

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden.

## II. Von der Gastrula bis zum Furciliastadium.

Von

Dr. **Erwin Taube.**

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XV—XXI.

### Material.

Vorliegende Arbeit stellt eine Fortsetzung meiner »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden« dar (Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XCII. 1909), die ich seinerzeit vom ungefurchten Ei bis zur Gastrula verfolgte.

Als ich im Sommer 1911 meine Untersuchungen im Münchener Zoologischen Institut wieder aufnahm, hatte ich mich schon rechtzeitig im Frühjahr an die biologischen Stationen in Villefranche und in Bergen mit der Bitte um Zusendung von Material gewandt. Nur aus Bergen erhielt ich eine Sendung von mehreren Planktonproben. Es erwies sich aber, daß in den meisten Proben sich weder Eier noch Larven fanden, während nur einige wenige eine geringe Menge von Material boten. Ich wäre somit fast nur auf mein altes Material angewiesen gewesen, wenn nicht der im Münchener Institut arbeitende Zoologe, Herr Dr. KRÜGER, mir sein Planktonmaterial, das er im selben Frühjahr bei Monaco gesammelt hatte, in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hätte, wofür ich ihm auch hier meinen besten Dank sage. In diesem Material fand sich eine nicht sehr große Menge gut konservierter Eier, die mir einige wertvolle Schnitte lieferten.

Da sich im Laufe des Jahres beim Weiterarbeiten trotzdem ein empfindlicher Mangel an Material bemerkbar machte, so stand ich im Frühjahr 1912 vor der Alternative, entweder mir wieder aufs Geratewohl Planktonmaterial von einigen biologischen Stationen schicken zu lassen, oder mich selbst zu einer Reise nach Bergen zu entschließen, um an Ort und Stelle neues, geeignetes Material zu sammeln und,

mir von meinem hochverehrten, früheren Lehrer, Herrn Prof. Dr. v. KENNEL, freundlichst ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt war. — Den größten Teil meiner Untersuchungen machte ich späterhin in Riga. — Großen Dank schulde ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. von HERTWIG, meinem Münchener Lehrer, für die wertvollen Winke, die er mir bei meiner Arbeit und bei der freundlichst übernommenen Durchsicht meines Manuskriptes zuteil werden ließ.

### Methoden.

Nach meinen früheren Erfahrungen verwandte ich zum Konservieren des ganzen Fanges hauptsächlich BOUINSche Lösung (15 Teile gesättigte, wäßrige Pikrinsäure, 5 Teile Formol (40%) und ein Teil Eisessig). Ich wandte dieses Mal auch in größerem Maßstabe FLEMINGSche Lösung an, die sich für die älteren Stadien als sehr brauchbar erwies und bei nachfolgender Färbung mit Eisenhämatoxylin vorzügliche Bilder gab. Von Sublimatgemischen kamen noch das ZENKERSche und die vom RATHSche Mischung (Sublimat, Pikrinsäure und Essigsäure) zur Verwendung. Eier und Larven wurden immer, mit Ausnahme des in FLEMMINGScher Lösung konservierten Materials, zuerst in toto gefärbt. Ich benutzte dazu Boraxcarmin, Pikrocarmin, Hämalalaun. Für Untersuchungen am ganzen Objekt bei nachträglicher Aufhellung mit Glycerin oder Nelkenöl erwies sich die Boraxcarminfärbung als die geeignetste, die selbstverständlich auch bei Schnitten sehr gute Resultate ergab. Die Art der Verwertung des Glycerinmaterials habe ich in meiner früheren Arbeit angegeben.

Während bei der Untersuchung der Furchungsstadien hauptsächlich die heilen Objekte in aufgehelltem Zustande beobachtet wurden, kam bei den weiteren Entwicklungsstadien natürlich in erster Linie das Schnittverfahren in Betracht. Die Schnitte wurden in allen drei Ebenen ausgeführt. Bei den vorgerückteren Stadien, Nauplius, Metanauplius und Calyptopis, gelingt die Orientierung natürlich leicht, weil die abstehenden Extremitäten immer ein deutliches Orientierungsmerkmal geben. Nur der Calyptopis kann nicht immer in seiner ganzen Länge quer oder horizontal geschnitten werden, da er fast immer stark gekrümmt ist. Viel mißlicher steht es mit den jüngeren Stadien, die sich zwischen junger Gastrula und freischwimmendem Nauplius einschalten. Die Schwierigkeiten, die sich dabei ergeben, habe ich schon in meiner früheren Arbeit geschildert. Ich mußte es auch jetzt hauptsächlich dem Zufall überlassen, von diesen Stadien gut orientierte Schnitte zu erhalten.

Das in FLEMMINGScher Lösung konservierte Material wurde mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN weiter behandelt und mit Lichtgrün oder Säurefuchsin nachgefärbt. Namentlich bei der Nachfärbung mit Lichtgrün erhielt ich dabei wunderschöne Bilder. Auch bei Hämalanfärbung wurde mit den beiden genannten Plasmafarbstoffen nachgefärbt, wobei sich das Säurefuchsin als brauchbarer erwies und besonders schöne Färbungen der quergestreiften Muskulatur ergab.

Während meines Frühjahrsaufenthalts 1912 in Bergen lag mir daran, einen Versuch zu wiederholen, den ich schon früher einmal in Villefranche gemacht hatte, nämlich das Züchten von Larven aus Eiern. Tatsächlich ist mir dieses nun auch geglückt, und nur mein kurz bemessener Aufenthalt an der biologischen Station in Bergen verhinderte mich, den Versuch zu wiederholen, der das zweite Mal wohl besser geglückt wäre. Dem Züchtungsversuch solcher pelagisch frei lebender Eier und Larven stellen sich mancherlei Schwierigkeiten in den Weg. Vor allen Dingen ist es nötig, tadellos lebensfrisches Material zu verwenden. Dieses ist aber bei der Bergenser Station nicht ganz leicht. Die Station liegt im innersten Winkel des »Puddefjords«, der bei der Station nicht sehr tief und durch Abwasser stark verunreinigt ist und daher kein reiches Tierleben, mithin auch keine Euphausideneier aufweist. Erst wenn man in den Byfjord hinausgerudert ist, findet man gewöhnlich Eier und Larven in nicht sehr großer Zahl. Natürlich leidet bei der größeren Länge des Rückweges zur Station die Lebensfähigkeit der Eier. Eine andre Schwierigkeit bestand in der Beschaffung von frischem Wasser. Da die Seewasserleitung zurzeit nicht funktionierte, mußte das Wasser in allen Gläsern täglich gewechselt werden. Da in großen Gläsern das Auffinden der isolierten Tiere sehr schwer ist, so wurden zur Kultur flache Petrischalen verwandt, die einerseits den Vorteil boten, daß bei ihnen eine große Wasseroberfläche mit der Luft in Berührung kam, und die andererseits sich bequem unter die Präparierlupe stellen ließen. Die Gläser wurden anfangs offen gehalten, wobei sich ein Mißstand zeigte, der später nach dem Zudecken auch nur teilweise schwand, nämlich das Verschmutzen des Wassers. Wird auch der aus der Luft stammende Staub abgehalten, so enthält das Meerwasser, falls es nicht filtriert ist, doch immer eine Menge feinsten, mikroskopischen Detritus, der sehr bald an den langen Borsten und den Extremitäten des Nauplius hängen bleibt, das Tier am Weiterschwimmen hindert und es schließlich mit einem richtigen Schmutzpanzer be-

kleidet, so daß es, auf dem Boden liegend, nur wenige hilflose Bewegungen machen kann. In diesem Schmutzüberzug sammeln sich bald zahlreiche Bakterien und Schmarotzerinfusorien. Infolge aller dieser ungünstigen Lebensbedingungen starben die Tiere gewöhnlich recht bald. Als ich diesen Mißstand bemerkte, versuchte ich die Tiere einer täglichen Reinigung zu unterziehen, indem ich jedes einzelne im Uhrschälchen unter dem Mikroskop mit Hilfe von Nadeln vom anhaftenden Schmutz befreite. Natürlich kam es leicht vor, daß man ein Tier, trotz größter Aufmerksamkeit, durch eine unvorsichtige Bewegung mit der Nadel erheblich verletzte oder sogar tötete. Als ich später an Stelle der Nadeln feine Pferdehaare, die am Ende schräg abgeschnitten waren, benutzte, hatte ich mehr Erfolg und konnte täglich manchen Gefangenen von seinem Schmutzpanzer befreien und ihm seine Beweglichkeit wiedergeben. Jedenfalls ist es mir bei meinen Versuchen gelungen, die Umwandlung von Eiern auf dem Stadium von 32 Zellen bis zu Gastrulen und Nauplien und die Entwicklung von Gastrulen in Nauplien und Metanauplien zu beobachten, wobei einzelne Exemplare bis zu 19 Tagen in der Gefangenschaft gehalten wurden.

Zum besseren Verständnis des Folgenden will ich eine kurze Rekapitulation der Resultate meiner früheren Arbeit, in der die Furchung des Eies bis zur Gastrulation beschrieben ist, vorausschicken.

Das dotterreiche Ei furcht sich total und nicht ganz äqual. Die erste Furche teilt das Ei in zwei nicht ganz gleiche Stücke. Dasselbe tut die zweite Furche mit diesen beiden ersten Blastomeren. Durch die nächste Teilung entstehen acht Zellen, die gewissermaßen zwei ineinandergreifende, nicht ganz geschlossene Ringe darstellen, von denen jeder aus vier Zellen besteht. In diesem Stadium fällt eine Zelle durch ihre Größe und eigentümliche Spindelfigur auf. Diese Zelle bezeichnet den vegetativen Pol des Eies. Ihre Spindel zeigt an einem Ende eine viel größere Plasmaanhäufung als am andern. Beim Übergang in das 16-Zellenstadium teilt sich diese Zelle in zwei ungleich große Blastomeren, wobei die kleinere jedoch an dem Spindelende entsteht, das von der größeren Plasmaanhäufung umgeben ist. Mithin bekommt die größere Zelle eine größere Dottermenge zugeteilt, und vermag daher nur verspätet der nächsten Teilung zu folgen. Diese Zelle ist nun die Stammzelle zweier großer Zellen, die uns noch später beschäftigen werden; ich bezeichne diese beiden Zellen mit  $E_1$  und  $E_2$ . Bis zu diesem Stadium, das aus 32 Zellen besteht, haben sich alle Blastomeren immer regelmäßig geteilt. Die Ansicht des vege-

tativen Pols in diesem und im nächsten Stadium zeigt ein sehr charakteristisches Bild: die beiden *E*-Zellen, umgeben von einem Kranz von acht Zellen, die ich als »Kranzzellen« bezeichne. Auf Schnitten sieht man, daß die beiden *E*-Zellen nicht mehr den Charakter gewöhnlicher Blastodermzellen haben, sondern hochcylindrisch geworden sind und mit ihrem dotterreichen Ende sich tief bis über das Centrum des Eies einsenken. Beim Übergang zum nächsten Stadium bleiben die Zellen um den vegetativen Pol herum bedeutend in der Teilung zurück und die beiden *E*-Zellen teilen sich überhaupt nicht. Da sich also nur 30 Zellen teilen und zwei ungeteilt in das nächste Stadium übergehen, so besteht das Ei nun aus 62 Zellen. Bei dem Übergang in dieses Stadium werden die acht Kranzzellen durch eine äquatoriale Furche so geteilt, daß die acht um die *E*-Zellen herum liegenden Enden als Kranzzellen erhalten bleiben. Von ihren Schwesterzellen rücken sechs in den Verband der übrigen Ectodermzellen, während zwei in Zukunft Mesenchym liefern ( $M_I$  und  $M_{II}$ ).

Beim Übergang in das nächste Stadium teilen sich die beiden *E*-Zellen nicht, sondern rücken ungeteilt in die Tiefe. Es entsteht mithin eine Gastrula aus 122 Zellen. Auch die Kranzzellen und die beiden Mesenchymzellen waren in der Teilung zurückgeblieben, so daß man sie manchmal in voller Teilung antreffen kann, während alle übrigen Zellen schon Kerne im Ruhestadium zeigen. Wenn sich die Kranzzellen teilen, so sind ihre Spindeln radial zum Centrum des Eies eingestellt, und das abgeschnürte Octett von Zellen übt einen Druck auf die beiden Entodermzellen aus: sie werden von der Oberfläche abgedrängt und rücken mit dem nachfolgenden Octett in die Tiefe. Dieser Vorgang wiederholt sich unter gleichzeitiger Verengung des Gastrulamundes, so daß sich ein nach innen vorspringender Zellpfropf bildet, an dessen Spitze die großen Kerne der Entodermzellen sichtbar sind. Fig. 30 meiner früheren Arbeit gibt davon eine klare Vorstellung.

#### Frühere Untersuchungen.

In meiner früheren Arbeit erwähnte ich, daß die Euphausiden bis jetzt noch so gut wie gar nicht zum Gegenstand embryologischer Untersuchungen gemacht worden seien und zitierte die wichtigsten Arbeiten. Ich brauche daher jetzt nur noch einiges, was mehr auf die vorliegende Arbeit Bezug hat, nachzutragen.

METSCHNIKOFF (22) untersucht 1869 Larven, die er bei Messina gefunden hat und die offenbar der von CLAUS beschriebenen *Eupharu-*

*sia Mülleri* angehörten. In einer späteren Mitteilung (23, 1871) vervollständigt er seine Beobachtungen nach seinem in Villafranca gesammelten Material. Es wird ein eine reife Larve enthaltendes Ei beschrieben, an der schon drei deutliche Extremitätenpaare sichtbar sind. Die ausschlüpfende Larve hat Naupliuscharakter. »Die einzige vorhandene Öffnung der Larve ist die Mundöffnung, welche in der Mitte zwischen den Extremitäten des dritten Paares gelagert ist; sie erscheint in Form eines sehr kleinen Loches, welches in eine dünne Speiseröhre führt. Als die letzte Auszeichnung der jüngsten *Euphausia*-Larven muß ich die rote Färbung des unteren Körperendes erwähnen, sonst ist die Larve so farblos und durchsichtig, daß man nur mit großer Mühe einige innere Organe unterscheiden kann« (S. 398). Obgleich es METSCHNIKOFF gelang, Larven einige Zeit am Leben zu erhalten, konnte er doch nicht verschiedene Stadien an einem und demselben Exemplare verfolgen, weil die Larven nach kurzer Zeit in seinen Versuchsgläsern starben. Weiter wurde das Auftreten der nächsten drei Extremitätenpaare, der Oberlippe und des unpaaren Auges beobachtet. »Zu den Neubildungen während dieses Stadiums müssen zwei kleine Anhänge gerechnet werden, welche in dem Zwischenraum zwischen der Oberlippe und dem Unterkiefer ihren Platz haben und wahrscheinlich zu einer Art Unterlippe sich bilden« (S. 399). Das dritte Schwimmpfußpaar des Nauplius zieht sich stark zusammen, krümmt sich und wird zur Mandibelanlage, während das dritte Paar der neu angelegten Metanaupliusextremitäten sich in zwei beinahe gleich große Lappen teilt.

Die Abbildungen zeigen eine ältere Metanaupliuslarve, mit rudimentärem Postabdomen, zwei Paar wohl entwickelten Schwimmpfüßen, während die übrigen Extremitäten nur durch acht Zapfen repräsentiert sind. Beobachtet wurden auch die von CLAUS beschriebenen Stäbchenbüschel an den Augen und der Darmkanal mit zwei seitlichen Leberanhängen.

In seiner zweiten Arbeit bildet METSCHNIKOFF die älteste von ihm beobachtete Larve ab, die er in die jüngste von CLAUS beschriebene Larvenform übergehen sah. Dieses Stadium zeichnet sich durch die Bildung von Nebenästen an den meisten Mundteilen und durch die Größenzunahme des Schwanzes aus.

BROOKS und HOYLE (5, 1887—88) beschreiben die Metamorphose britischer Euphausiden, besonders von *Nyctiphanes norvegicus*, *Boreophausea Raschii*, *B. inermis* und *Thysanoessa borealis*. Sie erwähnen zwei Arten von Eiern, die sich nur ein wenig durch die Größe unter-

scheiden. Beim ersten Auftreten der Naupliusextremitäten gelingt es ihnen nicht, das Vorderende des zukünftigen Tieres zu erkennen. Es folgt eine kurze Beschreibung des Nauplius-, Metanauplius-, Calyptopis-, Furcilia- und Cyrtopiastadiums, wobei auch in einigen Fällen die ungefähre Zahl der zwischenliegenden Häutungen angegeben wird.

G. O. SARS' wichtige Arbeit über die Entwicklung der Euphausiden (30, 1898) ist, so weit sie sich auf die Furchung des Eies bezieht, schon in meiner ersten Arbeit besprochen worden. Es bleibt mir also noch übrig, seine weiteren Beobachtungen über Gastrulabildung und Larvenformen zu erwähnen.

SARS beobachtet zwei große Zellen, die anfänglich an der Oberfläche liegen und schließlich von den Nachbarzellen überwachsen werden. Er spricht sie als Entodermzellen an. Die Stelle, an welcher sie von den Ectodermzellen überwachsen werden, ist durch eine leichte Vertiefung ausgezeichnet und stellt den Blastoporus dar, der von einer ziemlich regelmäßigen Rosette ungefähr keilförmiger Ectodermzellen umgeben ist. Zu dieser Zeit ist eigentlich nur eine einzige wohl ausgebildete Zellschicht zu erkennen, nämlich das Ectoderm, während das Entoderm eine kompakte Zellmasse darstellt, die den centralen Teil des Eies ausfüllt. Am innern Winkel des Blastoporus liegen Zellen, die von den anliegenden Ectodermzellen abstammen, sich stärker färben und die ersten Anfänge des Mesoderms darstellen. Das dazugehörige Bild (Fig. 14) entspricht aber nicht den tatsächlichen Verhältnissen. Weiter heißt es: »The central entodermal mass at the same time gradually assumes the character of a defined layer by the invagination of the gastral hollow« (p. 20). Dieses stimmt nicht. Denn erstens kann von einer Entoderm»schicht« um diese Zeit noch gar keine Rede sein, so lange es sich um eine Gastrula oder junge Embryonen handelt. Erst viel später — im Nauplius- und Metanaupliusstadium — zeigen sich Anzeigen einer schichtförmigen Lagerung von Entodermzellen. Was nun zweitens eine Gastralhöhle anbelangt, so läßt sie sich überhaupt zu keiner Zeit beobachten, es sei denn, man wolle das zuweilen auftretende enge und kurze Lumen des Gastrulahalses als eine »Höhle« bezeichnen. Es stimmt also auch nicht, wenn SARS von einer älteren Gastrula sagt, man könne an ihr leicht die Ausdehnung der Gastralhöhle an dem durchscheinenden dunkel gefärbten Mesoderm erkennen. Das Mesoderm ist tatsächlich da, nur umgrenzt es keine Höhle, sondern eine kompakte Entodermzellenmasse. Der einzige Hohlraum, der um diese Zeit im Ei noch vorhanden sein kann,

ist, wie ich früher gezeigt habe, ein Rest einer kleinen, primären Furchungshöhle.

SARS beschreibt fernerhin sehr genau das Aussehen eines jugendlichen Embryo, eines Nauplius, des Metanauplius und der drei Callyptopisstadien. Obgleich seine Schilderungen sich fast nur auf die äußere Morphologie dieser Larvenformen erstrecken, will ich hier doch einiges, so weit es für uns von Interesse ist, erwähnen.

An der Gastrula bilden sich zwei seitliche Vorwölbungen, aus denen sich die drei Paar Naupliusgliedmaßen entwickeln. Daran, daß zwei von ihnen schwach zweilappig sind, erkennt man, welches das vordere und welches das hintere Ende des jungen Tieres ist, weil ja das ungespaltene Glied zur ersten Antenne wird und mithin das vordere Ende bezeichnet. Die Seite, nach welcher die gespalteten Enden der zweiten und dritten Extremität gerichtet sind, ist die Dorsalseite. Die Extremitäten lösen sich allmählich von den Seiten des Körpers los und sind schließlich nur ventral mit ihm befestigt. Durch energische Bewegungen seiner Gliedmaßen befreit sich der junge Nauplius um diese Zeit aus der Eihülle.

Beim jungen Nauplius glaubt SARS in einer leichten Vertiefung in der Nähe der hinteren Extremität den Platz zu sehen, wo der Gastrulamund sich bildete. Eine wirkliche Mundöffnung oder Mundwerkzeuge sind aber um diese Zeit noch nicht zu sehen. Auch der schon mehr ausgebildete und beweglichere Nauplius, der nach der ersten Häutung erscheint, zeigt noch keine Spur eines Mundes oder von Mundteilen und ist daher nicht im Stande, Nahrung zu sich zu nehmen. Doch lassen sich die ersten Anzeichen von Mundteilen bei einem alten Nauplius wohl schon erkennen, indem sie durch die Naupliushaut hindurch scheinen. Ich erwähne diese Beobachtung ganz besonders, weil es mir auch anfangs sehr überraschend schien, daß ein Nauplius von so beträchtlicher Größe und solcher Beweglichkeit noch nicht imstande sein sollte, Nahrung zu sich zu nehmen. Sowohl an ungefärbten wie an gefärbten Exemplaren glaubt man nämlich ganz deutlich eine Mundöffnung zu sehen und ist dann sehr erstaunt, sie auf Schnitten nicht wiederfinden zu können, weil alles kontinuierlich von der Larvenhaut überzogen wird.

Der Metanauplius zeichnet sich durch die Umwandlung des dritten Extremitätenpaares zu Mandibeln und das Auftreten von drei neuen Extremitätenanlagen, nämlich von zwei Paar Maxillen und einem Paar Kieferfüßen, aus. An der Innenseite der Mandibeln findet man



noch zwei nebeneinander gelagerte Vorwölbungen als Anlage der Unterlippe. In der Mitte des durchsichtigen Körpers erkennt SARS eine opake Zellmasse, die im Begriff steht, sich in die Leber zu differenzieren, und dahinter den Darmkanal, der sich in der Nähe des hinteren Körperendes öffnet. Auch das Herz ist deutlich zu sehen.

Das Calyptopisstadium wird charakterisiert durch die kapuzenförmige, vordere Ausdehnung des Carapax, welche die sich entwickelnden Augen bedeckt, die erst im Furciliastadium seitlich frei hervorgestreckt werden. SARS unterscheidet drei verschiedene Calyptopisstadien, deren Beschreibung sich hauptsächlich auf die Form des Körpers und der äußeren Anhänge erstreckt. Der Darm ist im ersten Stadium in seiner ganzen Ausdehnung zu sehen; nach vorn verlängert er sich zu einem medianen Blindsack. Die Lebersäcke sind ziemlich deutlich zu unterscheiden, und jeder zeigt drei von großen Zellen ausgekleidete Läppchen.

Im zweiten Stadium beginnt die Entwicklung der zusammengesetzten Augen.

Im letzten Calyptopisstadium bespricht SARS genau die Entwicklung der äußeren Anhänge, besonders der Mundwerkzeuge.

### Züchtungsversuche.

Ich lasse hier die Notizen folgen, die ich mir bei meinen Kulturversuchen gemacht habe.

#### Kultur Nr. 1.

13. IV. 12;  $\frac{3}{4}1^h$  p. m.

Ein Exemplar von 16 Zellen, drei Exemplare von 32 Zellen.

14. IV. 12;  $\frac{3}{4}1^h$  p. m.

Alle vier Exemplare sind zu Gastrulen geworden, wenn auch, wie es scheint, mit kleinen Unregelmäßigkeiten. Ein Exemplar, das sehr gut entwickelt war, zeigte schon deutlich die Anlage der drei Extremitätenpaare.

15. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Zwei Exemplare nicht weiter entwickelt, etwas unregelmäßig. Ein Exemplar mit unregelmäßiger Extremitätenanlage. Ein Exemplar gut entwickelt, mit tief gespaltenen Extremitäten, aber noch in der Gallerthülle.

16. IV. 12;  $\frac{1}{2}10^h$  a. m.

Die beiden ersten Exemplare wie am vorigen Tage. Beim dritten Exemplar die Extremitätenanlage etwas stärker. Das letzte

Exemplar hat die Hülle abgeworfen und ist ein frei schwimmender Nauplius geworden, der einen Defekt hat.

17. IV. 12;  $\frac{1}{2}7^h$  p. m.

Die zwei ersten Exemplare noch in der Gallerthülle, nicht weiter entwickelt, vielleicht schon tot. Nr. 3 ohne Gallerthülle, beweglich, Extremitäten zum Teil schon abstehend, abnorm entwickelt. Nr. 4 frei schwimmender, sehr beweglicher Nauplius, unregelmäßig und mit Defekt.

18. IV. 12;  $\frac{1}{4}11^h$  a. m.

Nr. 1 und 2 abgestorben.

Nr. 3 junger, abnorm entwickelter Nauplius.

Nr. 4 wie am vorigen Tage.

19. IV. 12;  $\frac{1}{2}10^h$  a. m.

Nr. 4 tot.

Nr. 3 lebt noch.

20. IV. 12;  $\frac{3}{4}11^h$  a. m.

Abgestorben.

#### Kultur Nr. 3.

13. IV. 12;  $\frac{3}{4}1^h$  p. m.

Acht alte Gastrulen.

14. IV. 12;  $\frac{1}{4}2^h$  p. m.

Sieben Exemplare gut weiter entwickelt, alle mit Extremitätenanlage. Bei fünf Exemplaren waren die zweite und dritte Extremität schon deutlich gespalten, bei zweien nur die mittlere, d. h. die spätere zweite Antenne, während die dritte nur eine Andeutung einer Spaltung zeigte. Eins von den ersteren Exemplaren wahrscheinlich mit Defekt.

Das achte Exemplar verloren.

15. IV. 12;  $\frac{1}{2}12^h$  a. m.

Alle sieben Exemplare gut entwickelt, mit zwei gespaltenen Extremitäten. Alle noch in der Gallerthülle.

16. IV. 12;  $\frac{3}{4}10^h$  a. m.

Vier Exemplare — freischwimmende Nauplien.

Zwei Exemplare, bei denen die beiden vorderen Extremitäten schon abstehend und beweglich sind. Eins von diesen Exemplaren ohne Gallerthülle, die hintere, noch anliegende Extremität aber schon etwas beweglich, das andre Exemplar mit geplatztter und geschrumpfter Gallerthülle. Ein Exemplar so wie am vorigen Tage noch in der Gallerthülle, zeigt aber schon Bewegung.

17. IV. 12; 7<sup>h</sup> p. m.

Alle sieben leben.

Vier freischwimmende Nauplien, zwei davon äußerst beweglich, zwei mit anhaftender kleiner Luftblase, oft daher an der Oberfläche. Zwei junge Nauplien ohne Gallerthülle, aber noch nicht freischwimmend. Ein junger Nauplius mit Resten der geplatzten Hülle, Extremitäten noch nicht ganz frei.

18. IV. 12; ½11<sup>h</sup> a. m.

Alle lebend; wie am vorigen Tage.

19. IV. 12; ¾10<sup>h</sup> a. m.

Fünf freischwimmende Nauplien, einer davon mit Defekt und schwachen Lebenszeichen, ein anderer sehr beweglich, mit Anlage der Oberlippe und der drei Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien, der eine mit, der andere ohne Rest der Gallerthülle.

20. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, der eine von ihnen zeigt den Übergang zum Metanauplius.

Drei Nauplien mit schwachen Lebenszeichen.

Zwei junge Nauplien tot.

21. IV. 12; ¾8<sup>h</sup> p. m.

Zwei freischwimmende Nauplien wie am vorigen Tage.

Ein Nauplius mit schwachen Lebenszeichen.

Zwei Nauplien tot.

22. IV. 12; ¾11<sup>h</sup> a. m.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, beide mit Anlagen der Oberlippe und den drei Metanaupliusextremitäten.

Ein Nauplius tot.

23. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Beide Nauplien lebend.

24. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Wie am vorigen Tage.

25. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Wie am vorigen Tage.

7<sup>h</sup> p. m.

Abdomen schon etwas frei, ebenso die Metanaupliusextremitäten. Panzeranlage bemerkbar.

26. IV. 12; 12<sup>h</sup> m.

Beim Reinigen von angeklebtem Schmutz wurde eins der Tiere stark verletzt und daher entfernt. Dieses Exemplar wurde in

noch lebendem Zustande unter dem Mikroskop untersucht. Länge  $565 \mu$ , größte Breite  $360 \mu$ . Der Panzer ist schon angelegt und schlägt sich hinten in seitlichen Falten auf die Bauchseite, das dritte Extremitätenpaar ist stark zusammengeschrumpft, ragt seitlich nicht mehr hervor und wird zur Mandibel. Die Metanaupliusextremitäten zeigen Spaltung, was besonders deutlich am letzten Paar zu sehen ist. Das Abdomen ragt schon ein wenig frei hervor und ist jederseits mit drei Borsten versehen, von denen die mittlere drei- bis viermal länger als die beiden nebenstehenden kleinen ist. Das Abdomen wird vom Panzer nicht verdeckt. Der Vorderrand des Panzers ist mit Stacheln versehen, der Hinterrand nur mit ganz feinen Zähnchen.

27. IV. 12; 12<sup>h</sup> m.

Ein Exemplar lebend, es befindet sich ungefähr auf demselben Stadium wie das am vorigen Tage beschriebene Exemplar. Deutlich ist die paarige Anlage der Unterlippe zu sehen.

28. IV. 12

29. IV. 12

30. IV. 12

1. V. 12

2. V. 12

lebend, ohne sichtbare äußere Veränderungen.

2. V. 12: Abgestorben und in BOUINScher Lösung konserviert.

#### Kultur Nr. 4.

13. IV. 12;  $\frac{1}{2}6^h$  p. m.

Zehn alte Gastrulen.

14. IV. 12;  $\frac{1}{2}2^h$  p. m.

Alle zehn Exemplare lebend und weiter entwickelt, mit drei Extremitäten. Bei einem Exemplar waren die Extremitäten ungespalten, bei vier Exemplaren war nur die mittlere Extremität deutlich gespalten, während bei der dritten Extremität die Spaltung kaum angedeutet war (drei von diesen Exemplaren wiesen Defekte auf). Bei den letzten fünf Exemplaren waren schon beide Extremitäten gespalten.

15. IV. 12;  $\frac{3}{4}12^h$  a. m.

Acht Exemplare hatten beide Extremitäten gespalten; eins von diesen etwas defekt. Ein Exemplar — Spaltung nur einseitig angefangen. Ein Exemplar verloren.

16. IV. 12; 10<sup>h</sup> a. m.

Sechs Exemplare so wie gestern, d. h. beide Extremitäten gespalten, aber noch in der intakten Gallerthülle.

Ein Exemplar — Extremitäten noch nicht ganz frei, aber beweglich, mit Resten der Gallerthülle.

Ein Exemplar — Spaltung nicht sehr vorgeschritten, Extremitäten etwas beweglich, ohne Gallerthülle.

Ein Exemplar — freischwimmender Nauplius.

17. IV. 12;  $\frac{1}{4}8^h$  p. m.

Fünf junge Nauplien mit nicht ganz freien, aber beweglichen Extremitäten; zwei ohne, drei mit Rest der Gallerthülle.

Drei Exemplare mit noch anliegenden Extremitäten; zwei ohne, eins mit Rest der Gallerthülle, ein freischwimmender Nauplius.

18. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Sieben junge Nauplien, drei ohne, vier mit Rest der Gallerthülle.

Ein junger Nauplius, der schon die Anlage der Metanaupliusextremitäten zeigte, trotzdem aber noch einen Rest der Gallerthülle hatte, den er während der Untersuchung abwarf.

Ein freischwimmender Nauplius.

19. IV. 12;  $10^h$  a. m.

Fünf junge Nauplien — zwei ohne, drei mit Rest der Gallerthülle. Unter letzteren einer mit Anlage der Metanaupliusextremitäten.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien. Einer von ihnen mit Anlage von drei Metanaupliusextremitäten und der Oberlippe.

Ein junger Nauplius abgestorben.

Ein Exemplar verloren.

20. IV. 12;  $\frac{1}{4}12^h$  a. m.

Drei junge Nauplien — zwei ohne (mit schwachen Lebenszeichen), einer mit Rest der Gallerthülle.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien — einer mit, einer ohne Gallerthülle — abgestorben.

21. IV. 12;  $8^h$  p. m.

Ein junger Nauplius mit Rest der Gallerthülle.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei junge Nauplien abgestorben.

22. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Ein Nauplius mit Rest der Gallerthülle, die künstlich entfernt wurde. Mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

Zwei freischwimmende Nauplien mit Anlage der Oberlippe und der Metanaupliusextremitäten.

23. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Alle drei lebend, ein Exemplar sehr lebhaft.

24. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Ein Exemplar scheinbar tot.

Zwei Exemplare mit schwachen Lebenszeichen.

25. IV. 12; 11<sup>h</sup> a. m.

Ein Exemplar tot.

Zwei Exemplare wie gestern.

1/2<sup>8</sup><sup>h</sup> p. m.

Zwei lebende Exemplare, Abdomen und Metanaupliusextremitäten frei; Panzeranlage bemerkbar.

26. IV. 12; 1/4<sup>2</sup><sup>h</sup> p. m.

Beide Exemplare tot.

#### Kultur Nr. 6.

13. IV. 12; 3/4<sup>5</sup><sup>h</sup> p. m.

Zwei Exemplare mit Extremitätenanlage; zweite und dritte Extremität schon gespalten.

14. IV. 12; 1/2<sup>2</sup><sup>h</sup> p. m.

Beide lebend, noch in der Gallerthülle, Extremitäten tief gespalten.

1/2<sup>5</sup><sup>h</sup> p. m.

Ein Exemplar wenig verändert, das andre hatte schon frei abstehende Extremitäten. Beide noch in der Gallerthülle.

