LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. **E. KORSCHELT** UND PROF. **K. HEIDER**
IN MARBURG I. H. IN INNSBRUCK.

ERSTE UND ZWEITE AUFLAGE

ALLGEMEINER THEIL

DRITTE LIEFERUNG

MIT 104 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909

E157(6)

Dritter Abschnitt.

Furchung und Keimblätterbildung.

VII. Capitel.

Furchung.

I. Perioden der Embryonalentwicklung.

Die ersten Entwicklungsvorgänge, welche sich an dem durch Befruchtung oder andere Factoren zur Entwicklung angeregten Eie erkennen lassen, werden als Furchung (Segmentation, Cleavage) zusammengefasst. Man kann nämlich mit Karl Ernst v. Baer vier Perioden der Embryonalentwicklung der Thiere im allgemeinen auseinanderhalten:

1. Die Furchung.
2. Die Keimblätterbildung.
3. Die Periode der Organentwicklung.
4. Die Periode der histologischen Differenzirung.

Es ist hiermit natürlich nur ein ganz allgemeines, ursprünglich der Hühnchenentwicklung entlehntes Schema gegeben, durch welches gewisse Stufen in der fortschreitenden Ausbildung „wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit", als welche sich uns die Entwicklungsprocesse darstellen, begrifflich festgelegt werden. Es ist ein Schema, welchem sich die einzelnen Fälle mit grösserer oder geringerer Leichtigkeit unterordnen. Vielfach empfiehlt es sich, den Bedürfnissen entsprechend von diesem Schema abzuweichen und eine Reihe von Entwicklungsperioden aufzustellen resp. Stadien zu unterscheiden, durch welche die Ausbildung einer bestimmten Form in besonderem Maasse gekennzeichnet erscheint. Hierüber lässt sich nichts Allgemeines festsetzen.

Wir geben hier keine Characteristik der oben unterschiedenen 4 Perioden der Embryonalentwicklung. Die Perioden 3 und 4 sind wohl durch ihren Namen gekennzeichnet. Die besonderen Merkmale der beiden ersten Perioden sollen im Folgenden angeführt werden.

II. Allgemeines über Furchung.

Wie sehr auch im Einzelnen die Grenzen der im Vorhergehenden unterschiedenen Entwicklungsperioden schwanken mögen, so ist doch die Furchung jener Entwicklungsabschnitt, der am constantesten festgehalten erscheint. Sie besteht in einer gesetzmässigen Aufeinanderfolge von Zelltheilungen, durch welche das Eimaterial in eine grössere Zahl von Einzelzellen zerlegt wird, welche mit jeder folgenden Theilung immer kleiner werden. Characteristisch hierbei ist, dass die entstehenden Zellen mehr oder weniger in ihren Merkmalen der Eizelle, aus der sie hervorgegangen sind, ähnlich bleiben und dass die entstehenden Tochterzellen nicht wieder zur Grösse der Mutterzelle heranwachsen, bevor sie zu einer neuen Theilung schreiten.

Die bei der Furchung aus der Eizelle entstehenden Zellen werden als Furchungszellen oder Blastomeren, bei älteren Autoren als Furchungskugeln bezeichnet.

Die Theilung der Furchungszellen ist normaler Weise immer eine Zweitheilung, indem zunächst der Kern der Zelle auf mitotischem Wege in zwei Tochterkerne zerfällt, worauf das Zellplasma in zwei Hälften getheilt wird. Es geht sonach aus der Eizelle zunächst ein aus zwei Zellen bestehendes Stadium hervor, auf welches im einfachsten Falle Stadien von 4, 8, 16, 32 etc. Zellen folgen. Vielfach ergeben sich jedoch Abweichungen von einer derartigen gesetzmässigen Verdopplung der Zellenzahl, indem der Theilungsrhythmus der einzelnen Blastomeren untereinander nicht gleichen Schritt hält. Dies macht sich besonders mit der fortschreitenden Differenzirung in den späteren Furchungsstadien bemerkbar, indem manche Zellgruppen in der Theilung vorauseilen, während andere zurückbleiben, so dass z. B. manche Zellen der 8. Generation angehören, während andere auf der Stufe der 7. oder 6. Theilung verharren. (Vergl. Allg. Theil, p. 208 ff.)

Wir bezeichnen die einzelnen Furchungsstadien nach der Zahl der Zellen, aus denen sie bestehen. Wenn wir daher vom Stadium 8 oder 16 sprechen, so ist damit gemeint ein Zustand, der aus 8 oder 16 Zellen besteht. Unter dem Ausdruck „Stadium 8—16“ verstehen wir jene Zwischenstadien, welche den Uebergang vom Stadium 8 zum Stadium 16 vermitteln.

Je nachdem die beiden Tochterzellen einander an Grösse und Inhalt gleich oder ungleich sind, unterscheiden wir äquale und inäquale Theilung der Blastomeren.

Wir müssen erwähnen, dass es Furchungstypen giebt, bei denen die Zelltheilung zum Theil oder wenigstens temporär unterdrückt erscheint. Hier erfolgt zunächst eine Vermehrung der Kerne, während der Zellleib erst in späteren Stadien gleichzeitig in eine grössere Zahl von Zellterritorien zerfällt. Solches Verhalten wurde für verschiedene Cölenteraten so u. A. für Clavularia von Kowalevsky und Marion, für Renilla von E. B. Wilson, für Alcyonium und die Hydrocoralliae von Hickson, für Urticina (Tealia) crassicornis von Appellöf (1900), ferner für Cucumaria glacialis von Mortensen (1894) beobachtet, und es findet sich bei den Typen der superficiellen Furchung sowie in bestimmten Partien des Embryos bei der discoidalen verbreitet, worauf wir später zurückzukommen haben.

Als Uebergang von dem ersterwähnten Theilungsmodus zu dem vorliegenden mögen Fälle betrachtet werden, bei denen die Blastomeren, nachdem sie sich von einander getrennt haben, wieder mit einander verschmelzen, wie dies bei gewissen Crustaceen vorkommt.

Die Blastomeren zeigen während der Theilung ein sehr hervortretendes Abrundungsbestreben. Schon während der Kern in den Prophasen der Theilung sich befindet, kann man bemerken, dass die betreffende Zelle Kugelform annimmt. Die Theilung des Zellleibes wird in den meisten Fällen in der Weise bewirkt, dass sich an der Oberfläche der Zelle eine Ringfurche ausbildet, welche sich immer mehr und mehr vertieft, bis die beiden Tochterzellen nur mehr durch eine zarte Plasmabrücke mit einander verbunden erscheinen, die sich in manchen Fällen (Ctenophoren, Hydroiden, Ascaris) länger erhält, aber schliesslich auch durchgetrennt wird (Durchschneiden der Furche). Im Momente der Trennung erscheinen die beiden Tochterzellen meist kugelig und berühren sich nur in einem Punkte. Erst später rücken sie wieder näher an einander, und es kommt zur Ausbildung einer meist ebenen Berührungsfläche zwischen beiden Zellen. Es wird auf diese Weise die ursprünglich durchschneidende Ringfurche mehr zum Verstreichen gebracht. Doch erhält sich davon meist ein Rest in der Form einer die Berührungsfläche umgrenzenden Einsenkung. Daher hat sich der Gebrauch herausgebildet, im Allgemeinen die Trennungslinien, durch welche die einzelnen Blastomeren an der Oberfläche des Keimes sich von einander abgrenzen, als Furchen zu bezeichnen.

Durch die sich ausbildende Furche wird die Theilungsrichtung des betreffenden Zelltheilungsvorganges gekennzeichnet. Wir verstehen hierunter die Richtung (resp. die Richtungen) derjenigen Ebene, in welche die betreffende Furche fällt. Sie steht stets auf der Axe der Theilungsspindel senkrecht. Mit Rücksicht auf die Lagebeziehungen der einzelnen Furchen zur primären Eiaxe unterscheidet man meridionale und äquatoriale Furchen. Als meridionale Furchen werden jene bezeichnet, welche auf der Eioberfläche einen Meridian beschreiben, bei denen sonach die Eiaxe in die Furchungsebene fällt. Als äquatoriale oder latitudinale Furchen werden jene bezeichnet, welche ihrer Lage nach dem Aequator entsprechen oder demselben parallel laufen. Es hat sich der Gebrauch eingebürgert, die Summen aller Zellgrenzen, welche bei einem bestimmten Theilungsschritt des Keimes neu hergestellt werden, unter einer gemeinsamen Bezeichnung zusammenzufassen. Wir bezeichnen sonach als I. Furche die Grenze zwischen den beiden Blastomeren des 2-zelligen Stadiums, als II. Furche die Grenzen, welche bei der nun folgenden Theilung dieser beiden Blastomeren entstehen, als III. Furche die Summe der Zellgrenzen, welche bei dem Uebergang vom 4-zelligen in das 8-zellige Stadium hergestellt werden etc.

Von der Theilungsrichtung, welche durch die Lage der betreffenden Furche gekennzeichnet ist, muss die Sonderungsrichtung unterschieden werden. Wir verstehen hierunter die Richtung, nach welcher die beiden Tochterzellen auseinanderrücken. Sie fällt mit der Axe der Theilungsspindel zusammen. Die scharfe begriffliche Trennung von Theilungsrichtung und Sonderungsrichtung geht auf Roux zurück.

Bisher besteht hinsichtlich der Bezeichnung der Richtung, in welcher eine Zelle sich theilt, bei den verschiedenen Autoren keine Ueberein-

stimmung. Vielfach werden Theilungsrichtung und Sonderungsrichtung nicht genügend auseinandergehalten. Wenn z. B. bei discoidaler Furchung von einer Zelle gesagt wird, sie theile sich in radialer Richtung, so versteht ein Autor darunter, dass die neu auftretende Zellgrenze radiale Richtung einhält, während ein anderer Autor meint, dass die Theilungsspindel radial gelagert war. Es wäre zu wünschen, dass hierfür eine bestimmte Norm festgelegt würde. Bis dahin empfiehlt es sich, den Ausdruck so zu wählen, dass über die Meinung des Autors kein Zweifel entstehen kann.

Die Durchschnürung der Tochterzellen ist in der Regel eine vollständige, d. h. die Blastomeren werden bei der Furchung vollkommen von einander getrennt. Es fehlt allerdings nicht an Angaben, welche einen plasmatischen Zusammenhang der Blastomeren unter einander darthun. Vor allem hat Hammar darauf hingewiesen, dass die Blastomeren in vielen Fällen durch eine die Oberfläche des Keimes überziehende ectoplasmatische Schicht unter einander zusammenhängen. Ob diese die äussere Oberfläche der Blastomeren überkleidende Schicht, welche man an den Furchungsstadien der Seeigel leicht beobachten kann und auf deren Bedeutung für den Zusammenhalt der Blastomeren Herbst hingewiesen hat, plasmatischer Natur ist oder ob sie als eine Secretlage aufzufassen ist, mag dahingestellt bleiben. Nach den Untersuchungen von H. E. Ziegler (1904), sowie von Goldschmidt und Popoff (1908, woselbst auch die einschlägige Litteratur) ist sie wenigstens im Momente ihrer Entstehung als eine wirkliche Plasmaschicht zu betrachten.

Zarte protoplasmatische Brücken zwischen den Blastomeren, wie sie von Sedgwick für Peripatus, von Andrews u. A. für Echinodermen sowie für Amphioxus und andere Formen nachgewiesen wurden, können als secundär entstandene Verbindungen zwischen pseudopodienähnlichen Fortsätzen der Furchungszellen betrachtet werden. Zur Strassen konnte sich von dem Vorhandensein derartiger Verbindungen bei Ascaris nicht überzeugen. Ihr Vorkommen scheint also kein allgemeines zu sein.

Durchwegs ist der Furchungsablauf bei ungestörter, normaler Entwicklung ein streng gesetzmässiger. Daher sind wir in der Lage, für jede Form einen ganz bestimmten Furchungstypus festzuhalten, durch welchen die Zeit und Richtung jeder Zelltheilung, sowie die relative Grösse der einzelnen Blastomeren und ihre Lagebeziehungen zu einander genau normirt erscheinen. Es hat sich in vielen Fällen feststellen lassen, dass bei normaler Entwicklung zwischen der Lage der ersten auftretenden Furchungsebenen und den Symmetrieverhältnissen der ausgebildeten Form eine bestimmte Beziehung vorhanden ist, indem z. B. die Ebene der ersten Furche der späteren Medianebene entspricht, wie dies für manche Formen dargethan werden konnte. Dementsprechend ist auch das Schicksal jeder Furchungszelle (die prospective Bedeutung derselben nach Driesch) resp. ihrer Abkömmlinge im normalen Verlaufe ein bestimmt fixirtes, und es war in vielen Fällen möglich, den Ursprung eines Organs oder einer Zellgruppe bis auf eine bestimmte Furchungszelle zurückzuverfolgen. Wir haben diese Beziehungen zum Theil schon früher behandelt und werden im Folgenden vielfach darauf zurückzukommen haben. Freilich kommen nicht selten Abweichungen vom normalen Typus zur Beobachtung,

welche in vielen Fällen durch regulatorische Processe ausgeglichen werden können. Meist sind derartige Abweichungen von der Norm von beschränkterem Vorkommen, und es muss als ein ganz ausnahmsweises Verhalten bezeichnet werden, wenn sie sich so häufen und so weit gehen, wie bei Oceania armata, bei welcher Form Metschnikoff eine „wahre Blastomerenanarchie" beobachtete.

Die Behauptung, dass die Blastomeren im Allgemeinen der Eizelle ähnlich sind und sonach ein verkleinertes Abbild der Eizelle darstellen, ist cum grano salis hinzunehmen. Es soll damit nur ausgedrückt werden, dass Processe histologischer Differenzirung während der Furchung in der Regel wenig bemerkbar sind. Was die Kerne der Blastomeren anbelangt, so ist auf die für Ascaris bekannt gewordenen Processe der Diminution hinzuweisen, durch welche die Keimbahnzellen von den somatischen Zellen gesondert werden. Auch sonst sind Differenzen im Aussehen der einzelnen Kerne der Furchungszellen vielfach erwähnt worden, so z. B. von Grobben für Moina, von Haecker für Cyclops, von Wilson für Nereis, von verschiedenen Autoren bei Mollusken etc. Was den Zellinhalt betrifft, so tritt die Uebereinstimmung der Furchungszellen mit der Eizelle naturgemäss bei den sogenannten homolecithalen Eiern, d. h. bei Eiern mit ziemlich gleichmässiger Vertheilung der Substanzen im Eiraume am meisten hervor, während bei ungleichmäßiger Verteilung durch den Furchungsvorgang einzelnen Blastomeren bestimmte Substanzen zugetheilt werden, was dann zu einer Verschiedenheit unter den Blastomeren führt. Wir werden auf diese Verhältnisse bei der Schilderung der determinativen Furchungsvorgänge zurückzukommen haben. Was die Gestalt der Furchungszellen anbelangt, so deutet schon der alte Ausdruck „Furchungskugeln" auf das ihnen innewohnende Abrundungsbestreben, wodurch sie gestaltlich der Eizelle ähnlich werden. Isolirte Blastomeren nehmen in der Regel Kugelform an, das Gleiche zeigt sich auch, wie erwähnt, bei den Processen der Blastomerentheilung. Aber auch in jenen Fällen, in denen (wie dies während der Zellruhe gewöhnlich zutrifft) sie durch gegenseitigen Druck polyedrisch abgeplattet erscheinen, haben sie doch meist ziemlich isodiametrische Formen, und es zeigt sich, dass in der Regel ihre äussere Oberfläche kuppenförmig sphärisch vorgewölbt erscheint.

Die Gestalt der Furchungszellen und sonach auch die Configuration des ganzen durch die Furchung erzeugten Zellcomplexes ist auf die Wirksamkeit zweier Factoren zurückzuführen: 1) auf das bereits erwähnte, jeder Zelle innewohnende Abrundungsbestreben und 2) auf eine Tendenz der Zellen, sich einander zu nähern und zusammenzudrängen, wozu im weiteren noch eine erhebliche Gleitfähigkeit der Zellen gegen einander anzunehmen ist. Man hat dieses Zusammendrängen der Blastomeren mechanisch aus dem Druck einer das Ei umgebenden elastisch gespannten Membran (Dotterhaut etc.) erklären wollen (Braem 1894). Doch ist die Thatsache, dass es membranlose Eier giebt, wie die vieler Hydroiden, und dass künstlich membranlos gemachte Eier der Echinodermen noch immer diesen Zusammenschluss der Blastomeren erkennen lassen, einer solchen Erklärung nicht günstig. Wir müssen die Ursache hierfür offenbar in dem Zellcomplex selbst suchen. Der Umstand, dass die Anordnung der sich drängenden Blastomeren, die Lage der hierbei sich ergebenden Flächen und Kanten in ihren Einzelheiten so ausserordentlich mit

dem Bilde übereinstimmt, welches die Lamellen eines Seifenschaumes gewähren, was die Geltung des Plateauschen „Principes der kleinsten Flächen" für unsere Objecte documentirt, hat zu Versuchen geführt, die Configuration der Furchungsbilder aus Phänomenen der Oberflächenspannung zu erklären, in ähnlicher Weise, wie man das Agglutiniren der Bacterien auf solche physicalische Componenten zurückzuführen versucht hat. Es ist diesbezüglich besonders auf die Ausführungen von Roux und seine Bemühungen, durch das Arrangement von an einander gedrängten Oeltropfen ein instructives Simulacrum von Furchungsbildern herzustellen, hinzuweisen (vgl. Allg. Theil, p. 240 u. ff.), wie auch auf die schönen Versuche von Robert (1903), dem es gelang, die Furchungsbilder von Trochus bis zum Stadium 16 durch Systeme von Seifenblasen zu imitiren.

Immerhin muss es noch als fraglich erscheinen, inwieweit die Wirksamkeit dieser Componente, die unseres Erachtens nicht abzustreiten ist, zur Erklärung der Configuration der Furchungsbilder ausreicht. Zur Strassen, welcher neuerdings eine Analyse der einschlägigen Phänomene für Ascaris geliefert hat, ist geneigt, sowohl für das Abrundungs- als auch für das Annäherungsbestreben eine physiologische Activität der Zellen anzunehmen.

Im Uebrigen sei darauf hingewiesen, dass die typische Configuration des Furchungsbildes nicht nur durch die wechselseitige mechanische Beeinflussung der ruhenden Zellen, sondern in noch viel höherem Maasse durch jene Factoren bestimmt wird, welche die erste Entstehung der Zellgrenzen, also das Verhalten der Zellen während der Theilung beherrschen. Wir haben die bisher erkannten Ursachen, durch welche die Theilungsrichtung der Zellen, die Lage der durchschneidenden Furche bestimmt wird, bereits früher (Allg. Theil, p. 180 u. ff.) ausführlich behandelt und begnügen uns, hier auf die wichtigsten Factoren in kurzem hinzuweisen. Es kommen in Betracht: ungleichmässige Vertheilung der Nahrungsdottersubstanzen im Zellinhalt, durch welche der Theilungsrhythmus und die relative Grösse der Theilproducte beeinflusst wird (Balfour'sche Regel), die Einstellung der Spindel in die grösste Dimension der an der Theilung activ participirenden protoplasmatischen Masse (O. Hertwig'sche Regel) und eventuell auch ungleiche Ausbildung und Kraft der beiden Theilungscentren. Wir können uns nicht verhehlen, dass in einzelnen Fällen uns die genannten Principien bei der Erklärung der Bestimmung der Theilungsrichtung im Stiche lassen. Man hat daher wohl auch versucht, die Einstellung der Spindel als Reizreaction zu begreifen, ein Gedanke, der seinerzeit von Driesch geäussert und neuerdings von Zur Strassen eingehender begründet wurde. Auch in diesem Falle sehen wir uns bezüglich der Beantwortung der Frage nach den richtungsbestimmenden Factoren in letzter Linie auf bestimmte structurelle Differenzen im Zellplasma, auf Prädilectionsrichtungen, welche die Zelle wie „Spaltflächen in einem Krystall" durchsetzen, verwiesen. Wir können dies Gebiet hier nur streifen und beziehen uns hinsichtlich eingehenderer Behandlung auf unsere frühere Darstellung, sowie auf die neuere, an einen speciellen Fall anknüpfende Analyse von Zur Strassen. Eine übersichtliche Zusammenfassung dieser Gesichtspunkte im Hinblick auf ihre Bedeutung für die Erklärung der Furchungsvorgänge verdanken wir R. Hertwig (1906).

Während bei Gewebezellen im Allgemeinen die Tochterzellen wieder zur Grösse der Mutterzelle heranwachsen, bevor sie zu einer neuen Theilung schreiten, ist dies bei Furchungszellen nicht der Fall. Hier werden zwar die Tochterkerne an Grösse dem Kern der Mutterzelle gleich, aber ein Anwachsen des Zellleibes findet nicht statt. Da nun bei jeder Theilung die Masse der Mutterzelle halbirt wird, so müssen die Blastomeren in jeder folgenden Generation immer kleiner werden. Es ist hiermit vielleicht das wichtigste Characteristicum der Furchungsvorgänge gegeben, worauf besonders Driesch (1898) und R. Hertwig (Biol. Centr., 1903, p. 115) hingewiesen haben. Wir sehen uns hier auf den Begriff der „Kernplasmarelation" verwiesen, dessen Bedeutung von R. Hertwig (1903) erkannt wurde. Im befruchteten Ei erscheint das Verhältniss der Kernmasse zur Masse des Zellplasmas zu Gunsten des letzteren verschoben. Es ändert sich diese Beziehung im Laufe der Furchung immer mehr zu Gunsten der Kernsubstanzen. Denn ein Anwachsen des plasmatischen Bestandes des Keimes findet im Allgemeinen nicht statt. Letzteres könnte nur bei viviparen Formen in Frage kommen und kommt hier vielleicht auch thatsächlich in Frage. Aber wenn auch vielleicht bei Eiern, die im Mutterleibe ernährt werden, und bei parasitären Eiern eine Zunahme von Zellplasma erfolgen mag und wenn wir auch berücksichtigen, dass wahrscheinlich das Zellplasma während der Furchung durch Assimilation von Nahrungsdottersubstanzen einen Zuwachs erhält, so ist doch nicht zu leugnen, dass derselbe zu dem Anwachsen der Kernsubstanzen in keinem Verhältnis steht. Die Furchung erscheint sonach als ein Mittel zur Herstellung einer bestimmten Kernplasmarelation. Sie bedingt eine Vermehrung der Kernsubstanzen auf Kosten der Substanzen des Zellleibes. Hand in Hand damit werden die Kernsubstanzen im Eiraume in gesetzmässiger Weise vertheilt unter gleichzeitiger Herstellung neuer Trennungs- und Zelloberflächen.

Unter diesem Gesichtspunkte erscheint uns die Furchung als ein Process der Entwicklung eines Complexes bestimmt orientirter Zellen von „normaler" Kernplasmarelation aus einem einzelligen Ausgangsstadium.

Exactere Feststellungen über die Aenderung der Kernplasmarelation während der Entwicklung gehören der neuesten Zeit an. Godlewski (1908) fand, dass bei Echiniden während der Furchung bis zum Stadium 64 eine bedeutende Umwandlung von Eiplasma im Kernplasma stattfindet, dass aber bereits mit Erreichung dieses Stadiums das Verhältniss zwischen der gesammten Plasma- und Kernsubstanzmasse der Norm genähert ist. Die späteren, auf das Stadium 64 folgenden Stadien besorgen also nur eine Anreicherung der Kerne an Chromatinsubstanz. Erst im Blastulastadium wird das Verhältniss der gesammten Chromatin- und der gesammten Plasmamasse des ganzen embryonalen Organismus fixirt. Nach Godlewski unterscheiden sich die Kerne des Blastulastadiums ihrem Volum nach nicht oder nur wenig von denen der Gastrula und des Pluteus. Da in diesen Stadien die Anzahl der Kerne durch Theilung eine Vermehrung erfährt, so muss man daraus auf einen Zuwachs der gesammten Kernsubstanzmenge schliessen.

Die Angaben Godlewski's waren unter der Voraussetzung zu Stande gekommen, dass während der Furchung die Chromosomengrösse im Wesent-

lichen die gleiche bleibe. Diese Annahme trifft nach den Ermittlungen von Frl. Erdmann (im Münchener Zool. Institute) nicht zu. Nach ihren Untersuchungen sinkt die Chromosomengrösse während der Furchung um ein Beträchtliches (vgl. R. Hertwig 1908). Trotzdem glaubt Godlewski seine Angabe, dass in der 2. Furchungsperiode (von Stadium 64 ab) eine Vermehrung der Chromatinsubstanzen im Ganzen des Keimes stattfinde, aufrecht erhalten zu können.

Von hohem Interesse ist auch der Versuch Spaulding's (1904, 1907), auf Grund exacter, messender Methoden die während der ersten Furchungsstadien vom Ei geleistete Arbeit zu bewerthen und so zu einer Energiebilanz des Furchungsprocesses zu gelangen, aus welcher sich die Geltung der allgemeinen für Energieumsatz geltenden Gesetze auch für diese Processe ergiebt.

Bezüglich der Orientirung dieses Zellcomplexes sei erwähnt, daß dieselbe meist flächenhaften Character erkennen lässt, indem sich die Zellen an der Oberfläche des Keimes zu einer als Blastoderm bezeichneten Schicht anordnen, sei es dass sie die gesammte Eioberfläche rings bedecken, sei es dass sie nur ein Segment derselben scheibenförmig angeordnet einnehmen. Da die Blastomeren zum Zwecke dieser Anordnung mehr nach der Peripherie des Keimes abrücken, so entwickelt sich im Inneren desselben ein zellenfreier Raum, welcher als Furchungshöhle, v. Baer'sche Höhle, Blastocöl oder primäre Leibeshöhle bezeichnet wird. Dieser in Gestalt und Grösse sehr wechselnde Hohlraum ist von Flüssigkeit oder von einem gallertigen Secret (Gallertkern) erfüllt. Bei dotterreichen Eiern erscheint die Furchungshöhle durch Ansammlung von deutoplasmatischen Substanzen mehr oder weniger verdrängt und reducirt, während sie bei der eigenthümlichen Form der superficiellen Furchung vollständig fehlt. Hier erscheint das Innere des Keimes von einer soliden Dottermasse erfüllt.

Wenn wir Entwicklung im Allgemeinen auf drei Grundphänomene: Wachsthum, Zelltheilung und Differenzirung zurückführen, so ist nicht in Abrede zu stellen, dass die Theilungsvorgänge bei der Furchung am meisten ins Auge fallen, während Wachsthums- und Differenzirungsprocesse mehr in den Hintergrund treten. Ist nun Furchung wirklich nichts anderes als gesetzmässige Zerlegung der Eizelle in eine Anzahl bestimmt orientirter Bruchstücke? Auf den ersten Blick möchte es vielfach fast so scheinen, besonders wenn wir die ausgezeichneten Fälle determinativer Furchung ins Auge fassen, wie sie neuerdings bekannt geworden sind. Es sind dies jene Fälle, in denen schon am ungefurchten Ei bestimmte Zonen oder Regionen durch Pigmentvertheilung gekennzeichnet erscheinen (z. B. Strongylocentrotus nach Boveri, Styela nach Conklin u. A.). Hier erkennt man, dass der abgefurchte Keim ungefähr dieselbe Vertheilung von differenten Substanzen aufweist, wie sie schon am ungefurchten Ei zu bemerken war. Es hat sich also durch die Furchung, wie es scheint, eigentlich wenig an der Struktur des Ganzen geändert. Wir dürfen diesen Gesichtspunkt, der in manchen Schriften über Embryologie anklingt, nicht zu einseitig in den Vordergrund rücken. Inwieweit Wachstumsprocesse während der Furchung in Frage kommen, wurde bereits oben berührt. Hier muss das Augenmerk auf die wichtigen inneren chemischen Umsetzungen im Keime, auf die be-

deutende Vermehrung der Kernsubstanz und auf die Verdauung und Assimilation von Nahrungsdottermaterial gerichtet werden. Auch Differenzirungsprocesse sind während der Furchung in Thätigkeit. Die Ausbildung der Furchungshöhle ist ein augenfälliger derartiger Process. Es kommen aber auch vielfach minder sinnenfällige, aber in ihrer Bedeutung für die weitere Entwicklung nicht zu unterschätzende Umordnungen im Bereiche des Keimganzen in Frage: Wanderungen von Zellen, Verlagerungen ihres plasmatischen Inhaltes, im Allgemeinen gesprochen: Protoplasmabewegungen als Differenzirungsursachen, durch welche die ursprüngliche Struktur des Keimganzen oft nicht unerhebliche Veränderungen erfährt. Wir wollen hiervon nur Einiges kurz erwähnen. JENNINGS (1896) beobachtete bei Asplanchna eine eigenthümliche Körnchengruppe, welche während des Verlaufes der Entwicklung eine Verlagerung erfährt. Bei den Molluskeneiern (Physa) finden wir die von WIERZEJSKI genauer beobachteten eigenthümlichen Ectosomen, welche nach ihrer Auflösung in die Zellen der animalen Hemisphäre hinüberzuwandern scheinen. Bei den Ascidienembryonen treten nach CONKLIN noch in den ersten Furchungsstadien beträchtliche Materialverlagerungen auf. So wird besonders das hellere, ectodermbildende Plasma erst in dieser Zeit auf die animale Hälfte des Keimes hinübertransportirt. Für eine Wanderung der „Anlagen" während der Furchung sprechen auch gewisse experimentelle Resultate von YATSU und E. B. WILSON an den Eiern von Nemertinen und Dentalium.

Berühren wir zum Schluss noch die Frage nach der zeitlichen Begrenzung, nach Anfang und Ende des Furchungsprocesses. In den meisten Fällen schliesst sich die Furchung wohl direct an die Befruchtung des Eies an. Aber im Hinblick auf die Verhältnisse bei parthenogenetischer Entwicklung und unter Berücksichtigung der Möglichkeit, dass bei verschiedenen Formen zwischen Befruchtung und Beginn der Furchung ein Zeitraum von ungleicher Dauer eingeschoben sein kann, empfiehlt es sich, den Beginn der Furchung in die vorbereitenden Phasen der ersten Kerntheilung zu verlegen. Die Furchung beginnt sonach, wenn die erste Furchungsspindel sich auszubilden anfängt. Schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach der Beendigung der Furchung. Man könnte diesen Moment mit der Herstellung einer bestimmten Kernplasmarelation für gegeben erachten, also dann, wenn die Zellen anfangen, nach erfolgter Theilung zur normalen Zellgrösse des betreffenden Stadiums heranzuwachsen. Doch wissen wir derzeit wohl noch nichts Bestimmtes darüber, inwieweit die Kernplasmarelation im Verlaufe der weiteren Ontogenese noch Veränderungen unterliegt. Mit Rücksicht auf den Umstand, dass eine bestimmte, für Embryonalzellen im Allgemeinen festgehaltene Kernplasmarelation in einzelnen Regionen des Keimes wohl erst in verschiedenen Zeiten erreicht wird, würde mit Einführung dieses schwer feststellbaren Merkmales eine Unsicherheit in der Abgrenzung des Furchungsvorganges gegeben sein. Es empfiehlt sich derzeit wohl, augenfälligere Charactere heranzuziehen.

In vielen Fällen betrachtet man den Furchungsprocess mit der Erreichung eines bestimmten Stadiums als abgeschlossen, das seit Langem als Keimblase, Vesicula blastodermica, Blastosphaera oder Blastula bezeichnet wird. Dieses Stadium kann

als eine Hohlkugel beschrieben werden, bei welcher die Blastodermzellen als oberflächliche Schicht die Wand der Kugel bilden, während ihr Inneres von dem Blastocöl eingenommen erscheint. Freilich schliesst die Furchung in vielen anderen Fällen, und zwar besonders bei dotterreichen Eiern, mit Configurationen ab, die sich von dem Bilde der hier geschilderten typischen Blastula (Archiblastula) mehr oder weniger entfernen und nur annäherungsweise auf dasselbe bezogen werden können. Eine typische Blastula weist beispielsweise Amphioxus auf (Fig. 1). Hier wird dieses Stadium ganz allmählich erreicht, indem schon die es vorbereitenden Furchungsstadien eine ähnliche Zusammensetzung erkennen lassen. Fragen wir uns, welches Merkmal die Blastula hier von den späteren Furchungsstadien trennt, so erkennen wir, dass die Zellen des Blastoderms den Character von Blastomeren verloren haben und zu Epithelzellen geworden sind. Sie erscheinen jetzt dichter gedrängt und stellen Prismen mit ebenen Grundflächen dar. Der abgefurchte Keim erscheint nun nicht mehr maulbeerförmig, denn die Zellen ragen nicht mehr mit Kuppen über die Oberfläche hervor: die letztere erscheint vielmehr glatt und gleichmässig gewölbt. Die Furchung ist also hier mit der Ausbildung der ersten primären Gewebsformation, einer Epithelschicht, zum Abschluss gekommen. Wir könnten dies Ergebniss vielleicht verallgemeinern, indem wir annehmen, die Furchung erscheine als beendigt, sobald die Zellen sich wenigstens in einem Theile des Keimes zu einer epithelartigen Schicht an einander zu schliessen beginnen. Aber auch dieses Merkmal hat nur relativen Wert, wie es denn überhaupt bei der Mannigfaltigkeit der Entwicklungszustände schwer fällt, allgemein festgehaltene Züge ausfindig zu machen.

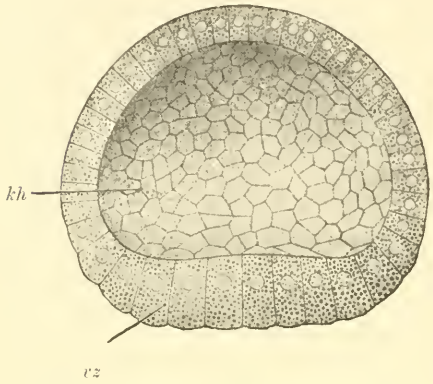


Fig. 1. Blastulastadium von Amphioxus (nach Hatschek).
kh Blastocöl, *vz* vegetative Zellen. (Aus O. Hertwig's Handbuch.)

C. Rabl hat schon vor Jahren (1876. Malermuschel) den Grundsatz ausgesprochen, man dürfe als Blastula nur jenes Stadium bezeichnen, welches den Erscheinungen der Keimblätterbildung (Auftreten der Gastrula) unmittelbar vorhergeht. Wir werden durch diese Begriffsbestimmung der Blastula als eines Grenzzustandes zwischen Furchung und Keimblätterbildung auf ein weiteres, noch nicht genügend behandeltes Merkmal der Furchung hingewiesen. Während die Keimblätterbildung unter weitgehenden Materialumlagerungen im Bereiche des Eiganzen sich abspielt, fehlen solche Verlagerungen der Substanzen des Keimes während der Furchung fast vollständig oder treten doch nicht so sehr in den Vordergrund. Auf einige diesbezüglich zu erwähnende Ausnahmen haben wir soeben (p. 9) aufmerksam gemacht.

III. System der Furchungstypen.

Die derzeit bei Besprechung der Furchung in den Lehrbüchern angewandte Eintheilung gründet sich auf leicht erkennbare morphologische Differenzen im Bau der Furchungsstadien verschiedener Thierformen, als deren letzte Ursache die Menge und die Art der Anordnung des vorhandenen Materials an Nahrungsdotter zu erkennen ist. Wie wir bereits im Allg. Th., p. 260, ausgeführt haben, können wir mit Balfour nach dieser Hinsicht folgende Typen des Eibaues unterscheiden:

1) Alecithale, besser homolecithale (isolecithale) Eier, mit verhältnissmässig geringen Mengen gleichmässig im Eiraume vertheilter deutoplasmatischer Elemente. Bei der Furchung derartiger, meist ziemlich kleiner Eier weisen die entstehenden Blastomeren nur geringfügige Grössenunterschiede auf. Die Anordnung dieser Furchungszellen um eine frühzeitig im Inneren des Keimes sich entwickelnde Furchungshöhle kann eine ungemein regelmässige sein (adäqualer Furchungstypus nach Hatschek).

2) Telolecithale Eier mit deutlich hervortretendem axialen Eibau, mit schärferer Sonderung dotterarmer und dotterreicher Parthien des Ovoplasmas und einer auf dieser Grundlage normal zur primären Eiaxe sich entwickelnden Schichtung der Keimessubstanzen. Bei diesen Eiern erscheint die Hauptmasse des Bildungsdotters mit dem in ihrem Inneren sich findenden ersten Furchungskerne gegen den animalen Pol (Richtungskörperchenpol) der Eiaxe verschoben, während das Centrum der Nahrungsdottermasse in die vegetative Eihälfte verlagert erscheint. Bei der Furchung derartiger Eier zeigen sich die aus der dotterreicheren, vegetativen Eihälfte hervorgehenden Blastomeren entsprechend vergrössert. Die Furchungshöhle ist klein und gegen den animalen Pol gerückt. Das Blastulastadium zeigt Differenzen in der Dicke des Blastoderms, indem die aus den dotterreicheren Parthien des Keimes hervorgegangenen Bezirke der Keimhaut um den vegetativen Pol oft bedeutend verdickt erscheinen (inäqualer Furchungstypus).

Die erwähnten Differenzen können sich noch steigern, indem die Anhäufung von Dottermaterialien zunimmt und die Sonderung dotterarmer und dotterreicher Keimparthien eine schärfere wird. Die Eier erscheinen dann meist gegenüber denen des vorhergehenden Typus absolut vergrössert, die dotterfreie Plasmaparthie, welche den ersten Furchungskern in sich birgt, ist auf einen scheibenförmigen Bezirk um den animalen Eipol reducirt (Keimscheibe), während eine bedeutende Ansammlung von Nahrungsdotter den ganzen übrigen Eiraum erfüllt. Bei der Furchung solcher Eier reicht die in den protoplasmatischen Parthien gelegene Fähigkeit zur Theilung des ganzen Keiminhaltes nicht hin. Es furcht sich nur die Keimscheibe unter eventueller Hinzuziehung der ihr zunächst gelegenen Parthien, während der grösste Theil der Dotterkugel ungefurcht bleibt. Wir erhalten dann ein Furchungsbild, welches eine aus Zellen zusammengesetzte, in ihrem Inneren eine Furchungshöhle bergende Keimscheibe auf einer ungefurchten, kugelförmigen Dottermasse ruhend zeigt (discoidale Furchung). Der vorliegende Furchungstypus leitet sich von dem

inäqualen ab, mit dem er durch mannigfache Zwischenformen verbunden ist.

So sehr auch der discoidale Furchungstypus an den inäqualen durch vermittelnde Formen angeschlossen erscheint, so tritt uns doch hier ein neues, wichtiges Merkmal entgegen. Während bei der adäqualen und inäqualen Furchung das Ganze des Keimes in Blastomeren zerlegt wird, beschränkt sich bei der discoidalen Furchung die Zelltheilung nur auf einen Bezirk am animalen Pole des Eies. Der größte Theil des Einhaltes bleibt ungefurcht. Man hat daher die beiden erstgenannten Furchungstypen (adäqualen und inäqualen) als holoblastische dem letztgenannten (discoidalen) als meroblastischen gegenübergestellt und spricht im ersteren Falle von einer totalen, im letzteren von einer partiellen Furchung. Bei diesen Eiern ist die Sonderung des Keimes in eine trophische und eine plastische Hälfte mit besonderer Schärfe zum Ausdruck gebracht.

Der erwähnte Gegensatz beeinflusst nicht unwesentlich den späteren Gang der Entwicklung und führt zu zwei ganz differenten Typen der Keimesbildung, indem bei den holoblastischen Formen der Embryo aus dem Ganzen des Einhaltes formirt wird, während bei den meroblastischen Typen der Embryo aus der Keimscheibe hervorwächst und sich einem embryonalen Anhangsorgan (dem Dottersack) gegenübergestellt sieht. Nicht so scharf ist vielleicht die Scheidung in eine trophische und eine plastische Keimeshälfte bei dem gleich zu besprechenden centrolecithalen Typus ausgeprägt. Doch findet sie sich auch hier, indem der Embryo als Keimstreif angelegt wird, der dem rückenständigen Dotterorgane gegenübersteht.

Dem meroblastischen Typus (mit partieller Furchung) ist nämlich noch ein vierter und letzter Furchungstypus zuzurechnen, der sich wieder nach einer anderen Richtung aus dem holoblastischen Typus hervorgebildet hat. Er findet sich in der Gruppe der

3) centrolecithalen Eier. Wir können hier von einer centrischen Anordnung der Schichten des Keimes sprechen, welche bei einem als ideales Schema gedachten Ei sich derart darstellen würde, dass der Furchungskern mit einer ihn umgebenden Plasmaansammlung das Centrum einnehmen würde, während eine gleichmässig dicke Nahrungsdotterschicht ihn rings umgiebt. Die Oberfläche des Eies ist von einer mehr oder weniger scharf abgesetzten plasmatischen Schicht (Keimhautblastem) bedeckt. Letztere ist mit der centralen Plasmainsel durch ein feines, die Nahrungsdotterschicht durchziehendes plasmatisches Netzwerk verbunden. In Wirklichkeit ist ein derartiges ideales Schema wohl in keinem speciellen Falle je realisirt, indem häufig der erste Furchungskern mit seiner Plasmaschicht sich aus der centralen Lage mehr oder weniger entfernt.

Die primäre Eiaxe ist bei den Eiern dieses Typus meist undeutlich entwickelt. Dagegen ist häufig (Insecten) ein bilateralsymmetrischer Eibau zu erkennen. Die Furchung dieser Eier ist — wie erwähnt — eine partielle. Sie vollzieht sich in der Weise, dass zuerst die im Inneren gelegenen Plasmainseln mit den Furchungskernen sich durch Theilung vermehren. Sie werden in diesem Stadium, in welchem das Ei ein Syncytium darstellt, uneigentlich als „Furchungszellen" bezeichnet. Dieselben durchsetzen, in radiärer Richtung sich bewegend, die Nahrungsdotterschicht und vereinigen sich schliesslich mit der ober-

flächlichen Plasmalage, welche nun in meist gleich grosse Zellterritorien zerfällt wird (superficielle Furchung). Die centrale Dottermasse bleibt ungefurcht. Am Ende der Furchung besteht der Keim aus einer die ganze Oberfläche des Eies bedeckenden, gleichmässig entwickelten Blastodermschicht und einer das Innere erfüllenden Nahrungsdotteransammlung. Eine Furchungshöhle kommt nicht zur Entwicklung, oder man könnte sagen: die Furchungshöhle sei mit der centralen Nahrungsdottermasse ausgefüllt. Es muss erwähnt werden, dass in gewissen Fällen, so namentlich bei den Insecten, diese letztere in späteren Stadien der Entwicklung (nach erfolgter Ausbildung des Keimstreifs) nachträglich cellulirt und durchgefurcht wird (Dotterfurchung), so dass streng genommen in diesen Fällen doch eine totale Furchung zu Stande kommt, allerdings mit sehr verspäteter Zerklüftung der centralen Dottermasse. Da dieses Verhalten aber kein allgemeines ist und nur den Zweck zu haben scheint, die Verdauung und Resorption der Dottermassen zu befördern, so werden wir vielleicht hierauf weniger Gewicht zu legen haben.

Auch der Typus der superficiellen Furchung ist durch zahlreiche vermittelnde Zwischentypen an den holoblastischen Typus angeschlossen, sei es, dass wir Eier finden, welche sich vollständig durchfurchen, bei denen aber die Blastomeren durch eine im Centrum vorhandene gemeinsame Dottermasse verbunden erscheinen (so bei Palaemon), sei es, dass die Eier gewissermaassen einen Anlauf zur totalen Furchung nehmen, indem sich die Blastomeren der ersten Stadien momentan von einander trennen, aber nach jedem Furchungsacte wieder confluiren (wie bei Atyephyra). Diese vermittelnden Typen stehen zum Theil mehr dem äqualen, zum Theil dem inäqualen Furchungstypus nahe, während die eigentliche superficielle Furchung insofern als äquale bezeichnet werden muss, als sämmtliche Zellen des Blastoderms gleiche Grösse aufweisen.

Die Ableitung des centrolecithalen Eibaues von dem telolecithalen bereitet dem Vorstellungsvermögen keine allzu grossen Schwierigkeiten. Wenn wir für die Eier mit telolecithalem Typus einen zur primären Eiaxe normal gerichteten Schichtenbau aufstellten, so ist nicht zu vergessen, dass diese Schichten durchaus nicht immer als eben begrenzte, horizontale Lagen zu denken sind. Vielfach erscheinen sie sphärisch gekrümmt, so dass das telolecithale Ei aus schalenförmig gebogenen Schichten zusammengesetzt erscheint. Von hier erscheint der Schritt zum Bau der centrolecithalen Eier kein unvermittelter.

Gegen eine derartige Ableitung des centrolecithalen Eibaues vom telolecithalen spricht vor allem die Thatsache, dass jene oben erwähnten vermittelnden Typen, welche zur superficiellen Furchung hinüberleiten, mehr auf isolecithale Eier als Ausgangspunkt der Reihe hindeuten, indem die Furchung in den meisten Fällen äqualen Character erkennen lässt. Allerdings ist sie bei gewissen Formen dieser vermittelnden Typen auch deutlich inäqual. Wir werden uns vielleicht vorzustellen haben, dass als Ausgangspunkt des centrolecithalen Eibaues ein Typus gedient habe, der zwischen dem isolecithalen und dem telolecithalen die Mitte hielt, und werden diese Schwierigkeit nicht allzu hoch veranschlagen, wenn wir uns der Thatsache bewusst werden, dass es streng isolecithale Eier in Wirklichkeit nicht giebt, dass auch diese richtiger dem telolecithalen (äusserst schwach telolecithal differenzirten) Typus zuzurechnen sind und dass die sog. äquale (adäquale) Furchung

in Wirklichkeit ein inäqualer Furchungstypus mit gering ausgeprägten Grössendifferenzen ist.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so kommen wir auf Grund der oben angedeuteten Eintheilungsprincipien zu folgendem Schema der Furchungskategorien:

Eibau	Furchung	Keimbildung
isolecithal	adäqual	holoblastisch
telolecithal	inäqual	
	discoidal	meroblastisch
centrolecithal	superficiell	

Die im Vorhergehenden entwickelte und begründete Eintheilung der Furchungstypen geht auf E. Haeckel zurück, welcher dieselbe unter Vereinfachung einer von E. Van Beneden 1870 gegebenen Tabelle der Furchungskategorien in seinen „Studien zur Gastraea-Theorie" 1875 aufgestellt hat. Die Typen des Eibaues und der Dottervertheilung hatten in zwei Preisschriften von E. Van Beneden 1870 und H. Ludwig 1874 eingehende Behandlung erfahren. Später führte Balfour (1880) in einer mustergiltigen Behandlung dieses Capitels die von Ray Lankester gebildeten Termini: alecithal, centrolecithal und telolecithal zur Bezeichnung verschiedener Typen des Eibaues ein. Die neueren Systeme der Furchungskategorien von Hallez (1887, 1893), Henneguy (1892) und Eternod (1900) können als Versuche der Weiterbildung der Haeckel'schen Aufstellung betrachtet werden.

In neuerer Zeit sind zum Theil unter dem Einflusse von Anregungen, die der entwicklungsmechanischen Forschung erflossen, Gesichtspunkte in den Vordergrund getreten, die eine Eintheilung der Furchungstypen nach anderen als den oben angeführten Principien gestatten. Zunächst handelt es sich um die Zeit des Auftretens bestimmter Organanlagen im Keime. Wir unterscheiden nach dieser Hinsicht nach Conklin:

I. Furchung mit determinativem Charakter. Als Beispiele hierfür seien die Eier der Anneliden, der Mollusken (mit Ausnahme der Cephalopoden) und der Ascidien angeführt. In diesen Fällen finden wir schon im befruchteten, aber noch ungefurchten Ei bestimmte Regionen des Eiplasmas (organbildende Keimbezirke nach His), welche durch verschiedenen Inhalt an Nahrungsdottersubstanzen, durch das Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Pigmente, durch hellere oder trübkörnige Beschaffenheit des Protoplasmas, durch die Anwesenheit feinster, mit bestimmten Färbungsmethoden darstellbarer Granula etc. gekennzeichnet sind. Die nach dieser Richtung zielende, schärfere Analyse des Eibaues, sowie die präcisere Unterscheidung verschiedenartiger Elemente unter jenen Substanzen, die man bisher unter dem Sammelnamen „Dotterkörnchen" zusammengefasst hat, ist derzeit erst in ihren Anfängen begriffen. Einen interessanten Versuch nach dieser Richtung stellt die Untersuchung von Lillie (1906) an dem Ei des Anneliden Chaetopterus dar. Im Verlaufe der Furchung werden die schon im Ei zu unterscheidenden Substanzen schärfer von einander getrennt und auf bestimmte Blastomeren vertheilt, in denen wir die Anlagen einzelner Organe erkennen. Den Eiern dieses Typus

fehlt, soviel wir wissen, fast jegliches Regulationsvermögen, d. h. die Fähigkeit, Störungen oder Verluste durch Umarbeitung des Keimes auszugleichen. Die Blastomeren sind in diesen Fällen nicht vertauschbar. Die Entwicklung ist „Mosaikarbeit", und die Blastomeren erscheinen durch ihren Inhalt an bestimmten „organbildenden Substanzen" für ein bestimmtes Schicksal determinirt.

Die Stadien der Embryonalentwicklung werden hier meist sehr rasch durchlaufen. Es findet sich dieser Furchungstypus bei Formen, welche im allgemeinen frühzeitig zu selbstständiger Lebensführung (als Larven) befähigt sind, in einer Zeit, in welcher der Keim noch aus einer verhältnissmässig geringen Zahl von Zellen besteht. Man hat daher vielfach den Zweck dieser Einrichtung in einer durch frühzeitige Sonderung („precocious Segregation") ermöglichten Abkürzung des Embryonallebens erblickt. Möglicher Weise handelt es sich aber auch um Einrichtungen zu grösserer Sicherung eines normalen Entwicklungsresultates. Man steht, wenn man die Fälle von determinativer Furchung überblickt, unter dem Eindrucke eines mit grösserer Präcision arbeitenden Mechanismus.

II. Furchung mit nicht determinativem Charakter. Sie erscheint dadurch gekennzeichnet, dass alle Differenzirungsprocesse, welche zur Bildung der Keimblätter oder bestimmter Organanlagen führen, erst verhältnissmässig spät an einem aus zahlreichen Zellen bestehenden Keime einsetzen. Während der Furchung und noch später besteht der Embryo aus einem gleichartigen Zellmaterial. Histologische Differenzen zwischen den einzelnen Blastomeren sind meist nicht hervorstechend, oft kaum angedeutet. Dementsprechend ist es auch nicht möglich, am ungefurchten Ei bestimmte organbildende Keimbezirke wahrzunehmen: die verschiedenen Substanzen des Eiplasmas erscheinen mehr gleichmässig im Einneren vertheilt, oder es erscheinen doch ihre Vertheilungsbezirke weniger scharf gegen einander abgegrenzt. Dieser offenbar einfacheren Eistructur entspricht ein meist nicht unerhebliches Regulationsvermögen. Störungen des Entwicklungsablaufes werden durch Umordnung der Eisubstanzen, durch andersartige Verwendung bestimmter Zellen, durch Processe der Umdifferenzirung ausgeglichen. Der Entwicklungsmechanismus erscheint hier anpassungsfähiger als im vorhergehenden Falle. Als Beispiele nicht determinativer Entwicklung mögen die Vertebraten, die Insecten und der grösste Theil der Arthropoden überhaupt, ferner die Cephalopoden unter den Mollusken, die meisten Echinodermen etc. erwähnt werden.

Wie wichtig die Unterscheidung dieser beiden Typen der Entwicklung auch ist, so kann sie doch nicht zur Grundlage für ein System der Furchungstypen dienen, da in diesem Falle nahe verwandte Formen getrennt werden müssten. Die Amphioxusentwicklung und die Entwicklung der Ascidien stehen z. B. in nahen Beziehungen, und doch hat die erstere nicht determinativen, die letztere ausgesprochen determinativen Character. Die Unterscheidung der beiden genannten Typen ist hauptsächlich durch Conklin's Arbeiten begründet und gefördert worden.

Auf ein weiteres Eintheilungsprincip mehr morphologischen Characters hat in neuerer Zeit E. B. Wilson die Aufmerksamkeit gelenkt. Es handelt sich um die Axenverhältnisse des Keimes, welche sich aus den wechselseitigen Lagebeziehungen der Blastomeren er-

geben. Vor Allem ist die Lage der meridional verlaufenden Theilungsebenen entscheidend. Wir unterscheiden hiernach:

1) Den Radiärtypus, wenn an den Furchungsstadien zwar die vom animalen zum vegetativen Pole ziehende Hauptaxe zu erkennen ist, aber der Keim im Uebrigen völlig radiär gebaut erscheint, d. h. wenn keine Differenzirungen besonderer Art im Umkreise der Hauptaxe auftreten. Hier sind die Meridionalfurchen vertical und radial gestellt, und die ihnen entsprechenden Theilungsebenen fallen in die Hauptaxe.

2) Den disymmetrischen Typus. Er kommt den Ctenophoren zu, an deren Furchungsstadien man bereits die für die ausgebildeten Formen characteristischen Symmetrieverhältnisse erkennen kann.

3) Den Bilateraltypus, durch das frühzeitige Auftreten bilateralsymmetrischer Anordnung der Blastomeren gekennzeichnet. Es wird dies hauptsächlich dadurch erreicht, dass die Ebenen der Meridionalfurchen von ihrer radiären Lagerung abweichen, indem sie nicht mehr auf die Hauptaxe zustreben, sondern zum Theil eine Neigung erkennen lassen, sich der Medianebene parallel zu stellen, oder aber mehr nach der Richtung einer transversalen Ebene abweichen.

4) Den Spiraltypus, welcher dadurch gekennzeichnet ist, dass die bei dem Auftreten von Horizontalfurchen entstehenden oberen (dem animalen Pole genäherten) Zellencyclen gegen die unteren (dem vegetativen Pole genäherten) durch eine um die Hauptaxe als Rotationsaxe erfolgende Drehung verlagert erscheinen. Es werden sonach beispielsweise im 8-zelligen Stadium die 4 animalen Zellen nicht über den 4 vegetativen liegen, sondern diesen gegenüber eine Drehung um 45° erfahren haben, so dass sie nun ihrer Lage nach den Zwischenräumen zwischen den Zellen des vegetativen Kranzes entsprechen. Bei dieser Verlagerung erfahren die Ebenen der meridionalen Furchen eine spiralige Drehung, wodurch sie den Flügeln einer Schiffsschraube ähnlich werden, indem ihre obere (animale) Hälfte im Sinne des Uhrzeigers, ihre untere im entgegengesetzten Sinne aus der ursprünglich verticalen Lage herausgedreht erscheint. Im Einzelnen sollen die Gesetze des Spiraltypus, welcher für gewisse Turbellarien, für die Nemertinen, Anneliden und die meisten Mollusken typisch ist, später ihre eingehende Darstellung erfahren.

Streng genommen müssen sich die Furchungstypen aller Thiere den hier geschilderten Symmetrieverhältnissen einordnen lassen. Vom theoretischen Standpunkte kann z. B. die discoidale Furchung auch dem radiären, bilateralen etc. Typus folgen, wenngleich die wirklich realisierten Fälle von discoidaler Furchung meist dem Bilateraltypus anzugehören scheinen. Derzeit möchte es sich mit Rücksicht auf den Umstand, dass manche Furchungstypen und besonders die Fälle von partieller Furchung sich nur mit Schwierigkeit den eben genannten einordnen lassen, empfehlen, der specielleren Behandlung des Gegenstandes ein gemischtes System zu Grunde zu legen. Wir werden sonach unterscheiden:

1. Radiärtypus
2. Disymmetrischer Typus
3. Bilateraltypus
4. Spiraltypus

} Holoblastier

5. Superficieller Typus
6. Discoidaler Typus } Meroblastier

Dem Spiraltypus gehören hauptsächlich Furchungstypen mit determinativem Character an. Der Bilateraltypus zeigt in der Furchung der Ascidien, der Nematoden und vielleicht auch der Rotiferen Fälle von determinativem Gepräge, während Amphioxus und die Holoblastier unter den Vertebraten nicht determinativen Bilateraltypus erkennen lassen. Der Radiärtypus ist meist nicht determinativ, doch neigt unter den hierhergehörigen Fällen Strongylocentrotus dem determinativen Typus zu. Die Furchungsstadien der Ctenophoren nähern sich durch ihr mangelndes Regulationsvermögen den determinativen Fällen. Die ausgeprägten Fälle von superficieller Furchung, sowie die discoidalen Typen gehören ausnahmslos den nicht determinativen Entwicklungsweisen zu.

IV. Radiärtypus.

Der Radiärtypus kann von hololecithalen, sowie von telolecithalen Eiern eingehalten werden. Dementsprechend wird die Furchung der hierhergehörigen Formen theils mehr dem äqualen (adäqualen), theils dem inäqualen Modus sich nähern.

Wir finden den Radiärtypus bei den Poriferen, Cnidariern und Echinodermen vertreten. In früherer Zeit wurde vielfach als hierherzurechnender Idealtypus das Furchungsschema von Amphioxus (Spec. Th., Fig. 866, p. 1430) betrachtet. Bei dieser Form beobachtete E. B. Wilson (1893) eine gewisse Variabilität. Neben dem häufig vorkommenden Bilateraltypus finden sich einzelne Fälle, die dem radiären, andere, die dem spiraligen Modus folgen. Nach den neueren, eingehenden Untersuchungen von Cerfontaine (1906) scheint hier der Bilateraltypus der normale zu sein.

Dagegen scheint die Furchung von Synapta, die uns durch die Untersuchungen von Selenka (1883) bekannt geworden ist, sich am meisten einem derartigen radiär-symmetrischen, adäqualen „Idealschema“ zu nähern. Sie ist durch das Vorherrschen äqualer Zelltheilungen und durch die regelmässige Aufeinanderfolge von meridionalen und äquatorialen Furchen characterisirt (Fig. 2 und 3). Hier erscheint sonach das von Sachs formulirte Princip der rechtwinkligen Schneidung der Theilungsflächen (Allg. Th., p. 195) streng durchgeführt. Die erste Furche ist eine meridionale und theilt das Ei in zwei gleiche Hälften (Fig. 2 *A*). Auch die zweite Furche verläuft meridional und steht auf der ersten senkrecht (Fig. 2 *B*). Es wird auf diese Weise das Ei in 4 gleich grosse Blastomeren zerlegt, welche im Inneren eine kleine Lücke als erste Andeutung der Furchungshöhle zwischen sich aufnehmen. Die dritte Furche verläuft äquatorial und theilt das Ei in 2 Cyclen von je 4 gleich grossen Zellen (Fig. 2 *C*), von denen der eine Cyclus der animalen, der andere der vegetativen Eihälfte angehört. Der Uebergang von dem 8-zelligen in das 16-zellige Stadium (IV. Furche) wird durch das Auftreten von meridionalen Furchen vermittelt, welche zu der I. und II. Furche um 45° geneigt stehen (Fig. 2 *D*). Wir haben jetzt einen animalen und einen vegetativen Cyclus von je 8 Zellen. Das 32-zellige Stadium zeigt 4 über einander liegende Kränze von je

8 Zellen (Fig. 3 *A* und *B*). Sie sind durch äquatoriale Durchschnürung der Blastomeren des Stadiums 16 entstanden. Auch in den späteren Theilungen wechseln auf diese Weise Meridionalfurchen und Horizontalfurchen regelmässig ab (Fig. 3 *C* und *D*). Jedes Stadium besteht in Folge dessen aus horizontalen Zellenkreisen, die derart über einander liegen, dass jede Zelle des betreffenden Kreises genau über der entsprechenden des unteren und unter der gleichwerthigen des oberen Kreises gestellt erscheint. Die Zellen erscheinen sonach in horizontalen Kreisen und in verticalen den Meridianen entsprechenden Reihen angeordnet. Mit Recht macht SELENKA darauf aufmerksam, dass bei strenger Durchführung dieses Principes und bei vollkommen gleicher Blastomerengrösse eigentlich ein Zellcylinder entstehen müsste. Er führt den Zusammenschluss der Zellen an den beiden Polen auf Lageverschiebungen der Blastomeren zurück,

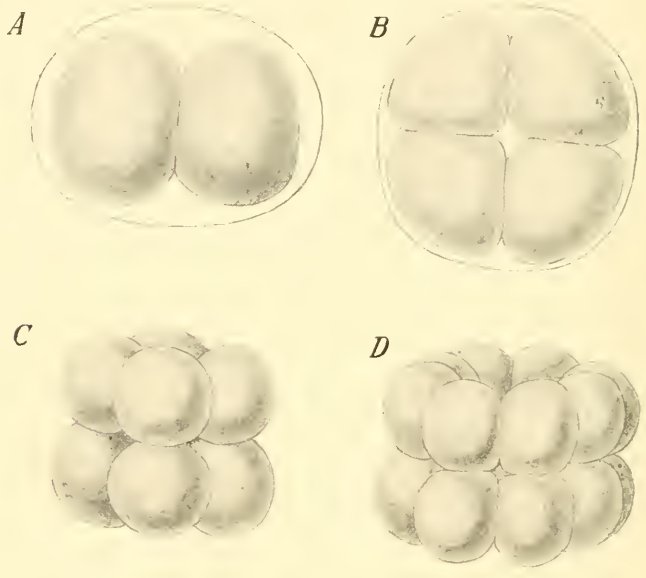


Fig. 2. Furchung von Synapta digitata. (Nach SELENKA.)
A Stadium 2 in Seitenansicht; *B* Stadium 4, Polansicht; *C* Stadium 8, Seitenansicht; *D* Stadium 16, Seitenansicht.

durch welche die ursprüngliche gesetzmässige Anordnung der Zellen in späteren Stadien eine Beeinträchtigung erleidet. Es sei erwähnt, dass bei einem derartig regelmässigen Furchungstypus alle Zellen eines bestimmten Stadiums stets gleichzeitig zur Theilung schreiten, wie dies beispielsweise von HÄCKER (1892) für Aequorea in trefflicher Weise nachgewiesen wurde.

Die im Inneren befindliche Furchungshöhle, welche ursprünglich an beiden Polen geöffnet war und durch das erwähnte Zusammenrücken der Zellen verschlossen wurde, vergrössert sich allmälig und wird mit Gallerte erfüllt. Das Endstadium der Furchung ist eine Coeloblastula, deren Wand aus ziemlich gleich grossen Zellen zusammengesetzt ist und ringsum gleiche Dicke aufweist.

Bei den Cnidariern tritt uns der Radiärtypus in den mannigfaltigsten Modificationen entgegen, die in der Vertheilung der Nahrungsdottersubstanzen, in dem Fehlen der Hüllmembranen, in dem lockeren Blastomerengefüge und Anderem ihre Ursache haben und oft nur individueller Natur sind, wie z. B. bei der oben p. 5 erwähnten „Blastomerenanarchie" von Oceania armata. Dass auch hier einzelne Formen sich dem streng regulären Typus nähern, sei an dem Beispiele von Aequorea Forskalea gezeigt, über deren Furchung wir durch Claus (1883) und Häcker (1892) orientiert sind. Die glashellen, membranlosen Eier dieser Form theilen sich durch eine vom Richtungskörperchenpol einschneidende Meridionalfurche in 2 gleich grosse Zellen (Fig. 4 *A*), welche durch nochmalige meridionale

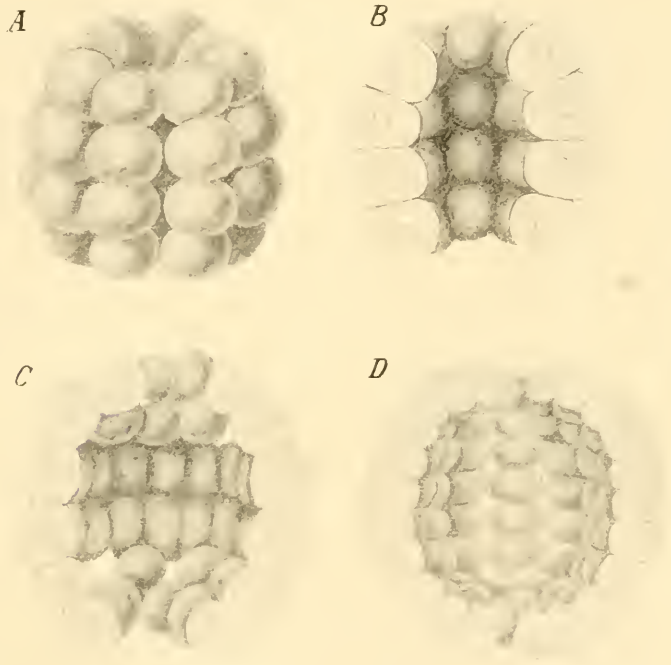


Fig. 3. Spätere Stadien der Furchung von Synapta digitata. (Nach Selenka.) *A* Stadium 32 in Seitenansicht; *B* dasselbe im Durchschnitte; *C* Stadium 64 im Durchschnitte; *D* Stadium 128 durchschnitten.

Theilung in 4 um eine kleine Furchungshöhle gruppirte Blastomeren zerlegt werden (Fig. 4 *B*). Das Stadium 8 wird durch das Auftreten einer Aequatorialfurche (Fig. 4 *C*), das Stadium 16 durch neu hinzukommende Meridionalfurchen (Fig. 4 *D*) entwickelt. Man erkennt, dass die 8 Zellen der animalen Hälfte häufig etwas kleiner sind, als die des unteren Cyclus, während Häcker in anderen Fällen von diesem Grössenunterschiede nichts wahrnehmen konnte. Das Stadium 32 (Fig. 4 *E* u. *F*) entsteht durch gleichzeitige Theilung der 16 vorhandenen Blastomeren in äquatorialer Richtung, wodurch 4 Zellenkränze von je 8 Furchungskugeln zu Stande kommen. Von

nun an werden die Theilungen weniger regelmässig. Es kommt eine anfangs rundliche Blastula (Fig. 4 *G* u. *H*) mit ziemlich gleich grossen Zellen zu Stande, welche sich bald mit Wimpern bedeckt, birnförmige Gestalt annimmt und am vegetativen Pole eine Zellverdickung ausbildet (vgl. Spec. Theil, 1. Aufl., p. 21, Fig. 14). Die Furchungshöhle, welche anfangs (in den Stadien 4—32) oben und unten geöffnet ist, wird durch Zusammenrücken der Zellen an den Polen in den späteren Stadien geschlossen.

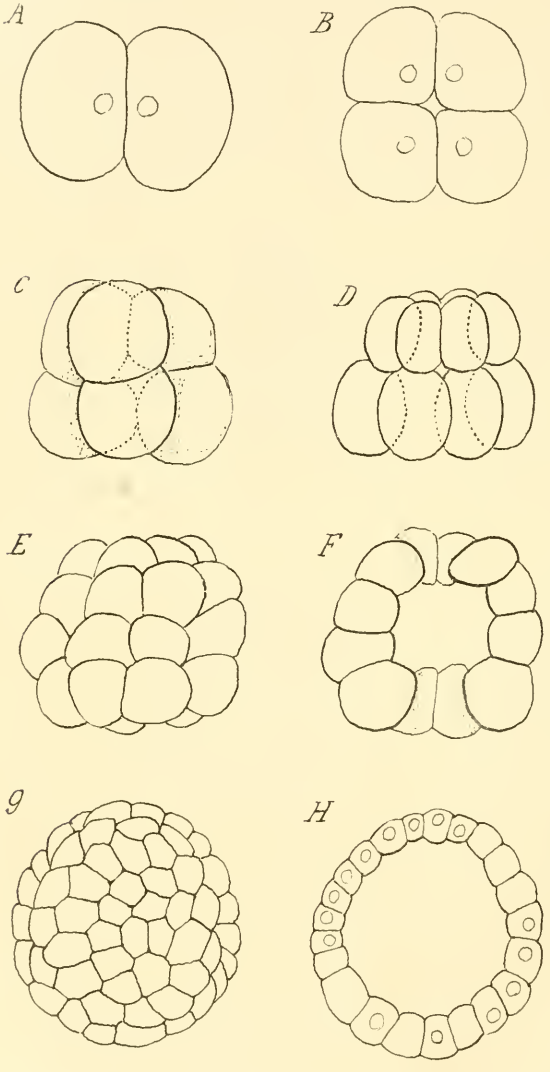


Fig. 4. Furchung von Aequorea nach Claus.
A Stadium 2; *B* Stadium 4, Polansicht; *C* Stadium 8, Seitenansicht; *D* Stadium 16; *E* Stadium 32, Seitenansicht; *F* dasselbe im Durchschnitt; *G* Blastula in Seitenansicht; *H* dieselbe im Durchschnitt.

Als ein weiteres Beispiel radiär-symmetrischer Furchung sei die der Echiniden dargestellt. Bei der besonderen Bedeutung, welche der Keim dieser Formen für die Lösung vieler Fragen der Entwicklungsphysiologie gewonnen hat, ist eine genaue Kenntniss ihrer normalen Furchungsweise von hervorragender Wichtigkeit. Wir verdanken dieselbe zunächst den Untersuchungen Selenka's (1878 und 1883). Später versuchten Wilson und Mathews (1895), sowie Driesch (1900) bezüglich der axialen Differenzirung des Echinidenkeimes zu exacteren Resultaten zu gelangen. Alle diese Angaben wurden durch neuere Beobachtungen Boveri's (1901) an Strongylocentrotus, einem besonders günstigen Objecte, zum Theil bestätigt, zum Theil corrigirt und in wünschenswerther Weise ergänzt.

Die Furchung der Echiniden ist eine inäquale. Wir unterscheiden Macromeren, Mesomeren und Micromeren. Letztere werden

am vegetativen Pole (!) zur Ausbildung gebracht. Während das Formale des Furchungsbildes für die verschiedenen Echinidenformen ziemlich übereinstimmend [1]) zu sein scheint, nimmt Strongylocentrotus insofern eine gewisse Sonderstellung ein, als hier durch eine mehr oder weniger deutliche Pigmentzone (Fig. 5 *A*) ein bestimmter, das Entoderm und sekundäre Mesenchym liefernder Keimbezirk sichtbar gemacht ist. Die Furchung dieser Form nähert sich hierdurch in gewissem Sinne den Formen mit determinativem Furchungscharacter.

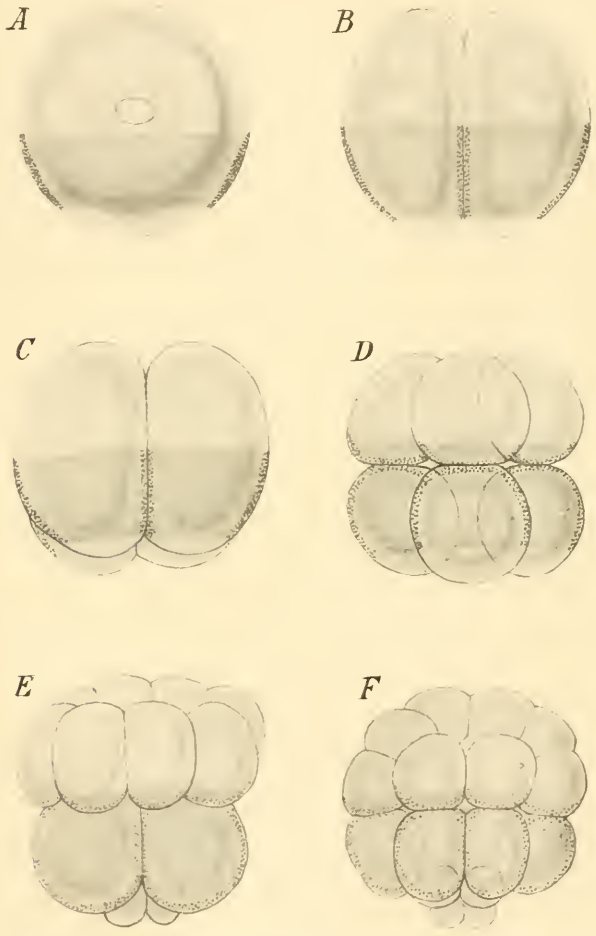


Fig. 5. Furchung von Strongylocentrotus (nach Boveri), seitliche Ansichten. *A* Theilung des 1. Furchungskerns, *B* Stadium 2, *C* Stadium 4, *D* Stadium 8, *E* Stadium 16, *F* Stadium 32.

Das Ei von Strongylocentrotus lividus, dessen Furchung wir nach Boveri (1901) schildern, ist von einer Gallerthülle umgeben,

1) Man vergleiche z. B. die Angaben von Théel (1892) für Echinocyamus pusillus.

welche an bestimmter Stelle eine canalartige Durchbohrung erkennen lässt, als letzte Andeutung einer daselbst früher vorhandenen, stielartigen Anheftung der Ovocyte an die Ovarialwand. An dieser Stelle werden die Richtungskörperchen ausgestossen. Hierauf erfolgt eine characteristische Umordnung der Eisubstanzen. Während das orangegelbe Pigment an der Ovocyte gleichmässig über die Oberfläche vertheilt erscheint, ordnet es sich jetzt zu einem Gürtel an (Fig. 5 *A*), welcher die vegetative Hälfte der Eier derart umkreist, dass am vegetativen Pole selbst eine pigmentfreie Kappe verbleibt. Der Mittelpunkt dieser Kappe markiert den vegetativen Pol, wie der erwähnte Gallertcanal resp. die Austrittsstelle der Richtungskörperchen den animalen Pol kennzeichnet. Der Eikern nimmt keine bestimmte Lagerung ein. Er liegt nicht in der Eiaxe, sondern beliebig excentrisch in der animalen oder vegetativen Hälfte. Die Spermatozoen treten durch den Gallertcanal oder an anderer Stelle durch die Gallerthülle an das Ei heran.

Die beiden ersten Theilungen sind meridional und äqual. Es bildet sich ein ungemein regelmässiges Stadium 4 (Fig. 5 *C*), dessen 4 Zellen an dem Schichtenbau des Eies derart participiren, dass jede Zelle eine animale pigmentfreie, eine vegetative der Pigmentzone angehörige Hälfte und eine pigmentlose Kuppe am vegetativen Pole erkennen lässt. Es muss erwähnt werden, dass der Pigmentgürtel sich nur auf die äusseren freien Oberflächenparthien der 4 Blastomeren vertheilt. Er wird nicht, wie man vielleicht vermuthen möchte, bei Durchschnürung der Blastomeren ins Innere des Keimes hineingezogen. Die Blastomeren grenzen mit pigmentfreien Flächen an einander (vgl. Fig. 6).

