

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 Kowalewski & 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 Kowalewski & 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 Cölmhöhlen; auch in die sprossenden Extremitäten wächst das Cölom 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. Kowalewski & 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 Kowalewski & 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-

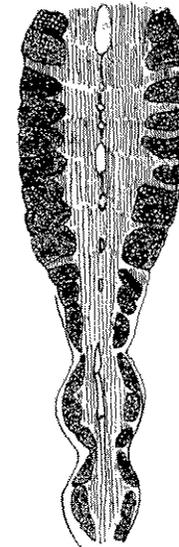


Abb. 224. Teil des Bauchstranges von der Ventralseite.

stülpungen der Kopfklappen hervorgehen läßt. Über die Bildung der Augen s. Parker (1887).

Vom Darmkanal geht sowohl der Vorderdarm wie der kurze Enddarm auf eine Einstülpung des Ektoderms zurück. Der Vorderdarm ist schon früh als Blindsack bis hinter das Gehirn entwickelt; ihm wächst der Mitteldarm entgegen (Laurie). Der Mitteldarm besteht aus einer einzigen Schicht von zylindrischen Epithelzellen. Der Schwanz hebt sich bald nach der Abspaltung des Entoderms frei vom Dotter ab, der Mitteldarm reicht in ihn hinein, verwächst aber später mit dem Enddarm. Nach Laurie entsteht der Enddarm als Zellprotopf viel später als der Mitteldarm. Dieser hat sich aus der entodermalen Zellmasse in ein Rohr umgewandelt, das bis in das

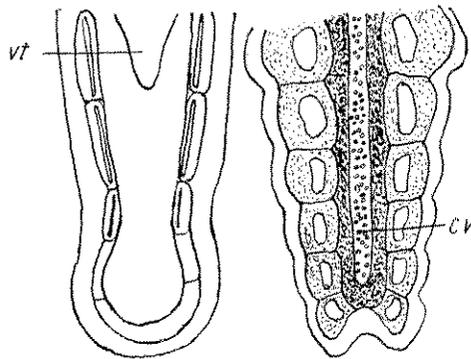


Abb. 225. Schwanzanlage; beginnende Segmentierung des mittleren Keimblattes. *vt* Nahrungsdotterfortsatz.

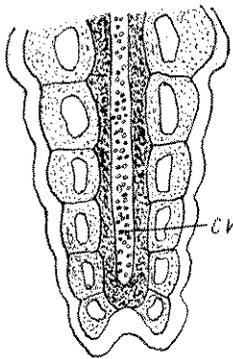


Abb. 226. Ältere Schwanzanlage mit äußerer Segmentierung. *cv* Höhle des Darmkanals.

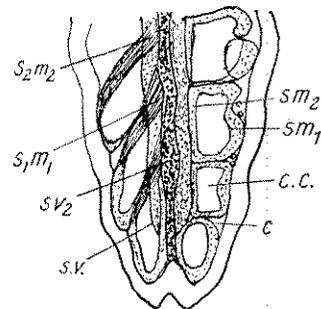


Abb. 227. Noch ältere Schwanzanlage. Links bei oberflächlicher, rechts bei tieferer Einstellung des Mikroskops. *c* Raum zwischen Ecto- und Mesoderm, *cc* Cöloin, *s<sub>1</sub>m<sub>1</sub>*, *s<sub>2</sub>m<sub>2</sub>* Fortsätze der Muskelsegmente, *sm<sub>1</sub>*, *sm<sub>2</sub>* Hautfaserblatt bzw. Darmdrüsenblatt des Mesoderms, *sv<sub>2</sub>* Teile des Entoderms.

letzte Somit hineinreicht, während weiter vorn das hier nach allen Autoren einschichtige Entoderm sich auf dem Rücken schließt. Die Leber differenziert sich spät in Form paariger Ausstülpungen und nimmt den ganzen Dotter in sich auf, von dem der Embryo beim Ausschlüpfen noch viel als Nahrung besitzt. Aus dem Mitteldarm sind auch die Malpighischen Gefäße hervorgegangen.

In den Spaltraum zwischen Ekto- und Entoderm werden von den Darmzellen aus Zellen abgegeben, die von Kowalewski & Schulgin als die ersten Blutkörperchen betrachtet werden. Dieser Raum wird durch das vordringende Mesoderm immer mehr eingeeengt und schließlich durch das Hautfaserblatt vom Ektoderm getrennt. Dieses schließt sich endlich dorsal vollständig, trennt aber das Herz nicht vom Darm; dieses bleibt noch längere Zeit mit dem Darm durch ein Mesocardium in Zusammenhang. Beide Schichten der Herzwand (Endocardium und Myocardium) sind ausschließlich mesodermalen Ursprungs.

Bemerkenswert ist die von Metschnikoff beobachtete Erscheinung, daß sich das Entoderm des Schwanzes zur Zeit seiner Segmentierung der Länge nach in eine Doppelröhre spaltet. Zuerst tritt, wie bereits vorhin erwähnt wurde, ein zapfenförmiger Fortsatz des Nahrungsdotters in die Zellmasse des Entoderms ein (Abb. 225), wo er bis zu deren Ende vordringt; durch die allmähliche Auflösung seiner Bestandteile bleibt von ihm nur mehr eine Höhle übrig, die wenige Dotterteile enthält, wodurch das Entoderm des Schwanzes zu einem blindgeschlossenen Rohr wird (Abb. 226), das aber mit dem Entoderm des übrigen Körpers in Zusammenhang bleibt. Die beiden Teile der oben erwähnten Doppelröhre sind von ungleichem Kaliber; der dorsale Teil ist bedeutend schmaler als der ventrale. Er nimmt mit zunehmender Entwicklung an Durchmesser ab und wird zur inneren Membran der Caudalarterie, während der ventrale zu dem definitiven Darm der Caudalregion wird (Abb. 227).

Was nun die übrigen Organe anbelangt, so gehen die Lungen (Fächertracheen) aus den Anlagen des 3. bis 6. Abdominalbeinpaars<sup>1)</sup> (das erste wird, wie bereits früher erwähnt, zu den Genitaldeckeln, das zweite zu den Kämmen) hervor, die als Einstülpungen in Hohlräume mit viel Blutplasma hineinragen.

Die Coxaldrüsen sind zuerst einfache Schläuche, die am 3. abdominalen Beinpaar nach außen münden und nach innen mit dem Cöloin kommunizieren.

Die Genitalröhren gehen aus einem Teil des Cöloins im 7. Segment hervor und sind anfänglich ohne Verbindung mit der Außenwelt.

Es soll bemerkt werden, daß die Sonderung des Mesoderms in das äußere Hautmuskelblatt und das innere Darmfaserblatt im Embryonalkörper wesentlich früher vor sich geht als im Schwanz. Zuerst zerfällt das Mesoderm in diesem Abschnitt in vier horizontale Stücke, von denen sich aber nur die ersten drei in zwei Schichten aufspalten; das vierte bleibt noch eine Zeitlang ungeteilt und erst später, wenn diese Schichten eine deutliche Höhle umgeben, läßt auch das 4. Segment eine Differenzierung in drei Abschnitte, ebenso auch in die Cöloinsäcke unterscheiden. Das Darmfaserblatt ist stets dünner als das Hautmuskelblatt.

Dadurch, daß die beiden Mesodermhälften median nicht aneinanderstoßen, kommt das Ektoderm direkt über die dorsale Anhangsröhre des Entoderms zu liegen.

Das äußere Blatt des Mesoderms teilt sich nun in jedem Segment durch eine Horizontalfurche in zwei Stücke, aus denen die Muskeln des betreffenden Segmentes hervorgehen, während das innere Blatt die äußere Darmwand bildet.

Während sich die aus dem Mesoderm hervorgegangenen Organe differenzieren, nimmt die Cöloinhöhle jederseits an Umfang zu und verbindet sich schließlich mit einer kleineren, zwischen Ektoderm und Hautmuskelblatt

<sup>1)</sup> In Wirklichkeit handelt es sich um das 2. bis 7. Segment, da das 1. (prägenitale) Segment damals noch nicht nachgewiesen war.

gelegenen Höhle, wodurch die definitive Leibeshöhle des Schwanzes gebildet wird.

In diesen Räumen werden auch wandernde, aus mesodermalen Elementen entstandene Zellen angetroffen, die als Blutkörperchen anzusehen sind. In den Hohlräumen der Gliedmaßen finden wir eine dichte Masse von Mesodermzellen, die sich später zusammenzieht, wobei sich einzelne Zellen ablösen und in den Raum zwischen Ekto- und Entoderm gelangen. Auch diese Zellen sind Blutkörperchen, die sich bald mittels feiner Fortsätze zu bewegen beginnen.

Das Mesoderm bildet im peripheren Teil eine einzige Schicht von isoliert nebeneinanderstehenden Zellen, aus denen ausnahmslos Blutkörperchen hervorgehen. Die Fortsätze, welche in der späteren Entwicklungsperiode von dem innerhalb des Keimstreifens gelegenen Mesodermteil gegen die Peripherie des Embryos abgehen, wurden schon früher erwähnt.

Die eingehenden Untersuchungen Brauer's an späteren Stadien von *Euscorpius carpathicus* und *italicus* bringen wesentliche Ergänzungen zu der Darstellung Metschnikoff's. So beobachtete Brauer, daß viel mehr Eier



Abb. 228. Unreifes Ei von *Euscorpius*. Abb. 229. Befruchtungsstadium.  
Diese und die folgenden Abb. bis Abb. 264 nach Brauer.



Abb. 230. Zweizellenstadium.



Abb. 231, 232. Weitere Furchungsstadien.

zur Anlage als zur Befruchtung und Entwicklung kommen, daß aber auch von diesen manche entweder zugrunde gehen oder aber resorbiert oder schließlich bei der Geburt mit den anderen ausgestoßen werden. Erst zwischen der Bildung der Serosa und des Amnions tritt das Ei in die Eiröhre ein und scheint bis dahin durch Vermittlung der Zellen des Follikelstiels ernährt zu werden. Brauer findet ebenso wie Kowalewski & Schulgin, daß der Kern dem Eipol zuwandert, der der Eiröhre zugewendet ist. Dieser Pol entspricht der Stelle der späteren Mundregion, und hier erfolgt auch die Befruchtung; bei dieser Gelegenheit öffnet sich der Stielkanal passiv, um das Sperma, und zwar erst nach der Reifung des Eies, einzulassen. Eine Dotterhaut, wie sie von Laurie beschrieben wurde, ist vorhanden, nicht aber ein Keimblastem, vielmehr ist das ganze Bildungsmaterial um den Kern herum angeordnet. Die Furchung, anfangs regelmäßig, ergibt später An-

häufungen von 10, 12 oder 14 Zellen, die alle in einer Schicht angeordnet sind.

Hinsichtlich der Bildung des Blastoderms stimmt Brauer im wesentlichen mit seinen Vorgängern überein; die Zellen des Blastoderms sind anfangs flach, und in dieser Zeit fehlen im Dotter noch irgendwelche Zellen. Ein dann auf der Keimscheibe entstehender, im auffallenden Licht weißer Fleck (dem Blastoporus entsprechend) ist durch höhere Zellen und ein durch Zelleinwanderung



Abb. 233. Blastodermbildung.

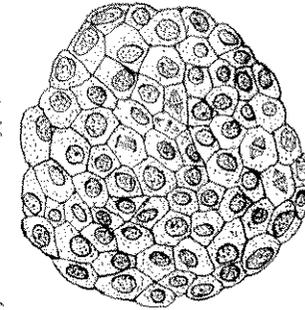


Abb. 234. Abpräparierte Keimscheibe. (Vgl. Abb. 214.)

und -teilung mehrschichtiges Epithel charakterisiert (s. Laurie). In bezug auf die amöboiden, dem Dotter benachbarten und von ihm Partikel aufnehmenden Dotterzellen stimmt Brauer sowohl mit Kowalewski & Schulgin als auch mit Laurie darin überein, daß diese mit dem Aufbau des Embryos in keiner Beziehung stehen.

Abb. 235 bis 245. Verschiedene Stadien der Segmentierung.

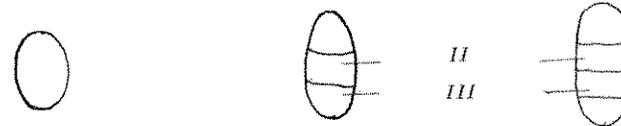


Abb. 235. Keimscheibe; ovale Form, dadurch Längsachse des Embryos festgestellt. (Vgl. Abb. 218.)

Abb. 236. Keimscheibe mit 2 Querlinien; der erste dadurch gebildete Abschnitt enthält den Kopf und das Chelicerensegment, der zweite (II) die Anlage des Pedalpensegmentes und der dritte (III) diejenige der übrigen Teile des Körpers.

Abb. 237. Keimscheibe mit 3 Querlinien (4 Segmenten); hier ist auch die Segmentanlage des 1. Laufbeimpaares abgegliedert.

Das Entoderm entsteht zwischen den Dotterzellen und den hohen ektodermalen Zellen des weißen Flecks, am Hinterende des letzteren, in Form einer Schicht flacher Zellen; es vergrößert sich durch Zellteilung und wächst rascher als das Ektoderm über den Dotter hinaus.

Bemerkenswert ist, daß Brauer bereits unmittelbar nach dem Auftreten des Entoderms in der Keimscheibe die Anlage der Genitalorgane als zuerst kleine, dann bis auf mehr als 20 Zellen anwachsende, scharf gesonderte Gruppe feststellen konnte, die sich bis zum Ausschlüpfen des Embryos nicht wesentlich

verändert, aber vom Ektoderm und Mesoderm überwachsen und nach innen gedrängt wird. Diese Zellgruppe hat Laurie als Entomesoderm bezeichnet.

Das Mesoderm wird aus dem Ektoderm durch Zelleinwanderung und -teilung abgeleitet; Serosa und Amnion entstehen, wie dies auch Laurie angibt, in der Weise, daß sich zuerst die Randzellen der Keimscheibe über diese und den Dotter hin ausbreiten (Serosa), dann sich auch das Ektoderm der Keimscheibe am Rande umschlägt und letztere rundherum überwächst (Amnion).

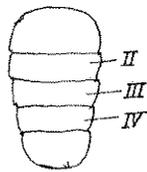


Abb. 238. Keimscheibe mit Abschnürung auch des 2. Laufbein- (4. Thorax-) Segmentes.

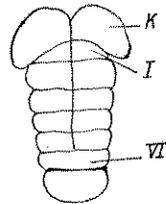
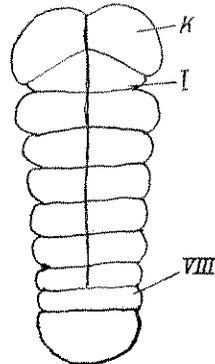


Abb. 239, 240. Abschnürung des Chelicerensegmentes; Differenzierung der Kopfplatten (K) und einer medianen Längsfurche.



Brauer nimmt den mittleren, durch zwei Querfurchen entstandenen Teil des Embryos für die Anlage des Pedipalpensegmentes in Anspruch, während der vordere Teil die Anlage des Kopfes und der Cheliceren, der hintere den Rest enthält. Die Pedipalpen gliedern sich früher als die Cheliceren und Beine.

