

Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der  
Universität Zürich.

# Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebsses.

Von

HANS ZEHNDER (Zürich).

Als Manuskript eingegangen am 23. November 1934.

## I. Teil.

Da *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. Gegenstand der verschiedenartigsten morphologischen und physiologischen Untersuchungen war, muss es verwundern, dass man über die erste Embryonalentwicklung dieses Decapoden eigentlich nur wenig weiss. Dies rührt einesteils davon her, dass die mit Eiern behafteten weiblichen Tiere nur sehr schwer zu beschaffen sind und dass anderntheils gerade die jüngsten Eier bis anhin sehr grosse Schwierigkeiten in ihrer mikrotechnischen Bearbeitung geboten haben.

Ein Teil der über die Entwicklungsgeschichte des Flusskrebsses erschienenen Arbeiten beginnt aus dem eben erwähnten Grunde in der Regel erst mit dem Blastosphärastadium, d. h. mit einem Stadium, in welchem die Eifurchung schon ihren Abschluss gefunden hat, sodass nur noch deren Resultat, nicht aber ihr Verlauf angegeben werden kann. Es seien hier besonders die Arbeiten von BOBRETZKY (1873), REICHENBACH (1877 und 1886) und HUXLEY (1881) angeführt. Die übrigen Arbeiten, welche meist älteren Datums sind, können infolge der unzulänglichen Hilfsmittel, mit welchen sie durchgeführt wurden, nur mehr ein historisches Interesse beanspruchen. Es sind dies die Untersuchungen von RATHKE (1829) und LEREBoullet (1862).

Während aus all den zitierten Arbeiten nicht mit Sicherheit ersehen werden kann, zu welchem Furchungstypus *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. gehört, scheint MORIN (1886) als einziger den Furchungsverlauf richtig erkannt zu haben. Da die Arbeit in russischer Sprache verfasst ist, fand sie leider keinen Einlass in unsere Literatur und so sind wir lediglich durch zwei kleine Ab-

bildungen in KORSCHULT und HEIDER's Lehrbuch (1892) darüber unterrichtet, doch ist aus dieser Darstellung nicht sehr viel zu entnehmen. Aus diesem Grunde war eine Neuuntersuchung wünschenswert.

Das mir in meiner Untersuchung zur Verfügung stehende Material beschaffte ich mir aus der Reppisch jenseits des Ütliberges bei Zürich, aus dem Weiher des Landerziehungsheims Kefikon (Kt. Thurgau) und aus Bruchsal (Deutschland). Da die Tiere noch lebend in meinen Besitz kamen, legte ich davon in speziell eingerichteten Bassins in unserem Institute eigene Krebszuchten an. Durch dieses zahlreiche und verschiedenartige Material wurde mir zugleich Gelegenheit geboten, die Furchungsvorgänge von *Astacus fluviatilis* (Rond.) L., sowie von *Astacus torrentium* (Schrank) studieren und miteinander vergleichen zu können. Die Untersuchung wurde sowohl an lebendem Material, wie auch an Schnittserien, welche mit Hilfe des Dioxan-Einbettungsverfahrens, kombiniert mit modernen Tinktionsmethoden, gefertigt wurden, angestellt.

Dass im Verlaufe dieser Zuchtversuche überdies noch zahlreiche, bis heute in Diskussion stehende Fragen über Kopulation, Eiablage, Befruchtung oder Festheftung der Eier geprüft werden konnten, ist selbstverständlich, doch soll hierüber an dieser Stelle nicht gesprochen werden.

### Struktur der Eier vor Beginn der Furchung.

In frisch abgelegten Eiern finden wir das Keimbläschen in zentraler Lage, umgeben von einem dichten Protoplasmahof, der durch ein feines Plasmareticulum mit der oberflächlichen Protoplasmaschicht des Keimhautblastems in Verbindung steht. Zwischen den Maschen dieses Plasmanetzwerkes liegen zahlreiche kleinere und grössere Dotterkugeln, deren Grösse gegen die Oberfläche des Eies konstant abnimmt.

Es zeigte sich sehr rasch, dass die noch weichen, aus dem Ovidukt austretenden Eier nicht in einem zeitlich bestimmt fixierten Momente ihrer Entwicklung abgelegt werden, sondern dass ihr Entwicklungsstand ein recht verschiedener ist. Daraus erklärt sich die Tatsache, dass die Eier eines und desselben Weibchens auch später oft grosse Differenzen hinsichtlich ihrer Entwicklungsstufe aufweisen.