Die nächste (3.) Theilung ist eine äquatoriale und annähernd äquale (Fig. 5 *D* und Fig. 6 *B*). Die 4 animalen Blastomeren erhalten von der Pigmentzone nur an ihrem unteren Rande ein Weniges mitgetheilt (Fig. 5 *D*). Der grösste Theil des Pigmentgürtels fällt den 4 Blastomeren der vegetativen Hälfte zu.

Das für die Echiniden so ungemein characteristische Stadium 16 (Fig. 5 *E* und 6 *C*) wird durch eine meridionale und äquale Theilung der Zellen der animalen Hälfte, durch eine äquatoriale inäquale Theilung der Blastomeren der vegetativen Hälfte erreicht. Letztere schnüren nun die pigmentfreie Kuppe als 4 um den vegetativen Pol gruppirte Micromeren ab.

Aus diesem Stadium entwickelt sich das Stadium 32 (Fig. 5 *F* und Fig. 6 *D*), indem die Zellen der animalen Hälfte (Mesomeren), welche im Stadium 16 einen Kranz von 8 Zellen bildeten, äquatorial und äqual getheilt werden. Es entstehen so 2 über einander gelagerte Zellkränze der animalen Hälfte von je 8 Zellen (Fig. 5 *F*). Die 4 grossen pigmentreichen Macromeren des vegetativen Keimesabschnittes theilen sich nun meridional und liefern so einen Kranz von 8 noch immer ziemlich grossen Zellen (Fig. 6 *D*). Dagegen ist die Theilung der 4 Micromeren eine horizontale inäquale. Sie schnüren nämlich gegen den vegetativen Pol 4 kleinste Micromeren ab (Fig. 6 *D*). Im Inneren des Keimes ist die seit dem Stadium 8 entwickelte Furchungshöhle zu beachten.

Durch weitere Theilungen wird sodann der Grössenunterschied zwischen den Abkömmlingen der Macromeren, Mesomeren und Micromeren immer mehr ausgeglichen. Es entwickelt sich ein ungemein

reguläres, kugelförmiges Blastulastadium, dessen Wand überall gleich dick ist und aus gleich grossen Zellen besteht. Die pigmentierte Zone ist noch zu erkennen. Sie liefert das Entoderm und das secundäre Mesenchym. Die aus den Micromeren entstandene pigmentfreie Kappe am vegetativen Pole bildet das primäre Mesenchym, die pigmentfreie obere Hälfte nebst einem Antheil der pigmentierten Zone das Ectoderm. Noch ist der Bau der Blastula ein radiärsymmetrischer. Wie wir aus früheren Angaben und aus neueren

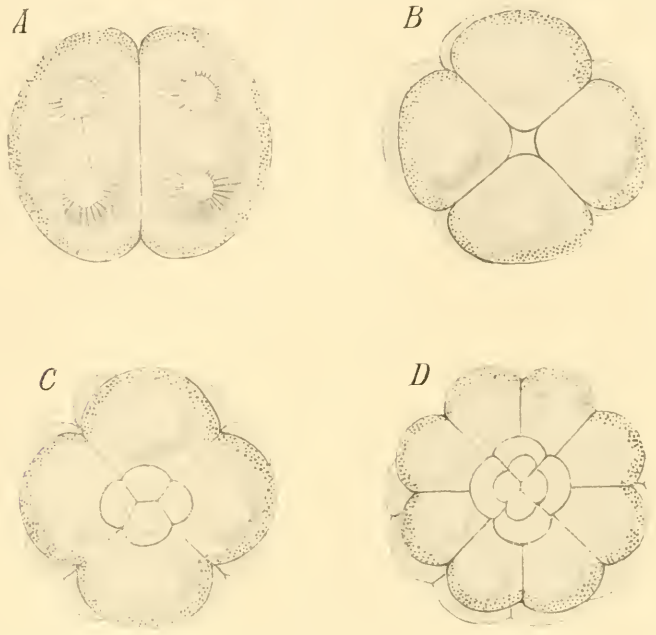


Fig. 6. Furchung von Strongylocentrotus (nach Boveri). Ansichten vom vegetativen Pole.
A Stadium 2, *B* Stadium 8, *C* Stadium 16, *D* Stadium 32.

Untersuchungen von Hermann Schmidt wissen, wird die bilaterale Symmetrie erst später durch symmetrische Anordnung der Zellen des primären Mesenchyms (vgl. Allg. Theil, Fig. 101 *A*, p. 222) und durch entsprechend angeordnete Wandverdickungen bemerkbar. Doch konnte Driesch durch Experimente nachweisen, dass eine nicht sichtbar ausgedrückte, physiologische oder virtuelle Bilateralität dem Echinidenkeime schon vom Stadium 8 an zukommt.

V. Der disymmetrische Typus.

Der disymmetrische Typus findet sich in der Furchung der Ctenophoren, deren Furchungsstadien bestimmte Beziehungen zu den eigenthümlichen Symmetrieverhältnissen der ausgebildeten Formen erkennen lassen. Unsere Kenntnisse von der Furchung der Ctenophoren beruhen auf den Mitteilungen von Allmann (1862), Kowalevsky (1866), Fol (1869), A. Agassiz (1874), Chun (1880) und

Metschnikoff (1885). Neuere Untersuchungen von Driesch und Morgan (1895), von Driesch (1896), von Fischel (1897, 1898), von H. E. Ziegler (1898), sowie von Rhumbler (1899) beziehen sich mehr auf die Feststellung der Potenzen der Blastomeren und auf Fragen der Mechanik der Zelltheilung. Es hat sich hierbei herausgestellt, dass dem Ctenophorenembryo die Fähigkeit der Regulation nur in sehr geringem Maasse zukommt. (Vgl. Allg. Theil, p. 127.) Wir werden den Mitteilungen Ziegler's in einigen das normale Entwicklungsgeschehen betreffenden Angaben zu folgen haben und können das Bild der Ctenophorenfurchung durch Bezugnahme auf bisher nicht veröffentlichte Beobachtungen Hatschek's an Pleurobrachia ergänzen, welche der Autor uns mitzuteilen die Güte hatte.

Schon Fol hat erkannt, dass jene Ebene, welche im Stadium 8 die Blastomeren in zwei krumme Reihen von je 4 Kugeln trennt, der späteren Tentakelebene (*bb* in Fig. 7 *C*) entspricht. Demnach ist die darauf senkrecht gerichtete Meridianebene des 8-zelligen Keimes als Magenebene oder Medianebene in Anspruch zu nehmen (*aa* in Fig. 7 *C*). Chun konnte feststellen, dass die erste Furchungsebene der späteren Magenebene gleichzustellen ist.

Das Ei der Ctenophoren (vgl. Spec. Theil, Fig. 64, p. 88) lässt eine oberflächliche Plasmaschicht (Ectoplasma) und eine innere vacuolenreiche Dottermasse (Endoplasma) erkennen. Der Kern liegt im Ectoplasma. Nach Hatschek bezeichnet seine Lage den vegetativen Pol des Eies, und hier werden auch die Richtungskörperchen gebildet. Wenigstens kann man in den meisten Fällen noch in späteren Stadien die Richtungskörperchen an der vegetativen Hälfte des Keimes (an den Macromeren) angeheftet sehen. Die erste Furche schneidet am vegetativen Eipole ein (Fig. 7 *A*) und rückt allmählich gegen den animalen Pol vor. (In unserer Abbildung Fig. 7 *A* ist der vegetative Pol oben, der animale Pol unten.) Zum Schlusse sind die beiden Zellen am animalen Pol durch einen Plasmafaden verbunden, der dann durchreisst. Die beiden ersten Theilungen sind meridional und äqual. Dementsprechend besteht das Stadium 4 (Fig. 7 *B*) aus 4 gleich grossen, im Kreuz gestellten Blastomeren. Da die erste Furche der Magenebene, die zweite der späteren Tentakelebene (oder Trichterebene, vgl. diesbezüglich den Spec. Theil dieses Werkes, 1. Aufl., p. 86) entspricht, so enthält jede der 4 ersten Blastomeren die Anlage eines späteren Körperquadranten (vgl. Allg. Theil, p. 127).

Die 3. Teilung wird von Hatschek als eine diagonale bezeichnet. Sie verläuft schräg vom animalen Pol und der Medianseite nach der vegetativen Hälfte und den lateralen Parthien des Keimes. (Man vergleiche bezüglich der Lage dieser Furche unsere Fig. 7 *D*, in welcher der animale Pol unten, der vegetative oben zu denken ist.) Diese Theilung ist etwas inäqual. Das Stadium 8 besteht aus 4 grösseren Zellen (den submedianen), welche die Mitte des Embryos einnehmen, und aus 2 Paaren von kleineren (subtentacularen) Zellen, welche an die Seiten gerückt erscheinen (Fig. 7 *C* und *D*); da sie gleichzeitig etwas weiter nach oben (gegen die animale Seite) getreten sind, so stellt das Stadium 8 eine von rechts nach links (d. h. im Sinne der Tentakelebene) gekrümmte Platte dar. Wir können von nun an eine convexe vegetative und eine concave animale Seite der Zellplatte unterscheiden. Wie bereits erwähnt, theilt die Tentakelebene (*bb* in Fig. 7 *C*) das Stadium 8 derart, dass jederseits eine gekrümmte

Reihe von 4 Zellen liegt. Die Median- oder Magenebene (*aa* in Fig. 7 *C*) theilt den Keim in zwei aus je 2 grösseren (submedianen) und 2 kleinern (subtentacularen) im Viereck angeordneten Zellen bestehende Hälften.

Mit der nächsten (4.) Theilung werden 8 Micromeren nach einem von METSCHNIKOFF bereits angedeuteten, von ZIEGLER genauer erkannten, etwas eigenthümlichen Theilungsmodus abgegeben. Nach der Lage der Spindeln und dem ersten Auftreten der Furchen würde man erwarten, dass die 8 Micromeren an der convexen Seite des Embryos zur Entwicklung kommen. Bevor diese 8 Zellen aber vollständig abgetrennt werden, füllen sie sich durch nachrückende Dottermassen immer mehr und mehr an, so dass schliesslich die 8 an der animalen Seite gelegenen Zellen als Micromeren aus der Theilung resultieren (Fig. 7 *E* u. *F*). Vielfach ist eine ungemein regelmässige paarweise Anordnung der Micromeren dieses Stadiums zu erkennen, indem die beiden einem Quadranten zugehörigen Micromeren näher an einander liegen, während die Micromeren verschiedener Quadranten durch weitere Spatien von einander getrennt sind (Fig. 7 *E*).

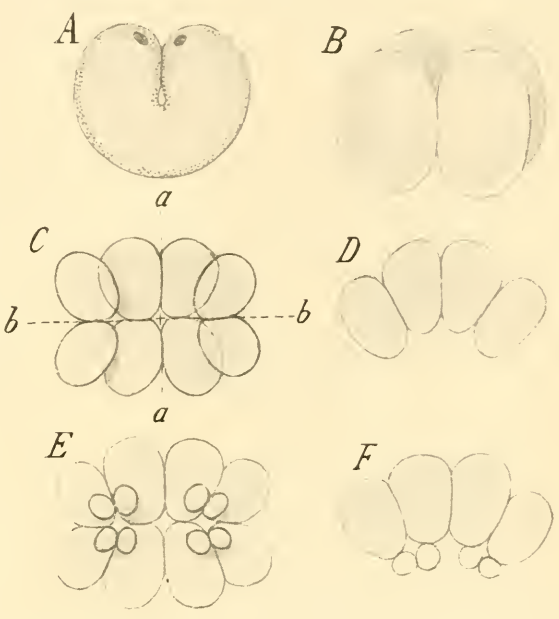


Fig. 7. Furchung der Ctenophoren. (Nach ZIEGLER.) Schema.

A Ei in Zweiteilung; *B* 4-zelliges Stadium; *C* Stadium 8, vom animalen Pol gesehen, *aa* Magen- oder Medianebene, *bb* Transversal- oder Senkfadenebene (Trichterebene); *D* dasselbe in seitlicher Ansicht; *E* Stadium 16, vom animalen Pol; *F* dasselbe in seitlicher Ansicht.

In Fig. *A*, *D* und *F* ist der vegetative Pol nach oben gerichtet.

Das nächstfolgende Stadium (Stadium 32, Fig. 8 *A*) wird erreicht, indem sich die 8 Micromeren theilen und die 8 Macromeren nochmals je eine Micromere abgeben. Bei Beroë werden nach ZIEGLER die Micromeren in den vier mittleren Octanten äqual getheilt, in den vier äusseren Octanten aber inäqual. Hierin, wie in dem Umstande, dass die Theilungen in den subtentacularen Octanten (*st*) früher erfolgen, als in den submedianen (*sm*), zeigt sich eine Verschiedenheit in der Theilungsweise der beiden Gruppen. Nach HATSCHEK ist bei Pleurobrachia diese Verschiedenheit noch eine viel beträchtlichere, indem die subtentacularen Macromeren sich an der Production von Micromeren intensiver betheiligen, als die submedianen Macromeren.

Man kann aus Fig. 8 ersehen, wie sich die weiteren Micromerentheilungen bei Beroë gestalten. Im Stadium 32 (Fig. 8 *A*) enthält jeder Octant eine Macromere und 3 Micromeren, welche in den submedianen Octanten ziemlich gleich gross, in den subtentacularen inäqual sind. Es theilen sich nun zunächst die Micromeren der subtentacularen Octanten (Fig. 408 *B*). Zuerst wird die kleinste der Micromeren äqual getheilt, darauf die Schwesterzelle inäqual. Zuletzt theilt sich jene Micromere, welche bei der früheren Theilung von den subtentacularen Macromeren abgeschnürt wurde. In den submedianen Octanten theilen sich jene Micromeren, welche bei der früheren Theilung vom entsprechenden Macromer abgegeben wurden, äqual, die beiden übrigen sehr inäqual. Bei Pleurobrachia verläuft nach Hatschek die Micromerentheilung nach einem etwas anderen Typus.

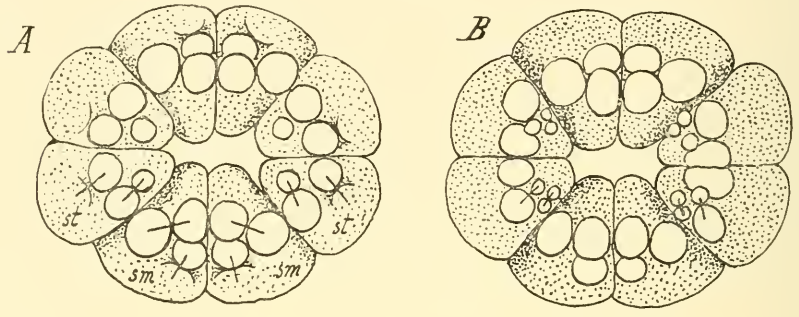


Fig. 8. Micromerentheilungen bei Beroë. (Nach Ziegler.) Schematische Ansichten des Keimes vom animalen Pole.

A Stadium 32, *B* späteres Stadium, *sm* submediane, *st* subtentaculare Macromeren.

Wenn die Abgabe von ectodermalen Micromeren von Seiten der Macromeren abgeschlossen ist, so werden in späteren Stadien die Macromeren äqual getheilt, wodurch sich ihre Zahl auf 16 erhöht. Dann produciren sie jene kleinen Zellen, welche Metschnikoff fälschlich für die Mesodermanlage gehalten hat. Nach Hatschek sind sie dazu bestimmt, hauptsächlich das Epithel der Tentakelgefässe zu liefern (vgl. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. p. 185).

Die Micromeren bilden zunächst einen geschlossenen Gürtel, welcher in späteren Stadien die Macromeren mützenförmig überwächst. Die innere Oeffnung dieses Zellringes, welche dem animalen Pole entspricht, erhält sich während des Umwandlungsprocesses ziemlich lange. An der Stelle ihres Verschlusses wird, wie schon Metschnikoff erkannte, später der Sinneskörper ausgebildet.

Gardiner (1895) hat für eine Turbellarienform Leptochoerus caudatus einen eigenartigen Furchungsmodus beschrieben, den man wohl als disymmetrisch aufzufassen hätte. Doch haben Nachuntersuchungen von E. B. Wilson ergeben, dass diese Form, wie Leptoplana und Discocoelis, dem Spiraltypus folgt (vgl. Treadwell, Journ. of Morph., 1901, p. 463).

VI. Bilateraltypus.

Der Bilateraltypus ist dadurch gekennzeichnet, daß eine bilateral-symmetrische Anordnung der Blastomeren resp. der Substanzen des Keimes schon in frühen Stadien zu erkennen ist, vielfach schon im befruchteten Ei oder an den Ovocyten. Er findet sich bei den verschiedenen Gruppen der Chordaten, insoweit es sich bei ihnen um holoblastische Eier handelt, und kann je nach dem Dotterreichthum des Eies sowohl bei Formen mit annähernd äqualem oder bei deutlich inäqualem Furchungstypus zur Beobachtung kommen. Wir wählen als erstes Beispiel zur Veranschaulichung dieser Entwicklungsweise Amphioxus, dessen Furchung, wenngleich deutlich inäqual und bilateral, doch wegen der verhältnissmässig geringen Grössenunterschiede der Blastomeren sich dem äqualen Typus nähert.

1. Amphioxus.

Die Furchung von Amphioxus wurde von KOWALEVSKY (1867), HATSCHEK (1881), E. B. WILSON (1893), SAMASSA (1898) und CERFONTAINE (1906) studiert. Es scheint eine gewisse Variabilität vorzuliegen. Wir halten uns an jenen Furchungsmodus, welcher von CERFONTAINE als in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vorkommend, die Norm repräsentirend erkannt wurde. Das abgelegte und befruchtete Ei von Amphioxus (Fig. 9) weist schon eine bilateral-symmetrische Anordnung der Eisubstanzen auf. Der animale Pol (*an*) ist durch die Lage des zweiten Richtungskörperchens gekennzeichnet. Der erste Richtungskörper, welcher ausserhalb der Eihüllen (vitelline und perivitelline Membran) gelegen ist, geht frühzeitig verloren. Fig. 9 stellt einen schematischen Medianschnitt durch das befruchtete Ei von Amphioxus dar. Man erkennt, dass die centrale Plasmaanhäufung, in welcher der erste Furchungskern gelegen ist, sich nach der einen Seite des Eies, und zwar nach der späteren Vorderseite (*A*), stärker ausdehnt, als nach der hinteren Seite. Bezüglich der Orientirung dieses Medianschnittes und der

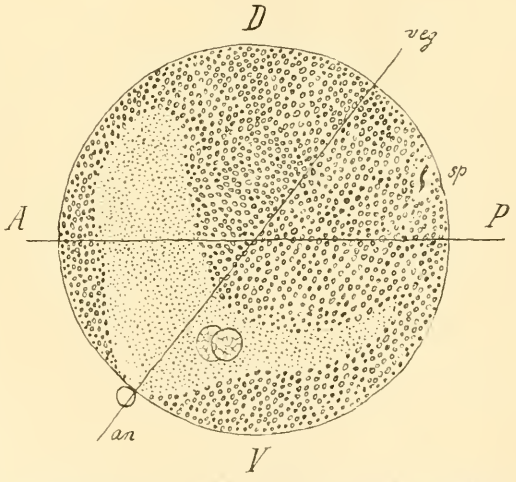


Fig. 9. Ei von Amphioxus im schematischen Medianschnitt. (Nach CERFONTAINE.)

Man erkennt im Inneren die beiden Copulationskerne in einer plasmatischen Substanz, die sich in mächtigerer Ausdehnung gegen *A* erstreckt. Der animale Pol durch den 2. Richtungskörper gekennzeichnet.

A vorn, *P* hinten, *D* dorsal, *V* ventral, *an* animaler Pol, *veg* vegetativer Pol der Eiaxe, *sp* ein Rest des Spermatozoons.

Furchungsbilder Fig. 10 und 11 ist zu bemerken, dass die Aufstellung desselben derjenigen einer normal orientierten Larve bei der Ansicht von der linken Körperseite entspricht. Der Richtungskörper ist ventralwärts gelegen, aber nicht in der Mitte der späteren Ventralseite, sondern etwas nach vorn gerückt. Die Linie AP entspricht der späteren Körperlängsaxe, der Punkt A dem vorderen, der Punkt P dem hinteren Körperende. Derjenige Halbmeridian, welcher in Fig. 9 vom Richtungskörper über die Punkte A und D zum vegetativen Pole zieht, kennzeichnet die anterodorsale, der andere Halbmeridian, der vom vegetativen Pole über die Punkte P und V zum Richtungskörperchenpol zieht, die posteroventrale Seite des Eies. Die primäre Eiaxe und dementsprechend auch die Furchungsaxe hat sonach mit Bezug auf die späteren Körperachsen eine schräge Lage. Der animale Pol liegt ventral nach vorn gerückt, der vegetative Pol dorsal nach hinten. Die bilateral-symmetrische Anordnung der Eisubstanzen ist also dadurch gegeben, dass wir eine anterodorsale an Protoplasma reiche Eihälfte von einer posteroventralen, an Nahrungsdotter reicheren Eihälfte unterscheiden können. Erstere liefert beim späteren Furchungsprocess stets etwas kleinere und in der Zelltheilung etwas voraus eilende Blastomeren. Man könnte das Verhältnis auch in der Weise ausdrücken, dass hier ein eigenartiger telolecithaler Eibau vorliegt, bei welchem das Centrum der Nahrungsdotteransammlung nicht bloss gegen den vegetativen Pol, sondern gleichzeitig gegen die hintere (richtiger posteroventrale) Seite verschoben ist.

Nach Cerfontaine ist dieser bilaterale Eibau schon vor der Befruchtung in der Oocyte I. Ordnung zu erkennen, also zur Zeit, wenn die erste Richtungsspindel gebildet wird. Wenn wir die Angaben von Neidert und Leiber, von Zarnik und von Cerfontaine richtig deuten, so entspricht der animale Pol der Eizelle einem hypothetischen Anheftungspunkte der Oogonien im Keimepithel, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass in den jüngsten Ovarien eine eigentlich epitheliale Anordnung der Keimzellen nicht zu erkennen ist. Es würden sonach die Eier von Amphioxus sich bezüglich der Determinirung des animalen Poles ähnlich verhalten, wie die der Echiniden (vgl. p. 21). Ihnen würden die Nemertinen, die Anneliden und Mollusken in merkwürdiger Weise gegenüberstehen, bei welchen Formen der Anheftungsstiel den vegetativen Pol kennzeichnet.

Das Ei von Amphioxus ist keineswegs dotterarm (alecithal). Es ist — von der oben erwähnten Plasmaansammlung abgesehen — überall reichlich mit Nahrungsdotterkörnchen erfüllt.

Die erste Furche ist eine meridionale und entspricht der Medianebene. Das Ei wird durch sie in zwei gleiche Hälften, eine rechte und eine linke, getheilt (Fig. 10 *A*). Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, auf die erste senkrecht stehend, aber die Theilung ist eine etwas inäquale (Fig. 10 *B*, 11 *A*). Das Stadium 4 besteht dementprechend aus 2 etwas kleineren anterodorsalen und 2 etwas grösseren posteroventralen Blastomeren. Die Lage der dritten Furche ist eine latitudinale oder äquatoriale und die Theilung eine inäquale, so dass 4 animale Micromeren von 4 der vegetativen Hälfte angehörenden Macromeren getrennt werden (Fig. 10 *C*, 11 *B*). Aber entsprechend den im Stadium 4 bemerkbaren Grössenunterschieden machen sich auch hier schwache Differenzen bemerkbar. Das Stadium 8

besteht aus 4 Paaren von Zellen von verschiedener Grösse. Wir können an den 4 Micromeren 2 kleinere anterodorsale und 2 grössere posteroventrale unterscheiden, und das Gleiche gilt auch für die 4 Macromeren.

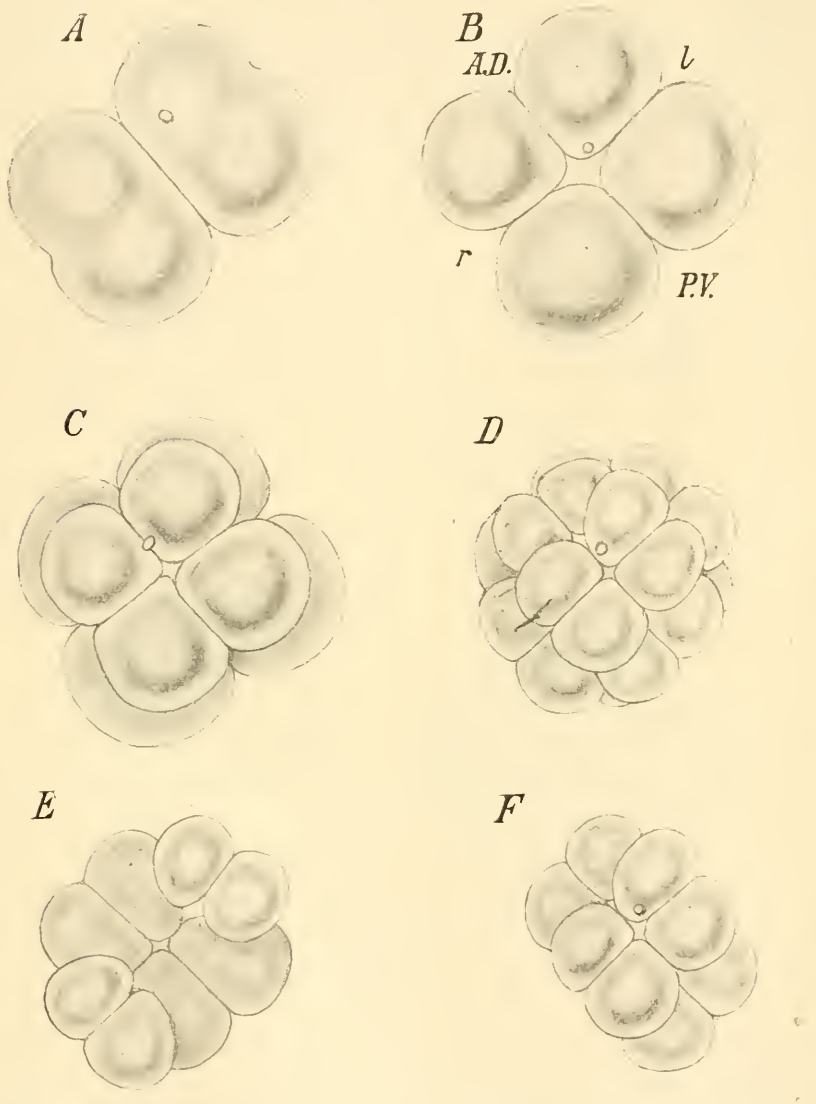


Fig. 10. Furchung von Amphioxus nach CERFONTAINE, sämmtliche Bilder in der Richtung vom animalen Pole gesehen.

A Stadium 2 im Uebergang zu Stadium 4, *B* Stadium 4, *C* Stadium 8, *D* Stadium 16, *E* vegetative Hälfte von Stadium 16, *F* animale Hälfte von Stadium 16. *r* rechts, *l* links, *AD* anterodorsale, *PV* posteroventrale Seite des Keimes.

Das Stadium 16 sollte nun durch eine meridionale Theilung der 8 vorhandenen Blastomeren erreicht werden. In der That werden

die Spindeln zunächst so angelegt, wie wenn es sich um eine Theilung in meridionaler Richtung handeln würde. Im weiteren Verlaufe der Theilung aber werden die Furchen, während sie immer tiefer einschneiden, von ihrer ursprünglichen Richtung in characteristischer Weise abgelenkt. Man kann im Allgemeinen sagen, dass die Theilungsebenen in den 4 Micromeren die Tendenz haben, sich auf die Medianebene senkrecht zu stellen (Fig. 10 *F*), während sie in den 4 Macromeren mehr zur Medianebene parallel gestellt werden (Fig. 10 *E*). Es resultiert hieraus, dass im Stadium 16 die 8 Zellen der animalen Hälfte eine aus zwei der Medianebene parallelen Reihen von je 4 Zellen zusammengesetzte Platte darstellen (Fig. 10 *F*), welche

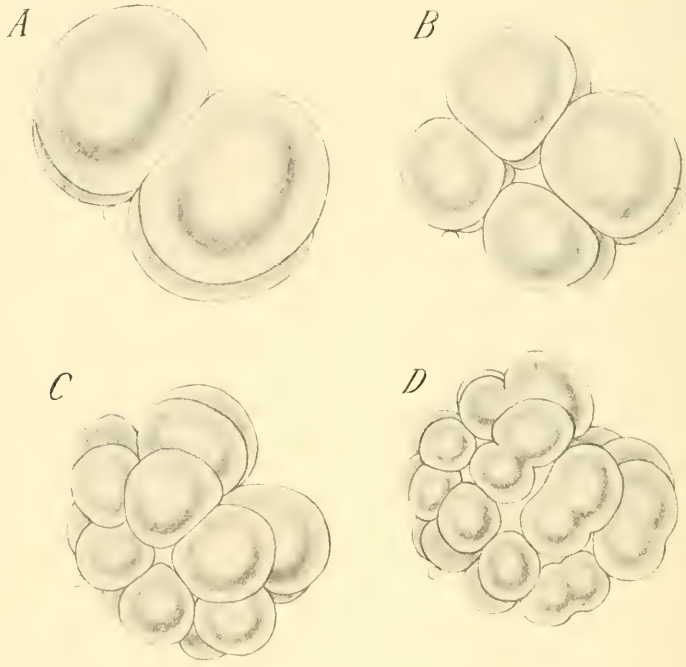


Fig. 11. Furchung von Amphioxus (nach CERFONTAINE). Sämmtliche Bilder in der Ansicht von der linken Körperseite.

A Stadium 4, *B* Stadium 8, *C* Stadium 16, *D* Uebergang zum Stadium 32. Die Orientirung der Stadien dieselbe wie die des Eies im Medianschnitt in Fig. 9.

von vorn nach hinten gekrümmt ist, während umgekehrt die Macromeren eine von rechts nach links gekrümmte in ähnlicher Weise angeordnete Platte (Fig. 10 *E*) bilden. Man kann sich nach CERFONTAINE das Verhältniss dadurch veranschaulichen, dass man die beiden Hände gekreuzt mit den Palmarflächen sich berührend, horizontal über einander legt, die rechte Hand oben, die linke unten. Krümmt man dann die beiden Hände etwas ein, so würde die rechte Hand der Micromerenplatte, die linke der Macromerenplatte entsprechen (Fig. 10 *D* und 11 *C*).

Das Stadium 32 sollte durch äquatoriale oder latitudinale Theilungen aus dem Stadium 16 entwickelt werden (Fig. 11 *D*).

Immerhin sind auch hier gewisse typische Abweichungen von diesem Schema. Wenn sich die 8 Zellen der Micromerenplatte zur Theilung anschicken, so sollte man meinen, dass alle 8 Zellen parallel zur Medianebene durchgeschnürt werden würden. Jene 4 Micromeren, welche den animalen Pol umgeben, theilen sich in der That in dieser Richtung. Dagegen wird die Theilungsebene in dem anterodorsalen und posteroventralen Paare aus der ursprünglich angelegten Richtung derart abgelenkt, dass jede Zelle in zwei über einander gelagerte Theilproducte zerfällt (Fig. 11 *D*). Die Theilung ist also schliesslich in der That eine äquatoriale. Ebenso werden die 8 Macromeren äquatorial getheilt (Fig. 11 *D*).

Vom Stadium 32 ab werden die Theilungen weniger regelmässig. Wir verfolgen sie nicht im Einzelnen. Es entwickelt sich die bekannte für Amphioxus characteristische Coeloblastula (Fig. 1, p. 10), welche am animalen Pole kleinere, am vegetativen Pole die grössten Zellen erkennen lässt. Der bilateral-symmetrische Bau dieses Stadiums ist daran bemerkbar, dass die Zellen der anterodorsalen Hälfte etwas kleiner sind, als die Zellen der posteroventralen Hälfte im nämlichen Horizonte.

2. Ascidien.

Der Furchung von Amphioxus schliesst sich die der Ascidien an, welche durch die Untersuchungen von Kowalevsky (1866, 1871), von Kupffer (1870), von Seeliger (1885), von Van Beneden und Julin (1884, 1886), von Castle (1896), von Chabry (1887), von Davidoff (1889—1891), von Samassa (1894) und von Conklin (1905) bekannt geworden ist. Die Entwicklung der Ascidien besitzt, wie wir durch Conklin's wichtige Untersuchungen wissen, typisch determinativen Character, indem schon im Ei bestimmte organbildende Keimbezirke durch substanzielle Differenzen gekennzeichnet erscheinen, während die Amphioxus-Entwicklung diesen Character nicht aufweist. Wir folgen in unserer Darstellung den Angaben von Conklin für Cynthia (Styela) partita. Das Ovarialei dieser Form besitzt eine oberflächliche Plasmaschicht, in welcher die Testazellen vorübergehend eingelagert erscheinen und welche gelbliche Pigmentkörnchen in gleichmässiger Vertheilung aufweist. Die Eier der Ascidien werden, von complicirten Hüllen (Follikelzellen, Chorion, Testazellenschicht) umgeben, als Ovocyten I. Ordnung abgelegt. Erst nach dem Eindringen des Spermatozoons erfolgt die Bildung der

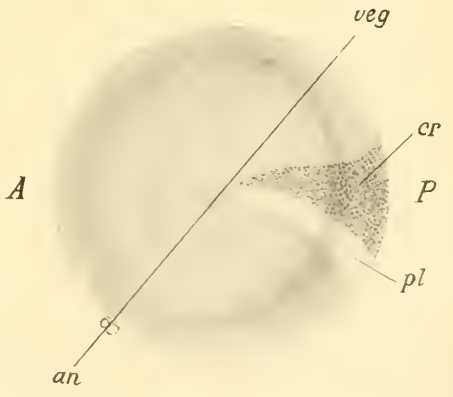


Fig. 12. Ei von Cynthia partita, linke Seitenansicht, schematisch (nach Conklin).

A vorn, *P* hinten, *an* animaler, *veg* vegetativer Pol der Eiaxe, *cr* gelber Halbmond, *pl* helle Plasmazone.

Richtungskörperchen. Gleichzeitig vollziehen sich im Ei wichtige Substanzumordnungen. Das gelb gefärbte Plasma strömt nach dem vegetativen Pole ab, um sich schliesslich (dem Spermatozoon folgend) zu einem die hintere Eihälfte umziehenden gelben Halbmonde anzuordnen (Fig. 12 *cr*). Diesen begleitet eine ähnliche Schicht helleren Protoplasmas (Fig. 12 *pl*), welches bei dem Zusammenbruch des Keimbläschens aus letzterem frei geworden ist. Das Ei hat also in diesem Stadium deutlich bilateral-symmetrischen Bau. Die erste Theilung ist meridional und fällt in die Medianebene (Fig. 13 *A*, *B*). Der gelbe Halbmond wird symmetrisch getheilt. Noch während der Ausbildung des Stadiums 2 gehen die Processe der Substanzumordnung weiter, so dass erst bei Vollendung dieses Stadiums eine gewissermaassen definitive Lokalisierung der „organbildenden Substanzen“

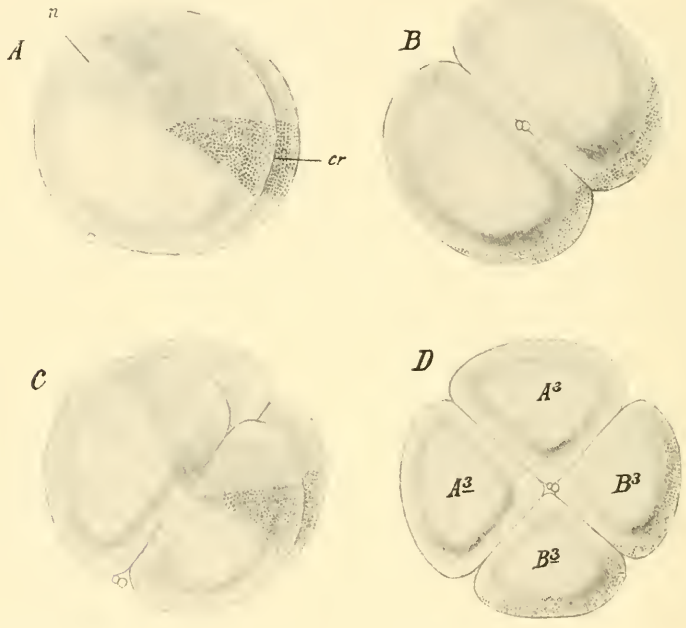


Fig. 13. Furchung von Cynthia partita (nach CONKLIN).
A Stadium 2 von der linken Seite, *B* dasselbe vom animalen Pole, *C* Stadium 4 von der linken Seite, *D* dasselbe vom animalen Pole, *cr* gelber Halbmond, *n* lichtgrauer Halbmond (Neurochordalanlage).

erreicht wird. Wir finden, dass das hellere Protoplasma in der animalen Hälfte des Keimes angehäuft wird, während die vegetative Hälfte (abgesehen von dem Territorium des gelben Halbmondes *cr*) von dichtkörnigem, dotterreichem Material erfüllt ist. Auch in letzterem tritt eine weitere Differenzirung zu Tage. Man bemerkt eine hellere, dem Aequator anliegende Parthie, die in der vorderen Eihälfte eine Art Halbmond bildet (Fig. 13 *A*, *n*), und eine dunklere in den dem vegetativen Pole genäherten Regionen dieser Hemisphäre. Letztere ist die Region, aus welchem das Entoderm hervorgeht. Der erwähnte hellgraue vordere Halbmond stellt die Anlage der Neuro-Chordalplatte

dar; der gelbe Halbmond liefert Mesenchym und die Myoblasten, während aus der plasmareichen animalen Hemisphäre das Ectoderm (die Epidermis der Larve) hervorgeht.

Die Scheidung der erwähnten „organbildenden Substanzen" ist keine ganz scharfe und ihre Anordnung noch immer nicht vollkommen die definitive. Man findet in allen Zellen des Stadiums 8 und der folgenden noch etwas gelbes Pigment um die Kerne. Es wurde also nicht alles pigmentführende Protoplasma in dem gelben Mesodermhalbmond gesammelt. Noch in späteren Stadien der Furchung können einzelne Substanzen auf bestimmte Zellen oder Zellgruppen concentrirt werden.

Auch die zweite Theilung ist eine meridionale und bei Cynthia etwas inäqual (Fig. 13 *C* und *D*). Sie trennt 2 etwas grössere vordere von 2 etwas kleineren hinteren Zellen. Wir verwenden die Ausdrücke „vorn" und „hinten" nur der Bequemlichkeit halber. Richtiger würden wir den Keim der Ascidien ebenso zu orientiren haben, wie wir dies oben für Amphioxus (p. 27) angaben, so dass wir eine anterodorsale und eine posteroventrale Eihälfte zu

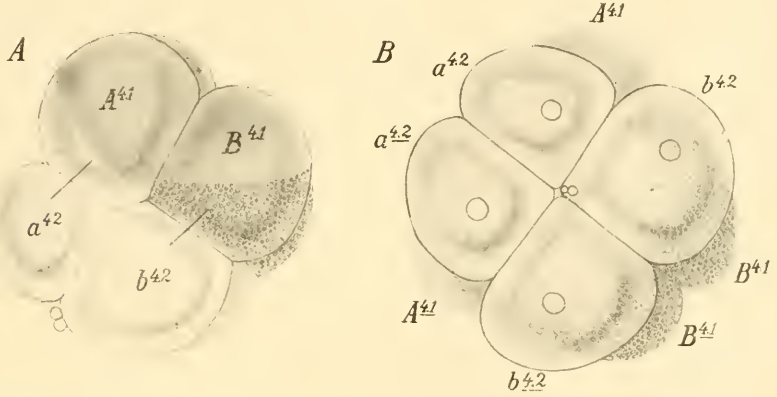


Fig. 14. Furchung von Cynthia partita (nach Conklin).
A Stadium 8 von der linken Seite, *B* dasselbe vom animalen Pole.

unterscheiden hätten. Wir bezeichnen nach Conklin (unter Anwendung einer von Kofoid eingeführten, von Castle für die Ascidien verwendeten, hier etwas modificirten Nomenclatur) die beiden vorderen Zellen dieses Stadiums mit A^3 und $A\underline{^3}$, die hinteren mit B^3 und $B\underline{^3}$, wobei die unterstrichenen Buchstaben immer die rechte Hälfte des Embryos kennzeichnen. Der Index ^{3} deutet an, dass es sich um die 3. Zellengeneration (das Ei als 1. Generation gerechnet) handelt. Von der dritten Theilung ab werden die Zellen der animalen Hälfte mit kleinen, die der vegetativen Hälfte mit den entsprechenden grossen Buchstaben bezeichnet. Es theilt sich also beispielsweise A^3 in $A^{4.1}$ und $a^{4.2}$. Die erste Ziffer des Exponenten bezeichnet immer die Zellgeneration, die zweite Ziffer die Stellung der betreffenden Zelle in ihrem Verhältniss zum vegetativen Pole, derart, dass bei äquatorialen Theilungen jene Zelle, welche am vegetativen Pole liegt, mit dem 2. Exponenten ^{1}, jede darüber gelegene Zelle mit einem entsprechend höheren versehen wird. Es mögen die Principien dieser Nomenclatur

des Weiteren aus der hier folgenden practischen Anwendung ersehen werden.

Die dritte Theilung ist eine äquatoriale und etwas inäquale (Fig. 14). Es werden 4 kleinere Zellen der animalen Hälfte ($a^{4.2}$, $a^{\underline{4.2}}$, $b^{4.2}$, $b^{\underline{4.2}}$) von 4 etwas grösseren der vegetativen Hälfte ($A^{4.1}$, $A^{\underline{4.1}}$, $B^{4.1}$, $B^{\underline{4.1}}$) getrennt. Der Grössenunterschied ist jedoch kein sehr erheblicher und nur in der vorderen Eihälfte deutlicher ausgeprägt. Die gesammte ungemein characteristische Configuration des Stadiums 8 erklärt sich aus der Lage der Spindeln, welche zur Erreichung dieses Stadiums führen. Diese Spindeln stehen nämlich nicht vollkommen vertical. Zunächst bemerkt man in einer Seitenansicht des Stadiums 8 (Fig. 14 *A*), dass die 4 animalen Zellen gegen die vegetativen etwas in der Richtung nach vorn verschoben sind, was zur Ausbildung einer ungemein typischen „Brechungsfurche" Veranlassung giebt. Die Spindeln sind aber auch gegen die Mediane in bestimmter Weise geneigt. In der vorderen Eihälfte neigen sie sich derart, dass sie gegen den animalen Pol convergiren. Daher kommt es, dass im ausgebildeten Stadium 8 die Kerne der animalen Zellen $a^{4.2}$, $a^{\underline{4.2}}$ näher an einander liegen, als die der vegetativen $A^{4.1}$, $A^{\underline{4.1}}$ (Fig. 14 *B*). In der hinteren Eihälfte ist das Verhältniss umgekehrt. Hier sind die Kerne der animalen Blastomeren $b^{4.2}$, $b^{\underline{4.2}}$ weit auseinandergerückt, die der vegetativen $B^{4.1}$, $B^{\underline{4.1}}$ genähert. Dementsprechend bilden die 4 animalen Zellen $a^{4.2}$, $a^{\underline{4.2}}$, $b^{4.2}$, $b^{\underline{4.2}}$ zusammen eine Platte, welche vorn verschmälert und hinten verbreitert ist; während die Platte der 4 vegetativen Zellen ($A^{4.1}$, $A^{\underline{4.1}}$, $B^{4.1}$, $B^{\underline{4.1}}$) das umgekehrte Verhalten erkennen lässt (Fig. 14 *B*).

Die nächste Theilung, welche zum Stadium 16 hinüberleitet, sollte eine meridionale sein. Sie wird aber von den oben erläuterten Verhältnissen der Configuration beeinflusst (Fig. 15 *A*). In der ani-

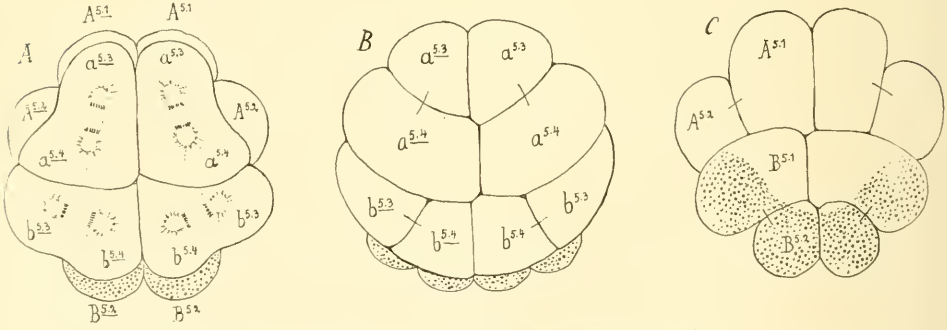


Fig. 15. Furchung von Cynthia partita (nach Conklin).
A Uebergang von Stadium 8 zum Stadium 16 vom animalen Pole, *B* Stadium 16, animale Hälfte, *C* Stadium 16, vegetative Hälfte des Keimes.

malen Hälfte haben die Spindeln in den vorderen schmäleren Zellen ($a^{4.2}$) die Neigung, sich parallel zur Medianebene zu stellen, während sie in den hinteren breiteren Zellen ($b^{4.2}$) sich mehr transversal anordnen. Bei der nachfolgenden Theilung werden in der vorderen Hälfte die Zellen $a^{5.3}$ und $a^{5.4}$ hinter einander, die Zellen $b^{5.3}$ und $b^{5.4}$ mehr neben einander gelagert erscheinen (Fig. 15 *B*). Um-

gekehrt liegen in der vegetativen Hälfte die vorderen Zellen $A^{5.1}$ und $A^{5.2}$ neben einander, die hinteren $B^{5.1}$ und $B^{5.2}$ hinter einander (Fig. 15 *C*). Die Zelle $B^{5.2}$ besteht beinahe ausschliesslich aus Substanz, die dem gelben Halbmonde entstammt. Die Zelle $B^{5.1}$ hingegen besteht nur zur Häfte aus gelber Substanz, zur anderen Hälfte aus grobkörniger, grauer Dottersubstanz.

Wir wollen des Weiteren nur mehr die Theilungen in der vegetativen Hälfte des Embryos verfolgen, da die animale Hälfte doch nur Ectodermzellen liefert. Wenn in den Zellen der vegetativen Hälfte die fünfte Theilung sich vorbereitet, so liegen die Spindeln in den 4 vorderen Zellen ungefähr der Medianebene parallel. Es werden durch die darauf folgende Theilung 8 Zellen gebildet, von denen 4 den Aequator berühren. Es sind dies die Zellen $A^{6.2}$ und $A^{6.4}$; über ihnen, mehr dem vegetativen Pol genähert, liegen die Zellen $A^{6.3}$ und $A^{6.1}$ (Fig. 16 *A*). Diese Theilung der vorderen vegetativen Zellen in einen Halbkreis von 4 den Aequator berührenden und einen Halbkreis von 4 in die Nähe des vegetativen Poles gerückten Zellen ist eine entschieden differentielle. Während die letzteren graukörnige Substanz erhalten und zu Entodermzellen werden, stellen die ersteren, dem Aequator genäherten Zellen, welche helleres Plasma mitbekommen, die Neurochordalanlage dar. Aus ihnen geht später die Chordaanlage und ein Theil der Neuralplatte hervor.

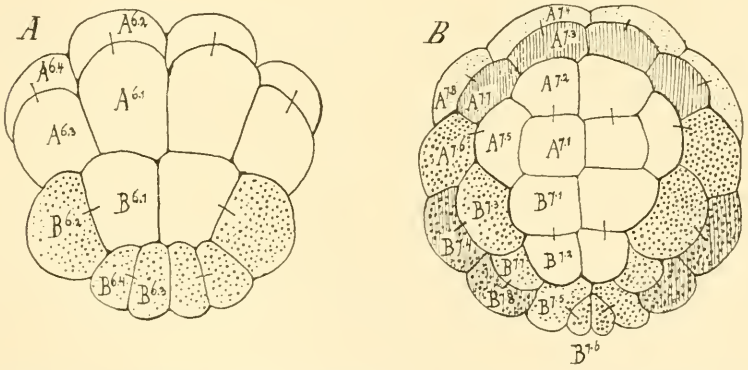


Fig. 16. Vegetative Hälfte des Keimes von Cynthia partita. (Nach Conklin.) Schematisch.
A im Stadium 32, *B* im Stadium 64. Man vergleiche Fig. 15 *C*.

Die fünfte Theilung in den hinteren Zellen vollzieht sich in der Weise, dass $B^{5.1}$ früher getheilt wird als $B^{5.2}$, aber beide ungefähr in der gleichen Weise mit transversal gelagerter Spindel. Aus der Zelle $B^{5.1}$ gehen durch Theilung $B^{6.1}$ und $B^{6.2}$ hervor, aus $B^{5.2}$ entstehen die Zellen $B^{6.4}$ und $B^{6.3}$ (Fig. 16 *A*).

Die erstere dieser beiden Theilungen ist eine differentielle. Die mit $B^{6.2}$ bezeichneten Zellen haben jetzt nur mehr gelbes Protoplasma bekommen und sind reine Mesodermzellen geworden, während $B^{6.1}$ eine Entodermzelle geworden ist. $B^{6.4}$ und $B^{6.3}$ sind einander im Character ähnlicher. Sie haben beide gleich viel von der Substanz des gelben Halbmondes bekommen.

Wir haben jetzt in der vegetativen Hälfte ein Feld von 6 Zellen ($A^{6.3}$, $A^{6.1}$, $B^{6.1}$), die schon beinahe als reine Entodermzellen zu betrachten sind. Sie werden vorn von den Zellen der Neurochordalanlage ($A^{6.2}$, $A^{6.4}$), hinten von der halbmondförmigen Mesodermanlage ($B^{6.2}$, $B^{6.3}$, $B^{6.4}$) begrenzt (Fig. 16 *A*).

Wir verfolgen noch die nächste (6.) Theilung im Bereiche der vegetativen Eihälfte. Zunächst teilen sich die 4 Neurochordalzellen (Fig. 16 *B*). Ihre Spindeln stehen jetzt ziemlich vertical. Es werden 4 untere und 4 über diesen liegende Zellen gebildet. Die Theilung ist eine differentielle; denn durch sie wird eine Trennung der Chordaanlage von der Neuralplattenanlage bedingt. Die 4 oberen Zellen ($A^{7.3}$, $A^{7.7}$, $A^{\underline{7.3}}$, $A^{\underline{7.7}}$) werden zur Anlage der Chordaplatte. Aus den 4 unteren Zellen ($A^{7.8}$, $A^{7.4}$, $A^{\underline{7.4}}$, $A^{\underline{7.8}}$) geht der hintere Theil der Neuralplatte hervor. Die Anlage der Neuralplatte wird durch Zellen vervollständigt, welche der animalen Hälfte entstammen und, unter dem Aequator gelegen, sich den eben genannten 4 Zellen dicht anschliessen. Oben und unten hier im Sinne von dorsal und ventral genommen. Es werden sonach die oberen Zellen näher dem vegetativen, die unteren Zellen näher dem animalen Pole liegen.

Gleichzeitig theilen sich die 6 Entodermzellen, und zwar die 4 mittleren so, dass die Spindeln von vorn nach hinten gerichtet werden, die anderen zwei ($A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$) so, dass die Spindeln nach aussen stehen. Die ersteren liefern eine Platte von 8 paarweise hinter einander gelegenen Entodermzellen ($A^{7.2}$, $A^{7.1}$, $B^{7.2}$, $B^{7.1}$; Fig. 16 *B*). Die Zellen $A^{6.3}$, $A^{\underline{6.3}}$ liefern die Zellen $A^{7.6}$ und $A^{7.5}$ resp. $A^{\underline{7.6}}$ und $A^{\underline{7.5}}$. Auch diese Theilung ist wieder eine differentielle. Nur die innere Zelle $A^{7.5}$, $A^{\underline{7.5}}$ bekommt graue Dottermasse und gehört zum Entoderm. Die äussere Zelle jedoch enthält helleres Plasma (wenngleich nichts von gelber Substanz) und wird nach Castle zu einer Mesenchymzelle (Fig. 16 *B*).

Die nach hinten folgende Zelle $B^{6.2}$ (in der hinteren Hälfte) theilt sich in etwas schräger Richtung. Die Theilung ist abermals eine differentielle. Die äussere Zelle $B^{7.4}$ enthält die Hauptmasse der gelben Substanz und wird zu einer muskelbildenden Zelle, die innere Zelle, welche nur einen geringeren Theil gelber Substanz erhält, wird zu einer Mesenchymzelle ($B^{7.3}$; Fig. 16 *B*).

In gleicher Weise theilt sich die Zelle $B^{6.4}$. Auch sie liefert eine innere Mesenchymzelle $B^{7.7}$ und eine nach aussen gelegene muskelbildende Zelle $B^{7.8}$. Die Zelle $B^{6.3}$ theilt sich verspätet derart, dass sie nach aussen eine grosse Zelle $B^{7.5}$, nach innen eine ganz kleine $B^{7.6}$ abschnürt. Beide scheinen Mesenchymzellen zu sein.

Die Scheidung der Anlagen in der dorsalen (vegetativen) Keimeshälfte ist in diesem Stadium schon sehr weit gediehen. Wir überblicken nochmals die Configuration dieser Anlagengruppe (Fig. 16 *B*) und finden im Centrum eine Platte von 10 Entodermzellen ($B^{7.2}$, $B^{7.1}$, $A^{7.1}$, $A^{7.2}$ und $A^{7.5}$), welche nach vorn von einem doppelten Halbkreise umgeben ist, zunächst von dem der Chordoblasten ($A^{7.3}$, $A^{7.7}$), weiter von dem der Neuroblasten ($A^{7.4}$, $A^{7.8}$). In ähnlicher Weise ist die Entodermplatte nach hinten von der halbmondförmigen Mesodermanlage umgeben, an welcher wir einen inneren Halbkreis von Mesenchymzellen ($A^{7.6}$, $B^{7.3}$, $B^{7.7}$, $B^{7.5}$, $B^{7.6}$) und einen äusseren discontinuirlichen von Myoblasten ($B^{7.4}$, $B^{7.8}$) unterscheiden können.

Diese beiden Halbkreise, der vordere der Neurochordalanlage und der hintere der Mesodermanlage, bezeichnen bei der nun folgenden Gastrulation den Blastoporusrand. Eingestülpt wird von dem erwähnten Anlagencomplex Alles mit Ausnahme der Neuroblasten. Die Gastrulation folgt bei den Ascidien mehr dem epibolischen Typus.

Wir sehen ab von einer Verfolgung der weiteren Theilungen, die durch Conklin beobachtet wurden. Schon aus dem bisher Gegebenen erhellt der eigenthümliche Character der Ascidienfurchung. Schon im Ei sind gewisse Anlagen durch besondere Substanzen gekennzeichnet. Diese werden während der Befruchtungs- und Reifungsvorgänge, aber auch noch später während der Furchung umgeordnet, in bestimmter Weise localisirt und durch den Zelltheilungsprocess, durch differentielle Theilungen, schärfer von einander abgegrenzt. So ist die Furchung der Ascidien durch die erstaunlichen Ergebnisse der Untersuchungen Conklin's zu einem Musterbeispiel determinativer Entwicklung geworden.

3. Vertebraten.

Dem Bilateraltypus ist, allgemein gesprochen, auch die Furchung der Vertebraten bei normaler Entwicklung zuzurechnen. Freilich erscheint hier der Furchungstypus bei Weitem nicht so streng festgelegt, wie bei den Ascidien. Der Furchung der Vertebraten fehlt der determinative Character, welcher die Entwicklung der Ascidien auszeichnet, durchwegs. Dementsprechend erkennen wir, ähnlich wie wir dies für Amphioxus hervorgehoben haben, eine gewisse Variabilität des Furchungsvorganges. Abweichungen von der Norm sind hier ungemein häufig und führen trotzdem meist zu einem vollständig normalen Entwicklungsresultate. Auch zeigen nahe verwandte Formen oft beträchtliche Verschiedenheiten in Bezug auf den Furchungsvorgang.

Im Uebrigen erscheint die Furchung der Vertebraten im Allgemeinen (Säugethiere ausgenommen) durch den sehr beträchtlichen Dotterreichthum bei telolecithalem Eibau, der wohl dem von Amphioxus geschilderten anzunähern ist, beeinflusst. Es kommt sonach hier zu deutlich inäqualem Furchungstypus mit kleineren Zellen der animalen und grösseren der vegetativen Hälfte. Ganz, wie bei Amphioxus, so entwickelt sich auch hier eine bilateral-symmetrische Inäqualität, indem, wie O. Schultze für das Ei von Rana fusca nachwies, in ein und demselben Parallelkreis die Zellen an der anterodorsalen Hälfte kleiner sind, als an der posteroventralen. Bekannt ist, dass bei vielen Vertebraten mit der Zunahme der Nahrungsdottermenge der Furchungstypus in den discoidalen übergeht. Holoblastische Entwicklung und meroblastisch-discoidale Entwicklung erscheinen hier durch mannigfaltige vermittelnde Typen mit einander verbunden.

Die Furchung der Vertebraten hat neuerdings in O. Hertwig's „Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere" eine eingehende und gründliche Darstellung durch Richard Hertwig erfahren. Ueberblickt man die Furchung der hierher zu rechnenden Formen, so lässt sich in vielen Fällen bei normaler Entwicklung eine bilateral-symmetrische Anordnungsweise der Blastomeren nicht verkennen, wenngleich in

vielen anderen Fällen eine derartige Beziehung der Furchungsbilder zu den Axen- und Symmetrieverhältnissen der späteren Stadien nicht nachgewiesen werden konnte. Am meisten möchten die Ermittelungen am Amphibienkeime es rechtfertigen, wenn wir die Furchungsweise der Vertebraten dem Bilateraltypus zurechnen und als Ursache hierfür eine von Anfang der Entwicklung, wenigstens vom Stadium der befruchteten Eizelle an, gegebene bilateral-symmetrische Vertheilung der Substanzen im Eiraume annehmen. Für das Froschei hat schon Newport (1854) angegeben und später Pflüger (1883) und Roux (1884) bestätigt, dass bei normaler Entwicklung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die erste Theilungsebene mit der Medianebene des späteren Thieres zusammenfalle. Wir werden an dieser Regel, der später auch O. Schultze, Bataillon und mit gewissen Einschränkungen auch Korsch beipflichteten, um so mehr festhalten dürfen, als dieselbe mit den Befunden bei Amphioxus und den Ascidien in vollständiger Uebereinstimmung ist. Die vielfach zu beobachtenden Abweichungen von dieser Regel dürften sich durch die Annahme erklären lassen, dass bei dem nicht determinativen Character der Amphibienentwicklung die Einstellung der ersten Furchungsspindel senkrecht zur Medianebene eine ungemein labile ist, daher es leicht vorkommen kann, dass dieselbe durch irgend welche Einflüsse aus ihrer normalen Richtung abgelenkt wird. Brachet (1905), welcher vor Kurzem diese Verhältnisse experimentell überprüft hat, spricht es als seine Ueberzeugung aus, dass dem befruchteten Ei von Rana fusca eine bilateral-symmetrische Substanzanordnung zukomme, welche sich durch die Erscheinung des sogenannten „grauen Halbmondes" sichtbar kennzeichnet und von welcher die bilateral-symmetrische Anordnung der später auftretenden Organanlagen abhängig ist. Das Furchungsbild kann dieser bilateral-symmetrischen Grundlage sich anpassen und thut dies in vielen Fällen (Brachet fand in 48 Proz. der beobachteten Fälle vollständige Uebereinstimmung der ersten Furche mit der späteren Medianebene, in weiteren 20 Proz. eine Abweichung von weniger als 10°), es braucht dies aber nicht zu thun. In diesen Fällen erhält sich die für die Configuration der späteren Stadien wichtige Bilateralstruktur unabhängig vom Furchungsbilde. Hier tritt uns der Gegensatz gegenüber der Ascidienentwicklung klar entgegen. Im Falle der Amphibien scheint die Furchung mehr den Character einer in ihren Einzelheiten für das Entwicklungsresultat gleichgiltigen Zerfällung des Eimaterials in kleinere Bruchstücke zu besitzen, während bei den Ascidien im Verlauf der Furchung durch differentielle Theilungen wichtige und für den späteren Entwicklungsgang entscheidende Anlagensonderungen vorgenommen werden.

Fassen wir Alles zusammen, so scheint bei den Amphibien das Furchungsgeschehen wenig fixirt zu sein; daher die zahlreichen Varianten und Abweichungen von der Norm. Als entscheidend für unsere Betrachtung muss die Thatsache gelten, dass dem Amphibienei vom Moment der Befruchtung an eine Bilateralstructur zukommt, durch welche das spätere Entwicklungsgeschehen in axialer Richtung bestimmt wird. Am befruchteten und noch ungefurchten Ei ist diese Bilateralstruktur durch das Auftreten des sogenannten „grauen Halbmondes" sichtbar gemacht, welcher an der Grenze des weissen Feldes gegen die dunkel gefärbte Eiparthie einige Zeit nach erfolgter Befruchtung in Erscheinung tritt und der Lage nach vollkommen dem

lichtgrauen Halbmond im Ascidienkeime (Neurochordalanlage) vergleichbar ist, worauf bereits Conklin hingewiesen hat. Bei normaler Entwicklung der Amphibien geht die erste Furche durch die Mitte dieses grauen Feldes und fällt mit der Medianebene der späteren Stadien zusammen. Diese Seite des Embryos, an welcher das graue Feld durch die erste Furche mediansymmetrisch getheilt wird, muss nach den Ermittlungen von Kopsch als anterodorsal, die gegenüberliegende als posteroventral bezeichnet werden, so dass auch in dieser Hinsicht die Uebereinstimmung mit Amphioxus zum Ausdrucke kommt.

Die Frage, zu welcher Zeit und wodurch dem Amphibienei diese Bilateralität inducirt wird, ist in verschiedener Weise beantwortet worden. Während Moszkowski die Bilateralstructur auf substanzumordnende Gravitationswirkungen zurückführte, hat Roux durch localisirte Befruchtung den Nachweis zu erbringen versucht, dass die Copulationsbahn des Spermatozoons mit der Richtung der ersten Furche meist zusammenfällt, dass also durch die Befruchtungsvorgänge selbst dem Eiinhalt die Bilateralität aufgedrungen wird. Dies Ergebniss der Roux'schen Versuche wurde neuerdings von Brachet vollinhaltlich bestätigt. Andererseits liegt freilich die Möglichkeit vor, dass auch bei den Amphibien eine schon vor der Befruchtung gegebene Bilateralstructur dem Spermatozoon seinen Weg anweist, wie dies O. Schultze vermuthet hat. Es sei auf die Angabe von Nuel verwiesen, der zufolge man am unbefruchteten Ei von Petromyzon Planeri durch Verschiedenheiten in der Grösse der Dotterkörner die Stelle erkennen könne, an welcher die Rückenfurche zur Anlage gelangen soll. Man kann es im Allgemeinen aussprechen, dass bei Evertebraten vielfach schon vor der Befruchtung über die Axenverhältnisse des Eies die Entscheidung gefallen ist. Um nur die nächsten hier in Betracht kommenden Formen anzuführen, so ist das Amphioxus-Ei schon vor der Befruchtung bilateral-symmetrisch. Für die Ascidien hatte Castle sich der Roux'schen Ansicht angeschlossen. Doch ist Conklin geneigt, anzunehmen, dass auch hier der Weg, den das Spermaköpfchen im Eiraume einschlägt, durch eine schon früher gegebene Symmetrie bestimmt ist. Wir haben über die Frage der Bestimmung der Richtung der ersten Furche auf p. 196 u. ff. des Allgemeinen Theiles dieses Werkes gehandelt und können hier auf dies Capitel, sowie auf das auch einschlägige „über die Bedeutung des Furchungstypus etc." auf p. 87 u. ff. verweisen.

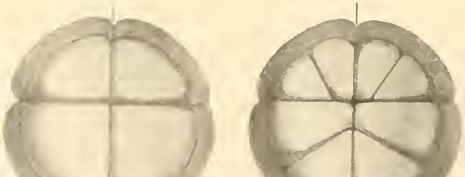


Fig. 17. Zwei Furchungsstadien von Rana esculenta nach Roux, vom animalen Pole gesehen. Die beiden Linien in jeder Figur bezeichnen die Richtung der ersten Furchungsebene (Medianebene des Embryos), die zweite zu ihr senkrechte Furchungsebene hat das Ei in ungleiche Theile zerlegt. Man vergleiche die rechts stehende Figur mit dem entsprechenden Furchungsstadium der Ascidien in Fig. 15. (Aus O. Hertwig's Handbuch.)

Aus der beifolgenden Fig. 17, welche 2 Stadien der Furchung von Rana esculenta nach Roux wiedergiebt, mag der Leser ersehen, wie deutlich in manchen Fällen bei Vertebraten der bilateral-

symmetrische Character des Furchungsbildes zum Ausdrucke kommt. Ein Vergleich dieser Bilder mit den in Fig. 15 für das Ascidienei gegebenen deutet auf eine weitgehende Uebereinstimmung in dem Formalen des Furchungsablaufes in beiden Gruppen.

4. Nematoden.

Wir schliessen dem Bilateraltypus noch die Furchung der Nematoden und der Rotiferen an. In beiden Gruppen ist vom Stadium 4 ab eine gewisse Beziehung der Blastomerengruppirung zur späteren Medianebene nicht zu verkennen, wenngleich das Furchungsbild noch in späteren Stadien vielfach gewisse Abweichungen von der symmetrischen Anordnung erkennen lässt.

Wir schildern die Furchung der Nematoden, indem wir die Furchung von Ascaris megalocephala als Paradigma wählen. Dieselbe ist von Boveri (1892, 1899), Zur Strassen (1896) und Zoja (1896) eingehend untersucht worden. Spemann (1895) konnte für Strongylus paradoxus und H. E. Ziegler (1895) für Rhabditis (Rhabdonema) nigrovenosa zeigen, dass bei diesen Formen der Furchungstypus in allen Einzelheiten mit dem für Ascaris erkannten übereinstimmt. Das Gleiche ergiebt sich aus den Untersuchungen von Martini für Cucullanus und Pseudalius. Die genannten Formen gehören drei verschiedenen Familien an. Demnach muss dem vorliegenden Furchungstypus im Kreise der Nematoden eine weite Verbreitung zukommen.

Die Eizelle von Ascaris megalocephala ist klein, rund, verhältnissmässig dotterarm und anscheinend isotrop gebaut. Eine polare Differenzirung des Einhaltes ist nicht zu sehen, eine bestimmte Beziehung der ersten Furchen zum Ort der Richtungskörperchenbildung konnte nicht festgestellt werden. Die erste Theilung ist eine subäquale (Fig. 18 *A*). Es wird eine etwas grössere, plasmareichere (S_1) von einer etwas kleineren, dotterreicheren Zelle (P_1) abgetrennt. Die erstere ist eine somatische Urzelle (somatische Urzelle I. Ordnung) und erfährt bei ihrer nächsten Theilung die characteristischen Vorgänge der Chromatindiminution (vgl. Allg. Theil, p. 151 u. 374). Da sie später nur Ectoderm liefert, kann sie auch als primäre Ectodermzelle bezeichnet werden. Die kleinere Zelle P_1 enthält zunächst noch gemischte Anlagen, darunter auch die zur Entwicklung der Urgenitalzellen. Sie ist eine Keimbahnzelle oder (nach Boveri) eine Stammzelle I. Ordnung.

Bei der nächsten Theilung wird S_1 senkrecht zur Richtung der früheren Theilung getheilt, P_1 parallel hierzu. Es resultirt hieraus eine characteristische T-förmige Anordnung der Blastomeren (Fig. 18 *B*). S_1 theilt sich äqual in die beiden Ectodermzellen *A* und *B*. P_1 wird etwas inäqual getheilt. Es resultirt eine etwas grössere Ursomazelle II. Ordnung (S_2 oder *EMSt*), welche Material für das Entoderm, Mesoderm und die Stomatoblasten enthält und bei der nächstfolgenden Theilung die Vorgänge der Chromatindiminution durchmacht, und eine etwas kleinere Keimbahnzelle oder Stammzelle II. Ordnung P_2.

Es erfolgt nun eine merkwürdige Lageveränderung der Blastomeren (Fig. 18 *C*). Der Stamm der T-förmigen Anordnung biegt sich zur Seite und legt sich an die eine Hälfte des Querbalkens an. Hieraus resultirt eine rhombische Figur (Fig. 18 *D*). Nun ist bereits eine be-

stimmte Orientirung des Embryos möglich. Die Ebene der 4-zelligen Platte oder, genauer gesprochen, die Ebene, durch welche sämmtliche 4 Blastomeren in ihrem grössten Durchmesser geschnitten werden, entspricht der späteren Medianebene. Die beiden Ectodermzellen *A* und *B* liegen dorsal, und zwar *A* vorn, *B* hinten. Von den beiden übrigen Zellen hat S_2 (*EMSt*) eine ventrirostrale, P_2 eine ventricaudale Lage.

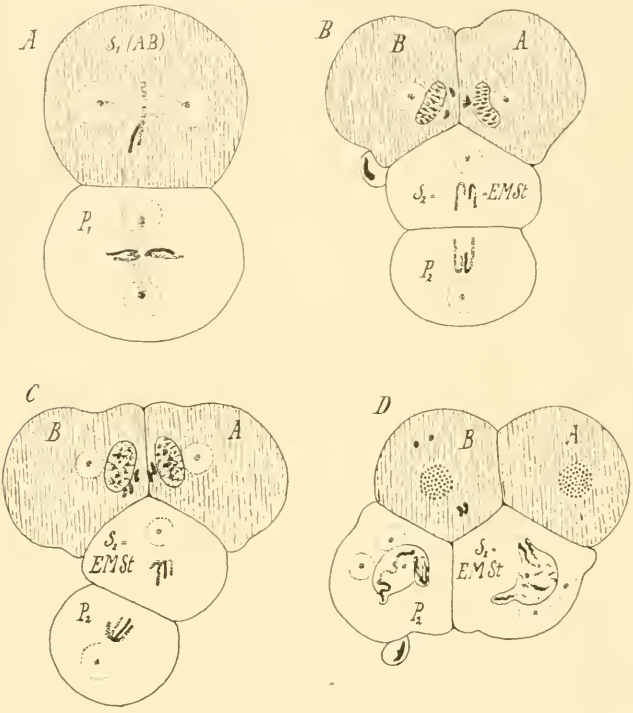


Fig. 18. Furchung von Ascaris megalocephala (univalens) nach Boveri. *A* Stadium 2 mit den Spindeln zur nächstfolgenden Theilung, *B*, *C* und *D* Stadium 4 in auf einander folgenden Momenten der Zellumordnung. Man sieht in den Zellen *A* und *B* die Erscheinungen der Kerndiminution (vgl. Allg. Theil, p. 374, auch p. 151). Man beachte die Lage des zweiten Richtungskörperchens in *B* und *D*.

Bei dem Uebergang vom Stadium 4 zum Stadium 8 liegen die Theilungsspindeln in den beiden dorsalen Zellen *A* und *B* senkrecht zur Medianebene, in den beiden ventralen Zellen S_2 (*EMSt*) und P_2 liegen sie in der Medianebene (Fig. 19 *A*). Es werden sonach *A* und *B* bilateral-symmetrisch getheilt, und aus ihrer Theilung resultirt zunächst eine aus 4 ungefähr gleich grossen Zellen bestehende quadratische Platte, welche jedoch den Gesetzen der Oberflächenspannung entsprechend bald einer mehr rhombischen Anordnung Platz macht (Fig. 19 *C*). Die durch Theilung von *A* entstandenen beiden Zellen werden nun (nach Boveri) mit a und α bezeichnet, und zwar die rechte mit a, die linke mit α. Ebenso zerfällt *B* in eine rechte Zelle b und eine linke β. In gleicher Weise sollen auch bei allen späteren bilateral-symmetrischen Theilungen die rechten

Theilproducte mit lateinischen, die linken mit griechischen Buchstaben bezeichnet werden.

Die Theilung der beiden Ectomeren *A* und *B* erfolgt früher als die Theilung der ventralen Zellen S_2 (*EMSt*) und P_2. Es schiebt sich hier sonach zwischen dem Stadium 4 und dem Stadium 8 ein Stadium von 6 Zellen ein (Fig. 19 *A*). Diese Discordanz der Theilungszeiten zwischen der von den Zellen *A* und *B* entstammenden Hälfte des Keimes (primäres Ectoderm) einerseits und der aus den Zellen S_2 und P_2 hervorgehenden Keimeshälfte andererseits erhält sich durch alle folgenden Stadien. Später machen sich bei weitergehender Differenzirung auch Unterschiede in den Theilungszeiten einzelner secundärer Gruppen dieser Keimeshälften geltend.

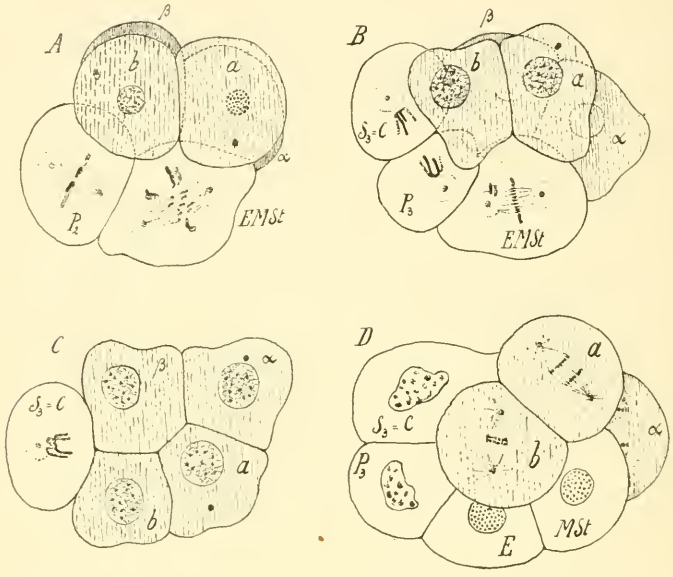


Fig. 19. Furchung von Ascaris megalocephala. *A*, *B* und *C* nach Boveri, *D* nach Zur Strassen.

