeiten, die sich fast nur mit den Veränderungen befaßt, die das Tier im postembryonalen Zustand durchläuft. Dana (6) beschrieb mehrere pelagische Formen als verschiedene Genera: *Calyptopis*, *Furcilia* und *Cyrtopia*. Von Claus wurde aber 1863 (4) der larvale Charakter dieser Formen nachgewiesen und alle drei als frühe Entwicklungsstadien von Euphausiden erkannt. 1869 und 1871 beschrieb Metschnikoff (12 und 13) einige pelagische Larvenformen, die er bei Messina und Villefranche fischte, und die er in die von Claus beschriebenen Euphausidenlarven übergehen sah. Doch glaubte er es mit einer andern Art, als der von Claus beschriebenen *Euphausia Mülleri* zu tun zu haben. In seinem Bericht über die Schizopoden der Challenger-Expedition (14) konnte G. O. Sars die larvale Entwicklung mehrerer exotischer Euphausiden beschreiben. Einen kurzen Bericht über die Metamorphose der britischen Euphausiden gaben Brook und Hoyle im Jahre 1887—1888 (2). 1898 erschien eine Arbeit von G. O. Sars: »On the propagation and early development of Euphausiidae (15).« Dieses ist meines Wissens die einzige Arbeit, die sich nicht nur mit der postembryonalen Metamorphose der Euphausiden beschäftigt, sondern auch eine Darstellung der Furchung und der ersten embryonalen Vorgänge gibt.

Die Zweifel, die Brooks in seiner *Lucifer*-Arbeit (1, S. 63, 64) über die Zugehörigkeit der von Metschnikoff beschriebenen Eier und Larven zu *Euphausia* ausspricht, werden, meiner Meinung nach, vollkommen durch die Sarsschen Befunde beseitigt. Sars hat das Ausschlüpfen des Nauplius aus dem Ei beobachtet und beschreibt die Umwandlung des Nauplius bis zum sog. »letzten (oder dritten) Calyptopisstadium«. Einige dieser Larven konnten von ihm als zu *Nyctiphanes norvegicus*, andre zu *Thysanoëssa neglecta* gehörig bestimmt werden. Außerdem käme noch *Boreophausia Raschii* in Betracht, weil diese drei Formen die häufigsten Euphausiden des Christianiafjords wären,

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

aus dem sein Material stammte. Da ich die vollkommene Übereinstimmung meines Materials mit den von Sars beschriebenen Eiern und Larven bis zum Calyptopisstadium habe feststellen können, so kann es sich also im vorliegenden Falle auch nur um eine der drei von Sars genannten Arten handeln.

Methoden.

Der ganze Fang wurde zuerst durch Seidengaze filtriert, um den Überfluß des Wassers zu entfernen, dann in kleinen Portionen unter der Lupe genau durchmustert und die Objekte mit der Pipette herausgefangen. Auf diese Weise konnte man ziemlich sicher sein, auch aus einer großen Planctonmenge, in der nur sehr wenige Eier waren, doch alle herauszufinden. In Villefranche konnte ich fast nur diese Art des Heraussuchens anwenden, weil die Eier dort sehr selten waren. Traten die Eier in sehr großen Mengen auf, wie es in Norwegen der Fall war, so konnte man sich das zeitraubende Aussuchen unter der Lupe ersparen, und der filtrierte Fang wurde sofort in toto fixiert. Nach dem Fixieren wurde der Fang in eine große, flache Glasschale gegossen und auf eine schwarze Unterlage gestellt. Da die fixierten Eier sich jetzt sehr deutlich abhoben, konnte man sie, auch mit bloßem Auge, rasch aussuchen. — Die Fixation geschah hauptsächlich in Bouinscher Lösung (15 Teile gesättigte, wässerige Pikrinsäure, fünf Teile Formol [40%ig] und ein Teil Eisessig). Die Eier wurden 3—5 Stunden in der Lösung gelassen und dann direkt in 70%igen Alkohol übergeführt. Ein vorheriges Auswaschen in Seewasser, das ich anfangs anwandte, erwies sich später als überflüssig. — Der 70%ige Alkohol muß mehrere Male gewechselt werden, bis er die Pikrinsäure möglichst stark ausgezogen hat. Zum späteren Gebrauch wurden die Eier in 96%igem Alkohol aufbewahrt. — Es wurden auch andre Reagenzien zum Fixieren verwandt — Sublimat-Eisessig, Pikrinessigsäure, verdünnte Flemmingsche Lösung und das von Wilson (17) für *Nereis*-Eier angegebene Gemisch von Glyzerin, Wasser und Essigsäure — keines erwies sich aber in dem Maße geeignet, wie die oben angegebene Lösung.

Die Färbung geschah fast nur in Boraxkarmin; Pikrokarmin gab dieselben Resultate. Nach vorhergehender Fixierung in Wilsons Gemisch färbte ich auch zur Untersuchung in toto in Schneiders Essigsäurekarmin. Es ergaben sich aber keine Vorteile gegenüber der »Bouin«-Boraxkarminbehandlung. — Schnitte wurden bisweilen auch nach Heidenhain gefärbt.

Die Untersuchung des Materials geschah in zweierlei Weise:

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

Untersuchungen an durchsichtig gemachten Objekten in toto und Untersuchungen an Schnitten. Die erste Methode wurde hauptsächlich bei der Untersuchung der Furchungsstadien angewandt. Um die Eier möglichst durchsichtig zu machen, mußten sie in Glyzerin oder in Nelkenöl übergeführt werden. Obgleich Nelkenöl mitunter sehr gute Resultate gab, da es stärker aufhellte als Glyzerin und daher oft auch tiefer liegende Zellschichten erkennen ließ, habe ich es doch im Laufe der Untersuchung immer weniger und weniger angewandt, weil die Objekte im Nelkenöl so brüchig wurden, daß sich selten die genaue Untersuchung eines bestimmten Eies zu Ende führen ließ. — Die Überführung der Objekte aus dem Alkohol in Glyzerin mußte mit allergrößter Vorsicht vorgenommen werden, da sonst Schrumpfungen eintraten. Ich machte gewöhnlich ein Gemisch von zwei Teilen 70%igen Alkohols und einem Teil Glyzerin, in welches dann die Eier aus 70%igem Alkohol mittels des Senkverfahrens übergeführt wurden. Das Probiergläschen mit den Eiern ließ ich dann mehrere Tage offen stehen, wodurch der Alkohol allmählich verdunstete und die Eier äußerst langsam in Glyzerin steigender Konzentration gelangten. Es ergaben sich auf diese Weise die allerschönsten Bilder, besonders wenn die meisten Zellen in Teilung waren und Furchungsspindeln zeigten. — Unter dem mit Wachsfüßchen versehenen Deckglas ließen sich die Eier in Glyzerin durch vorsichtiges Schieben des Deckglases mit einer Präpariernadel leicht hin- und herrollen und in eine jede gewünschte Stellung bringen.

Die weitere Untersuchung der Furchungsstadien zur genauen Aufstellung einer »cell-lineage« geschah in folgender Weise. Von jedem Furchungsstadium wurde mittels des Zeichenapparates und bei Anwendung von Ocul. 1 und Objektiv 7 eine ganze Reihe von Bildern — oft 20 bis 30 — entworfen, so daß auf diese Weise alle Zellen zur Darstellung kamen. Es war meist ratsam, recht viel Bilder von einem Ei anzufertigen, damit jede Zelle mit ihren Nachbarzellen in möglichst geringer perspektivischer Verkürzung zu Papier gebracht wurde. Anderseits war man hierzu auch genötigt, weil sich bei den kugeligen Eiern gewöhnlich nur eine geringe Zahl von Zellen auf einmal als Oberflächenbild zur Darstellung bringen ließ. Es bietet natürlich anfangs Schwierigkeiten, sich in dem Gewirr der Zellgrenzen und der scheinbar gleich aussehenden Zellen zurecht zu finden. Doch läßt sich an jedem Ei von 32 bis 122 Zellen leicht der vegetative Pol an der Größe seiner Zellen erkennen, und hiermit ist schon ein Orientierungs- und Ausgangspunkt gegeben. Schwieriger ist die Sache, wenn man an den animalen Pol kommt. Als bedeutende Erleichterung erweist es sich dann, wenn

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

man ein Ei wählt, an dem alle Zellen der animalen Hälfte in Teilung begriffen sind und sich entweder auf dem Stadium der Kernplatten oder Tochterplatten befinden. Erstens sind dann nicht alle Zellen immer auf demselben Stadium der Caryokinese, und zweitens ist die Lage der Spindeln zu ihren Nachbarspindeln oft eine sehr charakteristische, was sich aber bei ruhenden Kernen noch nicht erkennen läßt. Man kann sich dann leicht unter dem Mikroskop eine bestimmte Zelle merken, die man auf der Zeichnung besonders markieren muß. Rollt man jetzt das Ei so, daß diese Zelle an den Rand rückt und andre dafür zum Vorschein kommen, so hat man immer einen Orientierungspunkt, von dem ausgehend man die übrigen Zellen der Zeichnung numerieren kann. Nachdem ich auf diese Weise mehrere Hundert Zeichnungen angefertigt hatte, bekam ich vollkommen Einblick in die Lage jeder einzelnen Zelle und ihre Beziehungen zu den Nachbarzellen. Nur so war es möglich, sich ein klares Bild von allen Zellgrenzen zu verschaffen, was, wie ich später zeigen werde, von größter Wichtigkeit ist.

Bei der Anwendung der Schnittmethode hatte ich sehr viel mit einer Schwierigkeit zu kämpfen, die zu überwinden mir nur teilweise gelang, nämlich einer genauen Orientierung der Objekte. Es erwies sich nämlich, daß sehr frühzeitig — eigentlich schon beim Achtzellenstadium — eine bilaterale Symmetrie auftritt. Im Stadium von 32 oder 62 Blastomeren wird diese Bilateralität leicht am vegetativen Pol erkannt, wo zwei Zellen genau in der Mediane liegen. Natürlich war es dann nötig, Schnitte sagittal durch diese beiden Zellen und quer zur Symmetrieebene zu führen. Immerhin ist auf diesem Stadium die Orientierung noch verhältnismäßig leichter möglich, weil die Zellen noch sehr groß sind. Ebenso hat man bei älteren Eiern einen Anhaltspunkt an den auftretenden Extremitätenanlagen. Rein unmöglich ist aber die Orientierung im Stadium der älteren Gastrula, weil hier die Zellen schon so klein sind, daß sie nur noch in einem stark aufhellenden Medium, wie Glyzerin oder Nelkenöl im Oberflächenbild zu erkennen sind. Im geschmolzenen Paraffin läßt sich aber von den einzelnen Zellen nichts erkennen, zumal hier die Untersuchung bei schwacher Vergrößerung vorgenommen und sehr rasch ausgeführt werden muß. — Ich habe dann solche Eier nach dem Verfahren von Cerfontaine (3) in Celloidin-Nelkenöl eingebettet. Weil aber die Eier auch in Celloidin bedeutend an Durchsichtigkeit verlieren und weil das ganze Verfahren ein sehr mühsames und zeitraubendes ist, so habe ich es schließlich aufgegeben. Ich habe dann die Gastrulen ohne vorhergehende Orientierung nach der gewöhnlichen Xylol-Paraffinmethode behandelt und

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

damit noch die besten Resultate erzielt. Natürlich ist dann nur ein ganz geringer Prozentsatz von Eiern wirklich quer oder sagittal geschnitten. Wenn man aber schon einigen Einblick in die Vorgänge einer älteren Gastrula hat, so kann man auch aus Schnitten, die ohne bestimmte Richtung geführt sind, manche interessante Einzelheit entnehmen.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, möchte ich es nicht unterlassen, an dieser Stelle allen, die mir bei dieser Arbeit wertvolle Hilfe und Rat angedeihen ließen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herrn Dr. B. Helland-Hansen, Direktor der biologischen Station in Bergen, danke ich für die liebenswürdige Gastfreundschaft, die ich so lange an der biologischen Station in Bergen genossen und für alle entgegenkommende Hilfe, die er mir beim Beschaffen meines Materials erwiesen hat. Gleichen Dank schulde ich Herrn Dr. Davidoff, Direktor der zoologischen Station in Villefranche. Meinen wärmsten Dank spreche ich Herrn Geheimrat Prof. R. Hertwig aus, in dessen Institut ich diese Arbeit ausführen durfte und dessen liebenswürdige Leitung und Ratschläge mir von größtem Wert waren. Ebenso danke ich Herrn Dr. Goldschmidt für manchen anregenden Hinweis, den er mir beim Durchsehen meiner Präparate gegeben hat.

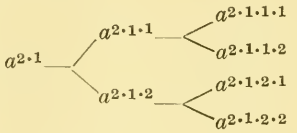
Nomenklatur.