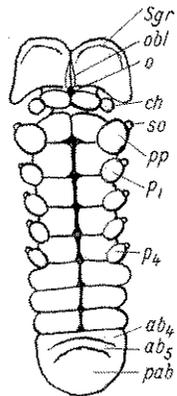


Abb. 241. Keimscheibe mit beginnender Extremitätenbildung. *ab<sub>4</sub>*, *ab<sub>5</sub>* Anlage des 4. und 5. Abdominalsegmentes, *ch* Chelicerenanlage, *o* Mundöffnung, *obl* Oberlippe, *p<sub>1</sub>*—*p<sub>4</sub>* Anlage des 1. bis 4. Thoraxbeinpaars, *pab* Anlage des Postabdomens, *pp* Anlage der Pedipalpen, *Sgr* Scheitelgrube, *so* knospenartige Vorrugungen an den Gliedmaßenanlagen.

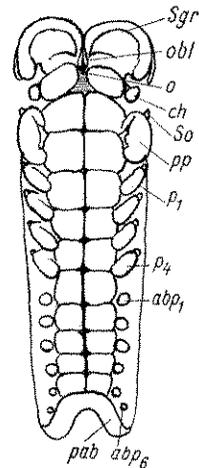


Abb. 242. Abgrenzung der äußeren Teile jeder Segmenthälfte des Thorax (Gliedmaßenanlagen) von den inneren (Ganglien). Entwicklung von Scheitelgruben, Oberlippe und Mundöffnung. *abp<sub>1</sub>*—*abp<sub>6</sub>* Gliedmaßenanlage des 1. bis 6. Abdominalsegmentes. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 241.

ceren und Beine. Die Oberlippe weist eine paarige Anlage auf, die, wie bereits früher angegeben, zuerst postoral gelegen ist, aber noch vor dem Ausschlüpfen

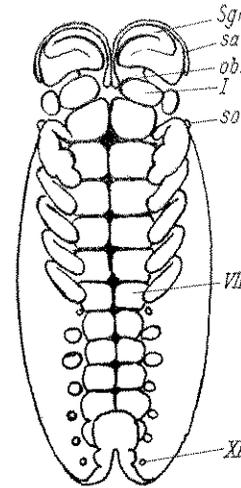


Abb. 243. Die Gliedmaßenanlagen strecken sich und sind länger als breit; die Anlagen der Ganglien sind viereckig und flach; die der Pedipalpen sind am größten, die der Cheliceren am kleinsten; die übrigen etwa gleich groß; bemerkenswert sind die knospenartigen Hervorragungen an den Gliedmaßen mit Ausnahme der Cheliceren (an welchen Patten sie aber auch gesehen zu haben glaubt). Beginn der Segmentierung des Postabdomens, welches schon in Abb. 242 ventralwärts umgeschlagen ist. *sa* Seitenauge. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 241.

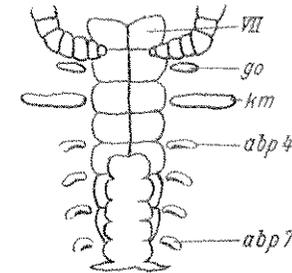


Abb. 244. Gliederung der Gliedmaßen des Thorax. *go* Genitalöffnung, *km* Kamm. Sonst wie Abb. 242.

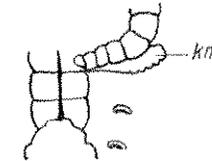


Abb. 245. Die Anlagen der Gliedmaßen des Präabdomens sind bereits soweit differenziert, daß man die Genitaldeckel (8. Segment) und die Käume (9. Segment) deutlich unterscheiden kann; die Anlagen des 7. Segmentes bleiben klein (Abb. 244) und verschwinden schließlich vollständig. Die Anlagen des 8. und 9. Gliedmaßenpaares bilden quergestellte Wülste, von denen die des 9. Segmentes wieder wesentlich größer sind als die der 8. Anlage der Stigmen.



Abb. 246. Bildung von Dottierzellen (*dz*), Verdickung des Blastoderms.

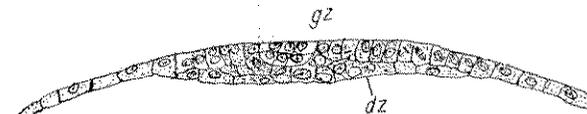


Abb. 247. Bildung der Gonadenanlagen (*gz*).

des Embryos ihre definitive Lage vor der Mundöffnung einnimmt. Alle Segmente des Präabdomens, mit Ausnahme des letzten, lassen Extremitätenanlagen erkennen; daß die des ersten (im ganzen 7) sich später ganz rück-

bilden, die des 8. zu den Genitaldeckeln, die des 9. zu den Kämmen, die des 10. bis 13. zu den Lungen werden, wurde schon früher wiederholt erwähnt.

Das Giftstachelsegment am Postabdomen grenzt sich erst später ab.

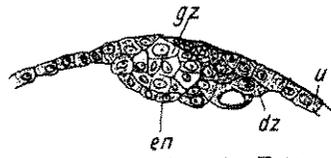


Abb. 248. Bildung des Entoderms (en).

Die Umwachsung des Dotters findet zuerst durch die großzellige Serosa, dann durch das Entoderm und gleichzeitig damit durch das kleinzellige Amnion statt. Das Entoderm besteht, soweit es unter dem Keimstreif liegt, aus einer Schicht niedriger Zellen; dorsal sind diese dagegen durch Verflüssigung und Aufnahme von Dotter groß. Die Bildung des definitiven Darmepithels findet im Postabdomen in der Weise statt, daß die Zellen wieder niedriger werden.

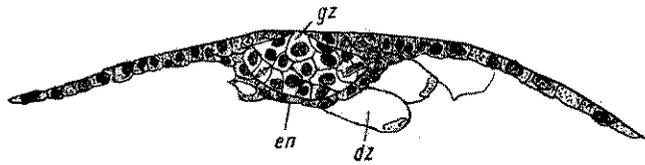


Abb. 249, 250. Mesodermbildung. dz Dotterzellen, ec Ektoderm, en Entoderm, gz Gonadenanlagen, me Mesodermzellen.

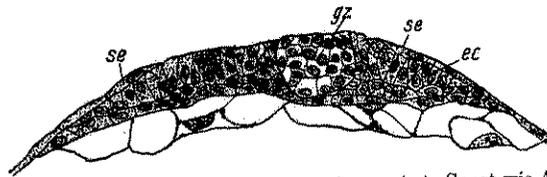


Abb. 251. Überwachsung des Embryos durch die Serosa (se). Sonst wie Abb. 249, 250.

Gleichzeitig mit den mesodermalen Septen (zunächst je ein dorsales und ventrales sowie sechs Paare dorsoventraler) entstehen auch die Darmdivertikel. Der Mitteldarm enthält noch beim Ausschlüpfen des Embryos Dotter und ist ohne Verbindung mit Vorder- und Enddarm, die beide als Einstülpungen des Ektoderms, und zwar der Vorderdarm viel früher als der Enddarm, entstehen.

Die Malpighi'schen Gefäße werden als Ausstülpungen des Mitteldarmes betrachtet und als Mitteldarmdrüsen bezeichnet.

Die Aufgabe der Dotterzellen besteht darin, den Dotter zu verflüssigen, was später von den Entodermzellen besorgt wird; sie vermehren sich niemals und gelangen bei ihren Wanderungen über den Dotter schließlich in den Mitteldarm, wo sie zerstört werden.

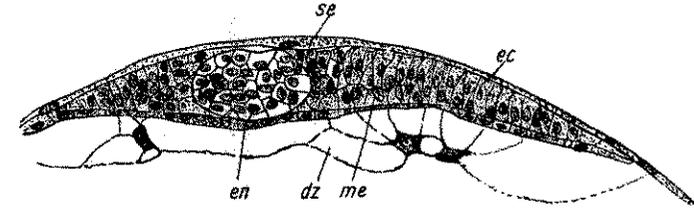


Abb. 252. Serosa geschlossen. Bezeichnungen wie Abb. 249 bis 251.

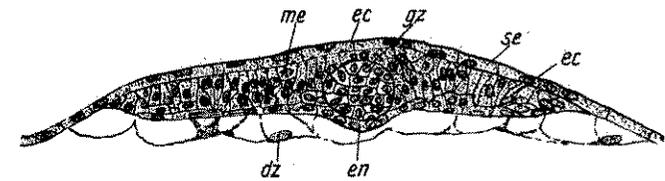


Abb. 253. Gonadenanlage durch Ektoderm überwachsen. Bezeichnungen wie Abb. 249 bis 251.

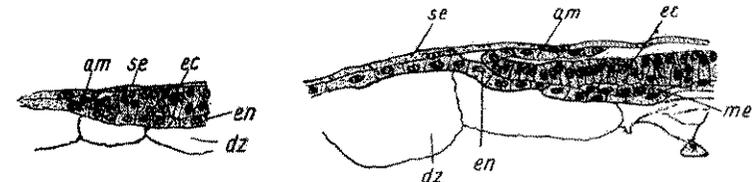


Abb. 254, 255. Zwei Stadien der Amnionbildung (am). Bezeichnungen wie Abb. 249 bis 251.

An der Segmentierung, die zuerst im Ektoderm durch regelmäßige Verdickungen erkennbar wird, nehmen die Mesodermzellen, die anfänglich regellos zwischen den beiden anderen Blättern liegen, erst später, wenn sich im Ektoderm die mediane Längsfurche gebildet hat, teil; darauf ziehen sie sich von der ventralen Mittellinie zurück und bilden zwei Längsbänder, die nur hinten zusammenhängen. Nach der Anlage der Gliedmaßen bilden sie zwei Schichten, die auseinanderweichen und die Cölomsäcke (19 Paare) bilden. Nur im Kopf und im Endsegment fehlen die Cölomsäcke, wachsen aber in den Kopf vom 1. Segment aus ein.

Nur die Nephridien des 5. Segmentes (am 3. Bein) entwickeln sich vollständig, und zwar in der Weise, daß sich an der Innenseite des Cöloms die somatische Wand ausstülpert und der so entstehende Schlauch bis ans Entoderm

vorwächst und nach außen durchbricht. Dabei erleidet er eine Einknickung, wobei sich der innere Schenkel durch Windungen und Faltungen vergrößert und schließlich vom Cölom abschließt. Am 3., 4. und 6. Segment erfolgt bald eine Rückbildung der Schläuche, während sie am 8. Segment nur bis zum Ektoderm vordringen und ohne Knickung mit ihren blinden Enden in der Mittellinie aneinanderstoßen, wo ihnen eine unpaare Einstülpung des Ektoderms entgegenwächst. Diese Schläuche bilden die Anlage der Genitalgänge, stehen aber im Embryo weder mit den Keimdrüsen noch mit der Außenwelt im Zusammenhang.

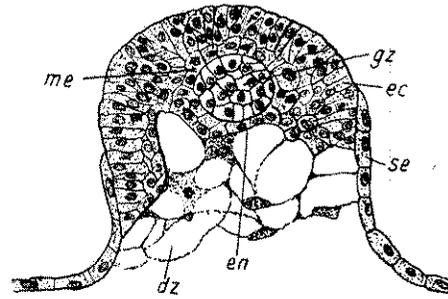


Abb. 256. Embryo im Begriff, aus dem Follikel in die Eiröhre überzutreten. Bezeichnungen wie Abb. 249 bis 251.

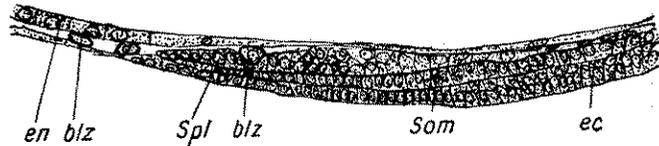


Abb. 257. Ausbildung des somatischen und splanchnischen Mesodermblatts. *blz* Blutzellen, *Som* Somatisches, *Spl* Splanchnisches Blatt des Mesoderms. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 249, 250.

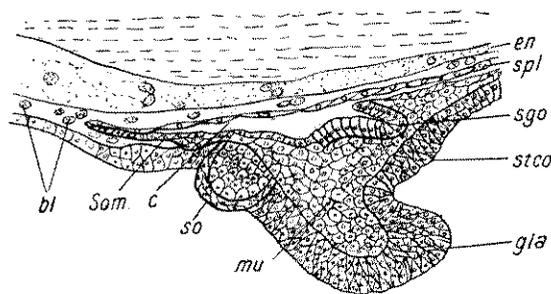


Abb. 258. Anlage der Coxaldrüsen. *bl* Blutzellen, *c* Cölom, *gla* Gliedmaßenanlage, *mu* Muskel, *sgo* Segmentalorgane (Coxaldrüsen), *so* Sinnesorgane, *stco* Sternocostalfortsatz. Übrige Bezeichnungen s. Abb. 249, 250 u. 257.

Nach der Anlage der Muskulatur sowie der Segmentalorgane wachsen die beiden Cölomsäcke desselben Segmentes sowohl dorsal wie ventral gegeneinander; während dies nun ventral zur vollständigen Verschmelzung führt, berühren sich die Säcke dorsal zuerst mit dem somatischen, dann auch mit dem

splanchnischen Blatt, so daß zwischen ihnen ein Hohlraum, die Herzhöhle, übrigbleibt, die also nicht vom Cölom gebildet wird. Bei dem weiteren Gegeneinanderwachsen der beiden Cölomhälften kommt, wenn sie sich unterhalb

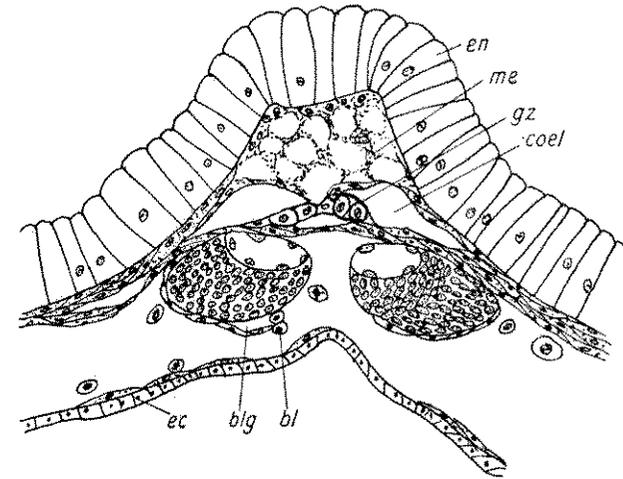


Abb. 259. Cölom und Genitalzellen im Querschnitt. *bl* Blutzellen, *blg* Blutgefäße, *coel* Cölom, *gz* Genitalzellen, *me* Mesoderm. Übrige Bezeichnungen s. Abb. 249, 250.

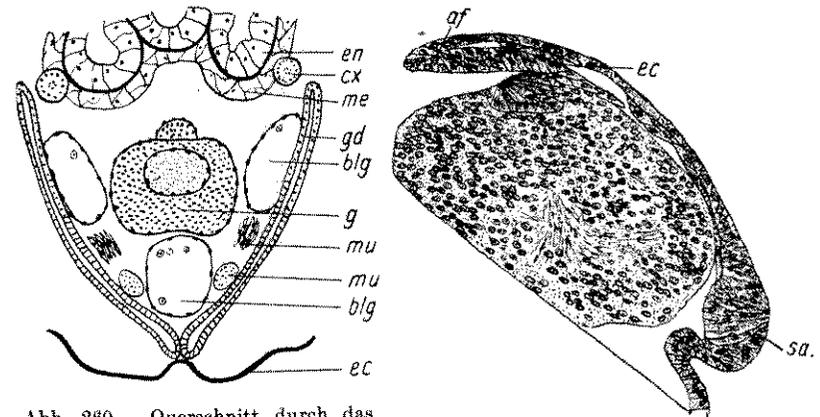


Abb. 260. Querschnitt durch das 8. Segment. *cx* Coxaldrüse, *g* Ganglion, *gd* Ausführung der Genitaldrüse. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 249, 250, 258 u. 259.

