

VERGLEICHENDE STUDIEN  
 ÜBER DIE  
 KEIMHÜLLEN UND DIE RÜCKENBILDUNG DER INSECTEN

VON  
 VEIT GRABER

IN CZERNOWITZ.

(Mit 8 Tafeln und 32 Textfiguren.)

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 3. MAI 1888.

Einige längere Unterbrechungen abgerechnet, beschäftige ich mich bereits seit vierzehn Jahren mit Untersuchungen über die Embryologie der Insecten. Wenn ich nun gleichwohl ausser den Mittheilungen, die ich in meinem Buch „die Insecten“ (8) machte und den vor zehn Jahren erschienenen „vorläufigen Ergebnissen“ (9) bisher nichts von meinen Arbeiten publicirte<sup>1</sup>, so geschah dies aus dem Grunde, weil in mir mit der Zunahme meiner Erfahrungen die Überzeugung immer mehr die Oberhand gewann, dass auf diesem äusserst schwierigen Gebiete mit fragmentarischen Mittheilungen wenig gedient ist und dass die Erkenntnis der Entwicklungsgesetze nur durch unausgesetzte Vergleichung vieler und möglichst lückenloser Bildungsreihen gefördert werden kann. Ist doch, obwohl inzwischen mehrere, aber meist auf eine einzelne Form beschränkte Arbeiten über Insecten-Embryologie erschienen sind, seit der klassischen Darlegung der Insectenkeimblätter durch Kowalevsky (20) und seit dem gleichzeitig von Bobretzky (3) und mir (8, 9) geführten Nachweis über die Entstehung des Blastoderms aus einem Theil der im Dotter befindlichen Elemente des Protoblasts, wenn wir die neueren Studien über die ersten Theilungszustände ausnehmen, kein namhafter Fortschritt, ja im Gegentheil eher ein Rückschritt auf diesem Felde zu verzeichnen, indem mehrere neuere Forscher, unter andern die von Kowalevsky, Bobretzky und mir in weiter Verbreitung nachgewiesene Entstehung des unteren oder inneren Blattes (Hypo- oder Entoblast) aus einer Invagination des Peri- oder Ectoblasts mit Unrecht läugnen, während andere wieder hinsichtlich der Bildung des vielbesprochenen Mesenterons zu einem veralteten Standpunkt zurückkehren.

Dem obigen Grundsatz getreu hätte ich mit der Publication der Ergebnisse meiner bisherigen Untersuchungen gerne noch länger gewartet und manche Entwicklungsreihen ergänzt oder auch neue kennen gelernt, es hat sich aber bei mir im Laufe der vielen Jahre eine solche Fülle von Notizen, Präparaten und

<sup>1</sup> Zwei weitere vergleichende Arbeiten, die eine (11) „Über die Polypodie der Insectenembryonen“, die andere (12) „Über die primäre Segmentirung des Insectenkeimstreifs“ erscheinen nahezu gleichzeitig mit der vorliegenden Abhandlung.

Zeichnungen aufgehäuft, dass ich, wollte ich mit ihrer Ordnung noch länger zögern, fürchten müsste, des Materials nicht mehr Herr werden zu können.

Lediglich aus äusseren Gründen, nämlich um die Drucklegung zu erleichtern, musste ich mich entschliessen, das Werk in mehrere Theile zu sondern. Hier gebe ich zunächst eine monographische Darstellung der die Keimhüllen und die damit zum Theil zusammenhängende Rückenbildung betreffenden Thatsachen und werde dann eine viel umfangreichere auf ungefähr zwanzig Insecten sich ausdehnende Abhandlung über den Dotter und die Keimblätter folgen lassen.

Der vorliegenden Arbeit liegen eigene Untersuchungen von sechzehn Formen (aller Hauptgruppen) zu Grunde, wobei freilich manche Abtheilungen, wie z. B. die Hymenopteren, nur schwach vertreten sind. Ein grosses Gewicht musste ich auf die Prüfung der früheren und insbesondere der älteren Angaben legen, denn manche der letzteren haben einen weit grösseren Wert als ihnen von einigen jüngeren Forschern voreilig zuerkannt wird.

Bezüglich der Hauptresultate verweise ich auf das kurzgefasste Schlusscapitel und insbesondere auf die dort befindliche Tabelle, die uns, im schroffen Gegensatz mit der Anschauung einiger jüngerer Forscher (z. B. Patten's), mit einer erstaunlich grossen Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Endzustände der Keimhüllen bekannt macht.

Ganz neu ist unter Anderen das Verhalten bei *Stenobothrus* und *Lina*, dann der Nachweis eines zweiseitigen Rückenrohres und die Entdeckung, dass sich beim Maikäfer, analog wie bei den Wirbelthieren (eine Homologie bleibt wohl ausgeschlossen), zwischen Amnion und Serosa, oder, wie ich diese Hüllen nenne, zwischen Ento- und Ectoptygma (das ist Faltenblatt) Zellen des unteren Blattes einschieben.

Hinsichtlich meiner Präparationsmethode habe ich mich bereits in meiner Arbeit „über die Polypodie der Insecten-Embryonen“ ausgelassen.

Als sehr vorthellhaft zum Fixiren der Eier erweist sich nach meinen neuesten Erfahrungen das Einlegen in auf circa 80° C. erwärmte Sublimatlösung, während sich zum Färben von Schnitten ausser dem Karmin gelegentlich auch Safranin empfiehlt.

Die meist mit der Camera lucida entworfenen Zeichnungen wird man, so hoffe ich, möglichst naturgetreu finden.

---

## Allgemeiner Theil.

### Historische Entwicklung der auf die Keimhüllen- und die Rückenbildung bezüglichen Grundanschauungen und Feststellung der Terminologie.

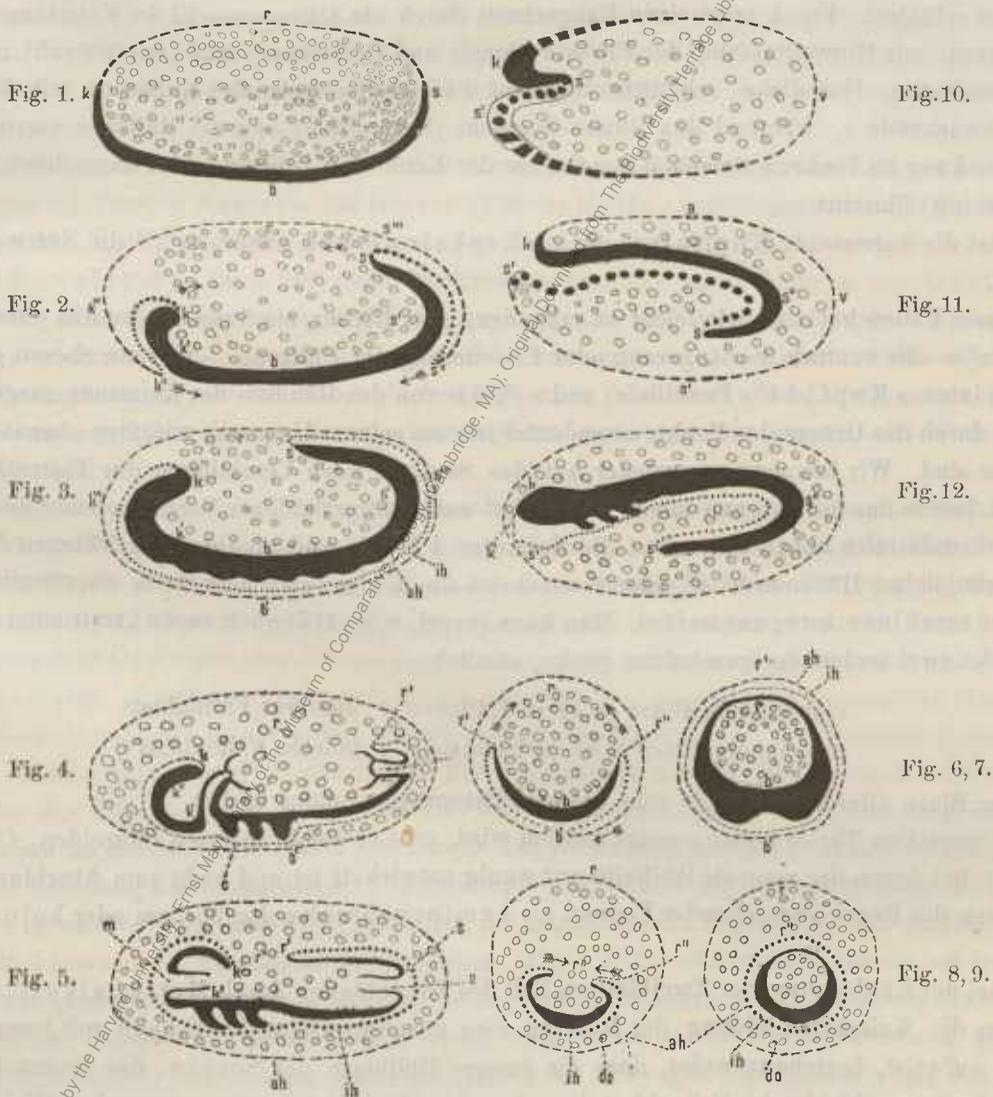
(Holzschnitt Fig. 1—12.)

Nachdem v. Kölliker (19) für die embryologische Untersuchung der Insecten den Grund gelegt hatte, wurde zuerst von Zaddach (34) und Leuckart (23), viel klarer aber noch von Weismann (32) dargethan, dass der Keim oder Embryo der Insecten aus einer blasenartig den ganzen Dotter umschliessenden und aus einer Schichte von Zellen bestehenden Haut, der Keimhaut (Blastoderm) entsteht. Diese Keimhaut sondert sich bei der Mehrzahl der Insecten bald in zwei, der Grösse und Dicke nach sehr ungleiche Zonen, nämlich in eine kleine, relativ dickwandige Ventralzone, und in eine meist relativ dünnwandige, umfangreiche (vorwiegend) dorsale Zone, deren Fortbestand gegenüber Zaddach, welcher sie sehr bald zerrissen werden und verschwinden lässt, auch zuerst Weismann sicher gestellt hat. Da die erstere, die ventrale Zone zwar, wie sich zeigen wird, nicht immer ausschliesslich, aber doch vorwiegend die Elemente für den Aufbau des Embryos liefert und vielfach eine streifenartige Form besitzt, wird sie nach dem Vorgange Zaddach's, der sie auch „Primitivtheil“ nannte, als Keimstreif (germinal band Ayers, Bauchplatte Balfour, piastra ventrale Grassi) bezeichnet. Ich selbst (8) habe diesen Blastodermabschnitt als Keimzone (Blastozone) und den übrigen Theil

der Keimhaut, der wohl allgemein nur als Hülle des die Keimzone überragenden Dotters dient, als Hüllzone (Kalymmzone) determinirt.

Oft fast gleichzeitig mit der Sonderung des Blastoderms in eine Keim- und Hüllzone — oder wenigstens bald nachher — erfolgt eine weitere Differeneirung, die zur Anlage beziehungsweise zur Ausbildung der uns hier vor Allem interessirenden eigentlichen Keimhüllen führt, unter welchen letzteren zunächst die Keimzone von aussen bedeckende zellige Häute verstanden werden.

Hinsichtlich der Entstehungsweise dieser Hüllen und der damit in Zusammenhang stehenden Lage der Keimzone wurden aber bei den Insecten schon frühzeitig zwei wesentlich verschiedene Typen erkannt von welchen zunächst der der grossen Mehrheit der Insecten zukommende gewissermassen als Normaltypus erläutert werden soll.



Andeutungen von Keimhüllen bei den in Rede stehenden durch eine vorwiegend an der Eiperipherie liegende Keimzone ausgezeichneten Insecten scheinen zum Theil bereits die ältesten Insecten-Embryologen, wie Sukow (29), Herold (17), Leuckart und vielleicht auch Zaddach beobachtet zu haben; ihre wahre Natur wenigstens zum Theil zuerst erkannt zu haben ist aber wieder Weismann's Verdienst.

Er beobachtete nämlich, wie bekannt, bei *Chironomus* eine ventralwärts gerichtete „wulstartige“ Aussackung („Duplicatur“) der Blastodermblase an der Grenze zwischen der Keim- und Hüllzone, deren weiteres gegen die Mitte der Keimzone gehendes Wachstum am deutlichsten in der Profilansicht der letzteren hervortritt, wobei die von vorne nach hinten und umgekehrt sich verlängernden und einander sich nähernden Theile dieser im Ganzen ringförmigen Ausstülpung von Weismann als Kopf- und Schwanzfalte<sup>1</sup> unterschieden wurden. Durch Verschmelzung der freien (ventralen) Ränder dieser ringförmigen Bauchfalte oder Gastropyche in einem von mir nach Analogie mit den Wirbeltieren als Bauchnabel bezeichneten Punkt entsteht eine den Embryo von aussen bedeckende Hülle, welche Weismann, im Widerspruch mit der von ihm gegebenen richtigen Darstellung ihrer Anlage (aus einer „Duplicatur“), als (einfaches) Faltenblatt bezeichnete und welche erst kurz darauf am gleichen Object Kupffer (22) und früher schon bei *Simulia* Metschnikoff (27) als zweiblättrig erkannte. Das Weitere wird durch die vorstehenden schematischen Figuren erläutert. Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch ein *Chironomus*-Ei im Keimbiasenstadium (wie in allen Figuren) mit Hinweglassung der Eihäute (Schale und Dotterhaut) und (wie überall) mit nach unten gekehrter Bauchseite. Das dicke (schattirte) Segment *kbs* ist die (schmale) Keimzone mit dem Kopfe *k* und dem Schwanzende *s*, während das dünne Segment (Kettenlinie) *ks* die Hüllzone vorstellt. Die ringförmige Aussackung im Umkreis zwischen der Grenze der Keim- und Hüllzone wird dann durch Fig. 2 (gleichfalls Längsschnitt) illustriert.

*kk'k'''* ist die sogenannte Kopffalte, die ich *Kephalopyche* nenne, *ss''s'''* die Schwanzfalte oder *Uropyche*.

Jede dieser Falten hat nun, wie leicht zu erkennen, zwei Blätter, ein äusseres (*lamina externa* Kupffer) *k'''k''* und *s'''s''* — die ventrale Verlängerung oder Erweiterung der Hüllzone — und ein ebenso grosses inneres Blatt (*lamina interna* Kupf.) *kk''* (Punktlinie) und *ss''*, das von den Rändern der Keimzone ausgeht und dessen Zellen (wie durch die Grösse der Punkte angedeutet ist) an seinem Ursprung mitunter ebenso hoch als jene der Keimzone sind. Wir kommen nun wieder auf das Stadium nach Vereinigung der Faltentheile, erläutert durch Fig. 3. Indem das äussere und innere Faltenblatt nach stattgefundener Verschmelzung der freien Faltenränder von einander sich abheben, verliert die Keimzone *kk'bs's* vollständig ihren früheren Zusammenhang mit der ursprünglichen Hüllzone *k'''s'''* oder es erscheint die Keimzone aus dem ursprünglichen Rahmen der Blastodermblase ausgeschaltet. Man kann (vergl. 8, S. 417) auch sagen „statt einer einzigen Blase haben wir jetzt zwei ineinander geschaltete Säcke, nämlich

eine äussere Blase (*a h*) = Hüllzone + äusseres Faltenblatt  
eine innere Blase (*i h*) = Keimzone + inneres Faltenblatt“,

wobei letztere Blase allerdings nur ein sehr enges spaltenartiges Lumen besitzt.

Wie im speciellen Theile näher gezeigt werden wird, gibt es einige Insecten (Musciden, Cecidomyiden?, Tachiniden?) bei denen die ventrale Hüllfalte nur wenig entwickelt ist und nicht zum Abschluss gelangt. Ich stelle diese von der Regel abweichenden Formen als hemiptychische den übrigen oder holoptychischen gegenüber.

Schon bei der Entdeckung der Zweiblättrigkeit des Faltenblattes durch Metschnikoff wurde (S. 488) erkannt, dass die Keimhüllenbildung der Insecten eine ausgesprochene Ähnlichkeit mit jener der amnioten Wirbelthiere aufweist, beziehungsweise, dass die äussere Hüllblase der Serosa, das innere den Keimstreif von der Bauchseite umkleidende Faltenblatt dem Amnion der Vertebraten entspreche. Gleichwohl behielt Metschnikoff für letzteres, das er auch Deckblatt nennt, den ihm von seinem Entdecker Weismann bei-

<sup>1</sup> Dass diese Aussackung i. A. eine Ringfalte ist, habe auch ich 8, S. 415 deutlich ausgesprochen; Witlaczil's (33) Belehrung ist daher ganz überflüssig. Übrigens ist die Richtung des Wachsthum, sowie auch die Art der Vereinigung der einzelnen Faltenhüllentheile, ähnlich wie beim Wirbelthier-Amnion (vergl. n. A. Kölliker's Entwicklungsgeschichte d. Menschen und d. höheren Thiere. Leipzig, Engelmann 1876) bei den verschiedenen Insecten eine sehr ungleiche und erst näher zu studiren.

gelegten Namen bei, wendete aber gleich Ganin (7), der überhaupt nur eine Hülle kennt, auffallenderweise die Bezeichnung Amnion auf die äussere (der Serosa entsprechende) Hüllblase an. Trotz der gewissen Ähnlichkeit in der Bildungsweise der Insecten- und Vertebraten-Hüllfalte dachte indessen Metschnikoff aus mehrfachen Gründen keineswegs an eine wirkliche Homologisirung der betreffenden Hüllen. Ebenso wenig that dies Kupffer, der gegen eine solche (S. 15) unter anderen freilich die auch von Weismann gehegte und wenigstens im Sinne des letzteren ganz unrichtige Meinung anführt, dass im Gegensatz zu den Vertebraten das Insecten-Amnion am Aufbau des Embryos (Scheitelplatten etc.) betheiltigt („ad germen ipsum referendum“) wäre. Das innere Hüllblatt nennt auch er kurzweg Faltenblatt (*membrana plicata*), während er für das äussere Blatt den Namen Embryonalhülle (*involuerum embryonale*) einführt, eine Bezeichnung, die jedenfalls besser ist als die von Metschnikoff beiden Keimhüllen gegebene „provisorische Embryonalhäute“, indem mit dem letztern Terminus ausdrücklich (S. 488 Anm. 1) die, wie sich zeigen wird, nicht durchaus richtige Vorstellung verknüpft wird, dass speciell auch das innere Faltenblatt keinen Antheil an der Bildung des Embryo nimmt.“ Später wurde noch von Brandt (4) für das äussere Hüllblatt die Bezeichnung *parietales* und für das innere der Ausdruck *viscerales* Blatt abwechselnd mit dem sehr anschaulichen Terminus Halbsehide gebraucht.

Ich selbst schlage neuerdings die von mir schon früher gebrauchten und der Entwicklung unserer Kenntnis Rechnung tragenden Termini äussere und innere (Falten) Hülle, beziehungsweise die griechischen Ausdrücke *Ecto-* und *Entoptygma* vor und zwar aus folgenden Gründen. Ich theile zwar in Übereinstimmung mit Kowalevsky (20 S. 58) nicht im Entferntesten das unter Anderen von Ganin gegen den Gebrauch der den Wirbelthieren entnommenen Ausdrücke *Serosa* und *Amnion* angeführte Bedenken, dass die Keimblätter verschiedener Thierstämme einander nicht homolog sein können und ich bin sogar in der Lage durch meine Beobachtungen gewisse histologische Differenzen zum Theil auszugleichen, es scheint mir aber andererseits doch eine wirkliche Homologisirung blosser Keimhautfalten bei Insecten und Wirbelthieren nicht hinlänglich begründet zu sein.

Die vorwiegend auf rascher Zelltheilung beruhende Flächenvergrösserung der Keimhaut kommt aber nicht bloß in der Bildung der nach aussen sich stülpenden und ventral sich ausbreitenden Hüllfalte zum Ausdruck, sondern es entsteht, wie zuerst Weismann nachwies und wie die Vergleichung der Holzsehnittfiguren 2 und 3 erläutert, gleichzeitig und im unmittelbaren Zusammenhang mit letzteren auch eine nach innen und gegen den Rücken einspringende Duplicatur, die ich vor Jahren (8, S. 636) schon im Gegensatz zur ersteren als blastodermale Dorsalfalte<sup>1</sup> bezeichnet habe und für die ich jetzt den Ausdruck *Notoptyeche* vorschlage. Das innere Blatt dieser Dorsalfalte (*k' l, s' s'*) ist, wie die eitrten Schemata lehren, der Dorsaltheil des Keimstreifs, während das äussere Blatt derselben die dorsale Fortsetzung des inneren Blattes der Ventralfalte, also die Innenhülle oder das *Entoptygma* (*k'' s''*) ist. Die Bildung der Dorsalfalte führt aber, was wohl zu beachten, anfangs nicht im ganzen Umfang des Keimstreifs zur Herstellung der Rückenwand des Embryos, beziehungsweise zur Erhöhung der Seitenwände („Seitenplatten“) desselben. Speciell am Medianschnitt (Fig. 3) entspricht nur die dorsale Verlängerung des Kopftheiles, der sogenannten „Kopfkappe“ *k' k* und auch nur zum Theile der Rückenwand der ausgebildeten Kopfkapsel (Fig. 4 *k'' k*), während die dorsale, oft fast nach vorne bis zum Kopf reichende Ausbreitung am Hinterleibe (Fig. 3 *s' s*) bekanntlich nichts anderes als der Banchtheil des anfangs in der angegebenen Richtung sich rasch verlängernden (und der Rückenwand noch ganz entbehrenden) Schwanztheiles (das ist des Hinterleibsendes) ist. Es ergibt sich dies nämlich, wie schon Weismann zeigte, daraus, dass der erwähnte Rückentheil bald wieder in Folge einer starken Zusammenziehung

<sup>1</sup> Witlaezil's Einwand gegen diese Bezeichnung (l. c. S. 640) ist mir nicht ganz klar; denn, wenn auch, wie er sagt, „der zweite Vorgang (Dorsalfaltung) ganz ähnlich“ wie der erste ist, so ist er ihm gleichwohl ganz entgegengesetzt und muss dem entsprechend auch unterschieden werden.

Zudem spricht auch Kowalevsky, den ich, wie ich meine, alle Embryologen zum Muster nehmen dürfen, bei der Biene (20, S. 46) gleichfalls von einer „unteren“ und „oberen“ Falte.

des ganzen Keimstreifs und wohl insbesondere des „umgeschlagenen“ Abdominalendes verschwindet, worauf dann das Schwanzende, wie in Schema Fig. 4 veranschaulicht ist, mit dem After (a) am Hinterpol des Eies liegt.

Wenn aber auch die Entwicklung der Dorsalfalte anfänglich speciell am Abdomen wenig oder nichts zur Erhöhung der Leibeswand (des Ectoderms) des Embryos nach oben beträgt, so ist dieses Wachstum, das wir der Kürze wegen, obzwar es sich hiebei mitunter nur um die Herstellung der Seitenwände handelt, als Rückenbildung bezeichnen, dennoch und bis zu einem gewissen Grade wenigstens allgemein, an jene Dorsalfalte geknüpft. Im Verlaufe dieser Abhandlung wird der unumstößliche Beweis geführt werden, dass, im Gegensatz zur Meinung einiger Forscher, die auf Grund vereinzelter und ungenügender Beobachtung Alles über denselben Leisten schlagen wollen, die Herstellung und der Abschluss der Rückenwand in der That bei verschiedenen Insecten ganz fundamentale Differenzen aufweist. Hier aber sollen zunächst, behufs Einführung in die ganze Frage und Klarstellung der Fragepunkte, nur die bisher bekannt gewordenen Hauptbildungsarten kurz zur Sprache kommen.

Unter diesen bisher dargestellten Bildungsarten erscheint nun unstreitig (vgl. 8, S. 441) die zuerst von Melnikow (26) an einem sehr durchsichtigen Käfer (*Donacia*)-Ei geschilderte weitaus als die einfachste und natürlichste. Sie beruht, kurz ausgedrückt, darauf, dass die (am Querschnitt Fig. 6 mit  $br'$   $b'$   $ubr''$   $b'$  markirten) lateralen Theile der oben charakterisirten Dorsalfalte, analog den Lateraltheilen der ventral wachsenden Hüllfalte, nach oben (in der Richtung der Pfeile) sich verlängern und in einem von mir schon früher (8, 9) als Rücken nabel bezeichneten Punkte mit einander verschmelzen. Heben sich nämlich nach ihrer Verschmelzung die beiden Blätter der Dorsalfalte, ähnlich wie nach der Hüllfaltenschliessung auf der Bauchseite, wieder von einander ab, so erhalten wir (vergl. Xylogramm 7) eine am Rücken geschlossene Leibeswand (dicker schattirter Ring  $br$ ) — als inneres Blatt der Dorsalfalte — und ferner, rings um dieselbe eine (dorsal vervollständigte) blasenartige Innenhülle (Punktlinie  $ih$ ) — als äusseres Blatt der in Rede stehenden Rückenduplicatur.<sup>1</sup> Ausserdem wurde der gleiche Rückenbildungsvorgang von Kowalevsky bei der Biene und in vollständig überzeugender Weise, nämlich an Schnitten durch Schmetterlingseier zuerst von mir (9, S. 637) und später von Tichomiroff (30) beim Seidenspinner nachgewiesen.

Hier sei nun zunächst des Verhaltens des Dotters zum Embryo, beziehungsweise zu den Ventral- und Dorsalfalten kurz Erwähnung gethan. Bei den meisten Insecten ist, wie man weiss, der Abstand zwischen Innen- und Aussenhülle auf der Bauchseite wenigstens an einer Stelle so eng, dass der Dotter (durch die dorsalen Mündungen der Falten) zwischen dieselben nicht einzudringen vermag. So finden wir z. B. an einem Medianschnitt durch ein *Hydrophilus*- (oder *Stenobothrus*-) Ei (Fig. 4) eine dünne Dotterschichte (durch Ringe angedeutet) zwischen Ento- und Ectoptygma zwar am Kopf- und Abdominaltheil, aber nicht am Brusttheil (zwischen  $c$  und  $b'$ ).

Da sich nun ferner bei genauer Untersuchung herausstellt, dass die beiden Hüllen an der dotterlosen Stelle enge aneinanderhaften, so nenne ich diesen Zustand (partielle-ventrale) Symptychie, das ist (theilweise) Verwachsung der Faltenhüllen, und die betreffenden Insecten symptychische. Anders ist das (durch die Fig. 5, 8. u. 9 veranschaulichte) Verhalten unter Anderen bei den Schmetterlingen.

Wie nämlich an Schnitten zuerst von Kowalevsky und dann von mir und Bobretzky (3) und Tichomiroff nachgewiesen wurde, dringt hier der Dotter ringsum in die ventrale Ringfalte ein und umgibt den Embryo von der ganzen Bauchseite. Diesen Zustand nenne ich im Gegensatz zum obigen Asymptychie. Es ist aber zu bemerken, dass, was für die von mir an Schnitten untersuchten Formen (*Gastropacha* und *Sphinx*) allerdings nicht gilt, nach Tichomiroff beim Seidenspinner (vergl. u. a. seine Textfigur 45, S. 63 *a m r*)

<sup>1</sup> Seiner Zeit (8, S. 440, Fig. 147 C und S. 441 habe ich Melnikow so verstanden, als ob das äussere Blatt der Dorsalfalte (Entoptygma) der Leibeswand im Wachstum nach oben vorauseilte. Es ist aber nirgends von einer Trennung der beiden Blätter vor dem Rückenschluss die Rede und es heisst S. 147 ausdrücklich, das Entoptygma „erscheint mit Ausbreitung der Seitenlappen [(und der Seitenwände?) über den ganzen Dottersack hinübergezogen“.

Ecto- und Entoptygmazellen stellenweise durch commissurenartige Ausläufer verbunden sind.