A Stadium 6 von rechts, *B* Stadium 7 von rechts, *C* dasselbe von der dorsalen Seite, *D* Stadium 8 mit Spindeln für das Stadium 12. In *A* und *B* die Erscheinung der Kerndiminution in *EMSt*.

Durch die Theilung von S_2 (*EMSt*) und P_2 wird eine in der Medianebene gelegene gekrümmte Reihe (Fig. 19 *D*) von 4 hinter einander folgenden Zellen gebildet. S_2 (*EMSt*) theilt sich in eine vordere Zelle *MSt* (Anlage des Mesoderms und der Stomatoblasten) und eine hinten folgende Zelle *E*, welche als Urentoblastzelle zu bezeichnen ist. P_2 liefert durch Theilung die Keimbahnzelle oder Stammzelle III. Ordnung P_3 und die letzte Zelle der gekrümmten Medianreihe, welche als somatische Zelle oder Ursomazelle III. Ordnung die Bezeichnung S_3 führen sollte. Sie wird gewöhnlich als Schwanzzelle oder Caudalzelle benannt und mit *C* bezeichnet und liefert das Ectoderm der hinteren Körperhälfte (secundäres Ectoderm nach Boveri) und Elemente, welche nach H. Müller zur Verlängerung der Meso-

dermstreifen nach hinten beitragen. An ihr zeigen sich bei der nächstfolgenden Theilung die Erscheinungen der Chromatindiminution.

Die Krümmung der aus den 4 hinter einander gelegenen Zellen *MSt*, *E*, P_3 und *C* (S_3) bestehenden Reihe kann so weit gehen, dass die Zellen P_3 und *C* ganz auf die Dorsalseite hinaufrücken (Fig. 20 *A* und *B*). Die 4 Zellen bilden dann eine hufeisenförmige Figur, deren ventraler Schenkel aus den Zellen *MSt* und *E*, deren dorsaler Schenkel aus den Zellen P_3 und *C* gebildet wird.

Bevor nun weitere Theilungen eingeleitet werden, machen die 4 Ectodermzellen *a*, *b*, α, β eine wichtige Lageveränderung durch. Sie hatten sich, wie wir sahen, zu einer rhombischen Gruppe angeordnet, indem die Zellen α, β etwas nach vorn gerückt waren. Diese beiden Zellen sinken auch an der linken Seite des Körpers etwas tiefer herab. Dagegen macht das rechtsseitige Zellenpaar *a b* eine Schwenkung (Fig. 19 *D*) derart, dass die Zelle *a* etwas nach hinten und oben rückt (gewissermaassen, um den Zwischenraum zwischen α und β auszufüllen), wodurch die Zelle *b* nach der ventralen Seite heruntergedrängt wird. Das Zellenpaar *a b* nimmt nun an der rechten Körperseite eine schräge, von vorn- oben nach hinten-ventralwärts gerichtete Lage ein. Durch diese Umordnung der Ectomeren hat natürlicher Weise die bilaterale Symmetrie des Keimes eine wesentliche Störung erlitten.

Inzwischen ist im Inneren des Keimes bereits die erste Anlage der Furchungshöhle aufgetreten.

Der Uebergang vom Stadium 8 zum Stadium 16 erfolgt wieder in zwei Etappen, indem zuerst die 4 Ectodermzellen *a*, *b*, α und β getheilt werden und später die Zellen der Medianreihe *MSt*, *E*, P_3 und *C*. Sonach schiebt sich zwischen das Stadium 8 und Stadium 16 eine Zwischenstufe von 12 Zellen ein (Fig. 20).

Wir betrachten zunächst die Theilungen in der an der rechten Seite schräg gelagerten Gruppe *a b*. In der Zelle *a* hat die Spindel eine schräge, von vorn-unten nach hinten-oben aufsteigende Lage (Fig. 19 *D*), während die Spindel in der Zelle *b* sich annähernd vertical stellt. Die Zelle *a* theilt sich in *aI* und *aII*, die Zelle *b* in *bI* und *bII*. Wenn die Theilung durchgeführt ist (Fig. 20 *A*), so finden sich die 4 Zellen in einer ungefähr **T**-förmigen Anordnung, wobei die Zellen *aI* und *aII* den Querbalken, die Zellen *bI* und *bII* den Stamm der **T**-förmigen Configuration darstellen.

An der linken Körperseite (Fig. 20 *B*) werden die Zellen α und β derart getheilt, dass eine rhombische Gruppe, bestehend aus den 4 Zellen αI, αII, βI und βII resultiert.

Diese beiden Ectodermzellgruppen: die **T**-förmige der rechten und die rhombische der linken Seite, treten am vorderen Körperende (Fig. 20 *D*) dadurch in eine innige Beziehung zu einander, dass die Zelle αII (die vorderste der rhombischen Gruppe) die Neigung hat, sich immer mehr und mehr zwischen die beiden Zellen des Querbalkens der **T**-förmigen Gruppe *aI* und *aII* einzuschieben. Schliesslich gerathen die genannten 3 Zellen *aI*, αII und *aII* fast vollständig in die Medianebene (Fig. 21 *B* und *C*). Man kann dann die Configuration eines Embryos vom Stadium 12 in der Weise beschreiben, dass man sagt: die centrale Furchungshöhle sei umschlossen von einem Kranz von 7 Zellen, welche in der Medianebene (oder doch annähernd in derselben) liegen (vgl. Fig. 20 *A* und *B*). Es sind

dieses die Zellen *MSt*, *E*, P_3, *C*, *aII*, *αII* und *aI*. An der rechten Seite wird die Furchungshöhle geschlossen durch die beiden Zellen *bI* und *bII*, welche den Stamm der T-förmigen Figur bildeten. An der linken Seite findet der Verschluss der Furchungshöhle durch 3 Zellen, *αI*, *βI* und *βII* (die restierenden Zellen der rhombischen Gruppe) statt.

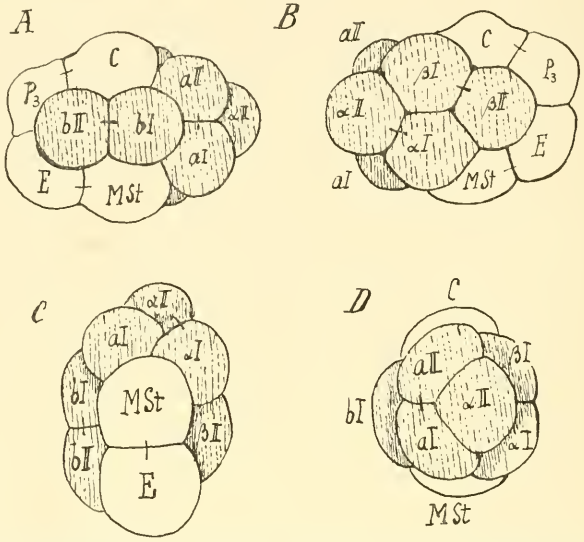


Fig. 20. Stadium 12 von Ascaris megalocephala (nach Zur Strassen). *A* von rechts, *B* von links, *C* vom Bauche, *D* von vorn gesehen. Vgl. Fig. *A* mit Fig. 19 *D*.

Von den 4 Zellen der hufeisenförmigen Gruppe *MSt*, *E*, P_3, *C* werden die vorderste *MSt* und die Schwanzzelle *C* bilateral-symmetrisch getheilt, d. h. so, dass die Theilungsebene mit der Medianebene zusammenfällt (Fig. 21 *A*). Durch Theilung von *MSt* entsteht die

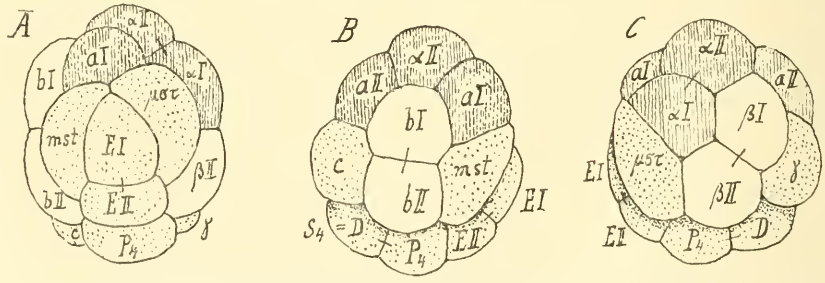


Fig. 21. Stadium 16 von Ascaris megalocephala. (Nach Zur Strassen.) *A* vom Bauche, *B* von rechts, *C* von links.

rechte Zelle *mst* und die linke *μστ*; *C* theilt sich in die rechte Zelle *c* und die linke *γ*. Die mittleren Zellen dieser Gruppe *E* und P_3 werden in hinter einander gelagerte Zellen getheilt. Die Spindeln liegen in der Medianebene. *E* liefert die beiden hinter einander folgenden Entodermzellen *EI* und *EII*. P_3 theilt sich in die Keim-

bahnzelle P_4 und eine somatische Zelle S_4 (Ursomazelle IV. Ordnung), welche gewöhnlich mit D bezeichnet wird (Fig. 21 B und C) und bei der nächstfolgenden Theilung die Erscheinungen der Chromatindiminution erkennen lässt. Aus dieser Zelle lässt Boveri tertiären Ectoblast hervorgehen, während nach H. Müller ihre Descendenten ins Innere treten und die Mesodermstreifen nach hinten verlängern (sogenanntes secundäres Mesoderm [1]).

Es sei noch erwähnt, dass die beiden aus der Theilung von *MSt* hervorgehenden Zellen *mst* und *μστ* wie ein Vorhang seitlich auseinandertreten (Fig. 21 A), und dass sich in den so gebildeten Spalt die Zellen *EI* und *EII* (Urentodermzellen) von hinten her einschieben.

Wir verfolgen noch kurz die nächste Theilung der Zellen des primären Ectoderms (Descendenten von A und B des Stadiums 4). Betrachtet man einen Embryo vom Stadium 16 in der Ansicht von vorn (Fig. 22), so erkennt man, dass die 3 Zellen *aII*, *αII* und *aI* ungefähr, aber nicht vollkommen, in der Medianebene liegen. Vor allem hat die Zelle *aI* eine gewisse Ablenkung nach rechts. Da sich ihr von der linken Seite her die Zelle *αI* dicht anschliesst, so entsteht hier eine neue ⊥-förmige Gruppe, welche sämmtliche 4 Descendenten der Zelle A des Stadiums 4 in sich vereinigt. Der Stamm des ⊥ wird von den Zellen *aII* und *αII* gebildet, der Querbalken von den Zellen *aI* und *αI*. Diese neu hergestellte ⊥-förmige Anordnung erhält sich ungemein lange, wenn die Gruppe durch weitere Theilungen eine vielzellige geworden ist. Man ersieht dies besonders deutlich aus den schematischen Darstellungen der Ectodermkappe, welche Zur Strassen auf Tafel IX seiner Abhandlung gegeben hat. Bei der zunächst folgenden Theilung werden die Zellen des Stammes dieser ⊥-Figur derart getheilt, dass die Spindeln longitudinal eingestellt erscheinen. Demzufolge besteht dann der Stamm aus 4 hinter einander gelegenen Zellen (Fig. 23). Es sind dies die aus *aII* und *αII* hervorgegangenen Zellen aII^2, aII^1, αII^2 und αII^1. Beim Balken der ⊥-Figur liegen die Spindeln etwas schräg, aber sie haben die Tendenz, eine quere Reihe von 4 Zellen zu bilden (Fig. 23). Es entstehen auf diese Weise an der rechten Seite aI^1 und aI^2, auf der linken αI^1 und αI^2.

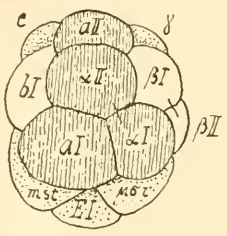


Fig. 22. Stadium 16 von Ascaris megalocephala, von vorn gesehen. Vgl. Fig. 20 *D*.

Die von der Zelle B abgeleiteten Zellen *bI*, *bII*, *βI* und *βII* theilen sich so, dass die Spindeln immer beinahe parallel mit der Längsaxe stehen. Es wird rechts und links eine rhombische Gruppe von je 4 Zellen gebildet (Fig. 23).

Die weiteren Theilungen und Umordnungen im Bereiche des primären Ectoderms hat Zur Strassen in bewunderungswürdiger Weise verfolgt. Wir wollen sie hier nicht weiter in Betracht ziehen.

1) Wenn angegeben wird, dass ein Theil der Nachkommen der Zelle C und die Abkömmlinge von D dazu dienen, die Mesodermstreifen nach hinten zu verlängern, so darf man nicht ausser Acht lassen, dass nach der Angabe der Autoren von diesem Theil des Mesoderms das Proctodaeum geliefert wird (Neuhaus), dass es also in diesem Sinne eine Beimengung von ectodermalen Elementen enthält. Die erste Herleitung des Proctodaeums, seine Abkunft von bestimmten Blastomeren (etwa von der Zelle C?), erscheint noch nicht genügend geklärt.

Die beiden Urentodermzellen *EI* und *EII* theilen sich nun in je eine rechte und linke Zelle. Es entsteht ein rhombisches Feld, bestehend aus den 4 Zellen *eI*, *εI*, *eII* und *εII*, welche Gruppe durch die nun einsetzende Gastrulation in die Tiefe versenkt wird (Fig. 24 *A* und *B*).

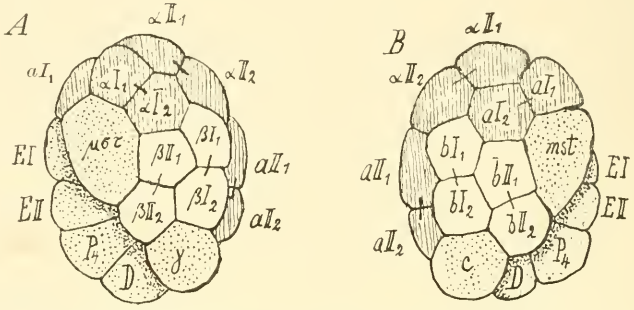


Fig. 23. Stadium 24 von Ascaris megalocephala. (Nach Zur Strassen.) *A* von links, *B* von rechts. (Man vgl. Fig. 21 *B* und *C*.)

Es haben sich nämlich bereits etwas früher die beiden Zellen *mst* und *μστ* je in eine vordere und hintere getheilt (Fig. 24 *A*). Die vorderen Zellen sind die Ur-Stomatoblasten *st* und *στ*, die hinteren die Urmesodermzellen *m* und *μ* (Anlage des primären Mesoderms). Die genannten 4 Zellen (*st*, *στ*, *m* und *μ*) fangen an, über den Rand des Entodermfeldes herüberzuwachsen. Sie erfahren bald eine nochmalige Theilung (Fig. 24 *B*). Die so entstandenen 8 Zellen bilden nun eine den vorderen Blastoporusrand bildende ungefähr spitzbogenförmig angeordnete Figur, bestehend aus den Zellen *mII*, *mI*, *stII*, *stI*, *στI*, *στII*, *μI* und *μII*. Es sind 4 Stomatoblasten und jederseits 2 Mesodermzellen.

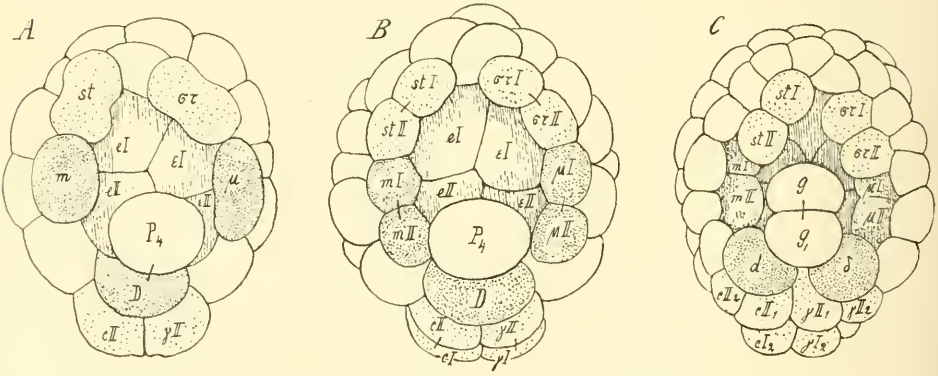


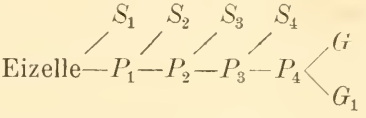
Fig. 24. Spätere Stadien von Ascaris megalocephala, von der Ventralseite gesehen. (Nach Boveri.) Die Figuren zeigen die Processe der Gastrulation. Die 4 Entodermzellen *eI*, *eII*, *εI* und *εII* werden in die Tiefe versenkt. Ihnen folgen in *C* die 4 Mesodermzellen *mI*, *mII*, *μI* und *μII*.

A. *mst* und *μστ* haben sich getheilt. *c* und *γ* haben *cI*, *cII*, *γI* und *γII* geliefert, wie aus *B* ersichtlich. Vgl. *A* mit Fig. 21 *A*.

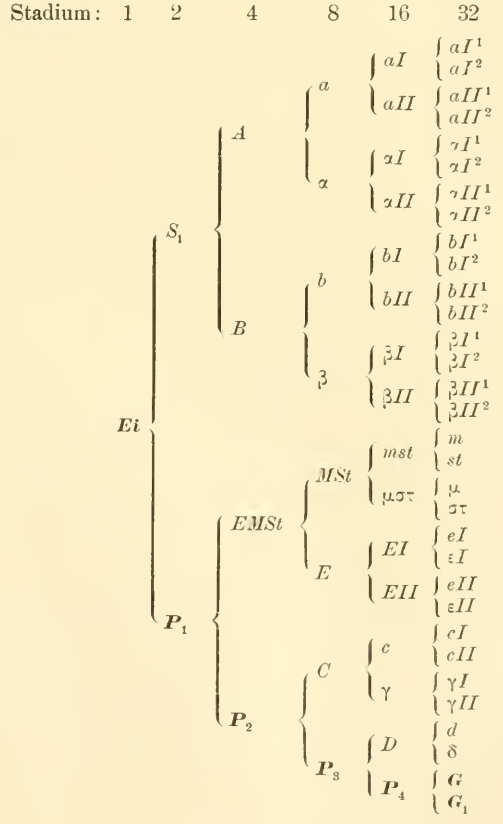
B. Theilung von *st*, *στ*, *m* und *μ*.

C. Versenkung von *mI*, *mII*, *μI* und *μII*. Theilung von *D* und von *cII*, *γII*, *cI* und *γI*. Theilung von P_4 in *G* und G_1.

Die Theilungen, welche weiter hinten in der Medianreihe eintreten, betreffen die Zellen D und P_4. Letztere theilt sich in 2 hinter einander gelegene Zellen G und G_1 (Fig. 24 C'), welche nach Zur Strassen, Zoja und H. Müller als Urgenitalzellen zu betrachten sind, während Boveri vermuthungsweise G_1 noch als somatische Zelle in Anspruch genommen hat (Ursomazelle V. Ordnung oder quartärer Ectoblast.) Es haben sich sonach seit Beginn der Furchung — wenn wir Zur Strassen etc. folgen — von der Keimbahn durch viermal auf einander folgende Theilungen 4 Ursomazellen ($S_1 = AB$, $S_2 = EMSt$, $S_3 = C$, $S_4 = D$) abgespalten, welche die Chromatindiminution erfahren. Von der fünften Theilung ab machen die Tochterzellen der Keimbahnzellen keine Chromatindiminution mehr durch und können als Urgenitalzellen in Anspruch genommen werden. Man kann das Verhältniss in folgender Form schematisch ausdrücken:



Sämmtliche bis zum Stadium 32 erfolgende Theilungen macht folgender Zellstammbaum kenntlich:



Die hinter den Genitalzellen G und G_1 gelegene Zelle D wird bilateral-symmetrisch getheilt in die beiden Tochterzellen d und δ (Fig. 24 C). Die beiden Caudalzellen c und γ theilen sich longitudinal, d. h. die Theilungsspindeln stehen parallel zur Medianebene. Es resultirt eine Gruppe von 4 Zellen (Fig. 24 B), die wieder ungefähr rhombische Anordnung zeigen. Es sind dies die Zellen γI, γII, cI und cII.

Wenn sich diese 4 aus C hervorgegangenen Zellen zur weiteren Theilung anschicken, so stehen die Spindeln in den unteren 2 Zellen horizontal, in den oberen vertical (Fig. 25). Dabei zeigt sich, dass die Theilung der oberen Zellen cI und γI eine inäquale ist, so dass 2 grössere obere Zellen cI^1, γI^1 und 2 kleinere untere cI^2 und γI^2 entstehen. Diese 4 Zellen können als Schwanzzellen im engeren Sinne bezeichnet werden; sie liefern das Ectoderm der Rückenseite an der hinteren Hälfte des Embryos. Das Ectoderm besteht sonach aus allen von A und B herrührenden Zellen (primäres Ectoderm) und aus den genannten 4 Schwanzzellen (secundäres Ectoderm).

Aus der unteren Gruppe der Caudalzellen (cII, γII) gehen durch äquale Theilung 4 Zellen hervor cII^2, cII^1, γII^2 und γII^1, die in einer horizontalen Reihe liegen (Fig. 24 C und 25). Diese 4 Zellen, die nun schon mehr auf die Bauchseite herabgerückt sind, werden als Bauchzellen bezeichnet. Sie rücken, nochmals getheilt, nach H. Müller später ins Innere und nehmen mit den Abkömmlingen der Zelle D an der Verlängerung der Mesodermstreifen Theil (vergleiche die Anmerkung auf p. 45).

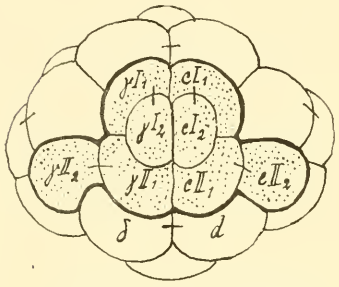


Fig. 25. Späteres Embryonalstadium von Ascaris megalocephala, von hinten gesehen. (Nach Zur Strassen.)

Zur Darstellung der Theilungen in der C-Gruppe. Der Embryo besteht aus ca. 56 Zellen.

Diese Vorgänge gehören nicht mehr der Furchung an. Die Processe der Gastrulation, die Ausbildung des Mitteldarmes aus den Descendenten der Zelle E, die Bildung der Mesodermstreifen aus den genannten drei Anlagen (den Descendenten von m und μ als primäres Mesoderm, den Descendenten von D als secundäres Mesoderm und den 4 Bauchzellen als tertiäres Mesoderm), der Verschluss des Blastoporus, die Versenkung der Urgenitalzellen und die Ausbildung des Stomodäums aus den Abkömmlingen der Stomatoblasten st und $\sigma\tau$ sollen hier nur angedeutet, aber nicht eingehender geschildert werden.

Die Furchung von Ascaris megalocephala ist — obgleich die Blastomeren an Grösse und Inhalt ziemlich gleich sind — durch die strenge Bestimmung der einzelnen Zellen für ein festgesetztes Schicksal im normalen Entwicklungsgeschehen ausgezeichnet. Sie ist „sichtbare Mosaikarbeit“ nach dem Ausdrucke von E. B. Wilson und kann neben der Ascidienfurchung als Schulbeispiel eines streng determinativen Furchungsverlaufes gelten.

5. Rotiferen.

Die wichtigsten Angaben über die Furchung der Rotiferen finden sich in den Arbeiten von Tessin (1886), Zelinka (1891) und Jennings (1896), in denen auch die mehr zerstreuten und gelegentlichen Angaben früherer Beobachter Erwähnung finden. Die Entwicklung der Rotatorien ist nach mancher Richtung noch nicht völlig aufgeklärt. Es wird genügen, wenn wir über die wichtigsten Merkmale der Furchung in dieser Gruppe kurz berichten. Sie ist deshalb merkwürdig, weil sie gewisse Anklänge an den Spiraltypus erkennen lässt.

Vorerst ist hervorzuheben, dass die Furchungsstadien innerhalb der Eihüllen verschiedenartige Verlagerungen erleiden, ein Umstand, der die Orientirung sehr erschwert. Ferner sei erwähnt, dass eine Furchungshöhle nicht zur Ausbildung kommt. Die Rotatorien besitzen eine typische Sterroblastula und Sterrogastrula.

Der animale Pol ist durch die Lage des Richtungskörpers gekennzeichnet. Die erste Furche ist eine meridionale und theilt das Ei in zwei ungleiche Hälften (Fig. 26 *A*), welche mit Jennings als AB^2 und CD^2 bezeichnet werden sollen. Die zweite Theilung, welche ebenfalls meridional ist, theilt AB^2 äqual in A^3 und B^3 (Fig. 26 *B*). CD^2 wird inäqual getheilt in die kleinere Zelle C^3 und die grössere D^3. Jennings verwendet zur Blastomerenbezeichnung das System von Kofoid, dessen Principien oben (p. 33) kurz dargelegt wurden. Der Exponent 2, 3, 4 etc. bezeichnet die Zellgeneration, der zweite Exponent, der vom Stadium 4 ab auftritt, bezeichnet die Lage der Zellen im betreffenden Quadranten.

Das Stadium 4 der Rotiferen ist nach Jennings durch eine etwas läotrope Theilung der beiden Blastomeren AB^2 und CD^2 erreicht worden (vgl. unten p. 55 und p. 94). Es erinnert überhaupt sehr an die entsprechenden Stadien der Anneliden und Mollusken. Besonders ist die überwiegende Grösse der Zelle D^3 ein auch bei den letzteren Formen häufig vorkommendes Merkmal. Während aber bei den Formen mit Spiraltypus alle 4 Blastomeren Entoderm liefern, ist dies bei den Rotiferen nicht der Fall. Hier können die Zellen A^3, B^3 und C^3 schon jetzt als reine Ectodermzellen betrachtet werden. D^3 enthält allein Material für die spätere Entodermbildung und betheiligt sich überdies auch an der Ectodermbildung.

Die Medianebene fällt beim Embryo des Stadiums 4 (Fig. 26 *B*) von Asplanchna in die Trennungsfurche von A^3 und B^3 und theilt D^3 in zwei ungleiche Hälften, eine kleinere rechte und eine grössere linke. C^3 ist ganz auf der rechten Körperseite gelegen.

Im Allgemeinen gilt es bei der Furchung der Rotatorien als Regel, dass die grösseren Zellen in der Theilung den kleineren derselben Generation etwas vorauseilen. So wurde auch das Stadium 4 in der Weise erreicht, dass sich CD^2 zuerst, AB^2 etwas später getheilt hat.

Die nächste Theilung, durch welche das Stadium 8 erreicht wird, können wir als eine äquatoriale bezeichnen (Fig. 26 *C* und *D*). Es besteht dies Stadium aus 4 Zellen der animalen Hälfte ($a^{4.2}$, $b^{4.2}$, $c^{4.2}$ und $d^{4.2}$) und aus 4 Zellen der vegetativen Hälfte ($a^{4.1}$, $b^{4.1}$ $c^{4.1}$ und $d^{4.1}$), von denen $d^{4.1}$ durch besondere Grösse ausgezeichnet ist.

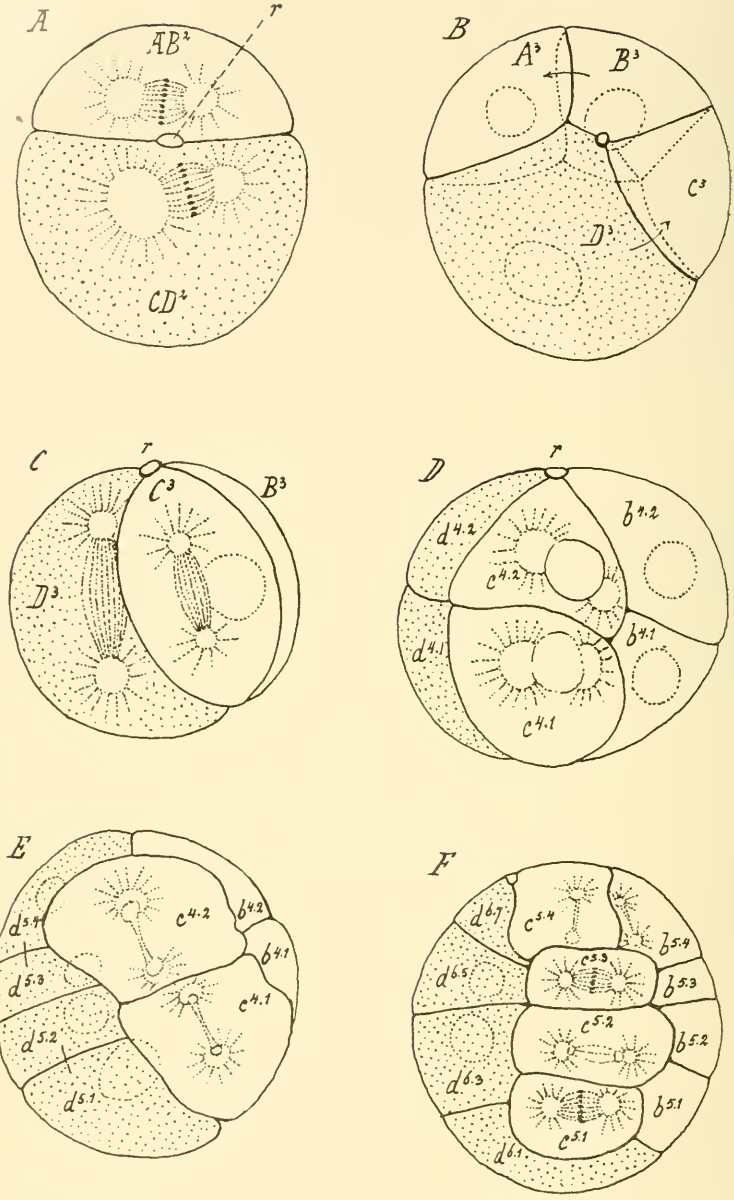


Fig. 26. Furchung von Asplanchna Herrickii. (Nach JENNINGS.)

A Stadium 2, vom animalen Pol gesehen; *B* Stadium 4 vom animalen Pol, *C* Stadium 4 von der rechten Seite, *D* Stadium 8 von rechts, *E* Stadium 10 von rechts. Der *d*-Quadrant in 4 Zellen getheilt, im *a*-, *b*- und *c*-Quadranten wird die Theilung erst vorbereitet. *F* Stadium 20 von rechts. Der *d*-Quadrant besteht aus 8 Zellen, von denen aber nur 4 zu sehen sind. Man erkennt die durchgeführte Theilung in diesem Quadranten aus der Bezeichnungsweise. In den übrigen Quadranten Spindeln für die folgenden, vom Stadium 16 zum Stadium 32 hinüberführenden Theilungen. *r* Richtungskörper.

Man würde nun wieder das Auftreten einer Meridionalfurche erwarten. Aber die Spindeln, durch welche das Stadium 8 in das Stadium 16 übergeführt wird, erfahren eine Rotation, so dass sie schliesslich dieselbe Richtung einnehmen, wie die Spindeln bei der vorhergehenden Theilung (vgl. die Lage der Spindeln in Fig. 26 *D* und *E*). Es werden also alle 8 Zellen nochmals äquatorial (oder latitudinal) getheilt, und es resultirt ein Stadium 16, das aus vier Quadranten besteht, von denen jeder aus 4 über einander liegenden Zellen gebildet wird (Fig. 26 *F*). Die Bezeichnungsweise für die 4 Zellen des *c*-Quadranten z. B. lautet vom vegetativen zum animalen Pole: $c^{5.1}$, $c^{5.2}$, $c^{5.3}$ und $c^{5.4}$ und entsprechend wieder für die übrigen Quadranten. Die Zelle $d^{5.1}$ ist sehr gross und nimmt allein den Platz im Umkreise des vegetativen Poles ein. Diese Zelle gibt in den nachfolgenden Stadien noch 2 ganz kleine rudimentäre Zellen ab (daher sie in Fig. 26 *D* bereits als $d^{6.1}$ bezeichnet erscheint) und wird dann als Entodermzelle von den übrigen Zellen überwachsen. So kommt eine Sterrogastrula zu Stande. Die nächstfolgenden Theilungen dieser primären Entodermzelle im Inneren sind von Zelinka und Jennings verfolgt worden.

Bei den weiteren Theilungen der in vier Längsreihen angeordneten Ectodermzellen wird die Sachs'sche Regel der Aufeinanderfolge senkrecht gestellter Theilungen ziemlich lange eingehalten. Wir verfolgen sie nicht weiter. Interessant sind die Abweichungen, die bezüglich dieser Theilungen den *D*-Quadranten vor den übrigen auszeichnen, und die Art der Herstellung der bilateralen Symmetrie nach Jennings.

Wenn die Urentodermzelle $d^{5.1}$ durch Ueberwachsung von Seiten des Ectoderms in die Tiefe geräth, so zeigen sich an dem vorderen Blastoporusrande 6 granulirte Zellen (Fig. 27), von denen je ein Paar dem *a*-, *b*- und *c*-Quadranten entstammt. Das spätere Schicksal dieser Zellen, welche bald ebenfalls in die Tiefe versenkt werden, erscheint noch nicht völlig festgestellt. Sicher ist nach Zelinka, dass sie an dem Aufbau des Schlundkopfes oder Kaumagens Theil nehmen, dass sie die Speicheldrüsen und einen Theil der Muskulatur des Kopfes liefern. Man möchte sie sonach mit der Mesoderm-Stomatoblastenanlage der Nematoden (den Descendenten von *mst* und *μσι*) vergleichen. Sie erinnern auch ihrer prospectiven Bedeutung nach an die Zellen des dritten Quartetts bei den Anneliden und Mollusken (vgl. unten p. 79 und 111), welche ja auch Stomatoblasten und Mesodermelemente (Ectomesoblast oder larvalen Mesoblast) liefern. Wir hätten hier also eine gewisse Handhabe gewonnen, um die abweichenden Furchungstypen der Nematoden und Rotiferen an die Entwicklungsweise der Formen mit Spiraltypus anzugliedern.

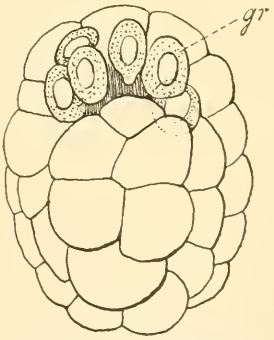


Fig. 27. Gastrulastadium von Callidina russeola. (Nach Zelinka.)
gr die sogenannten granulirten Zellen.

Interessant ist die Thatsache, dass sich nach den ungemein sorgfältigen Untersuchungen von Bigelow (1902) gewisse Beziehungen in der Furchungsweise der Lepaden mit der der Rotatorien er-

geben. Dies ist wohl nicht allzu erstaunlich, da ja beide Gruppen an den Trochophora-Formenkreis einen gewissen Anschluss haben.

Die Myoblasten des Hautmuskelschlauches entstammen nach ZELINKA dem Ectoderm, die Gonade wird vom primären Entoderm abgetrennt.

VII. Spiraltypus.

1. Allgemeines.

Der Spiraltypus, welcher durch die Furchungsstadien der Polycladen, Nemertinen, Polychäten und vieler Mollusken vertreten ist, lässt sich vom Radiärtypus ableiten unter der Annahme, dass die beim Radiärtypus durch die Horizontalfurchen von einander getrennten Zellenkränze derart gegen einander verschoben sind, dass die Zellen jedes Zellenkranzes in die Zwischenräume zwischen die Zellen des über und unter demselben befindlichen eingepasst wurden (Fig. 28). Es kommt demgemäss überhaupt nicht mehr zur Ausbildung continuirlich verlaufender Horizontalfurchen, sondern dieselben nehmen einen mehr oder weniger gebrochenen, zickzackförmigen Verlauf. Dasselbe gilt in entsprechender Weise auch für die Meridionalfurchen. Es kommt so eine Zellanordnung zu Stande, welche eine günstigere Raumausnutzung und — entsprechend den Gesetzen der Oberflächenspannung — eine stabilere Configuration des gesammten Systems ermöglicht.

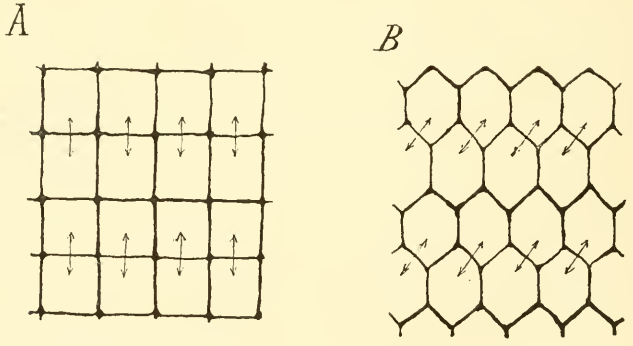


Fig. 28. Blastomerenmosaik.

A beim Radiärtypus, *B* beim Spiraltypus der Furchung. Die Pfeile kennzeichnen die Lage der Spindel bei der vorhergehenden Theilung.

In Wirklichkeit handelt es sich beim Spiraltypus nicht — wie man wohl denken könnte — um eine nach jeder Theilung erfolgende secundäre Lageveränderung der Theilproducte. Es werden vielmehr in der Regel bereits die Spindeln in der entsprechenden schrägen Lage angelegt. Wenngleich in einzelnen Fällen geringfügigere Richtungsschwankungen der Spindeln während ihrer Ausbildung zu beobachten sind, so kann man doch im Allgemeinen aussprechen, dass die Spindeln bereits im Momente ihres Entstehens eine derart schräge Lage einnehmen, dass die später durchschneidende

Furche senkrecht auf ihre Mitte gerichtet ist. Es deutet dies darauf hin, dass die Ursachen für die den Spiraltypus kennzeichnenden schrägen Theilungen nicht direct in Verhältnissen der Oberflächenspannung, sondern in inneren, constitutiven Eigenschaften der Blastomeren zu suchen sind.

Beim Radiärtypus handelt es sich um ein regelmässiges Abwechseln von horizontalen (äquatorialen) und meridionalen Furchen. Es werden hier sonach die Spindeln in den auf einander folgenden Furchungsacten alternirend entweder eine verticale oder eine horizontale Lage einnehmen (Fig. 29 *A* und *C*). Beim Spiraltypus da-

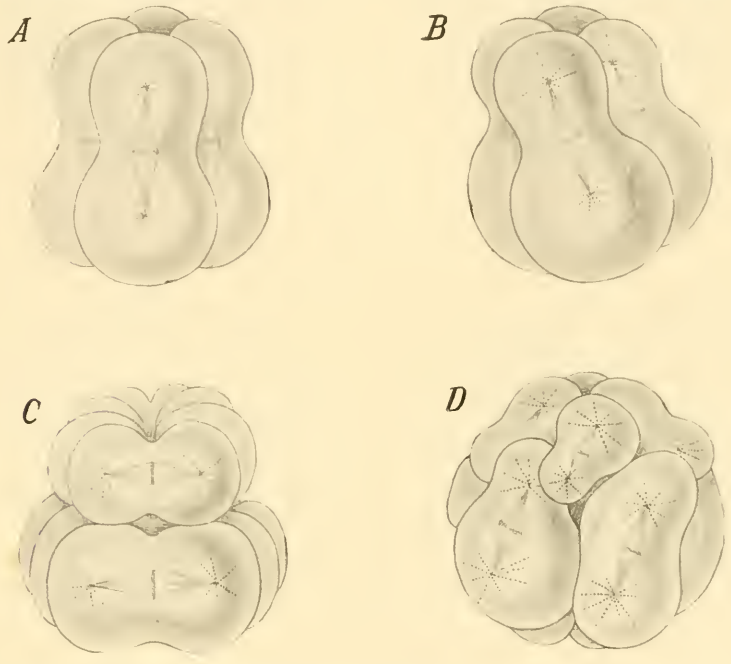


Fig. 29. Furchungsschemen in Seitenansicht.
A und *B* Uebergang von Stadium 4 zum Stadium 8, *A* beim Radiärtypus, *B* beim Spiraltypus; *C* und *D* Uebergang von Stadium 8 zum Stadium 16, *C* beim Radiärtypus, *D* beim Spiraltypus.

gegen nehmen sowohl die Spindeln als auch die Theilungsfurchen eine schräge Lage ein (Fig. 29 *B* und *D*), und zwar in den auf einander folgenden Theilungsacten alternirend schräg im einen und im anderen Sinne. Die Regel, dass die Spindeln eines bestimmten Theilungsschrittes senkrecht stehen zur Richtung, welche die Spindeln im vorhergehenden Theilungsstadium hatten, ist auch hier wie beim Radiärtypus meist streng innegehalten.

So wird beispielsweise bei dem Radiärtypus das 8-zellige Stadium dadurch erreicht, dass die 4 in einer Ebene stehenden Blastomeren sich horizontal durchschnüren (Fig. 29 *A*). Die Spindeln haben hierbei eine verticale Richtung. Jede Zelle wird in eine obere und eine untere getheilt, welche direct über einander liegen (Fig. 30 *A*).

Demzufolge besteht das Stadium 8 in diesem Falle aus zwei Kränzen von je 4 Zellen, welche sich bei der Ansicht vom animalen Pole der Lage nach decken. Beim Spiraltypus dagegen geht das Stadium 8 aus dem 4-zelligen dadurch hervor, dass jede Zelle schräg getheilt wird. Betrachten wir ein diesbezügliches Theilungsstadium von der

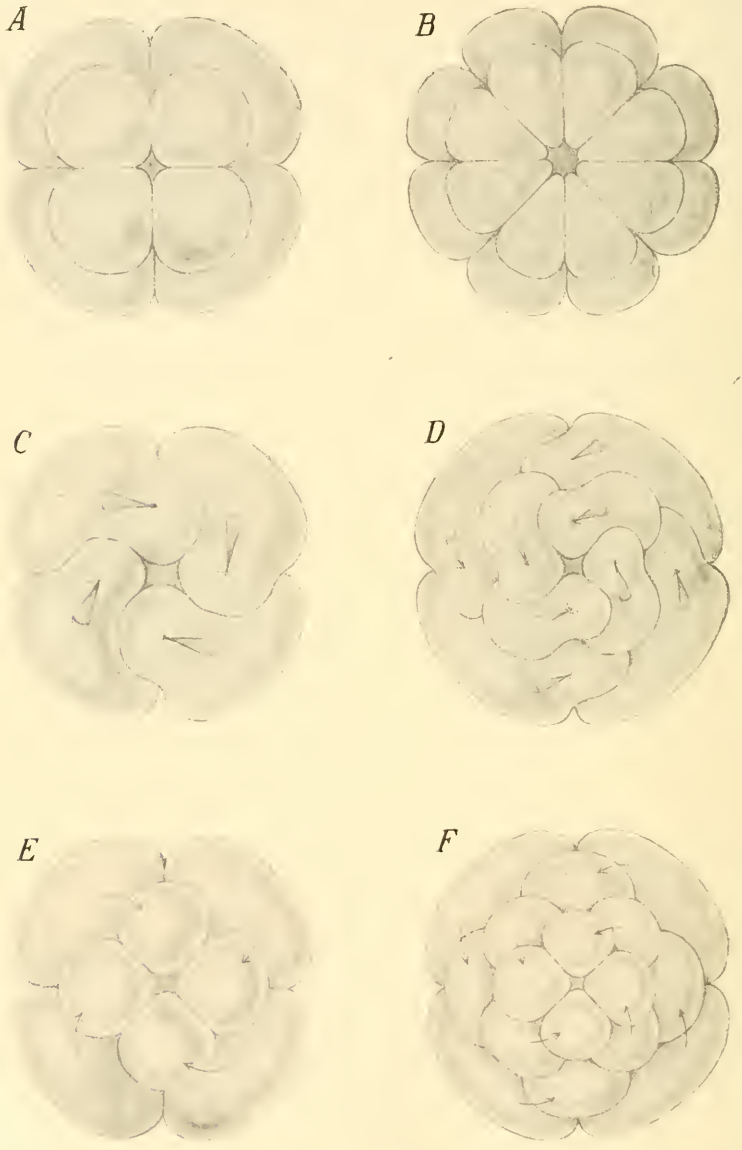


Fig. 30. Furchungsschemen in der Ansicht vom animalen Pole.
A Stadium 8 beim Radiärtypus, *B* Stadium 16 beim Radiärtypus, *C* Uebergang von Stadium 4 zu Stadium 8 beim Spiraltypus, *D* Uebergang von Stadium 8 zu Stadium 16 beim Spiraltypus, *E* Stadium 8 beim Spiraltypus, *F* Stadium 16 beim Spiraltypus.

Seite (Fig. 29 *B*), so erscheint die obere Zelle jedes Paares gegen die linke Seite des Beschauers, die untere Zelle gegen die rechte Seite verschoben. Die Spindel nimmt ebenso eine entsprechend schräge Lage ein. Bei der Ansicht von oben (d. h. vom animalen Pole) erkennen wir, dass die beiden Zellenkränze ihrer Lage nach mit einander alterniren (Fig. 30 *E*), und zwar erkennen wir, wenn wir die beiden aus einer Zelle hervorgegangenen Theilungsproducte in Bezug auf ihre Lage mit einander vergleichen, dass der obere Zellenkranz eine Situation einnimmt, wie wenn er im Sinne des Uhrzeigers um 45° gegen den unteren Zellenkranz verschoben worden wäre, also im Sinne einer rechtsläufigen Spirale (vgl. die Richtung der Pfeile in Fig. 30 *E*). Wir bezeichnen eine derartig schräg verlaufende Theilung als eine dexiotrope. Man hat hierfür auch die Bezeichnungen rechtswendig oder uhrmässig (clockwise) verwendet.

Beim Radiärtypus ist die nächste Theilung eine meridionale. Die Spindeln verlaufen beim Uebergang vom Stadium 8 in das Stadium 16 horizontal (Fig. 29 *C*). Eine Seitenansicht des entsprechenden Theilungszustandes beim Spiraltypus zeigt uns, dass jetzt jede Zelle wieder schräg getheilt wird, aber im entgegengesetzten Sinne wie vorher (Fig. 29 *D*). Die Spindeln liegen jetzt derartig, dass jede Zelle in eine obere Zelle zur rechten Hand des Beschauers und eine untere nach links verschobene getheilt wird. Bei der Ansicht vom animalen Pole (Fig. 30 *F*) sehen wir das Stadium 16 aus vier alternirenden Kränzen von je 4 Zellen zusammengesetzt. Die Theilung ist derart durchgeführt worden, wie wenn die Zellen des oberen Kranzes gegen die dazu gehörigen des unteren Kranzes entgegen dem Sinne des Uhrzeigers verschoben worden wären (vgl. die Pfeile in Fig. 30 *F*). Eine derartige Theilung wird als eine läotrope bezeichnet. Man nennt eine solche Theilung wohl auch eine linkswendige oder gegenuhrmässige (anticlockwise).

Es treten uns sonach, wie sich aus dem Vergleiche der Theilungen, die zum 8- und zum 16-zelligen Stadium führten, ergiebt, beim Spiraltypus zwei mehr oder minder streng eingehaltene Regeln entgegen:

1) Die Perpendicularitätsregel: Bei jeder Theilung steht die Spindel senkrecht zur Richtung, welche die Spindel der vorher gegangenen Theilung einhielt.

2) Die Alternanzregel: Es wechseln in regelmässiger Aufeinanderfolge dexiotrope und läotrope Theilungen mit einander ab.

Wenngleich die beiden genannten Regeln aus den dem Spiraltypus zu Grunde liegenden Verhältnissen sich direct ergeben, so fallen sie doch nicht vollständig zusammen. In den späteren Furchungsstadien, in denen die Theilungen unregelmässiger zu werden anfangen, kommt es vor, dass eine Theilung noch der ersten der beiden Regeln folgt, während die andere nicht mehr befolgt wird. Auf solche instructive Abweichungen hat vor allem Robert (1903) in seiner genauen Untersuchung der Zellfolgen bei Trochus hingewiesen.

Erhebliche Ungleichmässigkeiten bestanden bis vor kurzem in der Bestimmung der Richtung einer Theilung als dexiotrop oder läotrop. Da beim Spiraltypus inäquale Zelltheilungen häufig zu beobachten sind, so hat man anfangs die grössere der beiden Tochterzellen als ruhend betrachtet und die Richtung der Theilung nach der

Richtung bestimmt, in welcher die kleinere der beiden Zellen aus der grösseren hervorknospt, ohne zu berücksichtigen, ob die kleinere Zelle schräg nach unten oder schräg nach oben abgegeben wird. Da aber die relative Grösse der Theilproducte bei nahe verwandten Formen häufig variirt, so war es nicht möglich, auf diesem Wege zu einer einheitlichen Darstellung der Erscheinungen zu gelangen. Es hat sich gezeigt, dass die Theilungsrichtung constanter ist, als die Grössenbeziehungen der Tochterzellen. Man hat sich dementsprechend dahin geeinigt, eine Theilung als dexiotrop zu bezeichnen, wenn die obere (dem animalen Pol genäherte) der beiden Tochterzellen im Sinne des Uhrzeigers, also nach rechts, verschoben erscheint, als läotrop, wenn die obere der beiden Zellen nach links abgegeben wird. Hierbei sind die Ausdrücke „rechts“ und „links“ im Sinne eines Miniatur-Beobachters gedacht, den wir uns in der primären Eiaxe stehend denken, derart, dass seine Füsse auf dem vegetativen Eipole ruhen, der Kopf gegen den animalen Pol gerichtet ist. Da

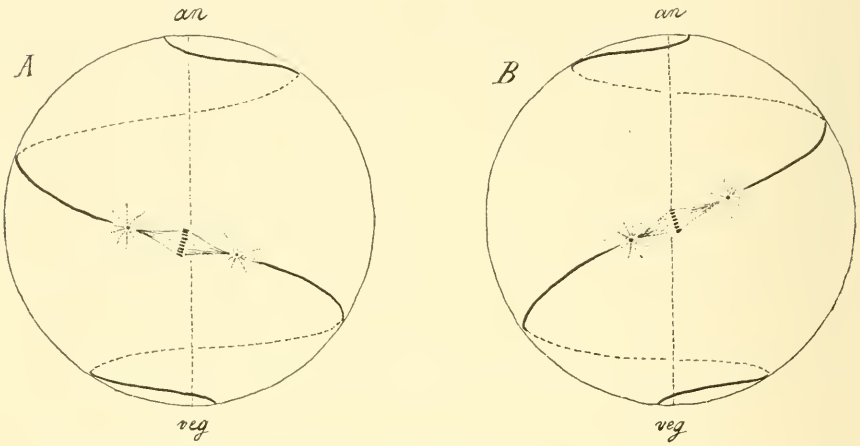


Fig. 31. Lage einer Furchungsspindel im Eiraume.
A bei dexiotroper, *B* bei läotroper Theilung. *an* animaler, *veg* vegetativer Pol der Eiaxe.

aber den Ausdrücken „rechts“ und „links“ eine gewisse Unklarheit anhaftet, indem sie häufig im Sinne eines aussen stehenden Beobachters verwendet werden, also so, wie wir dies in unseren obigen Betrachtungen (p. 55) gebraucht haben, so werden wir im Folgenden, dem Vorgange Child's folgend, die Ausdrücke „dextral“ und „sinistral“ verwenden, wenn es sich um die Bezeichnung von Richtungen im Sinne des eben erwähnten Miniatur-Beobachters handelt.

Man kann zur Bestimmung der Theilungsrichtung auch die Lage der Spindel heranziehen und als dexiotrop nach Robert eine Theilung bezeichnen, wenn ihre Spindel in einer Spirale liegt, welche im Sinne des Uhrzeigers nach dem animalen Pole aufsteigt (Fig. 31 *A*), als läotrop im entgegengesetzten Falle (Fig. 31 *B*). Als abgekürzte Symbole wurden für die dexiotrope Theilung der Buchstabe δ, für die läotrope λ eingeführt. Nach dem Gesagten ist es für die Bestimmung der Theilungsrichtung gleichgiltig, ob die obere der beiden Zellen grösser oder kleiner ist, als die untere.

Gänzlich zu verwerfen ist nach unserem Urtheile die Methode, zur Bestimmung der Theilungsrichtung auch die relativen Theilungszeiten heranzuziehen, eine Neigung, die in einigen Publicationen — glücklicherweise selten — zu Tage tritt. Es kommt öfter vor, dass die Zellen eines Kranzes sich nicht gleichzeitig theilen. Bezeichnen wir die zu einem Kranze gehörigen Zellen mit *a*, *b*, *c*, *d*, wie dies in Fig. 32 durchgeführt erscheint, so würde eine dexiotrope Theilung dann vorliegen, wenn *a* sich früher theilt als *b*, diese Zelle früher als *c* und so fort, im umgekehrten Falle eine läotrope Theilung. Nach unserem Ermessen steht die Zeitfolge der Theilungen mit der Theilungsrichtung in keinen constanten Beziehungen.

2. Nomenclatur.

Es ist für das Verständniss des Folgenden von grosser Wichtigkeit, sich mit den Principien der für die einzelnen Zellen des Furchungsmosaiks zur Verwendung kommenden Bezeichnungsweise vertraut zu machen. Wir werden bei der Besprechung derselben Gelegenheit haben, gewissen Eigenthümlichkeiten des Spiraltypus näher zu treten.

Nichts erschwert das Studium der einschlägigen Litteratur mehr, als die Thatsache, dass bis vor kurzem fast jeder Autor sich einer anderen Nomenclatur bediente. Erst in neuester Zeit hat sich eine Bezeichnungsweise allgemeine Anerkennung verschafft, welche in ihren Grundlagen auf Conklin (1897) zurückgeht und nachher einige untergeordnete Modificationen erlitten hat. Robert (1903) hat in einer Anzahl von Tabellen die Angaben der früheren Autoren zusammengestellt und ihre abweichende Nomenclatur mit der hier zur Verwendung kommenden in Uebereinstimmung gebracht. Es wäre sehr zu wünschen, letztere allgemein eingebürgert und angenommen zu sehen.

Unter den übrigen Systemen der Bezeichnung verdient ein von Kofoid (1894) vorgeschlagenes besondere Erwähnung. Wir haben dasselbe oben nach dem Vorgange Conklin's bei der Darstellung der Ascidien-Furchung angewendet (ebenso bei den Rotiferen). Es beruht auf der Einführung von zwei Exponenten, welche der Buchstabenbezeichnung jeder Zelle beigefügt werden, von denen der erste die betreffende Zellgeneration, der zweite die Stellung der Zelle im Gesammtcomplex des Embryos bedeutet. Wenn auch auf diese Weise die umfangreichen Zahlenreihen, welche das von uns angewandte System erfordert und dessen Handhabung oft zu einer schwerfälligen machen, vermieden erscheinen, und wenn man auch zugeben muss, dass das Kofoid'sche System durch seinen streng logischen Aufbau besticht, so leidet es doch nach unserer Ansicht unter einer geringeren practischen Verwendbarkeit. Es ist hier nicht immer ganz leicht, die Abstammung einer Zelle und ihre Zugehörigkeit zu einem bestimmten Quartett auf den ersten Blick aus ihrer Formel abzulesen. Aus diesen Gründen haben wir von der Verwendung dieses Systems Abstand genommen.

Im Allgemeinen gehört der Spiraltypus den inäqualen Furchungstypen zu. Nur in manchen Fällen nähert er sich mehr dem äqualen Typus, ohne im Uebrigen die wesentlichen Merkmale der spiralen Furchungsweise aufzugeben. Meist können wir grössere, dotterreichere Entodermzellen und eine animale Kappe kleinerer Ectodermelemente

unterscheiden. Die Furchungshöhle ist klein, oft verschwindend; die Gastrulation verläuft nach dem epibolischen Schema, seltener nach dem embolischen.

Meist handelt es sich um Fälle von streng determinativer Natur. Wohl nirgends tritt der Mosaikcharacter der Furchung, die frühzeitige Widmung der Zellen für ein ganz bestimmtes Schicksal so sehr in den Vordergrund, wie bei den hierher gehörigen Formen.

Das Stadium 4 besteht aus 4 horizontal gelagerten Zellen, welche in der primären Eiaxe meist unter Intervention einer mehr oder minder deutlich ausgebildeten Brechungsfurche (Querfurche, polar furrow) zusammenstossen. Die zwei ersten Furchen sind demnach meridionale. Ihnen kommen bereits bestimmte, allerdings nicht allzu streng aufzufassende Beziehungen zu den späteren Körperaxen zu. Für manche Formen — worunter gerade die bestuntersuchten der Anneliden und Mollusken zu rechnen sind, wie Nereis, Crepidula, Fulgur, Umbrella etc., nimmt die erste Furche eine transversale Lage ein. Sie trennt dann eine häufig etwas kleinere ventrale [1]) von einer grösseren dorsalen Zelle. Die zweite Furche entpricht sodann mehr oder weniger der späteren Medianebene (vgl. die Figg. 63 u. 66, p. 109). Für viele andere Formen dagegen liegen die Verhältnisse so, wie in dem von uns hier gewählten Beispiele (Furchung von Trochus nach Robert), wo den beiden ersten Furchen eine Neigung von 45° gegen die genannten Ebenen zukommt (vgl. auch Fig. 40, p. 73, Furchung von Arenicola nach Child). Wir unterscheiden sonach unter den 4 Zellen (Fig. 32 *A* und *B*) eine ventrale *B*, eine dorsale *D*, eine rechte *C* und eine linke *A*. Die ventrale und die dorsale Zelle (*B* und *D*) werden durch die spätere Medianebene symmetrisch getheilt. Wir bezeichnen die Zellen des Stadiums 4 mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D*, welche bei der Betrachtung vom animalen Pole im Sinne des Uhrzeigers derart angeordnet werden, dass die dorsale, meist grössere Zelle den Buchstaben *D* erhält.

Bei dem inversen Spiraltypus, welcher nach der Entdeckung Crampton's einigen Pulmonaten mit sinistral gewundener Schale zukommt und bei welchem die dexiotropen und läotropen Theilungen des normalen Spiraltypus durch Theilungen im entgegengesetzten Sinne ersetzt erscheinen, werden diese Buchstaben entgegen dem Sinne des Uhrzeigers angeordnet. Vgl. unten p. 108 und Fig. 66.

Aus dem geschilderten Stadium 4 entwickelt sich das Stadium 8, indem alle 4 Zellen dexiotrop getheilt werden (vgl. die Lage der Spindeln in Fig. 32 *B*). Meist sind die oberen 4 Zellen kleiner, als die unteren; aber auch in jenen Fällen, in denen die Theilung eine äquale ist, oder in denen die 4 Zellen des animalen Kranzes grösser erscheinen, als die 4 Zellen der vegetativen Hälfte, werden doch die oberen Zellen als Micromeren, die unteren als Macromeren bezeichnet. Sämmtliche Zellen des Stadiums 8 erhalten den Coefficienten 1. Die 4 Micromeren werden mit 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*, bezeichnet (Fig. 32 *C*)

1) Die vom animalen zum vegetativen Pole ziehende Eiaxe oder Furchungsaxe kennzeichnet uns die spätere Hauptaxe der Trochophora resp. die Körperlängsaxe. Es wird sonach der animale Pol als „vorn", der vegetative als „hinten" gelegen betrachtet. Sonach wird, wenn die Medianebene durch die Zellen *B* und *D* fällt, die Zelle *B* als ventral, die Zelle *D* als dorsal gelegen zu betrachten sein. Man vergleiche bezüglich der Orientirung dieser Stadien unsere späteren Ausführungen auf p. 72.

und bilden mit einander das erste Quartett von Ectomeren (Zellen des späteren Ectoderms). Das untere Quartett der 4 Macromeren wird jetzt mit 1*A*, 1*B*, 1*C* und 1*D* bezeichnet. Es hat sich also die Zelle *A* des Stadium 4 durch dexiotrope Theilung in die obere Zelle 1*a* und die untere 1*A* des Stadiums 8 getheilt.

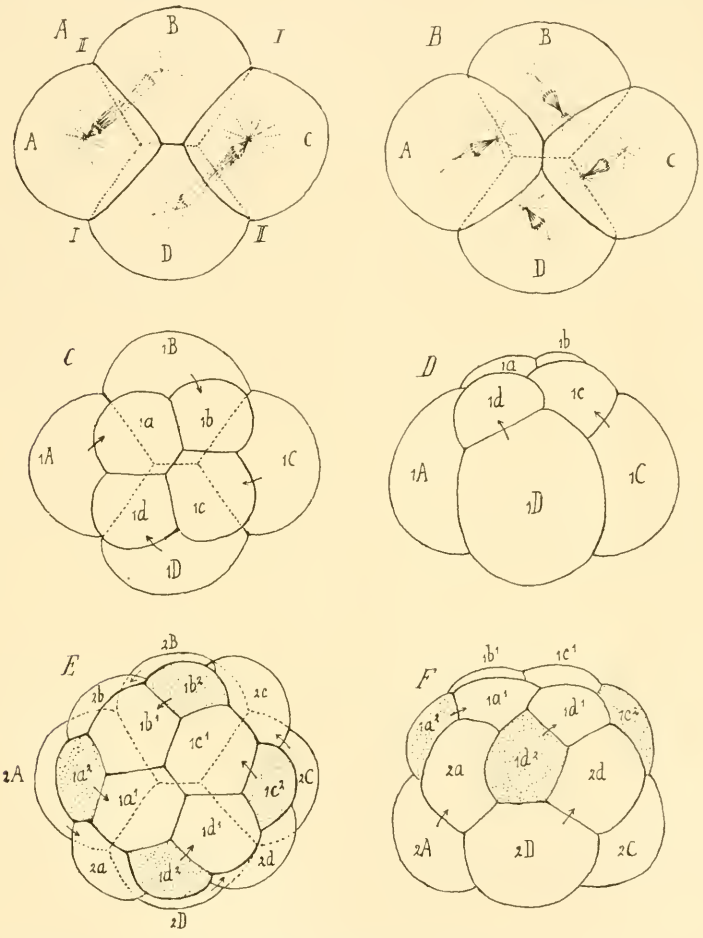


Fig. 32. Furchung von Trochus. (Nach Robert.)

A Stadium 4 im Momente der Entstehung, *B* Stadium 4 mit Spindeln für die folgende Theilung, beide vom animalen Pole gesehen, *C* Stadium 8 vom animalen Pole, *D* dasselbe in der Ansicht von der Dorsalseite (Seitenansicht auf den *D*-Quadranten), *E* Stadium 16 vom animalen Pole, *F* dasselbe in der Ansicht von der dorsalen Seite.

I, *I* erste Furche, *II*, *II* zweite Furche.

Das Stadium 16 entwickelt sich aus dem Stadium 8 durch läotrope Theilung sämmtlicher Zellen (Fig. 32 *E* und *F*). Die Tochterzellen der Micromeren des ersten Quartetts werden nun durch einen beigefügten Exponenten 1 oder 2 unterschieden, und zwar erhalten stets die oberen, dem animalen Pol genäherten Theilproducte den Ex-

ponenten 1, die unteren den Exponenten 2. $1a$ theilt sich demnach in $1a^1$ und $1a^2$. Die Gruppe des ersten Quartetts besteht nun (Fig. 32 *E*) aus den 4 an den animalen Pol grenzenden Zellen $1a^1$, $1b^1$, $1c^1$, und $1d^1$ und den etwas mehr unten liegenden Zellen $1a^2$, $1b^2$, $1c^2$ und $1d^2$. Gleichzeitig haben sich auch die 4 Macromeren $1A$—$1D$ getheilt (Fig. 32 *F*), und zwar liefern sie gegen den animalen Pol zu, an das erste Quartett grenzend, wieder 4 sogenannte Micromeren, welche in ihrer Gesammtheit das zweite Ectomerenquartett darstellen und mit $2a$, $2b$, $2c$ und $2d$ bezeichnet werden. Jene 4 Theilproducte der Macromeren, welche den vegetativen Pol umgrenzen, führen nun die Bezeichnung $2A$, $2B$, $2C$ und $2D$.

Das Stadium 32 geht aus dem Stadium 16 durch dexiotrope Theilung sämmtlicher Zellen hervor. Die Zellen des ersten Quartetts erhalten nun ihren zweiten Exponenten. Es theilt sich beispielsweise die Zelle $1a^1$ in $1a^{11}$ und $1a^{12}$. Die Gesammtheit der Ectomeren des ersten Quartetts besteht nun (Fig. 33 *A*) aus 16 Zellen, welche in vier alternirenden und stufenweise über einander gelagerten Zellkränzen von je 4 Zellen angeordnet erscheinen. Es sind dies die Zellen

$1a^{11}$, $1b^{11}$, $1c^{11}$ und $1d^{11}$ um den animalen Pol,
ferner: $1a^{12}$, $1b^{12}$, $1c^{12}$, $1d^{12}$
$1a^{21}$, $1b^{21}$, $1c^{21}$, $1d^{21}$
$1a^{22}$, $1b^{22}$, $1c^{22}$, $1d^{22}$

Dem letzteren Zellenkranze schliessen sich (Fig. 33 *A* und *B*) weiter nach unten die beiden Zellenkränze des zweiten Quartetts an. Durch die Theilung der Zellen $2a$—$2d$ sind nun entstanden

$2a^1$, $2b^1$, $2c^1$, $2d^1$
$2a^2$, $2b^2$, $2c^2$, $2d^2$

Die 4 Macromeren $2A$—$2D$ haben nach oben, an die Zellen $2a^2$—$2d^2$ grenzend und mit diesen alternirend, ein drittes Micromerenquartett abgegeben (Fig. 33 *B* und 34) nämlich:

$3a$, $3b$, $3c$ und $3d$

Die Zellen um den vegetativen Pol führen nun als Macromeren (Entomeren) die Bezeichnung

$3A$, $3B$, $3C$ und $3D$

Wir wollen mit der Darstellung des Aufbaues dieses Stadiums die schematische Beschreibung der Spiralfurchung abbrechen und Einzelheiten für später reserviren. Mit dem Stadium 32 wird insofern ein gewisser Abschluss geboten, als nun die Production von Ectodermzellen von Seiten der Macromeren aufhört. Wir können sagen: durch 3mal auf einander folgende Theilung haben die Macromeren drei Ectodermquartette geliefert, welche sich inzwischen zum Theil schon weiter getheilt haben. Diese drei Quartette repräsentiren zusammen das gesammte Ectoderm; doch liefern sie auch noch larvales Mesenchym.

Die 4 Macromeren $3A$—$3D$ bilden in späteren Stadien häufig noch ein viertes und fünftes Quartett von Micromeren. Alle diese

nach Bildung der drei Ectomerenquartette durch Theilung der Macromeren erzeugten Zellen sind im Wesentlichen dem Entoderm zuzurechnen. Man bezeichnet sie auch als Entomeren. Eine Ausnahme bildet bei Polycladen, Anneliden und Mollusken die Zelle 4*d*, d. h. das obere Theilproduct der Macromere 3*D*, welche Zelle der Hauptsache nach als Mutterzelle der Mesodermstreifen betrachtet werden kann, wenngleich sie in vielen Fällen auch noch Entodermmaterial abspaltet.

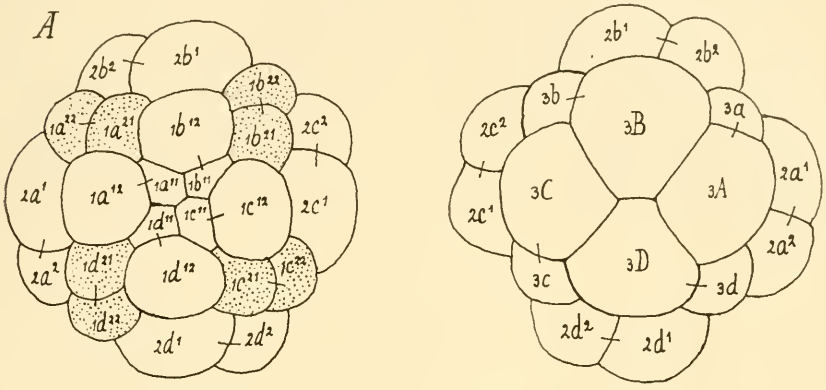


Fig. 34.

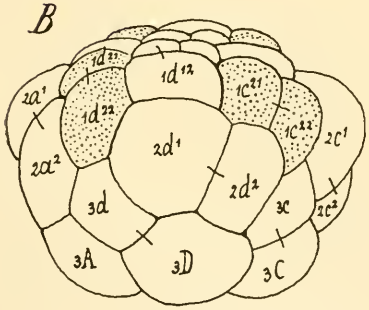


Fig. 33.

Fig. 33. Furchung von Trochus. (Nach ROBERT.)

A Stadium 32 vom animalen Pole, *B* Stadium 32 von der dorsalen Seite oder der Seite des *D*-Quadranten gesehen. Vgl. Fig. 32 *F*.

Fig. 34. Ansicht des Stadium 32 von Trochus (nach ROBERT), vom vegetativen Pole. In Wirklichkeit war der Embryo, dem diese Figur entnommen ist, wegen Zurückbleibens des ersten Quartetts in der Theilung erst auf dem Stadium 24 angekommen, doch entsprechen die Verhältnisse des vegetativen Poles durchaus dem Stadium 32.

Es gehen aus der vorhergehenden Darstellung die Principien der Bezeichnungsweise wohl ohne weiteres hervor. Die Quartette und die entsprechenden Macromeren werden durch Coefficienten unterschieden, und zwar tragen die Macromeren stets den gleichen Coefficienten mit dem letztgebildeten Quartett. Wenn also beispielsweise die Zelle 3*D* läotrop getheilt wird, so zerfällt sie in 4*d* und 4*D*; letztere würde bei der folgenden dexiotropen Theilung 5*d* und 5*D* geben. Als Macromeren werden immer die 4 Zellen um den vegetativen Pol betrachtet, auch wenn sie — wie dies in späteren Stadien vorkommt — oft schon recht klein geworden sind. Wenn die Zellen der Quartette sich zu theilen beginnen, so werden ihre Tochterzellen durch beigefügte Exponenten unterschieden, und zwar wird bei jeder folgenden

Theilung der vorhandenen Exponentenzahl der Exponent 1 hinzugefügt, wenn die Zelle eine obere ist, der Exponent 2, wenn es sich um das untere Theilproduct handelt. So zerfällt z. B. $1a^{11}$ bei der nächsten Theilung in $1a^{111}$ und $1a^{112}$; die letztere dieser beiden Zellen würde bei der folgenden Theilung in $1a^{1121}$ und $1a^{1122}$ zerfallen. Man sieht, dass auf diese Weise bald ganz lange Exponentenreihen zu Stande kommen (vgl. Fig. 35). Um die Darstellung zu vereinfachen, werden dann für besonders wichtige Zellen besondere Buchstaben, wie X oder andere eingeführt.

In späteren Stadien der Furchung kommt es gelegentlich vor, dass die Theilungsspindel anstatt schräg fast vollkommen horizontal steht. Die Zelle wird dann meridional getheilt, und es ist nicht möglich, zu entscheiden, welches der beiden Theilproducte das obere und welches das untere ist. In solchen Fällen hat sich nach dem Vorschlage Conklin's der Gebrauch eingebürgert, stets die dextral gelegene Tochterzelle mit dem Exponenten 1, die sinistrale mit dem Exponenten 2 zu kennzeichnen (vgl. in Fig. 53 *C*, $2d^{1121}$ und $2d^{1122}$, p. 90).

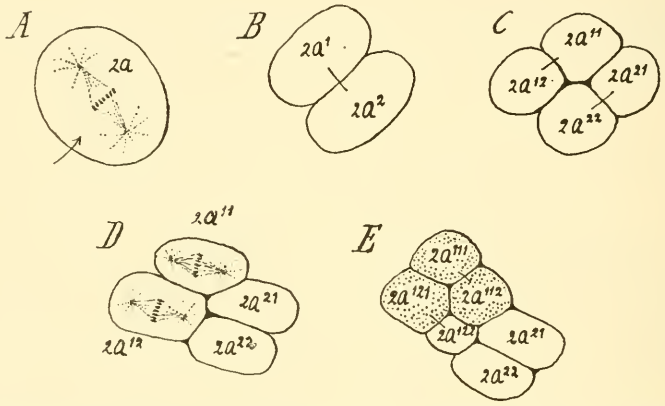


Fig. 35. Schematische Darstellung der auf einander folgenden Theilungen in einem Quadranten des zweiten Quartetts bei Arenicola. (Nach Child.)

A die Zelle $2a$ ist durch läotrope Theilung entstanden und enthält eine dexiotrop gerichtete Spindel. Sie theilt sich in $2a^1$ und $2a^2$ (*B*). In *C* haben diese beiden Zellen sich läotrop in 4 getheilt: $2a^{11}$, $2a^{12}$, $2a^{21}$, $2a^{22}$. In *D* sieht man die Zellen $2a^{11}$ und $2a^{12}$ sich zu dexiotroper Theilung anschicken, welche in *E* durchgeführt erscheint. Es haben sich die Zellen $2a^{111}$, $2a^{112}$, $2a^{121}$ und $2a^{122}$ gebildet.

Wir haben in der vorhergehenden Darstellung der Einfachheit halber angenommen, dass die Stadien 4, 8, 16, 32 stets durch gleichzeitige Theilung aller Zellen des vorhergehenden Stadiums entwickelt werden. In Wirklichkeit theilen sich die Zellen meist zu ungleichen Zeiten, indem manche Zellenkränze in der Theilung vorauseilen, während andere zurückbleiben. Ja, es kann diese Ungleichmässigkeit der Theilungen so weit gehen, dass die Zellen des einen Kranzes die dem betreffenden Stadium entsprechende Zellgeneration noch nicht erreicht haben, während andere Zellen bereits in die nächstfolgende Generation eingetreten sind. In einem derartigen Falle würde beispielsweise das Stadium 32 als wohlcharacterisirtes Ruhestadium vollständig in Wegfall kommen und durch eine Reihe von Uebergängen ersetzt

sein, indem dann kein Moment bestimmbar ist, in welchem sämmtliche Zellen der 6. Generation (das befruchtete Ei als 1. Generation gerechnet) angehören.