15. IV. 12; 12<sup>h</sup> m.

Ein Exemplar — vordere Extremitäten abstehend und beweglich, Gallerthülle geplatzt, aber noch dranhängend. Mit Defekten, aber lebend.

Ein Exemplar gut entwickelt. Erste Antenne abstehend und stark bewegt. Zweite und dritte Antenne noch etwas anliegend, ab und zu bewegt. Ohne Gallerthülle.

16. IV. 12; 10<sup>h</sup> a. m.

So wie am vorigen Tage, aber ohne Gallerthülle.

17. IV. 12; 1/2<sup>8</sup><sup>h</sup> p. m.

Ein Exemplar — die beiden vorderen Extremitäten abstehend und beweglich, die hintere noch anliegend.

Ein Exemplar verloren.

18. IV. 12;  $\frac{1}{4}12^h$  a. m.

So wie gestern, liegt am Boden.

19. IV. 12;  $4^h$  p. m.

Abgestorben.

#### Kultur Nr. 9.

16. IV. 12;  $\frac{1}{4}12^h$  a. m.

Zwei Exemplare mit gespaltenen Extremitäten noch in der Gallert-  
hülle.

17. IV. 12;  $\frac{3}{4}8^h$  p. m.

Zwei freischwimmende Nauplien.

18. IV. 12;  $\frac{1}{2}12^h$  a. m.

Zwei freischwimmende, gut entwickelte Nauplien, sehr beweglich.

19. IV. 12;  $\frac{1}{4}11^h$  a. m.

Zwei freischwimmende, sehr bewegliche Nauplien, beim Wasser-  
wechsel verloren.

#### Kultur Nr. 16.

19. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Zwei Gastrulen.

20. IV. 12;  $\frac{3}{4}12^h$  a. m.

Beide mit anliegenden, gespaltenen Extremitäten, in der Gallert-  
hülle.

21. IV. 12;  $8^h$  p. m.

Zwei freischwimmende, wohl entwickelte Nauplien.

22. IV. 12;  $\frac{1}{2}12^h$  a. m.

Wie am vorigen Tage.

23. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Wie am vorigen Tage, sehr lebhaft.

24. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Wie am vorigen Tage.

25. IV. 12;  $8^h$  p. m.

Beide lebend, recht beweglich. Ein Exemplar zeigt Anlage der  
Metanaupliusextremitäten.

26. IV. 12;  $\frac{1}{2}2^h$  p. m.

Beide mit Anlage der Metanaupliusextremitäten.

27. IV. 12;  $12^h$  m.

Wie am vorigen Tage, sehr beweglich. Beim Reinigen von an-  
haftendem Schmutz wurde ein Exemplar etwas verletzt und ver-  
lor seine Beweglichkeit.

28. IV. 12;  $\frac{1}{4}7^h$  p. m.

Wie am vorigen Tage; beide sehr beweglich. Dritte Extremität noch nicht zur Mandibel geworden.

29. IV. 12;  $\frac{3}{4}11^h$  a. m.

Ein Exemplar sehr lebhaft; beim Reinigen wahrscheinlich verletzt, verlor seine Lebhaftigkeit.

Ein Exemplar mit schwachen Lebenszeichen.

30. IV. 12;  $11^h$  a. m.

Ein Exemplar lebend.

Ein Exemplar abgestorben.

1. V. 12;  $\frac{1}{2}12^h$  a. m.

Ein Exemplar sehr beweglich, drittes Extremitätenpaar zur Mandibel geworden.

2. V. 12;  $10^h$  a. m.

Entwicklung wie am vorigen Tage, sehr beweglich, wurde in Bouvinscher Lösung konserviert.

Aus den vorliegenden Kulturprotokollen lassen sich nun einige Daten über die Schnelligkeit und die Art und Weise der Entwicklung entnehmen, die ich durch andre Beobachtungen ergänzen will.

Über die Dauer der ersten Furchungsstadien liegen mir so gut wie gar keine Beobachtungen vor. Im März 1908 fand ich in Villefranche um 8 Uhr morgens ein Ei, das nur vier Blastomeren aufwies. Unter dem Mikroskop ließen sich in jeder Blastomere zwei Strahlungen erkennen, die immer weiter auseinanderrückten, um  $8^h 23^m$  begannen die neuen Furchen aufzutreten und um  $8^h 30^m$  war die Teilung in acht Blastomeren vollendet. Das Ei wurde dann konserviert. Das Durchlaufen der ersten Furchungsstadien wird wohl nicht viel Zeit in Anspruch nehmen. Wir sehen jedenfalls, daß ein Ei von 16 Zellen innerhalb von 24 Stunden sich zu einer alten Gastrula entwickeln kann. Wenn der Übergang von vier zu acht Zellen ungefähr eine halbe Stunde dauert, so wird die Entwicklung eines ungefurchten Eies zu einem solchen von 16 Zellen, auch wenn die ersten Teilungsschritte etwas mehr Zeit in Anspruch nehmen sollten, kaum länger als 3—4 Stunden dauern. Man kann also annehmen, daß ein Ei, das am Morgen abgelegt wurde, am nächsten Tage sich in eine Gastrula umgewandelt hat, die sogar schon Andeutungen der Extremitätenanlagen zeigen kann.

Aus mehreren Beobachtungen geht hervor, daß eine Gastrula sich in einem Tage in einen Embryo verwandeln kann, der drei Extremi-



tätenanlagen zeigt, von denen die zweite und dritte bereits tief gespalten sind. Die Extremitäten treten jederseits alle drei gleichzeitig auf und sind anfangs ungespalten. Die Spaltung der mittleren Extremität, d. h. der zweiten Antenne, tritt zuerst auf, nachher spaltet sich die dritte Extremität. Es beginnt die Loslösung der Extremitäten von den Seiten des Körpers, und zwar von vorne nach hinten.

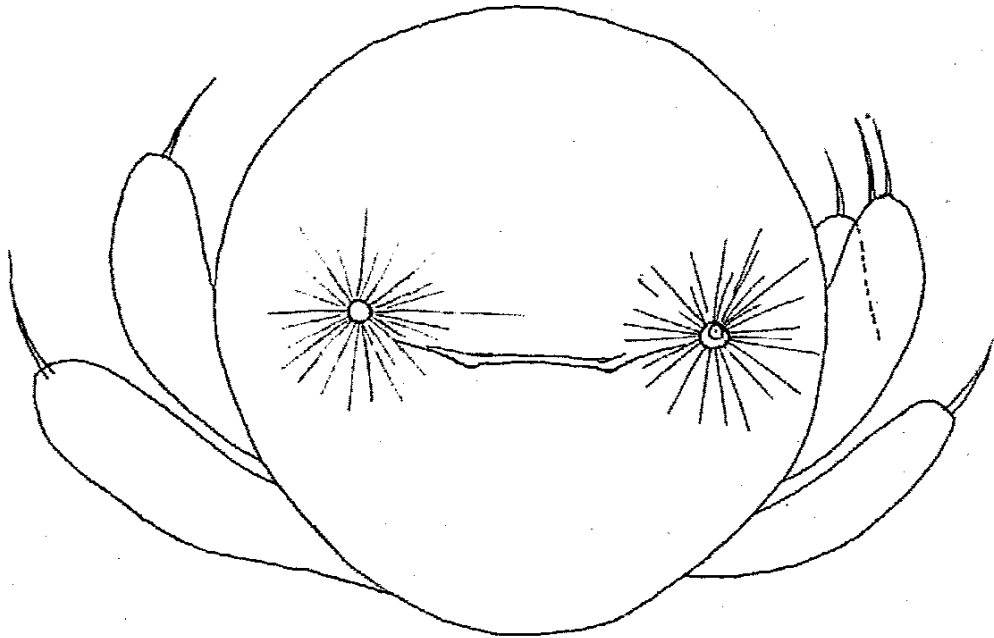
Alle diese Veränderungen gehen noch innerhalb der Gallerthülle vor sich. Durch die stärkeren Bewegungen der frei gewordenen Extremitäten wird schließlich die Gallerthülle zerrissen, und der junge Nauplius mit anfangs fast kugelförmigem Körper schlüpft hervor. Der Zeitpunkt des Abwerfens der Gallerthülle kann wohl variieren, denn ich fand bisweilen Embryonen, deren Extremitäten noch gar nicht ganz frei waren, ohne Hülle. Da die jungen Nauplien, wenn ihre Bewegungen nicht sehr energisch sind, mitunter die Reste der geplatzten Hülle noch einige Zeit mit sich herumschleppen, so kann es ausnahmsweise vorkommen, daß, wie die Beobachtung vom 19. IV. 12, Kultur Nr. 4 zeigt, schon die Anlage der Metanaupliusextremitäten auftritt, bevor sich das junge Tier ganz von dem anhängenden Hüllenrest befreit hat.

Mehrere Beobachtungen zeigen, daß sich am dritten Tage aus dem Ei schon ein freischwimmender Nauplius entwickelt hat. Am fünften Tage tritt am Nauplius die Anlage der drei Metanaupliusextremitäten in Form ganzrandiger, seitlicher Vorwölbungen auf, die anfangs in der Mittellinie nicht zusammenstoßen. Erst wenn sie die Mittellinie erreicht haben, tritt eine Spaltung der letzten Extremität auf. Die Anlage der Oberlippe habe ich am sechsten Tage beobachten können.

Der Nauplius ist natürlich immer an den drei wohlentwickelten Extremitätenpaaren zu erkennen. Die erste und zweite Antenne entspringen dicht beieinander am vorderen Körperende, die Mandibeln, in einem gewissen Abstände von ihnen, am Ende der vorderen Körperhälfte. Ungefähr in gleichem Abstände von den Insertionspunkten sowohl der beiden ersten Antennenpaare wie der Mandibel scheint die Mundöffnung zu liegen. Jedenfalls sieht man auch an gefärbten Exemplaren an dieser Stelle einen hellen Fleck. Tatsächlich ist aber, wie schon erwähnt, eine Öffnung nach außen um diese Zeit noch gar nicht vorhanden, sondern der ganze Körper wird kontinuierlich von der Naupliuslarvenhaut überzogen. Taf. XVII, Fig. 24 zeigt uns einen fast medianen Schnitt ungefähr durch dieses Stadium. Der helle Fleck bei der Aufsicht kommt dadurch zustande, daß die Oberlippe

sich in einer gewissen Entfernung von den neu auftretenden Metanaupliusextremitäten befindet, mit denen sie nur durch ein dünnes Häutchen verbunden ist. Eine Ernährung des Nauplius von außen her kann also überhaupt nicht stattfinden; er ist einzig und allein auf die im Innern aufgespeicherten Dottermassen angewiesen.

Am alten Nauplius lassen sich also Oberlippe und Metanaupliusextremitäten unter der durchsichtigen Bauchhaut deutlich erkennen. Erst wenn die Naupliushaut abgeworfen ist, treten diese Anhänge frei hervor und die Mundöffnung öffnet sich nach außen. Die Öffnung nach innen in den Mitteldarm findet aber erst später statt. Für den Metanauplius ist außer dem Vorhandensein der Oberlippe und



Textfig. 1.

Junger *Nauplius* von der Dorsalseite mit eigentümlichem Rückenorgan (nach dem Leben).

der Metanaupliusextremitäten die Umwandlung der dritten Naupliusextremität, die bis dahin auch zum Schwimmen benutzt wurde, in die Mandibel charakteristisch. Diese Umwandlung findet am 12. oder 13. Tage statt und besteht in einer Krümmung und starken Verkürzung der Extremität. Das Abdomen tritt um diese Zeit schon etwas hervor, und der seitlich auf die Bauchseite geklappte Panzer ist bemerkbar. Am 14. Tage tritt die Unterlippe in Form zweier kleiner Vorwölbungen zwischen Mandibel und erstem Metanaupliusextremitätenpaar auf.

Ich möchte hier eine Beobachtung einschalten, die ich zwar nur einmal gemacht habe, die ich aber doch nicht unerwähnt lassen will. In Villefranche fand ich einen ganz jungen Nauplius, dessen Körper

fast noch kugelförmig war, der auf dem Rücken ein eigentümliches Organ zeigte (Textfig. 1). In der Mitte des Körpers sah man jederseits zwei kreisrunde Vertiefungen, in deren Umgebung die Haut feine, strahlenförmige Falten zeigte, scheinbar hervorgerufen durch den von den Einstülpungen auf die umgebende Haut ausgeübten Zug. Von einer Einstülpung zur andern ging etwas weiter nach vorn eine zweimal leicht gekrümmte Hautfalte. Auch bei freischwimmenden Nauplien ließ sich übrigens eine quer über die Körpermitte verlaufende, nach hinten zu etwas konkave, dorsale Furche deutlich erkennen. Die beiden dorsalen Grübchen waren auch in der Seitenansicht als sackförmige Einsenkungen wahrnehmbar. Weder habe ich auf Schnitten noch in späteren Stadien Spuren dieses Organs wiederfinden können. Wahrscheinlich tritt es nur für kurze Zeit auf und ist in erwachsenem Zustande überhaupt nicht mehr zu finden.

Es ist naheliegend, in diesem Organ ein Homologon der bei verschiedenen Krebsgruppen beschriebenen und in ihrer Bedeutung noch nicht aufgeklärten »Dorsalorgane« zu erblicken. BULLAR (7, 1879), der es für *Cymothoa* beschreibt, erwähnt es noch für Amphipoden, *Oniscus*, *Asellus*, *Praniza*, *Cuma*, *Mysis*, ferner für Spinnen und Pentastomiden.

### Die Gastrula.

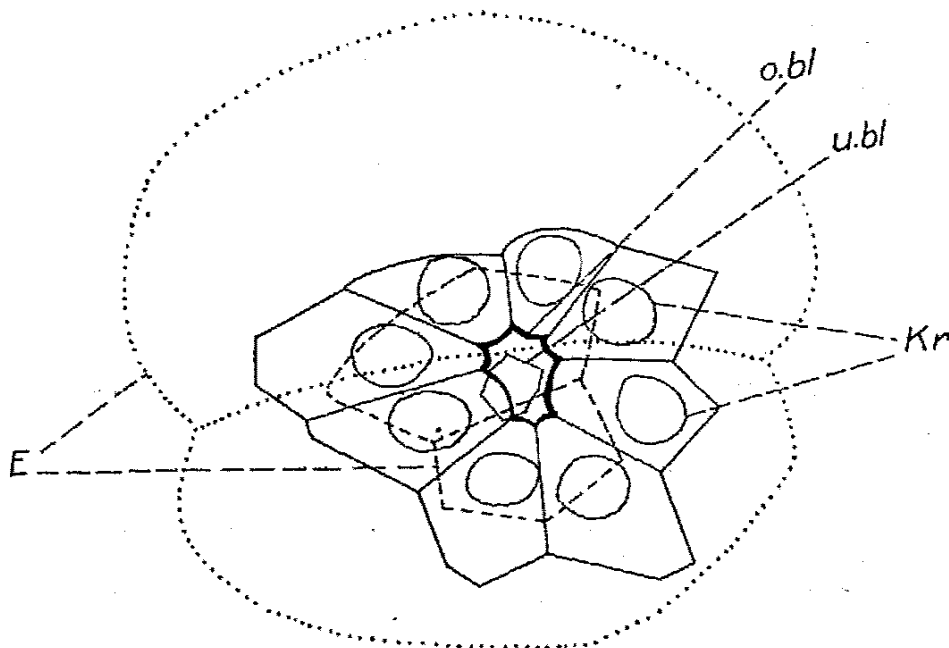
Das letzte Stadium, das ich in meiner früheren Arbeit beschrieben habe, war ein Ei von 122 Zellen. Ich habe alle Zellen solch eines Eies genau gezeichnet und ihre Grenzen zu den Nachbarzellen festgestellt. Eine Ansicht des vegetativen Pols habe ich auf S. 456 gegeben. Weiterhin ist die Genealogie jeder einzelnen Zelle nicht mehr verfolgt worden, sondern es wurde nur das Schicksal ganzer Zellgruppen und der äußeren und inneren Veränderungen am Ei studiert.

Ich glaube annehmen zu dürfen, daß noch zum mindesten eine Teilung erfolgt, ohne daß die beiden *E*-Zellen daran teilnehmen, daß also ein Stadium von 242 Zellen durchlaufen wird. Zeichnungen dieses Stadiums habe ich aber nicht herstellen können, weil die Zellen schon zu klein waren, um eine genaue Individualisierung zu ermöglichen.

Im Frühjahr 1912 beobachtete ich in Norwegen eine lebende Gastrula, an der ich folgendes konstatieren konnte. Die Zahl der Zellen war mindestens 122, wahrscheinlich aber schon das doppelte, oder richtiger 242 (Textfig. 2). Bei hoher Einstellung war der noch offene Gastrulamund (*o.bl.*) zu erkennen, der sich beim Niederführen des Tubus allmählich verengerte (*u.bl.*). Um die obere Öffnung sah

man die acht großen Kerne der Kranzzellen (*Kr.*), deren Konturen auch ziemlich genau festgestellt werden konnten. In einer bestimmten Tiefe erkannte man sehr deutlich das obere Ende der beiden Entodermzellen (*E*), die hier nicht viel größer als gewöhnliche Zellen sind. Ihre Grenzfläche steht quer zur Längsrichtung der oberen Gastrulaöffnung. Stellte man den Tubus dagegen auf den Äquator des Eies ein, so ließen sich die riesenhaften Dimensionen dieser beiden Zellen ganz genau erkennen, desgleichen, daß sie von ungleicher Größe waren.

In allen bisher beschriebenen Stadien ist eine Orientierung des nicht eingeschmolzenen Eies verhältnismäßig leicht möglich. Die

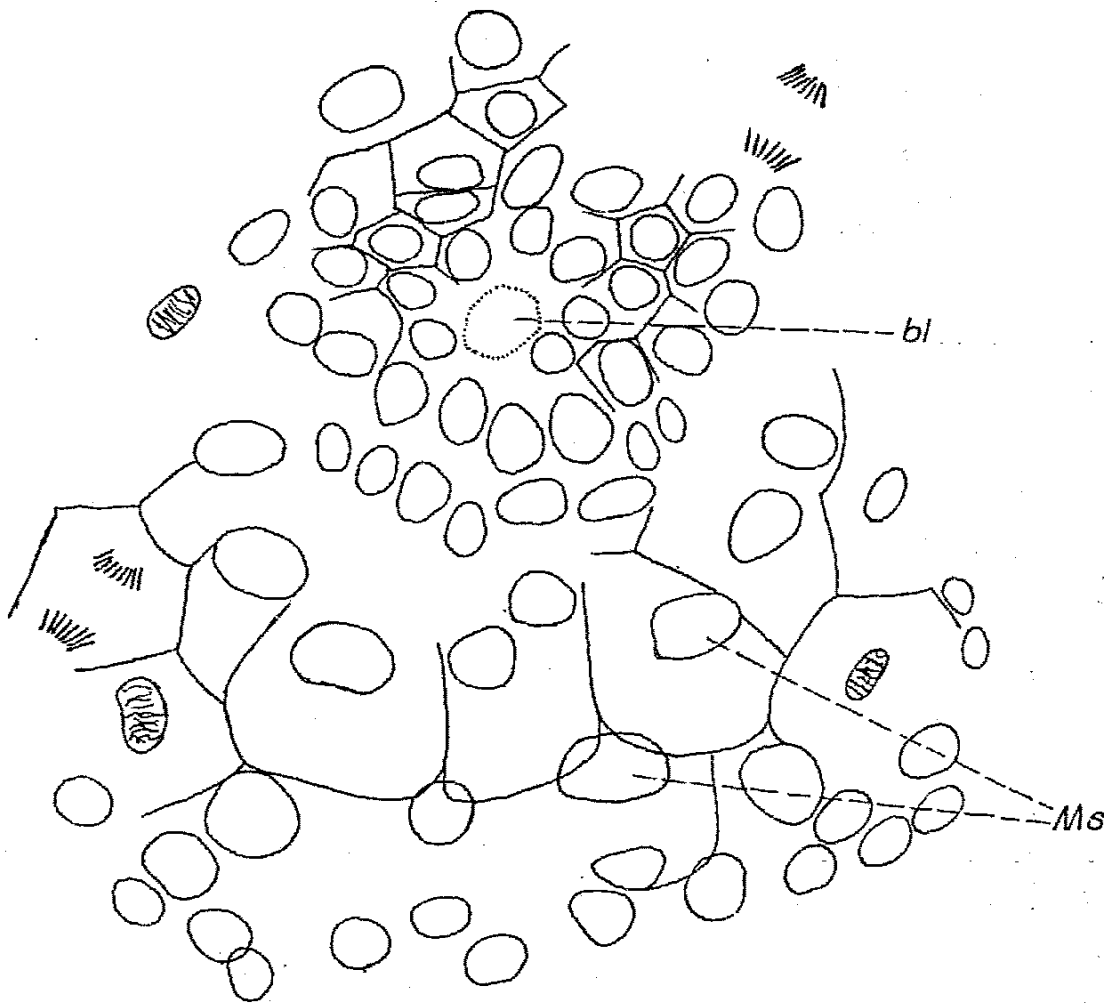


Textfig. 2.

Ansicht des vegetativen Poles eines Eies von 122 (oder 242) Zellen. Zeichenapparat. Nach dem Leben. *o.bl*, obere Blastoporusöffnung; *u.bl*, untere Blastoporusöffnung; *Kr*, Kranzzellen; *E*, Entodermzellen.

Handhabe dazu bietet erstens die verschiedene Größe der Zellen am vegetativen und am animalen Eipol. Dazu kommt eine immer mehr zunehmende Phasendifferenz der vegetativen und animalen Zellen, so daß erstere noch im Ruhestadium sein können, während die letzteren sich schon in weit vorgerücktem Stadium der Teilung befinden. Auf diese Weise kann man die vegetativ-animale Achse ziemlich leicht erkennen. Zweitens läßt sich durch die Lage der beiden großen *E*-Zellen, bzw. schon ihrer Mutterzelle, eine sagittale Symmetrieebene feststellen. Die Grenzfläche zwischen diesen beiden Zellen steht nämlich senkrecht zu genannter Ebene. Treten dann noch die beiden Mesenchymzellen und ihre Nachkommen deutlich hervor, so ist diese Ebene noch bestimmter festgelegt. Was andres ist es aber, wenn

bei weiterem Fortschreiten der Gastrulation und infolge erneuter Zellteilungen die Zahl der Zellen sich bedeutend vermehrt, ihre Größe gleichzeitig abnimmt, so daß ein Unterschied zwischen den Zellen des vegetativen und animalen Pols kaum mehr wahrgenommen werden kann. Sind dann die *E*-Zellen endgiltig in der Tiefe verschwunden und hat sich der Gastrulamund über ihnen vollständig geschlossen, so tritt ein Stadium ein, wo es kaum gelingt, irgendeinen Punkt des



Textfig. 3.

Ansicht des vegetativen Poles einer Gastrula; nach einem gefärbten und aufgehellten Präparat.  
*Ms*, Mesenchymzellen; *bl*, Blastoporus.

Eies mit Sicherheit zu identifizieren. Das Ei ist dann äußerlich von überraschender Regelmäßigkeit, hat scheinbar eine vollkommene Kugelgestalt, die höchstens an der Stelle des geschlossenen Urmundes eine leichte Einsenkung zeigt. An der Oberfläche des Eies sieht man dicht gedrängt Kern neben Kern, meist in langen, regelmäßigen Reihen, wie Taf. XV, Fig. 1 zeigt. Doch läßt sich auch hier bei genauer Untersuchung des in Glycerin aufgehellten Eies in der Nähe des geschlossenen Urmundes eine Stelle finden, die einen gewissen Anhalts-

punkt zur Orientierung bietet. Man erkennt hier nämlich einige Kerne, die erstens durch ihre Größe auffallen und zweitens dadurch, daß sie in größeren Abständen voneinander liegen, wie die übrigen Kerne. Es lassen sich um diese Kerne herum auch Zellgrenzen wahrnehmen, was sonst nirgends am Ei der Fall ist. Man sieht also, daß es sich hier um größere Zellen handelt (Textfig. 3). Ferner läßt sich unschwer innerhalb dieser Zellgruppe eine gewisse Symmetrie, ein Rechts und Links erkennen. Die einzigen Zellen aber, die bei der jungen Gastrula von 122 Zellen in der Nähe des Urmundes durch ihre Größe, ihren langsamen Teilungsschritt und ihre symmetrische Lage auffielen, waren die Mesenchymzellen. Die Symmetrieebene müßte ein Ei von 62 Zellen so teilen, daß jede Hälfte eine Mesenchymzelle mitbekommt; im 122. Zellenstadium würden jederseits je zwei Mesenchymzellen vorhanden sein (vgl. hierzu die Textfig. 4 und 6 auf S. 452 und 456 meiner früheren Arbeit). Ich kann daher wohl mit Sicherheit annehmen, daß die Gruppe großer Zellen in der Nähe des Urmundes einer älteren Gastrula aus Abkömmlingen der beiden Mesenchymzellen besteht. Nur haben sich hier, wie aus der Textfigur ersichtlich ist, die Zellen wieder geteilt, und zwar durch eine äquatoriale Teilungsebene. Links auf dem Bilde ist gerade eine Zelle in solch einer Teilung begriffen. Die Figur zeigt uns aber noch etwas anderes, zwei große Kerne sind vom Rande der Nachbarzellen etwas überlagert. Es macht den Eindruck, als ob die einen Zellen etwas über die andern geschoben würden, die infolgedessen in die Tiefe gedrückt werden. Tatsächlich ist dieses, wie ich noch zeigen werde, auch der Fall. Die Partie der großen Mesenchymzellen sieht beim aufgehellten Ei etwas dunkler und undurchsichtiger aus als die Umgebung. Dieses führe ich auf die bedeutende Ansammlung von Plasma in diesen Zellen zurück, was sich auf Schnitten deutlich erkennen läßt.

Von einer Schnittserie, die besonders gut gelungen war, und die eine überraschende Symmetrie der links und rechts gelegenen Zellgruppen zeigte, habe ich alle Schnitte aufs genaueste gezeichnet, um ein möglichst klares Bild von dem Innern des Eies zu gewinnen. Es war natürlich nicht möglich, die ganze Bilderserie hier zur Abbildung zu bringen, doch wird auch die Reihe der Fig. 2, 3, 10, 5, 6, Taf. XV (die in der ganzen Schnittserie von 1—32 die Nummern 2, 3, 14, 22, 25 repräsentieren) das Verständnis erleichtern. Einer andern Gastrula, auf demselben Stadium und ziemlich in derselben Richtung geschnitten, entstammt der Schnitt Taf. XV, Fig. 7.

Die auffallend symmetrische Verteilung der Zellen weist darauf

hin, daß die Schnittrichtung zwar ziemlich senkrecht zur Symmetrieebene steht, nicht aber parallel oder senkrecht zur vegetativ-animalen Achse. Die großen Kerne auf Taf. XV, Fig. 2, 3, 7 *Ms* gehören zu den Mesenchymzellen, die in der Nähe des Urmundes liegen und Nachkommen der beiden Urmesenchymzellen  $M_1$  und  $M_2$  sind. Die Schnitte Fig. 2 und 3 folgen aufeinander. Der Schnitt Fig. 7, der ja von einem andern Präparat stammt, zeigt besonders schön die symmetrische Gruppierung der großen Kerne und den noch nicht völlig geschlossenen Urmund. Fig. 3 und 7 stellen beiden den dritten Schnitt der betr. Präparate dar: die Mesenchymzellen sind also schon ein wenig unter die Oberfläche gesunken. In den Schnitten 12—15 desselben Präparates trifft man im Innern des Eies den auffallend großen Kern einer Zelle. Im 12. und 15. Schnitt ist der Kern nur angeschnitten, in den dazwischenliegenden Schnitten voll getroffen. Der erste von diesen Schnitten ist auf Taf. XV, Fig. 10 abgebildet. Man müßte erwarten, es handle sich hier um den Kern einer der beiden großen *E*-Zellen. Das Merkwürdige ist aber, daß nur eine dieser Zellen nachzuweisen ist. Die sorgfältigste Vergleichung der Schnitte führte mich immer nur zu dem Resultat, daß es sich in den vier aufeinanderfolgenden Schnitten um ein und denselben Kern handele. Es bleibt dann nur die eine Erklärung, daß die eine der Zellen schon in mehrere Entodermzellen geringerer Größe zerfallen ist. Taf. XV, Fig. 5 *e* (Schnitt 22) zeigt uns tatsächlich solche Entodermzellen, die sich von den umgebenden Mesodermzellen, den Abkömmlingen der Kranzzellen, durch ihre Größe etwas unterscheiden.

Ich möchte hier gleich vorgreifend bemerken, daß das Schicksal der beiden *E*-Zellen nicht dasselbe ist. Während die eine ausschließlich Entoderm liefert, stellt die andre die Urogenitalzelle dar (die aber vielleicht auch etwas zum Entoderm beisteuert), wie ich weiter unten genauer darlegen werde.

In den Schnitten 12—19 (z. B. Fig. 10 *msd.*) desselben Präparates findet man am oberen Rande noch einige Kerne, die sich durch ihre Größe und Struktur von den Nachbarkernen des Blastoderms unterscheiden. Sie liegen den Mesenchymzellen gegenüber auf der andern Seite des Urmundes, aber auch symmetrisch zur Sagittalebene. Es ist möglich, daß auch sie bei der Gastrulation zur Mesodermbildung herangezogen werden.

Die Schnitte 24—26 zeigen wieder das Auftreten und Verschwinden einer Zellgruppe, die sich durch die Größe ihrer Kerne auszeichnet.

Es sind die vier großen Kerne, die in Taf. XV, Fig. 6 *msd.* sichtbar sind und auffallenderweise außerhalb der centralen Entodermmasse gelagert scheinen. Ob man es hier trotz der Lage mit Entodermzellen zu tun hat, wofür die Größe der Kerne spricht, oder ob hier Mesoderm vorliegt, das mit den in Fig. 10 am oberen Rande abgebildeten Zellen genetisch in Zusammenhang steht, ist schwer zu entscheiden. Ich neige mehr zur letzteren Ansicht, obgleich ich den erwähnten Zusammenhang nicht mit Sicherheit nachweisen konnte.

Taf. XV, Fig. 4 *Ms.*, ein Schnitt durch eine Gastrula, zeigt wieder die Einwanderung von Mesenchymzellen. Ähnliche Bilder erhält man auch von älteren Stadien, an denen schon die Anlage der Extremitäten sichtbar ist. Einer sagittal geführten Schnittserie durch solch ein Ei entstammt der Schnitt Taf. XV, Fig. 9, der genau durch die Mittellinie geht und auf dem wieder zwei große Kerne (*G*) sichtbar sind, die durch Teilung aus der Urogenitalzelle entstanden sind. Bevor ich aber zu der Besprechung dieses etwas älteren Stadiums übergehe, will ich noch einiges über Fig. 8, die einen Schnitt durch eine Gastrula darstellt, bemerken. Der Schnitt geht durch den fast geschlossenen Gastrulamund (*bl*), von dem sich eine Protoplasmamasse mit einigen Kernen bis in die Mitte des Eies erstreckt. Hier findet sich ein großer Kern (*E*), zu der einen *E*-Zelle gehörig, während der andre einige Schnitte weiter auftritt. Wir sehen ferner im Innern zerstreut einige Kerne verschiedener Größe, die teils Entoderm, teils Mesoderm vorstellen mögen. Rechts vom Blastoporus erkennen wir im Blastoderm eine Plasmamasse mit zwei großen Kernen (*Ms*), die sich in das Innere des Eies einsenkt. Unzweifelhaft gehören diese Kerne zu der mehrfach erwähnten Mesenchymzellengruppe.

Der vegetative Eipol wird jedenfalls zum Hinterende der Larve, wobei sich der Blastoporus vollkommen schließt und der After neu angelegt wird. Bei *Moina* (GROBEN 13, 1879) soll die definitive Mundöffnung an dem Orte entstehen, wo sich der Gastrulamund schließt. Bei *Mysis* (BERGH 1, 1892) dagegen hat der Blastoporus »weder zum Munde noch zum After irgendwelche Beziehung, seine Lage ist in der Nähe des künftigen Afters; dieser aber entsteht weit später, lange nachdem der Blastoporus vollkommen unkenntlich geworden ist« (S. 437).

Im Stadium von 32—122 Zellen liegen die beiden *E*-Zellen in der Mittellinie, so daß ein Sagittalschnitt beide Kerne trifft. Die Grenzfläche zwischen *E*<sub>1</sub> und *E*<sub>2</sub> steht senkrecht zur Mittelebene und parallel der vegetativ-animalen Achse. Beim Zerschneiden des Eies parallel



zur Grenzfläche kommen die Kerne der *E*-Zellen auf verschiedene Schnitte. Die Mesenchymzellen und ihre Abkömmlinge bezeichnen die ventrale Urmundlippe und die Ventralseite des Embryo.