An einer Stelle der Oberfläche zeigen sämtliche Eier ein hellleuchtendes, weisses Feld, das sich mit zunehmender Entwicklung

in seiner Grösse und Helligkeit verändert. Es ist dies eine asymmetrische Verdickung im Keimhautblastem, welche am 3. Entwicklungstage ihre maximale Ausdehnung erreicht, von hier ab stets kleiner wird und schliesslich ganz verschwindet. Diese Keimhautblastemverdickung, welche immer auf einer leicht abgeplatteten Fläche des Eies liegt, stellt die spätere Ventralseite des Eies dar, auf welcher die erste Keimanlage entsteht.

Eine interessante Beobachtung, welche ich auf zahlreichen Schnitten durch frisch abgelegte Eier machte, soll noch erwähnt werden. Es ist dies das scheinbare, zeitweise Verschwinden des Keimbläschens. Das Nucleoplasma fliesst vom Zentrum nach allen Seiten hin ab und vermischt sich mit dem übrigen Protoplasma, so dass lediglich noch Reste von feinsten Chromatinbröckchen festzustellen sind. Diese Beobachtung ist von VAN BENEDEN und BESSELS (1870) auch an Eiern von Copepoden und andern Tiergruppen ausserhalb der Klasse der Crustaceen gemacht worden.

#### Die Eifurchung.

Die Furchung der Eier setzt vom Momente der Befruchtung an ein. Die Vereinigung des weiblichen Vorkerns mit dem männlichen Vorkern erfolgt im Zentrum des Eies. Beide Vorkerne sind in diesem Stadium nackt, d. h. sie besitzen keine Membranen, sondern sind lediglich von aktivem Ooplasma umgeben, welches im feinmaschigen Plasmareticulum eingelassen ist. In diesem Stadium besitzt das Ei noch keine äusserlichen Anzeichen der Furchung.

Schon innerhalb der nächsten 12 Stunden findet die erste Teilung des Synkaryon statt. Die Form der Kernspindel, auch während der späteren Teilungen, darf für das Genus *Astacus*, wie für die Crustaceen allgemein, als sehr typisch bezeichnet werden. Der Hauptteil des Plasmas scheint, schon in der Metaphase weitgehend getrennt, als sternförmige Massen die Centrosphären zu umlagern, während die Chromosomen noch in der Aequatorialplatte liegen, woraus eine eigenartige Hantelform resultiert. Diese scheinbare Verschiebung im Ablauf des Teilungsvorganges steht in engem Zusammenhang mit dem in dieser Gruppe vorherrschenden centrolecithalen, dotterreichen Eitypus.

Nach Ablauf der Teilung des befruchteten Eikerns werden die beiden Plasmahälften vollständig durchgeschnürt. Die beiden dadurch entstandenen Tochterzellen bleiben jedoch untereinander auch weiterhin durch die Fäden des Plasmareticulums verbunden. Eine Bildung von Zellgrenzen findet jedoch entsprechend dem hier

vertretenen superficiellen Furchungstypus nicht statt. Unmittelbar im Anschluss an jede Teilung wandern die Furchungszellen eine kleine Strecke gegen die Oberfläche, stellen alsdann ihre Bewegung für kurze Zeit ein und schicken sich hierauf erneut zu einer weitem Teilung an. Auf diese Weise werden in kurzen Abständen die Stadien 2—4—8—16—32—64—128—256—512—1024 durchlaufen, womit dann der Furchungsprozess seinen Abschluss findet. Über die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Stadien orientiert uns am besten die am Schlusse beigegebene Tabelle 1.

Nach 7 intravitellinen Teilungen, während deren die Furchungszellen schrittweise vom Eizentrum weggewandert sind, treten sie überall gleichzeitig ins Keimhautblastem ein, um ein noch loses und unzusammenhängendes Blastoderm zu bilden. Nach weiteren 3 superficiellen Teilungen, welche sich etwas rascher aufeinander folgen, ist dann der Furchungsprozess beim Stadium 1024 mit einer Periblastula (nach REICHENBACH Blastosphäre) beendet, worauf die Keimblätterdifferenzierung durch Gastrulation einsetzt. Die gesamte Entwicklungszeit der Eier bis zu diesem Vorgange beträgt durchschnittlich 15—20 Tage.

Aus der vorhin angegebenen Reihe der sich folgenden Kernstadien geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass sämtliche Furchungszellen ohne Ausnahme an der Wanderung teilnehmen, dass nicht etwa einige davon ausgeschlossen werden, um im Eiinnern als Vitellophagen zu wirken. Diese Vitellophagen, welche nach den Angaben von ISCHIKAWA (1885), von KINGSLEY (1887) für die unserem Flusskrebs verwandten Dekapoden *Atyephira* und *Crangon* und von NUSBAUM (1887) für die Schizopodengattung *Mysis* festgestellt wurden, sollen nach Art amöboider Zellen den Nahrungsdotter aufnehmen, ihn hierauf verdauen und dadurch wesentlich zu seiner Auflösung beitragen.