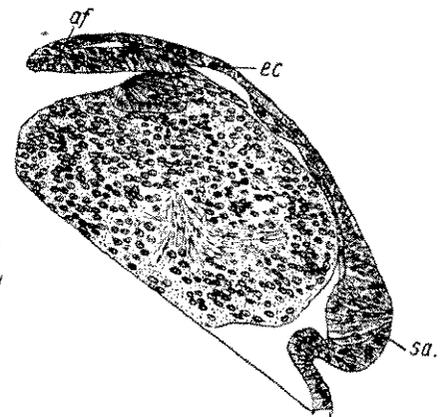


Abb. 261. Gehirn (horizontal). Anlage der Seitenaugen und der Augenfalte. *af* Augenfalte, *ec* Ektoderm, *sa* Seitenauge.

des Herzens berühren, der Perikardialraum auf die Weise zustande, daß sich das somatische Blatt vom Herzen ablöst; somit gehört auch der Perikardialraum nicht zum Cölom. Dagegen entsteht aus der splanchnischen Schicht ein lockeres, parenchymatöses Gewebe, die Lücken zwischen

allen Organen ausfüllt. Ein solches Gewebe wird auch vom somatischen Blatt geliefert; daraus gehen aber auch Muskeln und die Wände der Blutlakunen hervor, unter anderem die Spinalarterie, die die Bauchganglienkette umschließt (s. Blutgefäßsystem).

Die Gonadenanlage, die schon früh unterscheidbar ist und durch ihre großen Zellen auffällt (die Somazellen teilen sich und werden dadurch kleiner, während eine Teilung bei den Urkeimzellen selten ist), bildet zuerst eine

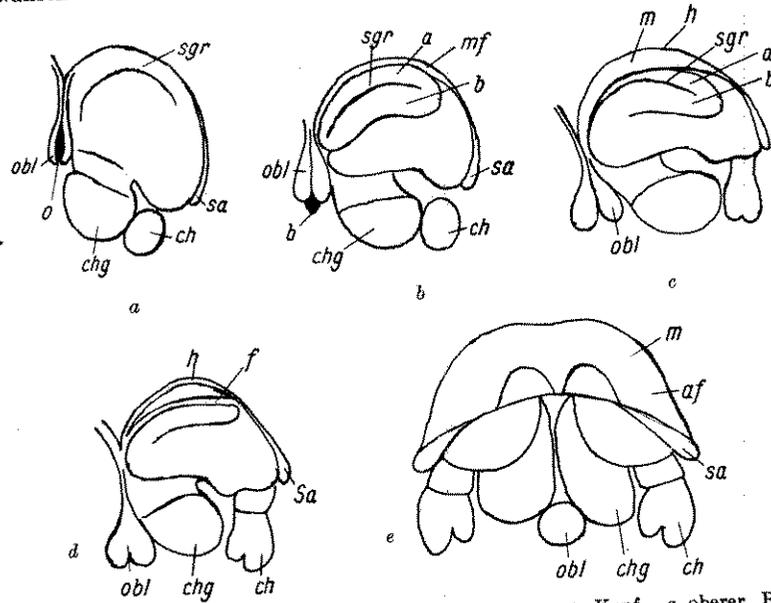


Abb. 262a-e. Oberflächenbilder über Veränderungen am Kopf. a oberer Rand der Scheitelgrube, af Augenfalte, b unterer Rand der Scheitelgrube, ch Chelicere, chg Chelicereganglien, f Falte am Kopf, h hinterer Teil der Anlage der Mittelaugen, m Anlage der Mittelaugen, o Mund, obl Oberlippe, sa Anlage der Seitenaugen, sgr Scheitelgrube.

runde Zellgruppe am Hinterende des Keimstreifs, später aber eine höchstens zweischichtige Scheibe. Darauf erhält sie vom Mesoderm ein Epithel und gelangt in das Cölom, und zwar in eine mediane Längsfalte, die auf der Ventralseite des Darmes verläuft; sie bildet hier ein Paar von Strängen oder einen unpaaren Strang.

Wichtig für die Phylogenie der Arachnoiden im allgemeinen ist die Entstehung der Lungen aus der hinteren Hälfte der 10. bis 13. Segmente durch einfache Einstülpung und Einfaltung; sie werden daher als versenkte Kiemen angesehen.

Die beiden Längsverdickungen des Ektoderms, die die Anlage des Nervensystems bilden, rücken samt dem Mittelstrang in die Tiefe und werden vom Ektoderm von beiden Seiten her überwachsen. Von den Kommissuren entstehen die longitudinalen zuerst, so daß das Gehirn von allem Anfang

an mit dem Bauchstrang in Zusammenhang steht. Die Ganglien werden in der Zahl 18 angelegt, von denen 6 Paare auf den Thorax, 8 auf das Prä- und 4 auf das Postabdomen entfallen.

Was die Beziehungen der Anlagen des Gehirns zu denen der Augen anbelangt, so fand Brauer, daß die Scheitelgruben mit der Anlage der Mittelaugen

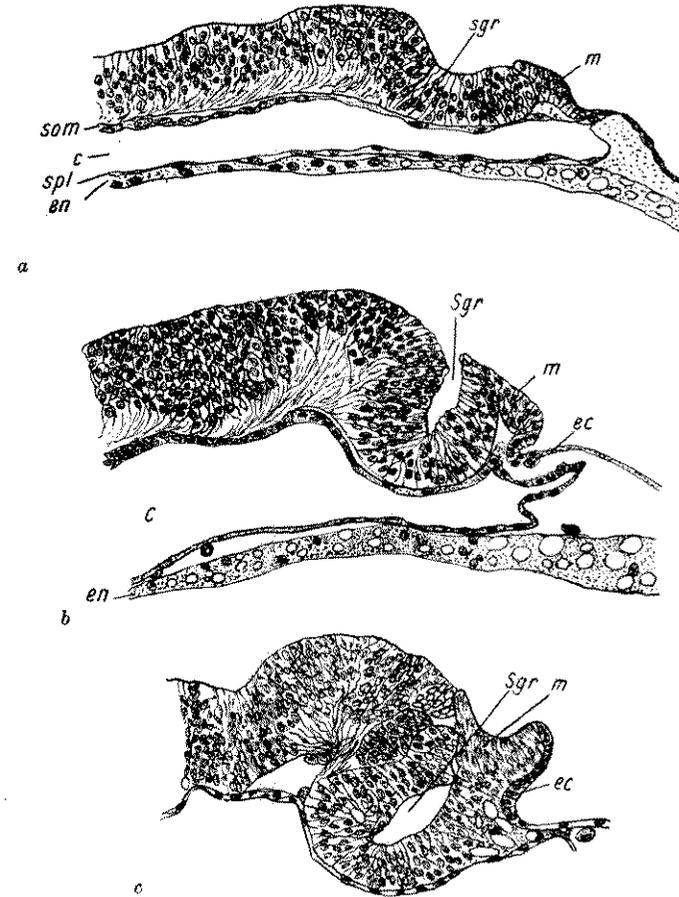


Abb. 263a-c. Anlage der Scheitelgruben und ihre Verlagerung in die Tiefe (Länge). c Cölom, ec Ektoderm, en Entoderm, m Mittelaugen, sgr Scheitelgrube, som somatisches, spl Splanchnisches Blatt des Mesoderms.

nichts zu tun haben, sondern nichts anderes als der hinterste Teil des Gehirns sind, das sich von der Oberfläche in die Tiefe zurückgezogen hat. Ebenso konnte er feststellen, daß die Falte für die Mittelaugen nicht durch Einstülpung, sondern durch Drehung um 180° invertiert wird, daß dagegen die Seitenaugen keine Invertierung erleiden; Pigmente erhalten die Augen einen Monat vor der Geburt.

Das Gehirn ist aus den Anteilen zweier Segmenten zusammengesetzt, da es zwei Querkommissuren enthält; als dritter Abschnitt schließen sich die Chelicereganglien an.

Bei den Embryonen in vorgeschrittenem Stadium, also mit bereits entwickelten Gliedmaßen, liegen die Pedipalpen dem Körper nach hinten an;

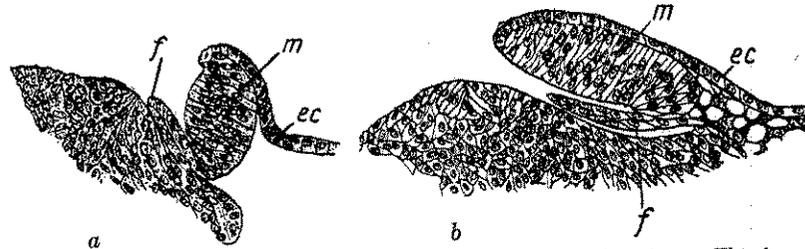


Abb. 264a—b. Umkehrung der Anlage der Mittelaugen (längs). *ec* Ektoderm, *f* Augenfalte, *m* Mittelauge.

da sie von allen Gliedmaßen die längsten sind, so liegen die folgenden zwischen ihnen in der Weise, daß sie ventralwärts gegeneinander umgebogen sind und wie gefaltete Hände aussehen (Metschnikoff).

Am Metasoma konnte Pereyaslawzewa (Abb. 265 bis 272) seitliche Anhänge der Segmente beobachten, die vom 1. Segment zum Telson an Länge zu-

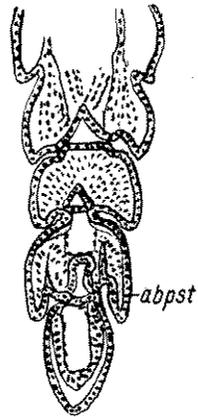


Abb. 265. Längsschnitt durch das Telson. *abpst* Gliedmaßenanlage (nach Pereyaslawzewa wie auch die folgenden Abb. bis Abb. 272).

Das 7. Segment ist auf der Ventralseite durch eine sehr schwache Hervorragung angedeutet, so daß man das Segment kaum erkennen kann; später verschwindet es vollkommen. Das 8. Segment, das die Genitalausführgänge

nehmen; sie werden als Extremitätenanlagen gedeutet (Abb. 265). Diese Anhänge sind durch tiefe Falten abgegrenzt, die auf der Ventralseite wesentlich tiefer sind als auf der Dorsalseite. Dies hängt nicht mit der Umbiegung des Postabdomen auf die Ventralseite des Präabdomen zusammen; denn nur die ersten drei Segmente sind stark gebogen, die übrigen aber gerade gestreckt, ohne daß in der Ausbildung der Falten ein Unterschied bemerkbar wäre.

In bezug auf die Körpermuskulatur (Abb. 266) fällt auf, daß die Dorsoventralmuskeln von vorn nach hinten bis zur höchsten (dicksten) Stelle des Körpers immer länger werden und daß die Entfernung der Ansatzstellen dieser Muskeln voneinander auf der Dorsalseite größer ist als auf der Ventralseite; die Segmente zeigen also die Tendenz, sich auf der Ventralseite zu verengern, was als Zeichen von Atrophie angesehen wird.

enthält, ist stärker entwickelt. Das 9., das Segment der Kämme, ist wiederum stark verschmälert. Alle drei Segmente zusammen sind nicht länger als eines der folgenden, die untereinander ungefähr gleichlang sind.

Pereyaslawzewa fand an Längsschnitten durch vorgeschrittene Embryonen unterhalb des Coxalgliedes des 1. Gliedmaßenpaares eine ektodermale Einstülpung, die auf den folgenden Schnitten in einen tiefen Kanal übergeht, der vom 1. Gliedmaßenpaar schief lateral und dorsal, und zwar an der Oberfläche der Ganglien des 1. und 2. Paares hinzieht. Mit seinem

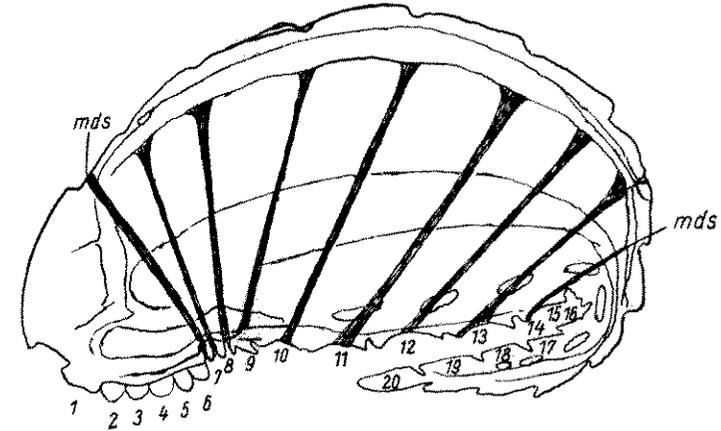


Abb. 266. Längsschnitt, dorsoventrale Muskeln des Abdomens zeigend.

blinden Ende stützt sich der Kanal auf die Enden zweier Sehnen, deren Fasern sich an diesem Ende befestigen. Mit dem anderen Ende inserieren diese beiden Sehnen an der Epidermis der beiden Seiten des Seitenauges, und zwar die eine direkt am oberen Teil des Auges, die andere aber viel tiefer als das Auge, anscheinend ohne Zusammenhang mit diesem.

Der Umstand, daß dieses Organ an seinem nach außen mündenden Ende den Charakter einer Drüse aufweist, dann aber in einen ektodermalen Kanal übergeht, verursacht große Schwierigkeit bei der Deutung; vielleicht ist diese kleine Drüse der Antennendrüse der Crustaceen zu vergleichen.

Aus der recht umständlichen Darstellung der Entwicklung des Nervensystems, die wie die ganze Arbeit der Pereyaslawzewa an einem fast vollständigen Mangel einer Zusammenfassung der gewonnenen Resultate und einer Hervorhebung dessen, was neu ist, leidet, mögen nur einige besonders bemerkenswerte Daten herausgegriffen werden.

Aus Querschnitten ergibt sich die Entwicklung des Gehirns in folgender Weise: Das Gehirn biegt rechtwinklig gegen die Bauchganglienkette um; alle Neuromeren, die es zusammensetzen, sind dorsalwärts umgebogen. Von oben gesehen erscheint es seitlich stark verbreitert, in seinem mittleren Teil dorsoventral abgeplattet. Die mittleren Ganglien geben anscheinend keine

Nerven ab; drei Nervenpaare entspringen aber von den drei hinteren Ganglienpaaren, deren Richtung derjenigen der Ganglien selbst entgegengesetzt ist, d. h. sie krümmen sich allmählich ventralwärts und richten sich gegen die vor dem Gehirn gelegenen Organe, die sie versorgen.