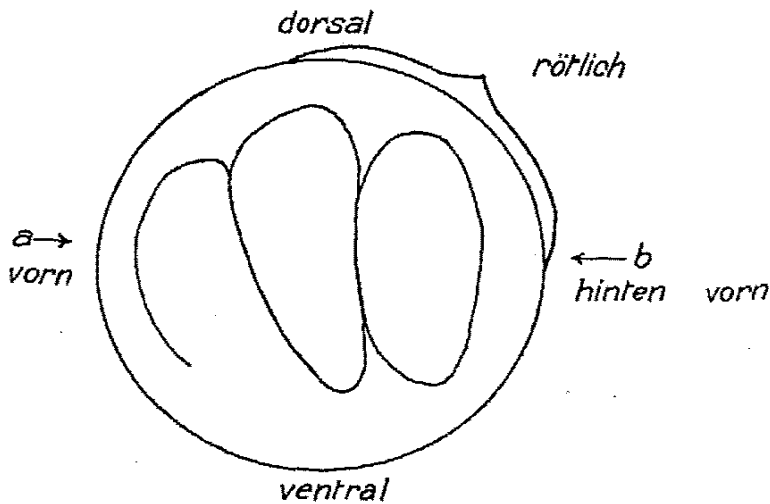
Taf. XV, Fig. 11 stellt eine Kombination von vier aufeinanderfolgenden Schnitten dar, die dadurch gewonnen wurde, daß vier durchsichtige Zeichnungen aufeinandergelegt und durchkopiert wurden. Diese Kombination ist von Wichtigkeit, weil an ihr sich gut zeigen läßt, daß in einer Gastrula, in der die beiden Riesenkerne (*G*) vorhanden sind, die meiner Meinung nach zu den Genitalzellen gehören, auch noch reichlich Entoderm (*e*) vertreten ist, das sich durch Größe, Beschaffenheit und Lage seiner Kerne scharf von den es umgebenden Mesodermelementen (*msd.*) unterscheidet. Die großen Kerne am oberen Rande der Zeichnung gehören wahrscheinlich zur Mesenchymgruppenzelle (*Ms.*). Sie liegen nicht, wie es die Zeichnung darstellt, unter dem Blastoderm, sondern nehmen Teil an der Bildung des Blastoderms. Weil sie aber am Rande eines kleineren Schnittes lagen, macht es auf der kombinierten Zeichnung den Eindruck, als ob sie im Innern des Eies lägen.

Von großer Wichtigkeit und äußerst instruktiv ist Fig. 12. Man sieht beim Vergleich mit Fig. 11, daß es sich hier fast um dasselbe Stadium und dieselbe Schnittrichtung handelt. Nur ist dieses Ei einen kleinen Schritt in der Entwicklung vorgeschritten, denn alle Entodermzellen und die beiden Genitalzellen (*G*), die in Fig. 11 noch in Ruhe sind, befinden sich hier in vollster Teilung. Dieses Präparat ist besonders wertvoll, weil es äußerst selten ist, daß man alle Entodermzellen in Teilung findet. Ein glücklicher Zufall ist es außerdem, daß die Schnittrichtung fast dieselbe ist wie in Fig. 11, so daß ein Vergleich ohne weiteres möglich ist. Man erkennt, daß die Kombinationsfig. 11 ziemlich genau der Wirklichkeit entspricht, und fast alles, was dort aus vier Schnitten kombiniert dargestellt wurde, ist hier auf einem Schnitt zu sehen. Ohne weiteres läßt sich an der Lage und der Größe der Kernplatte erkennen, daß auch die beiden großen Genitalzellen in Teilung sind. Die Kernplatte der andern Genitalzelle findet man zwei Schnitte weiter.

#### Von dem Auftreten der Extremitäten bis zum freischwimmenden Nauplius.

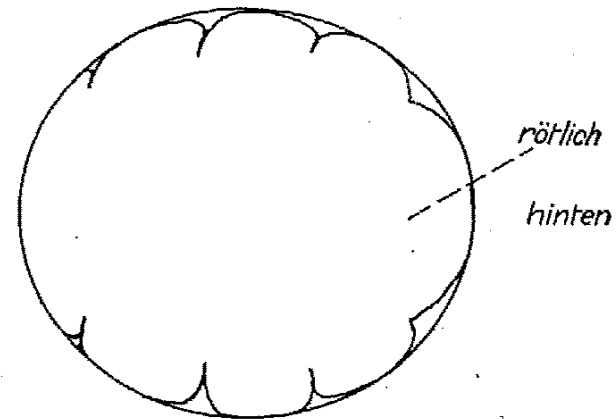
Während dieser ganzen Zeit sind das Ei und der junge Embryo noch von der durchsichtigen Gallertmasse umgeben. Das Ei selbst ist auch fast vollkommen durchsichtig. Die Extremitäten treten in

Form dreier länglicher Vorwölbungen seitlich hervor. Die Textfig. 4 bis 7 zeigen uns solch einen Embryo in vier verschiedenen Lagen: von der Seite, in dorsaler und ventraler Ansicht und von hinten. Durch das Auftreten der Extremitäten ist ohne weiteres ein Rechts und Links am Embryo zu erkennen. Bedeutend schwieriger ist die Feststellung



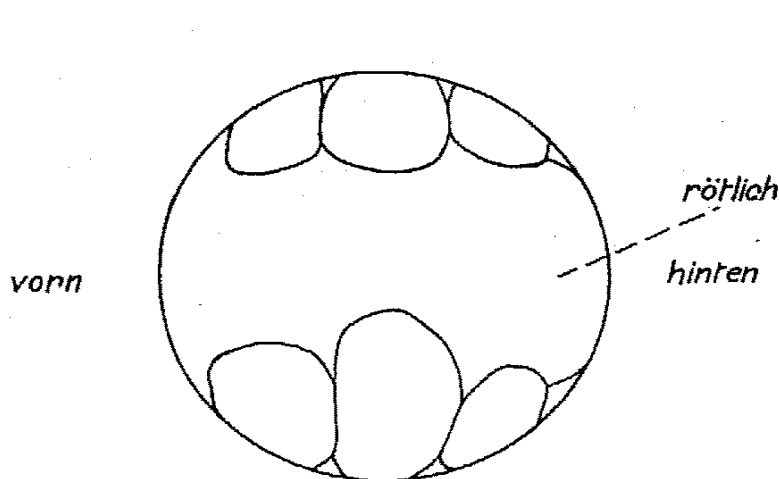
Textfig. 4.

Ei mit Extremitätenanlage von der Seite.



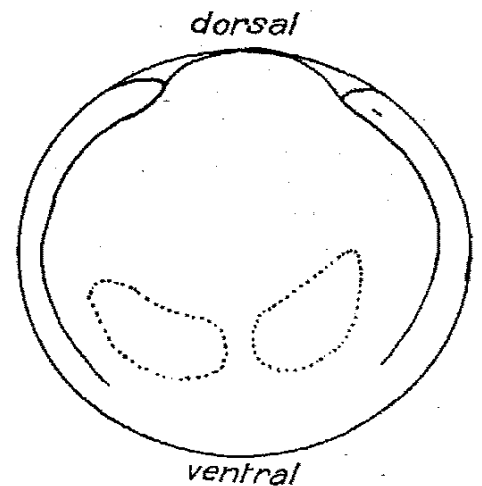
Textfig. 6.

Dasselbe Ei um 90° nach unten gedreht. Ventralseite.



Textfig. 5.

Dasselbe Ei um 90° um die Längsachse nach oben gedreht. Dorsalseite.



Textfig. 7.

Mesenchymzellengruppe. Dasselbe Ei von Fig. 6 (von hinten aus gesehen).

des Vorder- und Hinterendes, der Dorsal- und Ventralseite. Der Urmund ist um diese Zeit vollkommen geschlossen, und die Extremitäten lassen noch nicht erkennen, welche von ihnen zur ersten Antenne wird. Später tritt eine Spaltung zweier nebeneinanderliegender Extremitätenanlagen an einem Ende auf und es läßt sich dann erkennen, welche von den drei Extremitäten zur ungespaltenen ersten Antenne wird und damit das vordere Ende des Embryo bezeichnet. So lange

man nun die weitere Entwicklung der Extremitäten und ihre Lösung vom Körper noch nicht beobachtet hat, ist auch jetzt das Erkennen von Rücken- und Bauchseite nicht ohne weiteres möglich. Es ist naheliegend, anzunehmen — wie ich es auch anfangs tat —, daß das gespaltene Ende der Extremitäten, das sich ja allmählich vom Körper abhebt, zur Bauchseite gekehrt ist, während die Anheftungsstelle der Extremitäten die Rückenfläche bezeichnet. Merkwürdigerweise ist das gerade umgekehrt. Dasselbe beobachtet BIGELOW (3, 1902) bei *Lepas*, wo die Abschnürung der Extremitäten mit dem dorsalen, distalen Ende beginnt und fortschreitet, bis endlich die Extremitäten nur an der Ventralseite befestigt sind. Wenn sich nun die Extremitäten von den Seiten des Körpers abgelöst haben, so klappen sie nicht ohne weiteres zur Bauchseite hinunter, sondern vollziehen eine Drehung, durch welche sie erst teilweise nach hinten gerichtet sind. Schließlich kommen sie in die Ebene der flachen Bauchseite zu liegen, wobei die erste Antenne ganz nach vorn, die zweite Antenne und die Mandibel zur Seite gerichtet sind. Der junge Embryo ist anfangs fast kugelig, und der Rücken behält noch lange seine kugelige, vorgewölbte Gestalt. An jungen Embryonen, wie sie hier abgebildet sind, gelingt es aber trotz der genannten Schwierigkeiten bei genauem Beobachten sich einigermaßen über die Lage des zukünftigen Tieres zu orientieren. Die fast vollkommen durchsichtigen Eier zeigen nämlich an einer Stelle eine zarte, rötliche Färbung. Nun beobachtet man dasselbe auch am Hinterende des ganz jungen Nauplius, wie schon METSCHNIKOFF hervorhebt. Die rötliche Färbung läßt also auch bei ungespaltenen Extremitäten das Hinterende erkennen.

An aufgehellten Eiern läßt sich am Hinterende etwas ventral und jederseits von dem nunmehr geschlossenen Urmund eine Gruppe von größeren Zellkernen erkennen. Auch auf Präparaten sind diese Zellgruppen ohne weiteres wiederzuerkennen, wie aus den Fig. 13 und 14 (*Ms*) ersichtlich. Die Schnittrichtung ist senkrecht zur Längsachse des Embryo. Abgesehen von ihrer Größe fallen die Kerne durch ihre schwache Tingierbarkeit und durch den Besitz von ein oder zwei großen Nucleolen auf. Diese Zellgruppe stellt natürlich nichts anderes dar als die schon mehrfach erwähnten Abkömmlinge der großen Mesenchymzellen. In Fig. 13, einem Querschnitt durch das Hinterende, finden wir aber noch etwas anderes: zwei große Kerne (*G*), die in der Mitte des Schnittes und genau in der Sagittalebene liegen. Diese Kerne haben ihrer Lage und Struktur nach nichts mit den Mesenchymzellen zu tun, und wir werden

sie daher als die Kerne der beide großen Genitalzellen ansprechen müssen.

In beiden Präparaten findet man mehr in der Mitte des Embryos reichlich Entodermzellen, die durch ihre größeren Kerne leicht von dem Mesoderm unterschieden werden können. Man sieht auch, besonders deutlich in Fig. 17 *ex.a*, daß die Loslösung der Extremitäten vom Körper von der Dorsalseite beginnt. In Fig. 18 *msd* ist nahe der Dorsalseite eine Zellgruppe mit größeren Kernen zu bemerken. Auch im andern Präparat, dem Fig. 17 entstammt, waren diese Kerne vorhanden. Die dorsale Lage dieser Zellen entspricht ziemlich gut der Lage der großen Mesodermkerne, die in Fig. 6, Taf. XV abgebildet waren. Denkt man sich die letzteren durch Teilung vermehrt, so erhält man ein Bild, das ziemlich gut mit Fig. 18 übereinstimmt. Über das spätere Schicksal dieser Zellgruppe kann ich nichts Bestimmtes sagen. Es könnte sein, daß sie die Anlage der späteren dorsoventralen Extremitätenmuskeln ist. Jedenfalls findet man beim jungen Nauplius in dieser Gegend in den noch jungen Muskelfasern große, langgestreckte Kerne. Die in meiner früheren Arbeit (S. 460) ausgesprochene Vermutung, die dorsoventrale Muskulatur stamme von den Mesenchymzellen  $M_1$  und  $M_2$ , würde eine Stütze erhalten, wenn es möglich wäre, einen Zusammenhang zwischen beiden Zellgruppen nachzuweisen, was mir fürs erste aber nicht gelungen ist.

Ich habe es vorgezogen, die Schilderung der von mir beobachteten Vorgänge nicht durch Literaturzitate und Erörterungen zu unterbrechen, um ein einheitliches Tatsachenbild zu geben. In folgendem will ich nun die Literatur, so weit sich Vergleichspunkte ergeben, heranziehen. Da ich schon früher einen Teil der Arbeiten in bezug auf Furchung, Gastrulation und Anlage der Keimblätter besprochen habe, werde ich jetzt nur einiges nachzuholen haben.

URBANOWITSCH (35, 1885) findet bei der Furchung der Cyclopiden eine in der Mitte gelegene Zelle, die er als »innere« bezeichnet. Eine Zelle des Blastoderms, die sich durch ihre Größe auszeichnet, wandert nun ein, teilt sich, und von diesen beiden Zellen soll durch weitere »Knospung« das Entoderm abstammen. Die Zellen des Blastoderms sind hoch cylindrisch geworden und von den verdickten inneren Enden dieser Zellen sollen die Mesodermzellen abstammen. Einige dieser Zellen erinnern durch ihre Form und ihre Dotterarmut an die früher erwähnte große, »innere« Zelle, obgleich Autor letztere nicht zum Mesoderm rechnen will. Bei einem Embryo mit Extremitätenanlage beobachtet er auf Längsschnitten und an durchsichtig

gemachten Exemplaren auf der Bauchseite nahe am Hinterende zwei große, symmetrisch gelagerte Zellen, die jedenfalls den von GROBBEN bei *Cetochilus* beobachteten Urmesodermzellen entsprechen und die auch der Autor für Mutterzellen des secundären Mesoderms ansieht. Autor hält es für wahrscheinlich, daß sie entodermalen Ursprunges sind und wirft die Frage auf, ob sie nicht von den beiden früher erwähnten großen Zellen abstammen könnten, die, nachdem sie Entoderm durch Knospung geliefert haben, als Mutterzellen des Mesoblasts nachgeblieben wären. Bei jüngeren und älteren Nauplien lassen sich auf der Ventralseite zu beiden Seiten des Rectum große, rundliche Zellen beobachten, die von den Urmesodermzellen abstammen und das secundäre Mesoderm liefern.

Vorgänge, die sehr an die Gastrulation der Euphausiden erinnern, beobachtete SCHIMKEWITSCH in seinen Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte parasitischer Copepoden (31, 32, 1893, a und b; 33, 1896). »Bei *Chondracanthus merlucci* beginnt die Gastrulation mit der Einsenkung zweier mehr oder minder symmetrisch liegender Zellen in das Blastocöl, was an horizontalen Schnitten zu sehen ist.« (33, S. 346). Diese Zellen würden meinen Zellen  $E_1$  und  $E_2$  entsprechen. — Allmählich folgen noch drei andre Zellenpaare, so daß im ganzen schließlich vier Zellenpaare im Blastocöl liegen. »Darauf senken sich die Zellen ein, welche den Blastoporus von den Seiten und von hinten umgeben...« »Diese Zellen umgeben in der Gestalt eines unvollständigen Ringes von hinten und von den Seiten die paarweise angeordneten größeren Zellen. Es senken sich, wie es scheint, nicht eine, sondern mehrere von den Zellreihen ein, die den Blastoporus umgeben...« (S. 346). — Entweder entsprechen diese Zellen den »Kranzzellen« der Euphausiden und ihren Abkömmlingen oder den Mesenchymzellen. Caryokinetiche Figuren hat SCHIMKEWITSCH weder in diesen Zellen noch in den Centralzellen beobachten können. — Man sieht daraus, daß Teilungsstadien dieser Zellen sehr selten sind, und daß ich meine Fig. 12, Taf. XV nur einem glücklichen Zufall verdanke. — Die centralen Zellen stellen nach SCHIMKEWITSCH das Entoderm, der sie umgebende peripherische Ring das Mesoderm dar, was ja vollkommen meiner Auffassung der Vorgänge bei den Euphausiden entspricht. Interessant ist die Fig. 23 in der zitierten Arbeit. Sie stellt einen Horizontalschnitt durch das Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus* mit dem Beginn der Mesodermbildung dar. Die Verhältnisse sind hier so ähnlich wie bei den Euphausiden, daß die Figur ebenso gut einen Schnitt durch ein Euphausidenei darstellen

könnte, wie aus einem Vergleich mit meiner Fig. 12 zu ersehen ist.

Bei *Notopterophorus gibber* und *papilio* verläuft, nach demselben Autor, die Gastrulation in sehr ähnlicher Weise, nur mit dem Unterschiede, daß bei *Chondracanthus* sich zur Entodermbildung zwei Reihen der Blastulazellen einsenken, bei *Notopterophorus* dagegen nur ein Zellenpaar, das sich erst im Dotter zu teilen beginnt. »Im ersten Falle haben wir eine Invagination oder einen Fall der Faltenbildung; die zweite Art kann als teloblastische Entwicklungsweise bezeichnet werden« (S. 353, 1896).

Manche überraschende Ähnlichkeit bei der Furchung und Keimblätterbildung ergibt sich beim Vergleich der Euphausidenentwicklung mit der Entwicklung der Cirripedien nach den Untersuchungen von LANG (21, 1878), GROOM (15, 1895) und BIGELOW (2, 1896, 3, 1902).

LANG findet auf dem zweiten Zellenstadium eine große, dotterhaltige Entodermzelle und eine kaum halb so große Ectodermzelle. Letztere teilt sich, und ihre Derivate umwachsen die Entodermzelle, so daß eine Amphigastrula entsteht. »Nachdem der Urmund geschlossen und die Ectodermzellen in einschichtiger Lage sich überall über dem Nahrungsdotter ausbreiten, teilt sich auch dieser senkrecht auf die Längsachse des Eies in zwei Entodermzellen« (S. 672). Später teilt sich das Entoderm in acht bis zehn Zellen, die sich in zwei Längsreihen anordnen.

Auch GROOM beobachtet, daß die große Dotterzelle erst nach Schluß des Blastoporus, d. h. nachdem sie vollkommen vom Blastoderm umwachsen ist, sich teilt. — Wenn die Art der Gastrulation in diesen Fällen auch von der der Euphausiden abweicht, so sind die Resultate aber doch dieselben.

Die größte Ähnlichkeit mit der Euphausidenentwicklung bietet aber die Entwicklung von *Lepas*, auf die ich nach den eingehenden Untersuchungen von BIGELOW etwas genauer eingehen will.

Die Furchung ist auch eine totale und inäquale und es wird wie bei den Euphausiden ein Stadium von 2, 4, 8, 16, 32, 62 und 122 Zellen durchlaufen. Im 8-Zellenstadium ist eine große Mesentoblastzelle ( $d^{4.1}$ ) vorhanden. Dasselbe finde ich im Euphausidenei, wo die große Zelle  $d^2$  das zukünftige Ento- und Mesoderm enthält. In beiden Fällen tritt nun beim Übergang in das 16-Zellenstadium eine endgiltige Trennung der Entoderm- und der Mesodermzelle ein. Bei *Lepas* sind

es die Zellen  $d^{5.1}$  (»entoblast«) und  $d^{5.2}$  (»primary mesoblast«), bei meinem Material die Zellen  $d^{2.2} = E$  (Urentodermzelle incl. Genitalzellen) und  $d^{2.1}$  (Mesodermzelle). Schon frühzeitig macht sich eine Verzögerung bei der Teilung der durch Dotterreichtum ausgezeichneten Meso-Entoblastzelle ( $d^{4.1}$  [BIGELOW] =  $d^2$  [TAUBE]) bemerkbar und tritt besonders deutlich beim Übergang zu 32 Zellen auf, wo vorübergehend ein Stadium von 30 Zellen beobachtet wird. BIGELOWs Fig. 51 entspricht daher der Fig. 15 meiner früheren Arbeit. Ein Unterschied zeigt sich nur darin, daß die Entoblastzelle bei *Lepas* sich noch langsamer teilt als bei den Euphausiden. Sie ist die letzte Zelle, die beim fünften Teilungsschritt sich zur Furchung anschickt, was man übrigens auch von den Euphausiden sagen kann. Gewöhnlich teilt sie sich erst zu einer Zeit, wo die Blastodermzellen sich zur nächsten (sechsten) Teilung anschicken. Bisweilen aber erfolgt die Teilung der Entoblastzelle fast gleichzeitig mit der sechsten Teilung der Blastodermzellen. Die Furchungsspindel liegt fast senkrecht zur Sagittalebene, also umgekehrt wie bei den Euphausiden, wo sie parallel zur Mittellinie steht. Bei diesen teilt sich die Urentodermzelle beim fünften Teilungsschritt, zwar auch als letzte, die Teilung wird aber schon hier ganz zu Ende geführt, so daß das Ei aus 32 Zellen besteht, bei denen die Kerne alle im Ruhestadium sind.

Der Blastoporus ist um diese Zeit bei *Lepas* gefüllt mit dem protoplasmatischen Ende des Dotterentoblasten und wird umgrenzt von den beiden primären Mesoblasten und vier Mesectoblasten. Beim Übergang in das 62-Zellenstadium versinken die beiden primären Mesoblasten ins Innere des Eies und teilen sich verspätet. Die vier Zellen, welche den übrigen Urmundrand bilden, teilen sich mit radiär und schräg nach innen gerichteten Spindeln. Auch das trifft mutatis mutandis für die Euphausiden zu: die acht Kranzzellen, die im 62-Zellenstadium den Blastoporus umgeben, liefern ja auch Beiträge zum Mesoderm (nicht zum Entoderm, wie ich früher annahm) und tragen zum Teil zur Ectodermbildung bei. Alle übrigen Zellen des Blastoderms sind hier wie dort rein ectodermal.

Ein Unterschied im Verhalten der Mesoblastzellen ist bei *Lepas* und den Euphausiden darin zu konstatieren, daß bei ersterem die beiden primären Mesoblastzellen reinen Mesoblastcharakter tragen, während die entsprechenden Zellen der Euphausiden erst je eine »Kranzzelle« abzutheilen haben, die ja ihrerseits wieder Mesoderm und Ectoderm liefern. Die »primären Mesoblastzellen« bei *Lepas* entsprechen den »Mesenchymzellen« der Euphausiden, während das »secundäre

Mesoblast« dem von den Kranzzellen gelieferten Mesoderm gleichkommt.

### Das Naupliusstadium.

Wie schon früher geschildert, verläßt der junge Embryo die Gallerthülle zu einer Zeit, wo der Körper noch ziemlich kugelförmig ist. Bald findet eine geringe Streckung des Körpers, der jetzt im Umriss eiförmig wird, und eine Abflachung der Bauchseite statt. Dieses Stadium — vom Verlassen der Eihülle bis zur Ausbildung des freischwimmenden Nauplius — wird jedenfalls ziemlich rasch durchlaufen, denn auch in den Fängen, wo zahlreiche Nauplien, Metanauplien und auch noch Gastrulen zu finden sind, findet man nur vereinzelt dieses Übergangsstadium.

Das Naupliusstadium zeigt während des größten Teils seiner Dauer nur äußerlich wenig Verschiedenheiten, und es fällt schwer, einen eintägigen Nauplius von einem mehrere Tage alten zu unterscheiden. Erst wenn die Metanaupliusextremitäten durch die Larvenhaut schon durchscheinen, kann man auch äußerlich einen älteren Nauplius erkennen. Während außen geringe Veränderungen vor sich gehen, findet im Innern naturgemäß ein reges Wachstum statt, und Schnitte durch Tiere vom Anfang oder vom Ende der Naupliuszeit sehen daher sehr verschieden aus. Diese Verschiedenheiten sind so beträchtlich, daß es mir anfangs schwer fiel, mich in der Fülle der Erscheinungen zurechtzufinden, da Dutzende Präparate von scheinbar demselben Stadium stets neue Bilder lieferten. Man vergleiche z. B. die Fig. 16*a* und *b* (Taf. XVI) mit 21*a* und *b* (Taf. XVI), um zu sehen, wie verschieden Längsschnitte durch das Naupliusstadium aussehen können. Erst nach großer Mühe gelang es mir schließlich Gesetzmäßigkeiten zu erkennen und gewisse Phasen zu unterscheiden. Genau genommen kann die Zahl der Phasen während des Naupliusstadiums eine beliebig große sein, denn jede Stunde verändert das innere Aussehen des Tieres. Es wird aber genügen, wenn ich innerhalb des Naupliusstadiums drei Phasen unterscheide, die ich als Nauplius I, II und III bezeichnen will. Diese Stadien sind selbstverständlich rein konventionell und stellen in keiner Weise irgendeinen tiefer greifenden Einschnitt in der Entwicklung des Nauplius dar. Das Merkmal, nach dem ich diese Einteilung treffe, ist die mehr oder weniger starke Entwicklung der Bauchseite. Ein Vergleich der Fig. 21*a* und *b*, 22 (Taf. XVI) und 16*a* und *b* (Taf. XVI) werden die Unterschiede am besten verständlich machen.



## Nauplius I.

Wie erinnerlich, war der Höhepunkt des Gastrulastadiums charakterisiert durch ein aus wunderschönen Zellreihen und vollkommen gleich großen Kernen gebildetes Blastoderm. Die Regelmäßigkeit der Kernanordnung schwindet schon vor dem Auftreten der Extremitätenanlagen, so daß man an diesem Merkmal stets das relative Alter einer Gastrula bestimmen kann. Trotzdem bleibt aber noch während der Extremitätenanlage eine gewisse Gleichmäßigkeit in der Ausbildung des Ectoderms gewahrt, wie die Fig. 17 und 18 zeigen. Nur noch kurze Zeit läßt sich während des jüngsten Naupliusstadiums diese einigermaßen gleichmäßige Ausbildung des Ectoderms verfolgen.

Die weitere Entwicklung wird charakterisiert durch die beginnende stärkere Ausbildung des Ectoderms auf der Bauchseite. Die Fig. 21 (Taf. XVI), 23 und 30 (Taf. XVII) lassen den Unterschied in der Ausbildung des Ectoderms der Dorsal- und Ventralseite deutlich zutage treten. Die Vorgänge auf dem Rücken beschränken sich nämlich auf eine Dehnung der Rückenhaut fast ohne Zellvermehrung und die spätere Anlage des Panzers. An der Ausbildung irgendwelcher Organe von Wichtigkeit ist das dorsale Ectoderm nicht beteiligt. Anders die Bauchseite. Hier ist nicht nur der Platz der regsten Zellvermehrung, es kommt hier zur Anlage der Ganglienkette, und durch die Ausbildung der Mundwerkzeuge und Metanaupliusextremitäten wird das Aussehen des jungen Tieres mit jeder Neubildung immer mehr verändert.

Die Fig. 21 (Taf. XVI) und 23 (Taf. XVII) zeigen, daß der Rücken des jungen Nauplius nur von einer dünnen Cuticula mit zerstreut darunterliegenden Kernen bedeckt ist. Die Cuticula ist so durchsichtig, daß sowohl vom Rücken wie von der Seite die durchscheinenden Extremitätenmuskeln gesehen werden können, und zwar im lebenden und im gefärbten Zustande. Das Hinterende der Bauchseite ist von einem richtigen Epithel mit großen, dichtgedrängten Kernen bedeckt. Am vorderen Ende dieser Zellreihe, ungefähr in der Mitte des Körpers, findet sich eine leichte Einsenkung und davor ein kleiner Höcker. Der Höcker wächst später zur Oberlippe aus, die Einsenkung ist die Mundbucht.

Die Querschnitte durch das Hinterende solch eines Stadiums (Taf. XVI, Fig. 19 und 20) zeigen ebenso deutlich den Unterschied in der Ausbildung der Dorso- und Ventralseite. Auf der Bauchseite

eine zusammenhängende Schicht von Zellen, ohne bestimmte Zellgrenzen, mit großen Kernen — auf dem Rücken nur vereinzelte Kerne, meist fast ohne Protoplasma. Während die widerstandsfähige Bauchseite auch nach der Konservierung gleichmäßig gewölbt bleibt, schrumpft die dünne und nachgibige Rückenseite gewöhnlich ein und bildet Falten. Noch immer findet bisweilen eine überraschende Gleichmäßigkeit in der Ausbildung der linken und rechten Körperhälfte statt, auf die schon früher hingewiesen wurde.

Der Querschnitt Fig. 19, ganz in der Nähe des Hinterendes, zeigt jederseits von der Mittellinie eine kleine Zellgruppe (*fc*), die mit dem Ectoderm in Zusammenhang stehend sich in das Innere erstreckt. Auf Längsschnitten (Taf. XVII, Fig. 30*b*, *fc*) sieht man jederseits von der Mittellinie eine entsprechende Einbuchtung des Ectoderms am Hinterende. Die eingesenkten Zellen liefern wahrscheinlich die großen Furcalborsten, die in diesem Alter auftreten.

Von sonstigen ektodermalen Bildungen, die um diese Zeit auftreten, wären zu nennen das Stomodäum, das Proctodäum und die Anlage des Gehirns. Das Stomodäum ist noch sehr wenig ausgebildet; selten gelingt es, ein Präparat zu bekommen, wie Taf. XVI, Fig. 21 *st*, in dem das Stomodäum schon als feiner, haarförmiger Spalt auftritt. Meist läßt sich nur ein scheinbar solider Zellenstrang bemerken, den man beim Nauplius II wiederfindet. Deutlicher ist das Proctodäum zu erkennen, das in Form einer soliden Zelleinwucherung auftritt, wie z. B. in Taf. XVI, Fig. 15 *pr*. Die Fig. 21 *a* und *b* (Taf. XVI) ist besonders instruktiv, weil hier auf einem Schnitt sowohl Stomodäum wie Proctodäum getroffen sind.

Das Gehirn tritt in Form einer noch wenig scharf umschriebenen Zellenmasse von Gestalt eines X auf, dessen beide oberen Schenkel ein wenig nach vorne geneigt sind. Schnitte durch die Mittellinie treffen daher nur den Kreuzungspunkt der beiden Schenkel in Form einer sehr unregelmäßigen Zellenanhäufung. Schnitte seitlich von der Mittellinie, wie in Fig. 30*a*, Taf. XVII, *crb*, gehen durch die centrale Zellenmasse und das Ende des Schenkels.

Mesoderm ist reichlich vorhanden, als ursprüngliches und als umgewandeltes, in Form von Muskulatur. Die Muskeln sind alle dorsal befestigt und ziehen sich schräg nach vorne und unten in die Extremitäten hinein. An den Muskelzügen sind große, längliche Kerne sichtbar. Das noch nicht umgewandelte Mesoderm befindet sich auf der Ventralseite, als lockere Zellmasse in Form eines V mit nach hinten gerichteter Spitze. Die Schenkel des V stoßen hinten

nicht immer ganz zusammen, so daß ein Sagittalschnitt nicht immer Mesodermzellen zu treffen braucht. Schnitte seitlich von der Mittellinie treffen dann die Schenkel des V, wie in Taf. XVII, Fig. 30b *msd* zu sehen ist. Am Hinterende des Nauplius liegen aber auch die Abkömmlinge der Genitalzellen, und zwar an der Spitze der V-förmigen Mesodermzellenmasse. Auf Querschnitten trifft man daher hier eine kleine Zellengruppe mit auffallend großen Kernen (Taf. XVI, Fig. 20 g). Verfolgt man die Schnittserie weiter nach vorne, so teilt sich die Gruppe in zwei seitlich gelegene, d. h. die Schnitte gehen jetzt durch die beiden Schenkel des V. Da beide Arten Zellen im Hinterende sich wenig voneinander unterscheiden, so läßt sich natürlich keine genaue Grenze zwischen ihnen ziehen. Die auffallend großen, in Teilung begriffenen Kerne in Taf. XVI, Fig. 15 g werden wohl sicher zu den Genitalzellen gezählt werden müssen.

Es entsteht nun die Frage, ob das hier auftretende Mesoderm auf die beiden Mesenchymzellen oder auf die Kranzzellen zurückzuführen ist, d. h. ob es dem primären oder secundären Mesoderm im Sinne BIGELOWs entspricht. BIGELOW sagt (S. 109), daß es ihm bei *Lepas* schon nach dem 62-Zellenstadium nicht mehr möglich war, die beiden Mesodermarten zu unterscheiden. Obgleich für die Euphausiden bis weit in das Gastrulastadium eine Unterscheidung noch immer sehr gut möglich ist, fehlen aber beim Nauplius sichere Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage. Zwar liegen hier die großen Mesenchymzellen ventral vom Blastoporus, und die noch später zu besprechenden Mesodermteloblasten, die erst im älteren Nauplius- und Metanaupliusstadium deutlich auftreten, liegen ventral vom Proctodäum, doch, da sich ja der Blastoporus vollkommen schließt und es nicht bewiesen werden kann, daß die Einstülpung des Proctodäums genau an derselben Stelle erfolgt, so kann natürlich nicht ohne weiteres an eine Identifizierung der beiden Zellgruppen gedacht werden. Immerhin ist nicht zu verkennen, daß die Möglichkeit dazu recht nahe liegt.

Das Entoderm zeigt beim Nauplius I noch in keiner Weise irgendeine gesetzmäßige Anordnung, sondern liegt in Form unregelmäßig hier und da verteilter Kerne hauptsächlich in den hinteren zwei Dritteln des Körpers zerstreut. Es lassen sich zwei Arten von Entodermzellen unterscheiden. Die einen mit großen und blassen Kernen, die später am Aufbau des Darmes teilnehmen, die andern mit kleinen, intensiv gefärbten Kernen. Bei scharfer Einstellung erkennt man, daß sie mit winzigen, schwarzen Körnchen vollgepfropft sind. Die

zweierlei Kerne des Entoderms sind eine häufige Erscheinung. Die Zellen mit den dunkeln kleinen Kernen sind Vitellophagen, denen die Beseitigung des Dotters zufällt. Der ganze Embryo ist nämlich noch immer vollkommen mit Dotter angefüllt, der in zahlreichen kleinen und wenig größeren Brocken zwischen allen Geweben zu finden ist. Oft sieht man den Kern eines Vitellophagen inmitten eines größeren Dotterstückes von blaß gelblicher Farbe, während die geringe Protoplasmamasse der Zelle sich nur durch ein schwaches Annehmen der Farbe des Kernes bemerkbar macht, z. B. Taf. XVI, Fig. 21 *vtl* (die Farbe des Dotters ist in Wirklichkeit nicht so intensiv gelb, wie auf meinen Zeichnungen der Deutlichkeit wegen dargestellt). Das Aufsaugen des Dotters geschieht übrigens nicht nur von seiten der Vitellophagen, sondern in den beiden älteren Naupliusstadien und auch noch beim Metanauplius findet eine rege Aufnahme von Dotter durch die Darmzellen statt, auf die später noch näher eingegangen werden wird.