Im folgenden werde ich die Wilsonsche Nomenklatur (17) für Zellgenealogie anwenden, nur mit dem Unterschiede, daß ich keine großen Buchstaben zum Bezeichnen des ursprünglichen Macromerenquartetts benutzen werde. Die Furchung ist eine fast vollkommen äquale, so daß keine Unterschiede zwischen Macro- und Micromeren zu erkennen sind. Die vier Zellen des Viererstadiums nenne ich also: *a*, *b*, *c*, *d*. Ebensowenig werde ich im folgenden die Regel streng durchführen, daß die dem animalen Pol näheren Tochterzelle den Index 1 bekommt, während ihre Schwesterzelle, die näher dem vegetativen Pol liegt, mit dem Index 2 bezeichnet wird. Es läßt sich, namentlich in den älteren Furchungsstadien, nur mit allergrößter Mühe, und manchmal überhaupt nicht, feststellen, welche Zelle eigentlich mehr dem einen, und welche mehr dem andern Pol genähert ist, da sich wohl der vegetative Pol, aber nie der animale leicht erkennen läßt. Auch bei meridionalen Teilungen habe ich es nicht durchgeführt, daß stets eine bestimmte Tochterzelle mit dem Index 1 bzw. 2 belegt wird. Die Hauptsache bei einer Nomenklatur für Zellgenealogie soll doch sein, daß man nach der Bezeichnung, die die Zelle trägt, sofort erkennen kann, welches die Urahnen dieser

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

Zelle sind, und daß man von jeder Zellgruppe sagen kann, ob sie gemeinschaftliche Vorfahren hätte.

Ganz kurz die Grundzüge des angewandten Systems. Die Zellen *a*, *b*, *c*, *d* zerfallen in die Tochterzellen: a^1, a^2, b^1, b^2, c^1, c^2, d^1, d^2. In der nächsten Generation liefert die Zelle a^1 zwei Zellen $a^{1.1}$ und $a^{1.2}$ aus b^2 entsteht $b^{2.1}$ und $b^{2.2}$ usw. Habe ich nun später z. B. zwei Zellen: $a^{2.1.2.1}$ und $a^{2.1.1.1}$, so kann ich aus den Indices folgendes erkennen. Erstens stammen beide Blastomeren von der *a*-Zelle des Viererstadiums ab, und zweitens waren sie noch vor zwei Generationen in einer einzigen Mutterzelle vereinigt. Letzteres erkennt man daraus, daß beim Vergleich der Indices von links nach rechts die Ziffern bis auf die beiden letzten gleich sind. In der Zelle $a^{2.1}$ waren also die beiden angeführten Zellen vereinigt, was durch folgenden, kleinen Stammbaum verdeutlicht wird:



Eiablage, Eihüllen.

Da in meinem Material alle Entwicklungsstadien zu finden waren, so ist es wohl sicher, daß die Weibchen der betreffenden Art ihre Eier im Gegensatz zu andern Euphausiden frei ablegen und nicht längere Zeit im Säckchen mit sich herumschleppen. Sars hält es für unzweifelhaft, daß bei den oben genannten, in Frage kommenden Arten die ganze Entwicklung, von der ersten Furchung an, an frei schwimmenden Eiern vor sich geht.

Ganz kurz will ich noch erwähnen, daß Sars eigentümlich gebaute, äußerlich fast wie Eier aussehende Körper beschreibt, die er »Spermatosphären« nennt. Sie sollen Spermatozoen enthalten, die beim Quellen der äußeren Hülle der Spermatosphäre durch besondere Kanäle nach außen gepreßt werden und dann die Befruchtung vollziehen. — Obgleich ich mehrere tausend Eier durchmustert habe, sind mir ähnliche Gebilde nie zu Gesicht gekommen.

Beim Durchsuchen des Planctons fallen die Eier sofort durch ihre Größe und den glashellen Perivitellinraum, der sie umgibt, auf. Der Durchmesser der eigentlichen Eizelle beträgt ungefähr nur $^1/_3$ der ganzen Kugel. Nach außen wird der Perivitellinraum durch eine äußerst zarte und vollkommen durchsichtige Membran begrenzt. Im

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

Gegensatz zu Sars und mit Brook und Hoyle (2) glaube ich, daß man es hier mit einer richtigen Membran zu tun hat, da man bei stärkerer Vergrößerung und an Schnitten ganz deutlich doppelte Konturen erkennen kann. Der Perivitellinraum ist von einer glashellen Flüssigkeit erfüllt, in der das Ei frei schwimmt. Beim ruhigen Flottieren sinkt das Ei immer auf den Boden des Perivitellinraumes. Bedeckt man Eier mit einem Deckgläschen, so kann man unter dem Mikroskop leicht das Platzen der Membranen beobachten, wenn man mit der Nadel einen leichten Druck auf das Deckglas ausübt. Die Flüssigkeit des Perivitellinraumes hat das Merkwürdige, daß sie durch keins der gebräuchlichen Reagenzien irgendwie sichtbar verändert wird. Osmiumsäure schwärzt zwar die Eier, läßt aber die Flüssigkeit vollkommen klar bleiben. Ebenso dringen die Farbstoffe unbehindert ins Ei, ohne daß irgend eine Veränderung in der Flüssigkeit des Perivitellinraumes hervorgerufen wird. — Eine zweite Hülle hat das Ei in Gestalt einer äußerst feinen Membran, der eigentlichen Dottermembran, die dem Ei eng anliegt. Beide Hüllen lassen sich bis zum Naupliusstadium deutlich erkennen, dann reißen sie und der Nauplius schlüpft aus.

Das ungefurchte Ei.

Fig. 1 ist ein Ei, nach einem Glyzerinpräparat gezeichnet. Man sieht das Plasma als rote Masse durchscheinen. An der Peripherie findet sich ebenfalls eine kleine Plasmaanhäufung, die ich in einem Falle (dem dargestellten) mit der centralen Masse durch einen schwach rot gefärbten Strang verbunden fand. Möglicherweise stellte dieser Strang den Weg eines eingedrungenen Spermatozoons dar. In der Nähe des Eies lag frei im Perivitellinraum ein gefärbtes Körperchen — *R* —, das wahrscheinlich ein Richtungskörperchen darstellte. In Fig. 25 ist ein Schnitt durch ein andres, auch ungefurchtes Ei dargestellt. Das Plasma stellt einen etwas exzentrisch gelegenen Klumpen dar, von dem nach allen Richtungen zahlreiche, sich verzweigende Ausläufer erstrecken. Diese Ausläufer anastomosieren untereinander und stehen mit einer oberflächlichen, dünnen Plasmaschicht in Verbindung. Der ganze, außerhalb der centralen Plasmamasse liegende Raum wird auf diese Weise von einem grobmaschigen Netzwerk durchzogen. Die Maschen dieses Netzes sind dicht mit Dotterplättchen angefüllt. Statt des Kernes finden wir in der dotterfreien Plasmamasse Chromatinbrocken von unregelmäßiger Gestalt. In einigen Schnitten sah man auch schleifenförmige Chromosomen. Der Kern befand sich hier also in Auflösung, eventuell schickte er sich zur Bildung der Richtungsspindel an.

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

Es war mir nicht möglich, an ungefurchten oder wenigzelligen Eiern einen animalen von einem vegetativen Pol zu unterscheiden. Auch die Lage des Richtungskörperchens, das sich übrigens nicht immer finden ließ, war dafür nicht maßgebend. Es lag nämlich stets in einiger Entfernung vom Ei frei im Perivtellinraum und hatte keine bestimmte Lagebeziehung zum Ei, so daß es beim Drehen des Eies leicht hin- und hergeschoben werden konnte. Daher muß ich die ersten Furchungsstadien ohne bestimmte Orientierung beschreiben. Erst vom 8-Zellenstadium kann ich mit Sicherheit den vegetativen vom animalen Pol unterscheiden.

In allen Abbildungen von Furchungsstadien (Fig. 1—24) ist der Perivitellinraum nicht wiedergegeben.

2-Zellenstadium.

Eier, die sich gerade auf dem 2-Zellenstadium befanden, habe ich nur äußerst selten finden können. In einem Ei war die erste Teilung, wie ich annehme, eben im Gange, denn es fanden sich zwei Plasmaanhäufungen, eine größere und eine kleinere, letztere dicht an die Peripherie gerückt. Leider ist mir dieses Präparat, bevor ich eine Zeichnung davon machen konnte, zerbrochen. Zwei Eier fand ich, die aus je zwei Blastomeren bestanden, in denen aber schon die Kerne für das nächste Stadium vorhanden waren. Eins von diesen Eiern ließ deutlich erkennen, daß die beiden Blastomeren ungleich groß waren. Auch Sars gibt an, daß bei der ersten Furchung zwei Zellen von nicht ganz gleicher Größe entstehen.

In Fig. 2 gebe ich das Bild eines Eies, bei dem die Teilung in vier Zellen schon begonnen hat: die neuen Kerne sind schon in Bildung. In einem andern Falle waren die beiden Blastomeren größer als Halbkugeln. Es findet hier also wohl die auch sonst weit verbreitete Erscheinung statt, daß die Blastomeren nach der Teilung auseinander rücken und sich fast kugelig abrunden. Später treten sie dann wieder zur Bildung einer einheitlichen Kugel zusammen. Wichtig ist es, hier auf die Lage der Spindeln zu achten. Eine Linie, welche die beiden Kerne in je einer Hemisphäre des in Fig. 2 abgebildeten Eies verbindet, gibt die Lage der eben verschwundenen Spindelfigur an. In der oberen (i. d. Z.)[1] Hemisphäre liegt die Spindelachse in der Ebene des Papiers, in der unteren (i. d. Z.) — in einem gewissen Winkel zur oberen. Der

[1] Unter »oben« und »unten« verstehe ich hier den oberen und unteren Rand der Zeichnung und deute darauf noch besonders durch die Buchstaben i. d. Z. = »in der Zeichnung« hin. Die Bezeichnung rechts und links ergibt sich von selbst.

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

dunklere rechts liegende, rote Fleck in der unteren Zelle bedeutet das hervortretende (dem Beschauer zugewandte) Ende der Spindelachse, der hellere Fleck — das zurücktretende (abgewandte). Drehe ich das Ei um 90°, daß die Drehungsachse von rechts nach links in der Ebene des Papiers läuft, und daß der bisher dem Beschauer zugewandte Eipol in die Ebene des Papiers (nach unten i. d. Z.) zu liegen kommt, so würde ich in der Aufsicht, bei durchsichtig gedachtem Ei, die Spindelachsen gekreuzt sehen, wie diese zwei Striche —\—, die sich unter einem Winkel von ungefähr 45° schneiden. Schon durch diese Lage der Spindeln ist die nachherige Lage der Zellen bestimmt, bevor noch das geringste Anzeichen einer Teilung der Zellen aufgetreten ist. Die Furchung findet hier also nach dem »spiralen« Typus statt (»The spiral, oblique or alternating type«, Wilson, 18, S. 368), der besonders für Würmer und Mollusken beschrieben worden ist.

4-Zellenstadium.

Die zweite Furche teilt die beiden Hemisphären in je zwei ungleich große Stücke. Fig. 3 zeigt ein 4-Zellenstadium so gezeichnet, daß die beiden Teilprodukte einer Hemisphäre nebeneinander liegen. Die beiden schon aufgetretenen Spindelfiguren, die sich in der Telophase befinden, liegen aber nicht in der Ebene des Papiers, sondern die links oben (i. d. Z.) und rechts unten (i. d. Z.) gelegenen Enden der Spindelachsen sind dem Beschauer näher als die beiden andern Enden. Mit andern Worten: die beiden Spindelachsen liegen auch hier einander nicht parallel, sondern bilden einen gewissen Winkel miteinander. Nach vollendeter Teilung liegen die vier Zellen so, daß sie sich paarweise an einem Eipol berühren, am andern nicht. Wenn alle Furchen gleich lang und gerade wären, so würden sie genau die Kanten eines Tetraeders darstellen (Fig. 4).

Ein paar Worte über die Orientierung des Eies in bezug auf die späteren Stadien. — Da die zweite Furche die Hemisphären des Zweierstadiums in zwei ungleich große Stücke geteilt hat, so besteht das Viererstadium aus zwei größeren und zwei kleineren Blastomeren. Wir stellen jetzt das Ei so, daß wir die beiden größeren Zellen (*b* und *d*, Fig. 4) oben (i. d. Z.) (*b*) und rechts (*d*) haben, und daß die über die zugewandte Eihälfte laufende Furche zwischen *b* und *c* von rechts nach links geht. Die nicht sichtbare Furche an der abgewandten Eihälfte, zwischen *a* und *d*, läuft beinahe senkrecht zur vorhin genannten Furche zwischen *b* und *c*. Wir rollen jetzt das Ei so weit nach links, bis die Spindeln in *b* und *c* annähernd parallel zur Fläche des Papieres liegen,

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

und daß das linke Ende der Spindel in *d* in die Mitte des Bildes zu liegen kommt. Ein Ei in solcher Lage ist in Fig. 5 abgebildet. Nach oben (i. d. Z.) vom linken Spindelende in der *d*-Zelle erkennt man jetzt, meist recht deutlich, eine kleine Plasmaanhäufung (*pl*). Mir fiel diese Plasmaanhäufung zuerst in späteren Stadien auf, ich konnte sie aber dann, als konstant, bis zum Viererstadium zurückverfolgen. Der nun dem Beschauer zugewandte Pol bezeichnet, wie sich später ergibt, den vegetativen Pol des Eies.