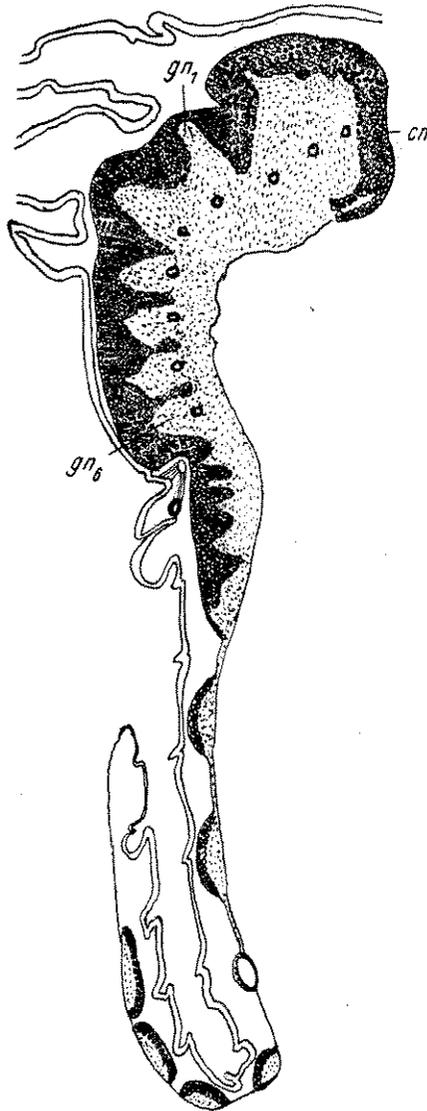


Abb. 267. Längsschnitt durch das Zentralnervensystem. *cn* Gehirnganglion, *gn*<sub>1-8</sub> Nerven der Gliedmaßen des Thorax.

als deutlich getrennt, da hier die Ganglien, nicht aber die Kommissuren mit einer Zellschicht bedeckt sind und letztere also nur aus Nervenfasern bestehen.

Weiterhin möge auf die tiefe dorsale Einsenkung der Bauchganglienkette zwischen der Ganglienmasse hingewiesen werden. Diese Einsenkung liegt oberhalb des 5. Ganglienpaares (Abb. 267).

Eine Gegenüberstellung des Verhaltens der Ganglien im vorderen und hinteren Teil der Kette soll hier noch Platz finden. Während nämlich die neun vorderen Ganglienpaare einander genähert und aneinander gedrängt und durch sehr kurze Kommissuren verbunden sind, sind andererseits die folgenden Ganglienpaare voneinander entfernt und stehen durch sehr lange Kommissuren in Zusammenhang.

Ferner: Die vorderen Ganglien stellen eine einzige Masse vor, nicht nur, weil sie durch Längskommissuren, die dem ganzen Nervensystem angehören, verbunden sind, sondern weil die dicke Schicht von Nervenzellen, die sie bedeckt, auch eine zusammenhängende Decke bildet, die allmählich dünner wird und in den tieferen Schichten keine Grenzen zwischen den Ganglien erkennen läßt (die an der Oberfläche als kleine Erhebungen sichtbar sind); dagegen erweisen sich die hinteren Ganglienpaare

Pereyaslawzewa stellt sich weiterhin die Frage, wohin, nachdem Brauer 20 Körpersegmente, aber nur 18 Ganglienpaare gezählt hat, die zwei fehlenden Ganglienpaare in der Entwicklung gekommen sind. Selbst wenn man annimmt, daß das letzte Segment, dem kein Somat entspricht, kein Ganglion enthält, fehlt noch immer ein Ganglienpaar. Pereyaslawzewa nimmt an, daß dieses mit einem oder mehreren verschmolzen ist und diese Verschmelzung nur mit der vorderen kompakten Ganglienmasse erfolgt sein kann.

Die Lage und Gestalt der drei ersten, ventral stark reduzierten Abdominalsegmente läßt die Vermutung aufkommen, daß an der Stelle zwischen dem 6. Ganglienpaar und dem ersten von denen, die durch lange Kommissuren zusammenhängen, ein Ganglienpaar verborgen sein könnte, das wegen der Ganglienschmelzung im vorgeschrittenen Stadium nicht mehr unterschieden werden kann. Es ist bemerkenswert, daß an Schnitten durch diese Stelle bald vier, bald fünf Ganglien nachgewiesen werden konnten.

Sollte aber die ursprüngliche Zahl der Ganglien wirklich nicht derjenigen der Segmente entsprechen, so entsteht die Frage, ob diese ganglienlosen Segmente Anzeichen von Progression oder Regression vorstellen.

Hinsichtlich des histologischen Baues des Gehirns kann Pereyaslawzewa folgende Tatsachen beibringen: Jedes Ganglion der Bauchganglienkette entsendet mehrere Fasern in die übrigen Ganglien und erhält seinerseits wiederum Fasern vom Gehirn und von allen übrigen Ganglien (Abb. 268). Die Zahl der „Austausch“-Fasern, wie Pereyaslawzewa sie nennt, zwischen den Ganglien nimmt mit deren Dimensionen zu und ist begrifflicherweise im Gehirn am größten, worauf die folgenden Ganglien in absteigender Linie folgen.

In allen Ganglien, die Nerven abgeben, treten die Tauschfasern in diese Nerven ein; ebenso schickt jeder Nerv seine Fasern in das Gehirn und alle Gangliennerven, und zwar erfolgt der Austausch in longitudinaler wie transversaler Richtung: in letzterer werden in jedem Ganglienpaar mehrere Chiasmata gebildet. Zwischen den medialen Querkommissuren sieht man

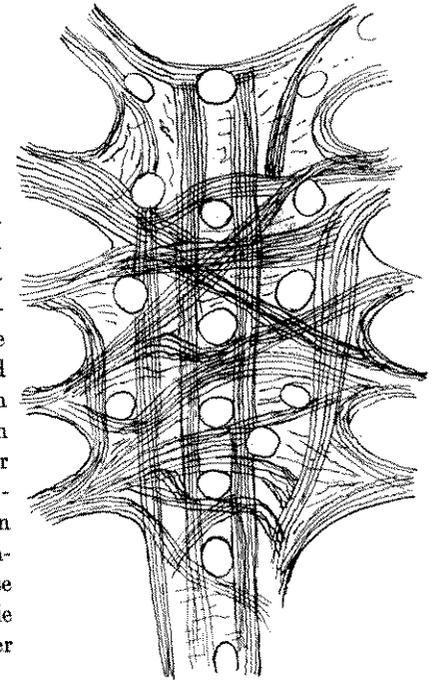


Abb. 268. Faserkreuzungen in den Thoraxganglien.

im Flächenschnitt große, runde Öffnungen, deren Form durch die Faserkreuzungen bedingt ist. In jedem Ganglion sind drei Chiasmen vorhanden, eins in der Mitte und eins an der Basis jedes Lateralnervs, außerdem zwischen zwei hintereinander liegenden Ganglien ein Chiasma, das oberhalb der Längskommissuren an den Stellen, die den Zwischenräumen der Nerven benachbarter Gliedmaßen derselben Seite entsprechen, verläuft. Die den fünf ersten Ganglienpaaren der Bauchganglienreihe folgenden sind kleiner und geben keine Lateralnerven ab, weisen daher auch eine geringere Komplikation in histologischer Beziehung auf.

Im Entosternit ist anfänglich keine besondere Differenzierung zu beobachten; das mesodermale Netz, das sich zwischen Darmkanal und Perikard ausbreitet, ist nur dadurch von dem die Blindsäcke, Ausstülpungen und Faltungen des Darmkanals umgebenden verschieden, daß seine Elemente dichter gehäuft sind und eine größere Fähigkeit besitzen, sich zu entwickeln, so daß sie sich bei vorhandener Notwendigkeit in eine harte und dichte Masse zum Schutze des zarten Embryos umbilden können.

Was die Anlage der Lungen (Abb. 269) betrifft, so gibt Pereyaslawzowa an, daß es sich hier um eine Einstülpung und nachherige zickzackförmige Faltung des Ektoderms handelt; dieses besteht aus kubischen Zellen, die rasch wachsen und sich teilen. Wichtig ist, daß diese Lungenlamellenanlagen nicht unterhalb der Gliedmaßenanlagen der betreffenden Segmente entstehen, sondern genau auf dem oberen Rand ihrer Basis, an ihrer Außenseite.

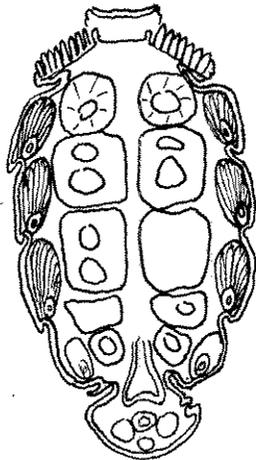


Abb. 269. Oberflächenschnitt durch alle 4 Paare von Lungen.

Auf einem vorgeschrittenen Embryonalstadium, aber noch zu einer Zeit, da der Mitteldarm an beiden Enden geschlossen und daher nicht mit dem ektodermalen Vorder- und Enddarm verbunden ist, besteht der Mitteldarm aus zwei in der äußeren Erscheinung, dem histologischen Bau und der physiologischen Funktion deutlich verschiedenen Abschnitten (Abb. 270).

Der vordere Abschnitt nimmt das ganze Präabdomen ein und stellt einen sehr großen Sack dar, dessen Wände aus Raummangel symmetrisch in zahlreiche Falten gelegt sind. Zuerst zeigt sich nur eine tiefe Falte, die von der dorsalen und ventralen Mittellinie gegen die Mitte zu ausgeht. Auf diese Weise werden zwei laterale Abteilungen gebildet, die sich durch regelmäßige und symmetrische Falten in zahlreiche Taschen teilen, welche sich durch weite Öffnungen in den übriggebliebenen zentralen Hohlraum öffnen. Im vorderen und hinteren Teil des Sackes sind diese Taschen am kleinsten und

werden gegen die Mitte immer größer; die ventralen Einstülpungen sind kleiner als die lateralen und namentlich kleiner als die dorsalen. Das Epithel dieses Abschnittes ist durch die ungeheure Größe der Zellen bemerkenswert, die durch Aufnahme großer Dottermengen bis zum Äußersten ausgedehnt werden, so daß die Zellgrenzen nur schwierig zu erkennen sind. Die Zwischenräume zwischen den Taschen sind durch ein sehr feines Netzwerk ausgefüllt. Der hintere Teil des Mitteldarmes reicht bis zum vorletzten Körpersegment und erweist sich auf den ersten Blick als wesentlich von den vorderen verschieden. Sein Lumen ist sehr eng und kanalartig, seine Zellen fast plötzlich niedriger als die des vorderen Abschnittes; sie bilden ein normales Epithel von hohen und schmalen Zellen.

Dies kommt daher, daß diesem Darmabschnitt jede Spur von Dotter vollständig fehlt. Trotz der anscheinend scharfen Abgrenzung gehen beide Abschnitte doch durch eine allmähliche Abnahme des Dotters ineinander über. Die Kerne sind durchweg im Zentrum der Zellen gelegen; der freie Rand der letzteren ist abgerundet und springt in das Lumen des Darmkanals vor, während er im hinteren Abschnitt des Mitteldarmes gerade verläuft.

Der Darmkanal ist mit ziemlich großen Muskelfasern bekleidet, deren Kerne weit voneinander entfernt stehen. Im eigentlichen Darm sind die histologischen Elemente seiner muskulösen Wand so fein, so eng aneinanderschließend und ihre Kerne so zahlreich und dicht gedrängt, daß sie im Querschnitt wie niedrige Epithelzellen erscheinen.

Die Ausstülpungen im hinteren Teil des Mitteldarmes sind nicht so zahlreich wie im vorderen Teil, dessen röhrenförmige Ausstülpungen dorsalwärts vorspringen und dicht nebeneinander stehen; obwohl es scheinen könnte, daß sie alle abwärts gerichtet sind, biegen sie sich doch alle wieder nach aufwärts um und wenden sich gegen die größere dorsale Einstülpung, die vom Darmsack zwei laterale Abschnitte abspaltet. Diese Röhren des Darmkanals sind zweifellos als Drüsen anzusehen, die in den vorderen Teil des Mitteldarmes einmünden und ein für die Verdauung wichtiges Sekret ergießen.

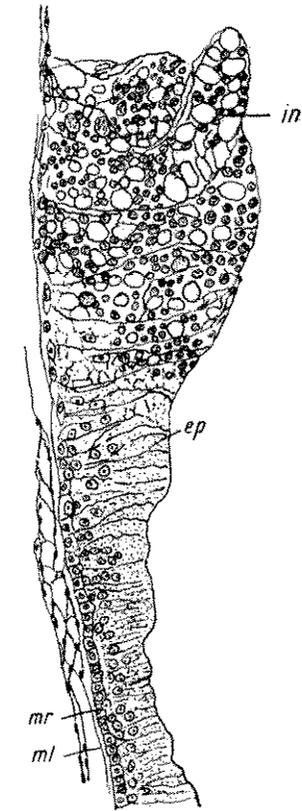


Abb. 270. Schnitt durch den Darm, stark vergrößert. ep Darmepithel, in stark angeschwollene Zellen, ml Längsmuskeln, mr Ringmuskeln.

Die bei Amphipoden von Pereyaslawzowa untersuchten Ausstülpungen des Darmkanals liegen an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm und kommen daher für die Verdauung nicht in Betracht; sie sind vielleicht gleicher Herkunft, haben aber sicher eine andere Funktion.

Hinsichtlich des Zirkulationsapparates weist Pereyaslawzowa darauf hin, daß das langgestreckte Herzrohr an beiden Enden geschlossen ist (Abb. 271) und daß sich an diesen Enden zwei Blutgefäße als Fortsetzung des Herzens anschließen, obwohl sie durch Querscheidewände deutlich abgegrenzt sind. Ob diese später zugrunde gehen oder sich in Klappen umwandeln, ist noch unbekannt. Das vordere Gefäß geht vom vorderen Ende

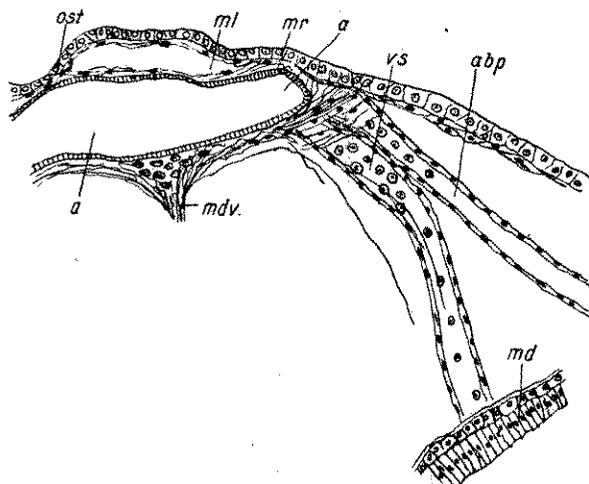


Abb. 271. Längsschnitt durch das Herz, durch die Postabdominalarterie und eine darunterliegende, zum Darm hinziehende Arterie. *a* Herz, *abp* Postabdominalarterie, *md* Mitteldarm, *mdv* Dorsoventralmuskel, *ml* Längsmuskel, *mr* Ringmuskel, *ost* Ostien, *vs* Gefäß zum Darm.

fast senkrecht nach abwärts gegen den Ösophagus, wo es sich erweitert und diesen umschließt, so daß sich dieser nun im Innern des Gefäßes befindet. Dann umgibt es, nach hinten ziehend, die ganze Bauchganglienreihe. Eine dünne Hülle, die sich in keiner Weise von der Wand der vorderen Arterie unterscheidet, umgibt das ganze Gehirn und von den Ganglien des 2. Gliedmaßenpaares ab die ganze Bauchganglienreihe.

Die hintere Arterie beginnt hinter der hinteren Scheidewand des Herzens, geht bis an das Ende des Telson, wobei sie den Mitteldarm bis zu seiner Vereinigung mit dem Enddarm begleitet, und endigt blind am gleichfalls blinden Ende des Ausführungsganges der Giftdrüsen.

Unter ihr findet man ein zweites, ebenso großes Gefäß, das gleichfalls bis zum Herzen zieht und ebenso wie die abdominale Arterie von diesem deutlich durch die Scheidewand und eine Sehne getrennt ist; das beweist, daß sie ebenso wie die abdominale Arterie unabhängig vom Herzen entstanden

ist. Dieses Gefäß konnte nach abwärts nur bis zur Wand des Mitteldarmes verfolgt werden.

