

Die Bildung und Differenzierung des postnauplialen Keimstreifs von *Diastylis rathkei* (Crustacea, Cumacea)

I. Die Bildung der Teloblasten und ihrer Derivate

WOLFGANG DOHLE

I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin

Eingegangen am 14. April 1970

Formation and Differentiation of the Post-Naupliar Germ Band in *Diastylis rathkei* (Crustacea, Cumacea)

I. Formation of Teloblasts and their Descendants

Abstract. The segmentation, first differentiation of the blastoderm, formation of the ectodermal teloblasts and their descendants, the arrangement of non-teloblastic ectodermal cells in rows in front of the ectodermal teloblasts, and the origin of mesodermal teloblasts and their descendants are described. The cell-lineage of nearly all post-naupliar elements is ascertained by recording their mitoses. The results are discussed in the view of a probable analysis of early developmental processes in comparison with Crustaceans and other Arthropods, esp. Insects.

Inhalt

A. Einleitung	308
B. Material und Methode	309
C. Voraussetzungen	310
D. Ergebnisse	313
I. Die Furchung bis zur Gastrulation	313
1. Die synchronen Teilungen	313
a) Das Ei nach der Ablage	313
b) Die 1.—3. Teilung	314
c) Das Entwicklungsprinzip der ersten 3 Teilungen	314
d) Die 4. und 5. Teilung	317
2. Erste Differenzierungen	320
a) Erste Differenzierung und Blastodermbildung	320
b) Bildung des Gastrulationszentrums	323
c) Differenzierungen um den Blastoporus	325
II. Die Ektoteloblasten (ET) und ihre ersten Derivate	327
1. Determinierung und Wanderung	327
2. Differenzierung der Ektoteloblasten	329
3. Die ersten Ektoteloblastenteilungen	330
4. Berechnung einer relativen Teilungsfolge	334
5. Zunahme der ET-Zahl	335

III. Bildung von Ektodermzellreihen (E-Reihen) vor den ET	337
1. Bildung der E-Reihen (2) und (3)	337
2. Erste Teilung der E-Reihen (2) und (3)	339
3. Bildung der Reihe (1)	344
4. Zweite Teilung der Reihe (2)	344
5. Teilung der Reihe (1)	346
6. Reihe (0)	347
7. Zweite Teilung der Reihe (3)	351
IV. Teilungen der Ektoteloblastenderivatereihen (e-Reihen)	352
1. Teilungen der e-Reihe I	352
2. Teilungen der letzten 3 e-Reihen	353
V. Die Mesoteloblasten (MT) und ihre Derivate	359
1. Differenzierung der MT-Mutterzellen	359
2. Die Teilungen der MT-Mutterzellen	360
3. Bildung der MT-Derivatereihe (m-Reihe) (3)	365
4. Bildung der m-Reihen I bis XII	369
5. Bildung der m-Reihen XIII und XIV	370
E. Diskussion	372
I. Furchung	372
II. Eityp	375
III. Zellwanderungen	378
IV. Ektoteloblasten	378
V. Ektodermreihen vor den ET	380
VI. Mesoteloblasten	382
Zusammenfassung	385
Summary	387
Literatur	389

A. Einleitung

Fast alle entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Malakostraken wurden bisher mit dem Ziel durchgeführt, die Bildung der Keimblätter und Organe zu beschreiben und sie mit anderen, bereits existierenden Beschreibungen zu vergleichen, um Hinweise auf ursprüngliche oder abgeleitete Bildungsmodi zu erhalten.

Auch die vorliegende Untersuchung wurde unter diesem Aspekt begonnen. Die Embryonalentwicklung der Cumaceen ist seit Butschinsky (1894, 1895) und Grschebin (1910) nicht mehr bearbeitet worden. Die wichtige systematische Stellung der Cumaceen innerhalb der Peracariden erforderte eine neue Bearbeitung, besonders weil für Mysidaceen (Manton, 1928; K. B. Nair, 1939; Petriconi, 1968), Amphipoden (Weygoldt, 1958), Tanaidaceen (Scholl, 1963) und Isopoden (S. G. Nair, 1956; Strömberg, 1965, 1968) neuere, z.T. recht detaillierte Beschreibungen existieren.

Das günstige Objekt, *Diastylis rathkei* Kröy., erlaubte jedoch eine viel weiter gehende Analyse der Bildung und Differenzierung des postnauplialen Keimstreifs. Es gelang, die Herkunft und Abgrenzung aller postnauplialer Segmente einwandfrei zu bestimmen. Es gelang, die Zell-

genealogie der Teloblastenabkömmlinge bis zur Anlage der Extremitäten und Ganglien lückenlos zu verfolgen. Das ist bisher noch bei keinem Malakostraken durchgeführt worden.

Die Beschreibung der Entwicklungsvorgänge konnte z. T. so präzisiert werden, daß sie Anhaltspunkte für eine entwicklungsmechanische Deutung abgibt. Es konnte bestimmt werden, wann neue Differenzierungen eine vorherige Entwicklungsphase ablösen, in welcher Region ein Differenzierungszentrum für die Rumpfsegmente liegen muß, wie weit die Differenzierungszentren der beiden Keimscheibenseiten voneinander unabhängig sind, welche Zellen und Zellgruppen sich offenbar nicht ihrer Herkunft gemäß, sondern unter dem Einfluß einer induzierenden Wirkung differenzieren u. a.

Obwohl *Diastylis* selbst einer experimentellen Untersuchung schwer zugänglich sein wird, könnte meine Beschreibung zu weiterer analytischer Arbeit an Peracariden anregen.

B. Material und Methode

Das Material für die vorliegende Untersuchung wurde hauptsächlich auf 2 Ausfahrten (3. 1. 68, 11. 11. 68) mit dem Forschungsschiff „Alkor“ des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel in der Kieler Außenförde und in der Eckernförder Bucht gesammelt¹. Außerdem wurden mir Tiere, gefangen am 26./27. 11. und 14. 12. 68, bereits fixiert oder lebend zugesandt. (Über Biologie und Fortpflanzungszeit von *Diastylis rathkei* in der Kieler Bucht unterrichtet Krüger, 1940.) Insgesamt erhielt ich an die 200 eiertragende Weibchen. Bisher wurden ca. 40 Bruten bearbeitet.

Die Eier und Embryonen wurden fixiert in Bouin, Duboscq-Brasil, Carls Gemisch (nach Tiegs, 1947), Carnoy, PTSA (Malm, 1962), Petrunkevitch. Jede Fixierung hat Vor- und Nachteile, z. T. abhängig vom Entwicklungsstadium. Die besten Totalpräparate von Stadien bis zur Gastrulation gelangen mir nach Petrunkevitch, für Präparate von Keimscheiben war Bouin die weitaus beste Fixierung.

Für Totalfärbung kommen nur Hämatoxyline in Frage. Karmine, Feulgen, Galloxyanin, Thionin u. a. färben nicht distinkt genug, so daß besonders bei späten Keimscheiben nicht jeder der z. T. übereinander liegenden Kerne erkennbar ist. Benutzt wurde Delafields Hämatoxylin und Hämatal 16 (Baker, 1962). Die Eier wurden nach Vorbehandlung in schwach saurem Alkohol in verdünnter Lösung überfärbt und in salzsaurem Alkohol differenziert.

Totalpräparate wurden in Anlehnung an die von Scholl (1963) praktizierte Methode angefertigt: Auseinanderschneiden des Eies mit feinen Rasierklingensplittern, Herauspräparieren des größten Teils des Dotters, Auflegen eines Deckglasstückchens und Durchsaugen steigender Alkoholstufen. Fast dotterfreie Keimscheibenpräparate kann man anfertigen, wenn man nach der Pressung durch das

¹ Herrn Kapitän Ohl und der Mannschaft von FS „Alkor“ danke ich sehr herzlich für ihre Hilfe. Ebenso danke ich Frl. Dr. Schütz für die Zusendung von Material. Frau C. St. Friedemann danke ich für die Anfertigung von Zeichnungen, Frl. A. Hennig für technische Hilfe. Herrn Prof. Dr. Kümmel bin ich dankbar für klärende Diskussionen.

Deckglas und nach der Härtung in absolutem Alkohol nochmals in 90%igen Alkohol überführt und darin vom gestreckten und meist am Deckglas haftenden Präparat die letzten Dotterkrümel mit Minutiennadeln entfernt. Dann nochmals Pressen in absolutem Alkohol, Xylol, Eindecken in Malinol.

Eingebettet wurde nach vorheriger Totalfärbung und oft erst nach genauer Zeichnung des Objekts mit dem Zeichenmikroskop (Wild M 20). Eine sehr genaue Orientierung erlaubt die Doppelembettung nach Wigglesworth (1959) mit Agar und Ester wax (nach Steedman, 1960). Geschnitten wurde mit Injector-Rasierlingen der Marke Schick, die in der ebenfalls von Wigglesworth (1959) angegebenen Weise nachgeschliffen wurden. Der günstigste Facettenwinkel war 45° . Schnittdicke 2—5 μm . Bänder bleiben besser zusammen, wenn auf allen Seiten um den Agarblock ein schmaler Rand von reinem Ester wax übersteht. Schnittfärbung meistens Hämatoxylin-Chromotrop. Einige Furchungsstadien wurden auch in Araldit (Durcupan ACM von Fluka) eingebettet, mit Glasmessern 1—2 μm dick geschnitten und nach Richardson et al. (1960) gefärbt.

C. Voraussetzungen

Die Beschreibung der Entwicklungsvorgänge bei *Diastylis* basiert nicht auf Lebendbeobachtung. Teilungs- und Bewegungsabläufe sind durch die mosaikartige Aneinanderreihung von fixierten Entwicklungsstadien, deren Entwicklungshöhe primär unbekannt ist, rekonstruiert.

Die meisten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gehen nach dieser Mosaik-Methode vor. Das Verfahren ist bereits so sehr akzeptiert und eingefahren, daß es notwendig ist, nach seiner Berechtigung zu fragen. Besonders muß man die Anforderungen definieren, die an Material und Beschreibung zu stellen sind, damit eine Aussage wirklich gesichert ist. In vielen Fällen sind Aussagen nämlich höchstens Arbeitshypothesen, die aber in der Zusammenfassung wie Tatsachen erscheinen. Ich ging bei der vorliegenden Untersuchung von folgenden Voraussetzungen aus:

Ein unwidersprochener Analogieschluß ist, daß ein Stadium mit mehr Zellen *weiter entwickelt* ist als ein Stadium mit weniger Zellen. Zwar degenerieren oft Zellen, bei Arthropoden besonders im Dotterbereich und auf der provisorischen dorsalen Hüllmembran, dadurch wird aber diese Voraussetzung kaum eingeschränkt. Weil man etwa ab dem 64-Zellen-Stadium nicht mehr alle Kerne sicher auszählen kann, beschränkt man sich auf einzelne Ausschnitte. Man darf aber nicht einen beliebigen Ausschnitt wählen, weil sich durch Wanderungen die Zellen ungleich zusammenscharen können. Man muß also eine Detailstruktur herausgreifen.

Es sollen ja nicht nur die Stadien in relativer chronologischer Folge aneinandergereiht werden, es sollen auch die Detailstrukturen und ihre Veränderungen in der Zeit beschrieben werden. Für die *Beschreibung einer Struktur* ist Voraussetzung, daß sie bereits so stark differenziert und so gut erkennbar ist, daß sie auf allen ähnlichen Stadien wieder-

gefunden werden kann. Außerdem soll die Beschreibung für die Art, zumindest für die gesamte Population Gültigkeit haben. Ich habe mir deshalb zum Maßstab gesetzt, daß eine bestimmte Struktur auf allen Präparaten eines Stadiums, mindestens auf je 20 Präparaten zu finden sein muß.

Für die Beschreibung der *Veränderung der Struktur* ist Voraussetzung, daß Teile der Struktur konstant bleiben, während andere sich verändern, und daß die Abgrenzung der Struktur gegenüber der Umgebung eindeutig ist. Auf eine sich teilende oder sich differenzierende Zelle übertragen heißt das, daß um die fragliche Zelle ein bestimmtes Muster von Zellen unverändert erhalten bleibt. Bei gleichzeitigen oder kurz aufeinander folgenden Teilungen vieler gleichartiger Zellen ist eine detaillierte genealogische Beschreibung ohne Lebendbeobachtung unmöglich; man denke etwa an die Segment- oder die Mesodermbildung auf der frühen Keimscheibe der Antennaten und Cheliceraten. Die Krebse mit ihren morphologisch früh differenzierten Zellen sind günstigere Objekte.

Wirkliche zellgenealogische Beschreibungen gibt es aber nur für die Furchung bis zur Gastrulation bei einigen Entomostraken (Kühn, 1913; Baldass, 1937, 1942; Fuchs, 1914; Delsman, 1917; Bigelow, 1902; Anderson, 1969) und Euphausiden (Taube, 1909) und für die Teloblastenbildung bei Dekapoden (Ōishi, 1959, 1960).

Das konstante Auftreten bestimmter Zellteilungen muß durch die Teilungsfiguren belegt werden. Ich kann für jede beschriebene Teilung mindestens 5 Mitosen nachweisen. Wenn nicht, ist eine Einschränkung gemacht. Trotzdem habe ich schon aus arbeitsökonomischen Gründen nicht ganz auf Analogieschlüsse verzichtet. Wenn z. B. in mehreren thorakalen Segmenten bestimmte Strukturen in einem späten Stadium identisch waren, habe ich ihre Entwicklung nur in einigen Segmenten sicher verfolgt und in anderen Segmenten Stichproben gemacht.

Am schwierigsten sind natürlich *Verlagerungen oder Wanderungen* von Zellen indirekt nachzuweisen. Diese Frage spielt eine besondere Rolle bei der Diskussion der Keimblättersonderung. An welcher Stelle wandern Zellen ein, wie weit wandern sie, vermehren sie sich durch Teilung oder durch Einwanderung weiterer Zellen? Naturgemäß differieren die Aussagen bei der Beantwortung dieser Fragen am meisten, sicher mehr als die Objekte. Länge (1959, S. 173) behauptete z. B., daß bei *Asellus* das thorakale Mesoderm nicht durch Teloblasten gebildet wird, sondern in den Intersegmenten einwandert. Eine solche Behauptung ist praktisch ohne Markierung nicht zu belegen. Sie ist aber auch nur dann sicher auszuschließen, wenn die genaue Genealogie jeder prospektiven Mesodermzelle seit ihrer Bildung durch die Teloblasten bekannt ist.

Die vorliegende Arbeit beschreibt den „normalen“ oder „natürlichen“ Entwicklungsablauf, d.h. hauptsächlich die genealogische Entstehung von Zellen oder Zellgruppen aus anderen Zellen und ihre fortschreitende Differenzierung. Vielfach differenzieren sich Zellen aber nicht ihrer Herkunft gemäß, sondern unter dem Einfluß von Faktoren, die nicht von Anfang an oder nicht in determinierender Konzentration in der Zelle selbst vorhanden waren, sondern von außerhalb der Zelle auf sie einwirken. Prinzipiell läßt sich nur experimentell entscheiden, ob Selbstdifferenzierung oder Induktion vorliegt. Als Hinweis auf einen induzierenden Einfluß kann man aber bei genauer Kenntnis des Entwicklungsablaufs werten, wenn vorher unregelmäßig verteilte Zellen sich zu einer bestimmten Anordnung gruppieren und dann einem festgelegten Differenzierungs- und Teilungsmuster folgen, desgl., wenn Zellen verschiedener Herkunft sich zur Bildung einer gemeinsamen Organanlage zusammenschließen.

Im Text sind für einige immer wiederkehrende Begriffe Abkürzungen gebraucht. Es bedeuten:

ET = Ektoteloblasten,

e = ET-Derivate,

e-Reihen = von ET-Derivaten gebildete Zellreihen,

E-Reihen = nicht-ektoteloblastisch gebildete Ektodermzellreihen,

MT = Mesoteloblasten,

m = MT-Derivate,

m-Reihen = von MT-Derivaten gebildete Zellreihen.

Links und rechts sind stets im morphologischen Sinne gebraucht.

Bei der Benennung der Zellen bin ich folgendermaßen vorgegangen:

Von den ET gibt es einen unpaaren medianen ET_0 und jederseits, von innen nach außen gezählt, ET_1 , ET_2 , ET_3 usw. bis ET_{10} , ET_{11} oder ET_{12} . Ich benenne die e-Reihen mit römischen Ziffern, in chronologischer Reihenfolge eI bis eXIV; als Abkömmlinge der entsprechenden ET gibt es eI_1 , eI_2 usw.

E-Reihen werden mit arabischen Ziffern in Klammern benannt, in räumlicher Folge von vorn nach hinten $E(0)$ bis $E(3)$. — Vor ET_0 liegt eine mediane E-Längsreihe. Jederseits gibt es, von innen nach außen gezählt, $E(0)_1$, $E(0)_2$, $E(0)_3$; $E(1)_1$, $E(1)_2$, usw. Schematische Darstellungen von Analysen des ektodermalen postnauplialen Keimstreifs s. Abb. 22 und 28 B.

Die 2 MT-Mutterzellen jederseits nenne ich MT I und MT II. Die nach einer Teilung vordere Zelle bekommt die Indexzahl 1, die hintere Zelle die Indexzahl 2: MT I 1 und MT II 2 usw. Die endgültigen Mesoteloblasten benenne ich, jederseits von innen nach außen gezählt, MT_1 bis MT_4 . Vor der endgültigen Differenzierung aller MT benenne ich nach der

späteren Lage unter der E-Reihe (3) die MT-Derivate nach ihrem zeitlichen Erscheinen: $m(3)_1$, $m(3)_2$, $m(3)_3$. Nach der Differenzierung aller MT benenne ich nach der späteren Lage der m-Zellen unter der jeweiligen e-Reihe: mI bis mXIV; als Abkömmlinge der entsprechenden MT gibt es mI_1 bis mI_4 usw. Halbschematische Darstellungen der MT-Derivate s. Abb. 39.

Die beschriebene Benennungsweise ist nicht völlig konsequent, sie ist aber m. E. am besten zu handhaben. Vergleiche dazu Ōishi (1959, 1960).

D. Ergebnisse

I. Die Furchung bis zur Gastrulation

1. Die synchronen Teilungen

a) *Das Ei nach der Ablage.* Die Eier sind rundlich bis schwach elliptisch. Sie sind in fixiertem Zustand durchschnittlich $390 \times 420 \mu\text{m}$ groß. Ihre Form hängt in frühen Stadien oft davon ab, wie sie im Marsupium von anderen Eiern gepreßt worden sind. Die Zahl je Marsupium war selten unter 30, zuweilen über 100.

Alle Eier eines Marsupiums sind ziemlich genau gleich weit entwickelt. Die Entwicklungsunterschiede sind gering, besonders in frühen Stadien. Doch selbst in späteren Stadien sind die ältesten Eier höchstens um eine Teilung weiter entwickelt als die jüngsten. Diese starke Übereinstimmung gibt die Möglichkeit, einen ermittelten Entwicklungsschritt an vielen Beispielen nachzuweisen.

Weil die Eier erst einige Stunden nach dem Fang der Tiere fixiert wurden, sind die frühesten Stadien in Prophase zur 1. Teilung. Der Kern liegt in der Mitte des Eies. Er ist von einem fast dotterfreien Hof von Cytoplasma umgeben. Der Plasmahof dringt zwischen die umgebenden Dotterkugeln mit strahlenförmigen Ausläufern vor (vgl. Abb. 1A, B). Von diesen Plasmastrahlen aus umspinnt ein feines Netz von plasmatischen Fäden die Dotterkugeln bis zur Eiperipherie. Die Oberfläche des Eies wird gebildet von einer feinen, nur 2–3 μm dicken Schicht von Periplasma. In dieser Schicht sind winzige Dottertröpfchen eingelagert. Das Periplasma färbt sich schwächer als das Hofplasma, so daß cytologische Unterschiede wahrscheinlich sind. Das Ei wird umgeben von nur einer sehr feinen durchsichtigen Eihülle.

Der Dotter stellt wie meistens für die Untersuchung ein Problem dar. Er läßt sich mit den angegebenen Methoden zwar einigermaßen schneiden. Man kann aber kaum beurteilen, ob seine Konsistenz und Struktur nicht nur ein Artefakt der Fixierung und Nachbehandlung ist. Ziemlich sicher hat das Dotterentoplasmasystem wie bei den Insekten einen Einfluß auf die frühe Entwicklung. Weil die Untersuchungstechnik für eine

histologische Beurteilung des Dotters aber nicht adäquat war, habe ich seine Veränderungen während der Entwicklung außer Betracht gelassen.

b) *Die 1.—3. Teilung.* Nach der 1. Teilung weichen die beiden Tochterkerne auseinander. Jeder Kern wird von einer eigenen Portion Hofplasma umgeben. Verbindungsstränge an der Stelle der Spindel bleiben noch deutlich (Abb. 1 C, D). Die Kerne sehen nicht wie Ruherkerne aus. Sie sind durch ein Strangwerk von wahrscheinlich unvollkommen entspiralisierten Chromosomen sehr dunkel gefärbt. Der Umriss ist unregelmäßig. Es ist keine Kernmembran zu erkennen (Abb. 1 B).

Die Spindeln der 2. Teilung stehen senkrecht auf die Spindel der 1. Teilung (Sachssche Regel). Die Kerne weichen wieder eine Strecke auseinander. Sie haben das gleiche Aussehen wie die Kerne nach der 1. Teilung: Sie sind durch ein dichtes Strangwerk dunkel gefärbt, sie sind von Hofplasma umgeben. Die Richtung der letzten Teilung läßt sich daran erkennen, daß die Kerne im Hofplasma exzentrisch liegen; sie sind ihrer Schwesterenergide zugewandt (Abb. 1 E). Auch sind zwischen den Schwesterenergiden die Plasmastränge dichter als in der übrigen Dotterregion.

Die 3. Teilung setzt bei allen 4 Kernen gleichzeitig ein (Abb. 1 F). Alle Kerne sind in genau demselben Teilungsstadium. Sie sind etwa gleich weit voneinander entfernt. Aus der Lage der Spindeln, die wieder senkrecht zur vorhergehenden Spindel stehen, lassen sich noch die je 2 und, kurz nach der Teilung, die je 4 genealogisch zusammengehörigen Kerne bzw. Energiden erkennen.

c) *Das Entwicklungsprinzip der ersten 3 Teilungen.* Es war die Frage zu prüfen, ob die ersten 3 Teilungen einem gleichen Entwicklungsprinzip folgen, das wie folgt beschrieben werden kann: Jeder Kern wandert vom Ort der Teilung in einer bestimmten Zeit mit einer bestimmten Geschwindigkeit, also um eine feste Entfernung (knapp $\frac{1}{4}$ des Eidurchmessers), bis er sich wieder teilt. Seine Spindel steht senkrecht auf der vorhergehenden Spindel und parallel zur Eitangente, d.h. parallel zu einer Ebene, welche die Eioberfläche an dem Punkte berührt, der dem Kern am nächsten gelegen ist.

Eier, die gerade die 3. Teilung durchgemacht hatten, wurden gefärbt und aufgehellt. Aus den maßstabgerechten Totalzeichnungen wurden die nach der 1. und nach der 2. Teilung von den Kernen zurückgelegten Strecken rekonstruiert (Abb. 2). In vielen Fällen waren die von den Kernen nach der 2. Teilung zurückgelegten Strecken (II a und II b) völlig gleich der Strecke, welche die Tochterkerne der 1. Teilung zurückgelegt haben müssen (I). Für die Strecke II ergab sich eine mittlere Entfernung von $142 \mu\text{m}$, für die Strecke I von $137 \mu\text{m}$ (Messungen an 15 Eiern) bei einem mittleren Gesamtdurchmesser von

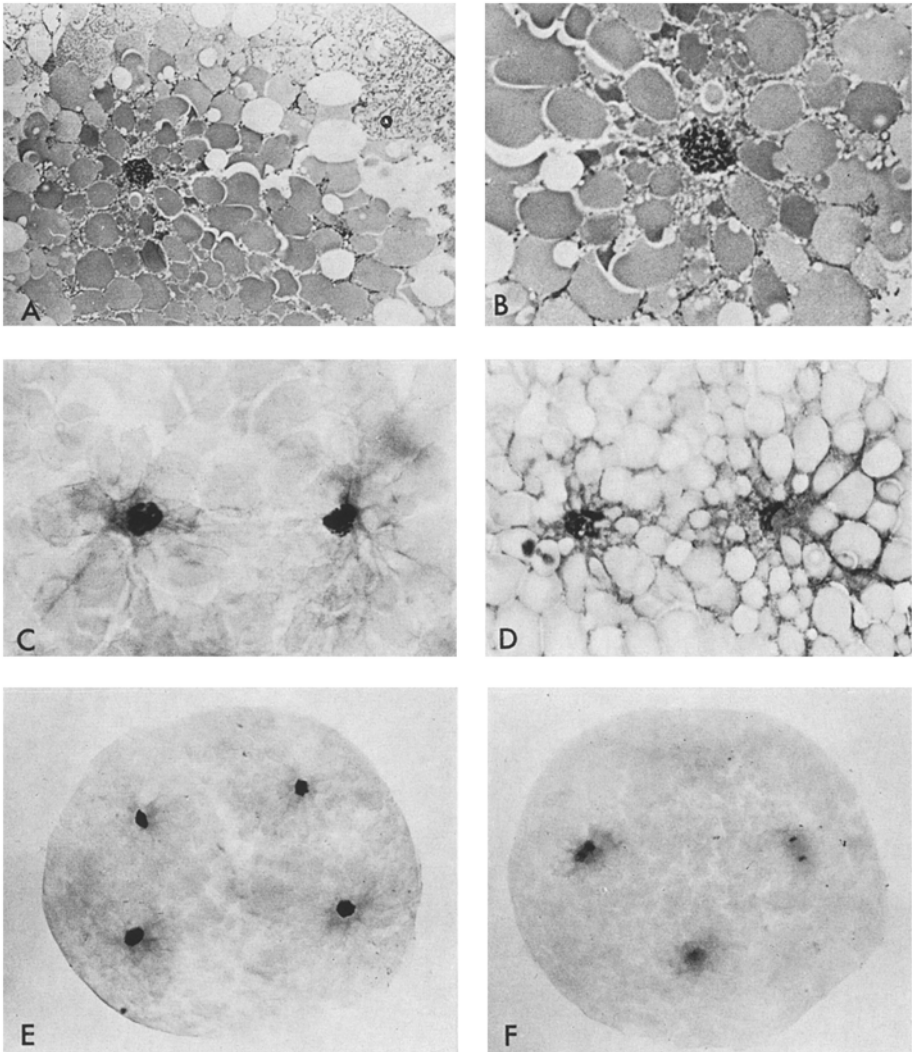


Abb. 1. Erste Teilungen. A, B Ei im 2-Kernstadium. C, D 2-Kernstadien kurz nach der 1. Teilung. E 4-Kernstadium. Die beiden linken und die beiden rechten Energiden gehören genealogisch zusammen, wie an der Lage der Kerne im Hofplasma zu erkennen ist. F 4-Kernstadium in der 3. Teilung. Alle Kerne in Anaphase. Die linken und unteren Kerne stammen von einem Kern des 2-Kernstadiums ab, dessen Spindel parallel zur Papierebene stand. Die rechte Teilungsfigur stammt von einem Kern ab, dessen Spindel senkrecht zur Papierebene stand (vgl. Abb. 2). Der sich teilende Schwesterkern ist daher nicht im Präparat.

A, B und D Aralditschnitte. C, E und F Totalpräparationen

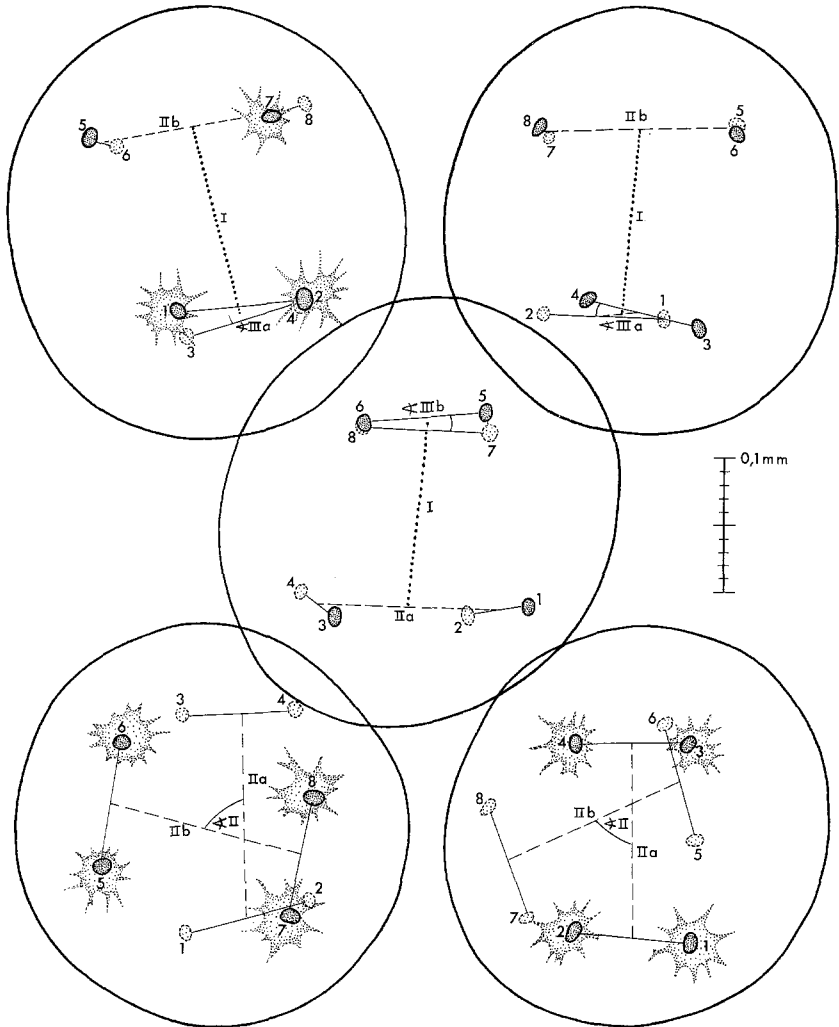


Abb. 2. Fünf Ansichten desselben Eies im 8-Kernstadium, gefärbt und aufgeheilt. Die nach der 3. Teilung genealogisch zusammengehörigen Kerne sind durch einen Strich verbunden. Die von den Kernen nach der 2. Teilung zurückgelegten Strecken *IIa* und *IIb* sind gestrichelt, die nach der 1. Teilung zurückgelegte Strecke *I* ist punktiert. Weitere Erklärung im Text

330 μm (die Eier waren durch die Entwässerung stark, aber gleichmäßig geschrumpft). Da die Strecke *I* durch die Art der Rekonstruktion gegenüber der Papirebene leichter verkantet sein kann als die Strecke *II*, war eine kürzere Meßstrecke vorauszusehen. Man muß außerdem be-

denken, daß ein Kern zwischen den Teilungen $20\ \mu\text{m}$ groß ist und für die Rekonstruktion jeweils der Kernmittelpunkt gewählt werden mußte. An diesen Fehlerquellen gemessen ist die Abweichung von der erwarteten Übereinstimmung minimal.

Wenn die Formulierung: „senkrecht zur vorhergehenden Spindel und parallel zur Eitangente“ stimmen soll, dann muß man erwarten, daß der Spielraum für die Richtung der 3. Teilungsspindeln erheblich kleiner ist als für die der 2. Teilungsspindeln. Für die 2. Spindeln liegt nämlich eine Senkrechte gegenüber der 1. Spindel in einer Ebene, die theoretisch parallel ist der genannten Tangentialebene, denn der nächstgelegene Punkt der Eiperipherie liegt in der Verlängerung der 1. Spindelrichtung. Die Spindel der 2. Teilung könnte in dieser Ebene also jede beliebige Richtung einnehmen. Ob dieser Spielraum ausgenutzt wird, kann man abschätzen, wenn man die beiden 2. Spindeln eines Eies bei Aufblick auf die mutmaßliche 1. Spindel in eine Ebene projiziert und die Winkel mißt, die sie gegeneinander bilden (Abb. 2, \sphericalangle II). Es müßten Winkel von 0 — 90° auftreten. Das ist der Fall. Es fanden sich praktisch parallel stehende Spindeln und solche, die in einem Winkel von 86° zueinander standen.

Außerdem sollte man annehmen, daß alle Winkel gleichmäßig verwirklicht sind. Das ist nicht der Fall. Von 15 Eiern einer Brut hatten allein 8 einen Winkel zwischen 65 — 75° , 4 zwischen 80 — 86° , 1 von 45° und nur 2 waren etwa parallel. Der Frage, ob hier eine genetische Komponente vorliegt, wurde noch nicht nachgegangen.

Für die Spindeln der 3. Teilung ist der Spielraum nach meiner Hypothese dagegen ganz eingeengt. Denn nach der 2. Teilung ist die Ebene für die Senkrechte gegen die Tangentialebene am nächstgelegenen Punkt der Eiperipherie geneigt. Es gibt für die Spindel der 3. Teilung dann theoretisch nur eine Richtung, nämlich die Schnittlinie der beiden Ebenen. Bei Aufblick auf die 2. Spindel müßten die beiden Schwesterspindeln der 3. Teilung parallel sein oder höchstens einen kleinen Winkel bilden (Abb. 2, \sphericalangle III). Aus 19 Messungen ergibt sich ein mittlerer Winkel von $17,5^\circ$, die Extreme liegen zwischen 0 und 35° , nur einmal 45° . Gerade die größeren Winkel wurden für stärker deformierte Eier notiert.

d) *Die 4. und 5. Teilung.* Ab dem 8-Kernstadium bilden sich zwischen den Teilungen typische Ruhekerne aus, mit deutlicher Kernmembran, locker verteiltem Chromatin und meist 2 Nukleolen. Alle Kerne haben gleiches Aussehen.