8-Zellenstadium.

Schon im Viererstadium läßt sich aus der Lage der Spindeln erkennen, wie die Teilung erfolgen wird. Es resultieren acht Zellen, die gewissermaßen zwei ineinander greifende, nicht ganz geschlossene Ringe darstellen, von denen jeder Ring aus vier Zellen besteht. In diesem Stadium fällt eine Zelle durch ihre Größe und eigentümliche Spindelfigur auf. Sie ist aus dem Ende der *d*-Zelle, das die Plasmaanhäufung enthielt, entstanden. Fig. 6 führt uns solch ein Ei im Kernplattenstadium vor Augen. Man erkennt die zwei ineinander greifenden Zellringe. Der eine, aus den Zellen c^2, c^1, b^2 und b^1 bestehend, liegt parallel zur Ebene des Papieres, und die Spindeln stehen senkrecht zum Papier. Der andre Ring, der von rechts hineingeschoben ist, ist nur zur Hälfte sichtbar, und seine Spindeln liegen parallel zur Fläche des Papieres. Er besteht aus den Zellen d^2, d^1, a^2 und a^1. Die Zelle d^2 bildet das eine Ende dieses Ringes und bezeichnet den vegetativen Pol des Eies. Ihre Spindel zeigt an einem Ende eine viel größere Plasmaanhäufung, als am andern. Eine ähnliche Anordnung weisen auch die Zellen des Ringes c^2, c^1 b^2, b^1 auf, wo die große Plasmamasse näher der Zelle d^2, — d. h. dem vegetativen Pol — liegt und infolgedessen auch Anlaß zur Bildung einer größeren Zelle gibt. Bei der d^2-Zelle ist aber der Unterschied der Plasmaansammlungen an den beiden Spindelpolen ein mehr in die Augen fallender. Dort, wo Zelle d^2 mit der Grenzlinie der Zellen b^2 und b^1 zusammenstößt, also an dem von wenig Plasma umgebenen Spindelende, liegt die schon im vorigen Stadium erwähnte Plasmaanhäufung. Sie tritt konstant auf, ist schon angedeutet, wenn die Kerne noch im Ruhestadium sind, und wird beim Fortschreiten der Caryokinese immer deutlicher. Wie sich später zeigt, wird sie in die nächsten Stadien mit hinübergenommen. — Durch die Lage dieser Plasmaanhäufung und der Spindel ist die Symmetrieebene des späteren Embryo gekennzeichnet. Gleichzeitig können wir bei gleicher Orientierung dieser Spindel ein Links und Rechts am Ei unterscheiden. Als

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

vorderen Pol bezeichne ich den Pol, nach dem die Plasmaanhäufung der d^2-Zelle gerichtet ist. — Es ist merkwürdig, daß die Symmetrieebene das Ei in zwei nicht ganz symmetrische Teile teilt, denn rechts von d^2 liegt die Spindel d^1 parallel zum Papier, hat aber auf der linken Seite kein entsprechendes Gegenstück. Wenn die Spindel von d^2 gleichmäßig ausgebildet wäre, so hätte man eher erwarten können, daß die Symmetrieebene die Zellen des Ringes d^2, d^1, a^2, a^1 halbieren und den andern Ring längs der Furche zwischen c^1 und b^2 teilen würde. Genau genommen ist also das Ei nicht ganz bilateral, denn rechte und linke Hälfte sind verschieden entwickelt, was in späteren Furchungsstadien noch deutlicher zutage tritt.

Ich will gleich an dieser Stelle kurz auf eine eigentümliche Erscheinung hinweisen, die ich genau studiert und erst später im Zusammenhang eingehender besprechen will. Außer dem eben geschilderten Typus von Eiern im Achterstadium, deren vegetativer Pol uns den in Fig. 6 dargestellten Anblick bietet, findet man noch Eier, bei denen die d^1-Spindel nicht auf der rechten, sondern auf der linken Seite liegt. An der rechten Seite sind dann die Spindeln senkrecht zur Ebene des Papieres gestellt, wie sonst auf der linken. Solch ein Ei bietet also das genaue Spiegelbild des zuerst geschilderten Typus, denn diese Umlagerung bezieht sich auf alle Blastomeren. Ja, sogar die d^2-Zelle, die doch genau in der Mittellinie liegt, und deren rechte und linke Hälfte vollkommen gleich zu sein scheinen, muß innerlich eine durchgreifende Umlagerung erfahren haben, wie es an den Teilprodukten dieser Zelle später zu erkennen ist. Wenn in einem Ei die Spindel der d^2-Zelle in ihrer charakteristischen Gestalt noch nicht ausgebildet ist, so wäre ein Vorn und Hinten am Ei schwer zu erkennen, wenn nicht die schon vorhandene kleine Plasmaanhäufung uns den vorderen Pol erkennen ließe. Das Plasma der d^1-Zelle ist frühzeitig so angeordnet, daß sich die spätere, wagerechte Lage der Spindel leicht erkennen läßt. Je nachdem nun die d^1-Zelle rechts oder links am Hinterende von d^2 liegt, haben wir es mit einer gewöhnlichen oder einer sog. »inversen« Furchung zu tun.

In den Fig. 7 und 8 sind noch zwei Ansichten des in Fig. 6 abgebildeten Eies, von rechts und von links gesehen, gegeben. Auf diese Weise sind alle Blastomeren und die Lagebeziehungen der Spindeln zueinander zur Abbildung gekommen, so daß eine weitere detaillierte Beschreibung unnötig ist.

Durch eine große Anzahl von Eiern auf dem Achterstadium habe ich Schnitte geführt, an denen manchmal die Schnittrichtung zu

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

bestimmen war. Fig. 26 zeigt uns einen Schnitt, der fast senkrecht zur Längsachse der d^2-Zelle geführt ist. Die nach innen stumpf kegelförmig vorspringenden Zellen lassen in der Mitte eine Furchungshöhle frei. Die d^2-Zelle zeichnet sich gegenüber den andern Zellen durch ihren größeren Umfang aus. An der Lage der Spindeln ließ sich beim Durchsehen der ganzen Schnittserie erkennen, daß das Ei invers gefurcht war, denn rechts von der d^2-Zelle befinden sich die senkrecht zum Papier gestellten Spindeln. Das Plasma der Zellen liegt ganz an der Oberfläche und sendet in das Innere der Zellen wurzelartige Ausläufer, die vielfach miteinander anastomosieren, so daß ein Plasmanetzwerk gebildet wird, in dem die zahlreichen Dotterplättchen liegen. Zum Innern des Eies hin werden die Plasmafäden immer feiner und können schwer bis ans centrale Ende der Zellen verfolgt werden, so daß die Dotterplättchen frei in der Zelle zu liegen scheinen. Das vorliegende Ei befand sich auf dem Stadium der Tochterplatten, und da die Schnitte sehr genau quer durch die d^2-Spindel gingen, so habe ich in der Serie beide Tochterplatten auf Querschnitten bekommen. Fig. 28 ist einem Nachbarschnitt von Fig. 26 entnommen und geht durch das vordere Spindelende. (Es sind nur das Plasma und Chromosomen gezeichnet; Dotterplättchen wurden weggelassen.) Es ist hier also die kleinere Plasmamasse getroffen. Man sieht von der homogenen, gleichmäßig fein gekörnelten, centralen Masse das Netzwerk der anastomosierenden Zweige ausstrahlen. In der Mitte liegen in einer lockeren Gruppe die sehr deutlich hervortretenden Chromosomen. Das Präparat war einfach mit Boraxkarmin gefärbt, und doch hoben sich die Chromosomenquerschnitte, namentlich bei schwächerer Vergrößerung, wie tief dunkle, äußerst distinkt gefärbte Körnchen vom blassen Protoplasma ab. Wie man sieht, liegen immer zwei Körnchen diplokokkenartig eng beieinander. Ich halte dieses für den Querschnitt der zwei eng aneinander liegenden Schenkel eines winkelförmig geknickten Chromosoms. Einige solcher Querschnitte lagen so eng beieinander, daß dadurch tetradenähnliche Figuren entstanden. Die einzige Schwierigkeit beim Zählen der Chromosomen bestand darin, daß es bei den tetradenartigen Figuren manchmal schwer war, zu entscheiden, ob man es mit einem oder zwei Chromosomen zu tun habe. Da ich aber beim Zählen beider Tochterplatten dieselben Resultate erhielt, so glaube ich, daß ich wohl richtig gezählt habe. Die Zahl der Chromosomen beträgt 38. — Nach Längsschnitten die Chromosomenzahl zu bestimmen, ist meist nicht möglich, da die Chromosomen einander teilweise verdecken und auch so geschlängelt sind, daß sie nicht auf einen Schnitt kommen. Fig. 27 gibt

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

einen Längsschnitt durch eine Zelle aus einem Achterstadium, an der die Kernplatte sehr schön zu sehen war. Der Schnitt war nach HEIDENHAIN behandelt. Ungemein deutlich treten die geschlängelten Chromosomen hervor. Das Plasma hat die charakteristische breite, an den Enden verdickte Spindelfigur angenommen und zeigt eine äußerst feine faserige Struktur. Von den Enden der Spindel treten vacuolisierte Plasmastränge an das wandständige Plasma. Zwischen den Strängen und in den Vacuolen liegen die Dotterplättchen.

16-Zellenstadium.

Während des Überganges zum 16-Zellenstadium kann man zum ersten Male beobachten, daß der animale Pol dem vegetativen in der Teilung seiner Zellen ein wenig vorauseilt. Dieser Unterschied macht sich später immer mehr und mehr bemerkbar und führt schließlich zu einem Alternieren der Teilungsvorgänge an den beiden Polen.

Beim Übergang in das 16-Zellenstadium interessieren uns besonders die Veränderungen, die mit der d^2-Zelle vor sich gehen. Das Eigentümliche der d^2-Spindel bestand darin, daß sie vorn eine kleinere Plasmaanhäufung aufwies als hinten. Es würde nun naheliegen, zu erwarten, daß entsprechend dieser Plasmaverteilung die hintere Zelle größer sein würde, als die vordere. Genau das Umgekehrte findet aber statt. In den Fig. 31—33 gebe ich drei Bilder, nach verschiedenen Eiern gezeichnet, welche die successiven Veränderungen, die die Plasmaanordnung der d^2-Zelle während ihrer Teilung erfährt, darstellen. Bringt man an den Anfang dieser Reihe das in Fig. 6 wiedergegebene Achterstadium, und an das Ende die Abbildung eines Eies von 16 Blastomeren (Fig. 9), so wird durch diese Übergänge die Teilung der d^2-Zelle in ihre Tochterzellen $d^{2\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 2}$ (vgl. Fig. 6 und 9) vollkommen verständlich.

Nach der Abbildung (Fig. 9) zu urteilen, scheint die Plasmaanhäufung im oberen (i. d. Z.) Winkel der $d^{2\cdot 2}$-Zelle zu fehlen. Sie ist aber nur in der Ansicht vom vegetativen Pol nicht sichtbar, weil die $d^{2\cdot 2}$-Zelle zu stark gewölbt ist. Würde man das in Fig. 9 abgebildete Ei vom oberen (i. d. Z.) Rande betrachten, so hätte man ein Bild, wie es Fig. 12 darstellt. Hier ist die Plasmaanhäufung der $d^{2\cdot 2}$-Zelle, die im Winkel zwischen $b^{1\cdot 2}$ und $b^{2\cdot 2}$ liegt, sehr gut sichtbar. — Wie sich auf Schnitten durch etwas spätere Stadien zeigt, hat Zelle $d^{2\cdot 2}$ eine unverhältnismäßig große Dottermenge bei der Teilung zuerteilt bekommen. Infolgedessen vermag sie nur noch verspätet der nächsten Teilung nachzufolgen und verbleibt dann für längere Zeit in Ruhe, während die übrigen Zellen

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

sich gleichmäßig weiter teilen. Wie schon aus dieser äußeren Verschiedenheit zu erwarten, ist die spätere Bedeutung der Zellen $d^{2\cdot1}$ und $d^{2\cdot2}$ für den Aufbau des Embryo eine grundverschiedene. Der Beschreibung vorausgreifend, erwähne ich schon hier, daß $d^{2\cdot2}$ — oder vielmehr deren Abkömmlinge — bei der Gastrulation in das Innere der Gastrula gedrängt wird und sich hier zu großen Entodermzellen weiter teilt. Ich bezeichne daher $d^{2\cdot2}$ von jetzt ab mit dem Buchstaben E. Zwei später auftretende, durch ihre Kerngröße auffallende Zellen, die auch von E abstammen, halte ich für die Urgenitalzellen. — In der Zelle $d^{2\cdot1}$ steckt hauptsächlich Mesodermmaterial. Zuerst hat sie aber noch nach ihrer Teilung einen Beitrag für das Entoderm zu liefern.