Dieser Auflösungsprozess des Nahrungsdotters wird nun in unserm Falle nicht durch Vitellophagen, sondern durch einen in der Hauptsache chemischen Prozess verwirklicht, welcher in einer extracellulären Umwandlung der Dotterkugeln durch das aktive Ooplasma besteht. Das Ooplasma dringt vom 16-Kernstadium an mit deutlich sichtbaren, feinsten Ausläufern in die Dotterkugeln ein, welche hierauf unter Bildung typischer, sichel-förmiger Restkörper zerfallen. Im Stadium 64 ist dieser Prozess am augenfälligsten. Durch diesen fermentativen Abbau wird ein Teil des Nahrungsdotters zu aktivem Ooplasma umgewandelt und mit diesem vermischt. Der Vorgang setzt unter dem Keimhaut-

blastem, an der Oberfläche des Nahrungsdotters, ein und schreitet allmählich gegen das Zentrum vor. Er kann verfolgt werden durch eine deutlich wahrnehmbare Umstimmung in der Reaktion gegenüber Haematoxylinfarbstoffen. Während der Zeit der Vermehrung des aktiven Ooplasmas fliesst ein Teil desselben aus dem Plasmaticulum gegen das Eizentrum ab, um sich besonders im Stadium 256 daselbst anzusammeln.

Mit dem fermentativen Abbau einer grössern Anzahl von Dotterkugeln, deren Abbauprodukte sich mit dem Ooplasma vermischen und sich damit in den zwischen den übrigen Dotterkugeln vorhandenen Lücken verteilen, ist eine beträchtliche Volumenabnahme des Eies verbunden. Dadurch erklärt sich die bereits erwähnte Abplattung der Eier auf der Ventralseite, welche im Stadium 64 oft bis zur Halbkugel reduziert sein können.

Bis zum Stadium 128, d. h. bis zum Momente des Erscheinens der Furchungszellen an der Oberfläche der Eier, ist der Ablauf der Teilungen durchaus synchron. Sämtliche Furchungszellen im Eiinnern teilen sich gleichzeitig und setzen auch miteinander ihre Wanderung gegen die Oberfläche fort. Dass gelegentlich einzelne Zellen der Mehrzahl vorausziehen oder andere wiederum als Nachzügler hinderein folgen können, wird infolge der verschiedenartigen Verhältnisse im Eiinnern nicht überraschen; doch sind solche abnormale Bewegungen meist schon im folgenden Teilungsschritt wieder ausgeglichen. Vom Stadium 128 an kann jedoch eine heterochrone Zellteilung auftreten, indem die Zellen der ventralen, meist etwas abgeflachten Eihälfte sich immer etwas verspätet zu weiteren Teilungen anschicken. Diese Verschiebung im Teilungsablauf der nunmehr als Blastodermzellen zu bezeichnenden Zellen der beiden Eihälften geht nach meinen Beobachtungen jedoch nicht so weit, dass von diesem Stadium an die Kernteilungen willkürlich vor sich gehen würden. Eine weitere Zellvermehrung auf der dorsalen Eihälfte erfolgt nämlich erst, nachdem auch die Zellen der ventralen, abgeflachten Hälfte, allerdings etwas verspätet, zur Teilung geschritten sind. Nach 24 Stunden ist dann diese polare Differenz im Ablauf der Zellteilungen wiederum aufgehoben, sodass dann das Stadium 256 vorliegt.

Während bis zum Stadium 128 eher eine Geschwindigkeitsabnahme in der Teilungsfolge der Zellen wahrzunehmen ist, kann vom Momente des Eintretens der Furchungszellen in das Keimhautblastem eine Geschwindigkeitszunahme im Teilungsablauf der Blastodermzellen festgestellt werden, eine Tatsache, welche wie-

derum am besten durch die am Schlusse in Tabelle 1 notierten Zeiten ersichtlich wird.

Im Stadium 512 beobachtet man auf Schnitten im Blastoderm erstmals die Bildung der Zellgrenzen und gleichzeitig das Wachstum der primären RATHKE'schen Dotterpyramiden. Unter jeder flachen, kernhaltigen Blastodermzelle liegt ein grösserer, länglicher Dotterkörper, welcher mit seiner Längsachse gegen das Zentrum hinweist. Selbst wenn diese Dotterpyramiden ihre maximale Ausdehnung besitzen, haben sie nicht sämtlichen Dotter in sich einbezogen. Ein Rest davon bleibt stets im Zentrum isoliert übrig. Es ist dies der schon von SCHIMKEWITSCH (1885) und von REICHENBACH (1886) beschriebene Zentralkörper, der nach meiner Auffassung jedoch nicht als sekundäres Gebilde, zeitlich nach den Pyramiden, sondern mit denselben, unter dem Einfluss des zentralen Protoplasmas, das besonders im Stadium 256 aus dem Plasmareticulum gegen das Zentrum hin abfließt, entsteht.