Selbst die 4 einem Zellenkranz zugehörigen Zellen weisen nicht selten — ebenso wie Grössenunterschiede unter einander — so auch Verschiedenheiten der Theilungszeiten auf, worauf wir oben hingewiesen haben.

Im Allgemeinen kann man es als eine beim Spiraltypus ganz durchgängig festgehaltene Regel bezeichnen, dass eine Zelle sich um so früher theilt, je grösser sie ist — eine Erscheinung, die auch schon bei der Furchung der Rotatorien zu bemerken ist. Wir verweisen an Stelle zahlreicher Beispiele auf die Darstellung der Planorbis-Furchung von Holmes, in welcher diese Regel durchgehends zu erkennen ist. Es tritt hierdurch der Spiraltypus in bemerkenswerthen Gegensatz zur Furchung der Vertebraten, bei welcher die durch Nahrungsdotteranhäufung verursachte Vergrösserung einer Zelle als Theilungshinderniss betrachtet wird — ein Verhältniss, das zur Aufstellung der sogenannten Balfour'schen Regel geführt hat. Man kann mit Kofoid (1894) vermuthen, dass das Vorauseilen der grösseren Zellen in der Theilung beim Spiraltypus von ihrem grösseren absoluten Plasmagehalt abhängig ist.

Im Grossen und Ganzen wird der Spiraltypus mit seiner regelmässigen Aufeinanderfolge von dexiotropen und läotropen Theilungen ungefähr bis zur Erreichung des Stadiums 64 festgehalten. Später treten dann immer mehr bilateral-symmetrische Theilungen ein. An der Grenze des durch das genannte Stadium gekennzeichneten Ueberganges finden wir ein Gemisch von spiraligen und bilateralen Theilungen.

Selbstverständlich ist es nicht immer ganz leicht, aus Beschreibungen und Abbildungen eine anschauliche Vorstellung der oft (so bei Anneliden und Mollusken) recht complicirten Furchungsbilder zu gewinnen. Wir gestatten uns, den Leser darauf aufmerksam zu machen, dass zum Verständniss des Folgenden eine eingehende Vergleichung der herangezogenen Figuren durchaus erforderlich ist. Vielfach sieht man sich genöthigt, zum Zwecke des Verständnisses zur Anfertigung von Modellen zu schreiten, indem man auf Holzkugeln die relative Lage der Blastomeren einzeichnet oder aus plastischem Material (Modellirwachs etc.) Reconstructionen der einzelnen Stadien vornimmt. Den Autoren, welche über Cell-lineage veröffentlichen, ist zu empfehlen, sowohl in textlicher Hinsicht, als auch in Bezug auf Abbildungen das Möglichste zu thun, um dem Verständniss des Lesers entgegenzukommen.

3. Polycladen.

Wenn wir von älteren Angaben (Girard [1847] für Planocera elliptica, Keferstein [1868] für Leptoplana tremellaris) absehen, so sind wir über die Furchung der Polycladen durch die Untersuchungen von Hallez (1878, 1879) für Leptoplana tremellaris, von Goette (1878, 1881, 1882) für Stylochus pilidium, von Selenka (1881) für Eurylepta, Thysanozoon u. A., hauptsächlich aber durch die eingehenden Studien von Lang (1884) an Discocoelis tigrina und Thysanozoon und durch neuere An-

gaben von E. B. Wilson (1897) an Leptoplana und von F. M. Surface (1907) an Planocera inquilina unterrichtet. Wir legen unserer Darstellung die Schilderung Lang's für Discocoelis zu Grunde, welche wir hauptsächlich hinsichtlich der Mesodermbildung durch die Angaben E. B. Wilson's und Surface's zu ergänzen haben.

Das Ei von Discocoelis tigrina wird durch die erste Furche, welche meridional verläuft, inäqual getheilt. Schon bei dem Auftreten der zweiten Furche, durch welche das Stadium 2 in das Stadium 4 übergeführt wird, macht sich die Tendenz des Spiraltypus geltend, indem die beiden Blastomeren je eine kleinere Zelle sinistral (d. h. nach links

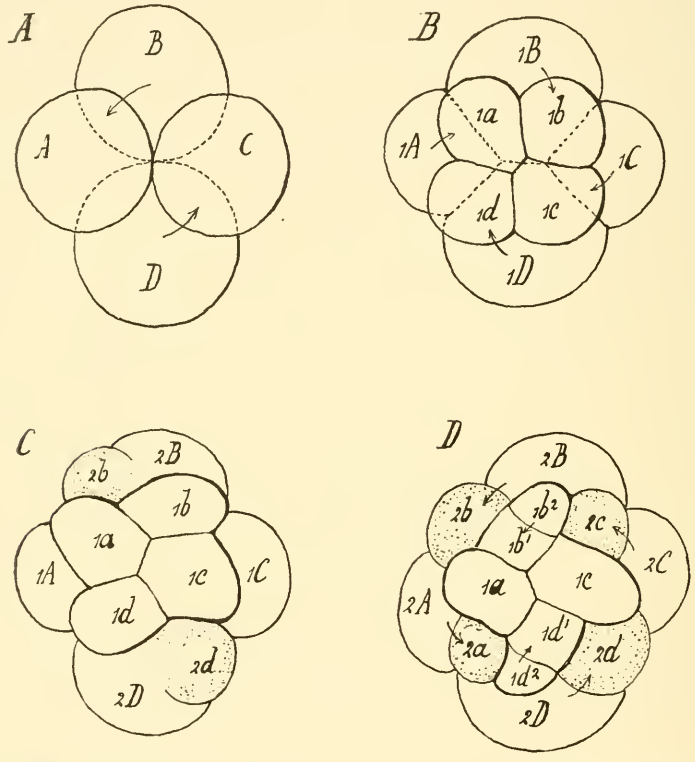


Fig. 36. Furchung von Discocoelis tigrina (nach Lang), Ansichten vom animalen Pole.

A Stadium 4, *B* Stadium 8, *C* Stadium 10, *D* Stadium 14.

oben im Sinne eines in der Furchungsaxe sich befindenden Beobachters) abgeben. Das Stadium 4 besteht nun aus 4 in characteristischer Weise angeordneten Zellen (Fig. 36 *A*), welche bereits in bestimmten Beziehungen zu den Richtungen des Embryos stehen. Die Medianebene fällt in die beiden grösseren, mehr gegen den vegetativen Pol zu verlagerten Zellen *B* und *D*. Von ihnen bezeichnet die etwas kleinere *B* das spätere Vorderende, die grössere *D* das Hinterende des Embryos. Die beiden Zellen *A* und *C* sind gleich gross, kleiner als *B* und *D*, und liegen rechts und links in einem höheren Niveau,

mehr dem animalen Pole genähert. Später allerdings gleicht sich diese Niveaudifferenz der 4 primären Blastomeren mehr aus.

Das Stadium 8 wird erreicht, indem von den 4 genannten Blastomeren gegen den animalen Pol 4 kleinere Zellen, die unter sich ziemlich gleich gross sind, in dexiotropem Sinne abgegeben werden (Fig. 36 *B*). Es sind die Zellen des ersten Ectomerenquartetts 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*, welche mit den 4 Macromeren, die nun die Bezeichnung 1*A*—1*D* führen, alternirend gelagert erscheinen. Die 4 Micromeren stossen am animalen Pole nicht in einem Punkte zusammen, sondern in einer kleinen Polarfurche (Brechungsfurche), indem sich daselbst 1*a* und 1*c*, welche (ähnlich wie im vorhergehenden Stadium *A* und *C*) etwas höher gelagert sind, berühren, während 1*b* und 1*d* vom animalen Pole etwas abgedrängt werden.

Die Theilungen, welche zur Bildung des ersten Quartetts führen, verlaufen nicht ganz gleichzeitig. Zuerst theilt sich die grösste Zelle *D*, dann folgt die nächst kleinere *B*; zum Schluss theilen sich *A* und *C* fast gleichzeitig.

Dieser für Discocoelis eigenthümliche Theilungsrhythmus der Quadranten erscheint bei allen folgenden Theilungen festgehalten. Es zeigt sich dies beispielsweise beim Uebergang von Stadium 8 in das Stadium 16 (Fig. 36 *C*). Das letztere wird erreicht, indem alle 8 Zellen des Stadiums 8 sich nun in läotropem Sinne theilen (Fig. 36 *D*). Zuerst schnürt die grösste Zelle des Embryos, die Macromere 1*D*, eine kleinere Zelle 2*d* sinistral nach oben ab. Bald darauf erfolgt der gleiche Process an der Zelle 1*B*; später folgen 1*A* und 1*C*. Es wurden auf diese Weise 4 Micromeren des zweiten Quartetts, 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d*, abgeschnürt, welche sich der Ectomerenkappe des ersten Quartetts aussen anschmiegen (Fig. 36 *D*). Letztere hat ihre Lage verändert. Sie wird durch den eben erwähnten Theilungsvorgang in läotropem Sinne um 45° rotirt, so dass die 4 Zellen des ersten Quartetts 1*a*—1*d* nun nicht mehr alternirend mit den 4 Macromeren gelagert erscheinen. Jede Micromere des ersten Quartetts steht nun über jener Macromere, von der sie früher abgeschnürt worden ist. Noch während die Zellen 1*A* und 1*C* sich theilen, schicken sich auch schon die Zellen 1*d* und 1b des ersten Quartetts zur Theilung an, welche etwas inäqual ist, indem eine kleine äussere Zelle $1d^2$ und $1b^2$ von einer grösseren $1d^1$ und $1b^1$ getrennt wird (Fig. 36 *D*). In gleichem Sinne theilen sich bald darauf die Zellen 1*a* und 1*c*. Das so erreichte Stadium 16 (Fig. 37 *A*) besteht sonach aus 8 Ectomeren des ersten Quartetts, von denen 4 grössere $1a^1$—$1d^1$ um den animalen Pol gelagert erscheinen. Mit ihnen alterniren die 4 kleineren $1a^2$ bis $1d^2$. Diesen 8 Ectomeren des ersten Quartetts schliesst sich nach aussen das zweite Quartett 2*a*—2*d* an, während die 4 Macromeren 2*A*—2*D* den vegetativen Pol umgeben.

Das nächstfolgende Stadium, in welchem die Zelltheilungen zu einem gewissen Stillstande kommen, besteht aus 28 Zellen (Fig. 37 *B*). Würden alle Zellen des Stadiums 16 dexiotrop getheilt, so würden wir ein Stadium 32 erhalten. Das Stadium 28 kommt dadurch zu Stande, dass von den vier 4-zelligen Cyclen des Stadiums 16 einer ungetheilt bleibt. Es sind dies die Zellen $1a^2$—$1d^2$ des ersten Quartetts, welche bei ihrer Entstehung verhältnissmässig klein waren, sich aber inzwischen allmählich vergrössert haben. Zunächst theilen sich die 4 Macromeren, indem sie nach oben dextral ein drittes Ectomeren-

quartett $3a$—$3d$ zur Abschnürung bringen. Fast gleichzeitig theilen sich die Zellen des zweiten Quartetts ebenfalls dexiotrop und etwas inäqual. Es wird sonach beispielsweise $2d$ in eine etwas kleinere Zelle $2d^1$ und eine grössere $2d^2$ getheilt und entsprechend auch die übrigen Zellen dieses Cyclus: $2a$—$2c$. Vom ersten Quartett theilen sich die grösseren Zellen um den animalen Pol $1a^1$—$1d^1$ in eine

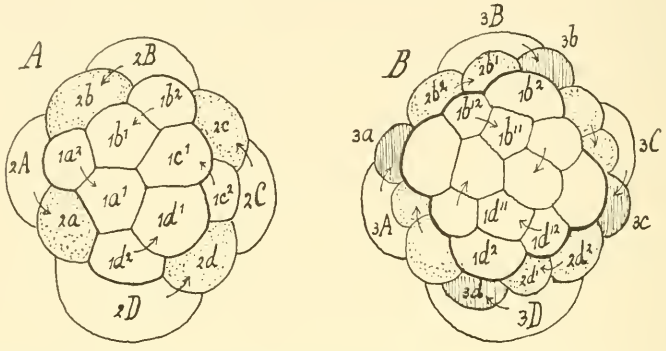


Fig. 37. Spätere Furchungsstadien von Discocoelis tigrina in der Ansicht vom animalen Pole. (Nach Lang.)

A Stadium 16, *B* Stadium 28. In dieser Figur ist die Bezeichnung nur für den *b*- und *d*-Quadranten durchgeführt.

grössere scheitelständige Zelle $1a^{11}$—$1d^{11}$ und eine kleinere mehr peripher gelegene Zelle $1a^{12}$—$1d^{12}$. Bei allen diesen Theilungen ist das früher erwähnte Vorauseilen der Quadranten *D* und *B* und das Nachhinken der Quadranten *A* und *C* zu bemerken. Das vollkommen ausgebildete Stadium 28 besteht nun aus:

12 Ectomeren des ersten Quartetts, und zwar:
- $1a^{11}$—$1d^{11}$ um den animalen Pol,
- $1a^{12}$—$1d^{12}$, jetzt die kleinsten Zellen des ersten Quartetts,
- $1a^2$—$1d^2$, welche ungetheilt geblieben sind,

8 Ectomeren des zweiten Quartetts:
- $2a^1$—$2d^1$, die kleineren,
- $2a^2$—$2d^2$, die grösseren,

4 Ectomeren des dritten Quartetts:
- $3a$—$3d$,

4 Macromeren (Entomeren):
- $3A$—$3D$

28 Zellen.

Von den späteren Schicksalen dieser Zellen hier nur kurz Folgendes: Die drei Ectomerenquartette bilden zusammen die Ectodermkappe, welche die Entodermanlage epibolisch überwächst (vgl. Fig. 38*A*). Doch liefern die drei Quartette nicht ausschliesslich Ectodermelemente. E. B. Wilson hat nachgewiesen, dass von dem zweiten Quartette, und zwar von den Zellen $2a^2$—$2d^2$ durch einen im Detail hier nicht weiter zu verfolgenden Theilungsprocess 4 Zellen (Fig. 38 *B*, *m*) in die Furchungshöhle abgegeben werden, welche nach Wilson als Urzellen

des Mesoderms zu betrachten sind. In ähnlicher Weise könnte vielleicht auch das dritte Quartett Mesodermelemente abspalten. Surface hat diese Angaben Wilson's der Hauptsache nach bestätigt. Nach ihm leiten sich diese 4 mesodermalen Elemente, welche man wohl dem larvalen Mesoblast oder Ectomesoblast der Anneliden und Mollusken gleichzusetzen hat, von den Zellen $2a^{11}$—$2d^{11}$ ab. Sie produciren nach ihm nur einen verhältnissmässig geringen Theil des Mesoderms, welcher, ursprünglich in der Umgebung des Blastoporus gelegen, dazu bestimmt ist, die Musculatur und andere mesodermale Bildungen des Pharynx zu liefern. Die Hauptmasse des Mesoderms stammt nach Surface von zwei Mesodermstreifen, welche sich hier, wie bei den Anneliden und Mollusken von der Zelle $4d$ ableiten (siehe unten). Das dritte Quartett ist bei Planocera inquilina sehr wenig entwickelt und scheint sich an der Production von mesodermalen Elementen nicht zu betheiligen.

Lang war der Ansicht, dass das zweite und dritte Quartett ausschliesslich Mesoderm liefern. Durch E. B. Wilson und Surface wurde festgestellt, dass die beiden Quartette sich auch an der Bildung des Ectoderms betheiligen.

Die drei Ectomerenquartette enthalten die gesammte Anlage des Ectoderms und des larvalen Mesoblasts. Die 4 Macromeren des Stadiums 28 liefern von nun an nur mehr Entoderm und die Mesodermstreifen. Zunächst theilen sich diese Macromeren ($3A$—$3D$) inäqual, indem sie 4 kleine Zellen gegen den vegetativen Pol abgeben (Fig. 38 *A* und *B*). Diese — von Lang als „untere Entodermzellen" bezeichnet — müssen wir, obgleich sie recht klein sind, den oben

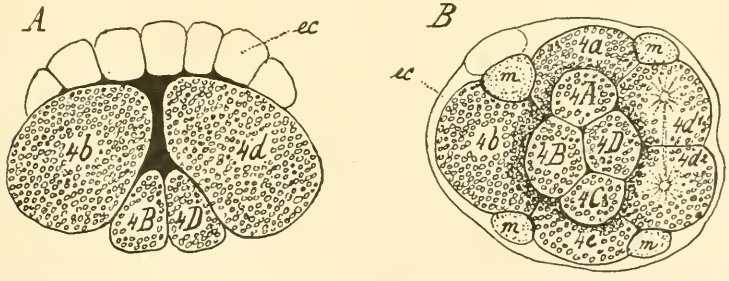


Fig. 38. Spätere Furchungsstadien von Discocoelis tigrina. (Nach Lang.) *A* im Medianschnitt, *B* vom vegetativen Pole gesehen. *ec* Ectoderm, *m* Mesodermzellen. In *A* die Furchungshöhle durch schwarze Farbe hervorgehoben.

p. 61 angeführten terminologischen Bestimmungen folgend, als Macromeren $4A$—$4D$ ansprechen, während die grossen Theilproducte nun ein viertes, der Hauptsache nach entodermales Quartett $4a$—$4d$ darstellen. Von diesen 4 grossen Zellen theilt sich nach Lang bei Discocoelis die hintere $4d$ bilateral-symmetrisch (Fig. 38 *B*) in 2 gleich grosse Tochterzellen $4d^1$ und $4d^2$, so dass wir jetzt in dieser Region einen Kranz von 5 grossen Zellen $4a$, $4b$, $4c$, $4d^1$ und $4d^2$ vorfinden. Die 3 übrigen Zellen des vierten Quartetts ($4a$, $4b$, $4c$) schnüren nach oben in der Richtung gegen den animalen Pol zu 3 kleine Zellen ab, die sogenannten oberen Entodermzellen.

Die Verwendung dieser Elemente und die Art der Entwicklung des Mitteldarms wird von den Autoren für die einzelnen Formen recht verschieden geschildert. Nach Surface zeigen die 3 grossen Zellen $4a$, $4b$ und $4c$ und die 4 kleinen „Macromeren" $4A$—$4D$ bald Zeichen eines beginnenden Zerfalles und gehen sämmtlich zu Grunde, indem sie — wie es scheint — als Nährmaterial Verwendung finden. Die Zelle $4d$ allein liefert das ganze Material für den Aufbau des Mitteldarms und der Mesodermstreifen. Ihre erste Theilung ist hier nicht bilateral-symmetrisch, wie bei Discocoelis. Die Spindel steht fast vertical, und die Theilung ist eine inäquale. Die obere kleinere Zelle, von Surface als $4d^2$ bezeichnet, geräth in die inzwischen aufgetretene Furchungshöhle. Die untere grössere Zelle $4d^1$ liegt noch oberflächlich, da die Entomeren erst allmählich von der Ectodermkappe epibolisch überwachsen werden (vgl. Fig. 38 *A*). Beide Zellen werden nun bilateral-symmetrisch getheilt. Die beiden Theilungsproducte der unteren grösseren Zelle $4d^1$ werden nun als $4d^{11}$ und $4d^{12}$ bezeichnet und haben genau die gleiche Lage wie $4d^1$ und $4d^2$ in Fig. 38 *B*. Man könnte daran denken, dass die erste Theilung von $4d$ bei Discocoelis einfach übersehen wurde. Die beiden Zellen $4d^{11}$ und $4d^{12}$ sind Mitteldarmbildner. Sie liefern das Hauptmaterial für den Aufbau des Mesenterons. Die beiden oberen Zellen $4d^{21}$ und $4d^{22}$, die Producte der bilateralen Theilung von $4d^2$, welche — wie erwähnt — in der Furchungshöhle liegen, können als Mesoblasten bezeichnet werden. Von ihnen knospen bei der nächsten sehr inäqualen Theilung 2 ganz kleine Zellen hervor, welche man mit Conklin als Enteroblasten bezeichnen könnte, weil sie wahrscheinlich am Aufbau des Mitteldarms Theil nehmen (vgl. unten das Capitel über den Entomesoblasten bei der Schilderung der Furchung der Mollusken und Fig. 68 *e*). Die grösseren Theilproducte der erwähnten inäqualen Theilung sind Urmesodermzellen. Sie liefern durch weitere Theilungen zwei, oft undeutlich ausgeprägte Mesodermstreifen, aus denen die Hauptmasse mesodermaler Elemente des Embryos hervorgeht.

Von den weiteren Schicksalen des Ectoderms sei nur Folgendes erwähnt. Die bei Discocoelis verzögerte Theilung von $1a^2$—$1d^2$ wird bald nachgeholt. Bei Planocera war eine solche Verzögerung der Theilung der Zellen $1a^2$—$1d^2$, welche den primären Trochoblasten der Anneliden entsprechen, nicht zu bemerken. Es entwickelt sich später am animalen Pole eine vorübergehend grübchenförmig eingesenkte Anordnung kleiner Zellen, welche an die Apicalrosette der Anneliden und Mollusken erinnert. Die Angaben über die Entstehung der Cerebralganglien lauten noch unbefriedigend. Surface fand bei Planocera unter dem oberflächlichen Epithel der Scheitelregion vier Zellstreifen, welche von Zellen des ersten Quartetts (genauer von den Zellen $1a^{112212}$—$1d^{112212}$) abstammen und als Gehirnanlage zu deuten sind. Man wird durch diese Art der Anlage entfernt an die Bildung des sogenannten „Kreuzes" bei den Anneliden erinnert. E. B. Wilson erwähnt allerdings ausdrücklich, dass er weder bei Leptoplana noch bei Nemertinen irgend etwas dem „Kreuz" der Anneliden Vergleichbares erkennen konnte.

Die auffallende Uebereinstimmung, welche zwischen der Furchung der Polycladen einerseits und der der Anneliden und Mollusken andererseits besteht, stellt uns vor die Frage, ob dieselbe als wirkliche Homologie

zu verstehen, oder ob es sich nur um adaptive Anpassungen des Furchungstypus zweier Gruppen, also um einen Fall von Analogie handelt. Diesbezüglich wäre es von Wichtigkeit, nach Uebereinstimmungen zu suchen, welche sich nicht auf Züge allgemeinerer Art, sondern auf secundäre Merkmale, also auf das Detail des Entwicklungsprocesses beziehen. Die Bildung von drei Ectomerenquartetten, welche alternirend nach dexiotroper und läotroper Richtung abgegeben werden, wäre ein Merkmal allgemeinerer Natur. Es fehlt aber nicht an Uebereinstimmungen secundärer Art. Als solche sind zu bezeichnen: 1) eine gewisse Uebereinstimmung im Verhalten der Zellen $1a^2$—$1d^2$ mit den primären Trochoblasten der Anneliden und Mollusken; 2) die vollständige Uebereinstimmung in der Entwicklungsweise des Mesoderms in den beiden Gruppen, welche sich besonders nach den Angaben von Surface erkennen lässt: Bildung eines larvalen Mesoblasts von Seite der Ectomeren, Entstehung zweier Mesodermstreifen aus Abkömmlingen der Zelle 4*d*, welche gleichzeitig kleine Enteroblasten abknospen lassen; 3) die oben hervorgehobenen Uebereinstimmungen in Bezug auf die ectodermalen Bildungen am animalen Pole: Bildung einer apicalen Scheitelrosette und Andeutung eines Kreuzes (?). Man wird auf Grund dieser Angaben die Uebereinstimmung, welche zwischen der Furchungsweise der Polycladen einerseits und der Anneliden und Mollusken andererseits besteht, wohl auf eine wirkliche Homologie zu beziehen haben.

4. Nemertinen.

Auch die Furchung der Nemertinen folgt dem Spiraltypus in ganz eminenter Weise. Sie stellt nach Coe „an almost ideally perfect illustration of this type of cleavage“ dar. Aus den zum Theil älteren Angaben über Nemertinenentwicklung von J. Barrois (1877) für Lineus obscurus, von C. K. Hoffmann (1877) für Tetrastemma varicolor, von E. Metschnikoff (1882) für Lineus obscurus und von O. Bürger (1895) für verschiedene Formen ist dies wohl kaum zu entnehmen. Von neueren Untersuchungen sind die von W. R. Coe (1899) an Micrura coeca, von Ch. B. Wilson (1900) an Cerebratulus lacteus, von E. B. Wilson 1903 an derselben Form und von Zeleny (1904) an Cerebratulus marginatus zu nennen, welche zum Theil mit Rücksicht auf die an diesen Eiern auszuführenden experimentellen Studien (so von E. B. Wilson, Yatsu und Zeleny) unternommen wurden. Es hängt hiermit zusammen, dass die Angaben über die Furchung dieser Formen etwas laconisch und fragmentarisch lauten. Zum Theil hängt dies auch mit Schwierigkeiten der Untersuchung zusammen. Die Blastomeren unterscheiden sich hier nur wenig von einander, die Furchung ist eine annähernd äquale[1]), wodurch bei dem Fehlen bestimmter „Landmarken“ die Orientirung der späteren Stadien wesentlich erschwert ist.

Wir folgen den übereinstimmenden Angaben von E. B. Wilson und von Zeleny für zwei verschiedene Cerebratulus-Speciés. Die erste, meridional durchschneidende Furche theilt das Ei in zwei gleich grosse Blastomeren (Fig. 39 *A*). Diese werden durch die zweite Furche wieder in meridionaler Richtung äqual getheilt. Das

1) Bei Monopora ist die Furchung deutlich inäqual (Salensky 1884).

Stadium 4 besteht sonach (Fig. 39 *B* und *C*) aus 4 gleich grossen Zellen, welche sich in der Eiaxe so nahe berühren, dass kaum eine Brechungsfurche zur Beobachtung kommt. Die nun folgende dritte

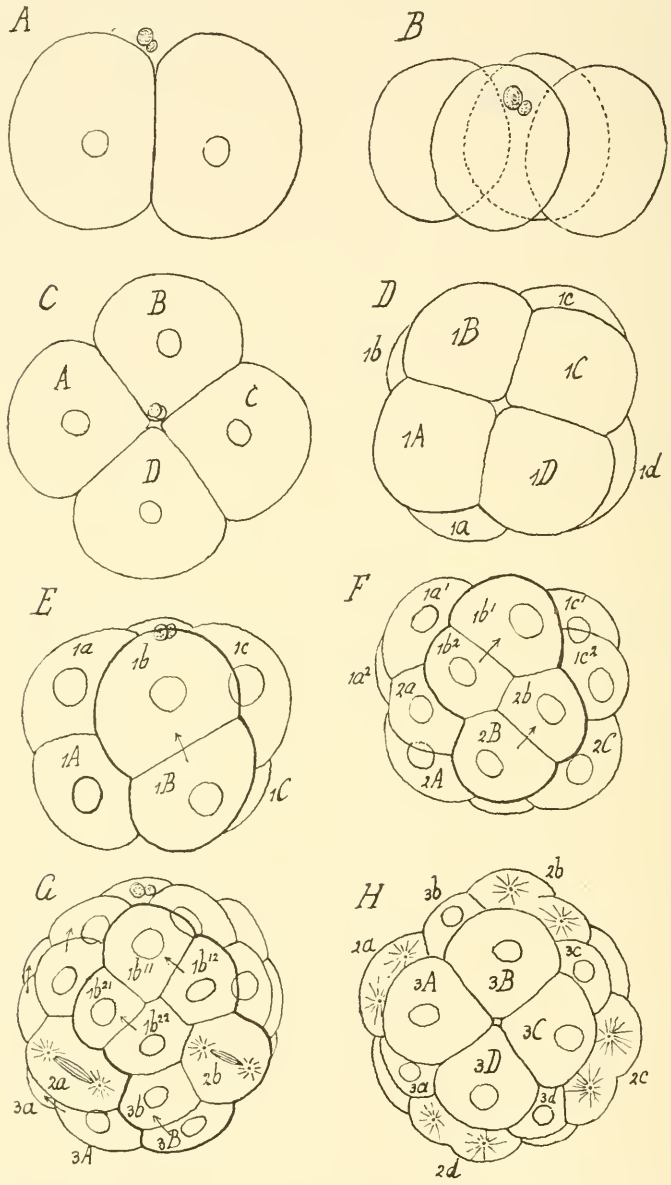


Fig. 39. Furchung von Cerebratulus marginatus (nach Zeleny).

A Stadium 2, Seitenansicht; *B* Stadium 4, Seitenansicht; *C* Stadium 4 vom animalen Pole, *D* Stadium 8 vom vegetativen Pole, *E* Stadium 8, Seitenansicht; *F* Stadium 16, Seitenansicht; *G* Stadium 28, Seitenansicht; *H* Stadium 28 vom vegetativen Pole, zeigt die Macromeren $3A$—$3D$, das dritte Quartett $3a$—$3d$ und das zweite Quartett $2a$—$2d$. In den Figg. *E*, *F* und *G* sind die zusammengehörigen Zellen des *B*-Quadranten dunkler umrandet.

Theilung, durch welche das erste Ectomerenquartett zur Abschnürung kommt, ist dexiotrop (Fig. 39 *E*). Es gehört zu den Eigenthümlichkeiten der vorliegenden Form, dass die Ectomeren $1a$—$1d$ etwas grösser sind, als die Zellen des vegetativen Cyclus $1A$—$1D$. Trotzdem werden die ersteren als Micromeren, die letzteren als Macromeren bezeichnet. Wir sehen hier wiederum, worauf schon früher hingewiesen wurde, dass bei der Schilderung von Furchungsbildern des Spiraltypus die Ausdrücke „Macromeren" und „Micromeren" ausschliesslich topographische Bedeutung haben und nichts über das relative Grössenverhältniss der entsprechenden Blastomeren besagen. Sie sind eben von Formen mit deutlich inäqualer Furchung entlehnt und auf sämmtliche übrigen Furchungsbilder übertragen. Das Stadium 8 (Fig. 39 *D* und *E*) besteht sonach aus 4 grösseren Zellen der animalen Hälfte (Ectomeren des ersten Quartetts $1a$—$1d$) und 4 etwas kleineren Zellen der vegetativen Hälfte (Macromeren $1A$—$1D$). Das Stadium 16 wird nun durch läotrope Theilung sämmtlicher Blastomeren erreicht (Fig. 39 *F*). Die Macromeren theilen sich hierbei äqual, indem sie nach oben in sinistraler Richtung die Zellen des zweiten Ectomerenquartetts ($2a$—$2d$) abgeben. Das erste Quartett wird etwas inäqual getheilt, indem die den animalen Pol umgrenzenden Theilstücke $1a^1$—$1d^1$ etwas grösser sind, als die unteren $1a^2$—$1d^2$. Es folgt nun ein Stadium von 28 Zellen (Fig. 29 *G* und *H*), welches durch dexiotrope Theilung der Zellen erreicht wird. Es erscheint in diesem Falle die Theilung des zweiten Quartetts (in den Zellen $2a$—$2d$) verspätet; denn während sämmtliche Zellen bereits getheilt erscheinen, treten im zweiten Quartett erst die Amphiasterformen des Kernes zu Tage. Bei dieser fünften Theilung werden die Zellen $1a^1$—$1d^1$ inäqual getheilt. Sie liefern die grösseren $1a^{11}$—$1d^{11}$ und die kleineren Zellen $1a^{12}$—$1d^{12}$. Dagegen theilen sich die Zellen $1a^2$—$1d^2$ äqual. Das erste Quartett besteht nun aus 16 Zellen. Das zweite Quartett tritt, wie erwähnt, erst in die Theilung ein. Durch die Theilung der Macromeren wird das dritte Quartett $3a$—$3d$ zur Abschnürung gebracht.

Ueber die späteren Theilungen sind wir nicht unterrichtet. Vor Allem fehlt es an einem exacteren Nachweis bezüglich der Ableitung der mesodermalen Elemente. E. B. Wilson fand vor dem Auftreten der Gastrula-Einstülpung 2 symmetrisch gelegene Urmesodermzellen, von denen kleinere absprossten, ohne eigentliche Mesodermstreifen zu liefern. Lebedinsky (1897) beobachtete bei Drepanophorus spectabilis und bei Tetrastemma vermiculus 4 symmetrisch gelagerte Urmesodermzellen, 2 vordere und 2 hintere, von denen 4 Mesodermstreifen ausgehen sollen. Ueberdies sollen die Ectomeren noch Mesenchymelemente liefern. Aber der genauere Nachweis der Herkunft dieser Elemente, die Zurückführung der Urmesodermzellen auf bestimmte Blastomeren der früheren Stadien ist derzeit noch ausständig.

5. Polychäte Anneliden.

Ueber die Furchung der Polychäten wurden in verschiedenen Publicationen, so in denen von Salensky (1882), Goette (1882), Drasche (1884), Hatschek (1885) und Fraipont (1887) Angaben gemacht. Immerhin verdanken wir eine genauere Verfolgung des

Furchungstypus dieser Formen erst den Untersuchungen der jüngsten Zeit. Als ein Vorläufer dieser Bestrebungen ist v. Wistinghausen zu nennen (1891, an Nereis Dumerilii). Grundlegend wurden die Untersuchungen E. B. Wilson's (1892) an einem anderen Vertreter derselben Gattung (Nereis limbata), welche durch spätere Mittheilungen des gleichen Autors an anderen Formen ergänzt wurden. Es folgten sodann (1897) die vergleichenden Studien Mead's an Amphitrite, Clymenella, Lepidonotus, Scolecolepis und Chaetopterus, sowie die von Child (1900) gelieferte eingehende Analyse der Furchung von Arenicola und Sternaspis. Eisig (1898) schilderte die Theilungsvorgänge im Keime von Capitella, einer Form, die durch besonderen Dotterreichthum des Eies, durch Brutpflege und späte Entwicklung der Troche ausgezeichnet ist. Dagegen ist die Furchung von Podarke, von Treadwell (1901) beschrieben, ähnlich der von Lepidonotus und Polygordius auffallend äqual, indem weder ein besonderes Ueberwiegen der Macromeren, noch ein Hervortreten des *D*-Quadranten zu bemerken ist. Zu erwähnen sind auch die Studien von Carazzi (1904) an Myzostoma, von Nelson (1905) an Dinophilus, von Torrey (1903) an Thalassema und von Gerould (1906) an Phascolosoma.

Die Analyse der späteren Stadien, welche für unser Verständniss des Ueberganges der Furchungsstadien in die freischwimmende Trochophoralarve von Wichtigkeit sind, wurde besonders von Woltereck (1904) an Polygordius gefördert.

Wir legen unserer Darstellung einen mittleren Typus zu Grunde, indem wir der Schilderung, welche Child (1900) für Arenicola gegeben hat, folgen, unter gelegentlicher Beifügung von Abweichungen, die sich bei den übrigen Formen vorfinden.

Das unbefruchtete Ei von Arenicola cristata, der Leibeshöhle des Weibchens entnommen, weist eine merkwürdig linsenförmige, auch bei anderen Anneliden (so bei Potamoceros nach Drasche) vorkommende Gestalt auf. Es lassen sich drei Axen von verschiedener Länge unterscheiden. Von diesen entspricht die kürzeste der Hauptaxe. Von den beiden Nebenaxen erscheint die kürzere parallel mit der ersten Furche, die längere parallel der zweiten Furche. Diese Nebenaxen fallen nicht mit der späteren Median- und Transversalebene zusammen, sondern erscheinen gegen dieselbe, wie sich zeigen wird, um 45° gedreht. Zu Beginn der Furchung rundet sich das Ei mehr ab und nähert sich der sphärischen Gestalt.

Die beiden ersten Theilungen sind bei Arenicola meridional und theilweise inäqual. Der Lage nach (Fig. 40*A* und *B. I I, II II*) entsprechen sie ungefähr zwei Ebenen, welche gegen die Median- und Transversalebene um 45° verschoben erscheinen. Wir wollen die Lage dieser Ebenen als interradial bezeichnen. Diesbezüglich mag Folgendes bemerkt werden. Die Furchungsaxe, welche vom animalen zum vegetativen Pole verläuft, entspricht der Hauptaxe der Trochophora, welche sich von der Scheitelplatte zum After erstreckt. Da diese Axe mit der Längsaxe des ausgebildeten Wurmes zusammenfällt, so können wir den animalen Pol als den vorderen Pol des Embryos, den vegetativen als den hinteren Pol bezeichnen. Die Ausdrücke „vorn" und „hinten" sollen stets in diesem Sinne verwendet

werden [1]). Die beiden auf diese Hauptaxe senkrecht stehenden Nebenaxen kennzeichnen die spätere Medianebene und Transversalebene. Die erstere verläuft von der Ventral- zur Dorsalseite (Fig. 40 *B*, *v* und *d*), die letztere von rechts nach links. Wir werden aus Bequemlichkeitsrücksichten die Lage dieser Nebenaxen auch als „radiale" bezeichnen,

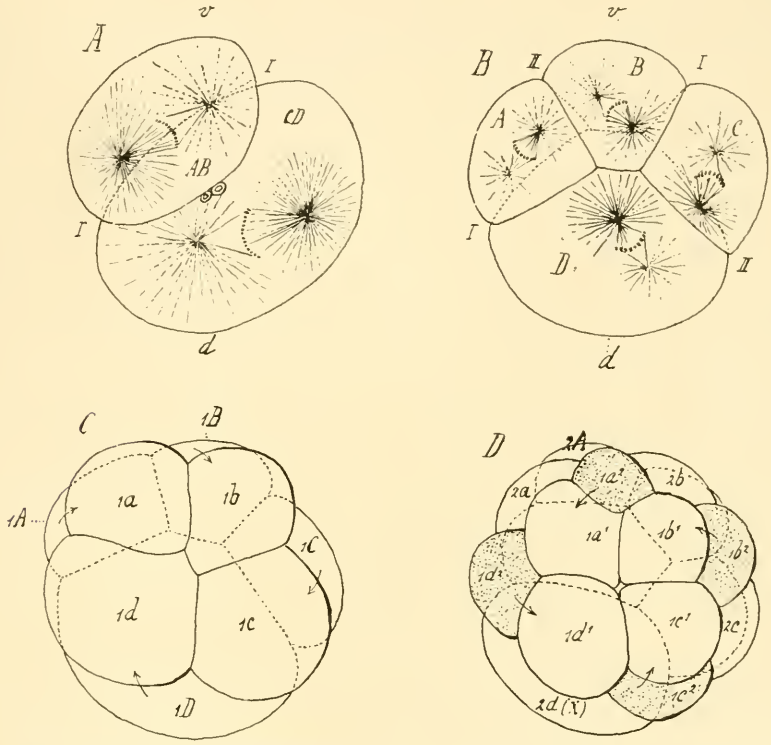


Fig. 40. Erste Furchungsstadien von Arenicola cristata. (Nach Child.)

A Stadium 2, *B* Stadium 4, *C* Stadium 8, *D* Stadium 16, sämmtlich vom animalen Pole gesehen. Stadium *A* und *B* mit Spindeln für die nächstfolgende Theilung. In *C* und *D* sind die Macromeren durch punktirte Umrisse gekennzeichnet. *I I* in *A* und *B* erste Furche, *II II* in *B* zweite Furche. *v* ventral, *d* dorsal. In *D* sind die primären Trochoblasten durch Punktirung gekennzeichnet.

was insofern gerechtfertigt ist, als der Annelidenembryo in gewissen Stadien eine auffallende Annäherung an die vierstrahlige Radiärsymmetrie erkennen lässt. In diesem Sinne können wir den beiden ersten Furchen eine „interradiale" Lage zuschreiben, während die Dorsoventralaxe und die Dextrosinistralaxe in die Perradien fällt.

1) Wenn man, wie dies manchmal geschieht, bei der Trochophora die Mundseite als „vorn" und die gegenüberliegende Seite als „hinten" bezeichnet, so ist dies nichts Anderes als ein grober Anthropomorphismus, der sich von der Gepflogenheit herleitet, in der menschlichen Anatomie alle ventralen Organe als vorn, die dorsalen als hinten liegend zu bezeichnen. Eine Uebertragung dieser Anschauungsweise auf niedere Thiere kann nur zu Confusionen führen. Auf diesen Uebelstand hat F. E. Schulze mit Recht schon vor Jahren aufmerksam gemacht.

Die erste Furche (Fig. 40 *A*, *I I*) verläuft also schräg von rechts ventral nach links dorsal und trennt eine kleinere, mehr der ventralen Hälfte angehörige Zelle *AB* von einer grösseren, mehr der dorsalen Hälfte entsprechenden Zelle *CD*. Die zweite Furche (Fig. 40 *B*, *II II*) steht auf der ersten senkrecht. Sie verläuft von ventral links nach dorsal rechts und theilt *AB* äqual in *A* und *B*, *CD* inäqual in eine kleinere rechte Zelle *C* und eine grössere dorsale Zelle *D*.

Im Stadium 4 werden die Zellen *B* und *D* durch die spätere Medianebene bilateral-symmetrisch getheilt (vgl. die Richtung *v—d* in Fig. 40 *B*). *B* liegt ventral und *D* dorsal, während *A* zur linken, *C* zur rechten Seite des Embryos gelegen ist. Wie aus der Stellung der Spindeln in Fig. 40 *A* hervorgeht, hat bereits die zweite Theilung etwas läotropen Character. Daher resultirt es, dass im Stadium 4 die Zellen *A* und *C* etwas höher, d. h. mehr dem animalen Pole genähert liegen, als die Zellen *B* und *D*. Die Zellen *B* und *D* berühren sich in der Mitte des Embryos, während *A* und *C* von einander getrennt sind (Fig. 40 *B*). Es kommt hier zur Ausbildung sogenannter Polarfurchen (Brechungsfurchen), einer grösseren am vegetativen und einer kleineren am animalen Pole, welche bei dieser Form parallel verlaufen, bei anderen vielfach gekreuzt.

Während *A*, *B* und *C* ziemlich gleich gross sind, zeichnet sich *D* durch besondere Grösse aus. Sie enthält wichtige Organanlagen. Von ihr trennt sich bald eine durch ihr späteres Schicksal ausgezeichnete Ectodermzelle 2*d*, der „erste Somatoblast", ab, und später liefert sie in 4*d* die Uranlage des Mesoderms. Beides sind im Wesentlichen Rumpfanlagen, indem 2*d* das Rumpfectoderm, 4*d* die in den Mesodermstreifen repräsentirten Anlagen der Cölomsäcke enthält. Es scheint nun die besondere Grössenentwicklung der Zelle *D* im Stadium 4 mit dem frühzeitigen Auftreten der Rumpfanlagen in Correlation zu stehen. Bei anderen Formen, so bei Lepidonotus, Podarke und Polygordius, bei denen die Rumpfanlage in der Trochophora später zur Ausbildung kommt, sind die beiden ersten Theilungen der Eizelle äqual, und es besteht sonach das genannte Stadium aus 4 gleich grossen Blastomeren.

Bezüglich der oben angegebenen Orientirung der 4 Blastomeren des Stadiums 4 sei Folgendes bemerkt. Wir können vielleicht — wie bereits bemerkt — mit Rücksicht auf die in den späteren Furchungsstadien der Anneliden so deutlich ausgeprägte vierstrahlig-radiäre Symmetrie die beiden Hauptebenen (die Sagittal- und die Transversalebene) als radiär gelagert bezeichnen, wonach alle jene Bildungen, welche um 45° gegen diese Ebenen verschoben erscheinen, in die Interradien fallen. Nach der von Child für Arenicola angegebenen Orientirung des Stadiums 4, welche mit der von den meisten Autoren für die entsprechenden Stadien der Anneliden und Mollusken gewählten übereinstimmt, würden sonach die Mittelpunkte der 4 Blastomeren eine radiale, die beiden ersten Furchen eine interradiale Lagerung einnehmen. Dagegen hat E. B. Wilson für Nereis angegeben, dass die erste Furche der späteren Transversalebene, die zweite Furche ungefähr der späteren Sagittalebene entspricht. Hier würden sonach die Furchen radial, die Mittelpunkte der Blastomeren interradial gelagert sein. Aehnliche Angaben liegen für Capitella (Eisig), für Eupomatus (Hatschek) und einige Mollusken (so für Umbrella nach Heymons, für Crepidula und Fulgur nach

Conklin u. A.) vor. Diese Differenz der Anschauungen[1]) ist keineswegs von fundamentaler Bedeutung und lässt sich nach Meisenheimer, dem sich Robert anschliesst, aus dem relativen Grössenverhältniss der Blastomeren herleiten. Die Symmetrieebene des Embryos wird durch die Lage der erwähnten Zellen $2d$ und $4d$ derart bestimmt, dass die Mittelpunkte dieser Zellen in die Medianebene fallen. Bei jenen Formen, bei denen — wie dies bei Nereis, Crepidula, Umbrella und Fulgur der Fall ist — nach Abgabe des vierten Quartetts umfangreiche Macromeren übrig bleiben, werden die Zellen $4d$ und $2d$ notwendiger Weise in den zwischen $4C$ und $4D$ verbleibenden Zwischenraum rücken, daher die 4 Macromeren hier in den Interradien liegen. Bei jenen Formen dagegen, bei denen $2d$ und $4d$ verhältnissmässig mächtig sind und nach Abgabe des vierten Quartetts nur „Macromeren" von geringer Grösse vorhanden sind, werden die letzteren sich in dem am vegetativen Pole zur Ausbildung kommenden Entomerenfelde derart orientiren, dass sie eine mehr radiale Lagerung einnehmen.

Man darf diese Verhältnisse nicht von einem zu streng schematischen Standpunkte behandeln. Es ist nicht zu übersehen, dass das Material der Blastomeren des Stadiums 4 bei den später erfolgenden Spiraltheilungen mannigfachen Verlagerungen und Rotationen ausgesetzt ist. Die beiden ersten Furchen stellen daher in den späteren Stadien der Furchung eine vielfach gebrochene Linie dar, die sich keineswegs mit einer der hier angeführten Richtungen glatt deckt. Nur ganz im Allgemeinen werden wir für die Orientirung der späteren Furchungsstadien an folgenden Grundsätzen festhalten können (nach Conklin): die Zellgruppen des zweiten Quartetts und das vierte Quartett sind radial, das dritte Quartett interradial gelagert. Bezüglich der Abkömmlinge des ersten Quartetts ist festzustellen, dass die 4 Zellgruppen der primären Trochoblasten, sowie die Kreuzarme (bei den Anneliden!) in die Interradien fallen.

Stadium 8. Die dritte Theilung, welche das Stadium 4 in das Stadium 8 überführt, ist — wie sich schon aus der Stellung der Spindeln in Fig. 40 *B* ergiebt — eine dexiotrope. Es wird ein animaler Kranz von 4 Micromeren des ersten Quartetts (Fig. 40 *C*) ($1a$, $1b$, $1c$, $1d$) und ein Kranz von 4 Macromeren der vegetativen Keimeshälfte ($1A$, $1B$, $1C$, $1D$) gebildet. Die Micromeren sind nur um Weniges kleiner als die Macromeren $1A-1C$. Auch unter den 4 Micromeren finden sich characteristische Grössenunterschiede, indem die vorderen $1a$ und $1b$ etwas kleiner sind, als die hinteren $1c$ und $1d$.

Das Stadium 16 wird erreicht, indem sich sämmtliche Zellen des Stadiums 8 ziemlich gleichzeitig in läotroper Richtung theilen (Fig. 40 *C* und *D*). Es zeigt sich allerdings schon bei diesen und den früheren Theilungen eine gewisse Tendenz der grösseren Zellen, in der Theilung vorauszueilen; doch sind die zeitlichen Differenzen hier nicht bedeutend. Die vierte Theilung ist in sämmtlichen 8 Zellen inäqual. Die 4 Macromeren des ersten Quartetts ($1a-1d$) theilen sich derart, dass sie nach oben gegen den animalen Pol 4 grössere Zellen ($1a^1$—$1d^1$), nach unten und aussen etwas kleinere, radial gelagerte Zellen ($1a^2$—$1d^2$) abgeben (Fig. 40 *D*). Diese letzteren ent-

1) Vielleicht liegt die Wahrheit für alle Formen in der Mitte zwischen beiden Orientirungen, d. h. die Medianebene in adradialer Lage, wie bei den Rotiferen.

halten das Hauptmaterial für die Anlage des präoralen Wimperkranzes. Sie wurden von E. B. Wilson als Trochoblasten, von Mead als primäre Trochoblasten bezeichnet. Gleichzeitig wird durch die Theilung der 4 Macromeren (1*A*—1*D*) das zweite Ectomerenquartett (2*a*—2*d*) in läotroper Richtung abgegeben (vgl. 2*A* und 2*a* in Fig. 40*D*). Die Theilung verläuft im *D*-Quadranten anders als in den übrigen. 1*D* wird nämlich derart inäqual getheilt, dass nach oben sinistral eine grössere Zelle 2*d* (= *X*), nach unten eine kleinere, die Macromere 2*D*, abgegeben wird. (Man vergleiche unsere Fig. 40*D*. Hier sind die Umrisse der Macromeren durch punktirte Linien angedeutet. Die Zelle 2*D* wird durch jenes punktirt umrandete Feld dargestellt, in welchem in unserer Figur der Buchstabe $1a^1$ eingeschrieben ist. 2*A* sieht am Rande etwas vor, 2*B* und 2*C* decken sich ungefähr der Lage nach mit 2*b* und 2*c*.) Die genannte Zelle 2*d*, welche auch (nach Wilson) als *X* bezeichnet wird, derzeit die grösste Zelle des Embryos, ist der „erste Somatoblast" nach v. Wistinghausen und repräsentirt die Anlage des gesammten Rumpfectoderms. Es entwickelt sich hieraus durch oft eigenthümliche Theilungen eine anfangs dorsal gelagerte Zellplatte, aus welcher sich der grösste Theil des Ectoderms der Hyposphäre der Trochophora, die Bauchganglienkette, die Parapodien mit den Borstensäcken und auch der Paratroch (der präanale Wimperkranz) herausbilden.

In den drei übrigen Quadranten werden die Macromeren 1*A*—1*C* derart inäqual getheilt, daß die Zellen des zweiten Quartetts 2*a*—2*c* kleiner sind, als die restirenden Macromeren (2*A*—2*C*). Diese 3 Zellen des zweiten Quartetts (2*a*—2*c*) liefern zum Theil Ectoderm der Hyposphäre, wie besonders Wolterecк für Polygordius erwiesen hat, zum anderen Theil participiren sie an der Ausführung der Lücken der Prototrochanlage, sowie an der Bildung des ectodermalen Vorderdarmes und wurden deshalb von Eisig als Oesophagoblasten bezeichnet.

Unter den 4 Macromeren des Stadiums 16 (2*A*—2*D*) ist 2*D* noch immer größer, als die der drei übrigen Quadranten, obgleich sich die Macromere 1*D* durch Abgabe des mächtigen ersten Somatoblasten wesentlich verkleinert hat.

Stadium 32. Fast gleichzeitig bilden sich nun in den 16 Zellen des oben geschilderten Stadiums dexiotrop gerichtete Spindeln aus. Durch die nun erfolgende Theilung wird das Stadium 32 erreicht. Dasselbe besteht vom animalen zum vegetativen Pole aus folgenden Zellenkränzen: die oberen Zellen des ersten Quartetts ($1a^1$—$1d^1$ in Fig. 40 *D*, p. 73) haben sich etwas inäqual getheilt (Fig. 41 *A*). Ihre 8 Descendenten ordnen sich nun in einen den animalen Pol umgebenden Kranz von 4, in den Interradien gelegenen Zellen $1a^{11}$—$1d^{11}$, welche in unserer Fig. 41 *A* bereits die Spindeln zur nächstfolgenden Theilung erkennen lassen, und in 4 mehr nach aussen gelagerten Zellen von radialer Lagerung $1a^{12}$—$1d^{12}$. Während aus den ersteren Zellen ($1a^{11}$—$1d^{11}$ in Fig. 41 *A*, welche man vielleicht als „apicale Stammzellen" bezeichnen könnte) in den folgenden Stadien die als Apicalrosette und Kreuz bezeichneten Bildungen hervorgehen, werden die 4 Zellen des äusseren Kranzes $1a^{12}$—$1d^{12}$ von E. B. Wilson als „intermediate girdle cells" bezeichnet, weil sie mit den 8 primären Trochoblasten ($1a^{21}$—$1d^{21}$ und $1a^{22}$—$1d^{22}$) einen regulären, aus 12 Zellen gebildeten Gürtel zusammensetzen.

Wir werden sie als „Intermediärzellen“ bezeichnen. Sie liefern später Ectoderm der oberen Hemisphäre der Trochophora und nehmen bei einigen Formen, z. B. bei Podarke, an der Completirung der Prototrochanlage theil. Die 4 primären Trochoblasten $1a^2$—$1d^2$ haben sich äqual getheilt (Fig. 41 *A*). Die primäre Prototrochanlage besteht jetzt aus vier Gruppen von je 2 Zellen, die mit $1a^{21}$—$1d^{21}$ und $1a^{22}$—$1d^{22}$ gekennzeichnet werden. Auch das zweite Quartett besteht nun aus ähnlichen vier Gruppen von je 2 Zellen. Während aber die Trochoblasten-Gruppen in den Interradien liegen, befinden sich die Gruppen des zweiten Quartetts in radialer Lagerung (Fig. 41 *A* und *B*). Wir müssen hier die drei kleineren Gruppen: die linke, aus $2a^1$ und $2a^2$ bestehend, die ventrale, aus $2b^1$ und $2b^2$, die rechte, aus $2c^1$ und $2c^2$ zusammengesetzt (vgl. auch Fig. 42 *B*), von der mächtigen hinteren Somatoblastengruppe unterscheiden. Die Theilungen in den erstgenannten drei Gruppen waren äquale, die Zelle $2d$ (= *X*, der erste Somatoblast) hat sich inäqual getheilt, in eine grössere obere $2d^1$ (= *X*) und eine kleinere untere $2d^2$ (= x^1) (Fig. 43).

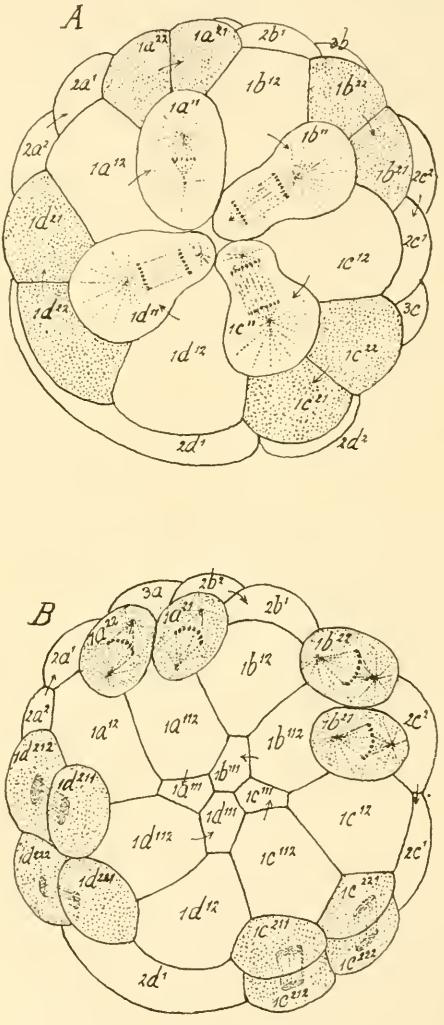


Fig. 41. *A* Stadium 32 von Arenicola cristata, *B* ein etwas späteres Stadium derselben Form (zwischen 32 und 64 stehend). (Nach Child.)

In A zeigen die „apicalen Stammzellen“ $1a^{11}$—$1d^{11}$ die Spindeln zur in *B* durchgeführten Theilung. In *B* sind daraus hervorgegangen: die „apicalen Rosettenzellen“ $1a^{111}$—$1d^{111}$ und die „Stammzellen des Kreuzes“ $1a^{112}$—$1d^{112}$. Man sieht in *A* ferner die Intermediärzellen $1a^{12}$—$1d^{12}$, die punktirt gehaltenen primären Trochoblasten $1a^{21}$—$1d^{21}$, $1a^{22}$—$1d^{22}$, die Zellen des zweiten Quartetts $2a^1$, $2a^2$, $2b^1$, $2b^2$, $2c^1$, $2c^2$, $2d^1$, $2d^2$, und vom dritten Quartett $3b$ und $3c$.

In *B* ist besonders die Theilung der primären Trochoblasten $1a^{21}$—$1d^{21}$, $1a^{22}$—$1d^{22}$ zu beachten, welche in den beiden ventralen Quadranten im Gange in den beiden dorsalen durchgeführt ist.

In die interradial zwischen den vier Gruppen des zweiten Quartetts bestehenden Lücken schieben sich von unten die 4 Zellen des nun gebildeten dritten Quartetts $3a$—$3d$ ein (Fig. 42 *A* und *B*), welche

von Seite der Macromeren durch dexiotrope Theilung abgegeben worden sind (Fig. 43 und 44). Diese Zellen umgrenzen in unserem Stadium gemeinsam mit den Zellgruppen des zweiten Quartetts das am vegetativen Pole gelegene Entomerenfeld. Sie bilden sonach den Blastoporusrand (Fig. 42 *B* und 44). Das spätere Schicksal der Abkömmlinge dieser Zellen wurde besonders von Wolterеck für Polygordius genauer erforscht. Sie participiren dort an der Bildung der Stomodaeumeinstülpung, daher gewisse Zellen ihrer Nachkommenschaft mit Rücksicht auf den Umstand, dass sie hauptsächlich an der Ausbildung der Mundlippen betheiligt sind, als Stomatoblasten bezeichnet werden. Bei Polygordius liefern sie aber auch Ectoderm des Rumpfkeimes, ferner die Anlage des ersten Ex-

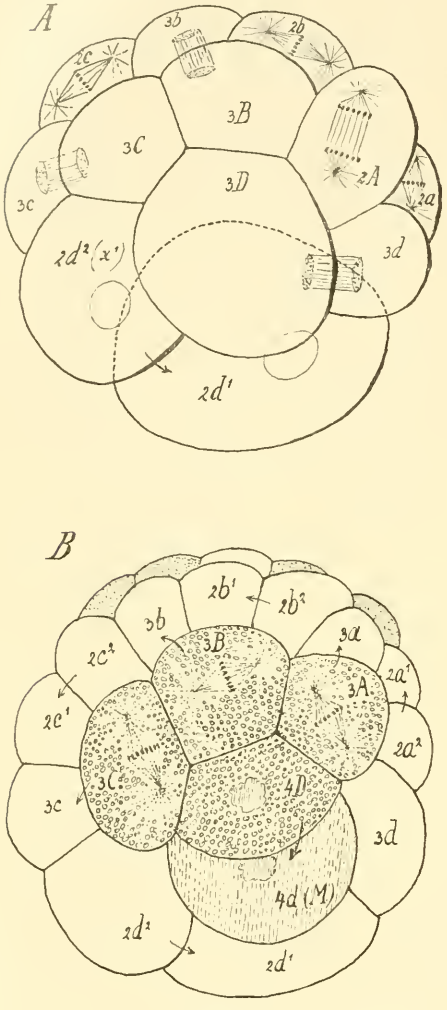


Fig. 42.

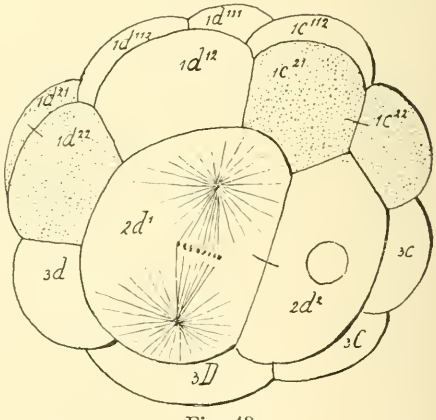


Fig. 43.

Fig. 42. Zwei Ansichten des Keimes von Arenicola vom vegetativen Pole. (Nach Child.)

A Uebergang zum Stadium 32. Man sieht die Theilung des zweiten Quartetts; in 2*a*, 2*b* und 2*c* sind Spindeln zu sehen, 2*d* hat sich in $2d^1$ und $2d^2$ getheilt. Ferner zeigt die Figur die Entstehung des dritten Quartetts; 3*b*, 3*c* und 3*d* sind bereits abgetrennt, in 2*A* ist die Theilung noch nicht völlig durchgeführt.

B ein etwas späteres Stadium, zwischen 42 und 64 stehend. Die Theilungen, welche in *A* im Gange waren, sind sämmtlich durchgeführt. Es ist die Entstehung des vierten Quartetts in Vorbereitung. 4*d* (*M*) hat sich bereits von 4*D* getrennt, während in 3*A*—3*C* die entsprechenden Spindeln zu sehen sind.

Fig. 43. Furchungsstadium von Arenicola (nach Child), etwas nach dem Stadium 32, Ansicht von der dorsalen Seite, die Verhältnisse der Somatoblastengruppe zeigend. 2*d* inäqual in $2d^1$ und $2d^2$ getheilt. In ersterer Zelle die Spindel zur folgenden Theilung. (Man vergleiche diese Figur mit den vorhergehenden Figg. 42 *A* und *B* und Fig. 40 *D*, p. 73.)

cretionsorgans der Larve, des „Archinephridiums“, und einen Theil der Metatrochanlage, sowie Ectoderm der Hyposphäre der Trochophora. Wichtig ist, dass die beiden vorderen Zellen dieses Kranzes $3a$ und $3b$ bei Polygordius wie auch bei einigen anderen Formen „larvalen Mesoblast“ abspalten. Wir kommen auf diese Fragen später zurück. Für die übrigen Anneliden liegt wohl die Hauptbedeutung des dritten Quartetts in ihrer Theilnahme an der Bildung des Stomodaeums, im Uebrigen kommt noch die Ectodermbildung in der Umgebung des Mundes und die Lieferung des larvalen Mesoblasts in Frage.

Das Entodermfeld besteht in dem vorliegenden Stadium aus den 4 „Macromeren“ $3.1-3D$, welche sich nun schon erheblich verkleinert haben (Fig. 42). Schon in den früheren Stadien ist bei Arenicola im Innern die allmählich sich vergrössernde Furchungshöhle aufgetreten. Der Umfang dieses Raumes ist bei verschiedenen Formen verschieden. Bei Nereis, einer Form mit umfangreichen Macromeren, sowie bei Capitella fehlt die Furchungshöhle vollständig.

Stadium 64. Ein reguläres Stadium 64, welches durch läotrope Theilung aller Zellen des Stadiums 32 entstehen sollte, kommt als Ruhezustand bei Arenicola nicht zur Ausbildung. Am nächsten würde das in Fig. 47 *B*, p. 82 abgebildete Stadium dieser Stufe kommen; man erkennt aber, dass hier bereits in den Zellen des Kreuzes $1a^{112}-1d^{112}$ neue Theilungen aufgetreten sind. Erst nach Vollendung dieser Theilungen kommt ein 68-zelliges Ruhestadium zu Stande, in welchem, wenn wir von einer in $2d^{11}$ entstandenen Spindel absehen, sämmtliche Kerne in Ruhe sind (Fig. 48, p. 82). Wie die Alternanzregel erfordert, theilen sich nun alle Zellen des Stadiums 32 in läotropem Sinne. Aber diese Theilungen verlaufen nicht gleichzeitig, so dass zwischen dem Stadium 32 und dem mehr hypothetischen Stadium 64 eine Anzahl von Zwischenstufen zu constatiren ist, welche im Einzelnen beschrieben und abgebildet werden sollen (Fig. 42 *B*, 44, 45, 46, 47 und 49).

Zunächst theilt sich die grössere der beiden Somatoblastzellen $2d^1$ inäqual, indem sie nach oben in sinistraler Richtung eine grössere Zelle $2d^{11}$ abgiebt. Die kleinere untere Zelle $2d^{12}$ ist die Zelle x^2 nach der Bezeichnungsweise von Wilson. Man sieht die diese Theilung präparirende Spindel in Fig. 43 und die Theilung in Fig. 45 durchgeführt.

Es werden hierauf die 4 Zellen des animalen Kranzes um den animalen Pol $1a^{11}-1d^{11}$ läotrop und inäqual getheilt (Fig. 41 *A* und *B*, p. 77). Sie liefern 4 besonders kleine, in den Radien gelegene Zellen nach oben. Dies sind die sogenannten „apicalen Rosettenzellen“, deren Nachkommen, welche bei vielen Formen eine vorübergehende Einstülpung erfahren, den apicalen Wimperschopf der Trochophora zur Ausbildung bringen ($1a^{111}-1d^{111}$ in Fig. 41 *B*). Die grösseren, interradial nach auswärts gelegenen Tochterzellen dieser Theilung ($1a^{112}-1d^{112}$ in Fig. 41 *B*) bilden die Anlage der als „Kreuz“ bezeichneten Bildung (Stammzellen des Kreuzes). Es ist kein Zweifel, dass aus dieser Anlage später das supraösophageale Ganglion hervorgeht, resp. das nervöse Centrum der Scheitelplatte der Trochophora, obgleich dieser Zusammenhang weniger genau festgestellt erscheint. Ferner liefern sie gewisse Drüsengebilde des Prostomiums (Schleimdrüsen, von Wilson ursprünglich als larvale Nephridien gedeutet).

Nun treten die 4 Macromeren (3*A*—3*D*) in Theilung ein (Fig. 42 *B*, p. 78), um das vierte Quartett zu liefern. Zunächst theilt sich 3*D* inäqual, indem das obere Theilprodukt $4d = M$ grösser ist, als das untere 4*D*. Die Zelle 4*d* enthält die Anlage der Mesodermstreifen. Sie wurde von v. Wistinghausen als „zweiter Somatoblast" bezeichnet, weil er, wie auch noch Eisig, der Ansicht war, dass auch diese Zelle an der Bildung des Rumpfectoderms participire. Diese Ansicht wird von der Mehrzahl der Forscher derzeit nicht mehr getheilt. Doch wurde von anderer Seite (so besonders von Conklin, E. B. Wilson und Anderen) wahrscheinlich gemacht, dass gewisse kleine Zellen, welche sich von *M* in den ersten Theilungen abspalten, nicht der Mesodermanlage zuzurechnen sind. Diese kleinzellige Gruppe von Enteroblasten, wie man sie genannt hat, geht wahrscheinlich in die Bildung des Archenterons ein und ist also als ein in der Zelle $4d = M$ vorhandener Entodermrest zu deuten (vgl. p. 113); daher diese Zelle bei vielen Formen richtiger als „Mesentoblast" zu bezeichnen ist.

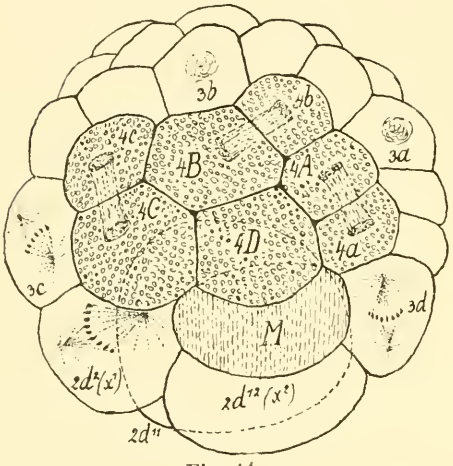


Fig. 44.

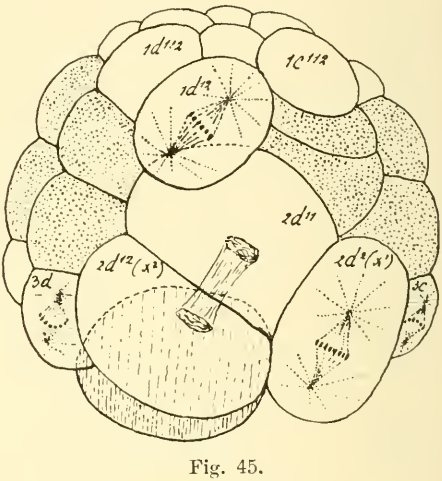


Fig. 45.

Fig. 44. Ansicht des Keimes von Arenicola vom vegetativen Pole. Zwischenstadium zwischen 32 und 64. (Nach Child.)

Das vierte Quartett (4*a*—4*c* und *M*) ist gebildet. Das dritte Quartett zur Theilung sich anschickend, in 3*a* und 3*b* Spiremstadien, in 3*c* und 3*d* Spindeln. $2d^1$ hat sich getheilt in $2d^{11}$ und $2d^{12}$, in $2d^2$ eine Spindel. Man vergleiche Fig. 42 *B*, p. 78, und bezüglich des Somatoblasten Fig. 45.

Fig. 45. Ansicht des Keimes von Arenicola von der dorsalen Seite. Zwischenstadium zwischen 32 und 64 von derselben Stufe wie Fig. 47 *A*, p. 82. (Nach Child.)

Vollzogene Theilung von $2d^1$, Spindel in $2d^2$. Ausserdem Spindeln in den Intermediärzellen ($1d^{12}$) und im dritten Quartett (3*c* und 3*d*). Man vergleiche Fig. 43, p. 78).

Die übrigen Zellen des vierten Quartetts 4*a*—4*c* (Fig. 44 und 49, p. 82), welche durch annähernd äquale Theilung von 3*A*—3*D* entstehen, sind Entomeren. Es besteht sonach im Stadium 64 eine Entomerenplatte von 7 Zellen (4*A*—4*D* und 4*a*—4*c*).

Nun treten Theilungen in den vier Gruppen der primären Trochoblasten auf (Fig. 41 *B*, p. 77). Diese Theilungen verlaufen äqual. Es besteht sonach im Stadium 64 die primäre Prototrochanlage aus

vier interradial gelagerten, von einander getrennten Gruppen von je 4 Zellen (Fig. 47, 48). Die Bezeichnungsweise dieser Zellen soll an einem einzigen Quadranten (*a*) erläutert werden: die Zelle $1a^{21}$ theilt sich in $1a^{211}$ und $1a^{212}$, die Zelle $1a^{22}$ theilt sich in $1a^{221}$ und $1a^{222}$. Es besteht sonach jede der vier Trochoblastengruppen aus:

$$1q^{211}$$
$$1q^{212}$$
$$1q^{221}$$
$$1q^{222}$$

wobei im speciellen Falle für *q* der Buchstabe des betreffenden Quadranten einzufügen ist.

Die gesammte primäre Trochoblastenanlage besteht nun aus 16 Zellen, welche sich bei den meisten Formen nicht weiter theilen, sondern als solche in die Bildung des Prototrochs übergehen.

Hierauf erfolgt die erste Theilung der Zellen des dritten Quartetts, und zwar zuerst die von 3*c* und 3*d*, später von 3*a* und 3*b*. Man sieht die zu dieser Theilung führenden Spindeln in 3*c* und 3*d* der Fig. 44, p. 80, und die Theilung in 3*b* in Fig. 46 durchgeführt. Die Theilung ist auffallend inäqual, indem eine kleinere Zelle $3b^1$ sinistral nach oben abgegeben wird. Das dritte Quartett besteht sonach in diesem Stadium aus 8 Zellen.

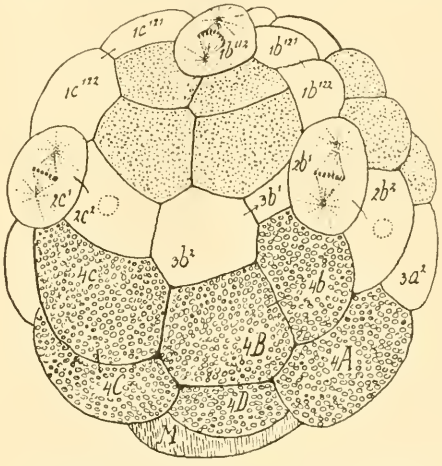
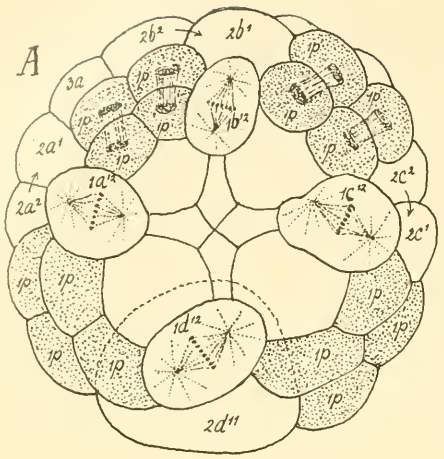


Fig. 46. Ansicht des Keimes von Arenicola schräg von rechts ventral, zwischen Stadium 32 und Stadium 64. (Nach Child.)

Die Theilung des dritten Quartetts ($3b^1$ und $3b^2$) vollzogen. Spindeln in den Stammzellen des Kreuzes ($1b^{112}$), im zweiten Quartett ($2b^1$, $2c^1$). Die primären Trochoblasten durch Punctirung, die Entomeren durch kleine Ringel gekennzeichnet. $M = 4d$ Mesoblast.

Man sieht nun in Fig. 47 *A* in den Intermediärzellen $1a^{12}$—$1d^{12}$ Spindeln auftreten. Die Theilungen erscheinen in der Fig. 47 *B* vollzogen. Sie sind etwas inäqual (die grössere Zelle ist die äussere), und es besteht nun die Gruppe der Intermediärzellen aus 8 Zellen der Bezeichnung $1a^{121}$—$1d^{121}$, $1a^{122}$—$1d^{122}$.

Erst ganz spät treten die Theilungen im zweiten Quartett ein. Zwar hat sich $2d^1$ bereits, wie wir zu Anfang der Beschreibung dieses Stadiums sahen, früher getheilt (Fig. 45, p. 80). Nun erfolgt gleichzeitig mit den Theilungen im dritten Quartett und in den Intermediärzellen auch die Theilung der anderen Zelle der Somatoblastgruppe $2d^2$ ($= x^1$). Sie ist auffallend inäqual, indem nach oben sinistral eine grössere Zelle $2d^{21}$, nach unten dextral eine ganz kleine Zelle $2d^{22}$ abgegeben wird. Letztere, als auffällige Landmarke von Wichtigkeit, erhält sich länger ungetheilt und wird als sogenannte „Analzelle" bezeichnet (Fig. 45, p. 80, und 49).



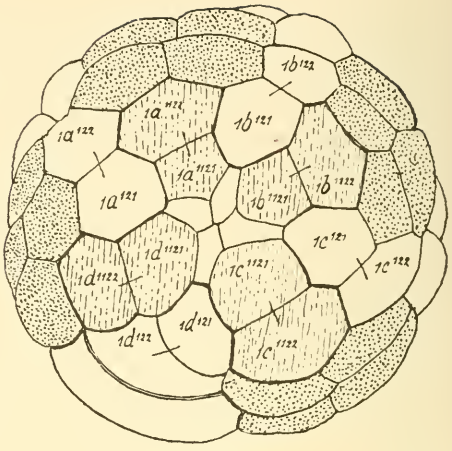


Fig. 48.