Von einem Ei mit 16 Blastomeren gebe ich sechs Abbildungen, entsprechend den sechs Flächen eines Würfels. In Fig. 9 erkennt man leicht, daß die Zellen $b^{1\cdot2}$, $b^{2\cdot2}$, $c^{1\cdot2}$, $c^{2\cdot2}$ die dem vegetativen Pol zugekehrten Enden der Zellen b^1, b^2, c^1, c^2 des Achterstadiums sind (Fig. 6). In den Zellen $d^{1\cdot1}$ und $d^{1\cdot2}$ stehen die Spindeln senkrecht zu den Nachbarzellen $b^{1\cdot2}$ und $c^{2\cdot2}$, was aus der umgekehrten Lage der Spindeln in den entsprechenden Mutterzellen leicht vorauszusehen war.

32-Zellenstadium.

Beim Übergang in das 32-Zellenstadium teilen sich noch alle Blastomeren des vorhergehenden Stadiums, obgleich die E-Zelle erst nach vollendeter Teilung der übrigen Zellen sich zur Teilung anschickt und auch die $d^{2\cdot1}$-Zelle ein wenig nachhinkt. Es kommt dadurch vorübergehend zur Bildung eines 30-Zellenstadiums, das ich in Fig. 15 in der Ansicht vom vegetativen Pol abgebildet habe. In $d^{2\cdot1}$ sind zwar schon zwei neue Kerne vorhanden, die Teilungsfurche beginnt aber erst durchzuschnüren, in E ist eben erst die Spindel aufgetreten. Die Anordnung des Plasmas ist hier gerade umgekehrt, wie in der früheren d^2-Zelle: die größere Plasmaansammlung nach vorn, die kleinere nach hinten gerichtet. Wieder ist aber das Resultat der Teilung dasselbe, indem die größere Plasmamasse der kleineren, die kleinere — der größeren Zelle zugeteilt wird. Fig. 16 gibt uns ein Bild eines Eies nach vollendeter Teilung der Urentodermzelle in die Zellen E^1 und E^2.

Ein paar Worte muß ich über die Orientierung der nun folgenden Bilder in bezug auf die früheren sagen. Bis jetzt hatte ich den von der Zelle d^2, bzw. ihren beiden Tochterzellen E und $d^{2\cdot1}$ eingenommenen Pol als den vegetativen bezeichnet. Tatsächlich ist dieses jetzt nicht mehr ganz richtig, denn nur die beiden Zellen E^1 und E^2 rücken bei der Gastrulation in die Tiefe und bezeichnen die Stelle des

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

Urmundes, bzw. den vegetativen Pol. In der Fig. 16 ist daher das Ei so gestellt, daß E^1 und E^2 die Mitte des Bildes einnehmen. Die übrigen von diesem Stadium gegebenen Bilder stellen wieder Ansichten von links, rechts, vorn, hinten und vom animalen Pol dar.

Die Ansicht des vegetativen Poles im 32-Zellenstadium und im nächsten Furchungsstadium von 62 Blastomeren gibt ein sehr charakteristisches Bild: die beiden Urentodermzellen (E^1 und E^2), umgeben von einem Kranz von acht Zellen, die durch ihre Größe leicht von den Zellen der animalen Hälfte kenntlich sind. Untersuchen wir nun, wie dieses Bild zustande kommt und vergleichen wir dazu Fig. 9 mit Fig. 16. Im Sechzehnerstadium ist E von fünf Zellen umgeben ($c^{1\cdot2}$, $b^{2\cdot2}$, $b^{1\cdot2}$, $d^{1\cdot1}$ und $d^{2\cdot1}$). Bei der Teilung bleiben die Tochterzellen von $b^{2\cdot2}$, $b^{1\cdot2}$ und $d^{2\cdot1}$ alle in Kontakt mit E, bzw. deren Tochterzellen. Hingegen kann von den Tochterzellen von $c^{1\cdot2}$ und $d^{1\cdot1}$ nur eine in Berührung mit E bleiben, wie aus Fig. 9 leicht ersichtlich ist. Es ergeben sich also $6+2=8$ Zellen als neue Umgrenzung von E^1 und E^2; es sind die Zellen $c^{1\cdot2\cdot2}$, $b^{2\cdot2\cdot1}$, $b^{2\cdot2\cdot2}$, $b^{1\cdot2\cdot1}$, $b^{1\cdot2\cdot2}$, $d^{1\cdot1\cdot2}$, $d^{2\cdot1\cdot1}$ und $d^{2\cdot1\cdot2}$ (Fig. 16). Da diese Zellen wie ein Kranz die beiden Entodermzellen umgürten, so bezeichne ich sie mit dem gemeinsamen Namen »Kranzzellen«.

Ich mache darauf aufmerksam, daß bei der Ansicht des vegetativen Pols die E^2-Zelle immer durch ihre größere Plasmamenge, die entsprechend den früheren Stadien im vorderen Winkel angehäuft ist, auffällt. Durch diese Eigentümlichkeit ist es, abgesehen von der nicht sehr bedeutenden Größendifferenz, immer leicht, die E^2-Zelle von ihrer Schwesterzelle zu unterscheiden.

Vom 32-Zellenstadium habe ich wie vom vorhergehenden Stadium sechs Bilder, entsprechend den sechs Würfelflächen, gegeben. Beide Reihen von Abbildungen sind gut miteinander vergleichbar (siehe Figurenerklärung), wobei man aber immer in Betracht ziehen muß, daß die Längsachse (die den animalen mit dem vegetativen Pol verbindet) in beiden Fällen nicht ganz die gleiche ist.

Fig. 34 zeigt uns einen Schnitt durch ein Ei von 32 Zellen. Der Schnitt ist nicht ganz sagittal gegangen, daher sind nicht beide Entodermzellen so getroffen, daß ihre Kerne gleichzeitig sichtbar sind. Der Kern der Zelle E^1 findet sich auf dem nächsten Schnitt. Wenn man beim Betrachten eines Eies von 32 Zellen in toto den Eindruck gewinnt, noch ein aus gleichartigen Zellen gebildetes Blastoderm vor sich zu haben, so wird man durch den vorliegenden Schnitt über die Verschiedenheit einiger Zellen aufgeklärt. Es sind die Zellen E^1 und E^2,

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

die nicht mehr ihren Blastodermzellencharakter bewahrt haben, sondern hochcylindrisch geworden sind und mit ihrem dotterreicheren Ende sich tief bis über das Centrum des Eies einsenken. Der vorliegende Schnitt war am animalen Pol zerrissen, aber bei der Durchsicht der ganzen Serie konnte man sich leicht davon überzeugen, daß alle Zellen, bis auf die Zellen E^1, E^2, $d^{2.1.1}$ und $d^{2.1.2}$ sich auf dem Stadium der Tochterplatten befanden. Nur die vier genannten Zellen hatten ruhende Kerne. An E^2 fällt uns die eigentümliche Plasmaverteilung auf. Sie stimmt aber genau mit der aus dem Oberflächenbild gewonnenen Anschauung überein. Der Kern ist von einer reichlichen Plasmamenge umgeben, die sich bis an die Oberfläche und die Wand der nach vorn (im Bilde rechts) gelegenen Zelle ausdehnt. Nach unten reicht das Plasma bis zur Mitte der Zelle und löst sich hier in ein feines Wurzelwerk auf. In der E^1-Zelle sehen wir nur ein schwach entwickeltes Plasmanetz. Der Nachbarschnitt zeigt, daß der Kern dieser Zelle nur von einer äußerst dünnen Schicht Plasma bedeckt ist, von der feine Ausläufer ausstrahlen. — Eine kleine Furchungshöhle ist noch vorhanden, und zwar ist sie unter der E^1-Zelle geräumiger.

62-Zellenstadium.

Die Bilderreihe des vorhergehenden Stadiums (Fig. 16—21) zeigt zwar die Kerne aller Zellen in Ruhe, doch hat sich das Plasma schon an den zukünftigen Spindelpolen zu sternförmigen Figuren angesammelt. Damit ist auch die Richtung der nächsten Teilungsebene gegeben, welche natürlich senkrecht zur Längsachse der durch Kern und Plasmaanordnung gebildeten Figur steht. Der Übergang zum 62-Zellenstadium erfolgt dadurch, daß zuerst alle Zellen der animalen Hälfte und noch darüber hinaus, wie es scheint, gleichzeitig, in Teilung treten. Die Zellen um den vegetativen Pol herum bleiben in der Teilung bedeutend zurück. Es sind dieses die beiden Entodermzellen und die acht Kranzzellen. Erstere teilen sich überhaupt nicht, während letztere nur zögernd der Teilung der übrigen Zellen folgen. Da sich 30 Zellen teilen und zwei ungeteilt in das nächste Stadium übergehen, so besteht dann das Ei aus 62 Zellen. — Befinden sich die Zellen der animalen Hälfte auf dem Stadium der Kernplatten, so zeigen die Kranzzellen noch ruhende Kerne; haben die Kranzzellen ihrerseits die Kernplatten entwickelt, so sind die übrigen Zellen schon bis zum Stadium der Tochterplatten vorgeschritten. Das Eintreten der Kranzzellen in die Teilungsphasen geht nach einer bestimmten, streng eingehaltenen Reihenfolge vor sich. Am weitesten voraus sind stets die Zellen $c^{1.2.2}$ und $d^{1.1.2}$

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

rechts und links symmetrisch gelegen (Fig. 16), dann folgen gleichzeitig die nach vorn zu liegenden vier Zellen und schließlich die beiden hintersten $d^{2\cdot1\cdot2}$ und $d^{2\cdot1\cdot1}$. So geringfügig auch diese kleinen Unterschiede zu sein scheinen, so müssen sie doch irgendwie tiefer begründet sein, denn sonst würden sie nicht mit solcher Konstanz und Regelmäßigkeit auftreten, und — was das Interessanteste ist — sich nicht in genau derselben Weise beim Übergang in das nächste Stadium von 122 Zellen wiederholen.

Die acht Kranzzellen werden durch eine äquatoriale Furche so geteilt, daß die acht um die Entodermzellen herumliegenden Enden als Kranzzellen erhalten bleiben. Da sie von nun an gleiches Schicksal haben, bezeichne ich sie mit den Buchstaben K_1—K_8. K_1 liegt am linken Ende der Transversalachse und würde nach der bisherigen Nomenklatur mit $b^{2\cdot2\cdot1\cdot2}$ bezeichnet werden. Die Numeration erfolgt dann weiter im Sinne des Uhrzeigers (Fig. 22). Von ihren Schwesterzellen rücken sechs in den Verband der übrigen Ectodermzellen, während zweien ein besonderes Schicksal zugewiesen ist. Es sind dieses die am hinteren Ende gelegenen Zellen $d^{2\cdot1\cdot2\cdot1}$ und $d^{2\cdot1\cdot1\cdot1}$, aus denen später Mesenchym zur Bildung von Muskeln entsteht. Ich bezeichne sie von nun an mit den Buchstaben M_I und M_{II} und nenne sie und ihre Nachkommen »Mesenchymzellen«.

Fig. 22 gibt uns ein Bild eines Eies von 62 Zellen, vom vegetativen Pol aus gesehen. Das Ei befand sich kurz vor dem Übergang in das nächste Stadium. Sämtliche Zellen der animalen Hälfte zeigten weit auseinander gerückte Tochterplatten. An vielen Zellen des animalen Pols (Fig. 24) ließ sich auch schon das Einschneiden der neuen Furche beobachten. Fig. 22 zeigt sehr schön, wie zum vegetativen Pol hin die Zellen immer mehr und mehr zurückbleiben. Die Kranzzellen zeigen, mit Ausnahme von K_5 und K_8, ruhende Kerne. K_6 und K_7 zeigen aber durch ihre abweichende Plasmaanordnung, daß auch sie, entsprechend dem Verhalten ihrer Mutterzellen, mit ihren Genossinnen nicht den gleichen Teilungsschritt einhalten. Die Kranzzellen sind von einem Ring von zehn Zellen umgeben, von denen acht Schwesterzellen der Kranzzellen sind. Diese acht haben nun, gewissermaßen als gemeinschaftliches Erbteil, den langsamen Teilungsschritt ihrer Vorfahren erhalten, und zwar genau mit all' den kleinen Unterschieden, wie sie sich beim Übergang zum 62-Zellenstadium zeigten. So sind M_I und M_{II} weit in der Teilung zurück und zeigen ruhende Kerne, in den vier Schwesterzellen von K_1—K_4 sind die Kernplatten eben aufgetreten (bzw. in der einen Zelle schon Tochterplatten), während $c^{1\cdot2\cdot2\cdot1}$ und

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

$d^{1.1.2.1}$, die Schwesterzellen von K_8 und K_5, am weitesten in der Teilung voraus sind. Wenn an einem Ei auch nicht immer alle diese Vorgänge deutlich zu überblicken sind, so konnte ich mich doch bei der Durchsicht einer größeren Anzahl davon überzeugen, daß die Teilungsvorgänge immer in der geschilderten Weise verlaufen. — In dem beschriebenen Ei (Fig. 22) liegen die Zellen E^1 und E^2 nicht mehr ganz an der Oberfläche, sondern sind ein wenig in die Tiefe gerückt und von den centralen Enden der Kranzzellen etwas überdeckt. In Eiern mit ruhenden Kernen, oder wo die Teilung noch nicht so weit vorgeschritten ist, tragen die beiden Entodermzellen mit ihrer Oberfläche noch mit zur Bildung des Blastoderms bei. Ich habe aber absichtlich zur Darstellung ein Ei, dessen Zellen in vollster Teilung sind, gewählt, weil sich natürlich nur hier die verschiedenen »Phasendifferenzen« darstellen und beschreiben lassen.