Mit dem Stadium 1024 ist dann der Furchungsprozess beendet. Er hat zur Bildung eines allseitig gleichmässigen Blastoderms geführt, welches eine mächtige Dottermasse umschliesst. Nach KORSCHULT und HEIDER (1909/10) ist diese Form als Periblastula zu bezeichnen. Die Blastodermzellen haben sich bereits etwas abgeflacht und decken sich wie die Schuppen eines Knochenfisches in der Weise dachziegelig, dass in der Regel die im Zentrum der Ventralseite gelegenen Zellen, mit ihren äussern Rändern die nach aussen folgenden Zellen überdachen. Kerne sind innerhalb dieser Blastodermzellen von aussen nicht mehr zu beobachten; sie sind unter die Oberfläche gerückt und von Plasma bedeckt worden.

Im Zentrum der Ventralseite tritt zwischen dem 15. und 20. Entwicklungstage eine seichte Eindellung auf, an deren Rändern die Blastodermzellen eine eigenartig helleuchtende, meist weisse Farbe annehmen. Diese Eindellung führt im Verlaufe der weiteren Entwicklung zur Bildung der Gastrula und des Primitivstreifens.

Eine interessante Feststellung, welche ich im Verlaufe der vorliegenden Untersuchung machen konnte, besteht in der Aufdeckung des Zusammenhangs zwischen der äussern Erscheinungsform der Eier und der im Innern erreichten Entwicklungsstufe, welche direkt zu einer Alterbestimmung der Eier verwendet werden kann. Die Resultate dieser Korrelation sind am Schlusse in Tabelle 2 zusammengestellt.

Aus den vorliegenden Befunden geht eindeutig hervor, dass

die Astacuseier tatsächlich dem Furchungstypus mit rein superficieller Furchung und allseitig gleichzeitig erfolgender Blastodermbildung zuzurechnen sind. Die Differenzierungsprozesse, welche zur Bildung der Keimblätter oder bestimmter Organe führen, setzen erst nach dem Blastulastadium, verhältnismässig spät, ein. Während der Furchung besteht der Embryo lediglich aus einer Anzahl von Furchungszellen, wobei histologische Differenzierungen wohl kaum angedeutet sind. Das ungefurchte Ei zeigt keine organbildenden Keimbezirke, sondern die verschiedenen Substanzen sind gleichmässig im Eiinnern verteilt. Dieser einfachen Eistruktur entspricht auch die grosse Anpassungsfähigkeit der Eier, sodass eventuelle Störungen und Verletzungen mit Leichtigkeit ausgeglichen werden können. Wir erkennen daher im Herausschieben der Differenzierungsprozesse auf ein späteres Stadium die Zugehörigkeit der Krebseier zur Gruppe mit nicht determinativem Charakter der Furchung.

## II. Teil

Infolge der mikrotechnischen Schwierigkeiten, welche schon gegen das Ende der im ersten Teil dieser Arbeit beschriebenen Untersuchungen zutage traten, und die sich mit zunehmendem Alter des Untersuchungsobjektes noch mehrten, gestattete mir die Zeit nicht mehr, die weitere Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse vermittelt Schnittmethoden zu untersuchen. Ich war daher genötigt, den weiteren Entwicklungsverlauf auf Grund rein makroskopischer Beobachtungen darzustellen und mich auf die Ausbildung der äusseren Körperform des Flusskrebse zu beschränken. Meine diesbezüglichen Beobachtungen, welche sich über drei Jahre erstreckten, wurden durch das sehr günstige und zahlreiche Material, welches ich in eigenen Zuchten heranzog, sehr begünstigt. Die wesentlichsten Stadien im Verlaufe der Entwicklung wurden nach Art einer Normentafel in einer lückenlosen Serie von über 70 mikrophotographischen Abbildungen festgehalten, um dadurch einen dokumentarischen Beleg für meine Beobachtungen und eine möglichst augenfällige Darstellung der Entwicklung der äusseren Körperform des Flusskrebse zu bekommen.

Die ersten wahrnehmbaren Veränderungen am überall einschichtigen Blastoderm beziehen sich auf die Ausbildung der Bauchplattenanlage, welche symmetrisch zur Längsachse des späteren Embryos zu liegen kommt. Sie setzt sich aus der unpaaren

Entodermscheibe, der paarig davor gelegenen Thoracoabdominalanlage und den Augenanlagen zusammen. Nach kurzer Zeit stülpt sich im hinteren Drittel der Bauchplattenanlage, dem Vorderrande der Entodermscheibe entlang, eine hufeisenförmige Falte schräg nach vorne und nach der Seite ein, welche mit ihrer convexen Seite stets nach hinten gerichtet ist. Es ist die Gastralfurche, deren Schenkel sich alsbald verlängern und zu einem Oval oder Kreisrund zusammenschliessen, wobei die Entodermscheibe durch Ueberwuchern der Ränder in die Tiefe verdrängt wird.