Noch auffallender ist ein Unterschied im Verhalten des Dotters zur Dorsalfalte oder Notoptyche. Während nämlich bei den meisten Insecten, wie schon seit Zaddach und Weismann bekannt ist, die freien (dorsalen) Ränder der Notoptyche (vergl. Xylogramm 6) hart unterhalb der Aussenhülle hinwachsen und, wo allenfalls die Hüllen verschwinden, doch die Seitenwände des Keimstreifs über dem (dann ganz oder doch zum grösseren Theile in den Mitteldarm des Embryos eingeschlossenen) Dotter sich zusammenneigen, wurde speciell bezüglich der Schmetterlinge an Schnitten zuerst von mir (8 S. 443, Fig. 148 und 9 S. 638) und später von Tichomiroff ein anderer Vorgang constatirt. Die Seitenwände der Notoptyche dieser Insecten (vergl. Xylogramm 8, 9 und 4) haben nämlich einen weit kleineren Krümmungsradius als die Aussenhülle und kommen daher derart innerhalb des Dotters (bei  $r''$ ) zum dorsalen Abschluss, dass die Rückenseite des geschlossenen Embryos (Fig. 9) durch eine meist sehr dicke Dotterschicht von der Aussenhülle getrennt ist. Da, wie sich später zeigen wird, meine frühere Bezeichnung dieser Zustände als Innen- und Aussenkeim (ento- und ectoblastische Insecten) nicht mehr ganz entsprechend ist, nenne ich die gewöhnliche Embryonalbildung (mit rings eingeschlossenem Dotter) die perilekithische und letztere, bei der der geschlossene Embryo ganz oder doch grösstentheils von Dotter umgeben ist oder im (äusseren) Dotter liegt, die entolekithische. Ganz im Dotter versenkt sind im geschlossenen Zustand die Embryonen der (bisher untersuchten) Schmetterlinge (asynptychisch-entolekithisch oder holentolekithisch) nur theilweise und an einer (ventralen) Stelle an der Aussenhülle angeheftet nach meinen neuesten später zu schildernden Untersuchungen manche Akridier (*Stenobothrus*), auf die dann die Bezeichnung symptychisch-entolekithisch oder merentelokithisch anzuwenden wäre.

Wir kommen nun zu jenen Arten von Rückenbildung, welche nicht auf einer Vereinigung der Notoptyche auf der Rückenseite beruht oder bei der mit andern Worten die Rückenfalte (als Ganzes genommen) vor ihrem Abschluss einen Wachstumsstillstand erfährt. Was nun die bisher beschriebenen ziemlich mannigfaltigen Modificationen dieser Bildungsart betrifft, so haben sie das Gemeinsame, dass es zu einer Zerreissung beider Faltenhüllen oder wenigstens einer derselben kommt. Mit Rücksicht darauf nenne ich diese Bildungsformen rhegmagenie (und unterscheide wieder Ampho- und Monorhegmagenie) und die früher charakterisirte arhegmagenie — Ausdrücke, die zuerst Weismann aber in einem andern (inzwischen als falsch nachgewiesenen) Sinne gebraucht hat.<sup>1</sup> Dieser Hüllenriss wurde zuerst von Metschnikoff bei mehreren Rhynchoten beobachtet und speciell bezüglich *Simulia* angenommen, dass die (ventral gerissene) Aussenhülle nach dem Verschwinden [resorbirt werden?] der Innenhülle auf dem Rücken sich zusammenzöge, letzteren schliesse und in seine Wandungen übergienge. Ein, wie die Folge lehrte, unzweifelhaft auf eine am Rücken concentrirte (gerissene) Hülle zu beziehendes Gebilde hatte aber schon Zaddach (in Fig. 38 bis 40 D) deutlich abgebildet, es aber irrtümlich als zusammengeschrumpfte Ei- (Dotter-)Haut erklärt.

Später constatirten auch andere Embryologen (Brandt, Kowalewsky, Dohrn, Heider, Witlaczil, Patten, Ayers) ein ventrales Reissen und eine darauffolgende Zusammenziehung der Hüllen auf dem noch ungeschlossenen Rücken, alle diese in ihren Ansichten sehr abweichenden Embryologen (zum Theil mit Ausnahme von Ayers) nehmen aber an, dass die sich am Rücken zum Theil aufrollenden Hüllen zur Dorsalwandbildung des Embryos nichts beitragen, sondern in toto vor dem Verwachsen der (sich selbständig schliessenden) Seitenwände (zum Theil in Form des sogenannten Rückenrohres) in den Mitteldarm dotter versenkt werden. Im Folgenden, wo diese bisher im Ganzen höchst oberflächlich (an Schnitten zuerst von Kowalewsky) studirten Verhältnisse auf Grund eigener genauer Untersuchungen eine eingehende Kritik erfahren werden, wird sich herausstellen, einmal, dass die erwähnte Ansicht mindestens nicht allgemein richtig ist und fürs zweite, dass es noch manche neue bisher gar nicht zur Kenntniss gelangte Rückenbildungs- und Hüllenendzustände gibt.

<sup>1</sup> Er meinte, dass bei *Chironomus* die Keimzone selbst einreisse.

Während bekanntlich der Vorgang der ersten Keimanlage und Hüllenbildung bei der Mehrzahl der Insecten der ist, dass die Keimzone sich vorwiegend als eine locale Verdickung<sup>1</sup> in der Peripherie der Keimhaut differencirt und dann auf der Ventralseite von einer faltenartigen Ausstülpung des als Hüllzone bezeichneten dünneren Keimhauttheiles umwachsen wird, gibt es, wie in deutlicher Weise zuerst Metschnikoff und später besonders Melnikow, Brandt und Grimm (14) gezeigt hat, auch einige Insectengruppen (Rhynchoten, Libelluliden), bei denen die Differencirung der Keim- und Hüllzone einen anderen Verlauf nimmt. Hier entsteht nämlich an der einschichtigen Keimhaut (und zwar am Hinterpol des Eies) von einer eng umgrenzten (nur mitunter — z. B. *Calopteryx* Brandt Fig. 3 — etwas verdickten) Stelle aus eine handschuhfingerartige Einstülpung (Xylogramm Fig. 10 *ks's'*) — von Metschnikoff zuerst Keimhügel genannt — die immer tiefer in den Dotter hineinwächst (Fig. 11) und sich oft — bei rasch fortschreitendem Längenwachsthum — am Ende (*s''s'*) hakenartig (mitunter — *Anis Witlaezil* — zweimal) umbiegt.

Bezüglich des histologischen Baues dieser Einstülpung, welche Metschnikoff und auch Brandt als compacte Zellmasse betrachteten, wurde — was Witlaezil (wohl als Nebensache!) ganz unerwähnt lässt — an wirklichen Schnitten zuerst von mir (8, S. 420 und 9, S. 632) und bis heute auch von mir allein der sichere Nachweis geliefert, dass es eine einfache d. i. von vorne herein einschichtige Falte der Keimhaut ist. Die eine (in unseren Xylogrammen schraffierte) Längshälfte der Wandung dieser Innenfalte (*k's''s'*) wird nun zum Keimstreif, dessen Kopftheil aussen an der Einstülpungsöffnung liegt, die andere (durch Punkte bezeichnete) und sich rasch verdünnende Längshälfte aber zu einer den Keimstreif von der Bauchseite deckenden Innenhülle, während die ganze periphereische (stellenweise (*a'a'*) lange Zeit dickbleibende) Keimhautzone die Aussenhülle ist.

Während ich seiner Zeit diese Art Keimbildung unter dem Namen der entoblastischen der gewöhnlichen oder ectoblastischen gegenüberstellte, schlage ich jetzt die Ausdrücke entoptychisch und ectoptychisch vor, womit gesagt wird, dass bei der gewöhnlichen oder ectoptychischen Bildungsweise die erste Faltung der Keimhautblase vorwiegend eine äussere ist, während bei den entoptychischen Insecten der Keimstreif und seine Hülle (das Entoptygma) aus einer inneren Falte hervorgeht.<sup>2</sup>

Zwischen der ecto- und entoptychischen Keimesentwicklung besteht indessen, wie ich schon in meinem Insectenbuch (8 S. 419—421) in ausführlicher Weise darlegte, „keineswegs ein fundamentaler Gegensatz, sondern es handelt sich lediglich um gradweise Unterschiede in der Einwärtskrümmung des Keimstreifes“. Denkt man sich nämlich die Keimzone der ectoptychischen Formen (Fig. 2) nicht bloss vom Schwanzleib (*s'*), sondern auch (und schon von vorne herein) vom Kopftheil (*k*) an nach innen gestülpt, so geht die Keimform in die entoptychische (Fig. 11) über.

Die entoptychische Faltungsweise bringt es ferner, wie ich gleichfalls schon früher gezeigt habe, auch mit sich, dass die zuerst von Brandt insbesondere bei *Hydrometra* (in s. Fig. 26—28) deutlich dargestellte ringförmige Gastroptyche, beziehungsweise die Kopf- (Xylogramm 12 *k'*) und Schwanzfalte (*s'*) relativ sehr wenig entwickelt ist. Wie die beiden Lamellen dieser Falte nach dem Zusammenschluss der letzteren sich verhalten, ist an Schnitten leider noch nie genau studirt worden; speciell nach Brandt's Darstellung — in dieser Hinsicht entschieden weit klarer als die Witlaezil's — scheint aber doch so viel sicher, dass Ecto- und Entoptygma am Bauchnabel aneinanderhaften, dass also die entoptychischen Insecten symptychisch sind.

Was schliesslich die Bildung der Rückenwand des Embryos betrifft, so beruht diese auch hier, wenigstens anfangs, auf der Ausbreitung einer (ento- oder auch perilekithischen?) Notoptyche und scheint dem Abschluss

<sup>1</sup> Bei manchen Insecten (Museiden) ist der Keimstreif nicht dicker als das primäre Blastoderm. Unter letzterem ist hier anfangs, nach meinen neuesten Untersuchungen, eine feinkörnige dicke Schichte, die durch eine eingeschaltete grobkörnige Dotter-schichte in eine äussere und eine innere Zone gesondert wird. Der centrale Dotter nimmt ein auffallend kleines Volumen ein.

<sup>2</sup> Die Termini ecto-entoblastisch sind u. A. auch insoferne nicht entsprechend, als z. B. die ectoptychisch gebildeten Schmetterlings-Embryonen ganz im Innern des Dotters liegen, während der entoptychische Corixa-Keim eine peripherische Lage hat.

des Rückens allgemein ein Riss beider Hüllen vorherzugehen. Diese Insecten wären also Amphorhegmen.

## Besonderer Theil.

### I. Ectoholoptychische Insecten.

#### ACRIDIDAE.

##### *Stenobothrus variabilis* (Holzschnitt Fig. 13, Taf. I, Fig. 1 u. 2).

Ich beginne die specielle Darstellung mit dieser Henschrecke zunächst deshalb, weil mir durch meine Untersuchungen die bisher nie näher erforschte Embryologie dieses Insectes sehr genau bekannt ist, dann aber noch besonders aus dem Grunde, weil ich hier in Bezug auf die Hüllen- und Rückenbildung mit voller Sicherheit eigenthümliche (bisher unbekante) Zustände entdeckt habe, die mir für die richtige Beurtheilung gewisser, zum Theil auch noch nie dargestellter Verhältnisse bei anderen Insecten von grosser Wichtigkeit erscheinen.

Als Ausgangspunkt diene die etwas vereinfachte (aber nicht schematische) Darstellung eines Hinterleibsquerschnittes durch einen 18 Tage alten Embryo im Xylogramm 13. Der Keimstreif bildet eine Rinne mit fast vertikal aufgerichteten Seitenwänden. Die schraffierte (dicke) Lage *ec(rbr)* ist die Aussenschichte (Ectoderm) *en, en'* ist die Innenlage, oder der durch Einstülpung des Periblast's gebildete Entoblast, der sich in diesem Stadium in zwei von einander völlig getrennte hohle Seitenstränge sondert.<sup>1</sup>

Die äussere Lamelle dieser lateralen Entoblaströhren wird zum Hautfaser- oder Muskelblatt (Mesoderm i. e. S.) — ich nenne es Somato-Entoblast — während die innere Lamelle die Anlage der Mitteldarm- oder Mesenteron-Wand (Darmmuskel- und Drüsenblatt) vorstellt und daher Mesenteron-Entoblast oder kürzer Mesenteroblast heissen mag.<sup>2</sup> Vom dorsalen freien Rand (*r*) der ectodermalen Leibeswand entspringt die ectoptychische und ventralwärts schon geschlossene Innenhülle (Punktlinie *ih* oder *rb'r*).

Die Aussenhülle (*ah*) ist in der Mitte der Ventralseite (*b'*) mit der Innenhülle verbunden — Symptychie — wird aber lateral und noch mehr dorsal durch eine dicke Dotterschichte von ihr, beziehungsweise vom Embryo getrennt, welcher letztere also (wie wir hören werden im Gegensatz zu dem bisher bekannt gewordenen Verhalten bei den übrigen Orthopteris genuinis) entolekithisch ist.

Die oben angedeutete Eigenthümlichkeit der *Stenobothrus*-Entwicklung liegt aber im Folgenden. Nach allen bisherigen Erfahrungen reicht, solange die Innenhülle nicht zerrissen ist, die laterale Ectodermwand des Embryo nur so weit nach oben (dorsalwärts) als die mit ihr zur Rückenfalte oder Notoptyehe vereinigte Innenhülle geht. Bei *Stenobothrus* aber sieht man, dass von einem gewissen Studium an, die ectodermale Leibeswandschichte ganz frei über das obere blindsackartige Ende der Notoptyehe, beziehungsweise über die Innenhülle hinaus und gegen einen medianen Dorsalpunkt im Dotter

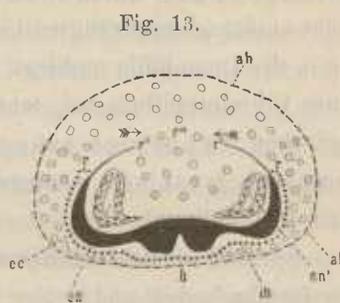


Fig. 13.

<sup>1</sup> Wie ich in meiner Arbeit „Über die primäre Segmentirung des Insecten-Keimstreifs“ darlegte, ist der durch Embolie gebildete Entoblast (oder Hypoblast — was Balfour so nennt, nämlich die Summe der Dotterzellen, heisse ich Centroblast) zuerst ein medianer Längsstrang, der sich dann in von einander ganz separirte Segmente theilt. Diese Entoblastsegmente theilen sich dann auch vollständig in ein paar Säcke, und die lateralen Entoblastsäcke je einer Seite verschmelzen dann zu einem knotigen Hohlstrang.

<sup>2</sup> Die sonst in der Insecten-Embryologie geläufigen Ausdrücke Mesoderm und Entoderm vermeide ich absichtlich, weil sie auf die verschiedensten Begriffe angewendet werden. Die Dotterzellen (Centroblast) liefern direct absolut keine Bildungselemente.

hinwächst. In unserem Xylogramm 13 ist die über den Faltenrand  $r$  hinausgewachsene Ectodermstrecke durch die ausgezogene Linie  $rr'$  und der erwähnte mediane Dorsalpunkt mit  $r''$  bezeichnet, und ist ferner angedeutet, dass der freie Ectodermabschnitt ( $rr'$ ) viel dünner ist als der mit der Innenhülle faltenartig verbundene Theil ( $rb$ ).

Wir wenden uns jetzt zu dem auf Taf. I Fig. 1 mit der Camera lucida gezeichneten Querschnitt durch ein 62 Tage altes Ei, der links durch das Hinterbein  $B_3$ , rechts durch den letzterem homologen Anhang  $h_1a$  des ersten Abdominal-Segmentes geht. Die Kerne der Aussenhülle ( $ah$ ) und jene der Innenhülle ( $ih$ ) sind roth (am Schnitt sind alle Kerne mit Boraxkarmin tingirt), der Dotter ist gelb markirt. Man beachte zunächst den oberen Rand  $r$  der Notoptyehe. Er steht etwas höher als im früheren Stadium, ist aber noch circa um  $\frac{1}{6}$  des zugehörigen Kreisumfangs vom medianen Dorsalpunkt  $r''$  entfernt. Die von den Notoptyehe-Rändern frei gelassene Dorsalfäche wird aber von einer dünnen Haut  $rr'$  eingenommen, die vom Notoptyehe-Rand, beziehungsweise vom Ectoderm ( $ec, r$ ) ausgeht und, wie die Zwischenstadien lehren, den inzwischen zur Vereinigung gelangten freien Ectodermstrecken des früheren Stadiums (Holzschnitt Fig. 13  $rr'$ ) entspricht. Der Rücken des Embryo schliesst sich also hier ohne directe Vermittlung der Faltenhüllen durch eine vom Rand der Notoptyehe ausgehende dünne Fortsetzung des Ectoderms. Im Gegensatz zu der durch die Faltenhüllen vermittelten Rückenbildungsweise, die passend als Ptycho-Notogonie bezeichnet wird, nenne ich die vorliegende freie Rückenbildung oder Eleuthero-Notogonie.

Fig. 2 zeigt das obere blinde Ende ( $ec, r, o, ih$ ) der Notoptyehe sammt der freien Ectodermplatte  $rr'$  bei stärkerer Vergrößerung. Die mit der Innenhülle zur Falte verbundene Ectodermlage  $ec, r$  besteht aus schlanken dicht aneinandergedrängten Cylinderzellen mit stumpf-spindelförmigen Kernen von circa  $0.012\text{ mm}$  Länge. Wo sie in die Innenhülle umbiegt, verliert sie an Dicke, behält aber noch eine Strecke weit ( $ro$ ) den Charakter eines Cilinderepithels bei, worauf sie erst — am absteigenden Faltheil  $o, ih$  — den gewöhnlichen histologischen Typus der ausgebildeten Faltenhüllen d. i. den eines dünnen Plattenepithels mit ziemlich weit von einander abstehenden, theils mehr spindel- theils mehr linsenartigen Kernen annimmt.

Speciell hinsichtlich der uns zunächst interessirenden Innenhülle beachte man, dass letztere hinsichtlich der Beschaffenheit und Grösse der Kerne meist vollständig mit dem Ectoderm übereinstimmt und, was wir auch anderwärts finden werden, geradezu als ungeschlagenes Ectoderm bezeichnet werden könnte. Was die freie Ectodermstrecke ( $rr'$ ) betrifft, so zeigt sie genau denselben Habitus wie die Innenhülle und darf uns eine derartige Verflachung umsoweniger auffallen, als in diesem Stadium auch das Ectoderm auf der Ventralseite ( $ab\beta$ ), gerade unterhalb des Bauchmarks ( $bm$ ), gleichfalls ungemein dünn ist und (höchst wahrscheinlich infolge einer Spannung respective Zerrung der benachbarten Theile) weit von einander gerückte spindelförmige Kerne zeigt. Dass aber die in Rede stehende Dorsallamelle ( $rr'$ ) wirklich vom Ectoderm und nicht etwa vom Hautfaserblatt ( $hf$ ) ausgeht, ergibt sich ganz zweifellos erstens aus der Verfolgung der Art ihres Ursprunges ( $r$ ), die auf Theilung einer ectodermalen Randzelle beruht und dann aus dem Umstande, dass fast gleichzeitig mit ihrer Bildung, wie Fig. 1 veranschaulicht, vom Hautfaserblatt ( $hf$ ) eine ganz ähnliche, anfangs von ihr weit abstehende, am Rücken aber ( $r' r'$ ) mit ihr verbundene Lamelle ( $ar'$ ) abgeht.

Auf die Klarstellung dieses Verhaltens lege ich aber auch aus dem Grunde grosses Gewicht, weil, soweit ich orientirt bin, wenig Fälle einer solchen Epithelverzweigung, wie sie hier am Notoptyehe-Rand vorliegt, bekannt geworden sind.

Um auf die vorher nur flüchtig erwähnte Dorsallamelle des Hautfaserblattes zurückzukommen, so ist zunächst zu erwähnen, dass die im Holzschnitt Fig. 13 mit  $en, en'$  bezeichneten Entoblast-Säcke frühzeitig sich dorsalwärts öffnen (zerreißen), wodurch zwei nur ventral verbunden bleibende Keimlagen entstehen, nämlich das Hautfaserblatt (Somato-Entoblast) Fig. 1  $hf$  und das Mitteldarmblatt (Mesenteroblast)  $df$ . Der durch diese Spaltung des Entoblasts entstandene von einer dünnen Horizontalplatte ( $d$ ) durchzogene Hohlraum  $lh, lh'$  ist die Leibeshöhle. Auf der dem ganz verflüssigten und zellenlosen Darmdotter zugekehrten (innern) Seite des Mesenteroblasts, und zwar auf einem im Querschnitt spindelförmig verdeckten lateralen Theil des-

selben (*fm* links) sieht man ferner links, wo der Schnitt durch die Mitte eines Segmentes geht, eine Innenschichte *dd*, die Anlage des durch segmentale Spaltung des Mesenteroblasts gebildeten Darmdrüsenblattes. Letztere in meiner nächstens erscheinenden embryologischen Hauptarbeit näher zu würdigenden Zustände musste ich aber hier deshalb wenigstens flüchtig berühren, um deutlich zu machen, dass die in Fig. 1 mit *f'' f'* bezeichnete dritte oder innerste Dorsallamelle, die im Ganzen den zwei äusseren gleicht, dem Darmfaserblatt angehört. Da Dohrn (6) in seinen freilich (nicht auf Schnitte gegründeten) embryologischen Mittheilungen über die Werre (S. 126) von einer pulsirenden, den Dotter umhüllenden Lamelle und von einer innen und unten damit verbundenen zweiten Lamelle spricht, wäre es möglich, dass er unseren sich gleichfalls (wenn auch nicht „stürrisch“) bewegenden Faserlamellen ähnliche Bildungen vor Augen hatte. Jedoch bemerkt Dohrn S. 125 ausdrücklich, dass im Momente der ausgiebigsten Pulsationen der Lamelle, diese noch durch kein Umwachsen des Hautblattes (Ectoderm) gehemmt war“, eine Darstellung, die auf unseren Fall nicht passt. Zudem ist, wie sich unten zeigen wird, auch die Rückenbildung der ptychotogenen und zugleich perilekithischen Werre eine andere.

Wenden wir uns nun zur Aussenhülle Fig. 1 *ah*. Sie ist beträchtlich derber als die Innenhülle und vor letzterer besonders durch die relativ riesigen Kerne ihrer polygonalen, aber in diesem Stadium nur noch undeutliche Grenzen zeigenden Pflasterzellen ausgezeichnet. Die Grosskerne der Aussenhülle sind aber nicht, wie man auf Grund des Querschnittsbildes vermuthen könnte, länglich-elliptisch, sondern, wie Flächenbilder lehren, kreisrund, aber stark abgeflacht, also linsenförmig. Ihr längerer Durchmesser beträgt circa 0.037 *mm*, ist also ungefähr dreimal so gross als jener der kleinen Innenhüllen und Ectodermkerne. Ein Vergleich mit den ebensogrossen, in weiten Abständen von einander befindlichen Kernen der Dotter-Zellen *dk* lehrt, dass sie mit ihnen bis auf die kugelförmige Gestalt der letzteren vollkommen übereinstimmen und ergibt sich aus dem Studium der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, dass sie ihren gemeinsamen primären Charakter, den sie zur Zeit ihrer ersten localen Trennung (bei der Blastodermbildung sondert sich ja der Protoblast in Peri- und Centroblast) zeigen, auffallend unverändert erhalten. Es ist diese Persistenz des protoblastischen Charakters der Aussenhüllen- und Dotterkerne, was noch nie entsprechend betont wurde, theilweise wenigstens und speciell bei *Stenobothrus*, wohl darauf zurückzuführen, dass sie anfangs wenigstens nur in geringem Umfang einer Theilung oder anderweitigen Differenzierung unterworfen sind.

## COLEOPTERA.

*Lina tremulae* (Holzschnitt Fig. 14—16 u. Taf. IV, Fig. 28—34).

Ich stelle die bei diesem embryologisch noch nie untersuchten Blattkäfer gefundenen Resultate den bei *Hydrophilus* und *Melolontha* erlangten Ergebnissen voran, weil sie, wenigstens in einem wesentlichen Punkte, mit den von Melnikow (vgl. oben) bei *Donacia* — bekanntlich auch eine Chrysomelide — erkannten Verhältnissen übereinstimmen.

Wir besichtigen zunächst in Fig. 28 den ventralen Abschnitt eines durch die Hinterleibsbasis geführten Querschnittes durch ein 21<sup>1/2</sup> Tage altes Ei. Der Keimstreif *aba'* befindet sich im hysterocombolischen (oder postgastrularen) Zustand, das heisst, es hat sich bereits vom Periblast durch Einstülpung in der Medianlinie (bei *b*) der Entoblast (*ea*) abgeschnürt. Zugleich sieht man die lateralen Theile (*ac* und *a'c'*) der Bauchhüllenfalte oder Gastroptyche, die in der Mitte noch weit voneinander abstehen. Das innere Blatt dieser Falte (*ih*), das man sich auch als Umstülpung des am Rande durch rasche Zelltheilung sich stark erweiternden Ectoderms (*ec*) denken kann, zeigt ganz den Charakter des letzteren, das heisst es ist ein (niederes) Zylinderepithel und stimmen insbesondere die circa 0.007 *mm* grossen kugelförmigen Kerne der Innenhülle mit denen des Ectoderms (und hier auch des Entoblasts) überein. Dagegen gleicht das äussere Blatt der Falte (*ah*) schon von vorne herein der aus einem dünnen Plattenepithel bestehenden Hüllzone. Die flachen aber, wie Fig. 33 und 34 zeigen, anfangs kreisrunden Kerne dieses Ectoptygmas sind nahezu zweimal so gross als die des Entoptygmas, nämlich 0.013 *mm* im Durchmesser und gleichen in dieser Beziehung wie bei

*Stenobothrus* den Protoblastzellenkernen, während die Dotterkerne *dk* hier in Folge ihrer fortgesetzten Theilung meist etwas kleiner sind und zum Theile (auch in ihrer äusseren Beschaffenheit) den Kernen der Bildungs-(Ectoderm- und Entoblast-) Zellen nahe kommen. Fig. 33 zeigt dann noch ein isolirtes Stück Aussenhülle nach Behandlung mit Übersminnsäure. Nach Tingirung mit Karmin zeigen die Kerne ein Chromatingerüst mit mehreren grösseren zum Theile nucleolusartigen Inhaltskörpern, die durch Übersminnsäure intensiv schwarz werden, während genanntes Reagens eine später noch näher zu würdigende Ringzone der Kerne hell lässt. An beiden Präparaten erkenne ich aber keine Spur einer Zellgrenze, sondern nur gegen die Ränder sich verflachende und verblässende Protoplasmahöfe.

Mit Übergelung der in meiner Keimblätterarbeit genauer zu besprechenden Zwischenstadien mustern wir nun in Fig. 29 einen Totalquerschnitt durch die Hinterleibsbasis am vierten Tage. Der Keimstreif (*rbr'*) bildet eine ungefähr ein Drittel der Peripherie des zugehörigen Kreises umspannende Rinne und zeigt (unten bei *b<sub>3</sub>*) schon ziemlich entwickelte Gliedmassen. Die den Keimstreif aussen bekleidende Innenhülle *ih* (*rbr''*) ist in ihrer ganzen Ausdehnung sammt ihren etwas in die Länge gezogenen Kernen deutlich sichtbar und scheint mit der Aussenhülle *ah*, deren Kerne, wie in Fig. 31 bei *ah* angedeutet ist, gleichfalls in ventro-dorsaler Richtung etwas gestreckt sind, nirgends fest verwachsen zu sein. Besonders zu beachten ist auch bezüglich des Ectoderms, dass es nur soweit nach oben gegen den Rücken reicht, als der bereits in ein Mitteldarm- (*md*) und Hautfaserblatt (*hf*) gesonderte Entoblast sowie die Innenhülle und ferner, dass es auch am oberen Rand den Charakter eines Cylinderepithels besitzt.