Da die Teilung der übrigen Zellen weiter nicht von besonderem Interesse ist, so begnüge ich mich, nur noch zwei Abbildungen dieses Stadiums zu geben: eine Ansicht vom animalen Pol und eine von hinten. Ich habe aber für jedes Zellterritorium genaue Zeichnungen angefertigt und die Descendenz jeder einzelnen Zelle festgestellt.

In Fig. 35 gebe ich noch einen Sagittalschnitt durch ein Ei kurz vor dem Abschluß der Teilung zum 62-Zellenstadium. Wir finden wieder die beiden *E*-Zellen, von denen sich E^2 durch größeren Plasmareichtum auszeichnet. Unter E^1 ist noch ein kleiner Rest einer Furchungshöhle nachgeblieben. Es fällt auf, daß die beiden Entodermzellen in der Höhe ihrer Kerne ein wenig eingeschnürt sind. Die Teilung der Zellen am animalen Pol ist fast vollendet: die neuen Kerne sind überall schon zur Ruhe gekommen; in einzelnen Zellen sind aber die neuen Zellwände noch nicht ganz ausgebildet und man sieht nur das beginnende Einschneiden der Furche. —

122-Zellenstadium und Gastrulation.

Von den 62 Zellen des vorigen Stadiums teilen sich die beiden Entodermzellen nicht, sondern rücken in die Tiefe. Es sind somit 122 Zellen im Ei vorhanden.

Den Übergang von 62 zu 122 Zellen konnte ich, außer am konservierten Material, einmal in Villefranche an einem lebenden Ei genau verfolgen. Ich lasse hier eine Beschreibung dieses Vorganges folgen, dargestellt nach der Niederschrift, die ich mir sofort nach der Beobachtung machte.

Am 26. März fand ich beim Durchsuchen des Planctonfanges außer

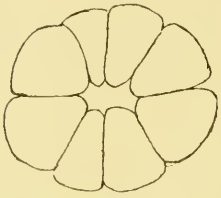
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einigen Calyptosisstadien nur ein einziges, noch von dem durchsichtigen Perivitellinraum umgebenes Ei. Die Untersuchung unter dem Mikroskop ließ mich sofort erkennen, daß ich es hier mit einem jüngeren Stadium von 62 Zellen zu tun hatte. Am vegetativen Pol ließen sich die so charakteristischen zwei mittleren, großen Zellen — die Urentodermzellen —, umgeben von ihrem Kranz von acht Zellen, erkennen. Ich wollte eben den Zeichenapparat aufsetzen, um vom lebenden Objekt eine Skizze zu bekommen, als ich bemerkte, daß die Lage der acht Kranzzellen sich ein wenig verändert hatte. Es schien, als ob einige Zellen über die andern geschoben wären, und daß die beiden mittleren Zellen nun tiefer als einige Minuten früher lagen. Mein Nachbar, dem ich auch die erste Ansicht des Objekts gezeigt hatte, konnte mir diese Beobachtung von sich aus bestätigen. Als ich das Objekt herumdrehte und vom animalen Pol aus betrachtete, konnte ich die Ursache dieser Veränderung sofort erkennen. Die ganze animale Hälfte des Eies befand sich in Teilung, und da die Teilung ziemlich schnell vor sich ging, hatte ich in schönster Weise Gelegenheit, die Annahmen, die ich mir über den Teilungsvorgang gebildet hatte, durch Beobachtung am lebenden Objekt bestätigen zu können. Vor allen Dingen war es klar, daß, wie es ja schon am konservierten Material zu erkennen gewesen war, die Zellen am vegetativen Pol sich immer dann in Ruhe befanden, wenn die animale Eihälfte in Teilung begriffen war. Am beobachteten Ei waren die Zellen des animalen Pols gerade in den letzten Stadien der Caryokinese, in der Telophase. Ich konnte an einigen Zellen deutlich das Auftreten der neuen Querwand erkennen. Durch das gleichzeitige Auftreten so vieler Spindeln an der animalen Eihälfte und durch die gleichzeitig erfolgende Teilung aller betr. Zellen, üben die Zellen der animalen Hälfte einen gewissen Druck aufeinander aus. Diesem Druck können aber zurzeit nur die Zellen der vegetativen Hälfte, die sich gerade nicht in Teilung befinden, nachgeben. Dieses geschieht in der Weise, daß die beiden Urentodermzellen in die Tiefe gedrückt und die Kranzzellen teilweise übereinander geschoben werden. In der Textfig. 1 erkennt man, daß zwei Paar gegenüberliegende Zellen des Kranzes kleiner sind, als die beiden andern Paare. Leider habe ich bei der Eile, in der ich die Beobachtungen und Zeichnungen machen mußte, versäumt, die Lage der beiden Paar kleinerer Kranzzellen in bezug auf die beiden großen Entodermzellen (d. h. ob sie rechts und links oder vorn und hinten lagen) festzustellen, was ganz leicht durch Einzeichnen der Grenzlinie zwischen E^1 und E^2 zu machen gewesen wäre.

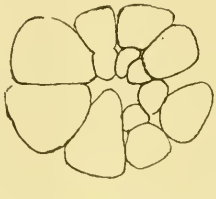
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das gleichzeitige Auftreten der Furchungsspindeln in allen Zellen der animalen Eihälfte und das dadurch hervorgerufene Hinabgedrängtwerden der E^1 und E^2-Zelle ist der Beginn der Gastrulation, die sich also beim Übergang vom 62- zum 122-Zellenstadium zum ersten Male bemerkbar macht.

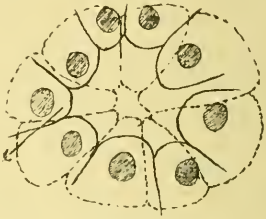
Gleich nach vollendeter Teilung der animalen Zellen, teilen sich auch die Zellen am vegetativen Pol, nämlich die Kranzzellen und der sie begrenzende Zellring. Am lebenden Objekt konnte ich nur die Teilung der Kranzzellen beobachten, während die andern Zellen durch die Lage des Objekts meinen Blicken entzogen waren. In den Kranzzellen sind die Spindeln radial gestellt. Wenn wir daher das Ei vom vege-



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Teilung der Zellen am vegetativen Pol beim Übergang vom 62- zum 122-Zellenstadium.

tativen Pol aus betrachten, so liegen die centralen Enden der Kranzspindeln in einer tieferen Ebene als die peripheren, und bei der Teilung kommt ein Oktett von Zellen höher als das andre zu liegen. — Es ließ sich beobachten, daß die Teilung der Kranzzellen nicht gleichzeitig vor sich ging, sondern, von der einen Seite beginnend, nach der andern hin fortschritt. Die Lage der Kranzzellen und das Auftreten der Teilungsfurchen habe ich in den Textfig. 1—3 wiedergegeben, die nach dem lebenden Objekt mittels des Zeichenapparates entworfen wurden. Textfig. 1 (gezeichnet 10 Uhr 56 Minuten) stellt die Zellen noch in Ruhe dar, in der nächsten Figur, die 2 Minuten später gezeichnet wurde, ist auf der rechten Seite die Teilung schon erfolgt. Nach weiteren 2 Minuten hatten sich alle Kranzzellen geteilt[1]. Textfig. 3 wurde 12 Mi-

[1] Als ich seinerzeit die oben wiedergegebenen Textfiguren entwarf, war mir noch nicht klar, ob das ungleichzeitige Auftreten der Teilung bei den Kranzzellen in der Mediane oder in einer andern Richtung erfolgt. Beim Vergleich mit konserviertem Material (z. B. Fig. 22) glaube ich den oben geschilderten Vorgang richtig dahin zu deuten, wenn ich annehme, daß die zuerst sich teilenden Zellen nach vorn zu liegen, während die beiden großen, zuletzt sich teilenden Zellen die Zellen K_6 und K_7 sind.

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

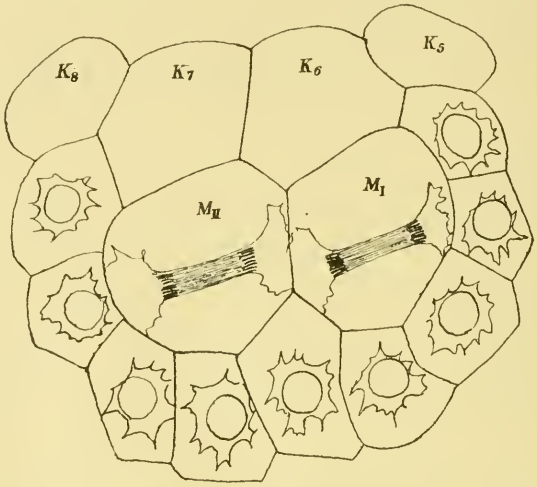
nuten nach Textfig. 1 gezeichnet. Es ließen sich bei verschiedener Einstellung zwei Zellkränze erkennen. Bei tieferer Einstellung sah man die Grenzen von acht eng aneinander liegenden Zellen — den Abkömmlingen der Kranzzellen, die ich als Oktett I bezeichnen will. In der Abbildung sind sie durch punktierte Linien wiedergegeben. Die Zellen des Oktett I haben alle im optischen Schnitt ungefähr die Form von gleichschenkeligen Dreiecken mit abgerundeten Ecken. Die Grundlinien der Dreiecke sind nach außen, die Scheitelwinkel nach innen gerichtet. Letztere umschließen ein kleines Oval, den tiefsten Grund des Urmundes. Bei höherer Einstellung sieht man die über dem Oktett liegenden Zellen — also die Kranzzellen. Auf der Zeichnung, die ich mit dem Zeichenapparat entwarf, ergab sich merkwürdigerweise, daß nicht acht, sondern neun Zellen den Urmund begrenzen. Ganz genau kann ich diese Erscheinung, die mir ganz neu war, nicht erklären. Ich glaube, daß die mit *x* bezeichnete Zelle keine eigentliche Kranzzelle ist, sondern sich zwischen die Kranzzellen hineingedrängt hat. Auf der andern Seite des Urmundes, der Zelle *x* gegenüber, sehen wir die Kranzzellen auch ein wenig auseinander gerückt. Vielleicht ist auch dieser Spalt durch den Druck der nach außen zu liegenden Zellen verursacht. Leicht möglich ist es, daß diese Erscheinung durch die anormalen Bedingungen, unter denen sich das Ei befand — das Ei war die ganze Zeit unter dem Deckgläschen und wurde mehrfach hin- und hergerollt —, hervorgerufen wurde. Da ich viele Eier auf dem Stadium von 122 Zellen, d. h. nach dem Abschnüren des Oktett I, untersucht und immer die Kranzzellen in normaler Lage gefunden habe, so bin ich überzeugt, daß das beschriebene Bild ein Ausnahmefall ist und wahrscheinlich auf die etwas anormalen Bedingungen, unter denen sich das Ei befand, zurückzuführen ist.

Ich will nun die Vorgänge, die sich am lebenden und konservierten Material äußerlich beobachten ließen, an der Hand von Schnitten noch erläutern und belegen. Fig. 36 gibt uns ein sprechendes Bild von den oben beschriebenen Vorgängen. Der Schnitt ist sagittal geführt und trifft daher wieder die Kerne der beiden *E*-Zellen. Das Ei befand sich auf einem Stadium kurz vor dem Abschluß zu den letzten Teilungen, die zur Bildung von 122 Zellen führen. Die 8 Kranzzellen haben ihre Teilung noch nicht beendet; das Ei besteht also in diesem Augenblick aus 114 Zellen[1]. Das Bild verdeutlicht sehr gut, wie infolge des von

[1] Im Schnitt sind 14 Zellen getroffen (die beiden *E*-Zellen nicht mitgerechnet), von denen zwei in Teilung sind. Vergleicht man diesen Schnitt mit dem Schnitt

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

den animalen Zellen nach allen Seiten hin ausgeübten Druckes die beiden Entodermzellen in ihrem oberen Teil zusammengedrückt und halsartig eingeschnürt werden. Wie man sieht, sind die Spindeln der Kranzzellen schon radial angestellt. Erfolgt nun die Teilung, so wird von dem abgeschnürten Oktett I ein noch stärkerer Druck auf die beiden Entodermzellen ausgeübt, sie werden von der Oberfläche ganz abgedrängt und rücken so mit dem nachfolgenden Oktett in die Tiefe:



Textfig. 4.
Ei von 112 Zellen in der Ansicht von hinten.

die Gastrulation ist erfolgt. Diese letzten Vorgänge werden uns durch die beiden folgenden Bilder (Fig. 29, 30) vor Augen geführt. Es sind nur die uns interessierenden Abschnitte der Schnitte dargestellt. Die Schnittrichtung ist dieses Mal senkrecht zur Symmetrieebene erfolgt, so daß natürlich die beiden *E*-Zellen nicht auf einmal getroffen sein können. Auf dem ersten Schnitt sehen wir den offenen Urmund und zwei Zellen des Oktett I. Einige Schnitte weiter ist außer den Oktettzellen der große Kern einer der Entodermzellen getroffen, der fast bis zum Centrum des Eies hinabgedrängt worden ist.