Während des Schliessungsprozesses des Gastralmundes werden die paarigen Kopfklappen, alsdann die Mandibeln und schliesslich das 1. und 2. Antennenpaar angelegt, welche äusserlich als Ectodermverdickungen zu erkennen sind. Nach Ablauf von wenigen Tagen kann man sodann in der Mitte der Abdominalanlage als trichterförmige Vertiefung den After, bezw. die Hinterdarmsstülpung beobachten, auf welche zwischen dem 2. Antennenpaar die Bildung der sichelförmigen Mundspalte folgt. An der Umbiegungsstelle des Thoracoabdomens, durch welche der Embryo mit der Unterlage in Verbindung steht, ist in diesem Stadium die nur auf Schnitten wahrnehmbare Knospungszone zu finden, welche sämtliche auf die Mandibeln folgenden Segmente aus sich hervorgehen lässt. So erfolgt also die weitere Ausbildung der Extremitäten des Flusskrebses stets in der Richtung von vorn nach hinten.

Das Naupliusstadium, welches in der 12. Woche der Entwicklung erreicht wird, ist charakterisiert durch eine Konzentration sämtlicher Organe gegen die Längsachse des Körpers und eine gleichzeitig erfolgende, starke Verkleinerung ihrer Zwischenräume. Hinter den immer noch kleinen, rundlichen Augenanlagen folgen drei Extremitätenpaare (kleine Antennen, grosse Antennen, Mandibeln), von welchen das 2. Antennenpaar an einer Verbreiterung die sehr bald beginnende Bifurkation erkennen lässt. In diesem Stadium findet bereits eine erste embryonale Häutung statt, welche durch das nur während dieser Entwicklungsperiode quer über den Rücken verlaufende Dorsalorgan ausgelöst wird.

Nach der Anlage der Mandibeln erfolgt als weitere Neubildung die Differenzierung der beiden Maxillenpaare und der drei Paar Kieferfüsse, welche aber bereits als Derivate der Knospungszone zu bewerten sind. Die hintersten Kieferfusspaare werden jedoch von dem immer mehr nach vorne auswachsenden Thoracoabdomen überdeckt. Dieses zeigt nun nach kurzer Zeit eine Einbuchtung,



welche es in zwei endständige, seitliche Lappen zerlegt. Durch das weitere Einschneiden dieser Bucht wird nun eine Wanderung des Afters vorgetäuscht, der später in sie selbst zu liegen kommt und schliesslich auf die Ventralseite des Thoracoabdomens rückt. In Tat und Wahrheit ist die Verlagerung des Afters jedoch durch die Ueberwucherung der Telsonlappen bedingt.

Als weitere Extremitäten werden alsdann am bereits segmentierten Thoracoabdomen die Gefässe angelegt, welche, wie jenes selbst, über die Kieferfüsse hinweg gegen das vordere Körperende auswachsen. Sie bilden anfänglich einen nach hinten geschlossenen, spitzen Winkel, werden jedoch mit zunehmender Entwicklung abgebogen und kommen dadurch parallel zur Längsachse des Körpers zu liegen. Zu beiden Seiten der Embryonalanlage macht sich nun eine nach vorne und nach hinten auswachsende Falte bemerkbar. Sie ist als Thoracalschildfalte zu deuten und entspricht den Rändern des späteren Cephalothoraxpanzers. Die medianwärts sich bildende Depression wird zur späteren Kiemenhöhle.

Einige Zeit nach der Anlage der Gefässe gewahrt man am Hinterende des Embryos, hinter der Umbiegungsstelle des Abdomens, eine bläschenförmige Vorwölbung unter dem Ectoderm, welche das Herz repräsentiert. In diesem Stadium lassen sich nun zum erstenmal Eigenbewegungen des Embryos in seiner Hülle feststellen. Dieselben bestehen vor allem in einem raschen Auf- und Niederschlagen des Abdomens, sowie in intermittierenden Herzpulsationen, deren Rhythmus auf verschiedene Wassertemperaturen sehr empfindlich reagiert. Die vom Herzen auf die Blutflüssigkeit übertragene Bewegung lässt sich noch ein Stück weit in der längs über den Rücken verlaufenden Augenaorta verfolgen, welche in einer Dotterfurche dahinzieht und zwischen den beiden Augen unter die Oberfläche verschwindet. In den nun gut entwickelten Augen beginnt sich in der verbreiterten Zone der Kristallkegelzellen ein gelbliches Pigment anzuhäufen, welches in seiner Gesamtheit die Augen als sichelförmige, orangerote Masse nach aussen begrenzt. Auch in den nun zum Teil mit Gelenken und Scheren versehenen Gefässen, welche bis in die Mundgegend reichen und das Abdomen fast vollständig überdecken, tritt ein rötliches Pigment auf.