Kurz vor und in der 4. Teilung ist es nicht mehr möglich, die genealogisch zusammengehörigen Kerne zu bestimmen. Es kann daher auch nicht sicher gesagt werden, wie weit die Tochterkerne nach der

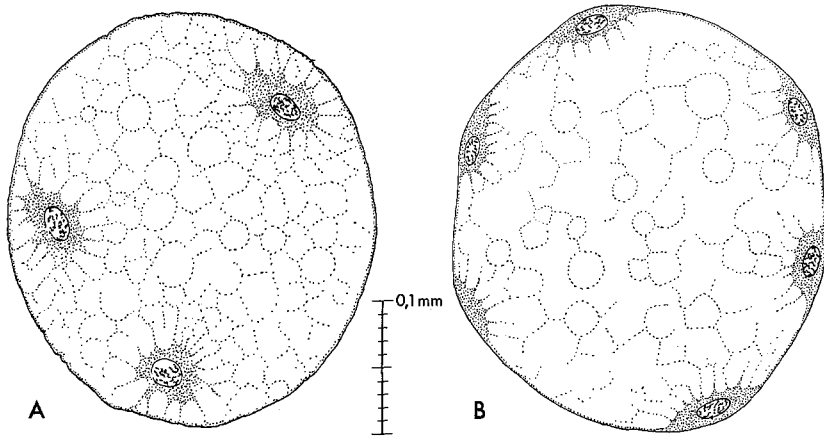


Abb. 3. Furchungsstadien. A 8-Kernstadium; Kerne in Prophase zur 4. Teilung. B 16-Kernstadium; Kerne in Prophase zur 5. Teilung. Jede Zeichnung ist eine Kombination aus 8 Schnitten von $5\ \mu\text{m}$ Dicke

3. Teilung auseinandergewandert sind. Man kann aber indirekt erschließen, daß das gleiche, bis zur 3. Teilung wirkende Prinzip weiter gültig ist. Ich setze den mittleren Durchmesser der Eier $330\ \mu\text{m}$ (nach Entwässerung und Einbettung) und die Strecke, die jeder Tochterkern vom Ort der Teilung wandert, bis er sich wieder teilt, $71\ \mu\text{m}$ (Entfernung der beiden Tochterkerne $142\ \mu\text{m}$). Dann ist die Entfernung der Kerne von der Eioberfläche in der 2. Teilung $94\ \mu\text{m}$, in der 3. Teilung $65\ \mu\text{m}$, in der 4. Teilung $42\ \mu\text{m}$. Diese errechneten Werte entsprechen ziemlich genau den tatsächlich beobachteten.

Die 4. Teilung zum 16-Kernstadium ist synchron. Die Kerne mit dem sie umgebenden Hofplasma nähern sich weiter der Eioberfläche (Abb. 3 A). Kein Kern bleibt im Inneren des Dotters zurück. Alle Energiden verteilen sich gleichmäßig unter der Eioberfläche. Eine polare Differenzierung ist nicht zu erkennen.

Die 5. Teilung zum 32-Kernstadium ist ebenfalls synchron (Abb. 4). Nur in wenigen Fällen sind die Kerne nicht in ganz genau demselben Teilungsstadium (Abb. 4 D). Diese Ausnahmen würden dafür sprechen, daß nicht ein übergeordnetes Zentrum die Teilungen synchronisiert,

Abb. 4. Eier in Teilung zum 32-Kernstadium. Totalpräparate von halbierten Eiern. A, B Kerne in Metaphase. C Kerne in Anaphase. D Kerne in später Anaphase, ein Kern (Pfeil) ist etwas in der Teilung zurückgeblieben. E Die beiden Hälften eines Eies im 32-Kernstadium. Die je 2 genealogisch zusammengehörigen Energiden sind durch die der Schwesterenergide zugewandte exzentrische Lage des Kerns im Hofplasma und durch Spindelreste zu bestimmen

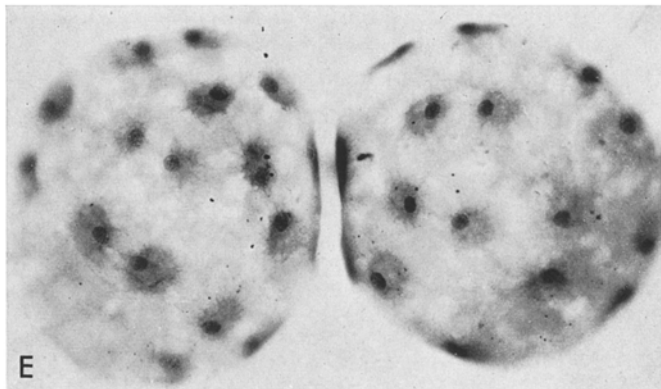
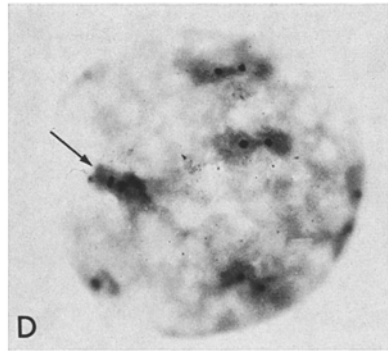
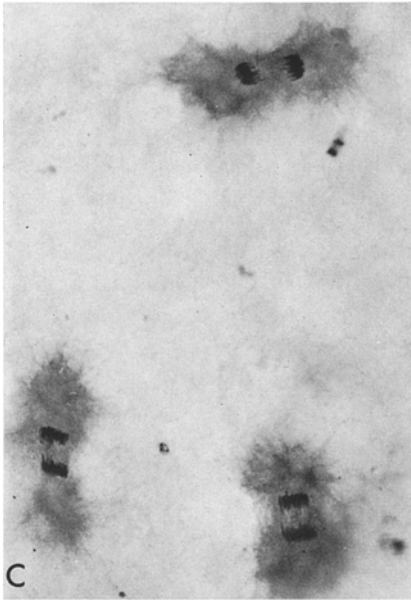
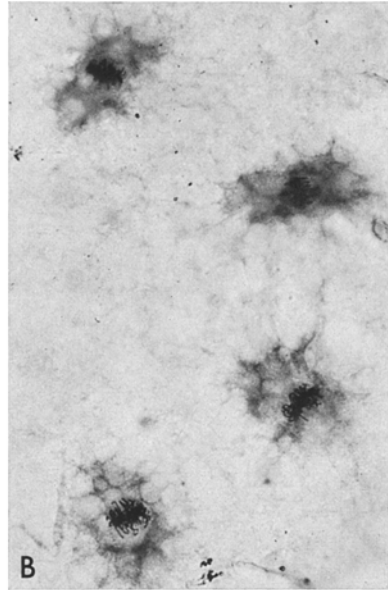
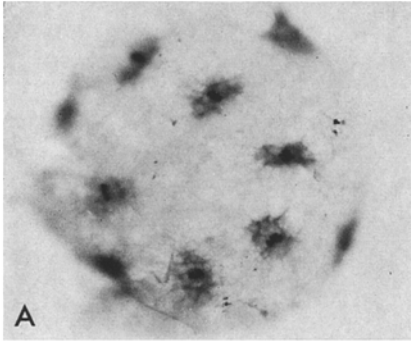


Abb. 4 A—E

sondern daß die Gleichzeitigkeit der Teilungen durch gleichen zeitlichen Abstand zur 1. Teilung zustande kommt. Die Kerne liegen jetzt direkt unter der Eioberfläche (Abb. 3B). Das Hofplasma hat den peripheren Dotter verdrängt. Benachbarte Energiden sind durch strahlenförmige Ausläufer des Hofplasmas verbunden. Weder zum zentralen Dotter noch zur Nachbarenergide sind Zellgrenzen lichtmikroskopisch sichtbar. Das Netzplasma hat sich aber weitgehend aus den zentralen Dotterbereichen zurückgezogen.

2. Erste Differenzierungen

a) Erste Differenzierung und Blastodermbildung. Bis zur 5. Teilung waren die Teilungen synchron. Alle Kerne waren in fast demselben Teilungsstadium. Alle Kerne waren ziemlich gleich weit voneinander entfernt und dadurch gleichmäßig auf der Eioberfläche verteilt.

Die erste Differenzierung zeigt sich bei der 6. Teilung vom 32- zum 64-Kernstadium². 2 Kerne, selten auch 3, bleiben enger zusammen (Abb. 5). Sie sind von dichterem Cytoplasma umgeben und haben erkennbare Zellgrenzen. Die Zellen sind klein, besonders die eine von ihnen hat einen eng begrenzten Umriß. Diese beiden Zellen bleiben in der Teilung zurück. Die unmittelbar an sie grenzenden Kerne dagegen teilen sich als erste (Abb. 5, 6A), und es läuft von ihnen aus eine Teilungswelle um das Ei herum (Abb. 6B). Dabei ist oft eine Eiseite bevorzugt. Ein bestimmtes Muster in der Stellung der Spindeln oder in der Reihenfolge der Teilungen läßt sich aber nicht erkennen. Die beiden retardierten Zellen teilen sich erst nach allen anderen Zellen, also auch später als die auf der entgegengesetzten Eiseite (Abb. 6B, 7A). Es kommen also 62-, 63- und schließlich 64-Kernstadien vor (Abb. 7A—C).

Erst nach dieser 6. Teilung kann man von einem Blastoderm sprechen. Die Zellen sind nicht nur gegen die Nachbarzellen, sondern auch gegen den Dotter durch Zellgrenzen abgetrennt.

Leider geht mit dem Ende der 6. Teilung die Orientierung auf der Eioberfläche, die durch die beiden retardierten Zellen möglich war, wieder verloren. Die Abkömmlinge dieser beiden Zellen können nicht mehr identifiziert werden. Weitere Teilungen sind scheinbar unregelmäßig über die Eioberfläche verteilt (Abb. 7D). Die Abstände zwischen den

² Technik der Zählung: Das gefärbte und aufgehellte Ei wird als Rollpräparat erst von der einen Seite mit Hilfe des Zeichenspiegels auf Transparentpapier gezeichnet. Das Ei wird dann durch Rollen des Deckglases um genau 180° gedreht und die andere Eiseite auf die Rückseite des Transparentpapiers gezeichnet. Dadurch können alle Kerne genau ausgezählt werden.

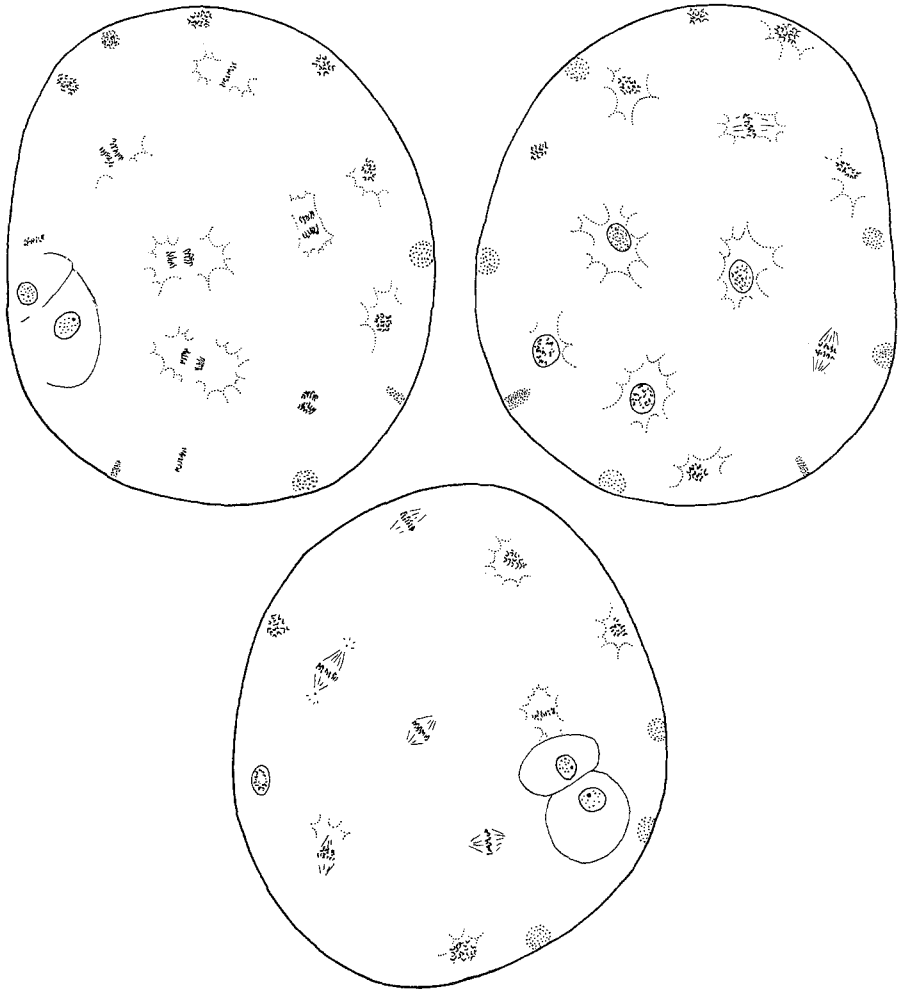


Abb. 5. Drei Ansichten eines Eies bei Beginn der 6. Teilung. Die beiden retardierten Zellen mit Zellgrenzen

Kernen sind noch ungefähr gleich groß. Die Zellen lassen sich nicht in ein Muster ordnen.

Trotzdem ist wahrscheinlich, daß die Bedingungen, die zur ersten erkennbaren Differenzierung geführt haben, weiter wirken. Es liegt nahe anzunehmen, daß durch die beiden retardierten Zellen das spätere Gastrulationszentrum und somit der vegetative Pol markiert war. Dieser

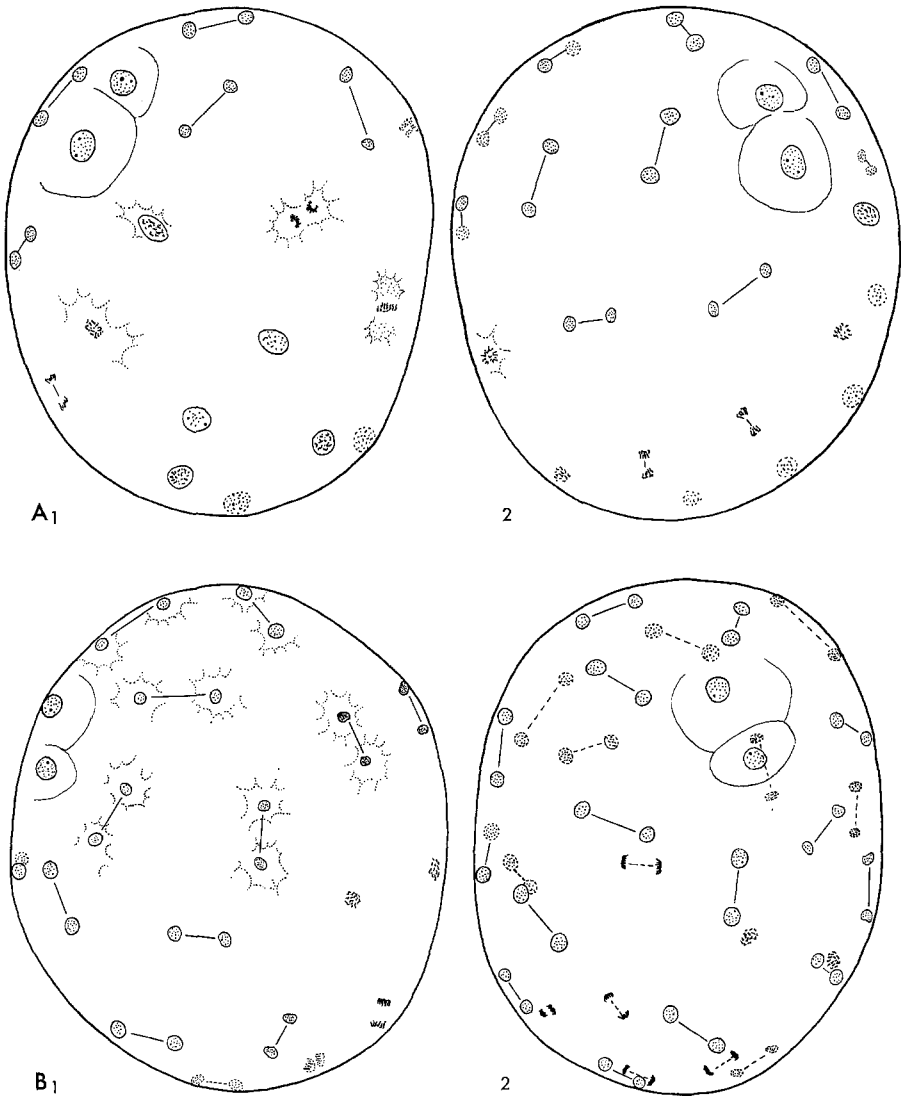


Abb. 6. Eier in der 6. Teilung. A₁, A₂ Zwei Ansichten eines Eies. Etwa die Hälfte der Energiden des 32-Kernstadiums ist geteilt. Die Tochterkerne sind durch einen Strich verbunden. B₁, B₂ Zwei Ansichten eines Eies. Gegenüber den beiden retardierten Zellen sind die letzten 2 Kerne in Prophase. In B₂ haben die Kerne auf der anderen Eiseite einen gestrichelten Umriß

Gedanke läßt sich aber am fixierten Material nicht sicher belegen. Das Gastrulationszentrum ist erst eindeutig identifizierbar gegen Ende der 7. Teilung, also auf Stadien mit über 120 Zellen.

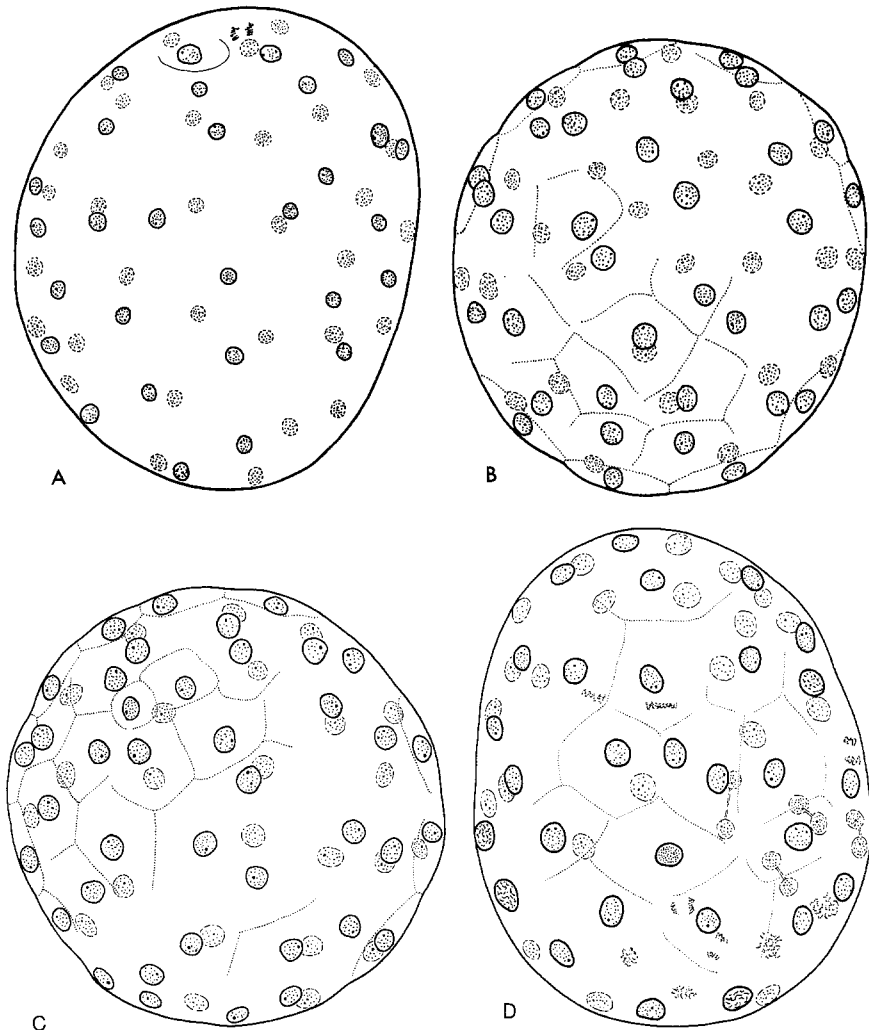


Abb. 7A—D. Totalansichten von Eiern. Die Kerne der einen Eiseite sind mit dickem Umriß, die der anderen Eiseite gestrichelt gezeichnet. A 61 Kerne, der 62. in Anaphase. B 63 Kerne, beginnende Zellwandbildung. C 64 Kerne. D Beginn der 7. Teilung. Von den 64 Kernen sind 4 geteilt (Tochterkerne durch einen Strich verbunden), 3 in Anaphase, 2 in Metaphase, 8 in Prophase

b) *Bildung des Gastrulationszentrums.* Die 7. Teilung führt auf dem größten Teil der Eioberfläche zu einem ziemlich gleichmäßig ausgebildeten Blastoderm (Abb. 8D). 4—6 Zellen mit relativ großen Kernen aber, die rings um 2 dichter zusammenliegende Kerne gruppiert sind, bleiben in der Teilung zurück. Sie teilen sich erst in einem Stadium mit

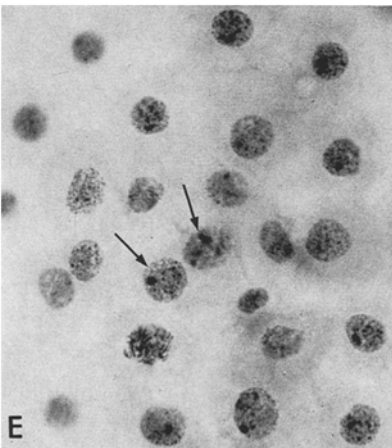
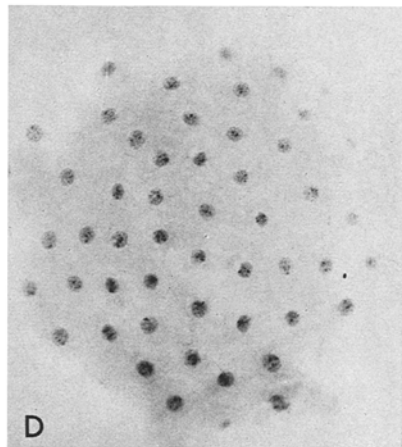
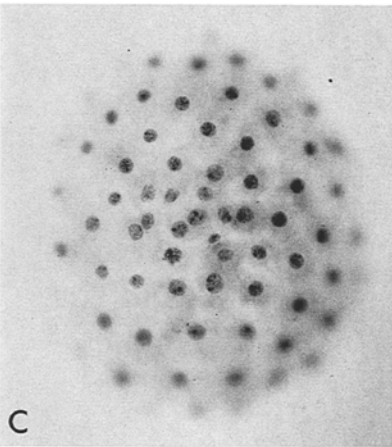
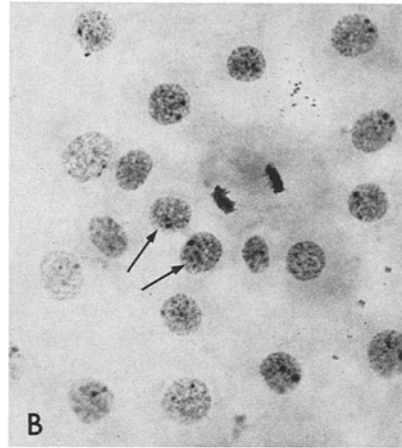
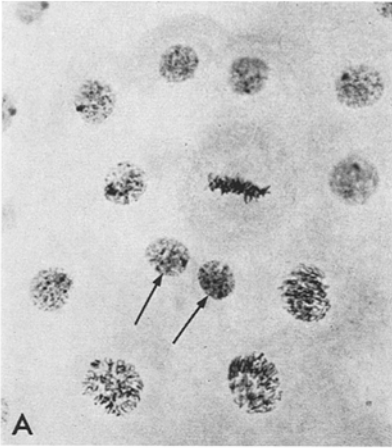


Abb. 8A—E. Bildung des Gastrulationszentrums. Totalpräparate. Die beiden dicht zusammenliegenden Kerne durch Pfeile bezeichnet. A Metaphase der 1. Teilung mit Spindelrichtung auf das Zentrum, 3 Kerne in Prophase. B 4 Kerne inäqual in Richtung auf das Zentrum geteilt, der 5. in Anaphase. C, D Die beiden Seiten eines halbierten Eies mit ca. 125 Zellen. E Ausschnitt aus C. 5 Kerne um die dicht zusammenliegenden Kerne geteilt, der 6. in Prophase

ungefähr 120 Zellen³, wenn die übrigen Blastodermzellen also schon geteilt sind. Ihre Teilungsspindeln weisen radial auf die 2 dichter zusammenliegenden Kerne (Abb. 8A, B). Die Teilung ist nicht äqual. Der zentripetale Kern ist kleiner als der äußere (Abb. 8B, E). Die Zusammengehörigkeit der beiden Tochterkerne ist auch nach der Teilung noch erkennbar, weil ihre Zellen etwas plasmareicher sind als die übrigen Blastodermzellen und weil die Spindelreste noch einige Zeit erhalten bleiben.

Es liegen dann meist 7 kleine bis mittelgroße Kerne dichter zusammen (Abb. 8C). Diese Kerne markieren das spätere Gastrulationszentrum. Es ist ab diesem Stadium stets sicher identifizierbar.

c) *Differenzierungen um den Blastoporus.* Der folgende Entwicklungsschritt soll durch Stadien gekennzeichnet werden, die etwa 220 Zellen haben. In diesem Stadium kann die Eioberfläche grob in 3 Regionen unterteilt werden:

1. Die auffälligste Region ist der Bereich um das bereits vorher durch Zellkonzentration kenntliche *Gastrulationszentrum*. Es besteht aus Kernen ganz unterschiedlicher Größe. Neben etwa 3—5 kleinen dunklen Kernen gibt es mehrere Kerne von der Größe von Blastodermkernen und 4—7 besonders große Kerne. Diese Kerne sind durch ein lockeres Chromatingerüst hell gefärbt, ihre dunklen Nukleolen treten dadurch stark hervor. In der räumlichen Anordnung und in der Anzahl dieser Zellen mit großen Kernen ist kein konstantes Muster zu erkennen.

Das Zentrum ist umgeben von einem *Ring* von Zellen mit blastodermähnlichen Kernen. Der Ring besteht meistens aus 16 Zellen (14—19) und ist immer recht gut identifizierbar (Abb. 9). Im hinteren Teil des Ringes sind die Kerne etwas größer, die Abstände zwischen den Kernen geringfügig weiter als im vorderen Teil. Innerhalb des Ringes ist die Stelle größter Kernkonzentration nicht genau im Mittelpunkt, sondern liegt exzentrisch nach vorn verschoben. Teilt man von dieser exzentrischen Konzentrationsstelle aus den Kreis bis zum Ring in 4 Viertel, so ist die Kernzahl pro Viertelkreissektor etwa gleich. Die Kerne vor dieser Stelle sind dichter gedrängt als dahinter, der Abstand zwischen den hinteren Kernen im Kreis und dem hinteren Teil des Ringes ist auffallend groß. Diese Tatsachen und ein Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium machen wahrscheinlich, daß die Region vor dem Gastrulationszentrum sich kontrahiert. Ob diese Kontraktion durch Zusammenwanderung von Zellen über den Dotter zustande kommt oder durch Dotterbewegung, ist ungewiß.

³ Technik der Zählung bei diesem wie beim folgenden Stadium: Das Ei wird halbiert und die beiden Hälften zu Dauerpräparaten verarbeitet und gezeichnet. Da bei der Präparation Kerne zerstört werden können, ist die Zellzahl nicht mehr völlig exakt zu bestimmen.

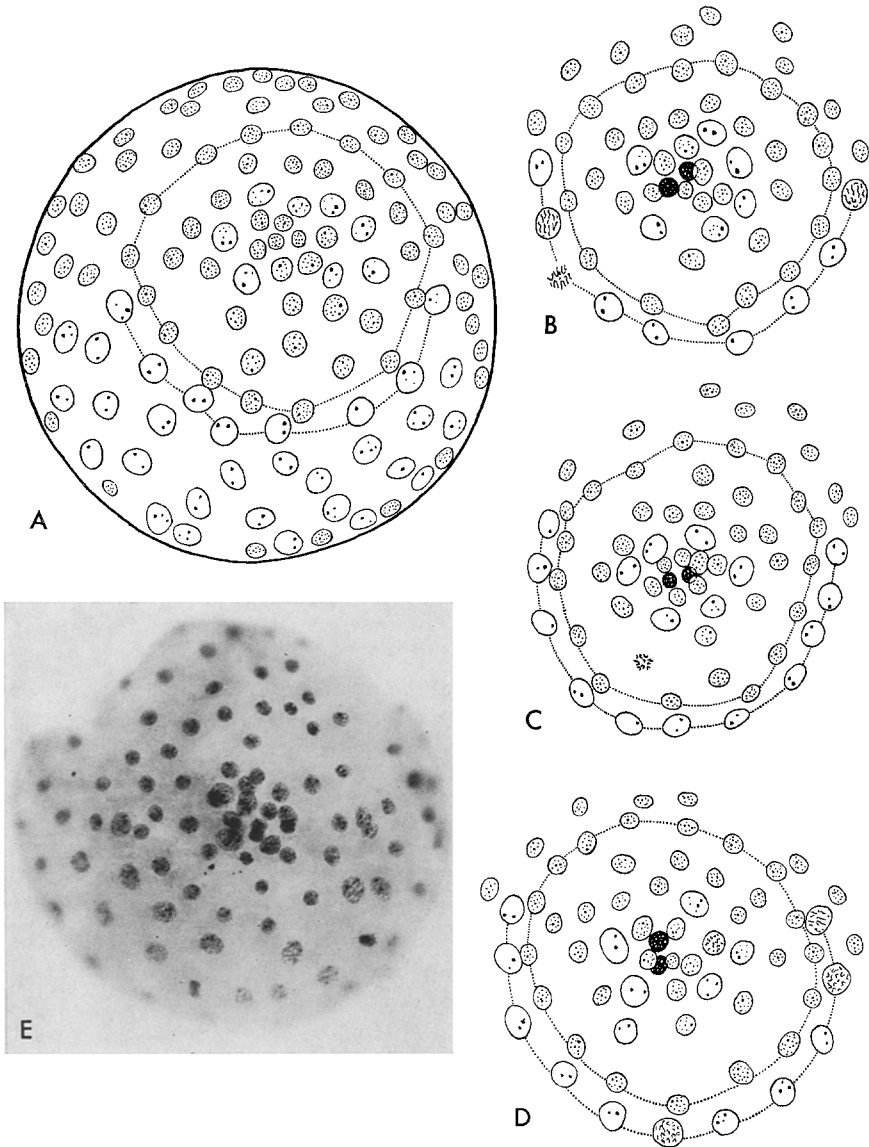


Abb. 9. Totalansichten von Eiern mit ca. 220 Zellen. Bei A—D der Halbkreis großkerniger Zellen und die Zellen des Ringes um den Blastoporus durch eine gestrichelte Linie verbunden. Schwarz die beiden zuerst immigrierten Zellen

Die gesamte Region um das Gastrulationszentrum einschließlich des umgebenden Ringes von Zellen nenne ich *Blastoporusregion*. In dieser Region sind durchschnittlich im beschriebenen Stadium 46 Kerne (41—53).

2. Der größte Teil der Eioberfläche ist bedeckt von einem Blastoderm mit flachen Zellen und flachen, mittelgroßen Kernen, deren Heterochromatin regelmäßig verteilt ist und deren Nukleolen wenig hervortreten. Die Kerne sind ganz gleichmäßig verteilt. Zellkonzentrationen, etwa in der Region der späteren Kopflappen, sind noch nicht vorhanden.

3. Hinter dem die Blastoporusregion umgebenden Ring liegt ein Feld mit relativ großkernigen Zellen. Die Form dieses Feldes ist etwa hufeisenförmig. Die Abgrenzung sowohl gegenüber dem davor liegenden Ring wie gegenüber dem seitlich und dahinter anschließenden Blastoderm ist gut zu erkennen. Die Zellen direkt hinter dem Ring kann man in einem gedachten Halbkreis anordnen. Viele Zellen des Feldes sind in Teilung. Besonders häufig teilen sich Zellen am Rande zu den übrigen Blastodermzellen. Es liegt deshalb der Gedanke nahe, daß die Zellen des Feldes in der Teilung zurückgeblieben sind. Es muß aber darüber hinaus an eine Determinierung gedacht werden, wie sich aus dem weiteren Schicksal eines Teiles dieser großkernigen Zellen ergibt.

Vorderer und hinterer Pol sind ab diesem Stadium bestimmbar. Die Stelle dichtester Kernkonzentration im Blastoporusbereich liegt innerhalb des Ringes nach *vorn* verschoben. Das Feld großkerniger Zellen liegt *hinter* dem Ring.

Ab diesem Stadium kann man das Schicksal der Zellen in der Blastoporusregion mit der Entstehung der Mesoteloblasten (Kap. V), die Entstehung der Ektoteloblasten aus dem Halbkreis großkerniger Zellen hinter dem Ring (Kap. II) und die Wanderung und Differenzierung weiterer hinter dem Halbkreis liegender großkerniger Zellen (Kap. III) getrennt verfolgen.