---

durch das 62-Zellenstadium (Fig. 35), wo, nach vollendeter Teilung, auch 14 Zellen getroffen wären, so könnte man zu der Ansicht kommen, es handle sich hier um dasselbe Stadium. Ein Blick auf die Lage der Spindeln in der mittleren Zellreihe (Fig. 23) erklärt uns die Verhältnisse. Die Tochterzellen der mittleren Zellreihe rücken nach rechts und nach links, vergrößern also nicht die Zahl der Zellen in einem median geführten Schnitt.

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

Die Plasmastrahlung, die in den beiden Oktettzellen in Fig. 29 sichtbar ist, erkläre ich mir als das erste Anzeichen einer viel später eintretenden Teilung.

Wie ich schon oben hervorgehoben habe, bleiben beim Übergange zum 122-Zellenstadium die Kranzzellen und die Zellen M_I und M_{II} gegenüber den übrigen Blastodermzellen in der Teilung weit zurück. Zweimal fand ich Eier, in denen dieses besonders eklatant zum Ausdruck kam. Textfig. 4 stellt solch ein Ei in der Ansicht von hinten dar. M_I und M_{II} haben weit auseinander gerückte Tochterplatten, und auf einem ähnlichen Stadium befanden sich die Kranzzellen. Alle übrigen Zellen zeigten ruhende Kerne. Das Plasma umgab in unregelmäßiger Sternfigur die Kerne und war noch nicht polar angeordnet, so daß sich auch die Richtung der nächsten Teilungsebene nicht voraussehen ließ. Da Oktett I noch nicht abgeschnürt war, und M_I und M_{II} sich noch nicht geteilt hatten, bestand somit das Ei aus 112 Zellen. Ich glaube übrigens, daß dieser Zustand gewöhnlich von nur sehr kurzer Dauer war, da dieses Stadium selten zu finden war.

Inverse Furchung.

Ich habe oben erwähnt, daß man außer dem beschriebenen Furchungsmodus auf dem Achterstadium noch solche Eier findet, die das genaue Spiegelbild dieses Typus darstellen, und die ich als »invers« gefurchte bezeichnete. Ich will nun etwas näher auf diese Erscheinung eingehen.

Schon aus der menschlichen Anatomie ist es bekannt, daß bisweilen äußerlich normal gebaute Individuen innerlich eine vollkommene Umlagerung aller Eingeweide zeigen können, daß also z. B. das Herz mit dem Aortenbogen rechts und der Pylorusteil des Magens links zu liegen kommt. Gegenbaur (7) sagt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie: »Bei dieser, in frühen embryonalen Zuständen sich ausbildenden Abnormität, Situs inversus viscerum benannt, wiederholen sich für alle einzelne Organe die aus der Lage hervorgehenden Umgestaltungen der Form, so daß das Ganze ein Spiegelbild der normalen Verhältnisse darstellt«.

Besonders in die Augen fallend wird natürlich solch' eine Inversion bei Formen, die auch äußerlich stark asymmetrisch gebaut sind, wie z. B. die Gastropoden. Die Richtung, nach welcher die Schneckenschalen aufgewunden sind, ist im allgemeinen eine ganz feststehende. Meist sind sie rechts gewunden, und nur wenige Formen zeigen typisch links gewundene Schalen (*Clausilia*, *Physa*). Daneben kann es aber auch

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

vorkommen, daß sich unter typisch rechts gewundenen Formen einige links gewundene Abnormitäten finden, wie z. B. bei *Helix pomatia*. Alle normal links gewundenen Schnecken zeigen von einem gewissen Zeitpunkt der Entwicklung ab eine umgekehrte Furchung im Vergleich mit rechtsgewundenen Formen (Conklin, 5). Wahrscheinlich ist dann auch das Auftreten der *Helix*-Abnormitäten von solch einer Inversion der Furchung abhängig.

Einen Fall von inverser Furchung, der mit einer entsprechenden Asymmetrie des ausgewachsenen Tieres zusammenhängt, beschreibt zur Strassen (16) bei *Ascaris megalocephala*. Beim Übergang in das Achterstadium liegen anfangs vier Ectodermzellen in Quadratform nebeneinander: »Aber das Prinzip der kleinsten Flächen duldet eine derartige Anordnung nicht auf die Dauer, das Quadrat muß sich durch Verschiebung seiner Elemente in einen Rhombus verwandeln. Wie dies geschieht, ob also die Zellen der linken oder rechten Seite nach rückwärts gleiten, ist für die Erfüllung des Prinzipes gleichgültig; und da das Ei bisher vollkommen symmetrisch war, so sollte man erwarten, daß die Entscheidung darüber dem Zufall anheimgegeben sei. Durchaus nicht: es herrscht in dieser Hinsicht vielmehr ein festes Gesetz. Typischerweise wird nämlich der Rhombus so formiert, daß die Zellen der linken Seite vorn, die der rechten rückwärts gelegen sind, und nur ein ganz geringer Bruchteil von Eiern findet sich, bei denen das Umgekehrte geschieht. Solche vom typischen Verhalten abweichende Eier wollen wir als inverse bezeichnen.« . . . zur Strassen findet nun, daß auf 30—40 reguläre Eier ein inverses kommt, und daß auch im ausgebildeten Tier ungefähr im selben Verhältnis eine inverse Varietät, bedingt durch die Verlagerung der unpaaren, sonst links gelegenen Excretionskanalzelle, zu finden ist.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner eignen Befunde über und beginne hier nicht mit dem jüngsten Stadium, wo die Inversion zum erstenmal auftritt, sondern mit einem älteren, weil hier die Verhältnisse übersichtlicher und leichter verständlich sind. Wir betrachten zu diesem Zweck Fig. 23, welche ein Ei von 62 Zellen von hinten gesehen darstellt. Durch eine etwas nach rechts von der Mittellinie und parallel zu ihr gezogene Linie kann man zwei Abschnitte trennen, in denen die Spindeln ungefähr parallel zueinander liegen: links verlaufen sie äquatorial, rechts meridional, also ungefähr senkrecht zu den Spindeln der andern Seite[1].

[1] Ich bemerke hier nebenbei, daß diese Grenzlinie zwischen äquatorial und meridional gestellten Spindeln sich leicht bis zum Achterstadium zurückverfolgen läßt und nichts andres als die Grenzlinie zwischen der Zelle c^2 einerseits und den

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

Ich fand nun sehr häufig Eier, in denen die Richtung der beiden Spindelgruppen umgekehrt war: rechts waren sie äquatorial, links meridional. Ich habe nun jede einzelne Zelle aller Stadien bis zu 122 Zellen genau auf ihre Lage, Spindelstellung und Begrenzung untersucht und dabei konstatieren können, daß ein invers gefurchtes Ei ein bis in die letzten Feinheiten getreues Spiegelbild eines normalen Eies darstellt. An Zellen, die genau in der Mitte liegen, scheint manchmal eine Inversion schwer zu konstatieren zu sein. So z. B. an der Zellreihe $c^{2\cdot2\cdot1\cdot2}$, $c^{2\cdot2\cdot1\cdot1}$, $c^{2\cdot1\cdot1\cdot2}$, $c^{2\cdot1\cdot1\cdot1}$, die in Fig. 23 zwischen die beiden M-Zellen eingekeilt ist. Achtet man aber auf die kleinen Unterschiede in der Länge der Zellgrenzen und die Größe der Winkel zwischen ihnen, so läßt sich auch hier die erfolgte Umkehrung erkennen. Es hat z. B. Zelle $c^{2\cdot1\cdot1\cdot1}$ auf der rechten Seite eine kurze Grenzlinie, auf der linken drei, und verjüngt sich ein wenig nach rechts. Im invers gefurchten Ei ist dieselbe Zelle rechts von drei Seiten und links von einer begrenzt, während das breite Zellende nach rechts, das schmale nach links gekehrt ist.

Ich gebe nun im folgenden zwei Bilder, nach denen die Verschiedenheiten der beiden Furchungsmodi im Detail studiert werden können. Die Textfig. 5 und 6 stellen Ansichten des vegetativen Poles dar. Die Eier befanden sich auf dem Stadium von 122 Zellen; eines ist normal, das andre invers gefurcht. Natürlich kann man in der Ansicht von einem Pol niemals so viel Zellen gleichzeitig zu Gesicht bekommen, wie sie in den Figuren gezeichnet sind. Man sieht am vegetativen Pol nur die Kranzzellen und die angrenzenden Hälften des nächsten Zellringes. Die übrigen Zellgrenzen und die Lage der Spindeln wurden genau nach den in früher angegebener Weise hergestellten Zeichnungen hinzugefügt. Wie sich aus der Ausbildung der Spindeln leicht erkennen läßt, ist das eine Ei dem andern in der Teilung um ein Geringes voraus. Zum Vergleich eignet sich besonders die von den Mesenchymzellen (M_I^1, M_I^2, M_{II}^1, M_{II}^2) und ihren Nachbarzellen gebildete Gruppe. An den M-Zellen ist die Inversion nur durch genaues Vergleichen der Grenzlinien (z. B. zwischen M_I^2, M_{II}^1 und K_6, K_7) zu erkennen. Die nach hinten zu liegenden Nachbarzellen sind aber leicht an der Lage ihrer Spindeln kenntlich, indem die eine von den Spindeln senkrecht zu den andern steht. Je nachdem nun diese Spindel rechts oder links von der Mittellinie liegt, hat man es mit einer normalen oder inversen Furchung zu tun.

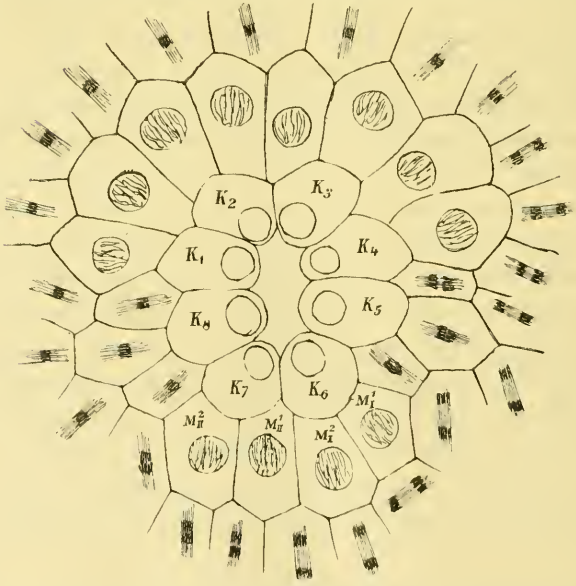
Ich bemerke hier nebenbei, daß sich die Figuren (Textfig. 5 und 6)

Zellen d^1 und a^2 anderseits bedeutet (Fig. 7). — Auch im Stadium von 122 Zellen läßt sich diese Grenzlinie gut verfolgen.

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

Textfig. 5.

Vegetativer Pol eines normal gefurchten Eies von 122 Zellen.



Textfig. 6.

Vegetativer Pol eines invers gefurchten Eies von 122 Zellen.

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

auch sehr gut zur Demonstration der beim 62-Zellenstadium geschilderten Phasendifferenz der am vegetativen Pol gelegenen Zellen eignen.

Die Inversion der Furchung läßt sich nun leicht bis zu den jüngeren Stadien zurückverfolgen, wenn man immer die Spindelrichtung der hinter den *M*-Zellen gelegenen Zellen berücksichtigt. Wie die Inversion sich am Achterstadium bemerkbar macht, habe ich schon oben beschrieben. Tatsächlich läßt sie sich aber auch im Viererstadium erkennen, nur tritt sie hier nicht so deutlich zutage, weil die Größenunterschiede der vier Blastomeren nur geringe sind. In Fig. 4 liegen die beiden größeren Zellen *b* und *d* oben (i. d. Z.) und rechts, wobei die dem Beschauer zugekehrte Furche zwischen *b* und *c* von links nach rechts läuft. In einem invers gefurchten Ei müssen *b* und *d* oben (i. d. Z.) und links liegen, bei gleicher Richtung der zugewandten Furche. Es ist klar, daß diese Lage durch keine Drehung des in Fig. 4 abgebildeten Eies erreicht werden kann. Außerdem kommt noch die eigentümliche Auszeichnung der *d*-Zelle durch die kleine Plasmaanhäufung hinzu, wodurch die Ungleichwertigkeit und damit Unvertauschbarkeit auch der großen Zellen untereinander noch stärker hervorgehoben wird.