Der Embryo ist nun soweit entwickelt, dass er seine Eihüllen verlassen kann. Bevor jedoch diese Hüllen aufreissen, zeigt der Körper der Tiere eine auffällige, durch Muskelkontraktion be-

dingte Verlängerung. Beim Ausschlüpfen der Tiere verhalten sich dann besonders die Gehfüsse und das Abdomen ausgesprochen aktiv. Sie pressen von innen an die Eihüllen, bis dieselben platzen. Dabei erfolgt der Riss anscheinend nicht an einer präformierten Stelle; er kann im Gegenteil quer oder längs über den Rücken verlaufen. Bis zur völligen Befreiung hat der Embryo **d r e i H ü l l e n** zu durchbrechen:

1. das zu äusserst gelegene derbe Exochorion,
2. eine etwas dünnere, gleichbeschaffene Hülle, welche ich bereits vor dem Ausschlüpfen der Tiere als Spaltungsprodukt des Exochorions vorfand, und
3. eine sehr feine, schleierartige, dem Embryo dicht anliegende Haut, die 2. Larvenhaut, welche als Produkt einer weiteren embryonalen Häutung zu deuten ist.

Die jungen, frisch ausgeschlüpfen Tiere verändern sich nun während der ersten Lebensstage sehr rasch. Der anfänglich noch kugelige Körper beginnt sich energisch zu strecken und die dicht anliegenden Extremitäten heben sich allmählich vom Körper ab. Nur das Abdomen bleibt noch längere Zeit gegen die Ventralseite eingeschlagen. Die Jungen sind zu dieser Zeit noch sehr unselbständig. Sie bleiben durch **e i n d ü n n e s B ä n d c h e n**, das am Hinterende des Telsons aus zehn feinen, verhärteten Sekretfäden gebildet wird und an der zweiten Larvenhaut festklebt, mit dem Muttertier in scheinbarer Kommunikation. Diese Verbindung ist jedoch keine direkte, denn die feine, schleierartige Larvenhaut wird lediglich innerhalb des sich nach dem Platzen aufrollenden Exochorions mechanisch festgehalten. Interessant ist immerhin die Tatsache, dass junge Tiere, welche vor ihrer natürlichen Loslösung vom Muttertier getrennt werden, sehr rasch zugrunde gehen. Am 6. und 7. Tage nach dem Ausschlüpfen erhalten die jungen Krebse ein eigenartiges graugrünes Aussehen, welches seine Ursache im Auftreten von blauen und grünen Chromatophoren hat.

Schon in der zweiten Woche nach dem Ausschlüpfen der Tiere erfolgt die erste Häutung ausserhalb des Eies, wodurch die Jungen völlig frei und selbständig werden. Dieser Zeitpunkt fällt zusammen mit dem Verschwinden des Nahrungsdotters, der den Jungen als Reservenahrung für die ersten Lebensstage mitgegeben wird. Da die frisch geschlüpfen Krebse hinsichtlich ihrer Körperform noch tiefgreifenden Veränderungen unterliegen und zudem völlig unselbständig sind, muss wohl auch die **Z e i t d e r E n t w i c k -**

lung bis zu dieser Häutung noch zum Embryonal-leben gerechnet werden.

Das Abwerfen des ersten Panzers, der eine glashelle Chitinhülle darstellt, geschieht in derselben Weise wie beim erwachsenen Tier durch einen dorsalen Riss zwischen Cephalothorax und Abdomen, durch welchen alsdann das Junge entweicht. Der bis anhin nackte Körper wird nun mit feinen Einzelhaaren oder -borsten dicht besetzt und die Verkalkung des neuen Chitinpanzers setzt ein. Der anfänglich in amorphem Zustand vorhandene Kalk wandelt sich in Calcitkristalle um, welche sich zu rosettenartigen Sphäritenscheiben vereinigen.

Es sei mir gestattet, zum Schlusse noch über die Entwicklung des Telsons der Jungen zusammenhängend zu referieren.