### Nauplius II.

Dieses Stadium wird charakterisiert durch die stärkere Ausbildung der Bauchseite, was bei einem Vergleich des Längsschnittes (Taf. XVI, Fig. 22) und der Querschnitte (Taf. XVII, Fig. 28 und 29) mit den entsprechenden Bildern des vorhergehenden Stadiums ohne weiteres in die Augen fällt. Die Vorgänge auf der Bauchseite beziehen sich auf die Anlage der Metanaupliusextremitäten und der Ganglienkette. Die metanauplialen Extremitäten treten in der Zahl drei jederseits von der Mittellinie als flache, breite Höcker auf, wobei die gegenüberliegenden anfangs durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind. Die Fig. 25—27 stellen Schnitte durch dieses Stadium dar; der Schnitt Fig. 25 liegt am nächsten dem Hinterende, die andern folgen mehr nach vorn in einem Abstände von fünf bzw. acht Schnitten. An allen Figuren sieht man deutlich die beginnende Einfaltung des Ectoderms.

Die drei Bilder geben gleichzeitig eine klare Vorstellung von der Verteilung des Mesoderms, das in die Metanaupliusextremitäten gelangt. Wie erinnerlich, lag im vorigen Stadium das Mesoderm auf der Ventralseite in Form einer V-förmigen Zellenmasse. Dieselbe Form läßt sich auch hier erkennen, nur daß das Mesoderm an Masse zugenommen hat. Der hinterste Schnitt, Fig. 25 *msd*, zeigt einen einheitlichen, ziemlich breiten Zellenkomplex, in Fig. 26 *msd*, d. h. weiter nach vorne, sehen wir zwei getrennte Zellenmassen, die, je weiter nach vorne, immer mehr auseinanderrücken (Fig. 27 *msd*).

Das Stomodäum ist schwer zu finden, weil es als scheinbar solider Zellenstrang nur wenig zwischen den Zellen der Umgebung auffällt. Meist ist jedoch an der Stelle, wo der Strang an die Cuticula ansetzt, d. h. an der Stelle der späteren Mundöffnung, eine leichte Einkerbung zu sehen (in Fig. 22 übrigens nicht sehr deutlich, besser jedoch auf den Nachbarschnitten). Das Proctodäum stellt eine sehr deutliche Einstülpung des Ectoderms dar, die aber noch kein freies Lumen aufweist.

Die Ganglienkette entsteht aus dem Gebiet, das zwischen den Enden der Metanaupliusextremitäten in der Mittellinie liegt. Auf Querschnitten läßt sich eine Gliederung in zwei Längsstränge unterscheiden (Taf. XVII, Fig. 29 *GLK*), die bald wie im Bilde getrennt, bald dicht nebeneinander verlaufen.

Das Gehirn ist bedeutend stärker entwickelt. Die beiden oberen, nach vorne geneigten Schenkel der früher erwähnten X-förmigen Zellenmasse treten an der Oberfläche ganz nahe zusammen, so daß zwischen ihnen nur ein schmaler Spalt bleibt, und das Gehirn aus zwei Hemisphären zu bestehen scheint. Etwas weiter nach hinten vereinigen sich die beiden Hälften in der Mitte, während die Enden der Schenkel weiter auseinandertreten, und so die X-Form wieder deutlich wird, wie Fig. 31, Taf. XVII, ein Querschnitt durch diese Gegend, zeigt.

Große Veränderungen sind unterdessen auch in der Anordnung der Entodermzellen vor sich gegangen. Die Vitellophagen sind verschwunden, und die übrigen Entodermzellen umschließen mehr oder weniger vollkommen einen Hohlraum, das Darmlumen. Der Dotter außerhalb und innerhalb des Darmes ist von verschiedener Beschaffenheit. Außerhalb, also in der Leibeshöhle, hat er seine frühere Form zahlreicher kleiner Brocken von unregelmäßiger Gestalt behalten. Im Innern des Darmes tritt er in Gestalt größerer Klumpen und Schollen auf, die, wie es scheint, alle von den Zellen des Darmepithels umfaßt werden. Ich wies schon früher darauf hin, daß die Dotterresorption nicht nur von den Vitellophagen aus stattfindet, sondern daß auch die übrigen Entodermzellen daran teilnehmen. Man kann diesen Vorgang auf Längs- und Querschnitten sehr schön verfolgen. Es scheint, daß die verschiedenen Darmbezirke den Dotter aus verschiedenen Quellen beziehen; die Zellen des Daches und der Seiten des hinteren sowie der seitlichen Teile des mittleren Darmabschnittes resorbieren hauptsächlich die kleinen Dotterbrocken der Leibeshöhle, während die Zellen des übrigen Darmes mit ihren langen und äußerst

feinen Protoplasmaausläufern die großen Dotterschollen im Innern des Darmes umschließen (Taf. XVI, Fig. 22 und Taf. XVII, Fig. 29).

Durch das Studium zahlreicher Schnitte durch Nauplien habe ich den Eindruck gewonnen, als ob die Umgrenzung des Mitteldarmes dorsal, in der Nähe des Proctodäums seinen Anfang nimmt. Schon beim Nauplius I findet man ab und zu in der Gegend größere Kerne, die ich für Entodermzellen halte, die schon ihren definitiven Platz im zukünftigen Darmepithel eingenommen haben, z. B. die beiden Entodermkerne in Taf. XVI, Fig. 21*b, e*. Viel deutlicher tritt dieses beim Nauplius II zutage, wo in dieser Gegend die Entodermzellen epithelartige Lagerung eingenommen haben, auch wenn von einer Umgrenzung des übrigen Darmlumens noch kaum die Rede sein kann. Dieses Epithel des hinteren Abschnittes ist in Taf. XVI, Fig. 22 *dd* sehr deutlich zu sehen.

Die beiden Horizontalschnitte Fig. 35 u. 36 (Taf. XVII u. XVIII) werden übrigens diese Verhältnisse noch besser erläutern. Fig. 35 liegt mehr ventral, Fig. 36 einige Schnitte weiter dorsal. Auf dem ersten Bilde sehen wir, daß die Entodermkerne am Hinterende in einem Halbkreis stehen (*dd*), in Wirklichkeit also die dorsale Wand einer halben Röhre bilden (man darf hierbei natürlich nicht vergessen, daß der Darm kein gerades Rohr bildet, sondern in seinem hinteren Abschnitt ventralwärts gekrümmt ist). Weiter nach vorn findet sich keine Spur einer epithelartigen Anordnung. Auf dem andern Horizontalschnitt (Fig. 36), der ja weiter dorsal liegt, sehen wir, daß sich die epithelartige Anordnung der Entodermkerne viel weiter nach vorne erstreckt. Das Halbrohr (*dd*) hat sich also bedeutend erweitert und umfaßt das Darmlumen zum Teil auch schon seitlich. Auf beiden Schnitten sehen wir den fein zerteilten Dotter außerhalb und die großen Dotterschollen im Innern des Darmes.

Fig. 35 *st* zeigt übrigens noch, daß auch auf diesem Stadium das Stomodäum ein feines Lumen aufweisen kann.

### Nauplius III.

Rege Zellenvermehrung und innere Ausgestaltung charakterisieren diese letzte Etappe vor dem Metanaupliusstadium, während der Besitz von drei Paar Extremitäten die Larve äußerlich noch immer als Nauplius erkennen läßt. Doch findet schon eine allmähliche Verkürzung des dritten Extremitätenpaares statt, und an der Bauchseite treten die zukünftigen Metanaupliusextremitäten immer deutlicher hervor. Auf Längs- und Querschnitten überrascht die kolossale Aus-

bildung der Bauchseite, die manchmal fast die Hälfte des Schnittes einnimmt. Hervorgerufen wird das durch zwei Umstände, erstens durch die starke Entwicklung der Ganglienkette und zweitens dadurch, daß die Metanaupliusextremitäten jetzt in der Mittellinie ganz zusammenstoßen. Dieses Aneinanderlegen geschieht so fest, daß selbst auf Querschnitten lange Zeit keine Grenzlinie zwischen den Extremitätenenden zu finden ist. Die einzige Andeutung besteht darin, daß in der Mittellinie gewöhnlich zwei parallele Reihen von Kernen zu finden sind, die jederseits die Kante der Extremität bezeichnen (Taf. XVII, Fig. 32 *m.ex.a.*). Erst kurz vor dem Übergang zum Metanauplius findet eine Trennung der Extremitäten statt, die dann auch auf Querschnitten leicht wahrgenommen werden kann.

Die Ganglienkette zeigt jetzt nicht nur eine Gliederung in zwei Längsstränge, sondern auch in Ganglienknoten. Das Gehirn hat bedeutend an Größe zugenommen und bildet auf medianen Längsschnitten eine kompakte, ovale Zellmasse, die den ganzen Raum vor dem Schlunde einnimmt. Auf Querschnitten erkennt man noch undeutlich die Gestalt eines X mit kurzen und dicken Schenkeln. Der Längsschnitt Taf. XVI, Fig. 16 *f* zeigt vor dem Schlunde die quergeschnittene Fasermasse der Schlundcommissur, die, wenige Schnitte seitlich, im Längsschnitt jederseits vom Schlunde wiederzufinden ist. Dementsprechend findet man auf Querschnitten durch die Schlundgegend jederseits einen quer durchschnittenen Faserzug (Taf. XVII, Fig. 33 *f*), die sich weiter nach vorne zu einem hufeisenförmigen Strange vereinigen.

Stomodäum und Proctodäum sind gut ausgebildet und auf Längsschnitten besonders deutlich zu sehen (Taf. XVI, Fig. 16 *st, pr*). Beide stehen mit dem Mitteldarm noch nicht in Verbindung. Das Schlundrohr steigt erst nach oben und schräg nach vorne, um dann unter stumpfem Winkel nach hinten umzubiegen. Das Ende des Schlundrohres besitzt eine stark verdickte Wand. Das Schlundrohr setzt sich nicht an das vordere Ende des Mitteldarmes an, sondern dieser ragt noch mit einem breiten Zipfel über das Stomodäum hinaus. Daher kommt es, daß man jetzt und auch später auf Querschnitten durch diese Gegend zwei durchschnitene Röhren übereinander sieht, wie z. B. in Taf. XVIII, Fig. 37 *d, st* eines späteren Stadiums.

Das Proctodäum steigt senkrecht auf und steht zur Längsrichtung des Mitteldarmes im rechten Winkel. Querschnitte in der Nähe des Hinterendes geben daher einen Längsschnitt durch das Proctodäum (Taf. XVIII, Fig. 38 *pr*). Von sonstigen Vorgängen im Ecto-

derm wäre noch zu erwähnen, daß die Anlage des Panzers stattfindet. Über dem Ende des Mitteldarmes sieht man eine Einfaltung des Ectoderms, die sich bald vergrößert (Taf. XVI, Fig. 16*b th.p.*, Taf. XVII, Fig. 34 *th.p.*). Hier findet zuerst die Loslösung des Panzers statt.

Im dritten Naupliusstadium finden wir nun eine Stelle, an der wir mit aller wünschenswerten Deutlichkeit die Vermehrung von Mesoderm und wahrscheinlich auch von Ectoderm für längere Zeit beobachten können. Diese Stelle liegt im letzten, hintersten Winkel der Leibeshöhle, ventral vom Proctodäum. Wir finden dort z. B. in Fig. 16*b MT* zwei Kerne, von denen der eine die Nachbarkerne um ein Mehrfaches an Größe übertrifft. Diese Zellen sind nichts anderes als Teloblasten. Das Auftreten einer Knospungszone an dieser Stelle ist ja bei Krebsen eine häufige Erscheinung. In unserm Falle handelt es sich um eine ganze Querreihe solcher großer Kerne, wie uns Taf. XVIII, Fig. 39 *MT* zeigt. Daß diese Teloblasten nicht nur ventral vom Darm auftreten, sondern das Proctodäum auch seitlich umfassen, zeigt uns Taf. XVIII, Fig. 38 *MT*, wo wir zu beiden Seiten des angeschnittenen Enddarmes je eine Zelle mit sehr großem Kerne erblicken, während seitlich die Zellen in Teilung begriffen sind. Da mir noch besseres Beweismaterial für die Teloblastennatur dieser Zellen im nächsten Stadium zur Verfügung steht, komme ich später noch einmal darauf zurück.

Es sei hier noch erwähnt, daß der Dorsalseite des hinteren Abschnittes des Mitteldarmes sich vereinzelte Mesodermzellen mit dunkleren Kernen anlagern, die den Beginn der mesodermalen Umkleidung des Darmes, der Splanchnopleura, darstellen (Taf. XVI, Fig. 16*b spl*).

Auch mit dem Mitteldarm sind im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium starke Veränderungen vor sich gegangen, die sich hauptsächlich darin äußern, daß er eine fester umschriebene Form angenommen und den Dotter allseitig umschlossen hat. Außerdem findet eine Verengerung des Lumens, hauptsächlich in seinen hinteren Partien, statt. Im vorigen Stadium beschrieb ich, daß die Ausbildung des Mitteldarmepithels seinen Anfang auf der Dorsalseite des hinteren Abschnittes nahm. Auch jetzt ist in dieser Gegend die Ausbildung des Epithels am weitesten vorgeschritten, und so gewähren der hintere und der vordere Abschnitt des Mitteldarms einen durchaus verschiedenen Anblick (Taf. XVI, Fig. 16). Das Dach des hinteren Abschnittes ist jetzt von einem tatsächlichen Epithel bedeckt, das sich dadurch auszeichnet, daß jede Zelle eine nach außen gekehrte, mit Dotter gefüllte Vacuole enthält. Vergleichen wir damit die entspre-



chende Gegend des vorigen Stadiums (Taf. XVI, Fig. 22). Die Zellen besitzen dort feine Protoplasmaausläufer, die sich in die mit Dotterkörnchen erfüllte Leibeshöhle erstrecken. Hier dagegen finden wir in der Leibeshöhle überhaupt keinen Dotter mehr, sondern nur noch in den Darmepithelzellen. Er wurde von den Zellen aufgenommen, die auf seine Kosten wachsen und ihn verdauen. Je älter die Zellen werden, desto kleiner werden die Dottervacuolen und schwinden schließlich ganz, und zwar zuerst am Ende des Mitteldarms. Als Erläuterung hierzu diene Taf. XVIII, Fig. 40 *dd*, die einen Schnitt durch den Darm eines Metanauplius darstellt.

Nur Querschnitte durch das hinterste Ende des Mitteldarmes zeigen im Durchschnitt ein Rohr, das allseitig von den gleichen, je eine Dottervacuole enthaltenden Zellen umschlossen ist (Taf. XVIII, Fig. 39 *d*). Weiter nach vorne ändert sich das Bild vollkommen: in seiner ganzen vorderen Hälfte und ventral bis fast nach hinten ist der Mitteldarm nur von vereinzelt, weit voneinander abstehenden Zellen umschlossen. Die Zellen besitzen große Kerne, von wenig Protoplasma umgeben, das in feinen Strängen entweder die einheitliche centrale Dottermasse durchzieht oder, wie im vorhergehenden Stadium (Taf. XVII, Fig. 29), mit dünnen, pseudopodienartigen Ausläufern große Dotterschollen umklammert (Taf. XVII, Fig. 32). Die Form der Dotterschollen weist eine entfernte Ähnlichkeit mit den secundären Dotterpyramiden auf, wie sie REICHENBACH für *Astacus* beschreibt.

An der Ventralseite des vorderen Endes des Mitteldarmes finden wir zwischen dem Ende des Stomodäums und dem Gehirn in einer einheitlichen Protoplasma-Gruppe eine Gruppe von Kernen, die sich von den Kernen der übrigen Darmepithelzellen ein wenig unterscheiden. Es handelt sich hier um die Anlage der Leber, die hier zum erstenmal auftritt. Noch deutlicher finden wir diese Anlage auf Querschnitten durch die Gegend des Stomodäums (Taf. XVII, Fig. 33 *l.a*). Man sieht, daß hier die Leberzellen den Boden des Darmrohres bilden. Beim Metanauplius sind aus dieser Anlage zwei nach vorne gerichtete schlauchartige Divertikel geworden, die die direkte Fortsetzung des Mitteldarms über das Stomodäum hinaus darstellen.

#### Der Metanauplius.

Der Metanauplius ist schon bei Lupenvergrößerung leicht an dem Besitz von nur zwei Extremitätenpaaren zu erkennen; das dritte Extremitätenpaar des Nauplius ist scheinbar verschwunden: es ist

zur Mandibel geworden. Unter dem Mikroskop erkennen wir das Auftreten von drei Paar Metanaupliusextremitäten und hinter den Mandibeln ein Paar kleiner Höcker als Anlage der Unterlippe. Auf einem Horizontalschnitt, Taf. XVIII, Fig. 41, sieht man diese charakteristischen Veränderungen der Bauchseite beim Eintritt in das Metanaupliusstadium. Am Vorderende des Schnittes finden wir die große Oberlippe (*o.l.*), während hinten das ventralwärts gekrümmte Abdomen quer durchschnitten ist. Eine andre Eigentümlichkeit dieses Stadiums ist der durchsichtige Panzer, der die vorderen zwei Drittel des Tieres umhüllt. Das Abdomen ist noch kurz, beginnt aber gerade während dieser Periode sich stark zu strecken: es finden hier rege Wachstumsvorgänge der oben erwähnten Knospungszone statt.

Schon im Naupliusstadium wies ich auf das Vorhandensein von Teloblasten am Abdomen hin. Hier tritt diese Erscheinung noch viel deutlicher zu Tage. Ich wurde darauf aufmerksam gemacht durch den Horizontalschnitt Fig. 41, wo man auf der Ventralseite des quer durchschnittenen Abdomens eine Reihe großer Kerne sieht (*ET*). In der Mittellinie liegt nach innen zu noch eine zweite Reihe, in diesem Falle nur aus zwei Kernen bestehend (*MT*). Wir haben es hier nun jedenfalls mit Teloblasten des Ecto- und Mesoderms zu tun. Auf Längsschnitten finden wir dieselbe Zellgruppe am Ende des Abdomens im ventralen Winkel der Leibeshöhle wieder (Taf. XVIII, Fig. 42 *MT*). Noch besser erkennt man mitunter die Teloblastennatur dieser Zellen auf den mehr seitlich gelegenen Schnitten, z. B. Fig. 43, 44, 45. Man sieht hier, von den großen Teloblastenkernen ausgehend, eine ganze Reihe von kleineren Kernen sich nach vorne erstrecken, die an ihrer flachen Form erkennen lassen, daß hier ein infolge reger Zellvermehrung hervorgerufener Druck herrscht. In Fig. 46 *MT* findet sich einer der großen Teloblasten im Stadium der Tochterplatten. Fig. 43 zeigt uns zwei Zellreihen. Die eine von ihnen bildet das Epithel der Ventralseite, ist also Ectoderm (*ET*). Sowohl die reihenartige Anordnung der Kerne, als auch die Größe des Kernes an dem einen Ende der Reihe sprechen dafür, daß die Bildung der Zellen von Teloblasten ausgeht, die mithin also auch im Ectoderm auftreten. Die mesodermalen Teloblasten treten übrigens nicht nur ventral, sondern auch seitlich vom Darm auf, indem sie ihn in einem Bogen umspannen. Fig. 44 zeigt uns einen Schnitt, der seitlich vom Proctodäum geführt worden ist und die reihenförmige Anordnung der Kerne besonders schön erkennen läßt.

In den meisten Fällen zeigen die Kerne der Teloblasten und der noch nahe bei ihnen liegenden Zellen ein oder zwei große Kernkörperchen.

Eine abdominale Knospungszone ist schon oft bei Krebsen beobachtet worden. REICHENBACH (27, 1888) beschreibt bei *Astacus* an der vorderen Thoracoabdominalpartie eine quergestellte, mehrreihige Zone großkerniger Zellen, welche die erste Spur einer Knospungszone ist, aus der die auf das Mandibelsegment folgenden Segmente allmählich hervorsprossen. In Fig. 73 stellt REICHENBACH einen Medianschnitt durch das Naupliusstadium dar. Die Knospungszone im Thoracoabdomen ist hier besonders deutlich zu sehen. Die Abbildung ist vergleichbar mit meinen Fig. 42, 43, 45, bzw. mit etwas jüngeren Stadien.

BERGH (1, 1893) beobachtet Urzellen des Ecto- und Mesoderms bei *Mysis*, und ebenso WAGNER (36, 1896) bei *Neomysis*. »Ihre Reihe zieht sich quer durch die Schwanzverdickung. Es sind diese große Zellen, die sich hauptsächlich durch ihren Kern und dadurch unterscheiden, daß sie sich mit ihren inneren Enden tiefer in den Dotter einsenken als die umgebenden Zellen. Im Vergleich mit den anderen sind ihre Kerne riesig; sie haben ein scharf ausgeprägtes blasiges Aussehen, fast unfärbare Kernsubstanz und außerordentlich deutlich konturierte ein oder zwei (seltener mehr) runde Kernkörperchen«. WAGNERS Fig. 15 entspricht meinen Bildern 42 und 43.

Bei *Nebalia* findet ROBINSON (29, 1906) im Stadium D (der Embryo hat außer den Naupliusextremitäten zwei Paar Maxillen und Rudimente der ersten drei Paare von Thoracalexteimitäten) in Schnitten durch das Hinterende, gleich hinter dem Anus zwei sehr große Zellen, wie sie auch schon im Naupliusstadium zu sehen waren. In späteren Stadien konnten diese Zellen nicht weiter verfolgt werden. ROBINSON deutet diese Zellen ganz richtig als Teil einer Knospungszone, wie sie REICHENBACH und BERGH beschrieben haben. ROBINSONS Fig. 42 und 43 ähneln überraschend den entsprechenden Schnitten meines Objektes (Taf. XVIII, Fig. 38 und 39).

Die Form des Gehirns studiert man am besten auf Querschnitten. Die ersten Schnitte durch das Vorderende des Tieres zeigen die Gliederung des Gehirns in eine rechte und linke Ganglienmasse, die jederseits in eine dorsale und ventrale Partie zerfallen. Innerhalb der beiden dorsalen Zellenmassen treten sehr bald querdurchschnittene Fasern auf, die ein paar Schnitte weiter in einen hufeisenförmigen Strang mit langen, dorsalwärts gerichteten Schenkeln übergehen. Die dor-

salen Zellenmassen sind die *Ganglia optica*, der hufeisenförmige Strang — die Fasern des *Tractus opticus*. Auf solchen Schnitten hat der Querschnitt durch das Gehirn wieder die schon früher erwähnte X-förmige Gestalt. Der Hohlraum unter der Gehirnmasse ist ein eigentümlich gestalteter, nach vorne sich erstreckender Divertikel der Leibeshöhle, der auch auf Längsschnitten zu sehen ist. Wieder einige Schnitte weiter sehen wir den Hohlraum verschwinden, an dessen Stelle die voluminöse Oberlippe tritt (Taf. XVIII, Fig. 49 *ol*). Hier treffen wir auch das der Länge nach ausgeschnittene *Stomodäum* (*st*). Die Fasermasse des Gehirns ist wieder getrennt und liegt zu beiden Seiten des Schlundes (*schl.com.*). Es ist dieses die quergeschnittene Schlundcommissur. Hinter dem Schlunde vereinigen sich die Stränge wieder, und wenn man eine ganze Schnittserie durchmustert, so findet man sie bald getrennt, bald vereinigt, entsprechend dem Bau einer Ganglien-kette (Taf. XVIII, Fig. 47, 48, 51, Taf. XIX, Fig. 52, 55). Einen solchen Zusammenschluß der Fasermassen konnte ich an vier bis fünf Stellen zählen, die also den Ganglienknoten entsprechen würden. Ich glaube, daß sich eine bestimmte Zahl immer nur für ein Individuum feststellen läßt. Das *Metanauplius*stadium ist ja, ebenso wie die vorhergehenden Stadien, nichts Stationäres, denn im Innern des Tieres finden beständig Umwandlungen statt. So erhält die Ganglien-kette neuen Zuwachs von der abdominalen Knospungszone aus, in deren Nähe jeweilig die jüngsten Ganglien liegen, in denen die Fasermasse noch gar nicht zur Ausbildung gekommen ist.

Zu einer ganz bedeutenden Entwicklung haben es um diese Zeit die Nervenzellen der Ganglien-kette gebracht, so daß auf Längs- und Querschnitten das am meisten in die Augen Fallende die kompakte Masse der Ganglienzellen ist. Auf Längsschnitten (Taf. XVIII, Fig. 42 *Glk*) sieht man gewöhnlich fünf bis sechs deutlich gesonderte Ganglien, die in der Längsrichtung dicht zusammengedrängt sind. Das letzte Ganglion, das ganz nahe der abdominalen Knospungszone liegt, ist je nach dem Alter des *Metanauplius* verschieden stark entwickelt und eine Faserung konnte in ihm nicht nachgewiesen werden.

Quer- und Horizontalschnitte zeigen, daß auch in der Querrichtung eine Gliederung der Ganglien stattgefunden hat, so daß man eigentlich schon von zwei Längsstämmen der Ganglien-kette sprechen kann. Schon bei der Beschreibung der Fasermasse wurde auf diese Quergliederung hingewiesen, die sich in einem bald getrennten, bald vereinigten Auftreten der beiden Stränge bemerkbar machte. Viel deutlicher tritt die Quergliederung bei Betrachtung der Ganglien-kette

auf Quer- und Horizontalschnitten zutage, wobei auf Querschnitten nicht immer eine Gliederung der Nervenzellenmasse einem getrennten Verlauf der Faserstränge entspricht und umgekehrt. So zeigt in Taf. XIX, Fig. 55 die Ganglienzellenmasse eine deutliche Teilung in zwei Hälften, während die Fasermassen sich gerade vereinigt haben, und in Fig. 56 sehen wir einen dicken, einheitlichen Nervenzellenstrang, in dem die Faserstränge aber getrennt laufen. Natürlich muß, im Grunde genommen, die Zahl der Verschmelzungen der Faserstränge der Zahl der Ganglien entsprechen, nur wird das richtige Bild ein wenig durch die Art der Ausbildung der gesamten Ganglienkette und im vorderen Abschnitt durch die Nachbarschaft anderer Organe ein wenig verschleiert. Betrachtet man die Ganglienkette von oben, d. h. in einem Horizontalschnitt, so sieht man, daß sie vorne breit ist und nach hinten sich verjüngt. Je weiter nach hinten, desto enger rücken die Längsstämme in der Mittellinie zusammen. An den paarweisen seitlichen Ausbuchtungen erkennt man aber deutlich die Zahl der Ganglien. Schon vor der Einmündungsstelle der beiden hinteren Leberschläuche, die in Fig. 50 *hl* dargestellt ist, schließen die Längsstämme in der Mittellinie so fest zusammen, daß man, abgesehen von einer leichten, dorsalen Einbuchtung, die übrigens nach hinten wieder deutlicher wird, nur an dem stellenweis getrennten Verlauf der Faserstränge erkennen kann, daß man es hier mit zwei Längsstämmen zu tun hat.

Vorne wird das Aussehen der Ganglienkette stark durch die Nachbarschaft des Schlundes und des Anfangsteiles des Mitteldarmes modifiziert. Die Schlundcommissuren besitzen zu beiden Seiten des Stomodäums nur einen äußerst dünnen Belag von Ganglienzellen. Kaum haben sie aber den Schlund passiert, so nimmt die Masse der Ganglienzellen auf einmal bedeutend zu und schwillt zu gewaltigen Auswüchsen jederseits an, obgleich die Fasermassen ziemlich nahe voneinander verlaufen (Taf. XVIII, Fig. 37 *f*). Die Gegenwart des Stomodäums, das in seinem Endabschnitt nach hinten gerichtet und deshalb hier quer durchschnitten ist, hindert gewissermaßen eine starke dorsale Umhüllung der Fasermasse und zwingt die Nervenzellen, sich seitlich auszubreiten. Noch etwas weiter nach hinten, in Taf. XIX, Fig. 55, ist der letzte Zipfel des Stomodäums getroffen (*st*), die Gegenwart des Mitteldarmes wirkt hier aber in ähnlicher Weise auf die Verteilung der Ganglienzellen, die nach den Seiten hin ihre stärkste Ausbildung erfahren haben.

Um mit den Ectodermbildungen abzuschließen, sei hier noch

erwähnt, daß Stomodäum und Proctodäum sich noch immer nicht in den Mitteldarm geöffnet haben. Fig. 55 zeigte uns ja einen Schnitt durch das blind geschlossene Ende des Stomodäums. Auf den vier Schnitten, die zwischen Fig 37 (Taf. XVIII) und Fig. 55 (Taf. XIX) liegen, befindet sich das Schlundrohr im Darmlumen, der ventralen Wand anliegend. Dieses erklärt sich dadurch, daß das Schlundrohr von unten her die Darmwand ein wenig nach hinten vor sich einstülpt.

Bei Betrachtung des Mitteldarmes zeigt sich ein in die Augen fallender Unterschied zwischen dem Epithel seines vorderen und hinteren Abschnittes. Da der hintere Abschnitt schon früher in seiner Entwicklung voraneilte, so ist er jetzt von einem wohlausgebildeten, großzelligen Epithel bekleidet, das eine gleichmäßige und dicke Wand bildet (Taf. XVIII, Fig. 51, Taf. XIX, 52, 54). Bei jüngeren Exemplaren findet man aber in den Zellen noch Dottervacuolen, die nach hinten zu immer kleiner werden. — Der vordere Abschnitt ist dünnwandig, wird aus wenigen Zellen gebildet, die noch immer ihre feinen Protoplasmaausläufer in das hier noch mit Dotter erfüllte Lumen strecken (Taf. XIX, Fig. 55 *d*). Die Grenze zwischen beiden Bezirken ist keine feststehende und verschiebt sich mit dem Grade der Ausbildung des Tieres weiter nach vorne.

Eine ganz bedeutende Ausbildung im Vergleich zum ältesten Naupliusstadium haben die Leberschläuche erreicht. Während wir damals nur die Anlage der Leber in Form des etwas veränderten, vorderen Darmepithels konstatieren konnten, finden wir jetzt vier wohlentwickelte Leberschläuche, deren Lumen das des Darmes mitunter bedeutend an Größe übertrifft (Taf. XVIII, Fig. 51 *hl*). Von den vier Schläuchen sind zwei nach hinten, zwei nach vorne gerichtet, oder richtiger, der Darm spaltet sich vorne in zwei Divertikel — die Leberschläuche —, die weit über das Stomodäum hinaus sich nach vorne erstrecken.

Die Anlage der Leber aus dem ventralen Mitteldarmepithel findet auch bei *Mysis* (NUSBAUM, 25, 1887), *Parapodopsis* (BATSCHINSKI, 8, 1890) und *Neomysis* (WAGNER, 36, 1896) statt, doch entstehen hier paarige, rinnenförmige Ausstülpungen, die allmählich den Dotter dorsalwärts umwachsen und sich zu Schläuchen umbilden. Solche Falten konnte ich bei meinem Material nicht beobachten.

Wir wollen den Verlauf der Leberschläuche auf Querschnitten von vorne nach hinten verfolgen und dabei die Bilder (Taf. XVIII, XIX, Fig. 47—54) betrachten, die sämtlich von einem Präparat stammen. Fig. 47, der am meisten nach vorne gelegene Schnitt, zeigt uns das

blind geschlossene Ende der vorderen Leberschläuche (*v.l.*). Schon drei Schnitte vorher (die Schnittdicke betrug stets  $10\ \mu$ ) waren Leberzellen getroffen. In diesem Falle erstrecken sich die Leberschläuche sehr weit nach vorne, so daß sie gleich hinter dem Gehirn anzutreffen waren. Mitunter, wahrscheinlich bei jüngeren Exemplaren, trifft man sie erst etwas weiter nach hinten, im Bereich des Stomodäums. Fig. 48 *v.l.* (vier Schnitte hinter Fig. 47) zeigt uns das wohlausgebildete Lumen der beiden Schläuche, deren dicke Wand Kerne enthält, die an Größe alle übrigen übertreffen. Wieder fünf Schnitte weiter (Fig. 49 *d*) sehen wir die Schläuche zu einem Rohr vereinigt und sind damit in den vorderen Abschnitt des Mitteldarms gelangt. Sofort fällt uns die andre Beschaffenheit des Epithels auf, das nun dünnwandig wird. Noch besser sieht man das in Taf. XIX, Fig. 55 *d*, die einem andern Präparat entstammt. Taf. XVIII, Fig. 37 *d* zeigt uns den letzten Schnitt (von vorne gerechnet), an dem man noch Spuren der Zweiteilung des Darmrohres in Form eines von der Dorsalseite vorspringenden Zipfels erkennen kann. In Fig. 50 *hl* (neun Schnitte nach Fig. 49) treffen wir den Beginn der beiden hinteren Leberschläuche, die als Ausbuchtungen des Darmrohres beginnen (auf der linken Seite erfolgt die Einmündung einen Schnitt weiter). In der korrespondierenden Serie ist in Taf. XIX, Fig. 56 *hl* die gleichzeitige Einmündung der hinteren Schläuche viel besser zu sehen. — Sind beide Schläuche eingemündet, so liegen sie als zwei Röhren ventral und etwas seitlich vom Darm, den sie an Umfang bedeutend übertreffen. Fig. 51 (acht Schnitte nach Fig. 50) gibt uns einen Schnitt durch alle drei Röhren. Die Wand der Leberschläuche ist besonders an der Außenseite noch bedeutend dicker geworden. Fünf Schnitte weiter verschwinden auch die hinteren Schläuche, und wir sehen in Fig. 52 *hl* einen Schnitt durch ihr hinterstes, blind geschlossenes Ende. Der hintere Abschnitt des Mitteldarmes ist, wie schon beim Nauplius erwähnt wurde, mit einer Splanchnopleura bedeckt, deren Kerne besonders dorsal sehr dicht liegen (Taf. XVIII, Fig. 40 *spl*). Auch auf den übrigen Teilen des Darmes und auf den Leberschläuchen finden sich vereinzelt Kerne eines splanchnischen Blattes (Taf. XVIII, Fig. 48, 49, 51 *spl*).