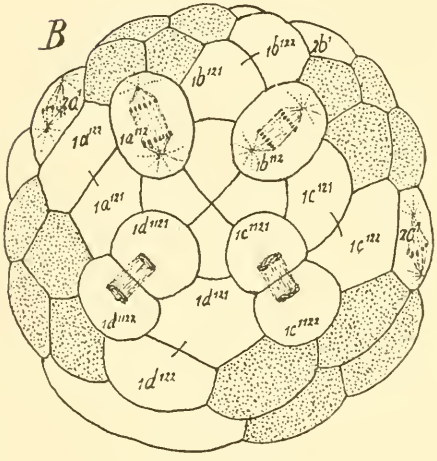


Fig. 47.

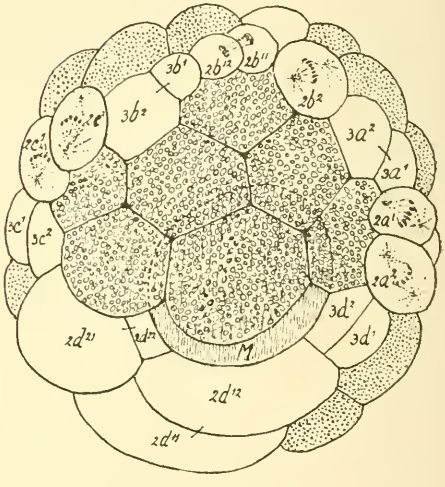


Fig. 49.

Fig. 47. Zwei Ansichten des Keimes von Arenicola zwischen Stadium 32 und 64 vom animalen Pole. (Nach CHILD.) Vgl. Fig. 41, p. 77.

A Vollendete Theilung der primären Trochoblasten ($1p$ punktirt), Spindeln in den Intermediärzellen ($1b^{12}$). *B* Vollendete Theilung der Intermediärzellen ($1b^{121}$, $1b^{122}$), Spindeln in den Stammzellen des Kreuzes ($1a^{112}$—$1d^{112}$), Spindeln zur zweiten Theilung des zweiten Quartetts in $2a^1$ und $2c^1$.

Fig. 48. Embryo von Arenicola im Stadium 68. Ansicht vom animalen Pole. (Nach CHILD.) Die primären Trochoblasten punktirt. Die Kreuzarme gestrichelt. Vgl. Fig. 47 *B*.

Den Mittelpunkt der Figur nehmen die Zellen der Apicalrosette ($1q^{111}$) ein. Von dort pheripheriewärts die vier Kreuzarme, aus je 2 Zellen ($1q^{1121}$ und $1q^{1122}$) bestehend, welche durch Theilung von $1q^{112}$ in Fig. 47 entstanden sind. Mit den Kreuzarmen alternirend die 8 Intermediärzellen $1q^{121}$, $1q^{122}$.

Fig. 49. Embryo von Arenicola vom vegetativen Pole gesehen, dem Stadium 64 nahestehend. (Nach CHILD).

Spindeln zur zweiten Theilung des zweiten Quartetts ($2a^1$, $2a^2$ etc.). Die zweiten Theilungen in $2d$ und die ersten im dritten Quartett ($3a^1$, $3a^2$ etc.) durchgeführt. Der Mesoblast *M* grossentheils in die Tiefe versenkt. Vgl. Fig. 44, p. 80.

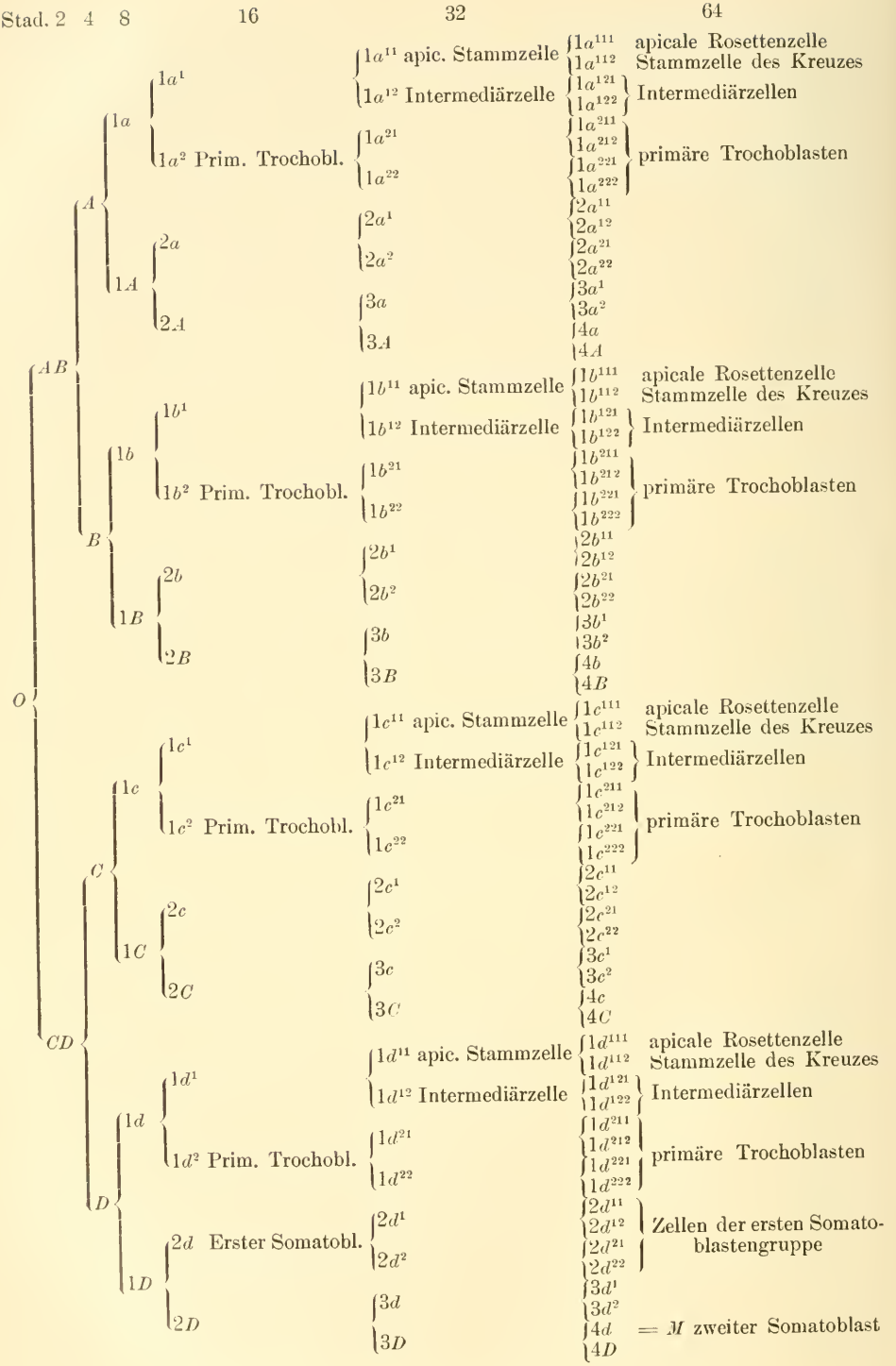
Die 6 übrigen Zellen des zweiten Quartetts in den Quadranten a—c ($2a^1$, $2a^2$, $2b^1$, $2b^2$, $2c^1$, $2c^2$) werden erst ganz spät und äqual getheilt. Es entstehen in diesen drei Quadranten rhombische Gruppen von je 4 Zellen der Bezeichnung $2q^{11}$, $2q^{12}$, $2q^{21}$, $2q^{22}$ (vgl. Fig. 35 *C*, p. 62). Von ihnen schiebt sich $2q^{11}$ zwischen die benachbarten Gruppen der primären Trochoblasten ein.

Man sieht diese Theilungen in den Figg. 46, p. 81, 47 *B* und 49 zu einer Zeit, in welcher neue Theilungen der Kreuzzellen $1a^{112}$ bis $1d^{112}$ zur Ausbildung des Stadiums 68 hinüberführen (Fig. 47 *B* und 48). Betrachten wir diese letzteren Theilungen als nicht vorhanden, so würde unser Stadium 64 folgende Zusammensetzung aufweisen (vgl. Fig. 47 *B* und 49):

Ectomeren des 1. Quartetts	Apicale Rosettenzellen	$1a^{111}$—$1d^{111}$	4
	Kreuzzellen	$1a^{112}$—$1d^{112}$	4
	Intermediärzellen	$1a^{121}$—$1d^{121}$, $1a^{122}$—$1d^{122}$	8
	Primäre Trochoblasten	$1a^{211}$—$1d^{211}$, $1a^{212}$—$1d^{212}$, $1a^{221}$—$1d^{221}$, $1a^{222}$—$1d^{222}$	16
Ectomeren des 2. Quartetts	im Quadranten: a—c	$2a^{11}$—$2c^{11}$, $2a^{12}$—$2c^{12}$, $2a^{21}$—$2c^{21}$, $2a^{22}$—$2c^{22}$	12
	im d-Quadranten: (somatische Platte)	$2d^{11}$, $2d^{12}$, $2d^{21}$ und $2d^{22}$ (Analzelle)	4
Ectomeren des 3. Quartetts		$3a^1$—$3d^1$, $3a^2$—$3d^2$	8
Zweiter Somatoblast M =		$4d$	1
Entomeren	des 4. Quartetts	$4a$—$4c$	7
	Macromeren	$4A$—$4D$	
			64

Wir geben im Folgenden auch einen Stammbaum der genannten 64 Zellen (siehe p. 84).

Der Embryo zeigt in diesem Stadium (Fig. 47, 48 und 49) ungefähr folgende Anordnung der verschiedenen namhaft gemachten Zellgruppen. Der rundliche, schwach linsenförmig abgeplattete Keim zeigt eine äquatoriale Zone, welche als Prototrochanlage zu betrachten ist. Sie ist von den Gruppen der primären Trochoblasten, welche in unseren Abbildungen durch Punktirung kenntlich gemacht sind, eingenommen, während die zwischen diesen Gruppen befindlichen Unterbrechungen durch Zellen des zweiten Quartetts erfüllt sind. Die obere oder animale Hemisphäre lässt die Figur des Kreuzes und die apicale Rosette erkennen. Die untere oder vegetative Hemisphäre (Fig. 49) zeigt in der Mitte das Feld der Entomeren, an dessen Rand Zellen des zweiten und dritten Quartetts angeordnet erscheinen. Letztere liefern im Allgemeinen bei dem nun folgenden Verschluss des Blastoporus die ectodermale Stomodaeum-Einstülpung, während die Abkömmlinge der Zelle $2d$ die sogenannte somatische Platte, d. h. die Anlage des Rumpfectoderms, liefern (vgl. auch Fig. 52 *A* und *B*, p. 88).


Stad. 2 4 8 16 32 64
O
AB
A
1a
1a¹
1a² Prim. Trochobl.
1A
2a
2a¹
2a²
2A
3a
3A
B
1b
1b¹
1b² Prim. Trochobl.
1B
2b
2b¹
2b²
2B
3b
3B
CD
C
1c
1c¹
1c² Prim. Trochobl.
1C
2c
2c¹
2c²
2C
3c
3C
D
1d
1d¹
1d² Prim. Trochobl.
1D
2d Erster Somatobl.
2d¹
2d²
2D
3d
3D
1a¹¹ apic. Stammzelle
1a¹² Intermediärzelle
1a²¹
1a²²
2a¹
2a²
3a¹
3a²
4a
4A
1b¹¹ apic. Stammzelle
1b¹² Intermediärzelle
1b²¹
1b²²
2b¹
2b²
3b¹
3b²
4b
4B
1c¹¹ apic. Stammzelle
1c¹² Intermediärzelle
1c²¹
1c²²
2c¹
2c²
3c¹
3c²
4c
4C
1d¹¹ apic. Stammzelle
1d¹² Intermediärzelle
1d²¹
1d²²
2d¹
2d²
3d¹
3d²
4d
4D
1a¹¹¹ apicale Rosettenzelle
1a¹¹² Stammzelle des Kreuzes
1a¹²¹ 1a¹²² Intermediärzellen
1a²¹¹ 1a²¹² 1a²²¹ 1a²²² primäre Trochoblasten
2a¹¹ 2a¹² 2a²¹ 2a²²
3a¹ 3a²
4a
4A
1b¹¹¹ apicale Rosettenzelle
1b¹¹² Stammzelle des Kreuzes
1b¹²¹ 1b¹²² Intermediärzellen
1b²¹¹ 1b²¹² 1b²²¹ 1b²²² primäre Trochoblasten
2b¹¹ 2b¹² 2b²¹ 2b²²
3b¹ 3b²
4b
4B
1c¹¹¹ apicale Rosettenzelle
1c¹¹² Stammzelle des Kreuzes
1c¹²¹ 1c¹²² Intermediärzellen
1c²¹¹ 1c²¹² 1c²²¹ 1c²²² primäre Trochoblasten
2c¹¹ 2c¹² 2c²¹ 2c²²
3c¹ 3c²
4c
4C
1d¹¹¹ apicale Rosettenzelle
1d¹¹² Stammzelle des Kreuzes
1d¹²¹ 1d¹²² Intermediärzellen
1d²¹¹ 1d²¹² 1d²²¹ 1d²²² primäre Trochoblasten
2d¹¹ 2d¹² 2d²¹ 2d²² Zellen der ersten Somatoblastengruppe
3d¹ 3d²
4d = M zweiter Somatoblast
4D

Die Zelle *M* oder 4*d*, welche wir bei Arenicola als Urmesodermanlage bezeichnen können (da sie bei dieser Form, wie es scheint, keine anderen Elemente liefert, als die beiden Mesodermstreifen), dringt bereits in diesem Stadium immer mehr in die Tiefe und wird in die Furchungshöhle aufgenommen (Fig. 49 und 53, p. 90). Nun bereitet sich auch die Gastrulation vor, welche bei den Formen mit mehr äqualem Furchungstypus, wie Polygordius und Podarke, sich durch Einstülpung vollzieht, während sie bei den meisten Anneliden mehr epibolischen Character besitzt. Es vollziehen sich indess in der Entomerenplatte weitere Theilungen. Die 3 Zellen des vierten Quartetts (4*a*, 4*b*, 4*c*) werden nochmals getheilt, und gleichzeitig wird von den Macromeren ein fünftes Quartett abgespalten. Wie Woltereck nachgewiesen hat, führen die späteren Theilungen in der Entomerenplatte zu einer deutlichen bilateral-symmetrischen Anordnung der Elemente.

Wir könnten hiermit die Besprechung der Annelidenfurchung als beendet betrachten; doch sei von den späteren Stadien noch Folgendes hinzugefügt.

Das Kreuz der Anneliden.

Die Zellen der animalen Hemisphäre zeigen im Stadium 68 (Fig. 48, p. 82) folgende Anordnung. Wir finden eine deutlich ausgeprägte, aus 8 Zellen zusammengesetzte, interradial gelagerte Kreuzfigur, an der wir demnach zwei ventralwärts gerichtete und zwei dorsale Arme unterscheiden können. Jeder Kreuzarm besteht aus 2 Zellen, aus einer dem animalen Pole genäherten „Basalzelle“ ($1q^{1121}$) und aus einer an die entsprechende Gruppe von primären Trochoblasten angrenzenden Terminalzelle ($1q^{1122}$). Die Zwischenräume zwischen den Kreuzarmen sind von den Zellen der Apicalrosette ($1q^{111}$) und den Intermediärzellen ($1q^{121}$ und $1q^{122}$) eingenommen. Die Apicalrosette und die Gruppen der Intermediärzellen haben demnach radiale Lagerung.

Von den Theilungen dieser letzteren sei nur kurz Folgendes erwähnt. Die 4 Zellen der Apicalrosette werden später nochmals getheilt (Fig. 50 *A*), so dass die Zellenzahl dieser Configuration auf 8 erhöht wird. Die 8 Intermediärzellen erleiden zunächst eine weitere dexiotrope Theilung (Fig. 50 *A*). Es findet sich dann in jedem Radius eine Gruppe von 4 Intermediärzellen. Drei dieser Gruppen (die des *a*-, *b*- und *c*-Quadranten) liefern Ectoderm der oberen Hemisphäre. Die dorsale oder *d*-Gruppe hat ein etwas anderes Schicksal. Dort besitzt nämlich die Prototrochanlage eine länger erhalten bleibende Lücke, durch welche Descendenten der Intermediärzelle $1d^{12}$ hindurchtreten. Sie gerathen auf die Oberfläche der unteren Hemisphäre und zwar an den Vorderrand der somatischen Platte, und werden zu Ectodermzellen der Hyposphäre (Fig. 52 $1d^{12+}$ und Fig. 53 *C*, $1d^{1221}$ und $1d^{1222}$). Der Antheil, welchen die Intermediärzellen des *d*-Quadranten an der Ausbildung des subumbrellaren oder Hyposphärenectoderms nehmen, scheint bei den verschiedenen Formen ein verschiedener zu sein. Am bedeutendsten ist er bei Podarke, bei welcher Form, wie bei Polygordius, die somatische Platte in ihrer Entwicklung mehr zurückbleibt.

Die weitere Ausbildung des Kreuzes ist bei Arenicola in den Ventralarmen eine andere als in den Dorsalarmen. In den Ventralarmen werden die Zellen $1a^{1121}$, $1b^{1121}$, $1a^{1122}$ und $1b^{1122}$ derart getheilt, dass jeder Kreuzarm eine Reihe aus 4 hinter einander gereihten Zellen (Fig. 50 *A*) darstellt, welche für den *a*-Quadranten folgende Bezeichnung tragen: $1a^{11211}$, $1a^{11212}$, $1a^{11221}$ und $1a^{11222}$. Entsprechend sind die Bezeichnungen im *b*-Quadranten. In den Dorsalarmen wird dagegen nicht eine Zellreihe, sondern eine rautenförmige Figur gebildet, dadurch, dass die beiden mittleren Zellen ($1c^{11221}$ und $1c^{11212}$, resp. $1d^{11221}$ und $1d^{11212}$) nicht hinter einander, sondern neben einander liegen. Wir unterscheiden sonach an jedem Dorsalarm eine Basalzelle ($1c^{11211}$ und $1d^{11211}$), dann die beiden eben erwähnten neben einander liegenden Zellen und eine Terminalzelle ($1c^{11222}$, $1d^{11222}$).

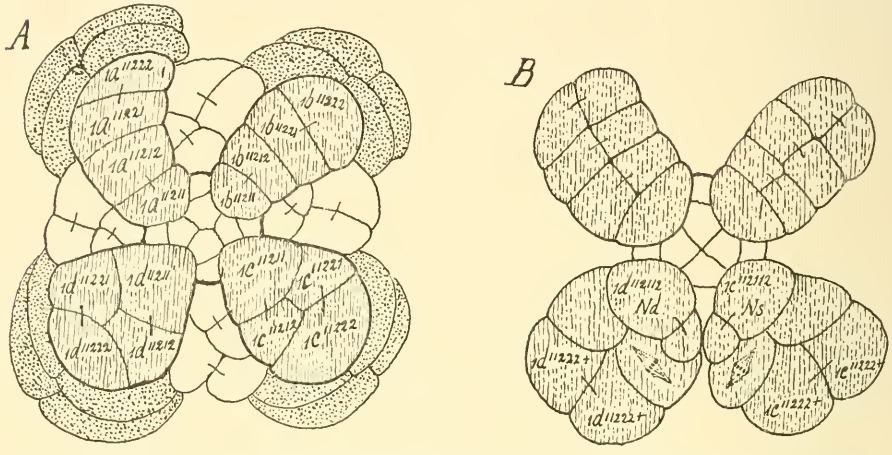


Fig. 50. *A* und *B* Schematische Darstellung der Zellanordnung in der animalen Hemisphäre von Arenicola in späteren Stadien. Die Arme des Kreuzes gestrichelt; die primären Trochoblasten in *A* punktirt. *Nd* und *Ns* in *B* Neuroblasten. (Nach Child.) Vgl. Fig. 48, p. 82.

Von den beiden neben einander liegenden Zellen der Dorsalarme erfährt die laterale ($1c^{11221}$ und $1d^{11221}$) bei einigen Anneliden ein eigenthümliches Schicksal. Sie sinkt bei Nereis u. A. bald in die Tiefe und wandelt sich in eine Schleimdrüse um. Wilson, welcher anfangs glaubte, die Anlage eines larvalen Excretionsorganes vor sich zu sehen, bezeichnete diese Zellen als „cephalic nephroblasts“. Ein ähnliches Schicksal sollen nach Mead bei Amphitrite die entsprechenden Zellen der beiden Ventralarme ($1a^{11221}$ und $1b^{11221}$) erfahren, aus denen durch nochmalige Theilung vier frontal gestellte Schleimdrüsen der oberen Hemisphären hervorgehen. Bei Arenicola wurde jedoch nichts darauf Bezügliches beobachtet.

Wenngleich bei der Bildung des Kreuzes die Theilungen von Anfang an bilateral-symmetrisch ablaufen, so treten doch auch noch Spiraltheilungen auf. Die Gesammtfiguration des Kreuzes zeigt eine schwache Ablenkung der vier Kreuzarme im dexiotropen Sinne (Fig. 50 *A*).

Die nächsten Theilungen verlaufen im Allgemeinen derart, dass die Spindeln zur Längsrichtung des betreffenden Kreuzarmes quer

gestellt erscheinen. Dadurch entsteht in den beiden Ventralarmen je eine Doppelreihe von Zellen (Fig. 50 *B*). Es ist dies Phänomen als die Spaltung der Kreuzarme bekannt, und es bereitet sich durch diese Auftheilung des Kreuzes in kleinere Zellen das Undeutlichwerden der ganzen für gewisse Stadien so characteristischen Figur vor.

In den beiden Dorsalarmen theilen sich zunächst die Terminalzelle ($1d^{11222}$ und $1c^{11222}$) in der angeführten transversalen Richtung äqual, und bald darauf die Basalzellen ($1d^{11211}$ und $1c^{11211}$) inäqual, indem die beiden medialen Producte ($1d^{112111}$ und $1c^{112111}$) bedeutend kleiner sind als die lateralen Zellen ($1d^{112112}$ und $1c^{112112}$). Diese beiden letzteren Zellen (*Nd* und *Ns* in Fig. 50 *B*), welche sich durch ihre Grösse und ihr färberisches Verhalten auszeichnen, erfahren im weiteren Verlaufe Theilungen, durch welche das Ectoderm in dieser Gegend zweischichtig wird, indem sie Zellen nach innen abgeben. Da es wahrscheinlich ist, dass wir hier die erste Anlage der supraösophagealen Ganglien vor uns haben, wurden diese Zellen von Child als Neuroblasten ($1c^{112112} = Ns$ und $1d^{112112} = Nd$) bezeichnet.

Es sei noch erwähnt, dass in den späteren Stadien die Kreuzfigur durch die weitere Auftheilung der Zellen immer undeutlicher wird.

Prototroch.

Die Anlage des Prototrochs besteht — wie erwähnt — aus den vier interradial gelegenen Gruppen (Fig. 47 *A*, 1*p*, *B*; 48, p. 82) von je 4 primären Trochoblasten ($1q^{211}$, $1q^{212}$, $1q^{221}$ und $1q^{222}$), welche sich bei manchen Formen ziemlich frühzeitig mit ganz feinen Cilien bedecken. Die Anlage ist demnach zunächst eine discontinuirliche. Sie wird dadurch vervollständigt, dass in der linken, ventralen und rechten Lücke (also im *a*-, *b*- und *c*-Quadranten) Zellen des zweiten Quartetts zur Vervollständigung der Prototrochanlage herbeigezogen werden. Wir müssen uns sonach mit den Theilungen der Zellen des

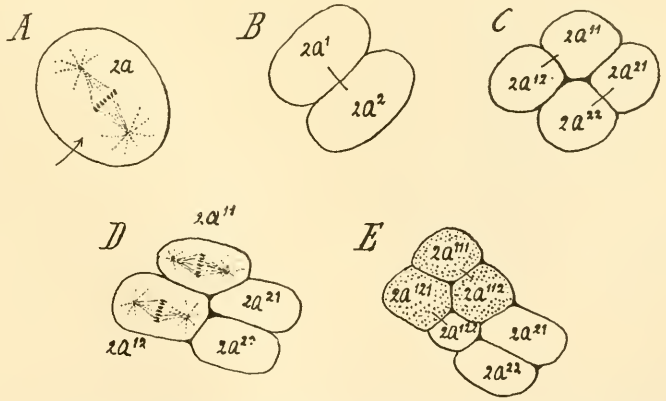


Fig. 51. Schematische Darstellung der vier ersten Theilungen der Zellen des zweiten Quartetts in den Quadranten *a*, *b* und *c* (nach Child).

In *E* sind die Zellen $2a^{111}$, $2a^{121}$, $2a^{112}$, welche später zu secundären Trochoblasten werden, durch Punktirung hervorgehoben.

zweiten Quartetts in den genannten drei Quadranten beschäftigen. Das zweite Quartett ist durch läotrope Theilung der Macromeren entstanden (Fig. 40 *D*, p. 73). Die nächste Theilung der Zellen des zweiten Quartetts, welche beim Uebergang von Stadium 16 zum Stadium 32 stattfindet, ist dexiotrop und äqual (Fig. 41, 42 *B*, p. 78). Die zweite Theilung der Mitglieder des zweiten Quartetts ist wieder läotrop und äqual (Fig. 49, p. 82). Es entsteht auf diese Weise in jedem Quadranten eine ungefähr rautenförmige Gruppe (Fig. 51 *C*) von je 4 Zellen ($2q^{11}$, $2q^{12}$, $2q^{21}$ und $2q^{22}$). Bei der nun folgenden dritten Theilung der Zellen dieser Gruppe werden nur die Zellen $2q^{11}$ und $2q^{12}$ getheilt, und zwar in dexiotropem Sinne (Fig. 51 *D*), aber mit fast horizontal gerichteten Spindeln. Von diesen beiden Zellen theilt sich $2q^{11}$ äqual, $2q^{12}$ inäqual, indem die dextral abgegebene Zelle $2q^{121}$ grösser ist als $2q^{122}$ (Fig. 51 *E*). Die bei dieser Theilung entstehenden drei grösseren Producte, nämlich die Zellen $2q^{111}$, $2q^{112}$ und $2q^{121}$ rücken nun in die genannten Lücken des Prototrochs und ergänzen dieselben ($2p$ in Fig. 52). Wir bezeichnen sie demnach als secundäre Trochoblasten. Die gesammte Prototrochanlage besteht also aus 16 primären und 9 (3×3) secundären Trochoblasten, im Ganzen aus 25 in einer Doppelreihe angeordneten Zellen.

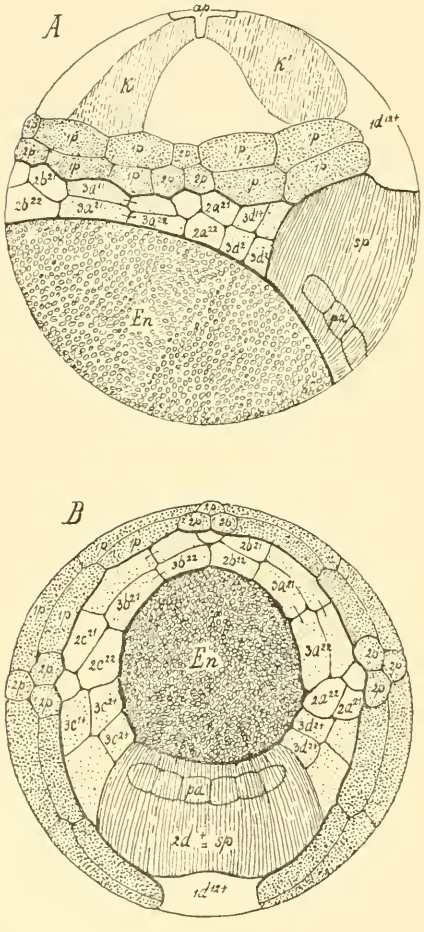


Fig. 52. Schema eines Anneliden-Embryos in späteren Stadien. (Im Anschlusse an Child.)

A von der linken Seite, *B* vom vegetativen Pole gesehen. *ap* Apicalrosette, *k* vorderer, k^1 hinterer Kreuzarm. Der Prototroch durch dichte Punktirung gekennzeichnet. $1p$ primäre Trochoblasten, $2p$ secundäre Trochoblasten. In die hintere Prototrochlücke rücken Abkömmlinge der Intermediärzelle $1d^{12}$ (vgl. Fig. 53 *A*, $1d^{122}$ und *C*, $1d^{1221}$, $1d^{1222}$). *sp* ($2d^+$) somatische Platte (gestrichelt), *pa* Paratrochanlage. *En* Entomerenfeld, durch kleine Ringe gekennzeichnet. Der Blastoporusrand mit stärkerer Linie umzogen. Die Zellen des dritten Quartetts fein punktirt. Bezüglich des zweiten Quartetts vgl. Fig. 51, p. 87. Vgl. auch ferner Fig. 49, p. 82.

Die so gebildete Prototrochanlage ist hufeisenförmig, da im dorsalen oder *d*-Quadranten keine der geschilderten vergleichbare Ergänzung stattfindet. Dort erhält sich längere Zeit eine Unterbrechung, durch welche — wie wir oben (p. 85) geschildert haben — Zellen der Intermediärzellengruppe auf die Hyposphäre hinunterwandern

($1d^{12+}$ in Fig. 52). Später wird diese Lücke durch Aufeinandertreffen der primären Trochoblasten geschlossen.

Jene Zellen des zweiten Quartetts, welche nicht als secundäre Trochoblasten Verwendung fanden (es sind dies die kleine Zelle $2q^{122}$ und die beiden grösseren $2q^{21}$ und $2q^{22}$ Fig. 51 *E*), gehören der Hyposphäre an. Sie bilden dort drei Zellgruppen, welche alternirend mit den vier Gruppen des dritten Quartetts den Blastoporusrand begrenzen (Fig. 52). Sie nehmen wahrscheinlich an der Ausbildung des Stomodaeums Theil. Bei Arenicola werden sie zwar bei der Verengerung des Blastoporus vom Rande abgedrängt, so dass zunächst nur Zellen des dritten Quartetts als Stomatoblasten zur Einstülpung gelangen. Die Angaben über die Betheiligung des zweiten und dritten Quartetts an der Ausbildung der Stomodaeum-Einstülpung sind für die verschiedenen Formen etwas abweichende. Eisig unterscheidet scharf zwischen Oesophagoblasten, welche, dem zweiten Quartett entstammend, zuerst eingestülpt werden, und Stomatoblasten, welche dem dritten Quartett angehören und den Mundrand bilden. Für Polygordius hat Woltereck eingehende Angaben über die Betheiligung der Zellen des zweiten und dritten Quartetts am Verschluss des Blastoporus und der Ausbildung der Stomodaeumanlage gemacht

Die oben geschilderte Art der Entwicklung des Prototrochs scheint mit gewissen Abänderungen bei Anneliden und Mollusken weit verbreitet zu sein. Bei Podarke betheiligen sich auch Abkömmlinge der Intermediärzellen an der Ausfüllung der Prototrochlücken, so dass Treadwell bei dieser Form primäre, secundäre und tertiäre Trochoblasten unterscheiden konnte. Bei Nereis scheinen nach den Angaben Wilson's die Verhältnisse von den geschilderten ziemlich abzuweichen, wie denn überhaupt der Modus der Prototrochentwicklung bei den verschiedenen Formen ziemlichen Varianten unterliegt.

Die somatische Platte.

Wir haben im Vorhergehenden die späteren Theilungen der Zellen *2a*, *2b* und *2c* des zweiten Quartetts kurz geschildert. Die Schicksale der vierten Zelle dieses Quartetts *2d* sind bei den Anneliden ganz exceptionelle, daher diese Zelle als „erster Somatoblast" bezeichnet wird. Die Zellgruppe, welche aus ihr hervorgeht, wird als „somatische Platte" (somatic plate = ventral plate) benannt. Die Theilungen der Zelle *2d* folgen anfangs noch dem Spiraltypus, doch tritt bald eine gewisse Bilateralität der Anlage hervor, welche jedoch — wie besonders Mead und Child geschildert haben — keine definitive ist, sondern durch verschiedene Umordnungen gewissermaassen immer neue Versuche zur Herstellung bilateral-symmetrischer Differenzirung andeutet.

Die Zelle *2d*, durch läotrope Theilung entstanden (Fig. 40 *D*, p. 73), wird zunächst dexiotrop und inäqual (Fig. 42, 43, p. 78) getheilt, indem $2d^1$ grösser ist als $2d^2$ (=x^1 von Wilson). Die nächste Theilung (Fig. 45, p. 80) ist läotrop und in beiden Zellen inäqual. $2d^1$ liefert eine grössere Zelle $2d^{11}$ und eine kleinere untere $2d^{12}$ (x^2 von Wilson), welche etwas grösser ist als $2d^2$. $2d^2$ giebt eine ganz kleine Zelle nach unten ab, $2d^{22}$, welche sich erst in späteren

Stadien weiter theilt, die sogenannte Analzelle (Fig. 53 *A* und Fig. 49, p. 82).

Nun theilt sich zunächst $2d^{11}$ mit fast vertical gestellter Spindel inäqual, indem sie nach oben eine kleine Zelle $2d^{111}$ (= x^3 von Wilson) abgiebt. Hierauf geben die Zellen $2d^{12}$ und $2d^{21}$ 2 kleine Zellen ($2d^{121}$ und $2d^{211}$) seitlich und nach vorn ab (Fig. 53 *B*).

Es wird nun $2d^{112}$, die mittlere Zelle der ganzen Gruppe mit fast horizontal gelagerter Spindel äqual getheilt (Fig. 53 *C*). Sie zerfällt sonach bilateral-symmetrisch in 2 grosse Zellen $2d^{1121}$ und $2d^{1122}$, welche als „Stammzellen" bezeichnet werden, und im weiteren Verlaufe zahlreiche kleine Zellen nach Art von Teloblasten, aber in verschiedenen Richtungen an den Rand der somatischen Platte abgeben.

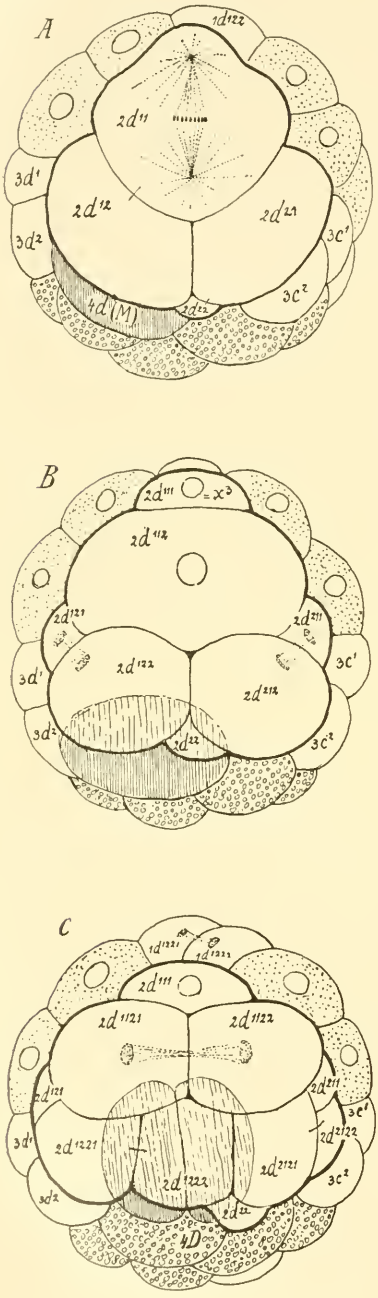


Fig. 53. Drei Embryonen von Arenicola, von der Dorsalseite gesehen. Spätere Stadien. (Nach Child.) Zur Veranschaulichung der Verhältnisse der somatischen Platte.

Die somatische Platte als Ganzes mit einer stärkeren Linie umzogen. Die primären Trochoblasten sind durch Punkte, der Mesentoblast $4d$=*M* durch Strichelung, die Entomeren durch kleine Ringe gekennzeichnet. Man vergleiche die Figg. 43, p. 78, 45, p. 80, und 49, p. 82.

Es theilt sich hierauf $2d^{122}$ äqual. Durch diese Theilung wird im hinteren Bezirk der somatischen Platte eine neue symmetrische Anordnung geschaffen, indem das sinistrale Product $2d^{1222}$ in die Mitte rückt. Diese Zelle ist zur linken Seite des Beschauers von ihrer Schwesterzelle $2d^{1221}$, zur rechten Seite von der Zelle $2d^{212}$ begrenzt, welche sich inzwischen sehr inäqual getheilt hat, indem sie lateralwärts die kleine Zelle $2d^{2122}$ abgegeben hat (Fig. 53 *C*).

Wir verfolgen die weiteren Theilungen im Bereiche der somatischen Platte nicht des Näheren, so interessant die Verfolgung dieser Processe

nach den Schilderungen von Mead, Child u. A. auch ist. Es sei nur erwähnt, dass die hinteren Zellen schliesslich eine Querreihe von 6 Zellen produciren, welche die Anlage des Paratrochs, des präanalen Wimperkranzes (*pa* in Fig. 52, p. 88, und 54), repräsentirt. Indem dieser Zellgürtel sich ventralwärts einkrümmt, um sich zu einem Ringe zu schliessen (Fig. 54), umfasst er eine Gruppe von kleinen Zellen (ebenfalls Abkömmlingen von $2d$, darunter Theilproducte der Analzelle $2d^{22}$), welche Gruppe gewissermaassen das Analfeld darstellt. Sie liefert die kleine Proctodaeum-Einstülpung und die Umgebung des Afters. Vor dem Gürtel der Paratrochzellen fällt eine Querreihe von 7 grösseren Zellen (in unseren Bildern nicht angedeutet) auf, welche zum grössten Theile sich von den beiden Stammzellen herleiten. Diese 7 Zellen repräsentiren die Keimzone oder Knospungszone für das spätere Längenwachsthum des Rumpfectoderms.

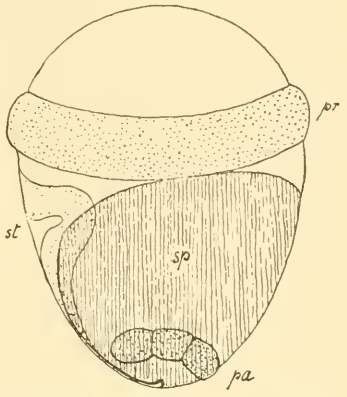


Fig. 54. Späteres Entwicklungsstadium eines Anneliden, zur Trochophora hinüberleitend. Ansicht von der linken Seite. Schema zur Verdeutlichung der Ausbreitung und des ventral-medianen Verwachsungsprocesses der somatischen Platte (im Anschlusse an Child).

pa Paratroch, *pr* Prototroch, *sp* somatische Platte, *st* Stomodaeum. Vgl. Fig. 52 *A*, p. 88.

Die somatische Platte (*sp* in Fig. 52, p. 88, und 54) liegt ursprünglich sattelförmig an der dorsalen Seite der Hyposphäre (Fig. 52 *A*). Wir können an ihr einen Vorderrand, einen rechten und linken Seitenrand und einen Hinterrand unterscheiden. Der Vorderrand reicht bis in die Gegend des Prototrochs, von dem er jedoch durch die oben erwähnte herabgerückte Gruppe von Intermediärzellen des *d*-Quadranten getrennt ist (Fig. 52 $1d^{12+}$, p. 88, und Fig. 54). Der Hinterrand grenzt ursprünglich an den Blastoporus. Später verschwindet er gleichzeitig mit der Ausbildung des Analfeldes, welches nun den unteren Pol des Embryos bezeichnet (Fig. 54), nachdem der Blastoporus aus seiner unteren Lage nach der Ventralseite verschoben und längs einer medianen Linie verschlossen wurde. Indem sich die sattelförmige, somatische Platte quer verbreitert, kommen auch die beiden Seitenränder in der ventralen Mittellinie mit einander zur Berührung und verwachsen daselbst. Zunächst findet diese Concrescenz der Seitenränder ganz hinten, entsprechend der ventralen Paratrochlücke statt und schreitet von dort gegen den Mund nach vorn vor. Wir haben in diesen mit einander verwachsenden Rändern der somatischen Platte die Anlage der Bauchganglienkette zu erblicken. An dieser Stelle befindet sich eine von der Mundöffnung zum Paratroch herabziehende ventrale Wimperrinne (Neurotrochoid, Eisig), welche zur Zeit der Ausbildung der Bauchganglienkette verschwindet.

6. Oligochäten und Hirudineen.

Eine so eingehende Analyse des Furchungsverlaufes, wie wir ihn im Vorhergehenden für Arenicola schildern konnten, liegt bisher für

Oligochäten und Hirudineen nicht vor. Wir wollen davon absehen, eine genauere Darstellung des derzeitigen Standes unserer Kenntnisse über diesen Gegenstand zu liefern, und uns mit der allgemeinen Bemerkung begnügen, dass die erwähnten Formen sich in ihrem Furchungsmodus mit gewissen Modificationen an den vorher geschilderten Typus anschliessen (vgl. Spec. Theil, p. 214 ff.). Diejenige Frage, welche uns am meisten interessirt, die exactere Ableitung der Teloblasten des Rumpfkeimes, ist noch nicht zu voller Befriedigung geklärt. Die Urmesodermzellen dieser Formen (innere Myoblasten) entstammen wohl jedenfalls auch hier einer Furchungszelle, welche mit der Zelle 4*d* der früher behandelten Formen identificirt werden darf. Die übrigen Teloblasten möchte man vermuthungsweise als Abkömmlinge der Zelle 2*d* in Anspruch nehmen und mit jenen vor der Paratrochanlage gelegenen 7 Zellen von Arenicola in Homologie bringen, welche wir oben (p. 91) erwähnten und welche die Keimzone des Rumpfectoderms entwickeln. Doch unterliegt die Statuirung einer derartigen Homologie derzeit noch erheblichen Bedenken, auf die wir aber hier der Kürze halber nicht näher eingehen wollen.

7. Mollusken.

Die neueren Untersuchungen über den Furchungsablauf in den verschiedenen Gruppen der Mollusken haben zu dem Ergebniss geführt, dass hier ein Typus vorliegt, der bis in die einzelnen Details in überraschendster Weise mit dem der Anneliden übereinstimmt. Eine Ausnahme machen die Cephalopoden, deren dotterreiche Eier eine discoidale Furchung von bilateral-symmetrischem Character erkennen lassen.

Die Furchung der Mollusken hat bereits in den embryologischen Arbeiten der 70er und 80er Jahre des verflossenen Jahrhunderts entsprechende Berücksichtigung erfahren. Aus der Fülle von Arbeiten dieser Zeit seien nur einige erwähnt, so die Angaben von Fol über Heteropoden und Pteropoden (1875, 1876), von Kowalevsky über Chiton und Dentalium (1883), von Hatschek (1881) für Teredo, von Bobretzky (1877) für verschiedene Gastropoden, von C. Rabl für Planorbis (1879—1883), von P. Sarasin (1882) für Bythinia, von Salensky (1872 und 1885) für verschiedene Prosobranchier, von Patten (1886) für Patella u. A.

Eine systematische Erforschung der Zellfolgen bei Mollusken setzt erst später ein. Als Vorläufer dieser Richtung ist die Arbeit von Blochmann (1882) über die Furchung von Neritina zu nennen. Neuerdings liegt eine äusserst umfangreiche, in ihren wesentlichen Resultaten übereinstimmende Litteratur über den Furchungsablauf in den verschiedenen Gruppen der Mollusken vor. Wir können hiervon auch nur die hauptsächlichsten Arbeiten nennen und erwähnen:

für die Amphineuren: die Untersuchungen von M. Metcalf (1903) an Chiton und von H. Heath (1899) an Ischnochiton;

für die Lamellibranchia: die Arbeiten von H. Stauffacher (1893) für Cyclas, von Fr. R. Lillie (1895) für Unio, von J. Meisenheimer (1899) für Dreissensia;

für die Scaphopoden (Dentalium): die Angaben von E. B. Wilson (1904);

für die Prosobranchia: die ausführliche Arbeit von E. G. Conklin für Crepidula (1897) und für Fulgur (1907), und von A. Robert (1903 und 1905) für Trochus; ferner die Angaben von E. B. Wilson für Patella (1904), von H. E. Crampton (1896) für Ilianassa, von Holmes (1900) für Serpulorbis;

für die Opisthobranchier: die Untersuchung von R. Heymons (1903) an Umbrella; für Aplysia liegen Angaben von verschiedenen Seiten vor, von denen wir die von Carazzi (1900) nennen; ferner gehören hierher die Berichte von Knipowitsch (1891) über die Furchung von Clione, von Guiart (1901) für Pleurobranchus, von Casteel (1904) für Fiona, von Viguier (1898) für Tethys etc.;

für die Pulmonata: die Arbeiten von Kofoid (1895) und Meisenheimer (1896) für Limax, von Holmes (1900) für Planorbis, von Wierzejski für Physa (1906), von Fujita (1904) für Siphonaria u. A.

Wer eine eingehendere Behandlung der Litteratur des ganzen Gebietes sucht, sei auf die Arbeiten von Casteel (1904), von Wierzejski (1906), vor Allem aber auf die sorgfältige, klare und ungemein übersichtliche Darstellung von Robert (1903) verwiesen.

Natürlich sind bei der Fülle der untersuchten Formen im Einzelnen oft nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten des Entwicklungsablaufes zu constatiren. Bei aller principieller Uebereinstimmung zeigen sich doch gewisse Abweichungen in der relativen Grösse der Blastomeren, in den Theilungszeiten, in der Theilungsrichtung. Manche Formen nähern sich mehr dem äqualen Typus, so die Chitonen, Fissurella, Trochus und die Pulmonaten, während bei anderen Formen die Furchung mehr inäquales Gepräge annimmt. Wir müssen hier zwei Fälle unterscheiden: es kann sich entweder um Grössenverschiedenheiten der Macromeren und Micromeren handeln oder um ungleiche Ausbildung der vier Quadranten (heteromorphe Entwicklung des *D*-Quadranten).

Der erstere Fall wurde neuerdings von Conklin in instructiver Weise behandelt. Beträchtliche Ansammlung von Nahrungsdottermassen in der vegetativen Eihälfte bedingt eine relative Grössenzunahme der Macromeren. Wie Conklin nachgewiesen hat, unterscheiden sich die verschiedenen Species der Gattung Crepidula erheblich nach dieser Richtung. Manche (wie Crepidula plana) haben kleine, dotterarme, äqual sich furchende Eier bei frühzeitig ausschwärmendem Veligerstadium. Andere (Crepidula fornicata) sind dotterreicher, während Crepidula convexa und adunca sehr dotterreiche Eier bei fast völlig unterdrückter Metamorphose aufweisen. Diesen Verhältnissen nähern sich die Gattungen Nassa, Ilianassa, Urosalpinx, Sycotypus und Fulgur. Eine genaue Untersuchung der Furchung von Fulgur (durch Conklin) hat ergeben, dass trotz der bedeutenden Vergrösserung der Macromeren das Typische des Furchungsbildes wenig berührt wurde, d. h. die Richtung, der Rhythmus und die Qualität der Theilungen werden nicht verändert. Es werden — wie bei allen Mollusken — drei Ectomerenquartette gebildet, die Zelle 4*d* wird zur Mesentomere, die übrigen Zellen des vierten Quartetts zu Entomeren etc. Wir kommen auf diese Verhältnisse noch später (p. 105) zurück.

Was den zweiten Fall betrifft, in welchem die Inäqualität der Furchung auf einer verschiedenen Ausbildung der vier Quadranten

beruht, so nähern sich manche Mollusken den oben für Arenicola geschilderten Verhältnissen, indem bei ihnen der *D*-Quadrant vergrössert erscheint. Dementsprechend zeigt sich schon im Stadium 4 die Zelle *D* grösser als *A*, *B* und *C*, und später ist der erste Somatoblast (2*d*) durch Grösse und besonderen Theilungsverlauf ausgezeichnet. Dies ist besonders bei den Lamellibranchiern der Fall. Man könnte, wie dies Lillie gethan hat, das Ueberwiegen des *D*-Quadranten bei diesen Formen mit der bedeutenden Entwicklung der Schalendrüse, welche von der somatischen Platte (den Descendenten der Zelle 2*d*) geliefert wird, in Correlation bringen. Bei manchen Opisthobranchiaten mit reducirter Schale, z. B. bei Philine und Aplysia, ist die Zelle *D* kleiner, als die 3 übrigen Blastomeren des Stadiums 4. Aber Robert macht mit Recht darauf aufmerksam, dass dies Verhältniss sich nach Fol auch bei den thecosomen Pteropoden findet, welche eine wohlentwickelte Schale besitzen.

Uebrigens unterscheidet sich bei vielen Mollusken (wie dies auch unter den Anneliden bei Podarke und Polygordius vorkommt) die Zelle *D* in ihren Theilungen anfangs nur wenig von den drei übrigen Quadranten. Die Unterschiede treten hier erst nach Abgabe des Mesentoblasten 4*d* zu Tage. Wir wollen einen derartigen Fall näher ins Auge fassen, indem wir unserer Schilderung der Molluskenfurchung die Verhältnisse von Trochus zu Grunde legen, welche von Robert eingehend dargestellt worden sind.

Bei Trochus sind die beiden ersten Theilungen im Allgemeinen meridional und äqual. Daher besteht das Stadium 4 aus 4 gleich grossen, in einer Ebene gelegenen Zellen (Fig. 55 *A* und *B*). Es muss jedoch bemerkt werden, dass schon (wie auch bei Arenicola) bei diesen ersten Theilungen der Spiralcharacter der Furchung einsetzt. Conklin glaubte bei seiner Untersuchung der Furchung von Crepidula aus gewissen Anzeichen schliessen zu können, dass schon der ersten Theilung der Mollusken in gewissem Sinne ein dexiotroper Character zuzuerkennen sei. Jedenfalls ist immer die zweite Theilung schon deutlich läotrop (vgl. die Lage der Spindeln in Fig. 55 *A*). In Folge dessen liegen die 4 Zellen im Stadium 4 nicht eigentlich in einer Ebene, sondern, wie wir dies auch für Discocoelis und Arenicola fanden, so liegen auch hier *B* und *D* in einem etwas tieferen Niveau als *A* und *C*. Es entspricht den Gesetzen der Oberflächenspannung, dass die 4 Blastomeren, wenn sie sich nach erfolgter Abschnürung wieder an einander schliessen, sich nicht sämmtlich in einer der Furchungsaxe entsprechenden Kante berühren, sondern nur je zu dreien in einer Kante. Die Folge davon ist die Ausbildung sogenannter „Polar-“ oder „Brechungsfurchen“. Normaler Weise findet man bei Trochus wie bei Arenicola eine kürzere Brechungsfurche am animalen Pole, welche der längeren am vegetativen Pole parallel läuft. Wenn sich jedoch die Zellen zur nächsten Theilung anschicken, dann ändert sich das Bild häufig derart, dass die beiden Brechungsfurchen auf einander senkrecht stehen (Fig. 55 *B*). Man kann das Verhältniss auch so ausdrücken, dass die Zellen *A* und *C* sich am animalen Pole in einer kleinen Fläche berühren, die Zellen *B* und *D* am vegetativen Pole. Die 4 Blastomeren nähern sich dann einer tetraedrischen Anordnung, wie eine solche von O. Hertwig für das Stadium 4 von Sagitta beschrieben worden ist.

Die Orientirung dieses Stadiums ist die gleiche wie bei Arenicola. Die spätere Medianebene fällt durch die Mittelpunkte der Zellen *B* und *D* und theilt sie je in eine rechte und linke Hälfte. Dementsprechend ist *C* als rechts gelegen und *A* als links gelegen zu betrachten.

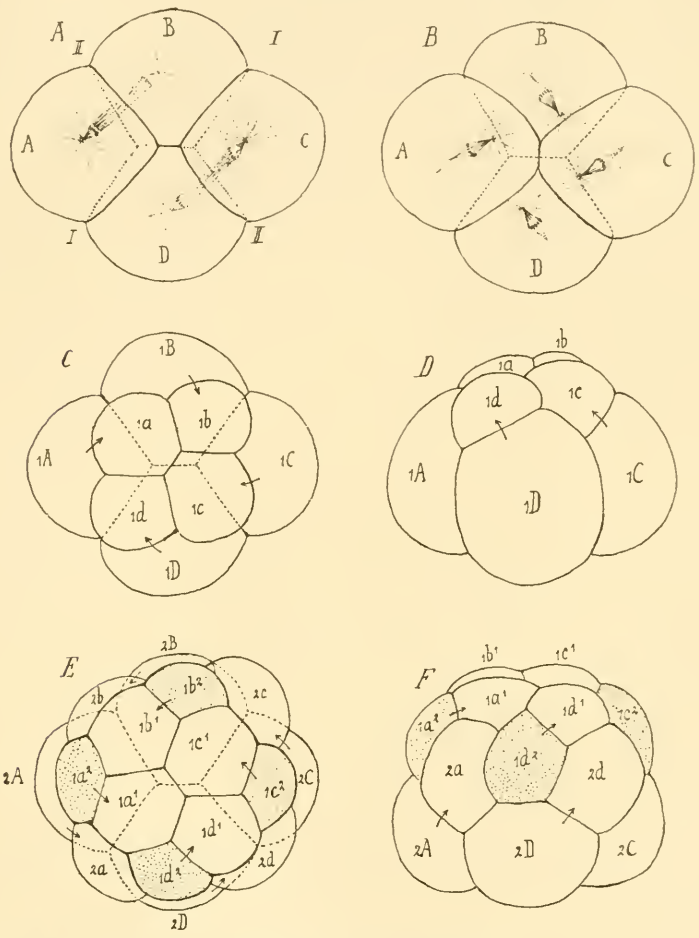


Fig. 55. Furchung von Trochus. (Nach ROBERT.)

A Stadium 4, vom animalen Pole gesehen, mit den Resten der Spindeln, welche die zweite Theilung vermittelten; *B* Stadium 4 vom animalen Pole, mit den Spindeln für die dritte Theilung; *C* Stadium 8 vom animalen Pole, *D* Stadium 8 von der (dorsalen) Seite, *E* Stadium 16 vom animalen Pole, *F* Stadium 16 von der (dorsalen) Seite. Die primären Trochoblasten $1q^2$ punktirt.

Stadium 8. Dieses Stadium wird erreicht, indem sich alle Zellen ziemlich gleichzeitig in dexiotropem Sinne inäqual theilen (Fig. 55 *C* und *D*). Es werden die 4 Micromeren des ersten Quartetts (1*a*—1*d*) von den unteren Macromeren (1*A*—1*D*) abgetrennt. Der Lage nach entsprechen die 4 Micromeren ungefähr den Furchen

zwischen den Macromeren. Die obere Polarfurche beschreibt nun gegen die untere einen Winkel von etwa 120°.

Stadium 16. Die Theilungen, welche nun folgen, sind sämmtlich läotrop (Fig. 55 *E* und *F*). Sie erfolgen manchmal nicht ganz gleichzeitig. Es kann nämlich der Fall eintreten, dass die 4 Macromeren sich früher theilen, als die 4 Micromeren. Dann schiebt sich zwischen das Stadium 8 und Stadium 16 ein Stadium 12 ein. Durch die Theilung der Macromeren wird das zweite Quartett gebildet. Die Zellen dieses Quartetts ($2a-2d$) stehen der Grösse nach zwischen den Macromeren des Stadiums 16 ($2A$—$2D$) und den Micromeren in der Mitte (Fig. 55 *F*). Die Theilung der Zellen des ersten Quartetts ist ziemlich äqual. Es werden nach aussen und unten 4 Zellen ($1a^2$—$1d^2$) abgegeben, während ein oberer Kranz von 4 Zellen ($1a^1$—$1d^1$) um den animalen Pol gruppirt bleibt (Fig. 55 *E* und *F*). Die ersteren können — wie bei den Anneliden — als primäre Trochoblasten bezeichnet werden, da sie, wenigstens theilweise, an der Bildung des Velums participiren. Vielleicht gehen bei manchen Formen (z. B. den Pulmonaten) die dorsalen Zellen dieser Serie ($1c^2$ und $1d^2$) in die Bildung der sogenannten Kopfblase ein. Die primären Trochoblasten ($1a^2$—$1d^2$) wurden von Conklin in seiner Crepidulaarbeit als „turret-cells" bezeichnet. Sie geben wichtige Landmarken für die Orientirung der oberen Hemisphäre ab.

Die bei dieser Theilung in läotropem Sinne erfolgende Materialverschiebung wird durch eine neuerliche Verlagerung der oberen Polarfurche kenntlich gemacht. Dieselbe wird in läotropem Sinne gedreht, sodass sie mit der unteren Polarfurche nur mehr einen Winkel von ca. 46° einschliesst (Fig. 55 *E*). Diese Rotation ist eigentlich aus zwei Bewegungen zusammengesetzt. Bei der Abtrennung der Zellen des zweiten Quartetts von den Macromeren wird die oben aufliegende Kappe der Ectomeren des ersten Quartetts passiv in läotropem Sinne mitbewegt. Wenn sich dann die Zellen des ersten Quartetts theilen, so keilen sich ihre unteren Theilstücke ($1a^2$—$1d^2$) zwischen die Zellen des zweiten Quartetts ein und sind dort gewissermaassen fixiert. Es werden also bei der Theilung des ersten Quartetts die oberen Descendenten ($1a^1$—$1d^1$) noch weiter entgegen dem Sinne des Uhrzeigers verschoben werden.

Stadium 32. Das Stadium 32 bildet sich durch dexiotrope Theilung aller Zellen des vorhergehenden Stadiums. Es wird in verschiedenen Etappen erreicht, da die Theilungen nicht in allen Zellenkränzen gleichzeitig auftreten. Es ergeben sich hieraus folgende Zwischenstufen:

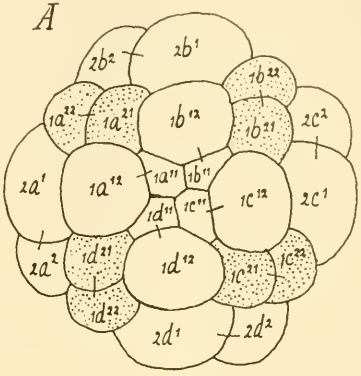
Stadium 20. Theilung der Macromeren.
Stadium 24. Theilung des zweiten Quartetts.
Stadium 32. Theilung der 8 Zellen des ersten Quartetts.

Zunächst theilen sich also die 4 Macromeren in dexiotropem Sinne ziemlich inäqual (Fig. 56 und 57 *B*). Die grösseren unteren Theilungsproducte umgeben als Macromeren ($3A-3D$) den vegetativen Pol. Unter ihnen zeichnet sich von nun an $3D$ durch stärkeres Vorwölben nach innen gegen die Furchungshöhle aus. Die oberen Theilungsproducte ($3a-3d$) bilden das dritte Ectomerenquartett. Sie sind verhältnissmässig klein und drängen sich in die Lücken zwischen die Zellen des zweiten Quartetts ein. Hierdurch wird die ganze

darüber liegende Ectomerenkappe im Sinne des Uhrzeigers rotirt, was man daran erkennt, dass nun die obere Polarfurche fast genau in die Medianebene des Embryos fällt. Inzwischen sind in allen übrigen Zellen des Keimes die Spindeln für die nun folgenden Theilungen aufgetreten.

Es folgt nun die ziemlich äquale Theilung der Zellen des zweiten Quartetts, dessen Zellenzahl sich hierdurch auf 8 erhöht ($2a^1$—$2d^1$ und $2a^2$—$2d^2$). Diese Zellen sind nächst den Macromeren die grössten des Embryos (Fig. 56 und 57).

Von den Zellen des ersten Quartetts werden die primären Trochoblasten äqual getheilt (Fig. 57). Es resultiren nun 8 Trochoblasten in vier Gruppen ($1a^{21}$—$1d^{21}$ und $1a^{22}$—$1d^{22}$). Die 4 oberen Zellen des ersten Quartetts ($1a^1$—$1d^1$ in Fig. 55 *E* und *F*) werden inäqual getheilt. Es resultiren 4 kleine Zellen am animalen Pole, die



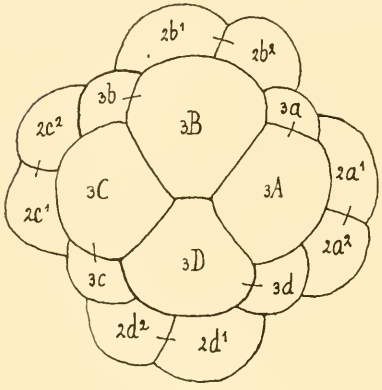


Fig. 56.

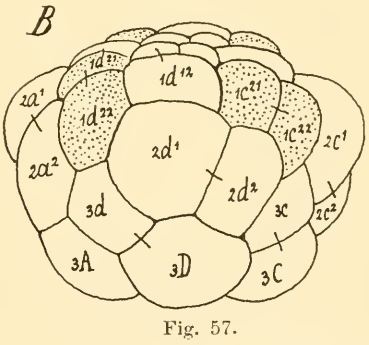


Fig. 57.

Fig. 56. Uebergang von Stadium 16 zu Stadium 32 bei Trochus vom vegetativen Pole. Genauer gesprochen: Stadium 24. (Nach ROBERT.)

Fig. 57. Stadium 32 von Trochus. (Nach ROBERT.)
A vom animalen Pole gesehen. Vgl. Fig. 55 *E*. *B* von der Seite des *D*-Quadranten, d. i. der dorsalen Seite des Embryos gesehen. Vgl. Fig. 55 *F*.

sogenannten Apicalzellen ($1a^{11}$—$1d^{11}$, Fig. 57 *A*). Die grösseren äusseren Theilungsproducte ($1a^{12}$ – $1d^{12}$) liegen zwischen den Trochoblasten. Sie entsprechen den Intermediärzellen der Anneliden. Da sie bei den Mollusken an der Ausbildung des sogenannten Kreuzes einen hervorragenden Antheil nehmen, so werden sie hier als Basalzellen des Kreuzes bezeichnet. (Bei den Anneliden dagegen nehmen gerade die Intermediärzellen an der für diese Formen als Kreuz bezeichneten Configuration keinen Antheil; das Kreuz der Mollusken ist daher etwas anderes, als das Kreuz der Anneliden.)

Durch die erwähnten Theilungen wurde das Material des ersten Quartetts in dexiotropem Sinne rotirt. Die obere Polarfurche, welche nun noch ziemlich verkürzt zwischen den Apicalzellen zu sehen ist, wurde dementsprechend aus der Medianebene dextral verlagert (Fig. 57*A*). Sie nimmt nun wieder ungefähr dieselbe Lage ein, welche sie im Stadium 8 (Fig. 55 *C*) hatte.

Der Embryo zeigt in diesen Stadien eine ziemlich reguläre vierstrahlige Radiärsymmetrie, welche nur dadurch eine Einbusse erleidet, dass die Zellen des zweiten Quartetts ($2a$—$2d$) nicht vollkommen über den Macromeren stehen, sondern ihnen gegenüber etwas sinistral verlagert erscheinen.

Stadium 64. Sämmtliche Zellen des Stadiums 32 theilen sich nun in mehr oder minder ausgeprägtem läotropen Sinne. Da die Theilungen nicht gleichzeitig erfolgen, so wird das Stadium 64 in mehreren Etappen erreicht. Robert hat zwischen Stadium 32 und Stadium 64 fünf Zwischenstufen von 36, 44, 48, 55 und 63 Zellen unterschieden.

Zunächst werden die „Basalzellen des Kreuzes“ (Intermediärzellen, $1a^{12}$—$1d^{12}$) in schwach läotropem Sinne äqual getheilt. Die Spindeln liegen fast in einem Parallelkreise geordnet (Fig. 58 *A*). Sämmtliche Abkömmlinge des ersten Quartetts bilden nun eine fast quadratische Platte, welche mit zwei Seiten zur Medianebene parallel orientirt ist, und deren Ecken von den Trochoblasten eingenommen werden (Stadium 36, Fig. 58 *B*).

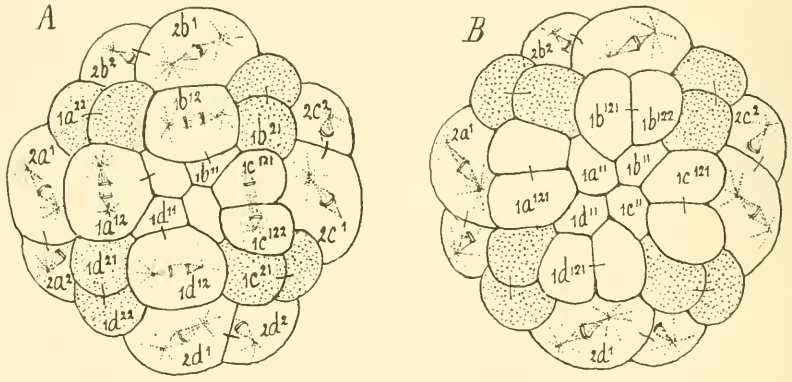


Fig. 58. *A* Stadium 32 im Uebergang zu Stadium 44 von Trochus. Ansicht vom animalen Pole, *B* Stadium 36 von Trochus vom animalen Pole. (Nach Robert.)

Durch läotrope Theilung sämmtlicher Zellen des zweiten Quartetts wird die Zellenzahl des Embryos auf 44 erhöht. Diese Theilungen sind inäqual. Die Zellen $2a^1$—$2d^1$ theilen sich je in eine untere grössere Zelle, $2a^{12}$—$2d^{12}$, und eine kleinere obere, $2a^{11}$—$2d^{11}$ (Fig. 59 $2b^{11}$). Letztere nehmen bei den Mollusken die Enden der Kreuzarme ein (vgl. unten p. 101), sind meist kleiner, als dies bei Trochus der Fall ist, bleiben lange Zeit ungetheilt und liefern vortreffliche Landmarken (Fig. 62, $2q^{11}$, p. 103). Sie wurden von Conklin als „tip cells of the cross“ bezeichnet. Bei der Theilung der Zellen $2a^2$—$2d^2$

ist umgekehrt die untere Zelle $2a^{22}$—$2d^{22}$ die kleinere (Fig. 60 $2a^{22}$). Diese Zellen liegen am Blastoporusrand alternirend mit den Abkömmlingen des dritten Quartetts. Die Abkömmlinge des zweiten Quartetts bilden in diesem Stadium vier in den Radien gelegene Gruppen von je 4 Zellen, welche der Lage nach mit den interradialen Gruppen der Trochoblasten und des dritten Quartetts alterniren. Jede Zellgruppe des zweiten Quartetts besteht aus einer oberen kleineren Zelle $2a^{11}$—$2d^{11}$ (tip cells), aus 2 grossen, im Aequator des Embryos gelegenen Zellen ($2a^{12}$—$2d^{12}$ und $2a^{21}$—$2d^{21}$) und aus einer unteren kleinen, am Blastoporusrande gelegenen Zelle ($2a^{22}$—$2d^{22}$). Die Gruppe des *d*-Quadranten (somatische Platte) unterscheidet sich bei Trochus in diesem Stadium nicht von den drei übrigen Quadranten. Die Zelle $2d^{22}$ entspricht der „Analzelle" der Anneliden.

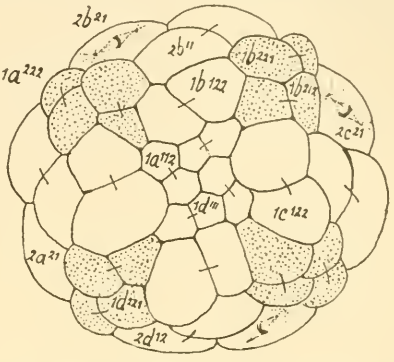


Fig. 59. Stadium 63 von Trochus vom animalen Pole. (Nach ROBERT.)

Das Stadium 48 wird durch läotrope und ziemlich äquale Theilung der Zellen des dritten Quartetts erreicht. Es entstehen die Zellen $3a^1$—$3d^1$ und $3a^2$—$3d^2$ (vgl. Fig. 60 *A*).

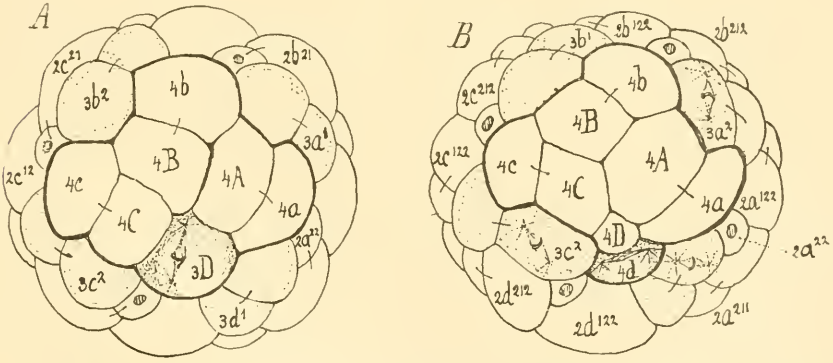


Fig. 60. *A* Stadium 55 von Trochus im Uebergange zu Stadium 64, vom vegetativen Pole gesehen. Die Zelle 3*D* bereitet sich zur Theilung vor; 3*A*, 3*B*, 3*C* haben sich schon getheilt. Erste Theilung des dritten Quartetts vollzogen, dessen Zellen durch leichte Punktirung gekennzeichnet. *B* Stadium 81 von Trochus, Ansicht vom vegetativen Pole. Erste Theilung von 4*d*. (Nach ROBERT.)

Das Stadium 55 wird durch Theilungen an den beiden Polen des Keimes erreicht. Durch läotrope Theilung wird die Zahl der Apicalzellen auf 8 erhöht (Fig. 59). Wir unterscheiden nun die inneren Theilproducte $1a^{111}$—$1d^{111}$ als „apicale Rosettenzellen" im engeren Sinne, die äusseren Theilproducte $1a^{112}$—$1d^{112}$ als „periphere Rosettenzellen". Am vegetativen Pole theilen sich die 3 Macromeren 3*A*, 3*B* und 3*C* sehr inäqual (Fig. 60). Die kleineren

unteren Theilproducte, welche um den vegetativen Pol verbleiben, werden als Macromeren $4A$, $4B$ und $4C$ unterschieden. Die grösseren oberen Theilproducte sehen von aussen nicht so mächtig aus, sie reichen aber weit in die Furchungshöhle hinein. Wir können sie mit CONKLIN als „secundäre Macromeren" oder als Entomeren des vierten Quartetts ($4a$, $4b$, $4c$) bezeichnen (Fig. 60 A und B).

Merkwürdiger Weise ist die Theilung von $3D$ bei Trochus verspätet (Fig. 60), während gerade diese Zelle bei den meisten Mollusken früher getheilt wird, als die 3 übrigen Macromeren. Sie liefert ja den wichtigen Mesentoblasten.

Das Stadium 63 wird durch äquale Theilung sämmtlicher primärer Trochoblasten erreicht (Fig. 59). Wir haben dann, wie bei den Anneliden, vier Gruppen von je 4 Trochoblasten. Es ist dies bei Mollusken ein ausnahmsweises Vorkommen. Hier sind die Trochoblasten meist ziemlich klein und theilen sich höchstens einmal, statt wie bei Trochus und vielen Anneliden zweimal.

Es erfolgt nun die verspätete läotrope Theilung von $3D$ (Fig. 60 A und B) welche sehr inäqual ist. Eine ganz kleine Macromere $4D$ bleibt am vegetativen Pole, während das grössere Theilungsproduct $4d$, der Mesentoblast, von Anfang an die Tendenz hat, in die Furchungshöhle einzuwandern und von der Oberfläche zu verschwinden.

Das so erreichte Stadium 64 besteht demnach bei Trochus[1]) aus folgenden Zellen:

Ectomeren des 1. Quartetts	Apicale Rosettenzellen	$1a^{111}$—$1d^{111}$	4
	Periphere Rosettenzellen	$1a^{112}$—$1d^{112}$	4
	Theilproducte der Basalzellen des Kreuzes	$1a^{121}$—$1d^{121}$, $1a^{122}$—$1d^{122}$	8
	Primäre Trochoblasten	$1a^{211}$—$1d^{211}$, $1a^{212}$—$1d^{212}$, $1a^{221}$—$1d^{221}$, $1a^{222}$—$1d^{222}$	16
Ectomeren des 2. Quartetts	Tip cells of the cross	$2a^{11}$—$2d^{11}$	16
	Mittlere Zellen des 2. Quartetts	$2a^{12}$—$2d^{12}$, $2a^{21}$—$2d^{21}$	
	Untere Zellen des 2. Quartetts	$2a^{22}$—$2d^{22}$	
Ectomeren des 3. Quartetts		$3a^1$—$3d^1$, $3a^2$—$3d^2$	8
Mesentoblast		$4d$	1
Entomeren	Secundäre Macromeren = Entomeren des 4. Quartetts	$4a$—$4c$	3
	Primäre Macromeren	$4A$—$4D$	4
			64

Wir verfolgen den regulären Furchungsverlauf von Trochus nicht weiter, müssen aber zur Ergänzung des Bildes einige Details über die Furchung der Mollusken, die sich zum Theil auch auf spätere Stadien beziehen, beibringen und werden bei dieser Gelegenheit auch noch die Anneliden gelegentlich heranzuziehen haben.

1) Man vergleiche hierzu die ähnliche für Anneliden gegebene Tabelle auf p. 83.

Das Kreuz der Mollusken.