Soweit, und auch in Bezug auf das perilekithische Wachsthum der Notoptyche stimmt unser Stadium vollkommen mit dem von Melnikow bei *Donacia* (vergleiche unter andern seine Fig. 13) geschilderten Verhalten überein.<sup>1</sup> Zwar nicht ganz aber doch beträchtlich anders sind indessen die folgenden beziehungsweise die Endzustände. Die Rückenbildung von *Donacia* soll bekanntlich auf die (durch Holzschnitt Fig. 6 und 7 veranschaulichte) Weise erfolgen, dass die Notoptyche (Ectoderm-Innenhülle-Falte) über dem Dotter sich vereinigen — arhemagone Ptychotomie — und dass also ausser dem ringgeschlossenen Ectoderm noch eine letzteres umfassende Innenhüllenblase zu Stande kommen sollte. Mit voller Bestimmtheit ergibt sich aber insbesondere aus Melnikow's Fig. 14, dass bei *Donacia* zur Zeit, in der die Innenhülle (sammt Ectoderm oder vielleicht<sup>2</sup> letzteres allein?) bereits die Rückenmedianlinie erreicht hat, dieselbe auch noch am Bauchtheil vorhanden ist. Das ist nun bei *Lina* entschieden nicht so. Am Querschnitt in Fig. 30, der einem circa fünf Tage alten Ei angeht und durch die Mitte des Hinterleibes geht — sowie an der ganzen Schnittserie — finden wir nämlich wohl eine die ganze Rückenhemisphäre des Dottersackes bedeckende dünne Haut *rr''* (jener von *Stenobothrus* Fig. 1 *rr''r* ähnlich), dafür aber keine unzweideutige Spur einer ventralen Innenhülle mehr. Ich sage ausdrücklich keine unzweideutige Spur. An drei Schnitten unter nahe zu hundert, die ich mit starken Systemen durchmusterte (sie gehören mehreren ungefähr gleichalterigen Serien an) sah ich nämlich wohl ein Paar zum Theil dem ventralen Ectoderm enge anhaftende Kerne (Fig. 30 und 31 *ih*?) und diese vereinzelt Beobachtungen waren es auch, die mich seinerzeit (vergleiche 8 Fig. 141 *ih*), als ich noch keine so grosse Schnittsammlung von *Lina* wie ich sie jetzt besitze, beisammen hatte, bestimmte, dem in Rede stehenden Linastadium sowie den späteren eine geschlossene Innenhülle zuzuschreiben. Erwägt man aber, dass ich niemals ein längeres Stück einer zweiten Ventralhülle, geschweige ein mit den Keimstreifrändern zusammenhängendes ventrales Entoptygma gesehen habe und bedenkt man ferner, dass in Folge der Härtung, des Schneidens und anderer Eingriffe in diese so überaus zarten Objecte leicht ein Stück Aussenhülle am Keimstreif hängen bleiben kann, so erachte ich es als zweifellos, dass auf diesem Stadium keine ventrale Innenhülle mehr vorhanden ist.

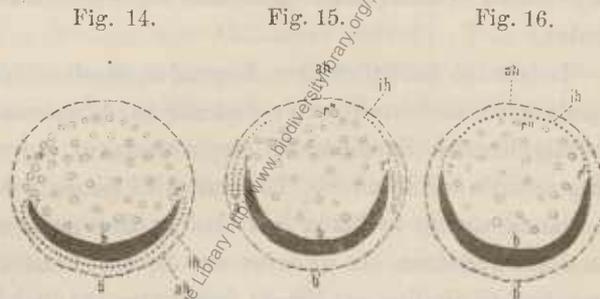
Das Fehlen einer ventralen Innenhülle ist nun aber deshalb wichtig, weil ich daraus sowie aus anderen später zu beleuchtenden Umständen den Schluss ziehen muss, dass die erwähnte dünne Dorsaldecke (*rr''r'*)

<sup>1</sup> Davon, dass Melnikow, was wohl nicht richtig sein dürfte, die Kerne des Ento- und Ectoptygmas ganz gleich gross zeichnet, wird hier ganz abgesehen.

<sup>2</sup> Letztere Eventualität ist durch Melnikow's Darstellung nicht ganz ausgeschlossen.

nichts Anderes sein kann als das nach vorausgegangener medianer Einreissung (in der als Holzschnitt Fig. 14—16 veranschaulichten Weise) auf den Rücken umgeschlagene Ventral-Entoptygma. Gegen diese Folgerung kann eigentlich nur der Einwand erhoben werden, dass vielleicht das Ventral-Entoptygma plötzlich, das ist unmittelbar vor der Bildung der Rückendecke einer Rückbildung unterliegt. Ganz abgesehen nun aber davon, dass für eine solche Rückbildung erstens gar kein uns erkennbares Anzeichen vorliegt, und dass zwischen dem zuletzt beobachteten Vorhandensein der Innenhülle und ihrem Verschwinden nur ein sehr kurzer Zeitraum liegt, möchte gegen den gemachten Einwurf vor Allem auch zu bemerken sein, dass sich rückbildende Epithelien binnen so kurzer Zeit doch nicht spurlos zu verschwinden pflegen, sondern wenigstens eine sogenannte homogene Haut zurücklassen. Letzteres ist aber hier, wie ich mich überzeuge, nicht der Fall und daher kann ich keine Rückbildung, sondern nur eine Umlagerung des Ventral-Entoptygma annehmen. Meine Folgerung stützt sich aber auch auf positive Gründe, das ist auf die Beschaffenheit der fraglichen Rückendecke und auf ihre Beziehung zum Keimstreif. Zunächst ist zu beachten, dass die in Rede stehende in Fig. 31 stärker vergrösserte Rückenmembran ( $rr''$ ) histologisch vollkommen mit dem Ventral-Entoptygma übereinstimmt, indem sie ein zartes Plattenepithel mit länglich-linsenförmigen Kernen von 0.007 mm Durchmesser darstellt, während das innen von einem Hautfaserblatt  $hf$  bedeckte Ectoderm ( $ec$ ) auch auf diesem Stadium ein Cylinderepithel ist, an dem nur die obersten Zellen einen Übergang in die Elemente der Dorsalmembran vermitteln. Es könnte nun freilich eingewendet werden — und darum wurden auch die Verhältnisse bei *Stenobothrus* vorausgeschickt — dass die dünne Dorsalmembran auch hier wie beim letztgenannten Insect aus einer freien (nicht an die Innenhülle gebundenen) Verlängerung des Ectoderms nach oben hervorgehe. Abgesehen davon aber, dass bei *Stenobothrus* ausser der unzweifelhaft ectodermalen Dorsalmembran noch ein deutliches Entoptygma besteht, ist bei *Lina* das Verhalten der Rückendecke noch in anderer Beziehung abweichend.

Bei *Stenobothrus* ist es bekanntlich nicht die ectodermale Lamelle allein, die den Rücken umwächst, sondern es folgt ihr innen eine (wenn auch dünne) Fortsetzung des Hautfaser- und des Darmfaserblattes. Hier bei *Lina* dagegen ist zwar auch schon das Hautfaser- (Fig. 30 und 31  $hf$ ), das Darmfaser- ( $df$ ) und das Darmdrüsenblatt ( $dd$ ) vollständig differencirt; diese drei Lagen reichen aber nur soweit dorsalwärts als das Ectoderm relativ dick, das ist ein Cylinderepithel ist, mit anderen Worten bis zum Ursprung ( $rr'$ ) der fraglichen Dorsalmembran, welche letztere ich eben deshalb nicht als Ectodermfortsetzung betrachten kann. Schliesslich könnte man noch den Einwand erheben, dass es vornehmerin seltsam erscheint, dass die dorsale Lücke der ectodermalen Leibeswand (unter complicirten Vorgängen der Zerreissung, Umschlagung und Wiedervereinigung) gewissermassen durch ein fremdes, zuvor als Hülle verwendetes Hautstück ausgefüllt werden soll. Erinnern wir uns aber daran, dass ja die ventrale Innenhülle eine unmittelbare Fortsetzung des Ectoderms ist und denken wir ferner an die so vielfältig sich äussernde wunderbare Ökonomie im sich entwickelnden Thierleib, wo überflüssig gewordene provisorische Zellecomplexe häufig nicht einfach ausgestossen, sondern meist wieder, freilich mannigfach modificirt, in den Rahmen des Organismus eingefügt werden, so verliert auch dieser Einwand seine Kraft, dies aber ganz besonders, da ich später bei *Hydrophilus* und *Melolontha* den unumstösslichen Beweis führen werde, dass, entgegen der Ansicht der meisten Forscher, die reissende Innenhülle thatsächlich zum dorsalen Ectoderm wird. Gestützt auf die vorgebrachten Thatsachen und Gründe betrachte ich daher *Lina* als ein entoptygmatom-rhegmagenes und entoptygmatom-notogones Insect und halte es ferner für höchst wahrscheinlich, dass sich *Donacia* und andere Chrysomeliden ähnlich verhalten. Zum vollständigen Beweis der Richtigkeit meiner Annahme fehlt, was ich mir nicht verhehle, allerdings noch ein (wahrscheinlich sehr rasch vorübergehendes) Zwischenstadium, wie ich es im Holzschnitt Fig. 15 andeutete



das ich aber bisher, obwohl ich zahlreiche Eier der betreffenden Altersstufe in Schnittserien zerlegte, leider noch nicht zu Gesicht bekam.

Eines ist noch zu erwähnen. Ich stelle mir nämlich nicht etwa vor, dass die auf den Rücken umgeschlagenen Entoptygma-Lappen sofort die ganze Dorsalseite bedecken, sondern ich nehme ein nachträgliches Wachstum derselben an, wie wir Ähnliches bei *Hydrophilus* und *Melolontha* tatsächlich finden werden.

Indem ich bezüglich der folgenden Stadien hier nur kurz erwähne, dass die Keimstreif- (und Darm-) Wände unter gleichzeitiger Verdickung (und Zusammenziehung?) der Dorsaldecke zwischen dem 5. und 7. Tag allmählig bis zum Rückennabel emporwachsen, betrachten wir zum Schluss in Fig. 32 noch einen medianen Längsschnitt durch ein  $8\frac{1}{2}$  Tage altes Ei (sammt Schale), dessen Embryo schon zum Anschlüpfen reif ist. Uns interessirt da vorläufig nur der in der ganzen Medianlinie geschlossene Rücken mit ziemlich dickem Ectoderm und dann die persistierende Aussenhülle (*ah*). An letzterer treten nach Karminbehandlung auf das schönste die uns aus Fig. 31 bekannten länglich-linsenförmigen Kerne hervor, die zum Theil auch noch an der abgeworfenen Schale nachweisbar sind. Witlaczil's Zweifel an persistierende Hüllen bei *Donacia* ist also ganz ungerechtfertigt. Eine Ectoptygma-Cuticula, wie ich sie schon vor einem Decennium (9) bei Schmetterlingen nachgewiesen habe, fehlt hier; die dünne Membran *dh* zwischen Schale und Aussenhülle ist die bereits am frisch gelegten Ei nachgewiesene Dotterhaut.

#### *Hydrophilus piceus* L. (Holzschnitt Fig. 17, 24, Taf. I, Fig. 6—9 u. Taf. II, Fig. 10—14).

Bekanntlich hat Kowalevsky (20) unter Anderen auch dieses grosse Verdienst, die Embryonalentwicklung und besonders auch die Faltenhüllenbildung der Insecten zuerst an Schnitten untersucht zu haben. Speziell bei *Hydrophilus* aber interessirt uns vor Allem der von ihm gelieferte sichere Nachweis, dass hier, wie ältere Forscher bereits für andere Insecten angegeben hatten, zur Zeit der Rückenschliessung tatsächlich die äussere Hülle (nach ihm freilich irrtümlicher Weise nur ihr dorsaler Theil) in der Dorsalmedianlinie in den Dotter versenkt wird.

Indem ich auf einige Angaben Kowalevskys über die ersten Zustände der Hüllen später zurückkommen werde, wende ich mich gleich zu seiner Darstellung der erwähnten Endvorgänge. *Hydrophilus* ist, gleich *Linna* und *Donacia*, perilekithisch und symplektisch. In dem Stadium (Kowalevsky's Fig. 33), in welchem der Keimstreif auf einem Querschnitt durch die Mitte des Bauches über  $\frac{1}{3}$  der durch die Aussenhülle bezeichneten Kreisperipherie einnimmt, ist das ventrale Ento- und Ectoptygma noch vollkommen erhalten. Die beiden Blätter liegen (u. A. nach seiner Fig. 33) unmittelbar an einander, stehen aber vom Keimstreif ziemlich weit ab. Bald sollen aber (S. 41) die ventralen Hüllen dünner werden, um endlich gänzlich zu verschwinden, so dass schliesslich nur der im Wesentlichen der Hüllzone des Blastoderms entsprechende dorsale Theil der Aussenhülle zurückbleibe, der dann mit den freien Rändern des Keimstreif-Ectoderms (*ks* Hornblatt) „zusammenschmelzen“ würde. Dass die ventralen Hüllen einfach (durch Resorption) verschwinden, schien aber Kowalevsky selbst zweifelhaft, denn S. 41 im Text und S. 68 (bei Erklärung der Fig. 34) wird wieder von einem (ventralen) „Riss der Embryonalhäute“ gesprochen. Ist aber auch, wie sich später zeigen wird, Kowalevsky's Deutung der nächstfolgenden Zustände (ohne ventrale Hüllen) unrichtig oder besser gesagt mangelhaft, so sind doch, was wohl zu betonen ist, die betreffenden Schnitt-Abbildungen (Fig. 34, 35 und 36) trotz ihrer Kleinheit dem Wesen nach richtig, wenn auch unvollständig. Die erstgenannten Figuren 34 und 35 geben eine Darstellung, die im Wesentlichen der in unserer Fig. 19, Taf. III (Maikäfer) gleicht und die wir deshalb auch an ihr expliciren wollen, was um so nothwendiger ist, da Kowalevsky's einschlägige Figuren leider ohne alle Bezeichnung sind. Wir sehen da die äussere Wandung des Embryos (einschliesslich des Dotters) aus drei verschiedenen Hautstücken zusammengesetzt, nämlich 1. aus einem ventralen (*rbr'*), dem (auch in Kowalevsky's Fig.) relativ dicken Cilinderepithel des Keimstreif-Ectoderms (*ec*), 2. aus einer dorsalen kappenartig den Dotter bedeckenden dicken Platte *cr''c'* und 3. aus einem Paar sehr dünner lateraler

Hautstreifen  $rc$  und  $r'd'$ . Hier handelt es sich zunächst um die „Rückenplatte“ und die dünnen Seitenstreifen. Die Rückenplatte erkannte Kowalevsky richtig als den dorsalen Theil der Aussenhülle und sah dieselbe schon (warum wird nicht gesagt) vor dem Schwinden der Ventralhülle sich verdicken und zwar nach seiner Fig. 34 (was nicht richtig ist) gleichmässig in ihrer ganzen Breite. Aus der Dorsalansicht eines Embryos in Kowalevsky's Fig. 14 ergibt sich ferner, dass die Rückenplatte im Ganzen die Form eines länglich-elliptischen Schildes hat und bis auf's Hinterende die ganze Dorsalseite des Rumpfes (Thorax und Abdomen) bedeckt. Was dann die dünnen lateralen Hautstreifen (unsere Fig. 19  $rc$ ,  $r'd'$ ) betrifft, so sagt Kowalevsky (S. 42) ganz treffend, dass sie „aus sehr platten Zellen bestehen, welche fast nur durch die Kerne zu bestimmen sind.“ Dagegen hält er, was seine Auffassung hauptsächlich charakterisirt, diese lateralen Hautstreifen irrtümlicherweise entschieden für wahre Ectodermtheile, indem es (S. 41 und 42) ausdrücklich heisst „das äussere Epithelium des Keimstreifs geht in die grossen cylindrischen Zellen der Rückenplatte über.“ In Kowalevsky's Fig. 35 sehen wir dann ferner, ganz ähnlich wie in unserer Fig. 19, die am Hinterende beginnende „Aufrollung oder Umstülpung der Rückenplatte, die sich am Querschnitt in Gestalt einer seitlichen Falte am Rande der Rückenplatte ( $ced$  und  $c'd'd'$ ) darstellt. Da, wie unsere Figur lehrt, auch die Theile dieser Ringfalte gegen den Rücken wachsen, also eine Notoptyche bilden, nenne ich sie behufs sicherer Unterscheidung von der ersten oder primären Notoptyche (mit ventraler Innenhülle) secundäre Notoptyche. An Kowalevsky's Fig. 35 ist deutlich zu erkennen, dass das äussere Blatt dieser Falte weit dünner ist als das innere Blatt; es ist aber etwas zweideutig, wenn Kowalevsky S. 42 sagt „wir sehen die Ränder der Rückenplatte faltenartig aufgehoben“, denn zur Rückenplatte [Aussenhülle] gehört offenbar nur das innere dickere Blatt der Falte, während das äussere als Fortsetzung der von ihm als Ectoderm betrachteten lateralen Hautstreifen zu betrachten ist. „Der (nächste) Querschnitt 36 zeigt uns [ähnlich wie in unserer Fig. 12, Taf. II] eine schon zu einem flachen Rohre geschlossene Rückenrinne“ mit einem dicken Boden  $ah$  und einer dünnen Decke  $ah'$ . Auffallenderweise sagt aber Kowalevsky kein Wort darüber wie der Rücken des Embryo geschlossen wird, und man kann sich bloss, da er über dem Rückenrohr wenigstens eine feine Linie (als Fortsetzung des äusseren, nach ihm ectodermalen Blattes) zeichnet, denken, dass der Vorgang, wie auch schon Brandt (4 S. 27) es aussprach, ein ähnlicher ist wie bei der Vereinigung der Lateraltheile der Gastroptyche, dass also zuerst eine Verschmelzung der gegen den Rückennabel wachsenden Theile der secundären Notoptyche und dann eine Abhebung des äusseren Faltenblattes — als Rückenwand des Embryo — vom inneren Blatt — dem oberen Theil des Rückenrohres — stattfindet. Auf einer grossen, jedoch leicht zu erklärenden Täuschung beruht es aber, dass Kowalevsky durch seine Figuren 36—39 die Umbildung des weiten flaschenartigen „Rohres“ (seine Fig. 36, unsere Fig. 12) in ein enges eigentliches Rohr mit rundlichem Lumen (seine Fig. 37, unsere Fig. 14) einfach als eine Art Zusammenschnürring hinstellt; denn es wird sich zeigen, dass das definitive oder secundäre Rückenrohr durch Einstülpung des flachen primären Rohres längs seiner medianen Rückenlinie zu Stande kommt. Über die nähere Art des endlichen Zerfalles des immer tiefer in den Dotter einsinkenden Rohres sowie überhaupt über den feineren Bau der betreffenden Hautschichten gibt Kowalevsky keine Aufklärung.

Der Zeit nach folgen nun Bemerkungen Dohrn's (6) zu Kowalevsky's Darstellung, die sich aber nicht auf eigene Anschauungen bei *Hydrophilus*, sondern nur auf einige von ihm an lebenden *Gryllotalpa*-Embryonen gemachte Beobachtungen stützen; ich sehe indessen keinen Nutzen darin, gewisse Deutungen, wie z. B. die (S. 132), dass die oben erwähnten dünnen Hautstreifen der Hautmuskelplatte angehören, zu wiederholen, sondern constatire von Neuem, dass Kowalevsky's Darstellung der fraglichen Verhältnisse mit Rücksicht auf die Zeit und die Umstände unsere grösste Bewunderung verdient.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Aufgefallen ist mir eine Kowalevsky zugeschriebene Stelle (S. 132): „Da nun die Hautmuskelplatte diese Überreste der Embryonalhülle umwächst, so erschien dies wiederum für Kowalevsky als ein Beweis, dass sich das Rückenrohr von dem Epithelium der Haut absondert und unmittelbar in den Dotter hineinragt.“ Diese Stelle kann ich in Kowalevsky's Arbeit nirgends auffinden.

Wichtiger, aber leider theils wegen der fehlenden Zeichnungen, theils wegen der wenig präcisen Stylisirung nicht ganz klar ist der folgende Satz in Heider's (16) Hydrophilusarbeit. Es heisst da S. 42: „Die von Kowalevsky beschriebene Bildung des Rückenrohres ist, wie schon Ayers [richtiger Brandt!] behauptet hat, der Involutionsprocess der Eihäute [soll heissen Embryonallhüllen]. Nach dem Aufplatzen derselben verwächst der Rand des Amnion [Entoptygma] mit dem der Serosa [Ectoptygma] und nach dem Zurücksehlagen der Eihäute [des Ecto- und Entoptygmas] auf die dorsale Seite des Eies verengen sich diese verwachsenen Ränder zu einem immer kleiner werdenden Foramen, wodurch die Rückenplatte in der schon von Kowalevsky geschilderten Weise zu einem Rohr geschlossen wird, welches schliesslich in den Dotter einsinkt, um mit demselben gemeinsam der Auflösung und Resorption anheimzufallen.“ Unverständlich bleibt mir vor Allem, wie sich die verwachsenen Ränder zu einem Foramen verengen können. Ein solches Foramen könnten doch nur zwei am Rande verwachsene übereinander liegende Hautplatten umschliessen. Am meisten vermisse ich aber eine Angabe darüber, welche Zellschichte eigentlich den Rücken bildet.

Ich wende mich nun zur Darstellung der eigenen Untersuchungsergebnisse, wobei ich aber öfters wieder auf Kowalevsky und Heider zurückkommen werde.

Eine genauere Untersuchung erforderte zunächst die histologische Beschaffenheit der Faltenhüllen in ihren ersten Zuständen, beziehungsweise an ihrem Ventraltheil, worüber Kowalevsky und Heider theils gar keine, theils für die Lösung der Hauptfrage nicht ganz ausreichende Mittheilungen machen. Bedeutungsvoll ist in dieser Beziehung vor Allem, dass, wie bereits Kowalevsky nachwies und Heider bestätigte, die innere Faltenhülle auch hier wieder in ihrer ersten Anlage vollkommen mit dem Ectoderm übereinstimmt. Widersprechend ist dagegen zum Theil die Darstellung über die äussere Hülle. Während nämlich Kowalevsky in seiner Figur 22 die Kerne der Innen- und Aussenhülle unter sich ganz gleich gross und kleiner als die Ectodermkerne zeichnet und nach seiner Figur 23 die Kerne der Innenhülle grösser sein sollten, als die des Ectoptygmas, stellt Heider, was bekanntlich mit unseren bisherigen Mittheilungen harmonirt (vergl. seine Fig. 24—26), die Aussenhüllenkerne namhaft grösser als die der Innenhülle dar, gibt aber sonst, gleich Kowalevsky, keine näheren Daten. Unsere Fig. 6 zeigt nun bei starker Vergrösserung eine Ansicht der ventralen Hüllentheile (nach Boraxkarmin-Behandlung), und zwar an einem Schnitt, der einem Stadium angehört, welches dem der Hüllenerreissung unmittelbar vorhergeht und ungefähr dem in Fig. 16 (vom Maikäfer) entspricht. Während Kowalevsky im gleichalterigen Zustand (seine Fig. 30) gar keine Kerne zeichnet, sind sie hier noch ebenso schön, wie im Anfang zu sehen, und erkennt man speciell sofort, dass die Ectoptygma-Kerne (*ah*) circa zweimal so gross, als die des Entoptygma's (*ih*) sind. Erstere messen 0.019, letztere 0.01 mm. Diese Grössendifferenz entspricht dem Unterschied in der Dicke beider Membranen. Die Hüllenkerne sind länglich-linsenförmig, die zugehörigen Zellen (vergl. Fig. 20 oben und Fig. 21) flach-spindelförmig. Die Kerne des Ectoderms (*ec*) sind dem Volumen nach den Entoptygma-Kernen gleich, aber nicht länglich, sondern kugelförmig, gehen aber an der Umbiegungsstelle allmählig in jene über. Die Ectoptygma-Kerne haben 20—30 perlenartige Chromatinkörperchen, welche letztere im Ectoderm bis auf einen oder zwei nucleolusartige Körperchen viel feiner sind. Besonders beachte man noch, dass die Hüllenkerne sehr weit von einander abstehen, und dass die Zellen der Faltenhüllen im Vergleich zu den Anfangszuständen ungemein stark gedehnt oder gespannt sind.<sup>2</sup>

Wir betrachten nun die Zustände nach erfolgtem Riss der Faltenhüllen, und zwar zu allernächst jene, welche den unumstösslichen Beweis liefern, dass ein Riss beider Faltenhüllen, und zwar längs der Medianlinie, thatsächlich stattfindet. Wir legen der Beweisführung die Brust-Querschnitte Fig. 16, Taf. III und Fig. 7, Taf. I zu Grunde. In Fig. 16 ist eine den Keimstreif sammt dem Dotter umhüllende blasenartige

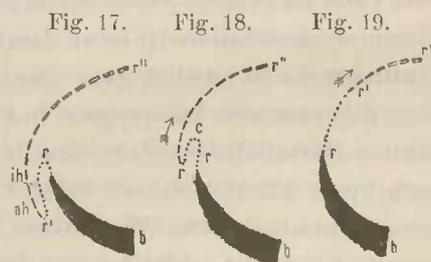
<sup>1</sup> Die Faltenhüllen „Eihüllen“ zu nennen, ist doch völlig unstatthaft, da es ja bekanntlich noch andere Eihäute (Chorion und Dotterhaut) gibt.

<sup>2</sup> Ein knäuelartiges Kern-Spongioplasma ist auch an Safranin-Präparaten nicht erkennbar.

Aussenhülle *ah* und eine den Keimstreif ventralwärts bedeckende und in dessen Ränder (bei *rr'* unbiegende Innenhülle *ih* vorhanden. Die Kerne dieser Hüllen liegen, wie uns von früher bekannt ist, weit auseinander, die Zellen sind stark in die Länge gezogen, beiderlei Hülle erscheinen straff gespannt. Anders ist das Bild in Fig. 7. Der Keimstreif *rbr'* zeigt an der Aussenseite weder eine Aussen- noch eine Innenhülle, die Ventraltheile dieser Deckhäute sind also verschwunden. Dagegen unterscheidet man am Dorsaltheil des Dottersackes, der früher ausschliesslich nur vom grosskernigen Ectoptygma bedeckt war, zweierlei Hautzonen, eine kleinkernige Lateralzone (*rc, r'd'*) zunächst am Keimstreif und eine grosskernige, auffallend verdickte Medianzone, die Rückenplatte Kowalevsky's. Am Rande beider Zonen ist eine (am Querschnitt) flügelartige Falte (*cd, c'd'*), vergrössert in Fig. 8 (*r'cd*), die mit ihrer Spitze (Fig. 8 *r'*), nicht, wie in Kowalevsky's Fig. 35, nach oben (dorsalwärts), sondern nach unten (ventralwärts) gewendet ist. Die mediane Rückenplatte erweist sich durch ihre Lage und ihre Kerne sofort als Überrest der blasenförmigen Aussenhülle, und kann absolut nicht anders als durch einen ventralen Riss entstanden sein. Erwägt man nämlich, dass die Kerne des an seiner ursprünglichen Stelle gebliebenen Dorsaltheiles jetzt bei gleicher Grösse mindestens dreimal enger beisammen stehen, als an der intacten Blase (Fig. 6 *ab*), und hinsichtlich der Gesamtzahl der der letzteren gleichkommen, und dass ferner ihre Zellen jetzt statt eines breitgedehnten Plattenepithels ein hohes Cilinderepithel bilden, so ist für diese auffallende Veränderung, auch wenn ein wirkliches Reissen bei vielen Insecten nicht schon sicher beobachtet wäre, keine andere Erklärung denkbar, als die, dass die Ectoptygma-Blase in Folge einer vorwiegend dorsalen Contraction ihrer Zellen längs der dünnsten Stelle, und das ist die Bauchmedianlinie, geplatzt ist, worauf sie, dem Zug der stark gespannten Randzellen folgend, soweit auf dem Rücken sich zusammenzog, bis ihre Zellen einen neuen Gleichgewichtszustand fanden. Mit einem Worte, die locale Verdickung beziehungsweise die Zusammenziehung des Ectoptygmas zog eine Umfangsverringerung, und zwar auf circa  $\frac{1}{3}$  der ursprünglichen Peripherie nach sich. Die sogenannte Rückenplatte ist daher in ihrem ursprünglichen einschichtigen Zustand nicht bloss ein Theil der Ectoptygma-Blase, sondern sie ist gleich der Summe aller ihrer Elemente.