Erst im Metanaupliusstadium gelang es mir, die Gegenwart eines Herzens in Form eines äußerst dünnwandigen Schlauches fast in der ganzen Länge des Darmes festzustellen. Sars gibt an, daß man das Herz schon am lebenden Metanauplius wahrnehmen könne. Ich habe leider, als mir lebendes Material zur Verfügung stand, nicht besonders darauf geachtet. Beim Metanauplius liegt der Herzschlauch, wie aus

den Querschnitten zu sehen ist, dicht dem Panzer an (Taf. XVIII, Fig. 50, Taf. XIX, Fig. 53 *h*). Am vorderen Ende, wo der Mitteldarm dicht an den Panzer herantritt, liegt er — oder richtiger die Aorta — zwischen beiden, tritt, wenn der Darm sich in die beiden Leberschläuche spaltet, zwischen diese hindurch, biegt nach unten und öffnet sich in die Zellenmasse, die unter dem Vorderende des Mitteldarmes und vor dem Stomodäum dicht hinter dem Gehirn liegt (vgl. den Längsschnitt Taf. XVIII, Fig. 42). So allein kann ich mir nämlich nur die Bilder Taf. XVIII, Fig. 47 und 48 *A* deuten.

#### **Calyptopis- und Furcillastadium.**

Obgleich das Durchlaufen dieser beiden Stadien einen ziemlich Zeitraum in Anspruch nimmt, will ich sie doch zusammen behandeln, weil ja zu dieser Zeit fast alle Organe schon angelegt sind und nur weiter differenziert werden müssen. Die ganz bedeutenden, äußeren Veränderungen, die die Larven in diesen Stadien durchmachen, sind von SARS eingehend beschrieben worden.

Ein paar Worte will ich noch über ein Stadium sagen, das einen gewissen Übergang vom Metanauplius zum *Calyptopis* darstellt; wahrscheinlich war das untersuchte Exemplar ein alter Metanauplius, der eben seine letzte Larvenhaut abgeworfen hatte. Die Fig. 58 und 59 (Taf. XIX) geben uns Längsschnitte durch dieses Tier, wobei Vorder- und Hinterende von zwei aufeinanderfolgenden Schnitten stammen. Charakteristisch für den Übergang zum *Calyptopis* ist die plötzliche Veränderung der Körperform, hervorgerufen durch die beginnende stärkere Entwicklung des Abdomens. Das Abdomen ist stark abwärts gekrümmt und steht zur Rückenlinie im rechten Winkel. Dadurch bekommen die Larven zu der Zeit, wo das Abdomen noch wenig über die Extremitäten hervorragt, eine eigentümliche, buckelige Gestalt. Der Hinterrand des Rückenschildes, der in den vorhergehenden Stadien noch fest anlag (Taf. XVI, Fig. 16 *th.p.*, Taf. XVIII, Fig. 34 *th.p.*), aber beim Metanauplius sich eben loszulösen begann, ragt jetzt ganz frei vor (Fig. 59 *th.p.*).

#### **Darmkanal.**

Die Veränderungen, die während des *Calyptopis*- und *Furcilia*-stadiums mit dem Darmkanal vor sich gehen, erstrecken sich auf die gleich nach dem Metanaupliusstadium erfolgende Kommunikation des Mitteldarms mit den Endabschnitten, auf das weitere Auftreten von Leberschläuchen, auf die histologische Differenzierung und bedeutende Streckung des gesamten Tractus.



Die Oberlippe bildet beim Nauplius und Metanauplius mit dem Gehirn eine scheinbar einheitliche Zellenmasse, die nach vorne eine vollkommen glatte Begrenzung aufweist (Taf. XVI, Fig. 16; Taf. XVIII, Fig. 42; Taf. XIX, Fig. 58 *o.l.*). Beim *Calyptopis* findet eine Einschnürung an ihrer Basis und dadurch eine immer deutlichere Abgrenzung zum Gehirn statt.

Bei der *Furcilia* liegt die Oberlippe gleich hinter dem Gehirn (Taf. XIX, Fig. 62). Sie ist in querer Richtung stark gewölbt (Taf. XIX, Fig. 60 *o.l.*; Taf. XXI, Fig. 83), besitzt im Innern einen größeren Hohlraum, der direkt mit der Leibeshöhle kommuniziert und von einigen Muskelzügen kreuz und quer durchzogen wird (Taf. XX, Fig. 75, 76; Taf. XXI, Fig. 83). Im allgemeinen konnte ich folgende Muskelzüge unterscheiden: 1. zwei Paar von vorne nach hinten gehend, das vordere Ende etwas tiefer als das hintere, 2. ein Paar ziemlich in der größten Ausdehnung der Lippe, parallel ihrem hinteren Rande, d. h. also die beiden ersten Paare in schräger Richtung kreuzend, und 3. einen einzelnen Muskel quer und wagerecht zwischen den beiden Paaren der sub. 1 genannten Muskeln, nahe dem Hinterrande der Lippe. Auf den erwähnten Figuren lassen sich alle diese Muskelzüge gut unterscheiden. Fig. 83 ist ein Querschnitt durch die vordere Partie der Oberlippe, Fig. 76 ein ungefähr sagittaler Längsschnitt und Fig. 75 liegt einige Schnitte weiter seitlich. In Fig. 83 sehen wir die sub. 1 genannten, von vorne nach hinten ziehenden zwei Muskelpaare quer durchschnitten (*mus*), in Fig. 75 und 76 sind sie nur teilweise der Länge nach getroffen. Fig. 75 zeigt einen Muskel des sub. 2 genannten Paares; sein Gegenstück wäre auf der andern Seite der Mittellinie zu suchen. Und schließlich finden wir in Fig. 75 und 76 den Querschnitt des sub. 3 genannten, quer verlaufenden Muskels (*mus*).

Der vordere und obere Teil der Oberlippe ist fast vollständig mit einem eigentümlichen, drüsenähnlichen Gewebe ausgefüllt, wie aus den eben besprochenen Figuren ohne weiteres ersichtlich (*dr*). Ebenso ein Gewebe finde ich symmetrisch gelagert an und gleich hinter der Ansatzstelle der Unterlippe (Taf. XXI, Fig. 82 *dr*). Es wäre möglich, daß es sich hier um Teile der Antennen- bzw. der Maxillenniere handelt, die ja oft nicht in den Gliedmaßen liegen, von denen sie ihren Namen haben (GIESBRECHT, 12, 1913, S. 152). Da ich aber keine Ausführwege konstatieren konnte, halte ich es für wahrscheinlicher, daß es eine Art Stützgewebe ist.

Die blattförmige Unterlippe (Taf. XIX, Fig. 61 *ul*) ist, wie schon

SARS beschreibt, in der Mitte tief eingeschnitten und daher auf genau geführten Sagittalschnitten nicht anzutreffen. Auf Schnitten etwas seitlich von der Mittellinie finden wir sie ebenso weit, wie die Oberlippe vorragen. Zwischen ihnen liegt die Kaulade der Mandibeln.

Der Schlund beschreibt bei der *Furcilia* einen fast vollständigen, nach hinten zu offenen Halbkreis (z. B. Taf. XIX, Fig. 62). Das cylindrische Schlundepithel des *Metanauplius* geht allmählich in ein kubisches bei der *Furcilia* über, das mit seinen dicht gedrängten Kerne sich scharf von den großen, flachen und blaß gefärbten Zellen des Mitteldarms unterscheidet. Die Wand des Schlundes bildet zwei seitliche und eine medioventrale Längsfalte (Taf. XVIII, Fig. 37 *l.f.st.*; Taf. XXI, Fig. 81 *l.f.st.*). Wo das Schlundrohr nach hinten umbiegt, befindet sich außen auf seiner Dorsalseite die schon erwähnte, im Längsschnitt dreieckige Zellgruppe, von der einige feine, schwer wahrnehmbare Fasern zwischen den beiden vorderen Leberschläuchen nach vorn und dorsalwärts streben. Wahrscheinlich sind das Muskelfasern, die zur Erweiterung des Schlundes dienen.

An der Übergangsstelle in den Mitteldarm ragt das Stomodäum in Form eines sich verengenden Rohres oder einer Reuse noch ein beträchtliches Stück frei in das Lumen des Mitteldarms hinein, auf diese Weise einen Cardiaverschluß bildend. Die Wand dieses Rohres ist kernlos.

Die Zellen des Mitteldarms haben am Anfang des *Calyptopis*-stadiums noch die Dotterresorption zu vollenden, wobei sie immer flacher werden. Nachher erstreckt sich der Mitteldarm als anfangs weites, später ziemlich enges Rohr fast durch das ganze Tier. Wie schon erwähnt, ist die Grenze zwischen Stomodäum und Mitteldarm schon durch das verschiedene Epithel scharf gekennzeichnet. Das Epithel des Mitteldarms besteht in seinem vorderen weiteren Abschnitt aus ziemlich großen, flachen Zellen, so daß auf einem Längsschnitt die Kerne recht weit auseinander liegen. Weiter nach hinten sind die Zellen kleiner, höher und die Kerne liegen dichter, gewöhnlich in einer regelmäßigen Reihe angeordnet. Das zum Lumen gekehrte freie Ende der Zellen war oft abgerundet, so daß auf dem Längsschnitt der Darm von einer gekerbten Linie begrenzt war. In dieser Gegend des Darmes sieht man auf Tangentialschnitten durch die Darmwand abweichende Kernformen. Die Kerne haben ihr regelmäßiges, rundes Aussehen verloren und zeigen verschiedene, lappenförmige Auswüchse, mitunter sehen sie hantelförmig aus. Es ist dieses wohl der Ausdruck einer lebhaften, drüsenartigen Funktion der Darmzellen.

Je älter das Tier wird, um so mehr gehen die kubischen Zellen der hinteren Darmgegend in die flachen des vorderen Abschnittes über. Bei der *Furcilia* ist der ganze Mitteldarm, und besonders in seinem hinteren Abschnitt von äußerst flachen Zellen ausgekleidet.

Das Proctodäum, das durch sein höheres Epithel wieder ziemlich deutlich vom Mitteldarm getrennt ist, ist rechtwinklig geknickt. Auch hier lassen sich Dilatatoren beobachten, besonders deutlich an der Ventralseite. Man findet hier gleich nach dem Winkel drei Zellen, die dicht dem Enddarm anliegen und von denen feine Muskelfasern sich bis zum ventralen Panzer erstrecken.

Einen bedeutenden Fortschritt macht die Entwicklung der Leberschläuche. Beim *Metanauplius* ließen sich zwei Paar Schläuche unterscheiden: zwei vordere und zwei hintere. Auch beim jungen *Calyp-topsis* treffen wir dieselbe Anzahl wieder. Ein instruktives Bild gibt Taf. XIX, Fig. 57 *hl*. Es stellt einen Horizontalschnitt durch einen *Calyp-topsis* dar, auf dem man sehr schön das vordere und hintere Paar Leberschläuche sehen kann. Da das *Calyp-topsis*stadium stark gekrümmt ist, so geht der Schnitt zwar horizontal durch den Thorax, durchschneidet dann etwas schräg die breite Ganglien-kette (*Glk.*) und geht dann quer durch das Abdomen, woraus sich der zweite hintere Querschnitt durch das Darmrohr erklärt. In Fig. 61 *hl* ist die Einmündungsstelle der hinteren Schläuche im Querschnitt dargestellt. — Das vordere Paar Leberschläuche bleibt in den nächsten Stadien unverändert (Fig. 60), mit dem hinteren Paar gehen aber während der ganzen Zeit Veränderungen vor sich. Schon bei älteren *Meta-nauplien* kann man mitunter auf Querschnitten sehen, daß das hintere Paar eine laterale, etwas dorsal gelegene Einbuchtung aufweist (Taf. XVIII, Fig. 51 zeigt eine Andeutung davon). Im *Calyp-topsis*stadium geht diese Abschnürung weiter vor sich, so daß es zur Bildung eines neuen kürzeren, dorsalen Divertikels kommt. Das Epithel dieses neuen Divertikels sieht auf dem Querschnitt immer viel dunkler aus als das des ventralen. Wahrscheinlich liegt das daran, daß im letzteren, als im älteren, die Zellen schon weiter differenziert sind und wohl schon als Drüsenzellen zu fungieren begonnen haben, worauf auch ihr stärkere Vacuolisierung hinweist.

Auf dieselbe Weise kommt es im *Furcilia*-Stadium zur Bildung eines oder sogar zweier neuer Schläuche, die immer dorsal von den vorhergehenden liegen, weiter nach vorne entspringen und weniger weit nach hinten reichen. So treffen wir in der Gegend des Herzens drei Querschnitte durch Leberschläuche (Taf. XIX, Fig. 63 *hl*), etwas

weiter nach hinten, beim Beginn der Arteria postica nur noch zwei (Taf. XX, Fig. 65 *hl*) und weiter caudalwärts schließlich nur noch einen.

### Mesodermale Bildungen.

Hierher gehören die weitere Ausbildung der Muskulatur, bindegewebiger Hüllen und das Herz. Welche große Aufgaben das Mesoderm in dieser Periode zu leisten hat, zeigt sich besonders in der starken Zunahme der Muskulatur. Die riesige Muskelmasse des Abdomens, das ja erst am Ende des Metanaupliusstadiums hervorzusprossen beginnt und schon vor dem Beginn des Furciliastadiums seine normale, relative Größe erreicht hat, muß gebildet werden und außerdem die Thorakalmuskulatur verstärkt und komplettiert werden. Die Bilder Taf. XIX, Fig. 62 — ein Längsschnitt — und besonders Taf. XX, Fig. 64 — ein Querschnitt durch das Furciliastadium — geben eine gute Vorstellung von der Muskelmasse im Abdomen: andre Organe scheinen dort kaum mehr Platz zu haben.

Das Darmfaserblatt läßt sich so wie früher überall leicht nachweisen und ist besonders stark auf der Dorsalseite des Darmes entwickelt. Auch auf den Leberschläuchen findet man zerstreut die ganz flachen, dicht anliegenden und intensiv gefärbten Kerne der Splanchnopleura.

Eine eigentümliche, bindegewebige Hülle finde ich bei älteren *Calyptopis* und besonders bei den *Furcilia* ausgebildet. Es ist eine kontinuierliche Decke, die Darm und Leberschläuche in der Gegend des Herzens und etwas weiter nach hinten dorsal und lateral umhüllt. Man sieht sie am besten auf dem Querschnitt Taf. XX, Fig. 65 *stpl*, außerdem in den Fig. 63, 66, 68, 69, 70 (*stpl*). Diese Umhüllung kann nicht mit dem Darmfaserblatt, das sich etwa von seiner Unterlage etwas abgehoben hat, verwechselt werden. Dem widerspricht, daß man an vielen Stellen außer der genannten Hülle gleichzeitig die Kerne der Splanchnopleura erkennen kann. Die Bindegewebshülle beginnt etwas vor dem Herzen, mit dessen ventraler Wand sie anfangs (Taf. XIX, Fig. 63 *stpl*) nicht in Verbindung steht. Etwas weiter nach hinten tritt sie in Verbindung mit der Wand der Arteria pleica (Taf. XX, Fig. 65 *apl, stpl*), oder richtiger, die Arteria pleica scheint in ihr zu verlaufen. Überhaupt ist dieses Bindegewebsblatt eine Stütze für verschiedene Organe. So findet sich die erste Anlage der Geschlechtsorgane, die im *Calyptopis*-Stadium aus ein oder zwei Zellen besteht, jederseits vom Darm im Bindegewebsblatt aufgehängt. Wenn dann

in späteren Stadien die Geschlechtszellen dorsalwärts wandern, um sich über dem Darm zu vereinigen, so liegen sie immer noch im selben Bindegewebe, welches dann auch die erste bindegewebige Hülle der Geschlechtsorgane bildet (Taf. XX, Fig. 66 und 70 *stpl*). Nach alledem werden wir wohl diese Bindegewebshülle als die Somatopleura ansprechen müssen.

Über die enge Beziehung zwischen den Ausfuhrwegen für Genitalprodukte und der Somatopleura wird noch später bei Beschreibung der Genitalanlage die Rede sein. Die Somatopleura endigt ein wenig hinter den Ausfuhrwegen der Geschlechtsprodukte.

Herz und Blutgefäße, die beim *Metanauplius* auf Schnitten nicht immer ganz leicht nachgewiesen werden konnten, sind bis zum *Furcilia*-Stadium schon recht weit in der Entwicklung gediehen. Beim *Calyptopis* sind diese Organe zwar noch äußerst zart und dünnwandig, aber deutlich wahrnehmbar. Das Herz liegt dicht unter dem Thoracalpanzer nahe seinem hinteren Rande und hat im Längsschnitt fast die Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit dem Thoracalpanzer anliegender Hypothenuse, während die kleinere Kathete caudalwärts liegt. Nach vorne nimmt die Aorta vom Ende der längeren Kathete, d. h. dicht unter dem Panzer, ihren Anfang, während die viel deutlicher entwickelte Arteria pleica vom Scheitel des rechten Winkels entspringt. Die Wand dieser Arterie ist anfangs äußerst dünn und nur stellenweise mit Kernen belegt, so daß auf einigen Längsschnitten dieses Blutgefäß wie durch zwei scharf gezogene parallele Linien bezeichnet wird.

Im *Furcilia*-Stadium ist natürlich alles viel deutlicher und kräftiger ausgebildet. Der Längsschnitt Taf. XIX, Fig. 62 *h* orientiert über die Lage des Herzens, während Taf. XX, Fig. 74 das Herz mit dem Ursprung der Arteria pleica bei stärkerer Vergrößerung darstellt, gezeichnet nach demselben Schnitt. Die Fig. 63, 66 und 70 zeigen auf Querschnitten die Breite des Herzens, das in dieser Gegend bedeutend breiter als der Darm ist. Die Wand der Arteria pleica ist an ihrem Ursprung dicht hinter dem Herzen ungemein dick und färbt sich sehr intensiv. Wie erwähnt, verläuft sie anfangs innerhalb der Somatopleura, die hier noch kurze dorsale Zipfel entsendet, welche sich den seitlichen Muskelmassen anlegen (Taf. XX, Fig. 65 *apl*). Im *Furcilia*-Stadium mit allen Pleopodien gabelt sich die Arteria pleica sehr bald, nachdem sie in das Abdomen eingetreten ist, und die beiden Äste verlaufen dann seitlich vom Darm weiter. Fig. 84 zeigt einen Querschnitt durch die Gabelungsstelle, während einige

Schnitte weiter (Fig. 85) schon zwei getrennte Gefäße anzutreffen sind. Die Gabelungsstelle fand ich entweder zwischen dem ersten und zweiten Pleonsegment oder im ersten, in einem Falle sogar noch früher, bei der Abgangsstelle der Genitalwege, noch vor dem Ende der hinteren Leberschläuche. Im ältesten *Calyptopis*-Stadium habe ich in keinem meiner Präparate eine Teilung der Arteria pleica auffinden können, nehme daher an, daß sie erst im älteren *Furcilia*-Stadium erfolgt.

### Nervensystem.

Beim Übergang vom *Metanauplius* zum *Calyptopis*-Stadium vollzieht sich die Loslösung des Nervensystems vom Ectoderm und besonders sein Auswachsen in caudaler Richtung. Im *Furcilia*-Stadium haben wir schon das Nervensystem des ausgewachsenen Tieres fast vollständig en miniature vor uns. Die Form des vorderen Gehirnabschnittes wird stark durch die Entwicklung der Augen, die ja während der beiden letzten Stadien stattfinden, beeinflußt. Während bei Beginn des *Calyptopis*-Stadiums eine Grenze zwischen Augenanlage und Gehirn noch gar nicht zu sehen ist, treten am Ende dieser Periode die Augen als zwei in der Mitte zusammenstoßende Halbkugeln deutlich hervor und werden im *Furcilia*-Stadium durch die Entwicklung der Augenstiele vollkommen vom Kopfe abgehoben. Erst jetzt ist die präorale Nervenmasse als Gehirn deutlich unterscheidbar.

Das Gehirn ist durch eine dorsale, tief einschneidende Furche in zwei symmetrische Hälften geteilt. Vorne schneidet diese Furche ganz durch, so daß zwei getrennte Hälften entstehen; es sind die Nervenstränge, die zu den Augen führen. Dasselbe geschieht dicht vor dem Schlunde, bei Bildung der beiden Schlundcommissuren. Zwischen diesen beiden Punkten, d. h. auf zehn bis zwölf Schnitten (zu  $10 \mu$ ), bildet das Gehirn eine zusammenhängende Masse, und auch die Fasermasse ist eine einheitliche. Außer der medianen Furche sind noch zwei kürzere laterale, dorsale vorhanden, von denen die näher zur Mittellinie gelegene ziemlich tief einschneidet. Die Oberfläche des Gehirns ist dann zwischen den Furchen wulstartig vorgewölbt (Taf. XXI, Fig. 80). Die Trennung der beiden Gehirnhälften wird durch das tiefere Eindringen der medianen, dorsalen Furche vorbereitet. Hier finden wir die ventral abgebogene Aorta (*A*), die sich in die vor dem Schlunde gelegene Zellmasse öffnet. Auf den nächsten zwei Schnitten, wo schon die vordere Wand des Stomodäums angeschnitten wurde, ist die Trennung bereits vollzogen. In der Lage

der Fasermasse ist auch ein Wechsel vor sich gegangen. So lange das Gehirn eine einheitliche Masse darstellte, war auch die Fasermasse von ähnlicher Form und nahm eine ziemlich centrale Lage innerhalb des Querschnittes ein. Je tiefer nun die dorsale Medianfurche einschneidet, um so breiter wird der Querschnitt der Fasermasse, wobei er immer näher zur Ventralseite rückt. In den Schlundcommissuren liegen nun die beiden Faserstränge ganz einseitig ventral verlagert, während die Ganglienzellenmasse sich ihnen dorsal anschließt. Es ist verständlich, daß die Faserstränge in den Commissuren ohne weiteren Belag von Ganglienzellen den seitlichen Schlundwänden dicht anliegen.

Beim Passieren der Schlundgegend kommt es zeitweise zu einer fast vollständigen Trennung der Fasermasse von den Ganglienzellen (Taf. XXI, Fig. 81). Dicht hinter dem Schlunde verläuft nämlich in querer Richtung die starke Muskulatur der Mandibeln (*md.mus.*), dringt durch die Schlundcommissuren und trennt dabei jederseits einen dorsalen, fast alle Ganglienzellen enthaltenden Abschnitt (*schl.com.*) von einem ventralen, der aus dem Faserstrang (*f*) mit einigen dorsal oder lateral anliegenden Ganglienzellen besteht. Auf einigen Schnitten fehlen auch diese, so daß dann die gesamte Ganglienzellenmasse dorsal, die nackten Faserstränge ventral von der Mandibelmuskulatur liegen. Auffallend ist, daß in dieser Gegend die Faserstränge äußerst dünn werden, so daß die Summe ihrer Querschnitte um ein Mehrfaches von den vor oder nach ihnen belegenen Querschnitten durch die vereinigten Stränge übertroffen wird. Ist der Schlund vollkommen passiert, so vereinigen sich die Ganglienzellen dorsal von der Muskulatur zu einer einheitlichen Masse, die gleich hinter dem Muskelstrang wieder mit der nunmehr auch einheitlichen Fasermasse in Verbindung tritt. Eine kurze Strecke verlaufen die Fasern noch unbedeckt auf der Ventralseite der Ganglienkeite und werden dann endgültig in das Innere der Ganglienzellenmasse wieder aufgenommen, wobei sie gleich anfangs zur Bildung der ersten Längscommissuren wieder auseinandertreten.

In der Gegend der Maxillen dringt nochmals Muskulatur von den Seiten in die Ganglienkeite, wobei sich die Tendenz zu einer ähnlichen Trennung von Fasern- und Ganglienzellenmasse zeigt wie vorhin. Zu einer wirklichen Scheidung kommt es hier aber nicht, obgleich die Form der Ganglienkeite dadurch stark beeinflußt wird (Fig. 82 *mx.mus.*). In ähnlicher Weise wirken die dorsal dicht anliegenden Leberschläuche, wodurch das Bauchmark hier dachartig

abgeschrägt ist. Auch weiter hinten im Thorax übt die Nachbarschaft der Leberschläuche einen Einfluß auf die Form der Ganglienkette aus, z. B. dort, wo die Ganglienkette stark dorsoventral zusammengedrückt ist (Taf. XIX, Fig. 63).

Der thoracale Abschnitt der Ganglienkette ist von dem abdominalen Teil scharf unterschieden. Dadurch, daß die aufeinanderfolgenden Ganglienpaare stark zusammengedrückt sind, stellt sich uns der vordere Teil des Nervensystems äußerlich fast als einheitliche Masse dar. Während auf der Ventralseite noch eine Reihe von Einkerbungen die einzelnen Ganglienpaare andeutet, stellt auf der Dorsalseite die Ganglienkette auf große Strecken eine vollkommen ebene Fläche dar (Taf. XIX, Fig. 62). Noch besser ist das auf einem etwas weiter seitlich folgenden Schnitte zu sehen, auf dem die thoracale Fasermasse in ihrer ganzen Länge getroffen ist. In ihrem vorderen Drittel ist sie von einer dicken, nach hinten sich verjüngenden Schicht von Ganglienzellen bedeckt, während in den hinteren zwei Dritteln diese Schicht ganz dünn wird und eine überaus regelmäßige Anordnung der Ganglienzellen, in der Form eines einschichtigen, selten zweischichtigen Epithels zeigt.

In der abdominalen Ganglienkette hat eine so weit gehende Annäherung der Ganglienpaare in longitudinaler Richtung nicht stattgefunden, wohl aber sind die Längsstämme, wie auch im vorderen Abschnitt, transversal einander ganz nahe gerückt. Wir finden deshalb auf Längsschnitten, wie in Fig. 62, ziemlich weit voneinander liegende Ganglien, getrennt durch Connective, die nur von wenigen Ganglienzellen bedeckt sind. Taf. XX, Fig. 73 zeigt bei stärkerer Vergrößerung einen Längsschnitt durch das I. und II. Abdominalganglion und die sie verbindende Commissur. Die Hauptmasse der Ganglienzellen in den Ganglien liegt auf der Ventralseite, obgleich der ventrale Höcker zugleich auch den Ursprung der Pleopoditen darstellt. Man sieht aus diesem Bilde, daß die Commissuren teilweise gar keine Bedeckung von Ganglienzellen aufweisen. Dasselbe zeigen die drei aufeinanderfolgenden Querschnitte zwischen drittem und viertem Ganglienpaar in Fig. 71, aus denen man gleichzeitig ersieht, daß die Längscommissuren dicht aneinander gerückt sind. Fig. 72 gibt das Bild eines Querschnittes durch das vierte Abdominalganglion.

#### Genitalorgane.

Da bei vielen Crustaceen die Geschlechtsorgane sehr frühzeitig angelegt werden, oft sogar in der Form besonders auffallender Blasto-



meren schon in den ersten Furchungsstadien bemerkbar sind, so richtete ich während meiner Untersuchungen mein Augenmerk besonders darauf, ob es mir nicht gelingen würde, die Entstehung der Geschlechtsorgane bis auf die allerersten Zellen zu verfolgen, womöglich deren Absonderung von dem übrigen Zellenmaterial zu beobachten. Die ersten Furchungsstadien der Euphausiden scheinen mit ihren großen Blastomeren ein besonders gut dazu geeignetes Untersuchungsmaterial zu bieten. Die frühzeitig auftretenden und lange Zeit zu verfolgenden beiden großen *E*-Zellen ( $E_1$  und  $E_2$ ), die ja z. B., wie ich schon früher gezeigt, wohl ohne weiteres mit zwei ähnlichen Zellen bei *Moina* (Entodermzelle und Genitalzelle nach GROBBEN) zu homologisieren sind, legten auch hier den Gedanken nahe, daß eine von ihnen die Urzelle der Genitalorgane sein würde. So verlockend auch dieser Gedanke war, konnte ich doch in meinen früheren, bis zur Gastrulation geführten Untersuchungen keinen einzigen Beweis für diese Anschauung bringen. Bei dem späteren Studium der Gastrula und der Larvenstadien habe ich mit besonderer Aufmerksamkeit jede Zellengruppe verfolgt, die ihrer Form, Lage und ihrem Aussehen nach als Anlage der Geschlechtsorgane hätte dienen können, leider aber stets mit negativem Erfolg. Ich nahm daher an, daß die Umwandlung von indifferentem Zellenmaterial in die Geschlechtszellen erst in einem älteren Stadium, wie es mir nicht mehr zu Gebote stand, erfolgte. Erst als ich dabei war, meine Arbeit abzuschließen und mit der Untersuchung des ältesten mir zu Gebote stehenden Stadiums, der *Furcilia*, beschäftigt war, die mir außerdem nur in einigen wenigen Exemplaren zur Verfügung stand, stieß ich, sozusagen in zwölfter Stunde auf einige Zellen, die ich bei eingehender Nachprüfung als die Anlage der Geschlechtsorgane ansprechen und sogar noch einige Stadien rückwärts bis in das Calyptopis- und Metanaupliusstadium verfolgen konnte. Nun drängte sich mir erneut mit besonderem Nachdruck die Frage auf, ob nicht doch die beiden großen *E*-Zellen im Gastrulastadium mit der Genitalanlage genetisch in Zusammenhang zu bringen wären. Eine genaue Nachprüfung der Präparate von diesem Gesichtspunkt aus brachte mich auf eine Erklärungsmöglichkeit, die alle bis dahin sich scheinbar widersprechenden Tatsachen verbindet. Wenn ich daher auch die Zurückführung der Genitalorgane auf die *E*-Zellen nicht als zweifellos und klar bewiesen ansehen kann, so spricht doch die größte Wahrscheinlichkeit dafür, daß der vermutete Zusammenhang zwischen ihnen in der von mir zu schildernden Weise besteht.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, sei hier das

Auftreten der Geschlechtsorgane bei einigen Crustaceen rekapituliert.

GROBBEN findet bei *Moina* (13, 1879) im Stadium von 32 Zellen am vegetativen Pol eine grobkörnige, central gelegene Zelle, die er als Genitalzelle bezeichnet. Er hält es für wahrscheinlich, daß sie eine Schwesterzelle der daneben liegenden Entodermzelle ist. Die Genitalzelle bleibt gegenüber den andern Zellen in der Teilung zurück, und erst, wenn sich der Gastrulamund schließt, rücken die jetzt vorhandenen acht Genitalzellen in die Tiefe und legen sich unter das Entoderm. Sie bilden hier eine bilateral-symmetrische, später dreieckige Zellplatte. Auf einem Stadium, wo der Embryo bereits zwei Thoracalfußanlagen hat, liegt die Genitalanlage zwischen zweitem Maxillar- und erstem Thoracalsegment. Sie hat ihre dreieckige Form jetzt aufgegeben, sich quer gestreckt und zeigt in der Mitte eine Einschnüpfung, die den Beginn zur Teilung der unpaaren Anlage in zwei symmetrisch gelagerte Hälften anzeigt. Wenn vier Thoracalfüße angelegt worden sind, ist die Genitalanlage bereits paarig geworden, und die beiden Geschlechtsorgane nehmen nicht mehr die Bauchseite ein, sondern sind an die Seiten des Embryo gerückt. Auf einem späteren Stadium wurde bei *M. paradoxa* noch beobachtet, daß Mesodermzellen die Genitalzellengruppe umwachsen haben.

In einer späteren Arbeit über die Entwicklung von *Cetochilus* beschreibt GROBBEN (14, 1881) beim Nauplius ventral vom Enddarm jederseits eine große Mesodermzelle als erste Anlage der Genitalorgane. In einem folgenden Stadium, mit zwei Thoracalfüßen, besteht der Geschlechtsapparat jederseits noch immer aus einer einzigen Zelle. Jede dieser Zellen ist von einigen (zwei bis drei) Mesodermzellen von ganz anderm Aussehen umwachsen. Aus diesen letzteren Zellen gehen die Hüllen, sowie die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen hervor. Die Keimzellen vermehren sich später, und die Anlagen wandern auf die Dorsalseite des Darmes, wo sie sich aneinanderlegen.

URBANOWITSCH (20, 1885) findet beim Nauplius von *Cyclops* jederseits vom Rectum eine Gruppe von Zellen des secundären Mesoderms. Eine Zelle zeichnet sich auf jeder Seite durch ihre bedeutende Größe aus und stellt die Anlage der Genitalorgane dar. Später bewegen sie sich nach vorne auf den Rücken und man findet bei einer fünftägigen Larve in der vorderen Körperhälfte die unpaare Anlage des Geschlechtsapparates, bestehend aus vier regelmäßig gelagerten Zellen. Bei einem 7-tägigen *Cyclops* ist sie schon zu einem ziemlich großen, vielzelligen Gebilde herangewachsen.

Bei *Mysis Chamaeleo* beschreibt NUSBAUM (25, 1887) während der Entodermbildung im Ectoderm einige große Zellen, die er später im Abdomen hinter der Entodermanlage wiederfindet und die er für Genitalzellen hält (vgl. dazu WAGNER, 1896). Während des Naupliusstadiums findet sich jederseits hinter der Leberanlage eine Gruppe von Genitalzellen. Sie rücken später dorsalwärts und bilden eine unpaare Genitaldrüse zwischen Darm und Herz.

Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung von *Cyclops* beobachtet HÄCKER (16, 1892; 17, 1895; 18, 1897) schon auf dem 32-Zellenstadium zwei Zellen, die er als »Urentoderm« und »Stammzelle bezeichnet (*E* und *S*). Beide zeichnen sich durch einen verlangsamten Teilungsschritt aus. Erst auf einem Stadium von 125 Zellen teilt sich die *S*-Zelle beim Hinabsinken in die Tiefe in die *A*- und *B*-Zelle. Letztere bleibt aber im Verbands des Blastoderms, während die *A*-Zelle als primäre Urgenitalzelle in die Tiefe rückt und sich dort in die beiden definitiven Urgenitalzellen teilt. Bis zum Naupliusstadium läßt sich dann am Anfang des hinteren Körperdrittels ein Paar Zellen verfolgen, welche sich durch ihre Größe von allen andern embryonalen Elementen unterscheiden. Im Stadium des zum Ausschlüpfen bereiten Nauplius liegen diese Zellen mehr ventral als dorsal beiderseits vom Mitteldarm. HÄCKER nimmt mit Bestimmtheit an, daß dieses wirklich die beiden Abkömmlinge der *A*-Zelle sind, welche, nachdem sie eine Zeit lang an der ventralen Seite des Embryo nebeneinander gelegen hatten, nunmehr auf die beiden Seiten des Mitteldarms gerückt sind.

WAGNER (36, 1896) gelang es bei *Neomysis vulgaris* ein sehr frühes Auftreten der Geschlechtszellen nachzuweisen, viel früher, als sie von NUSBAUM bei *Mysis Chamaeleo* beobachtet wurden. Er stellte außerdem fest, daß dieser Autor offenbar Urectodermzellen, deren Aufgabe und Schicksal später von BERGH (1, 1893) so genau beschreiben worden sind, für Urgenitalzellen gehalten hat. Nach WAGNER treten die Urgenitalzellen in einem Meso-Entodermzellenhaufen auf, dessen Bestandteile sich zum Teil in Dotterzellen verwandeln, während die Geschlechtszellen in situ verbleiben. »Um die Zeit der Bildung der Schwanzfurche bleiben an der betreffenden Stelle nur einige Zellen, welche bei der Vertiefung der Schwanzfurche sich von der Reihe der primären Ectodermzellen des Keimstreifens entfernen. Die Schicht ihrer Kerne bildet eine nach dem Dotter hin convexe Platte. In den folgenden Stadien vergrößert sich die Concavität der Scheibe, und bei der eben aus dem Ei geschlüpften Larve bilden die Geschlechts-

zellen bereits eine doppelte Schicht. Die Zahl der Zellen der Geschlechtsanlage hat ein wenig zugenommen. In ihren histologischen Eigentümlichkeiten unterscheiden sie sich jetzt scharf von den benachbarten Zellen. Später teilt sich die ganze Anlage in zwei seitliche Gruppen. Zu dieser Zeit können in jeder Drüse nur etwa zehn Kerne gefunden werden. Später runden die Drüsen sich ab und weichen auseinander. Auf Fig. 66 ist zu sehen, wie die Geschlechtsdrüsen nach oben hinaufrücken. Bei der Translokation nach dem Rücken werden sie von Mesodermzellen umgeben, welche sich höchstwahrscheinlich von der dorsalen Mesodermgruppe absondern. Nach der Translokation nach dem Rücken hört die Bewegung der Drüsen nach hinten auf. Sie liegen alsdann in den Falten des Mesenterons, welche den gemeinsamen Anfangsteil der hinteren Leberschläuche vom dorsalen Auswuchs des Mesenteron abgrenzen. Nach der Bildung des letzteren vereinigen sich die beiden Geschlechtsdrüsen miteinander hinter demselben« (S. 206).

In seinen schon erwähnten »Studien über parasitische Copepoden« beschreibt SCHIMKEWITSCH (33, 1896) bei *Notopterophorus* die Gastrulation in der Weise, daß sich zuerst ein Zellenpaar einsenkt, das aber bald durch Teilung vier Paar Entodermzellen liefert. »Außer den Entodermzellen senken sich in den Dotter noch zwei Blastodermzellen ein, welche unmittelbar vor dem zweiten (von vorn nach hinten gezählt) Paare der Entodermzellen liegen.« »Im Laufe der weiteren Entwicklung lagern sich diese Zellen an der Grenze zwischen dem Dotter und dem vierten Paare der Entodermzellen. Sie stellen die Genitalzellen vor...« »Sie können leicht beim Embryo mit abgesondertem Kopf- und Schwanzlappen bemerkt werden, es treten hier aber ihrer schon vier hervor. Bei *N. papilio* sind sie dabei manchmal ziemlich tief in den Dotter eingesenkt und lagern sich als ein Zellenhaufen nach innen von der Entodermis. Später liegen sie an der Rückenfläche des Schwanzlappens, ein Paar links und ein Paar rechts zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen« (S. 349).

Bei *Lernaea branchialis* (PEDASCHENKO, 26, 1898) treten im Gastrulastadium auf der Ventralseite vier größere Zellen auf, die Urgenitalzellen, die von den Randzellen der ectodermalen Mikromerenkappe herkommen. Sie sind längere Zeit sogar auf Totalpräparaten zu sehen, bis sie im Stadium G (Auftreten von Thoracalfußpaaren) von den Nervenstämmen bedeckt werden. In einem gewissen Stadium der Entwicklung sind jederseits zwei Urgenitalzellen vorhanden, die paarweise miteinander verschmelzen. Später, auf den letzten Em-

bryonalstadien, rücken diese auf jeder Seite des Darmes dorsalwärts und nach hinten, wo sie sich wieder vermehren und von Mesoderm-elementen umschlossen werden. Schließlich stoßen sie in der Mitte über dem Darm wieder zusammen.

Beim Nauplius und Metanauplius von *Diaptomus coeruleus* liegen nach KRIMMEL (20, 1910) die beiden Urgeschlechtszellen getrennt voneinander zu beiden Seiten des Darmes. Nachdem eine der Zellen sich geteilt hat, treten die beiderseitigen Anlagen zu einer unpaaren Drüse zusammen, die also aus drei Zellen besteht, ein Stadium, das übrigens infolge fortschreitender Vermehrung der Zellen nur ein vorübergehendes ist. Mesodermale Belegzellen bilden allmählich eine vollständige Hülle um die Gonade.

Die erste Anlage der Ausführwege zeigt sich in Form einer Zellenanhäufung am vorderen Ende der Gonade, welche bald darauf im männlichen Geschlecht zu einem, im weiblichen zu zwei aus dichtgedrängten Zellen bestehenden Strängen auswächst, aus denen sich später Röhren bilden.

Wie ersichtlich, treten die Urogenitalzellen meist schon frühzeitig im Gastrulastadium oder noch früher auf und machen sich durch ihre Größe und langsamen Teilungsschritt bemerkbar. Beim Nauplius findet sich die Genitalanlage als kleine, paarige Zellengruppe (mitunter nur eine Zelle auf jeder Seite) jederseits vom Darm. Jede Gruppe nimmt durch Zellteilung ein wenig an Größe zu und rückt an der Seite des Darms dorsalwärts, wo sich die beiderseitigen Gruppen vereinigen.

Die Schwierigkeit der Zurückführung der Genitalorgane bei den Euphausiden auf die großen *E*-Zellen besteht hauptsächlich darin, daß die Zellen im Nauplius- und Metanaupliusstadium sehr an Größe verlieren und daher schwer von dem ziemlich gleichartigen Zellenmaterial unterschieden werden können. Aus diesem Grunde setzte sich in mir die vorgefaßte Meinung fest, daß beide *E*-Zellen das gleiche Schicksal hätten und vollkommen in der Bildung von Entoderm aufgingen. Ein Punkt, der mir dabei die größten Schwierigkeiten machte, war, daß ich in verschiedenen Präparaten, trotz reichlich vorhandenen Entoderms, zwei große Zellen, die vermeintlichen *E*-Zellen, fand. Ich versuchte dieses durch eine teloblastische Entwicklungsweise des Entoderms zu erklären.

Die Erklärung, zu der ich jetzt gekommen bin, scheint mir alle Schwierigkeiten in ungezwungener Weise zu beseitigen. Ich nehme an, daß nur eine der *E*-Zellen rein entodermalen Charakters sei, d. h. vollkommen in der Bildung von Entoderm

aufginge, während die andre bei einem bedeutend verlangsamteten Teilungsschritt die ersten Geschlechtszellen zu liefern hätte. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß diese zweite Zelle durch eine anfängliche Teilung vorher auch Entodermmaterial abgestoßen haben könnte.

Für die Richtigkeit meiner Annahme sprechen folgende Wahrscheinlichkeitsbeweise: ich erwähnte schon in meiner früheren Arbeit, daß von vornherein, sobald die beiden *E*-Zellen gesondert auftreten, sie durch ihr verschiedenes Aussehen individualisiert seien. Die *E*<sub>2</sub>-Zelle ist etwas größer und zeichnet sich durch eine größere Plasmamenge aus. Durch dieses verschiedene Aussehen lassen sich die beiden *E*-Zellen bis in das späte Gastrulastadium leicht voneinander unterscheiden. Es liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß Zellen, die konstant längere Zeit hindurch so ungleich aussehen, auch ein verschiedenes Schicksal haben. Die mit mehr Dotter beladene Zelle würde dann wohl die Stammutter der Urogenitalzellen darstellen.

Die Schwierigkeit der Erklärung des gemeinsamen Vorkommens zweier großer Zellen, bei reichlich entwickeltem Entoderm, kann jetzt, ohne die etwas gezwungene Annahme einer Teloblastennatur der *E*-Zellen, einfach durch die Deutung beseitigt werden, daß die eine *E*-Zelle schon in der Bildung von Entoderm aufgegangen ist, während die andre, d. h. die Urogenitalzelle, sich gerade in zwei Zellen geteilt hat.

Ein besonders schwerwiegender Beweis hierfür ist das oben besprochene Präparat einer Gastrula, in der nur ein großer *E*-Zellkern vorhanden ist, dessen Erklärung mir sonst die größten Schwierigkeiten bereitete (Taf. XV, Fig. 10 *G*). Zwanglos ergibt sich jetzt, daß diese Zelle die Urogenitalzelle ist, während die andre *E*-Zelle sich in kleinere Entodermzellen geteilt hat (Taf. XV, Fig. 5 *e*).

Für die angenommene Erklärung lassen sich auch Analogien bei andern Krebsen finden, bei *Moina* (GROBBEN, 1879) und *Cyclops* (HÄCKER, 1892, 1895, 1897).

Ich will nun die Entwicklung der Geschlechtsorgane von ihrem ersten Auftreten an zusammenhängend und chronologisch schildern.

Im Stadium von 16 Zellen ist das Material der Genital- und Entodermzellen noch in einer großen Zelle (früher mit  $E = d^{2.2}$  bezeichnet) vereinigt. Im nächsten Stadium von 32 Zellen teilt sich diese Zelle in zwei ihrem Aussehen und Schicksal nach verschiedene Zellen, die ich jetzt mit *E* (im spezielleren Sinne) und *G*, als Urentoderm- und Urogenitalzelle bezeichnen möchte. Beide Zellen sinken vom nächsten Stadium ab immer mehr in die Tiefe, wodurch die Gastru-

lation vor sich geht. Im Innern der Gastrula teilt sich die *E*-Zelle mehreremal und liefert Entoderm, während die *G*-Zelle fürs erste ungeteilt liegen bleibt, event. erst, nachdem sie auch einen Beitrag zum Entoderm beigesteuert hat. Nach einiger Zeit teilt sich auch die *G*-Zelle einmal, und es sind wieder für den Rest des Gastrulastadiums zwei große Zellen, und zwar beides Genitalzellen, vorhanden, ein Zustand, den ich durch zahlreiche Präparate belegen kann. Beim Auftreten der Extremitätenanlagen in Form seitlicher Furchen liegen die beiden Genitalzellen nicht allzuweit von der Oberfläche in der Gegend des nunmehr vollkommen geschlossenen Urmundes genau in der Sagittalebene. Die Gegend des Urmundes wird durch die im Halbkreis um ihn liegenden großen Zellen, die Abkömmlinge der beiden Mesenchymzellen gekennzeichnet (Taf. XVI, Fig. 13 und 14). Da die Kerne der Genitalzellen nicht nur durch ihre Größe, sondern auch durch die schöne Ausbildung des Knäuelstadiums auffallen, habe ich sie mit Immersion noch einmal gezeichnet und in Taf. XX, Fig. 77 abgebildet. Man sieht, daß an beiden Kernen Astrosphären aufgetreten sind und daß eine Teilung nahe bevorsteht. Ein gut geführter sagittaler Längsschnitt, wie in Taf. XV, Fig. 9, muß natürlich beide Zellen auf einmal treffen. Einen glücklichen Zufall kann ich es nur nennen, daß ich ein Präparat besitze, welches die direkte Fortsetzung des in Fig. 77 begonnenen Vorganges darstellt. Fig. 78 ist einer Schnittserie durch ein Ei entnommen, das äußerlich nicht die geringsten Unterschiede von dem eben beschriebenen aufwies und von dem ein Schnitt schon in Taf. XVI, Fig. 14 abgebildet ist. Man erkennt, daß die in Fig. 77 eingeleitete Teilung der beiden Genitalzellen hier im vollsten Gange ist. Man hat hier also diesen äußerst seltenen und schwer zu beobachtenden Vorzug sozusagen direkt vor Augen. Das nächste Stadium mit vier Genitalzellen stellt Fig. 79 dar. Auch dieser Querschnitt entstammt einem Embryo mit noch ungespaltener Extremitätenanlage.

Im jugendlichen Naupliusstadium lassen sich die Genitalzellen leicht auffinden. Sie liegen am Hinterende, der Ventralseite genähert (Taf. XVI, Fig. 20 *g*). Man kann gewöhnlich deutlich eine paarige Anordnung der großen Kerne beobachten. Mir scheint, daß merkwürdigerweise vorübergehend ein Stadium von sechs Zellen durchlaufen wird. Wahrscheinlich liegt das daran, daß einige Zellen sich langsamer teilen. So sieht man auf dem Längsschnitt Taf. XVI, Fig. 15, daß eine Zelle in der Teilung der andern ein wenig voraus ist. Da sich in dieser Gegend auch reichlich Mesoderm befindet, so

fällt es schon jetzt mitunter ziemlich schwer, die verschiedenen Elemente mit Sicherheit zu unterscheiden.

Besonders schwierig ist dieses aber beim alten Nauplius, weil bei ihm durch die Entwicklung der Ganglienkeite und die Anlage der Metanaupliusextremitäten auf der Ventralseite eine starke Zellvermehrung stattgefunden hat, und sich hier infolgedessen so zahlreiche, ziemlich gleichartige Zellen befinden, daß eine genaue Diagnostizierung unmöglich wird. Jedenfalls scheint in diesem Stadium eine Abnahme der Genitalzellen an Zahl und eine Verlagerung mehr nach vorn stättzufinden. Beim Metanauplius gelang es mir, sie wieder aufzufinden, und zwar in geringer Zahl rechts und links vom vorderen Abschnitt des Mitteldarms, noch immer nahe der Ventralseite. Immerhin gelingt auch hier das Auffinden der Genitalzellen nur auf äußerst günstigen Präparaten.

Deutlicher treten die Zellen schon im Calyptopisstadium auf. Die Anlage besteht hier aus wenigen Zellen jederseits vom Mitteldarm, die sich aber kaum von benachbarten Zellen mit ähnlichen, großen Kernen, z. B. Leberzellen, unterscheiden lassen, so daß sie mir lange Zeit ganz entgangen waren, obgleich ich Hunderte Schnitte daraufhin untersucht hatte. Auf Querschnitten sieht man zwei Bindegewebsstränge, die seitlich ventral beginnen und nach der Dorsalseite zu konvergieren. In ihrem Verlauf, mehr dorsal als ventral, liegen nun die Genitalzellen.

Erst im Furciliastadium treten die Genitalzellen so weit deutlich auf, daß man sie unschwer auf jedem Präparat finden kann, wenn man erst genau über ihre Lage orientiert ist. Sie sind jetzt bedeutend mehr nach der Dorsalseite gerückt und liegen über dem Darm und sämtlichen Leberdivertikeln. Taf. XX, Fig. 66 *g* zeigt einen Schnitt durch dieses Stadium. Die beiden nur aus zwei Zellen bestehenden Anlagen liegen noch getrennt, nur durch einen dicken Bindegewebsstrang verbunden. Mitunter sind auch Zellgrenzen zwischen den großen Kernen sichtbar.

Zur Lage dieser Zellgruppen sei noch folgendes bemerkt. Wenn man eine Querschnittserie von vorne nach hinten durchmustert, so findet man die Genitalzellen unmittelbar nach dem blinden Ende des am meisten dorsalwärts gelegenen Leberdivertikelpaares. Sie liegen also im Winkel, den die ventrale, vordere Herzwand mit der dorsalen Wand des Mitteldarms bildet (Taf. XIX, Fig. 62 *g*). Ein ganz genau geführter, medianer Längsschnitt dürfte sie daher eigentlich nicht treffen, wohl aber ein Schnitt, der etwas neben der Mittellinie liegt, z. B. Fig. 67, ein Nachbarschnitt von Fig. 62.



Wie bei andern Krebsen, so findet auch bei den Euphausiden eine Vereinigung der anfangs getrennten Genitalanlagen in der dorsalen Mittellinie statt. Taf. XX, Fig. 70 *g*, die einen Querschnitt durch eine Furcilia von *Nyctiphanes* darstellt, zeigt uns das Resultat dieses Vorganges. Es hat eine Vermehrung der Zellen stattgefunden, die, wie aus der Kernteilungsfigur zu sehen ist, noch andauert. Die ganze Gruppe wird von Mesodermzellen umwachsen (*bg*), die die spätere Umhüllung der Genitalorgane bilden.

Es war nicht vorauszusehen, daß bei dem geringen Grade der Entwicklung der Geschlechtsorgane im Furciliastadium die Ausführwege für die Geschlechtsprodukte einen hohen Grad der Differenzierung aufweisen würden. Tatsächlich fand ich auch nur Andeutungen für ihre Anlage, die ich aber dennoch als solche ansprechen möchte.

Ich erwähnte schon, daß Darm und Leberschläuche sowohl vor wie hinter dem Herzen von einer gemeinsamen dorsalen Bindegewebshülle, der Somatopleura, bedeckt seien. Am Ende des Thorax fand ich nun zwei Stränge (manchmal auch nur einen), die seitlich vom Darm von der Unterseite der Somatopleura entspringen, nach der ventralen Mittellinie zu divergieren und, indem sie den Darm umfassen, sich unter ihm zu einem gemeinsamen Strang vereinigen, der sich bis in die Ganglienreihe hinein verfolgen läßt. Der gemeinsame Endstrang liegt an der Grenze zwischen Thorax und Pleon, dicht vor der Stelle, wo sich die großen, seitlichen Muskelmassen beim Beginn des Pleon in der Mitte vereinigen. Taf. XX, Fig. 69 *ag* zeigt die paarigen Stränge, Fig. 68 den unpaaren Endstrang (*u.ag*).

Ich glaube nun, daß dieses ganze System von Strängen nichts anderes als die Anlage der Ausführwege für die Geschlechtsprodukte ist, obgleich ich ein Lumen nur einmal nachweisen konnte. Die Lage der Stränge an der Grenze zwischen Thorax und Pleon würde sehr gut den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, da bekanntlich bei den Malacostraken die Mündung der Genitalorgane im weiblichen Geschlecht im sechsten, beim männlichen im achten, also letzten Thoracomer liegt. Daß die paarigen Stränge sich zu einem unpaaren vereinigen und mithin keine paarigen Ausführwege vorhanden zu sein scheinen, fällt wohl auch nicht schwer ins Gewicht, denn im unpaaren Endstück können natürlich sich auch zwei nahe beieinander liegende Lumina entwickeln. Auch bei anderen nahe verwandten Arten liegen die Mündungen der Geschlechtswege dicht nebeneinander. Von *Stylocheiron* sagt GIESBRECHT (12, 1913): »Die Oviducte gehen im sechsten Thoracomer laterad ab und münden in diesem Segment

nahe der Mediane«, und »die Vasa deferentia münden in einem medianen Ventralspalt des achten Thoracomers« (IV. Bd., S. 190).

Da ich in manchen Präparaten den sonst paarigen Strang nur auf einer Seite fand, so könnte man vermuten, es hier vielleicht doch mit einem Blutgefäß, und zwar der dorso-ventral verlaufenden Arteria descendens, zu tun zu haben. Nun ist aber in jedem Fall die Arteria descendens ein unpaares Gefäß, das außerdem direkt vom Herzen entspringt. Nur bei den Dichelopoden gabelt sich die Arteria descendens vor dem Eintritt in das Bauchmark in zwei Äste. Der von mir beschriebene Strang hat aber die Form eines aufrechten Y, während die Arteria descendens bei den Euphausiden gerade die umgekehrte Lage Y aufweist. Ich glaube daher, daß das einseitige Auftreten des paarigen Stranges wohl nur auf zufällige Fehler im Präparat, oder vielleicht auf eine nicht gleichzeitige Entwicklung auf beiden Seiten zurückzuführen ist.

Nun bliebe noch die Frage übrig: stehen die beobachteten Stränge tatsächlich mit der Anlage der Geschlechtsorgane in Verbindung? Die Frage, in so striktem Sinn gestellt, kann nicht ohne weiteres bejaht werden. Ein Rohr oder ein von den Genitalorganen nach hinten zu den erwähnten paarigen Strängen verlaufender Strang konnte nicht beobachtet werden. Wohl aber finde ich Andeutungen dafür, daß sich an dieser Stelle ein Strang und später aus diesem wohl ein Rohr entwickeln wird. Verfolgt man eine Querschnittserie von der Anlage der Genitalorgane an bis zum Auftreten der paarigen Stränge, d. h. durch etwa 20 Schnitte von  $10\ \mu$ , so kann man sich unschwer davon überzeugen, daß rechts und links von der Mittellinie unter der Somatopleura sich eine Zellreihe befindet, die die beiden genannten Punkte vereinigt. Die Zellen dieser Reihe unterscheiden sich ohne weiteres sowohl von den flachen, dem Darm oder den Leberschläuchen dicht angeschmiegtten Zellen der Splanchnopleura, wie von den Elementen des Hautfaserblattes. Eine kontinuierliche Zellenreihe oder ein richtiger Zellstrang liegt fürs erste noch nicht vor: die Zellen liegen noch in geringen Abständen voneinander. Ich glaube nun, daß bei der weiteren Entwicklung durch Zellteilung aus der unterbrochenen Zellenreihe sich sehr bald ein unterbrochener Strang und in diesem ein Lumen entwickeln wird. Damit wäre dann die Verbindung der Genitalorgane mit der Außenwelt hergestellt. — Ich erinnere hier, wie schon oben erwähnt, daß auch KRIMMEL (l. c.) bei *Diaptomus* die Entstehung der Genitalgänge aus Zellsträngen beobachtet hat.

Seitdem man gelernt hat, die Tierwelt als das Resultat eines lange andauernden und heute noch nicht abgeschlossenen Entwicklungsprozesses anzusehen, ist das Studium der vergleichenden Embryologie eines der wichtigsten Hilfsmittel bei allen Versuchen der Aufstellung eines natürlichen Systems und einer Phylogenese von Tiergruppen geworden. Der fruchtbare Gedanke, daß jede Tierart in ihrer individuellen Entwicklung zum Teil Wege durchläuft, die auch die Urform in ihrer Umbildung zum heutigen Aussehen beschritten hat, hat viel zum Verständnis der Entwicklungsgeschichte beigetragen, wenn auch das einseitige Betonen der Wichtigkeit jeglicher embryonaler und larvaler Formen mitunter auf Abwege führte. Der morphologisch reich gegliederte Krebsstamm bot mit seiner großen Zahl vielgestaltiger Larven reiches Material für phylogenetische Spekulationen. Die bei den meisten Entomostraken vorkommende primitive Larvenform des Nauplius, die von FRITZ MÜLLER auch für einen Malacostraken (*Penaeus*) nachgewiesen wurde, veranlaßte diesen Forscher (24, 1864) im Naupliusstadium die hypothetische Urform der Krebse zu sehen. Vor allen Dingen war es DOHRN (11, 1871), der diesen Gedanken weiter ausarbeitete und die Urform des Nauplius mit Hilfe von Zwischenstadien einer *Archizoëa*, *Zoëa* und anderer in Verbindung mit den Phyllopoden zu bringen suchte. DOHRN ging noch weiter als MÜLLER, indem er die *Zoëa* nicht nur als Stammform der Malacostraken, sondern auch als Entwicklungsstufe für alle Crustaceen in Anspruch nahm. Während die Unhaltbarkeit dieser Ansicht von CLAUS (10, 1876) nachgewiesen und der *Zoëa* die ihr zukommende Stellung als sekundär abgeänderter Larvenform angewiesen wurde, blieb die Idee der Ableitung des Crustaceenstammes von phyllopodenähnlichen Vorfahren siegreich bestehen. Auch der Nauplius verlor seinen Nimbus als Urform der Crustaceen, nachdem HATSCHKEK (19, 1878) in konsequenter Verfolgung der DOHRNSchen Ideen den Übergang von phyllopodenähnlichen Vorfahren der Krebse zu den Anneliden fand. So wie die Vorfahren der Krebse unter anneliden-ähnlichen Tieren zu suchen sind, so ist der Nauplius auf die Larvenform der Anneliden, die *Trochophora*, zu beziehen, in welcher indes schon Krebscharaktere ausgeprägt sind. Nach der heutigen Auffassung, wie sie GIESBRECHT (12, 1913) präzisiert, ist »der Nauplius der Crustaceen daher zwar nicht palingenetisch, als Wiederholung der Geschlechtsform der Protostraken, wie man meinte, wohl aber als Wiederholung ihrer jüngsten Larvenform anzusehen. Das Vorkommen dieser typischen Larvenform ist von besonderem Interesse, weil ja nicht nur

zahlreiche Entomostraken, sondern auch einige Malacostraken in ihrem Entwicklungsgang dieses Stadium durchlaufen. Das Auftreten eines freischwimmenden Nauplius bei Decapoden und seine Weiterentwicklung wurde von MÜLLER (24, 1864) für *Penaeus* und für *Lucifer* besonders von BROOKS (6, 1882) eingehend geschildert. Von großer Wichtigkeit war schließlich der Nachweis, daß auch die Malacostrakenfamilie der Euphausiden, die manche ursprüngliche Züge aufweist, ein Naupliusstadium (METSCHNIKOFF) und eine durch zahlreiche Häutungen vermittelte Metamorphose durchläuft. Nach BOAS (4, 1883) sind die Euphausiden »diejenige Malacostrakengruppe, welche den Phyllopoden im ganzen am nächsten steht« (S. 486). Zu den Decapoden stehen sie durch die ähnliche primitive Entwicklung von *Penaeus* und *Lucifer* im ganzen noch in näheren Beziehungen, obgleich die Verwandtschaft keine sehr innige ist. Recht entfernt ist dagegen die Verwandtschaft der Mysidaceen mit den Decapoden. GIESBRECHT (ibd.) nimmt an, daß die Vorfahren der Malacostraken sich in vier Zweige gespalten hätten, von denen einer — die Protothoracostraken — wieder vier Gruppen (*Sympoda*, *Schizopoda*, *Dichelopoda*, *Decapoda*) den Ursprung gegeben hätte. Eine engere Verwandtschaft dürfte die Dichelopoden (= Euphausiden), Schizopoden und Decapoden umschließen.

Wenn die Euphausiden schon infolge ihrer komplizierten Larvenentwicklung und sonstiger primitiver Merkmale wegen zu den ursprünglichen Krebsformen gerechnet werden müssen, die sicher manches gemeinsame Merkmal mit der Stammform haben, so glaube ich, auch in der Embryonalentwicklung einiges gefunden zu haben, das für ihre Ursprünglichkeit spricht.

Geringe Mengen gleichmäßig verteilten Nahrungsdotters und daraus folgende, totale und möglichst äquale Furchung, können im allgemeinen als Zeichen eines ziemlich ursprünglichen Furchungstypus gelten. Der reichlicher vorhandene Nahrungsdotter beim Euphausidenei scheint einer Zuzählung dieser Eier zu den primitiveren zu widersprechen. Die einsetzende Furchung zeigt aber, daß die Dottermassen mühelos vom Plasma überwunden werden, so daß die Furchung bis zum Stadium von 16 Zellen inklusive fast den Eindruck einer äqualen macht. Die späteren Stadien lassen die Größendifferenzen einiger Zellen immer deutlicher zu Tage treten, und sobald man erst auf sie aufmerksam geworden ist, fällt es nicht schwer, geringfügige Differenzen auch bis in die ersten Stadien, d. h. bis zu zwei Blastomeren zurückzuverfolgen. Lange Zeit stand *Lucifer* (BROOKS)

als Typus rein totaler und äqualer Furchung ganz vereinzelt da (KORSCHULT und HEIDER, 1. Aufl.). Wenn auch die Furchung des Euphausideneies nicht diesem Typus zugezählt werden kann, so werden wir sie doch als totale und fast äquale ihm unmittelbar an die Seite setzen können. Hervorheben möchte ich noch die auffallende Regelmäßigkeit der Furchung auch in späteren Stadien, angefangen von 16 Zellen bis hoch hinauf ins Gastrulastadium, wo alle Zellen, mit Ausnahme der frühzeitig sich differenzierenden Urentoderm- und Mesenchymzellen, von überraschender Gleichmäßigkeit sind.

Da wir die Crustaceen von anneliden-ähnlichen Vorfahren ableiten und die charakteristische Larvenform der Krebse auf die Annelidentrochophora beziehen, so ist es konsequent, in solch einem Vergleich noch weiter zurückzugehen und bei gewissen ursprünglichen Formen auch schon während der Furchung nach Analogien zu suchen. Tatsächlich ist auf diesem Gebiet noch wenig bekannt. Die Untersuchungen von BIGELOW über *Lepas* zeigen, daß in den ersten Furchungsstadien eine gewisse Übereinstimmung mit den von CHILD (9, 1900) für *Arenicola* festgestellten Vorgängen besteht. Nun habe ich schon darauf hingewiesen, daß sich bei der Furchung von *Lepas* und der Euphausiden eine ganz überraschende Ähnlichkeit zeigt, worin sich natürlich dann eine gewisse Annäherung an den Annelidentypus ausspricht.

Bekanntlich ist für die Arthropoden der superficielle Furchungstypus besonders charakteristisch. Doch ist jetzt schon eine ganze Reihe von Crustaceen bekannt, deren Eier sich total furchen, z. B. *Branchipus*, *Lucifer*, *Chondracanthus*, *Lepas*, manche frei lebende Copepoden und schließlich auch die Euphausiden. Bei den letzteren erfolgt aber die Furchung entschieden nach dem Spiraltypus, worauf ich schon früher hingewiesen habe. Unter den Holoblastiern folgen diesem Typus die Polycladen, Nemertinen, viele Mollusken und besonders die Polychaeten. Der Spiraltypus ist zwar bei den Euphausiden nicht annähernd so typisch und deutlich ausgeprägt wie bei den Anneliden und Mollusken, ist aber trotzdem an der Stellung der Spindeln erkennbar. Man sieht dieses unter anderem beim Vergleich der Furchungsbilder Fig. 7, 10 und 17 meiner früheren Arbeit, welche Eier von 8, 16 und 32 Zellen von derselben Seite gesehen darstellen. Da in meinen Zeichnungen der animale Pol nach unten gekehrt ist, so bekommt man eine klare Vorstellung, wenn man die Tafel umgekehrt betrachtet. Man erkennt dann, daß der Übergang von acht zu 16 Zellen durch eine läotrope, von 16 zu 32 durch eine dexiotrope Teil-

lung zustande gekommen ist. Das würde übrigens auch mit *Arenicola* übereinstimmen und weist, wie auch später zu beobachten, auf das strenge Befolgen der Alternanzregel hin. Erschwerend bei der Feststellung, ob die Teilung dexiotrop oder läotrop erfolgt, wirkt übrigens der Umstand, daß das Achterstadium aus zwei ineinander geschobenen, nicht ganz geschlossenen Ringen aus je vier Zellen besteht, wobei die Spindeln in den Zellen des einen Ringes fast senkrecht zu den Spindeln des andern Ringes stehen. Es haben daher einige Spindeln, bei senkrecht stehender vegetativ-animaler Achse, eine fast horizontale Lage und sind von fast senkrecht stehenden Spindeln begrenzt (Furchungsbild Fig. 7), was sich ja auch noch an späteren Stadien erkennen läßt (Furchungsbild 23). Trotzdem sieht man auch an diesem letzteren Bilde, daß der Übergang von 32 zu 64 Zellen durch läotrope Teilung erfolgte, was ja nach dem oben Gesagten auch zu erwarten war.

Die Furchung der Crustaceeneier ist, soweit superficielle in Betracht kommt, der nicht determinativen Entwicklungsweise zuzurechnen. Der determinative Charakter einiger holoblastisch sich entwickelnder Formen ist zuerst durch die Arbeiten GROBBENS über *Moina* und *Cetochilus* (1879, 1881) bekannt geworden, denen sich nachher Untersuchungen einiger anderer Formen, hauptsächlich aus der Gruppe der Entomostraken anschlossen. Unter den Malacostraken ist die Zahl noch geringer, so daß KORSCHOLT und HEIDER in der neuen Auflage ihrer vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere nur die Untersuchungen von BROOKS über *Lucifer* und von SARS und mir über *Euphausia* anführen. Der spirale Furchungstypus und der determinative Charakter der Entwicklung der Euphausiden sind entschiedene Momente, die eine gewisse Beziehung zur Annelidenentwicklung erkennen lassen.