Während die innere Schicht des Herzens aus ziemlich dicken, dicht gedrängten Ringmuskelfasern zusammengesetzt ist, besteht die äußere aus etwas dünneren Längsmuskelfasern. Die Gefäße aber haben viel dünnere Wände als das Herz; sie bestehen aus sehr zarten Muskelfasern, wodurch man nur die äußere Längsmuskelschicht gut unterscheiden kann.

Von der Entstehung des Giftapparates soll nur das Wesentliche mitgeteilt werden, da Pawlowsky (s. S. 141) auch davon bereits vieles beschrieben hat. Das Giftblasensegment entsteht durch eine Ringfurche des letzten Segmentes, so daß ein größerer vorderer und kleinerer hinterer Abschnitt gesondert wird. Dann bläht sich der ventrale Teil des hinteren Stückes auf, während die Seiten und die Oberseite unverändert bleiben; gleichzeitig verschmälert sich das hintere Ende, spitzt sich zu und biegt sich deutlich ventralwärts um.

In bezug auf den histologischen Bau fällt noch auf, daß das Endglied der Cauda (Postanalsegment) anfänglich durch zahlreiche Quersalten (Abb. 272) charakterisiert ist, die bis zum Hinterende des Segmentes reichen, wo die Epidermis eine Einstülpung, die also an der Spitze des Segmentes gelegen ist, bildet; die dorsale Wand dieses Blindsackes reicht bis zu der den ganzen Körper durchziehenden Arterie. Unter der Epidermis liegen mesodermale Elemente der subkutanen Muskelschicht an, die um diese Zeit noch wenig entwickelt ist; ebenso finden sich solche an den Seiten des Segmentes.

Zur Zeit, da die Giftdrüse ihre definitive Gestalt angenommen hat, ändert sich das äußere Bild des Segmentes vollkommen; die Epidermis verliert die Quersalten und wird ganz glatt. Ihre Zellen sind ziemlich hoch, schmal und nur in der Gegend des Blindsackes niedriger. In einem späteren Stadium beginnt sich der Blindsack zu gabeln, dasselbe trifft auch für den Ausführungsgang zu. Da die beiden Drüsensäcke länger sind als der Raum, den sie einnehmen, so müssen sie Schlingen und Windungen machen. Jede Drüse und auch ihr Ausführungsgang sind durch mächtige dorsoventrale Muskeln von denjenigen der anderen Seite getrennt und lassen in der Mitte einen breiten Raum übrig. Die weitere Entwicklung kann bei Pawlowsky (S. 145) verfolgt werden.

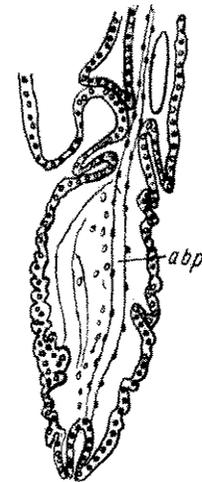


Abb. 272. Oberflächenschnitt durch die ventrale Wand des Postabdomens. *abp* Abdominalarterie.

Eine kleine Anzahl von Autoren hat sich mit der Entwicklung eines Vertreters aus der Familie der Scorpioniden beschäftigt; außer Johannes

Müller und Duvernoy sind es namentlich Poljansky<sup>1)</sup> und Laurie. Die Eigentümlichkeit des Scorpionidenembryos, keinen Nahrungsdotter und daher auch keine Dotterzellen zu besitzen, ist von Poljansky beschrieben worden (Abb. 273). In den frühesten, von ihm gesehenen Stadien sind bereits alle drei

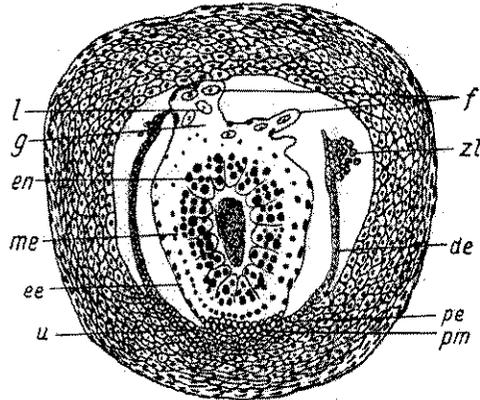


Abb. 273. Kombiniertes Querschnitt durch einen Embryo samt Uterus von *Scorpio indicus* (*Heterometrus indus*?) (nach Poljansky). *de* Decidua, *ee* Ektoderm, *en* Entoderm mit Dotterpartikelchen innerhalb der Zellen, *f* dorsale Fortsätze der uterinen Plazenta, *g* Nährmaterial außerhalb des Darmes, *l* Leucocyten, *me* Mesoderm, *pe* embryonale Plazenta, *pm* uterine Plazenta, *u* Uterus, *zl* freie Zellen, die sich von der Decidua abgelöst haben.

Keimblätter und die Anlage des Vorderdarms vorhanden. Im Darm und zwischen den Keimblättern tritt aber bald homogener Dotter auf, namentlich in ganz alten Embryonen; er ist z. T. in den Leucocyten aufgespeichert, die zuerst auf der Dorsalseite zwischen Ekto- und Entoderm gelegen sind.

Aus dem Uterus gelangt das Nährmaterial durch Osmose in den Embryo; dort, wo das Ektoderm des Embryos der Uteruswand dicht anliegt und eine Art Plazenta bildet, ist dies besonders der Fall.

Diese Tätigkeit wird aber noch unterstützt durch besondere ektodermale Fortsätze, die schon Johannes Müller bekannt waren und die in das Lumen des Uterus eintreten. Durch die Ablösung der inneren Schicht des Uterus wird eine nicht ganz geschlossene Embryonalhülle, eine Decidua (Abb. 273), gebildet, die beim Ausschlüpfen abgeworfen wird.

Die weitaus beste, vollständigste und durch sehr gute Abbildungen erläuterte Arbeit über die Entwicklung des dotterarmen Scorpionideneies verdanken wir aber O. Pflugfelder.

Schon auf sehr frühen Stadien zeichnen sich diese Eier von anderen Zellen der Innenschicht des Ovarialschlauches durch besondere Größe aus,

<sup>1)</sup> Poljansky hat *Scorpio indicus* untersucht; da das Material aus Java stammt, dürfte es sich um *Heterometrus cyaneus* handeln.

was dann noch mehr in Erscheinung tritt, wenn sich die Nachbarzellen in Reihen anzuordnen beginnen und vermutlich zur Ernährung des Eies beitragen. Auf diese Weise wölbt sich die Ovarialwand als Diverticulum mächtig vor, wozu auch Muscularis und Peritoneum beitragen (Abb. 274). Ursprünglich liegt das Ei an der Spitze des Divertikels; der für die Scorpioniden charakteristische Appendix diverticuli ist um diese Zeit noch nicht unterscheidbar.

Die Eireifung dürfte am Ende der ersten Periode der Divertikelbildung stattfinden; sie scheint auf der dem Ovarialschlauch zugekehrten Seite des Eies zu erfolgen.

Die Furchung ist total-äqual. Die erste Furchungsebene bildet mit der Längsachse des Divertikels einen Winkel von 45°. Eine Determinierung ist, wie spätere Stadien erkennen lassen, insofern bereits ausgesprochen, als aus der distalen Blastomere der Cephalothorax, aus der proximalen das Abdomen des Embryos entsteht. Die erste Furchungsebene steht demnach senkrecht zur Längsachse des werdenden Embryos.

Bei der weiteren Furchung erfolgt die Teilung in der Weise, daß die Furchungsebene durch die proximale Blastomere meridional verläuft und auf der ersten Teilungsebene senkrecht aufsteht, dagegen wird die distale Blastomere durch eine Ebene halbiert, die mit der die proximale Blastomere teilenden einen Winkel von 30° bildet. Die Eimembran bleibt nur bis zu diesem Stadium erhalten und wird dann aufgelöst. Das 8- und das 16-Zellenstadium kommen in regelmäßiger Weise durch Teilung jeder Blastomere zustande. Vom 16-Zellenstadium an kommt es zu einer im Idealfall vollkommenen Symmetrie; doch ist dies meist nicht der Fall, und es folgt auf dieses Stadium ein 26- bis 28- oder ausnahmsweise ein 32-Zellenstadium.

Bis dahin ist der Embryo einschichtig. Es entsteht schließlich eine Sterroblastula, da durch die dichtstehenden Blastomeren die Bildung einer Furchungshöhle unmöglich ist. Erst nach weiteren Zellteilungen kommen einzelne Zellen nach innen zu liegen; wenn sich dann alle Zellen zur Oberfläche parallel teilen, entsteht endlich durch Ausbildung des Entoderms ein zweischichtiger Embryo. Dieser Embryo mit festem epithelialem Zellverband läßt schon deutlich Cephalothorax und Abdomen unterscheiden.

Nun kommt es dadurch zu einer auffallenden Änderung, daß zwischen den Ektodermzellen immer größer werdende Interzellularen auftreten, wodurch die Zellen außerordentlich gestreckt werden, ohne dabei den Zusammen-

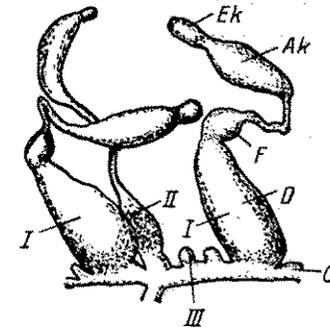


Abb. 274. Verschiedene Divertikel, total. I. Divertikel mit 2-schichtigem Embryo. II. Degenerierender Follikel. III. Ganz junge Divertikelanlage. *Ak* Körper des Appendix, *D* Divertikel, *Ek* Endkolben, *F* Distalteil des Divertikels mit Embryo, *O* Ovarialschlauch (nach Pflugfelder wie auch die folgenden Abb. bis Abb. 287).

hang mit dem Entoderm zu verlieren. Dadurch entstehen lange Fasern, durch die der Zusammenhang aufrechterhalten wird (Abb. 275).

Trotz der enormen Größenzunahme wurden keine Mitosen beobachtet, und durch Zählung entsprechender Körperpartien ließ sich die überraschende

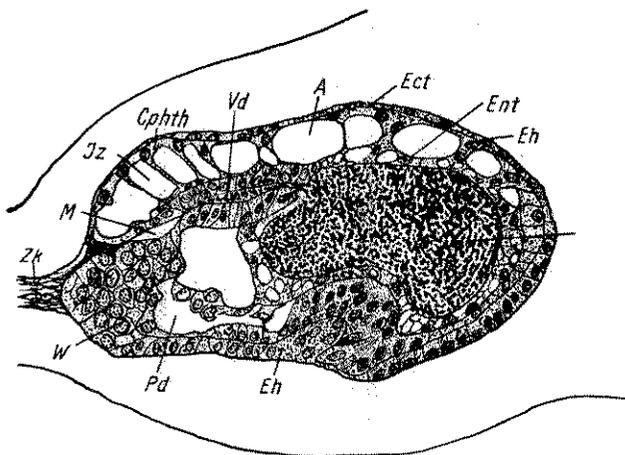


Abb. 275. Follikel längs, durch den Embryo ganz ausgefüllt. Außenschicht nicht eingezeichnet. *A* Abdomen (I. Segment), *Cphth* Cephalothorax, *D* Darm mit Dottermaterial, *Ect* Ektodermzellen mit Faserbildung, *Eh* Embryohülle, *Ent* Entoderm, *Iz* Interzellularen zwischen den Ektodermzellen, *M* Mundeingang, *Pd* Umriss des Divertikels, *Vd* Vorderdarm, *W* Wucherung der Embryohülle, *Zk* Zentralkanal.

Tatsache feststellen, daß keine Vermehrung der Zellen stattfindet, sondern die Vergrößerung der Embryonen, die in gleichen Entwicklungsstadien genau die gleiche Größe und annähernd die gleiche Zellenzahl besitzen, nur durch die Ausbildung der Interzellularen erfolgt.

Später findet die Interzellularenbildung auch im hinteren Teil des Embryos statt; darauf tritt ein Ruhestadium ein, in dem weitere Interzellularen nicht mehr gebildet werden, jedoch Zellteilungen häufiger erfolgen.

Die dabei gebildeten Zellen haben keinen Zusammenhang mit denen des Entoderms, so daß es zu einer abwechselnden Bildung von faserigen und faserlosen Zellen kommt; diese geht ganz regelmäßig vor sich. Die Zahl der Faserzellringe erweist sich als identisch mit der Zahl der Segmente; da zwischen Cephalothorax und Abdomen eine deutliche Einschnürung vorhanden ist, wird die Identifizierung der Elemente erleichtert.

Auch in der Entwicklung der Pedipalpen zeigt sich eine Abwechslung von Faserbildungen und faserlosen Zellen (Abb. 276). Diese Faserbildungen treten in Zellen der Pedipalpenbasis auf, die noch im festen Zusammenhang mit dem Entoderm stehen, während in den Zellen der Vorwölbung, die als erste Anlage der Pedipalpen anzusehen ist, eine solche Verbindung nicht mehr besteht. Es zeigt sich nun, daß auch bei der Organbildung Perioden

des Wachstums mit solchen abwechseln, in denen eine Größenzunahme nur durch Interzellularenbildung erfolgt.

Auf diese Weise kommt es zu Streckungen und Dehnungen, die wiederum Faserbildungen in den Zellen hervorrufen; nach Erreichung eines Gleichgewichtszustandes kommt es zu erneuten Zellteilungen. Wo sich die Zellen

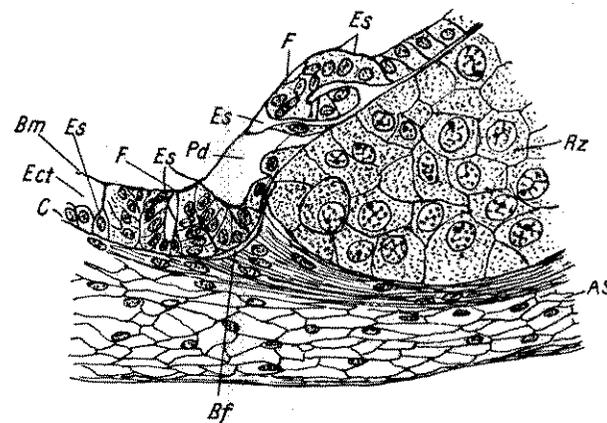


Abb. 276. Längsschnitt durch die ventrale Partie des distalen Divertikelendes. *As* Außenschicht, *Bf* Befestigungsstelle des Embryos, *Bm* Basalmembran, *C* Cuticula, *Ect* Ektoderm, *Es* Ektodermzellen durch Interzellularenbildung gestreckt, *F* Falten des Ektoderms, Anlage der Extremitätengliederung, *Pd* Pedipalpen, *Rz* Riesenzellen.

besonders stark vermehren, entstehen Faltenbildungen innerhalb des Ektoderms und damit eine Gliederung der Extremität; die Falten sind die späteren Gelenkhäute.

Der für die Ernährung der dotterarmen Eier so wichtige lange Fortsatz des Diverticulum (Appendix) war schon Johannes Müller bekannt und wurde von ihm mit einer Nabelschnur verglichen; Laurie nimmt dagegen an, daß zwar der Zentralstrang des Appendix dem Embryo durch den Mund Nahrungsstoffe zuführt, daß aber die Außenschicht in dem Grade absorbiert wird, als die Entwicklung voranschreitet. Pawlowsky ist der Ansicht, daß die Appendixzellen zerfallen und Nährstoffe für den wachsenden Embryo liefern.