Auf ähnliche Weise lässt sich dann zeigen, dass die oftgenannten dünnhäutigen und kleinkernigen Lateraltheile der Dorsaldecke (Fig. 7 und 8 *rc*), analog wie bei *Lina*, durch Umklappung der beiden Seitenhälften der gleichfalls längs der Ventralmedianlinie platzenden Innenhülle entstehen. Zunächst lehrt die Vergleichung des posthegmatischen Zustandes in Fig. 8 mit dem prorhegmatischen in Fig. 6, dass die kleinen Kerne der Lateralstreifen (Fig. 8 *rc*) mehr jenen der intacten Innenhülle, als denen des Ectoderms (Fig. 8 *ec*) gleichen. Weiters stehen aber diese Lateralstreifen-Kerne viel enger beisammen, als am unversehrten Ectoptygma, es hat somit, unsere noch weiter zu begründende Deutung vorläufig als schon bewiesen angenommen, eine bedeutende Contraction der Innenhülle an den Keimstreifrändern stattgefunden, und letztere musste daher nothwendig einen Riss des Ectoptygma nach sich ziehen. Unsere Hauptstütze ist aber die Kowalevsky entgangene ventralwärts gerichtete Randfalte (Fig. 8 *r'd*). Diese lässt sich nämlich ungezwungen und im vollen Einklang mit den übrigen bereits besprochenen Zuständen nur durch die Annahme erklären, dass die zwei Ventralhüllen nach erfolgtem Riss beiderseits in Zusammenhang bleiben.

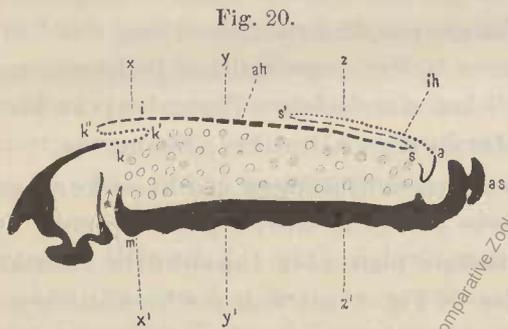
Dadurch entstanden nämlich (am Querschnitt) zwei Falten, die, wenn man sich ihre beiden Blätter, wie dies zunächst für's äussere Blatt sicher ist, durch Contraction der Zellen verkürzt denkt, in der durch Holzschnitt Fig. 18 und 19 veranschaulichten Weise eine retrograde Entwicklung der Gastroptyeche darstellen würden. Da ferner der Umfang (vielleicht auch der Grad) der Ectoptygma-Contraction weit grösser ist als der des höchstens halb so grossen Entoptygmas, so wird es uns mit Hilfe der citirten Holzschnitte auch klar, warum durch das Entoptygma (in der Richtung der Pfeile) das Ectoptygma in die Höhe gezogen und wesshalb schliesslich (Holzschnitt 20) die in Rede stehende Falte ganz ausgeglichen wird. — Würde man unserer Deutung nicht beipflichten, so müsste man unbedingt mit Kowalevsky die Innenhülle zuerst resorbirt werden



lassen, und müsste ferner (gleichfalls mit Kowalevsky) annehmen, dass der kleinkernige Lateralstreifen (Fig. 8 *rer'*) durch rasche Verlängerung des (Keimstreif-) Ectoderms (*ec, r*) entstände. Abgesehen aber von den schon bei *Lina* entwickelten Gegengründen, dass z. B. der laterale Hautstreifen weder von der Mitteldarmwand (*md*), noch selbst vom sonst stets mit dem Ectoderm gleichen Schritt haltenden Hautfaserblatt (*hf*) begleitet wird, ist gegen eine solche Deutung noch ein sehr gewichtiger Einwurf zu erheben. Es bliebe nämlich zur Zeit des Risses und der offenbar sehr rasch sich vollziehenden Contraction der Aussenhülle der Dotter über dem Keimstreif, eben in der Ausdehnung der Lateralzone, ohne Decke, und würde hier ausfliessen und zwischen den Keimstreif und die innere Eihaut gelangen. Und liesse man nun auch zur Verhüllung dieser Blösse, gewissermassen als *Deus ex machina*, schleunigst das Ectoderm nach oben wachsen, so müsste man auch noch annehmen, dass letzteres in die Höhlung des vom Ectoptygma-Rand gebildeten flügelartigen Vorsprunges (Fig. 8 *r'd*) hineinwachse und schliesslich mit den Randzellen dieses Flügels (in Wirklichkeit eine gesimsartig vorspringende Leiste) in Continuität trete. Nun, möglich wäre freilich auch das; mir scheint aber die oben gegebene Deutung nicht nur viel ungezwungener, sondern ich finde die Art und Weise, wie Aussen- und Innenhülle zur zum Theile provisorischen Ergänzung der Rückendecke des Embryos herangezogen werden, eben wegen ihrer Einfachheit bewundernswerth.

Wir wenden uns jetzt zur Darstellung jener eigenthümlichen, zum Theile wenigstens bereits von Kowalevsky und Heider richtig beobachteten, aber in ihrer Bedeutung nicht entsprechend gewürdigten Vorgänge der Faltung oder „Aufrollung“ der Ränder der Rückenplatte. Diese dorsale Faltung hat zunächst, was bisher nicht ausgesprochen wurde, die Bedeutung, dass durch sie die schon wegen ihrer

grossen Kerne nicht dauernd in den Rahmen des kleinkernigen Ectoderms passende ectoptygmatische Rückenplatte aus dem Verbande des Ectoderms im weiteren Sinne (Ectoderm des Keimstreifs und der Entoptygma-Streifen) ausgeschaltet wird. Wir betrachten zunächst den vereinfachten (aber nicht schematischen), medianen Längsschnitt in der Holzschnittfigur 20. Er entspricht ungefähr dem von Kowalevsky in seiner Fig. 15 abgebildeten Stadium. Da bemerken wir nun zunächst oben und vorne, im Zusammenhang mit dem Ectoderm des Kopfdaches eine kurze einspringende



Entoptygma-Falte (Punktlinie *kk'k''*, beziehungsweise eine nach vorne ragende Falte (*ik''k'*), deren äusseres (längsgestricheltes) Blatt (*ih'*) dem Ecto., und deren inneres (punktirtes *k''k'*) dem Entoptygma angehört. Letztere Falte ist offenbar ein Überrest des durch die Contraction des Ectoptygmas sehr verkürzten Kopftheiles der Gastroptyche. Anders ist es an dem mit dem After *a* nach oben gekehrten Hinterrande. Der Schwanztheil der Gastroptyche ist nämlich ganz eingezogen und hat sich ausserdem der Hinterrand der Rückenplatte (samt dem angrenzenden Entoptygma) in Form einer flachen, nach vorne sich ausbreitenden Falte *as's* erhoben. Diese hintere Dorsalfalte (caudale secundäre Notoptyche) entsteht aber nicht etwa, wie man aus den Längsschnitten entnehmen könnte, einfach durch Umklappung, beziehungsweise durch ein ausschliesslich von hinten nach vorne fortschreitendes Wachsthum, sondern sie bildet sich, wie Querschnitte lehren, als Theil einer am ganzen Rande der schildförmigen Rückenplatte sich erhebenden, also ringförmigen Duplieatur, die sich aber hinten rascher als vorne entwickelt.

Wir besichtigen nun vier Querschnitte dieses Stadiums. Der erste, Fig. 11, geht in der Richtung *xx'* der Holzschnittfigur 20, also unmittelbar hinter dem Kopf. Hier liegt, wie man schon aus dem Holzschnitt entnimmt, zu oberst die dicke Aussenhülle *ah*, während die Innenhülle und zwar als doppeltes Blatt (*ih', ih*) sich unter ihr befindet. An der Ectoptygmaplatte beachte man, dass sie vom Seitenrande *i* gegen die Mitte *r''* an Dicke beständig zunimmt und insbesondere noch, wie dieht die schlanken Cylinderzellen, beziehungsweise ihre Kerne am letzteren Ort stehen. Die Rückenmedianlinie bezeichnet also die Zone der grössten Zusammenziehung. Was dann die zwei Entoptygmalagen betrifft, so stehen hier die kleinen Kerne etwas unregelmässig

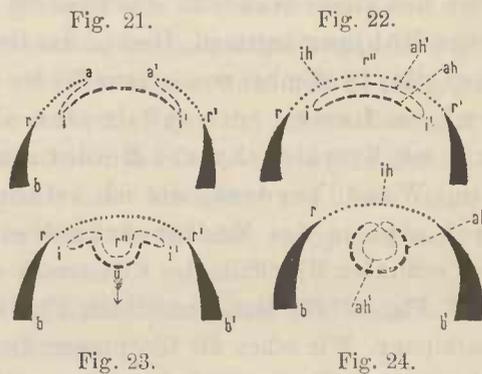
durcheinander. Es kommt dies unter Anderem wohl daher, dass die beiden Lamellen der betreffenden, aus dem Holzschnitt Fig. 20 ersichtlichen Entoptygmafalte nicht glatt, sondern selbst etwas gefältelt sind. Ausserdem sieht man bereits hier in der Tiefe der Ectoptygmaplatte in Zerfall begriffene Kerne  $A, k, k', k''$ . Man erkennt letztere daran, dass sie in ungleich grosse Brocken und Bröckchen aufgelöst, mitunter sogar förmlich in Pulver zerfallen sind. Wie gleichorientirte Schnitte durch ein etwas späteres Stadium lehren, zieht sich die Ectoptygma- und die obere Entoptygmaplatte später nach hinten, so dass nun der Dotter nur noch vom unteren Blatt der Entoptygmafalte des Halstheiles bedeckt erscheint.

Der zweite Schnitt, den wir betrachten, Fig. 7 und 8, geht durch die Linie  $yy$  des Holzschnittes Fig. 20, also quer mitten durch den Körper und ist uns zum Theile von früher bekannt. Hier liegt die Ectoptygmaplatte (Fig. 7  $d, d'$ ) unmittelbar dem Dotter auf, und an ihren Seitenrändern sieht man noch den letzten Ueberrest der rückgebildeten Gastroptyche.

Der dritte Schnitt, etwas weiter hinten gemacht, ist schematisch in der Holzschnittfigur 21 dargestellt. An dieser Stelle erhebt sich beiderseits der stark zusammengezogenen und daher sehr dicken Ectoptygmaplatte ( $i$ ) je eine gegen die Dorsalmedianlinie gerichtete Falte ( $a, a'$ ). Wie Fig. 9 zeigt, besteht das äussere Blatt dieser Falte aus dem kleinkernigen Entoptygma, das innere aus dem grosskernigen Ectoptygma. Zugleich lehrt diese Figur aber auch, dass die Falte nicht einfach ist, wie es unser Schema Fig. 21 und Kowalevsky's Fig. 35 darstellt. Es ist nämlich das freie Ende der Falte ( $r'd$ ) dorsalwärts umgeschlagen. Die Vergleichung von Fig. 9 mit Fig. 8 lehrt, dass dieser zurückgeschlagene Faltenheil dem Ueberrest der Gastroptyche entspricht, also die ursprüngliche Lage zeigt, und dass die Bildung der secundären Dorsalfalte hier auf die Weise erfolgt, dass sich der Basaltheil der Gastroptyche  $ed$  nach oben biegt und so zur Falte wird. Später erst, und zwar bevor die Dorsalfalte die Rückenmedianlinie erreicht, wird auch die Gastroptyche umgeklappt. Nebenbei beachte man noch, dass der gefaltete (umgestülpte) Theil des Ectoptygmas viel dünner ist als der in seiner ursprünglichen Lage verharrende Theil (Rückenplatte im engeren Sinne); indessen liegen die Kerne doch auch bei ihm dichter beisammen, als an der ursprünglichen Ectoptygmaablase vor dem Riss.

Der vierte Querschnitt endlich, Fig. 10, welcher der Linie  $zz$  im Holzschnitt Fig. 20 entspricht, zeigt uns die Vereinigung der Dorsalfalte, die sich später auch ganz bis vorne erstreckt. Wir haben da auf dem Rücken drei continuirliche Zellschichten. Zu äusserst ein dünnes Plattenepithel, das Entoptygma  $ih$ , am Rand der Rückenplatte ( $r'$ ) in die Lateralstreifen und weiter unten in das Ectoderm des Keimstreifs übergehend. Dies ist die bleibende, aber später durch Zusammenziehung und andere Veränderungen sich etwas verdickende Rückendecke des Insectenleibes. Darunter folgt ein etwas dickeres Plattenepithel  $ah'$ , mit grösseren Kernen, der umgeschlagene Theil des Ectoptygmas. Zu innerst endlich liegt ein, namentlich im Mediantheil, sehr hohes, gegen den Rand aber sich verflachendes Cilinderepithel  $ah$ , der ursprüngliche Dorsaltheil der Ectoptygma-Blase. Vergleicht man die Flächenausdehnung der noch nicht umgeschlagenen Rückenplatte mit jener nach erfolgter Bildung der Dorsalfalten, so ergibt sich zur Evidenz, dass letztere Fläche viel grösser ist, beziehungsweise dass die Bildung der Dorsalfalte nur zum kleineren Theil auf Kosten der ursprünglichen Rückenplatte, zum grösseren aber in Folge eines raschen Wachstums von Statten geht. Die secundäre, zur Beseitigung der Hüllen führende Dorsalfalte verhält sich also, wie ich schon früher betonte, genau so wie die zur Hüllenbildung führende primäre Bauchfalte.

Bezüglich der inneren Lamelle des Ectoptygmas (Fig. 10  $ah$ ) beachte man im Mediantheil noch ein interessantes Verhalten. Die betreffenden Cylinderzellen erscheinen in ihrem oberen Theil, bei  $m$ , völlig miteinander verschmolzen, während die unteren getrennten Theile ( $ah$ ) mit den Kernen (am Querschnitt) wie die Zähne



eines Kammes in den Dotter hineinragen und zum Theile, wie mir scheint, lange pseudopodienartige Fortsätze aussenden, die ohne Zweifel für die Verflüssigung des Dotters wichtig sind. Ferner müssen wir noch als neue Thatsache constatiren, dass schon in diesem Stadium einzelne Zellen der inneren Ectoptygmaplatte (Fig. 10,  $z, z'$ ) sich ablösen und in den Dotter hineinwandern. Die Kerne dieser losgelösten Zellen, respective Zellentheile haben zwar dieselbe Grösse wie die Kerne  $dk$  der eigentlichen Dotterzellen oder Leukoeythen, man unterscheidet sie aber von den letzteren ganz leicht durch ihre Beschaffenheit. Die im Dotter zerstreuten Ectoptygma-Kerne haben nämlich (bei Borax-Carmin-Behandlung) ein grobkörniges Aussehen, während die eigentlichen Dotterkerne im Innern meist nur einen grösseren Chromatin-körper oder deren zwei enthalten.

Die nächste Veränderung der Rückenhäute wird durch den Abdominalquerschnitt Fig. 12 (Xylogramm Fig. 22) erläutert.  $r, r', r''$  ist das die Rückendecke bildende Entoptygma,  $i, r', i', u$  das Ectoptygma, das aus einem dünnen oberen ( $ah'$ ) und einem dicken unteren Blatt  $ah$  besteht. Das aus diesen am Rand ineinander übergehenden Blättern bestehende Ectoptygma gleicht der Anlage des Keimstreifs sammt ventraler Hülle und stellt eine flachgedrückte längliche Blase vor. (Vergl. Fig. 12\* A.) Die Veränderung im Vergleich zum früheren Zustand zeigt sich aber darin, dass sich die Wand der Flächen, in den Dotter eingesenkten, also entolekithischen Ectoptygma-Blase etwas zusammengezogen hat, und dass die beiden Blätter (obere und untere Wand) an den Rändern derart auseinandergewichen sind, dass hier eine spaltenartige Höhlung entstand. Dies ist das Gebilde, das Kowalevsky, der keine ganz richtige Anschauung desselben gibt, in offenbar wenig zutreffender Weise Rückenrohr nannte. Dieses Rückenrohr mit brillenförmigem Lumen verwandelt sich aber nicht in ein solches mit nahezu kreisförmiger Höhlung, wie Kowalevsky und Heider annehmen, einfach durch fortschreitende Zusammenziehung seiner Wand, sondern, wie ich auf Grund mehrerer Schnittserien auf das Bestimmteste constatiren kann, durch eine in der Medianrückenlinie desselben erfolgende neue Einstülpung, einigermaßen jener ventralen Mittelfalte des Keimstreifs analog, durch die der Entoblast vom Ectoderm abgeschnürt wird. (Vergl. Fig. 12\* B.) Der Querschnitt Fig. 13 (Xylogramm Fig. 23 und 24) veranschaulicht den Zustand der Einstülpung. Wir sehen die Ectoptygma-Doppellamelle in Fig. 12 zu einem nahezu geschlossenen (an anderen Stellen noch halb offenen) Rohr  $ro$  (respectiv Ring) zusammengebogen und an den noch nicht verwachsenen Randtheilen ( $i, i'$ ) der Doppellamelle eine Andeutung der Höhlung ( $sh$ ), welche im früheren Stadium (Fig. 12) vorhanden war. Das eigentliche oder secundäre Ectoptygma-Rückenrohr hat also im Gegensatz zum uneigentlichen oder primären (Kowalevsky'-Heider'schen) Rohr nicht eine einschichtige, sondern eine zweischichtige Wand.

In diesem Stadium ist auch bereits, wie ich noch nachtragen muss, der Rückentheil des ganzen Keimstreifs zur Differencirung gelangt. Zunächst breitete sich das Hautfaserblatt  $hf$  unterhalb des zur Rückendecke gewordenen Entoptygmas über den ganzen Rücken aus. Dieses Hautfaserblatt bildet längs der Medianlinie ein dünnhäutiges Blasenpaar, die paarige Anlage des Rückengefässes oder Herzens  $he$ , das im nächsten Stadium Fig. 14 ( $he$ ), indem die Zellen der die beiden Blasen trennenden Scheidewand zu freien Blutkörperchen werden, bereits ein einfaches Rohr darstellt. Ferner ist auch die zweischichtige Wand des Mitteldarmes ( $md$ ) gegen die Medianlinie empor gewachsen und hat sich hart unterhalb des Herzens geschlossen.

Wir kommen endlich zu dem durch Fig. 14 veranschaulichten Schlusstadium. Die Höhlung des Rohres  $ro$  ist im Vorderücken noch sichtbar hinten aber schon ganz verschwunden. Meist erscheint sie ganz unregelmässig begrenzt. Die Zellen haben grösstentheils ihren Zusammenhang verloren und wandern, vielfach in deutlich amöboider Form, in den Dotter hinein, während die meisten Kerne die uns schon von früherher bekannten Zustände des Zerfalles in oft stanbartige Chromatinkörperchen zeigen. Die völlige Rückbildung, das ist das Verschwinden des Gebildes, schreitet von hinten nach vorne fort. Ich habe eine neue Schnittserie eines Stadiums, das in der hinteren Hälfte keine Spur mehr vom Rückenrohr, beziehungsweise vom Rückenstrang zeigt, indess die andere Hälfte zum Theil noch Bilder wie das in Fig. 14 darbietet.

*Melolontha vulgaris* L. (Taf. II, Fig. 15—15\*\*; Taf. III, Fig. 16—25; Taf. IV, Fig. 26 u. 27).

Die bisher noch nie untersuchte Hüllen- und Rückenbildung des Maikäfers zeigt einerseits eine auffallende Übereinstimmung mit dem Verhalten beim Schwimmkäfer, andererseits jedoch wieder, vorwiegend freilich mehr in nebensächlichen Zügen, so viele und so bedeutende Abweichungen und Besonderheiten, dass man von Neuem in der Überzeugung bestärkt wird, dass auch auf diesem Gebiete die grösste Mannigfaltigkeit herrscht und dass deshalb keine Einzelform genaues Muster der übrigen Formen, ja nicht einmal der näher verwandten sein kann. Von grösster Wichtigkeit ist aber hier vor Allem das Verhalten der Keimhüllen zum Hautfaserblatt.

Der absichtlich etwas schief geführte Querschnitt in Fig. 15 durch die Mitte eines 9 Tage alten Eies gibt zunächst eine instructive Ansicht der ersten Anlage der Gastropyche. *a a'* ist der Keimstreif, an welchem bereits das Ectoderm (*ec*) und der Entoblast (*en*), letzterer, wie wohl in der Regel, auf dem Wege der Embolie, differencirt ist. Rechts und links vom Keimstreif sieht man eine Ausstülpung der Hüllzone *dca* und *d'ca'* als erste Anlage der Gastropyche. Das innere in das Keimstreif-Ectoderm übergehende Blatt dieser Falte, *ac* und *d'c'*, stimmt mit dem letzteren überein, während sich das äussere Blatt als directe Fortsetzung der Hüllzone erweist. Auch hier sind die Kerne des äusseren Hüllblattes entschieden grösser als die des inneren. Erstere messen nämlich ca. 0.018, letztere nur 0.009 mm. Die Form der Kerne ist im Allgemeinen länglich-linsenförmig, an der Aussenhülle oben findet man einzelne ganz kugelförmige und später werden, wie wir hören werden, die meisten so. Es findet hier also ein Gestaltwechsel der Ectopygmakerne statt, und zwar, wie sich in der Folge zeigen wird, sogar ein mehrmaliger. Im Allgemeinen sind die Ectopygmakerne, analog wie bei den bisher betrachteten Insecten, denen des Centroblasts (*dk*) gleich. Die Gastropyche kommt in ähnlicher Weise wie bei *Lina* und *Hydrophilus* zum Abschluss und liegen dann die beiden Hüllen, zumal in der Bauehmittellinie, eng aneinander. Der Maikäfer ist also symptychisch und zugleich (Fig. 16, 19) perilekithisch.

Nun ist aber, ehe wir weiter gehen, das bereits oben angekündigte, bisher aber von keinem Insect bekannt gewordene Verhalten der Hüllen zum Entoblast zu erörtern.

Bekanntlich unterscheidet sich das Wirbelthier-Amnion unter Anderem dadurch ganz wesentlich von der oft mit demselben Namen belegten Deckplatte des Insecten-Keimstreifs, dass es, während letztere, so viel bis jetzt bekannt war, immer einschichtig ist, aus zwei verschiedenen Zelllagen, nämlich aus dem Ectoderm und dem Hautfaserblatt besteht.<sup>1</sup> Beim Maikäfer erweist sich nun zwar die Innenhülle, wie bei den übrigen Insecten, ursprünglich auch nur als Fortsetzung des Ectoderms, es treten aber später mit ihr Elemente des Entoblasts in nähere Verbindung.

Schon vor einem Decennium, in den zwei öfter citirten Arbeiten (8 und 9) habe ich, hauptsächlich gestützt auf *Lina*, die Behauptung ausgesprochen, dass sich vom Entoblast einzelne Elemente ablösen und in den Dotter hineinwandern. Die Richtigkeit dieser Anschauung wurde aber mehrfach, und zwar ohne triftigen Grund<sup>2</sup> bestritten, ja unter Anderem von Balfour (2, I. Bd., S. 394) sogar die Vermuthung geäussert, dass ich vielleicht einen Übergang von Blastoderm- (richtiger Entoblast-) zellen in den Dotter mit dem unter Anderem von Nussbaum<sup>3</sup> bei *Batta* behaupteten Übergang von Dotterzellen in das Blastoderm (Entoblast!) verwechselt habe.

Nun ist allerdings zu bemerken, dass bei *Lina* ein ganz sicherer Beweis für meine Behauptung der Entoblastzellenwanderung nicht so leicht zu führen ist, und zwar aus dem Grunde, weil hier Entoblast- und Dotter- (oder Centroblast-) zellen, wie man an Fig. 28 (Taf. IV) erkennt, von einander oft schwer zu unter-

<sup>1</sup> Vergl. diesbezüglich n. A. wieder Kölliker l. c. Bd. I, Fig. 109 u. 113.

<sup>2</sup> Ein solcher konnte streng genommen auch gar nicht angeführt werden, da die betreffenden Insecten, auf die ich mich stützte, embryologisch noch gar nie untersucht wurden.

<sup>3</sup> The structure and life history of the Cockroach. Von Miall und Denny. London 1886.

scheiden sind. Umsomehr war ich erfreut, als ich endlich am Maikäfer ein Object fand, an dem, freilich auch nur in gewissen Stadien, die Entoblastzellenauswanderung auf das unzweideutigste demonstriert werden kann. Aus Fig. 15 ersieht man zunächst, dass die Kerne der (aus dem Protoblast stammenden) Dotterzellen *dk* auffallend grösser sind als die Kerne des Entoblasts *en*, welche anfangs denen des Ectoderms *ec* gleichen. Innerhalb des Entoblasts differenzieren sich aber schon in diesem Stadium Zellen mit ganz anders gearteten und auffallend kleinen Kernen *en'* und in späteren Stadien, nach dem 12. Eitag, wandeln sich die meisten Entoblastzellen in solche kleinkernige Gebilde um.

Fig. 15\*\* soll, ehe wir auf die Hauptsache übergehen, diese Differenzen näher veranschaulichen. Alle Elemente, beziehungsweise Kerne, sind bei gleicher Vergrösserung dargestellt. *d* zeigt den Grosskern (0.02 mm) einer Dotterzelle, *c* die ebenso grossen Kerne eines Stückes der äusseren Hülle, *b* die relativ kleinen (0.007 mm messenden) Kerne des Ectoderms und des ursprünglichen Entoblasts, und *a* endlich mehrere isolirte umgewandelte, und zum Theil ausgezeichnet amöboide Entoblastzellen mit ihren überaus kleinen (nur 0.002 bis 0.003 mm messenden) Kernen. Letztere erscheinen nach Karminbehandlung neben den ursprünglichen Entoblastkernen selbst bei ziemlich starker Vergrösserung fast wie Punkte oder winzige Ringe und treten dieselben auch durch ihre intensivere rothe Färbung ungemein scharf hervor. Den kleinkernigen Entoblastzellen vollkommen gleiche Gebilde, die vor der Entoblastbildung im Dotter ganz entschieden nicht vorkommen, findet man nun vereinzelt schon auf dem durch Fig. 15 charakterisirten Stadium auch über der zusammenhängenden Entoblastschichte oft tief im Inneren des Dotters (*en''*) und daraus ergibt sich, meiner Ansicht nach wenigstens, zur Evidenz, dass diese kleinkernigen Dottergebilde ausgewanderte Entoblastelemente sind.

Das Übrige lehrt der durch die Vorderkiefer *k<sub>1</sub>* gehende Querschnitt durch ein 16 Tage altes Ei in Fig. 15\*.

Die grossen primären Kerne des Dotters *dk* sind nahezu unverändert geblieben. Dazwischen sieht man aber (auf manchen Schnitten noch deutlicher) ganze Züge kleinkerniger Entoblastzellen *en''*. Ferner bemerkt man, dass auch die zusammenhängende, dem Ectoderm *ec* innen anliegende und die Extremitäten *k<sub>1</sub>* auskleidende Entoblastschichte, das ist also das Hautfaserblatt (*hf*) ausschliesslich nur aus solchen kleinkernigen Elementen besteht.

Was uns aber speciell hier am meisten interessirt, ist die Thatsache, dass sich das kleinkernige Hautfaserblatt auch in den engen zwischen Aussen- (*ah*) und Innenhülle (*ih*) bestehenden Spaltraum hinein fortsetzt (*en'''*). Indessen darf diese Annäherung an das Verhalten des durchgehends zweischichtigen Vertebraten-Amnions nicht falsch verstanden werden. Eine Art Faserbekleidung hat allerdings auch das Maikäfer-Entoptygma; dieses entsteht aber nicht schon von vorneherein, also gleichzeitig mit der Ectodermausstülpung, sondern erst secundär durch Einwanderung.