Je nachdem das Mesoderm dem primären Ectoderm oder dem Entoderm entstammt, unterscheiden KORSCHOLT und HEIDER (ibid.) Ectomesoderm und Entomesoderm. Seiner Entstehung nach empfehlen sie beim letzteren fünf Typen auseinanderzuhalten: 1. die teloblastische Mesodermstreifenbildung, 2. die sekundäre oder abgeleitete Mesodermstreifenbildung, 3. die Enterocölbildung, 4. die Cölobbildung, 5. die mesenchymatische Cölobbildung. Zum ersten Typus rechnen sie »die Entstehung paariger Mesodermstreifen von zwei Mesodermzellen aus, wie sie sich bei Anneliden und Mollusken u. a. vorfindet«. Zum zweiten Typus gehören alle jene Fälle, »bei denen paarige Mesodermstreifen angelegt werden, ohne daß Urmesodermzellen

in Frage kämen. Es sind dies immer Fälle, die offenbar als sekundäre Modifikationen des ersterwähnten Typus zu betrachten sind, insofern sie sich bei Formen vorfinden, welche sich von Anneliden oder Mollusken ableiten lassen. Hierher gehört die Mesodermbildung der meisten Arthropoden und die der Cephalopoden«.

Wenn auch die Entstehung des Mesoderms bei den Euphausiden weder dem einen noch dem andern Schema genau entspricht, so bin ich doch der Ansicht, daß sie mit dem ersten Typus die allermeiste Ähnlichkeit hat und daher auch hierin wieder eine Annäherung an die Anneliden zu finden ist.

Die Frage über einen einfachen oder mehrfachen Ursprung des Mesoderms bei den Crustaceen und seine Beziehungen zum Mesoderm der Anneliden ist von PEDASCHENKO (26, 1898) unter Heranziehung der einschlägigen Literatur eingehend behandelt worden. Er wirft die Frage auf, ob bei den Crustaceen, ähnlich wie bei den Anneliden, zwei Quellen des Mesoderms zu unterscheiden sind, d. h. primäres Mesoderm, das bei den Anneliden unmittelbar aus dem Ectoderm hervorgeht, und sekundäres, das aus einem Paar Urmesodermzellen entsteht. Für *Lernaea* kommt er zum Schluß, daß es nur eine Quelle der Entstehung des Mesoderms gibt, nämlich »die besonders großen Blastomeren am Rande des Blastoporus«. Bei den Krebsen überhaupt lassen sich die beiden Mesodermarten schwer unterscheiden. »Sie werden beide durch eine Gruppe von Teloblasten dargestellt, unter denen man keine Unterschiede wahrnehmen kann, obgleich solche wohl vorhanden sein mögen« (S. 99).

Wie verhält es sich nun damit bei den Euphausiden? Das Mesoderm entsteht hier aus einem Kranz von Zellen, die eng den Blastoporus umschließen und außerdem aus zwei größeren Zellen, die median und symmetrisch an der ventralen Urmundlippe gelegen sind und direkt an die Kranzzellen anstoßen. Liegen hier nun zwei Mesodermquellen vor oder ist das Ganze als ein einheitlicher, um den Blastoporus herumliegender Komplex von Zellen aufzufassen? Der Lage nach wäre letzteres wohl möglich, nicht aber dem ganzen Verhalten und dem späteren Schicksal nach. Schon die verschiedene Größe der Kranz- und der *M*-Zellen und auch ihrer Abkömmlinge spricht dagegen. Sodann aber der schon früher erwähnte so auffallend verschiedene Teilungsschritt und schließlich das spätere Schicksal ihrer Derivate. Während die Abkömmlinge der Kranzzellen die Entodermzellen umhüllen und später die Umhüllung des Darmes und andres Bindegewebe liefern, entsteht aus den Nachkommen der *M*-Zellen

wohl hauptsächlich Muskulatur. Ich glaube es wahrscheinlich gemacht zu haben, daß die *M*-Zellen diejenigen Urmesodermzellen sind, von denen sich im Naupliusstadium zwei divergierende Mesodermstreifen nach vorne erstrecken. Hier hätten wir dann, wenn auch in nicht sehr ausgesprochener Form, »die Entstehung paariger Mesodermstreifen von zwei Urmesodermzellen aus« und damit wieder eine Annäherung an die Annelidenentwicklung.

Es liegt nun nahe, den letzten Schritt zu tun, und die *M*-Zellen, bzw. ihre Mutterzelle der Zelle  $4d$  in der Annelidenentwicklung gleichzusetzen. Die Zelle  $4d$  wird nach Abschnürung dreier Ectomerenquartette von der Macromere  $3D$  abgeteilt, die dadurch in die Macromere  $4D$  und die Micromere  $4d$  zerlegt wird. Die Zelle  $4d$  ist die Mutterzelle der Urmesodermzellen, welche das Material für die Mesodermstreifen geben. Da die Macromeren  $4A$  bis  $4D$  Entoderm liefern, so ist  $4d$  auch dem primären Entoderm zuzurechnen. Die Abtrennung der Zelle  $4d$  erfolgt beim sechsten Teilungsschritt, d. h. beim Übergang von 32 zu 64, wobei manchmal z. B. bei *Arenicola* (CHILD, ibd.)  $3D$  in der Teilung vorseilt. Bei den Euphausiden sind nach der sechsten Teilung schon zwei gesonderte Urmesodermzellen vorhanden, die erst in der großelterlichen Generation zusammengehörten. Die Urmesodermzellen teilen sich außerdem langsamer als die übrigen Zellen. Es herrschen ja überhaupt auch bei der Abschnürung der  $4d$ -Zelle bei Anneliden und Mollusken zeitliche Verschiedenheiten. So teilt sich  $3D$  bei *Trochus* (ROBERT, 28, 1903) verspätet, während sie sich bei den meisten Mollusken, wie auch bei *Arenicola*, früher teilt. Es ist daher auf das frühere Auftreten der Stammzelle der Urmesodermzelle bei den Euphausiden vielleicht nicht so großes Gewicht zu legen. Das Wesentliche der  $4d$ -Zelle bei den Anneliden und Mollusken scheint mir doch zu sein, daß sie vor kurzem mit den Zellen in Verbindung stand, die nachher Entoderm liefern, und daher selbst einen gewissen Entodermcharakter trägt, ja sogar selbst in manchen Fällen in Form von Enteroblasten einen Beitrag zum Entoderm liefert. (*Nereis*, WILSON, 38, 1892, *Physa*, WIERZEJSKI, 37, 1906.) Und dieses trifft für die Euphausiden vollkommen zu. Die Zelle  $d^{2.1}$ , d. h. die großelterliche Zelle der beiden *M*-Zellen, ist die Schwesterzelle von  $d^{2.2} = E$ , d. h. derjenigen Zelle, die das gesamte Entodermmaterial enthält.  $d^{2.1}$  zerfällt in  $d^{2.1.1}$  und  $d^{2.1.2}$ , von denen jede eine dem vegetativen Pol näher gelegene Kranzzelle und eine Urmesodermzelle liefert. Die Kranzzellen liefern aber ihrerseits auch Mesoderm. Auch dieses scheint mir kein besonders schwerwiegender Unterschied von den Anneliden



zu sein, bei denen ja die von den Urmesodermzellen noch abgeschnürten Micromeren zum Entoderm beisteuern. Dieses ist nämlich nicht ausnahmslos der Fall, da einige Micromeren bisweilen »ihrem Schicksale nach dem Mesoderm zugerechnet werden müssen« (KORSCHULT und HEIDER, S. 114).

Die vorgebrachten Tatsachen und Erwägungen zeigen jedenfalls, daß die Euphausiden, als den Phyllopoden nahe stehende Krebsgruppe, auch in ihrer Embryonalentwicklung manche Züge aufweisen, die auf die gemeinsame Stammform, die Anneliden, hindeuten.

Riga, im Juli 1914.

### Literaturverzeichnis.

1. BERGH, Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von Mysis. Zool. Jhb. Abt. Anat. Bd. VI. 1893 und Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
2. BIGELOW, M. A., On the early development of *Lepas fascicularis*. Anat. Anz. Bd. XII. 1896.
3. — The early development of *Lepas*. A study of cell-lineage and germ-layers. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XL. 1902.
4. BOAS, Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
5. BROOK and HOYLE, The Metamorphosis of British Euphausiidae. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XV. 1887—1888.
6. BROOKS, Lucifer, a study in morphology. Phil. Trans. London. Vol. CLXXIII. 1882.
7. BULLAR, I. F., On the development of the Parasitic Isopods. Phil. Trans. CLXIX. 1879.
8. BUTSCHINSKI, Zur Entwicklungsgeschichte der Mysiden. Mémoires soc. nat. Nouv. Russie (russisch). T. XV. 1890.
9. CHILD, The early development of *Arenicola* and *Sternaspis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX. 1900.
10. CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.
11. DOHRN, Geschichte des Krebsstammes. Jen. Zeitschr. Bd. VI. 1871.
12. GIESBRECHT, Crustacea. LANG, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. 1913.
13. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
14. — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III. 1881.
15. GROOM, Early development of Cirripedia. Phil. Trans. London. Vol. CLXXXV, B. 1894.

16. HÄCKER, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*. Arch. mikr. Anat. XXXIX. 1892.
17. — Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVI. 1895.
18. — Die Keimbahn von *Cyclops*. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
19. HATSCHKEK, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
20. KRIMMEL, OTTILIE, Chromosomenverhältnisse in generativen und somatischen Mitosen bei *Diaptomus coeruleus* nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zool. Anz. 1910. Bd. XXXV.
21. LANG, Die Dotterfurchung von *Balanus*. Jen. Zeitschr. Bd. XII. 1878.
22. METSCHNIKOFF, Über ein Larvenstadium von *Euphausia*. Zeitschr. Wiss. Zool. XIX. 1869.
23. — Über den Naupliuszustand von *Euphausia*. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. XXI. 1871.
24. MÜLLER, FRITZ, Für Darwin. Leipzig 1864.
25. NUSBAUM, J., L'embryologie de *Mysis Chamaeleo*. Arch. d. Zool. expérimentale. 2<sup>me</sup> sér. Vol. V. 1887.
26. PEDASCHENKO, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*. Tr. Soc. Imp. Nat. Pétersb. XXVI. 1898 (russisch).
27. REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebse. Abhandl. Senckenberg. Nat. Gesellsch. Frankfurt. Bd. XIV. 1888.
28. ROBERT, Recherches sur le développement des Troques. Arch. Zool. expér. T. X. 1903.
29. ROBINSON, MARGARET, On the development of *Nebalia*. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. L. 1906.
30. SARS, G. O., On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. Math. Natur. Kristiania. Bd. XX. 1898.
31. SCHIMKEWITSCH, Sur les premières phases du développement du *Chondracanthus*. Rev. Sc. nat. St.-Pétersbourg. IV. 1893.
32. — Sur les premières stades du développement du *Notopterochorus*. Ibid.
33. — Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
34. TAUBE, ERWIN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.
35. URBANOWITSCH, Über die Entwicklung der Cyclopiden. Warschauer Universitätsnachr. 1885 (russisch).
36. WAGNER, J., Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von *Neomysis vulgaris*, var. *baltica*, Czern. Tr. Soc. Imp. Nat. Pétersb. XXVI. 1896 (russisch).
37. WIERZEJSKI, Embryologie von *Physa fontinalis*. Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. LXXXIII. 1906.
38. WILSON, The cell-lineage of *Nereis*. Journ. Morph. Boston. Vol. VI. 1892.

## Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit einem REICHERTSchen Mikroskop (Ocul. 3) und mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen worden: Fig. 62 mit Obj. 2, Fig. 42, 63, 65 mit Obj. 4, Fig. 77, 78 mit Obj. 3 und Ölimmersion, alle übrigen mit Obj. 6. Die Zeichnungen lagen in der Höhe des Objektisches. Bei Längs- und Horizontalschnitten ist das Vorderende nach links gekehrt.

## Abkürzungen:

|  |  |
|--|--|
| <i>A</i> , Aorta;                              | <i>md.</i> , Mandibel;                     |
| <i>abd. Gl.</i> , Abdominalganglion;           | <i>md.mus.</i> , Muskulatur der Mandibeln; |
| <i>a.g.</i> , Ausführwege der Genitalprodukte; | <i>m.ex.</i> , Metanaupliusextremität;     |
| <i>a.pl.</i> , Arteria pleica;                 | <i>Ms.</i> , Mesenchymzellen;              |
| <i>bl.</i> , Blastoporus;                      | <i>msd.</i> , Mesoderm;                    |
| <i>Crb.</i> , Gehirn;                          | <i>MT.</i> , Mesodermteloblasten;          |
| <i>d</i> , Darm;                               | <i>mus.</i> , Muskel;                      |
| <i>d.d.</i> , dorsale Darmwand;                | <i>mx.</i> , Maxille;                      |
| <i>dr.</i> , drüsenähnliches Gewebe;           | <i>mx.mus.</i> , Muskulatur der Maxillen;  |
| <i>E</i> , Urentodermzelle;                    | <i>o.l.</i> , Oberlippe;                   |
| <i>e</i> , Entoderm;                           | <i>plp.</i> , Pleopodien;                  |
| <i>E.T.</i> , Ectodermteloblast;               | <i>pr.</i> , Proctodäum;                   |
| <i>ex.a.</i> , Extremitätenanlage;             | <i>R</i> , Rostrum;                        |
| <i>f</i> , Fasermasse der Ganglienkette;       | <i>st.</i> , Stomodäum;                    |
| <i>fcb.</i> , Anlage der Furcalborsten;        | <i>schl.com.</i> , Schlundcommissur;       |
| <i>G</i> , Urgenitalzellen;                    | <i>spl.</i> , Splanchnopleura;             |
| <i>g</i> , Genitalanlage;                      | <i>stpl.</i> , Somatopleura;               |
| <i>Gl.</i> , Ganglion;                         | <i>th.p.</i> , Thoracalpanzer;             |
| <i>Glk.</i> , Ganglienkette;                   | <i>u.l.</i> , Unterlippe;                  |
| <i>glz.</i> , Ganglienzellen;                  | <i>u.a.g.</i> , unpaares Endstück der Aus- |
| <i>h</i> , Herz;                               | fuhrwege für die Genitalprodukte;          |
| <i>h.l.</i> , hintere Leberschläuche;          | <i>v.l.</i> , vordere Leberschläuche;      |
| <i>l.a.</i> , Leberanlage;                     | <i>vtl.</i> , Vitellophagen.               |
| <i>lf.st.</i> , Längsfalten im Stomodäum;      |  |

## Tafel XV.

Fig. 1. Tangentialschnitt durch eine junge Gastrula.

Fig. 2 und 3. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Gastrula in der Nähe des vegetativen Pols. Die Schnittrichtung steht senkrecht zur Symmetrieebene, aber geneigt zur vegetativ-animalen Achse. Mesenchymzellen ventral vom Urmund.

Fig. 4. Schnitt durch eine Gastrula. Einwanderung von Mesenchymzellen.

Fig. 5. Schnitt durch eine Gastrula, aus derselben Serie wie Fig. 2. Entodermzellen sind vom Mesoderm umschlossen.

Fig. 6. Ein anderer Schnitt aus derselben Serie.

Fig. 7. Schnitt durch eine andre Gastrula, in derselben Richtung wie Fig. 2. Blastoporus und Mesenchymzellen getroffen.

Fig. 8. Schnitt durch eine Gastrula, ungefähr parallel zur Grenzfläche zwischen  $E_1$  und  $E_2$ . Einige Schnitte weiter folgt die andre  $E$ -Zelle.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Ei mit Extremitätenanlagen. Urogenitalzellen.

Fig. 10. Schnitt durch eine Gastrula aus der Serie wie Fig. 2. Urogenitalzelle.

Fig. 11. Kombinationsbild aus vier aufeinanderfolgenden Schnitten durch eine Gastrula; ungefähr horizontal. Urogenitalzellen, Entoderm, Mesenchymzellen.

Fig. 12. Schnitt durch eine Gastrula, ungefähr horizontal; zwei Schnitte weiter folgt eine zweite große Kernplatte.

#### Tafel XVI.

Fig. 13 und 14. Querschnitte durch Eier mit Extremitätenanlage. Urogenitalzellen, Mesenchymzellen.

Fig. 15. Nauplius, Stadium I, längs, Hinterende; Urogenitalzellen.

Fig. 16a und b. Alter Nauplius, Übergang zum Metanauplius; medianer Längsschnitt.

Fig. 17. Ei mit Extremitätenanlage, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 14.

Fig. 18. Ei mit Extremitätenanlage, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 13.

Fig. 19. Hinterende eines jungen Nauplius, quer.

Fig. 20. Hinterende eines jungen Nauplius, quer; Genitalzellen.

Fig. 21a und b. Medianer Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium I.

Fig. 22. Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium II.

#### Tafel XVII.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen Nauplius; Stadium I, etwas seitlich von der Mittellinie.

Fig. 24. Längsschnitt durch einen Nauplius; Stadium III.

Fig. 25—27. Drei Querschnitte durch einen Nauplius mit Anlage der meta-nauplialen Extremitäten.

Fig. 28 und 29. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium II; Fig. 28 nahe dem Hinterende, Fig. 29 durch die Mitte.

Fig. 30a und b. Längsschnitt durch einen Nauplius, Stadium I, etwas seitlich von der Mittellinie.

Fig. 31. Querschnitt durch das Vorderende eines Nauplius, Stadium II, Gehirn.

Fig. 32 und 33. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium III. Fig. 32 durch die Mitte; die Anlage von Metanaupliusextremitäten ist vorbereitet. Fig. 33 durch das Vorderende: erstes Auftreten der vorderen Leberschläuche; das Stomodäum ist angeschnitten.

Fig. 34. Metanauplius, Hinterende, längs. Hinterrand des Thoracalpanzers, Proctodäum.

Fig. 35. Horizontalschnitt durch einen Nauplius; Stadium II. Näher zur Ventralseite als Fig. 37.

#### Tafel XVIII.

Fig. 36. Horizontalschnitt durch einen Nauplius; Stadium II. Näher zur Dorsalseite als Fig. 35.

Fig. 37. Metanauplius, Vorderende quer; Stomodäum und Beginn der vorderen Leberschläuche.

Fig. 38 und 39. Zwei Querschnitte durch einen Nauplius, Stadium III. In Fig. 38 ist das Proctodäum angeschnitten; Urecto- und Mesodermzellen. Fig. 39 liegt acht Schnitte weiter nach vorne; Darmquerschnitt, Urectodermzellen. Beide Schnitte entstammen derselben Serie wie Fig. 32, 33.

Fig. 40. Metanauplius, Hinterende längs; nicht ganz median. Darm mit Splanchnopleura.

Fig. 41. Metanauplius, Ventralseite, horizontal.

Fig. 42. Metanauplius, medianer Längsschnitt.

Fig. 43—46. Metanauplius, Hinterende, längs. Fig. 43, 45, 46 annähernd median, Fig. 44 seitlich vom Darm. Urecto- und Mesodermzellen.

Fig. 47—54. Metanauplius. Acht Querschnitte derselben Serie in der Reihenfolge von vorne nach hinten.

Fig. 47 vorderes, blind geschlossenes Ende der Leberschläuche.

Fig. 48 vor dem Stomodäum; vordere Leberschläuche.

Fig. 49. Stomodäum.

Fig. 50. Mündung der hinteren Leberschläuche in den Darm.

Fig. 51. Hintere Leberschläuche.

#### Tafel XIX.

Fig. 52. Blind geschlossenes Ende der hinteren Leberschläuche.

Fig. 53 und 54. Hinterende des Mitteldarmes.

Fig. 55. Metanauplius, Vorderende, quer. Die Spitze des Stomodäums bei seiner Einmündung in den Mitteldarm ist angeschnitten.

Fig. 56. Metanauplius, quer. Aus derselben Serie wie Fig. 55. Einmündungsstelle der hinteren Leberschläuche in den Darm.

Fig. 57. Junger *Calyptopis*, horizontal. Leberschläuche.

Fig. 58 und 59. Übergang eines Metanauplius in das *Calyptopis*stadium. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte.

Fig. 60 und 61. Junger *Calyptopis*, quer. In Fig. 60 vordere Leberschläuche, Oberlippe; in Fig. 61 Beginn der hinteren Leberschläuche, Unterlippe.

Fig. 62. Furcilia mit allen Pleopodien, längs.

Fig. 63. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Herz; drei Paar hintere Leberschläuche.

Fig. 64. Furcilia mit allen Pleopodien, Abdomen, quer.

#### Tafel XX.

Fig. 65. Furcilia mit allen Pleopodien, Querschnitt gleich hinter dem Herzen, Beginn der Arteria pleica.

Fig. 66. Furcilia mit allen Pleopodien, Gegend des Herzens, quer. Genitalanlage.

Fig. 67. Furcilia mit allen Pleopodien, Gegend des Herzens, längs. Genitalzellen.

Fig. 68 und 69. Furcilia ohne Pleopodien, quer. Ausführwege der Genitalprodukte.

Fig. 70. Furcilia von *Nyctiphanes*, quer. Genitalzellen.

Fig. 71. Furcilia mit allen Pleopodien. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch das Bauchmark, nach dem dritten Abdominalganglion.

Fig. 72. Furcilia. Querschnitt durch das vierte Abdominalganglion, aus derselben Serie wie Fig. 71.

Fig. 73. Furcilia mit allen Pleopodien, längs. Erstes und zweites Abdominalganglion.

Fig. 74. Furcilia mit allen Pleopodien, längs. Herz und Beginn der Arteria pleica.

Fig. 75 und 76. Furcilia, Oberlippe, längs. Fig. 75 seitlich von der Mittellinie, Fig. 76 ungefähr median. Stützgewebe.

Fig. 77 und 78. Ei mit Extremitätenanlage. Urogenitalzellen vor und während der Teilung. Immersion. Fig. 77 ist der mittlere Teil der Fig. 13; Fig. 78 entstammt derselben Serie wie Fig. 14 und 17.

Fig. 79. Ei mit Extremitätenanlage. Vier Urogenitalzellen.

#### Tafel XXI.

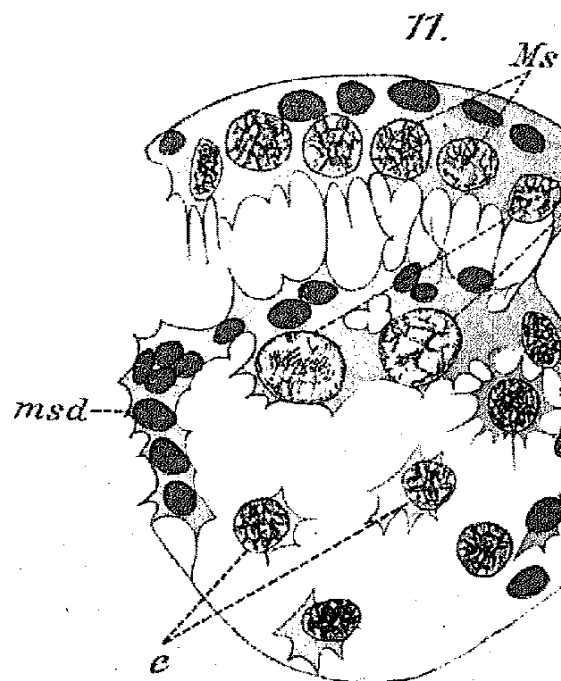
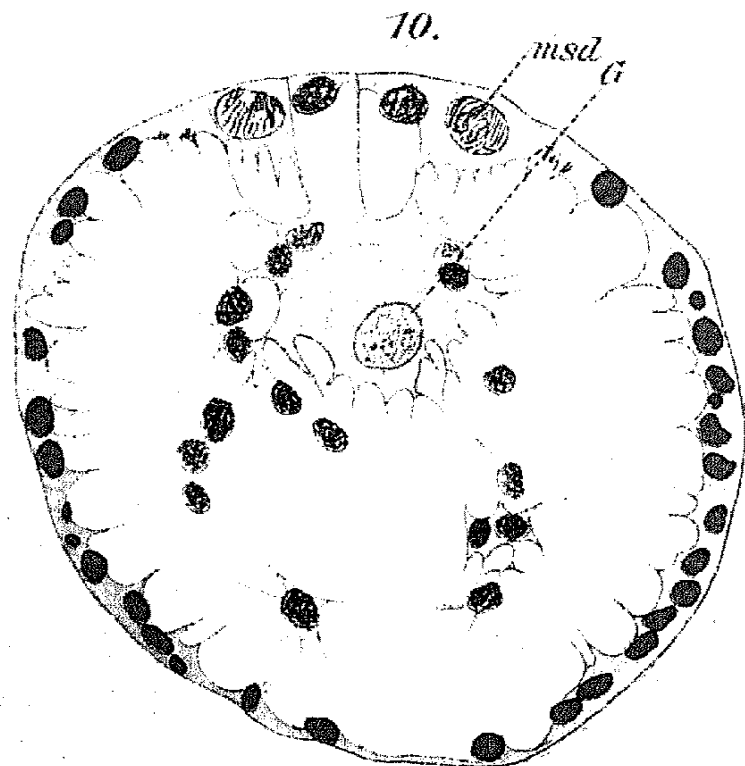
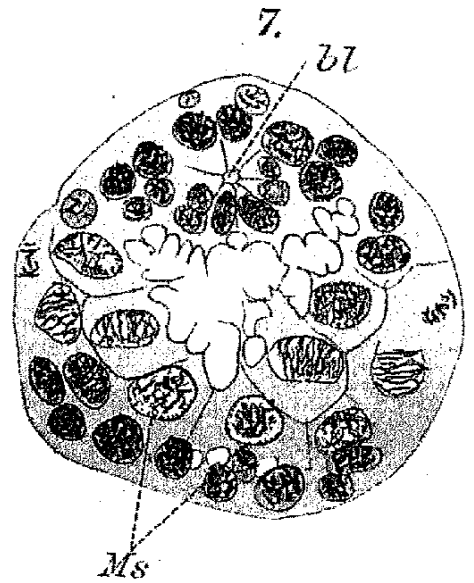
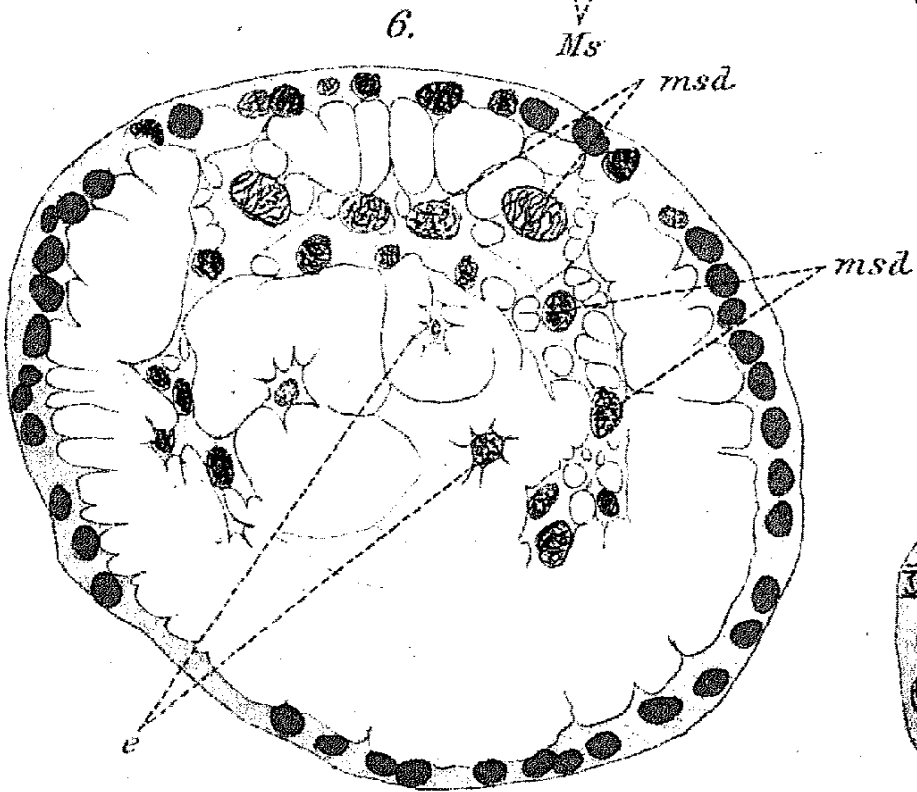
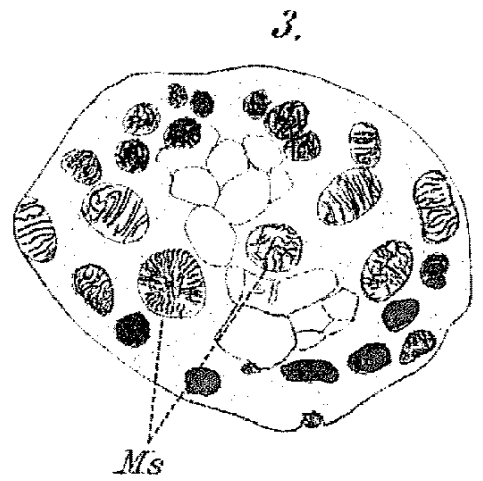
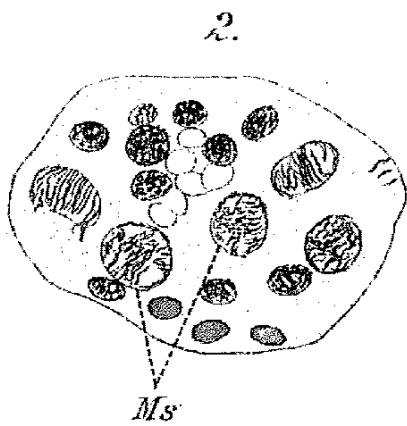
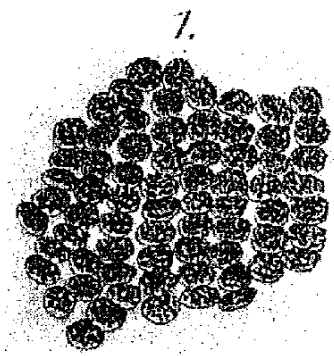
Fig. 80—82. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Fig. 80 Gehirn. Fig. 81 Gegend des Stomodäums. Schlundcommissuren. Fig. 82 Gegend der Maxillen, Bauchmark, Stützgewebe.