Pflugfelder stellt nun die Angaben von Laurie und Pawlowsky richtig; namentlich an der von letzterem (1924) gegebenen Abb. 17 auf Taf. 10 berichtigt er, daß das, was Pawlowsky als Fortsätze der Pedipalpen bezeichnet, weder solche noch die Pedipalpen selbst, sondern die Cheliceren sind; die Pedipalpen liegen stets ventral vom Zentralkanal des Appendix.

Der Appendix wird erst nach der ersten Furchung angelegt, während vorher das Diverticulum ein einfaches Rohr bildet, an dessen Aufbau sämtliche Schichten der Ovarialröhre beteiligt sind (Abb. 277). Das Ei ist von

Follikelzellen ganz umgeben (Abb. 278). Nach der ersten Furchung erfolgt eine lebhaftige Teilung der distalen Zellen des Follikels, wodurch ein Zellpfropf entsteht, dessen Zellen an ein Kanälchensystem grenzen. Am distalen Ende stößt der Zellpfropf an das Peritoneum und damit auch an die umgebenden Leberläppchen. Nun wachsen die distalen Divertikelpartien zwischen dem 2- und 4-Zellenstadium gewaltig heran, wobei der Zellpfropf

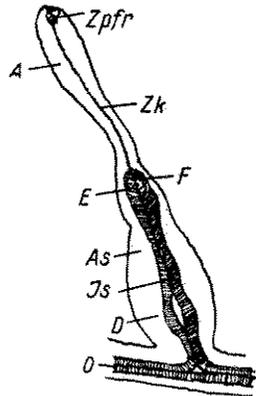


Abb. 277. Längsschnitt durch ein Divertikel mit 4-zelligem Embryo, schematisiert. *A* Appendix, *As* Außenschicht, *D* Divertikel, *E* Embryo, *F* Follikelhöhle, *Is* Innenschicht, *O* Ovarialschlauch, *Zk* Zentralkanal, *Zpfr* Zellpfropf.

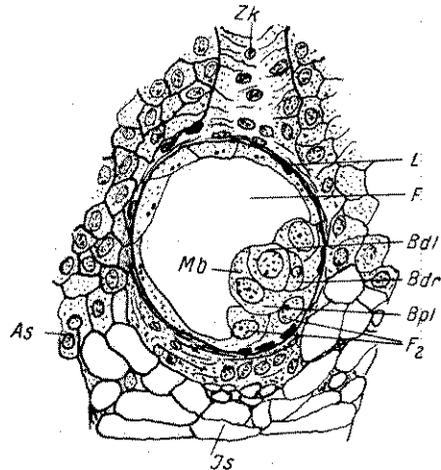


Abb. 278. Follikel mit 4-zelligem Embryo. *As* Außenschicht, *Bdl* linke distale Blastomere, *Bdr* rechte distale Blastomere, *Bpl* linke proximale Blastomere, *F* Follikelhöhle, *F<sub>2</sub>* Follikelzellen, *Is* Innenschicht, *L* Lakune, *Mb* Dottermembran, *Zk* Zentralkanal des Appendix.

an die Spitze des so entstehenden Appendix gelangt (Abb. 279a). Die an das Peritoneum unmittelbar angrenzenden Zellen des Zellpfrops nehmen eine gewaltige Größe an (Abb. 279b) und erinnern zuerst an Eizellen. Das oben erwähnte Lakunensystem konzentriert sich immer mehr in der Achse des Appendix, wo sich sehr gestreckte Zellen zeigen, die sich wie der Zellpfropf von Follikelzellen, also von der Innenschicht der Ovarialröhre ableiten und die Verbindung des Zellpfrops mit dem Follikel vermitteln. Durch weitere Streckung dieser Zellen, Verstärkung der Zellmembranen und des Zellinhaltes entsteht nun der Zentralstrang des Appendix, der eine leitende Funktion hat.

Diese Leitung stellt sich Pflugfelder so vor, daß die an das Peritoneum angrenzenden Zellen des Pfrops infolge besonders günstiger Ernährungsverhältnisse zunächst ausnehmend groß werden und Nahrungsstoffe aufspeichern können, die dann nach der Stelle des Verbrauches weitergeleitet werden, wobei sich die zentralen Zellen des Appendix entsprechend ihrer Funktion ausbilden.

Die Zellen der Außenschicht degenerieren nicht, sondern der Appendix wächst bis zur Geburt durch Zellvergrößerung weiter und gliedert sich in

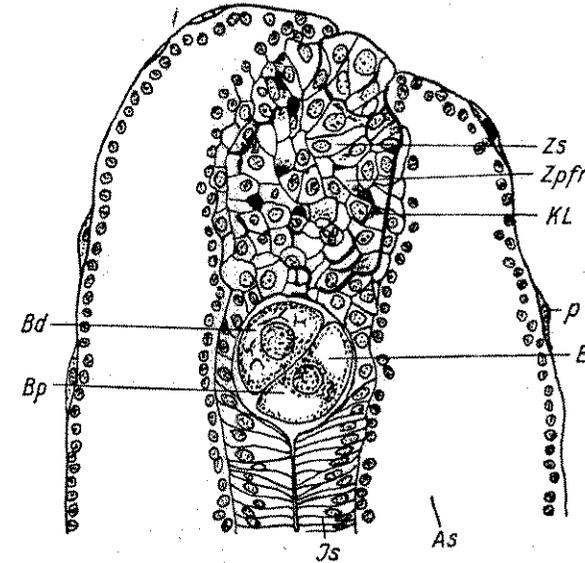


Abb. 279a. Medianer Längsschnitt durch die Spitze des Divertikels. *As* Außenschicht (Kerne größtenteils nicht eingezeichnet), *Bd* distale Blastomere, *Bp* proximale Blastomere, *E* zweizelliger Embryo, *Is* Innenschicht, *Kl* Kanälchen und Lakunensystem, *p* Peritoneum, *Zpfr* Zellpfropf, *Zs* sezernierende Zelle.

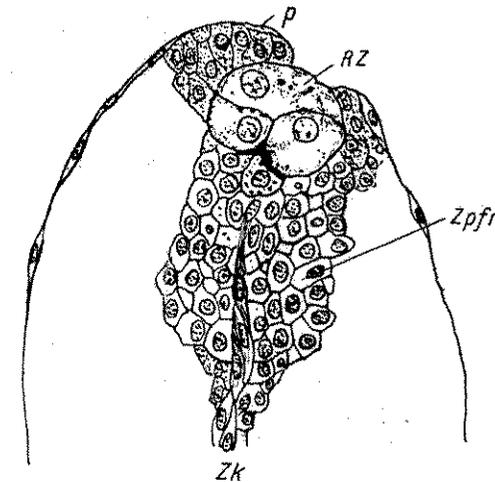


Abb. 279b. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines Appendix. Embryo vierzellig. *RZ* Riesenzellen. Übrige Bezeichnungen wie Abb. 279a. Zellkerne der Außenschicht nicht eingezeichnet.

drei Abschnitte; es degenerieren nur die Zellen des Zentralstrangs, aber nicht, um Nährstoffe zu liefern, sondern um für die Nährstoffleitung besser geeignet zu sein (Abb. 280, 281).

Jedenfalls liegt die Aufgabe der Außenschichtzellen des Appendix nur noch darin, Nährstoffe aus dem umgebenden Medium aufzunehmen oder



Abb. 280. Längsschnitt durch die Divertikelwandung (Embryo erwachsen). *As*<sub>3</sub> äußerste Zellage der Außenschicht, *M* Muscularis, *p* Peritoneum.

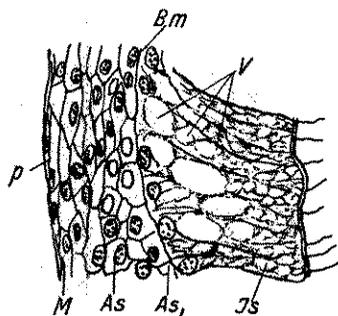


Abb. 281. Längsschnitt durch die Divertikelwandung in unmittelbarer Nähe des Follikels (4 Zellen-Stadium). *As* Außenschicht, *Bm* Basalmembran, *I* Innenschicht, *M* Muscularis, *p* Peritoneum, *V* Vakuolen.

zu verarbeiten, auf alle Fälle aber weiterzuleiten. Es ist höchstwahrscheinlich, daß hier die Leber in erster Linie in Betracht kommt, was schon daraus hervorgeht, daß sie bei jungen Tieren und solchen mit jungen Embryonen schokoladenbraun und sehr voluminös, bei hochträgigen Tieren dagegen gelbweiß und geschrumpft ist.

Die Zellen des Zellpfropfs degenerieren bald nach Bildung des Zentralkanal; dieser wird von Zellen der Außenschicht ganz ausgefüllt, und im 16-Zellenstadium ist davon keine Spur mehr zu finden.

Während die distalen Zellen des Eifollikels sich nach der ersten Furchung lebhaft teilen und den Zellpfropf bilden, bleiben die übrigen Follikelzellen vorerst unverändert. Bald beginnen die Zellen des Pfropfs zu sezernieren, und das Sekret ergießt sich in die Follikelhöhle, die zuerst gegen den Divertikelhohlraum abgeschlossen ist. Die

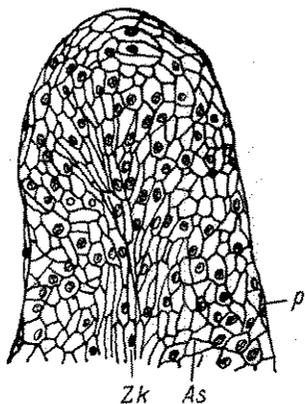


Abb. 282. Medianer Längsschnitt durch die Appendixspitze. Embryo kurz vor der Geburt. *As* Außenschicht, *p* Peritoneum, *Zk* Zentralkanal.

dem Embryo am nächsten liegenden Follikelzellen werden sehr groß, während die übrigen sich abflachen, sezernieren und zum Teil degenerieren.

Dadurch nun, daß infolge des Druckes der durch den Appendixkanal eingeleiteten Flüssigkeit der Follikel namentlich an den Stellen wächst, wo der Embryo nicht liegt, kommt die Stelle, an der sich der Mund anlegt, direkt unter die Einmündung des Appendixkanals zu liegen.

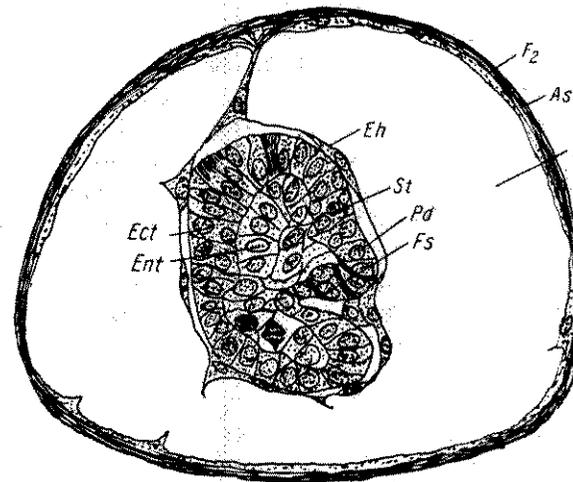


Abb. 283. Follikel längs mit zweischichtigem Embryo. *As* Außenschicht, *Ect* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *F* Follikelhöhle, *F<sub>2</sub>* Follikelzellen, *Fs* Faserzellen der Pedipalpenanlage, *Pd* Pedipalpen, *St* Anlage des Stomodaeums.

Das sogenannte Amnion wird dadurch gebildet, daß die Follikelzellen (mit Ausnahme der dem Embryo benachbarten, die sich lebhaft teilen) blasig degenerieren, während andere (durch Ausbildung gemeinsamer Fasern verbundene) Zellen ein lockeres Netzwerk bilden, dessen innerste Zellen sich immer regelmäßiger anordnen. Dieses Amnion ist aber ein Derivat des Eifollikels, hat also mit dem der Buthiden nichts zu tun und wird von Pflugfelder daher mit dem Namen „Embryohülle“ bezeichnet (Abb. 283, 284). Diese liegt anfänglich nur sehr lose um den Embryo herum; mit zunehmendem Wachstum aber füllt der Embryo schließlich den

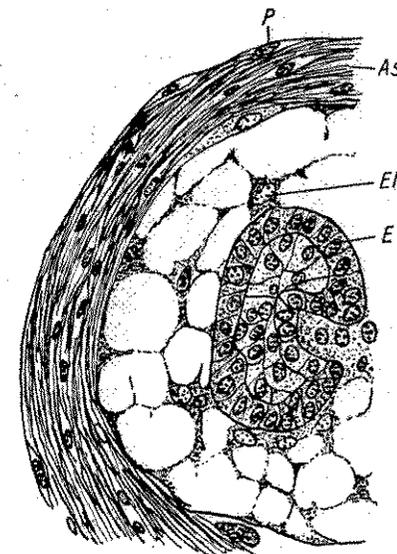


Abb. 284. Längsschnitt durch ein Follikel mit zweischichtigem Embryo. *As* Außenschicht, *E* Embryo, *Eh* Embryohülle, *p* Peritoneum.

ganzen Follikel aus, wobei die Embryohülle an die Follikelwand gedrückt wird, mit den umgebenden Gewebeschichten in Beziehung tritt und auch in alle Unebenheiten der Körperoberfläche des Embryos eintritt, wie z. B. in den Raum zwischen Präabdomen und das ventral eingeschlagene Postabdomen und zwischen die Extremitätenanlagen.

Zwischen den Anlagen der Cheliceren und denjenigen der Pedipalpen befindet sich ein besonders großer Hohlraum, der durch Zellwucherungen der Embryohülle ausgefüllt wird. Dies ist auch die Stelle, wo der Zentralkanal die Embryohülle durchbricht, um seine Nährstoffe in den Mund des Embryos zu leiten. Der Vorderdarm erhält nun bald lateral ansitzende Dilatatoren, die die Nahrung in den umfangreichen Darm einpumpen.

Da, wo der Zentralkanal die Embryohülle durchbricht, werden die Zellen der Hülle zum Teil vom Nährstrom bespült und wachsen daher sehr rasch heran, bis sie so groß sind wie unbefruchtete Eizellen, was auch Laurie schon aufgefallen ist; in ähnlicher Weise kommt es auch bei den apikalen Zellen des Zellpfrops im Appendix zu einem Riesenzellwachstum.

Die Aufnahme des Sekrets, das durch die Riesenzellengruppe am Distalende des Divertikels abgesondert wird, erfolgt nicht, wie Laurie und auch Pawlowsky angenommen haben, durch die Pedipalpen; es wird vielmehr durch ein System von Kanälchen und Lakunen in den Zentralkanal des Appendix und von dort direkt in den Mund des Embryos geleitet.