II. Die Ektoteloblasten (ET) und ihre ersten Derivate

1. Determinierung und Wanderung

Die Vorläufer der Ektoteloblasten sind in der vorderen Reihe der großkernigen Zellen hinter dem Ring um den Blastoporus zu suchen. Sie sind ab ihrem ersten Auftreten in einem Halbkreis angeordnet. Ihre Abgrenzung gegen den Ring ist immer deutlich zu erkennen. In manchen Fällen ist etwas unsicher, ob man die eine oder die andere Zelle zu dieser vorderen Reihe rechnen soll oder zu den übrigen dahinter liegenden großkernigen Zellen. Ganz sicher ist aber, daß auf diesem Stadium die endgültige Zahl und Determination der ET noch nicht abgeschlossen ist. Erstens kommt es in dieser Reihe zu Teilungen, die aber unregelmäßig mal hier mal dort auftreten. Diese Teilungen sind daher nicht anders zu beurteilen als unregelmäßige Teilungen im gesamten Feld großkerniger Zellen hinter der vorderen Reihe. Zweitens ist die Zahl der Zellen der Reihe auf keinem, auch

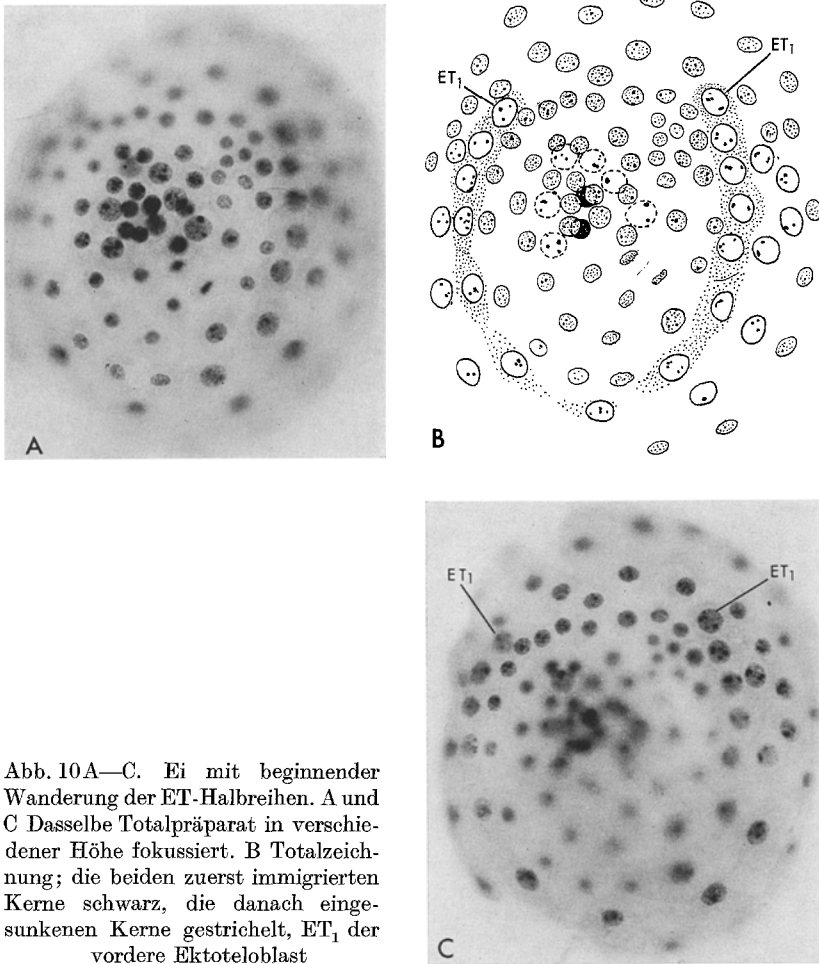


Abb. 10A—C. Ei mit beginnender Wanderung der ET-Halbreihen. A und C Dasselbe Totalpräparat in verschiedener Höhe fokussiert. B Totalzeichnung; die beiden zuerst immigrierten Kerne schwarz, die danach eingesunkenen Kerne gestrichelt, ET₁ der vordere Ektoteloblast

nicht auf späteren Stadien eindeutig festgelegt. Von Anfang an sind es nicht weniger als zusammen 7 Zellen (Abb. 9E), oft aber auf gleich weit entwickelten Stadien schon 10, 11 oder gar 14—15 Zellen, welche den Halbkreis bilden. Wichtig ist, daß auf beiden Seiten des Gastrulationszentrums die jeweils vordere Zelle des Halbkreises sicher zu bestimmen ist (Abb. 10, 11 ET₁). Die Grenze zu den davor und seitlich liegenden flachen Blastodermzellen mit kleineren Kernen ist abrupt.

Aus der weiteren Entwicklung geht hervor, daß im Bereich dieser vorderen Zelle ET₁ ein Zentrum lokalisiert ist, das die Ektoteloblasten determiniert. Die Zentren der beiden Seiten wandern von ihrer seit-

lichen Position aus um das Gastrulationszentrum herum. Ich bin überzeugt, daß nicht nur das ET-determinierende Zentrum nach vorne wandert, sondern auch die Zellen des Halbkreises selbst, und zwar aus folgenden Gründen:

- Während an den Seiten die ET-Zellen dicht zusammenliegen, wird der Abstand der Kerne hinter dem Ring sehr groß (Abb. 10, 12 B).
- Die Zahl der großkernigen Zellen, die auf dem Halbkreis liegen, erhöht sich kaum während der Wanderung (Abb. 10, 12 A).
- Zellen mit kleineren Kernen, die vorher direkt vor dem ET₁ lagen, finden sich später hauptsächlich seitlich vor den ET (Abb. 13).
- Die ersten ET-Derivate werden von den vorderen ET-Zellen abgegeben, wenn diese noch in einer seitlichen Position sind (Abb. 12 C, 13).
- Der vordere Teil des Ringes von Zellen um das Gastrulationszentrum wird stark zusammengeschoben. Insofern kommt der Wanderung der ET-Zellen eine Kontraktion des Gastrulationszentrums entgegen, die hauptsächlich den vorderen Teil erfaßt. Schon vorher lag das Gastrulationszentrum exzentrisch. Dieser Eindruck ist jetzt verstärkt.

Ich komme zu dem Ergebnis, daß von der halbkreisförmig gebogenen Reihe großkerniger Zellen hinter der Blastoporusregion die seitlich liegenden Zellen zu ET werden. Sie wandern um den Blastoporus herum nach vorne und treffen sich vor dem Blastoporus zu einer aus 2 Halbreihen zusammengesetzten Reihe.

Die beiden ET-determinierenden Zentren sind bei ihrem Erscheinen räumlich weit entfernt. Sie sind voneinander unabhängig und bleiben es auch später, wie sich in einigen Fällen — an Keimscheiben mit rechts und links in allen Segmenten ungleicher Entwicklungshöhe — nachweisen läßt. Die weitgehende Gleichzeitigkeit der von beiden Zentren gesteuerten Teilungen ist wahrscheinlich durch ihren gleichzeitigen Start zu erklären.

2. Differenzierung der Ektoteloblasten

Wenn jede ET-Halbreihe auf ihrer Wanderung nach vorn die Höhe des Gastrulationszentrums seitlich überschritten hat, teilen sich ihre Zellen in keinem Fall mehr äqual. Die Kerne werden besonders groß, kugelig, hell, mit 2 kräftig gefärbten Nukleolen (Abb. 11). Die Zellen sind groß, im Schnitt ziemlich hoch im Gegensatz zu den flachen Zellen des Blastoderms. Dadurch ist auf Totalpräparaten das Plasma dieser Zellen stark gefärbt und gegen die Umgebung abgehoben (Abb. 12 B). Die Anzahl der so als Ektoteloblasten ausgezeichneten und jetzt endgültig differenzierten Zellen schwankt, sowohl von Präparat zu Präparat wie von rechter zu linker Körperseite. Die Mindestzahl auf jeder Seite ist 4, meistens sind es 5—6, es können aber bis 8 ET-Zellen jederseits sein. Es kann vorkommen, daß hinter dem 4. (Abb. 13 C),

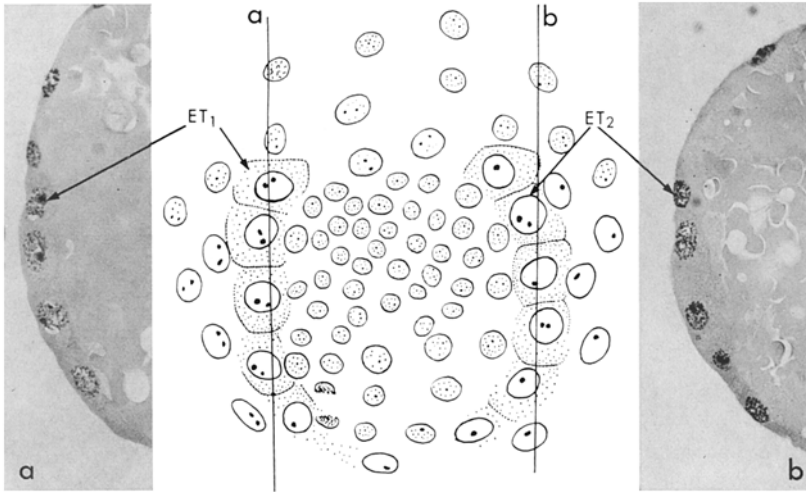


Abb. 11. Totalzeichnung und Schnitte durch die ET-Halbbreihen. Die Lage der Schnitte ist durch die Linien *a* und *b* bezeichnet. Immigrierte Kerne nicht gezeichnet

5. oder 6. ET eine Zelle eingeschoben ist, die nicht die Charakteristika der anderen ET-Zellen hat, sondern einen kleinen, relativ dunklen Kern und wenig Cytoplasma. Dies Phänomen ist eventuell so zu erklären: Eine Zelle außerhalb des ursprünglichen Halbkreises hat sich in die ET-Reihe eingeordnet, ist aber noch nicht klar zu einer ET-Zelle differenziert. Von dem ET-bestimmenden Zentrum muß ein nach außen abfallender Einfluß ausgehen. Das läßt sich durch die spätere Zunahme der ET-Zellzahl und an der Teilungsfolge belegen.

Die vordere Zelle jeder Halbbreihe ist der linke oder rechte 1. Ektoteloblast (ET_1). Der Vorderrand seiner Zelle ist scharf gegenüber dem umliegenden plasmaarmen Blastoderm abgegrenzt (Abb. 12 B). Wenn die ET_1 beider Seiten noch ca. 80—90 μm voneinander entfernt sind, liegen zwischen ihnen meistens 2 Zellen. Nur eine dieser Zellen wird der spätere mittlere Ektoteloblast (ET_0). Es ist aber offenbar völlig zufällig, welche dieser beiden Zellen ET_0 wird. Manchmal liegt die linke Zelle schräg vor der rechten, manchmal umgekehrt. Jedenfalls wird der mittlere ET sehr spät durch den Einfluß der aufeinander zurückkenden ET-Reihen determiniert.

3. Die ersten Ektoteloblastenteilungen

Bevor die ET_1 beider Seiten näher als 60 μm aufeinander zugewandert sind, geben sie das erste ET-Derivat durch eine inäquale

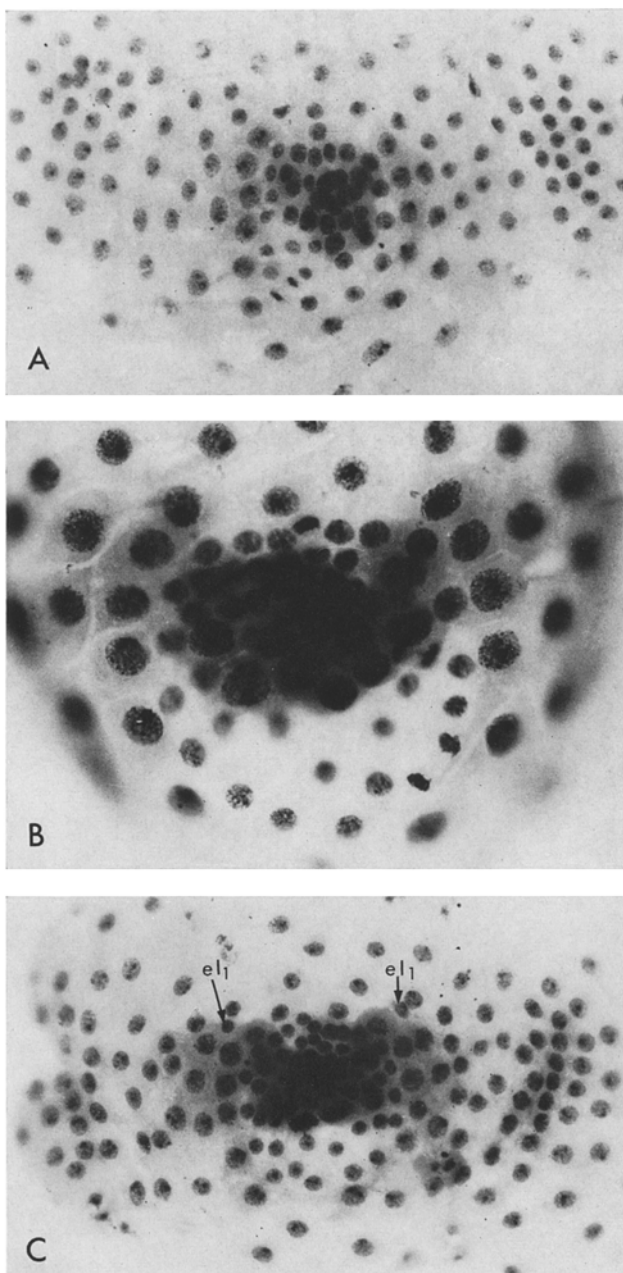


Abb. 12. Wanderung der ET um den Blastoporus und Abgabe des ersten ET-Derivates eI_1

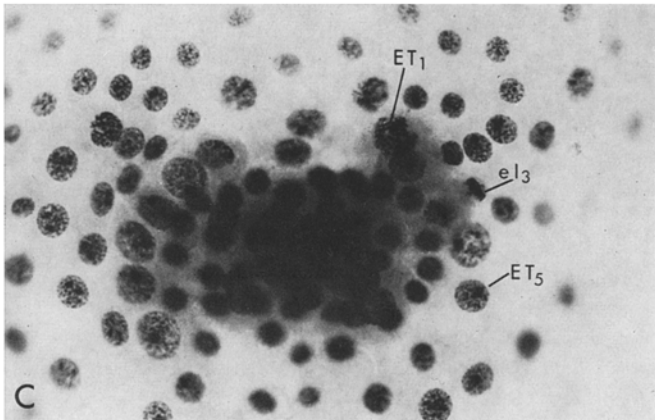
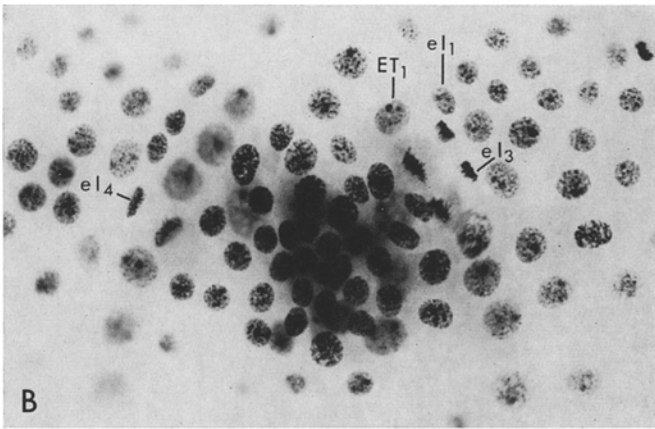
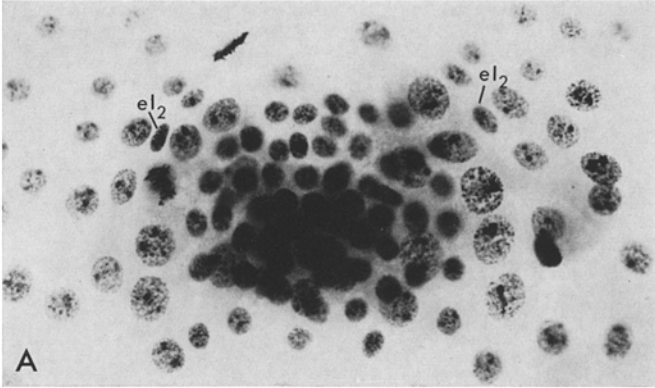


Abb. 13A—C. Erste ET-Teilungen. A Stadium I 2 + 2. B Stadium I 3 + 1; rechts ET₄ in später Anaphase, links ET₂ und ET₃ in Anaphase, ET₄ in Prophase. C Stadium I 3 + 1; links ET₁ in Prophase, ET₂ geteilt, ET₃ in Anaphase, ET₅ noch undifferenziert

Teilung ab (Abb. 12C). In dem etwa $20\ \mu\text{m}$ großen Kern der Mutterzelle werden die Chromosomen sichtbar, sie ordnen sich in einer breiten Metaphaseplatte. Die Spindel steht schräg nach vorn außen, etwa in einer Linie, die man vom Gastrulationszentrum zum ET_1 ziehen würde. Die Tochterchromosomen weichen auseinander. In der Anaphase ist die vorn außen liegende Anaphaseplatte durch ein Zusammenrücken der Chromatiden sichtbar kleiner als die hinten innen liegende (vgl. Abb. 13B, C). Dieser Größenunterschied wird noch deutlicher ab der Telophase. Der hintere innere Kern bekommt die Größe und das Aussehen des Mutterkerns: $17\text{--}23\ \mu\text{m}$ im Durchmesser, hell durch locker verteiltes Chromatin mit deutlichen Nukleolen. Der vordere äußere Kern hat mit $10 \times 13\ \mu\text{m}$ knapp $\frac{2}{3}$ des Durchmessers des Mutterkerns, er ist dunkler gefärbt als alle übrigen Blastodermkerne, seine Nukleolen treten durch diese dunkle Färbung kaum hervor. Noch ungleicher ist die Zellgröße der beiden Schwesterzellen. Die hintere innere Zelle behält fast das gesamte Plasma, die vordere äußere Zelle ist nur knapp um ihren Kern von Plasma umgeben. Die ganze Teilung gleicht einer Knospung.

Während der Teilung rückt die hintere Anaphaseplatte unter die innen angrenzenden Zellen des Ringes um den Blastoporus, in der Telophase nimmt dieser hintere Kern die alte Position der Mutterzelle in der ET-Reihe wieder ein. Der vordere äußere Abkömmling dagegen liegt ganz oberflächlich und drängt sich zwischen die hintere Schwesterzelle und die außen davor liegende Zelle, die noch das Aussehen einer undifferenzierten Blastodermzelle hat (Abb. 14).

Nicht immer teilt sich der 1. ET zuerst. Oft — und im Durchschnitt sogar etwas häufiger — gibt der 2. ET das erste ET-Derivat ab. In diesem Fall teilt sich der 1. ET kurz danach. Nur wenig später ist der 3. ET in Teilung. Manchmal teilen sich nach dem 2. ET der 1. und 3. ET fast gleichzeitig, nur einmal war der 3. ET dem 1. ET in der Teilung voraus. In Abb. 13 sind einige der verschiedenen individuellen Möglichkeiten abgebildet.

Nach dem 3. ET teilt sich der 4., nach dem 4. ET der 5., nach dem 5. ET der 6., immer in dieser Reihenfolge und genau in derselben Weise wie für den 1. ET beschrieben. Nie teilt sich ein ET außerhalb des 3. eher, als der nächstinnere sich geteilt hat. Falls eine Zelle der Reihe, etwa die 5. (Abb. 13C) oder 6., die ET-Differenzierung noch nicht ganz durchgemacht hat, teilt sie sich doch, wenn sie an der Reihe ist. Das ist zu erkennen, wenn ein Kern der Reihenfolge gemäß in Prophase ist, wenn dieser Kern aber deutlich kleiner als die anderen ET-Kerne ist und die Zelle relativ plasmaarm. Spätestens nach der Teilung wird die endgültige ET-Differenzierung vollendet.

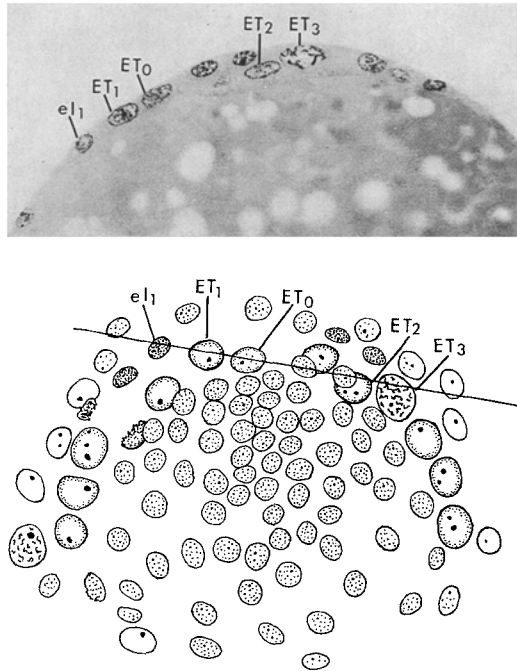


Abb. 14. Totalzeichnung und Schnitt durch ein Stadium I 3 + 2. Die Schnittführung ist durch die Linie bezeichnet

Wenn der 6. ET geteilt ist oder spätestens, wenn der 7. ET in Teilung ist, setzt bei dem 1. und 2. ET die zweite inäquale Teilung ein (Abb. 34B). Diese zweite Teilungswelle zur Abgabe der II. Reihe von ET-Derivaten läuft in der gleichen Weise von innen nach außen wie für die I. Reihe beschrieben.

Wenn der 1. ET sich zum zweiten Mal geteilt hat oder in Teilung ist, setzt die erste inäquale Teilung des mittleren ET ein (Abb. 34B). Der mittlere ET_0 liegt jetzt mit den beiden ET-Halbreihen, die weiter aufeinander zugewandert sind, auf gleicher Höhe. Der Abstand vom ET_0 -Kern zu den ET_1 -Kernen ist nicht größer als zwischen ET_1 und ET_2 . Der ET_0 -Kern liegt etwas dichter unter der Oberfläche als die seitlichen ET-Kerne. Direkt vor dem mittleren ET liegt schon vor seiner ersten inäqualen Teilung eine Zelle, die sehr wahrscheinlich die anfangs neben ihr gelegene Zelle ist. Davor finden sich nur unregelmäßig verstreute Kerne des Blastoderms.

4. Berechnung einer relativen Teilungsfolge

Um einen Anhaltspunkt dafür zu haben, ob das Teilungsgefälle später in vergleichbarer Weise erhalten bleibt, habe ich versucht, eine

relative Teilungsfolge zu berechnen. Ich ging von der — natürlich unbewiesenen — Annahme aus, daß jeder ET-Kern für seine Teilung etwa die gleiche Zeit braucht. Die Interphase dauert lang und läßt sich nicht weiter untergliedern. Das Verhältnis von Ruhekernen zu Kernen in Teilung ist etwa wie 3:2.

Bei den Teilungen können frühe Prophasen mit kaum entspiralisierten Chromosomen, Prophasen, Metaphasen, Anaphasen und Telophasen unterschieden werden. Die relative Dauer jedes Teilungsschrittes kann ungefähr an der Häufigkeit seines Auftretens abgelesen werden. Von 100 Teilungsfiguren bei der Abgabe der I. Reihe von ET-Derivaten entfallen 15 auf frühe Prophasen, 50 auf Prophasen (P), 17 auf Metaphasen (M), 5 auf Anaphasen (A) und 13 auf Telophasen (T). D.h. die gesamte Prophase dauert $\frac{2}{3}$ der Teilungszeit, davon werden die frühen, morphologisch noch differenzierbaren Stadien schnell durchlaufen. Wenn man also die Zeit vom ersten Teilungsbeginn bis zum nächsten Teilungsbeginn eines ET = 10 setzt, so verstreichen sehr grob gerechnet durchschnittlich bis zur frühen P 0,5, bis zur P 2, bis zur M 3, bis zur A 3,5, bis zur T 4 und bis zum Anfang der Interphase 5 Zeitabschnitte. Diese Zahlen werden auf die zeitliche Differenz übertragen, die zwischen den Teilungen zweier nebeneinander liegender ET besteht. Ist etwa der ET₁ in M, ET₂ bereits geteilt, ET₃ in später, ET₄ in früher Prophase, so erhalten sie die Werte 3; 5; 2; 0,5. Der Hauptfehler ergibt sich daraus, daß der Zeitraum der P und besonders der Interphase sehr lang ist und daher die Differenz zwischen ET₂ und ET₃ nicht 3 zu sein brauchte, sondern im Extrem 9 sein könnte. Weil in manchen Präparaten ET₂ und ET₃ sich fast gleichzeitig teilen (Abb. 13B), ist dies Extrem ganz unwahrscheinlich. Interphasekerne habe ich auch nur dann berücksichtigt, wenn sie neben Kernen mit Teilungen liegen. Der Fehler verrechnet sich auch z.T., wenn man möglichst mittlere Teilungsfiguren zuerst von ET₂ zum Ausgangspunkt macht und gegenüber ET₃ berechnet, dann von mittleren Teilungsfiguren von ET₃ ausgeht und gegenüber ET₂ berechnet. Ich berechne also immer nur die Differenz zwischen 2 nebeneinander liegenden Kernen, von denen wenigstens einer in Teilung ist. Wenn ich die Differenzen zwischen ET₇ und ET₆, zwischen ET₆ und ET₅ usw. bis ET₂ addiere, so ergibt sich ein Wert über 10 (Abb. 15). Das heißt: Wenn ET₇ in Teilung ist, muß ET₂ geteilt sein. Das entspricht den Tatsachen. Die Kurve nähert sich also den wirklichen Werten mit der Einschränkung, daß wir nur ein relatives Zeitmaß haben.

5. Zunahme der ET-Zahl

Die endgültige Anzahl von ET schwankt, nicht nur von Präparat zu Präparat, sondern auch zuweilen von einer Seite der Keimscheibe zur anderen. Immer sind es außer dem mittleren auf jeder Seite 10 ET, mehrfach 11 und in manchen Fällen 12. Es ist nicht ganz leicht zu sagen,

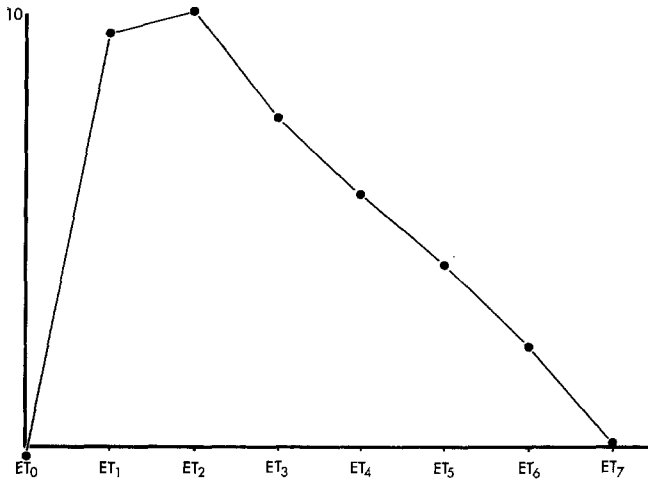


Abb. 15. Darstellung der Teilungsfolge. Ordinate: relative Zeiteinheit für den Teilungsvorsprung. Erläuterung im Text

welche Zellen für die seitliche Zunahme der ET-Reihenzahl in Frage kommen. Vielfach sind es wohl Zellen, die schon zu dem ursprünglichen Halbkreis von großkernigen Zellen gehörten. Auch nach der Abgabe der II. und selbst eines Teiles der III. Reihe von ET-Derivaten ist die ET-Reihe noch stark nach hinten gebogen und die ursprüngliche Figur des Halbkreises noch rekonstruierbar (Abb. 17). Wir haben aber mehr ET als Zellen auf dem Halbkreis waren. Teilungen von Zellen, die als spätere ET in Frage kämen, sind nach dem 220-Zellenstadium sehr selten zu beobachten. Die Spindel einer solchen Reihe kann senkrecht zur ET-Reihe stehen, so daß eine der Tochterzellen kaum zur ET-Reihe gehören wird. Bei manchen Präparaten ist der Lage der äußeren Kerne nach völlig unsicher, welcher der nächste ET wird. Wenn etwa 3 ET-Derivate abgegeben wurden, sind manchmal bereits 7, manchmal nur 5 Zellen zu ET differenziert.

Soviel muß als sicher gelten: Die Zunahme der ET kommt nicht durch festgelegte Teilungen von bereits differenzierten Zellen zustande. Die äußeren ET sind erst dann endgültig determiniert, wenn sie sich in die ET-Reihe und in deren Rhythmus zur Abgabe der ET-Derivate eingefügt haben. Das ist oft eher an der ersten inäqualen Teilung als an der Kerngröße und -struktur zu erkennen. Wenn diese Einreihung einmal erfolgt ist, kommt es zu keiner unvorhergesehenen Teilung mehr. Stets teilen sich die weiteren ET in der Folge von innen nach außen: 7, 8, 9, 10, 11. Durch die Abgabe der II. Reihe von ET-Derivaten verändert sich der Abstand zwischen den ET-Kernen und den davor

liegenden Kernen kaum. Die Zellen der II. Reihe zwingen sich dazwischen und geraten teils neben, teils unter die Zellen der I. Reihe (Abb. 17, 18A). Dasselbe passiert, wenn die inneren Zellen der III. Reihe abgegeben werden. Teils liegen diese Zellen neben, teils über, teils unter den Zellen der II. Reihe (Abb. 18B). Immer noch ist der Abstand zwischen den ET und den vor den Derivaten liegenden Kernen fast unverändert. Erst danach vergrößert sich der Abstand, und es lagern sich die ET-Derivate oberflächlich und in Reihe vor ihre ET-Zellen. Zu dieser Zeit hat sich das gastrulierende Zellmaterial von der Oberfläche abgelöst. Die ET-Reihe kann also nach hinten über das ursprüngliche Blastoporusgebiet wandern. Das zeigt sich auch daran, daß ab diesem Zeitpunkt die ET-Reihe nicht mehr halbkreisförmig gebogen ist, sondern daß die Reihe \pm gerade wird.

Durch die kontinuierliche Abgabe von ET-Derivaten hat man ein sehr exaktes Kriterium für eine Stadieneinteilung. Ich setze die erste Reihe von ET-Derivaten(e) = I, die zweite Reihe = II usw., und zähle die bereits abgegebenen e-Zellen der rechten und der linken Seite (oder abgekürzt nur einer Seite). So ist die Keimscheibe von Abb. 13A auf Stadium I 2 + 2, von Abb. 17 auf II 4 + 5, von Abb. 18B auf III 4 + 4.

III. Bildung von Ektodermzellreihen (E-Reihen) vor den ET

1. Bildung der E-Reihen (2) und (3)

Wir sind zu dem Ergebnis gekommen, daß die seitlichen Partien des anfangs hinter dem Blastoporus liegenden Halbkreises großkerniger Zellen prospektive ET sind und daß sie um den Ring von Zellen um den Blastoporus herum nach vorn wandern. Die vorderen Zellen des Ringes drängen sich zwar stark zusammen, es muß aber zu erheblichen Verschiebungen an der Grenze zwischen ET und Ringzellen kommen.

Was passiert mit den seitlich außerhalb der ET-Reihe liegenden Zellen? Diese Zellen wandern zum Teil mit den ET mit, wenn auch langsamer. Es wurde schon gesagt, daß diese Zellen nicht einzeln zu identifizieren sind. Sie liegen in unregelmäßiger Zahl und nicht in bestimmtem Muster seitlich neben den ET. Identifizierbar ist nur ein Feld relativ großkerniger und plasmareicher Zellen, die den ET nicht unähnlich sind, neben der ET-Halbreihe. Die vordere Zelle dieses Feldes liegt meistens neben dem 2. ET (Abb. 12, 31), während sich vor dem 1. ET normale Blastodermkerne befinden. Teilungen innerhalb des Feldes großkerniger Zellen sind nicht häufig und ganz unregelmäßig, z. B. kann auf einer Keimscheibenseite eine Teilung an einer Stelle stattfinden, wo sich auf der anderen Seite gar kein Kern befindet. Teilungen an vergleichbarer Stelle sind manchmal parallel, manchmal senkrecht zur ET-Reihe (Abb. 16A—C).

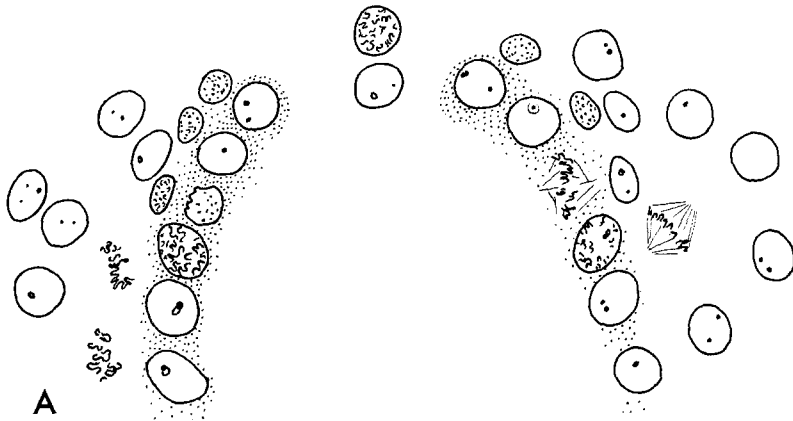


Abb. 16 A—C. Teilungen von Zellen vor den ET. A Stadium I 3 + 2.

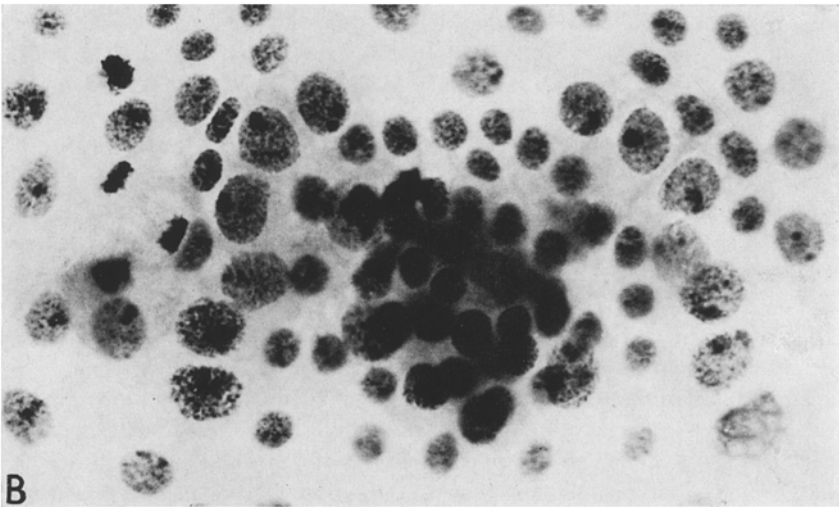


Abb. 16 B. Stadium I 3 + 4.

Auf Grund der Durchsicht von über 50 Präparaten gleichalter Stadien (I 3) bin ich überzeugt, daß diese seitlichen Zellen zur Zeit der Wanderung der ET noch nicht einzeln determiniert sein können.

Durch die Abgabe der ersten ET-Derivate werden diese seitlichen Zellen etwas von den ET-Zellen weggedrängt, wenn auch nicht stark, da die ET-Derivate klein bleiben und außerdem die Zellen der II. und später der III. Reihe sich unter oder neben die I. Reihe schieben (Abb. 17, 18).