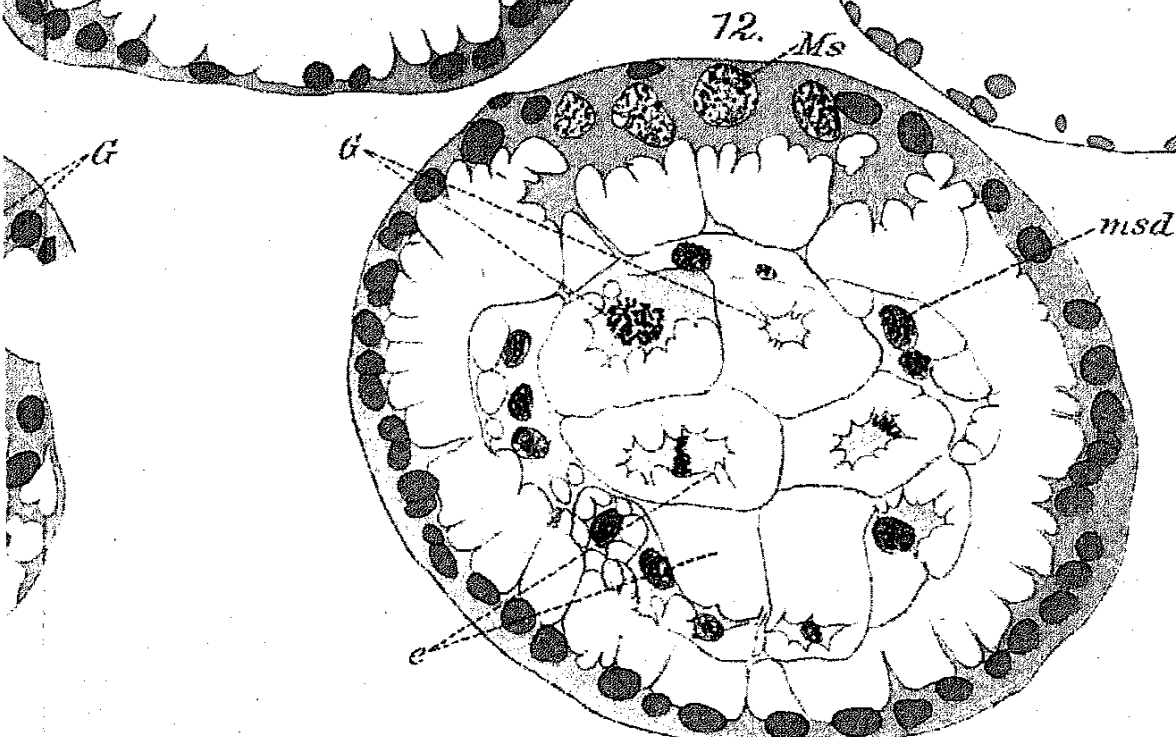
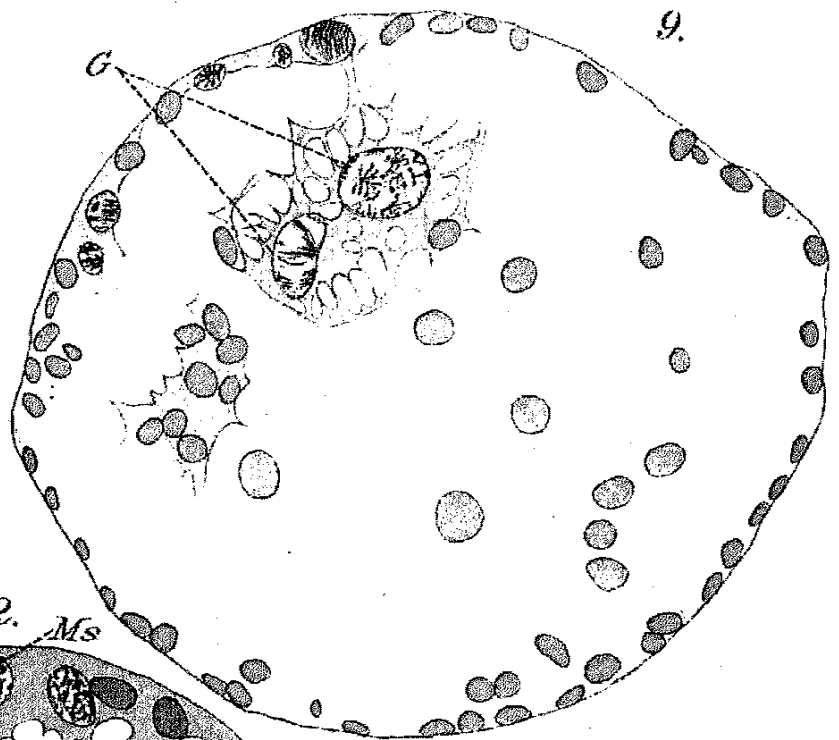
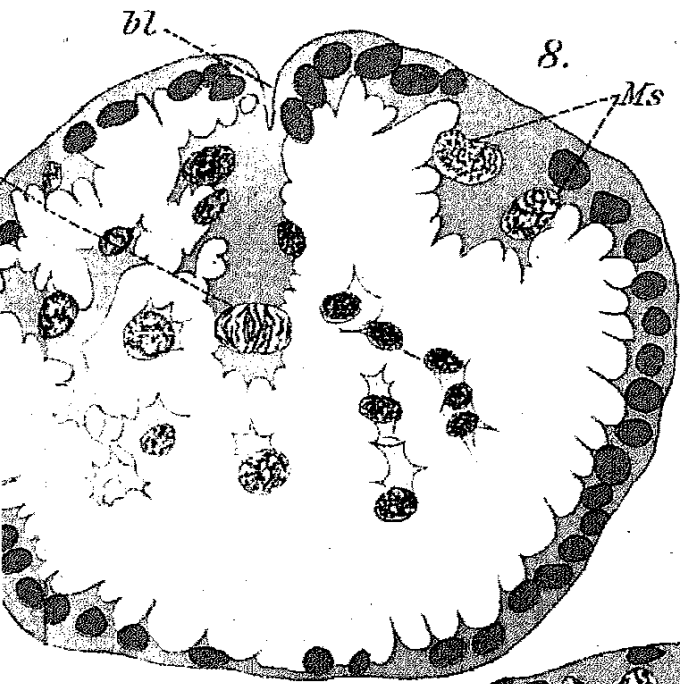
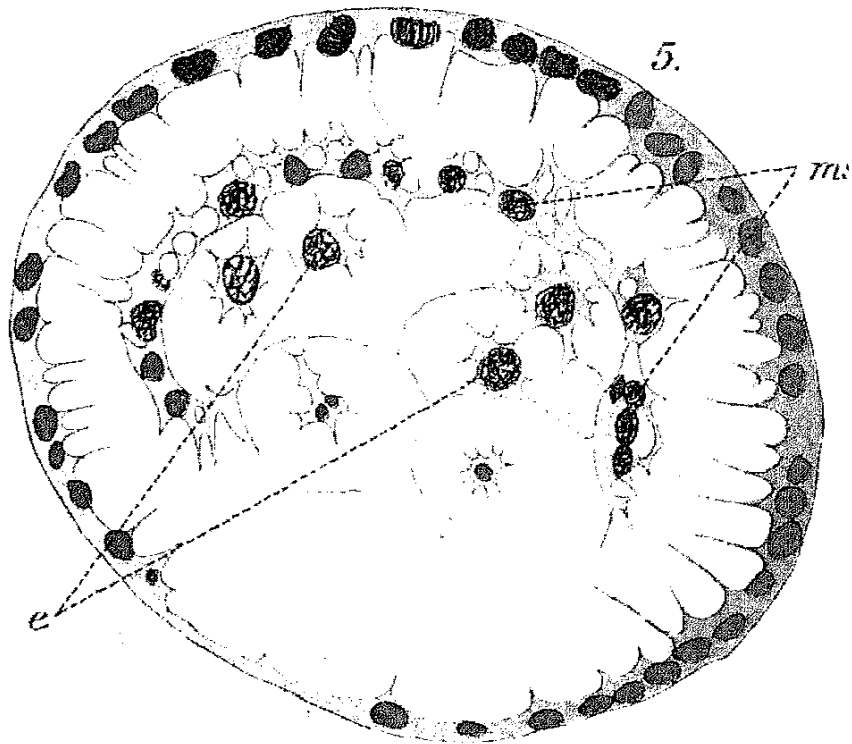
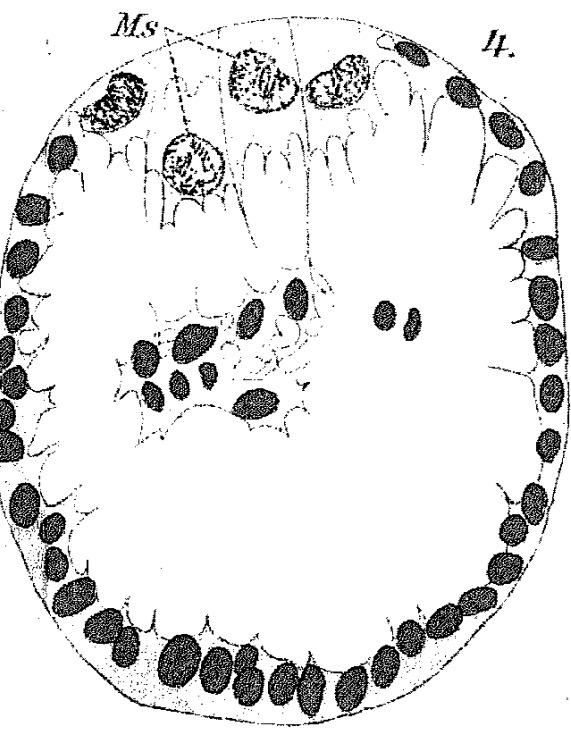
Fig. 83. Furcilia mit allen Pleopodien, quer, Oberlippe.

Fig. 84. Furcilia mit allen Pleopodien, quer. Gabelung der Arteria pleica.

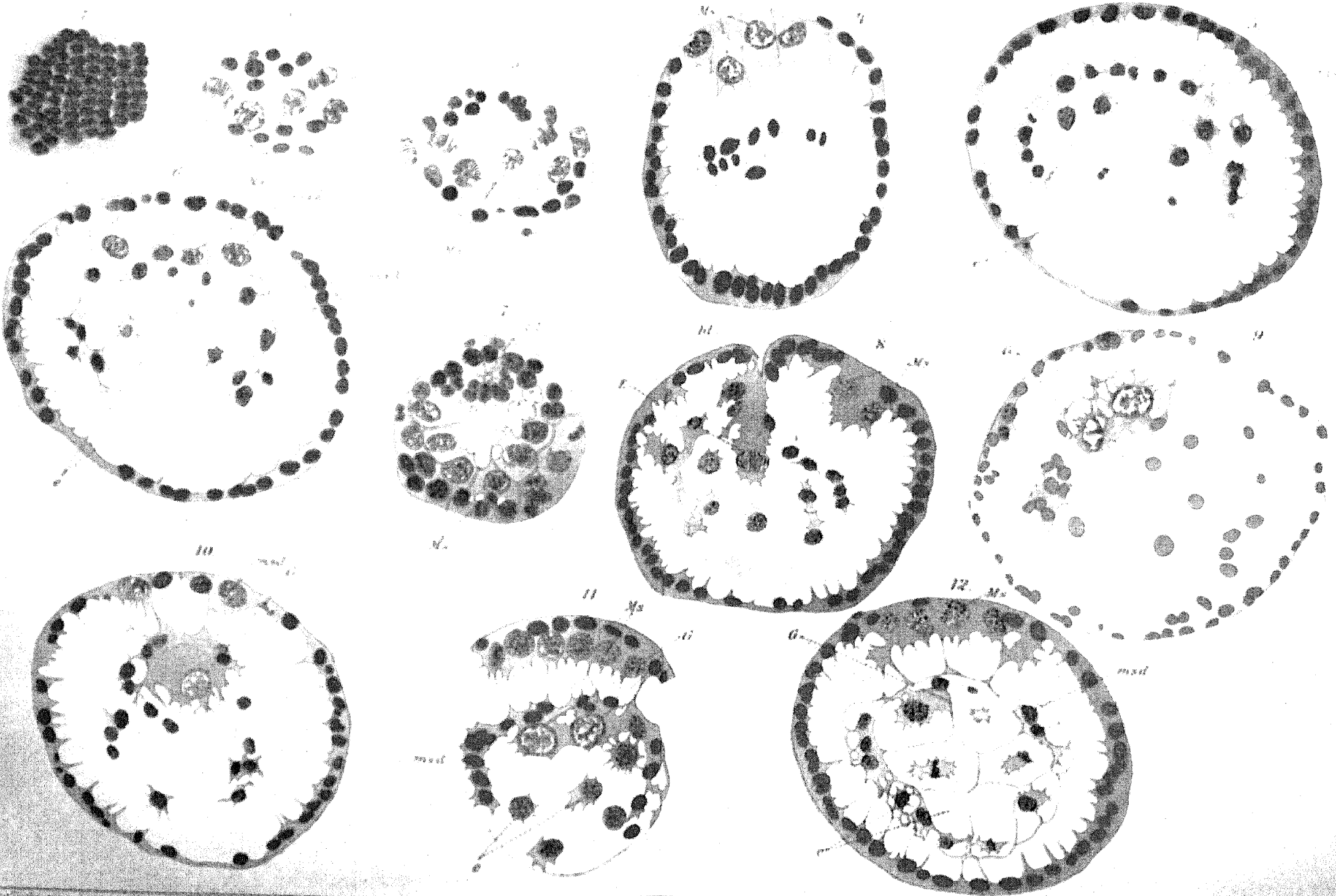
Fig. 85. Dasselbe Präparat einige Schnitte weiter. Zwei getrennte Arteriae pleicae.

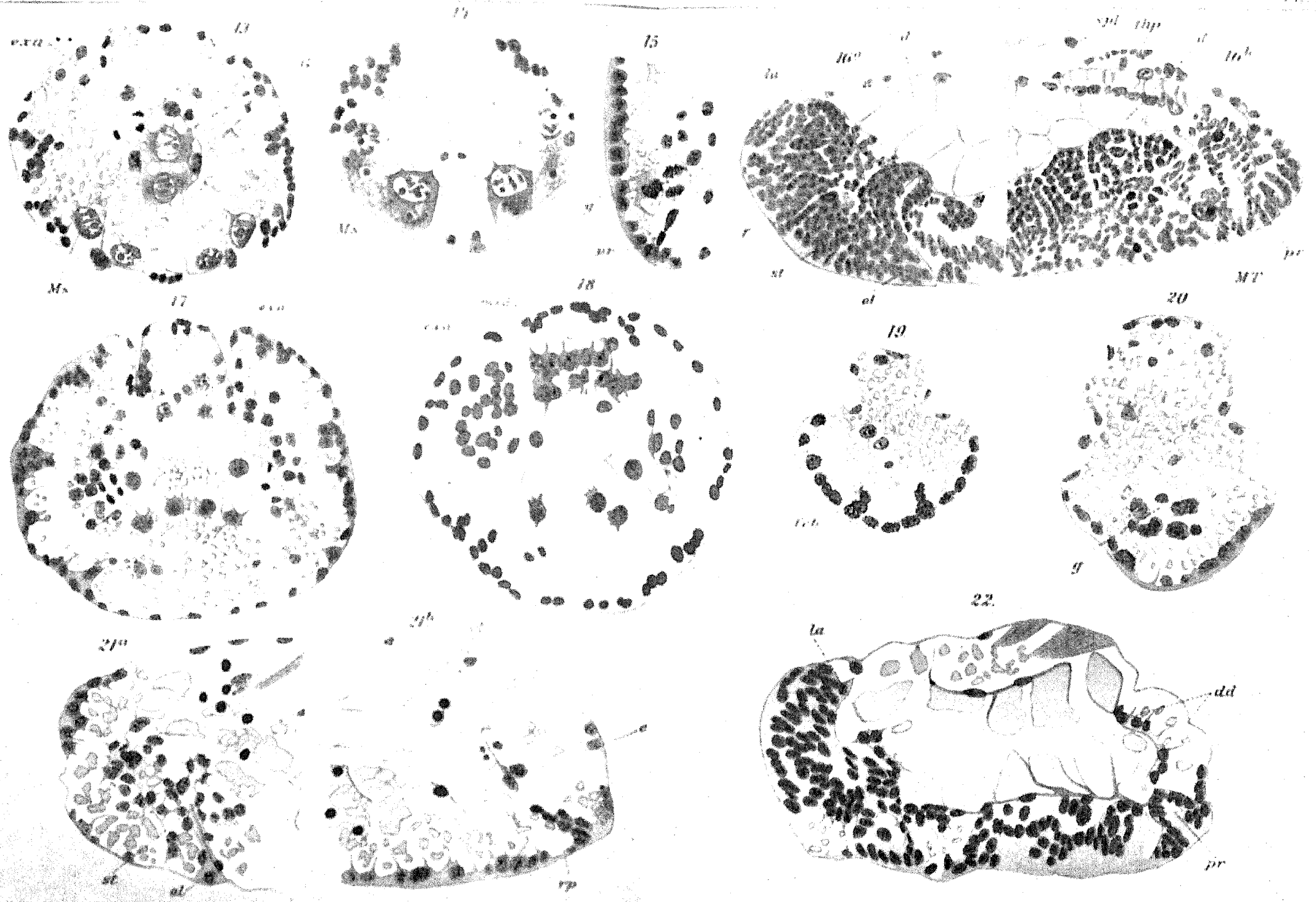
---



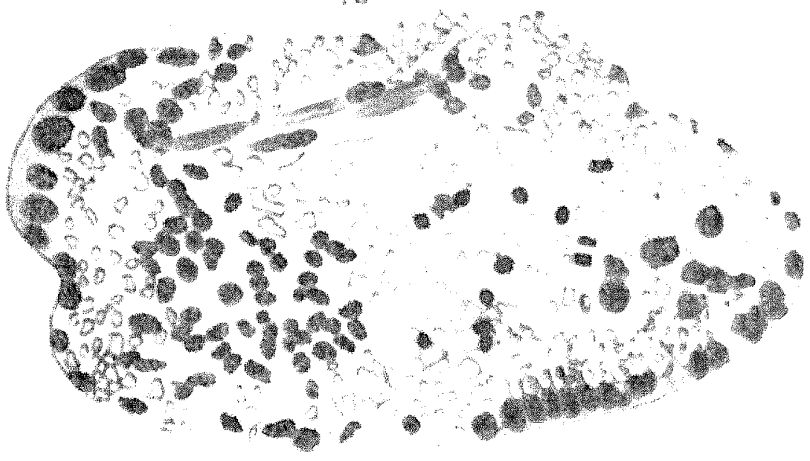




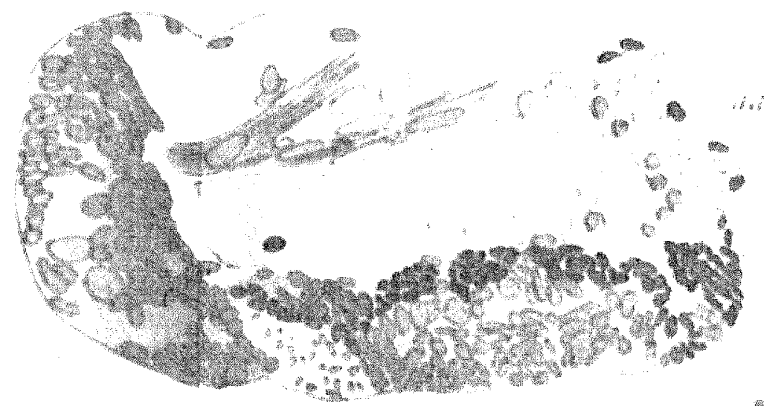




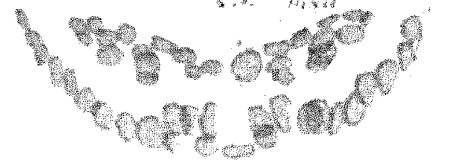
23



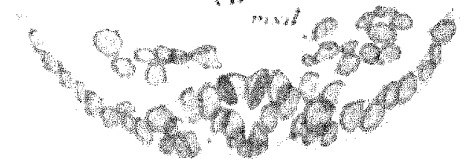
27



25. msd



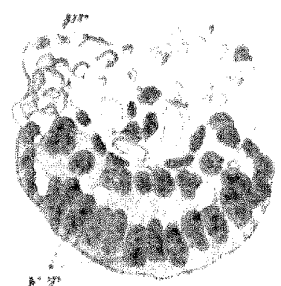
26. msd



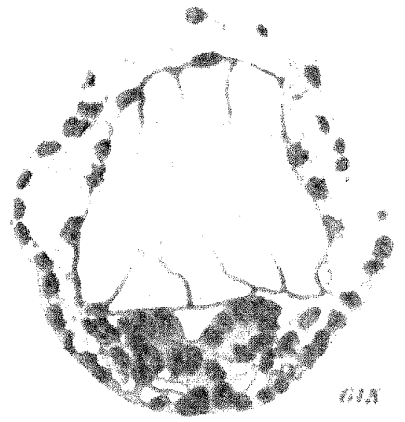
27. msd



28



29

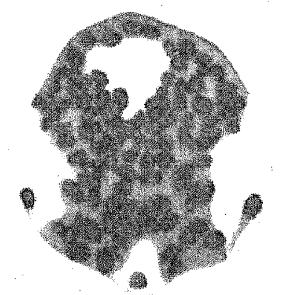


30a

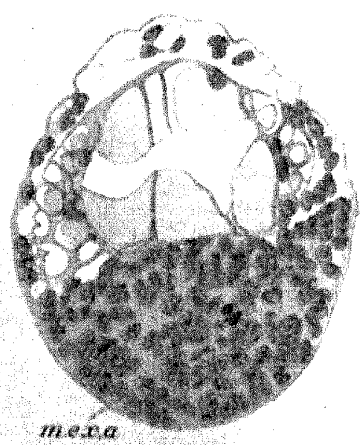


30b

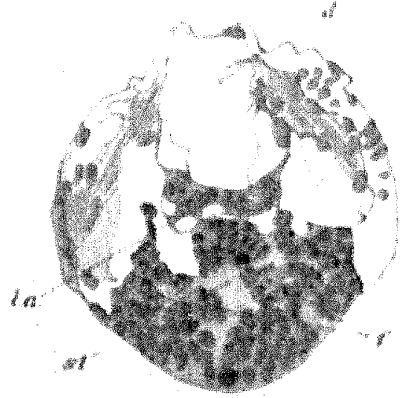
31



32



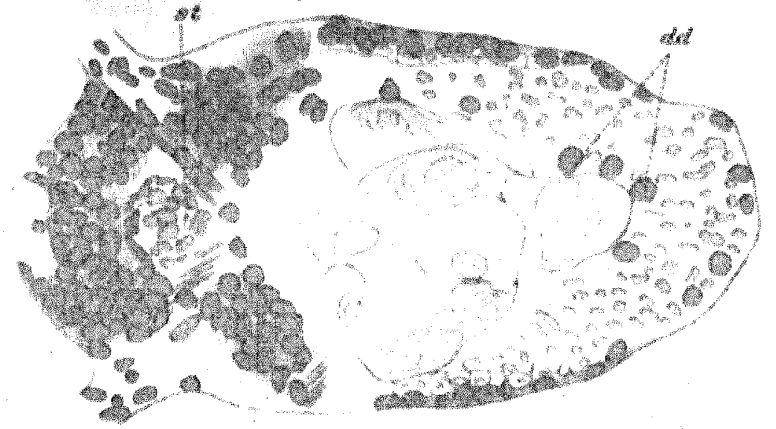
33

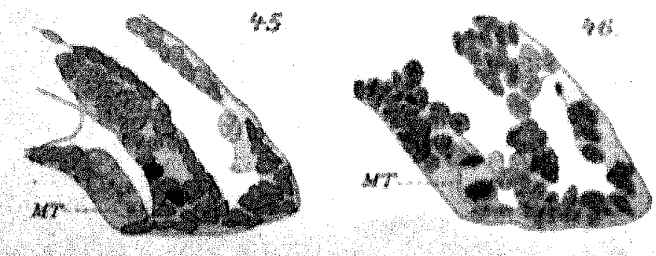
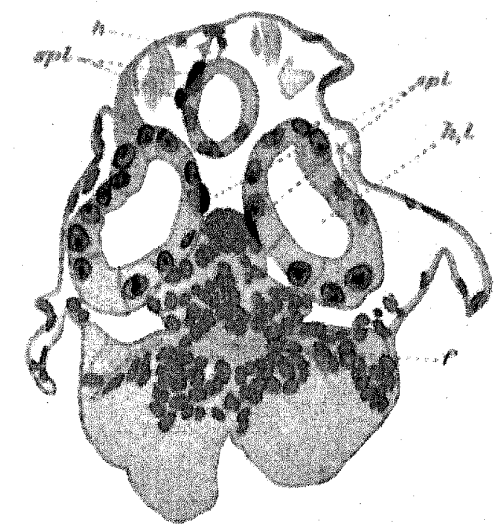
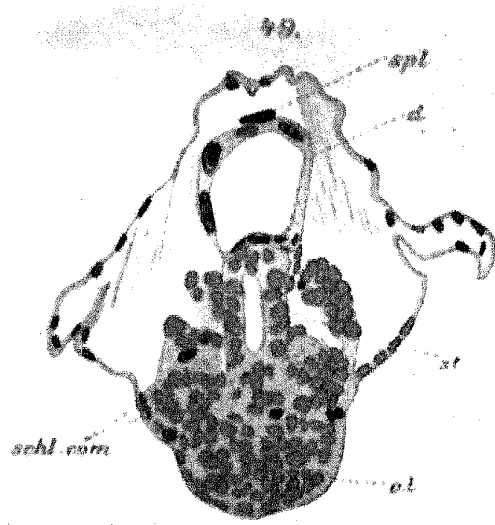
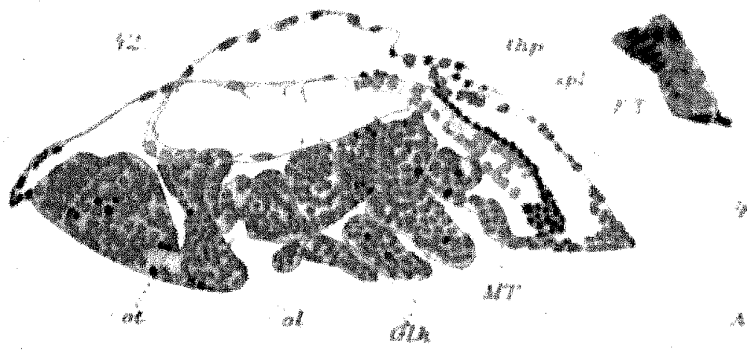
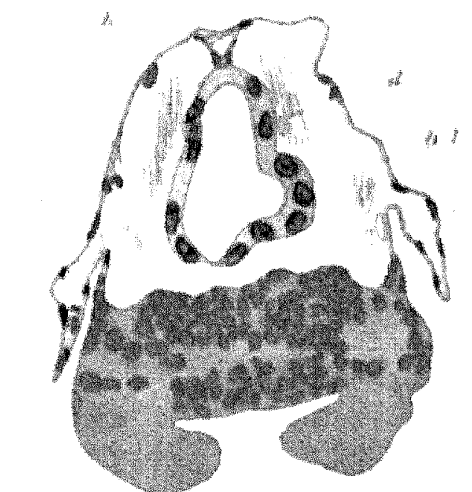
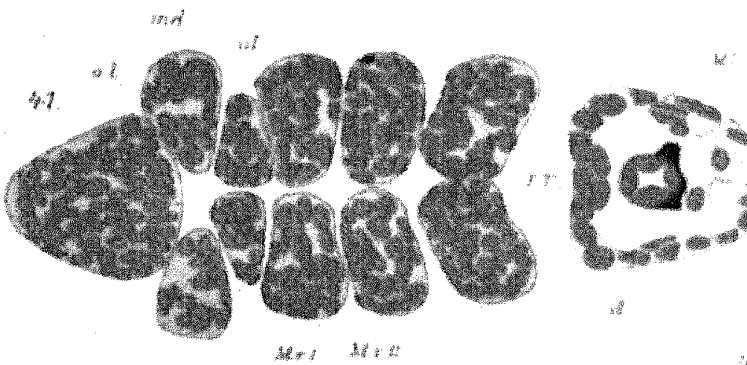
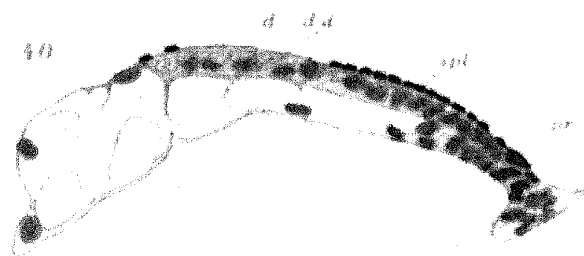
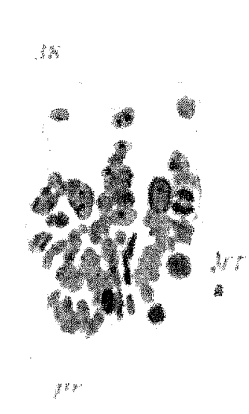
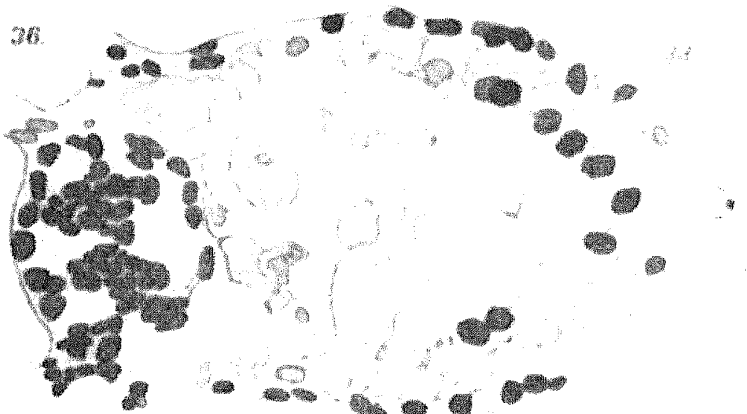


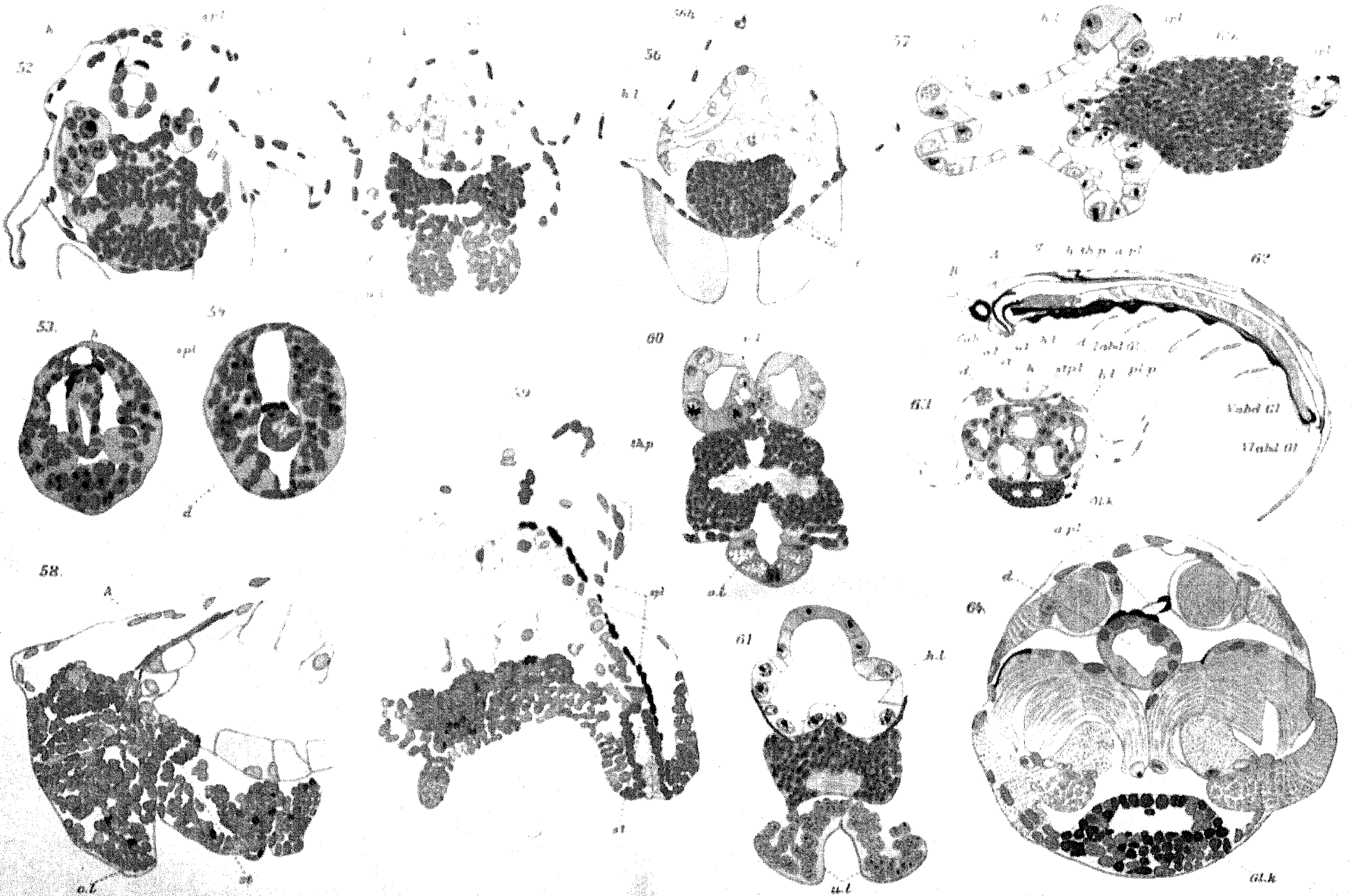
34

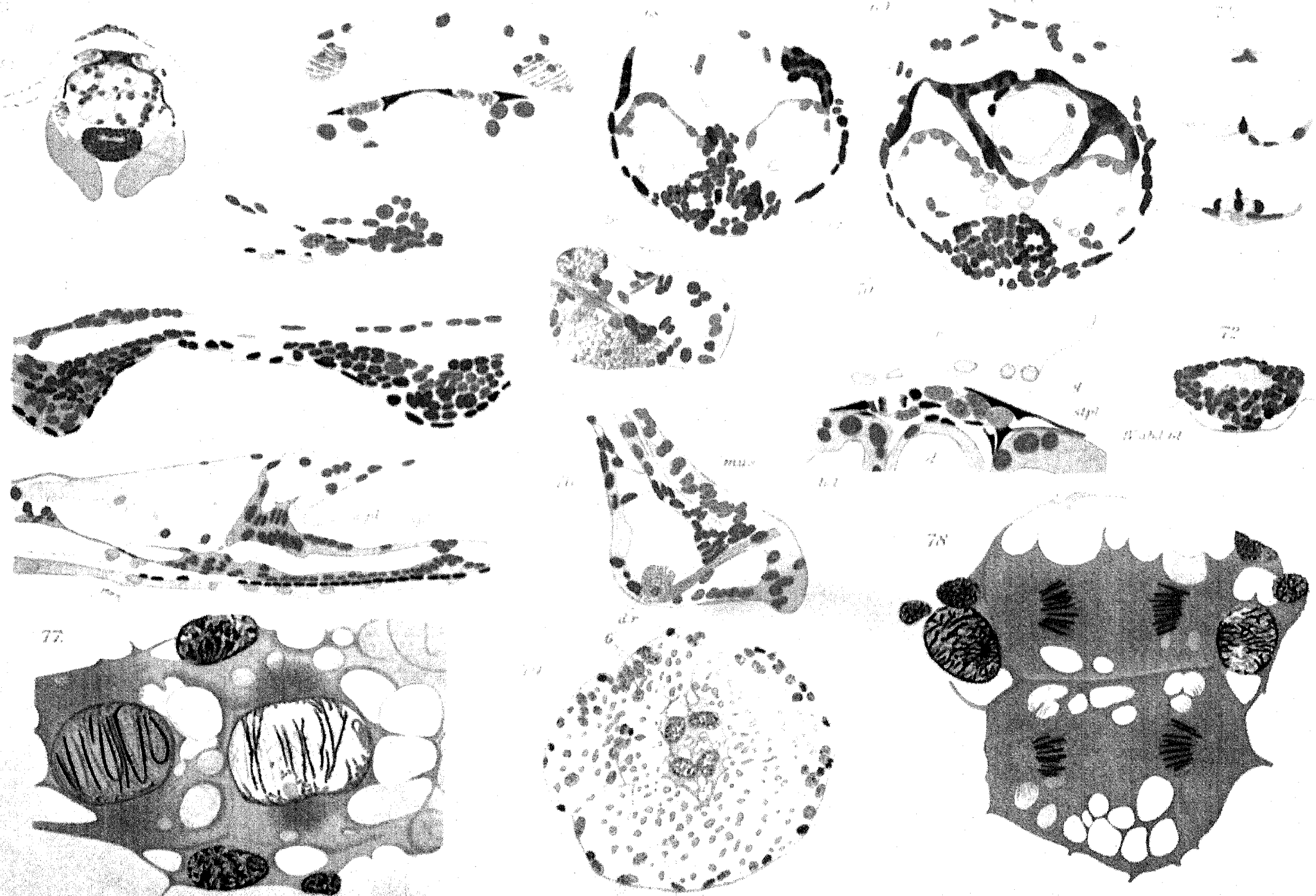


35









77

78