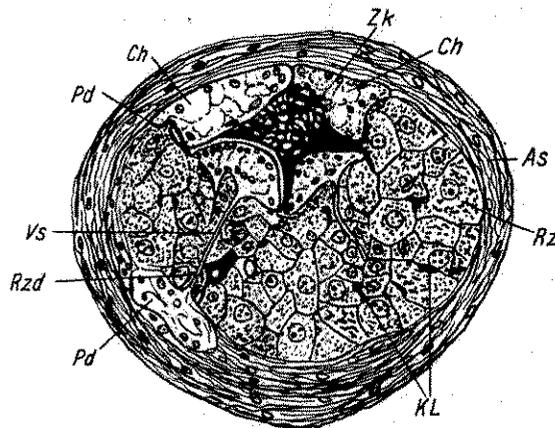


Abb. 285. Querschnitt durch die Divertikelspitze mit fast erwachsenem Embryo. *As* Außenschicht, *Ch* Chelicere, *Kl* Kanälchen- und Lakunensystem, *Pd* Pedipalpen, *Rz* Riesenzelle, *Rzd* degenerierende Riesenzelle, *Vs* Verbindungsstränge der distalen Pedipalpenglieder, *Zk* Zentralkanal des Appendix.

Die Fortsätze der Pedipalpen, welche nach Laurie das von den Riesenzellen gelieferte Sekret aufnehmen sollen, sind nichts anderes als Reste einer ehemaligen Verbindung der beiden Pedipalpenanlagen, von denen schließlich nur einige Verbindungsstränge übrigbleiben (Abb. 285).

Die Tätigkeit der Riesenzellen kann nicht mit dem massenhaft im Darm junger Embryonen sich findenden Dotter in Zusammenhang gebracht werden, da sich dieser schon im Darm vorfindet, bevor die Sekretionstätigkeit der Riesenzellen beginnt. Von ihnen bleibt die Mehrzahl bis zur Geburt des Embryos erhalten.

Der Embryo geht keine enge Verbindung mit der Gruppe der Riesenzellen ein, wohl aber mit dem übrigen Teil der Embryohülle, und zwar an nur einer ventralen Stelle der Pedipalpen, welche die einzige Stelle ist, wo der Embryo mit der Wand des Divertikels verbunden ist. Von dieser nehmen einige Zellen eine langgestreckte Form an und bilden Fasern aus, die mit der Cuticula der Pedipalpen in Verbindung stehen; dieser Zusammenhang wird erst bei der Geburt zerrissen, wobei die äußeren Cuticulaschichten im Divertikel zurückbleiben.

An der Bildung des Divertikels sind alle Schichten der Ovarialröhre beteiligt: die oogene Innenschicht und Außenschicht und das Peritoneum. Die erstere ist nach außen durch eine Basalmembran abgegrenzt und besteht aus hohen Zylinderzellen mit feinkörnigem Plasma; die Außenschicht, deren äußere Zelllagen eine Muscularis bilden, ist aus kubischen Zellen mit grobkörnigem Plasma und charakteristischem Kern gebildet. Mit der Furchung des Eies beginnen Veränderungen in diesen Schichten, und zwar eigentümliche Neubildungen, die mit ihrer Degeneration enden.

Bemerkenswert sind stachelförmige Embryonalorgane zur Durchtrennung der von der Außenschicht des proximalen Divertikels gebildeten Abschlussschichten. Diese Stacheln sind hohl und werden von Ausläufern einer Zelle des Basalteiles ausgefüllt; der Mantel des Stachels besteht nicht aus Chitin, sondern aus kohlensaurem Kalk (Abb. 286, 287).

Nach der Geburt schrumpft das Divertikel sehr stark; bei seinem Abbau spielen Leucocyten eine wichtige Rolle. An den durch das ganze Leben sich erhaltenen Resten kann man an jedem Tier feststellen, wie oft es trächtig gewesen ist.

Nach dem Auftreten der Stacheln, die als vier kleine Epidermisseinkenkungen auf der Dorsalseite des letzten Präabdominalsegmentes entstehen

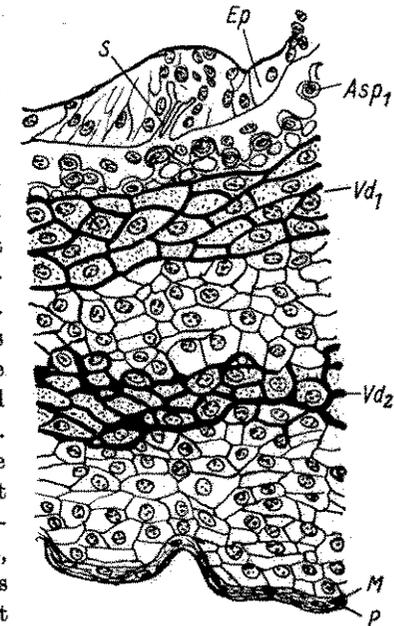


Abb. 286. Längsschnitt durch die Wand des proximalen Divertikelteiles. *Asp1* Verdickte Faltenschicht, *Ep* Epidermis des letzten Präabdominalsegmentes, *M* Muscularis, *p* Peritoneum, *S* Stachelanlage, *Vd1*, *Vd2* verdickte Schichten im Inneren des Divertikels.

und Follikelzellen vorstellen, in denen sich je ein rasch heranwachsender Stachel bildet, der alle Schichten bis zur Muscularis durchbohrt, erfolgt die Degeneration dieser Schichten, deren Zerfallsprodukte durch die Oberfläche des Embryo aufgenommen werden, so daß nur die Muscularis übrigbleibt.

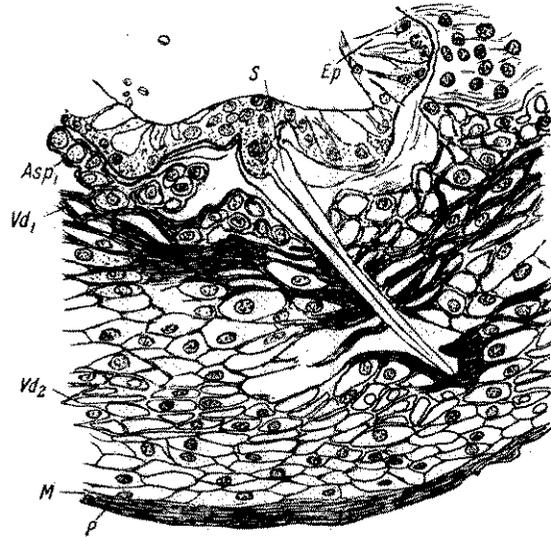


Abb. 287. Wie Abb. 286, Stachel weit entwickelt.

Ein sehr bemerkenswertes Beispiel für ein dotterbildendes Organ bei einem Angehörigen der Familie der *Buthidae*, deren Eier reich an Nahrungsdotter sind, konnte Pawlowsky an dem indischen *Lychas tricarinatus* auffinden und beschreiben. Er fand an mittelgroßen Embryonen einen auf dem dritten Tergit des Präabdomens schief nach hinten und oben abgehenden kurzen Stiel, der sich am Ende kugelig verdickt (Abb. 288).

Der Embryo (Abb. 289) ist mit den für die Buthiden charakteristischen

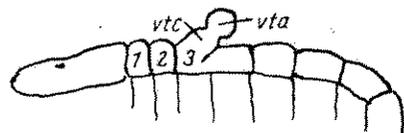


Abb. 288. Dotterbildender Apparat (vta) des Embryos von *Lychas tricarinatus* (nach Pawlowsky). vtc Stiel des Apparates, am 3. Abdominaltergit entspringend.

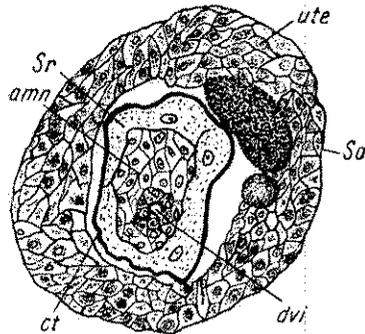


Abb. 289. Dotterbildendes Organ des Embryos von *Lychas tricarinatus* (nach Pawlowsky). Querschnitt durch den Stiel. Die Wand des Uterus (ute) scheidet ein Sekret (Sa) ab, das dem Stiel anliegt. amn Amnion, ct Cuticula, dvi Ductus vitellointestinalis, Sr Serosa.

zwei Eihüllen (Serosa und Amnion) bekleidet, denen nach außen die gedehnten Wände des Uterus anliegen. Die Serosa besteht aus ungewöhnlich großen Zellen, deren Kerne kein Chromatin, aber ein oder zwei Nukleolen enthalten; diese Zellen lassen an der Basis des Stiels des dotterbildenden Apparates eine Cuticula erkennen. Darunter liegt das aus flachen Zellen gebildete Amnion. Beide Häute sind an ihrer Eintrittsstelle in den Stiel verdickt. Dieser selbst ist mit niedrigen, polygonalen Zellen erfüllt, die an die Oberfläche des Amnions grenzen. Das Innere des Stiels durchzieht ein enger Kanal, der mit Epithelzellen ausgekleidet ist (Abb. 290); er durchdringt die Hypodermis des Embryos sowie das Herz und tritt in das Lumen des Mitteldarmes ein. Der Stiel ist außen von einer Fortsetzung der Uterusmuskelhülle umgeben; zwischen der Serosa-Cuticula und dieser Hülle sieht man Anhäufungen eines nach Herkunft und Bedeutung unbekanntes Sekretes (Abb. 289, 291).

Wo der Stiel in den kugeligen dotterbildenden Apparat übergeht, verliert sich die Fortsetzung sowohl der Embryonalhüllen als des Uterus. Die Kugel ist außen von einer dicken, pigmentierten Cuticula bekleidet, die in die Serosa-Cuticula übergeht; die Zellen des Apparates sind sehr groß, mit körnigem Protoplasma und großem, hellem, bläschenförmigem Kern. Das Protoplasma ist basophil; zwischen seinen Körnchen sieht man größere, oxyphile, homogene Körnchen. Diese vergrößern sich, nehmen kugelige Gestalt an und wandern, wie anzunehmen, als Dotterelemente in den Hohlraum des dotterbildenden Apparates ein. Dieser Hohlraum ist durch Stränge unterteilt, so daß Lakunen entstehen, durch die der Dotter mittels des das Herz durchbohrenden Kanals (Ductus vitello-intestinalis) in den Mitteldarm gelangt.

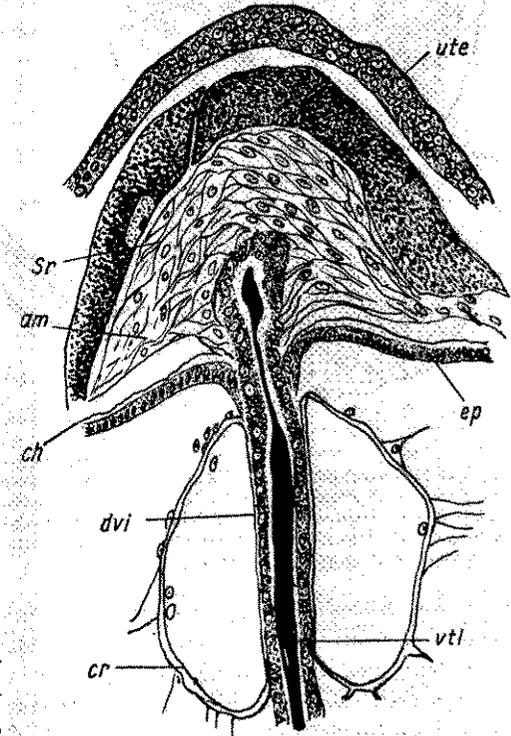


Abb. 290. Dotterbildendes Organ des Uterus von *Lychas tricarinatus* (nach Pawlowsky) (Längsschnitt). am Amnion, ch chitinige Cuticula, cr Herz, dvi Ductus vitello-intestinalis, ep Hypodermis, Sr Serosa, ute Uteruswand, vti Dotter.

Dieser Apparat funktioniert bis zur Geburt des Embryos; während letzterer durch den Uteruskanal weiterrückt, reißt der Ductus vitello-intestinalis an der Basis des Stiels des dotterbildenden Apparates ab (Abb. 292) und scheint sich darauf zu schließen; dabei bildet das Ende einen Kegel, dessen Zellen nicht mehr in Funktion stehen, während der kugelige dotterbildende Apparat in den Geschlechtsorganen der Mutter verbleibt, wo man noch Reste in Form von pig-

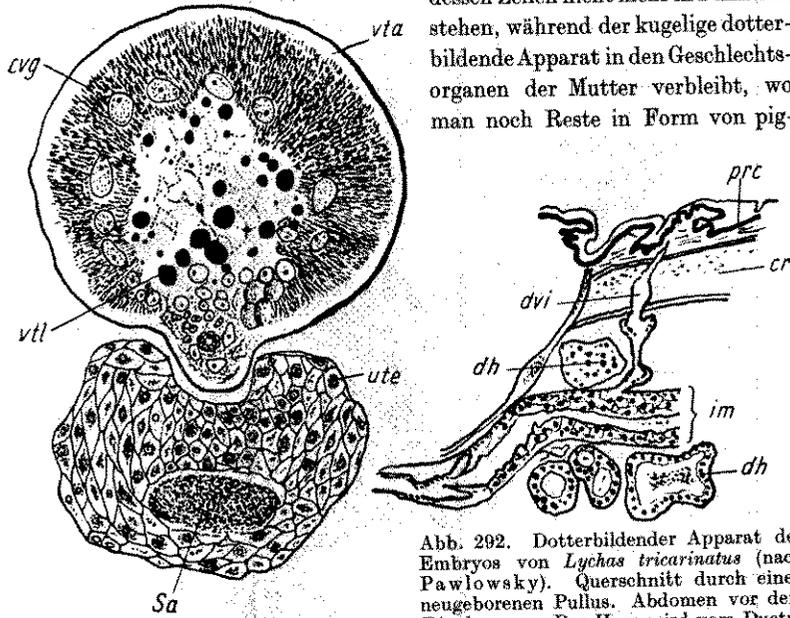


Abb. 291. Dotterbildender Apparat des Embryos von *Lychas tricarinatus* (nach Pawlowsky). *cvg* dotterbildende Zellen, *Sa* Sekret, *ute* Uteruswand, *vta* dotterbildender Apparat, *vtl* Dotter.

Abb. 292. Dotterbildender Apparat des Embryos von *Lychas tricarinatus* (nach Pawlowsky). Querschnitt durch einen neugeborenen Pullus. Abdomen vor dem Diaphragma. Das Herz wird vom Ductus vitello-intestinalis durchbohrt. *cr* Herz, *dvi* Ductus vitello-intestinalis, abgerissen und geschlossen, *dh* Leberläppchen, *im* Mitteldarm, in den der *dvi* einmündet, *prc* Perikard.

mentierten Kügelchen ebenso wie die Serosa-Cuticula finden kann. Die Elemente des Stiels und die inneren dotterbildenden Zellen erfahren nach der Geburt eine Rückbildung. Pawlowsky vergleicht dieses Organ mit dem Dottersack der Wirbeltiere und den Ductus vitello-intestinalis mit der Nabelschnur, und zwar mit der Einschränkung, daß das dotterbildende Organ auf der Dorsalseite des Körpers liegt. Ähnliche Bildungen sind auch von anderen Arthropoden (Insekten, Arthrostraken) bekannt geworden.

### 3. Postembryonale Entwicklung

Der neugeborene Skorpion unterscheidet sich äußerlich nicht unbedeutend vom späteren Stadium, wie zuerst Pawlowsky zusammenhängend dargestellt hat. Vor allem fällt bei den jungen Tieren, die in großer Zahl auf dem Rücken der Mutter sitzend angetroffen werden, die milchweiße Färbung infolge vollkommenen Pigmentmangels und die sehr weiche Be-

schaffenheit des Integuments auf. Dies scheint eine bei den Skorpionen allgemeine Erscheinung zu sein. Spuren von Pigment gibt allerdings Giltay (1924) vom Cephalothorax der Pulli von *Euscorpilus* an. Ferner ist das Integument stets vollkommen glatt, sehr zart und völlig unbehaart.