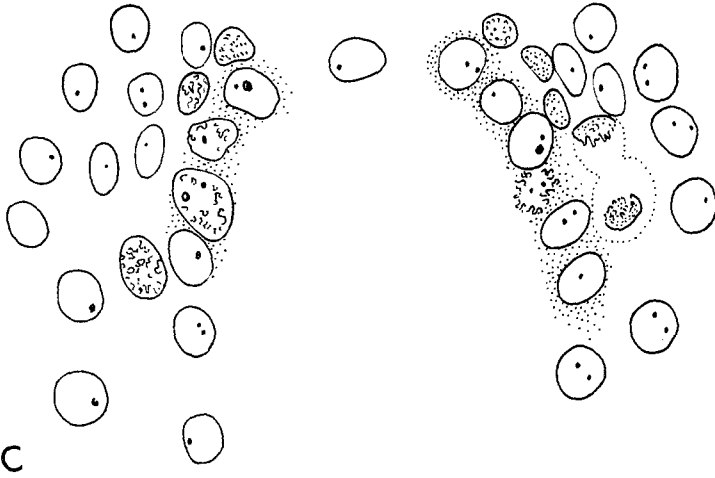


Abb. 16 C. Stadium I 2 + 3

Nachdem die ersten ET-Derivate der II. Reihe abgegeben wurden, sind die ET-Halbreihen mit dem mittleren ET zu einer kontinuierlichen Reihe verbunden. Nun beginnt eine intensive Wanderung der vordersten der seitlich liegenden E-Zellen (Abb. 17, 18). Das läßt sich folgendermaßen belegen:

— Die Kerne dieser Zellen sind groß, hell, mit deutlichen, großen Nukleolen. Die Zellen teilen sich nicht mehr. Mit der Abgabe jedes weiteren ET-Derivates sind ihre Kerne ein Stück weiter nach innen gerückt.

— Die Zahl der in der Mitte vor den ET_0 und ET_1 liegenden Blastodermzellen mit kleineren Kernen nimmt zu, ohne daß eine entsprechende Zahl von Teilungen zu beobachten ist. Diese Blastodermzellen werden also zusammengedrängt und ordnen sich schließlich in eine Längsreihe vor dem mittleren ET_0 an.

Die zur Mitte gewanderten großkernigen Zellen bilden 2 hintereinanderliegende Reihen, deren Zellen sich genau vor die ET und deren Derivate ordnen. Wenn jederseits etwa 4 Zellen der III. Reihe abgegeben wurden, liegen je 2 großkernige Zellen vor den Derivaten des 1., 2., 3. und 4. ET (Abb. 18 B). Weiter außerhalb liegen die Kerne noch unregelmäßig verteilt. Die vordere der beiden vor die ET-Derivate gewanderten Reihen nenne ich E-Reihe (2), die hintere E-Reihe (3).

2. Erste Teilung der E-Reihen (2) und (3)

In diesem Stadium (III 4 + 4) teilt sich der seitlich 1. Kern der vorderen Reihe ($E(2)_1$). Die Spindel stellt sich senkrecht zur ET-Reihe

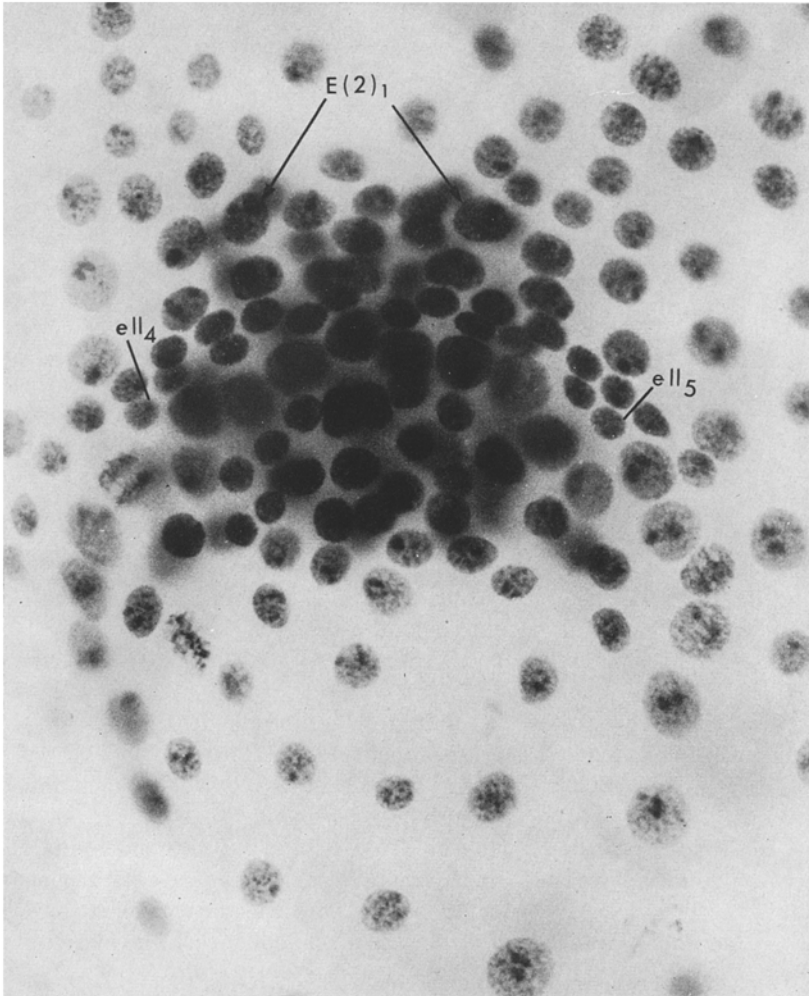


Abb. 17. Wanderung von Ektodermzellen vor die e-Reihen. Stadium II 4+5.
Die Zellen $E(2)_1$ durch Pfeil bezeichnet

und parallel zu der durch die zusammengeschobenen Blastodermkerne gebildeten Mittellinie (Abb. 20 A). Die Teilung ist äqual. Den vorderen Kern nenne ich $E(2)ab_1$, den hinteren $E(2)cd_1$. Im Stadium III 5+5 teilt sich der seitlich daneben liegende 2. Kern der vorderen Reihe in gleicher Weise zu $E(2)ab_2$ und $E(2)cd_2$. Zuweilen teilt sich der 2. Kern vor dem 1. Danach teilt sich der 3. Kern.

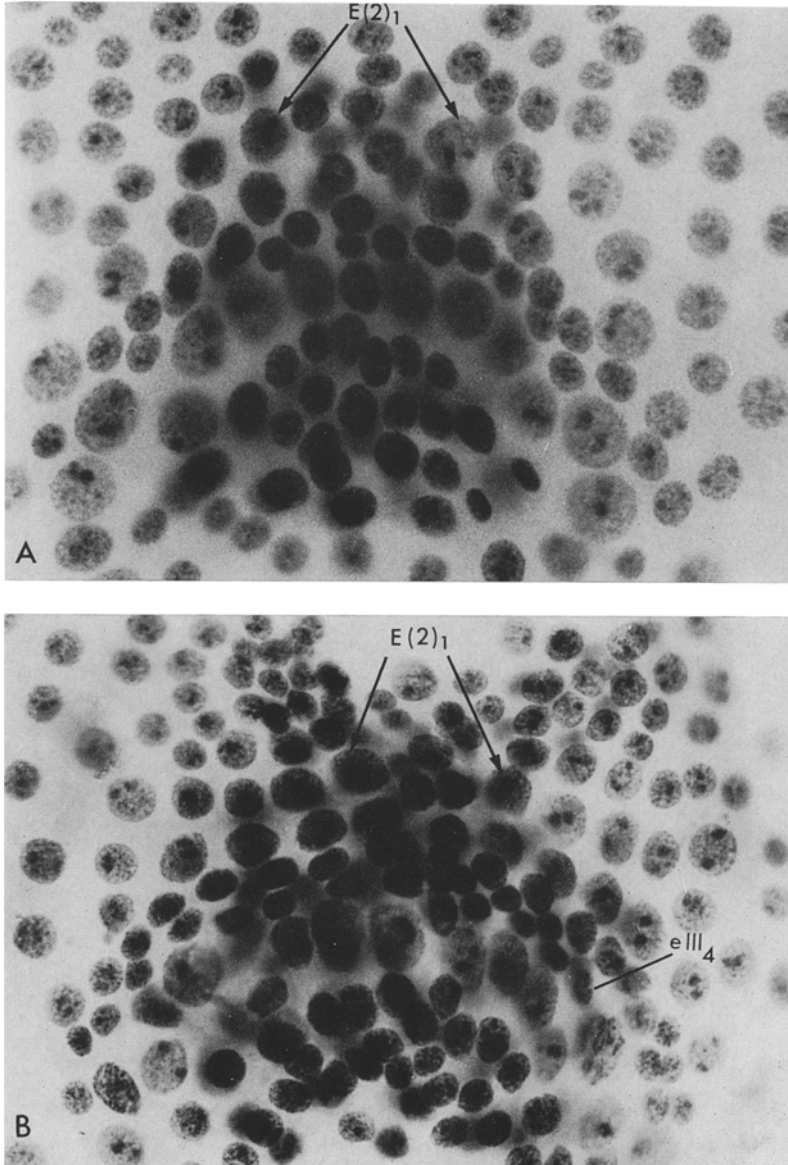


Abb. 18 A u. B. Bildung der E-Reihen (2) und (3). Die Zellen $E(2)_1$ durch Pfeil bezeichnet. A Stadium II 4 + 4. B Stadium III 4 + 4, $E(2)_1$ in Prophase

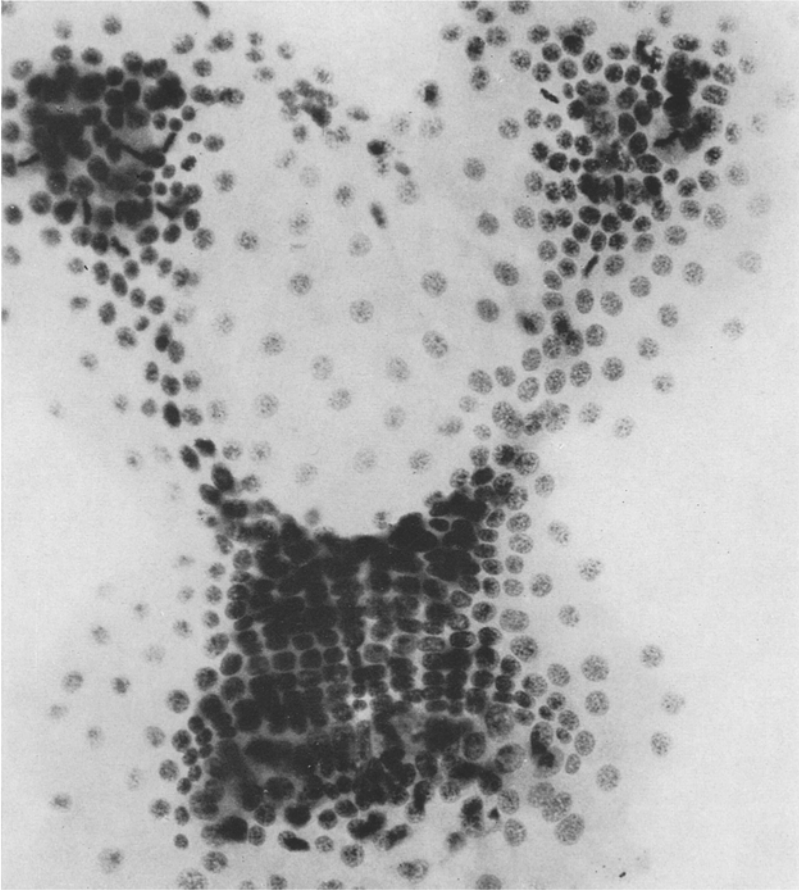


Abb. 19. Früher Keimstreif, Stadium IV 4 + 5

Spätestens nach der Teilung von jederseits 3 Kernen der vorderen Reihe (2) teilt sich der 1. Kern der hinteren Reihe von großkernigen Zellen, die vor der 1. Reihe von ET-Derivaten liegt und die ich E-Reihe (3) nenne. Danach teilen sich der 2. und der 3. Kern.

Erst nach diesen Teilungen sind auch vor den 5. und 6. ET und deren Derivate der 5. und 6. Kern der Reihen (2) und (3) gewandert (Abb. 19). Zur vorderen Reihe gehören nie mehr als 6 Zellen, zur hinteren Reihe später durchschnittlich 8. Die seitlich fehlenden Kerne der Reihe (3) wandern vor den ET-Derivaten nach vorn auf die Mitte zu, bis sie ihre Position neben den bisher äußeren Zellen der Reihe einnehmen.

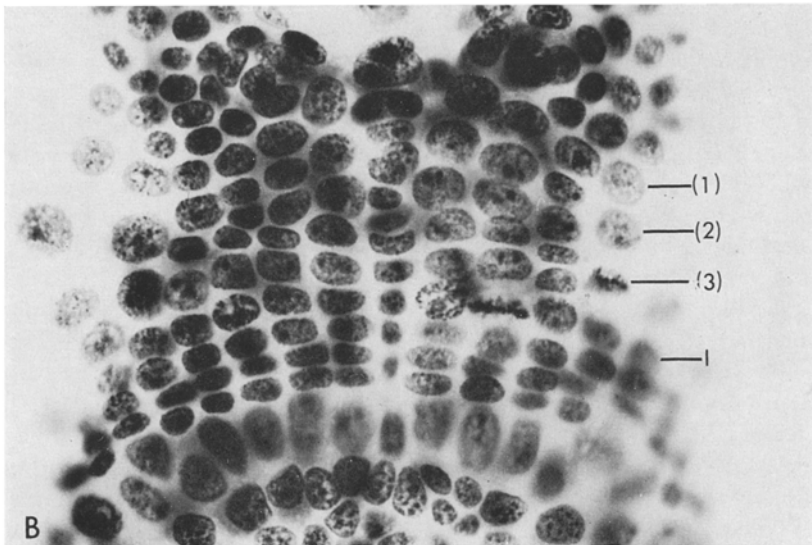
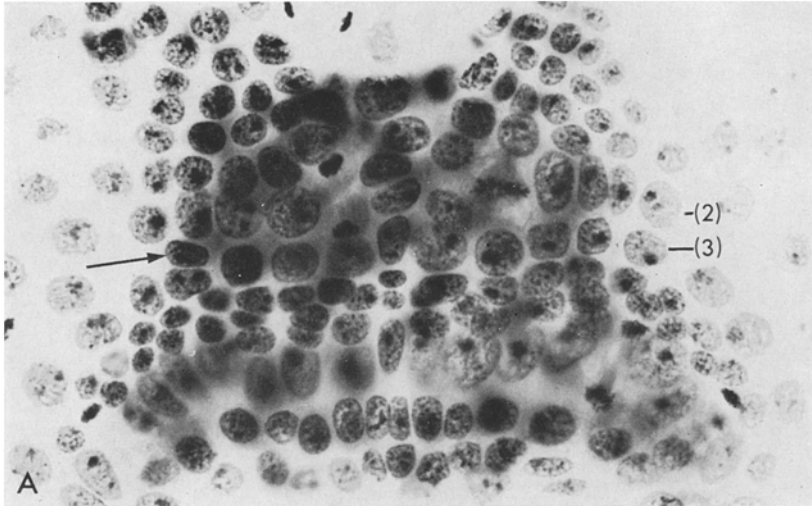


Abb. 20 A u. B. 1. Teilung der E-Reihen (2) und (3). A Stadium III 3 + 4, rechts $E(2)_1$ in Anaphase, links $E(2)_2$ in Metaphase. Mit Pfeil bezeichnet ein überzähliger Kern zwischen den Reihen (2) und (3). B Stadium IV 5 + 4, links $E(3)_4$ und eL_2 in Metaphase

Es sei nochmals betont, daß für die Zunahme der Anzahl der Zellen einer Reihe keine festgelegten Teilungen in Frage kommen, sondern daß sich bereits vorhandene Zellen durch Wanderung anlagern.

Die Teilungen der Reihe (2) verlaufen ab dem 3. Kern von innen nach außen, also in der Reihenfolge 4, 5, 6. Dasselbe passiert bei der Reihe (3). Etwa nach der Teilung des 3. Kerns hat die Reihe (3) die Reihe (2) eingeholt (Abb. 20B) und teilt sich jetzt schneller, so daß oft bereits 7 Kerne der Reihe (3) geteilt sind, wenn erst 5 Kerne der Reihe (2) geteilt sind.

In manchen Fällen ist nachzuweisen, daß 1 oder gar 2 überzählige Zellen zwischen die sich teilenden Reihen (2) und (3) geklemmt sind (Abb. 20A). Sie teilen sich nicht und degenerieren wahrscheinlich, da in späteren Stadien solche überzähligen Zellen nicht gefunden wurden. Ihr Auftreten ist so zu erklären: Bei der Wanderung der Zellen zu den Reihen ordnen sich 2 Zellen dicht voreinander. Nur eine gerät unter den Teilungseinfluß, der von innen nach außen die noch nicht determinierten Zellen erfaßt.

3. Bildung der Reihe (1)

Schon ab den ersten Teilungen der Reihe (2) wurde noch davor eine weitere Zellreihe deutlich. Diese Reihe besteht im Gegensatz zu den beiden Reihen (2) und (3) aus Zellen, deren Kerne sich kaum von den umgebenden Blastodermkernen unterscheiden. Es ist daher nicht möglich zu bestimmen, ob ihre Zellen sich durch Wanderung vor die Reihe (2) gelagert haben oder ob sie durch Teilungen in situ entstanden sind und sich jetzt unter dem Einfluß der Reihe (2) anordnen. Anfangs liegt je 1 Kern exakt vor den 5 inneren Kernen der Reihe (2) (Abb. 20B). Die Reihe nenne ich E-Reihe (1).

Es sei schon darauf hingewiesen, daß die Reihe (1) zur Bildung der 1. Maxille beiträgt. Die Reihe (2) baut den Hinterrand der 1. Maxille und den Hauptanteil der 2. Maxille auf. Die hinteren großkernigen Zellen der Reihe (3) bauen den Hinterrand der 2. Maxille und den Hauptanteil des 1. Thoraxsegments auf (Abb. 27, 28).

Diese 3 Reihen von Zellen lagern sich zwar vor die Reihen der Ektoteloblastenderivate, sie sind aber *nicht* ektoteloblastischen Ursprungs. Daran ist kein Zweifel. Ihr weiteres Schicksal läßt sich natürlich erst durch die Genealogie ihrer Zellen belegen. Das geschieht hauptsächlich im 2. Teil dieser Arbeit.

4. Zweite Teilung der Reihe (2)

Wenn sich die Zellen der Reihe (2) zum ersten Mal bis außen durchgeteilt haben und wenn von der Reihe (3) jederseits mindestens 7 Zellen geteilt sind, teilen sich die inneren Zellen der Reihe (2) zum zweiten Mal. Das ist etwa im Stadium VI 2 + 2 (Abb. 21). Die vordere Zellreihe (2)ab hat fast immer einen geringfügigen Vorsprung vor der hinteren

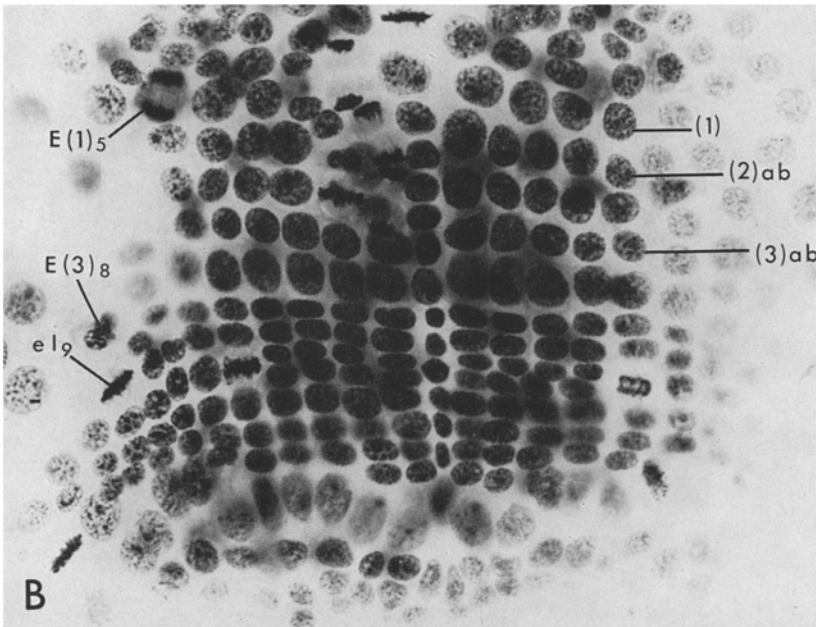
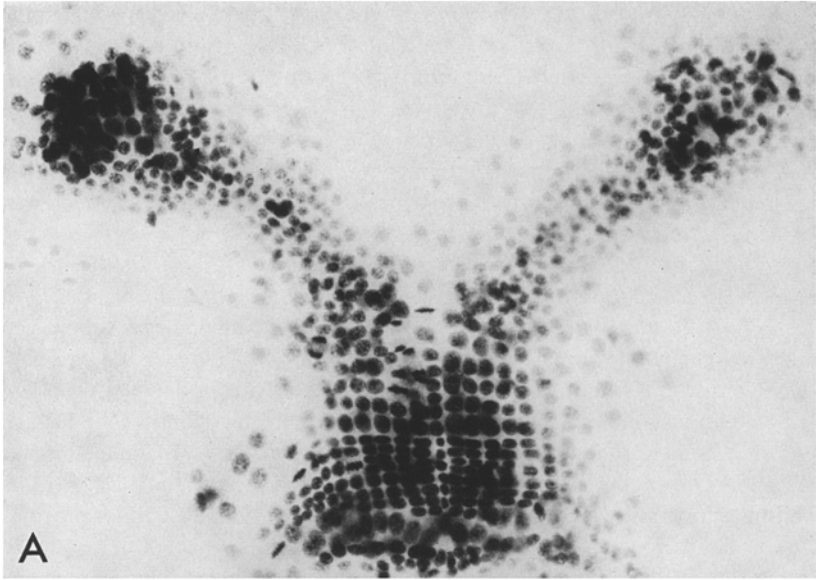


Abb. 21 A u. B. Stadium VI 2 + 2. A total. B Ausschnitt; rechts $E(1)_1$, $E(2)ab_1$ und $E(2)cd_1$ in Anaphase, $E(1)_2$ und $E(2)ab_2$ in Telophase, $E(2)cd_2$ in Metaphase; links alle diese Zellen noch ungeteilt

Reihe (2)cd. Es teilt sich entweder die 1. oder die 2. Zelle jeder Reihe zuerst, dann folgen die 3., 4., 5. und 6. (Beispiele Abb. 22, 24, 25). Für die 2. Teilung der Zellen (2)ab₆ und (2)cd₆ findet man weniger sichere Beispiele als für die 5. Denn durch die weitere Abgabe von ET-Derivaten und durch die Teilungen der Reihen von innen nach außen verlängert sich der Keimstreif in der Medianen schneller als an den Seiten. Die seitlich liegenden Kerne werden dadurch und zusätzlich durch die Ausbreitung des Keimstreifs in einer Ebene bei der Präparation voneinander entfernt, und ihre Anordnung in einer Längsreihe ist nicht immer leicht zu erkennen. In einigen Fällen ist aber sicher, daß gar keine 6. Zelle angelagert wurde; in anderen, daß angelagerte Zellen sich nicht eingeordnet haben; in wieder anderen, daß eingeordnete Zellen sich nicht der Reihenfolge gemäß, sondern ganz außer der Reihe teilen. Die Teilungswelle hemmt also die außerhalb liegenden Zellen, sich vor der Reihenfolge zu teilen. Sie reicht in der Reihe (2) sicher bis zur 5. Zelle. Die Zelle E(2)₆, obwohl meistens vorhanden und in den Teilungsrhythmus der Reihe (2) eingeordnet, hat keine besondere formative Bedeutung.

Ergebnis der 2. Teilung der Reihe (2) sind 4 Querreihen von jederseits mindestens 5, meistens 6 Zellen. Ich nenne diese Reihen E(2)a, b, c und d.

5. Teilung der Reihe (1)

Fast genau gleichzeitig mit der 2. Teilung der inneren Zellen von (2) teilen sich die 2 inneren Zellen der Reihe (1) (Abb. 21 B). Die Zellen dieser Reihe, die sich bisher im Gegensatz zu (2) noch nicht geteilt haben, liegen nicht mehr wie anfangs exakt vor den Zellen der Reihe (2)ab (Abb. 25). Der neben der Mittellinie liegende Kern (1)₁ liegt vor (2)ab₁, (1)₂ liegt zwischen (2)ab₂ und (2)ab₃, (1)₃ liegt vor (2)ab₄ und (1)₄ vor (2)ab₅ (Abb. 21 B links). Auch vor (2)ab₆ kann noch ein Kern liegen. Die Zellen der Reihe (2) sind also nach ihren ersten Teilungen noch dichter an die Mittellinie herangerückt. Sowohl (1)₁ wie (1)₂ kann sich als erste Zelle der Reihe teilen (Abb. 25 A). Die Spindel steht senkrecht zur Reihe und parallel zur Mittellinie. Die Tochterkerne (1)a₁ und (1)b₁ sowie (1)a₂ und (1)b₂ sind gleich groß. Die Teilung von (1)₁ und (1)₂ ist wahrscheinlich mit den Teilungen von (2)ab₁ und (2)ab₂ korreliert. Denn in mehreren Präparaten sind diese Zellen auf der einen Keimscheibenseite geteilt oder in Teilung, während sie auf der anderen Seite ungeteilt sind (Abb. 21 B). Nie waren dagegen (1)₁ oder (1)₂ geteilt und (2)ab₁ oder (2)ab₂ noch ungeteilt.

Erst wenn (2)ab₄ geteilt ist, teilt sich (1)₃. Die beiden Tochterzellen liegen hintereinander wie bei (1)₁ und (1)₂. Schwer zu beurteilen ist die Teilung von (1)₄. 4 Metaphasen mit senkrecht zur Reihe stehender Spindel

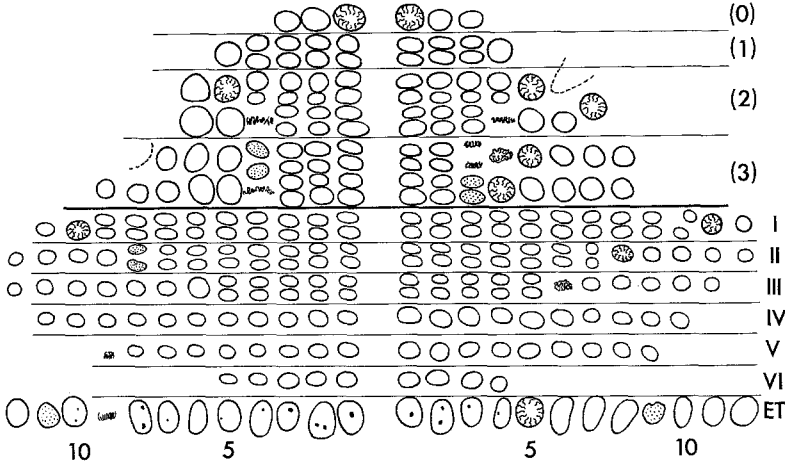


Abb. 22. Analyse des postnauplialen Keimstreifs des in Abb. 23 photographierten Präparats

sowie 6 Prophasen wurden notiert für ein Stadium, in dem $(1)_1$ und $(1)_2$ in Teilung oder geteilt sind, $(1)_3$ dagegen noch einen Ruhekern hat (Abb. 24 A, 25 A). In diesen 10 Beispielen sind $(2)ab_{1-3}$ geteilt oder in Teilung. Bei weiteren 2 Beispielen mit je 1 P und 1 M von $(1)_4$ sind alle übrigen Zellen der Reihe (1) und der Reihe (2) ab ungeteilt. Schließlich gibt es Beispiele, bei denen $(1)_3$ sich teilt und $(1)_4$ ungeteilt aussieht (Abb. 22), in einem Fall ist $(1)_{1+2}$ geteilt, $(1)_3$ in Telophase und $(1)_4$ in Prophase; in einem anderen $(1)_{1+2}$ geteilt, $(1)_3$ in Telophase und $(1)_4$ in Anaphase.

Es gibt 2 Deutungsmöglichkeiten: 1. $E(1)_4$ teilt sich kurz hintereinander zweimal. 2. $E(1)_4$ kann sich zu beliebiger Zeit teilen, noch ohne feste Beziehung zum Teilungsrhythmus von $(2)ab$. Die beiden Abkömmlinge ordnen sich dann in die von den inneren Zellen gebildeten 2 Reihen ein. Das Ergebnis ist jedenfalls: Vor den Zellen der Reihe $(2)a$ liegen 2 Reihen von je 4 Zellen: $(1)a_{1-4}$ und $(1)b_{1-4}$ (Abb. 24 B). Auch für eine äußere Zelle $(1)_5$ wurden Teilungen notiert (Abb. 21 B rechts, 25 B). Diese Teilung läßt sich zeitlich nicht einordnen, und die Abkömmlinge fügen sich nicht in ein Muster ein.

6. Reihe (0)

Noch im Stadium IV $3+3$ liegt je ein Kern der Reihe (1) vor den Kernen der Reihe (2), deren innere 2—3 Kerne sich schon geteilt haben (Abb. 20 B). Vor der Reihe (1) befindet sich eine Ansammlung klein-kerniger Zellen. Sie sind durch Teilungen von Blastodermzellen zwischen

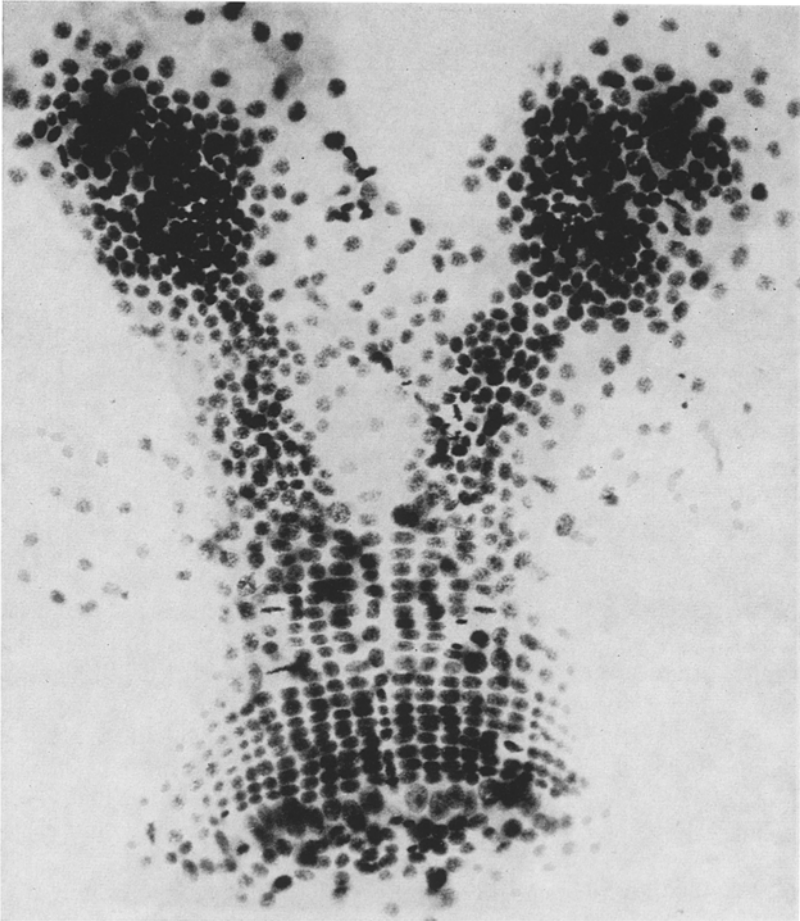


Abb. 23. Stadium VI 5 + 4. Totalpräparat. Analyse s. Abb. 22

den E-Reihen und der Kopflappenanlage entstanden (Abb. 19). Die Teilungen sind besonders intensiv dort, wo das Blastoderm von nach vorn auswanderndem Naupliusmesoderm unterlagert wird. Die Zellen vor der Reihe (1) sind noch in kein Muster einzuordnen.