Es ist nicht schwer zu erkennen, daß auch schon im Stadium von zwei Blastomeren die inverse Furchung zutage treten muß. Bei der Beschreibung dieses Stadiums habe ich erwähnt, daß die Spindeln in den beiden Blastomeren sich unter einem gewissen Winkel kreuzen —\—. Bei der inversen Furchung würde also die schrägliegende Spindel nach der andern Seite geneigt sein, nämlich so: —/—. Da aber die beiden Blastomeren von verschiedener Größe sind, so kann natürlich die erste Spindellage durch keine Drehung desselben Eies in die zweite gebracht werden. Es ist ein theoretisches Postulat, daß die Bedingungen zu einer inversen Furchung, die sich bis zum Zweierstadium zurückverfolgen läßt, schon im ungefurchten Ei liegen müssen. Doch wird es wohl fürs erste kaum möglich sein, sie auch morphologisch nachweisen zu können. Conklin (5) sieht in einer Umkehrung der Polarität eines heteropolen Eies eine Bedingung der inversen Furchung. Die Ursachen, welche diese Umkehrung hervorrufen, können entweder in der Struktur der Eizelle oder in einem äußerlichen, mechanischen Anstoß liegen.

Es ist anzunehmen, daß die inverse Entwicklung auch nach der andern Richtung, d. h. bis zum ausgewachsenen Tiere hin sich weiter verfolgen lassen und hier wahrscheinlich in irgendwelchen, wenn

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

auch geringfügigen, rechts oder links auftretenden Asymmetrien ihren Ausdruck finden wird. Da mir ausgewachsenes Material nicht zur Verfügung stand, war es mir leider nicht möglich, dieser Frage noch weiterhin nachzugehen.

Durch äußere Umstände bin ich genötigt, die Beschreibung meiner Untersuchungen hier zu unterbrechen. Die weiteren Schicksale der Gastrula bis zur Ausbildung des freischwimmenden Nauplius sind von mir untersucht worden und liegen mir in meinen Präparaten vor, die nur noch zum Teil ergänzt werden müssen. — Ebenso berücksichtige ich hier nur einen Teil der Literatur, speziell den, welcher Vergleichspunkte für die Furchung gibt. — Ich hoffe, in nicht allzu langer Zeit die Beschreibung der weiteren Entwicklung folgen lassen zu können.

Literatur.

Die einzige Arbeit, die sich auch ein wenig mit der Furchung der Euphausideneier beschäftigt, ist die schon früher erwähnte Arbeit von G. O. Sars (15). Doch sind die Angaben nur sehr dürftige und zum großen Teil vollkommen unzutreffend. Sars beschreibt richtig, daß das Ei bei der ersten Teilung in zwei ungleich große Blastomeren zerlegt wird. Er nimmt nun an, daß die kleinere Zelle ausschließlich ectodermales, die größere entodermales Material liefern soll. Dieses stimmt mit den tatsächlichen Verhältnissen durchaus nicht überein, denn wir haben gesehen, daß nur ein kleiner Teil der *d*-Zelle zu den Entodermzellen verbraucht wird, während ihre Schwesterzelle (die Zelle *c*) fast nur Ectoderm liefert. Von einer ursprünglichen Verteilung des gesamten Ectoderm- und Entodermmaterials auf je eine Blastomere des Zweierstadiums kann also nicht die Rede sein. — Daß es zur Bildung eines 3-Zellenstadiums kommt, wie Sars es auf Taf. I, Fig. 5 abbildet, scheint mir sehr unwahrscheinlich, obgleich Sars angibt, daß sich die eine Blastomere des Zweierstadiums früher teilt als die andre. Die gleichmäßig ausgebildeten Spindeln in den von mir beobachteten Eiern scheinen dem zu widersprechen. Das Sarssche Bild könnte ebensogut ein 4-Zellenstadium vorstellen. Wenn man nämlich das von mir abgebildete Ei im Viererstadium (Fig. 4) ein wenig nach rechts oder nach links rollt, so sieht man nur drei Zellen, genau wie im Sarsschen Bilde. — Ebenso wird das von Sars angenommene Stadium von sieben Zellen wohl eins von acht Zellen sein, wofür ein Vergleich mit

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

meiner Fig. 6 durchaus spricht. Die große Zelle in der Mitte (meine d^2-Zelle) ist von Sars richtig beobachtet worden, nur ist sie nicht, wie ich früher auseinandergesetzt habe, ausschließlich entodermalen Charakters. — Das von Sars abgebildete Stadium Taf. II, Fig. 7 stellt den vegetativen Pol eines Eies von 32 Zellen richtig dar. — Sars nimmt an, daß die Gastrula durch Umwachsung der beiden Entodermzellen von seiten des Ectoderms aus gebildet wird. Er findet auch Zellen »just inside the edges of the blastoporus« ... »which are apparently cuts off from the inner ends of the adjacent ectodermal cells« (S. 20), die er für die Anlage des Mesoderms hält. Diese Beobachtungen sind zum Teil ganz richtig, nur wird durch die Abkömmlinge der Kranzzellen zuerst noch Entoderm und später erst Mesoderm geliefert.

Die Furchung des Euphausideneies zeigt viele Anklänge an die Vorgänge bei der ersten Entwicklung andrer Krebse. Ich will die wichtigsten Vergleichspunkte hier anführen.

Grobben beobachtet bei *Moina* (8), daß sich im 32-Zellenstadium am vegetativen Pol eine Zelle durch ihren grobkörnigen Inhalt und größeren Kern von ihren Nachbarzellen unterscheidet. Diese Zelle hält er für die Genitalzelle und spricht eine darunterliegende Zelle als Entodermzelle an. Er hält es für wahrscheinlich, daß beide Zellen von einer Furchungskugel abstammen. Diese Zellen entsprechen jedenfalls den Entodermzellen E^1 und E^2 meines Stadiums von 32 Zellen, die ja im vorhergehenden Stadium noch zusammengehörten. »Was die Randzellen anbelangt«, sagt Grobben, »welche um die Genitalzelle herumliegen, so ist nach den späteren Stadien wohl mit Sicherheit zu schließen, daß sie Mesodermteile enthalten« (S. 11). Wir sehen also, daß dieses Stadium die größte Ähnlichkeit mit dem von mir beschriebenen 32-Zellenstadium hat. Im folgenden treten aber Verschiedenheiten auf, denn es teilen sich zunächst alle Zellen, auch die Genital- und Entodermzelle. Erst beim nächsten Teilungsschritt bleiben die beiden Genitalzellen ungeteilt. Grobben gibt an, daß auf diesem Stadium schon acht Entodermzellen vorhanden seien; es müßte also die Entodermzelle um eine Teilung den andern voraus sein, was ja nur damit übereinstimmen würde, daß bei ihr schon eine Spindel auftritt, während die andern Zellen noch in Ruhe sind. Der Unterschied der hier beschriebenen Vorgänge mit den analogen beim Euphausidenei ist kein prinzipieller, sondern nur ein zeitlicher. Bei *Moina* tritt die Teilung der Genital- und Entodermzelle schon ein, während sie noch im Verbande des Blastoderms liegen, während bei den Euphausiden diese

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

Zellen ihre erste Teilung durchmachen, nachdem sie durch die Gastrulation in die Tiefe gerückt sind.

In der von Grobben beschriebenen Entwicklung von *Cetochilus septentrionalis* (9) finden sich wieder viele Analogien mit der Entwicklung des Euphausideneies. Bei *Cetochilus* teilt sich im Sechzehnerstadium eine Zelle »in zwei ungleiche Teile, eine kleine Zelle und eine große, und zwar erfolgt die Teilung dieser Zellen erst nachdem die aller übrigen Furchungskugeln bereits erfolgt ist« (S. 8). Beide Zellen enthalten, wie sich später zeigt, Entodermpartikelchen und werden als »centrale« und »ventrale« Entodermzelle bezeichnet. Ich glaube, daß auch hier die Mutterzelle dieser beiden Zellen meiner Zelle $d^{2\cdot 2}$ = Urentodermzelle (E) entspricht, und die »centrale und ventrale Entodermzelle« den Zellen E^1 und E^2 des 32-Zellenstadiums analog sind. Die hinter der centralen Entodermzelle gelegene Furchungskugel soll, nach Grobben, neben Ectodermteilchen sämtliche Mesodermpartikelchen enthalten. Auch dafür finden sich ähnliche Verhältnisse bei den Euphausiden. Im 32-Zellenstadium liegen hier hinter der Zelle E^1 (= Grobbens »centraler Entodermzelle«) die beiden Zellen $d^{2\cdot 1\cdot 1}$ und $d^{2\cdot 1\cdot 2}$, die, wie ich früher beschrieben habe, die Mutterzellen der Urmesenchymzellen sind. Der Übergang in das nächste Stadium vollzieht sich bei beiden Formen in gleicher Weise: es teilen sich alle Zellen, nur die beiden Entodermzellen bleiben ungeteilt. Eine weitere Übereinstimmung würde sich darin zeigen, daß die seitlich von den beiden Entodermzellen liegenden Zellen auch einen Beitrag zum Entoderm liefern. Von der Schließung des Gastrulamundes bis zum Nauplius hat Grobben nur zwei Stadien beobachtet. Bei der Beschreibung des jüngeren sagt er: »An der Bauchseite und auch seitlich sind die Mesodermzellen klein; am Rücken dagegen finden wir eine Gruppe großer Zellen, jederseits ganz regelmäßig gelagert« ... »diese Zellen stellen die Anlage der großen Muskeln, welche beim Nauplius vom Rücken zu den Extremitäten hinziehen, dar« (S. 15). Diese Mesodermgruppe würde bei meinem Objekt von den Urmesenchymzellen M_I und M_{II} abstammen, die, wie ich glaube, dieselben Organe zu liefern haben.

Brooks (1) beschreibt die totale und äquale Furchung des dotterarmen Eies bei *Lucifer*. Im 16-Zellenstadium tritt eine Furchungshöhle auf, die auch noch später bleibt. Im nächsten Stadium (also 32 Zellen) ist der eine Pol etwas abgeflacht, und eine Zelle dringt hier mit breitem Ende bis in die Nähe des Eicentrums. Sie wird mit »c« bezeichnet. Die übrigen Zellen haben ihren Nahrungsdotter verloren, während die

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

c-Zelle ihn behält. Etwas später teilt sich diese Zelle, der abgeflachte Eipol stülpt sich ein, und die beiden *c*-Zellen, sowie die anliegenden Zellen, gelangen in das Innere der Furchungshöhle. Diese Befunde sind leicht mit *Moina* und *Cetochilus* in Einklang zu bringen. Nur macht sich eine Zeitverschiedenheit im Auftreten bestimmter Teilungen geltend, so daß die Euphausiden eine vermittelnde Stellung zwischen *Moina* und *Cetochilus* einerseits und *Lucifer* anderseits einnehmen. Doch nähern sich die Verhältnisse bei *Lucifer* mehr denen bei den Euphausiden. Ein Unterschied besteht aber darin, daß sich die *c*-Zelle Brooks', die ich für das Äquivalent meiner E^1 + E^2-Zellen halte, sich erst beim Übergang in das 62-Zellenstadium teilt. Gleich nachher beginnt auch die Gastrulation, die ja bei *Moina* und *Cetochilus* bedeutend später erfolgt. Über das spätere Schicksal der *c*-Zelle kann Brooks keine sicheren Angaben machen. Er hält es für wahrscheinlich, daß sie sich in eine centrale Portion und eine periphere, die Entoderm liefert, teilen.

In zwei Arbeiten bespricht Häcker die Furchungsprozesse und Keimblätterbildung bei *Cyclops brevicornis* (10, 11). Da die zweite Arbeit manches in der ersten zurechtstellt, so berücksichtige ich hauptsächlich die zweite. Im 32-Zellenstadium fallen zwei Zellen durch verlangsamte Teilung und eigentümliche Struktur auf. Häcker leitet sie von der schon früher durch ihre Struktur sich auszeichnenden Körnchenzelle ab und deutet sie als »Urentoderm-« und »Stammzelle« (*E* und *S*). Den nächsten Teilungsschritt machen diese beiden Zellen nicht mit; es ergeben sich mithin 62 Zellen. Verspätet teilt sich schließlich auch die *E*-Zelle — 63 Zellen. Im nächsten Stadium haben sich die *S*-Zelle und die beiden *E*-Zellen nicht geteilt — 123 Zellen. Dann teilen sich zunächst die beiden *E*-Zellen, was also 125 Zellen ergibt, und schließlich auch die *S*-Zelle. Das eine Produkt der *S*-Zelle rückt in die Tiefe und stellt die primäre Urgenitalzelle (*A*) dar, während ihre Schwesterzelle (*B*) im Verband des Blastoderms bleibt. Später teilt sich die *A*-Zelle und liefert die beiden Urgenitalzellen. — Ich glaube nun jedenfalls Häckers *E*- und *S*-Zellen mit meinen Zellen E^1 und E^2 identifizieren zu können, nur daß Häckers *E*-Zelle sich gleich teilt, was bei meinem Objekt erst nach der Gastrulation geschieht. Häckers Fig. 23, die einen Schnitt durch das 62-Zellenstadium darstellt (die *E*-Zelle ist in Teilung), stimmt, bis auf die abweichende Form der *E*- und *S*-Zelle, genau mit meiner Fig. 35 überein, die das 62-Zellenstadium im Sagittalschnitt repräsentiert.