Es war schon durch Blochmann in seiner Neritina-Arbeit bekannt geworden, dass der Embryo der Mollusken in seinem apicalen Felde eine deutlich radiärsymmetrische Configuration erkennen lässt, welche man später bei vielen Mollusken in ungemein klar hervortretender Art wiedererkannt hat. Diese Configuration stimmt mit der entsprechenden der Anneliden in allen wesentlichen Zügen durchaus überein. Im Einzelnen ergeben sich jedoch dadurch gewisse Unterschiede, dass bei den Mollusken gewisse Zellenzüge in den Vordergrund treten, welche bei den Anneliden geringer entwickelt erscheinen. Daher kommt es, dass die vier Kreuzarme der Mollusken denen der Anneliden nicht entsprechen. Die Kreuzarme der Anneliden liegen interradial und ziehen auf die vier Gruppen der primären Trochoblasten zu. Sie sind aus den Descendenten der Zellen $1a^{112}$—$1d^{112}$ aufgebaut (vgl. Fig. 48, p. 82, 50, p. 86, 52 *A*, p. 88). Diese Zellen sind bei den Mollusken verhältnissmässig klein und theilen sich erst spät. Sie werden hier als „periphere Rosettenzellen" bezeichnet (Fig. 59, 61 und 62 gestrichelt). Andererseits nehmen die vier Kreuzarme der Mollusken eine radiale Lagerung ein (Fig. 61, 62 weiss). Wir können von Anfang an hier einen ventralen, einen dorsalen, einen rechten und linken Kreuzarm unterscheiden, wenngleich ihre Richtung nicht mathematisch genau mit den genannten zusammenfällt und besonders in den ersten Stadien eine gewisse Neigung zur Abweichung im dexiotropen Sinne erkennen lässt. Die Kreuzarme der Mollusken sind aus den Descendenten der Intermediärzellen $1a^{12}$—$1d^{12}$ zusammengesetzt (Fig. 58 *A*). Sie laufen auf die vier Zellgruppen des zweiten Quartetts zu, und die Enden der Kreuzarme erscheinen hier von den „tip cells of the cross" eingenommen. Diese 4 Zellen ($2a^{11}$—$2d^{11}$), welche dem zweiten Quartett zugehören und in jeder der vier Zellengruppen des zweiten Quartetts die oberste Lage einnehmen, erfahren später weitere Theilungen (Fig. 62). Sie sind als Terminalzellen der vier Kreuzarme wichtige und deutlich erkennbare Landmarken für die Orientirung der ganzen Configuration. Diese Zellen scheinen bei den Mollusken wie bei den Anneliden (vgl. p. 87) später an der Ergänzung der Prototrochanlage betheiligt zu sein (mit Ausnahme der tip-cells des *d*-Quadranten) und werden daher bei den Anneliden, wo sie natürlich nicht zur Figur des Kreuzes hinzugerechnet werden, als „secundäre Trochoblasten" bezeichnet. Bei den Anneliden treten die vier Gruppen der Intermediärzellen (Descendenten von $1a^{12}$—$1d^{12}$) weniger hervor als bei den Mollusken (Fig. 50 *A*, p. 86, vgl. auch Fig. 48, p. 82).

Man kann das Verhältniss der Kreuzarme bei den Mollusken und Anneliden vielleicht auch in der Weise allgemein kennzeichnen, dass man sagt, sie verhalten sich zu einander, wie Positiv und Negativ desselben Bildes. Man könnte auch sagen, in beiden Gruppen ziehen von der centralen Apicalrosette (Descendenten von $1a^{111}$ bis $1d^{111}$) acht strahlenförmig auseinanderweichende Zellenzüge aus, von denen bei den Anneliden die vier interradialen, bei den Mollusken die vier radialen mehr in den Vordergrund treten.

Im Einzelnen zeigt das Kreuz bei den verschiedenen Mollusken beträchtliche Differenzen. Man kann hier vielleicht zwei Typen unter-

scheiden, von denen wir den ersteren an dem Beispiele von Trochus (Fig. 61), den zweiten an dem Beispiele von Crepidula fornicata (Fig. 62) nach der Schilderung von Conklin erläutern wollen. Bei Trochus sind die Kreuzarme von Anfang an kurz und breit, und die ganze Figur ist weniger deutlich begrenzt, bei Crepidula erscheinen die Kreuzarme gestreckter. Der Unterschied zwischen beiden Typen ist, wie wir sehen werden, auf die Richtung zurückzuführen, in welcher die Basalzellen des Kreuzes (die Intermediärzellen $1a^{12}$–$1d^{12}$) getheilt werden (Fig. 58).

Bei Trochus sind die genannten Zellen ($1a^{12}$—$1d^{12}$) — wie wir oben ausgeführt haben — bei dem Uebergang vom Stadium 16 zum Stadium 32 durch dexiotrope Theilung entstanden. Die nächste Theilung dieser Zellen ist der Alternanzregel entsprechend läotrop (Uebergang vom Stadium 32 zum Stadium 64, vgl. p. 98, Fig. 58). Aber sie ist — wie wir erwähnten — so schwach läotrop, dass die Spindeln fast in einem Parallelkreis angeordnet erscheinen (Fig. 58 *A*).

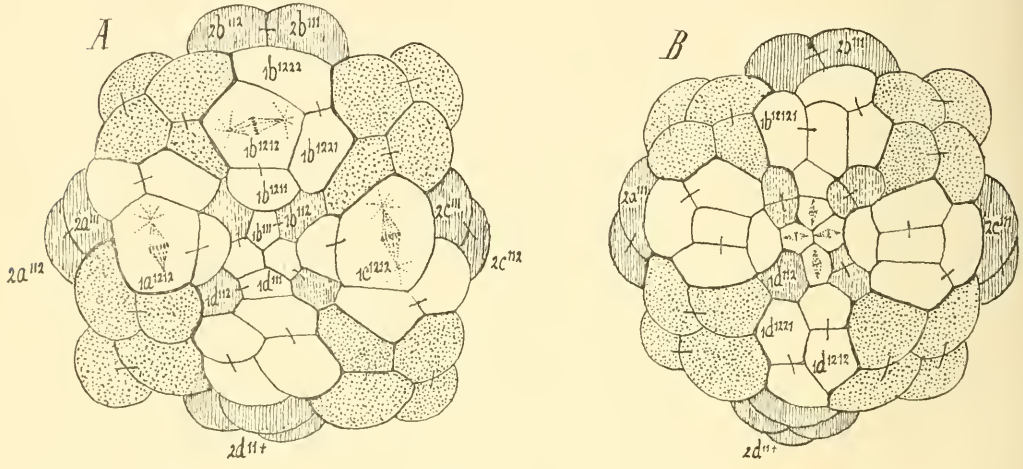


Fig. 61. Bildung des „Kreuzes" bei Trochus in zwei auf einander folgenden Stadien. (Nach Robert.)

Die primären Trochoblasten punktirt, die Abkömmlinge der „tip-cells" gestrichelt, die peripheren Rosettenzellen ($1q^{112}$) punktirt gestrichelt. Vgl. Fig. 59.

Demzufolge stehen die beiden Tochterzellen ($1a^{121}$ und $1a^{122}$, $1b^{121}$ und $1b^{122}$ etc. in Fig. 58 *B*) nun in jedem Kreuzarme neben einander, so dass ihre Trennungsfläche in die Medianebene des entsprechenden Kreuzarmes fällt. Im ausgebildeten Stadium 64 (Fig. 59, p. 99) lässt sich die gesammte Anlage des Kreuzes bereits überblicken. Die Apicalzellen ($1a^{11}$—$1d^{11}$ in Fig. 58) haben sich nun auch läotrop getheilt. Es sind die apicalen Rosettenzellen ($1a^{111}$—$1d^{111}$ Fig. 59 und 61 *A*) und die peripheren Rosettenzellen ($1a^{112}$—$1d^{112}$ Fig. 61 *A*) entstanden. Letztere entsprechen, wie erwähnt, den Kreuzarmen der Anneliden. Weiter gegen die Peripherie zu schieben sich zwischen die vier Gruppen primärer Trochoblasten ($1q^{211}$, $1q^{212}$, $1q^{221}$, $1q^{222}$ in Fig. 61 durch Punktirung gekennzeichnet) die Kreuzarme ein. Jeder Arm besteht nun aus den beiden neben einander gelegenen

Zellen ($1q^{121}$ und $1q^{122}$) und wird von der obersten Zelle des zweiten Quartetts (tip-cell $2q^{11}$) terminal abgeschlossen (Fig. 59, $2b^{11}$).

Die nächst folgenden Theilungen sind dexiotrope. Wir sehen an einem späteren Stadium (Fig. 61 *A*) die tip-cells im *a*-, *b*- und *c*-Quadranten zweigetheilt ($2q^{111}$ und $2q^{112}$), im *d*-Quadranten bereits dreigetheilt ($2d^{11+}$). Durch dexiotrope Theilung der Zellen $1q^{121}$ und $1q^{122}$ ist in jedem Kreuzarm eine Gruppe von 4 Zellen entstanden ($1q^{1211}$, $1q^{1212}$, $1q^{1221}$ und $1q^{1222}$). Während diese 4 Zellen im *d*-Quadranten zunächst ungetheilt bleiben, sind in den übrigen drei Quadranten in den Zellen $1q^{1212}$ wieder läotrop gerichtete Spindeln aufgetreten (Fig. 61 *A*). Es wird durch die nun folgende Theilung die Zellenzahl dieser Gruppen in den genannten Quadranten auf 5 erhöht (Fig. 61 *B*). Inzwischen haben sich auch (Fig. 61 *B*) im *a*-, *b*- und *c*-Quadranten die peripheren Rosettenzellen läotrop, also entgegen der Alternanzregel, getheilt, nur $1d^{112}$ bleibt zunächst ungetheilt. Auch sind schon in den apicalen Rosettenzellen ($1a^{111}$—$1d^{111}$) Spindeln zu bemerken (Fig. 61 *B*).

Wir verfolgen die späteren Umbildungen des Kreuzes bei Trochus nicht genauer und fügen hinzu, dass Ischnochiton (nach Heath 1899) und Umbrella (nach Heymons 1893) eine ganz ähnliche Entwicklungsweise des Kreuzes aufweisen.

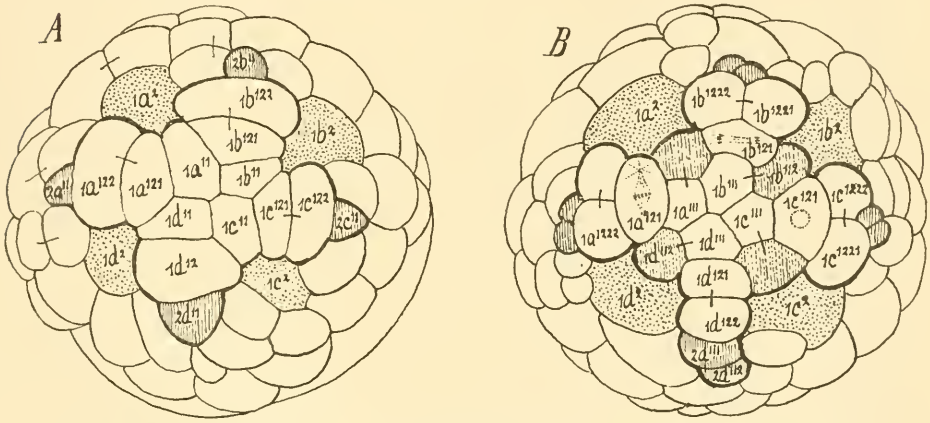


Fig. 62. Zwei Stadien in der Entwicklung des sogenannten Kreuzes bei Crepidula fornicata. (Nach Conklin.)

Ansichten des Keimes vom animalen Pole, die „tip-cells" ($2q^{11}$) gestrichelt, die primären Trochoblasten ($1q^2$) punktirt, die Kreuzarme dunkel umrandet.

Der zweite Typus des Kreuzes ist bei Mollusken weit verbreitet. Wir finden ihn ausser bei Crepidula auch bei Neritina, Tethys, Chiton, Planorbis etc. Vergleichen wir die Apicalansicht eines Keimes von Crepidula fornicata, dessen Zellenzahl sich ungefähr auf 64 beläuft (Fig. 62 *A*), mit dem entsprechenden Bilde von Trochus (Fig. 59, p. 99), so fällt uns zunächst die geringe Entwicklung der primären Trochoblasten (turret-cells) auf ($1a^2$—$1d^2$). Diese sind verhältnissmässig klein und haben sich noch nicht getheilt. Sie theilen sich bei Crepidula erst später und wahrscheinlich überhaupt nur einmal. Die übrigen Descendenten des ersten Quartetts

sind deutlich kreuzförmig angeordnet. Die Mitte wird von den Apicalzellen ($1a^{11}$—$1d^{11}$) eingenommen (Fig. 62 *A*). Jeder Kreuzarm besteht nur aus einer einzigen Zellenreihe. Der dorsale Arm besteht überhaupt nur aus 2 Zellen: aus der Basalzelle $1d^{12}$ und der tip-cell $2d^{11}$. Die übrigen Arme bestehen aus je 3 Zellen. Hier haben sich nämlich die Basalzellen ($1q^{12}$) bereits getheilt. Sie lieferten eine Zelle, welche an die Apicalzellen anstösst und nun weiter als „Basalzelle des Kreuzarmes" bezeichnet wird ($1q^{121}$), und eine mehr peripheriewärts gelegene Zelle, welche als „Mittelzelle"[1]) geführt wird ($1q^{122}$). Ihr schliesst sich dann als Terminalzelle des Kreuzarmes die tip-cell ($2q^{11}$) an.

Die einreihige Anordnung der Zellen in den Kreuzarmen von Crepidula ist auf die Theilungsrichtung bei der Trennung der Zellen $1q^{121}$ und $1q^{122}$ (Basal- und Mittelzellen) zurückzuführen. Während die zur Entstehung dieser Zellen führende Theilung bei Trochus zwar der Alternanzregel entsprechend läotrop war, aber so schwach, dass 2 neben einander gelegene Zellen entstanden (Fig. 58, p. 98), so ist diese Theilung bei Crepidula invers, beinahe dexiotrop. Wenigstens sind die Spindeln fast radial angeordnet. Daher liegen die hierbei entstehenden Tochterzellen nun hinter einander.

Fig. 62 *B* zeigt ein etwas späteres Stadium des Kreuzes von Crepidula. Durch Theilung der Apicalzellen ($1q^{11}$) sind die Zellen der Apicalrosette ($1q^{111}$) und die peripheren Rosettenzellen ($1q^{112}$) entstanden. Im ventralen, rechten und linken Kreuzarm wird nun die Spaltung vorbereitet, indem Theilungen mit transversal gerichteter Spindel auftreten. Es haben sich die tip-cells in diesem Sinne getheilt und ebenso die Mittelzellen ($1a^{122}$, $1b^{122}$ und $1c^{122}$), während sich in den Basalzellen ($1a^{121}$, $1b^{121}$ und $1c^{121}$) entsprechende Spindeln erst vorbereiten. Anders verlaufen die Theilungen im Dorsalarm. Hier wurde die verspätete Theilung von $1d^{12}$ nachgeholt, und die tip-cell $2d^{11}$ hat sich mit radiär gelagerter Spindel getheilt, so dass hier eine Reihe von 4 hinter einander gelegenen Zellen resultirt (Fig. 62 *B*).

Wir können die späteren Umbildungen des Kreuzes bei Mollusken nicht weiter verfolgen. Besonders eingehende Schilderungen hiervon haben uns Conklin für Crepidula und Wierzejski für Physa entworfen. Nur Einiges sei hier kurz erwähnt. Die Zellen der Apicalrosette liefern das sogenannte „apicale Sinnesorgan", welches bei Ischnochiton lange Cilien ausbildet und bei dieser Form, wie auch bei Trochus, Neritina, Physa, manchen Anneliden und Polycladen einer vorübergehenden Einstülpung unterliegt. Die Bedeutung dieses Organes sowie seine Beziehungen zu den Cerebralganglien sind noch ziemlich unklar. Die Anlagen der Cerebralganglien, die sogenannten Scheitelplatten, gehen aus den verbreiterten

1) Von diesen Zellen leiten sich durch weitere Theilungen die in den Ecken zwischen den Kreuzarmen gelegenen „Intermediatzellen" ($1q^{12211}$ und $1q^{12221}$) ab (intermediate cells von Conklin). Wierzejski bezeichnet als „Intermediatzellen" die peripheren Rosettenzellen $1q^{112}$. Diese Bezeichnungsweisen erscheinen einigermaassen irreführend. Man darf diese „Intermediatzellen" nicht mit unseren Intermediärzellen $1q^{12}$ verwechseln. Wir haben den Ausdruck: Intermediärzellen nach dem Wilson'schen Terminus „intermediate girdle cells" gebildet. Es wäre zu wünschen, dass für die in den Ecken zwischen den Kreuzarmen gelegenen Zellen andere Bezeichnungen gewählt würden.

Seitenarmen und dem Ventralarme des Kreuzes hervor. Der Dorsalarm bildet mit den primären Trochoblasten des *c*- und *d*-Quadranten bei Physa die sogenannte Kopfblase. Der Ventralarm, dessen Zellen, wie es nach den Angaben von Holmes scheint, bei einigen Formen merkwürdige Lageverschiebungen erleiden, nimmt wesentlich mit an der Ausbildung des Velums theil. Während der späteren Entwicklung erfährt die ganze Anlage eine beträchtliche Lageverschiebung nach der Ventralseite, so dass die apicale Gruppe der Mundöffnung genähert wird.

Bezüglich des Velums soll bloss erwähnt werden, dass ebenso, wie diese Bildung an den Larven der verschiedenen Molluskenformen beträchtlichen Varianten unterliegt, so auch ihre Herleitung von bestimmten Blastomeren, die übrigens nur für wenige Formen genügend aufgeklärt ist. Am nächsten schliessen sich Trochus und Ischnochiton mit ihren Gruppen von je 4 primären Trochoblasten den oben für die Anneliden geschilderten Verhältnissen an. Im Allgemeinen wird man sagen können, dass bei vielen Mollusken die primären Trochoblasten sich nur einmal theilen und dass in die Bildung des Velums nur die Trochoblastengruppen des *A*- und *B*-Quadranten eingehen. Die Lücken zwischen den primären Trochoblasten werden auch hier durch secundäre Trochoblasten, welche wohl meist dem zweiten Quartett des *A*-, *B*- und *C*-Quadranten entstammen, ausgefüllt.

Dotterreiche Molluskeneier.

Die Frage, ob durch vermehrte Anhäufung von Nahrungsdottermassen die Localisation der organbildenden Factoren im Ei eine wesentliche Aenderung erleidet und inwieweit durch dieselbe der Furchungstypus beeinflusst wird, ist neuerdings von Conklin zum Gegenstande einer interessanten Untersuchung gemacht worden. Es war eine solche Untersuchung um so notwendiger, als man nach älteren Angaben vielleicht vermuthen durfte, dass bei dotterreichen Molluskeneiern die Zahl der Ectomerenquartette vermehrt sei. Die Untersuchungen von Conklin an dem sehr dotterreichen Ei von Fulgur haben — wie erwähnt — zu dem Ergebniss geführt, dass die Vermehrung der Nahrungsdottersubstanzen zwar das relative Grössenverhältniss der Macromeren und Micromeren beeinflusst, dass aber im Uebrigen alle wesentlichen Züge des für Mollusken normalen Spiraltypus erhalten bleiben.

Bei Fulgur besteht das Stadium 4 aus vier gleich grossen Blastomeren. Die zweite Furche entspricht hier ungefähr der späteren Medianebene. Durch dexiotrope Theilung wird im Stadium 8 das erste Micromerenquartett abgegeben. Im Stadium 16 ist das zweite Quartett abgeschnürt, und es haben sich vom ersten Quartett durch läotrope Theilung die primären Trochoblasten gesondert. Das Stadium 24 zeigt die Abschnürung des dritten Quartetts, die erste Theilung des zweiten Quartetts; die 8 Zellen des ersten Quartetts sind noch ungetheilt geblieben (Fig. 63, 64*a*). Mit der Bildung des dritten Quartetts ist die Abgabe von Ectomeren von Seiten der Macromeren abgeschlossen. Bei der nächst folgenden Theilung liefert 3*D* den Mesentoblasten 4*d*, während die Macromeren 3*A*, 3*B* und 3*C* die secundären Macromeren (Entomeren) 4*a*, 4*b*, 4*c* zur Abschnürung

bringen (Fig. 64 *b*). Inzwischen ist durch weitere Theilungen im Bereiche des ersten Quartetts bereits die typische Figur des Kreuzes zur Ausbildung gekommen. Auch die späteren Stadien zeigen bei Fulgur in der durch die Micromeren gebildeten Keimscheibe eine geradezu verblüffende Uebereinstimmung mit den Theilungs- und

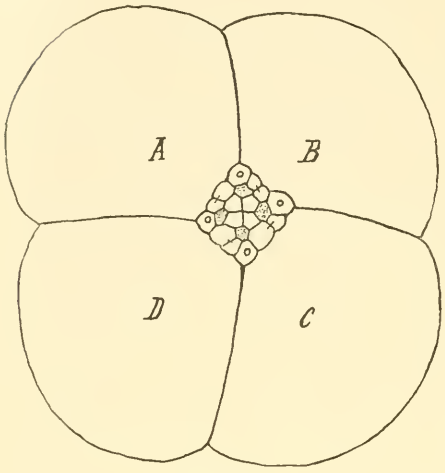


Fig. 63.

Fig. 63. Furchung von Fulgur carica. (Nach Conklin.)

Stadium 24, vom animalen Pole gesehen. Die Zellen des dritten Quartetts mit Kernen, die des zweiten Quartetts durch Bindestriche verbunden. Die primären Trochoblasten durch Punktirung gekennzeichnet. Vgl. Fig. 55 *E* und 57 *A*.

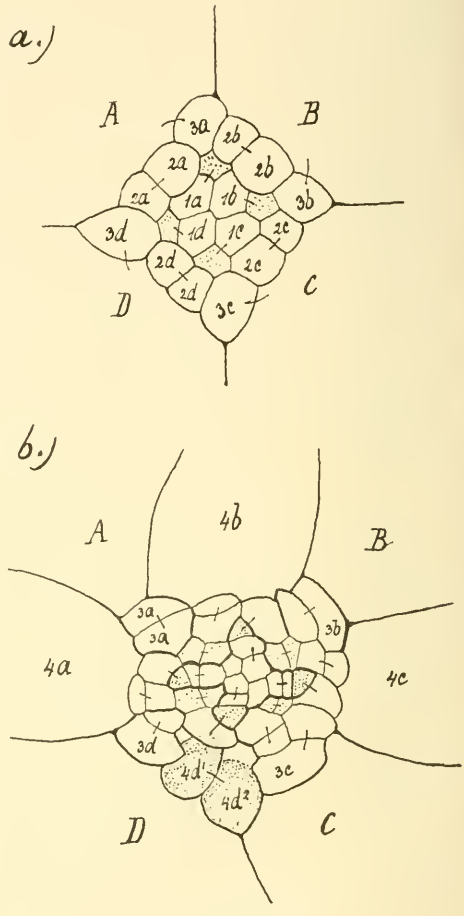


Fig. 64.

Fig. 64. Zwei Keimscheiben von Fulgur carica. (Nach Conklin.)

a) vom Stadium 24. Die Macromeren nicht vollständig ausgezeichnet (*A*, *B*. *C*, *D*), die primären Trochoblasten punktirt. Vgl. Fig. 63.

b) vom Stadium 45. Die Macromeren *A*, *B* und *C* haben die secundären Macromeren des vierten Quartetts 4*a*, 4*b*, 4*c* geliefert. *D* hat 4*d* producirt, welche sich inzwischen getheilt hat; die Zellen des dritten Quartetts getheilt; das zweite Quartett hat in jedem Quadranten 4 Zellen geliefert; die primären Trochoblasten sind getheilt. Im Centrum die Figur des Kreuzes (vgl. Fig. 62 *A*).

Differenzirungsvorgängen im Ei dotterärmerer Mollusken. Es ist z. B. ein Vergleich der Furchung von Fulgur und Crepidula nach den Untersuchungen von Conklin besonders lehrreich. Natürlich ist der Vorgang der Epibolie bei Fulgur später ein sehr eigenthümlicher und zeigt sich wesentlich durch die Dotterverhältnisse beeinflusst.

Ein merkwürdiges Phänomen zeigt sich bei einigen dotterreichen Eiern von Mollusken (bei Nassa nach Bobretzky, Ilyanassa nach Crampton, Modiolaria nach Lovén, Aplysia nach Carazzi und Dentalium nach Wilson) und Anneliden (bei Myzostoma nach Driesch, Kostanecki und Carazzi, bei Chaetopterus nach

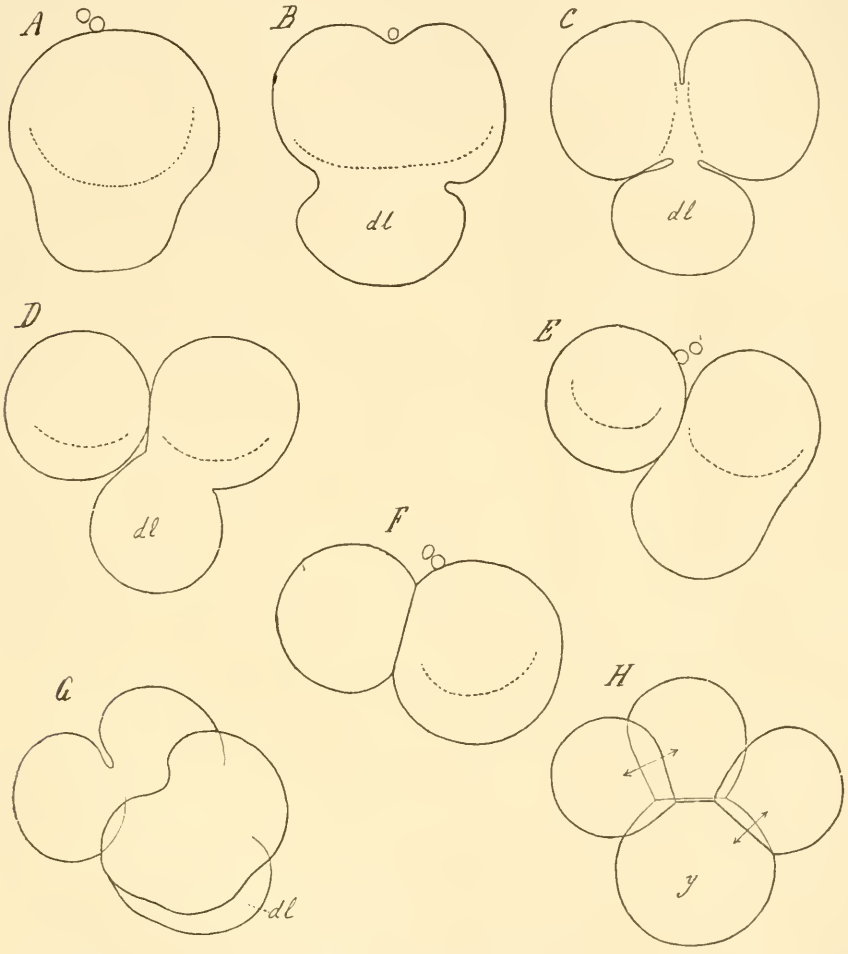


Fig. 65. Furchung von Ilyanassa. (Nach Crampton.)
A—F Bildung von Stadium 2 unter vorübergehender Abschnürung des Dotterlappens (in *C*) und späterer Vereinigung desselben mit einer der beiden Zellen (in *E* und *F*). *G* Bildung von Stadium 4 unter Abschnürung des Dotterlappens. *H* der Dotterlappen ist mit einer der 4 Zellen ($y = D$) verschmolzen. *dl* Dotterlappen.

Mead und Lillie) in der Abschnürung des sogenannten Dotterlappens (vgl. Allg. Theil, p. 133 ff. sowie p. 181), welcher vielleicht morphologisch auf den Anheftungsstiel des Eies im Ovarium zurückzuführen ist. Es kommt dies bei solchen Eiern vor, bei denen die Zelle *D* sich durch Grössenunterschiede vor den drei übrigen Macromeren auszeichnet. Meist ist sie grösser, bei Aplysia aber kleiner.

Bei diesen Eiern wird bei der ersten Theilung das Ei scheinbar in drei Theile getheilt (Fig. 65 *C*), in zwei gleich grosse Zellen und einen Dotterlappen, welcher sich später wieder mit einer der beiden Zellen (*D*) vereinigt (Fig. 65 *F*). Bei der zweiten Theilung wiederholt sich dies Phänomen (Fig. 65 *G*, *H*). Es wird wieder der Dotterlappen abgetrennt, um später mit einer der Zellen (meist mit *D*) vereinigt zu werden. Der Dotterlappen steht in besonderer Beziehung zur Ausbildung bestimmter Organanlagen. Wird er dem Stadium 2 von Dentalium amputirt, so entwickeln sich Larven ohne Rumpfregion. Es fehlen alle Descendenten von 2*d* und 4*d*, also das Rumpfectoderm (somatische Platte) und, wie schon Crampton für Ilyanassa dargethan hat, auch die Mesodermstreifen. Ausserdem fehlt in diesem Falle, und dies ist ein besonders merkwürdiges Ergebniss der Versuche Wilson's, der apicale Wimperschopf. Wird der Dotterlappen erst im Stadium 4 entfernt, so wird ein apicales Wimperorgan gebildet. Dies deutet auf ein Wandern der entsprechenden Anlagen, wie denn überhaupt zerstreute Angaben in der Litteratur darauf hindeuten, dass ectodermale organbildende Substanzen vom vegetativen Pole gegen den animalen wandern. Man möchte an die Substanz der merkwürdigen Ectosomen, welche Wierzejski an Physa beschrieben hat, denken.

Der inverse Furchungstypus bei sinistral gewundenen Schnecken.

Im Jahre 1894 machte Crampton an Physa heterostropha, einer Form mit sinistral gewundener Schale, die wichtige Beobachtung, dass hier auch der Furchungstypus ein inverser ist (reversal of cleavage). Diese Beobachtung fand an anderen Formen Bestätigung, so für Physa fontinalis und hypnorum von Wierzejski (1897 und 1905), für Planorbis marginatus und carinatus nach den älteren Beobachtungen von Rabl (1875, 1879 und 1880), für Planorbis trivolvis von Holmes (1900) und für Ancylus rivularis von demselben Autor (1899). Es findet sich bei diesen Formen mit (wenigstens zum Theil) deutlich sinistral gewundener Schale ein vollständiger Situs inversus viscerum, derart, dass z. B. die Mantelöffnung, der After und die Genitalöffnung links gelegen ist. Ihm entspricht ein ebenso vollständiger Situs inversus der Blastomeren, der darauf zurückzuführen ist, dass alle Theilungen, welche bei normalen Mollusken im dexiotropen Sinne verlaufen, bei diesen Formen läotropen Character haben und umgekehrt. Es wird sonach hier beispielsweise das erste Micromerenquartett durch läotrope Theilung abgegeben (Fig. 66 *B*). Der Mesentoblast 4*d*, welcher normaler Weise bei jenen Formen, bei denen die zweite Furche der Medianebene entspricht, von der linken hinteren Macromere abgegeben wird, wird hier von der rechten hinteren Macromere abgeschnürt (Fig. 66 *D*). Entsprechend ist auch die schräge Lage der Polarfurchen im entgegengesetzten Sinne gerichtet, wie bei den dextral gewundenen Schnecken. Um die homologen Blastomeren bei beiden Typen durch die gleichen Symbole zu characterisiren, empfiehlt es sich, die 4 Macromeren durch die in läotropem Sinne geordneten Buchstaben *A*, *B*, *C*, *D* zu bezeichnen, wonach dann auch bei den inversen Formen der

Buchstabe *D* auf jene Zelle entfällt, von welcher die Urmesodermzelle 4*d* abgeschnürt wird (vgl. Fig. 66 *A* und A^1).

Wir haben gesehen, dass der alternirende Rhythmus spiraler Theilungen sich bis in die ersten Stadien verfolgen lässt. So ist jedenfalls die zweite Theilung des Eies bei den normalen Mollusken deutlich läotrop (hier dexiotrop), und nach CONKLIN ist schon der ersten Theilung der regulären Formen ein gewisser dexiotroper Character zuzuerkennen. Wir müssen sonach die letzte Ursache für den inversen Furchungstypus bei sinistralen Formen in einer entsprechenden Structur der Eizelle suchen. CONKLIN hat den Versuch gemacht, diese inverse Symmetrie der Eizelle aus einer Veränderung in der Abgabe der Richtungskörperchen zu erklären.

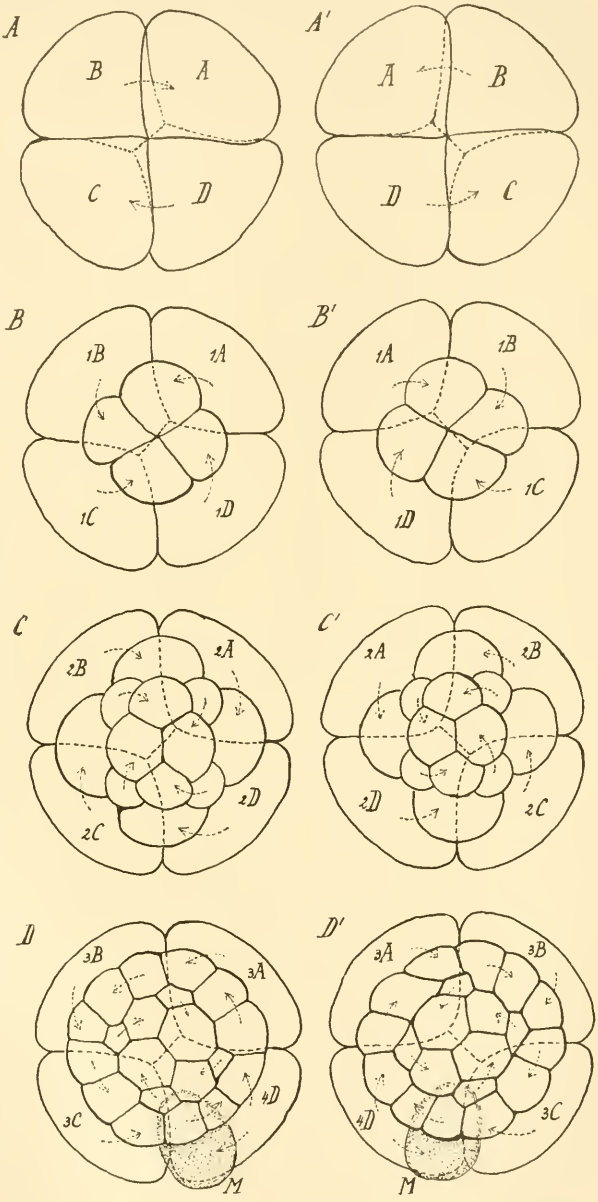


Fig. 66. Schematische Darstellung der Furchung bei rechtsgewundenen und linksgewundenen Gastropoden (nach CONKLIN). Es ist hier angenommen, dass die zweite Furche der späteren Medianebene entspricht, wie dies bei Crepidula der Fall ist. Sämmtliche Ansichten vom animalen Pole.

A^1, B^1, C^1, D^1 normaler Furchungstypus, *A*, *B*, *C*, *D* inverser Furchungstypus. *A* und A^1 Stadium 4.

B und B^1 Stadium 8. Bildung des ersten Quartetts.

C und C^1 Stadium 16. Erste Theilung des ersten Quartetts und Bildung des zweiten Quartetts.

D und D^1 Stadium 25. Erstes Quartett wie in *C* und C^1 aus 8 Zellen bestehend, erste Theilung des zweiten Quartetts, Entstehung des dritten Quartetts und Abschnürung des Mesentoblasten *M*=4*d* von der Macromere 4*D*.

Bei den Mollusken entspricht, wie wir durch die Untersuchungen von Lillie für Unio u. A. wissen, die Stelle der Richtungskörperchenbildung jenem Pole der Eizelle, welche dem Anheftungsstiel der Zelle im Ovarium gegenüberliegt (dasselbe gilt auch für Chaetopterus nach Lillie). Wenn nun bei einem Ei die Richtungskörperchen an demjenigen Pole gebildet würden, welcher dem Anheftungsstiel entspricht, so müssten bei einem solchen Ei die Symmetrieverhältnisse eine vollständige Inversion erfahren. Es liesse sich manches gegen diesen sinnreichen Erklärungsversuch einwenden; aber es ist bisher der einzige, den wir haben.

Rhythmische Veränderungen der Furchungshöhle bei Mollusken.

Wenn man im Allgemeinen geneigt ist, in der Furchungshöhle ein mehr passives Erscheinungsproduct des Entwicklungsvorganges zu betrachten und ihrem flüssigen resp. gallertigen Inhalte nur die Bedeutung eines elastischen Widerlagers für die Blastomeren zuzuschreiben, welchem vielleicht eine gewisse Betheiligung an Wachsthumsvorgängen des Keimes durch osmotische Processe nicht abzusprechen ist, so treten uns bei gewissen Mollusken Erscheinungen entgegen, welche auf eine Beziehung der Furchungshöhle zu excretorischen Processen hindeuten. Es handelt sich um ein rhythmisches Auftreten, Anwachsen ad maximum und nachträgliches Collabiren unter Entleerung ihres Inhaltes bis zu völligem Verschwinden nach jedem einzelnen Theilungsschritte im Furchungsgeschehen. Man wird an das Verhalten der contractilen Vacuole der Protozoen erinnert. Diese Vorgänge finden sich hauptsächlich bei Pulmonaten und Lamellibranchiaten und waren schon Warneck 1850 für Limax und Limnaeus bekannt. Von manchen älteren Autoren der Folgezeit beobachtet, wurden sie in neuerer Zeit hauptsächlich von Kofoid (1895) und Meisenheimer (1896) an Limax, von Holmes (1900) an Planorbis, von Wierzejski (1905) an Physa, von Stauffacher (1893) an Cyclas und von Meisenheimer (1900) an Dreissensia genauer studirt und beschrieben. Kofoid bezeichnet die Furchungshöhle dieser Formen als „Excrethöhle“ und spricht von einer „ephemeral and recurrent cleavage cavity“.

Schon im Stadium 2 kann man, nachdem die beiden Blastomeren nach ihrer Durchschnürung sich vollständig an einander gelegt haben, das Auftreten eines linsenförmigen Hohlraumes zwischen den beiden Furchungszellen beobachten, welcher anwächst und nach erfolgter Entleerung wieder verschwindet, so dass die beiden Blastomeren sich nun wieder vollständig berühren. Das gleiche Phänomen kann man im Stadium 4 beobachten, in welchem die „Excrethöhle“ im Momente der stärksten Ausbildung so anwachsen kann, dass die 4 Blastomeren kugelschalenähnlich an die Oberfläche verdrängt werden. Ebenso beobachtet man das Auftreten und Verschwinden der Furchungshöhle bei den Stadien 8, 16 etc. Vielfach kann die Oeffnung, durch welche die Entleerung stattfindet, am lebenden Objecte oder an Schnittserien direct beobachtet werden. In den späteren Stadien ist die Erscheinung weniger deutlich und mehr auf die animale Hälfte des Keimes beschränkt, doch erhält sie sich bis zur Zeit des Auftretens der Mesodermstreifen und der Gastrulation.

Bezüglich der functionellen Bedeutung dieser Vorgänge nimmt man wohl allgemein an, dass es sich zunächst um Abgabe von Excretstoffen an das umgebende Medium handelt. Da die erwähnte Erscheinung bisher hauptsächlich an Land- und Süsswasserformen beobachtet wurde, so glaubte Kofoid die Verhältnisse der osmotischen Druckdifferenzen zwischen dem Inhalt der Furchungshöhle und dem umgebenden Medium zu ihrer Erklärung heranziehen zu sollen. Meisenheimer macht in mehr allgemeiner Weise auf die während der Entwicklung sich abspielenden Stoffwechselvorgänge aufmerksam. Er beobachtete gewisse Beziehungen der Blastomerenkerne zu den angeführten Processen, sowohl Beziehungen der Lage, als auch Veränderungen der Nucleolen, Veränderungen in der Umgebung der Kerne etc. Dass die Entwicklungsarbeit (travail évolutif nach Lacaze-Duthiers) und die mit der Entwicklung verknüpften in der Assimilation von Nahrungsdotter und Anderem kenntlichen Substanzumsetzungen auch zur Production von Abfallsproducten Veranlassung geben können, ist nicht in Abrede zu stellen. Merkwürdig ist nur die Thatsache, dass gerade bei diesen Formen Excretionsprocesse in sinnfälliger Weise zur Beobachtung kommen, während wir sonst bei der Furchung der meisten Thiere nichts davon bemerken.

Vergebens suchen wir bei den Furchungsstadien thierischer Formen nach Processen, die wir den hier geschilderten direct anreihen können. Vejdovsky (1892) hat in bestimmten Furchungskugeln des Oligochätenembryos rhythmisch sich entleerende, kanälchenartige Hohlräume beobachtet. Vielleicht möchten auch die Vacuolen, welche Fol (Jenaische Zeitschr. Med. Nat., 1873, Bd. 7, p. 478) zwischen den Blastomeren des Geryonideneies auftreten sah, sowie die von Chun bei Ctenophoren (Fauna und Flora, 1880, p. 102) zwischen den Blastomeren beobachteten linsenförmigen Spalträume zum Vergleiche heranzuziehen sein. Aehnliches beobachtete Kastschenko bei Selachiern (R. Hertwig, Furchungsprocess, in O. Hertwig, Handbuch der ... Entw. der Wirbelthiere, Bd. 1, p. 663). Vielleicht sind auch die Vacuolen, welche im Inneren des Keimes von Amia auftreten und in manchen Fällen von Whitman und Eycleshymer wieder vermisst wurden, hierher zu beziehen (ibid. p. 644).

Ectomesoderm oder larvaler Mesoblast.

Obgleich die hier in Frage kommenden Entwicklungsvorgänge nicht mehr der Furchung zuzurechnen sind, wollen wir sie doch kurz erwähnen, um das Bild der ersten Entwicklungsprocesse der Anneliden und Mollusken zu vervollständigen. Wir haben gesehen, dass ein Theil des Mesoderms der Polycladen dem zweiten, vielleicht auch dem dritten Ectomerenquartett entstammt (Lang, Wilson, Surface), während die Hauptmasse desselben nach Surface von den beiden Mesentoblasten $4d^{21}$ und $4d^{22}$ geliefert wird. Diesen Formen schliessen sich die Anneliden und Mollusken insofern an, als auch hier die Ectomerenquartette zur Bildung des Mesoderms beitragen. Was man als Mesoderm der Trochophora bezeichnet, besteht aus zwei Formationen verschiedenen Ursprunges. Die Mesodermstreifen, die man als hauptsächlichste Anlage des Rumpfmesoderms in Anspruch nehmen kann, entstammen der vielfach erwähnten Zelle $4d$, dem „Mesentoblasten". Dagegen leitet sich das Bindegewebe und die Musculatur

der Trochophoralarve auf jene Mesenchymelemente zurück, welche den Ectomerenquartetten entstammen. Dieser „larvale Mesoblast“ oder dieses „Ectomesoderm“, wie wir es bezeichnen wollen, muss den beiden Mesodermstreifen gegenübergestellt werden. Es geht vielleicht bei der Metamorphose der Trochophora nicht vollständig zu Grunde, sondern mag zum Theil zur Entstehung des Mesenchyms der ausgebildeten Form beitragen. Man hat es mit einem nicht ganz glücklichen Terminus wohl auch als secundäres Mesoderm bezeichnet. Mit Rücksicht auf die Verhältnisse der Ctenophoren möchte man es vielleicht eher als die ursprünglichere der beiden Formationen betrachten (Wilson).

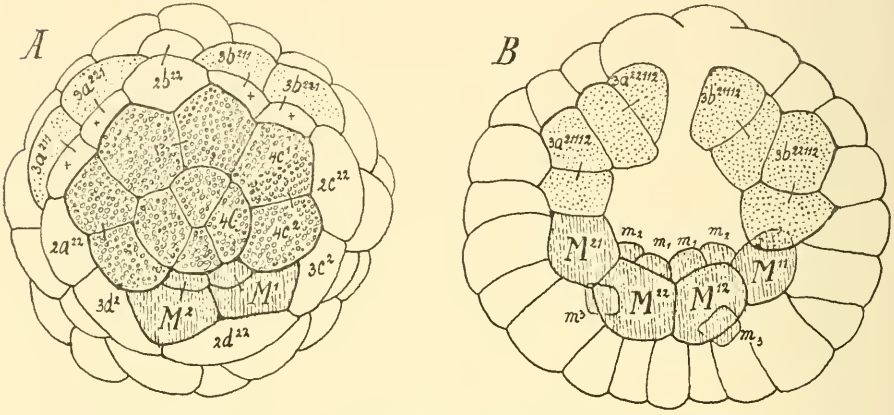


Fig. 67. Entwicklung des Mesoderms bei Physa. (Nach Wierzejski.)

A Stadium von 82 Zellen, Ansicht vom vegetativen Pole, *B* Stadium von ungefähr 150 Zellen im optischen Querschnitte bei Ansicht vom vegetativen Pole. Die Entomeren durch kleine Ringel, der Mesentoblast durch Strichelung, der Ectomesoblast durch feine Punktirung gekennzeichnet.

Man sieht in Fig. *A* im Centrum das Entomerenfeld, aus den 4 schon sehr reducirten Macromeren und aus 6 Zellen des vierten Quartetts bestehend (Bezeichnung nur im *C*-Quadranten). Dorsalwärts schliessen sich die beiden Mesentoblasten M^1 und M^2 an, welche gegen die Entomeren je eine kleine Zelle (Enteroblasten) abgegeben haben. Die punktirten Zellen $3a^{211}$, $3a^{221}$, $3b^{211}$ und $3b^{221}$ haben 4 kleinere Zellen (++) an den Blastoporusrand abgegeben. Letztere gehen später mit in die Bildung des Schlundes ein. Die genannten, durch Punktirung gekennzeichneten Zellen liefern später nochmals ähnliche Micromeren und werden sodann, in die Tiefe wandernd, zum larvalen Mesoblast.

Fig. *B*. Der larvale Mesoblast ($3a^{22112}$, $3a^{21112}$ etc.) hat sich an die Anlage des Entomesoblasts angeschlossen. Letztere besteht aus 4 Macromeren und 6 Micromeren. Von diesen nehmen die Zellen m_1 und m_2, welche von M^{12} und M^{22} herstammen, als Enteroblasten an der Ausbildung des Intestinums theil. Die Zellen M^{12} und M^{22} werden zu Urmesodermzellen, von den Zellen M^{11} und M^{21} stammt die Urniere ab.

Wir wollen die für die einzelnen Formen oft recht abweichenden Angaben nicht in allen Details wiedergeben. Der Erste, der von den hierher gehörigen Processen etwas beobachtete, war Lillie, welcher an Unio die merkwürdige Beobachtung machte, dass hier der larvale Mesoblast asymmetrisch von der an der linken Körperseite gelegenen Zelle des zweiten Quartetts $2a^2$ seinen Ursprung nimmt. Im Allgemeinen kann man aussprechen, dass dies Mesenchym vielfach vom dritten Ectomerenquartett, und zwar symmetrisch von den beiden vorderen (an den vorderen Abschnitt des Blastoporusrandes grenzenden) Quadranten (Fig. 67),

also von Abkömmlingen der Zellen 3*a* und 3*b* geliefert wird. So bei Fiona nach Casteel (1904), bei Planorbis nach Holmes (1900), bei Physa nach Wierzejski (1906), bei Polygordius nach Woltereck (1904). In anderen Fällen ist die Anlage eine asymmetrische. Bei Podarke entstammt sie nach Treadwell den Zellen 3*a*, 3*c* und 3*d*. Bei Crepidula wird das larvale Mesenchym von Conklin von 3 Zellen des zweiten Quartetts: 2*a*, 2*b*, 2*c*, hergeleitet, während bei Thalassema sich nach Torrey (1902) alle drei Ectomerenquartette an der Lieferung des larvalen Mesoblasts betheiligen, unter ihnen allerdings wieder, wie bei Podarke, in hervorragender Weise die Zellen 3*a*, 3*c* und 3*d* des dritten Quartetts.

Weitere, zum Theil mehr oder weniger bestimmte Angaben über die Herleitung des larvalen Mesoblasts von den Ectomerenquartetten haben Wilson (1898) für Aricia, Meisenheimer (1901) für Dreissensia, Gerould für Phascolosoma und Nelson für Dinophilus geliefert. Was Tönniges als Mesodermbildung bei Paludina in Anspruch nahm, scheint sich auf den larvalen Mesoblast zu beziehen. Bei dieser Form ist das Schicksal der Descendenten von 4*d*, welche Erlanger bei Bythinia beobachtete, noch nicht verfolgt. Es ist zu erwähnen, dass für viele Formen, deren Furchung im Uebrigen genau untersucht wurde, keine Beobachtungen über die Entstehung des larvalen Mesoblasts vorliegen, z. B. für Ischnochiton.

Mit den vorliegenden Angaben sind die von Eisig (1898) für Capitella erbrachten schwer zu vereinbaren. Nach ihm entstammt bei dieser Form der larvale Mesoblast (Pädomesoblast) der Zelle 4*d*, welche ausserdem — wie auch v. Wistinghausen für Nereis annahm — sich auch an der Bildung des Rumpfectoderms betheiligen soll. Dagegen werden die beiden Mesodermstreifen (Cölomesoblast) von den Zellen $3c^1$ und $3d^1$ des dritten Quartetts abgeleitet. Es sind also hier die Verhältnisse gerade umgekehrt wie bei den übrigen erwähnten Formen, und man wäre versucht, an eine bei dem vielleicht ungünstigen und schwer zu analysirenden Material mögliche Verwechslung der beiden Anlagen zu denken.

Entomesoderm.

Die beiden Mesodermstreifen entstammen der Zelle 4*d*. Die nahen Beziehungen dieser Zelle, welche als Urmesodermzelle, wohl allgemein richtiger als Mesentoblast bezeichnet wird, zum Entoderm ergeben sich aus der Thatsache, dass die übrigen Componenten des vierten Quartetts, die Entomeren 4*a*, 4*b* und 4*c*, wohl allgemein als Mitteldarmbildner zu betrachten sind. Man kann es als festgestellt betrachten, dass die Production ectodermalen Materials mit der Abschnürung der drei Ectomerenquartette abgeschlossen ist und dass eventuell später auftretende Quartette, wie das vierte und ein nachträglich sich abschnürendes fünftes Quartett, dem Entoderm zuzurechnen sind. Die Beziehungen der Mesentoblastzelle 4*d* zum Entoderm werden des Weiteren durch den Umstand documentirt, dass sie resp. ihre Descendenten in vielen Fällen meist ziemlich kleine Entodermelemente abschnüren, bevor sie zur Bildung der beiden Mesodermstreifen schreiten. Diese der Zelle 4*d* entstammenden entodermalen Elemente betheiligen sich an der Bildung des als Intestinum

zu bezeichnenden hinteren Darmabschnittes und können im Anschlusse an Conklin als Enteroblasten bezeichnet werden.

Stets ist die erste Theilung des Mesentoblasten $4d$ eine äquale (Fig. 53 *C*, p. 90, 67 *A* und 68 *A*). Die Zelle wird in eine rechte und linke Hälfte (M^1, M^2 in 67 *A*) getheilt. Die Zelle $4d$ entstand durch läotrope Theilung aus $3D$ (Fig. 42 *B*, p. 78, 60, p. 99). Dementsprechend weist die erste Theilung von $4d$ in manchen Fällen noch schwach dexiotropen Character auf. In anderen Fällen liegt die Spindel horizontal, so dass der bilateral-symmetrische Character der Theilung deutlich ist. Stets werden die beiden Zellen schliesslich so regelmässig orientirt, dass die spätere Medianebene mit der Ebene ihrer ersten Theilung zusammenfällt. In vielen Fällen geben nun die beiden Zellen bei ihrer nächsten Theilung ein Micromerenpaar gegen die Entomeren, also in ventraler Richtung ab (Fig. 67 *A*), welchem die Abgabe eines zweiten Micromerenpaares folgt (Fig. 67 *B*, m_1, m_2, 68 *A*, *e*), während bald darauf oder schon in der Zwischenzeit eine äquale oder subäquale Theilung der beiden grossen Zellen erfolgt (Fig. 67 *B*, M^{11}, M^{12} und M^{21}, M^{22}). Die ganze Anlage besteht sodann aus 4 Macromeren und mehreren Micromerenpaaren,

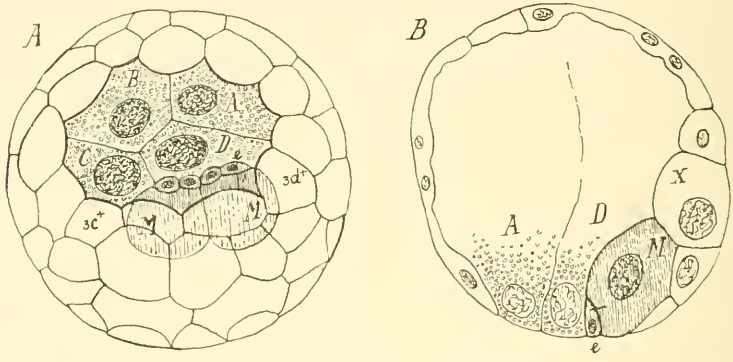


Fig. 68. Entwicklung der Enteroblasten *e* bei Nereis. (Nach Wilson.)

Epibolische Gastrula *A* vom vegetativen Pole gesehen, *B* im sagittalen Durchschnitt. *A*, *B*, *C*, *D* die 4 Macromeren (Entomeren). Die beiden Urmesodermzellen *M*, *M* haben gegen das Entomerenfeld 4 kleine Zellen abgeschnürt (*e*), welche in die Bildung des Enddarmes eingehen. Bei *X* Descendenten des ersten Somatoblasts.

von denen die erstgebildeten als Enteroblasten in die Bildung des Intestinums einbezogen werden (Fig. 67 *B*), andere jedoch ihrem Schicksale nach dem Mesoderm zugerechnet werden müssen. Auf diese Weise werden schliesslich 2 Zellen (M^{12}, M^{22} in Fig. 67 *B*) isoliert, welche dann durch teloblastische Theilungen zur Production der Mesodermstreifen schreiten. Sie können als Urmesodermzellen im engeren Sinne oder als Teloblasten der Mesodermstreifen bezeichnet werden.

Im Grossen und Ganzen sind die Bilder, welche die ersten Theilungen der Zelle $4d = M$ bei den verschiedenen Formen liefern, etwas wechselnde. Wir können diese Varianten hier nicht im Einzelnen verfolgen und wollen nur im Allgemeinen aussprechen, dass eine gewisse Uebereinstimmung im Rhythmus der ersten Theilungen, welche zur Abtrennung

der Enteroblasten und anderer Elemente von den Urmesodermzellen führen, nicht zu verkennen ist. Es geht dies aus den Zusammenstellungen von Robert (1903), Wierzejski (1905) und Casteel (1904), welch' letzterer die Verhältnisse für Fiona genau untersucht hat, in schlagender Weise hervor. Die Differenzen bei den verschiedenen Formen beziehen sich zum Theil auf die Grösse der einzelnen Theilungsproducte (so sind z. B. bei Crepidula nach Conklin die Enteroblasten von ansehnlicher Grösse), zum Theil auf die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Theilungen, besonders aber auf das Lagerungsverhältniss. In manchen Fällen werden die Enteroblasten nach hinten und ventralwärts an den Blastoporusrand abgegeben (Fig. 68 *B*, *e*), während sie in anderen Fällen mehr nach vorn und ventralwärts in die Furchungshöhle abgesondert werden. Es hängt dies, wie Robert und Casteel hervorgehoben haben, von dem Zeitpunkte ihrer Sonderung ab; ob sie als selbständige Gruppe erscheinen zu einer Zeit, in welcher die Processe der Gastrulation noch nicht eingesetzt haben, oder in welcher letztere schon vorgeschritten ist.

Wir haben bereits oben (p. 113) darauf hingewiesen, dass Eisig für Capitella die beiden Mesodermstreifen (Cölomesoblast) im Gegensatz zu den Angaben der meisten übrigen Autoren von den Zellen $3c^1$ und $3d^1$ ableitet. Es ist schwer anzunehmen, dass bezüglich dieser Vorgänge so weitgehende Differenzen bei verschiedenen Formen bestehen.

VIII. Die superficielle Furchung.

Der Typus der superficiellen Furchung findet sich bei jenen Formen, deren Eier den sogenannten centrolecithalen Bau aufweisen. Diese eigenthümliche Modification der Furchungsweise lässt sich von der totalen (und in den meisten Fällen von dem totaläqualen Typus) ableiten unter der Annahme, dass eine erhebliche Vermehrung der Nahrungsdottersubstanzen bei concentrischer Schichtung des Eibaues auf den Furchungstypus verändernd eingewirkt hat. Es kommt dieser Furchungstypus hauptsächlich den Arthropoden zu.

Die centrolecithalen Eier sind in vielen Fällen vollkommen kugelig, in anderen in der Richtung der späteren Körperlängsaxe gestreckt elliptisch, bei den Insecten oft ziemlich langgestreckt (Gryllus), seltener eiförmig mit einem stumpfen und einem spitzen Pole, oder anders gestaltet. Meist findet sich der erste Furchungskern im Centrum des Eies (Fig. 69 *A*, Fig. 81 *A*, p. 130 Fig. 83 *A*, p. 131). Er ist in typischen Fällen von einer ringsum gleichmässig entwickelten, mächtigen, fast den ganzen Eiraum ausfüllenden Schicht von Nahrungsdotter, welcher aus albuminoiden rundlichen, oft durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplatteten Dotterkügelchen und aus Fetttröpfchen besteht, umhüllt. Diese deutoplasmatische Schicht übertrifft an Masse bedeutend den Bildungsdotter. Letzterer findet sich in Form einer amöboiden, sternförmigen, Ausläufer entsendenden Ansammlung (Plasmainsel) in der Umgebung des ersten Furchungskernes resp. der durch Theilung desselben entstandenen und auseinandergerückten mehrfachen Furchungskerne, ferner in Form einer die Oberfläche des Eies gleichmässig überziehenden Plasmaschicht (Keimhaut-

blastem) (Fig. 69 *A*, *pl*, Fig. 71 *A*, *b*, Fig. 72, *k*, Fig. 83, *pl*, p. 131) und eines fein vertheilten, oft nur schwer wahrnehmbaren, die Nahrungsdotterschicht durchziehenden plasmatischen Netzwerkes (Reticulum), welches sich überall zwischen den Dotterkügelchen ausbreitet und die oberflächliche Plasmaschicht mit der resp. den centralen Plasmainseln in Verbindung setzt.

Die oberflächliche Plasmaschicht (Keimhautblastem) ist bei den verschiedenen Formen von verschiedener Mächtigkeit. In manchen Fällen, so besonders bei den meisten Insecten, deutlich entwickelt, wird sie bei anderen Formen (Orthopteren) zu einer zarten, wenig

Fig. 69.

Fig. 69. *A—C* Furchung des Isopoden Jaera nach Mc Murrich (an Schnitten).
A im Inneren der erste Furchungskern, *B* mit 2, *C* mit 4 Furchungskernen, *pl* oberflächliche Plasmarinde (Keimhautblastem).

Fig. 70.

Fig. 70. Spätere Stadien der Furchung von Jaera (Isopode) nach Mc Murrich, das Emporrücken der Furchungszellen an die Oberfläche darstellend. Schnittpräparate.

abgesetzten Oberflächenschicht, die bei gewissen Arthropoden (so z. B. bei dem Ei von Scolopendra nach Heymons) kaum zu bemerken ist, ja zu fehlen scheint.

Je deutlicher der hier geschilderte concentrische Eibau zur Entwicklung kommt, umsomehr verwischen sich alle Spuren jenes axialen Eibaues, der bei holoblastischen Formen gewöhnlich zu erkennen ist. Wir können dann nach der Vertheilung der Dottersubstanzen keinen

Unterschied zwischen animaler und vegetativer Hälfte des Eies statuiren. Doch zeigen jene Typen, welche sich noch mehr den holoblastischen anschliessen, wie z. B. das Ei von Moina (nach GROBBEN), die Differenzirung des Eiinhaltes nach einer primären Eiaxe noch deutlich erhalten und lassen erkennen, dass wir es bei jener concentrischen Anordnung desselben in centrolecithalen Eiern mit einer secundären Modification zu thun haben. In manchen Fällen leitet uns noch die Lage der Richtungskörperchen. Inwieweit die Stelle der Richtungskörperchenbildung bei centrolecithalen Eiern eine secundäre Verlagerung erfahren hat (so etwa bei Insecten), das müssten erst eigene hierauf gerichtete Untersuchungen lehren.

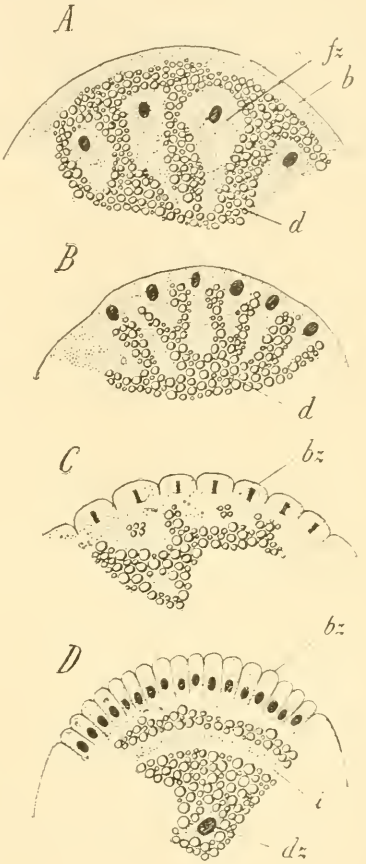


Fig. 71. Vier auf einander folgende Stadien der Blastodermbildung von Musca vomitoria. (Nach BLOCHMANN.) Die Zeichnungen stellen Segmente von Querschnitten durch das Fliegenei dar.

A die Kerne der „Furchungszellen" haben sich parallel zur Oberfläche des Eies geordnet. *B* die „Furchungszellen" verschmelzen mit dem Keimhautblastem. *C* die Oberfläche wird durch Einkerbungen gefurcht; sämmtliche Kerne der Blastodermzellen in Theilung begriffen. *D* die Blastodermzellen stellen ein hohes Cylinderepithel dar.

b Keimhautblastem, *bz* Blastodermzellen, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *fz* sogenannte „Furchungszellen", *i* inneres Keimhautblastem.

Wir schildern zunächst den Ablauf der superficiellen Furchung in jenen Fällen, in denen dieser Typus (wie z. B. bei den Insecten) am reinsten zum Ausdrucke kommt (Fig. 71, Fig. 72, Fig. 83, p. 131, auch Fig. 69 und 70). Der central gelegene Furchungskern theilt sich in 2, 4, 8, 16 etc. Kerne (Fig. 83). Gleichzeitig wird auch die den Kern umgebende Plasmainsel getheilt. Indem die Furchungskerne mit ihrer sie umgebenden, sternförmigen, amöboiden Plasmahülle, etwas auseinanderrücken (Fig. 69 *B* und *C*, 72 *A* und *B*, 80 *A* und *B*, p. 129, 83 *B*, *C*, *D*, p. 131), entstehen jene im Inneren des Dotters gelegenen Gebilde, welche man gewöhnlich mit einem nicht ganz zutreffenden Namen als Furchungszellen der superficial sich furchenden Eier bezeichnet hat. In Wirklichkeit stellen diese kernhaltigen Plasmainseln nicht eigentlich von einander getrennte Zellen dar, da sie ja sämmtlich unter einander durch das oben erwähnte plasmatische Reticulum zusammenhängen. Das Ei bildet in diesem

Stadium ein Syncytium, in welchem die „Furchungszellen" die Knotenpunkte darstellen. Diese „Furchungszellen" sind alle an Bau und Grösse einander gleich und schreiten gleichzeitig zur Theilung, wenigstens in den ersten Stadien der Furchung, wie man in einigen genauer untersuchten Fällen [so für Leptodora nach Samter (1900)] erkennen kann. Frühzeitig lassen die Furchungszellen bei ihrem Auseinanderrücken die Tendenz, gegen die Peripherie des Eies zu wandern, erkennen, wobei sie unter einander gleiche Abstände einhalten (Fig. 70 *A*, 71 *A*, 72 *B*, 83 *D*, p. 131). Es kommt so zu einer in der centralen Dotterschicht befindlichen Schicht von Furchungszellen, welche sich immer mehr der Eioberfläche nähern, während sie continuirlich an Zahl zunehmen. Schliesslich erreichen die Furchungszellen das oberflächliche Keimhautblastem, mit welchem sie verschmelzen (Fig. 70 *B*, 71 *B*, 72 *C*, 83 *E*, p. 131). Nun wird diese periphere, in gleichen Abständen Kerne enthaltende plasmatische Schicht in Zellterritorien zerlegt (Fig. 71 *C* und *D*, Fig. 72 *D*), indem zunächst von aussen her

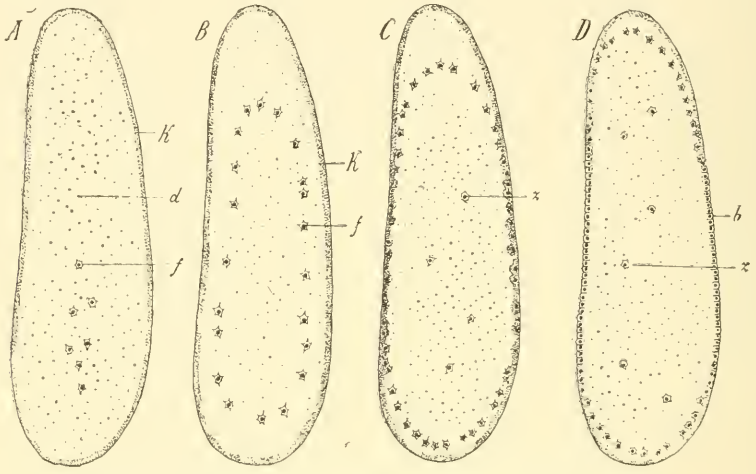


Fig. 72. Blastodermbildung bei Hydrophilus. (Nach Heider.)
b ausgebildetes Blastoderm, *d* Nahrungsdotter, *f* sogenannte „Furchungszellen", *k* Keimhautblastem, *z* Dotterzellen.

Furchen einschneiden und schliesslich jede auf diese Weise abgegrenzte Blastodermzelle auch von der inneren Dottermasse scharf abgetrennt wird. Wir haben nun eine oberflächliche Zellschicht und eine das Innere gleichmässig erfüllende Dottermasse (Fig. 72 *D*, 80 *F*, p. 129, 83 *F*, p. 131). Dieses Stadium kann als Blastula (Periblastula nach Haeckel) bezeichnet werden.

Die Furchung ist sonach hier wirklich eine superficielle, indem nur die Oberfläche des Keimes durch Furchen in Zellterritorien zerlegt wird. Sie ist eine partielle, insofern im Inneren des Eies eine ungefurchte Dottermasse zurückbleibt.

Bei den meisten Insecten nehmen nicht alle Furchungszellen an der Bildung des Blastoderms theil. Eine Anzahl derselben bleibt als Vitellophagen im Dotter zurück (Fig. 72 *C* und *D*, *z*), um dort die Assimilation der Dottersubstanzen zu besorgen. Es kommt dann

oft in späten Stadien der embryonalen Entwicklung zu einer nachträglichen Ausbildung von Zellterritorien im Dotter (sogenannte secundäre Dotterfurchung). Es wäre gekünstelt, wenn man diese nachträglichen Vorgänge noch der Furchung zurechnen und deshalb von einer totalen Eifurchung bei Insecten sprechen wollte. Da man die Vitellophagen wohl mit Recht dem Entoderm zurechnet, so haben viele Forscher das Endproduct der superficiellen Furchung bei Insecten bereits als einen zweischichtigen Keim (als ein Gastrulastadium) in Anspruch genommen. Wir werden noch bei der Darstellung der Keimblätterbildung auf diese Verhältnisse zurückkommen.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind die Zellen des Blastoderms bei der superficiellen Furchung zunächst unter einander gleich [1]). Die Differenzirungen machen sich erst später geltend. Der superficielle Furchungstypus ist im Allgemeinen ein entschieden nicht determinativer. Allerdings trägt die Furchung mancher Crustaceen determinativen Character. Es sind dies zum Theil holoblastische Formen (wie die Cirripedien [nach Bigelow 1902], einige parasitische Copepoden [nach Pedaschenko, 1899, und Mc Clendon, 1906), zum Theil Formen, die den genannten ihrem ganzen Entwicklungscharacter nach nahe stehen, wenngleich sie sich superficiell furchen, wie Moina (nach Grobben, 1879) oder die Isopoden (nach Mc Murrich 1895).

In manchen anderen Fällen zeigt jene Stelle des Blastoderms, an welcher später der Keimhügel resp. die erste Embryonalanlage zur Ausbildung kommt, von Anfang an einen besonderen Character, sei es, dass die Zellen dort höher sind, oder dichter gestellt etc. Es findet sich dies bei jenen Formen, bei denen das Blastoderm überhaupt in seiner Entwicklung an der Ventralseite des Eies vorauseilt, z. B. unter den Crustaceen bei den Schizopoden (nach J. Wagner, 1896), bei Nebalia (nach Butschinsky, 1897, 1900, und Robinson 1906) und bei den Cumaceen (nach Butschinsky, 1893).

Auch kommt es vor, dass während der Ausbildung des Blastoderms oder bald nachher das oberflächliche Epithel sich in der Gegend des später erscheinenden Keimstreifes zusammenzieht, wodurch es daselbst mächtiger wird, während an den übrigen Parthien der Eioberfläche die Zellen verflacht werden (so bei den Termiten nach Knower, 1900, bei Campodea nach Uzel, bei Isopoden nach Mc Murrich). Alle diese Erscheinungen frühzeitiger Differenzirung weisen bereits auf die späteren Umbildungen des Keimes hin.

Wie erwähnt, erscheint das Blastoderm nicht immer an der ganzen Oberfläche des Eies gleichzeitig. In manchen Fällen eilt die Blastodermbildung an einer bestimmten Stelle der Eioberfläche den übrigen Parthien voraus, so bei den oben erwähnten Fällen (Nebalia, Schizopoden, Cumaceen), bei denen zunächst eine Keimscheibe gebildet wird, welche durch weiteres Auftauchen von Furchungszellen am Rande und durch Theilung der Zellen der Keimscheibe selbst sich vergrössert — ein Process, den man fälschlich als discoidale Furchung betrachtet hat. In anderen Fällen scheint das verspätete

1) Eine Ausnahme von dieser Regel bilden jene Fälle, in denen schon während der Blastodermbildung eine frühzeitige Sonderung der Keimzellen stattfindet, wie dies bei den Dipteren vorkommt, bei denen die Genitalzellen als sogenannte Polzellen schon in frühen Stadien zu unterscheiden sind. Vgl. Spec. Theil, 1. Aufl., p. 845.

Auftreten des Blastoderms an bestimmten Stellen der Eioberfläche mehr auf räumliche Verhältnisse zurückzuführen zu sein, indem die Blastodermzellen an jenen Stellen zuletzt gebildet werden, zu denen die Furchungskerne bei ihrem Auftauchen den weitesten Weg zurückzulegen haben. Das kommt bei langgestreckten Insecteneiern vor, z. B. bei Hydrophilus (Fig. 72 *C* und *D*), bei welcher Form das Blastoderm in der Mitte des Eies zuerst sich bildet und erst später an den beiden Polen oder bei Chalicodoma, wo es nach Carrière am hinteren Ende des Eies zuletzt erscheint.

Die superficielle Furchung ist, wie eingangs erwähnt wurde, bei Arthropoden ungemein verbreitet. Man kann sie als die typische Furchungsweise der Arthropoden betrachten. Ausserdem findet sie sich noch bei dotterreicheren Eiern gewisser Cölenteraten, so bei Renilla (nach E. B. Wilson, 1884), bei Clavularia (nach Kowalevsky und Marion, 1879), bei den Hydrocorallia (nach Hickson, 1890—1893) und bei Alcyonium (worauf schon Balfour in seinem Lehrbuche hinwies, neuerlich bestätigt durch Hickson, 1901). Ferner fand sie Mortensen (1894) bei Cucumaria glacialis, sowie Appellöf (1900) bei Urticina (Tealia).

Nicht allen Arthropoden kommt die superficielle Furchung zu. Manche Formen, und zwar in der Regel solche mit kleineren, dotterärmeren Eiern, furchen sich total. Der einfach holoblastische Typus ist bei Crustaceen verbreiteter, als man früher annahm; er findet sich bei Branchipus (nach Brauer, 1892), bei Artemia (nach Artom 1907), Leucifer (nach Brooks, 1883), bei Euphausia (nach Sars, 1897), bei einigen parasitischen Copepoden, so bei Lernaea (nach Pedaschenko, 1899), bei Laemargus. Pandarus und einem Dichelestiiden (nach Mc Clendon, 1906), bei Chondracanthus (nach Schimkewitsch, 1896), bei Cirripedien (nach Groom, 1894 und Bigelow, 1899), ferner bei der Cladocere Penilia (nach Sudler, 1899). Auch die Furchung der freilebenden Copepoden steht wohl dem holoblastischen Typus noch sehr nahe. Manche dieser holoblastischen Formen furchen sich annähernd äqual, andere, wie besonders die erwähnten parasitischen Copepoden und die Cirripedien, deutlich inäqual. Bei dem Umstande, dass die Arthropoden sich wohl jedenfalls von Anneliden herleiten, möchte man vermuthen, dass bei diesen holoblastischen Crustaceeneiern auch im Furchungstypus Anklänge an die so characteristische Furchungsweise der Anneliden zu finden seien. Es ist hierüber bisher nicht viel bekannt geworden. Doch zeigt Lepas nach den eingehenden Untersuchungen von Bigelow (1899) gewisse Beziehungen entfernterer Art, worauf Marck und Castle in einem Anhang zu erwähnter Arbeit hingewiesen haben. Das Stadium 4 kommt hier durch läotrope Theilung zu Stande und weist in der Anordnung der 4 Blastomeren und in dem Ueberwiegen des *D*-Quadranten Aehnlichkeiten mit den entsprechenden Stadien der Anneliden auf. Auch liefern diese 4 Zellen im nächsten Stadium ein Ectomerenquartett. Ueberdies liegen bei Lepas auch gewisse Beziehungen zur Furchungsweise der Rotatorien vor.

Wie Caullery und Mesnil (1901) mittheilen, ist auch die Furchung des merkwürdigen, auf Balanus schmarotzenden Isopoden Hemioniscus, der kleine, dotterfreie Eier besitzt, total und äqual. Aehnliches scheint auch bei parasitischen Hymenopteren vorzukommen.