Erst bei Beginn der Teilung von Reihe (1) fallen 3 Kerne auf, die vor $(1)_1$, 2 und 3 liegen (Abb. 22, 24A). Der innere Kern wird rund und groß, hell, mit 2 großen Nukleolen, jedoch mit relativ gleichmäßig verteiltem Chromatin. Die Kerne 2 und 3 sind dagegen flach und grenzen unmittelbar an die kleinen Kerne der vor ihnen liegenden Zellansammlung. Diese E-Reihe aus 3 Kernen nenne ich Reihe (0). Noch während der Teilung von $(1)_1$ und 2 ist der mittlere Kern $E(0)_1$ in

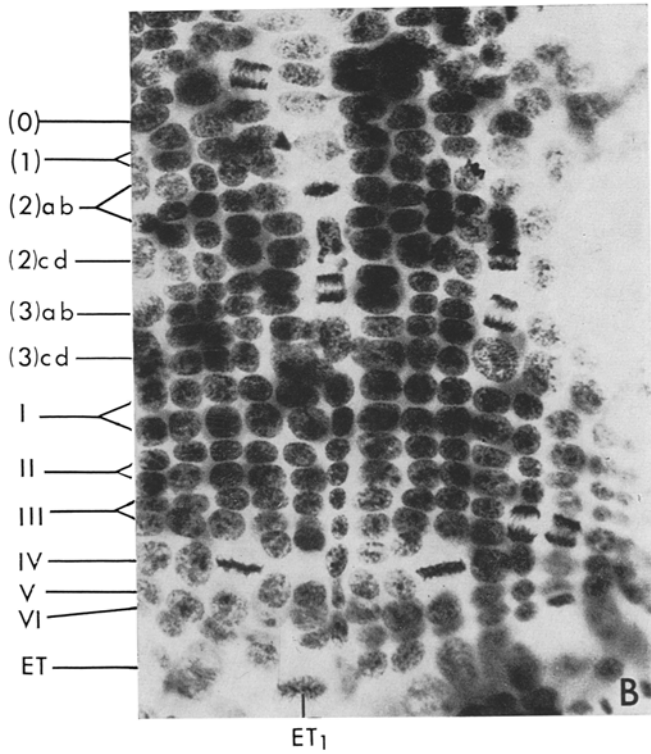
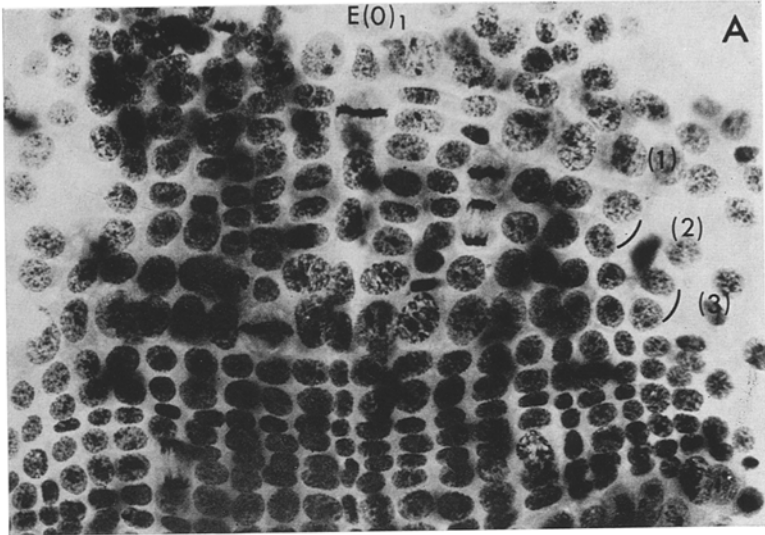


Abb. 24 A u. B. 2. Teilung der E-Reihen (2) und (3). A Stadium VI 4 + 4.
B Stadium VII 1 + 2

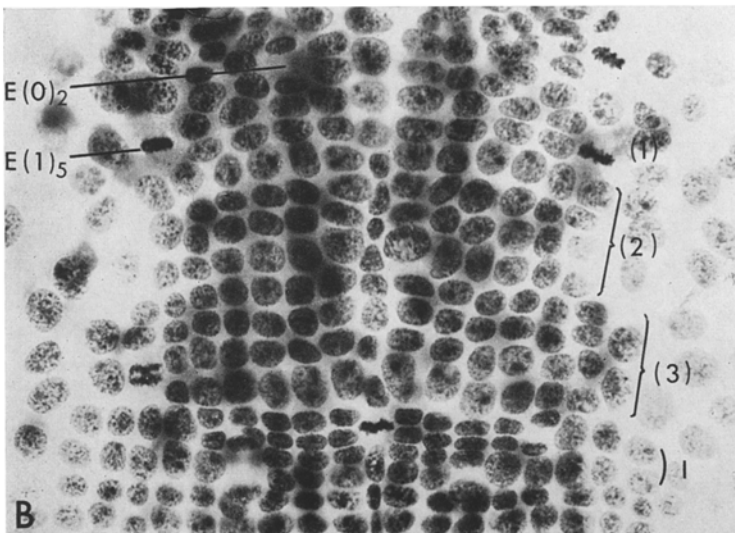
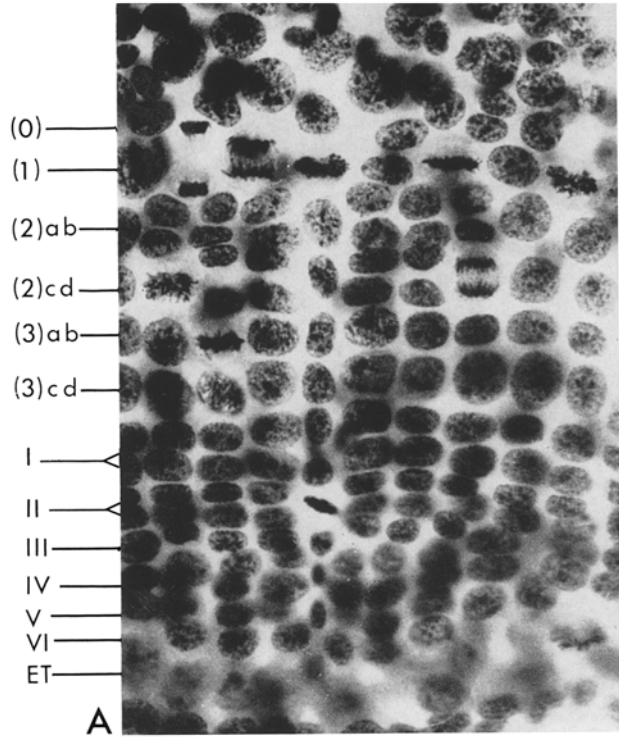


Abb. 25 A u. B. Teilung der E-Reihen (1) und (0). A Stadium VI 3 + 3; rechts $E(1)_1$ und $E(1)_2$ in Anaphase, links $E(1)_1$ geteilt, $E(1)_2$ und $E(1)_4$ in Metaphase. B Stadium VII 4 + 4; rechts $E(0)_2$ in Telophase, rechts und links $E(1)_5$ in Metaphase

Prophase. Er teilt sich wie die dahinter liegenden Kerne mit der Spindel parallel zur Mittellinie (Abb. 24B). Erst deutlich nach der Teilung von $(0)_1$ teilt sich $(0)_2$ (Abb. 25B). Nie zeigen beide Kerne gleichzeitig Teilungsfiguren. Die Spindel von $(0)_2$ steht ebenso parallel zur Mittellinie und die Tochterkerne liegen hintereinander.

Von dem Kern $(0)_3$ ist das gleiche zu sagen wie von $(1)_4$. Es wurden Teilungen dieser Zelle notiert, bevor sich $(0)_2$ geteilt hatte. Meistens finden sich später 2 hintereinanderliegende Kerne, die man als $(0)_{a_3}$ und $(0)_{b_3}$ ansprechen kann. Durch die davor dicht gedrängten Kerne der Mandibelregion ist aber eine solche Einreihung nicht immer ganz sicher.

Auch für eine 4. Zelle wurden Teilungen notiert. Ihre Zugehörigkeit zu dieser Reihe ist aber ganz fraglich.

Zwischen den Teilungen von $(2)ab$, (1) und (0) läßt sich ein zeitlicher und struktureller Zusammenhang erkennen: Erst nach der ersten Teilung der E-Reihe (2) haben die Zellen der Reihe (1) eine wieder identifizierbare Position bezogen. Erst nach der Teilung von (1) sind die Zellen der Reihe (0) identifizierbar.

Die inneren 3 Zellen von $(2)ab$ teilen sich fast gleichzeitig oder kurz hintereinander, die 4. deutlich später. Die Teilung der 5. ist verzögert und noch mehr der 6., falls sie überhaupt auftritt.

Die inneren 2 Zellen von $E(1)$ teilen sich fast gleichzeitig oder kurz hintereinander, gleichzeitig oder kurz nach den Teilungen von $(2)ab_{1-3}$. Deutlich später teilt sich die 3. Zelle $E(1)_3$. Die 4. Zelle entzieht sich offensichtlich manchmal dem Teilungsrhythmus. Sie reiht sich aber nach der Teilung von $(1)_3$ ein.

Nur die innere Zelle von (0) teilt sich nach den Teilungen von $(1)_{1+2}$. Deutlich später teilt sich die 2. Zelle. Die 3. Zelle entzieht sich dem Teilungsrhythmus. Sie reiht sich nach der Teilung von $(1)_2$ ein.

Man könnte sich vorstellen, daß jede Reihe als Einheit zu betrachten ist. Der innere Abschnitt (etwa $\frac{2}{5}$) teilt sich zuerst, die Teilungswelle fällt dann nach außen ab und erreicht die äußersten Partien spät oder kaum noch. Die Zellen $E(1)_4$ und $E(0)_3$ könnten bei den Teilungen vor ihrer Einreihung einem Teilungseinfluß zugeordnet gewesen sein, der vom Mandibelbereich ausging.

7. Zweite Teilung der Reihe (3)

Kurz nach den ersten Teilungen der Reihe $(2)cd$ sind auch die 2 Reihen von (3) in Teilung. Das ist etwa im Stadium VI $3+3$. Die zeitliche Verzögerung gegenüber (2) ist etwa so groß wie bei der ersten Teilung. Die Reihe $(3)ab$ hat einen geringen Vorsprung von etwa $\frac{1}{2}$ Teilung gegenüber $(3)cd$ (Abb. 22, 24A u. B). In 18 Beispielen (7 für ab , 11 für

cd) ist einwandfrei zu bestimmen, welche der inneren 2 Zellen der beiden Reihen sich zuerst teilt. In allen Fällen ist es die 2., $E(3)ab_2$ oder $(3)cd_2$. Demgegenüber hatte sich in allen 7 Beispielen für die 1. Teilung $E(3)_1$ als erste Zelle der Reihe geteilt. Selbst $(3)ab_3$ oder $(3)cd_3$ teilt sich zuweilen vor $(3)ab_1$ oder $(3)cd_1$. Das Teilungszentrum ist also seit der ersten Teilung um eine Zelle nach außen gerückt.

Nach der 3. teilt sich die 4. Zelle, nach der 4. die 5. Zelle, dann die 6. und dann die 7. Zelle jeder Reihe. Für die Teilung der 6. habe ich noch 10 Mitosen notiert, für die 7. nur 5 und für die 8. nur 1. Das liegt wohl nur z.T. am Material. Bei der ersten Teilungswelle wurden häufig Mitosen des 8. Kerns (Abb. 21 B) und Tochterkerne kurz nach der Teilung beobachtet, selbst 4 Mitosen für einen 9. Kern wurden notiert. An mehreren Präparaten, deren $E(3)ab_7$ oder $(3)cd_7$ in Teilung ist, sind zwar seitlich zwei weitere Kerne, wahrscheinlich $(3)ab_8$ und $(3)cd_8$ erkennbar, sie sind aber weit von der Reihe weggerückt. Eventuell erreicht die Teilungswelle diese Kerne nicht mehr. Die Teilungen der Reihe $(3)ab$ sind, von individuellen Unterschieden abgesehen, äqual. Die Tochterkerne von $(3)cd_{1-3}$ sind dagegen verschieden. Der hintere Kern ist größer, hell, rundlich, der vordere deutlich kleiner, dunkel, langgestreckt. Das Ergebnis der 2. Teilung der Reihe (3) sind, wie nach der 2. Teilung der Reihe (2), 4 Querreihen von Zellen. Jede Reihe besteht fast immer aus 7, zuweilen aus 8 Zellen jederseits. Diese 4 Reihen sind (3)a, b, c und d.

IV. Teilungen der Ektoteloblastenderivatereihen (e-Reihen)

1. Teilungen der e-Reihe I

Alle im vorigen Kapitel beschriebenen Zellreihen, das ist eindeutig und lückenlos nachgewiesen, liegen vor der I. Reihe von ET-Derivaten. Die jederseits 3 Zellen der Reihe (0), 4 Zellen der Reihe (1), 6 Zellen der Reihe (2) und 8 Zellen der Reihe (3) sind nicht aus Teilungen der Ektoteloblasten nach deren Differenzierung und Zusammenschluß zu einer durchgehenden Reihe entstanden, sondern es sind Blastodermzellen, die sich — bei den Reihen (2) und (3) sicher durch Wanderung — vor die ET und deren Derivate in Querreihen angeordnet haben, die Zellen von (2) und (3) außerdem so, daß sie mit den ET-Derivaten Längsreihen bilden. Wenn ich die Kerne miteinander verbinde, entsteht ein ganz regelmäßiges Gitter von Längs- und Querreihen. Dieses Gitter bleibt auch erhalten, wenn sich die Zellen der Reihen (2) und (3) zweimal geteilt haben, weil die Spindeln alle parallel zur Längsachse standen.

Dem gleichen Muster folgen die ersten 2 Teilungen der von den Ektoteloblasten gebildeten Zellreihen. Die 1. Teilung von eI setzt ein, wenn von $E(3)$ jederseits 3—4 Zellen zum ersten Mal geteilt sind, also etwa

im Stadium IV 5 + 5 (Abb. 20B). Es ist meistens die 2. Zelle eI_2 , die sich vor der inneren eI_1 teilt. Nicht selten teilt sich aber auch, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Abgabe der ET-Derivate, die 3. Zelle eI_3 zuerst. Dann läuft die Teilungswelle in der gewohnten Weise nach außen. Die Teilungen sind etwa äqual.

Wenn sich die 5—6 inneren Zellen jeder Seite geteilt haben, teilt sich die folgende Reihe eII . Einen gleichen Teilungsvorsprung hat auch jede andere e-Reihe vor der hinter ihr liegenden Reihe (s. Abb. 26A u. B, Vorsprung von eIV vor eV). Weil die inneren 3—4 Zellen jeder Reihe sich kurz nacheinander teilen, beträgt der Teilungsvorsprung bei den äußeren Zellen nur etwa 2—3 Zellen (Abb. 22, 26). Weil die Teilung der hinteren Reihe also stets der vorderen Reihe um 2—3 Zellen „nachläuft“, kann über die gesamte Anzahl der bereits von den ET abgegebenen e-Reihen niemals ein Zweifel bestehen.

Die 2. Teilung beginnt erst, wenn die 1. Teilung auch bis zu den äußersten Zellen der Reihe durchgelaufen ist. Obwohl die 1. Teilung etwa äqual war, teilt sich die vordere Reihe $eIab$ früher als cd (Abb. 26). Die Teilung von $eIab$ ist nicht ganz äqual. Die hinteren Zellen der Reihe eIb haben einen etwas schmaleren und dunkleren Kern als die vorderen und liegen oberflächlicher.

Auch die nun folgende Teilung von $eIcd$ ist nicht äqual. Hier hat die hintere Reihe eId größere Zellen mit helleren Kernen, die etwas versenkt liegen. Demgegenüber hat die vordere Reihe eIc kleinere Zellen mit schmaleren, dunkleren Kernen, die dicht an der Oberfläche liegen. Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen vorderem dunklerem Kern und hinterem hellerem Kern bei eIc_{2-4} und eId_{2-4} . Die beiden Reihen mit kleineren, oberflächlicher liegenden Kernen eIb und eIc liegen also direkt hintereinander und fallen auf Keimscheibenpräparaten als dunkler Streifen auf (Abb. 27, 28A).

Ganz ähnlich wie die I. Reihe von ET-Derivaten teilen sich die folgenden. Während aber bei der I. Reihe die 1. Teilung noch annähernd äqual war, ist sie bei den folgenden e-Reihen etwas, bei den hinteren e-Reihen immer stärker inäqual. Die hintere Reihe cd hat Zellen mit größeren und helleren Kernen. Die Ungleichheit der Kerne nach der 2. Teilung ist so, wie für die I. Reihe beschrieben, aber noch deutlicher.

Immer resultieren aus den ersten 2 Teilungen der ET-Derivate jeweils 4 Querreihen von Zellen, deren Kerne exakt hintereinander liegen. Danach beginnen die differentiellen Teilungen, die im 2. Teil meiner Arbeit weiter verfolgt werden.

2. Teilungen der letzten 3 e-Reihen

Ähnlich wie die I., II., III. e-Reihe usw. werden weitere e-Reihen von den ET abgegeben, zusammen XII e-Reihen. Wenn von der XII. e-Reihe jederseits etwa 6 Zellen gebildet worden sind, teilen sich die ET

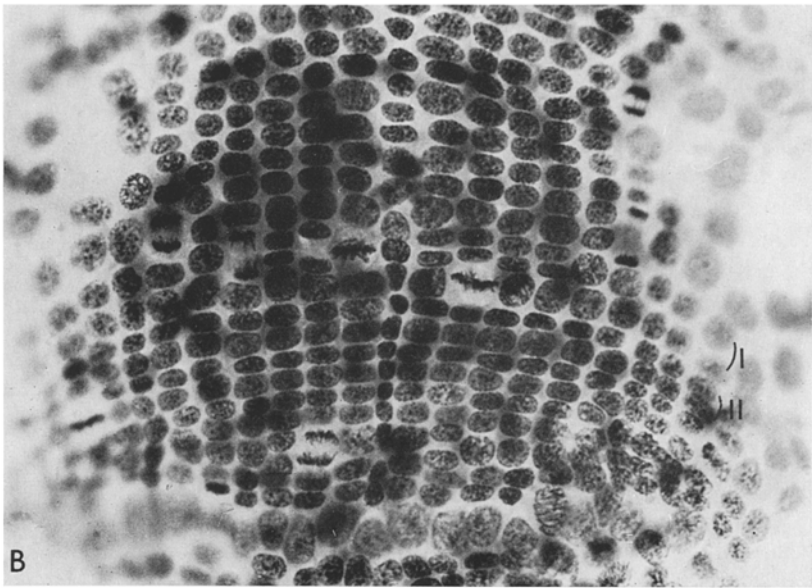
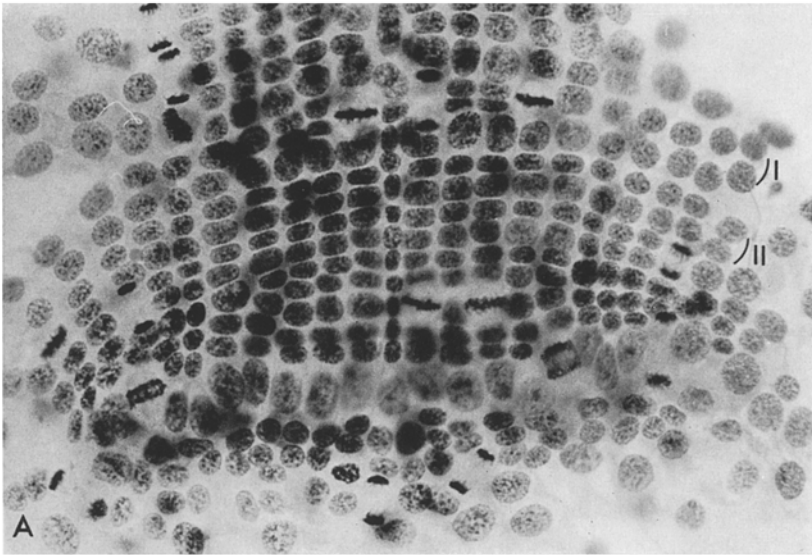


Abb. 26A u. B. 2. Teilung der e-Reihe I. A Stadium VII 3 + 4. B Stadium VII 5 + 4

wieder von innen nach außen. Aber im Gegensatz zu allen vorhergehenden Teilungen sind die Teilungsprodukte von ET_1 und ET_2 etwa gleich, die von ET_3 , ET_4 usw. zwar ungleich, jedoch ist die vordere Zelle die

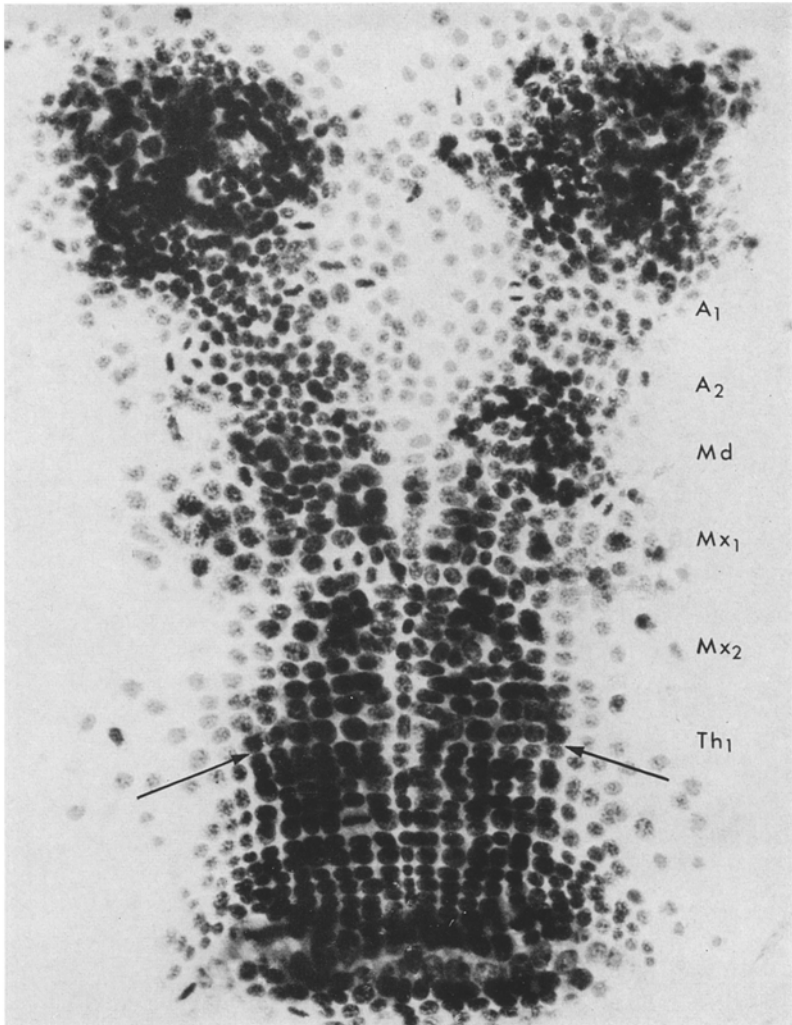


Abb. 27. Stadium VIII 2 + 3. Totalpräparat. Die Anlagen der Segmente werden erkennbar: A₁ Antenne 1, A₂ Antenne 2, Md Mandibel, Mx₁ Maxille 1, Mx₂ Maxille 2, Th₁ Thoraxsegment 1. Die Pfeile weisen auf die Grenze zwischen ektoteloblastisch und nicht-ektoteloblastisch gebildeten Zellen

größere, die hintere kleiner. Die vorderen Zellen bilden die Reihe XIII, die hinteren die Reihe XIV. Die ET haben ihre typische teloblastische Tätigkeit eingestellt.

Dann teilt sich die Reihe XIII von innen nach außen und fast gleichzeitig eXII, ganz kurz danach eXIV. Die Zone der großen Kerne

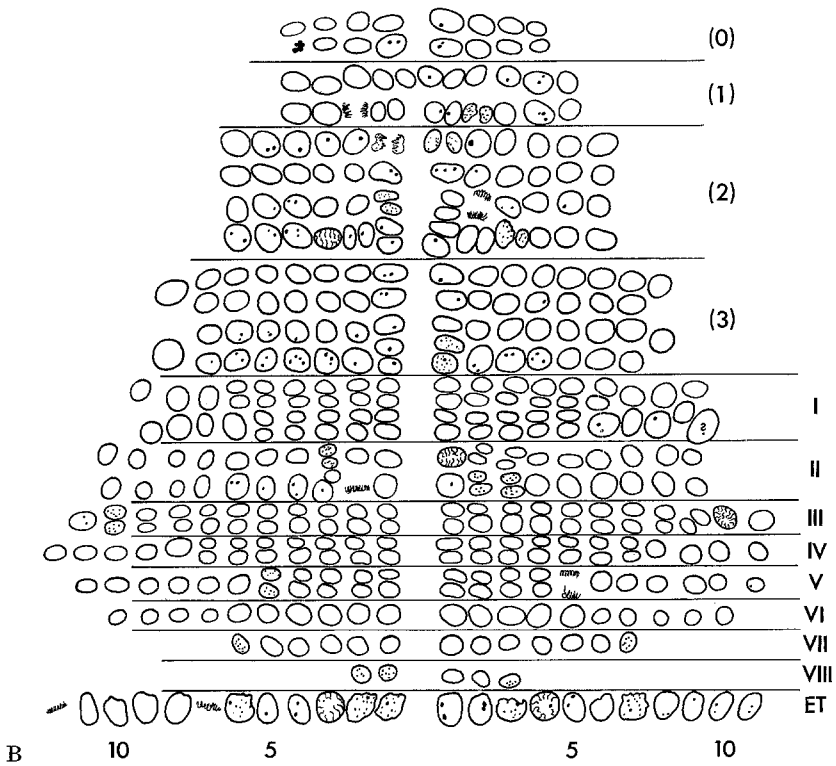
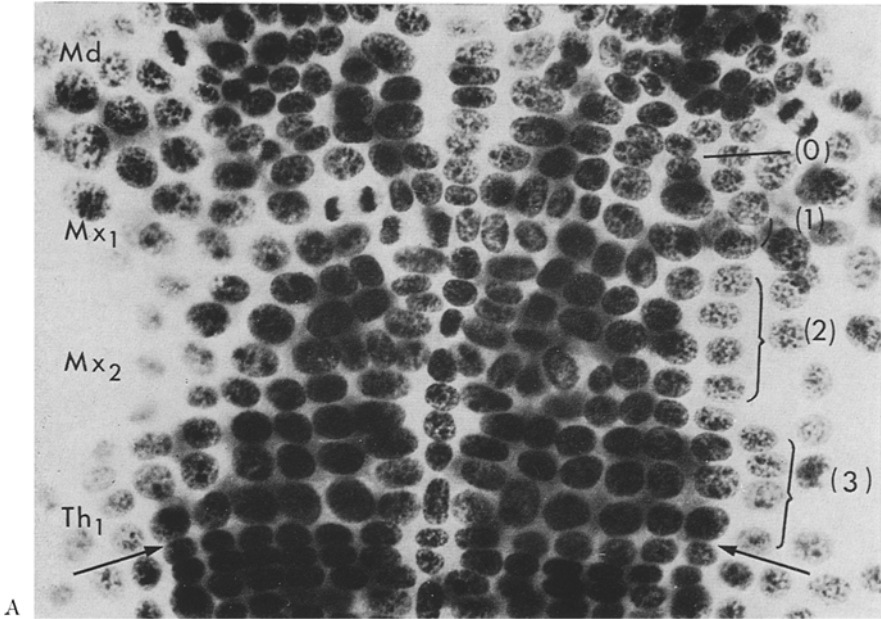


Abb. 28. A Ausschnitt von Abb. 27. B Analyse von Abb. 27

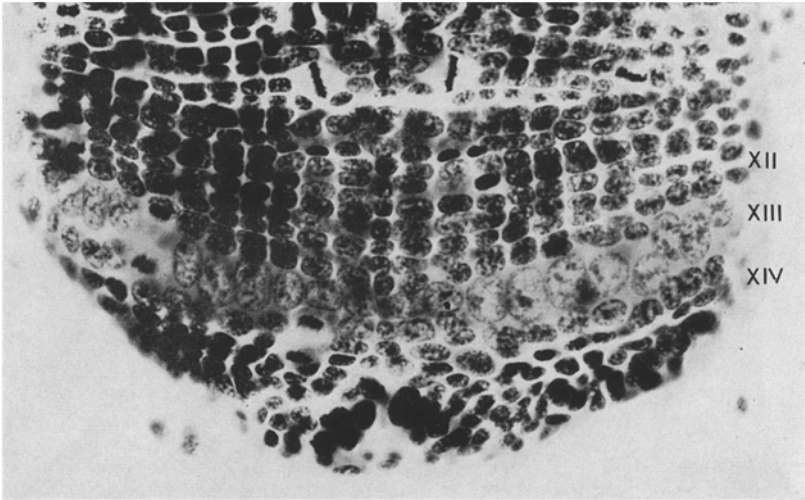


Abb. 29. Hinterende eines Keimstreifs. Teilung der e-Reihen XII, XIII und XIV; rechts eXIII₇ und eXIVcd₂ in Anaphase, links eXIII₇ in Telophase

von eXIII ist immer noch ganz deutlich schon auf den total gefärbten unpräparierten Embryonen als ein heller Streifen zu erkennen (Abb. 29). XII teilt sich ähnlich wie die vorhergehenden Reihen. XIII teilt sich inäqual, der vordere Kern ist viel kleiner als der hintere, der teloblastenähnliches Aussehen hat. XIV teilt sich unterschiedlich, e₁ fast äqual, der vordere Kern ist etwas größer, e₂ ebenfalls fast äqual, aber der hintere Kern ist größer, es ist der größte Ektodermkern der ganzen Hinterregion. e₃, e₄ und alle weiteren Kerne bis außen teilen sich aber stark inäqual. Der nach hinten abgegebene Kern ist klein, färbt sich sehr dunkel an und hat dadurch das Aussehen der kleinen Kerne, die sich hinter der ET-Reihe im Telsonbereich befunden haben. In dieser Region haben sich die Zellen lebhaft vermehrt. Das Proctodaeum beginnt sich einzusenken. Durch die dichte Ansammlung gleichartiger Kerne ist es nicht ganz leicht, die zur Reihe eXIVcd gehörigen Kerne zu identifizieren. Meist liegen sie aber genau in einer Reihe, kurz nach der Teilung an der Oberfläche, nach der nächsten Teilung durch die Zellen von XIVb in die Tiefe verdrängt.

Die 2. Teilung der e-Reihe XII führt zu Bildung von 4 Ektodermzellreihen. Auch die beiden Reihen von eXIII teilen sich von innen nach außen durch. Die hintere Reihe mit den großen Kernen teilt sich früher als die vordere Reihe, beide Reihen teilen sich etwas früher als die beiden Reihen von eXII. Die großen Kerne der e-Reihe XIIIcd teilen sich nicht ganz äqual, bei e₁—e₄ ist der vordere Kern etwas kleiner, ab e₅ dagegen der hintere.

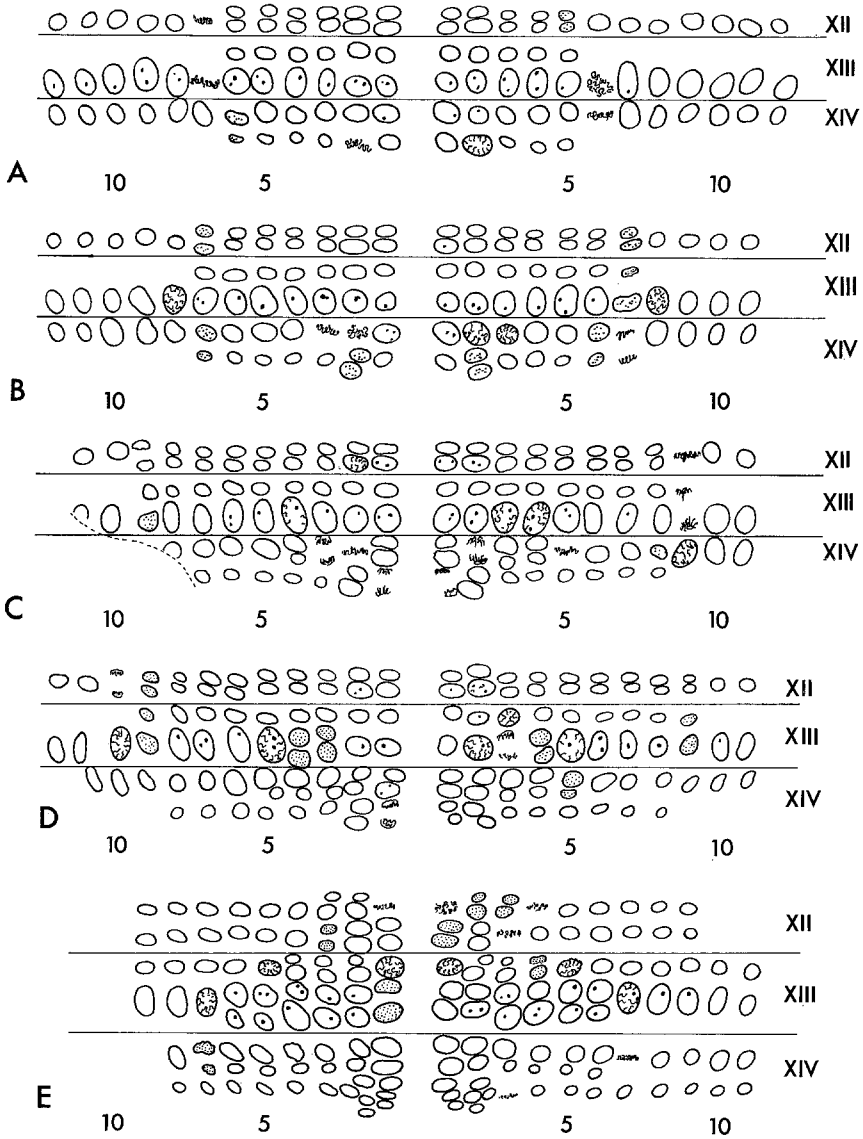


Abb. 30. Teilungen der letzten 3e-Reihen. Analysen von Keimstreifhinterenden

Die 2. Teilung der e-Reihe XIV ist wie die 1. ganz unterschiedlich. Überhaupt als erste Zelle der letzten drei e-Reihen teilt sich eXIVcd₂ zum zweiten Mal. Danach teilen sich die inneren Zellen von eXIVab,

und zwar e_1 und e_2 wieder fast äqual, e_3 e_4 usw. wie bei der 1. Teilung ganz inäqual: Die hintere Zelle ist klein, mit dunkel angefärbtem Kern, der den Kernen des Telsonbereichs ähnelt. Es kann kein Zweifel bestehen, daß diese Zellen zur Bildung des Telsons beitragen. Abb. 30 zeigt einige Analysen von Teilungen der letzten 3 e-Reihen in chronologischer Reihenfolge. Diese Analysen sind so zeitraubend, daß ich mich zuweilen mit dem Nachweis von nur je 1—2 Teilungen pro Kern begnügt habe. Sowieso gibt es für die Einordnung der Zellen keine andere Deutungsmöglichkeit.

V. Die Mesoteloblasten (MT) und ihre Derivate

1. Differenzierung der MT-Mutterzellen

Bald nachdem die ersten kleinen und dichter zusammenliegenden Kerne das Gastrulationszentrum markieren, werden 4, 5 oder 6 größere Kerne deutlich, die in einer etwa hufeisenförmigen Figur das Gastrulationszentrum umgeben (Abb. 9, 10 A). Die Figur ist nicht ganz konstant, die Zahl dieser Kerne nicht immer sicher bestimmbar. Diese großen Kerne sind mit ziemlicher Sicherheit die Schwesterkerne der kleineren, zentripetal zum Gastrulationszentrum abgegebenen Kerne (s. Kap. I2b). Fast immer sinken zuerst 2 kleine Kerne genau im Zentrum unter die Blastodermoberfläche ein. Kurz danach sind auch die großen Kerne etwas eingesunken (Abb. 31). Es beginnt die Gastrulation, deren genauer Verlauf nicht Ziel meiner Beschreibung ist. Es immigrieren dabei bis auf die Ringzellen fast alle Zellen der Blastoporusregion. Gleichzeitig wandern die ET-Halbreihen um die Blastoporusregion herum.

Während dieser Zelleinwanderungen, -verlagerungen und intensiven Zellvermehrungen im Blastoporusbereich und in der gastrulierenden Mesentodermmasse ist es natürlich sehr schwierig, bestimmte, cytologisch nicht besonders deutlich ausgezeichnete Kerne im Auge zu behalten. Es scheint aber, daß die 4—6 großen Kerne nach ihrem Einsinken zuerst ihre Position kaum verändern. 4 Kerne bewegen sich dann dicht unter der Oberfläche bis zu den Ringzellen und hinter die ET-Halbreihen. Nach der Abgabe der ersten ET-Derivate, also noch vor dem Zusammenschluß der beiden ET-Halbreihen, sind immer mit Sicherheit jederseits 2 große Kerne identifizierbar, die unmittelbar unter der Oberfläche hinter dem 2. und dem 5. ET liegen. Die vordere Zelle hinter ET_2 nenne ich MT I, die hintere Zelle hinter ET_5 nenne ich MT II (Abb. 32).

Meistens sind noch weitere große Kerne erkennbar, die mit der Mesentodermmasse tiefer eingesunken sind. Die Identität dieser Zellen ist im weiteren Verlauf der Gastrulation nicht zu bestimmen.