Die Gastrulation bei *Cyclops* beschreibt Häcker in der Weise, daß

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

sich anfangs eine aus zehn bis elf Zellen bestehende Gruppe von langprismatischen Entodermzellen in die Tiefe senkt. Sie umfassen am Grunde die primäre Urgenitalzelle. In dieser Gruppe glaubt er die vier früher erwähnten Entodermzellen und einige ihrer Nachbarzellen wiederzusehen. — Daß diese Nachbarzellen an der Entodermbildung teilnehmen, würde mit meiner Auffassung der Kranzzellen durchaus übereinstimmen.

München, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1. Brooks, Lucifer, a Study in Morphology. Philosoph. Transact. London. Vol. CLXXIII. 1882.
2. Brook and Hoyle, The Metamorphosis of British Euphausiidae. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XV. 1887—1888.
3. Cerfontaine, Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. Biol. T. XXII. 1906.
4. Claus, Über einige Schizopoden und niedere Malacostracen Messinas. Diese Zeitschr. Bd. XIII. 1863.
5. Conklin, The cause of inverse symmetry. Anatom. Anzeiger. Bd. XXIII. 1903.
6. Dana, Report on the Crustacea of the United States' Exploring Expedition, during the years 1838—1842. Philadelphia 1853.
7. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen.
8. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
9. Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1881.
10. Häcker, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.
11. — Die Keimbahn von Cyclops. Arch mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
12. Metschnikoff, Über ein Larvenstadium von Euphausia. Diese Zeitschr. Bd. XIX. 1869.
13. — Über den Naupliuszustand von Euphausia. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.
14. G. O. Sars, Reports on the Schizopoda. Challenger Reports. Vol. XIII. 1885.
15. — On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. Math. Natur. Kristiania. Bd. XX. 1898.
16. Zur Strassen, Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.
17. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journal of Morphology. Vol. VI. 1892.
18. — The cell in development and inheritance. New York 1906.

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

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind sämtlich mit einem Leitzschen Mikroskop und mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen worden. Fig. 1—24, 31—33 mit Ocular 4 und Objektiv 3, Fig. 25, 26, 34—36 mit Ocul. 1, Obj. 5, Fig. 27, 29, 30 mit Ocul. 3, Obj. 7, Fig. 28 mit Ocul. 3 und Ölimmersion. — Die Tubuslänge betrug 150, die Zeichnungen lagen auf dem Arbeitstisch.

E^1, E^2, Urentodermzellen,
M_I, M_{II}, Mesenchymzellen,
K_1—K_8, Kranzzellen,
pl, Plasmaanhäufung,
R, Richtungskörper.

Tafel XX und XXI.

Fig. 1. Ungefurchtes Ei.

Fig. 2. 2-Zellenstadium.

Fig. 3—5. 4-Zellenstadium. In Fig. 5 ist das in Fig. 4 abgebildete Ei um etwa 90° nach links gerollt.

Fig. 6—8. 8-Zellenstadium. In Fig. 6 liegt das Ei wie in Fig. 5; die größte Zelle d^2 ist dem Beschauer zugekehrt. Das breitere, obere (i. d. Z., vgl. Anmerkung auf S. 438) Ende dieser Zelle bezeichnet später den vegetativen Pol des Eies. Fig. 7 stellt das in Fig. 6 abgebildete Ei in der Ansicht von rechts, Fig. 8 von links dar.

Fig. 9—14. 16-Zellenstadium. Das Ei ist von sechs Seiten, entsprechend den sechs Flächen eines Würfels, abgebildet worden. In Fig. 9 liegt das Ei so, wie in Fig. 6. Die nächsten Abbildungen geben die entsprechenden Ansichten von rechts (Fig. 10), links (Fig. 11), oben (i. d. Z.) (Fig. 12), unten (i. d. Z.) (Fig. 13) und vom animalen Pol (Fig. 14).

Fig. 15. Ei von 30 Blastomeren, in derselben Lage, wie in Fig. 9. Mit Ausnahme der Zellen $d^{2\cdot2}$ und $d^{2\cdot1}$ haben sich alle Zellen des 16-Zellenstadiums geteilt.

Fig. 16—21. 32-Zellenstadium. In Fig. 16 nimmt das Ei nicht ganz dieselbe Lage wie in Fig. 15 ein. Die Zellen E^1 und E^2 (d. h. die Teilprodukte der *E*-Zelle in Fig. 15) sind in die Mitte des Bildes gestellt worden. In dieser Ansicht repräsentiert sich das Ei vom vegetativen Pol. Die nächsten Abbildungen entsprechen wieder den übrigen Würfelflächen, auf die in Fig. 16 dargestellte Lage bezogen. Fig. 17, Ansicht von rechts, Fig. 18, von oben (i. d. Z.), Fig. 19, von links, Fig. 20, von unten (i. d. Z.), Fig. 21, vom animalen Pol.

Fig. 22—24. 62-Zellenstadium. Fig. 22 stellt das Ei in derselben Lage wie in Fig. 16 dar. Fig. 23, Ansicht von unten (i. d. Z.), Fig. 24, Ansicht vom animalen Pol.

Fig. 25. Ungefurchtes Ei im Durchschnitt.

Fig. 26. Durchschnitt durch ein Ei im 8-Zellenstadium. Die Schnittebene steht senkrecht zur Spindellängsachse der d^2-Zelle (vgl. Fig. 6).

Fig. 27. Schnitt durch eine Zelle des 8-Zellenstadiums. Färbung nach Heidenhain.

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

Fig. 28. Schnitt durch die Tochterplatte der d^2-Zelle aus dem 8-Zellenstadium.

Fig. 29—30. Zwei Schnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei von 122 Zellen. Die Schnitte sind parallel zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2 geführt, daher können die Kerne dieser Zellen nicht auf einen Schnitt zu liegen kommen. In beiden Bildern sieht man die schon in die Tiefe gerückten Kranzzellen und in Fig. 30 auch den bedeutend größeren Kern einer E-Zelle.

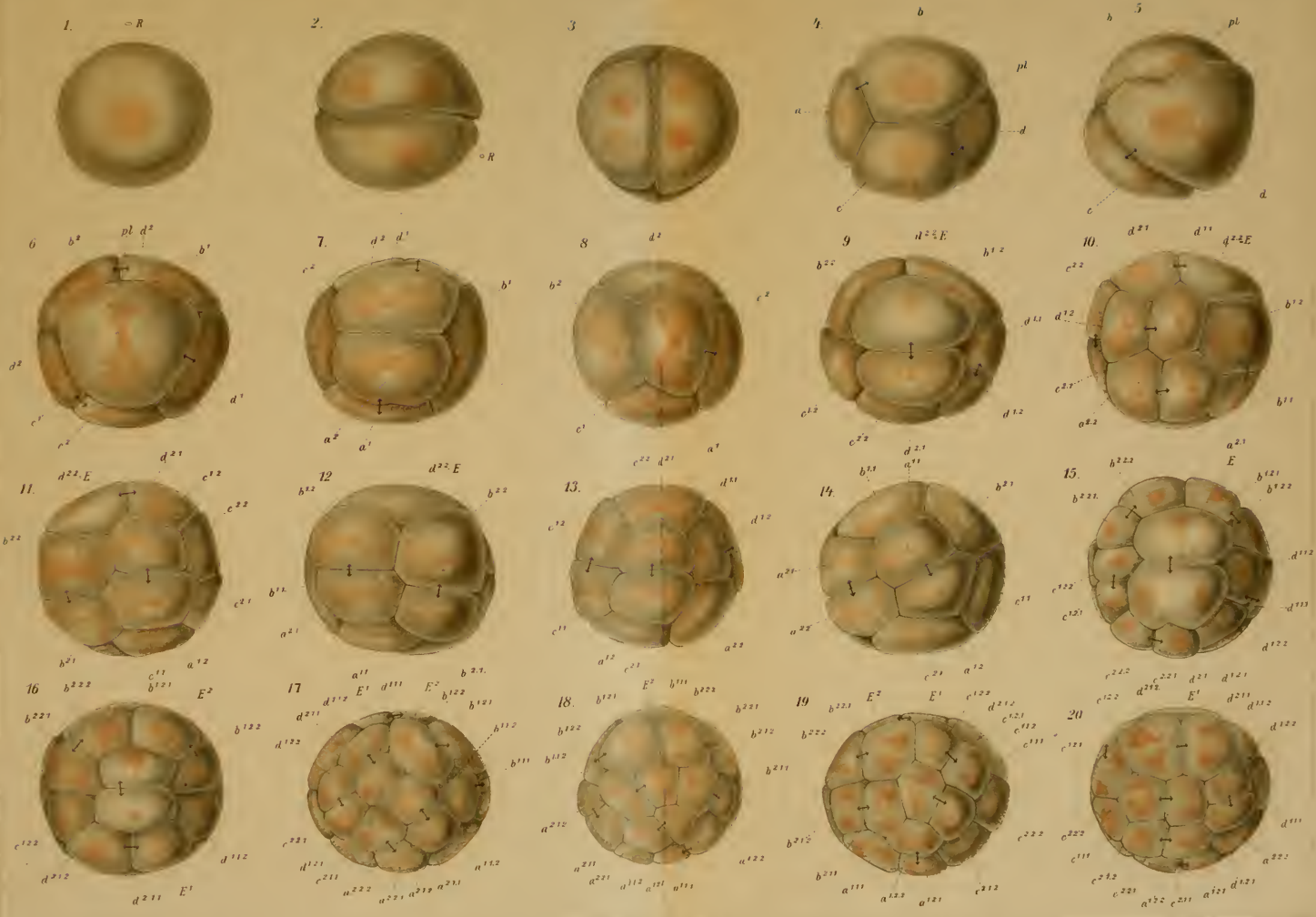
Fig. 31—33. Diese Figuren zeigen die successiven Veränderungen, die in der Plasmaanordnung der d^2-Zelle des 8-Zellenstadiums beim Übergang in das 16-Zellenstadium vor sich gehen.

Fig. 34. Schnitt durch ein Ei von 32 Blastomeren. Die Schnittfläche steht nicht ganz senkrecht zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2; daher sind die beiden Kerne nicht auf einem Schnitt zu finden.

Fig. 35. Schnitt durch ein Ei von 62 Blastomeren. Die Schnittfläche steht genau senkrecht zur Grenzfläche zwischen E^1 und E^2, und beide Kerne sind von einem Schnitt getroffen.

Fig. 36. Schnitt durch ein Ei von 114 Blastomeren. Schnittrichtung wie in Fig. 35.

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



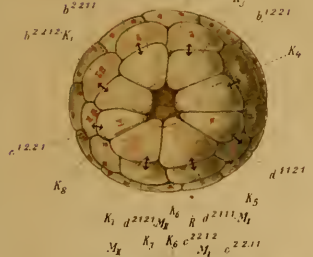
E Taube gez

Wilhelm Engelmann

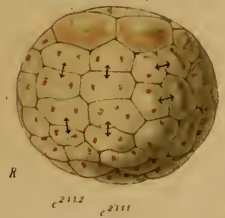
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

21.

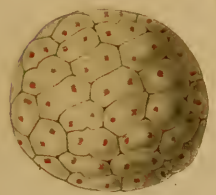
22.



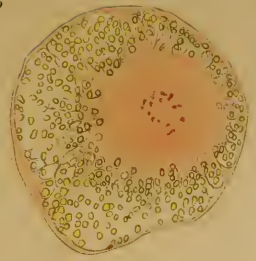
23.



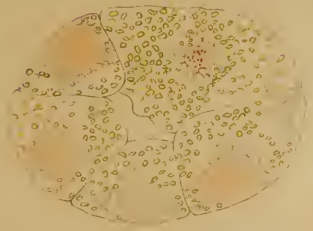
24.



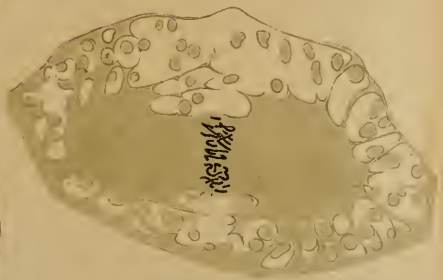
25



26.

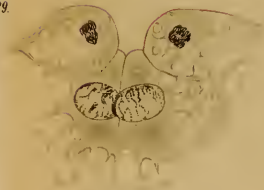


27



28

29.

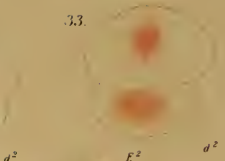


30.

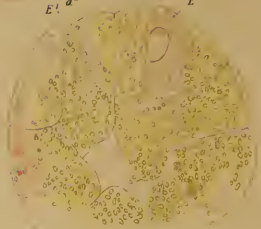
31

32.

33.

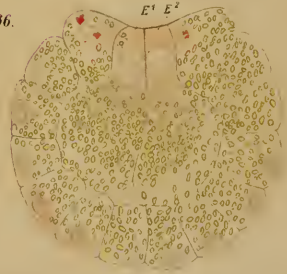


34



35

36.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v Johannes Arndt, Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Taube Erwin

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden 427-464