Das Telson eines frisch geschlüpften Krebses weist ungefähr Kreisform auf und besitzt in seiner Mediansagittalen eine Nute. Zu beiden Seiten dieser Nute sitzen je 5, gegen die Medianlinie convergierende Sekretfäden, welche sich zu dem bereits erwähnten Bändchen vereinigen. Der übrige Rand ist bei *Astacus torrentium* mit 42—44, bei *Astacus fluviatilis* mit 50—56 Zacken besetzt. Im Innern des Telsons wachsen nun die Extremitäten des letzten echten, vor dem Telson gelegenen Segmentes, als plattgedrückte Lappen heran. Das anfänglich rundliche bis längsovale Telson wächst nach der ersten Häutung hauptsächlich in die Breite und wird queroval. An Stelle der Zacken beobachtet man ebensoviele gefiederte Borsten, wodurch eine bedeutende Vergrößerung der Ruderfläche erreicht wird. Im Auftreten dieses « larvalen Organes », d. h. dieses durch die Fiederborsten verbreiterten Telsons, das eine Reminiszenz an die Larvenstadien bei zahlreichen anderen Krebsgruppen darstellt, erkennt man eine Andeutung dafür, dass auch der Flusskrebs trotz seiner, im Vergleich zu anderen Crustaceen relativ langen Embryonalentwicklung, im Grunde auch nicht ganz eine direkte Entwicklung besitzt.

Mit der zweiten Häutung, welche am 30.—35. Tage nach dem Ausschlüpfen stattfindet, werden die, umschlossen vom Telson, herangewachsenen Pleopoden des letzten, wahren Segmentes frei. Je auf einem gemeinsamen Protopodit stehend bilden ihre Spaltäste nun die beiden paarigen, äusseren Teile des Schwanzfächers des Krebses. Uebereinstimmend mit den Resultaten der vergleichenden Anatomie sind diese Seitenplatten des Schwanzfächers als Extremitäten des letzten, echten, vor dem Telson gelegenen Segmentes anzusprechen.

Das Alter der einzelnen Entwicklungsstadien, vom Momente der Eiablage als Ausgangspunkt gerechnet, ist für beide Species aus der beigegebenen Tabelle 3 ersichtlich.

Die ausführliche Arbeit mit bildlichen, dokumentarischen Darstellungen wird 1935 in den «Acta Zoologica», Bd. 16, Stockholm, erscheinen. Die Untersuchungen wurden auf Anregung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER, gemacht, dem ich auch an dieser Stelle hierfür meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

### Zitierte Literatur.

- 1870 BENEDEN, E., VAN und BESSELS, E.; Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes. Mém. cour. et mém. étrang. Acad. R. Belgique, T. 34.
- 1873 BOBRETZKY, N.; Zur Embryologie der Arthropoden (russ.). Referat von Hoyer (deutsch) in Jahresber. Anat. Physiol. Hofmann und Schwalbe, Bd. 2.
- 1881 HUXLEY, T. H.; Der Krebs. Brockhaus, Leipzig.
- 1885 ISCHIKAWA, CH.; On the development of a freshwater macrurous crustacean *Atyephira compressa* de Haan. Quart. Jour. Micr. Sc. Vol. 25.
- 1887 KINGSLEY, J. S.; The development of the compound eye of crangon. Journ. Morph., Vol. 1.
- 1892 KORSCHULT, E. und HEIDER, K.; Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil, 2. Heft, Fischer, Jena.
- 1909 — Allgemeiner Teil. 1. und 2. Auflage, 3. und 4. Lieferung, Fischer, Jena.
- 1862 LEREBoullet, A.; Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mém. prés. div. sav. Acad. sc. Inst. impér. France, Tom. 17.
- 1886 MORIN, J.; Zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse (russ.). Sitzungsber. neuruss. Gesellsch. (Sapiski), Odessa, T. 11.
- 1887 NUSBAUM, J.; L'embryologie de *Mysis chameleo* (Thompson). Arch. zool. expér., Sér. 2, Tom. 5.
- 1829 RATHKE, H.; Untersuchung über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebse. Voss, Leipzig.
- 1877 REICHENBACH, H.; Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebse. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 29.
- 1886 — Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. Abhandl. Senkenberg. naturforsch. Gesellsch., Bd. 14.
- 1885 SCHIMKEWITSCH, W.; Einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Flusskrebse. Zool. Anz., Bd. 8.

**Tabelle 1: Mittelwerte der Entwicklungszeiten für die verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies von *Astacus torrentium*.**

Art der Teilung	Teilungsschritt	Kernzahlen	Lage der Kerne	Entw.-zeit in Tagen	Entw.-zeit in Tagen
intravitelline Teilungen	1.	1	Eimitte	0	$\frac{1}{2}$
	2.	2		1	
	3.	4		$1\frac{1}{2}$	2
		4.	8	$\frac{1}{2}$ des Eiradius	$2\frac{1}{2}$
	5.	16		3	$3\frac{1}{2}$
	6.	32		4	5
	7.	64	$\frac{4}{5}$ des Eiradius	6	8
superficielle Teilungen	8.	128	Oberfläche	10	$10\frac{1}{2}$
	9.	256	Oberfläche	11	12
	10.	512	Oberfläche	13	14
		1024	Oberfläche	15—20	

Tabelle 2: Tabelle zur Altersbestimmung der Krebseier.