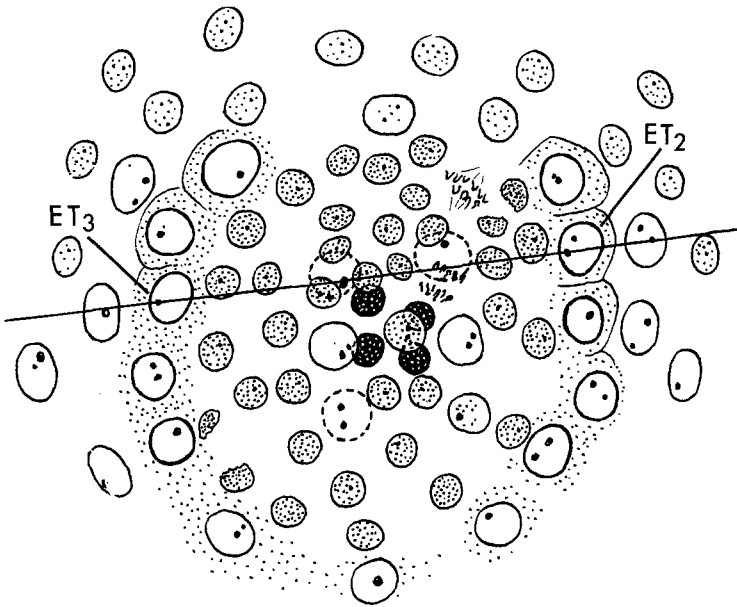
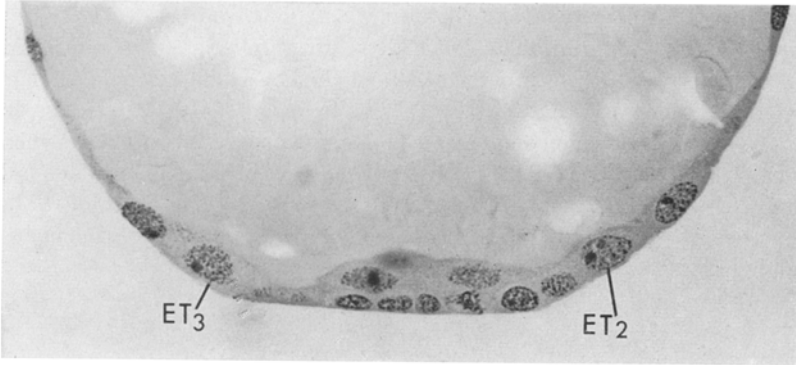
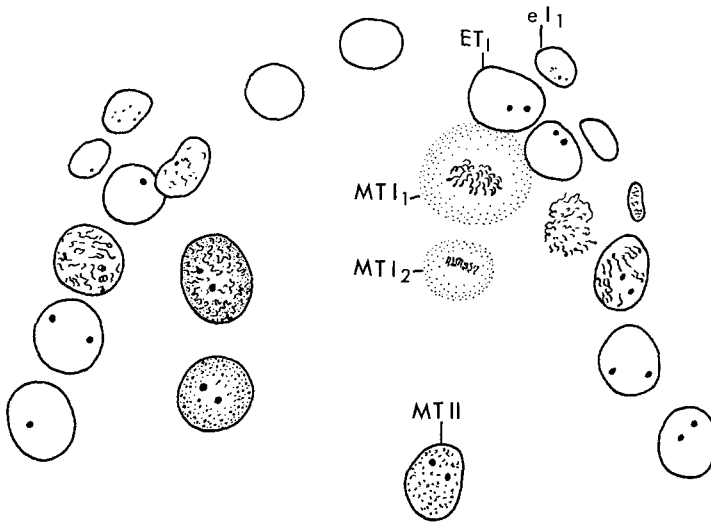
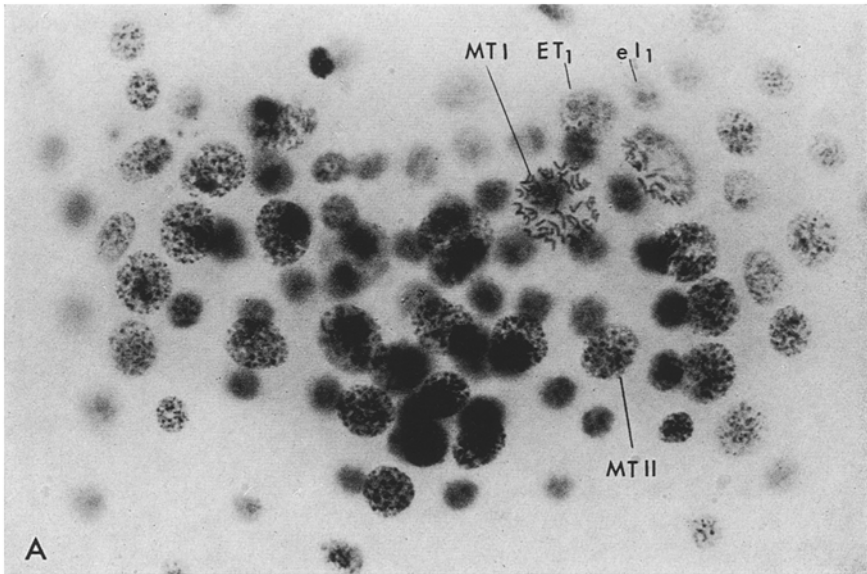


Abb. 31. Immigration der ersten Zellen. Totalzeichnung und Schnitt. Immigrierte Kerne schwarz bzw. mit gestricheltem Umriß gezeichnet. Die Schnittführung ist durch die Linie bezeichnet

2. Die Teilungen der MT-Mutterzellen

Wenn jederseits etwa 2—3 Kerne der I. ET-Derivatereihe abgegeben worden sind, teilt sich MT I (Abb. 32). Die Spindel steht nach hinten und etwas nach innen. Die Teilung ist inäqual. Der vordere Kern (MT I 1) hat kurz nach der Teilung die Größe des Mutterkerns wieder



B
 Abb. 32A u. B. Teilung von MT I. A Links in Metaphase. B Rechts in Prophase, links in Anaphase

erreicht und liegt an dessen Stelle. Der hintere Kern (MT I 2) ist viel kleiner. Er verlagert sich oft unter den großen vorderen Kern. Der kleine Kern ist bis zur nächsten Teilung des vorderen großen Kerns

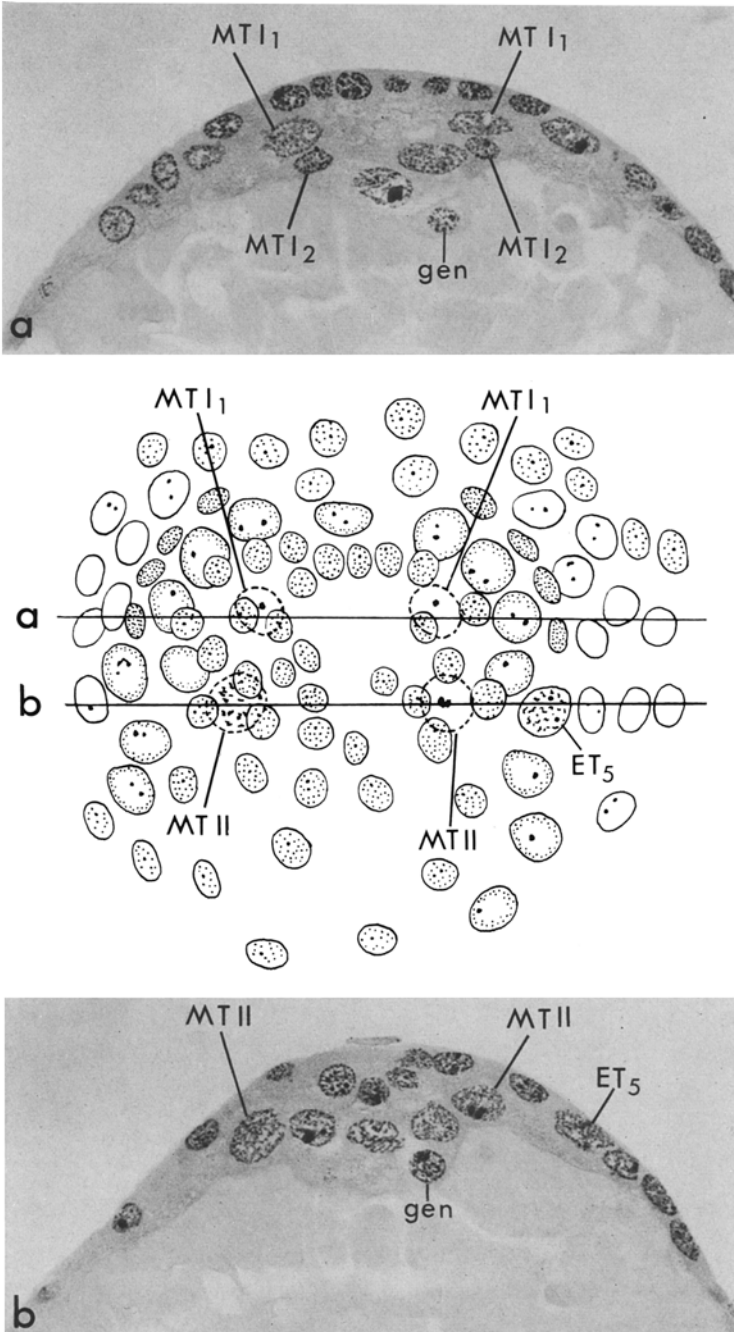


Abb. 33

immer wiederzuerkennen (Abb. 33a, 34). Sein Chromatin ist in regelmäßig kleinen Punkten konzentriert. Diese Struktur zeichnet auch die späteren MT-Derivate aus.

Zuweilen nimmt MT II erst nach der Teilung von MT I seine definitive Position hinter ET_5 ein. Im Stadium I 4 + 4 bis II 2 + 2 teilt sich MT II (Abb. 33b, 34). Die Spindel steht meistens parallel zur ET-Reihe, aber so geneigt, daß der vordere innere Tochterkern etwas tiefer liegt als der hintere. Die Teilung ist schwach inäqual, der hintere äußere Kern ist wenig größer als der vordere innere. Der hintere äußere Kern liegt nach der Teilung hinter ET_6 , seine Zelle wird zum 4. Mesoteloblasten (MT_4). Der vordere innere Kern gelangt hinter ET_4 , seine Zelle ist MT II 1.

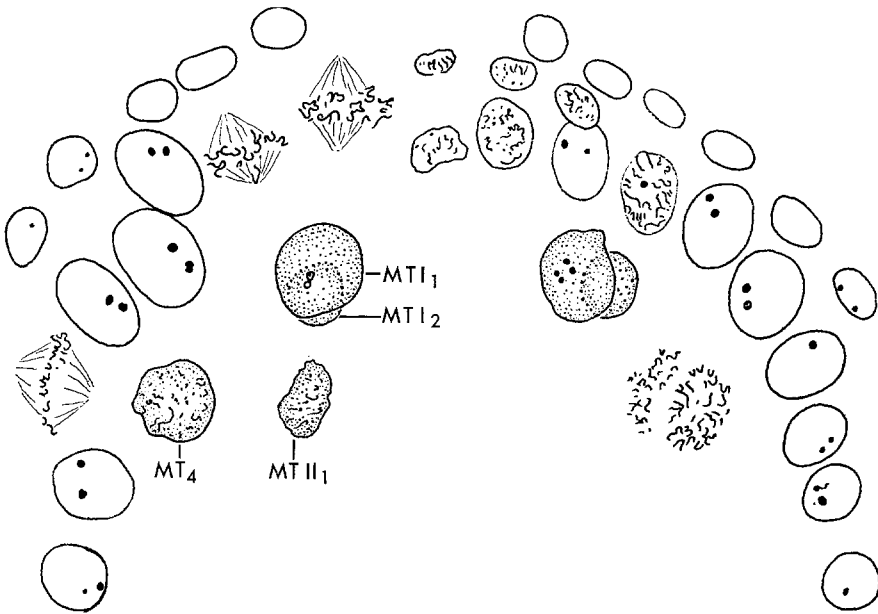
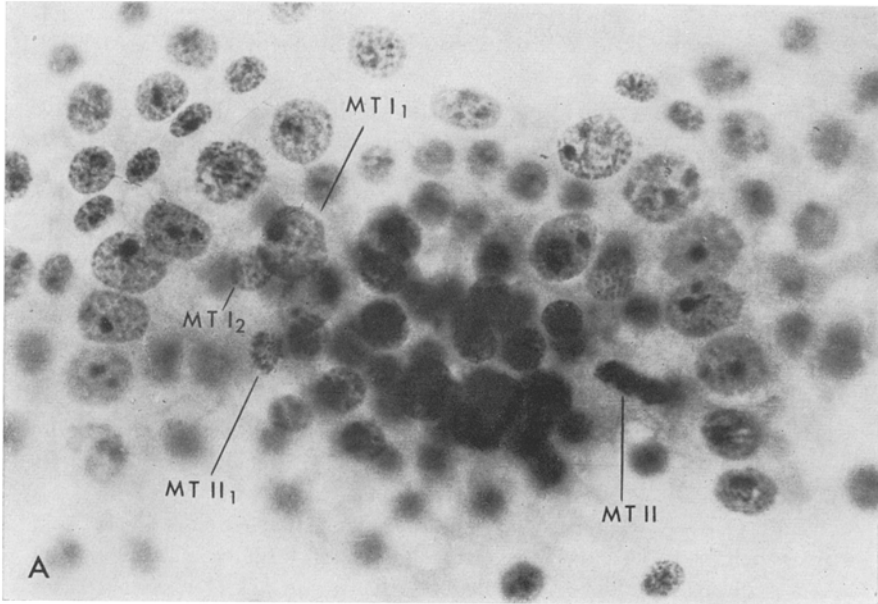
Als nächster teilt sich, etwa im Stadium II 3 + 3 der vordere große Kern der Mesoteloblastenmutterzelle MT I 1 (Abb. 35A). Die Spindel dieser Teilung steht parallel zum mittleren Teil der ET-Reihe. Sie ist schwach geneigt, so daß der äußere Tochterkern etwas tiefer liegt als der innere, beide aber direkt unter den Ringzellen. Beide Kerne sind etwa gleich groß. Der äußere Kern (MT I 12) ist außerdem etwa so groß wie der unmittelbar neben ihm liegende Kern von MT II 1. Es ist daher sehr schwierig zu entscheiden, welcher der beiden Kerne später den 3. Mesoteloblasten bildet. Auf Grund der Durchsicht von 40 Teilungsstadien von MT II und von 19 Teilungsstadien von MT I 1 bin ich zu folgendem Ergebnis gekommen:

Der Kern von MT II 1 liegt immer etwas tiefer als der von MT I 12, am seitlichen Rand des gastrulierten Materials. Auf Stadien kurz nach der Teilung von MT I 1 ist MT II 1 oft etwas nach vorn verschoben unter den ET_3 .

Der Kern von MT I 12 liegt höher, direkt unter den oberflächlichen Ringzellen und über dem gastrulierten Material, auf einer gedachten Verbindungslinie zwischen MT I 11 und MT II 2. Es ist fast sicher, daß MT I 12 den 3. Mesoteloblasten bildet.

In diesem Stadium wandern die Zellen der Mesentodermmasse aus der Blastoporusregion in den Dotter oder nach vorn unter die vor den ET liegenden Ektodermzellen. Es bleiben an ihrem alten Platz hinter den ET die 3 Kerne von MT I 11, MT I 12 = MT_3 und MT II 2 = MT_4 (Abb. 36). Der kleine Kern der ersten Teilung von MT I und der vordere Kern der ersten Teilung von MT II verlassen ihre Position.

Abb. 33. Stadium I 4 + 4. Totalzeichnung und Schnitte. Die Lage der Schnitte ist durch die Linien *a* und *b* bezeichnet. Vom gastrulierten Material sind nur MT I₁ und MT II mit gestricheltem Umriß eingezeichnet. MT II rechts in Prophase. *gen* 2 der 4 Zellen, die wahrscheinlich zum Genitalrudiment werden



B

Abb. 34 A u. B. Teilung von MT II. A Links in Metaphase, rechts in später Anaphase, MT II₂ ist außerhalb des Schärfbereichs. B links in Metaphase, rechts in Telophase

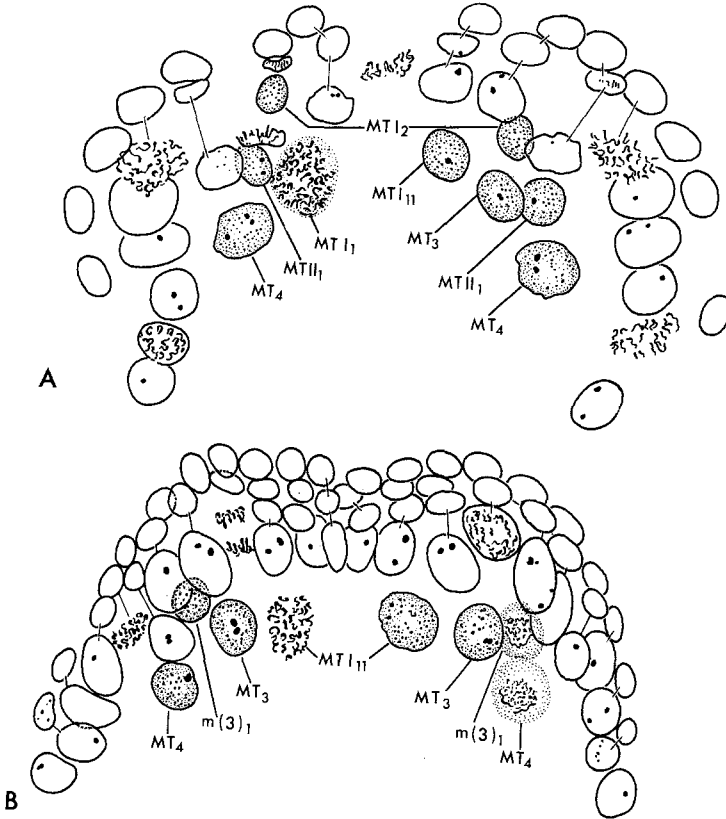


Abb. 35. Teilung von MT I₁ (A) und MT₄ (B). Die MT und ihre Derivate punktiert, die ET und ihre Derivate weiß gelassen

Sie wandern wahrscheinlich nach vorn aus, ohne daß sie weiter zwischen den Kernen des Naupliusmesoderms identifizierbar wären.

3. Bildung der MT-Derivatereihe (m-Reihe) (3)

Als nächste Zelle teilt sich MT₄ (Abb. 35 B). Die Spindel dieser Teilung steht steil ins Innere des Eies und etwas nach vorn gerichtet. Der hintere, dicht unter der Oberfläche liegende Kern behält seine alte Position. Der vordere Kern sinkt unter die ET-Zellen. Ich nenne ihn m(3)₁. Er liegt anfangs unter ET₄ oder ₅. Er ist nur wenig kleiner als der hintere Kern, die Teilung ist also noch fast äqual. In diesem Stadium III 3 + 3 ist die Hauptmasse des späteren Naupliusmesoderms

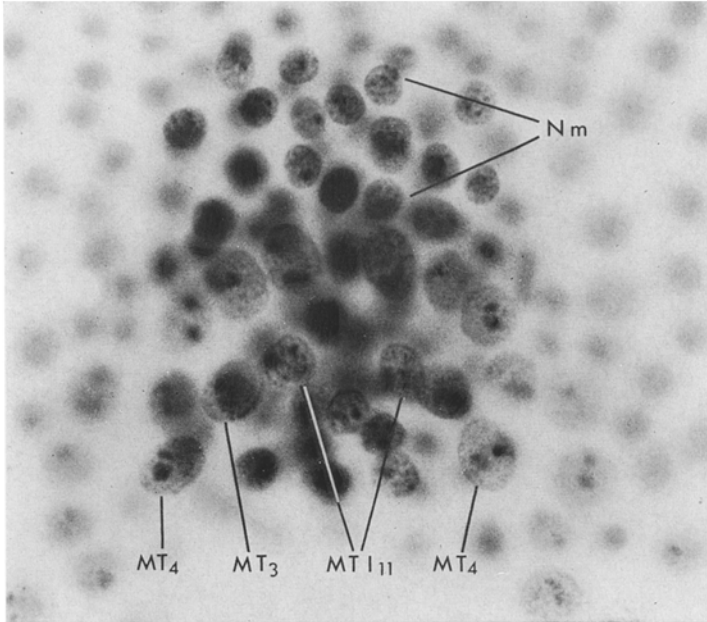


Abb. 36. Stadium II 4 + 4. Totalpräparat. MT im Bogen hinter den ET. Nm Nach vorn auswanderndes Naupliusmesoderm

bereits vor die Region der 1. Maxille gelangt. Die unter den Ektodermreihen des Keimstreifs liegenden Vitellophagen sind durch die unregelmäßige Form ihres Kerns von den rundlichen bis elliptischen Mesodermkernen unterschieden. Es ist daher möglich, den unter die ET gesunkenen vorderen Kern auf allen Präparaten zu identifizieren. Er wandert am Außenrand des Keimstreifs unmittelbar unter den Ektodermzellen nach vorn und bezieht unter den E-Reihen (3)a und b eine feste Position. Dort teilt er sich erst im Stadium V 5 + 5 wieder, und zwar parallel zur Reihe, so daß beide Kerne, ein innerer etwas größerer und ein äußerer etwas kleinerer Kern, nebeneinander unter den Reihen (3)a und b liegen (Abb. 39C, D).

Nach MT_4 teilt sich $MT I 11$, etwa im Stadium III 4 + 4 (Abb. 37A u. B). Die Spindel dieser Teilung ist parallel zur ET-Reihe. Die Tochterkerne sind nicht gleich groß, der innere Kern ist immer geringfügig kleiner als der äußere. Der innere Kern liegt hinter ET_1 , die Zelle ist der erste Mesoteloblast (MT_1). Der äußere etwas größere Kern liegt hinter ET_3 , die Zelle ist der 2. Mesoteloblast (MT_2). Erst jetzt ist also

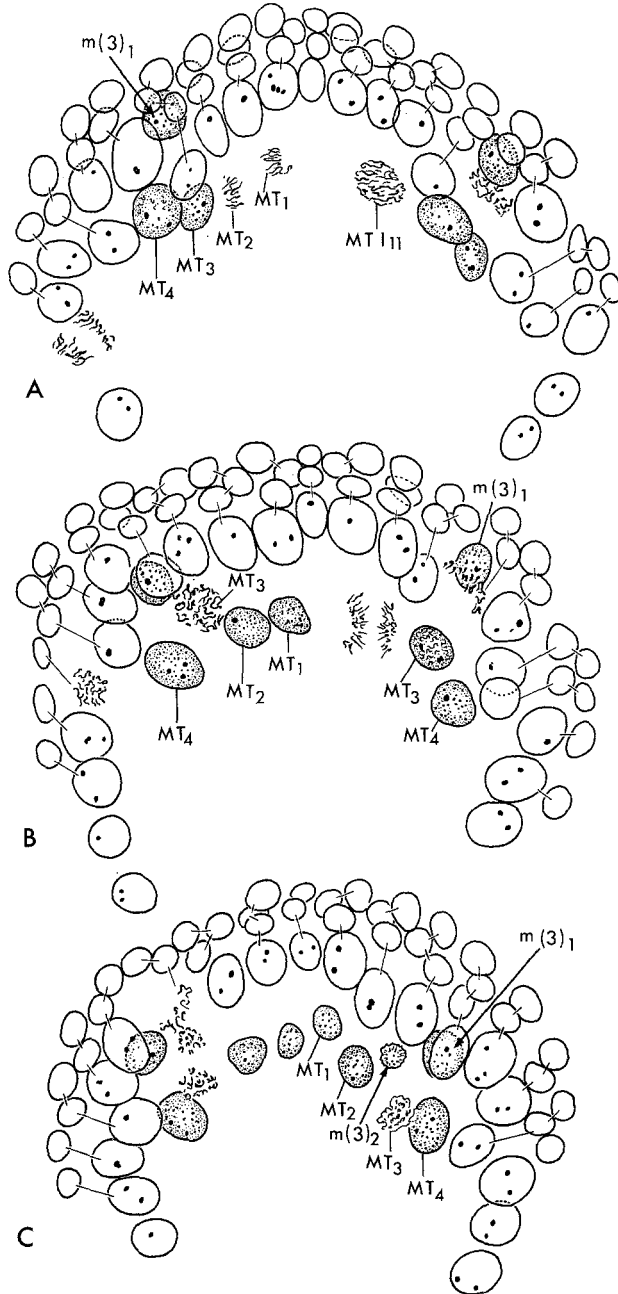


Abb. 37 A—C. Teilung von MT I₁₁ und MT₃

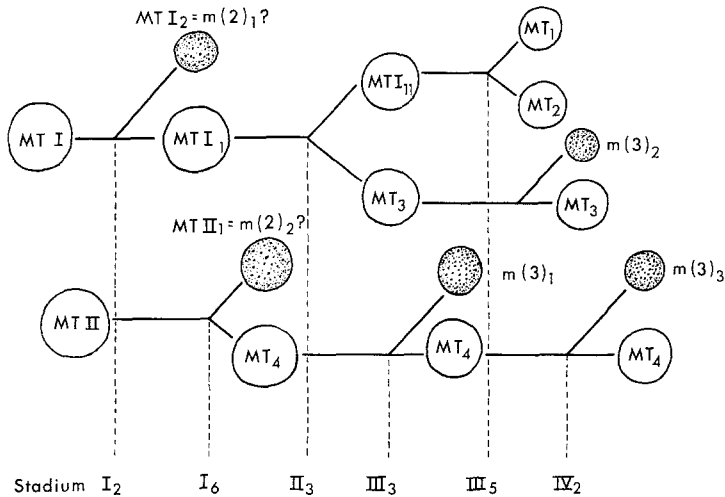


Abb. 38. Diagramm der Teilungen der MT-Mutterzellen und der ersten MT-Teilungen

die Reihe von jederseits 4 Mesoteloblasten vollständig. Die beiden MT_1 liegen neben der Mittellinie dicht zusammen. Sie haben die kleinsten Kerne der Reihe. Die mittleren Mesoteloblasten MT_2 und MT_3 liegen nebeneinander hinter ET_3 und ET_4 , der äußere MT_4 liegt etwas weiter außen hinter ET_6 .

Kurz nach der Teilung von $MT\ I\ 11$ in die beiden Mesoteloblasten MT_1 und MT_2 teilt sich MT_3 (Abb. 37C). Diese Teilung folgt so dicht, daß, wenn $MT\ I\ 11$ in Anaphase ist, MT_3 in Prophase sein kann (Abb. 37B) oder $MT\ I\ 11$ in Telophase und MT_3 in Metaphase. Die Teilung von MT_3 ist inäqual. Die Spindel steht wie bei der Teilung von MT_4 nach innen und vorn, der vordere Kern $m(3)_2$ ist aber viel kleiner als der hintere Kern. Der vordere Kern ist rund, dunkel, mit punktförmig konzentriertem Chromatin. Er wandert vor dem Mesoteloblasten unter dem Ektoderm nach vorn. Sein endgültiger Platz ist unter den Reihen (3)c und d.

Als nächste Zelle teilt sich MT_4 (Stadium IV 2+2) (Abb. 39A). Wieder wie auch bei allen folgenden Teilungen der Mesoteloblasten ist die Teilung inäqual. Der kleinere dunkle Kern $m(3)_3$ wandert nach vorn. Er legt sich seitlich neben den von MT_3 stammenden Kern $m(3)_2$ unter die Reihen (3)c und d. Die bisher beschriebenen Teilungen der beiden Mesoteloblastenmutterzellen bis zu dieser Teilung sind in Abb. 38 diagrammatisch dargestellt.

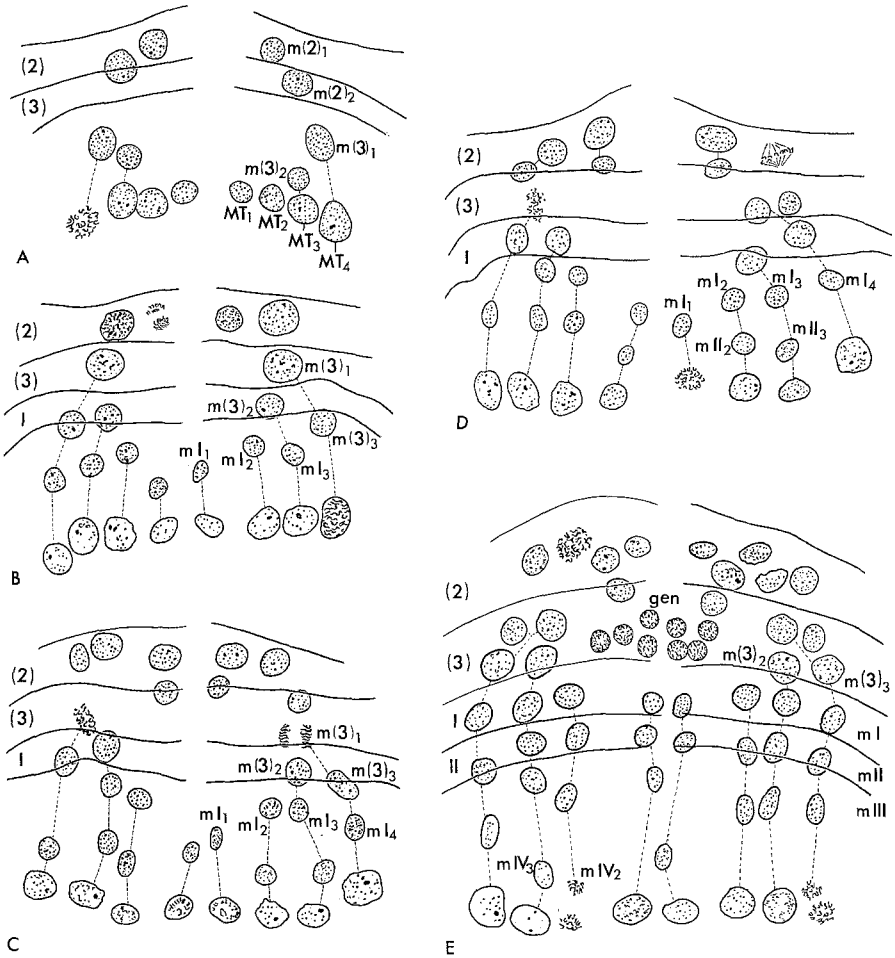


Abb. 39 A—E. MT-Teilungen. Stadien: A Stadium III 5 + 5. B Stadium V 3 + 3. C Stadium V 5 + 5. D Stadium V 4 + 5. E Stadium VII 5 + 4. Die Grenzen zwischen den vorderen Ektodermzellreihen sind durch Linien eingezeichnet, die Abstammung der m-Zellen von den MT ist punktiert dargestellt. gen die 8 Zellen des Genitalrudiments, nur bei E eingezeichnet

4. Bildung der m-Reihen I bis XII

Die Reihenfolge der weiteren Teilungen der MT ist MT₃, MT₂, MT₁ und MT₄. Die kleinen Kerne aller 4 Teilungen legen sich nach ihrer Wanderung nach vorn unter die Abkömmlinge der I. ET-Derivatereihe (Abb. 39E). Es ist dies wohlgermerkt die erste vollständige Reihe von

jederseits 4 MT-Derivaten, die von je einem der 4 MT abgegeben wurden.

In gleicher Weise bilden sich die MT-Derivatereihen mit jederseits 4 Zellen unter der II., unter der III., unter der IV. ET-Derivatereihe usw. (Abb. 39).

Die MT-Derivate werden später abgegeben als die ET-Derivatereihe, unter die sie sich lagern. Sie müssen also ein Stück unter den Ektodermreihen nach vorn wandern. Sie erreichen ihre Ektodermreihe erst, wenn diese sich zum ersten Mal bis außen durchgeteilt hat und die inneren Zellen kurz vor oder in der zweiten Teilung sind. Von den ET sind dann schon 3 e-Reihen mehr abgegeben worden.

Ab dem Stadium III 3 + 3 werden direkt unter der Oberfläche in Höhe der Reihe E(2) jederseits 2 Kerne identifizierbar (Abb. 39 A). Der innere Kern liegt etwa unter der Zelle E(2)₁, die in Teilung ist, der äußere unter oder hinter E(2)₃. Die beiden Kerne bleiben als einzige symmetrisch angeordnete Kerne unter der Reihe (2). Sie bilden das Mesoderm der 2. Maxille. Woher stammen diese beiden Kerne? Es ist natürlich verlockend, in ihnen MT I 2 und MT II 1 zu sehen. Ich muß aber dazu bemerken, daß es unmöglich ist, diese beiden Kerne zwischen den während der Gastrulation unter den vom Blastoporus aus nach vorn wandernden Kernen zu identifizieren. Wenn in der Tat der innere Kern MT I 2 ist und der äußere MT II 1, dann stammt alles vor der E-Reihe (2) gelegene Mesoderm, also außer dem nauplialen auch das der 1. Maxille, nicht von den beiden MT-Mutterzellen MT I und MT II ab.

Die erste vollständige Reihe von 4 MT-Derivaten legt sich unter die I. Reihe von ET-Derivaten, die zweite vollständige Reihe legt sich unter die II. ET-Derivatereihe. In gleicher Weise bilden sich 10 weitere m-Reihen. Die 12. Reihe legt sich unter die XII. Reihe von ET-Derivaten. Die Reihenfolge der ET-Teilungen bleibt ungefähr die gleiche. Fast immer ist es der MT₃, der sich zuerst teilt, kurz danach MT₂. Es kann sich dann, wie zu Anfang, MT₁ teilen. Oft ist aber MT₄ früher als MT₁ geteilt.

5. Bildung der m-Reihen XIII und XIV

Nach der Abgabe der 12. vollständigen Reihe von MT-Derivaten teilt sich zuerst MT₃ (Abb. 40 A). Die Spindel steht parallel zur Medianen, die Teilung ist inäqual. Der kleinere Kern liegt aber hinten. Der größere Kern rückt nach vorn unter die Abkömmlinge von eXIII, der kleinere Kern bleibt an der Stelle der Mutterzelle unter den Abkömmlingen von eXIV. In gleicher Weise teilt sich MT₂ (Abb. 40 B). Die beiden inneren MT₁ liegen nach der Abgabe ihres 12. kleinen Kerns nach vorn direkt an den Seiten des sich bildenden Proctodaeums. Die Spindel der 13. Teilung steht daher schräg nach innen. Der vordere größere Kern rückt zur Medianen, so daß die beiden mXIII₁ wieder dicht zusammenliegen. Der hintere kleinere Kern bleibt an der Seite des Proctodaeums.

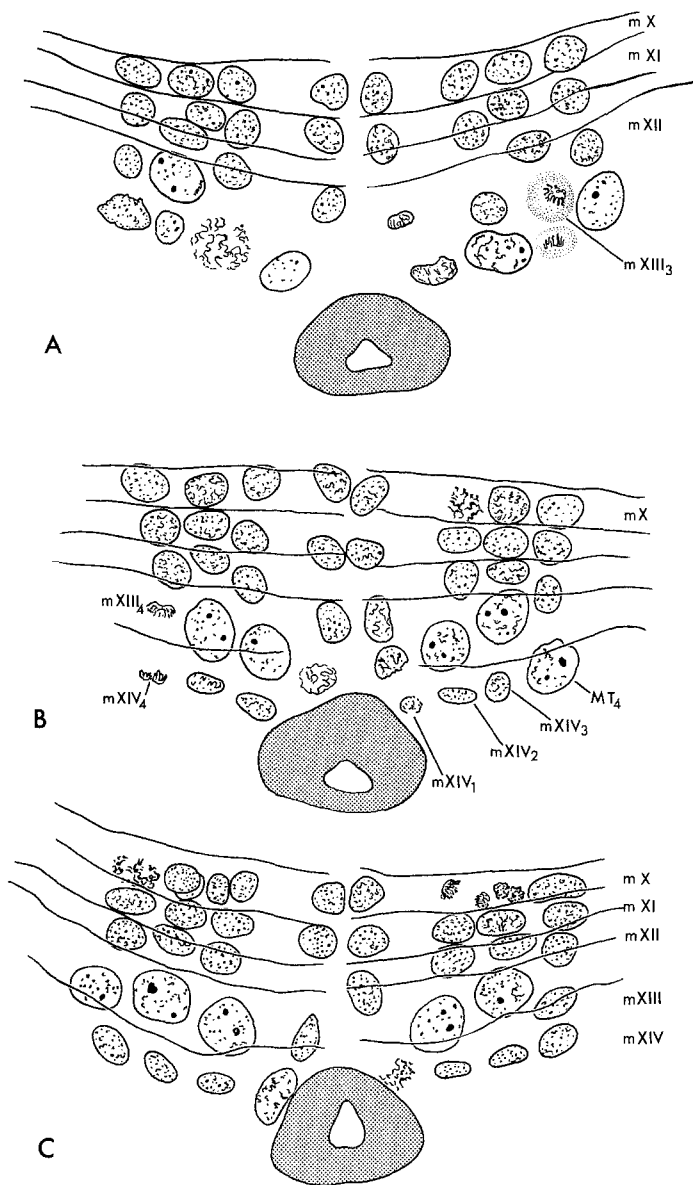


Abb. 40. Bildung der m-Reihen XIII und XIV. Die Grenzen zwischen den hinteren e-Reihen sind durch Linien eingezeichnet. Proctodaeum punktiert

Manchmal als letzter der MT-Reihe, oft aber vor MT₁, teilt sich MT₄. Die Teilung ist nur wenig inäqual. Der vordere Kern ist etwas größer, der hintere Kern kleiner, der Unterschied ist aber bei weitem nicht so groß wie bei MT₃ oder MT₂.

Nach dieser Teilung haben sich 14 Reihen von je 8 Mesoteloblastenabkömmlingen gebildet. Außerdem liegen unter der E-Reihe (3) die Abkömmlinge von 6 Zellen, die nachweislich von den beiden MT_3 und MT_4 abstammen, und unter der E-Reihe (2) die Abkömmlinge von 4 Zellen, die wahrscheinlich, wenn auch nicht ganz sicher, von MT I und MT II abstammen.

Das Schicksal dieser m-Reihen wird im 3. Teil der Arbeit verfolgt.

E. Diskussion

I. Furchung

Bei der Diskussion der Furchung spielte immer die Frage eine große Rolle, ob es sich um totale oder superfizielle Furchung handelt. Diese diagnostische Einteilung hat sich oft als schwer durchführbar erwiesen. Gerade bei den Crustacea gibt es viele als „Übergänge“ bezeichnete Grenz- oder Zwischenfälle, die kaum in die eine oder andere Rubrik eingeordnet werden können. Man denke nur an die ganz verschiedenen, in kein gemeinsames Schema zu bringenden Furchungsarten, die für die Eucyphidea beschrieben worden sind, also für Vertreter einer eng umrissenen Gruppe unter den Decapoda Natantia (Weldon, 1892; Gorham, 1895; Ishikawa, 1903; Aiyer, 1949; K. B. Nair, 1949; Sollaud, 1922; Weygoldt, 1961). Hier können reale Unterschiede vorliegen. Erfahrungsgemäß kann man aber zwei allgemeine Einschränkungen machen.

— Die Schwierigkeiten bei der Bearbeitung der ersten Stadien dotterreicher Eier können leicht zum Zerstören oder Übersehen vorhandener Zellgrenzen führen.

— Über die Existenz von Zellgrenzen läßt sich lichtmikroskopisch nicht immer einwandfrei entscheiden. Das gilt auch für das Blastoderm, etwa bei der Frage, ob und wann Zellgrenzen gegen den Dotter gebildet werden.

Nach dem geltenden Schema ist das Ei von *Diastylis* „centrolecithal“ und die Furchung „superficiell“.

Wichtiger und durch lichtmikroskopische Methoden leichter lösbar scheint mir die Frage, ob in den ersten Teilungen ein bestimmtes *Muster* eingehalten wird und ob es zu einer früh erkennbaren Sonderung der Keimanlagen, eventuell noch vor der Bildung eines Blastoderms, kommt. Wenn wir nur die Peracariden ins Auge fassen, finden wir erstaunliche Unterschiede.

Für *Gammarus* (Weygoldt, 1958) und für *Heterotanaïs* (Scholl, 1963) ist angegeben, daß nach 2 meridionalen Teilungen die 3. Teilung äquatorial ist. 4 große Blastomeren an einem Pol sind durch tiefe Furchen von 4 kleinen Blastomeren am anderen Pol getrennt. Bei *Heterotanaïs*

läßt sich die Entwicklung noch bis zu einem 28-Zellenstadium verfolgen, dann sind die Teilungen nicht mehr geordnet. Von Anfang an drückt sich in beiden Fällen eine polare Differenzierung aus. Nach den Angaben McMurrichs (1892, 1895) zeigen die Eier von *Jaera* auch ein ganz bestimmtes Teilungsmuster.

Bei anderen Isopoden und bei Mysidaceen scheinen dagegen die ersten Teilungen im Inneren des Dotters nicht genau festgelegt zu sein. Alle Energiden wandern zur Oberfläche. Über die Art dieser Wanderung divergieren aber die Aussagen. Bei den Mysidaceen *Hemimysis* (Manton, 1928, S. 367) und *Mesopodopsis* (K. B. Nair, 1939, S. 193) sowie bei den Isopoden *Irona* (S. G. Nair, 1956, S. 3) und *Asellus* (Weygoldt, 1960, S. 344; Länge, 1958, S. 166) sollen die Energiden bereits von Beginn der Auswanderung an eine Eiseite bevorzugen und sie in größerer Zahl erreichen. Dem stehen gegenüber die Aussagen und Abbildungen von Petriconi für *Neomysis* (1968, Abb. 1), Kajishima für *Megaligia* (1952, Abb. 2) und besonders von Strömberg für *Idotea* (1965, Abb. 1) und *Limnoria* (1968, Abb. 2 und 3). Hier sind die Kerne und die sie umgebenden Plasmahöfe im 16- bis 32-Zellenstadium, wenn sie gleichzeitig an der Oberfläche erscheinen, noch gleichmäßig verteilt. Erst danach wird der vegetative Pol durch dichtere Zellansammlung erkennbar. Diese Darstellung stimmt mit meinen Beobachtungen an *Diastylis* überein.

Ich habe versucht, die ersten 3 Teilungen auf ein einheitliches Prinzip zurückzuführen, für dessen Beschreibung die *Wirkung* einer polaren Organisation des Eies nicht nötig wäre (was natürlich das Vorhandensein einer präformierten Polarität, eventuell in der Eirinde, nicht ausschließt). Kerne und Plasmahöfe weichen nach der Teilung in Spindelrichtung auseinander. Sie legen bis zur nächsten Teilung eine bestimmte Strecke zurück. Sie teilen sich mit ihren Spindeln rechtwinklig zur alten Spindelrichtung und parallel zur Eitangente. Ob diese Beschreibung ädaquat ist, können natürlich nur Experimente, etwa Pressen des Eies, Verlagern der Furchungsenergiden durch Zentrifugieren u. a., erweisen.

Erst ab der 6. Teilung zum 64-Zellenstadium macht sich eine Differenzierung bei *Diastylis* bemerkbar, und zwar durch die retardierte Teilung zweier Zellen. Auffallend ist, daß die erste Differenzierung nach dem Eindringen der Energiden in die periplasmatische Schicht auftritt. Strömberg (1965) machte die gleiche Beobachtung bei *Idotea*: Die Energiden dringen im 16-Zellenstadium ins Periplasma; in der 7. Teilung bleiben 4 Zellen in der Teilung zurück. Strömberg vermutet:

— Die Energiden sind bei ihren Teilungen im Inneren des Eies noch nicht differenziert, „probably they are omnipotent“.

— Zur ersten Differenzierung kommt es durch das Eindringen der Energiden ins Periplasma, „the nuclei may now be influenced by this layer and conversely they may work upon it“ (S. 426).

Ich erinnere daran, daß bei *Daphnia*-Eiern nach Zentrifugierung zwar die Wanderung der Energiden an die Oberfläche vom Normalfall abweicht und das „determinative“ Furchungsmuster völlig gestört sein kann, daß aber trotzdem die Polarität des Eies erhalten bleibt (Kaudewitz, 1950). Wahrscheinlich sind die eine Differenzierung bestimmenden Faktoren in der nicht verlagerbaren Eirinde zu suchen (Kühn, 1965, S. 357).

Sehr viel weniger klar als bei *Diastylis* und anderen Crustaceen ist die Wanderung der Energiden im Insektenei vom Ort der ersten Teilung zur Eioberfläche (Sauer, 1966). Wegen der wellenförmig vom Ort der ersten Teilung ausstrahlenden Teilungsfolgen, die selbst kernlose Plasmahöfe ergreifen (Mahr, 1960a), hat man ein übergeordnetes physiologisches Furchungszentrum postuliert (s. Krause und Sander, 1962). Bei Insekten und bei anderen Antennaten (Chilopoden: Heymons, 1901; Zograf, 1883; Symphylen und Pauropoden: Tiegs, 1941, 1947; Diplopoden: Dohle, 1964) bleiben bereits Dotterzellen im Inneren des Eies zurück. Dagegen gelangen bei den meisten, vielleicht bei allen Malakostraken erst sämtliche Kerne an die Peripherie, bevor die Immigration beginnt. Trotz dieser Verschiedenheiten zeigen sich mögliche Parallelen, die zu experimentellen Ansätzen bei Malakostraken führen könnten, in zwei gesicherten Tatsachen der Insektenembryologie:

— Eine bis zum frühen Blastoderm erhalten gebliebene Omnipotenz von Furchungskern plus Hofplasma, bei der Libelle *Platycnemis* durch Bestrahlung von Furchungskernen (Seidel, 1932) und beim Kartoffelkäfer *Leptinotarsa decemlineata* durch Transplantation von Furchungs- und Blastodermkernen in entkernte Eier (Schnetter, 1967) nachgewiesen.

— Das bei manchen Insekten am hinteren Eipol liegende und für den Anstoß zur Differenzierung unentbehrliche Bildungszentrum, das durch Kerneinwanderung aktiviert wird (*Platycnemis*: Seidel, 1936; *Ischnura*: Schanz, 1965; *Gryllus*: Mahr, 1960b; *Euscelis*: Sander, 1960; *Wachtliella*: Geyer-Duszyńska, 1959; Wolf, 1969). Bei manchen Insekten gliedern sich an diesem Pol zuerst die Keimzellen aus (s. Johannsen und Butt, 1941, S. 35).

Bei vielen „niederer“ Krebsen spielt der vegetative Pol eine ähnliche Rolle. Die Zelle, die diesen Pol besetzt, wird zur Urkeimzelle (Cladocera: Kühn, 1913; Baldass, 1937, 1942; Kaudewitz, 1950; Copepoda: Haecker, 1897; Amma, 1911; Fuchs, 1914; Jacobs, 1925). Stets wird von einer Teilungsträgheit dieser Zelle und oft auch der benachbarten Zelle berichtet. Auch bei einigen Malakostraken mit holoblastischer Furchung (Euphausiden: Taube, 1909; *Lucifer*: Brooks, 1882) wurden am vegetativen Pol 2 Zellen mit retardierter Teilung beobachtet.

Es liegt sehr nahe, bei *Diastylis* eine der beiden retardierten Zellen im Übergang vom 32- zum 64-Zellenstadium für die Urkeimzelle zu halten; desgl. die beiden Zellen, um die herum im ca. 120-Zellenstadium durch inäquale Teilung der umgebenden Zellen mit radial gestellten Spindeln ein Kranz von Zellen mit kleineren Kernen abgegeben wird; desgl. die beiden zuerst immigrierenden Zellen; desgl. nach der Gastrulation 4 Zellen mit dunklem, runden Kern (Abb. 33, gen.); desgl. 4, später 7 oder 8 Zellen mit ebensolchen Kernen, die bei beginnender Keimstreifbildung in Höhe der E-Reihe (3) gelagert sind (Abb. 39 E, gen.). Ich muß aber einschränken, daß es mir noch nicht gelang, den gemeinsamen Ursprung dieser Zellen sicher nachzuweisen. Es blieben Lücken in der Identifikation zwischen 62-Zellenstadium und 120-Zellenstadium und während der Gastrulation.

Die Frage nach dem Schicksal einzelner Zellen führt uns zur Frage des Eityps.

II. Eityp

Ähnlich wie für die Furchung gibt es für den Eityp und für den Entwicklungsverlauf eine klassische Einteilung: determinativ oder regulativ (nicht determinativ). Dieser Unterschied ist bis in jüngste Zeit oft akzentuiert worden (s. Seidel, 1966).

Es hat sich aber gezeigt, und gerade bei Insekten, daß mit dieser Einteilung nicht der gesamte Entwicklungsgang und auch nicht ein längerer Zeitabschnitt charakterisiert werden kann.

Jede „normale“ Entwicklung ist letzten Endes determinativ, d. h. ein Spezialfall unter den möglicherweise experimentell realisierbaren Gestaltfolgen. Der Unterschied, ob die Potenzen eines Eibereichs bereits stark oder ob sie weniger stark eingeengt sind, ist fließend und abhängig von der Zeit, von der Definition und von dem angewandten experimentellen Instrumentarium. Selbst sehr stark determinierte Gewebe wie die Imaginalscheiben der holometabolen Insekten sind unter bestimmten Bedingungen „transdeterminierbar“ (Hadorn, 1965), und die für ihre Mosaikentwicklung bekannten Keime von *Tubifex* können das gesamte von Teloblasten gebildete Ektoderm durch Regulation ersetzen (Penners, 1937).

Aufgabe der beschreibenden Entwicklungsgeschichte dürfte also nicht eine Pauschalrubrizierung sein, sondern: exakt Ort und Zeitpunkt zu bestimmen, an dem eine neue Differenzierung auftritt; Aufgabe des entwicklungsmechanischen Experiments, wann und von wo aus die Bedingungen für diese Differenzierung geschaffen werden. Bei genügender Vorsicht kann also die Beschreibung Hinweise für den Ansatz experimenteller Arbeit geben.

Bei *Diastylis* ist besonders auffallend, daß die Differenzierungen, die sich in verschiedenen Etappen bemerkbar machen, nicht immer

gleiche morphologische Einheiten erfassen. Sie erfassen einmal bestimmte Zellen, dann wieder einen ganzen Zellbereich. Im 32-Zellenstadium sind es 2 Zellen, die in der Teilung zurückbleiben; im 250-Zellenstadium ist die Anzahl und die Anordnung der Zellen im Blastoporusbereich aber nicht festgelegt. Zu Ektoteloblasten wird eine individuell schwankende Zahl von Zellen; deren teloblastische Teilungen sind aber völlig festgelegt. Die Abkömmlinge der äußeren ET tragen dann wieder zur Vermehrung der Zellen auf dem dorsalen Hüllepithel bei und verlieren sich dort; die Abkömmlinge der inneren ET dagegen werden in einer weiteren Phase einem strengen Teilungs- und Differenzierungsrhythmus unterworfen.

Hier scheint ein Widerspruch vorzuliegen, der sich aber auflöst, wenn man davon ausgeht, daß ein Areal und nicht eine bestimmte Anzahl von Zellen determiniert wird. Das determinierte Areal kann das eine Mal weniger, das andere Mal mehr Zellen umfassen. Entsprechend kann seine morphologisch bestimmbare Grenze einmal schärfer, das andere Mal weniger scharf umgrenzt sein. Der Lösung dieses Problems kann man sicher am besten durch einen Vergleich verschieden großer Eier bei einer eng verwandten Gruppe näher kommen.

Die am frühesten differenzierten Kriebseier sind die kleinen Eier mancher Entomostraken. 2 als Urkeim- und Urentodermzelle gedeutete Zellen besetzen bei Copepoden und Cladoceren den vegetativen Pol. Aber um diesen Pol herum ist in einem bestimmten Rahmen eine „Regulation“ möglich. Bei *Holopedium gibberum* brauchen im 16-Zellenstadium nicht alle 6 prospektiven Mesodermzellen an die Urkeimzelle anzugrenzen (Baldass, 1937, S. 422). Bei *Cyclops viridis* bilden 6—8, meist 7 Zellen einen Ring von Mesodermelementen um Urkeim- und Urentodermzelle. Fuchs (1914, S. 125) diskutiert, ob die Determination und endgültige Anzahl dieser Zellen davon abhängt, daß einmal mehr, das andere Mal weniger Zellen unter den Einfluß einer „polar gelegenen Substanzkalotte“ kommen.

Wahrscheinlich ließe sich die Frage nach dem Unterschied zwischen früher und später Differenzierung am besten bei den Isopoden diskutieren. Hier sind innerhalb derselben Ordnung Arten mit sehr unterschiedlichen Eigrößen zu finden. Ich will nur die Möglichkeit einer solchen Diskussion andeuten; für eine eingehende Besprechung sind die bisher mitgeteilten Befunde zu fragmentarisch. Ich beziehe mich nur auf Angaben von McMurrich (1895), da sie einen Vergleich zulassen.

Die Gattung *Jaera* hat kleine Eier von $190 \times 200 \mu\text{m}$. Nachdem die Furchungsenergidien die Eioberfläche erreicht haben, sind spätestens im 32-Zellenstadium 4 Zellen am hinteren Pol differenziert, die McMurrich als Vitellophagen bezeichnet. In diesem Stadium sind bereits 3 Sorten von Zellen cytologisch unterschieden. Die Keimanlage ist verhältnis-

mäßig groß, sie bedeckt bereits bei Beginn der ET-Tätigkeit fast die Hälfte des Eies. Es werden also offensichtlich viele der ausgewanderten Energiden an der Bildung der Keimanlage in situ beteiligt, relativ wenige bilden die Dotterumhüllung aus.

Die Wasserassel *Asellus* hat Eier von ca. $320 \times 350 \mu\text{m}$ Größe. Hier glaubt McMurrich im 64-Zellenstadium 4 kleinere Zellen unterscheiden zu können. Mit gleicher Deutlichkeit wie bei *Jaera* ist aber erst nach dem 128-Zellenstadium eine Gruppe von sog. Vitellophagen erkennbar. Bei Beginn der ET-Tätigkeit bedeckt die Keimanlage schätzungsweise $\frac{1}{4}$ der Eioberfläche.

Die Oniscoiden *Porcellio* und *Armadillidium* haben große Eier von ca. 1 mm Länge. Hier erreichen zwar die Energiden auch bereits im 32-Zellenstadium die Eioberfläche, und in einem Stadium von ca. 64 Zellen sollen 4 Zellen durch ihre andere Färbbarkeit unterschieden sein; aber die Keimanlage kommt erst zustande durch Zusammenscharung von Zellen und intensive Zellvermehrung. Die Keimanlage ist im Verhältnis zum Eiumfang klein. Nimmt man ein Stadium, bei dem schon einige Reihen von ET-Derivaten gebildet worden sind, so ist das entsprechende Stadium bei *Jaera* oder *Asellus* bei einer kleineren Gesamtzellzahl des Eies verwirklicht, also „früher“. Es ist die Entwicklungshöhe des Keimes nicht mit der Gesamtzellzahl korreliert. Trotzdem dürften die Entwicklungsbedingungen für die Keimanlagen aller 4 Gattungen die gleichen sein. Denn es resultieren völlig vergleichbare Keime, und auch die Weiterentwicklung ist weitgehend identisch, etwa der Aufbau des hinteren Keimstreifs durch die 21—25 ET und die 8 MT.

Die Deutung der Zusammenhänge ist natürlich nur in einer speziellen Untersuchung möglich. Auffallend ist für mich aber eine gewisse Parallelität zu den früh- und spätdifferenzierenden Eiern der Insekten. Bei den frühdifferenzierenden Eiern der Holometabolen haben wir auch: eine starke Beteiligung von Blastoderm in situ am Aufbau der Keimanlage, d. h. die Proportionen des Keims sind schon auf das Blastoderm projizierbar; geringe Zellverschiebungen auf der Eioberfläche; früh erkennbare Sonderung der Blasteme schon vor der Mesodermablösung; fließenden Übergang zwischen Keim und Hüllepithel. Dagegen finden wir bei den spätdifferenzierenden Eiern: eine im Verhältnis zur Eiggröße kleine, aus vielen kleinen Zellen gebildete Keimanlage; intensive Zellverschiebungen; eine frühe Primitivrinnenbildung noch vor einer deutlichen Differenzierung der Elemente des Keimstreifs; scharfe Grenze zwischen Keimanlage und Serosa.

Der Unterschied zwischen den Entwicklungstypen liegt also mehr im Zeitpunkt der Manifestation der Differenzierung (dabei Zeitpunkt nicht absolut, sondern in bezug auf die Gesamtzellzahl des Eies gemeint)

oder in der Anzahl und Größe der zu differenzierenden Zellen im Verhältnis zum präsumptiven Areal als in einem wirklich qualitativen entwicklungsphysiologischen Unterschied.

III. Zellwanderungen

Zellwanderungen könnten den Sinn haben, Zellmaterial in die Region eines präformierten oder eines während der Entwicklung aufgebauten Entwicklungszentrums zu bringen. Eine im normalen Geschehen geordnete „determinative“ Zellverteilung braucht dabei in keinem kausalen Zusammenhang zu diesem Zentrum zu stehen (s. Ergebnisse von Kaudewitz, 1950).

Leider sind wegen der methodischen Schwierigkeiten, die im Kapitel Voraussetzungen genannt wurden, in beschreibenden Arbeiten Herkunft, Richtung und Ziel wandernden Zellmaterials oft ungewiß. Gut begründet scheinen mir folgende Bewegungen im Ei von *Diastylis*, die eventuell jeweils eine neue Differenzierungsphase einleiten könnten:

1. Die Wanderung der Energiden zur Eioberfläche.
2. Die Wanderung der seitlich und hinter dem Zellring um den Blastoporusbereich liegenden großkernigen Zellen, den prospektiven Ektoteloblasten, vor den Blastoporus, wo sie sich unter Einschluß einer mittleren Blastodermzelle zur ET-Reihe zusammenschließen.
3. Die Kontraktion des vorderen Teils des Blastoporusbereichs, wodurch das Gastrulationszentrum exzentrisch wird.
4. Die Immigration der Mesentodermmasse bis zu ihrer Ablösung von der Oberfläche. Dies ist eventuell kein einheitlicher Vorgang, obwohl die Gastrulation einphasig im Sinne Siewings (1966) ist.
5. Die Wanderung der seitlich vor den ET-Zellen liegenden Zellen zur Mittellinie und ihre Anordnung in 2 Reihen großkerniger Zellen. Ob die Zellen der Reihe (1) wandern, ist ungewiß.
6. Die Verschiebung der ET-Reihe nach hinten über den ursprünglichen Blastoporusbereich. Sie könnte „passiv“ durch die Abgabe von ET-Derivaten nach vorne und durch die Teilungen der Keimstreifzellen zustande kommen.

Welche Kräfte für die übrigen Wanderungen verantwortlich sein könnten, läßt sich an meinem fixierten Material nicht erkennen. Bei Lebendbeobachtungen wäre natürlich besonders auf Strömungen im Dotterbereich zu achten, die bei den Insekten eine erhebliche Rolle bei der Verteilung des Zellmaterials spielen (Sauer, 1966; Mahr, 1961; Schanz, 1965).

IV. Ektoteloblasten

Über die Entstehung der Ektoteloblasten bei Malakostraken gibt es nur eine detaillierte Untersuchung, die Ōishi (1959, 1960) an Dek-

podenembryonen durchführte. Die Autorin stellte fest, daß die 19 ET von 11 Zellen abstammen: einem mittleren unpaaren ET_0 sowie jederseits ET_1 , ET II (teilt sich zu ET_2 und ET_3), ET III (zu ET_4 und ET_5), ET IV (zu ET_6 , ET_7 und ET_8) und — erst später erscheinend — ET_9 . Von diesen 11 ursprünglichen Zellen sagt Ōishi (1959, S. 287): "These do not appear to have originated from a single cell, but to have differentiated from the blastoderm cells separately".

Die Möglichkeit einer Vermehrung der ET durch Teilung räumen auch ein: Shiino (1950, nach Ōishi, 1959, S. 305) für *Panulirus* und Scholl (1963, S. 507) für *Heterotanais*. Demgegenüber behaupten die meisten Autoren, daß sämtliche ET sich unabhängig aus Blastodermzellen differenzieren (Kraińska, 1936, S. 558: *Eupagurus*; Manton, 1928, S. 370: *Hemimysis*; — 1934, S. 178: *Nebalia*; McMurrich, 1895, S. 93: *Asellus*; K. B. Nair, 1939, S. 195: *Mesopodopsis*; S. G. Nair, 1956, S. 8: *Irona*; Strömberg, 1965, S. 434: *Idotea*; — 1968, S. 133: *Limnoria*; Sollaud, 1922, S. 117: *Leander*). Alle diese Aussagen sind kaum belegt. Sie sind eher als Vermutungen zu werten. Außerdem stoßen wir hier auf eine prinzipielle Schwierigkeit, welcher der an fixiertem Material arbeitende Embryologe immer wieder begegnet. Die Genealogie cytologisch noch undifferenzierter, eventuell aber schon determinierter Zellen ist durch ein Rekonstruktionsverfahren (s. Kap. C: Voraussetzungen) nicht bestimmbar. Die möglichen Zusammenhänge zwischen genealogischer Entstehung, Differenzierung und Determination lassen sich daher ohne Experiment nicht sicher klären.

Unter dieser Einschränkung gebe ich für meine eigenen Beobachtungen an *Diastylis* folgende Zusammenfassung: Die Vorläufer der Ektoteloblasten müssen in der vorderen Reihe eines Feldes von großkernigen Blastodermzellen hinter dem Zellring um das Gastrulationszentrum gesucht werden. Es sind anfangs weniger Zellen in dieser Reihe, als später ET vorhanden sind. Teilungen wurden beobachtet, sie sind aber in kein Muster einzuordnen und brauchen auch nicht zu einer Vermehrung der Zellzahl der Reihe zu führen. Die Zellen der Reihe wandern auf beiden Seiten um den Ring und treffen sich vor dem Blastoporus zu einer Querreihe, die sich aus den beiden Halbreihen plus einem anfangs unabhängigen mittleren ET zusammensetzt. Schon vor dem Zusammentreffen der beiden Halbreihen werden von den vorderen inneren ET die ersten ET-Derivate abgegeben. Noch nach der Abgabe der ersten ET-Derivate sind die hinteren, später seitlichen äußeren Zellen nicht eindeutig zu ET differenziert.

Daraus schließe ich mit aller Vorsicht: Die Zellen der vorderen Reihe des großkernigen Feldes sind nur für ihre Wanderung nach vorne um den Blastoporus determiniert. Erst auf der Höhe des Gastrulationszentrums werden sie zu Ektoteloblasten determiniert. Die seitlichen ET

werden ebenso wie der mittlere weitgehend unabhängig von ihrer genealogischen Entstehung eingegliedert.

Diese Aussage hat hypothetischen Charakter. Eine den Dekapoden vergleichbare Genealogie ist bei *Diastylis* auszuschließen.

V. Ektodermreihen vor den ET

Über Differenzierung und eventuelle Determination der vor den ET und deren Derivaten gelegenen Zellreihen bin ich viel sicherer. Diese Reihen, besonders deutlich Reihe (2) und (3), schließen sich später als die ET-Reihe zusammen. Man hat also in der ET-Reihe und den ET-Derivaten einen direkten Bezugspunkt für räumliche und zeitliche Anordnung der davor liegenden Zellen. In der Anordnung dieser Zellen während der Wanderung und bei eventuell auftretenden Teilungen ist kein festgelegtes Muster zu erkennen. Man kann nicht einmal die rechte und die linke Seite desselben Keimstreifs vergleichen. Trotzdem kommt es zu stets dem gleichen Ergebnis: Es ordnen sich vor die ET-Derivate zuerst 2 Reihen von großkernigen Zellen. Die vordere Reihe (2) teilt sich zuerst, dann die hintere (3) in einem festen Teilungsrhythmus. Ich werte das als Hinweis dafür, daß bei der Wanderung die großkernigen Zellen nur „prädeterniert“ sind und erst bei Erreichen ihres Bestimmungsortes gleichzeitig mit der von innen nach außen laufenden Teilungswelle zu den E-Reihen (2) und (3) determiniert werden. Dafür spricht auch, daß überzählige Zellen zwischen den Reihen vorkommen können, aber im Lauf der Entwicklung offenbar eliminiert werden.

Die E-Reihen (3), (2), (1) und (0) sind *nicht*-ektoteloblastischen Ursprungs. Was heißt das? Selbstverständlich können, wenn wir in der Entwicklung bis auf früheste Stadien zurückgehen, einige Zellen der E-Reihen (2) und (3) Schwesterzellen von Ektoteloblastenzellen sein. Aber diese Teilungen müssen vor der Determinierung der ET-Zellen zu ihrer Funktion als Teloblasten stattgefunden haben. Die Determinierung einer Zelle zu einer Zelle der E-Reihe hängt mehr von ihrer zufälligen Zugehörigkeit zu einem bestimmten Eibereich ab als von ihrer Genealogie. Die E-Reihen (0) bis (3) sind also ebenso nicht-ektoteloblastischen Ursprungs wie das Zellmaterial für die nauplialen Segmente.

Der Nachweis, daß die Ektodermzellreihen, aus denen das Ektoderm der 1. Maxille, der 2. Maxille und des vorderen Teils des 1. Thoraxsegments entstehen wird, nicht-ektoteloblastischen Ursprungs sind, ist in Widerspruch zu allen Aussagen, die bisher für Malakostraken gemacht wurden. Handelt es sich um tatsächlich vorhandene Unterschiede? Das läßt sich ohne Nachuntersuchung nicht entscheiden. Ich sehe aber in keiner mir bekannten Arbeit über Malakostrakenembryologie auch nur

einen Ansatz, das Schicksal der ersten ET-Derivate und der vor ihnen liegenden Zellen genau zu verfolgen. Trotzdem wird fast übereinstimmend behauptet, alles Ektoderm der postnauplialen Segmente sei ektoteloblastischen Ursprungs (Hickman, 1936, S. 13; Kajishima, 1952, S. 175; Kraińska, 1936, S. 562; Manton, 1928, S. 431; — 1934, S. 179; K. B. Nair, 1939, S. 217; — 1942, S. 571; — 1949, S. 241; S. G. Nair, 1956, S. 6; Scholl, 1963, S. 508; Shiino, 1950, S. 164; Weygoldt, 1958, S. 64; — 1960, S. 345). Ich glaube, man kann diese Übereinstimmung auf mehrere Gründe zurückführen:

1. Die ersten Forscher, die die Teloblasten bei Malakostraken und ihre Bedeutung für die Bildung des Keimstreifens entdeckten, Bergh (1892, 1893) und McMurrich (1892, 1895), vermuteten, daß wegen der Regelmäßigkeit des Zellgitters hinter der Anlage des Mandibelsegments alle postnauplialen Segmente teloblastisch gebildet seien.

2. Diese Ansicht wurde zementiert durch die Aussagen Mantons über *Hemimysis* (1928). Sie verfolgte keine weitere Teilung der ET-Derivate, schloß sich aber Berghs Meinung an (S. 431). Manton lenkte in ihrer äußerst gründlichen Arbeit das Interesse besonders auf die Organbildung. Andere Untersucher sahen daher die Keimstreifbildung als weniger wichtige Frage an und wiederholten Mantons Aussage ohne genaue Prüfung. In ihrer Arbeit über *Nebalia* sagt Manton selbst: "Some difficulty was experienced in ascertaining the anterior limit of teloblastic mesoderm and ectoderm in *Nebalia*" (1934, S. 212). Sie beharrt aber: "All segments between the mandibular segment and the telson are formed by the teloblasts" (S. 179), wieder ohne Nachweis der Genealogie.

3. Ebenfalls im Jahre 1928 griff Iwanoff einen anderen Hinweis auf, den Bergh und McMurrich schon gegeben hatten: die Ähnlichkeiten in der Entwicklung des segmentalen Mesoderms und Ektoderms bei Anneliden und Malakostraken. Iwanoff kommt zu der Annahme, „daß die Nauplialsegmente der Crustaceen den Larvalsegmenten der Anneliden homolog sind“ (S. 144) und ebenso die postnauplialen den postlarvalen. Iwanoff folgt Driesch in der „Vorstellung von einer morphologischen und physiologischen Abgeschlossenheit der verschiedenen Entwicklungsphasen“ (S. 154). Solch eine abgeschlossene Entwicklungsphase sei die Trochophora vor ihrer Verwandlung in den Wurm und der Nauplius vor der sukzessiven Anlage der postnauplialen Segmente.

Remane (1950, S. 18; 1967, S. 622) baute Iwanoffs Gedanken in sein Konzept von den Deuto- und Tritometameren ein. Dies Konzept setzt die Anerkennung eines tiefgreifenden Unterschieds der beiden Segmentgarnituren voraus. Der Unterschied schien in der prinzipiell verschiedenartigen Bildungsweise von Nauplius- und Metanaupliussegmenten gegeben zu sein. Allerdings ist gerade hier ein Unterschied zu den

Polychaeten festzustellen, bei denen auch das Mesoderm der Larvalsegmente aus Teloblasten entsteht (s. Siewing, 1969, S. 378).