Wir studiren nun den stark vergrösserten Querschnitt durch die Keim- und die Eihüllen in Fig. 17, woraus sich unter Andern ein in mehrfacher Beziehung eigenthümliches Verhalten der Aussenhülle ergeben wird. Im betreffenden Stadium (15. Tag) bildet die äussere Faltenhülle *ah* ein ziemlich dickes Epithel aus nahezu kugelförmigen Zellen, die gegen die Innenhülle zu abgeflacht sind, während sie nach aussen hügelartig vorspringen. Die Kerne dieser Ectoptygmazellen sind jetzt im Allgemeinen nicht mehr linsenförmig abgeflacht, wie jene des weit dünneren Entoptygmas *ih*, sondern vorwiegend, gleich den Zellen selbst, kugelförmig. Rings um die Kerne zeigt ferner das Zellprotoplasma einen ganz hellen Hof von durch Karmin nicht färbbarem Hyaloplasma, eine Differenzirung, die an jungen Eiern zuerst Pflüger beobachtete, und welche jüngst von Leydig (21) als ein Bauverhältniss allgemeiner Art (am Eikörper) bezeichnet wurde. Wir werden später sehen, dass solche Hofbildungen an gewissen relativ primären Embryonalzellen weit verbreitet sind.

Wichtig ist ferner die Thatsache, dass hier das Ectoptygma an seiner Aussenseite eine deutliche Cuticula *ah—cu* absondert. Auf das Vorkommen einer solchen Haut bei verschiedenen Insekten habe ich gleichfalls, ohne dass deshalb seither auf sie Bedacht genommen worden wäre, früher (9) hingewiesen, und

sie (S. 640) als cuticulare Keimhülle bezeichnet. Um die Existenz einer solchen Belegschichte mit voller Sicherheit behaupten zu können, muss vor Allem, und zwar noch vor der Bildung des Blastoderms, an Schnitten genau constatirt werden, ob eine Dotterhaut vorhanden ist oder nicht, eine Bedingung, der beiden meisten seitherigen Untersuchungen nicht Genüge geschah. Da in unserem Fall die letztgenannte (innere) Eihülle *dh* leicht nachweisbar ist, so kann die zweite noch vorhandene Cuticula, welche dem Ectoptygma anliegt und die vor der Bildung des Blastoderms noch nicht da war, offenbar nur eine vom Ectoptygma-Epithel abgesonderte Membran sein. Sie ist hier beträchtlich dünner als die Dotterhaut, lässt sich aber doch an dünnen Schnitten im ganzen Umfang des Ectoptygmas als eine continuirliche Hautlage erkennen. Am Maikäfer-Ei gibt es aber noch eine weitere aus dem Blastoderm hervorgehende Umhüllung. Es ist dies eine zwischen dem Ectoptygma (bez. dem Blastoderm) und der Dotterhaut befindliche stellenweise sehr dicke Flüssigkeitsschichte, in der einzelne aus dem Blastoderm stammende Zellelemente zerstreut sind, und die ich periblastodermale Secretschichte (Fig. 17 und 25 *se*) nennen will. Auch auf diese bisher nur von mir beachtete Umhüllung ist bereits in meinem Insectenbuch (8 S. 443, Fig. 148, Gerinnsel zwischen Dotterhaut *dh* und äusserer Hülle *ah* eines Schwammspinnereies) hingewiesen worden, und wenn sie trotzdem bisher von keinem Forscher erwähnt wurde, so erkläre ich mir dies hauptsächlich dadurch, dass es Mode geworden ist, die Insecteneier behufs des Färbens und Schneidens früher alle zu schälen, wodurch man sich selbstverständlich, wenn dabei die Dotterhaut zerrissen wird, der Möglichkeit beraubt, die fragliche Schichte nachzuweisen. Um über ihre Existenz entscheiden zu können, müssen also wenigstens — in gewissen Stadien — einige Eier im ungeschälten Zustand geschnitten werden. In Folge der auf das unverletzte oder angestochene Ei einwirkenden Conservirungs- und Härtungsreagentien wird ein Theil des offenbar eiweisshaltigen Fluidums der fraglichen Schichte in Form eines feinkörnigen oder zum Theil auch etwas faserigen Gerinnsels gefällt. Was die Dicke unserer Schichte beim Maikäfer anlangt, so ist sie weitaus am mächtigsten an beiden Polen, insofern man hier mehrere Querschnitte erhält, die ausser dieser Schichte keine andere Gewebslage des Embryos enthalten. An den übrigen Stellen des Eies kommt ihre Dicke ungefähr jener des Keimstreifs gleich (vgl. Fig. 25 *se*). Einigermassen fraglich bleibt natürlich der Ursprung dieser Umhüllung. Erwägt man indessen, dass, nachdem früher schon Weismann einige einschlägige Beobachtungen gemacht hatte, unter Anderem von (10) an lebenden Chironomuseiern der striete Nachweis geliefert wurde,<sup>1</sup> dass sich nach erfolgter Bildung des Blastoderms mit Kernen versehene Theilstücke (Taf. VIII, Fig. 50 *se*) ablösen und speciell in den grossen, mit Flüssigkeit erfüllten polaren Hohlräumen zwischen Blastoderm und Dotterhaut dauernd sich erhalten (und wohl auch durch Theilung sich vermehren), so darf man unser zellenführendes Hüllensecret wohl allgemein vom Blastoderm, beziehungsweise vom Ectoptygma ableiten. Dabei ist es aber selbstverständlich, dass die Abstossung zelliger Elemente ihr Ende erreicht, sobald sich das Ectoptygma mit einer Cuticula umkleidet hat.

Wir gehen nun auf die Endstadien über. Diese sind im Wesentlichen denen von *Hydrophilus* gleich, zeigen aber doch eine wichtige Abweichung. Fig. 19 veranschaulicht einen Brustquerschnitt nach vollzogener Umlegung der Innen- und Zusammenziehung der Aussenhülle, deren Riss wegen der Dicke der Eischale unmöglich direct zu beobachten ist. Ein Vergleich mit dem prorhegmagenen Stadium in Fig. 16 und mit dem *Hydrophilus*-Diagramm in Fig. 7, Taf. I, zeigt, dass hier die Umlagerung der Hüllen beträchtlich früher stattfindet, nämlich zu einer Zeit, wenn der Keimstreif *rb' r'* noch lange nicht den Ei-Äquator erreicht hat. Aus den bei *Hydrophilus* entwickelten Gründen betrachte ich auch hier die dünnen kleinkernigen Seitenstreifen der dorsalen Bedeckung (*rde* und *r'd' e'*) als ungeschlagene Seitentheile des Ectoptygmas, während es für die mediane Membran (*cr'' c'*) sicher ist, dass sie die hochgradig contrahirte Aussenhülle vorstellt. Am Rande beider Hüllen zeigt Fig. 19 eine einfache dorsalwärts gerichtete Falte (*dec, d' e' c'*), bezüglich der ich nicht sicher ermitteln konnte, ob sie rein mechanisch bei der Aufrollung nach dem Riss oder erst später in Folge der Zellenvermehrung am Randtheil entsteht. Fig. 22 veranschaulicht eine solche Falte sammt

<sup>1</sup> Die zugehörigen Abbildungen bringt meine nächste Arbeit „Über den Dotter, und die Keimblätter der Insecten.“

Umgebung bei stärkerer Vergrößerung. Das äussere Blatt der Falte *ih* ist etwas dünner als das innere *ah*, und ihre spindelartigen Kerne sind merklich kleiner. Fig. 20 zeigt dann ein Stück Aussenblatt (Entoptygma) und Fig. 21 ein Stück Innenblatt (Ectoptygma) von der Fläche. Die Zellen des ersteren (oberer Theil der Figur) sind im Gegensatz zu den polyedrisch erscheinenden Elementen des angrenzenden Ectoderms (unterer Theil der Figur) gleich ihren Kernen in die Länge gezogen; in noch höherem Grade ist dies beim zum Ectoptygma gehörigen Innenblatt (Fig. 21) der Fall, deren Zellen in schmale Spindeln ausgezogen sind. Während, wie wir eben sahen, die Zellen am Randtheile der Rückenplatte im Vergleich zu ihrem ursprünglichen Zustand (Fig. 17 *ah*) eine beträchtliche, aber vorläufig nicht erklärbare Modification erfahren haben, weist ihr medianer Theil (Fig. 22 *er''*) dieselben kugeligen Kerne wie früher auf. Diese Kerne liegen aber jetzt weit dichter beisammen, und da auch die Zellen der Platte bedeutend höher sind, muss eine sehr ausgiebige Contraction des Ectoptygmas vorausgegangen sein. Einzelne Kerne des Ectoptygmas (Fig. 22 *k''*) sind schon um diese Zeit in Zerfall begriffen, und manche derselben (*k*, *k'*) sogar bereits in den Dotter versenkt, ein Verhalten, das ich bei *Hydrophilus* niemals constatiren konnte.

Indem sich die erwähnte Falte in der Mittellückenlinie schliesst, entsteht wieder, wie in Fig. 10, Taf. II bei *Hydrophilus* eine secundäre Rückenplatte, die aus drei Blättern besteht: aus einem klein-kernigen Aussenblatt (Innenhülle), aus einem vorwiegend (grössere) spindelförmige Kerne enthaltenden Mittelblatt (inneres, der Aussenhülle angehöriges Blatt der Falte) und ein inneres oder unteres Blatt, das der primären, von der Aussenhülle gebildeten Rückenplatte entspricht. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Hydrophilus* zeigt sich nun aber im Folgenden. Erstens nämlich kommt es nicht zu einer Zusammenziehung der am Rand ineinander übergehenden Aussenhüllenblätter und also auch nicht zur Bildung des primären oder einschichtigen Rückenrohres, und zweitens stülpt sich hier nicht die ganze zweiblättrige Aussenhülle ein, sondern nur ein medianer Längsstreif derselben. Fig. 23 veranschaulicht an einem Brustdiagramm das Stadium der Einstülpung. *ik* ist die lateral mit dem Ectoderm *ec* verbundene, zur dorsalen Leibesdecke gewordene Innenhülle. Darunter sieht man seitlich zwei nicht überall scharf gesonderte Kernreihen. In der Mitte (*mn*) hat sich die letztere Schichte bereits eingestülpt und haben sich vom Boden der in den Dotter versenkten Doppelplatte stellenweise zahlreiche Zellen mit zerfallenden Kernen (Fig. 24 *k'*) abgelöst.

Indem nun die Ränder des rinnenartig eingestülpten Mittelstreifens (*m*, *n*) der ectoptygmatisehen Doppelplatte faltenartig sich gegeneinander neigen — also eine tertiäre Notoptye formiren — kommt es zur Bildung des in Fig. 25 am Querschnitt, in Fig. 18 von oben und in Fig. 25 im Längsschnitt dargestellten eigentlichen Rückenrohres *ro*, das, wie unter Anderem Fig. 18 zeigt, viel weniger weit als bei *Hydrophilus* nach hinten reicht.

Wichtiges zeigt besonders der Querschnitt in Fig. 25. Wir bemerken da im Raume zwischen der oberen Wand des Rückenrohres *ro* und der dorsalen Leibesdecke (*ih*) zahlreiche Kerne (*ah\**), die sich theils durch ihre Spindelgestalt, theils durch ihre Zerbröckelung von den stets kugelrunden Dotterkernen *dk* unterscheiden und sich auch durch ihre streifenartige Anordnung als nicht in die Rohrbildung einbezogene Elemente der lateralen Theile der Ectoptygmadoppelplatte erweisen.

Fig. 27 zeigt endlich, und zwar wieder an einem Brustdiagramm, das Stadium des Zerfalles des Rückenrohres. Dasselbe tritt, gleich dem Stadium des Risses, relativ viel früher als bei *Hydrophilus* ein. Man entnimmt dies unter Anderem daraus, dass zu dieser Zeit, wo bei *Hydrophilus* der Mitteldarm auch bereits am Rücken geschlossen ist, hier die Ränder *p* der Mitteldarmrinne, wenigstens in der Hinterhälfte des Embryos, noch weit von der dorsalen Medianlinie abstehen.

Das Herz bildet sich ähnlich wie bei *Hydrophilus*. Der Rand des Hautfaserblattes bildet jederseits eine dünnwandige Falte (Fig. 25, *he*, *he'*), welche gegen die Medianlinie wächst und sich gleichzeitig in Form einer länglichen Blase (am Querschnitt) seitwärts vom übrigen Hautfaserblatt absehnürt. Fig. 27 zeigt die Vereinigung beider Herzblasen und bemerkt man ausserdem noch die von denselben auf der Unterseite ausgehenden epithelialen Platten *hf'*, die, wie ich gefunden habe, unter Anderem bei *Polistes*

larven persistiren, und die Anlage des seinerzeit zuerst von mir genauer beschriebenen „Pericardialseptums“ bilden.<sup>1</sup>

## GRYLLIDAE.

*Gryllotalpa vulgaris* L. (Taf. I, Fig. 3—5), *Oecanthus niveus* (Holzschnitt Fig. 25—27).

Ich habe hier die Grylliden von den Akridiern getrennt und schliesse sie an *Hydrophilus* und *Melolontha*, weil sie bezüglich des Verhaltens der Keimhüllen in den Endstadien letzteren entschieden viel näher kommen. Im Ubrigen stehen mir leider über diese Orthopteren wenig eigene Erfahrungen zu Gebote, da ich infolge anderer Arbeiten bisher nicht dazu kam, die vor zehn Jahren begonnenen Studien über die *Gryllotalpa*-Embryologie wieder aufzunehmen. Wenn ich nun gleichwohl auf die einschlägigen, einander zum Theil sehr widersprechenden Angaben anderer Forscher näher eingehe, so geschieht es vornehmlich, um auf Grund unserer schon ziemlich sicheren Kenntnisse bei den in den früheren Blättern besprochenen Insecten, die Fragepunkte, um die es sich da handelt, in ein helleres Licht zu stellen, als es bisher geschehen ist und dann wohl auch um zu zeigen, dass manche dieser Ansichten, z. B. jene Korotneff's über die angeblich aus Dotterzellen gebildete Rückenplatte ganz unhaltbar sind.

Ich beginne mit Dohrn's (6) Daten über *Gryllotalpa*, die begreiflicherweise, da er das Verhalten nur an lebenden Embryonen untersuchte, nur zum Theile verlässlich sind. Etwas zweideutig ist schon die erste Angabe. „Auf den Seiten- und an dem Kopf- und Schwanztheile setzt sich der Keimstreif in eine einschichtige Haut [Hüllzone] fort, welche sich überall umschlägt [Gastroptyche] und als Amnion [Entoptygma] den Embryo umgibt. Die seröse Hülle [Ectoptygma] ist gleichfalls vorhanden und erscheint mit dem Amnion zu einer Membran dicht verschmolzen.“ Dann spricht Dohrn von einer pulsierenden dünnen [unter dem Dorsaltheil des Ectoptygmas sich hinziehenden] Membran, welche von den Seitentheilen des Kopfes sich über den Dotter ausbreitet und die nach den von uns bei *Stenobothrus* sichergestellten Zuständen eine dünne Fortsetzung des Hautfaserblattes sein müsste. Von grossem Werth ist dagegen Dohrn's Beobachtung und Darstellung des Risses, der Contraction und Umstülpung der Hüllen. „Ich beobachtete, wie die beiden Blätter der Embryonalhülle vor dem Kopf allmählig verschmolzen, wie ihre Zellen einer fettigen Degeneration unterlagen, wie die Haut dünner und durchsichtiger wurde und wie in den anderen [dorsalen] Theilen der Hülle eine Art von Streifenbildung auftrat. Zugleich begann die ganze Hülle sich unmerklich, aber ununterbrochen [und derart] zu contrahiren, dass die Gliedmassen, die (früher) frei nach vorn vorragten, durch die sich zusammenziehende Embryonalhülle an den Keimstreif angedrückt wurden, so dass sie gar nicht (mehr) zu erkennen waren. Dann traten zuerst aus der umstrickenden Hülle die Fühler, die Mandibeln und die Oberlippe wieder heraus, an dieser Stelle war es also zum Riss des verschmolzenen Stückes der Hülle gekommen.<sup>2</sup> Zwischen Antenne und Mandibel sah ich noch einen Lappen von fettig degenerirten Zellen. . . . Es schwammen ausserdem in dem Hohlraum zwischen Embryonalhülle und innerer Eihaut mehrere Zellhäufchen, die offenbar von der zerrissenen Embryonalhülle abstammen [aber auch wie beim Maikäfer vom Blastoderm abgeschnürt sein können]. . . . Erst nach Stunden bemerkte ich, dass erst das erste, dann das zweite Maxillenpaar, dann eben so langsam die Wurzel des ersten Beinpaares etc. frei wurden, . . . dabei rollte sich die Membran völlig auf, so dass ein dicker Kranz überall da den Embryo umgab, wo die Masse der Hülle angekommen war, . . . dann lässt dieser Kranz den After aus seiner Umklammerung frei und schnürt nur noch den Dotter ein. Dieser aber, nachgiebiger als der geweblich festere Keimstreif, wird zu einer scheinbar vom Keimstreif geschiedenen Halbkugel abgeschnürt, . . . es gleitet (aber) schliesslich die Dottermasse aus dem sie umklammernden Ring heraus, und so erseheint schliesslich die ganze

<sup>1</sup> Über den propulsatorischen Apparat der Insecten. Archiv f. mikr. Anatomie, 1872.

<sup>2</sup> An einer anderen Stelle heisst es geradezu: „Plötzlich dehnte sich diese dünne Stelle und riss ganz sachte entzwei, worauf die Ränder sanft über die Gliedmassen weglitten.“

Embryonalhülle als ein dicker wulstig erhabener Kranz hinter dem Kopf auf dem Dotter.“ Nun kommt Dohrn wieder auf die pulsierende Lamelle zu sprechen. „An den Seiten geht die Lamelle in die Tiefe zwischen Keimstreif und Dotter [als Hautfaserblatt?], so dass sie also nicht in Verbindung mit dem Amnion zu stehen scheint [kein Ectoderm ist], während die seröse Hülle [Ectoptygma] am Rücken so nahe dem Dotter auflagert, dass es unmöglich wird zu erkennen, ob zwischen beiden [Dotter und Ectoptygma] die pulsierende Lamelle von Anfang oder erst allmähig herümwächst. Im Moment der ausgiebigsten Pulsationen der Lamelle, die noch durch kein Umwachsen des Hautblattes gehemmt war, zählte ich rechts 26, links 32 Pulsationen in der Minute. Später erkennt man ferner deutlich, dass fast die ganze zusammengeschrumpfte Embryonalhülle von der pulsierenden Lamelle [Hautfaserblatt?] eingeschlossen worden ist, und muss hieraus wohl schliessen, dass die letztere zu der Zeit, da die Embryonalhülle sich kranzförmig auf dem Rücken zusammengezogen hat, den Rückentheil des Dotters noch nicht umwachsen hat. . . . Die Zellen der Embryonalhülle sind [innerhalb des Dotters] einem völligen Verfall ausgesetzt; man sieht sie einzeln wie in ganzen Massen umherfahren als Plasmakugeln ohne Kern aber mit Fettkügelchen besetzt. . . . Die Zellen erschienen (in Jodserum isolirt) in allen möglichen Gestalten mit einer Menge von Körnchen, Kernen und amöboiden Ausläufern.“

„Allmählig macht sich aber ein Process bemerklich, welcher die Pulsationen der Rückenlamelle langsam auf ein immer geringeres Maass einschränkt, das Umwachsen derselben durch ein vom Bauch nach den Seiten und auf den Rücken fortschreitendes Hautblatt [Ectoderm]. Wo das Hautblatt [Ectoderm] die Lamelle unwächst, hört die Membranartigkeit derselben auf und die spindelförmigen Zellen gruppieren sich zu einzelnen Strängen und bilden die Körpermuseulatur.“ Die Lamelle wäre demnach wirklich das Hautfaserblatt. Das Wesentliche der Dohrn'schen Darstellung ist also dies, dass nach seiner Ansicht die am Bauchtheil reissenden und sich auf dem Rücken zusammenrollenden beiden Keimhüllen zuerst vom Hautfaserblatt und dann vom Ectoderm umwachsen würden. Dabei ist noch zu beachten, dass bei dieser Art von Hüllenumlagerung ein Losreissen des Entoptygmas vom Rand des Keimstreifs stattfinden müsste.

Wir wenden uns jetzt zur zum Theil leider völlig verfehlten Darstellung von Korotneff (18), der die Embryologie von *Gryllotalpa*, nachdem ich früher selbst einige anschnitten gewonnene aber Korotneff unbekannt gebliebene Daten veröffentlicht hatte (9, S. 633 n. 635), zum erstenmal und zwar in sehr ausführlicher Weise behandelt. Korotneff constatirt zunächst (S. 577) (die selten zur Beobachtung gelangende) Bildung einer regelrechten Gastropyche (vergl. Fig. 37—39), deren zwei Blätter dicht aneinander liegen [Symptychie und Perilekithie]. Aus den erwähnten Zeichnungen ergibt sich ferner, dass die weit auseinanderstehenden Ectoptygma-Kerne (vergl. seine Fig. 39 s) ungefähr dreimal so gross sind als jene des Entoptygmas, welche im Wesentlichen mit denen des Ectoderms übereinstimmen (seine Fig. 46 A m, s). Später (S. 579) wird dann, im Anschluss an Tichomiroff's (31) Befunde bei *Bombyx*, von einer „dorsalen Ausbreitung der Ränder der Bauchplatte [also der primären Notopyche] gesprochen. „Bei der *Gryllotalpa* beobachteten wir (ferner), ganz ebenso wie bei *Bombyx* die Schliessung des [Rücken-]Nabels und die Abwerfung der Serosa [Ectoptygma]. Die beiden letzten Vorgänge sind aber ziemlich verwickelt und schwer zu verstehen.“ Nun kommt (S. 580) eine die Rückenplatte respective das Rückenrohr [das nach Korotneff's Abbildung ganz ähnlich wie bei *Hydrophilus* und *Melolontha* ist] betreffende Darstellung, welche, wie ich später zeigen werde und wie sich eigentlich mit Rücksicht auf das Verhalten bei den genannten Käfern schon von selbst ergibt, ganz entschieden verfehlt ist. Es soll sich nämlich unterhalb des dorsalen Ectoptygmaabschnittes aus den durch Theilung sich rasch vermehrenden Dotterzellen (Korotneff bezeichnet sie mit dem vieldeutigen Ausdruck „Entodermzellen“) „eine zweite zusammenhängende Zellschicht (seine Fig. 40) bilden, die den Rücken und die Seitentheile des Embryos bedeckt und aus denen [der?] die sogenannte Rückenplatte oder das Rückenorgan hervorgeht. Aus diesem Grunde scheidet sich die seröse Hülle [Ectoptygma] vollständig ab und kann später [wie bei *Bombyx*] abge-

worfen werden. Damit halte ich die Thatsache für constatirt, dass die Rückenplatte eine gänzlich entodermatische Bildung ist.“

Es folgt nun eine mit Dohrn's in diesem Punkt ganz klaren Darstellung völlig unvereinbare Beschreibung der angeblichen Abtrennung des Ectoptygmas.

„Die schon abgetrennte Serosa geht ganz zu Grunde, sie wird zerrissen, schrumpft zusammen, ihre Elemente lösen sich bald von einander und bilden einzelne Zellenhaufen, die in der sie umgebenden Flüssigkeit flottiren und endlich einer fettartigen Degeneration unterliegen. Das Amnion [Entoptygma] erleidet gleichfalls eine Veränderung. Es erhält nämlich am vorderen Ende einen Riss [die Darstellung hält sich zum Theil fast wörtlich an jene Dohrn's]. Durch die Bewegungen des Embryos wird der Riss vergrößert. . . . An der Stelle, wo eine Verwachsung mit der Rückenplatte stattgefunden, ist ein Rest des Amnions [Entoptygma] als eine schwache [in Fig. 5 deutlich sichtbar] erhabene [Ring-] Leiste übrig geblieben. Allmählig wird das Amnion vom Embryo immer mehr und mehr abgestreift und endlich fast ganz resorbiert und nur unten [hinten, siehe Fig. 7] ist ein schmaler [lateral] Streifen übrig geblieben.“ Dazu bemerke ich zunächst noch ausdrücklich, dass an keinem der zahlreichen abgebildeten Schnitte an der Peripherie des Embryos die Andeutung eines abgerissenen Lappens oder Stückes der beiden Hüllen zu sehen ist.

Seite 581 beschreibt dann Korotneff und zwar zum Theil in ganz zutreffender Weise, die Rückbildung des Dorsalorganes. „Die Rückenplatte wird beständig kleiner, indem sie sich zusammenzieht und bedeckt endlich wie eine Mütze den Naeken. . . . Bald bekommt sie das Aussehen eines aus dem Dotter emporgestiegenen Knopfes (siehe Fig. 9 Ro). Betrachtet man diesen auf dem Längsschnitt, so zeigt er sich aus lauter eilindrischen Zellen zusammengesetzt (siehe Fig. 56 u. 57). Diese vermehren sich durch Theilung und eine Menge der neu entstandenen Zellen strömt in den Dotter hinein (siehe Fig. 58 Roz).“ [Man beachte die Unwahrscheinlichkeit, dass Zellen zuerst aufsteigen und dann wieder in entgegengesetzter Richtung sich ausbreiten]. „Jede von diesen neuen Zellen besitzt eine rundliche Form und einen kleinen sich stark färbenden Kern.“ Wohl mit Recht bringt dann Korotneff diese (in den Dotter eingewanderten Ectoptygma-) Zellen mit der Dotter-Assimilation in Zusammenhang. Dass aber die in Rede stehenden *Gryllotalpa*-Zellen wirklich den invaginirten Ectoptygmazellen von *Hydrophilus* entsprechen, zeigt unter Anderem auch Korotneff's weitere Angabe: „der Kern zerfällt in sich stark färbende Stücke“, sowie das Folgende: „Das Rückenorgan oder das äussere begrenzende Epithel [der erwähnten entovitelinen Zellenmasse] erleidet dieselbe Veränderung, die von Kowalevsky schon bei *Hydrophilus* beschrieben worden. Durch Zusammenziehung des Organs bildet sich nämlich eine grubenartige Falte [aber nirgends abgebildet], die gänzlich in das Innere des Dotters hineindringt und dort diese so räthselhafte Röhre bildet (siehe Fig. 55 Ro). Bald geht diese [deutlich abgebildete und wie es scheint zweischichtige] Röhre zu Grunde, ihre Zellen lösen sich ab und unterliegen der schon beschriebenen fettartigen Degeneration.“

Betreffs der Bildung der definitiven Rückendecke beruft sich Korotneff auf die, wie uns bekannt, keineswegs ganz klare Darstellung Dohrn's. Speziell nach seiner Fig. 8 sollen zur Zeit, wenn die Rückenplatte noch vorhanden ist, die lateralen Wände von der pulsierenden Lamelle, das ist also vom Hautfaserblatt gebildet werden. Später schübe sich letzteres und mit ihm auch das Ectoderm weiter nach oben.

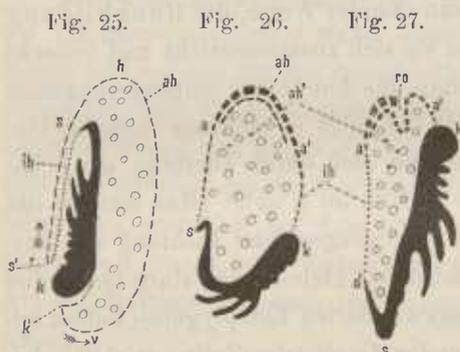
Minder schwankend ist der Boden, den wir mit Ayers (1) Darstellung der Embryologie von *Oecanthus* betreten, ja es hat dieser Forscher das grosse Verdienst, die Betheiligung des Entoptygmas der amphorhegmagenen Insecten bei der Rückenbildung zum erstenmal zwar nicht bewiesen, aber doch wenigstens schematisch deutlich dargestellt zu haben.