Wenigstens giebt Silvestri (1906) für Lithomastix truncatellus totale Furchung an, während die Platygastern sich superficiell furchen. Auch in den übrigen Gruppen der Arthropoden wird totale Furchung nicht völlig vermisst. Wir finden sie bei den Tardigraden (Erlanger, 1895), bei den dotterärmeren Eiern der Pantopoden (Morgan, 1891, und Meisenheimer, 1901), bei den dotterärmeren, im Uterus zur Entwicklung kommenden und mit besonderen Ernährungseinrichtungen versehenen Eiern vieler Onychophoren und vielleicht auch bei einigen Collembolen (wie schon Nicolet angab, vgl. die Literaturzusammenstellung bei Claypole im Zool. Bull., Bd. 2, 1898), während die Thysanuren sämmtlich dem superficiellen Typus zu folgen scheinen.

Bei allen übrigen Arthropoden (mit Ausnahme der Scorpione, die dem discoidalen Typus folgen) ist die Furchung eine superficielle. Doch finden sich hier vielfach vermittelnde Typen, welche den Uebergang von holoblastischer Keimbildung zur superficiellen Furchung herstellen. Es ist häufig zu beobachten, dass die Eier in den ersten Stadien der Furchung sich vollständig durchtheilen und nur zum Schluss die Herrschaft über das Dottermaterial verlieren, woraus sich eine anfangs totale, später superficielle Furchungsweise ergiebt. Auf Grund derartiger Differenzen lassen sich mehrere Unterabtheilungen des hier zur Darstellung kommenden Furchungsmodus statuiren, welche unten eingehender besprochen werden sollen.

Da bei der reinen superficiellen Furchung das Ei als ein Syncytium betrachtet werden muss, so könnten wir das Wesentliche dieses Processes in einer fortgesetzten Kernvermehrung bei unterbleibender Zelltheilung erblicken. Wir erinnern uns hierbei der Thatsache, dass es durch verschiedene Beeinflussungen, wie Pressung, Temperaturerhöhung, vermehrte Concentration des umgebenden Mediums etc., gelungen ist, bei furchenden Eiern verschiedener Formen die Plasmatheilung zu unterdrücken oder bereits getrennte Blastomeren nachträglich wieder zum Zusammenfliessen zu bringen (vgl. Allg. Theil, p. 215). Bei den dotterreichen Arthropodeneiern wird man wohl die durch das Vorhandensein einer inerten Dottermasse gegebenen Widerstände für das Unterbleiben der Plasmatheilung verantwortlich machen dürfen. In manchen Fällen, welche für die Beurtheilung dieser Verhältnisse besonders wichtig sind, erkennt man ein förmliches Ringen der einzelnen Theilungscentren nach der Beherrschung des mitgegebenen Dottermaterials, indem nur im Momente der höchsten Theilungsenergie eine Trennung der Blastomeren erfolgt, während sie später wieder mit einander verschmelzen. Derartiges beobachtete Ishikawa (1885 und 1903) an dem Süsswasserdecapoden Atyephyra, wo dies Phänomen bis zum Stadium 8 regelmässig zu verfolgen war, und ähnlich verhält sich Eupagurus (Fig. 73) nach den Beobachtungen von P. Mayer (1877) (vgl. Spec. Theil, p. 314).

Im Allgemeinen scheint bei der superficiellen Furchung die Vertheilung der Furchungskerne im Inneren des Dotters anfangs, solange sie sich noch nicht zu einer an die Oberfläche rückenden Schicht geordnet haben, eine ziemlich unregelmässige zu sein. Doch dürfen wir nicht vergessen, dass es wahrscheinlich nur einem Mangel unseres Unterscheidungsvermögens zuzuschreiben ist, wenn es uns nicht gelingt, die verschiedenen Furchungskerne in regelmässig an-

geordnete Gruppen zu trennen, die „Furchungszellen“ verschiedener Abstammung auseinanderzuhalten und das Gesetz ihrer wechselseitigen Anordnung festzulegen. In der That hat man in einzelnen Fällen nach dieser Richtung erfolgreich vorgehen können. Wir beziehen uns auf die Untersuchungen von Grobben für Moina (1879), welchen zwar von Samassa (1893) widersprochen wurde, die aber (ebenso wie die Untersuchungen desselben Autors an Cetochilus = Calanus, 1881) durch die Angaben Bigelow's (1902) über die Zellfolgen bei Lepas wenigstens bis zu einem gewissen Grade eine merkwürdige Bestätigung erfahren haben. Es ist das Verdienst Grobben's, der Erste gewesen zu sein, der bei Arthropoden etwas an cell-lineage Anklingendes beobachtet hat. Aehnlich gesetzmässig ist die Anordnung der Furchungskerne bei Leptodora, wo allerdings die Zelldifferenzirung erst später einsetzt (Samter, 1900), und bei verschiedenen Isopoden, deren Furchung von Mc Murrich (1895) genauer erforscht worden ist. Bei jenen Formen, deren Furchung zunächst mit einer totalen Dotterklüftung einsetzt, ist natürlich vielfach eine ungemein gesetzmässige Anordnung der Blastomeren zu erkennen, so z. B. bei den Amphipoden, wie aus den Angaben von Uljanin (1881), Della Valle (1893) und Langenbeck (1898) hervorgeht.

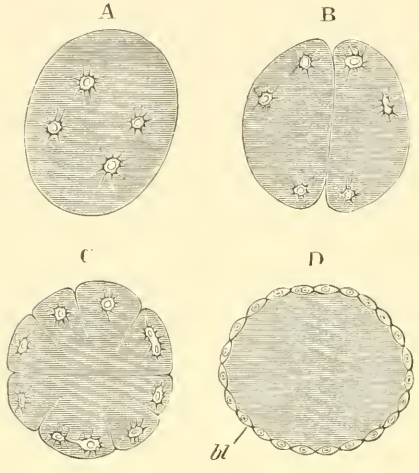


Fig. 73. Vier Furchungsstadien von Eupagurus Prideauxii. (Nach P. Mayer aus Balfour's Handbuch.)
bl das fertig ausgebildete Blastoderm.

Wie bereits aus dem bisher Gesagten erhellt, weisen die Furchungsbilder der verschiedenen, dem superficiellen Typus folgenden Formen eine grosse Variabilität auf. Wenn wir es versuchen, in diese Mannigfaltigkeit durch Aufstellung von Untertypen eine gewisse Ordnung zu bringen, so könnte es scheinen, als wenn es am naheliegendsten wäre, sich an die systematische Reihenfolge der Arthropoden-Gruppen zu halten. In der That ist es nicht zu verkennen, dass die Furchungsbilder in den einzelnen Gruppen ein gewisses, oft schwer zu definirendes habituelles Gepräge aufweisen. Die Crustaceen-Eier unterscheiden sich von denen der Spinnen und diese wieder von denen der Insekten. So haben z. B. die Crustaceen-Eier eine gewisse Tendenz, Dotterpyramiden zur Ausbildung zu bringen, während die merkwürdigen Dotterrosetten den Spinnen eigenthümlich sind. Bei den Insekten wird nichts von derartiger Dottergruppirung bemerkt. Ihnen kommt vielfach ein besonders deutliches Keimhautblastem und eine gestreckte Eiform zu. Immerhin möchten diese habituellen, oft schwer zu fassenden und festzulegenden Merkmale keine genügende Grundlage für eine Classification der Furchungstypen bilden. Es erscheint zweckmässiger, hier mehr schematisch vorzugehen, indem wir

eine für die Crustaceenfurchung im Speciellen Theile dieses Werkes (1. Aufl., p. 310 u. ff.) aufgestellte Eintheilung adoptiren, mit dem Bemerken, dass die einzelnen hier unterschiedenen Typen vielfach durch Uebergänge mit einander verbunden erscheinen. Wir unterscheiden zwei Gruppen (I und II), die sich durch weitere Untertheilung in vier Untergruppen (I*a* und I*b*, II*a* und II*b*) trennen.

I. Gruppe. Eier mit anfänglich totaler, in späteren Stadien superficieller Furchung.

Die Furchung beginnt mit einem totalen und in den meisten Fällen auch äqualen Zerklüftungsprocess. Das Ei zerfällt zunächst in 2, 4, 8, 16 gleich grosse Furchungskugeln, welche in gleichmässiger Weise mit Dotterkügelchen erfüllt sind (Fig. 74 *C*, *D*, 75 *B*, *C*). Im Inneren dieser Furchungskugeln liegt ein Zellkern, der von einer sternförmigen, zahlreiche Ausläufer entsendenden Protoplasmamasse umgeben ist. Je weiter die Furchung fortschreitet, um so mehr nähern sich diese einzelnen Furchungskerne der Oberfläche des Eies (Fig. 74 *D*). Infolgedessen verlieren dieselben die Fähigkeit, die nach dem Inneren sich erstreckenden Theile der prismatischen Furchungszellen zu beherrschen (Fig. 75 *D*). Es resultirt hieraus ein Stadium, an welchem wir an der Oberfläche durch Furchen getrennte Zellregionen erkennen, während im Inneren des Eies die Zellantheile unter einander verschmolzen sind (Fig. 75 *D*, Fig. 74 *E*). Die Furchung ist eine superficielle geworden. Gleichzeitig vollzieht sich eine immer schärfere Sonderung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter. Die Zellen an der Oberfläche enthalten schliesslich bloss mehr Bildungsdotter und grenzen sich durch eine deutliche Linie gegen den Nahrungsdotter ab (Fig. 75 *E*, Fig. 74 *F*). Wir erhalten so zum Schluss ein Blastulastadium, welches aus einer an der Oberfläche gelegenen, gleichmässigen Zellenlage und einer inneren (nun anscheinend die Furchungshöhle erfüllenden) Dottermasse besteht. Die letztere besteht, streng genommen, aus zwei Parthien, die freilich vielfach gar nicht zu trennen sind: einer centralen, welche

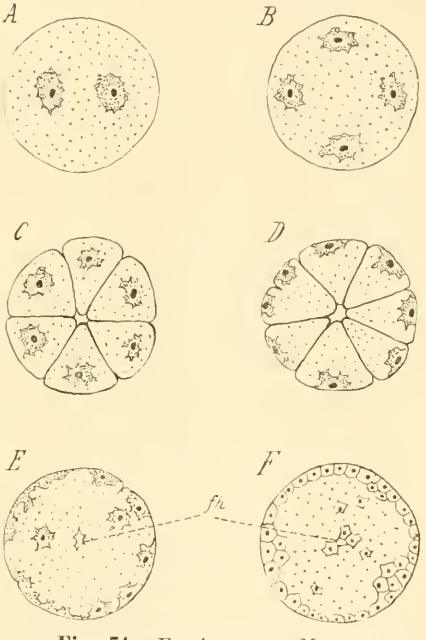


Fig. 74. Furchung von Macrotoma vulgaris an Durchschnitten, schematisch. (Nach Uzel.)
A mit 2, *B* mit 4 Furchungskernen, der Dotter noch ungetheilt, *C* Schnitt durch ein Stadium mit 16 von einander getrennten Blastomeren, *D* Stadium 32, *E* späteres Stadium mit superficieller Furchung, *F* mit ausgebildetem, theilweise mehrschichtigem Blastoderm, in *E* und *F* im Centrum ein kleiner Rest der Furchungshöhle *fh*.

den Raum der ursprünglichen Furchungshöhle erfüllt, und einer peripheren, welche den verschmolzenen proximalen Theilen der Blasto-

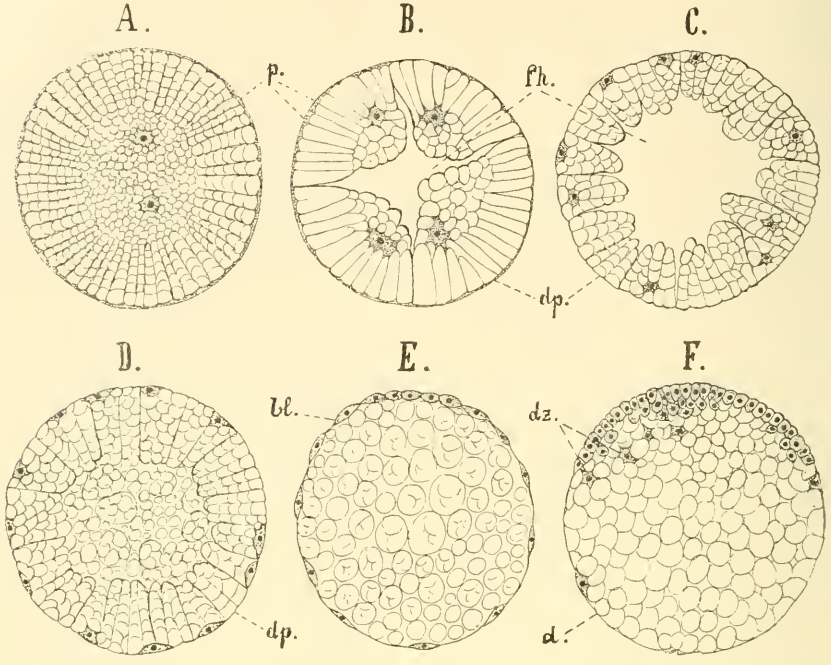


Fig. 75. *A* bis *F* Schnitte durch Eier von Theridium maculatum in verschiedenen Stadien der Furchung und Blastodermbildung. (Nach MORIN.)
bl Blastoderm, *d* Dotter, *dp* Dotterpyramiden, *dz* Dotterzellen, *fh* Furchungshöhle, *p* periphere Plasmaschicht (Blastem).

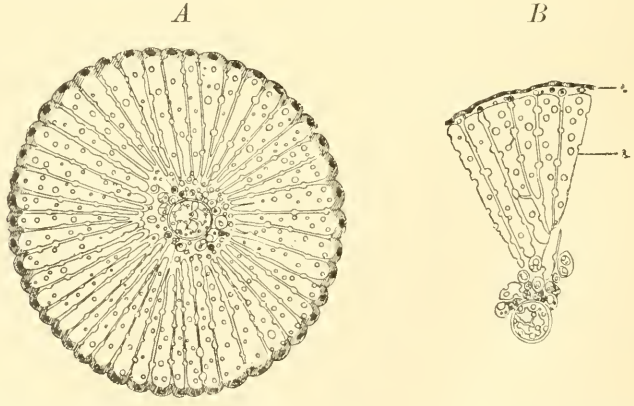


Fig. 76. Spätere Furchungsstadien des Astacus-Eies. (Nach REICHENBACH, aus HATSCHEK's Lehrbuch.)
A Durchschnitt eines Furchungsstadiums. Das Protoplasma hat sich an der Oberfläche gesammelt. Der Nahrungsdotter ist in einzelne Dotterpyramiden getheilt. Im Inneren der Centralkörper. *B* späteres Stadium. Die Blastodermschicht (*1*) hat sich von den Dotterpyramiden (*2*) gesondert.

meren entspricht. In manchen Fällen ist eine Andeutung dieser Sonderung noch in späteren Stadien erkennbar, indem die Dottermasse aus einem Centralkörper und aus sogenannten primären oder RATHKE'schen Dotterpyramiden besteht (Fig. 76), wobei die Dotterpyramiden die Dotterantheile der einzelnen Blastomeren repräsentiren. Vielfach freilich ist bei den Decapoden, wo diese Dotterpyramiden häufig beobachtet werden, der Centralkörper mit den proximalen Enden der Dotterpyramiden direct verschmolzen (Fig. 80 *C, D, E*).

Das eigentliche Wesen dieser Dotterpyramiden ist noch nicht ganz klar erkannt. Es scheint, dass unter diesem Namen bei verschiedenen Formen sehr verschiedenartige Bildungen bezeichnet worden sind. In einzelnen Fällen (und so besonders beim Flusskrebs, Fig. 76) scheint es sich nicht um eine Fortsetzung wirklicher Zellgrenzen ins Innere zu handeln, als vielmehr um eine unter dem beherrschenden Einfluss der peripheren Furchungszellen zu Stande

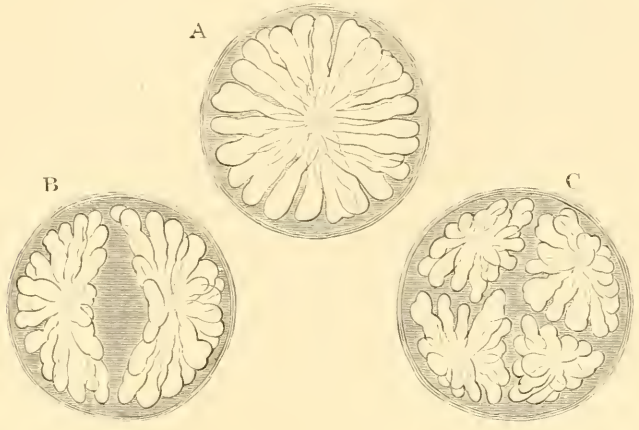


Fig. 77. *A* bis *C* drei Furchungsstadien von Philodromus limbatus. (Nach LUDWIG, aus BALFOUR's Handbuch.)

kommende strahlig-radiäre Anordnung der Dottersubstanzen in einer gemeinsamen plasmatischen Grundlage. Ganz ähnlich scheinen die Verhältnisse zu liegen bei den eigenthümlichen Dotterrosetten der Spinneneier (Fig. 77 *A—C*), wenigstens in den ersten Stadien der Furchung, bei denen eine wirkliche Plasmatheilung noch nicht stattfindet. Hier werden die deutoplasmatischen Elemente um jeden der im Inneren gelegenen Furchungskerne zu einer rosettenartigen Figur angeordnet, welche Dotterrosetten aber noch sämmtlich in einer gemeinsamen plasmatischen Grundsubstanz liegen. Man darf diese Erscheinung, welche wohl der Ausdruck einer von den Furchungscentren auf die Dottermasse ausgeübten dynamischen Einwirkung ist, nicht mit einem wirklichen Dottertheilungsprocess verwechseln. Ganz merkwürdige Bildungen sind auch die Dotterpyramiden in den früheren Furchungsstadien der Myriopoden (Fig. 78 *B*), insofern dieselben keine bestimmt erkennbaren Beziehungen zu einzelnen der

im Inneren gelegenen Furchungskerne aufweisen. Hier wandern die Furchungszellen in den zwischen den Dotterpyramiden befindlichen Trennungsflächen nach der Peripherie (Fig. 79). HEYMONS, welcher die Verhältnisse für Scolopendra genauer (1901) untersucht hat, ist allerdings geneigt, anzunehmen, dass doch jede Dotterpyramide als zu einem bestimmten Furchungskern gehörig zu betrachten sei.

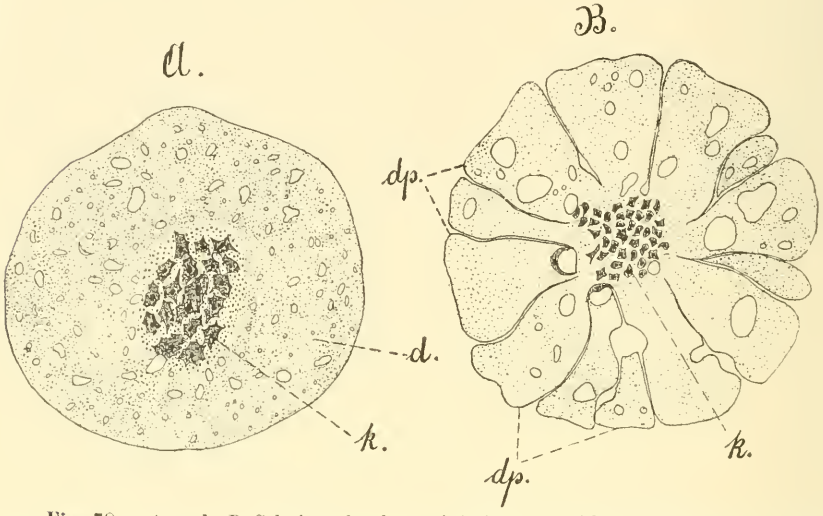


Fig. 78. *A* und *B* Schnitte durch zwei frühe Entwicklungsstadien verschiedenen Alters von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung. (Nach SOGRAFF.)

d Dotter, *dp* Dotterpyramiden, *k* Kerne mit umgebendem Plasmahof.

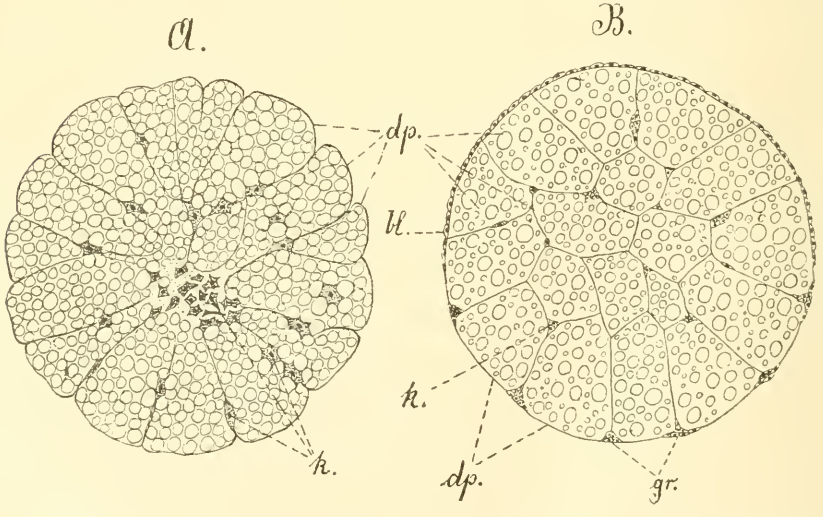


Fig. 79. *A* und *B* Schnitte durch Eier von Geophilus ferrugineus im Stadium der Blastodermbildung. (Nach SOGRAFF.)

bl Blastoderm, *dp* Dotterpyramiden, *gr* Gruppen von Blastodermzellen an der späteren Dorsalseite, *k* Kerne mit umgebendem Plasmahof.

Die Besprechung dieser Verhältnisse hat uns über die Grenzen der hier zunächst vorliegenden Gruppe hinausgeführt. Astacus gehört, wie die meisten Decapoden, der zweiten Gruppe (mit rein superficieller Furchung) zu, ebenso die Myriopoden.

Es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob die Furchung der hierher zu rechnenden Formen in den ersten Stadien als eine totale bezeichnet werden darf oder nicht. Diesbezüglich möchten wir daran festhalten, dass eine totale Furchung nur dann vorliegt, wenn die Blastomeren deutlich und vollständig von einander getrennt sind, und sich im Inneren eine dotterfreie, mit Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle vorfindet (Fig. 74 *C*, *D*, Fig. 75 *B*, *C*). Wenn z. B. Samassa (1897) angiebt, dass bei den Wintereiern der Cladoceren die Blastomeren nicht immer deutlich allseitig begrenzt sind und eine Furchungshöhle fehlt, so werden wir ihre Furchung wohl richtiger als eine einfach superficielle bezeichnen dürfen, wie dies auch thatsächlich Haecker (1894) gethan hat.

Der vorliegende Furchungstypus vermittelt den Uebergang von der totalen zur superficiellen Furchung. Am nächsten dürften sich den Verhältnissen dotterreicherer Annelideneier die total und inäqual sich furchenden Crustaceeneier (z. B. Lepas) anschliessen. Wenn bei den Crustaceen meist eine äquale Furchung beobachtet wird, so dürfte dies wohl als eine aus dem centrolecithalen Eibau sich ergebende secundäre Modification zu betrachten sein.

Es muss erwähnt werden, dass die totale Furchung nicht immer sofort bei dem Entwicklungsbeginn einsetzt. Die ersten Kerntheilungen verlaufen oft intravitellin (Fig. 74 *A*, *B*, Fig. 75 *A*). Bei Eupagurus theilt sich nach P. Mayer der erste Furchungskern in 2, 4 und 8 Kerne, ohne dass es zu einer Trennung der einzelnen Blastomeren kommt (Fig. 73 *A*). Erst dann tritt eine anfangs totale Durchfurchung des Eies auf. Vom 16-zelligen Stadium an folgt das Ei dann schon dem superficiellen Typus. Aehnliches wurde von Morin für die Spinnen angegeben.

Wir theilen die vorliegende Gruppe in zwei Untergruppen, je nachdem die Blastodermbildung an der ganzen Oberfläche gleichzeitig erfolgt, oder aber zuerst an jener Stelle, von der später die Ausbildung des Embryos (Keimstreifs) ausgeht.

Ia. Eier mit anfänglich totaler, in späteren Stadien superficieller Furchung und mit allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung.

Hierher gehören: die freilebenden Copepoden, insofern dieselben nicht einfach als holoblastische Formen zu betrachten sind, ferner einige parasitische Copepoden (Notopterophorus und Enteropsis nach Schimkewitsch 1896), die Ostracoden (Cypris nach Woltereck, 1898), Eupagurus nach P. Mayer (1877), die Araneiden (nach Morin, 1887, Kishinouye, 1890), bei denen vielleicht einzelne Formen dem nächstfolgenden Typus zuzurechnen sind, die Pedipalpen (nach Schimkewitsch, 1906) mit inäqualer Furchung und excentrischer Furchungshöhle, die Pseudoscorpione, vielleicht auch einige Milben (?), ferner die dotterreicheren Eier der Pantopoden, bei denen die anfängliche Furchung

dann deutlich inäqual ist (Morgan, 1890, Meisenheimer, 1902), und schliesslich einige Collembolen (Anurida, nach Claypole, 1898, Macrotoma u. A. nach Uzel).

Ib. Eier mit anfänglich totaler, in späteren Stadien superficieller Furchung und mit vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite.

Es kommt bei einigen Decapoden (z. B. Atyephyra nach Ishikawa, 1885) vor, dass das Blastoderm sich an der späteren Ventralseite, speciell an der Stelle, an der später der Cumulus primitivus zur Entwicklung gelangt, früher ausbildet, als im übrigen Umkreise des Eies. Diese Formen, zu denen vielleicht auch zum Theil die Spinnen zu rechnen sind, schliessen sich im Uebrigen den verwandten Formen des vorhergehenden Typus innig an.

Ueber die Furchungsweise der Amphipoden lauten die Angaben noch etwas divergent. Während sie nach Uljanin (1881) und Della Valle (1893) dem eigentlich superficiellen Typus folgen, indem die Blastomeren im Inneren zusammenhängen, ist die Furchung von Gammarus locusta nach Heidecke (1904) und von Microdeutopus gryllotalpa nach Langenbeck (1898) in den ersten Stadien eine deutlich totale. Die Furchung ist deutlich inäqual. Es lassen sich Macromeren und Micromeren unterscheiden. Während nach den Untersuchungen früherer Autoren die Anlage des Keimstreifens aus den Micromeren hervorgehen sollte, bezeichnet nach Langenbeck die Macromerenhälfte des Keimes die spätere Ventralseite, an welcher der Keimstreif zur Anlage kommt. Nach den letztgenannten Untersuchungen scheinen sich nähere Beziehungen zwischen der Entwicklungsweise der Amphipoden und der Isopoden zu ergeben, als man bisher anzunehmen geneigt war.

II. Gruppe. Eier mit rein superficieller Furchung.

Wir haben die wesentlichen Züge dieses Processes bereits oben (p. 117) geschildert. Hier fehlt dem Bildungsdotter von allem Anfange an die Fähigkeit zur Beherrschung der Nahrungsdottermasse. Der im Centrum des Eies gelegene erste Furchungskern theilt sich in regelmässiger Weise in 2, 4, 8 etc. Furchungskerne (Fig. 80 *A*, *B*, 81, 82, 83), welche von einer sternförmigen Plasmamasse umgeben sind. Es kommt aber nicht zur Abgrenzung der einzelnen Zellterritorien durch das Auftreten durchschneidender Furchen. Doch sind diese Furchen in einzelnen Fällen als Einkerbungen der Eioberfläche schon in frühen Stadien angedeutet (Fig. 80 *C*, *D*, 81 *E*—*G*). Wenn sie besonders tief einschneiden, so nähert sich dieser Typus erheblich dem holoblastischen. In diesem Falle mag uns als Kennzeichen dienen, dass im Inneren des Eies keine Furchungshöhle vorhanden ist, sondern eine gemeinsame centrale Dottermasse, mit welcher die einzelnen Blastomeren zusammenhängen (vgl. die Bemerkung auf p. 127). Je mehr die Furchungskerne an Zahl zunehmen, um so mehr rücken sie nach der Oberfläche und schliesslich bildet sich hier ein gleichförmiges Blastoderm (Fig. 80 *F*) auf dieselbe Weise, wie wir dies oben (p. 123) für Gruppe I geschildert haben.

Dieser Typus ist bei Entomostraken weniger verbreitet; doch rechnen wir hierher die Sommereier der meisten Cladoceren (nach Weismann und Ishikawa, 1891), sowie sämmtliche Wintereier dieser Formen (Weismann und Ishikawa, 1891, Haecker, 1894, Samassa, 1897), ferner einige parasitische Copepoden (so Tracheliastes nach Schimkewitsch, 1896). Dagegen ist er bei den Malacostraken ungemein verbreitet. So bei den Decapoden mit Ausnahme einiger Formen, die wir oben namhaft gemacht haben. Er findet sich bei Penaeus (nach Haeckel, 1875), bei Callianassa (nach Mereschkowski, 1882), bei Astacus (nach Morin, 1886), bei Homarus (nach Herrick, 1895, und Bumpus, 1891), bei Portunus, Dromia und Dorippe sowie bei Maja (nach Cano, 1893), bei Gebia nach Butschinsky, 1894), bei Virbius (nach Gorham, 1895), bei Alpheus, Stenopus, Hippa (nach Brooks und Herrik, 1892), bei Crangon (nach Weldon, 1892) etc. Ferner kommt er Nebalia zu (nach Butschinsky, 1897 und 1900, und Robinson, 1906), den Cumaceen (nach Butschinsky), den Schizopoden (Parapodopsis nach Butschinsky, 1890, Neomysis nach J. Wagner, 1896) und den Isopoden, denen nach Mc Murrich (1895) ein eigenthümlicher, mit frühzeitiger Differenzirung der Blastomeren einhergehender Furchungstypus zukommt.

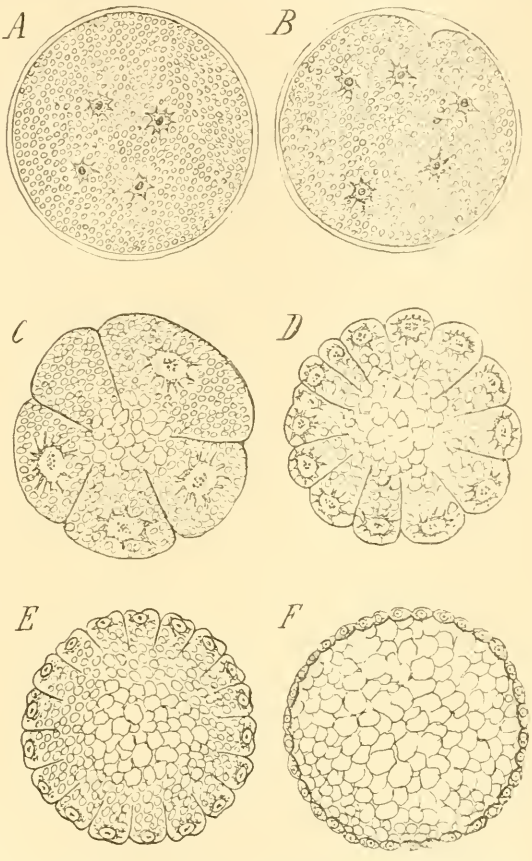


Fig. 80. *A—F* Sechs auf einander folgende Stadien der Furchung von Dromia an Schnitten. (Nach Cano.) *A* und *B* intravitelline Kernvermehrung, *C—E* Ausbildung der Dotterpyramiden, *F* Blastula.

Die rein superficielle Furchung findet sich ferner bei einigen Milben (Ixodes nach J. Wagner, 1894), bei den dotterreicheren Eiern einiger Onychophoren, bei den Myriopoden (nach Heathcote, 1886, Sograff, 1883, Heymons, 1901) und schliesslich bei sämmtlichen Insecten mit Ausnahme der eben als holoblastisch oder als der Gruppe I zuzurechnend angegebenen Collembolen.

Bezüglich der vielfältigen Varianten dieses Typus sei nur in kurzem folgendes bemerkt. Die Bildung von echten „primären Dotterpyramiden“ (Fig. 80, 81) ist hauptsächlich für die Decapoden characteristisch, und zwar scheint es nach einer Bemerkung von Cano, dass sie hier hauptsächlich den Macruren und Anomuren, nicht aber den Brachyuren zukommt. Von den eigenthümlichen Dotterpyramiden der Myriopoden haben wir bereits oben gesprochen (p. 126).

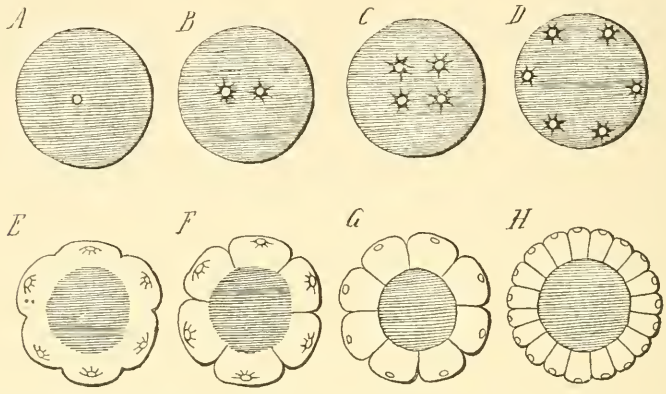


Fig. 81. Schematische Darstellung der Furchung von Callianassa subterranea. (Nach Mereschkowski.)
In den Stadien *F*—*H* ist der Nahrungsdotter auf den centralen Theil des Eies beschränkt.

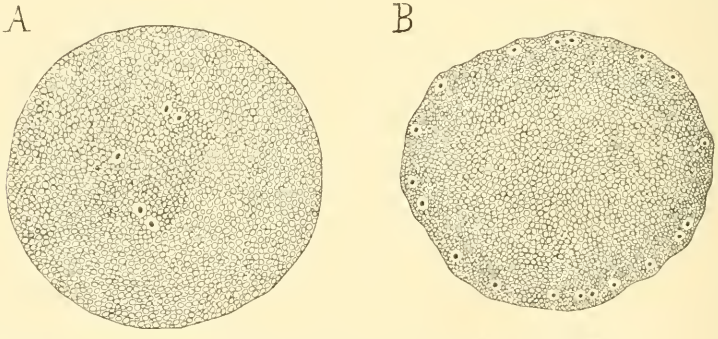


Fig. 82. Zwei Furchungstadien des Astacus-Eies. (Nach Morin.)
A jüngeres Stadium mit spärlichen Furchungskernen im Inneren, *B* älteres Stadium mit oberflächlicher Vertheilung der Furchungskerne und dementsprechend welliger Oberfläche.

Auch bei den Insecten sind verschiedene Varianten des superficiellen Furchungstypus zu unterscheiden. Während im Allgemeinen das Keimhautblastem als deutlich differenzirte Oberflächenschicht (Fig. 83 *pl*) sich darstellt, fehlt es in anderen Fällen fast vollständig, z. B. bei Oecanthus (nach Ayers, 1884), bei Gryllotalpa (nach Korotneff, 1885), bei Chalicodoma (nach Carrière und Bürger, 1897) und anderen Formen. In diesem Falle ist auch die Blasto-

dermbildung eine etwas modificirte. Es kommt nämlich vor, dass die „Furchungszellen" schon frühzeitig an die Oberfläche rücken und dort zerstreute Plasmainseln darstellen, die erst später, durch Theilung sich vermehrend, sich zu einem einheitlichen Blastoderm an einander schliessen (so z. B. bei Gryllotalpa nach KOROTNEFF (1885), bei Blatta nach WHEELER (1889) und bei Eutermes nach KNOWER (1889). Es ist dies im Allgemeinen ein selteneres Vorkommen. Meist wird das Blastoderm bei den Insecten von Anfang an als continuirliche Zellschicht ausgebildet. Wir haben aber bereits oben (p. 119) darauf hingewiesen, dass bei manchen Insecten das Blastoderm nicht an der ganzen Oberfläche des Eies gleichzeitig gebildet wird, sondern dass an bestimmten Stellen, häufig entsprechend den Polen der langgestreckten Eier die Blastodermbildung verspätet einsetzt.

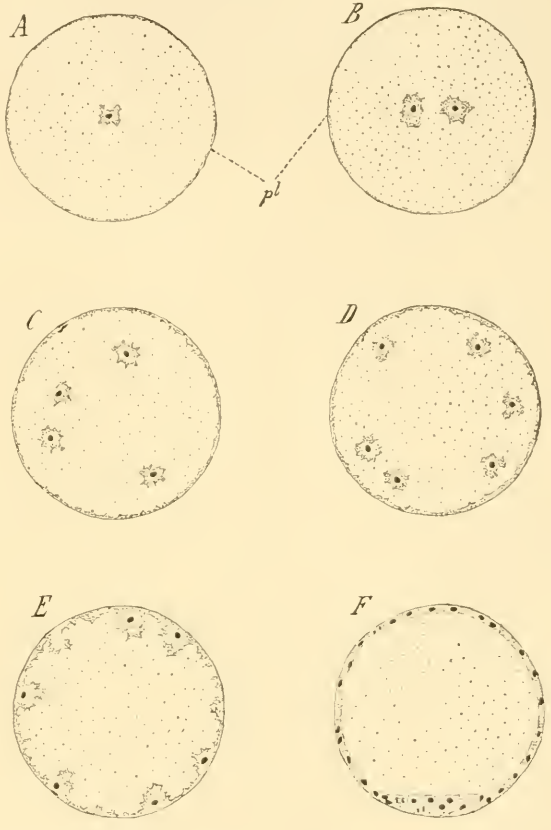


Fig. 83. Furchung von Campodea staphylinus an Durchschnitten. Schematisch. (Nach UZEL.)

A Durchschnitt durch ein Ei mit einem, *B* mit 2, *C* mit 16, *D* mit 32, *E* mit 64 Furchungskernen, von denen nur einige am Schnitte zu sehen sind. *F* späteres Stadium mit ausgebildetem Blastoderm und einer Verdickung desselben, an welcher die Keimblätterbildung erfolgt. *pl* oberflächliche Plasmarinde.

Die Blastodermbildung ist bei den Insecten durch das Auftreten der sogenannten Vitellophagen complizirt, deren Entstehungsweise eine mannigfaltige ist. Wir werden als ursprüngliches Verhalten wohl dasjenige in Anspruch nehmen dürfen, bei welchem zunächst sämmtliche „Furchungszellen" an die Oberfläche gerathen, um an der Ausbildung des Blastoderms Theil zu nehmen, wie dies bei Neophylax (PATTEN, 1884), Blatta (WHEELER, 1889), Campodea (nach UZEL, 1897; Fig. 83 *F*), Gryllotalpa (HEYMONS 1895) und Mantis (GIARDINA, 1897) der Fall ist, worauf die Vitellophagen, sei es durch multipolare Einwanderung, sei es durch Einwucherung von einer bestimmten Stelle des Keimes, in das Innere des Dotters zurückwandern. Solche localisirte Bildungsherde der

Vitellophagen hat man wohl als Blastoporus-ähnliche Bildungen in Anspruch genommen (Will, Dickel, Schwangart). In den meisten Fällen bleiben einzelne „Furchungszellen" im Inneren des Dotters zurück (Fig. 72, p. 118), um zu Vitellophagen zu werden, ohne an der Bildung des Blastoderms Theil genommen zu haben. Weismann (1882) beobachtete an Gallwespen (Rhodites, Biorhiza), dass diese Sonderung bereits sehr frühzeitig einsetzt, indem von den beiden ersten im Ei auftretenden Furchungskernen der eine (vordere Polkern) als Vitellophagenkern im Inneren verbleibt, während die Descendenten des hinteren Polkernes (Blastodermkern) durch eine Art von intravitellinem Umwachsungsprocess den vorderen Polkern umgeben und zur Blastodermbildung schreiten.

Wir theilen die Formen mit rein superficieller Furchung wieder in zwei Gruppen:

IIa. Mit rein superficieller Furchung und allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung (mit oder ohne Dotterpyramiden).

Hierher gehören die Cladoceren, die meisten Decapoden, die Myriopoden, viele Insecten, einige Milben, wie Ixodes nach J. Wagner (1894) und andere Formen.

IIb. Mit rein superficieller Furchung und vorzeitiger Entwicklung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies.

Es findet sich dieser Typus der Blastodermbildung bei einer Gruppe von Malacostraken, welche auch sonst bezüglich ihrer Embryonalentwicklung viele Uebereinstimmungen aufweisen, nämlich bei Nebalia, den Schizopoden (Mysideen) und Cumaceen. Man hat für diese Formen in früherer Zeit wohl das Vorkommen eines discoidalen Furchungstypus angenommen, da man nicht beachtete, dass die Keimscheibe durch Hinzutreten von Zellen, welche im Inneren des Eies gelegen waren, anwächst. Nach den Untersuchungen von Butschinsky, Robinson und J. Wagner ist derzeit wohl anzunehmen, dass echte discoidale Furchung bei Crustaceen nicht vorkommt.

Es schliessen sich hier auch einige Decapoden an, so Gebia (nach Butschinsky, 1894), Eriphia (nach Lebedinsky, 1890) und Homarus (nach Herrick, 1895 und Bumpus, 1891). Ferner sind auch die Isopoden hier anzureihen. Für letztere Formen hat man auch eine Zeit lang an dem Vorkommen discoidaler Furchung festgehalten (Oniscus, Ligia). Nach den neueren Untersuchungen scheint es, dass die Ausbildung einer Keimscheibe hier auf eine Art Contraction oder Concentration der Blastodermzellen, welche anfangs an der ganzen Oberfläche des Eies auftreten, zurückzuführen ist.

Dagegen möchten jene Insecten, bei denen, wie erwähnt, das Blastoderm nicht allseitig gleichzeitig zur Entwicklung kommt, diesem Typus wohl nicht zuzurechnen sein, da es sich hier weniger um eine Beziehung der Stelle des ersten Auftretens des Blastoderms zum später erscheinenden Keimstreif, als vielmehr um ein durch räumliche Verhältnisse bedingtes Zurückbleiben einzelner Parthien der Oberfläche bezüglich der Blastodermbildung zu handeln scheint.

IX. Die discoidale Furchung.

Der discoidale Furchungstypus, im Kreise der Vertebraten ungemein verbreitet, zeigt bei den Evertebraten nur ein sporadisches Vorkommen. Wir finden ihn hier bei den Scorpionen, den Cephalopoden und den Pyrosomen. Aus den Verwandtschaftsbeziehungen der genannten Gruppen kann man erschliessen, dass diese eigenartige Form der Furchung auf verschiedene Weise herzuleiten ist. Wenn wir für die Cephalopoden und Pyrosomen, wie für die Vertebraten, eine Zurückführung dieser Furchungsart auf die Form der totalen und inäqualen Furchung annehmen, so fussen wir hier auf vermittelnden Uebergangstypen (wie Amia u. A.), die sich im Kreise der Vertebraten vorfinden und darthun, dass eine Steigerung des bei telolecithalen Eiern ausgeprägten Gegensatzes zwischen einer protoplasmatischen, dem animalen Theile des Eies angehörigen Parthie und einer deutoplasmareichen, vegetativen Parthie schliesslich zum discoidalen Furchungstypus führen muss. Für den Scorpion liegen die Verhältnisse anders. Bei der weiten Verbreitung, welche der superficielle Furchungstypus bei Arthropoden überhaupt und im Speciellen bei Arachniden besitzt, und bei dem Umstande, dass hier vermittelnde Glieder zwischen total-inäqual sich furchenden Eiern und dem Furchungstypus der Scorpione nicht beobachtet werden, werden wir als wahrscheinlich zu bezeichnen haben, dass die discoidale Furchung der Scorpione als ein extremer Fall der superficiellen Furchung zu betrachten ist, und zwar jener Untergruppe, die bei Crustaceen vorkommt und als superficielle Furchung mit vorzeitiger Ausbildung des Blastoderms an der Ventralseite des Eies (unser Typus IIb auf p. 132) bezeichnet wurde. Wenn man früher für einige Crustaceen (so für Nebalia, Mysis und die Isopoden) discoidale Furchung annahm, so ist es nach neueren, oben erwähnten Untersuchungen wahrscheinlich geworden, dass es sich in diesen Fällen nur um den erwähnten Modus der superficiellen Furchung handelt. Immerhin können diese Fälle uns zeigen, auf welche Weise der Uebergang vom superficiellen zum discoidalen Typus bei Arthropoden zu denken ist.

1. Scorpione.

Wir beginnen unsere specielle Schilderung mit der Darstellung der Furchung von Euscorpius carpathicus nach den Untersuchungen von Brauer (1894). Die dotterreichen Eier dieser Form furchen sich, solange sie noch im Eifollikel sich befinden, und zwar findet man das Keimbläschen in einer scheibenförmigen Plasmaansammlung (Fig. 85 *A*), welche der Lage nach dem Follikelstiel entspricht. Ausser dieser Keimscheibe findet sich sonst nirgends eine beträchtlichere Plasmaansammlung. An der Oberfläche des Eies ist allerdings eine zarte Plasmaschicht, aber von so geringer Mächtigkeit, dass man sie nicht als Keimhautblastem ansprechen kann. Das Ei ist im Uebrigen nur von Nahrungsdotter erfüllt. Es ist von einer Dottermembran umgeben. Bei der Furchung wird nur die Keimscheibe getheilt. Anfangs ist diese Theilung eine ziemlich regelmässige. Die Keimscheibe zerfällt zunächst in 2 gleich grosse Zellen,

sodann in 4, 8 und 16 Zellen etc. (Fig. 84). Die beiden ersten Theilungen stehen auf einander senkrecht (Fig. 84 *b*). Das Stadium 4 zeigt in der Mitte eine characteristische Brechungsfurche. Die Ebene der dritten Theilung liegt annähernd parallel der ersten (Fig. 84 *c*). Es bilden sich sonach zwei Reihen von je 4 Zellen. Uebrigens wird die Anordnung der Blastomeren schon in diesem Stadium eine unregelmässige; es finden sich vielfache Varianten, unter ihnen in einzelnen Fällen ein Auseinanderweichen der Zellen in zwei getrennte Gruppen. Eine in vielen Fällen erkennbare bilateral-symmetrische Vertheilung des Zellmaterials (Fig. 84 *d*, *e*) möchte vermuthen lassen, dass mit der ersten auftretenden Furche die Symmetrieebene des Embryos bestimmt sei. Indess konnte sich Brauer von dem Vorhandensein einer derartigen Beziehung nicht überzeugen. Als Resultat der Furchung, die später immer unregelmässiger wird, ergiebt sich eine rundliche oder ovale Keimscheibe, welche anfangs aus einer einzigen Lage ziemlich flacher Embryonalzellen besteht (Fig. 84 *f*, 85 *C*).

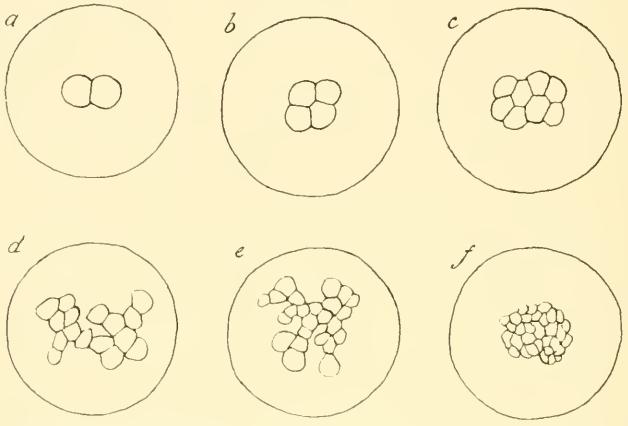


Fig. 84. Polansichten des Eies von Euscorpius carpathicus mit verschiedenen Theilungszuständen der Keimscheibe. (Nach Brauer.)

a Stadium 2, *b* Stadium 4, *c* Stadium 8, *d* Stadium 16, *e* Stadium 24, *f* etwas nach dem Stadium 32.

Es setzen nun die Processe der Keimblätterbildung ein, welche hier nur kurz erwähnt werden sollen. Zunächst wandern von einer bestimmten, als excentrisch gelagerter, weisslicher Fleck kenntlichen Stelle, welche durch ihre Lage die Symmetrieebene und das hintere Ende des scheibenförmigen Embryos kennzeichnet, einzelne Zellen in die Tiefe, welche sich zu Dotterzellen (*dz* in Fig. 86) umbilden. Vielleicht entstehen einzelne Dotterzellen auch an anderen Parthien der Keimscheibe. Die Dotterzellen, welche ursprünglich eine unregelmässige Schicht unter der Keimscheibe zusammensetzen, nehmen an der weiteren Ausbildung des Embryos keinen Antheil. Fast gleichzeitig mit dem Auftreten der Dotterzellen vollzieht sich auch im Bereiche des erwähnten weisslichen Fleckes die Einwucherung der Genitalzellengruppe (*gz*) und das Auftreten der ersten Entodermzellen (*en* in Fig. 86). Letztere, welche anfangs nur schwer von den Dotterzellen zu trennen sind, bilden bald eine regelmässige

unter dem Ectoderm gelegene Schicht (Fig. 86 *B*), welche von den Dotterzellen nun scharf gesondert ist. Weder sollen die Dotterzellen zur Vermehrung der Entodermzellen beitragen, noch umgekehrt aus Entodermzellen neue Dotterzellen hervorgehen. Später entstehen Mesodermzellen (*me* Fig. 86 *B*) durch eine Theilung jener Ectodermzellen, welche in der nächsten Umgebung der Genitalanlage gelegen sind. Die Keimblätterbildung des Scorpions ist sonach eine Art Einwucherung von einer bestimmten Stelle der Keimscheibe.

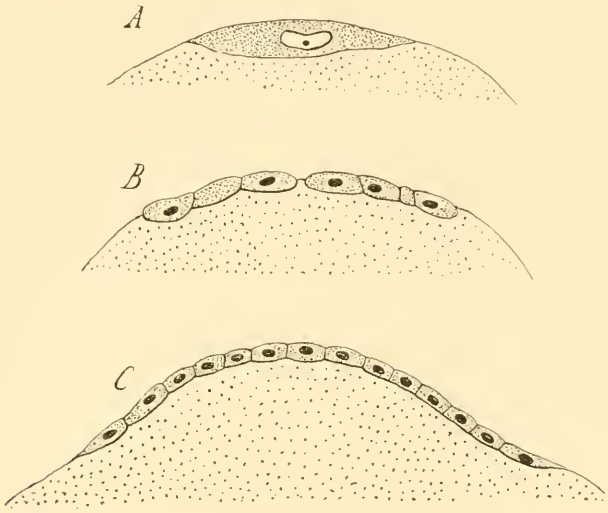


Fig. 85. Keimscheiben von Euscorpius carpathicus im Durchschnitte. (Nach A. Brauer.)

A Ungefurchte Keimscheibe von einem unreifen Ei mit Keimbläschen, *B* Furchungsstadium, *C* ausgebildetes Blastoderm.

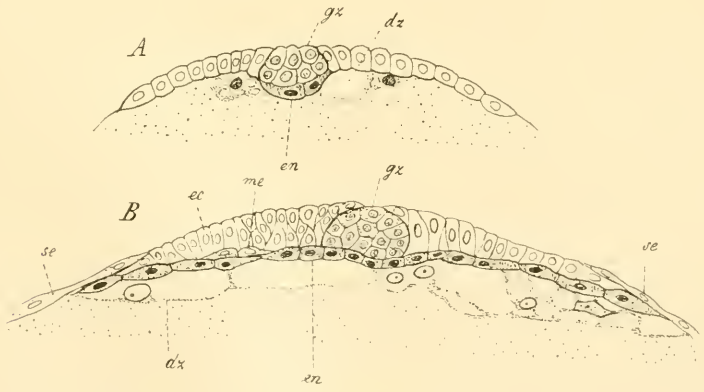


Fig. 86. Zwei Stadien der Keimblätterbildung von Euscorpius carpathicus. (Nach A. Brauer.)

A Jüngeres Stadium im Durchschnitt, *B* späteres Stadium, Längsschnitt.

dz Dotterzellen, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *gz* Genitalzellen, *me* Mesodermzellen, *se* Serosa.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge, welche zur Bildung der characteristischen Keimhüllen führen, gehören nicht mehr hierher. Es sei nur erwähnt, dass sich aus der Keimscheibe zunächst ein langgestreckter, segmentirter Keimstreif entwickelt, welcher mit zunehmender Breitenausdehnung den ganzen Dotter umwächst, so dass letzterer schliesslich ins Innere des Mitteldarmes gelangt. Die Dotterzellen, welche der Entodermschicht anliegend bleiben und nie ins Innere des Dotters gelangen, werden bei dieser Umwachsung zum grössten Theil nach der Dorsalseite geführt und gehen schliesslich zu Grunde.

2. Cephalopoden.

Die Furchung der Cephalopoden wurde bereits im speciellen Theile (1. Aufl., p. 1098 u. ff.) eingehend besprochen nach denselben Arbeiten, auf welche wir auch hier unsere Schilderung zu stützen haben (besonders Vialleton und Watase). Es tritt hier die bilateral-symmetrische Anordnung der Blastomeren innerhalb der Keimscheibe ungemein deutlich zu Tage (Fig. 90). Ueberhaupt zeigt das Ganze des ungefurchten Eies bereits eine sehr entwickelte bilaterale Symmetrie (Fig. 87), die besonders bei Loligo pealii (Watase) erkannt wurde. Hier findet sich die Keimscheibe am spitzeren

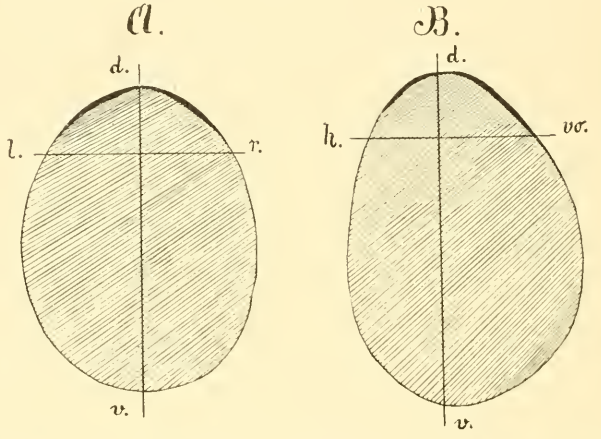


Fig. 87. *A* und *B* schematische Längsschnitte durch das Ei von Loligo pealii. (Nach Watase.)

Der Schnitt der Fig. *B* ist in der Medianebene, derjenige der Fig. *A* in der darauf senkrechten Richtung, entsprechend der Längsaxe *d—v* geführt. Die schwarze Linie im Umkreis des Eies stellt das Bildungsplasma dar, während der Nahrungsdotter durch die Schraffirung angedeutet wird.

d Dorsalseite, *v* Ventralseite, *h* hinten, *vo* vorn, *l* links, *r* rechts.

Eipole. Im Medianschnitte (Fig. 87 *B*) erkennt man, dass die Keimscheibe an der gewölbteren Seite des Eies weiter hinabreicht, als an der flacheren. Da sich an ersterer später der Mund anlegt, so ist sie als Vorderseite, die flachere, wo sich später der After entwickelt, als Hinterseite zu bezeichnen. Der animale Pol (*d*) entspricht der Höhe der Dorsalfläche, der vegetative (*v*) der Ventralfläche. Am animalen Pole findet sich der erste Furchungskern, daselbst auch, etwas nach vorn verlagert, die Richtungskörperchen.

Die Keimscheibe ist bei den Cephalopoden gegen die übrigen Parthien der oberflächlichen dünnen Plasmaschicht nicht so scharf abgesetzt, wie dies beispielsweise beim Scorpion der Fall ist. Daher kommt es, dass die ersten auftretenden Furchen im Bereiche der Keimscheibe selbst am tiefsten eindringen und dort die Bildungsdotterschicht in ihrer ganzen Mächtigkeit durchsetzen, während sie am Rande der Keimscheibe in flache Rinnen auslaufen (Fig. 88). Die in den ersten Stadien der Furchung auftretenden Blastomeren sind infolgedessen nur gegen einander scharf abgegrenzt; am Rande der Keimscheibe dagegen gehen sie in die Plasmarinde des Eies ohne

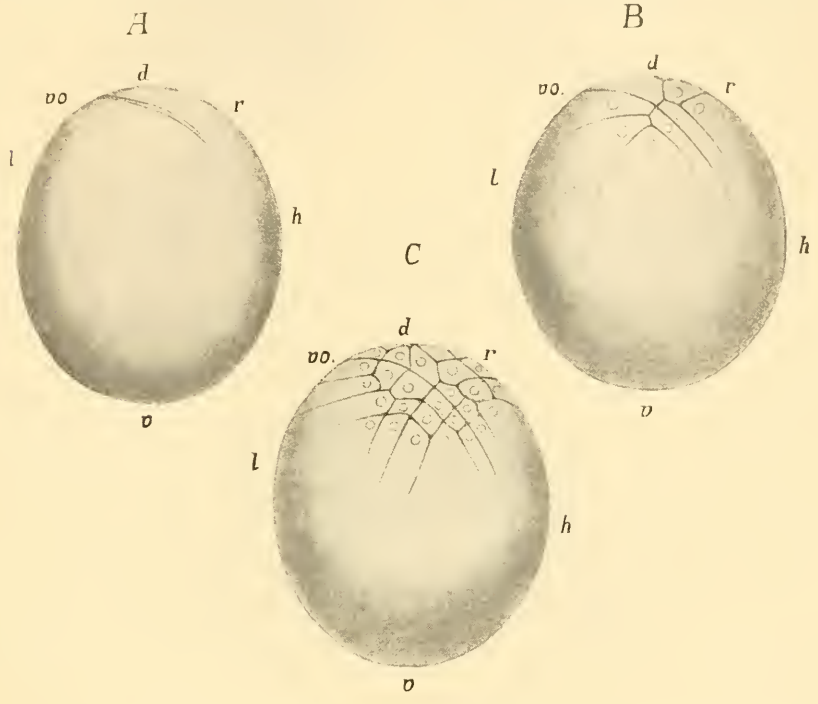


Fig. 88. *A—C* Eier von Loligo pealii, welche verschiedene Furchungsstadien der Keimscheibe und deren bilaterale Symmetrie erkennen lassen. (Nach Watase.) *d* dorsal, *v* ventral, *vo* vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts.

Grenze über. Wenn in späteren Stadien die Keimscheibe bereits in eine grössere Zahl von Zellen zerfallen ist, so zeigen die randständigen Elemente noch immer das gleiche Verhalten (Fig. 92). Vialleton bezeichnet als Blastomeren nur jene Furchungszellen, welche ringsum scharf abgegrenzt erscheinen, während er für die peripheriewärts sich in das Eiplasma verlaufenden, randständigen Elemente den Ausdruck Blastoconen gewählt hat.

Die erste Furche fällt in die Medianebene und theilt die Keimscheibe in zwei gleiche Hälften (Fig. 89 *A*). In ihr findet man in vielen Fällen die Richtungskörperchen. Auch die zweite Furche (*II*, *II* in Fig. 89 *B*) ist eine Meridionalfurche: sie steht auf der ersten

ungefähr senkrecht. Doch ist ihre Richtung bei Sepia etwas schräg nach aussen und hinten gerichtet. Das Stadium 4 besteht aus 2 etwas grösseren vorderen und 2 kleineren hinteren Blasto-

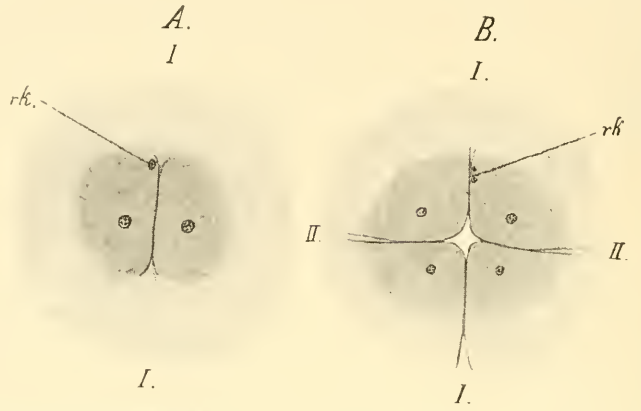


Fig. 89. *A* und *B* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium 2 und Stadium 4. (Nach VIALLETON.)
I erste Furche, *II* zweite Furche, *rk* Richtungskörper.

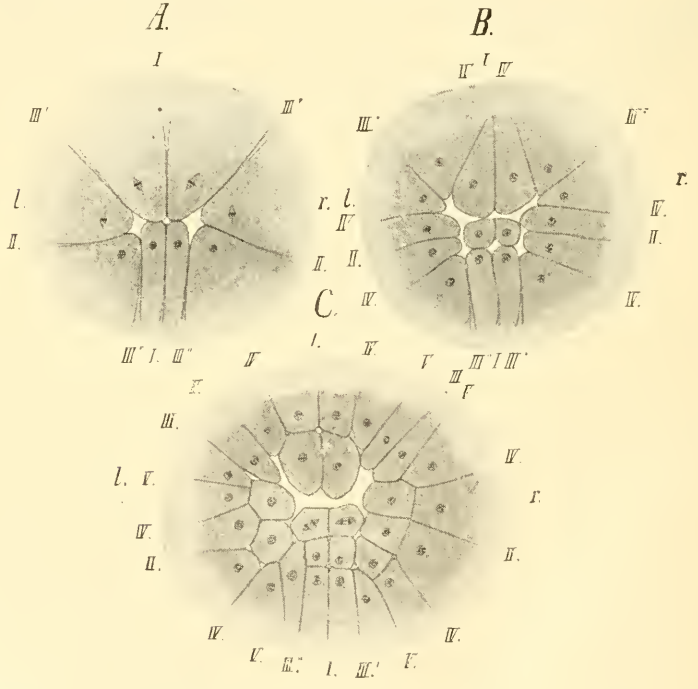


Fig. 90. *A—C* Keimscheiben von Sepia officinalis im Stadium der Achttheilung und zwei späteren Stadien. (Nach VIALLETON.)
Die Keimscheiben sind in der Weise orientirt, dass die Vorderseite nach oben, die Hinterseite nach unten gerichtet ist. *l* linke, *r* rechte Seite.
I—V Richtung der ersten bis fünften Meridionalfurche.

meren. Auch die dritte Furche kann noch als Meridionalfurche bezeichnet werden (*III'*, *III'*, *III''*, *III''* in Fig. 90 A). Die beiden vorderen Blastomeren werden äqual getheilt, die beiden hinteren inäqual, indem die betreffende Furche (*III''*, *III''*) fast der Medianebene parallel läuft, wodurch zwei ganz schmale median gelegene Segmente von grösseren seitlichen abgetrennt werden. Diese schmalen Segmente trennen bei der nächsten Theilung 2 kleine Blastomeren nach vorn quer ab (Fig. 90 *B*), während die 6 übrigen Segmente durch neue Meridionalfurchen (*IV* in Fig. 90 *B*) getheilt werden (Stadium 16). Das Stadium 16 (Fig. 90 *B*) besteht sonach aus 2 kleinen Blastomeren und 14 Blastoconen. Beim Uebergang zum Stadium 32 bleiben die kleinen Blastomeren und die beiden schmalen hinteren Blastoconen in der Theilung etwas zurück. Wenn wir die

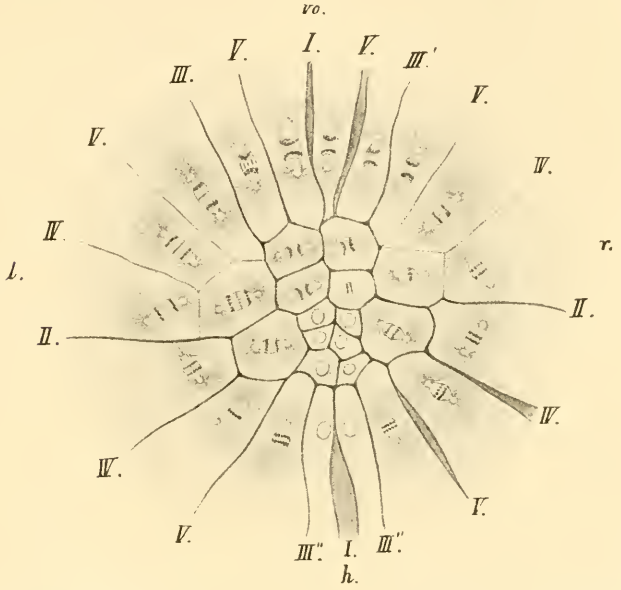


Fig. 91. Keimscheibe von Loligo pealii im Stadium 32. Die Blastomeren und Blastoconen sind symmetrisch zur Medianebene *I—I* angeordnet. (Nach WATASE.)
vo vorn, *h* hinten, *l* links, *r* rechts. *I—V* Richtung der ersten bis fünften Furche.

Blastoconen des Stadiums 16, von der vorderen Seite beginnend (also wo in unserer Fig. 90 *B* der Buchstabe *B* steht), mit Nummern versehen, so können wir die Theilungen, welche jetzt erfolgen, in folgender Weise kennzeichnen. Blastocon 1 theilt sich quer und liefert ein Blastomer nach innen (Fig. 90 *C*), Blastocon 2 wird meridional getheilt, Blastocon 3 ebenfalls meridional, Blastocon 4 und Blastocon 5 schnüren nach innen Blastomeren ab, Blastocon 6 wird meridional getheilt (Fig. 90 *C*, linke Seite). Man erkennt, dass von den 6 grösseren Segmenten des Stadiums 8 (Fig. 90 *A*) nun jedes ein Blastomer und 3 Blastoconen geliefert hat. Nun theilen sich noch die beiden zuerst gebildeten kleinen Blastomeren (die Spindeln dieser Theilung in Fig. 90 *C*) und die schmalen hinteren Blastoconen, indem sie ein

Blastomerenpaar nach innen abschnüren. Das Stadium 32 besteht sonach aus 14 Blastomeren und aus 18 Blastoconen (Fig. 91).

Anfangs schliessen die Blastomeren in der Mitte der Keimscheibe nicht dicht an einander. Von diesem Stadium ab ist die Lagerung der Zellen ein gedrängtere. Die Keimscheibe, welche nun ein einschichtiges Zellenlager darstellt, vergrössert sich allmählich. Die in früheren Furchungsstadien so deutlich ausgeprägte bilaterale Symmetrie ist auch noch später, wenn die Theilungen unregelmässig werden, durch die ungleiche Grösse der Blastodermzellen ausgedrückt (Fig. 92). Die Blastoconen am Rande der Keimscheibe lösen sich in Zellgruppen auf (Fig. 93), welche später das Dotterepithel liefern. Diese Zellen breiten sich nämlich als Dotterzellen an der Oberfläche des Dotters aus.

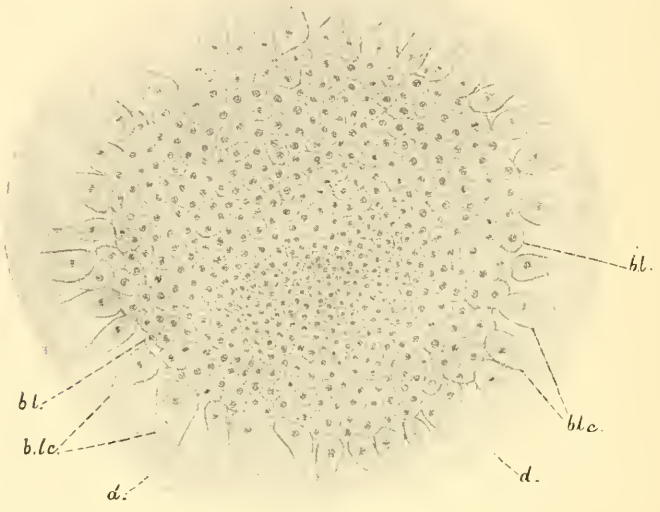


Fig. 92. Keimscheibe von Sepia officinalis in einem späteren Furchungsstadium. (Nach VIALLETON.)

bl Blastomeren, *blc* Blastoconen, *d* Dotter.

Zuerst bilden sie eine die Keimscheibe umgebende Zone, welche sich aber bald gegen den vegetativen und animalen Pol ausbreitet, so dass der Nahrungsdotter ganz von ihnen umwachsen wird. Bei ihrer Ausbreitung gegen den animalen Pol werden sie vom Blastoderm, unter das sie nun gerathen, überwachsen (Fig. 94 *de*). Inzwischen ist der Blastodermrand durch Zellwucherung mehrschichtig geworden (*r*), und hiermit treten wir in die Periode der Keimblätterbildung, die wir hier nicht mehr behandeln wollen. Nur kurz sei nach TEICHMANN erwähnt, dass die eben genannte Zellwucherung eine Art von hufeisenförmig gestaltetem Keimwall bildet, da sie am vorderen Keimscheibenrande einen Defect aufweist, und dass aus ihr eine zweite untere Schicht der Keimscheibe, das Entoderm, hervorgeht. Später macht sich hinten in der Mediane der Keimscheibe eine neue

Einwucherung bemerkbar, welche die Genitalzellengruppe und das Mesoderm liefert. Die Keimscheibe umwächst den Dotter schliesslich vollständig. Die Beziehungen des Dottersackes, welcher, von seinem Epithel umhüllt, in der Leibeshöhle liegt, zum später sich entwickelnden Mitteldarm, dem er gewissermaassen nur von aussen

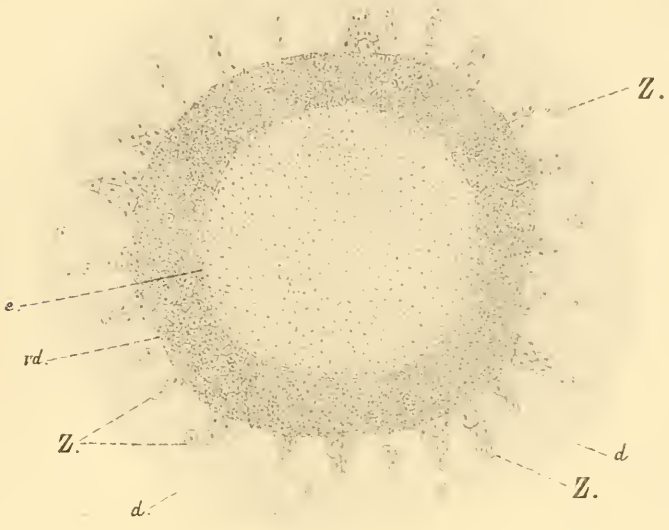


Fig. 93. Keimscheibe von Sepia officinalis bei Beginn der Keimblätterbildung. (Nach VIALLETON.)

d Dotter, *e* einschichtiger Theil der Keimscheibe, *vd* verdickter (mehrschichtiger) Theil der Keimscheibe (Area opaca), *z* in Loslösung von der Keimscheibe begriffene Zellen.

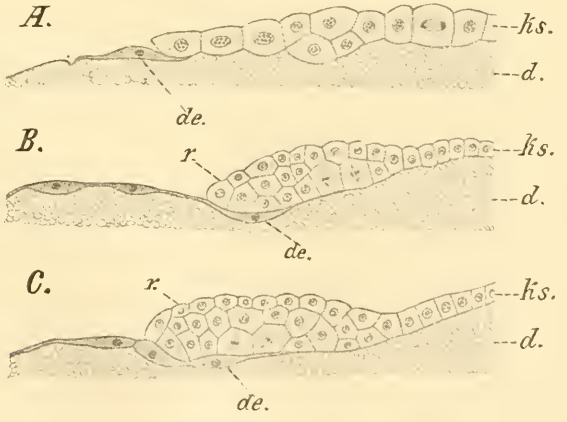


Fig. 94. Schnitte durch den Keimscheibenrand von Sepia officinalis. (Nach VIALLETON.)

d Dotter, *de* Dotterepithel, *ks* Keimscheibe, *r* deren verdickter Rand.

angelötet wird, sind im speciellen Theile erörtert. Erwähnt sei nur, dass die Dotterzellen an der Ausbildung des Embryos keinen Antheil nehmen.

3. Pyrosomen.

Was wir von der Furchung der Pyrosomen wissen, zeigt eine auffallende Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie sie für die Teleostier bekannt geworden sind. Die Furchung der Pyrosomen wurde von Kowalewsky, Salensky und Korotneff (1905) untersucht, am eingehendsten von dem letztgenannten Autor, auf dessen Angaben wir unsere Darstellung stützen. Das ungemein dotterreiche Ei der Pyrosomen entwickelt sich innerhalb des Eifollikels, welcher um dasselbe zwei zellige Hüllen (*fh* in Fig. 97) bildet (äussere und innere Follikelhülle). Die innere Follikelhülle, welche in der Region der Keimscheibe, wie es scheint, besonders deutlich zu beobachten ist, aber in Wirklichkeit das Ei überall umhüllt, wurde von Salensky als „Deckschicht", von Korotneff als „Dottermembran" bezeichnet. Der Follikel giebt in seinen Innenraum zahlreiche freie Zellen (Fig. 97 *f*, 95 *A*, *f*) ab, welche den Testazellen der Ascidien zu vergleichen sind und von Salensky als Kalymmocyten bezeichnet wurden. Sie sollten nach Salensky an dem Aufbau des Embryos Theil nehmen. Diese Ansicht ist nach den überzeugenden Mittheilungen Korotneff's nicht mehr haltbar. Die freien Follikelzellen dringen allerdings zwischen die anfangs sehr locker gelagerten Blastomeren ein und sind auch noch später zwischen den Zellen der Keimscheibe zu erkennen; allmählich aber fallen sie einem Degenerationsprocess anheim. Es scheinen sich die Verhältnisse hier ähnlich zu gestalten, wie bei den Salpen, für welche nach den Angaben Heider's (1895) und Korotneff's (1894—1899) ebenfalls eine Theilnahme der Follikelzellen an der Ausbildung des Embryos aller Wahrscheinlichkeit nach auszuschliessen ist.