Ich greife mit dieser Diskussion keinesfalls dem Ergebnis weiterer Untersuchungen über die Keimstreifbildung bei Malakostraken vor. Verschiedene Bildungsmodi der postnauplialen Segmente sind natürlich möglich. Es sind aber eingehendere Untersuchungen über das Schicksal der ET-Derivate für eine sichere Aussage unabdingbar.

Der Vollständigkeit halber muß ich erwähnen, welche Autoren Zweifel an der ektoteloblastischen Entstehung des 1. und 2. Maxillensegments hatten. Es sind Sollaud (1922, S. 130), Ōishi (1959, S. 307) und Weygoldt (1961, S. 259) in Arbeiten über Dekapoden. Bei deren Embryonen ist der Unterschied in der Differenzierung der Naupliussegmente und des übrigen Rumpfes besonders groß. Zwischen den bereits deutlich hervortretenden Mandibelanlagen und den ersten ET-Derivaten bleibt eine Zone von Blastodermzellen, die durch ihre Größe ET ähnlich sind, sich aber äqual teilen (Ōishi, 1959, S. 301). Diese Region wird bald durch die Kaudalpapille überdeckt, so daß es schwierig ist, weitere Teilungen zu verfolgen. Eine wirklich sichere Aussage war daher nicht möglich.

VI. Mesoteloblasten

Für alle bisher genauer daraufhin untersuchten Malakostraken wurden unter den ET des Keimstreifs 8 Mesoteloblasten festgestellt. In frühen Stadien der Gastrulation wurden bei den Asseln *Cymothoa* (Nusbaum, 1898, S. 564) und *Limnoria* (Strömberg, 1968, S. 113) nur 1 Paar, bei *Gammarus* (Weygoldt, 1958, S. 64) 1—2 und bei *Panulirus* (Shiino, 1950; nach Ōishi, 1959, S. 306) 2 Paar großkerniger Zellen unter der Eioberfläche gefunden und für Mesoteloblastenmutterzellen gehalten. Es gelang aber bisher nur Ōishi (1959, 1960), die weiteren Teilungen von 2 Paar MT-Mutterzellen bei 3 verschiedenen Dekapodenarten (*Heptacarpus*, *Pagurus* und *Hemigrapsus*) zu verfolgen. Die Autorin kommt zu folgendem Ergebnis: Von den jederseits 2 MT-Mutterzellen liegt eine vor dem Blastoporus, die andere postero-lateral. Die hintere Zelle wird MT_4 , die vordere teilt sich zu $MT\ I\ 1$ und MT_3 . Danach teilt sich $MT\ I\ 1$ zu MT_1 und MT_2 . Diese Mesoteloblasten geben kleinere Zellen als MT-Derivate nach vorne ab.

Man kann leicht die Übereinstimmung in der von Ōishi beschriebenen und der von mir an *Diastylis* ermittelten Teilungsfolge erkennen (Abb. 41). Ob die beiden Teilungen, die zur Bildung von $MT\ I\ 2$ und $MT\ II\ 1$ bei *Diastylis* führen, von Ōishi übersehen wurden oder bei Dekapoden fehlen, kann ich nicht beurteilen. Das weitere Schicksal der MT-Derivate ist von Ōishi nicht beschrieben worden.

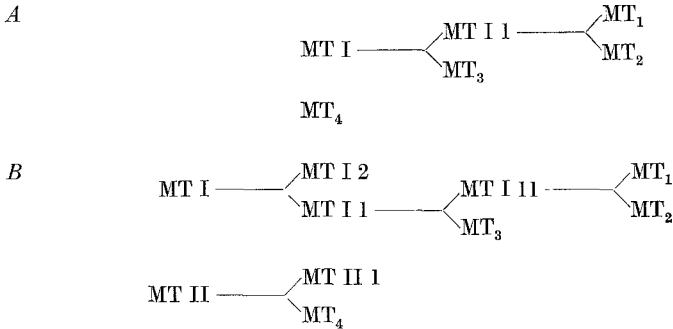


Abb. 41. Vergleich der Teilungen, die zur Mesoteloblastenbildung führen. *A* bei Dekapoden nach Ōishi (1959, 1960); die Benennung der Zellen wurde leicht verändert. *B* bei *Diastylis* (vgl. Abb. 38)

Allgemein herrscht große Unsicherheit über das Schicksal der ersten MT-Derivate. Diese Unsicherheit ist verständlich, denn die ersten MT-Derivate wandern nach vorn unter die E-Reihen, wenn die übrigen immigrierten Zellen noch z.T. in der Blastoporusregion liegen und die Identifikation einzelner Elemente schwierig ist. Trotzdem hätte mancher Untersucher exakter oder wenigstens in seiner Aussage vorsichtiger sein können. Denn offensichtlich nur aus der Anordnung von Mesodermzellen in Querreihen wird geschlossen, daß das Mesoderm aller Segmente hinter den Mandibeln mesoteloblastischen Ursprungs sei (Hickman, 1936, S. 18; Kajishima, 1952, S. 175; Manton, 1928, S. 432; — 1934, S. 212; K. B. Nair, 1939, S. 212; Petriconi, 1968, S. 586; Scholl, 1963, S. 507; Shiino, 1950, S. 164; Strömberg, 1965, S. 449; — 1968, S. 106; Weygoldt, 1958, S. 64). Genauso unbewiesen scheint mir die Behauptung, das Mesoderm der beiden Maxillensegmente sei nicht-mesoteloblastischen Ursprungs (Ōishi, 1959, S. 302; Sollaud, 1922, S. 134) oder gar, auch das Naupliusmesoderm werde von Teloblasten gebildet (Needham, 1942, S. 213). In allen diesen Arbeiten fehlt ein Nachweis, der nur über die weiteren Teilungen der ersten MT-Derivate zu führen ist.

Interessant ist, daß die Autoren — egal, wo sie die Grenze ziehen — offenbar meinen, die Entstehungsweise ektoteloblastisch und mesoteloblastisch müsse für ein Segment gekoppelt sein. Oft wird nur gesagt, ein Segment oder bestimmte Segmente seien „teloblastischen“ Ursprungs, „von Teloblasten gebildet“, „formed by the teloblasts“, „d’origine téloblastique“ (Hickman, 1936, S. 13; Manton, 1928, S. 431; — 1934, S. 179; K. B. Nair, 1939, S. 217; — 1942, S. 571; — 1949, S. 279; S. G. Nair, 1956, S. 18; Needham, 1942, S. 213; Scholl, 1963, S. 508; Sollaud, 1922, S. 130; Weygoldt, 1958, S. 64; — 1960, S. 345).

Ein Segment entsteht teloblastisch; das muß heißen: Ein Segment wird von den Abkömmlingen von 1 Reihe (oder 2 Reihen) von Ektoteloblastenderivaten und von 1 Reihe von Mesoteloblastenderivaten aufgebaut. Dabei wird also nicht nur stillschweigend 1. ein eindeutiger Unterschied zwischen den beiden Segmenttypen (entweder nur teloblastisch oder nur nicht-teloblastisch gebildet) angenommen, sondern auch, daß 2. die genealogischen Grenzen zwischen den ET-Derivaten mit den späteren Segmentsgrenzen, auf der Keimscheibe also den Intersegmentalfurchen, übereinstimmen. Weder das eine noch das andere ist bei *Diastylis* der Fall.

1. Ich habe nachgewiesen, daß nicht-ektoteloblastisch gebildete Zellreihen von MT-Derivaten unterlagert werden können. Die E-Reihe (3) wird von 3 Paar Zellen unterlagert, die von MT_3 und MT_4 abstammen. Die E-Reihe (2) wird von 2 Paar Zellen unterlagert, die eventuell von der ersten Teilung der 2 Paar MT-Mutterzellen abstammen. Hängt die Anordnung der Ektodermzellen in Reihen also von einem Einfluß der unterlagernden Mesodermzellen ab? Das ist ganz unwahrscheinlich, weil die Zusammenlagerung der Zellen in Reihen schon beendet ist, bevor die Mesodermzellen diese Reihe auf ihrer Wanderung nach vorn erreicht haben. Für die späteren Teilungen der Ektodermreihen, besonders die differentiellen Teilungen, ist aber ein solcher Einfluß nicht auszuschließen.

Die mögliche Bedeutung des Mesoderms für die Differenzierung des Ektoderms ist auch für Arthropoden oft diskutiert worden, und oft ist man geneigt, dem Mesoderm eine besondere Rolle einzuräumen (Manton, 1960). Experimentelle Untersuchungen mit eindeutigen Resultaten, von Bock an *Chrysopa perla* durchgeführt, haben aber ergeben, daß die ektodermalen Seitenplatten völlig unabhängig von Mesodermunterlagerung zur Selbstdifferenzierung befähigt sind, daß dagegen das von der Mittelplatte einwandernde Mesoderm sich nur ortsgemäß unter dem unversehrten Seitenplattenanteil differenzieren kann (Bock, 1942; Seidel, Bock und Krause, 1940). Ähnliche Untersuchungen an Krebsen wären außerordentlich wichtig.

2. Wenn ich die differentiellen Teilungen der Ektodermzellreihen weiter verfolge — wie im 2. Teil dieser Arbeit — so ergibt sich, daß eine Trennlinie, die ich zwischen den Abkömmlingen einer e-Reihe ziehe, nicht der späteren Intersegmentalfurche entspricht. Eine Linie z. B. zwischen den e-Reihen Id und IIa schneidet mitten durch die Extremitätenknospe des 2. Thoraxbeins. Nun ist eine Intersegmentalfurche nicht nur als eine morphologische Leitlinie anzusehen, sondern sie ist auch eine entwicklungsphysiologische Grenze, wie sich aus Transplantationsexperimenten am Insektenabdomen ergibt (Stumpf, 1967; Locke, 1967).

Diese Grenze kann bei *Diastylis* nicht durch verschiedene genealogische Abkunft des davor und dahinter liegenden Materials zustande kommen. Der segmentdifferenzierende Einfluß nimmt sozusagen keine Rücksicht auf die Herkunft des Ektodermmaterials. Die Segmentbildung und -differenzierung ist keine kausale Folge der ET-Tätigkeit. Die Ektoteloblasten liefern nur das Substrat oder, anders ausgedrückt, kompetentes Material für die nachfolgende Segmentierung. Auch liegt das morphologische Differenzierungszentrum nicht in der ersten Reihe von ET-Derivaten (eI), sondern zwischen den nicht-ektoteloblastischen E-Reihen (2) und (3). All das weist darauf hin, daß die Bedingungen, welche zur Sprossung der Zellen des postnauplialen Keimstreifs führen, andere sind als die, welche die Segmentdifferenzierung bewirken.

Bei Insekten wird angenommen, daß für die Weiterentwicklung und die Organisierung des Keims ein einheitliches Differenzierungszentrum verantwortlich ist. „Von diesem Differenzierungszentrum aus schreiten die Zellansammlungen und später die morphogenetischen Prozesse räumlich und zeitlich fort... Vom Differenzierungszentrum geht auch die Segmentierung des Körpers aus“ (Kühn, 1965, S. 362).

Bock kam durch einen Vergleich seiner Ergebnisse an *Chrysopa*, bei der bereits die Furchungsenergidien Material für die Bildung des Thorax und des 1. Abdominalsegments liefern, mit den Ergebnissen Krauses an *Tachycines*, wo das Material für den gesamten postcephalen Keimstreif erst durch die Tätigkeit einer Proliferationszone geliefert wird, zu der Vermutung, daß es sich bei der „Voraussetzung für die Weiterentwicklung der Keimteile“, also der Keimstreifbildung, und bei der „Gliederung der Achse und Sonderung der Organanlagen“, also der Segmentbildung und -differenzierung, um zwei „inhaltlich verschiedene Vorgänge handelt“ (1942, S. 238). Diesem Hinweis ist in der Insektenembryologie nicht weiter nachgegangen worden.

Zusammenfassung

In diesem 1. Teil der Untersuchungen über die Entwicklung des postnauplialen Keimstreifs bei *Diastylis rathkei* wird die Furchung, die Blastodermbildung und die Entstehung fast sämtlicher Elemente des postnauplialen Keimstreifs bis zu ihrer Anordnung in Querreihen beschrieben. Die Voraussetzungen für eine solche Arbeit an fixiertem Material werden definiert.

Die ersten 5 Teilungen sind synchron. Die Furchungsenergidien wandern zur Peripherie und besetzen gleichmäßig die Eioberfläche. Ein möglicherweise gleichartiges Entwicklungsprinzip für die ersten Teilungen wird diskutiert.

Die erste Differenzierung erscheint in der 6. Teilung. 2—3 Zellen bleiben in der Teilung zurück; besonders eine Zelle davon ist durch

ihren eng begrenzten Umriß gekennzeichnet. Es resultieren 62-, 63-, und 64-Zellenstadien.

Das Gastrulationszentrum wird in einem Stadium von ca. 120 Zellen durch 2 dicht zusammenliegende Kerne markiert, um die herum 4—6 Zellen sich später als die übrigen Blastodermzellen teilen. Ihre Spindeln stehen radial auf das Gastrulationszentrum zu, der zentripetale Kern bleibt kleiner als der äußere Schwesterkern.

Der Blastoporus wird in einem Stadium von ca. 220 Zellen umgeben von einem Ring von Zellen. Hinter diesem Ring liegt ein Feld großkerniger Zellen, deren vordere in einem Halbkreis angeordnet sind. Diese vorderen Zellen sind die Vorläufer der Ektoteloblasten.

Die Ektoteloblasten (ET) wandern um die Blastoporusregion herum nach vorne und vereinigen sich unter Einschluß eines mittleren ET zu einer nach hinten gebogenen Reihe.

Die ersten ET-Derivate werden bereits vor dem Zusammenschluß der beiden ET-Reihen abgegeben. Eine Teilungswelle läuft von innen nach außen. Der relative zeitliche Teilungsvorsprung der inneren Zellen vor den äußeren wurde berechnet und graphisch dargestellt.

Vor die ET-Derivate wandern von den Seiten großkernige Zellen nicht-ektoteloblastischen Ursprungs und schließen sich zu den hintereinander liegenden Reihen (2) und (3) zusammen. Diese Reihen teilen sich zweimal von innen nach außen.

Vor der Reihe (2) erscheinen zwei weitere Reihen (1) und (0) mit nur wenigen Zellen. Diese beiden Ektodermreihen teilen sich einmal von innen nach außen.

Die nicht-ektoteloblastischen Reihen (0) bis (3) liefern das Ektodermmaterial für die 1. und 2. Maxille sowie für den vorderen Teil des 1. Thoraxsegments. Für einen ausführlichen Nachweis dieser Behauptung wird auf den 2. Teil dieser Arbeit verwiesen.

Es werden XII Reihen von ET-Derivaten (e-Reihen) abgegeben. Jede der e-Reihen teilt sich zweimal von innen nach außen durch, so daß pro e-Reihe bis zum Beginn der differentiellen Teilungen 4 Reihen gebildet worden sind.

Nach Abgabe der XII. e-Reihe teilen sich die ET wieder inäqual, aber die hintere Reihe hat Zellen mit kleineren Kernen als die vordere. Beide Reihen XIII und XIV teilen sich zweimal von innen nach außen.

Die Bildung der Mesoteloblasten (MT) ist auf 2 Paar MT-Mutterzellen zurückzuführen. Die Teilungen dieser Mutterzellen werden beschrieben.

Die Ektodermreihe (3) wird von 3 Mesodermzellen jederseits unterlagert, die von MT_3 und MT_4 abstammen. Erst die I. e-Reihe wird von einer Querreihe von 4 Mesodermzellen jederseits unterlagert, von denen jede von einem der 4 MT abstammt.

Es werden 12 Reihen von je 8 MT-Derivaten abgegeben. Danach teilen sich die MT wieder inäqual, aber diesmal hat die hintere, 14. Reihe die Zellen mit den kleineren Kernen.

In der Diskussion wird der Versuch gemacht, durch Vergleich mit der Entwicklung anderer Krebse und Arthropoden, bes. Insekten, Anhaltspunkte für eine entwicklungsmechanische Deutung einiger Ergebnisse zu finden.

Die erste Differenzierung hängt wahrscheinlich mit dem Eindringen der Furchungsenergiden ins Periplasma zusammen.

Die Frühentwicklung zeigt — was die Zellkonstanz einer Anlage betrifft — determinative und nichtdeterminative Merkmale. Das frühe Erscheinen einer Differenzierung könnte zusammenhängen mit der relativen Größe des determinierten Areals. Die Art der Differenzierung wäre dann trotz verschiedener Erscheinungsform qualitativ gleich.

Die Bildung von Ektodermreihen vor den ET-Derivaten legt nahe, daß die ET nur kompetentes Material für die nachfolgende Segmentdifferenzierung liefern, daß also ein qualitativer Unterschied zwischen Keimstreifbildung und Keimstreifdifferenzierung besteht.

Die für viele Malakostraken gemachte Aussage, postnaupliale Segmente würden „teloblastisch“ gebildet, ist sicher unzutreffend, da bei *Diastylis* 1. die nicht-ektoteloblastisch gebildete Ektodermreihe (3) von Derivaten der Mesoteloblasten unterlagert wird und 2. die späteren Intersegmentalfurchen nicht mit den genealogischen Grenzen der ET-Derivate übereinstimmen.

Summary

The first part of the investigations on the development of the post-naupliar germ band in *Diastylis rathkei* deals with the description of the segmentation of the egg, the formation of the blastoderm, and the appearance of nearly all cell-elements of the post-naupliar germ band up to their arrangement in rows. Prerequisites for gathering unquestionable results through fixed material are defined.

The first 5 cleavages are synchronous. The energids migrate to the egg-periphery and occupy it evenly. A developmental process probably equal for the first cleavages is discussed.

The earliest differentiation appears during the sixth cleavage. 2—3 cells lag behind; one of them particularly occupies a restricted area. As a result of this cleavage the 62- and the 63-celled stage precede the 64-celled stage.

In a stage of about 120 cells, the gastrulation center is marked by 2 nuclei lying close together. They are surrounded by 4—6 cells cleaving later than the others. Their spindles point towards the gastrulation center; the centripetal nucleus remains smaller than its sister nucleus.

In a stage of about 220 cells, the blastopore is surrounded by a ring of cells. Behind this ring, there is an area of cells with large nuclei, the most anterior ones being arranged in a crescentic manner. These anterior cells are the precursors of the ectodermal teloblasts.

The ectodermal teloblasts (ETs) migrate around the blastoporal area and unite in front of it, including one median teloblast. They form a crescentic row open towards the posterior end.

The first descendants of the ETs are budded off even before the two rows of ETs are united. A wave of mitoses runs from the middle towards the outer end. An estimate is made in how far the inner cells are in advance of the outer ones.

Cells with larger nuclei that are of non-teloblastic origin migrate in front of the teloblastic descendants and unite in order to form two rows, (2) and (3): one behind the other. These rows cleave twice with their spindles orientated parallel to the median line.

Furthermore, in front of row (2) there appear two rows, (1) and (0), of non-teloblastic origin. These ectodermal rows cleave once.

The non-teloblastic rows (0) to (3) form the ectoderm of the first and second maxillae as well as the anterior part of the first thoracic segment.

12 rows of ectodermal cells are budded off from the ETs. Each row cleaves twice, the result being 4 rows respectively.

After the twelfth row has been budded off the ETs cleave again, but at this time the posterior row is formed by smaller cells. The rows XIII and XIV cleave twice.

The formation of the mesodermal teloblasts (MTs) can be traced back to two pairs of ancestral cells. The cleavages of these ancestral cells are described.

The ectodermal row (3) is underlain by 6 mesodermal cells which are descendants of MT_3 and MT_4 . The first and the following rows of ectoteloblastic descendants are underlain by 8 mesodermal cells each. These cells are descendants of MT_{1-4} .

12 rows of mesodermal cells are budded off from the MTs. After this, the MTs cleave again, but at this time the posterior row is formed by smaller cells.

In the discussion an attempt is made to analyse some results in the view of developmental mechanisms revealed in other Crustaceans and Arthropods especially Insects.

The earliest differentiation may be brought about by penetration of cleavage-energids into the periplasmatic layer.

The early development of *Diastylis* shows a mixture of determinative and non-determinative characters. A differentiation probably appears earlier, when the determined area is large. In spite of early respec-

tively delayed differentiation of the cells, the structure in question may be initiated by the same inducers.

The formation of ectodermal rows in front of the ectoteloblastic descendants leads to the suggestion that the ETs only supply material for the succeeding metameric differentiation, and that there is a qualitative difference between formation and differentiation of the germ band.

The assumption made for many Malacostraca that a post-naupliar segment is of "teloblastic" origin, is by no means precise. In *Diastylis* the non-ectoteloblastic ectodermal row (3) is underlain by mesoteloblastic descendants, and the intersegmental furrows of the later embryo do not match at all the genealogical limits between the ectodermal rows.

Literatur

- Aiyer, R. P.: On the embryology of *Palaemon idae* Heller. Proc. zool. Soc. Bengal **2**, 101—131 (1949).
- Anderson, D. T.: On the embryology of the Cirripede Crustaceans *Tetraclita rosea* (Krauss), *Tetraclita purpurascens* (Wood), *Chthamalus antennatus* (Darwin) and *Chamaesipho columna* (Spengler) and some considerations of Crustacean phylogenetic relationships. Phil. Trans. B **256**, 183—235 (1969).
- Baldass, F. v.: Entwicklung von *Holopedium gibberum*. Zool. Jb. Anat. **63**, 399—454 (1937).
- Entwicklung von *Daphnia pulex*. Zool. Jb. Anat. **67**, 1—60 (1942).
- Baker, J. R.: Experiments on the action of mordants. 2. Aluminium—haematein. Quart. J. micr. Sci. **103**, 493—517 (1962).
- Bergh, R. S.: Zur Entwicklung des Keimstreifens von *Mysis*. Zool. Anz. **15**, 436—440 (1892).
- Beiträge zur Embryologie der Crustaceen. I. Zur Bildungsgeschichte des Keimstreifens von *Mysis*. Zool. Jb. Anat. **6**, 491—528 (1893).
- Bigelow, M. A.: The early development of *Lepas*. A study of cell-lineage and germ-layers. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard **40**, 61—144 (1902).
- Bock, E.: Wechselbeziehungen zwischen den Keimblättern bei der Organbildung von *Chrysopa perla* (L.). I. Die Entwicklung des Ektoderms in mesodermdefekten Keimteilen. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **141**, 159—247 (1942).
- Brooks, W. K.: *Lucifer*: a study in morphology. Phil. Trans. B **173** (1), 57—137 (1882).
- Butschinsky, P.: Zur Embryologie der Cumaceen. Zool. Anz. **16**, 386—387 (1894).
- Observations sur le développement des Malacostracés. Zap. Novoross. Obshch. Estest. **19** (2), 1—216 (1895) (zitiert nach Zimmer, C. 1941).
- Delsman, H. C.: Die Embryonalentwicklung von *Balanus balanoides* Linn. Tijdschr. ned. dierk. Vereen., Ser. II, **15**, 419—520 (1917).
- Dohle, W.: Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. Zool. Jb., Abt. Anat. **81**, 241—310 (1964).
- Fuchs, K.: Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* Jurine. Zool. Jb., Abt. Anat. **38**, 103—156 (1914).
- Geyer-Duszyńska, I.: Experimental research on chromosome elimination in Cecidomyidae (Diptera). J. exp. Zool. **141**, 391—447 (1959).

- Gorham, F. P.: The cleavage of the egg of *Virbius zostericola* Smith. A contribution to Crustacean cytogeny. *J. Morph.* **11**, 741—746 (1895).
- Grschebin, S.: Zur Embryologie von *Pseudocuma pectinata* Sowinsky. *Zool. Anz.* **35**, 808—813 (1910).
- Hadorn, E.: Problems of determination and transdetermination. In: Genetic control of differentiation. Brookhaven Symposia in Biology **18**, 148—159 (1965).
- Heymons, R.: Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica* **33**, 1—244 (1901).
- Hickman, V. V.: The embryology of the Syncarid Crustacean, *Anaspides tasmaniae*. *Pap. Proc. R. Soc. Tasmania* 1936, 1—35 (1937).
- Ishikawa, C.: Über das rhythmische Auftreten der Furchungslinie bei *Atyephira compressa* de Haan. *Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **15**, 535—542 (1903).
- Iwanoff, P. P.: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **10**, 62—161 (1928).
- Jacobs, M.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Copepodenei (*Cyclops viridis* Jurine). *Z. wiss. Zool.* **124**, 487—541 (1925).
- Johannsen, O. A., Butt, F. H.: Embryology of Insects and Myriapods. The developmental history of Insects, Centipedes and Millepedes from egg deposition to hatching. New York and London: McGraw-Hill 1941.
- Kajishima, T.: Experimental studies on the embryonic development of the Isopod Crustacean, *Megaligia exotica* Roux. *Annot. zool. jap.* **25**, 172—181 (1952).
- Kaudewitz, F.: Zur Entwicklungsphysiologie von *Daphnia pulex*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **144**, 410—447 (1950).
- Krařínska, M.: On the development of "*Eupagurus prideauxi*" Leach. *C. R. 12^e Congr. intern. Zool. Lisbonne 1935* **1**, 554—566 (1936).
- Krause, G., Sander, K.: Ooplasmic reaction systems in Insect embryogenesis. *Adv. Morphogenes.* **2**, 259—303 (1962).
- Krüger, K.: Zur Lebensgeschichte der Cumacee *Diastylis rathkei* (Kröyer) in der westlichen Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* **3**, 374—402 (1940).
- Kühn, A.: Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommer-eier von *Polyphemus pediculus* de Geer. *Zool. Jb., Abt. Anat.* **35**, 243—340 (1913). — Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie, 2. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York:Springer 1965.
- Länge, H.: Bau und Entwicklung der blutbildenden Organe von *Asellus aquaticus* L. *Z. wiss. Zool.* **161**, 144—208 (1958).
- Locke, M.: The development of patterns in the integument of Insects. *Adv. Morphogenes.* **6**, 33—88 (1967).
- Mahr, E.: Struktur und Entwicklungsfunktion des Dotter-Entoplasmasytems im Ei des Heimchens (*Gryllus domesticus*). Wilhelm Roux'Arch. Entwickl.-Mech. Org. **152**, 263—302 (1960b).
- Normale Entwicklung, Pseudofurchung und die Bedeutung des Furchungszentrums im Ei des Heimchens (*Gryllus domesticus*). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **49**, 263—311 (1960a).
- Malm, M.: p-toluenesulphonic acid as a fixative. *Quart. J. micr. Sci.* **103**, 163—171 (1962).
- Manton, S. M.: On the embryology of a Mysid Crustacean, *Hemimysis lamornae*. *Phil. Trans. B* **216**, 363—463 (1928).
- On the embryology of the Crustacean *Nebalia bipes*. *Phil. Trans. B* **223**, 163—238 (1934).
- Concerning head development in the Arthropods. *Biol. Rev.* **35**, 265—282 (1960).
- McMurrich, J. P.: The formation of the germ-layers in the Isopod Crustacea. *Zool. Anz.* **15**, 271—275 (1892).

- McMurrich, J. P.: Embryology of the Isopod Crustacea. J. Morph. **11**, 63—154 (1895).
- Nair, K. B.: The reproduction, oogenesis and development of *Mesopodopsis orientalis* Tatt. Proc. Indian Acad. Sci. (B) **9**, 175—223 (1939).
- On the embryology of *Squilla*. Proc. Indian Acad. Sci. (B) **14**, 543—576 (1942).
- The embryology of *Caridina laevis* Heller. Proc. Indian Acad. Sci. (B) **29**, 211—288 (1949).
- Nair, S. G.: On the embryology of the Isopod *Irona*. J. Embryol. exp. Morph. **4**, 1—33 (1956).
- Needham, A. E.: The structure and development of the segmental excretory organs of *Asellus aquaticus* (Linné). Quart. J. micr. Sci. **83**, 205—243 (1942).
- Nusbaum, J.: Zur Entwicklungsgeschichte des Mesoderms bei den parasitischen Isopoden. Biol. Zbl. **18**, 557—569 (1898).
- Ōishi, S.: Studies on the teloblasts in the Decapod embryo. I. Origin of teloblasts in *Heptacarpus rectirostris* (Stimpson). Embryologia (Nagoya) **4**, 283—309 (1959).
- Studies on the teloblasts in the Decapod embryo. II. Origin of teloblasts in *Pagurus samuelis* (Stimpson) and *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan). Embryologia (Nagoya) **5**, 270—282 (1960).
- Penners, A.: Regulation am Keim von *Tubifex rivulorum* Lam. nach Ausschaltung des ektodermalen Keimstreifs. Z. wiss. Zool. **149**, 86—130 (1937).
- Petriconi, V.: Zur Bildung des präantennalen Mesoderms bei *Neomysis integer* im Hinblick auf die Kopfsegmentierung. Zool. Jb., Abt. Anat. **85**, 579—596 (1968).
- Remane, A.: Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verh. dtsh. zool. Ges. Mainz 1949. Zool. Anz., Suppl. **14**, 16—23 (1950).
- Die Geschichte der Tiere. In: Heberer, G., Die Evolution der Organismen, 3. Aufl., Bd. I. Stuttgart: Fischer 1967.
- Richardson, K. C., Jarett, L., Finke, E. H.: Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain Technol. **35**, 313—323 (1960).
- Sander, K.: Analyse des ooplasmatischen Reaktionssystems von *Euscelis plebejus* Fall (Cicadina) durch Isolieren und Kombinieren von Keimteilen. II. Mitteilung. Die Differenzierungsleistungen nach Verlagern von Hinterpolmaterial. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **151**, 660—707 (1960).
- Sauer, H. W.: Zeitraffer-Mikro-Film-Analyse embryonaler Differenzierungsphasen von *Gryllus domesticus*. Z. Morph. Ökol. Tiere **56**, 143—251 (1966).
- Schanz, G.: Entwicklungsvorgänge im Ei der Libelle *Ischnura elegans* und Experimente zur Frage ihrer Aktivierung. Eine Mikro-Zeitraffer-Film-Analyse. Inauguraldissertation Marburg 1965.
- Schnetter, W.: Transplantation von Furchungs- und Blastodermkernen in entkernte Eier bei *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera). Verh. dtsh. zool. Ges. Göttingen 1966. Zool. Anz., Suppl. **30**, 494—499 (1967).
- Scholl, G.: Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotoniais oerstedii* Kröyer). Zool. Jb. Anat. **80**, 500—554 (1963).
- Seidel, F.: Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **126**, 213—276 (1932).
- Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims. Verh. dtsh. zool. Ges. Freiburg 1936. Zool. Anz., Suppl. **9**, 291—336 (1936).
- Das Eisystem der Insekten und die Dynamik seiner Aktivierung. Verh. dtsh. zool. Ges. Jena 1965. Zool. Anz., Suppl. **29**, 166—187 (1966).
- Bock, E., Krause, G.: Die Organisation des Insekteneies (Reaktionsablauf, Induktionsvorgänge, Eitypen). Naturwissenschaften **28**, 433—446 (1940).
- Shiino, S. M.: Studies on the embryonic development of *Panulirus japonicus* (von Siebold). J. Fac. Fish. prefect. Univ. Mie-Tsu **1**, 1—168 (1950).

- Siewing, R.: Über mehrphasige morphogenetische Vorgänge und deren Bedeutung für die Keimblätterlehre. Zool. Anz. **104**, 368—381 (1960).
- Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg und Berlin: Parey 1969.
- Sollaud, E.: Recherches sur l'embryogénie des Crustacés Décapodes de la sous-famille des «Palemoninae». Bull. biol. France Belg., Suppl. **5**, 1—234 (1922).
- Steedman, H. F.: Section cutting in microscopy. Oxford: Blackwell 1960.
- Strömberg, J.-O.: On the embryology of the Isopod *Idotea*. Ark. Zool. **17**, 421—473 (1965).
- Segmentation and organogenesis in *Limnoria lignorum* (Rathke) (Isopoda). Ark. Zool. **20**, 91—139 (1968).
- Stumpf, H. F.: Differenzierung durch die Niveauewerte eines Konzentrationsgefälles. Verh. dtsh. zool. Ges. Göttingen 1966. Zool. Anz., Suppl. **30**, 477—490 (1967).
- Taube, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Euphausiden. I. Die Furchung des Eies bis zur Gastrulation. Z. wiss. Zool. **92**, 427—464 (1909).
- Tiegs, O. W.: The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. J. micr. Sci. **82**, 1—225 (1941).
- The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart. J. micr. Sci. **88**, 165—267 (1947).
- Weldon, W. F. R.: The formation of the germ-layers in *Crangon vulgaris*. Quart. J. micr. Sci. **33**, 343—363 (1892).
- Weygoldt, P.: Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* (L.). Zool. Jb., Abt. Anat. **77**, 51—110 (1958).
- Beitrag zur Kenntnis der Malakostrakenentwicklung. Die Keimblätterbildung bei *Asellus aquaticus* (L.). Z. wiss. Zool. **163**, 342—354 (1960).
- Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Dekapoden: Embryologische Untersuchungen an *Palaemonetes varians* (Leach). Zool. Jb., Abt. Anat. **79**, 223—270 (1961).
- Wigglesworth, V. B.: A simple method for cutting sections in the 0.5 to 1 μ range, and for sections of chitin. Quart. J. micr. Sci. **100**, 315—320 (1959).
- Wolf, R.: Kinematik und Feinstruktur plasmatischer Faktorenbereiche des Eies von *Wachtliella persicariae* L. (Diptera). I. Das Verhalten ooplasmatischer Teilsysteme im normalen Ei. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **162**, 121—160 (1969).
- Kinematik und Feinstruktur plasmatischer Faktorenbereiche des Eies von *Wachtliella persicariae* L. (Diptera). II. Teil: Das Verhalten ooplasmatischer Teilsysteme nach Zentrifugierung im 4-Kern-Stadium. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **163**, 40—80 (1969).
- Zimmer, C.: Cumacea. In: Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 1. Abt., 4. Buch. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1941.
- Zograf, N.: Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von *Geophilus ferrugineus* L. K. und *Geophilus proximus* L. (Russ.). Izv. imp. Obsheh. Lyub. Estest. Antrop. Etnogr. imp. mosk. Univ. **43**, (1) 1—77 (1883).

Dr. Wolfgang Dohle
I. Zoologisches Institut
der Freien Universität Berlin
1000 Berlin 33 (-Dahlem)
Königin Luise-Straße 1—3