Innere Verhältnisse	Äussere Verhältnisse	Alter
2-Kernstadium	Eier verändern Farbe von dunkelolivgrün gegen hellolivgrün und werden dabei formfester. Festheftung an den Pleopoden. Eier besitzen nur 1 Hülle (Dottermembran).	1 Tag
4—8-Kernstadium	Eier besitzen weisses Feld. Auftreten der unerklärlichen Krater. Eier sind am Muttertier festgeheftet und besitzen 2 Hüllen. (Dottermembran und Exochorion.)	2 Tage
16-Kernstadium Beginn der Dotterdifferenzierung von der Oberfläche gegen das Zentrum.	Krater verschwinden. Weisses Feld besitzt seine maximale Grösse und zeigt in der Randpartie zahlreiche Fett- und Oeltropfen.	3 Tage
32-Kernstadium Fortschreiten der Dotterdifferenzierung.	Weisses Feld wird kleiner und dafür leuchtender. Gewöhnlich auf einer Seite scharf begrenzt, auf der andern allmählich auslaufend.	4 Tage
32—64-Kernstadium Hauptphase der Dotterdifferenzierung.	Eier meist abgeplattet. Auf der abgeplatteten Fläche liegt das weisse Feld, das weiter im Abnehmen begriffen ist.	5 Tage
64-Kernstadium Plasmaansammlungen im Plasmareticulum.	Eier fast bis zur Halbkugel abgeplattet. Weisses Feld verblasst in seiner Farbe immer mehr und wird noch kleiner.	6 Tage
64—128-Kernstadium Plasmaansammlungen haben sich vereinigt.	Furchungszellen schimmern bereits durch den Dotter, Kerne sind aber noch nicht sichtbar.	8 Tage
128-Kernstadium Kerne haben Oberfläche erreicht. Verschiebung der Plasmamassen gegen das Zentrum.	Furchungszellen haben die Oberfläche erreicht. Kerne sind während den nun folgenden Teilungen sichtbar.	10 Tage
256-Kernstadium Starke Ansammlung von Plasma im Zentrum.	Im Zentrum der nun hexagonalen Blastodermzellen werden Kerne sichtbar.	11 Tage
512-Kernstadium Abgrenzung der Blastodermzellen. Bildung des Centralkörpers und der primären Dotterpyramiden.	Die Zahl der Blastodermzellen hat sich beträchtlich vermehrt, ihre Grösse hat abgenommen. Zellen stossen aneinander. Kerne gut sichtbar.	13 Tage
1024-Kernstadium (Blastosphärastadium) Centralkörper und primäre Dotterpyramiden.	Abflachen der Blastodermzellen, die sich nun zum Teil schuppenartig überdecken. Verschwinden der Kerne unter die Oberfläche.	15 Tage

Tabelle 3: Mittelwerte des Alters der Entwicklungsstadien des Krebses.

Stadien: <i>Astacus torrentium</i> Schrank.			<i>Astacus fluviatilis</i> (Rond.) L.	
	Monat	Wochen	Monat	Wochen
Embryonale Entwicklung.				
1. Frisch gelegtes Ei	Mitte Okt.	0	Mitte Nov.	0
2. Furchungszellen an der Oberfläche	Ende Okt.	1	Ende Nov.	1
3. Blastosphära	Anf. Nov.	2	Anf. Dez.	2
4. Entodermscheibe	Anf. Dez.	6	Mitte Dez.	5
5. Halbkreisförmiger Blastoporus	Mitte Dez.	8	Ende Dez.	7
6. Ringförmiger Blastoporus	Mitte Dez.	9	Anf. Jan.	8
7. Schliessung des Blastoporus	Ende Dez.	10	Mitte Jan.	10
8. Angelegte Mandibeln	Anf. Jan.	11	Ende Jan.	12
9. Nauplius	Mitte Jan.	12	Anf. Febr.	13
10. Angelegte Maxillen u. Kieferfüsse	Ende Jan.	13	Mitte Febr.	14
11. Angelegte Gehfüsse	Anf. Febr.	15	Anf. März	16
12. Pulsierendes Herz	Ende Febr.	18	Ende März	19
13. Stark pigmentierte Augen	Mitte März	20	Anf. April	21
14. Erscheinen der hinteren Leber- lappen	Anf. April	22	Anf. Mai	24
15. Ausschlüpfen des Embryos	Anf. Mai	26	Anf. Juni	29
Postembryonale Entwicklung.				
1. Häutung	Mitte Mai	28	Ende Juni	32
2. Häutung	Anf. Juni	31	Ende Juli	36