Das Postabdomen ist im Verhältnis zum Cephalothorax stets von geringer Länge und entbehrt der für die erwachsenen Tiere meist sehr charakteristischen Kiele; dagegen ist das Präabdomen sehr umfangreich.

Die Mittelaugen, die bei erwachsenen Skorpionen in der Regel ungefähr gleichweit vom Vorder- und Hinterrand des Cephalothorax abstehen (nur bei *Opisthophthalmus* mehr nach hinten, bei *Chiromachetes* dagegen weit nach vorn gerückt sind), stehen verhältnismäßig nahe dem Vorderrand (Abb. 293).

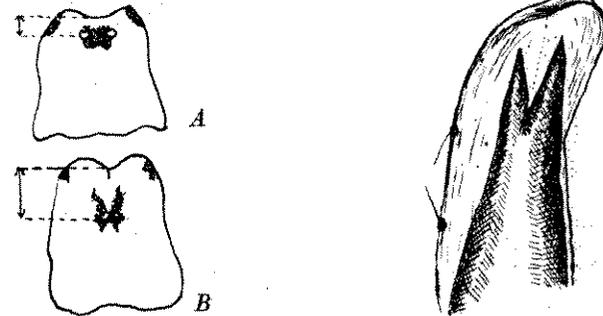


Abb. 293. Verschiebung der Mittelaugen nach hinten während der Epigenese von *Lychas mucronatus* (nach Pawlowsky). *A*. Beim Neugeborenen weit vorn am Cephalothorax. *B*. Beim Erwachsenen vor der Mitte des Cephalothorax.

Abb. 294. Tarsus eines Beines vom neugeborenen *Hormurus australasiae* während der ersten Häutung; unter der Haut wird bereits die gespaltene Krallen sichtbar (nach Pawlowsky).

Die Beine endigen in einfache Klauen; durch deren Haut sieht man die beiden definitiven Krallen hindurchschimmern. Die Skorpione sind demnach vor der ersten Häutung Apoxypoden wie der fossile *Palaeophonus* und werden dann Dionychopoden (Abb. 294).

An den Pedipalpenscheren fand Pawlowsky (1924c) einen kleinen äußeren Zacken an der Spitze des beweglichen Astes (Abb. 295), und zwar bei *Hormurus australasiae*; er wird bei der ersten Häutung abgeworfen. Über seine Bedeutung ist nichts bekannt.

Eine höchst bemerkenswerte Erscheinung wurde an den präabdominalen Tergiten des neugeborenen Pullus von *Heterometrus cyaneus* und von Laurie auch bei *Pandinus* angetroffen; es sind hier paarige Höcker, die bei *Opisthophthalmus pugnax* eine besondere Größe erreichen und auch

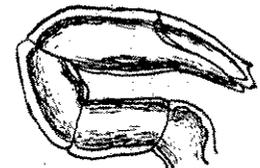


Abb. 295. Pedipalpenschere eines neugeborenen *Hormurus australasiae* mit kleinem Zacken vor der Spitze des beweglichen Fingers. Auch dieser Zacken verschwindet bei der ersten Häutung (nach Pawlowsky).

noch auf dem Postabdomen sichtbar sind; sie werden bei der ersten Häutung abgeworfen. Pawlowsky bezeichnet sie als „Blutkiemen“ (Abb. 296).

Bei *Opisthocentrus madagascariensis* tragen die Tergite und auch die Pleuren des 2. bis 7. Abdominalsegmentes beim neugeborenen Pullus regelmäßig angeordnete kegelförmige Dornen, die bei den erwachsenen Tieren fehlen. Auch bei *Ischnurus* sind solche Stacheln von Laurie (1896b) nachgewiesen worden (Abb. 297). Eben solche pro-



Abb. 296. Embryo von *Opisthophthalmus pugnax* mit Blutkiemen (Original). (Liegt etwas schief, daher die Blutkiemen links von oben, rechts von der Seite gesehen sind.)

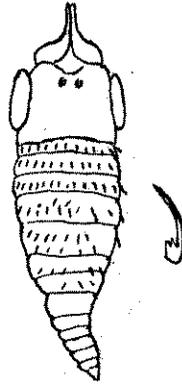


Abb. 297. Embryo von *Ischnurus ochropus* (nach Laurie), daneben ein Haar des Präabdomens.

visorische Organe, nämlich Haare, werden an der Cuticula des Pullus von *Hormurus* angetroffen. Die neuen Haare oder Borsten, die unter der ersten Cuticula liegen, erreichen ihre volle Ausbildung noch vor der ersten Häutung; vorher liegen sie dem neuen Integument dicht an.

Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung konnte Pawlowsky am Sternum des Pullus von *Buthus (Hottentotta) emini* beobachten (Abb. 298); hier ist



Abb. 298 a. Sternum von *Buthus (Hottentotta) emini*. Pullus vor der ersten Häutung (nach Pawlowsky).



Abb. 298 b. Sternum von *Buthus (Hottentotta) emini*. Pullus nach der ersten Häutung (nach Pawlowsky).

das Sternum ausgesprochen fünfeckig, ganz ähnlich dem bei *Heterometrus cyaneus*, wird aber schon nach der ersten Häutung fast dreieckig, also buthid. Hierin wie in manchen anderen Beziehungen erweist sich die Gruppe der Scorpioniden (siehe z. B. die Entwicklung der Giftdrüse) als die primitivste, die Buthiden aber als die höchststehende. Dasselbe konnte Petrunkevitch bei *Centrurus insularis* beobachten.

Eine anscheinend nur wenig bemerkbare Veränderung des Sternums während der postembryonalen Entwicklung von *Heterometrus cyaneus* gewinnt

erst durch die Beleuchtung in phyletischer Beziehung, in die Pawlowsky sie rückt, Bedeutung. Pawlowsky beobachtete nämlich, daß das Sternum (Metasternum) des neugeborenen Pullus nicht nur zwischen den Coxen des 3. und 4. Beinpaars liegt, wie bei erwachsenen Skorpionen, sondern zum Teil auch zwischen denen des 2. Paares. Erst nach der ersten Häutung rückt es weiter nach hinten, und die Coxen des 2. Beinpaars berühren sich; während der nächsten Häutungen liegt das Sternum schon ganz hinter dem 2. Beinpaar.

Da nun Börner das aus 6 Metameren bestehende Sternum von *Sternarthon* für primär hält, wobei er das Fehlen des Pro- und Deutosternums bei den Skorpionen auf die Veränderung der Lage des Mundes und des Chelicerenpaares, das des Trito- und Tetrasternums auf das Aneinanderrücken der Coxen des 1. und 2. Beinpaars zurückführt, besteht das Metasternum aus zwei verschmolzenen Platten (Post-Opisthosternum), die ihre Lage nicht verändert haben; im Pullus steht aber auch noch das Tetrasternum mit diesen in Zusammenhang, und die drei verschmolzenen Abschnitte gleiten in der Ontogenie nach hinten.

Giltay beobachtete, daß die von Scheuring beschriebenen Sinnesorgane des Cephalothorax beim *Euscorpis*-Pullus als 2 runde, helle Flecke erscheinen und später durch 2 postokulare Haare vertreten werden. Außerdem sind noch 2 seitliche am Cephalothorax und 2 × 3 hinter den Seitenaugen vorhanden.

Laurie (1896) hat auf die systematische und phylogenetische Bedeutung der verschiedenen Formen der Embryonalentwicklung hingewiesen und auch die Verbindung des Embryos mit dem mütterlichen Körper durch den Appendix des Divertikels mit Hilfe von besonderen Anhängen der Cheliceren (Abb. 299) behandelt.

Das Innere des soliden Zellstranges, der als Appendix bezeichnet wird (S. 277, 279, 280), besteht aus Zellen mit dicken, stark lichtbrechenden Wänden und wenig oder keinem Protoplasma.

Laurie nimmt an, daß bei *Palamnaeus (Heterometrus)* der Zentralstrang des Appendix zwischen den beiden einander zugewandten, longitudinal ausgehöhlten und hier mit Chitin bekleideten Innenflächen der gewaltigen Cheliceren zerkaut (masticated) wird. Trotz mancherlei Verschiedenheit in der Ausbildung der Cheliceren wurde eine derartige Einrichtung auch bei *Urodacus*, *Ischnurus*, *Opisthocentrus* und *Hormurus* angetroffen.

Diese eigentümlichen Gebilde, die an den Cheliceren embryonaler Skorpione aus der Familie der *Scorpionidae* auftreten und mit der Ernährung des Embryos in Zusammenhang stehen, werden bei der ersten Häutung abgeworfen und sind daher als provisorische Organe anzusehen. Das Vorkommen solcher Anhänge an den Pedipalpen, von Laurie bei *Hormurus* und *Jomachus* an-

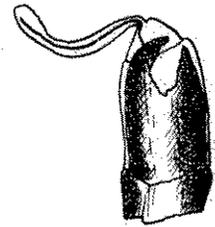


Abb. 299. Chelicere von *Opisthacanthus (Opisthocentrus) madagascariensis* mit Anhang; neugeborener Pullus. Der Anhang wird bei der ersten Häutung abgestreift (nach Pawlowsky).

gegeben, ist dagegen wenigstens für erstere Gattung sicher unrichtig beobachtet. Über das Verhältnis dieser Organe zum Embryo siehe Pflugfelder (S. 214 ff.).

Es ist seit langem bekannt, daß die neugeborenen Skorpione den Rücken der Mutter erklettern und hier ziemlich bewegungslos verharren (Abb. 300).

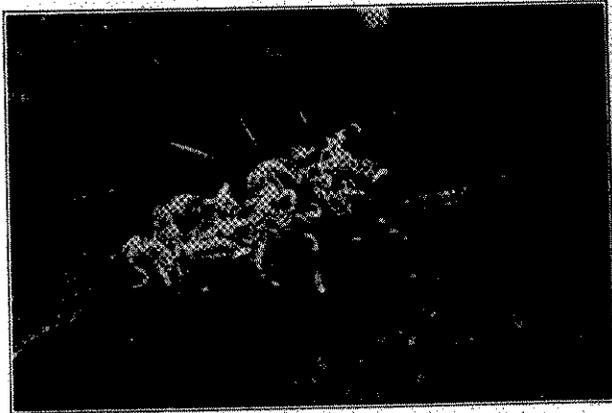


Abb. 300. *Heterometrus cyaneus* (Weibchen mit Jungen) (nach Kopstein).

Noë (1894) beobachtete bei „*Scorpio*“ (*Buthus*) *occitanus*, daß die Jungen, wenn sie von der Mutter weggenommen und in die entferntesten Stellen des Behälters gebracht wurden, immer wieder auf den Rücken der Mutter zurückkehrten.

Die Färbung neugeborener Skorpione wird fast stets als milchweiß oder gelblichweiß beschrieben. Nur Lucas (1890) gibt für *Isometrus* (*Centruroides*) *gracilis* von Panama an, daß sie anfänglich braun sind, Schwanz, Pedipalpen und Beine weiß, ebenso die Unterseite; das Abdomen ist weiß geringelt. Bei *Buthus occitanus* werden die Jungen eine Woche nach der Geburt braun (Noë). Kannibalismus ist bei den Jungen eine häufige Erscheinung (von Iconomopoulos bei *Buthus australis* festgestellt). Die erste Häutung erfolgt bei *Buthus eupeus* 4 bis 5 Tage nach der Geburt (Pawlowsky 1916).

Die Zahl der Jungen beträgt bei:

- Isometrus* (*Centruroides*) *gracilis* 91 (nach Lucas),
- Androctonus* (*Buthus*) *occitanus* 58 (nach Lucas), 30 bis 40 (nach Noë), 60 (nach Birula),
- Buthus* (*Scorpio*) *palmaris* 43 (nach Lucas),
- Prionurus australis* 23 (nach Iconomopoulos),
- Euscorpis carpathicus* 24 (nach Hadži),
- Euscorpis tauricus* 25 bis 32 (nach Ganin),
- Euscorpis germanus* 7, 16, 23 (nach Hadži),
- Liobuthus kessleri* 20 bis 25 (nach Birula),
- Buthus eupeus* 14 bis 16 (nach Pawlowsky).

## VI. Gift und Giftwirkung der Skorpione

Die Giftigkeit der Skorpione ist seit überaus langer Zeit bekannt; die Skorpione sind deshalb im allgemeinen nicht viel weniger gefürchtet als die Giftschlangen. Bevor genauer auf die Schilderung des Giftes, der Stichsymptome und -wirkung auf Tiere und Menschen eingegangen wird, soll auf die Tatsache hingewiesen werden, daß diese Wirkung auch bei nahe verwandten Arten eine außerordentlich verschiedene ist und sich ebenso bei derselben Art sehr verschieden äußert, nicht nur in Abhängigkeit davon, welche Tierart gestochen wurde, sondern auch hinsichtlich der Vergiftung bei Menschen davon abhängig ist, ob es sich dabei um Kinder oder Erwachsene, Frauen oder Männer handelt; auch das Klima, die Konstitution des Gestochenen, die Lage der Stichstelle spielen eine wesentliche Rolle. So kommt es, daß sich die Angaben in der Literatur vielfach widersprechen, wozu freilich auch noch die bis in die neueste Zeit oft genug ungenaue oder falsche Bestimmung des betreffenden Skorpions hinzukommt. Manche Arten gelten in ihrer Heimat als ganz harmlos und unschädlich, andere wieder werden bald als sehr gefährlich betrachtet, bald fürchtet man wohl ihren Stich wegen seiner ungemainen Schmerzhaftigkeit, ohne aber die Folgen allzu schwer zu nehmen. Nur wenige Arten werden mit Recht als gefährlich angesehen, und von ihnen wieder nur einzelne, deren Stich nachweisbar tödliche Wirkung hat.

Wie sehr die Wirkung des Stiches bei nahe verwandten Arten differiert, wird vielleicht am besten durch die Nebeneinanderstellung der Beobachtungs- und Versuchsergebnisse von Baerg an Arten der Gattung *Centruroides* und anhand anderer Angaben illustriert:

Baerg (1925) machte solche Versuche mit den häufigen *Centruroides margaritatus* der Panamakanalzone. Auf Mäuse und Ratten hatte dessen Stich keine Wirkung! Auf den Menschen wirkte das Gift in drei Fällen wie folgt:

1. Stich in den dritten Finger der linken Hand. Schmerz, der  $1\frac{2}{3}$  Stunden dauerte, darauf Empfindungslosigkeit im linken Arm und linken Bein bis zu den Zehen; Schwierigkeit im Gebrauch der Zunge. Nach 24 Stunden keine Spur der Giftwirkung mehr vorhanden.

2. Stich in den Finger; dieser Finger dick und geschwollen anzufühlen, dann dasselbe Gefühl bis zum Handgelenk ausgedehnt. Ein ähnliches, aber nur schwaches Gefühl im Unterarm. Dauer 1 Tag.

3. Zwei Stiche; Schmerz sofort bemerkbar; der ganze Finger schmerzhaft und gerötet; nach 30 Minuten allmähliches Nachlassen des Schmerzes, der bald ganz verschwindet. Die ganze Zeit ein Gefühl von Glühen im Finger.

Baerg (1924) bemerkt, daß nach der allgemeinen Ansicht in den Vereinigten Staaten der Skorpionstich nicht schlimmer als der von Wespen oder Bienen gilt. Die gewöhnliche Skorpionart von Arkansas ist *Centruroides vittatus*. Der Stich ergab beim Menschen nachstehende Folgen: