

durch Vermittlung eines kurzen Stielehens aufsitzen, finden wir bei den katoikogenen Skorpionen, daß die Eier ihre ganze Entwicklung in Divertikeln der Uterusschläuche durchlaufen (Abb. 158, 159). Diese Divertikel lassen mehrere Abschnitte unterscheiden, die als „Radix diverticuli“ (Stielchen), Ampulle (Collar nach Laurie), Truncus, Collum und Appendix bezeichnet werden. Dieser wurstförmige Anhang ist nach Müller, Duvernoy und Laurie wichtig für die Ernährung des Embryos. In dem Truncus genannten Abschnitt macht der Embryo seine ganze Entwicklung durch und gelangt erst gegen Ende derselben in die Uterusschläuche, die also als Embryodukte fungieren, während bei den apoikogenen Skorpionen schon die befruchteten Eier in die Uteri eintreten und hier erst die ganze Embryonalentwicklung durchlaufen wird. Hier sind auch deutliche Samentaschen ausgeprägt, die bei den katoikogenen Skorpionen nicht scharf unterschieden werden können.

An den Uterusschläuchen lassen sich bei *Scorpio maurus* fünf Schichten unterscheiden, die als Membrana externa, Membrana muscularis, Membrana media, Membrana basilaris und Membrana epithelialis unterschieden werden und auch die Wandung des Eidivertikels bilden.

## V. Entwicklung

### Ia. Spermatogenese<sup>1)</sup>

Über die Spermatogenese gibt uns namentlich die Arbeit von Sokolow (1913) Aufschluß, in welcher wir auch Hinweise auf ältere Arbeiten von Metschnikoff (1868), Ganin (1867), Gilson (1884—87) und Carnoy (1885) finden. Sokolow geht von der Darstellung eines Schnittes durch eine Hodenröhre von *Euscorpius carpathicus* aus (Abb. 160); die Wand dieser Hoden-

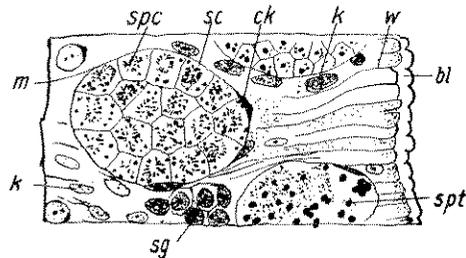


Abb. 160. Teil eines Querschnittes durch eine Hodenröhre  $\frac{400}{1}$ . *bl* Bläschen am freien Ende der Wandzellen, *ck* Kern der Spermatozyste, *k* Kerne der Wandzellen, *m* Intima externa, *sc* Spermatozyste, *sg* Spermatozoen, *spt* Spermatozyten, *w* Wandzellen,

röhre ist von hohen, prismatischen Zellen gebildet, die so weit nach innen reichen, daß das Lumen nur einen engen Spalt innerhalb der Röhre bildet oder

<sup>1)</sup> Die Abbildungen dieses Abschnittes bis einschließlich Abb. 198 beziehen sich auf *Euscorpius carpathicus*; alle Abbildungen nach Sokolow.

sogar ganz obliteriert sein kann. Das Zellplasma ist ziemlich durchsichtig; feine Granulationen und Fettkügelchen sind stellenweise bemerkbar. Am freien Ende der Zelle wird das Plasma bei Behandlung mit Osmiumsäure gegen das Lumen hin etwas stärker gefärbt und läßt ein helles Bläschen sichtbar werden; diese Bläschen der nebeneinander liegenden Zellen bilden einen das Hodenepithel umrandenden hellen Saum. Sokolow ist der Ansicht, daß diese Bläschen ein besonderes Sekret ausscheiden, in dem die Pakete reifer Samenfäden schwimmen, nachdem sie in das Lumen der Röhre gelangt sind. Die Wandzellen sind durch ziemlich große, länglich-ovale Kerne mit zahlreichen Chromatinkörnchen und einem oder zwei Nukleolen ausgezeichnet.

Nach außen ist der Hoden von einer starken Membran (intima externa) begrenzt, die von verschiedenen dicken Fasern in verschiedenen Richtungen durchkreuzt wird. Außen liegen der Membran stellenweise längliche Kerne an.

Die zwischen den Wandzellen gelegenen Spermatozysten sind oval oder rund; in ihnen sind die Samenzellen eingeschlossen, die durch ihr jeweiliges Altersstadium die verschiedene Größe der Spermatozysten bedingen. Die vorhin erwähnten länglichen Kerne liegen in der Cystenwand. Die Entstehung dieser Spermatozysten erklärt Sokolow in der Weise, daß die Wandzellen, die eine immer größer werdende Spermatogoniengruppe umschließen, allmählich zu einer dünnen Umhüllung mit bleibenden Kernen werden, deren Plasma den Samenzellen als Nahrung dienen soll. Hinsichtlich der Kerne unterscheiden sich die Wandzellen kaum von den jungen Spermatozyten, unterliegen aber mit der Zeit einer Degeneration, wobei eine Faltung eintritt und sie schließlich durch Verlust ihres Saftes lang und dünn werden.

Bei der Kernteilung findet man zahlreiche Chromosome um einen Mutterstern gruppiert, und zwar etwa doppelt so viele (170) als bei der Mitose der Spermatozyten (70 bis 80).

In jeder Spermatozyste liegen Samenzellen von etwa gleichen Entwicklungsstadien; sie stammen demnach von einer gemeinsamen Ahnengruppe ab, während die Samenzellen benachbarter Spermatozysten verschiedenen Alters sein können.

Bemerkenswert ist, daß im Hoden keine den einzelnen Etappen der Spermatogenese entsprechenden Zonen zu beobachten sind, wie dies von Tarnani für *Thelyphonus* beschrieben wurde. Ältere Spermatozyten liegen allerdings dicht an der äußeren Membran, junge nahe dem Lumen der Hodenröhre.

Die älteren Spermatozyten, die, wie erwähnt, sich dicht der äußeren Membran anlegen, sind durch bedeutende Größe ausgezeichnet (Abb. 161). Sie bilden bei ihrer Vermehrung zuerst kleinere, dann größere Gruppen von Spermatozyten. Die Zahl der Teilungen ist unbekannt, jedenfalls aber nicht konstant.

In den älteren Spermatozyten findet sich viel Plasma und ein großer runder oder ovaler Kern, der

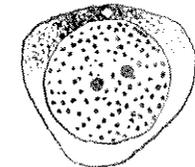


Abb. 161. Spermatozyte einer frühen Generation mit 2 Nukleolen, Zentrosom inmitten der Mitochondrienansammlung.

eine Membran und innen ein feines Achromatingerüst besitzt, auf dem viele kleine Chromatinkörnchen liegen. Nahe der Peripherie weist der Kern zwei ziemlich große Nukleolen auf, mitunter mit einigen Vakuolen im Inneren. Eine Mitochondrienmasse ist im Plasma in Form einer Kappe am Kernpol gelegen.

Von den beiden Nukleolen beginnt der eine noch lange vor der Teilung zu verschwinden; er ist schon immer viel kleiner als der andere. Er zerfällt bei der Degeneration in kleine Bröckchen, die zuerst an der Oberfläche des Kerns liegen und dann ins Plasma ausgeschieden werden. Der andere Nucleolus verschwindet kurz vor der Teilung und ist ebenso wie der kleinere in der ruhenden Spermatogonie der nächsten Generation wiederzusehen.

In der ruhenden Spermatogonie liegt das Chromatin in Form kleiner Körnchen auf dem Liningerüst verstreut, verdichtet sich dann aber, z. T. durch Verschmelzung, zu größeren Körnchen. Diese bilden manchmal tetradenartige Gebilde (Abb. 162) mit unregelmäßigen Umrissen. Später wird aus jedem dieser tetradenähnlichen Gebilde ein Chromosom.

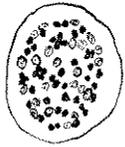


Abb. 162. Wie Abb. 161, Stadium mit tetradenähnlichen Gebilden.

Die Mitochondrien, die sich schon bei älteren Spermatogonien vorfinden, bilden oft dichte Ansammlungen kleiner Körnchen an einem Ende der Zelle nahe deren Kern, dem sie in Form einer Kappe aufsitzen; aber stets sind sie deutlich von der Kernmembran getrennt.

Eine Abstammung der Mitochondrien vom Kern ist nicht nachzuweisen. Das Auftreten zweier Mitochondrienhaufen (Abb. 163) dürfte als Vorbereitung der Zelle zur Teilung anzusehen sein.

Ein runder heller Fleck im Zentrum der Mitochondrienansammlung (vergleichbar dem von Wagner bei Spinnen in den Spermatocyten erster Ordnung gefundenen) wird als Zentrosom gedeutet. Dann dürften zwei Zentrosomen auch zwei Mitochondrienhaufen entsprechen.

In den teilungsreifen Spermatogonien wurde auch ein Zentriol gesehen, das in den ruhenden Spermatogonien nicht aufzufinden war.

Nach mehrmaliger Teilung nehmen die Spermatogonien an Plasmamenge und Kerngröße ab; sie sind zu dieser Zeit in einer Spermatocyste eingeschlossen und durch einen annähernd kegelförmigen Plasmakörper ausgezeichnet, der mit der Basis gegen die Oberfläche, mit der Spitze gegen das Zentrum der Spermatocyste gerichtet ist. Bei größerer Spermatogonienzahl innerhalb einer Spermatocyste ist deren radiäre Anordnung nicht mehr so deutlich.

Die Zahl der Chromosome ist sehr groß und schwer bestimmbar, daher die schwankenden Angaben, um so mehr, als man die beiden Endverdickungen

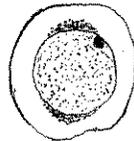


Abb. 163. Wie Abb. 161, aber mit zwei Mitochondrienansammlungen.

der hantelförmigen Chromosome leicht für zwei verschiedene Elemente halten kann.

In der Anaphase sieht man die Mitochondrien den beiden Polen und den angrenzenden Spindelteilen dicht anliegen (Abb. 165). In den späteren Generationen von Spermatogonien bilden die Mitochondrien kurze Fäden, die durch in einer Linie erfolgte Verschmelzung der Körnchen entstehen (Chondriomiten) (Abb. 166, 167). Diese ordnen sich bei der Teilung so an, daß ihre Haupttrichtung der Spindelachse parallel läuft und sie eine tonnenförmige Umhüllung der Spindel bilden. Im nächsten Ruhestadium lösen sie sich wieder in Körnchen auf. Zwischen den Spermato-

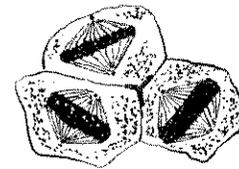


Abb. 164. Metaphase der Spermatogonienteilungen; zwischen den 3 Spermatogonien ein dreistrahliger Stern.



Abb. 165. Anaphase der Spermatogonienteilung.

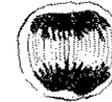


Abb. 166. Anaphase einer späteren Spermatogonienteilung.

gonien sind mitunter kurze Streifen sichtbar, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben und, wie auf Abb. 164 sichtbar ist, dann auf der Grenze zwischen drei Zellen einen dreistrahligen Stern bilden.

Nach der Rekonstruktion der Kerne und der beiden Nukleolen bleibt in den entstandenen Tochtterspermatogonien ein ringförmiges Zwischenkörperchen (Abb. 168) längere Zeit erhalten (noch während der nächsten Teilung), ein Spindelrestkörper dagegen nur viel kürzer.

Während der spermatogonialen Teilungen nehmen die Kerne an Größe allmählich ab. Die ruhenden Spermatocyten I. Ordnung sind von den jüngeren Spermatogonien kaum zu unterscheiden und besitzen gleichfalls zwei Nukleolen (Abb. 169). Sie machen vor der ersten Reifungsteilung komplizierte



Abb. 167. Spermatogonie mit Chondriomiten.



Abb. 168. Zweiker-nige Spermatogonie mit Spindelrestkörper.



Abb. 169. Spermatocyte I. Ordnung im Ruhestadium mit 2 Nukleolen.



Abb. 170. Spirem-bildung (leptotanes Stadium).

Veränderungen durch. Im Kern beginnen sich die zahlreichen Chromatinkörnchen, die gleichmäßig im Inneren des Kerns verteilt waren, in einen langen, feinen Faden (Spirem) anzuordnen, dessen dicht gedrängte Schleifen

durch den ganzen Kern auf größere Strecken zueinander parallel verlaufen (leptotänes Stadium) (Abb. 170). Nun konzentriert sich das Chromatin zu größeren Körnchen, wobei die Zahl der Spiremschleifen kleiner, ihre Entfernung voneinander größer sind. Vom Pol aus betrachtet biegt sich der Chromatinfaden schleifenartig um, und seine Umbiegungsstellen sind dem Nucleolus zum Teil zugewandt (Abb. 171). Bei fortschreitender Chromatinkonzentration entsteht schließlich ein Spirem aus groben Verdickungen von unregelmäßiger Gestalt und mit dünnen Fortsätzen besetzt (pachytänes Stadium) (Abb. 172).

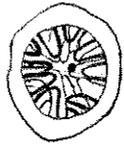


Abb. 171. Spermatocyte I. Ordnung.

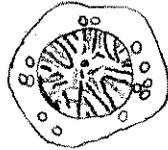


Abb. 172. Pachytänes Stadium.

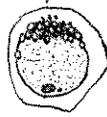


Abb. 173. Mitochondrienringe bereits gebildet.

Eine Synapsis fehlt beim Skorpion vollständig, ebensowenig wurde eine Verdoppelung der Spiremschleifen gefunden.

Von den beiden Nukleolen verschwindet der eine im leptotänen, der andere im pachytänen Stadium; die Teilung des Zentriols findet im ersteren statt.

Die bereits bei den Spermatogonien erwähnten Chondriomiten, die gleichfalls zu Beginn der Spirembildung entstehen, wobei sich die Mitochondrien zuerst über das ganze Plasma der Spermatocyten zerstreuen und dann in kurze Fäden vereinigen, sind hier nicht gerade, sondern gekrümmt, stoßen mit den freien Enden aneinander und bilden einen Ring (Abb. 173), der anfänglich seine Entstehung aus Körnchen noch erkennen läßt (Abb. 174), dann aber ganz glatt wird (Abb. 175) und an Dicke etwas



Abb. 174. Eben gebildete Mitochondrienringe.



Abb. 175. Dieselben in verschiedenen Ansichten.

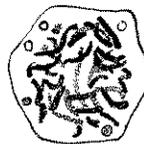


Abb. 176. Zerfall des Spirems in schleifenartige Chromosomen.

zunimmt; diese Mitochondrienringe werden sowohl in den beiden Spermatocytengenerationen als auch in den Spermatiden regelmäßig angetroffen. Sie sind in einer Spermatocyte in der Zahl 20—24—28, selten mehr, meist 24 vorhanden.

Vor der ersten Reifungsteilung verschwindet die Kernmembran, und das dicke Spirem zerfällt in 30 bis 40 lange Chromosome; diese Zahl entspricht der auf die Hälfte reduzierten Zahl der Chromosome in den Spermatogonien. Die zuerst langen und schleifenartig gebogenen Chromosome (Abb. 176)

ziehen sich dann stark zusammen und bilden kurze, dicke Stäbchen (Abb. 177, 178). Sie liegen zunächst ungeordnet an den beiden Polen der Zelle; darauf teilt sich jedes Chromosom, nachdem es eine quere, hantelförmige Einschnürung erlitten hat (Abb. 179), der Länge nach; die auf diese Weise



Abb. 177. Verkürzung der Chromosomen.

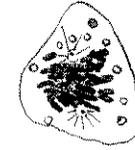


Abb. 178. Stäbchenförmige Chromosomen, zwischen Zentriolen angeordnet.



Abb. 179. Vier Chromosomen kurz vor der Diadenbildung.

entstandenen Diaden (Abb. 180) sind in der Zahl 28 bis 40 (im Mittel 32) vorhanden. Sie ordnen sich zu einer Platte an (Abb. 181), wobei ihre Längsachsen der Äquatorialebene der Teilungsfigur parallel sind. Die paarige Anordnung verschwindet und macht dem Stadium der I. Äquatorialplatte Platz, in der die Zahl der Chromosome 50—56—61 beträgt.

Bei der ersten Reifungsteilung werden die Chromosome ungeteilt auf die Spermatocyten I. Ordnung verteilt (Prääquationsteilung). Auch die Mitochondrienringe werden vollständig unverändert auf die entstehenden beiden Spermatocyten II. Ordnung in annähernd gleicher Zahl aufgeteilt. Wenn die Chromosome die beiden Pole erreicht haben, fließen sie zusammen und bilden kompakte Kerne von unregelmäßiger Gestalt (flaches, von einem Pol her eingedrücktes Rotationsellipsoid). Die Spindelfasern bleiben eine Zeitlang erhalten.

Zwischen die beiden Reifungsteilungen schiebt sich ein Ruhestadium der Spermatocyten II. Ordnung ein. Der Kern rundet sich ab und umgibt sich mit einer feinen Membran. Das Chromatin ist in Form von Körnchen vorhanden, zuweilen sind auch die beiden Nukleolen angedeutet. Die Mitochondrienringe bilden zusammen vorübergehend ein Plättchen (Abb. 182a, b).



Abb. 180. Zwei Diaden.

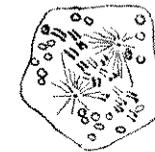


Abb. 181. Gruppierung der Diaden in der Äquatorialplatte.



Abb. 182a u. b. Spermatocyte 2. Ordnung. Mitochondrien zu Plättchen angeordnet.

Bei der nun folgenden zweiten Reifungsteilung ordnen sich 28 bis 36 hantelförmige Chromosome mit ihren Längsachsen senkrecht zur Äquatorialebene der Spindel an und werden an der Stelle ihrer Einschnürung quer halbiert (Abb. 182 bis 185). Somit ist die zweite Teilung eine Reduktionsteilung. Auch

bei dieser bleiben die Mitochondrienringe als solche unverändert, so daß in den Spermatiden die Chromosomzahl gegenüber der in den Spermatocyten II. Ordnung auf die Hälfte (12), gegen die der Spermatocyten I. Ordnung auf ein Viertel (6) reduziert ist.

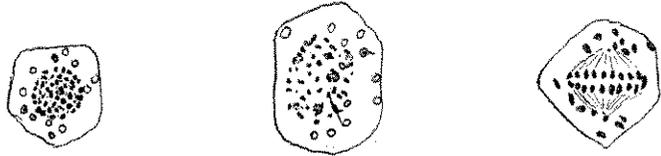


Abb. 183a. Prophase der 2. Reifungsteilung. Abb. 183b. Wie Abb. 183a, die Mitochondrien ordnen sich regelmäßig an. Abb. 184. Metaphase der 2. Reifungsteilung. Querteilung der Chromosome.

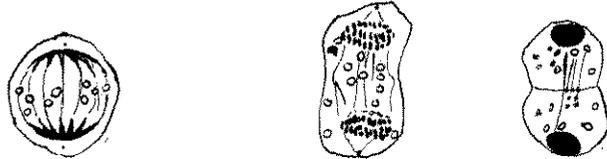


Abb. 185. Anaphase der 2. Reifungsteilung. Abb. 186. Telophase der 2. Reifungsteilung.

Die darauf folgenden Veränderungen im Kern sind Vakuolisierungsvorgänge, wobei sich das Chromatin an der einen Seite der schließlich einheitlich gewordenen Vakuole konzentriert (Abb. 187, 188).

Die 6 Mitochondrien sind in diesem Stadium eher bläschen- als ringförmig; zuerst im Plasma zerstreut, weisen sie dann die Tendenz auf, sich an einem Pol des Kerns zu konzentrieren und ein gebogenes Plättchen zu bilden, ähnlich wie das im Ruhestadium zwischen den beiden Reifungsteilungen geschieht; letzteres ist aber nur aus der Hälfte der bei diesem Aufbau verwendeten Bläschenzahl zusammengesetzt. Die Zahl beträgt in der Regel 6, doch können auch mehr oder weniger (5 bis 10) vorhanden sein.



Abb. 187. Spermatide nach der Teilung. Abb. 188. Wie Abb. 187, Anordnung der Mitochondrien zu einem Plättchen. Abb. 189. Wie Abb. 187, Mitochondrien aufgequollen, 2 Zentriolen (unten) vorhanden. Sphäre (Idiozom) bläschenförmig.

Auch Metschnikoff hat diese Erscheinung beobachtet, und zwar bei dem verwandten *Euscorpis tauricus*.

Im weiteren Verlauf wird der Kern der Spermatide kompakter, kleiner und färbt sich intensiver; die Mitochondrien bilden unter Quellung ein traubenförmiges Gebilde (Abb. 189), und das Plasma ist bedeutend vermindert. Der Kern enthält nun in seinem Inneren kleine, helle Vakuolen

(Abb. 190), die in größere und schließlich in eine einzige große (Abb. 191), vorhin erwähnte Vakuole zusammenfließen, an deren einem Pol das Chromatin sich anhäuft. Bei der Zusammenziehung der Chromatinsubstanz wird der Kern nunmehr sehr klein (Abb. 192) und streckt sich, womit seine



Abb. 190. Vakuolisierung. Abb. 191. Vakuolisierung fort. Abb. 192. Anlage des im Kern. Mitochondrien schreitend, nur mehr eine Spermiunköpfchens. in Körnchen zerfallend. große Vakuole vorhanden.

Umwandlung in das Köpfchen des Spermiums eingeleitet wird (Abb. 193 bis 195). Dieses erhält zuerst die Gestalt eines kurzen, dicken Stäbchens (Abb. 196) mit stumpfem basalem Ende, von dem der Schwanzfaden ent-



Abb. 193. Bildung des Achsenfadens an der Peripherie. Abb. 194. Weiteres Entwicklungsstadium des Achsenfadens. Abb. 195. Junges Spermium. Köpfchen deutlich abgesetzt und wie der Schwanz schraubenförmig gewunden. Abb. 196. Vordere Teil eines jungen Spermiums. Idiozom sichtbar.

springt, und einem mit einer feinen Spitze versehenen freien Ende. Mit der zunehmenden Streckung wird das Köpfchen schließlich so dünn, daß es am ausgebildeten Spermium kaum merklich dicker ist als der anschließende Schwanzteil (Abb. 197).

Schon das unausgebildete Köpfchen kann eine spirale Krümmung aufweisen, die für das reife Spermium charakteristisch ist; sie soll nach Koltzoff von spiralig angeordneten Skelettfasern herrühren.

Die Beschreibung der Umbildung der Spermatide in das Spermium durch Metschnikoff weicht nicht unbeträchtlich von der Sokolow's ab. Er schildert, daß sich die Mitochondrien hinter dem Kern in einem Kreis anordnen und eine stäbchenförmige Gestalt annehmen, wodurch ein zylindrischer Gürtel entsteht, der immer breiter wird und schließlich mit dem Spermiumköpfchen zusammenfließt. Der Schwanz entsteht am Hinterende der Spermatide als dünner Fortsatz, der sich immer mehr streckt. In der Spermatocyste sind nun die Spermien, solange die Köpfchen noch kurz sind, regellos aber gleichmäßig verstreut. Wenn die Köpfchen sich aber gestreckt haben, liegen

Abb. 197. Reifes Spermium.

diese parallel nebeneinander, ebenso auch die Schwänze bis auf die noch spiralig eingerollten Enden. Darauf nehmen auch die Spermatocysten eine längliche Form an, entsprechend der Form des Spermienbündels, und rücken gegen das Lumen des Hodens. Pakete mit ausgebildeten Spermien werden in der Regel erst im Vas deferens und zwar dort in nicht sehr großer Zahl, hauptsächlich aber in der Samenblase angetroffen. Bei *Buthus* sind die Samenpakete kürzer und breiter.

Freie Samenfäden werden im Receptaculum seminis des ♀ angetroffen. Sie sind wenig beweglich, ihre Hauptbewegung besteht aus einer ruhigen Rotation um ihre Achse. Dadurch und infolge der schraubenförmigen Krümmung des Köpfchens kann sich das Spermium bei der Befruchtung in die Eizelle einbohren.



Abb. 198. Reifes Spermium in Bewegung.

Weitere Bewegungen bestehen darin, daß sich das Köpfchen ganz zurückbiegt und um den Schwanz herumwindet, ohne seine Rotationsbewegung aufzugeben. Es kann auch noch, bevor es sich am Schwanz zurückwindet, einen Kreis beschreiben, wobei eine Schlinge entsteht (Abb. 198). Weitere Windungen und Biegungen können dann entstehen, wenn sich das Köpfchen noch mehr um den Schwanz herumwindet. Auch bei *Buthus* wurden ähnliche Erscheinungen beobachtet. Ihre Bedeutung ist unbekannt; Sokolow vermutet, daß sie unter dem Einfluß der physiologischen Kochsalzlösung, in der die Spermien untersucht wurden, entstanden sein könnten.

Die Vorgänge bei der Spermatogenese von *Buthus* scheinen im wesentlichen denen bei *Euscorpilus* ähnlich zu sein, sind aber bei der geringeren Größe der Elemente noch schwieriger zu beobachten.

**1b. Ovogenese<sup>1)</sup>**

Während die Spermatogenese der Skorpione eine Anzahl von Bearbeitern gefunden hat, haben wir über die Ovogenese nur eine Arbeit von Nath, der sie an *Euscorpilus napolii*<sup>2)</sup>, *Buthus judaicus* und *Palamnaeus fulvipes madraspatensis* studiert hat. Bei den zwei erstgenannten enthalten die Oocyten (Abb. 199) gewöhnlichen Dotter, bei *Palamnaeus* aber nicht.

Sowohl bei *Buthus* als bei *Euscorpilus* wandern aus dem Nucleolus stark basophile runde Körper in das Cytoplasma der Oocyte aus, während der Nucleolus bei *Palamnaeus* ganz inaktiv bleibt.

Schon lange bevor die Oocyte aus der Ovarialröhre ausgestoßen wird, gibt der Kern Zeichen seiner Aktivität, indem er die oben erwähnten runden

<sup>1)</sup> Alle Abbildungen dieses Abschnittes nach Nath. Abb. 199 bis 205a *Euscorpilus „napoli“* (wohl *italicus*). Abb. 205b bis 208 *Buthus judaicus*. Abb. 209 bis 210 *Palamnaeus fulvipes madraspatensis*.

<sup>2)</sup> Es handelt sich hier natürlich um einen Irrtum Nath's, der das Material von einem italienischen Zoologen aus Neapel erhalten und den Fundort „Napoli“ für den Speziesnamen gehalten hat. Einen *Euscorpilus napolii* gibt es nicht.

Körper ausstößt (Abb. 200), die bis in das Cytoplasma vordringen (Abb. 201) und zwischen die Mitochondrien (Abb. 202) zu liegen kommen können. Diese Körper werden ohne ein amphophiles Zwischenstadium acidophil und verschwinden schließlich, ohne eine Zerstückelung zu erfahren. Der Nuc-

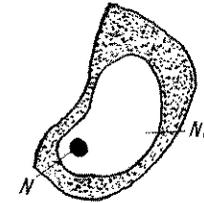


Abb. 199. Oocyte von *Euscorpilus „napoli“*. N Nucleolus, Nu Nucleus.

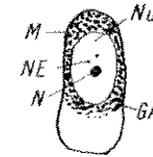


Abb. 200. Oocyte vom gleichen Alter. GA Golgische Stäbchen, M Mitochondrien, Nucleolus (N) beginnt Knospen abzugeben (NE).

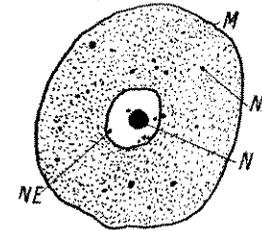


Abb. 201. Stücke des Nucleolus (NF) im ganzen Plasma verteilt. Bezeichnungen wie Abb. 199 und 200.

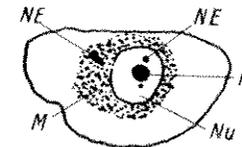


Abb. 202. Ein Stück des Nucleolus bereits aus dem Kern ausgetreten. Die Mitochondrien bilden wie vorher einen Ring um den Kern. Bezeichnungen wie Abb. 199 und 200.

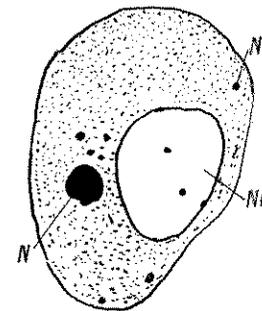


Abb. 203a. Der ganze Nucleolus (N) ist aus dem Kern (Nu) in das Plasma übergetreten.

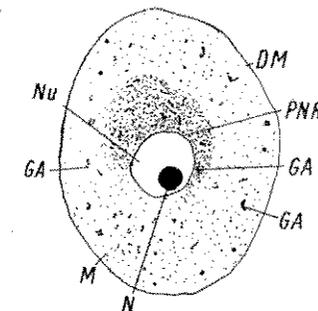


Abb. 203b. Oocyte mit Golgischen Stäbchen, Golgi-Dotter und Mitochondrien. Bezeichnungen wie Abb. 199, 200, 206.

leolus selbst wird nach seinem ursprünglichen basophilen Zustand amphophil, wobei in einer acidophilen Grundsubstanz stark basophile runde Körper eingebettet sind, eben diejenigen, die dann ausgestoßen werden.

Ausnahmsweise verläßt der ganze Nucleolus den Nucleus (Abb. 203a) und kommt im Cytoplasma zu liegen, wo er seine „Knospen“ entsendet. Ein

Riß in der Kernmembran kann keine Schuld daran haben, da der Dotter erst spät nach diesem Stadium auftritt.

Die Mitochondrien bilden bald, nachdem sich die Oocyten vom Keim-epithel abgelöst haben, einen deutlichen Ring (Abb. 202) rund um den Nucleus. Sie bleiben bis in die späteren Stadien der Ovogenese granular und nehmen an Größe nicht zu.

Der Golgische Apparat erscheint ungefähr zur selben Zeit, wenn sich der Mitochondrienring bildet, in Form von spärlichen, deutlich unterscheidbaren gekrümmten Stäbchen (Abb. 200) an einer Seite des Kerns. Archiplasma oder ein Zentrosom konnte nicht beobachtet werden. Mit zunehmendem Wachstum der Oocyte vermehren sich die Stäbchen sehr schnell und sind im ganzen Cytoplasma verteilt (Abb. 203b), wobei sie sich in eine Reihe hintereinanderliegender Körnchen (Abb. 204) auflösen, so daß sie ein kurzes, perlschnurförmiges Gebilde vorstellen. Diese Körnchen wachsen nun heran und bilden den Golgischen Dotter, der durch verschiedene Reaktionen zeigt, daß er den Golgischen Stäbchen ähnlich ist und keinerlei freies Fett enthält.

Während der Golgische Dotter mit Beginn des Oocytenwachstums erscheint (Abb. 205a), ist dies bei dem gewöhnlichen Dotter viel später der

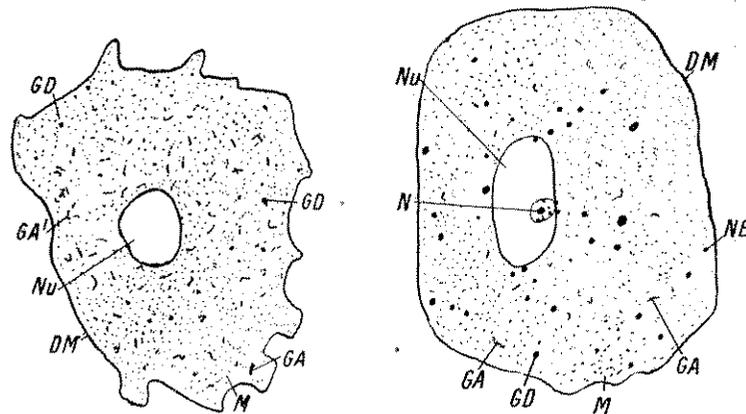


Abb. 204. Auflösung der Golgi-Stäbchen (GA) zu Golgi-Dotter (GD). DM Dottermembran. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 199 und 200.

Abb. 205a. Austritt von Nucleolarpartikeln aus dem Kern; Golgi-Stäbchen und Golgi-Dotter, Mitochondrien. Bezeichnungen wie Abb. 199, 200 und 204.

Fall, nämlich zu einer Zeit, wenn die Knospung des Nucleolus bereits zu Ende geht, und zwar dann in Form sehr kleiner Körnchen.

Zur Zeit der Knospung des Nucleolus (Abb. 205b) und des Durchtrittes der Oocyte, die dann schon eine ziemliche Größe besitzt, durch die Ovarialröhre umgibt ein Ring von dichtem Cytoplasma (Abb. 206) den Nucleus, der mit dem sehr jungen Oocytennuclei umgebenden Mitochondrienring (Abb. 200) nicht zu verwechseln ist.

Nath bezeichnet ihn als die Perinuklear-Region des Cytoplasmas. Er besteht aus Körnchen des Cytoplasmas, aus Mitochondrien und Golgischen Stäbchen, die dichter angeordnet sind als im peripherischen Cytoplasma, und verschwindet, wenn die Knospung des Nucleolus vorüber ist und die Dotterkörnchen hervortreten (Abb. 207).

Durch Zentrifugieren der frischen Ovarien gelangt der gewöhnliche Dotter in die Tiefe, während der Golgische Dotter die oberste Schicht bildet.

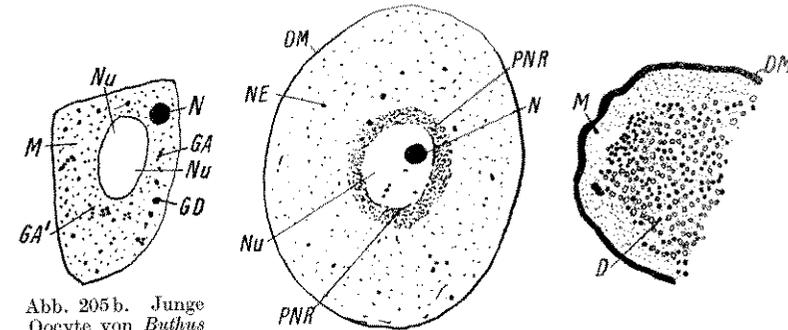


Abb. 205b. Junge Oocyte von *Buthus judaicus*. Austritt des jungen Nucleolus in das Cytoplasma. Bezeichnungen wie Abb. 199, 200 und 204.

Abb. 206. Dichter Ring von Cytoplasma (perinukleäre Region PNR). Bezeichnungen wie Abb. 199, 200 und 204.

Abb. 207. Stück einer Oocyte mit Dotter (D) und Mitochondrien (M).

Das Zentrum wird rund um den Kern von Mitochondrien und Golgischen Körnchen gebildet. Eine dichte perinukleäre Schicht fehlt den zentrifugierten Oocyten.

Was nun *Palamnaeus* anbelangt, der zu den Skorpionen ohne gewöhnlichen Dotter gehört, so geht hier die Entwicklung des Embryos zuerst auf



Abb. 208. Weit entwickelte Oocyte mit großen Dotterscheiben (D), Golgischem Dotter (GD) und Mitochondrien (M).

Abb. 209. Oocyte von *Palamnaeus fulvipes madraspatensis*. CT Cytoplasmische Stränge.

Kosten des Divertikels, in dem er liegt, vor sich, dann auf Kosten eines Zellstranges, der der äußeren Schicht des Divertikels angehört und einen zusammengerollten Anhang bildet, dessen unteres Ende der Stomodäalöffnung des Embryos gerade gegenüberliegt. Im Zusammenhang mit dieser Ernährungsweise ist die vollentwickelte Oocyte von *Palamnaeus* viel kleiner

(0,0615 × 0,0384 mm) als die von *Buthus* oder *Euscorpilus* (bei letzterem 0,4 × 0,2 mm), die mit großen Dotterschollen erfüllt ist (Abb. 208).

Das Cytoplasma enthält bei *Palamnaeus* sehr grobe Fasern, die an manchen Stellen Alveolen, an anderen ein unregelmäßiges Netzwerk (Abb. 209) bilden. Der ölige Dotter, der wahrscheinlich aus dem Golgischen Stäbchen hervorgeht, enthält freies Fett, im Gegensatz zu dem Golgischen Dotter von *Euscorpilus* und *Buthus*, in dem sich kein freies Fett findet. In zweischichtigen Embryonen ist der Golgische Dotter völlig verschwunden, was seine Ernährungsfunktion in den früheren Stadien beweist. Daß der Golgische Dotter (Abb. 210) durch fettige Degeneration aus den Golgischen Stäbchen hervorgegangen ist, läßt sich zwar infolge der Überlagerung der

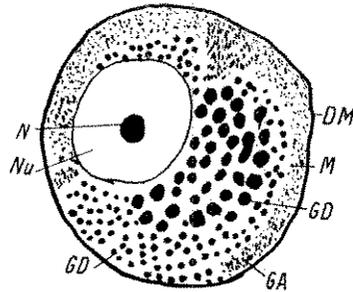


Abb. 210. Oocyte von *Palamnaeus fulvipes madraspatensis* mit Golgi-Stäbchen (GA) nebst großen Golgi-Dotterkugeln (GD) und Mitochondrien (M). Nucleolus (N) wie in voriger Abbildung inaktiv.

verschiedenen Zelleinschlüsse nicht sicher feststellen, wird aber im Zusammenhang mit den Ergebnissen bei anderen Skorpionen als sicher angenommen.

## 2. Embryonale Entwicklung

Die Entwicklung der Skorpione hat eine verhältnismäßig große Anzahl von Bearbeitern gefunden, von denen aber nur die wenigsten alle oder zum mindesten die wesentlichsten Entwicklungsstadien gesehen und beschrieben haben; zum Teil hatten sie auch kein frisches Material zur Verfügung. Immerhin wußte bereits Johannes Müller, daß sich bei „*Buthus afer*“, also jedenfalls einem Skorpion aus der Familie der *Scorpionidae*, die Embryonen in Blindsäcken des Eierstockes entwickeln und eigentümliche, lange Fortsätze ausbilden. Daß Rathke (1837) diese Fortsätze nicht auffinden konnte, ist einfach darauf zurückzuführen, daß er Vertreter anderer Familien (*Buthidae*: *Androctonus occitanus* = *Buthus occitanus* und *Chactidae*: *Scorpio europaeus* = vermutlich *Euscorpilus carpathicus*) untersucht hat, denen sie eben fehlen. Es ist Duvernoy (1853) gewesen, der zuerst den Unterschied in der Ovarialentwicklung der *Scorpionidae* und der übrigen Skorpione, die ihre ganze Ausbildung im Inneren des Ovariums erfahren, erkannt und der die Angabe von Johannes Müller über den langen Fortsatz an den Embryonen des „*Buthus afer*“ bestätigt hat, der ein Anhängsel der Oberkiefer (Cheliceren) ist.

Erst Elias Metschnikoff konnte die ganze Entwicklung eines Skorpions in allen wesentlichen Punkten beobachten, und seine Mitteilungen und Abbildungen sind so klar und vollständig, daß sie, obwohl Brauer eine

noch weit eingehendere Darstellung der Entwicklung innerhalb derselben Gattung (*Euscorpilus*) gegeben hat, zur Einführung hier in Kürze wieder gegeben werden sollen (Abb. 211 bis 227).

Einleitend bemerkt Metschnikoff, daß die Trächtigkeit, die nur einmal im Jahre auftritt, im Zeitpunkt ihres Beginnes sehr stark schwankt und daß sie nicht nur in verschiedenen Jahren, sondern auch im gleichen Jahr und am gleichen Ort auffällige Differenzen in dieser Hinsicht aufweist. Die jungen Eier liegen im Inneren der Ovarialwand und bestehen typisch aus Protoplasma, Keimbläschen und Keimfleck. Bei der weiteren Entwicklung stülpt sich die Wand des Ovariums in Gestalt eines runden Hügels nach außen, so daß schließlich kugelige oder eiförmige Schläuche entstehen, die je ein Ei enthalten und mit einem kurzen Stiel der Ovarialwand aufsitzen, mit der sie im Bau ihrer Wand vollkommen übereinstimmen (Abb. 211). Die im Protoplasma auftretenden feinen Dotterkörnchen bilden weiterhin größere, fettartig aussehende Dottertropfen von verschiedener Form, die schließlich das ganze Ei ausfüllen, wobei sowohl das Keimbläschen als der Keimfleck zugrunde geht. Innerhalb des Dotters eines reifen Eies werden prismenförmige Kristalle gefunden.

Nur die ersten Stadien der Eientwicklung findet man im Inneren der Follikel. Später tritt das Ei in das Innere der Ovarialröhre, wobei es an Größe zunimmt. Dabei wird das Epithel der letzteren zu einem feinen Häutchen ausgedehnt, dessen einzelne polygonale Zellen durch breite Zwischenräume getrennt sind, wodurch es der äußeren Schicht der Embryonalhülle, die aber aus viel größeren Zellen besteht, ähnlich wird.

Im ersten Stadium der Embryonalentwicklung erscheint an dem gegen die Ovarialröhre gerichteten Eipol eine kleine Anzahl

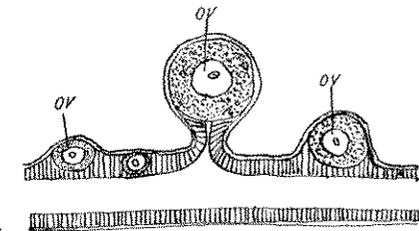


Abb. 211. Stück einer Eiröhre mit jungen Eiern (nach Metschnikoff, wie auch die folgenden Abb. bis Abb. 227).

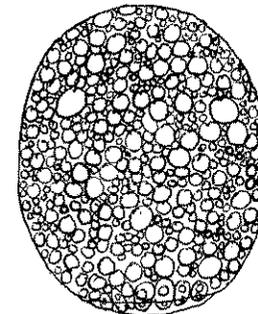


Abb. 212. Ei mit begonnener Embryobildung.

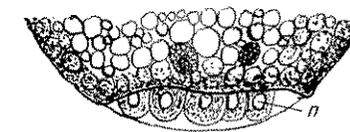


Abb. 213. Unteres Ende desselben Eies mit großen Embryonalzellen. n deren Kern.

großer, rundlicher Zellen, die als erste Anlage des Embryos anzusehen sind (Abb. 212, 213). An diesem Pole kommt durch Zellvermehrung eine

runde Scheibe zustande, die aber nur aus einer Schicht von Embryonalzellen zusammengesetzt ist, die nun zylindrische Gestalt annehmen und in ihrem Protoplasma einen oberen glashellen, homogenen und einen unteren, stark körnigen Teil unterscheiden lassen, die durch den wasserhellen Kern getrennt sind; der glashelle Teil liegt am freien, der körnige an dem dem Nahrungsdotter anliegenden Teile der Zelle, die von der Fläche gesehen unregelmäßig polygonal ist. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung behält die Keimscheibe ihre uhrglasähnliche Gestalt bei zunehmender Zahl der Zellen bei, die miteinander so fest verbunden sind, daß man sie im Zusammenhange vom Nahrungsdotter abheben kann (Abb. 214). In dieser Zeit sind die Zellen aber wieder niedriger und mehr gedrungen.

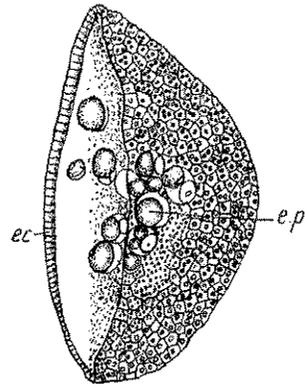


Abb. 214. Isolierte Keimscheibe. ec Ektoderm, ep Zellen des Keimhügels.

In der Mitte der dem Nahrungsdotter angelagerten konkaven Fläche der Keimscheibe bildet sich nun eine hügelartige Anhäufung von Embryonalzellen.

Die Zellen dieses Hügel sind sehr verschieden, bald mit denen der gesamten Scheibe übereinstimmend, aber mehr abgerundet, bald groß mit fettartigen Kügelchen im Protoplasma. Die Mehrzahl aber besteht aus großen, runden Zellen mit einer oder mehreren fettartigen Kugeln im Innern; alle diese Formen sind durch Übergänge verbunden.

Nun breiten sich die Hügelzellen auf der konkaven Seite der Keimscheibe aus, wodurch dieselbe zweischichtig wird. Die unterste Lage bilden die großen,

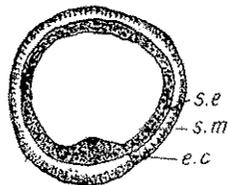


Abb. 215. Keimscheibe mit bereits zwei differenzierten Keimblättern. ec hügelartige Verdickung, se äußeres, sm mittleres Blatt.

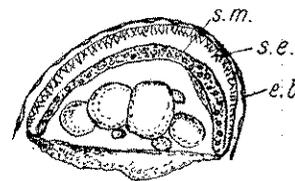


Abb. 216. Keimscheibe im Profil. eb Embryonalhäutchen. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 215.

fettartige Kugeln enthaltenden Zellen, die sich an die Peripherie begeben und ein dünnes Häutchen produzieren, das die ganze Keimscheibe von außen bedeckt und am Rande in die großen Hügelzellen übergeht; die Zellen der Keimscheibe selbst enthalten nur kleine Fettkügelchen. Es sind nun zwei Keimblätter (Abb. 215, 216) gebildet: ein aus zylindrischen Zellen bestehen-

des äußeres (von Metschnikoff „oberes“ genannt) und ein inneres, das dünner ist als dieses, aber an einer Stelle hügelartig vorspringt; diese nach innen vorspringende Verdickung stellt die Anlage der inneren Organe des Postabdomens vor. Im Gegensatz zu den zylindrischen Zellen des äußeren Blattes ist das innere aus kugeligen Zellen ohne bestimmte Richtung gebildet. Vereinzelt Zellen, die zwischen dem inneren (mittleren) Blatt und dem Nahrungsdotter auftreten, werden als Anlage des dritten, wirklich inneren Blattes angesehen; sie sind klein, mit körnigem Protoplasma erfüllt und mit feinen Ausläufern versehen.

Nunmehr verändert sich die Form der Keimscheibe insofern, als sie sich in die Länge streckt (Abb. 217), nach vorn etwas mehr als hinten verbreitert und damit ein Kopf- und ein Schwanzende unterscheiden läßt. An beiden Enden verdicken sich die Keimblätter, namentlich das äußere stark, besonders hinten, wo nun der so entstehende Schwanzhügel zwischen Nahrungsdotter und Embryo zu liegen kommt.

An der vorerwähnten, den ganzen Embryo umgebenden Membran können zweierlei Zellen unterschieden werden: große platte Zellen mit scharfen Konturen und andere kleinere, deren Konturen nicht scharf sind, sowie benachbarte kleine Zellen mit großem Kern und wenig Protoplasma. Sie dürften die Anlage der inneren Schicht der Embryonalhülle vorstellen und wahrscheinlich als Teilungsprodukte der großen Zellen anzusehen sein. Die Ränder des schildförmigen Embryos wachsen nun, nachdem sie dünnhäutig geworden sind, in zentrifugaler Richtung, und da, wo dieser periphere Teil des Embryos an die Kopf- und Schwanzanlage des zentralen Teils angrenzt, erhebt sich an beiden Enden eine niedrige Falte, die eine Kopf- bzw. Schwanzkappe bildet.

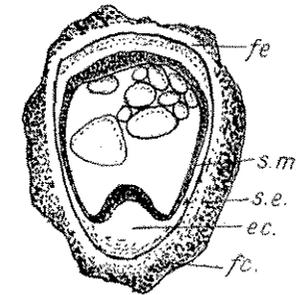


Abb. 217. Bereits verlängerte Embryonalanlage. fe, fc Kopf- bzw. Schwanzkappe. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 215.

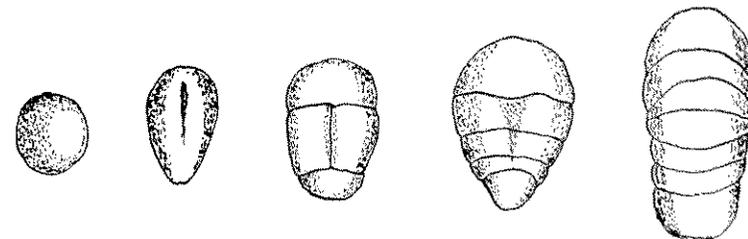


Abb. 218. Sukzessives Auftreten von Furchen beim Embryo.

Äußerlich ist nun am Embryo eine Reihe von Veränderungen zu bemerken, die in Form von Furchen auftreten (Abb. 218). Zuerst beobachtet man eine mediane Längsfurche, die weder das Vorder- noch das Hinterende

des Keimstreifens erreicht und sich später immer mehr bis zum vollständigen Schwund zurückbildet (nach Brauer aber ein Kunstprodukt ist).

Sodann bilden sich zwei Transversalfurchen, wodurch der Keimstreifen in drei Teile geteilt wird, die von Metschnikoff als Kopf, Thorax, Abdomen und Schwanz bezeichnet werden; innerhalb des letzteren liegt der Schwanzhügel. Metschnikoff nimmt an, daß zwei weitere Querfurchen innerhalb des mittleren Abschnittes entstanden sind. Mit der Vermehrung der Segmente des Keimstreifens auf 6 oder 7 nimmt dieser seine spätere Gestalt an. Die so entstandenen Körpersegmente werden durch seitliche Vorwölbungen angedeutet. Der Kopf besitzt die Form eines breiten Lappens.

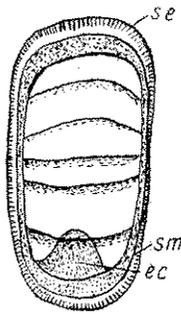


Abb. 219. Keimstreifen mit 6 angedeuteten Segmenten. Bezeichnungen wie Abb. 215.

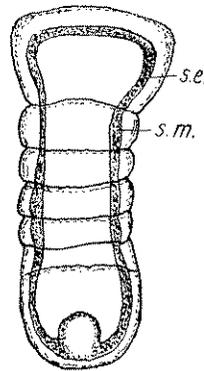


Abb. 220. Weiter entwickelter Keimstreifen. Bezeichnungen wie Abb. 215.

Auf der konkaven ventralen, also dem Nahrungsdotter zugewendeten Seite, wird eine Schicht körnchenreicher, platter Zellen mit großen, wasserklaren Kernen mit sehr blassen Kernkörperchen sichtbar; diese stellt das Darmdrüsenblatt vor.

Um die Zeit, da sich der Keimstreifen bereits aus 7 Segmenten zusammensetzt, besteht die Embryonalhülle aus zwei nahe aneinanderliegenden, aber nicht direkt ineinander übergehenden Schichten.

Auf diesem Stadium wird auch die mediane dorsale Längsfurche wieder sichtbar, geht aber nicht auf den Schwanzteil des Keimstreifens über. Ebenso verhält sich ein Stadium mit 9 Segmenten.

Das nächste von Metschnikoff beobachtete Stadium besitzt schon 12 Segmente und läßt bereits die ersten Andeutungen von Gliedmaßen erkennen (Abb. 221). Auf diesem Stadium ist der Kopf breit lappenförmig und weist außer der Medianfurche noch jederseits eine halbmondförmige, nach hinten offene Furche oder Falte auf, die nahe dem Vorderrand verläuft. Das zweite Segment ist sehr klein und entbehrt auf diesem Stadium noch jeden Anhang; das dritte Segment ist dagegen sehr groß. Es ist dasjenige, das später die mächtigen Pedipalpen entwickelt; diese wie die vier folgenden Gliedmaßen

entstehen als breite, seitliche Hervorragungen der Segmente und stehen von letzteren vorläufig noch horizontal ab. Vier ähnliche, aber kleine Gebilde

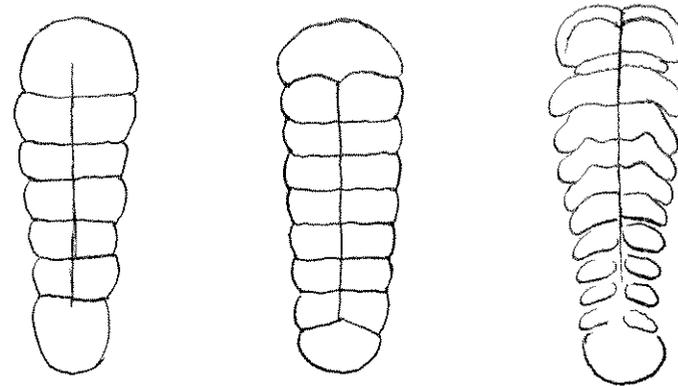


Abb. 221. Weitere Bildung von Querfurchen, Auftreten der Gliedmaßen.

finden sich auf den zunächst vor der Anlage des Schwanzes gelegenen Segmenten; sie wurden, wie Metschnikoff mitteilt, bereits von Ganin beobachtet.

Auf dem Stadium mit 14 Segmenten sind die beiden Hälften des Kopfes fast kreisförmig, und die halbmondförmigen Falten sind im Zusammenhang damit sowohl länger als auch tiefer geworden. Auch die mediane Längsfurche hat sich vertieft, und an ihrem vorderen Ende ist eine starke Einkerbung des Kopfes zu finden. Nun tritt auch die durch Einstülpung entstandene Mundöffnung in der Mitte dieser Längsfurche deutlich hervor. Am zweiten Segment bemerkt man jederseits eine zapfenförmige Erhebung: die Anlage der Cheliceren (nach Metschnikoff: Mandibeln). Das dritte Segment ist stark entwickelt, ebenso seine Anhänge, die wie die vier folgenden nunmehr nach hinten und medianwärts gerichtet sind; diese nehmen nach hinten ebenso wie ihre Gliedmaßenanlagen an Größe etwas ab. Von den 6 folgenden Segmenten, die noch kleiner sind, weisen die vier vorderen seitliche, wulstige Vorsprünge auf. Das letzte oder Schwanzsegment ist ventralwärts auf die beiden vorhergehenden Segmente umgebogen und läßt eine Medianfurche erkennen, die eine Fortsetzung der schon früher vorhandenen Longitudinalfurche vorstellt.

Schon auf einem früheren Stadium treten zwischen den Gliedmaßenanlagen und der Medianfurche paarige, etwa würfelförmige, gewölbte Gebilde auf, die vom dritten Segment nach hinten an Größe abnehmen und auch im zweiten Segment sehr klein sind. Diese Körper stellen die Anlagen der paarigen Ganglien der Bauchganglienreihe vor.

Etwa schon auf dem Stadium mit 12 Segmenten ist im Bereich des mittleren Blattes des 1. Segments eine Spaltung in zwei Schichten zu beobachten, die eine Höhle umgeben; eine ähnliche Höhle tritt dann auch

nacheinander in den folgenden Segmenten auf. Das mittlere Blatt zerfällt auf diese Weise in ebensoviele, wie Segmente vorhanden sind, einzelne, vollständig getrennte Abschnitte. Jeder Segmentanhang besteht nun ebenfalls aus dem äußeren ektodermalen Blatt und der Außenschicht des mesodermalen Blattes und enthält auch einen kleinen Teil der Mesodermhöhle.

Am längsten dauert die Differenzierung in der Schwanzregion, die lange Zeit vollkommen solid erscheint und keinerlei Segmentierung erkennen läßt.

Metschnikoff schildert nun die Embryonalhüllen, von denen die äußere, sehr feine Hülle die unmittelbare Fortsetzung des äußeren Blattes des Keimstreifens ist und aus sehr großen, polygonalen, platten Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, linsenförmigem Kern und rundem oder ovalem Kernkörperchen besteht; diese Zellen sind nach Metschnikoff durch kanalartige Räume voneinander getrennt. Das mittlere Blatt mit kleineren Zellen ohne deutliche Grenze geht ohne wesentliche Veränderung in die innere Embryonalhülle über. Die innere Hülle ist gleichfalls einschichtig, nur mit dem Unterschied, daß sie viel mehr und viel größere Fetttropfen enthält als der dem Keimstreifen angehörige Teil.

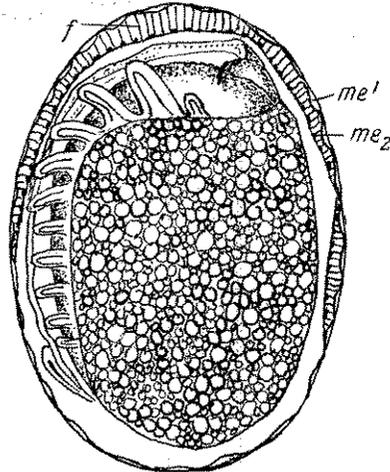


Abb. 222. Ei mit Extremitätenanlagen aufweisendem Embryo. f Fäden, die die beiden Schichten der Embryonalhülle verbinden.  $me_1$  äußere,  $me_2$  innere Schicht.

Faden, um den sich eine sehr feine Spiralfaser herumlegt (Abb. 222).

Die weitere äußere Veränderung, die der Embryo nunmehr durchmacht, soll nun nach den einzelnen Regionen behandelt werden.

### 1. Kopf

Die flügelartigen Seitenteile des Kopfes (Abb. 223a—d) verbreitern sich immer mehr, und die am Vorderrand vorspringenden Falten oder Wülste wachsen immer weiter vor und bilden schließlich eine bis zur Mundöffnung reichende dachförmige Kopfkappe, die auch die inzwischen ausgebildete, am Ende median eingekerbte Oberlippe überdeckt. Diese Kopfkappe bildet nun die definitive Haut des Kopfes, die auch das Gehirn völlig überdacht.

### 2. Thorax und Präabdomen

Die Gliedmaßen des zweiten Segments nehmen dieselbe zweispitzige Gestalt an, wie sie auch an denen des dritten Segments, den Pedipalpen, zu sehen ist (Abb. 223c, d). Sie lassen anfänglich keine Spur von Gliederung erkennen, und erst dann, wenn die Cheliceren die zweispitzige Gestalt erhalten, finden wir an den vier Extremitätenpaaren Einkerbungen, die als Vorbereitung für die künftige Gliederung anzusehen sind.

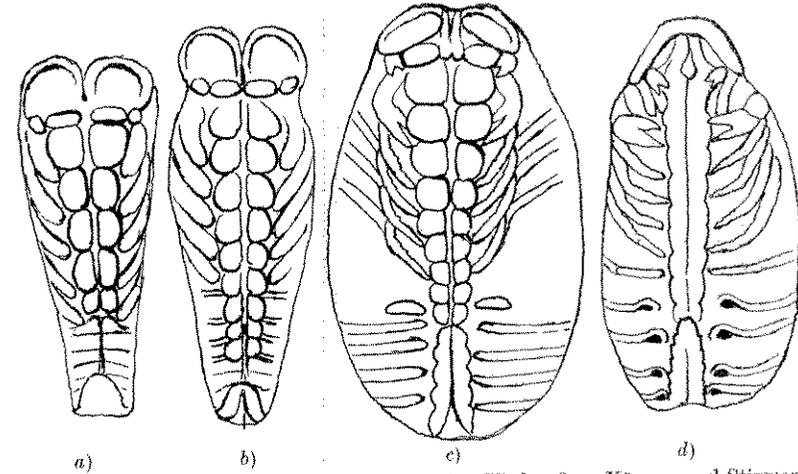


Abb. 223. Entwicklung des Nervensystems, der Gliedmaßen, Käme und Stigmen.

Seitwärts vom Keimstreifen, den Segmenten entsprechend, ziehen sich reifenartige Verdickungen des peripherischen Teils des Keimstreifens rund um den Nahrungsdotter von einer Seite desselben zur anderen (Abb. 223c, d).

Von den Segmenten des Abdomens verbreitert sich das vorderste<sup>1)</sup> zur Anlage der kammförmigen Organe (Abb. 223d), während die folgenden plattenförmigen Verdickungen des Präabdomens sich halbmondförmig krümmen und zwar mit der Konvexität nach vorn. Es sind dies die Stellen, wo die künftigen Stigmen des Atmungsapparates liegen.

Wenn der Embryo im Ei völlig ausgebildet ist, sieht man, daß der dorsale Kopfschild zuerst von den die vier Laufbeinpaare tragenden Segmenten noch deutlich getrennt ist; später verwächst er mit diesen.

### 3. Schwanz (Postabdomen)

Erst ziemlich spät, also zur Zeit der Ausbildung der zweispitzigen Cheliceren (Abb. 11 und 13, Taf. XVII bei Metschnikoff<sup>2)</sup>), lassen sich die ersten Anfänge der Gliederung dieses Abschnittes erkennen, der schließlich deutlich 6 Segmente unterscheiden läßt.

<sup>1)</sup> Eigentlich zweite, wie wir später sehen werden.

<sup>2)</sup> Hier scheint eine Verwechslung stattgefunden zu haben, da Abb. 12 zweifellos ein früheres Stadium vorstellt als Abb. 11.

Die leider nicht durch Abbildungen erläuterte Arbeit von Kowalewsky & Schulgin 1886 bringt keine wesentlichen Ergänzungen zu derjenigen von Metschnikoff. Nach ihnen soll im jüngsten beobachteten Stadium der Eientwicklung das Blastoderm an dem einen Eipol ausgebildet sein, während im Inneren weder Zellen noch Kerne unterscheidbar sind; im reifen Ei liegen Kern und Protoplasma gleichfalls peripherisch, und zwar dem Eistiel genähert. Zwischen der großzelligen Serosa und dem kleinzelligen Amnion liegen Zellen des mittleren Keimblattes verstreut; zwischen Amnion und Keimstreifen liegt ein mächtiger Raum, der mit einer weißen Flüssigkeit gefüllt erscheint, was den Eindruck hervorruft, als ob der Embryo eine auf dem Dotter schwimmende weiße Blase bildet. Das von Metschnikoff als Mesoderm betrachtete Keimblatt wird als Mesentoderm gedeutet; von diesem wachsen Zellen in den Dotter hinein und umfassen mit ihren amöboiden Fortsätzen Dotterstücke, die sie verflüssigen. Diese Zellen haben aber keinen Anteil an der Bildung des Embryos.

Das Entoderm entsteht aus dem Mesentoderm dadurch, daß es sich von dessen inneren Schicht abspaltet; es zerfällt nach der Abspaltung in Segmente mit Höhlen und wächst von beiden Seiten gegen den Rücken.

Zwar eingehender und durch Abbildungen unterstützt, aber auch nicht wesentlich ergiebiger als frühere Arbeiten sind diejenigen von Laurie (1890 und 1891). Ihm zufolge bestehen die Ovarien aus einer äußeren und einer inneren Schicht; letztere liefert die Eier, die mit zunehmendem Wachstum die Außenschicht vorwölben, aber von einem einschichtigen Follikel der inneren Keimschicht umgeben werden. Außerdem ist auch eine strukturlose, ziemlich dicke Dotterhaut vorhanden. Das Ei wird vermutlich im Ovarium befruchtet. Der Eikern ist ursprünglich zentral gelegen, verschwindet aber später.

Am jüngsten beobachteten Embryo besteht das Blastoderm aus ungefähr 20 Zellen; es ist zuerst einschichtig, später durch Teilung einzelner Zellen stellenweise zwei- bis dreischichtig. Die Sonderung in Keimblätter erfolgt spät. Wenn der Keim im Zentrum aus 5 bis 6 Zellenlagen besteht, wandern Zellen in den Dotter ein und sollen sich an die Dotterkugeln anheften (vgl. damit Kowalewsky & Schulgin); der Autor findet aber gleichfalls, daß diese Zellen keinen Anteil am Aufbau des Embryos nehmen, wie sich auch der ganze Dotter niemals furcht und nur als Nährmaterial in Betracht kommt.

Laurie beschreibt nun, wie sich die Serosa rund um den Keim als ringförmige Falte erhebt und den Keim schließlich ganz bedeckt. Auch das am Rande einschichtige Blastoderm breitet sich auf dem Rücken aus, hebt sich vom Ei ab und bildet eine zweite Hülle, die Laurie gleichfalls Serosa nennt. Die Verdickung am hinteren Ende des Keims wird als eine Invagination gedeutet. Von den Rändern des inzwischen in die Länge gewachsenen Embryos erhebt sich nun das Amnion, das aber stets auf diesen beschränkt bleibt. Der Embryo besitzt dann 4 Segmente, die Laurie als Kopf-, Kiefer-

fühler-, Kiefertaster- und Schwanzsegment unterscheidet (vgl. dagegen Metschnikoff). Zwischen beiden Hüllen fand er im Gegensatz zu Kowalewsky & Schulgin niemals Mesodermzellen. Zur gleichen Zeit sondert sich das Mesoderm vom Entoderm, das nur aus einer Zellschicht besteht und weiter gegen den Rücken reicht, am Schwanz aber noch mehrschichtig ist. Von hier aus beginnt auch die Segmentierung, und zwar von vorn nach hinten; die beiden Antimeren, die vom Mesoderm in jedem Segment gebildet werden, hängen im Schwanz noch zusammen. Alle Segmente enthalten Cölohmöhlen; auch in die sprossenden Extremitäten wächst das Cölo hinein. Hervorzuheben ist die Tatsache, daß die Kieferfühler zuerst postoral liegen und dann vor den Mund wandern.

### Organogenese

Schon bei der Behandlung der Ausbildung der äußeren Embryonenform hat Metschnikoff darauf hingewiesen, daß aus dem mittleren Teil des Ektoderms würfelförmige Körper hervorgehen, die paarig und segmental angeordnet und als die Anlagen des Zentralnervensystems aufzufassen sind; dies sind die späteren Ganglien. Metschnikoff konnte zeigen, daß das Ektoderm der Gliedmaßenanlage unmittelbar in die Zellmasse der anschließenden Ganglienhälfte übergeht, die feine Fasern entsendet, die sich zu einer dünnen Membran vereinigen. In den Ganglien finden sich Zellen, die feine, strukturlose Ausläufer entsenden, die nichts anderes als die Achsenzylinder der künftigen Nervenfasern vorstellen.

Bei einem nahezu reifen Embryo ist bereits durch Verschmelzung einer größeren Zahl von hintereinander liegenden Ganglien eine große Ganglienmasse entstanden, auf deren Oberfläche eine ganze Menge von Längsfasern sichtbar ist, die oben von Ganglienzellen unbedeckt sind (Abb. 224). Nun beginnen sich die Ränder der Ganglienmasse von der Seite her dorsalwärts umzuschlagen, um die Fasermasse schließlich von oben vollständig zu bedecken, indem sie einander von beiden Seiten entgegenwachsen. Kowalewsky & Schulgin beschreiben die Bildung der Bauchganglienmasse in der Weise, daß zwei Ektodermstreifen in die Tiefe versenkt und durch neues Ektoderm von der Seite her überwachsen werden.

Die Bildung des Gehirns (s. auch Gottlieb 1927) wird von Kowalewsky & Schulgin auf eine Ektodermfalte zurückgeführt, die zwei Taschen bildet, die auch zur Bildung der Mittelaugen beitragen. Damit stimmt Laurie im wesentlichen überein, der das Gehirn und die Mittelaugen aus Ein-

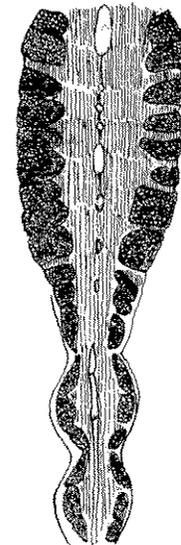


Abb. 224. Teil des Bauchstranges von der Ventralseite.