Was zunächst die erste Bildung der Gastroptyehe betrifft, so spricht sich Ayers hierüber etwas zweideutig aus. Es ist nämlich da (S. 237) die Rede von einer dünnen, den Keimstreif bedeckenden Zellschichte und nicht von einer Falte, die bald nach der Anlage des Keimstreifs vom Rand des letzteren ausgeht und in der Mittellinie mit ihren freien Rändern verwächst, und soll diese abweichende Bildungsart durch die Grösse des Nahrungsdotters bedingt sein. Er meint nämlich, dass wegen der Enge des Raumes zwischen dem Keim-

streif und der Dotterhaut die auch von ihm erwähnte Ringfalte nicht in der gewöhnlichen Weise verwachsen könnte, sondern nur auf die Art, dass sich zuerst das äussere Blatt derselben [das Ectoptygma] schliesst, während das Entoptygma später zur Vereinigung käme. Dieser Vorgang würde, was Ayers freilich nicht hervorhebt, eine frühzeitige Trennung, respective ZerreiSSung der Falte voraussetzen, ein Verhalten, wofür weder eine directe Beobachtung noch auch eine Analogie vorliegt.

In Ayers' (wenig gelungener) Fig. 8, Pl. 23, der einzigen, welche dieses Verhältnis darstellt, erscheint nur das Ectoptygma (s) als eine continuirliche und ziemlich dicke Lage mit relativ grossen, sehr weit von einander abstehenden länglichen Kernen, während vom Entoptygma nichts als ein Paar relativ kleine Kerne zu sehen ist; im Text wird jedoch gesagt, dass die Ecto- und Entoptygmazellen eine polygonale Form haben. Aus Ayers Pl. 21, Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 13, 15, und Pl. 20, Fig. 31 [nicht aber, wie Ayers citirt, aus Pl. 18, Fig. 4 und 10] ersieht man ferner, dass die Ectoptygma-Kerne zahlreiche stark färbbare Bänder und Körper enthalten und zum Theil auch karyokinetische Bildungen darbieten, Verhältnisse, die Ayers erst auf S. 256 näher bespricht.

Wichtig ist dann Ayers' Darstellung auf S. 244 über die ZerreiSSung der Hüllen und die Umlagerung des Embryos. Damit man sich hierüber leichter orientiere, gebe ich im Holzschnitt Fig. 25—26



auf Grund der Ayers'schen (gleichfalls schematischen) Figuren 7 bis 10 auf Pl. 20, Fig. 1, Pl. 22 und der (schematisch gehaltenen) Xylogramme Fig. 35 und 36 auf S. 260 eine vereinfachte Zeichnung, und werde ich ausserdem, um nicht den etwas weitläufigen Text des Originals wiederholen zu müssen, die Hauptpunkte, welche uns hier interessiren, zum Theil mit eigenen Worten hervorheben.

Dem Riss der Hüllen geht zunächst eine Verschmelzung derselben voraus, die aber nur an einer relativ eng umgrenzten Stelle, nämlich über dem Vorderkopf stattfindet. Die betreffende Verfüthungsstelle verdünnt sich dann (wahrscheinlich in Folge der schon jetzt beginnenden Zusammenziehung des Ectoptygmas [Xylogramm, Fig. 25 ah] am entgegengesetzten Ende (h), das dem spitzen Pol des Eies entspricht. Die weitere Folge der erwähnten Ectoptygma-contraction am (gegenwärtigen) Schwanzpol und vielleicht auch die Folge einer activen Bewegung des Embryos ist dann die ZerreiSSung der verwachsenen Gastroptyeche-Stelle und das Auseinanderweichen der (im optischen Längsschnitt als zwei Lippen erscheinenden) Ränder des Risses. Wir erhalten so die in unserem Xylogramm, Fig. 25 dargestellte Situation, die bezüglich der Hüllen an jene vor der Vereinigung der Gastroptyeche erinnert und in welcher die Bauchseite des Embryos (mit den als Fortsätze angedeuteten Gliedmassen) der flachen, ja sogar etwas concaven Seite des Eies zugewendet ist. Durch die entstandene Öffnung der Gastroptyeche („Pforte des Dottersackes“ nach Brandt) tritt der Kopf k frei zu Tage. Um das Folgende leichter zu verstehen, denke man sich, was ja z. B. nach Brandt u. a. bei *Corixa* (seine Fig. 20) wirklich der Fall ist, dass dem Kopf entgegengesetzte Ende der Ectoptygma-Blase durch den sogenannten Ectoptygma-„Kuchen“ (Metschnikoff) an der Schale fixirt und stelle sich dann weiters vor, dass sich das Ectoptygma anfänglich vorwiegend auf der Rücken- und Schwanzseite des Embryos zusammenziehe respective sich verkürze. Die nothwendige Folge davon wird nun sein, dass die Kopffalte k' des Embryos, beziehungsweise der Kopf des letzteren von der Rückenseite her (das ist in der Richtung des Pfeiles v), dem ursprünglichen Schwanzpol der Ectoptygma-Blase genähert oder mit anderen Worten, dass der Keimstreif, wie dies Xylogramm 26 erläutert, mit dem Kopf voran längs der Peripherie des Dottersackes um eine zum Theil der Verkürzung des Ectoptygmas entsprechende Strecke herangezogen wird. Indem die Contraction oder Verkürzung des Ectoptygmas noch weiter fortschreitet, gelangt der Kopf längs der convexen Eiseite nach oben und nimmt schliesslich der Keimstreif, was im Xylogramm 27 veranschaulicht ist, nachdem er ungefähr die halbe Peripherie des Dottersackes durchschritten hat, eine Stellung ein, die der ursprünglichen in jeder Beziehung entgegengesetzt

ist. Mit Rücksicht auf diese Oppositionsstellung (Ayers „opposite direction“) und den Umstand, dass der beschriebene Vorgang durch die gebräuchlichen Ausdrücke „revolution“, „Umrollung“, „Umkehrung“, „Umschlagung“ etc. nicht genau charakterisirt wird (es gibt ja unter Anderen auch eine Rotation des Embryos um seine Längsaxe), schlage ich hiefür die leicht verständliche Bezeichnung Antipodisirung vor. Derselbe Vorgang wurde bekanntlich zuerst von Metschnikoff bei *Corixa* und dann namentlich bezüglich der Hüllen-Betheiligung in ausgezeichneter klarer Weise von Brandt (4) bei *Calopteryx* dargestellt, und dürfte diese, wie es scheint, den entoptychischen Insecten allgemein zukommende Keimstreifenstellung auch bei den eoptychischen Gruppen eine weite Verbreitung haben.

Aus dem Früheren, sowie aus der Betrachtung der Ayers nachgebildeten Xylogramme Fig. 25—27 ergibt sich dann (Ayers spricht sich hierüber deutlich erst später S. 259 aus), dass, wenn sich das Ectoptygma (*ah*) auf der Rückenseite des Embryos stark zusammenzieht, auch das mit ihm am Rand der gesprengten Gastroplythe verbundene Entoptygma — ähnlich wie bei *Hydrophilus* und *Melolontha* — mit in die Höhe gezogen wird. Die laterale und dorsale Bedeckung des Embryos oder, wie es Ayers nennt, die Wand des Dottersackes besteht somit nach vollzogener Antipodisirung, beziehungsweise nach vollendeter Ausglättung der Hüllen-Bauchfalte theils aus dem Ectoptygma (Xylogramm 27 *a d'*), das vorwiegend die Rücken- und Vorderseite einnimmt, theils aus dem Entoptygma (*ka', sa'*), welches hauptsächlich die Seitentheile und (hier zugleich) den Rückentheil des Hinterkörpers (*s' a*) bedeckt. Gegen die Ventralseite zu geht das laterale Entoptygma des Dottersackes in die Aussenwand des Keimstreifs, das ist in das Ectoderm über. Um über die folgende nicht ganz zutreffende Darstellung Ayers klar zu werden, werfe man vorher einen Blick auf unsere den Maikäfer betreffende Fig. 19, Taf. III. Die Umhüllung der (gelb markirten) Dottermasse besteht hier bekanntlich unten aus der rinnenförmig gestalteten Wand des Mitteldarmes oder Mesenterons (*s ra d'r'*), die aber mit den lateralen Theilen des Dottersackes, das ist mit den Entoptygmastreifen *rd, r'd'*, beziehungsweise mit dem Ectoptygma *er'' e'* nicht unmittelbar verwachsen ist.

Ayers dagegen behauptet S. 248, dass das Vorderende des Mesenterons mit dem Ectoptygmasack (serosa-sack)<sup>1</sup> in Verbindung stehe und zwar derart, dass seine Zellen so unmerklich in jene des Ectoptygmas übergehen, „dass es schwer fällt die Stelle zu unterscheiden, wo das eine beginnt und das andere aufhört.“ Undeutlich ist es ferner auch, wenn Ayers weiterhin davon spricht, dass der Dotter aus dem Dottersack vermittelst Zusammenziehung des letzteren durch eine kreisrunde Öffnung der Körper [Keimstreif?]-Wand (i. e. amnion [?]) hinter dem Kopf in den Mitteldarm übergehe; denn wie n. a. unser Querschnitt Fig. 19 zeigt, ist die Mitteldarmrinne ja schon von allem Anfang mit Dotter erfüllt, und alle Anstrengung ihn noch mehr zu füllen, dürfte wohl vergeblich sein! Der Vorgang ist vielmehr offenbar so, dass in dem Masse, als die Mitteldarmrinne sich weiter ausbreitet, umso mehr Dotter in demselben Platz findet. Fragwürdig erscheint mir ferner Ayers' Annahme, dass die auch von ihm beobachtete Ablösung einzelner Ectoptygmazellen und deren Übergang in den Dotter einfach eine Folge der fortgesetzten Zusammenziehung und Verdickung der Ectoptygmaplatte sei, und wüsste ich ferner nicht, wie, was Ayers behauptet, einzelne Ectoptygmazellen beiderseits des Stomodaeums in die Leibeshöhle gelangen könnten.

Besonders mangelhaft ist aber Ayers' Darstellung betreffs der ectoptygmatischen Rückenplatte und hinsichtlich der Betheiligung des Entoptygmas an der Bildung des definitiven Rückens. Auf Pl. 19, Fig. 2 zeichnet Ayers einen Embryo in vollendeter Oppositionsstellung, dessen Ectoptygmaplatte, was im Text nicht erwähnt wird, ähnlich wie bei Brandt's *Calopteryx*-Fig. 15 und 16 deutlich aus zwei auch in unserem Xylogramm Fig. 26 angedeuteten Zellschichten besteht. Es fragt sich nun, entsteht die zweite Zellschicht einfach durch engeres Zusammenrücken oder vielleicht, wie bei *Hydrophilus*, durch Bildung einer von Ayers freilich nirgends erwähnten Falte, wobei etwa das das Ectoptygma überziehende Entoptygma-Blatt überschen wurde.

<sup>1</sup> Wahrscheinlich setzt hier Ayers den Ectoptygma-Sack = dem eigentlichen Ectoptygma (Rückenplatte der Autoren) + den lateralen Entoptygma-Theilen.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint mir dann die auf Pl. 22, Fig. 1 an einem Längsschnitt dargestellte und von uns im Xylogramm 26 mit *ro* markirte tiefe Einstülpung der jetzt pfingelnförmig hervorragenden Rückenplatte (plug-like projection), von welcher Ayers wohl mit Unrecht behauptet, dass ihr Lumen mit dem des Mesenterons communicire. Da Ayers ausdrücklich erwähnt, dass die Rückenplatte später ganz in den Dotter versenkt wird, so wäre in allen wesentlichen Punkten bis auf den fehlenden Nachweis der erwähnten Faltenbildung eine Übereinstimmung mit *Hydrophilus* vorhanden. Völlig unberührt lässt aber Ayers die uns vor Allem interessirende Frage, wie denn eigentlich die Ectoptygmaplatte versenkt wird und wie über ihr das Entoptygma behufs Schliessung des Rückens zur Vereinigung kommt. Dafür entwickelt er noch (S. 258—259) eine Ansicht über die Abhängigkeit der Keimhüllen-Umlagerung von der Mächtigkeit des Dotters, der ich aber, da ja bei Insecten mit nahezu gleich stark entwickeltem Dotter, wie wir sahen, grundverschiedene Keimhüllenzustände vorkommen, nicht ohne weiteres beitreten kann.

Wir kehren nun wieder zu *Gryllotalpa* zurück. Vergleicht man Dohrn's Darstellung über den Riss der Hüllen und das Zurückgleiten derselben über den Dotter mit Ayers' auf Schnitte gegründeten Behandlung des nahestehenden *Oecanthus*, so kann es wohl kaum fragwürdig bleiben, dass bei der Werre die Verhältnisse ähnlich liegen, d. h., dass auch sie ein amphorhegmagenes Insect ist. Dem widerspricht freilich Korotneff's entschiedene Behauptung, dass erstens die Rückenplatte entodermatischen Ursprungs sei und dass zweitens das Ectoptygma ausserhalb des Embryos in Stücke zerrissen würde. Letztere Angabe ist aber nicht erwiesen, und was die Rückenplatte betrifft, so stimmt dieselbe, wie gerade die einschlägigen Figuren Korotneff's beweisen, von ihrem ersten Auftreten an bis zum Verschwinden im Innern des Dotters so vollständig einerseits mit den bei *Hydrophilus* und *Melolontha* und andererseits mit den bei *Oecanthus* sicher constatirten Zuständen überein, dass an der Homologie der Rückenplatte bei allen diesen Insecten nicht gezweifelt werden kann. Man vergleiche in dieser Hinsicht nur Korotneff's Fig. 52 mit unserer Fig. 19, Taf. III. Hier wie dort besteht die äussere Umgrenzung des Embryos aus drei differenten Strecken, nämlich ventral aus dem Ectoderm des Keimstreifs (Korotneff's Fig. 52 bis *grf*), lateral aus zwei sehr dünnen Streifen, die ich als Entoptygma betrachte, und dorsal aus einer auffallend dicken grosskernigen Platte (Korotneff's Fig. 25 *Ro*), dem Ectoptygma. Der Unterschied betrifft lediglich nur die relative Ausdehnung des (dorsalen) Ecto- und Entoptygma-Abschnittes. Während sich nämlich die ectoptygmatische Rückenplatte bei *Hydrophilus* und *Melolontha* über den grösseren Theil der Länge des Rückens erstreckt, zieht sie sich bei *Gryllotalpa*, ähnlich wie bei *Oecanthus* an eine kleine knopfartige Anschwellung hinter dem Kopf zusammen. Diese Anschwellung finde ich aber auf meiner Fig. 5, Taf. I (*ah*) etwas weiter hinten als in Korotneff's Fig. 9. Die blassrothe Umgebung derselben (*ih*) markirt die Ausbreitung des Entoptygmas. Lehrreich, namentlich in Bezug auf Dohrn's Darstellung, ist unser Querschnitt Fig. 4. Die Rückenplatte *ro* ist bereits ganz in den Dotter versenkt und zeigt an andern Schnitten ein keines Lumen. Das Entoptygma (*rr'*) hat sich darüber schon früher (wahrscheinlich unter Bildung einer bisher freilich noch nicht beobachteten Falte) geschlossen. Während nun in diesem Stadium nach Dohrn das pulsierende Hautfaserblatt bereits längst den Rücken unwachsen haben sollte, ist es (*hf*) hier noch weit von der Medianlinie entfernt (nämlich bei *rr'*), und dasselbe gilt vom Darmfaserblatt (*df*). Die Verhältnisse sind somit abermals ganz ähnlich wie bei *Hydrophilus* und *Melolontha*.

Ganz eigenartig sind die von Korotneff nicht richtig dargestellten 0.03 mm grossen Zellen des versenkten Ectoptygmas. Diese sind nämlich, wie meine Fig. 5 *ro* und *A* zeigt, rundlich und enthalten nicht einen Kern, sondern zwei bis drei Kerne (0.014 mm) mit einem stark tingirbaren kugeligen Nucleolus (*Ak'*) von 0.008 mm, der eine oder zwei Vacuolen einschliesst. Fig. 3\* zeigt dann von der Fläche und im optischen Längsschnitt eine Zelle des ursprünglichen ventralen Ectoptygmas. Ihr Kern (*K*) ist ganz wie an den Elementen der versenkten Rückenplatte (Fig. 5 *A*) bläschenförmig und hat einen durch Alaunkarmin nicht färbbaren Inhalt, wohl aber einen stark tingirbaren Nucleolus (*K*). In Fig. 3 endlich sieht man noch die ganz anders gearteten zahlreiche tingir-

bare Körperchen enthaltenden Kerne des Entoptygmas, deren Theilung unter karyokinetischen Erscheinungen vor sich geht.

## PHRYGANIDAE.

*Mystacides* spec. (Holzsehnitt Fig. 28 u. 29, sowie Taf. VIII, Fig. 55—57) *Neophalar.*

Es ist wohl durch die ansserordentliche Durchsichtigkeit der Eier dieser Kerfe bedingt, dass die ziemlich zahlreichen über ihre Keimhüllen gemachten Angaben weniger widersprechend sind als die einschlägigen Daten bei vielen anderen Insecten. Gleichwohl ist auch hier selbst in wesentlichen Punkten noch keine Übereinstimmung erzielt, indem u. a. auch die neueste, zum Theil mittelst der Schnittmethode ausgeführte Arbeit von Patten (24) über die Endzustände des Entoptygmas keine befriedigende Lösung gibt.

Ich muss daher, ehe ich auf meine Untersuchungen eingehe, die Hauptergebnisse meiner Vorgänger einer näheren Prüfung unterziehen.

Bekanntlich gab schon Zaddach (34) ohne zu wissen, was er vor sich hatte, in seinen für jene Zeit meisterhaft gezeichneten Figuren 38—40 eine genaue Abbildung des zerrissenen und auf dem Rücken des Embryos kranzartig zusammengeschrumpften Ectoptygmas und ist die Zerreiſsung und Umlegung dieser Hülle seither auch nie mehr in Zweifel gezogen worden. Die erste deutliche Darstellung über die Phryganiden-Keimhüllen — und meines Erachtens bis auf einen Punkt auch die beste, die wir überhaupt haben — gab Melnikow (26). Da er mit einem relativ späten Stadium beginnt, muss, damit er richtig verstanden wird, etwas über die früheren Zustände vorausgeschickt werden. Es genügt folgendes: Der Keimstreif ist kurz vor dem ersten von Melnikow in Fig. 16 dargestellten Stadium ähnlich wie in unserem Xylogramm Fig. 3, S. 111 derart ringförmig gekrümmt, dass Kopf und Schwanz nur durch einen schmalen von Dotter erfüllten Zwischenraum getrennt sind.

Vom Kopf- und Schwanzende geht, wie überall, das den ganzen Keimstreif von der Bauchseite bedeckende kleinkernige Entoptygma aus, während das grosskernige Ectoptygma als geschlossene Blase Keimstreif und Dotter umfängt und insbesondere auch die erwähnte Lücke zwischen Kopf und Schwanz, wo der Dotter frei zu Tage liegt, überbrückt und das Austreten des letzteren verhindert. Später schlägt sich der Schwanztheil um und es entfernt sich sonach das Schwanzende und zwar, wie ich beobachtete, sammt dem Entoptygma vom Kopftheil, die dorsale nur vom Ectoptygma bedeckte Lücke vergrössert sich also. Melnikow aber lässt auffallenderweise in diesem Stadium (seine Fig. 16) das Entoptygma auch über die erwähnte Lücke, beziehungsweise über den Dotter hinweggehen oder mit andern Worten er stellt das Entoptygma schon jetzt gleich dem Ectoptygma und ähnlich wie bei *Donacia* als rings geschlossene Blase dar. Eine solche frühzeitige Schliessung des Entoptygmas, der ein noch nirgends beobachtetes Losreiſsen desselben von dem Keimstreif rändern vorausgehen müsste, findet aber, wie sich zeigen wird, nicht statt. Hat aber Melnikow dieses Verhalten nicht richtig beobachtet, so folgt daraus noch nicht, dass auch seine übrigen das Entoptygma betreffenden Angaben unrichtig sind und zwar schon deshalb, weil sich das Entoptygma, wie ich mich überzeugte, an manchen Stellen der Bauchseite leichter als auf der Rückenseite beobachten lässt. Hören wir daher Melnikow weiter. Zunächst hebt er hervor, dass durch den Druck, der beim Umschlagen des Schwanzes auf das anliegende Ectoptygma ausgeübt wird, das letztere stärker gespannt und endlich [wahrscheinlich wohl unter gleichzeitiger Zusammenziehung desselben auf der Dorsalseite] zerrissen wird. „Das Amnion [Ectoptygma] platzt in der Bauchgegend und zwar plötzlich, worauf es sich [wie schon Zaddach angab] über den Kopf und Hinterleib zu einem Klumpen zusammenschnürt, der auf der Rückenfläche des Dottersackes [vergl. unsere Fig. 56 r o] liegen bleibt. Da ich auf einigen Objecten Fetttropfen in dem Amnionklumpen beobachtet habe, glaube ich, dass der Schwund [desselben] durch Fettmetamorphose eingeleitet wird.“ Wichtig für die hier zu entscheidende Frage ist dann Melnikow's Angabe, dass das Entoptygma nach dem Riss des Ectoptygmas noch vorhanden ist und, dass überhaupt die Phryganiden im Gegensatz zu den amphorhegmatischen Formen *Hydrophilus*, *Melolontha*, *Gryllotalpa*, *Oecanthus* n. s. w.

mono-, beziehungsweise ectoptygmato-rhegmatisch sind. „Es schliesst sich [das Entoptygma] — heisst es — dicht an alle Erhebungen des Embryos an und verliert allmählig seine Kerne. Dieses geschieht zuerst an der Bauchseite und schreitet dann über die ganze Fläche des Blattes fort, so dass der Embryo endlich von einer ganz strukturlosen Hülle umzogen ist (siehe Fig. 18).“

Mit Übergehung der wenig belangreichen Angaben Dohrn's und Wagner's wenden wir uns nun zu Patten's Studien an *Neophalax concinnus*. Patten's Querschnitt Fig. 5 (Pl. 36 B) zeigt zunächst sehr schön die Sonderung des Blastoderms in eine dicke Keim- und in eine dünne Hüllzone, welche letztere weit voneinander stehende grosse längliche Kerne enthält, und welche, was wir aber nicht ganz sichergestellt erscheint, einzelnen Dotterzellen den Ursprung gibt. Sehr deutlich ist auch die Darstellung der Gastroplythebildung in den Querschnitten Fig. 8 bis 13 (Pl. 36 B). Sie beginnt (vergl. S. 20) als eine schwache ringförmige Erhebung am Rand der Keim- und Hüllzone. Dabei hat das innere Blatt der Falte anfangs ganz das Aussehen des Ectoderms, indem es ein hohes Zylinderepithel darstellt, während das äussere Blatt auch histologisch als Fortsetzung der dünnen Hüllzone erscheint.<sup>1</sup> Beachtenswert ist es, dass der Schwanztheil der Falte viel rascher wächst, als der übrige Abschnitt, insofern er, bevor die Seitentheile die Medianlinie erreichen, oft schon mehr als Zweidritttheile des Keimstreifs [von hinten her] überzogen hat. Aus den Abbildungen erhellt ferner, dass das Entoptygma schon frühzeitig und zwar zuerst in der medianen Zone sich stärker verdünnt (Fig. 10) und dass ferner seine Kerne weit kleiner werden, als die des Ectoderms. Später liegen die beiden Hüllen enge aneinander, ohne jedoch vollständig zu verschmelzen. In Gegensatz zu Melnikow, dessen Arbeit Patten anfallenderweise unerwähnt lässt, constatirt dann letzterer (S. 27), wie ich es schon oben that, dass das allmählig sehr dünn werdende Entoptygma stets mit den Rändern des Keimstreifs in Verbindung bleibt.

Weniger befriedigt Patten's Darstellung der Endzustände der Keimhüllen, indem er einerseits ohne nähere Begründung über die entgegengesetzten Angaben seiner Vorgänger einfach hinweg geht, während er andererseits die Hauptfragen, um die es sich da dreht, gar nicht zur Erörterung bringt. Ich gehe zunächst voraus, dass Patten in mehreren Stadien, die dem des Hüllenrisses vorhergehen (siehe Fig. 9 bis 14, Pl. 36 A), nur die äussere Hülle zeichnet, während er im Text doch angibt, dass bis zum genannten Moment beide Hüllen vorhanden sind. Was nun den Riss der letzteren selbst anlangt, so behauptet Patten (S. 38) im Gegensatz zu Melnikow, der bekanntlich nur die Aussenhülle zerrissen werden lässt, dass beide Hüllen gleichzeitig reissen und zwar längs einer (nicht näher bestimmten) Linie, in welcher sich die Hüllen früher enge verbunden haben sollen. Die freien Ränder der [offenbar faltenartig zu denkenden] Doppelhülle sollen sich nun auf den Rücken umschlagen und schliesst Patten aus der Rapidität, mit der dies geschieht, auf einen hohen Grad von Elasticität und Spannung. Beide Hüllen („they“) sollen sich nun auf dem Rücken des Dotters zusammenziehen und das bekannte, bereits von Zaddach abgebildete „rosettenartige“ Dorsalorgan bilden. Hierzu bemerke ich vorläufig nur, dass Patten in den einschlägigen Zeichnungen des Dorsalorgans, Fig. 15, Pl. 36 A und Fig. 32, Pl. 36 B nicht, wie seine Annahme erfordern würde, zweierlei Zellen, nämlich gross- und kleinkernige darstellt, sondern nur gleichartige kolbenförmige Gebilde. Aus mehreren Schnitten Patten's geht dann unzweifelhaft hervor, dass das Dorsalorgan in den Dotter versenkt und „absorbt“ wird. Hierbei sollen die Kerne [welche, wie schon bemerkt, alle von gleicher Grösse wären] nur anfangs scharf hervortreten, während die zugehörigen Zelleiber in eine einzige helle Protoplasma-masse verschmolzen erschienen. In dieser Masse sieht man ferner eine aussen beginnende und auf der Rückenlinie nahezu senkrechte röhrenförmige Einstülpung, die aber bald wieder sammt den Kernen verschwände, so dass schliesslich vom ganzen Gebilde (vergl. Patten's Fig. 42) nur eine feinkörnige kuchenartige Masse zurückbliebe. Merkwürdigerweise erfahren wir auch nicht ein Wort über die Bildung des Rückens. Auf

<sup>1</sup> Wenn Patten S. 22 meint, der eigentliche Rand des Keimstreifs sei dort, wo sich das Entoptygma-Blatt mit dem Ectoptygma verbindet, so stimmt diese Ansicht sehr gut mit meiner Darstellung über die Bedeutung des Entoptygmas für die Rückenbildung mancher Insecten.

Patten's Fig. 39, 40 und 42, Pl. 36 B ist seitlich vom Dorsalorgan (beziehungswise über ihm) als Decke des Dotters nur ein einfacher Strich gezeichnet. Später hören wir dann wohl, dass das Hautfaserblatt am Rücken zusammenwächst (vergl. Fig. 32, Pl. 36 B), wie sich aber das Ectoderm verhält, bleibt völlig unberührt.