Die beiden ersten Furchen sind meridionale (Fig. 95 *A*) und theilen die Keimscheibe in vier gleich grosse Segmente, zwischen die sofort zahlreiche der oben erwähnten Follikelzellen einzudringen beginnen. Es scheint, dass die Furchen die plasmatische Keimscheibe nicht vollständig durchsetzen, sondern dass die Segmente der Keimscheibe an ihrer Basis unter einander syncytial vereinigt bleiben. Im Stadium der Theilungsruhe ordnen sich die vier Segmente derart an, dass zwei gegenüberliegende sich in einer „Brechungsfurche" berühren, während die beiden seitlichen Segmente von dem Mittelpunkt der Keimscheibe abgedrängt werden. Die dritte Theilungsfurche ist wieder eine meridionale. Durch sie werden nach Korotneff die vier Segmente in folgender Weise getheilt: die beiden mittleren, in der Brechungsfurche sich berührenden Segmente theilen sich durch eine Ebene, welche auf die Brechungsfurche senkrecht steht, während die beiden seitlichen Segmente nach Ebenen getheilt werden, welche sich als eine Verlängerung der Brechungsfurche darstellen. Das Stadium 8 (Fig. 95 *B* und *C*) besteht aus zwei parallelen Reihen von je vier Theilstücken und weist eine Configuration auf, welche in ganz ähnlicher Weise bei den Teleostiern beobachtet wird. Doch ist zu bemerken, dass das Stadium 8 der Teleostier aus dem Stadium 4 durch einen anderen Theilungsmodus hervorgeht, als der hier beschriebene.

Bei den Teleostiern schneidet nämlich die dritte Furche in allen vier Segmenten parallel zur ersten Furche durch.

Die Theilung, welche zum Stadium 8 hinüberführte, ist eine etwas inäquale. Die seitlichen Theilstücke sind grösser, die mittleren etwas kleiner. Auch konnte KOROTNEFF Kernverschiedenheiten wahrnehmen. Die mittleren 4 Zellen des Stadiums 8 sind ringsum, auch basalwärts bereits vollständig abgetrennt (Fig. 97 *A*). Wir können sie nun als wirkliche, selbständig gewordene Furchungszellen oder Blastomeren in Anspruch nehmen. Die vier grösseren, seitlich gelegenen Theilstücke dagegen hängen durch Plasmabrücken unter einander zusammen und haben die Neigung, mittelst pseudopodienartiger Fortsätze in den Nahrungsdotter einzudringen (Fig. 97 *A*). Wir wollen diese nach

Fig. 95.

Fig. 96.

Fig. 95. Furchung von Pyrosoma. (Nach KOROTNEFF.) *A* Stadium 4, *B* und *C* Stadium 8. *f* Follikelzellen.

Fig. 96. Furchung von Pyrosoma. (Nach KOROTNEFF.) *A* Stadium 16, *B* Stadium 32.

Art eines Syncytiums zusammenhängenden Elemente hier, wie bei den Teleostiern, als Randsegmente bezeichnen. Sie entsprechen offenbar den Blastoconen der Cephalopoden und sind auch hier dazu bestimmt, später zum Theil Dotterzellen zu liefern. KOROTNEFF bezeichnet die durch vollständige Abfurchung frei gewordenen kleineren Zellen des Stadiums 8 als Blastocyten, die Randsegmente aber als Merocyten, eine Bezeichnungsweise, von der wir wegen der Wandlungen, welche der letztere Begriff im Laufe der Zeit durchgemacht hat, lieber absehen wollen.

Fig. 97. Durchschnitte durch Keimscheiben von Pyrosoma. (Nach KOROTNEFF.) *A* Stadium 8, *B* Stadium 32, *C* späteres Stadium. *bl* Blastomeren, *dz* Dotterzellen, *f* Follikelzellen, *fh* äussere und innere Follikelhülle, dicht an einander liegend, *r* Randsegmente.

Das Stadium 16 (Fig. 96 *A*) zeigt die bei Teleostiern so weit verbreitete schachbrettartige Anordnung. Die Keimscheibe ist viereckig und besteht aus vier Reihen von je 4 Segmenten. Die Spindeln, welche zu dieser (vierten) Theilung führen, liegen anfangs etwas schräg, später jedoch scheinen sie sich so zu ordnen, dass sie auf die verlängerte Brechungsfurche des vorhergehenden Stadiums senkrecht stehen. Nach Korotneff haben die beiden seitlichen Reihen, welche aus grösseren Zellen bestehen, den Character von Randsegmenten; die beiden inneren Reihen bestehen dagegen aus Blastomeren.

Wie sich das Stadium 32 aus dem Stadium 16 entwickelt, ist im Einzelnen nicht ganz klar. Die Keimscheibe ist nun wieder rundlich geworden und sie wird in der Mitte dadurch zweischichtig, dass die central gelegenen Blastomeren sich mit einer gegen die Oberfläche des Keimes senkrecht gestellten Spindel theilen (Fig. 97 *B*). Bei einer Betrachtung der Keimscheibe von aussen (Fig. 96 *B*) sieht man daher nur mehr 9 Randsegmente und 14 Blastomeren. 6 weitere Blastomeren bilden die untere Schicht der Keimscheibe, welche ausserdem noch drei weitere syncytiale Elemente, sogenannte Merocyten, verdeckt.

In den späteren Furchungsstadien wird der scheibenförmige Keim mehrschichtig (Fig. 97 *C*). Die Vermehrung der Blastomeren erfolgt auf zweierlei Weise: 1) durch Theilung der bereits vorhandenen Blastomeren und 2) dadurch, dass die Randsegmente durch Abfurchung neue Blastomeren produciren. Was von ersteren schliesslich übrig bleibt, erhält sich als Dotterzellen, die am Aufbau des Embryos weiter keinen Antheil nehmen.

Salensky hatte die Dotterzellen von Follikelzellen (Dotterkalymmocyten) abgeleitet und war der Ansicht, dass sie später an der Bildung des Darmdrüsenblattes Theil nehmen. Nach Korotneff trifft Beides nicht zu.

Die Keimscheibe breitet sich später über die Oberfläche des Nahrungsdotters aus und umwächst denselben vollständig. Sie wird hierbei zu einer einschichtigen Zellenlage, nur an einer bestimmten Stelle erhält sich ein mehrschichtiger Zellhaufen, eine sogenannte secundäre Keimscheibe oder definitive Keimscheibe, in welcher wir die Anlage des Embryos zu erblicken haben. Diese wird durch eine Art Delaminationsprocess, der eine Sonderung ihrer Schichten in Ectoderm, Mesoderm und Entoderm einleitet, mehrschichtig. Frühzeitig wird ein Hohlraum, die Anlage der Darmhöhle, bemerkbar. Der Nahrungsdotter liegt schliesslich in der primären Leibeshöhle des Cyathozooids, wo er seiner allmählichen Resorption anheimfällt. (Vgl. Spec. Theil, p. 1315 u. ff.)

4. Vertebraten.

In der Gruppe der Vertebraten ist der discoidale Furchungstypus sehr verbreitet. Er findet sich bei den Myxinoiden, den Gymnophionen, den Elasmobranchiern, den Teleostiern, bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln, ferner bei den Monotremen und vielleicht bei einigen Marsupialiern. Da die Furchungsweise dieser Formen vor Kurzem von R. Hertwig in dem von O. Hertwig herausgegebenen „Handbuche der vergl. und exp.

Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere“ in meisterhafter Weise dargestellt worden ist, so glauben wir von einer detaillirten Beschreibung derselben absehen zu sollen. Nur um unserer Uebersicht des Furchungsprocesses bei den Thieren einen gewissen Abschluss zu geben, sei hier kurz auf einige typische Fälle eingegangen. Wir wählen als Paradigma die Furchung von Amia nach Whitman und Eycleshymer und die Teleostierfurchung.

Die Ganoiden und Dipnoer besitzen Furchungstypen, welche, ähnlich wie der von Salamandra unter den Amphibien, zwischen der holoblastischen inäqualen Furchung und der discoidalen in der Mitte stehen. Manche Formen dieser Gruppen schliessen sich mehr an die Amphibienfurchung an, während andere sich dem Teleostiertypus nähern. So sind beispielsweise Amia und Lepidosteus

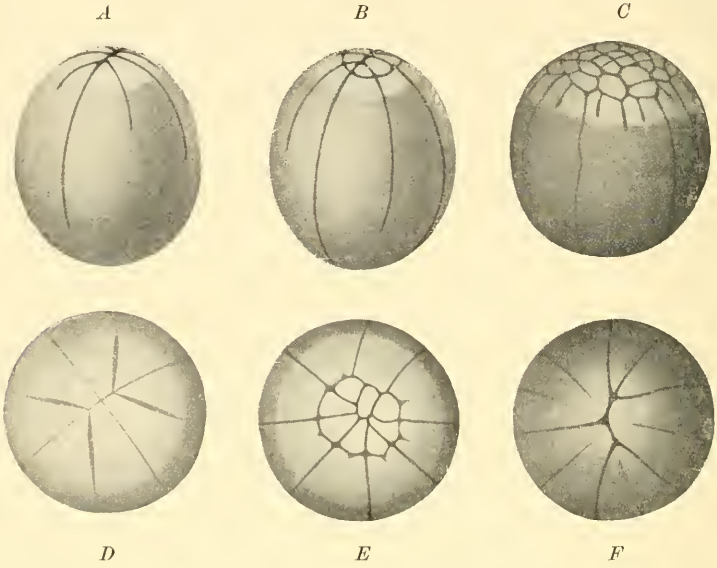


Fig. 98. Furchung von Amia calva. (Nach Whitman und Eycleshymer aus Hertwig's Handbuch.)

A, *B* und *C* Seitenansichten mit schwacher Neigung der Eiaxe, *D* und *E* Ansichten vom animalen Pole, *F* vom vegetativen Pole.

hinsichtlich ihrer Furchungsweise einander sehr nahestehend, aber man wird Amia noch immer zu den holoblastischen Formen zu rechnen haben, während Lepidosteus deutlich dem meroblastischen Typus zugehört. Die Vermehrung des Nahrungsdotters bringt es mit sich, dass die Furchen in der vegetativen Eihälfte sich langsam entwickeln, dass sie daselbst anfangs nur ganz seichte Rinnen darstellen und dass sie ganz verspätet den vegetativen Eipol erreichen (Fig. 98). Da es inzwischen im Bereiche der animalen Eihälfte bereits zur Abschnürung zahlreicher kleiner Blastomeren gekommen ist (Fig. 98 *C*), so entwickelt sich bei Amia ein gewisser Gegensatz zwischen einer, der animalen Eihälfte angehörigen kleinzelligen Parthie, die man der abgefurchten Keimscheibe meroblastischer Eier vergleichen kann, und einer grosszelligen vegetativen Keimeshälfte, in deren Be-

reich es erst spät zu einer vollständigen Trennung der Blastomeren kommt. So ist es zu erklären, dass die Oberflächenansichten der Furchungsstadien von Amia eine gewisse Aehnlichkeit mit den Bildern erkennen lassen, welche wir oben für die Furchung der Cephalopoden mitgetheilt haben (Fig. 88, p. 137).

Wir übergehen die Einzelheiten bezüglich der Zeitfolge des Erscheinens der einzelnen Furchen, welche zum Theil aus der Abbildung Fig. 98 zu ersehen sind, und verweisen den Leser auf die Originalmittheilung von Whitman und Eycleshymer, sowie auf Hertwig's Handbuch, Bd. 1, p. 642. An Durchschnitten durch Furchungsstadien von Amia (Fig. 99) kann man erkennen, dass die kernhaltigen Segmente in den ersten Stadien der Furchung nur oberflächlich von einander getrennt werden (I, II, III), nach innen aber sämmtlich mit der centralen gemeinsamen Dottermasse zusammenhängen. Es berühren sich hier in seltsamer, aber ungemein lehrreicher Weise die Vorgänge dieser eigenthümlichen Furchungsart mit denen der super-

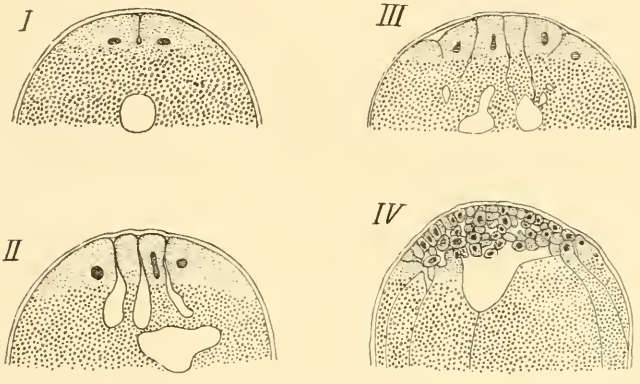


Fig. 99. Furchungsstadien von Amia im Durchschnitt. (Nach Whitman und Eycleshymer aus Hertwig's Handbuch.)

ficiellen Furchung. Man könnte mit einem gewissen Rechte die Furchung von Amia zu unserer Gruppe IIb der superficiellen Furchung (rein superficielle Furchung mit frühzeitiger Ausbildung der Keimscheibe) rechnen. Die Unterschiede zwischen beiden Furchungstypen sind in der verschiedenen Art der Gastrulation, in der Lage des Blastoporus (randständig bei der Keimscheibe der Vertebraten, flächenständig bei der Keimscheibe der Arthropoden), in der Art der Umwachsung des Dotters und in der Lage des Dottersackes zu suchen.

Erst in späteren Stadien der Furchung kommt es bei Amia zur Abtrennung kleiner Furchungszellen in der Umgebung des animalen Poles (Fig. 99, IV), zur Ausbildung einer Furchungshöhle, und schliesslich wird auch die grosse, dotterreiche, vegetative Hälfte des Eies wenigstens einigermaassen durchgefurcht. Bezüglich der Entstehung der Furchungshöhle ist zu bemerken, dass im Ei von Amia frühzeitig grössere Vacuolen auftreten (Fig. 99, I—III), deren Vorkommen kein regelmässiges zu sein scheint: denn sie wurden in einzelnen Fällen auch vermisst. Diese Vacuolen scheinen mit der

später auftretenden Furchungshöhle in keiner Beziehung zu stehen. Die letztere entwickelt sich wahrscheinlich aus Lücken zwischen den Blastomeren, und zwar zunächst als ein feiner Spalt, welcher die unterste Lage der Blastodermzellen von den übrigen trennt.

Bei der Darstellung der Teleostier-Furchung folgen wir am besten den ungemein gründlichen und verlässlichen Angaben von Kopsch (besonders für Belone und einige andere Formen, darunter auch Trutta), indem wir im Uebrigen bezüglich der umfangreichen Litteratur dieses Gebietes auf den oben erwähnten Aufsatz von R. Hertwig über den Furchungsprocess verweisen. Die Keimscheibe der Teleostier, welche im unbefruchteten Ei wenig ausgeprägt ist und erst durch den Reiz des eindringenden Spermatozoons durch zuströmendes Protoplasma verstärkt und an ihrem Rande schärfer abgesetzt wird, geht daselbst in eine wenig mächtige, die ganze Oberfläche des Eies überkleidende Plasmaschicht continuirlich über. Letztere wird als peripheres Protoplasma des Dottersackentoblasts bezeichnet. Wie bei den bisher betrachteten Formen, so vollzieht sich auch bei den Teleostiern während der Furchung die schärfere Trennung zweier protoplasmatischer Bezirke: 1) der abgefurchten Keimscheibe, welche die Embryonalanlage zur Ausbildung bringt, und 2) einer kernhaltigen, an der Oberfläche des Dotters sich ausbreitenden Plasmaschicht, deren Entwicklung bei vielen Formen vom Rande der Keimscheibe ausgeht, und welche functionell der Summe der Dotterzellen bei den übrigen bisher betrachteten Formen mit discoidaler Furchung gleichzusetzen ist (Fig. 103 *B—D*). Es bildet diese Schicht einen Theil jenes embryonalen Anhangsorganes, welches mit Rücksicht auf seine Bedeutung für die Ernährung des Embryos durch Assimilation des Nahrungsdotters von H. Virchow als Dotterorgan bezeichnet wurde. Da man sie als eine Schicht verschmolzen bleibender Elemente der vegetativen Sphäre betrachten kann, so wird sie auch als Dottersackentoblast oder Dottersyncytium (von anderen Autoren als Periblast, Parablast) benannt. Deshalb wird jene Plasmaschicht, welche zu Beginn der Furchung mit der Keimscheibe zusammenhängt und die Eioberfläche bedeckt, als peripheres Protoplasma des Dottersackentoblasts bezeichnet. Der gesammte sogenannte Periblast der späteren Stadien geht nicht nur aus der genannten Schicht hervor. Es kommen noch hinzu die sogenannten Randsegmente, welche mit ihr von Anfang an zusammenhängen, aber in einem bestimmten Momente der Furchung (10.—11. Theilung) vollkommen mit ihr zusammenfliessen und die Kerne des Dottersyncytiums, die sogenannten Dotterkerne, liefern, und ferner eine dünne plasmatische Schicht, welche von der unteren Fläche der Keimscheibe abgespalten wird (Fig. 103 *A* und *B*, *II*) und als centrales Protoplasma des Dottersackentoblasts (subgerminaler oder centraler Periblast) bezeichnet wird. Die Ausdrücke „central“ und „peripher“ sind hier mit Beziehung zur Keimscheibe zu verstehen.

Für die ersten Theilungen sind zwei Momente besonders hervorzuheben. Erstens, dass die zur Theilung kommende Protoplasmamasse stets in der Richtung der Spindel gestreckt wird. Das ist besonders bei der ersten Theilung bemerkbar (Fig. 100, *I*), während welcher die Keimscheibe eine ovale Form annimmt. Zweitens, dass die

Furchen nicht vollkommen durchschneiden. Sämmtliche zunächst auftretenden Segmente bleiben basalwärts unter einander in Verbindung und hängen am Rande mit dem peripheren Protoplasma des Dottersackentoblasts zusammen. Man kann sagen, dass die ersten auftretenden kernhaltigen Segmente wie Knospen einer gemeinsamen Plasmamasse aufsitzen. In manchen Fällen bereitet sich schon jetzt eine schärfere Abtrennung dieser „Knospen" dadurch vor, dass die einschneidende Furche an ihrem unteren oder inneren Ende eine ⊥-förmige Gestalt annimmt, wodurch schon jetzt eine Trennung der Segmente von der darunter liegenden Schicht des centralen Plasmas des Dottersackentoblasts (subgerminaler Periblast) vorgebildet erscheint. Erst mit dem Stadium 16 treten die ersten, vollständig abgetrennten Furchungskugeln auf (Fig. 103 *A*). Wir werden im Folgenden nur diese als Blastomeren bezeichnen. Die unvollständig gesonderten Theilstücke, welche man den Blastoconen der Cephalopoden vergleichen kann, werden als Segmente (im Speciellen als Randsegmente) benannt werden (Fig. 103 *I*).

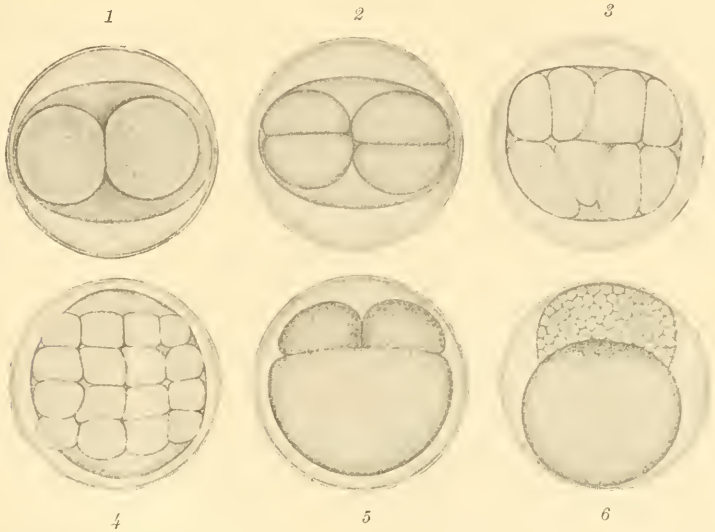


Fig. 100. Furchung des Eies von Crenilabrus pavo. (Nach List aus O. Hertwig's Handbuch.)
1 Stadium 2, *2* Stadium 4, *3* Stadium 8, *4* Stadium 16, sämmtlich vom animalen Pole gesehen, *5* Seitenansicht vom Stadium 2, *6* Seitenansicht eines vielzelligen Stadiums.

Die erste Furche ist eine meridionale und theilt die Keimscheibe in zwei gleiche Hälften (Fig. 100, *1*, und 101 *A*). Eine bestimmte Beziehung dieser Furche zur Medianebene des Embryos konnte nicht festgestellt werden. Auch die zweite Furche verläuft meridional und senkrecht auf die erste. Das Stadium 4 besteht aus vier gleich grossen Segmenten. Die dritte Furche steht auf der zweiten senkrecht, verläuft also parallel zur ersten, rechts und links von derselben. Demnach besteht das Stadium 8 (Fig. 100, *3*, 101 *B*) aus zwei parallelen Reihen von je 4 Zellen. Diese werden nun wieder senkrecht zur vorhergehenden Theilung getheilt. Das so entstandene Stadium 16

(Fig. 100, *4*, 101 *D*) zeigt eine ungemein typische „schachbrettartige" Anordnung. Es besteht aus vier Reihen von je vier Theilstücken. Von diesen haben die vier inneren sich bereits vollständig von der basalen Protoplasmaschicht (centrales Protoplasma des Dottersackentoblasts) abgetrennt (vgl. Fig. 102 und Fig. 103 *A*). Die 12 Randsegmente dagegen hängen mit dieser Schicht und mit dem peripheren

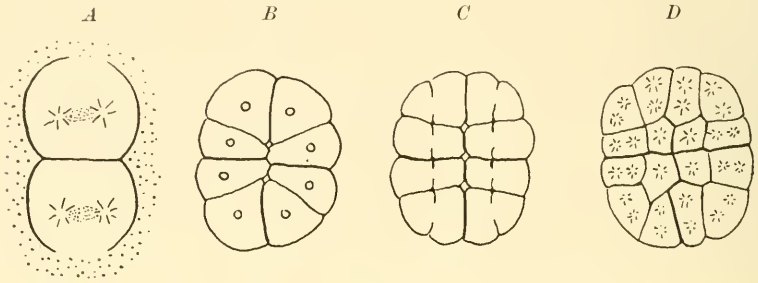


Fig. 101. Furchung der Keimscheibe von Serranus atrarius. (Nach H. V. Wilson aus Ziegler's Lehrbuch.)
A Stadium 2, *B* Stadium 8, *C* Stadium 8—16, *D* Stadium 16—32.

Protoplasma des Dottersackentoblasts zusammen. Von nun an wird die Furchung unregelmässiger. In manchen Fällen wird nach H. V. Wilson bei Serranus das Stadium 32 durch folgenden Theilungsmodus erreicht. Es theilen sich die 4 centralen Blastomeren mit einer senkrecht gestellten Spindel (vgl. die Lage der Spindeln in Fig. 103 *A*). Dadurch wird die Keimscheibe nun in ihren centralen

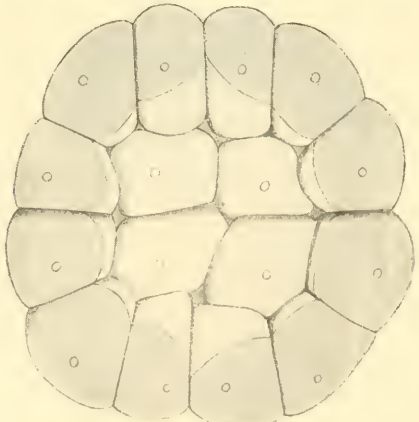


Fig. 102. Flächenansicht der Keimscheibe von Belone acus im Stadium 16. (Nach Kopsch aus Hertwig's Handbuch.) Jene Parthie der Keimscheibe, welche sich vom centralen Protoplasma des Dottersackentoblasts abgehoben hat, ist hell gehalten (vgl. Fig. 103 *A*). Jene Parthie der Randsegmente, welche mit dieser Schicht und dem peripheren Protoplasma des Dottersackentoblasts zusammenhängt, ist dunkel gehalten (sogenannte Verbindungszone).

Parthien zweischichtig. Von den 12 Randsegmenten werden die vier an den Ecken des Stadiums 16 befindlichen meridional getheilt, die acht übrigen durch Furchen, welche je ein centrales Theilstück (Blastomer) von einem peripheren Theilstück (Randsegment) abtrennen (Fig. 101 *D*). In diesem Falle müsste das Stadium 32 16 Randsegmente aufweisen. Kopsch fand bei Belone manchmal 16, manchmal 14, im Durchschnitte 15 Randsegmente.

Von den späteren Furchungsstadien sei nur erwähnt, dass die Keimscheibe nun mehrschichtig wird (Fig. 103 *D*) und dass ihre oberflächlichste Zellenlage sich durch epithelartigen Aneinanderschluss der Zellen als sogenannte Deckschicht entwickelt. Das Anwachsen der Keimscheibe beruht auf der Theilung der vorhandenen Blastomeren und auf einer Abfurchung neuer Blastomeren von Seiten der Randsegmente. Diese letztere Bildungsweise von Blastomeren kommt aber in einem bestimmten Momente zum Stillstande. Nach Kopsch ist für Belone sowie für Crenilabrus und Gobius die neunte Theilung die letzte, mit welcher noch Blastomeren von den Randsegmenten abgespalten werden, für Trutta fario die zehnte. Von

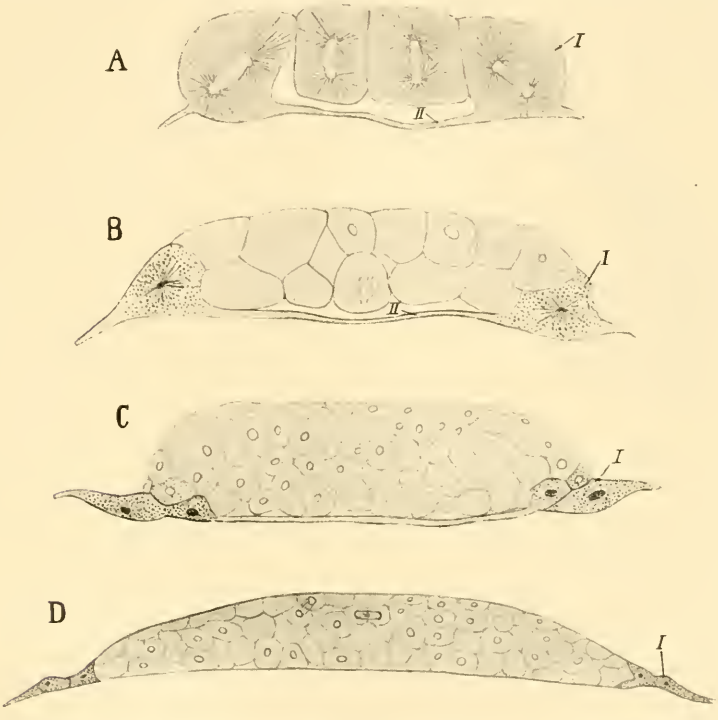


Fig. 103. Querschnitte durch Teleostierkeimscheiben, *A—C* von Ctenolabrus nach Agassiz und Whitman, *D* von Belone aeus nach Kopsch. (Aus O. Hertwig's Handbuch.) *I* Randzellen, welche den peripheren Periblast bilden, *II* centrales Protoplasma des Dottersackentoblasts.

diesem Momente ab ist die Scheidung zwischen Dottersackentoblast und Embryonalzellen durchgeführt, und es nehmen weder die Zellen der Keimscheibe an der Bildung des Dottersackentoblasts Theil, noch participiren die Elemente des letzteren an dem Aufbau irgend welcher Elemente des Embryos. Nach der neunten Theilung verlieren nämlich bei Belone etc. die Randsegmente an Individualität; sie verflachen sich vollständig und fliessen mit dem peripheren Protoplasma des Dottersackentoblasts zusammen, so dass von nun an eigentlich nur mehr ihre Kerne, als Dotterkerne, gesondert zur

Betrachtung kommen. His hatte diese Zellterritorien, solange sie noch höckerartig vorragen, als „Plasmachoren", ihre Zwischenräume als „Diasteme" bezeichnet. Die Dotterkerne theilen sich noch eine Zeit lang normal, später jedoch zeigen sie Degenerationserscheinungen, multipolare Spindeln, Riesenwachsthum, amitotische Theilung etc. Die kernhaltige Plasmaschicht, welche durch die vollständige Verschmelzung der Randsegmente mit dem peripheren Protoplasma des Dottersackentoblasts entstanden ist, wird von nun an als Dottersackentoblast oder Periblast bezeichnet (*p* in Fig. 104). Sie liegt ihrer Entstehungsweise entsprechend anfangs am Rande der Keimscheibe. Später rücken die Dotterkerne unter der Keimscheibe centralwärts in die dort befindliche Plasmaschicht (centrales Protoplasma des Dottersackentoblasts, *II* in Fig. 103 *A* und *B*) vor. Letztere Schicht wird wohl auch als „intermediäre Schicht" oder wegen ihres Reichthums an Oeltröpfchen als „disque huileux" bezeichnet. Wenn die Dotterkerne in sie eingetreten sind, so ist dann die ganze Keimscheibe von kernhaltigem Dottersackentoblast unterlagert. Diese Schicht breitet sich mit der Keimscheibe immer mehr aus, und wenn die letztere den ganzen Dotter umwachsen hat, so ist die Dotterkugel ringsum von Dottersackentoblast umhüllt.

Fig. 104. Querschnitt durch den Keimscheibenrand von Leuciscus rutilus nach Van Bambeke. (Aus O. Hertwig's Handbuch.)
a Keimscheibe, *p* Periblastwulst, *d* Dotterkugel.

Es sei erwähnt, dass in manchen Fällen die Abfurchung von Blastomeren von Seiten der Segmente sich nicht nur am Rande der Keimscheibe, sondern gleichzeitig auch an ihrer Unterfläche, an ihren mehr central gelegenen, basalen Parthien vollzieht, so besonders bei den Salmoniden.

Bei den meisten Vertebraten wird die Dotterkugel sammt ihrer Periblastschicht durch den eben erwähnten Umwachsungsprocess von einer entodermalen Lage umgeben. Sie liegt dann im Inneren eines als Divertikel des Mitteldarms aufzufassenden embryonalen Anhangsorganes (Dotterbucht bei den Holoblastiern, innerer Dottersack bei den Meroblastiern). Die erwähnte entodermale Lage wandelt sich in der Umgebung der Dotterkugel zu einer Epithelschicht (Dotterepithel) um.

Von den letzten Umwandlungen der Keimscheibe, welche das sogenannte Blastulastadium kennzeichnen, sei noch Folgendes erwähnt. Es entwickelt sich eine Randverdickung, welche als Keimwall bezeichnet wird, während die übrigen Parthien der Keimscheibe später dünner werden. Eine besondere Verdickung dieses Keimwalles kennzeichnet die Stelle, an welcher die Anlage des eigentlichen Embryos im engeren Sinne zur Ausbildung kommt. Gleichzeitig entwickelt sich zwischen der Keimscheibe und der Periblastschicht eine ansehnliche, excentrisch gelagerte Höhle, welche als Keimhöhle bezeichnet wird und wohl als ein Blastocöl in Anspruch genommen werden darf (Fig. 104). Ob diese Höhle mit dem in den früheren

Furchungsstadien auftretenden Hohlraume, der sogenannten Furchungshöhle (vgl. Fig. 103 *A*), genetisch im Zusammenhange steht, erscheint noch nicht ganz klar.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, weisen die Vorgänge bei der discoidalen Furchung in den verschiedenen Gruppen des Thierreiches vielfache Analogien auf. Abgefurcht wird eigentlich nur die Keimscheibe, und diese liefert die Gewebe des Embryos, während durch den Furchungsprocess andere Elemente abgesondert werden, welche als Dotterzellen, aber vielfach syncytial verbunden, in den Dotter gelangen und dort die Verflüssigung der Reservenahrungsstoffe besorgen, ohne an der weiteren Entwicklung Theil zu nehmen. Durch einen Umwachsungsprocess gelangt dies Dotterorgan schliesslich in das Körperinnere; freilich ist es in vielen Fällen als sogenannter äusserer Dottersack schon bei der Betrachtung von aussen als abgesetztes Anhangsorgan kenntlich. Wir verstehen unter dieser Bezeichnung das Dotterorgan sammt den es umhüllenden Leibeswänden. Die Furchungshöhle ist bei der discoidalen Furchung stark zurückgebildet oder fehlt vollständig.

X. Irreguläre Furchungstypen.

Wir haben im Vorhergehenden nicht die Furchungsweise sämmtlicher thierischer Formen behandelt. Wir fanden es richtiger und den Zwecken des allgemeinen Theiles entsprechender, die typischen Fälle herauszugreifen und eingehender darzustellen. Dass bei einer solchen Behandlungsweise die in der neuesten Zeit so sehr geförderte Betrachtung der determinativen Furchungsformen einen ungewöhnlichen Raum einnehmen musste, lag in der Natur der Sache.

Zum Schlusse noch einige Worte über jene Formen, die im Vorhergehenden keine Erwähnung gefunden haben und deren Behandlung dem speciellen Theile dieses Werkes überlassen bleibt. Unser Litteraturverzeichniss hat auch auf diese Formen Rücksicht genommen. Es handelt sich zum Theil um Typen, deren Verständniss dem Leser keine besonderen Schwierigkeiten bereitet. Wir rechnen z. B. hierher die ungemein reguläre Furchung der Sagitten und der Phoroniden. Die Furchung der Enteropneusten soll nach Davis Anklänge an die des Amphioxus aufweisen. (Wir haben die betreffende Arbeit bisher noch nicht einsehen können.) In der Furchung der Bryozoen und der Brachiopoden kehren bei totaler, adäqualer Furchungsweise schachbrettartige Configurationen wieder (vgl. Spec. Theil, p. 1191, Fig. 692), wie sie bei der Eitheilung der Amphibien, Pyrosomen und Teleostier zu beobachten sind.

In der Furchung der Poriferen und Cnidaria finden sich bei den verschiedenen Formen die mannigfaltigsten Varianten, die aber wohl sämmtlich dem Radiärtypus zuzurechnen sind. Es finden sich adäquale, inäquale und — wie erwähnt — zum superficiellen Typus hinüberleitende Formen. Während in manchen Fällen die Furchung eine streng gesetzmässige zu sein scheint, zeigt sich in anderen eine grosse Neigung zu Unregelmässigkeiten aller Art. Wir dürfen nicht unerwähnt lassen, dass die Furchung mancher der hier zur Erwähnung kommenden Gruppen bisher noch weniger genau studirt worden ist. Bei den Cnidariern findet sich vielfach die

Angabe, dass die Furchung nicht mit einer regulären Coeloblastula abschliesse, sondern in einem soliden, isotropen, aus dicht gedrängten Zellen aufgebauten Endstadium, einer sogenannten Morula, ihren Abschluss finde. Wir kommen auf diese Verhältnisse im folgenden Capitel zurück.

Ein derartiges Stadium wurde auch für die Orthonectiden beschrieben, bei denen, wie bei den Dicyemiden, die Furchung dem totalen inäqualen Typus folgt.

In manchen Fällen werden die Furchungsbilder dadurch unregelmässig, dass dem Keime fremde Elemente (Follikelzellen oder Dotterzellen) sich zwischen die Blastomeren eindrängen und das Gefüge der Furchungsstadien lockern. Dies ist bei den Salpen der Fall, und wir haben es auch oben (p. 142) für die Pyrosomen erwähnt. Der gleichen Ursache ist die „Blastomerenanarchie" der Planarien und Alloiocölen zuzuschreiben, während die Rhabdocölen und Acölen gedrängtere Blastomerenanordnung mit inäqualer Furchung aufweisen. Hier schliessen sich im Allgemeinen auch die Furchungsbilder der Cestoden und Trematoden an. Erwähnung verdient die merkwürdige Anordnung der Blastomeren des Stadiums 4 von Polystomum, bei welchem sämmtliche 4 Zellen in einer einzigen Reihe angeordnet erscheinen, eine Configuration, die nach Zur Strassen auch bei Bradynema rigidum sich vorfindet.

Litteratur.

In dem vorliegenden Verzeichniss erscheinen nur jene Arbeiten aufgenommen, welche in den Uebersichten des Speciellen Theiles I. Auflage nicht angeführt sind.

Allgemeines über Furchung.

Braem, F. *Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zelltheilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Eifurchung. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*

Beneden, Ed. Van. *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. cour. Acad. Roy. Belgique Bruxelles. T. 34. 1870.*

Child, C. M. *Some considerations regarding so called formative substances. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 11. 1906.*

Conklin, E. G. *Cleavage and differentiation Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl for 1896/97. Boston 1898.*

— *Protoplasmic movement as a factor of differentiation. Ibid. 1898.*

Driesch, H. *Entwicklungsmechanische Studien. III.—VI. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. Bd. 1892.*

— *Von der Beendigung morphogener Elementarprocesse. Arch. Entw.-Mech. 6. Bd. 1898.*

— *Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. Entw.-Mech. 4. Bd. 1896.*

Eternod, A. C. F. *Contribution à la classification embryologique des œufs. Bibl. anat. Paris. T. 8. 1900.*

— *Essai d'une nouvelle classification embryologique des ovules. C. R. 13. Congrès intern. Méd. Paris, Sect. Hist. 1900.*

Godlewski, E. jun. *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Factoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. Entw.-Mech. 26. Bd. 1908.*

Goldschmidt, R., und Popoff, M. *Ueber die sogenannte hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier. Biol. Centralbl. 28. Bd. 1908.*

Haeckel, E. *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Vol. 9. 1877.*

Hallez, P. *A propos de l'essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryologique de M. L. F. Henneguy. C. R. Soc. Philomath. Paris. 1893.*

— *Quelques réflexions sur la classification embryologique des Métazoaires etc. Rev. Biol. Nord de la France. Ann. 6. 1893.*

Henneguy, L. F. *Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique. Bull. Soc. Philomath. Paris. 1892.*

Hertwig, R. *Ueber neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung. 1. Bd. 1908.*

— *Ueber das Wechselverhältniss von Kern und Protoplasma. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 1903.*

— *Ueber Correlation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzirung und die Theilung der Zelle. Biol. Centralbl. 23. Bd. 1903.*

Leydig, Fr. *Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. Oken's Isis. 1848.*

Lillie, Fr. *Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. Experim. Zool. Vol. 3. 1906.*

Ludwig, H. *Die Eibildung im Thierreiche. Arb. aus dem Zool. Inst. Würzburg. 1. Bd. 1874.*

Rabl, C. *Ueber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig. 1906.*

Spaulding, E. G. *The special physics of segmentation as shown by the synthesis, from the standpoint of universally valid dynamic principles, of all the artificial parthenogenetic methods. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 6. 1904.*

— *The energy of segmentation. An application of physical laws to organic events. Journ. Exper. Zool. Baltimore. Vol. 4. 1907.*

Zur Strassen, O. *Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage einer Entwicklungsmechanik dieser Species. Zoologica. Stuttgart. 17. Bd. Heft 40². 1906.*

Treadwell, A. L. *Equal and unequal cleavage in Annelids. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl. for 1897/98. Boston 1899.*

Ziegler, H. E. *Die ersten Entwicklungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Festschr. f. Haeckel. 1904.*

Porifera.

Aeltere Angaben über Furchung von Goette, Haeckel, Keller, Metschnikoff, F. E. Schulze und Anderen. Ferner:

Maas, O. *Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. Morph. 7. Bd. 1893.*

— *Ueber Reifung und Befruchtung bei Spongien. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.*

Wilson, H. V. *Observations on the gemmule and egg development of marine Sponges. Journ. Morph. Vol. 9. Boston. 1893.*

Cnidaria.

Allen, C. M. *A contribution to the development of Parypha crocea. Biol. Bull. Boston. Vol. 1. 1900.*

Andrews, E. A. *Some ectosarcal phenomena in the eggs of Hydra. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 18. 1898.*

Appellöf, A. *Studien über Actinienentwicklung. Bergens Mus. Aarbog. No. 1. 1900.*

Bigelow, R. P. *Studies on the nuclear cycle of Gonionemus Murbachi. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 48. 1907.*

Brauer, A. *Zur Entwicklungsgeschichte der Hydra. Zool. Anz. 13. Jahrg. 1890.*

— *Ueber die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

— *Ueber die Entstehung der Geschlechtsproducte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.*

Bunting, M. *The origin of the sex-cells in Hydractinia and Podocoryne; and the development of Hydractinia. Journ. Morph. Boston. Vol 9. 1894.*

Faurot, L. *Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies. Arch. Zool. expér. (4) T. 6. 1907.*

Gerd, Wl. *Zur Frage über die Keimblätterbildung bei den Hydromedusen. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.*

Haecker, V. *Die Furchung des Eies von Aequorea forskalea. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.*

Hargitt. Ch. W. *A contribution to the natural history and development of Pennaria tiarella. Am. Nat. Vol. 34. 1900.*

— *The early development of Eudendrium. Zool. Jahrb. Morph. 20. Bd. 1904.*

— *The early development of Pennaria tiarella. Arch Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.*

— *Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 16. Bd. 1904.*

— *The Organization and early development of the egg of Clava leptostyla. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 10. 1906.*

Harm, K. *Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Zeit. Wiss. Zool. 73. Bd. 1902.*

Hickson, S. J. *On the maturation of the ovum and the early stages in the development of Allopora. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 30. 1890.*

— *The early stages in the development of Distichopora violacea. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 35. 1903.*

— *On the development of Alcyonium. Rep. 64. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1905.*

— *Liverpool Mar. Biol. Committee Memoirs. 5. Alcyonium. 1901.*

Hyde, Ida, H. *Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeit. Wiss. Zool. 58. Bd. 1894.*

Maas, O. *Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Phys. München. 17. Bd. 1902.*

— *Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 82. Bd. 1905.*

Mc Murrich, J. Pl. *The development of Cyanea arctica. Amer. Natural. Vol. 25. 1891.*

— *Contribution on the morphology of the Actinozoa. II. On the development of Hexactiniae. Journ. Morph. Vol 4. 1891.*

Morgenstern, P. *Untersuchungen über die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. Bd. 1901.*

Perkins, H. F. *The development of Gonionema Murbachii. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 54. 1903.*

Schimkewitsch, Wl. *Sur la segmentation et formation de l'endoderme des Hydroméduses. Rev. Sc. nat. Pétersb. Ann. 1. 1890.*

Stschelkanowzew, J. *Die Entwicklung von Cunina proboscidea. Mitth. Zool. St. Neapel. 17. Bd. 1906.*

Tannreuther, G. W. *The development of Hydra. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 14. 1908.*

Torrey, H. B. *Biological studies on Corymorpha. 2. The development of C. pendula from the egg. Univ. Calif. Publ. Z. Vol. 3. 1907.*

Wulfert, J. *Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni. Zeit. Wiss. Zool. 71. Bd. 1902.*

Zoja, Raff. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune Meduse. Anat. Anz. 10. Bd. 1894.*

— *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune Meduse. Arch. Entw.-Mech. 1. Bd. 1895.*

Ctenophora.

Vergleiche die älteren Angaben von A. Agassiz, Chun, Fol, Kowalevsky und Metschnikoff, ferner die entwicklungsmechanischen Untersuchungen von Driesch und Morgan, Fischel, Ziegler, welche im Allg. Theil p. 132 angeführt sind. Darunter besonders

Ziegler, H. E. *Experimentelle Studien über Zelltheilung. 3. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

Turbellaria.

Bresslau, E. *Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. Zool. Anz. 22. Bd. 1899.*

— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte etc. 1. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*

Gardiner, Edw. *Early development of Polychoerus caudatus. Journ. Morph. Boston. Vol. 11. 1895.*

Georgévitch, J. *Étude sur le développement de la Convoluta roscoffensis. Arch. Zool. expér. (3) T. 7. 1899.*

Lang, A. *Die Polycladen. Fauna und Flora Golf. Neapel. 11. Monogr. 1884.*

Mathiesen, E. *Die Embryonalentwicklung der Süsswasserdendrocölen. Zool. Anz. 27. Bd. 1903.*

— *Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocölen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 77. Bd.. 1904.*

Stevens, N. *On the germ-cells and the Embryology of Planaria simplicissima. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 56. 1904.*

Surface, F. M. *The early development of a Polyclad, Planocera inquilina. Proc. Ac. N. Sc. Philadelphia 1907.*

Wilson, E. B. *Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence etc. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 11. 1898.*

Trematodes.

Goldschmidt, R. *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 72. Bd. 1902.*

— *Ueber Bau und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus. Centralbl. f. Bakt. 1. Abth. 32. Bd. 1902.*

— *Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Morph. 21. Bd. 1905.*

Halkin, H. *Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. Biol. T. 18. 1901.*

Janicki, C. v. *Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung von Gyrodactylus elegans. Zool. Anz. 26. Bd. 1903.*

Katharinev, L. *Ueber Entwicklung von Gyrodactylus elegans. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904.*

Ortmann, W. *Embryonalentwicklung des Lebercgels. Zool. Jahrb. Anat. 26. Bd. 1908.*

Schubmann, W. *Ueber Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica. Zool. Jahrb. Morph. 21. Bd. 1905.*

Cestodes.

Janicki, C. v. *Zur Embryonalentwicklung der Taenia serrata. Zool. Anz. 30. Bd. 1906.*

— *Ueber die Embryonalentwicklung von Taenia serrata. Zeitschr. f. wiss. Zool. 87. Bd. 1907.*

Saint-Remy, G. *Le développement embryonnaire dans le genre Anoplocephala. Arch. Parasit. T. 3. 1900.*

— *Contributions à l'étude du développement des Cestodes. 2. Le développement embryonnaire de Taenia serrata. Arch. Parasit. Paris. T. 4. 1901.*

— *Le développement embryonnaire des Cestodes et la théorie des feuillets germinatifs. Ibid. p. 333. 1901.*

— *Sur l'embryologie de Taenia serrata. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 132. 1901.*

Nemertinen.

Bürger, O. *Die Nemertinen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora etc. 22. Monogr. 1895.*

Coe, W. R. *On the development of the pilidium of certain Nemerteans. Trans. Connecticut Acad. Vol. 10. 1899.*

Lebedinsky, F. *Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Arch. mikr. Anat. 49. Bd. Auch in Biol. Centralbl. 16. u. 17. Bd. 1897.*

Wilson, Ch. B. *The habits and early development of Cerebratulus lacteus. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 43. 1900.*

Wilson, E. B. *Experiments on cleavage and localization in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech. 16. Bd. 1903.*

Yatsu, N. *Experiments on the development of egg fragments in Cerebratulus. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 6. 1904.*

— *An experiment on the localization problem in the egg of Cerebratulus. Science (2) Vol. 25. 1907.*

Zeleny, Ch. *Experiments on the localization of developmental factors in the Nemertine egg. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. 1. 1904.*

Nematoden.

Boveri, Th. Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. 8. Bd. 1893.

— Die Entwicklung von Ascaris megalocephala. Festschr. f. Kupffer. Jena. 1899.

List, Th. Zur Entwicklungsgeschichte von Pseudalius inflexus. Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893.

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Inaug.-Diss. Jena. 1894.

Martini, E. Ueber Furchung und Gastrulation bei Cucullanus elegans. Zeitschr. f. wiss. Zool. 74. Bd. 1903.

— Ueber Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 81. Bd. 1906.

— Ueber Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. II. Theil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 86. Bd. 1907.

Müller, H. Beitrag zur Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Zoologica. Heft 41. 1903.

Spemann, H. Zur Entwicklung des Strongylus paradoxus. Zool. Jahrb. Morph. 8. Bd. 1895.

Wandollek, B. Zur Embryonalentwicklung des Strongylus paradoxus. Arch. Nat. 58. Jahrg. 1891.

Ziegler, H. E. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.

Zoja, R. Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.

Zur Strassen, O. Bradynema rigidum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.

— Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.

— Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala etc. Zoologica. 17. Bd. Heft 40. 1906.

Rotatorien.

Car, Lazar Die embryonale Entwicklung von Asplanchna Brightwellii. Biol. Centralbl. 19. Bd. 1899.

Mrázek, A. Zur Embryonalentwicklung der Gattung Asplanchna. Sitz.-Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 1897.

Jennings, H. S. The early development of Asplanchna Herrickii. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 30. 1896.

Zelinka, C. Studien über Räderthiere. 3. Zur Entwicklungsgeschichte der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. 1891.

Ferner **Tessin** 1886.

Polychäten.

Carazzi, D. Ricerche embryologiche e citologiche sull'uovo di Myzostoma glabrum. Monit. Zool. Ital. Ann. 15. 1904.

Child, C. M. A preliminary account of the cleavage of Arenicola etc. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1897.

— The early development of Arenicola and Sternaspis. Arch. f. Entw.-Mech. 9. Bd. 1900.

Eisig, H. Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 13. Bd. 1898.

Lillie, Fr. R. Adaptation in cleavage. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl. f. 1898. Boston. 1899.

— Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. 3. 1906.

Mead, A. D. Preliminary account of the cell-lineage of Amphitrite and other Annelids. Journ. Morph. Boston. Vol. 9. 1894.

— The early development of marine Annelids. Journ. Morph. Boston. Vol. 13. 1897.

— The cell-origin of the prototroch. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. Woods Holl f. 1898. Boston. 1899.

— The rate of cell-division and the function of the centrosome. Ibid. f. 1896/97 Boston. 1898.

Nelson, J. A. *The early development of Dinophilus, compared with that of the Annelids. Amer. Nat. Vol. 38. 1904.*
— *The early development of Dinophilus. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia. Vol. 56. 1905.*
Schimkewitsch, Wl. *Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom Weissen Meere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. Bd. 1895.*
Treadwell, A. L. *The cell-lineage of Podarke obscura. Prel. Comm. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1897.*
— *Equal and unequal cleavage in Annelids. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl. f. 1898. Boston. 1899.*
— *The cytogeny of Podarke obscura. Journ. Morph. Boston. Vol. 17. 1901.*
Wilson, E. B. *The cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. Boston. Vol. 6. 1892.*
— *Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 11. 1898.*
Wistinghausen, C. v. *Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1891.*
Wolterеck, R. *Beiträge zur praktischen Analyse der Polygordius-Entwicklung etc. Arch. f. Entw.-Mech. 18. Bd. 1904.*

Oligochäten.

Roule, L. *Étude sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin (Enchytraeoides marioni). Ann. Sc. Nat. (Zool.) (7) T. 7. 1889.*
Vejdovsky, Fr. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft 1—4. Prag. 1883 bis 1892.*
Wilson, E. B. *Embryology of the Earthworm. Journ. Morph. Boston. Vol. 3. 1890.*
— *The origin of the mesoblast-bands in Annelids. Journ. Morph. Vol. 4. 1891.*

Hirudineen.

Brandes-Leuckart. *Parasiten des Menschen. 2. Aufl. 1901.*
Fitatow, D. *Einige Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge bei Nephelis vulgaris. Zool. Anz. 21. Bd. 1898.*
Sukatschoff, B. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. II. Nephelis. Zeitschrift f. wiss. Zool. 73. Bd. 1903.*

Gephyreen.

Gerould, J. H. *The development of Phascolosoma. Prel. Nat. Arch. Zool. expér. (4) T. 2. Notes p. 17—29. 1903.*
— *Studies on the embryology of the Sipunculidae Mark. Annivers. Vol. New York. 1904.*
— *A key to the development of Sipunculus nudus. Am. Natural. Vol. 38. 1904.*
— *The development of Phascolosoma. Zool. Jahrb. Abth. Morph. 23. Bd. 1906.*
Torrey, J. C. *The early development of the mesoblast in Thalassema. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*
— *The early embryology of Thalassema. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 14. 1903.*

Chätognathen.

Doncaster, L *Notes on the development of Sagitta. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 11. 1902.*
— *On the development of Sagitta. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 46. 1902.*
Jourdain, S. *Sur l'embryogénie des Sagitta. Compt. Rend. Ac. Sc. Paris. T. 114. 1892.*

Enteropneusta.

Davis, B. N. *The early life-history of Dolichoglossus pusillus. Univ. California Publications Zool. Vol. 4. 1908.*

Echinoderma.

Vergleiche die Litteratur über Entwicklungsmechanik im Allgemeinen Theile, II. Capitel, und im Speciellen auf p. 121.

Andrews, G. F. *Some spinning activities of Starfish- and Sea-Urchin eggs. Journ. Morph. Boston. Vol. 12. 1897.*
Boveri, Th. *Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. Physik. Med.-Ges. Würzburg. (2) 34. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongyloeentrotus lividus. Zool. Jahrb. Morph. 14. Bd. 1901.*
Field, G. W. *Contributions to the embryology of Asterias vulgaris. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 10. 1891.*
Goldschmidt, R. *und* **Popoff, M.** *Ueber die sogenannte hyaline Plasmaschicht der Seeigeleier. Biol. Centralbl. 28. Bd. 1908.*
Hammar, J. A. *Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*
— *Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch oder primär? Arch. f. mikr. Anat. 55. Bd. 1900.*
Mortensen, Th. *Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1894.*
Russo, A. *Die Keimblätterbildung bei Amphiura squamata. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
— *Le prime fasi di sviluppo nell' Amphiura squamata. Bull. Soc. Natural. Napoli. Ann. 5. 1891.*
— *Embriologia dell' Amphiura squamata. Atti Accad. Napoli (2) Vol. 5. 1892.*
— *Contribuzione all' embriologia degli Echinodermi e sviluppo dell' Asterias glacialis etc. Bull. Soc. Natural. Napoli. Vol. 6. 1892.*
Schmidt, H. *Zur Kenntniss der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verh. d. Phys. Med. Ges. Würzburg. (2) 36. Bd. 1904.*
Seeliger, O. *Die Embryonalentwicklung der Comatula (Antedon rosacea). Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.*
— *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden (Antedon rosacea). Zool. Jahrb. Morph. 6. Bd. 1892.*
Théel, Hj. *On the development of Echinocyamus pusillus. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsala. Ser. 3. 1892.*
Wilson, E. B., *and* **Mathews, A. P.** *Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. Journ. Morph. Boston. Vol. 10. 1895.*
Ziegler, H. E. *Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. D. Zool. Ges. 6. Vers. 1896.*
— *Die ersten Entwicklungsvorgänge des Echinodermeneies, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Festschr. f. Haeckel. 1904.*

Crustaceen.

Abric, P. *Les premiers stades du développement de la Sacculine. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 139. 1904.*
Agar, W. E. *Note on the early development of a Cladoceran (Holopedium gibberum). Zool. Anz. 33. Bd. 1908.*
Artom, C. *La maturazione etc. dell' Artemia salina di Cagliari. Biologica. Vol. 1. 1908.*
Bigelow, M. A. *On the early development of Lepas fascicularis. Anat. Anz. 12. Bd. 1896.*
— *Notes on the first cleavage of Lepas. Zool. Bull. Boston. Vol. 2. 1899.*
— *The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 40. 1902.*
Brauer, Aug. *Ueber das Ei von Branchipus grubei von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Akad. Berlin. 1892.*
Brooks, W. K., *and* **Herrick, F. H.** *The embryology and metamorphosis of the Macroura, Mem. Nat. Acad. Sc. Washington. Vol. 5. 1892.*
Bumpus, H. C. *The embryology of the American Lobster. Journ. Morph. Boston. Vol. 5. 1891.*
Butschinsky, P. *Die Furchung des Eies und die Blastodermbildung bei Nebalia. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte der Nebalia geoffroyi. Zool. Anz. 23. Bd. 1900.*
— *Zur Embryologie der Cumaceen. Zool. Anz. 16. Jahrg. 1893.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte von Gebia litoralis. Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.*
Cano, G. *Sviluppo dei Portunidi. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL) (3) T. 8. 1892.*
— *Sviluppo e morfologia degli Oxyrhynchi. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 10. Bd. 1893.*
— *Sviluppo dei Dromidei. Atti Accad. Napoli. (2) Vol. 6. 1893.*
— *Dorippe. Studio morfologico. Ibid. 1893.*
Caullery, M., *et* **Mesnil, F.** *Recherches sur l'Hemioniscus etc. Bulletin Sc. France Belg. T. 34. 1901.*
Della Valle, A. *Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna und Flora Golf. Neapel. 20 Monogr. 1893.*

Gorham, F. P. *The cleavage of the egg of Virbius. Journ. Morph. Boston. Vol. 11. 1896.*
Grobben, C. *Einige Bemerkungen zu Samassa etc. (Moina). Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.*
Groom, T. T. *Early development of Cirripedia. Phil. Trans. Vol. 185. B. 1894.*
Haecker, V. *Ueber die Entwicklung des Wintereies von Moina paradoxa. Ber. d. Nat. Ges. Freiburg. 7. Bd. 1893; 8. Bd. 1894.*
— *Die Keimbahn von Cylops. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*
— *Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. 37. Bd. 1902.*
— *Die Kerntheilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892.*
Heidecke, P. *Untersuchungen über die ersten Embryonalstadien von Gammarus locusta. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. 38. Bd. 1904.*
Herrick, F. H. *The development of the American Lobster. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
— *The American Lobster: a study of its habits and development. Washington, Bull. U. S. Fish. Comm. Vol. 15. 1895. Siehe auch Brooks und Herrick.*
Ishikawa, C. *Ueber das rhythmische Auftreten der Furchungslinie bei Atyephira compressa. Arch. Entw. Mech. 15. Bd. 1902.*
Langenbeck, Clara. *Formation of the germ-layers in the Amphipod Microdeutopus gryllotalpa. Journ. Morph. Boston. Vol. 14. 1898.*
Lebedinski, J. *Einige Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seekrabben. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
— *Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommerei. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
Mc Clendon, J. F. *On the development of parasitic Copepods. Pt. I and II. Biol. Bull. Vol. 12. 1906.*
Mc Murrich, J. Pl. *The formation of the germ-layers in the Isopod Crustacea. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.*
— *Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph. Boston. Vol. 11. 1895.*
— *The segmentation of the ovum in terrestrial Isopods. Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.*
Pedaschenko, D. *Sur la segmentation de l'œuf et la formation des feuilles embryonaires chez la Lernaea branchialis. Rev. Sc. nat. Pétersbourg. Ann. 4. 1893.*
— *Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg. T. 26. 1899.*
Robinson, Marg. *On the development of Nebalia. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 50. 1906.*
Roule, L. *Études sur le développement des Crustacées (Porcellio). Ann. Sc. Nat. (7) T. 18. 1894.*
— *Études etc. 2. étude. Ann. Sc. nat. (8) T. 1 and T. 2. 1896). (Palaemon.)*
Samassa, P. *Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. 1. Moina rectirostris. Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.*
— *Die Keimblätterbildung bei Moina. Erwiderung an Grobben. Zool. Anz. 16. Jahrg. 1893.*
— *Die Furchung der Wintereier der Cladoceren. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*
Samter, M. *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. 68. Bd. 1900.*
Sars, G. O. *On the propagation and early development of Euphausiidae. Arch. Mat. Nat. Kristiania. 20. Bd. 1898.*
Schimkewitsch, W. *Studien über parasitische Copepoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61. Bd. 1896.*
— *Einige Worte über die Entwicklung der parasitischen Copepoden. Zool. Anz. 22. Bd. 1899.*
Smith, Geo. *The Rhizocephala. Fauna und Flora Golf. Neapel. 29. Monogr. 1906.*
Sudler, M. T. *The development of Penilia Schmackeri. Proc. Boston Soc. N. H. Vol. 29. 1899.*
Wagner, Jul. *Untersuchungen etc. Embryonale Entwicklung von Neomysis vulgaris. Arb. Nat. Ges. Petersburg. 26. Bd. 1896.*
Weldon, W. F. R. *The formation of the germ-layers in Crangon vulgaris. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 33. 1892.*
Woltereck, R. *Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 64. Bd. 1898.*

Limulus.

Kingsley, J. S. *The embryology of Limulus. Journ. Morph. Boston. Vol. 7. 1892.*
Kishinouye, K. *A preliminary note on the development of Limulus longispinus. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891.*
— *On the development of Limulus. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 5. 1892.*

Arachnoiden.

Barrois, J. Mémoire sur le développement des Chelifer. Rev. Suisse Zool. T. 3. 1896.

Bonnet, Am. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés. Ann. Univ. Lyon. (2) Fasc. 20. 1907.

Brauer, A. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. I. Theil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1894.

Faussek, V. Matériaux pour servir à l'embryologie de Phalangium. Rev. Sc. nat. Pétersbourg. Ann. 1. 1890.

— Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892.

Gough, L. H. The development of Admetus pumilio (Pedipalps.). Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 45. 1902.

Jourdain, S. Sur le développement du Trombidion holosericum. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 125. 1897.

Kishinouye, K. On the development of Araneina. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 4. 1891.

Schimkewitsch, W. Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus. Zool. Anz. 26. Bd. 1903.

— Zur Embryologie der Telyphonidae. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. T. 33. 1904.

— Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 81. Bd. 1906.

Vejdovsky, Fr. Sur la question de la segmentation de l'œuf et la formation du blastoderme des Pseudoscorpionides. Congr. Internat. Zool. 2. Sess. 1. Part. 1892.

Wagner, Jul. Zur Entwicklungsgeschichte der Milben. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.

— Die Embryonalentwicklung von Ixodes calcaratus. Arb. Zool. Lab. Univ. Petersburg. No. 5. 1894.

Pantopoda.

Meisenheimer, J. Ueber die Entwicklung der Pantopoden etc. Verh. D. Zool. Ges. 12. Vers. 1902.

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Ammothea echinata. Zeitschrift f. wiss. Zool. 72. Bd. 1902.

Tardigraden.

Erlanger, R. v. Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (Macrobiotus macronyx). Biol. Centralbl. 14. u. 15. Bd. 1894 u. 1895.

— Beitrag zur Morphologie der Tardigraden. 1. Zur Embryologie eines Tardigraden, Macrobiotus macronyx. Morph. Jahrb. 22. Bd. 1895.

Onychophora.

Bouvier, E. L. Les œufs des Onychophores. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris. (4) T. 6. 1904.

— Monographie des Onychophores. Ann. Sc. nat. (9) T. 2 u. 5. 1906 u. 1907.

Purcell, F. W. On some earlier stages in the development of Peripatus Balfouri. Rep. 75. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. 1906.

Myriopoden.

Cholodkowsky, N. Zur Embryologie der Diplopoden. C. R. Soc. Natural. Pétersbourg. 1895.

Heymons, R. Die Entwicklungsgeschichte des Scolopender. Zoologica. Heft 33. 1901.

Silvestri, Fil. Sulla morfologia dei Diplopodi. Atti Accad. Lincei. Rend. (5) Vol. 7. 1898.

Insecten.

Canto, P. Sobra la embriolojía del Margarodes vitium. Act. Soc. Sc. Chili Santiago. Ann. 6. 1896.

Carrière, J., und *Bürger, O.* Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria). Nova Acta Leop. Car. 69. Bd. 1897.

Claypole, Agnes M. *The embryology of the Apterygota. Zool. Bull. Vol. 2. 1898.*
— *The embryology and oogenesis of Anurida maritima. Journ. Morph. Vol. 14. 1898.*
— *Some points on cleavage among Arthropods. Trans. Amer. Micr. Soc. Vol. 19. 1898.*

Dickel, O. *Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. 77. Bd. 1904.*

Friedrichs, K. *Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Acad. Leop. Car. 85. Bd. 1906.*

Giardina, A. *Primi stadi embrionali della Mantis religiosa. Monit. Zool. Ital. Ann. 8. 1897.*

Henking, H. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. 3. Specielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.*

Heymons, R. *Ueber die Entwicklung des Ohrwurms (Forficula auricularia). Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin. 1893.*
— *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren etc. Jena 1895.*
— *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitz.-Ber. Acad. Berlin. 1896.*
— *Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. Abh. Acad. Berlin. 1896.*
— *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1897.*
— *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta Leop. Car. 74. Bd. 1899.*

Heymons, R. und H. *Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verh. D. Zool. Ges. 15. Vers. 1905.*

Karawajeff, Wl. *Zur Embryonalentwicklung von Pyrrhocoris apterus. Not. Nat. Ges. Kijeff. 13. Bd. 1893.*

Kulagin, N. *Zur Entwicklungsgeschichte des Platygaster instrigator. Zool. Anz. 13. Jahrg. 1890.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte des Platygaster instrigator. Biol. Centralbl. 10. Bd. 1890.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.*
— *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1897.*

Lécaillon, A. *Recherches sur l'œuf et le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Thèse Paris. 1898.*

Lemoine, V. *Etude comparée du développement de l'œuf dans la forme agame aptère .... du Phylloxera. Zool. Anz. 16. Jahrg. 1893.*

Marchal, P. *Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Platygasters. Arch. Zool. expér. (4) T. 4. 1906.*

Noak, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. Bd. 1901.*

Prowazek, S. *Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien. 12. Bd. 1900.*

Schwangart, F. *Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76. Bd. 1904.*
— *Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biol. Centralbl. 25. Bd. 1905.*
— *Ueber die Beziehungen zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei Endromis versicolor. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. 22. Bd. 1907.*

Silvestri, Fil. *Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti (Litomastix truncatellus) 2. Nota prel. Ann. Scuola Agricolt. Portici. Vol. 6. 1906.*

Tannreuther, Geo. *History of the germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb. Morph. 24. Bd. 1907.*

Tichomirowa, O. S. *Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Festschr. f. Leuckart. Leipzig. 1892.*

Toyama, K. *Contributions to the study of Silk-Worms. Bull. Coll. Agricolt. Tokyo Univ. Vol. 5. 1902.*

Uzel, H. *Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*
— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*
— *Studien über die Entwicklung der apterygoten Insecten. Berlin 1898.*

Wheeler, W. M. *A contribution to insect embryology. Journ. Morph. Boston. Vol. 8. 1893.*

Amphineura.

Metcalf, M. M. Contributions to the embryology of Chiton. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 5. 1893.
Heath, H. The development of Ischnochiton. Zool. Jahrb. Morph. 12. Bd. 1899.

Lamellibranchia.

Drew, G. A. Notes on the embryology etc. of Yoldia. Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 1. 1897.
— The life-history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 44. 1901.
Lillie, F. R. Preliminary account of the embryology of Unio complanata. Journ. Morph. Boston. Vol. 8. 1893.
— The embryology of the Unionida. Journ. Morph. Boston. Vol. 10. 1895.
— The organization of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. Journ. Morph. Boston. Vol. 17. 1901.
Meisenheimer, J. Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Habilitationsschrift Marburg. 1899.
— Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1901.
Sigerfoos, C. P. The Pholadidae. Note on the early stages of development. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 14. 1895.
Stauffacher, H. Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. 38. Bd. 1893.
— Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jena. Zeitschr. Nat. 28. Bd. 1893.

Solenoconcha.

Wilson, E. B. Experimental studies on germinal localization. 1. The germ-regions in the egg of Dentalium. Journ. Exper. Zool. Baltimore. Vol. 1. 1904.
— Experiments of the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. Ibid. Vol. 1. 1904.

Gastropoda.

Carazzi, D. L'embriologia dell'Aplysia limacina etc. Anat. Anz. 17. Bd. 1900.
— L'embriologia dell'Aplysia limacina e i problemi fondamentali dell'embriologia comparata. Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze. Vol. 5. 1905.
Casteel, D. Br. The development of the germ-layers in a nudibranch Mollusk. Amer. Nat. Vol. 38. 1904.
— The cell-lineage and early development of Fiona marina, a nudibranch Mollusk. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 56. 1905.
Conklin, E. G. Preliminary note on the embryology of Crepidula. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 10. 1891.
— The cleavage of the ovum of Crepidula fornicata. Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
— The embryology of Crepidula. Journ. Morph. Boston. Vol. 13. 1897.
— The cause of inverse symmetry. Anat. Anz. 23. Bd. 1903.
— The embryology of Fulgur. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. Vol. 59. 1907.
Crampton, H. E. Reversal cleavage in a sinistral Gastropod. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 8. 1894.
— Experimental studies on Gasteropod development. Arch. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.
Fujita, T. On the formation of the germinal-layers in Gastropoda. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 20. 1904.
Georgevitch, P. Zur Entwicklungsgeschichte von Aplysia depilans. Anat. Anz. 18. Jahrg. 1900.
Guiart, J. Contributions à l'étude des Gastéropodes opisthobranches (Céphalaspides). Mém. Soc. Zool. France. T. 14. 1901.
Heymons, R. Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Zeitschr. f. wiss. Zool. 56. Bd. 1893.
Holmes, S. J. Reversal of cleavage in Ancylus. Amer. Nat. Vol. 33. 1899.
— The early development of Planorbis. Journ. Morph. Boston. Vol. 16. 1900.
— The early cleavage and formation of the mesoderm of Serpulorbis. Biol. Bull. Vol. 1. 1900.
— A preliminary account of the cell-lineage of Planorbis. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1897.

Knipowitsch, N. *Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biol. Centralbl. 11. Bd. 1891.*
Kofoid, C. A. *On some laws of cleavage in Limax. Proc. Amer. Acad. Boston. Vol. 29. 1894.*
— *On the early development of Limax. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 27. 1895.*
Mazzarelli, G. *Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL). (3) T. 9. 1893.*
— *A proposito dell' embriologia dell' Aplysia limacina. Zool. Anz. 23. Bd. 1900.*
Meisenheimer, J. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.*
Robert, A. *La segmentation dans le genre Trochus. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 132. 1901.*
— *Recherches sur le développement des Troques. Arch. Zool. expér. (3) T. 10. 1903.*
— *Le mésoderme du Troque. Mém. Soc. Zool. France. T. 17. 1905.*
Schimkewitsch, W. *Experimentelle Untersuchungen an Eiern von Philine aperta. Zeitschr. f. wiss. Zool. 83. Bd. 1905.*
Schmidt, F. *Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrb. Morph. 7. Bd. 1894.*
Tönniges, K. *Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.*
Viguier, Cam. *Contribution à l'étude du développement de la Tethys fimbriata. Arch. Zool. expér. (3) T. 6. 1898.*
Wierzejski, A. *Die Entwicklung des Mesoderms bei Physa fontinalis. Biol. Centralbl. 17. Bd. 1897.*
— *Embryologie von Physa fontinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 83. Bd. 1906.*

Cephalopoda.

Teichmann, E. *Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. Verh. D. Zool. Ges. 13. Vers. 1903.*

Phoronidea.

Brooks, W. K., and **Reinhart, P. C.** *Phoronis architecta. Mem. Nat. Acad. Sc. Washington. Vol. 10. 1906.*
Ikeda, J. *Observations on the development etc. of Actinotrocha. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 13. 1901.*
Masterman, A. *The early stages of Phoronis Buskii. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 43. 1900.*
Roule, L. *Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (Phoronis Sabatieri). C. R. Acad. Sc. Paris. T. 110. 1890.*
— *Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. Sc. nat. (8) T. 11. 1900.*
Schultz, E. *Ueber Mesodermbildung bei Phoronis. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 28. 1897.*
Selys-Longchamps, M. de. *Recherches sur le développement des Phoronis. Arch. Biol. T. 18. 1902.*
— *Phoronis. Fauna und Flora Golf. Neapel. 30. Monogr. 1907.*

Bryozoa.

Braem, F. *Die geschlechtliche Entwicklung von Paludicella Ehrenbergii. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*
— *Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Zoologica. 23. Heft. 1897.*
Calvet, L. *Sur le développement et la structure de la larve de quelques Bryozoaires cheilostomes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 127. 1898.*
— *Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. Thèse Montpellier. 1900.*
Kraepelin, K. *Die deutschen Süsswasserbryozoen. 2. Entwicklung. Abh. Nat. Ver. Hamburg. 12. Bd. 1892.*
Pace, R. M. (née Clark). *On the early stages in the development of Flustra hispida etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 50. 1906.*
Prouho, H. *Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. Zool. expér. (2) T. 10. 1892.*

Robertson, Alice. *Embryology and embryonic fission in the genus Crissia. Univ. Calif. Public. Zool. Vol. 1. 1903.*
Taylor, T. H. *The embryology of the Polyzoa. Rep. 69. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1900.*

Brachiopoda.

Conklin, E. G. *The embryology of a Brachiopod, Terebratulina septentrionalis. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 41. 1902.*
Yatsu, N. *On the development of Lingula anatina. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 17. 1902.*

Tunicata.

Brooks, W. K. *The genus Salpa. A Monograph. Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2. 1893.*
Castle, W. E. *On the cell-lineage of the Ascidian egg. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. Vol. 30. 1894.*
— *The early embryology of Ciona intestinalis. Bull. Mus. Harv. Coll. Vol. 27. 1896.*
Conklin, E. G. *The organization and cell-lineage of the Ascidian egg. Journ. Acad. N. Sc. Philadelphia (2). Vol. 13. 1905.*
— *Organ-forming substances in the eggs of Ascidians. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 8. 1905.*
— *Mosaic development in Ascidian eggs. Journ. Exper. Zool. Baltimore. Vol. 2. 1905.*
— *Does half of an Ascidian egg give rise to a whole larva? Arch. Entw.-Mech. 21. Bd. 1906.*
Damas, D. *Recherches sur le développement des Molgules. Arch. Biol. T. 18. 1902.*
Goldschmidt, R. *Notiz über die Entwicklung der Appendicularien. Biol. Centralbl. 23. Bd. 1903.*
Heider, K. *Ueber die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Fr. Berlin. 1893.*
— *Mittheilungen über die Embryonalentwicklung der Salpen. Verh. D. Zool. Ges. 3. Vers. 1894.*
— *Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis. Abh. Senck. Ges. Frankfurt. 18. Bd. 1895.*
Korotneff, A. *Tunicatenstudien. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1894.*
— *Embryonale Entwicklung der Salpa democratica. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.*
— *Embryologie der Salpa democratica. Zeitschr. f. wiss. Zool. 59. Bd. 1895.*
— *Zur Embryologie der Salpa cordiformis und musculosa. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 12. Bd. 1896.*
— *Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.*
— *Zur Embryologie von Salpa maxima. Zeitschr. f. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.*
— *Zur Kenntnis der Embryologie der Pyrosoma. Biol. Centralbl. 20. Bd. 1900.*
— *Zur Embryologie von Pyrosoma. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 17. Bd. 1905.*
Salensky, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. 1. Ueber Entwicklung von Diplosoma Listeri. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1894.*
— *Beiträge etc. 2. Didemnum niveum. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 11. Bd. 1895.*
Samassa, P. *Zur Kenntnis der Furchung bei den Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. 44. Bd. 1894.*

Amphioxus.

Cerfontaine, P. *Recherches sur le développement de l'Amphioxus. Arch. Biol. T. 22. 1906.*
Samassa, P. *Studien über den Einfluss des Dotters etc. IV. Amphioxus. Arch. Entw.-Mech. 7. Bd. 1898.*

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3507