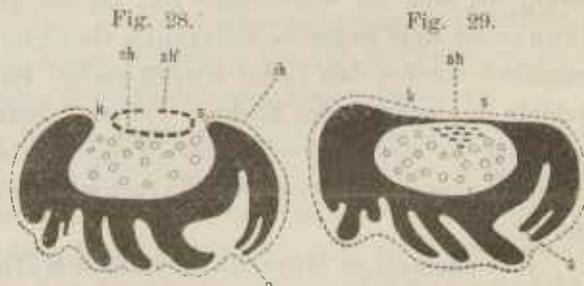
Gestützt auf das Vorhergehende kann ich mich bezüglich der eigenen Untersuchungen sehr kurz fassen. Dieselben wurden schon lange vor dem Erscheinen der Patten'schen Arbeit (1879) angestellt, und hatte ich später leider keine Gelegenheit mehr die Sache, was sehr wünschenswerth ist, von Neuem zu verfolgen. Die Hauptpunkte, die noch an Schnitten endgiltig zu erledigen sind, dürften aber dennoch durch meine Ergebnisse hinlänglich klar gestellt werden. Die einschlägigen Abbildungen (Fig. 55 bis 57) sind Ansichten optischer Längsschnitte durch die Rückenregion des Eies, welche ich unter zeitweiser Anwendung eines Compressoriums und unter Benützung einer guten Immersion erhielt.

Das Stadium Fig. 55, mit dem ich hier beginne — die früheren Zustände sind durch Patten hinlänglich klar gestellt — entspricht dem von Patten in seiner Fig. 14, Pl. 36 A dargestellten Embryo und zeichnet sich durch die noch intacte Ectoptygma *ah* aus. Auch das Entoptygma *ih* zeigt noch das gewöhnliche Verhalten, das heisst, es ist mit den dorsalen Rändern des Kopf- (*k*) und Schwanztheiles (*s*) des Keimstreifs in unmittelbarer Verbindung. Im Gegensatz zu Patten, der das Entoptygma auf diesem Stadium mit dem Ectoptygma so eng verbunden sein lässt, dass er es nicht mehr separat darstellt, finde ich beide Hüllen überall deutlich separirt. Wie dies auch Patten darstellt, sind die Entoptygmakerue etwa zweimal kleiner, als die des Ectoptygmas, also von den letzteren leicht zu unterscheiden.

Im nächsten Stadium, Fig. 56, ist das Ectoptygma (*ah*) bereits zerrissen und auf dem Rücken zusammengezogen. Das betreffende Rückengebilde ist im vorliegenden Stadium, wie man durch verschiedene Einstellungen sich überzeugen kann, eine sehr dickwandige Blase mit spaltenförmigem Lumen *h*, und kommt, wie auch aus ihrer Form entnommen werden darf, auf die Weise zu Stande, dass sich zunächst der dem Dotter anruhende Rückenthail der primären Ectoptygma *ah* stark zusammenzieht, worauf dann der umgeschlagene ventrale Abschnitt (*ah'*), der ungefähr in der Mitte (bei *i*), und zwar gleichfalls im stark contrahirten Zustand, zur Vereinigung gelangt, sich über dem früher genannten Theil, gleich einer sich schliessenden Kugelblume, zusammenneigt. Im Übrigen erinnert das Gebilde vollkommen an die zweischichtige Rückenplatte von *Hydrophilus*, namentlich auch insoferne, als ihre Zellen pallisadenartig aneinandergedrängte und aussen hügelig vorspringende Ziliuder bilden.

Im Gegensatz zu Patten muss ich nun weiter constatieren, dass das Entoptygma (*ih, ih'*), welches Patten bekanntlich gleichzeitig mit dem Ectoptygma zerreissen und sich umschlagen lässt, auf meinen Präparaten jederzeit sich nahezu unverändert zeigte. Bei dem Umstande, dass es vor dem Riss des Ectoptygmas einen relativ sehr grossen Umfang hat, müsste es unbedingt, wenn Patten's Angabe richtig wäre, sammt dem Ectoptygma über dem Rücken zusammengeschlagen werden oder mit anderen Worten, was übrigens Patten ausdrücklich behauptet, mit in die Bildung des Rückenorgans eingehen. Nun fand ich aber an meinen Objecten trotz wiederholter sorgfältiger Durchmusterung am Dorsalorgan keine Spur eines Entoptygmakernes, ja ich überzeugte mich, dass das Entoptygma nicht einmal mit dem Dorsalorgan zusammenhängt, sondern genau so wie vor dem Riss des Ectoptygmas mit dem das ectoptygmatische Rückenorgan rings umfassenden Dorsalrand des Keimstreifs verbunden ist. Die Phryganiden sind somit, was das Längsschnitt-Xylogramm Fig. 28 veranschaulichen soll, aller Wahrscheinlichkeit nach nicht amphi-, sondern mono-, beziehungsweise ectoptygmatoregmatisch.

Was dann die von Patten bekanntlich ganz unerledigt gelassene Rückenschliessung der Leibeswand betrifft, so war ich leider verhindert, dieselbe vom eben betrachteten Stadium, Fig. 56 an continuirlich zu ver-



folgen und kenne ich bloß ein Endstadium Fig. 57 mit bereits fertigem Dorsalintegument. Man sieht hier längs der früheren Lücke (Nabel) über dem Dotter und dem versenkten Ectoptygma (*a h*) also auf der Strecke *ks* einzelne Kerne (*ec'*), die vollkommen denen des Ectoderms *ec* am noch nicht geschlossenen Keimstreifen gleichen. Ausserdem aber bemerkt man über diesem Oberflächenepithel und zwar im ganzen Umfang des Embryos, eine feine Haut *ih*, die ich, einerseits, weil sie stellenweise an Kerne-erinnernde Knötchen zeigt und andererseits, weil sie nicht wie eine Cuticula dem Ectoderm überall unmittelbar aufliegt, vorläufig und im Anschluss an Melnikow als persistirendes Entoptygma betrachte. Ist letztere Deutung, die durch meine Befunde bei *Chironomus* zwar nicht bewiesen, aber doch gestützt wird, richtig, dann hätte man sich den Abschluss des Rückens offenbar genau so zu denken, wie er bei den Schmetterlingen schon lange bekannt ist, nämlich durch die (im Xylogramm 29 veranschaulichte) dorsale Vereinigung der Notoptyche.

## DIPTERA.

*Simulia, Chironomus* (Taf. VIII, Fig. 48—54).

Gleich den später zu besprechenden Hymenopteren sind auch die Dipteren embryologisch noch wenig untersucht, und darf es daher nicht Wunder nehmen, dass wir insbesondere über die so schwer zu entziffernden Endzustände ihrer Keimhüllen noch sehr im Unklaren sind.

Die erste deutliche Darlegung über die Keimhüllen zur Zeit der Rückenschliessung gibt Metschnikoff (27) bei *Simulia*. Uns interessiert zunächst, dass nach ihm (S. 402) das [mit dem Keimstreifenrand stets (?) verbunden bleibende] Entoptygma (vergl. unter Anderen seine Fig. 13, Taf. 18) vor dem Ectoptygma durch Resorption verschwinden soll und zwar, nachdem es vorher ein „dünnes homogenes Häutchen“ geworden ist (seine Fig. 19). Was die Rückenschliessung betrifft, so knüpfte sich dieselbe in erster Linie an das „Wachsthum der Seitenwandungen“ [Notoptyche?], die den am Rücken noch freiliegenden Dotter immer mehr umfassen, in zweiter Linie aber soll dabei auch das Ectoptygma eine Rolle spielen, „indem dieses Gebilde es ist, welches den Rücken schliesst und in seine Wandungen übergeht.“ Metschnikoff begründet diese, meinen und Melnikow's Erfahrungen widersprechende Ansicht (S. 403) folgendermassen: „Diese Veränderungen am Amnion [Ectoptygma] kommen erst nach dem Schwinden des Faltenblattes [Entoptygma] zum Vorschein und werden durch das Loslösen des Amnions von der Eihaut (seine Fig. 22 *am*) eingeleitet. Zu dieser Zeit erscheint das Amnion als ein dünnes, stark lichtbrechendes Häutchen, in dem man nur hier und da deutliche Zellen unterscheidet. Kurz nach dem zuletzt beschriebenen und in Fig. 22 erläuterten Stadium fand ich beinahe das ganze Amnion [Ectoptygma] nur am Rücken des Embryos concentriert, eine etwas dickere Wandung darstellend. Dem muss ein Zerreißen des Amnions vorausgegangen sein, welches ich aber nicht unmittelbar beobachten konnte. Ich zweifle aber umsoweniger daran, als sich zur betreffenden Zeit an der ganzen Bauchfläche nichts vom Amnion findet und nur ein dünnes am Kopf liegendes Häutchen als einziger Überrest des Amnions [vielleicht des Entoptygmas?] betrachtet werden darf (seine Fig. 23 *am*<sup>1</sup>)“. Im Widerspruch mit der früheren Behauptung, dass es „dieses Gebilde ist, welches den Rücken schliesst“, heisst es dann später (S. 404): „Das schliesst noch nicht aus, dass auch die wachsenden Seitenwandungen dabei Theil nehmen. Es scheint mir sogar wahrscheinlich, dass erst nach dem Schliessen der Seitenwandungen am Rücken hier eine Zertheilung in Segmente stattfindet.“

Im Gegensatz zu Metschnikoff lässt Melnikow (26), ganz nach Art der Phryganiden, bei *Simulia* und *Chironomus* den Rücken durch Vereinigung einer wahren Notoptyche geschlossen werden, indem er S. 152 sagt: „Das Hinüberziehen des Faltenblattes [Entoptygma] über den ganzen Dottersack, welcher mit der Ausbreitung der Seitenlappen verbunden ist, beweist hinlänglich, dass durch letz-

<sup>1</sup> An dieser Figur ist kein *am* eingezeichnet, wohl aber vor der Mundöffnung ein dünner, die Körperoberfläche überspannender Strich zu sehen.

tere die Rückenwand gebildet wurde.<sup>1</sup> Ausserdem würde nach Melnikow, wie ja schon aus dem Gesagten zu entnehmen ist, das Entoptygma ein geschlossener Saek und fände ferner die Zerreißung des Ectoptygmas erst nach der Abschliessung des noch längere Zeit sich erhaltenden Entoptygmas statt. Bezüglich des Entoptygmas insbesondere hebt er noch mit Recht hervor, dass es auch noch während des Ectoptygmarisses deutlich zu beobachten ist, „und zwar am deutlichsten auf dem Kopf, wo mir sogar noch Kerne vorhanden zu sein schienen. Selbst noch im Verlauf des Überganges des Embryos zu einer korkzieherartig gewundenen Lage konnte ich dasselbe unterscheiden, jedoch nur als ganz feines structurloses Häutchen, das ganz nahe an dem Embryo lag. Hat der Embryo die erwähnte Lage fest angenommen, so ist von dem Faltenblatte nichts mehr zu bemerken.“

Ich wende mich nun zu den eigenen Untersuchungen bei *Chironomus*, deren Hauptergebnisse ich schon früher (9, S. 638 und 639) bekannt machte. Fig. 48 gibt zunächst eine mit Hilfe eines Compressoriums und einer guten Immersionslinse gewonnene Ansicht der primären Schwanzfalte *s* und der noch nicht zur Vereinigung gelangten *Gastroptyche*, *v* ist der Vorder-, *b* der Hinterlappen derselben. Beide Blätter der Falten zeigen sich im optischen Längsschnitt als dünne knotige Bänder, und erscheinen die linsenförmigen Kerne anfangs im Aussen- und Innenblatt von gleicher Grösse. Da die continuirliche Beobachtung ergibt, dass die Kerne mit der fortschreitenden Ansdhnung der Falten ihre Distanz vergrössern, so ist wohl kein Zweifel, dass das Faltenwachsthum zum Theil wenigstens auf einer Dehnung der betreffenden Zellen beruht. Am freien sich verlängern den Rand der Falte (*vh*) fehlen die Kerne oft auf eine ziemlich weite Strecke. Es schiebt sich also mit anderen Worten zuerst das Protoplasma vor. Am Flächenbild des Ectoptygmas in Fig. 54 sieht man wieder, wie beim Maikäfer, den hellen Hof um die Kerne. Die folgenden Profilansichten Fig. 49 bis 53 beziehen sich auf die Rückenschliessung, die ich, um zu einem verlässlichen Resultat zu kommen, continuirlich (von fünf Uhr Abends bis 9 Uhr Früh des anderen Tages im Juni 1877) beobachtete. Unser erstes Stadium Fig. 49 zeigt, abgesehen von der Ectoptygmaablase (*ah, ah'*) den Vorder- (*k*) und Hinterrand (*s*) der (aus Ectoderm und Entoptygma bestehenden) Notoptyche, welche bereits die über dem Dotter befindliche Lücke (*ks*) einzunengen beginnt. Am Vorder- und Hinterpol ist zwischen Aussen- und Innenhülle ein beträchtlicher Zwischenraum; ansserdem stehen beide Hüllen unter Anderem auch dorsalwärts, an der Einschnürung hinter dem Kopf (vor *k*), weit von einander ab. Im folgenden Stadium Fig. 50 haben sich die meisten Zellen des Ectoptygmas, das inzwischen am Bauch entzwei gerissen ist und sich langsam über die Seitentheile sowie über Kopf und Schwanz zurückgezogen hat, in Gestalt eines flachen länglichen Klumpens über dem Dotter vereinigt. Um diese Zeit ist aber, wie ich mich wiederholt überzeugt zu haben glaube, die Notoptyche (*k, s*) noch nicht, wie dies Melnikow behauptet, geschlossen, sondern im Gegentheil, wie dies bekanntlich auch Metschnikoff bei *Simulia* behauptet, ziemlich weit offen. Auch schien es mir wiederholt (volle Sicherheit könnten nur Schnitte geben), dass die Zellen des ectoptygmatischen Rückenpolsters allmählig in den Dotter hineinsinken. Im Gegensatz zu Metschnikoff und im Anschluss an Melnikow kann ich aber vor Allem mit völliger Sicherheit constatiren, dass das Entoptygma noch nach dem Riss des Ectoptygmas vorhanden ist. Man erkennt es unter den angegebenen Bedingungen ganz leicht im ganzen Umfang des Embryos an den spindelartigen Verdickungen, welche den den Kern bergenden Mitteltheilen der Zellen entsprechen.

Auch im nächsten (eine Stunde älteren) Stadium, Fig. 51, wo bereits das Ectoderm an Rückennabel sich vollständig geschlossen hat, sind fast rings um den Embryo noch Entoptygmakerne unzweideutig zu erkennen. Dies und der Umstand, dass nach vollendeter Rückenschliessung keine Ectoptygmakerne mehr über dem Nabel vorhanden sind, lässt es wohl als fast gewiss erscheinen, dass die Rückenschliessung, wie bei den Phryganiden erst nach vorausgegangener Versenkung des Ectoptygmapolsters, und zwar durch die Notoptyche erfolgt. Völlig sicher aber kann die Schliessung der letzteren deshalb nicht beobachtet

<sup>1</sup> In der zugehörigen Abbildung Fig. 19 sieht man über dem Dotter wohl das Entoptygma und Ectoptygma, aber keine Ectodermsschichte, so dass die Art, wie sich Melnikow die Notoptyche-Schliessung vorstellte, doch, wie bei *Phryganea* und *Donacia*, unklar bleibt.

werden, weil die Ectoderm- sowie die Ecto- und Entoptygmakerne der Nabelgegend eng aneinanderliegen und zum Theil (am lebenden Object) überhaupt nicht scharf hervortreten.

Mit der gleichen Bestimmtheit, mit der ich bei *Lina* an Schnitten die Persistenz der Aussenhülle nachwies, glaube ich hier auf Grund meiner continuirlichen Beobachtungen am lebenden Object die Erhaltung der Innenhülle bis zum Ausschlüpfen des Embryos constatiren zu dürfen. Im „korkzieherartig gewundenen“ Stadium Fig. 52, das 13 Stunden älter ist als jenes, in welchem die Rückenschliessung erfolgt, fand ich noch an verschiedenen Stellen Zellüberreste und damit verbunden ein continuirliches Häutchen, das wohl wegen seiner knotigen Stellen kaum eine Cuticula sein kann. Schliesslich überzeugte ich mich, dass, wie Fig. 53 veranschaulicht, die persistirende Entoptygmaablage (*ih*), während des Herauskriechens der Made aus dem Ei zuerst vorne zerrissen und dann, wie es mir schien, in toto abgeworfen wird.<sup>1</sup>

#### HYMENOPTERA.

*Formica* (Taf. VII, Fig. 46\*), *Apis*, *Polistes gallica* (Taf. VII, Fig. 46).

Mit Ausnahme von *Apis*, deren Eier schon wiederholt, jedoch mit sehr ungleichem Erfolg untersucht wurden, haben wir bekanntlich über die Embryologie und speciell über die Keimhüllen dieser grossen und so differente Gruppen umfassenden Insectenordnung — von den Pteromalinen wird hier ganz abgesehen — nur äusserst lückenhafte Kenntnisse und kann ich diese leider auch nicht um Vieles vermehren.

Die älteste Mittheilung über unseren Gegenstand gibt Ganin (7), der aber von einer Faltenhüllenbildung, obgleich diese damals bereits entdeckt war, weder bei *Formica*, noch bei den Schmetterlingen etwas erwähnt. Die blasenartige Hülle, die er bei *Formica* im Umkreis des Embryos findet und die er einfach als Amnion bezeichnet, lässt er einfach durch eine Art Delamination vom Blastoderm sich abspalten. Sehr werthvoll ist hingegen der, wie mich dünkt durch Ganin's Figuren hiulänglich gesicherte Nachweis, dass die betreffende Hülle, welche allem Anschein nach ein Ectoptygma ist, „von den ersten Momenten ihres Erscheinens bis zum Ende der embryonalen Entwicklung in [ganz?] unverändertem Zustand verbleibt“ und insbesondere auch noch nach dem Abschluss des Rückens vorhanden ist.

Im Gegensatz zu Ganin und im Anschluss an Weismann lässt Bütschli (5) in seiner in vieler Beziehung noch nicht übertroffenen Darstellung der Embryologie von *Apis* die Umhüllung des Embryos aus einer am Rand des Keimstreifs entspringenden Falte hervorgehen. Ähnlich aber wie Weismann bei *Chironomus* die von ihm entdeckte *Gastroptyche* einblättrig sein lässt, fand auch Bütschli nur eine Lamelle, die er gleich Ganin als Amnion bezeichnete und bezüglich welcher er durch seine klaren Abbildungen den unumstösslichen Beweis lieferte, dass sie erst beim Ausschlüpfen des Embryos, gleich der Eihaut, von diesem zerrissen werde. Indem ich noch kurz erwähne, dass Bütschli unter anderen wichtigen Thatsachen auch die entdeckte, dass bei der Biene, was dann später Kowalevsky bestätigte, die Kopffalte weitaus stärker entwickelt ist als die Schwanzfalte, wollen wir nur noch sehen, wie er sich denn die Entstehung einer einzigen Hülle oder eines monoptygmatischen Zustandes aus einer Faltenbildung vorstellt. Es heisst hierüber S. 534: „Ein weiterer Unterschied [im Vergleich zu Metschnikoffs Darstellung] liegt darin, dass sich hier keine Spur eines Gebildes zeigt, das dem inneren Blatt der [Metschnikoff'schen] Amnionfalte entspräche, was sehr natürlich [?] erscheint, wenn man den Wachstumsprocess des Amnions betrachtet, das nicht durch Verlängerung oder Auswachsen einer Falte entsteht, sondern das, was ich als Amnionfalte bezeichnet habe, ist nur die etwas vorspringende Zusammenhangsstelle des Amnions mit der Bauchseite des Keimstreifs. Das Wachstum des Amnions geschieht auf die Weise, dass sich diese Falte mehr und mehr nach dem hintern Ende des Keimstreifs verschiebt, es gleicht also sein Wachstum über die Bauchseite des Dotters [?] hin mehr einem allmählichen Abheben von dem Keimstreif.“ Ist aber auch Bütschli's Erklärung, wie durch

<sup>1</sup> Das Studium der *Chironomus*-Embryologie an Schnitten stelle ich mir als nächste Aufgabe.

„das Verschieben einer Falte“ schliesslich doch nur ein Hüllblatt entsteht, keineswegs überzeugend, so darf doch deswegen nicht, wie es mehrfach geschehen ist, a priori die Möglichkeit einer solchen Bildung bestritten werden. Dass nämlich aus einer Falte eine einzige Lamelle (und zwar nicht etwa durch Verwachsung der beiden Faltenblätter) hervorgehen könne, bewies ich ja bei *Stenobothrus*, wo thatsächlich an der Notoptyche das innere Blatt oder das Ectoderm für sich allein (dorsalwärts) sich verlängert und über die Falte hinauswächst. Andererseits entspricht freilich der Fall nicht ganz dem bei der Biene, wo es ja das äussere Faltenblatt ist, das für sich weiter wachsen soll und das sich, was die Hauptsache ist und für *Stenobothrus* nicht zutrifft, schliesslich vom Keimstreif völlig löst. Wäre Bütschli's Annahme des durch Faltung gebildeten monopygmatischen Zustandes richtig, so müsste der Abtrennung der Hülle vom Keimstreif unbedingt eine Zerreiung des Faltenrandes vorausgehen, und für das Stattfinden einer solchen Continuitätsstrennung des Blastoderms weiss ich allerdings keine Analogie.

Auch in diese Sache brachte Kowalevsky (20) die nöthige Klarheit und wären zu einem vollständigen Bilde der Entwicklung der Keimhüllen und der Rückenschliessung bei der Biene vorwiegend nur noch grössere und deutlichere Illustrationen von Querschnitten erforderlich. Wir heben kurz das Wichtigste hervor. Da heisst es zunächst: „Die Embryonalhäute der *Apis mellifica* bilden sich ganz auf dieselbe Weise, wie beim *Hydrophilus*, nur beginnt das Wachsthum am vorderen Ende und der Boden der erst gebildeten Falte [unsere Notoptyche] wächst auch auf dem Rücken. Die beiden Falten [Kephalo- und Uroptyche] rücken (siehe Fig. 11) gegeneinander, begegnen sich [hinten!] und verschmelzen dann. Bei dieser Verschmelzung wird nur die seröse Hülle [Ectoptygma] vollständig gebildet und das Amnion [Entoptygma] und die Leibeshöhle bedecken den vorderen Theil des Rückens des Embryos noch nicht vollständig, so dass hier der Dotter an einer kleinen Stelle unmittelbar unter der serösen Hülle liegt; etwas später begegnen sich die [dorsalen] Falten des Amnions und der Leibeshöhle [Notoptyche] und schliessen sich hier.“ Die Rückenschliessung erfolgt somit — an Querschnitten ist der nähere Modus allerdings noch nicht genau erläutert — durch das Ectoderm. Nach geschehener Rückenschliessung liegt der Embryo (Kowalevsky sagt offenbar aus Versehen „das Ei“) in einem überall geschlossenen doppelten Sack.“ Zum Theil unbekannt blieb ihm aber die Art des späteren Verschwindens der Hüllen. „Das kann ich aber behaupten, dass das Amnion weder mit der serösen Hülle, noch mit dem Keimstreifen zusammenschmilzt und dass seine Zellen sich auflösen. Das Amnion [Entoptygma] ist aus sehr blassen Zellen zusammengesetzt, welche dem Keimstreifen eng anliegen“, während das Ectoptygma an beiden Polen des Eies (vergl. seine Fig. 10—16) weit davon absteht.

*Apis* ist somit nach dieser Darstellung, gleich den Schmetterlingen ganz ptychonotogon und arhemagen, aber nicht wie diese enterolekithisch, sondern perilekithisch.

Grassi (11), der jüngste Bearbeiter der Bienen-Embryologie, erfüllt zwar zum Theil den oben ausgesprochenen Wunsch nach ausgiebiger Anwendung der Schnittmethode, indem er, ungerechnet sechs Tafeln mit Darstellungen optischer Durchschnitte und Totalansichten noch vier Tafeln mit Abbildungen wirklicher Schnitte gibt; das Resultat ist indessen speciell auch hinsichtlich der sehr weitläufig besprochenen Keimhüllen kaum befriedigend zu nennen, da er, gleich Bütschli und im völligen Gegensatz zu Kowalevsky, aus den deutlichen Anlagen zweiblättriger Falten (vergl. unter Anderen seine Taf. 6, Fig. 23, 24, 25) durch Verschiebung der Randzellen nur eine Hülle entstehen lässt und seltsamerweise das von ihm gelegentlich beobachtete Auftreten einer doppelten Hülle (vergl. S. 15 und Fig. 13, Taf. II) als Anomalie bezeichnet. Seiner Beschreibung und seinen mitunter freilich nicht ganz klaren Abbildungen nach zu urtheilen entspricht diese eine Hülle, welche er Amnion nennt (meine neuen Bezeichnungen sind, um der confusen Namengebung ein Ende zu machen, ganz am Platze), unzweifelhaft dem Ectoptygma. Die Zellen des letzteren sind nämlich (vergl. unter Anderen seine Taf. 7, Fig. 3 a m) weit grösser als die des Ectoderms, indem sie lange den Charakter der primären Blastodermelemente bewahren und erst später, insbesondere nach erfolgter Rückenschliessung (vergl. seine Taf. 7, Fig. 5) ungemein flach werden. Ist es nun auch immerhin sehr auffallend, dass Grassi, der ausserordentlich zahlreiche Eier in toto und an Schnitten untersuchte, das Entoptygma ganz

entgangen sein soll, so möchte ich doch nicht gerne an Kowalevsky's Darstellung irre werden, denn sind auch manche die beiden Hüllen zeigende Figuren des letzteren, wie z. B. Fig. 10 (ihrer Kleinheit wegen) etwas schematisirt, so sind sie doch wohl unzweifelhaft der Ausdruck wirklich beobachteter Verhältnisse.

Meine eigenen Nachforschungen beschränkten sich bisher auf *Formica* und auf die embryologisch noch nie untersuchte *Polistes gallica*.

Fig. 46\* gibt einen optischen Mediansehnitt durch die Vorderhälfte des Eies einer *Formica rufa* und zwar in dem Stadium nach der Vereinigung der Kopf- und Schwanzfalte. Im Gegensatz zu Ganin, der bekanntlich nur eine Hülle kennt, unterscheide ich ganz deutlich deren zwei, nämlich ein Ectoptygma *ah*, das der Eischale, und ein Entoptygma *ih*, welches dem Ectoderm *ec* des Embryos anliegt. Die Zellen des Ectoptygmas erscheinen in diesem frühen Stadium noch wenig von den 0.009 mm grossen Elementen des primären Blastoderms verschieden. Sie stellen sich dar als kleine körnige Höckerehen auf der Innenseite der Eihaut und erkennt man an einzelnen derselben deutlich einen bläschenartigen Kern. Noch schärfer tritt das Entoptygma hervor, dies insbesondere über der Mundestülpung *m*, über die es sich frei hinwegzieht. Es zeigt im optischen Durchschnitt das bekannte Bild eines dünnen von Stelle zu Stelle knotig verdickten Bandes, und haben dessen Elemente eine durchschnittliche Länge von 0.007 mm. Abseits von den Polen, wo die beiden Hüllen knapp aneinanderliegen, sind sie stellenweise kaum zu unterscheiden; starke Quetschung des Eies bringt sie aber meist zur Ansicht. In späteren Stadien erscheint das Ectoptygma an den Polen etwas von der Schale abgehoben und so dem Entoptygma genähert.

Jeden Zweifel an das Vorkommen zweier Hüllen bei Hymenopteren beseitigen aber vor Allem wirkliche Schnitte durch die Eier von *Polistes gallica*. In Fig. 46 sieht man einen Theil eines solchen und zwar in einem mit Pikrokarmün gefärbten Zustand, wobei aber bloss wie in den meisten früheren Fällen die Kerne der Keimhüllen roth bezeichnet wurden. Das Ei hat zwei Hüllen. Eine dünne Aussenhaut (Ectochorion) *ech* und eine dicke längsstreifige Innenschichte (Entochorion) *ich*. Von den zwei scharf hervortretenden Keimhüllen besitzt das Ectoptygma *ah*, wie das ja die Regel ist, grössere Zellen und grössere Kerne, als das Entoptygma *ih*. Im Übrigen ist der Charakter beider Hüllen derselbe wie bei den meisten Insecten. Am Ectoptygma sind auch unverkennbare Anzeichen einer Kerntheilung zu beobachten. Der oberste der hier abgebildeten Ectoptygmakerne ist in der Mitte eingeschnürt und im Längsdurchschnitt bisquitförmig. Der nächste Kern dagegen ist in zwei Stücke zerfallen. Das unterhalb des Entoptygmas befindliche Ectoderm besteht aus nahezu würfelartigen Zellen. Im Dotter zerstreut sind hier wie bei *Formica* die bisher bei Hymenopteren nicht bekannten Centroblastelemente *dz*.

Das Verhalten der Hüllen nach der Rückenschliessung studirte ich an Schnitten durch grosse *Formica*-Eier. Es ist in diesem Stadium das Entoptygma noch, und zwar fast in seiner ursprünglichen Beschaffenheit, erhalten. Es zeigt nämlich noch die knotigen Verdickungen, die aber jetzt, wie ich dies u. A. auch bei *Chironomus* bemerkte, zahlreiche Fetttropfen enthalten. Weit stärker verändert ist das gleichfalls persistirende Ectoptygma. Es sind nämlich daran keine Zellelemente mehr unterscheidbar, gleichwohl färbt es sich in Karmin, was freilich auch zuweilen von der Dotterhaut gilt, lebhaft roth.

Demnach sind die genannten Hymenopteren — und bei der Biene dürfte es sich wohl ähnlich verhalten — amphoptygmatisch und arhegmagen.

#### LEPIDOPTERA.

*Bombyx mori* L., *Gastropacha quercifolia* L. (Taf. V, Fig. 38; Taf. VI, Fig. 42—45), *Sphinx tiliac* L. (Taf. VI, Fig. 40 u. 41), *Pieris crataegi* L. (Taf. VI, Fig. 39), *Pterophorus pentadactylus*.

Bereits Sukow (29) scheint das Ectoptygma bei *Bombyx pini* beobachtet zu haben. Er spricht nämlich von einem das Fruchtwasser sammt dem Embryo umgebenden Häutchen (Dotterhaut?), das auf der Innenseite mit kleinen „Drütschen“ (wahrscheinlich den oft sehr grossen Zellen des Ectoptygmas) besetzt ist.

Auffallend ist es, dass Ganin (7) auch bei den Schmetterlingen, bei denen beide Keimhüllen doch sehr leicht zu finden sind, nur das Ectoptygma beobachtete und es wieder durch Delamination des Blastoderms entstehen lässt. Wir verdanken ihm aber die Kenntniss einer wichtigen Thatsache bezüglich des letzten Schicksals der Aussenhülle. „Sie besteht (S. 17) darin, dass die junge Larve noch vor dem Austreten aus dem Ei das bis dahin ganz unveränderte Amnion (Ectoptygma) in kleine Stücke zerreisst und dieselben verschluckt. Nachdem das violett gefärbte Amnion von der Larve gefressen ist, nimmt der Inhalt des Verdauungskanales eine schöne violette Farbe an.“

Die Entdeckung der inneren Keimhülle, sowie der Nachweis der Entstehung beider Hüllen aus einer Blastodermfalte, die sich bald mit Dotter füllt (Enterolekithie), ist bekanntlich wieder ein Verdienst Kowalevsky's. Aus einem Querschnitt durch das Ei von *Sphinx populi* (in K's Fig. 9, Taf. 12) ergibt sich ferner, dass das Ectoptygma viel dicker als das Entoptygma ist. Während Kowalevsky u. A. noch die Beobachtung Ganin's über das Schicksal des Ectoptygmas bestätigt und ferner eine Umrollung des Embryos innerhalb des Dotters (um seine Längsaxe) constatirt, lässt er uns im Unklaren über das Schicksal des Entoptygmas, das aber wohl während der Umrollung zerrissen und was gar keinem Zweifel unterliegen kann — (mit dem Dotter) aufgefressen wird.

Hatsehek (13) in seiner gehaltvollen Arbeit über *Bombyx crysorrhoea* stellt an seinen Querschnitten (z. B. Taf. 7, Fig. 2) offenbar in mehr schematischer Weise Ectoptygma und Entoptygma ganz übereinstimmend dar. Lehrreich sind aber manche seiner Abbildungen (z. B. Taf. 8, Fig. 1 und Taf. 9, Fig. 1 und 3) für unsere Frage insoferne, weil sie uns sehr schön die Bildung des Rückens durch das dorsale Zusammenwachsen der Notoptyehe vor Augen führen. Dabei zeigt sich auch, was ich bei verschiedenen anderen Insecten (vergl. meine Fig. 39\* r, f) bestätigt fand, dass der in das Entoptygma umbiegende Randtheil des Ectoderms (d. i. des inneren Blattes der Notoptyehe) völlig die Beschaffenheit des Entoptygmas (sehr abgeflachte Zellen) hat.

An den Eiern des gleichen (bekanntlich auch von mir untersuchten) Schmetterlings zeigt dann Bobretzky (3) (vergl. seine Schmitte Fig. 12, 13 und 18), dass das Ectoptygma längere Zeit den Charakter des primären grosszelligen Blastoderms beibehält, während das Entoptygma, ähnlich dem Ectoderm, kleinzellig ist.

Zahlreiche genauere Aufschlüsse über die Beschaffenheit beider Keimhüllen gibt aber vor Allem die grosse Arbeit Tichomiroff's (31) über *Bombyx mori*, bezüglich welcher ich aber meine Darstellung, da ich den russischen Text nur zum Theile (aus einer Übersetzung der Figuren-Erklärungen) kenne, blos auf die Abbildungen beschränken muss.

Wichtig sind für uns zunächst Fig. 6 und 7 auf Taf. II, aus denen sich ergibt, dass die stark abgeflachten Ectoptygmazellen ungefähr dreimal so gross als die des Entoptygmas sind. Bemerkenswerth ist dann die Flächenansicht des Ectoptygmas in Fig. 2, Taf. III, wo man, wie ich das öfter, z. B. bei *Stenobothrus* beobachtete, zwischen den gewöhnlichen Tafelzellen einzelne kleine Schaltzellen bemerkt.

Besonders lehrreich und insbesondere für die Erkenntniss der Rückenschliessung wichtig ist weiterhin ein Längsdurchschnitt durch ein 11 Tage altes Ei in der Textfigur 40, S. 53. Der Embryo ist hier fast gerade ausgestreckt, oben und unten von einer dicken, vorne und hinten dagegen von einer ganz dünnen Lage Dotter bedeckt.

Der Kopftheil der ungemein deutlich abgebildeten Notoptyehe reicht nur bis hinter das Gehirnganglion zurück, während der Schwanztheil sich über den ganzen Rücken zieht und zwischen ihm und der Kopffalte nur ein enger, zum Theile durch das Stomodaeum verlegter Zugang (Nabel) in den Mitteldarm bleibt. Ausserdem sieht man hier die schon in der Einleitung erwähnten fadenartigen Quereommissuren zwischen Ecto- und Entoptygma. Wichtig ist dann noch, dass das innere Blatt der Notoptyehe, d. i. das Rücken-Ectoderm fast in seiner ganzen Ausdehnung dem äusseren Blatt oder dem Entoptygma gleicht.

Aus den Textfiguren 46 (S. 64), 47 (S. 65) ist ferner noch betreffs der Rückenbildung zu entnehmen, dass zuerst das Ectoderm, dann das Hautfaserblatt und zu allerletzt der Mitteldarm zum dorsalen Abschluss kommt.

Über die von mir früher erwähnte Ectoptygma-Cuticula, dann über die seröse Flüssigkeitsschicht derselben, sowie über das Endschiicksal der beiden Hüllen geben aber Tichomiroff's Figuren schon deshalb keinen Aufschluss, weil die Schnitte, wie es scheint, alle an geschälten Eiern gemacht wurden.

Meine eigenen Nachforschungen beziehen sich nicht allein auf die von meinen Vorgängern untersuchten Formen (*Pterophorus* ausgenommen), sondern auch auf zwei neue, nämlich auf *Gastropacha quercifolia* und *Sphinx Tiliae*; die meisten der einschlägigen Schnitte werde ich aber erst in meiner Keimblätterarbeit zur Publication bringen, und gebe ich hier bloß einige fast ausschliesslich die Hüllen betreffende Abbildungen.

Fig. 38, Taf. III zeigt den ventralen Theil eines Querschnittes durch ein  $2\frac{1}{2}$  Tage altes Ei von *Gastropacha* in dem Stadium, wo sich der durch Einstülpung entstandene Entoblasten bereits vom Ectoderm vollständig abgeschnürt hat. Die Innenhülle ist bereits in eine ganz dünne Membran ausgezogen, die sich auch am Rande scharf von den Cylinderzellen des Ectoderms abhebt.

Die Entoptygmakerne sind nicht merklich kleiner als jene des Ectoptygmas, stehen aber viel weiter auseinander, ein Beweis, dass die fortschreitende Flächenvergrößerung des Entoptygmas, im Gegensatz zum Ectoptygma, dessen Umfang ein constanter bleibt, zum Theil auf Dehnung der primären Zellen beruht. Dass aber die Flächenvergrößerung des Entoptygmas gleichzeitig auch durch eine Vermehrung ihrer Zellelemente bedingt ist, lehrt uns die Flächenansicht Fig. 41, Taf. IV, vom Lindenschwärmer, indem wir hier, am 10. Tage und vor Schluss des Rückens, fast in jeder Zelle wenigstens zwei, in manchen aber auch vier Kerne vorfinden.

Der Zwischenraum zwischen Ento- und Ectoptygma entspricht in Fig. 38 dem Durchmesser eines Dotterballens. *dh* ist die Dotter-, *ch* die dicke Schalenhaut. Letztere zeigt an der Aussenseite deutliche napfartige Abdrücke des sie erzeugenden Follikelepithels und ausserdem im Innern radiäre in Pikrinsäure sich stark färbende Körnerstreifen.

Eine weitere Übersicht über die Hüllen und zumal über die Beziehung des Ectoptygmas zu den Eihäuten gibt der mit Pikrokarmine gefärbte Querschnitt durch ein *Pieris*-Ei in Fig. 39, Taf. IV. Wir sehen da äusserlich zunächst die derbe lederartige Schale *ch*, unmittelbar darunter dann die überaus dünne Dotterhaut *dh*. Zwischen ihr und der Aussenhülle *ah* ist dann ein beträchtlicher, ringsum ziemlich gleich dicker Zwischenraum erfüllt von der schon früher erwähnten serösen Flüssigkeit, die hier zum Theile in Form eines feinen, durch das Karmin schwach rosa tingirten Gerinnsels niedergeschlagen ist. Das Ectoptygma ist nahezu zweimal so dick wie das Entoptygma *ih* und sind auch ihre Kerne (rechts bei *ah'* von der Fläche betrachtet) beträchtlich grösser als jene des Entoptygmas. Nach aussen hin hat das Ectoptygma eine deutliche, ja sogar eine ziemlich derbe Cuticula abgesondert.

Das Ectoderm des Keimstreifs *ec* erscheint als ein geschlossener und überall gleich dicker Ring und das Gleiche gilt von dem ihm dicht anliegenden Entoptygma. Der Vergleich mit der Nebenfigur A lehrt, dass der Schnitt in der Richtung *xx* durch den noch von Dotter erfüllten und keinen Entoblasten zeigenden Kopftheil der Notoptye geht. Ein Schnitt weiter rückwärts, durch *yy*, zeigt den Rücken noch offen, jedoch die Notoptye schon in die Dorsalhämispäre übergehend. Schritt für Schritt konnte ich das weitere Wachsthum der Dorsalfalte bis zu ihrem Abschluss verfolgen. Unmittelbar nach erfolgtem Nabelschluss (etwas hinter dem Kopf) erscheint nur ein schmaler medianer Rückenstreifen des Ectoderms verhältnissmässig dünn, aber doch ein wenig dicker als das aufliegende Entoptygma. Der Darm ist um diese Zeit dorsal, noch nicht geschlossen und auch das Hautfaserblatt noch ziemlich weit von der Medianlinie entfernt.

Lehrreich ist dann der Querschnitt durch ein 3 bis 4 Tage altes Ei von *Sphinx Tiliae* in Fig. 39\*. Hier bildet nämlich das Entoptygma *ih* mit den dünnen Lateraltheilen *kr*, *kr'* des eigentlichen Keimstreifs *kk* eine weit gegen den Rücken reichende Notoptye. Ferner glaube ich am Ectoderm des Keimstreifs eine

dünne Cuticula *ec-Cu* erkannt zu haben, die sich wohl auch auf die lateralen Ausbreitungen des Keimstreifen-Ectoderms und vielleicht auch auf das Entoptygma erstrecken dürfte.

Ein späteres Stadium nach erfolgtem Schluss des Mitteldarmes veranschaulicht Fig. 40. Auch hier wurde der Schnitt durch die Schale *ch* geführt. Das Verhalten ist im Ganzen ähnlich wie bei *Pieris*, nur ist die Ectoptygma-Cuticula *ah-cu* viel derber und daher auch leichter zu erkennen und ferner die seröse Flüssigkeitsschicht des Ectoptygmas *se* stellenweise von grösserer Mächtigkeit. Rücken und Darm (*dd*) sind bereits ganz geschlossen und liegt ersterer fast unmittelbar unter dem Ectoptygma-Epithel, während der ausserordentlich umfangreiche Aussendotter jetzt vorwiegend auf der Bauchseite des Embryos (*F* Stummelfüsse) sich vorfindet.

Das Entoptygma *ih* überdauert längere Zeit den Schluss des Rückens und Darmes; die noch offene Frage nach dem Wie des Verschwindens konnte ich aber bisher weder hier noch bei den anderen Formen beantworten. Dagegen gelang es mir, allerdings mit grosser Mühe, Näheres über das Endschicksal des Ectoptygmas, und zwar bei *Gastropacha* zu erforschen, wo Verhältnisse analog den von Ganin bei *Bombyx* geschilderten, obwalten.

Fig. 42 zeigt zunächst bei starker Vergrösserung ein Stück Ectoptygma vom 2. bis 3. Tag, und zwar in seiner natürlichen pomeranzengelben Färbung. Man beachte insbesondere die intensiv gelben (durch Alkohol nicht diluirbaren) Kugeln, welche, wie ein Vergleich mit dem durch Karmin tingirten Präparat in Fig. 42 lehrt, keineswegs den Kernen zu entsprechen scheinen.

In Fig. 44 sehen wir dann in nahezu natürlicher Färbung einen Medianschnitt durch ein 7 Tage altes Ei, in welchem der hufeisenförmig gekrümmte und bereits mit geschlossenem Rücken und Darm (*dd*) versehene, also fast reife Embryo der Länge nach getroffen ist. Sein Ectoderm hat jetzt ein röthliches Pigment und ist über ihm keine Spur einer Innenhülle mehr. Dagegen ist noch das Ectoptygma vorhanden, und zwar erscheint es auf dem Schnitt als ein schmales pomeranzengelbes Band, das sich ringsum eng an den Embryo anschmiegt und nur an der Stelle (*ah*), wo Kopf (*k*) und Schwanz (*a*) sich gegen einander krümmen, frei über den noch immer ungefähr die Hälfte des Eivolumens einnehmenden Aussendotter sich hinwegspannt. Innen- (oder Darm-) und Aussendotter erscheinen von gleichförmiger blassgelber Farbe.

Betrachten wir nun das Endstadium (10. Tag) in Fig. 45, und zwar abermals in seiner natürlichen Färbung; *ch* ist die Schale, *dh* die noch nachweisbare Dotterhaut. Dagegen ist vom Ectoptygma äusserlich keine Spur mehr zu entdecken. Man sieht nur das rothpigmentirte Ectoderm, das bereits eine mit langen Borsten (*bo*) versehene Chitin-Cuticula (*cu*) abgeschlossen hat. Auch der gesamte Aussendotter ist verschwunden, indem ihn das junge Räupehen aufgefressen hat. Im Darmdotter *dd* finden wir nun aber die unzweideutigsten Überreste des Ectoptygmas, nämlich die früher nicht vorhanden gewesenen pomeranzengelben Pigmentkörner (*ah'*). Das Ectoptygma wird also vor dem Auskriechen zerrissen und aufgefressen.

## II. Ectohemiptychische Insecten.

### *Muscidae* (Xylogramm 30—32 u. Taf. VII, Fig. 47), *Cecidomyidae*.

Die erste Angabe über Hemiptychie oder unvollständige Keimhüllen falten finden wir bei Metschnikoff (23, S. 406) bezüglich der Musciden. Es heisst da: „Bei den Arten der Gattung *Musca* (*Calliphora*?) . . . fand ich nichts von einem Amnion oder seiner Homologa. Ebenso wenig konnte ich ein solches Gebilde in den in *Aphis* schmarotzenden Eiern einer *Tachinide* wahrnehmen.“ In der gleichen Arbeit (S. 413) berichtet dann Metschnikoff auch über eine höchst unvollständige Gastroptychie bei *Cecidomyiden*: „Eine beträchtliche Verdickung findet ebenfalls an beiden Polen (des Keimstreifs) statt. In der Nähe des oberen Poles, an dem der Bauchseite zugekehrten Theile, bemerkt man zugleich eine kleine Einstülpung [das Gebilde Fig. 14—16, Taf. 24 könnte ebenso gut eine Ausstülpung, eine wahre Kephaloptychie genannt werden],

welcher zunächst ein Absatz des oberen Endes des Keimstreifs [äusseres Blatt der Falte] folgt. So entsteht ein besonderes Gebilde, welches ich früher mit dem Namen Kopfkragen bezeichnete und das wohl der von Weismann bei *Chironomus* beobachteten sogenannten Kopffalte entsprechen mag. Etwas später als der Kopfkragen bildet sich die Schwanzfalte [Uroptyche]. Diese (siehe Fig. 16—20, Taf. 25) entsteht ebenfalls durch eine Einstülpung [verbunden mit Ausstülpung!], welche am hinteren Ende, auf der dem Rücken zugekehrten Fläche ihren Ursprung nimmt. Der diese bis zum hinteren Eipole ragende Einstülpung von oben begrenzende Theil (Fig. 17 *sf*) gewinnt dadurch an Selbstständigkeit und gelangt zur Bildung einer rasch wachsenden Falte. Ehe aber diese in ihrem Wachstum beginnt, erfährt sie [was ich sehr bezweifle] eine Absonderung [Lostrennung] von dem so lange (!) persistirenden Rückentheile des Blastoderms, welcher sich nun von dem Keimstreifen löst: es geschieht jetzt der sogenannte (dorsale) Riss des Blastoderms.“

Weiter (S. 414) heisst es dann noch — und dies spricht eben für die Hemiptyche —: „Jedenfalls kann man sich davon überzeugen, dass die beiden untersuchten Embryonal-(hüllen)-falten sich verhältnissmässig sehr unvollkommen ausbilden und dass sie keineswegs, wie bei vielen anderen Insecten, miteinander verwachsen, um ein gemeinschaftliches sogenanntes Faltenblatt [eine geschlossene Gastroptyche] zu erzeugen.“

Meine eigenen Untersuchungen über die Musciden-Keimhüllen wurden schon anlässlich meiner ausgedehnten Vorarbeiten für mein Insectenbuch angestellt, und zwar was bis dahin nie geschehen war, an Schnitten. Einen derselben habe ich auch bereits, und zwar, zum Zwecke der Demonstration der hier auffallend umfangreichen Entoblast-Embolie im genannten Werke (8, S. 403) abgebildet und gebe ich hiervon auf Taf. VII, Fig. 47 eine bis auf die damals nicht bezeichneten Centroblastelemente unveränderte Copie.

Uns interessirt hier vor Allem der Umstand, dass — wie die Betrachtung der einzelnen Querschnitte lehrt — nur der auf den Rücken umgeschlagene Schwanztheil *rr'* von einer zweiblätterigen Hüllfalte *ih* bedeckt ist, während der Bauchtheil *biv'b* ganz unbedeckt bleibt. Trotz dieses deutlich erkannten Verhaltens und obwohl mir selbstverständlich Metschnikoff's Angaben über das völlige Fehlen einer Gastroptyche bei den Musciden bekannt war, wagte ich es damals doch nicht, den in Rede stehenden Embryonen eine Kopffalte, beziehungsweise eine geschlossene Gastroptyche abzusprechen, und zwar einfach aus dem Grunde, weil ich verhindert war, die späteren Stadien mit der entsprechenden Genauigkeit an Schnitten zu studiren und mich zu versichern, dass nicht etwa inzwischen eine Kopffalte, die ja bei manchen Insecten relativ spät auftritt, sich gebildet habe.

Eine höchst willkommene und wichtige Ergänzung gibt in dieser Beziehung Kowalevsky (21) durch einen vorläufigen Bericht, der aber leider ohne Abbildungen ist und seiner Kürze wegen doch so Manches unerledigt lässt. Er sagt zunächst (S. 50), „dass die Keimhüllen nur einen kleinen Theil des Keimstreifs bedecken und namentlich nur denjenigen, welcher auf der Rückseite liegt; der Theil des Keimstreifs, welcher auf der Bauchseite des Eies liegt, ist nie von Embryonalhüllen überzogen. Schon Graber hat dies richtig gesehen und in der Fig. 118 seines Werkes die Insecten auch richtig abgebildet, aber er hat die Sache [theils aus Raummangel, theils wegen der oben angeregten und noch immer nicht ganz beseitigten Zweifel] nicht eingehender gewürdigt“.

Von ganz besonderer Wichtigkeit, aber nicht ganz klar ist Kowalevsky's Angabe über die Art der Rückenbildung. „Beim Zusammenziehen des Keimstreife auf die Bauchseite [Geradestrecken des Schwanzes] wird diese [caudale] Embryonalhüllfalte ausgezogen und die äussere Lamelle wird unmittelbar zur Haut der Rückenseite.“

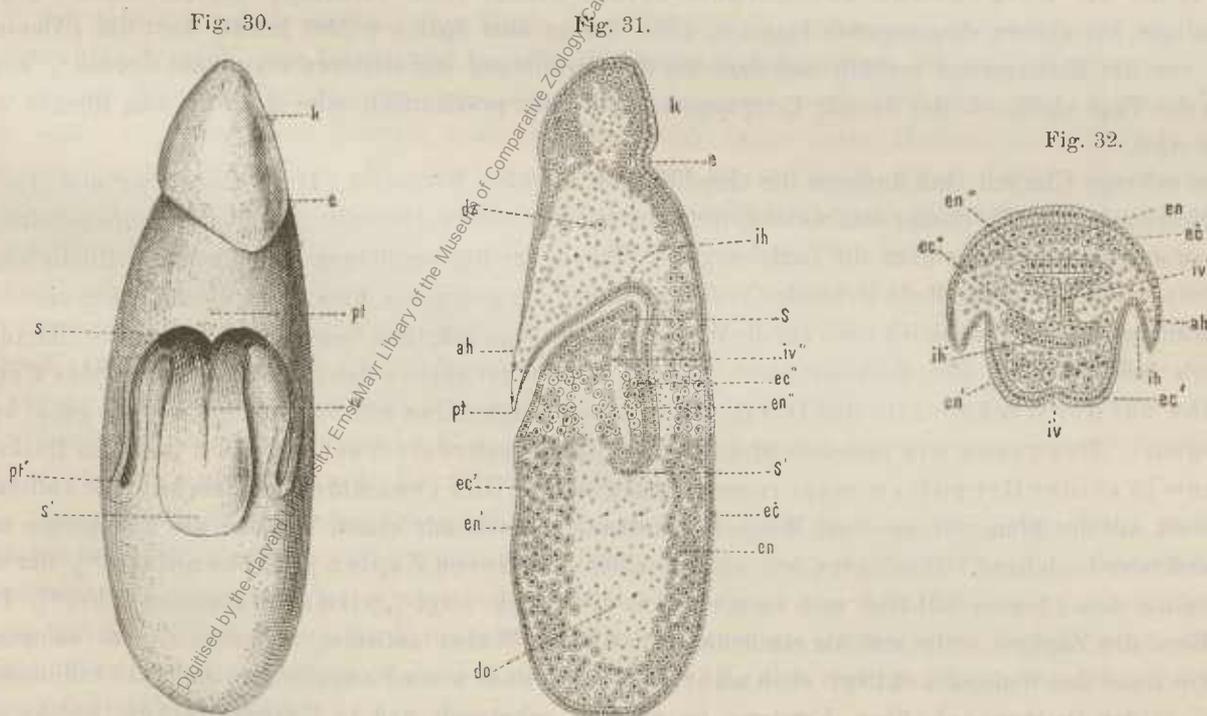
In der jüngsten Zeit machte ich mich selbst neuerdings an das Studium dieser Verhältnisse, und zwar bei *Lucilia Caesar*; die nachstehenden genau nach der Natur gezeichneten Figuren sollen die wesentlichsten Ergebnisse zur Anschauung bringen. Fig. 30 zeigt ein 3 Stunden altes geschältes (und sonst entsprechend präparirtes) Ei von der Rückenseite. *s* bezeichnet die vordere Grenze des auf den Rücken umgeschlagenen Keimstreifs, der sich hier in den Dotter einsenkt. *pt* ist der in der Rückenmedianlinie völlig geschlossen

Theil der von vorne ausgehenden zweiblättrigen Hüllenfalte. Dahinter sieht man die Invaginationsfurche *iv'*. Die beiden seitlichen Furchen *pt'*, die ich auch bei *Calliphora* beobachtete, bezeichnen die Grenze der lateralen noch nicht geschlossenen Theile der Hüllenfalte. Durch eine vordere fast ringförmige Einschnürung *e* ist eine Art Kopftheil abgesondert.

Höchst lehrreich ist dann der mediane Längsschnitt in Fig. 31, behufs dessen Gewinnung ich über 50 Eier dieses Stadiums in Schnitte zerlegen musste. *ec* (Ectoderm) bezeichnet die Bauch-, *ec''* die Rückenseite. Ungefähr in der Mitte des letzteren ist der Schwanztheil des Keimstreifs nach innen gekrümmt und ist der Endtheil mitten im Dotter abermals hakenförmig umgebogen. *ah* ist ein auf eine kurze Strecke stark verdünnter Theil des dorsalen Blastoderms, also das Ectoptygma, das bei *pt* in das den Schwanz des Embryos bedeckende Entoptygma *ih* (bis *s'* reichend) übergeht. *iv''* ist die Invaginationshöhle des caudalen Keimstreifs *en*, *en'* und *en''* bezeichnet den Entoblast (Meso- + Mesenteroblast).

Fig. 32 gibt dann einen Querschnitt u. zw. entsprechend der Punktlinie *iv'* in Fig. 30 beziehungsweise der Linie *en''* in Fig. 31. *ih—ah* ist die Anlage der (hier dorsalen) Hüllenfalte. Das mantelförmige Gebilde *iv'* im Innern des Dotters entspricht dem hakenartig umgeschlagenen Caudaltheil mit dem Entoptygma *ih'*, dem Ectoderm *ec''* und dem Entoblast *en''*. Der Querschnitt Fig. 47 (Taf. VII) entspricht ungefähr der Linie *iv''* in Xylogramm 31, aber einem Stadium, wo der dorsale Keimstreiftheil noch nicht nach innen gekrümmt ist.

Aus Xylogramm 31 ist nun leicht zu erkennen, dass, wenn sich der Keimstreif später zusammenzieht und in Folge dessen sein dorsaler Theil weiter nach hinten gezogen wird, die tiefe Schwanzfalte *pt, s'* verschwindet, beziehungsweise, dass dann der grössere Abschnitt der Rückendecke nicht, wie Kowalevsky behauptet, von der „äusseren Lamelle“ [dem nur schwach entwickelten Ectoptygma *ah*], sondern von der inneren Lamelle (Entoptygma *pt, ih, s'*) gebildet wird. Zu beachten ist uoch, dass hier die Ectoptygma-Elemente (Kerne) ganz denen des Ectoptygmas gleichen.



An die geschilderten Zustände knüpft sich, wie von selbst, die Frage, inwieweit man es bei diesen hemi-, respective aptychischen Formen mit Anfängen oder aber mit Rudimenten von Keimhüllen zu thun hat.

## III. Entoptychische Insecten.

*Rhynchota* (*Pyrrhocoris apterus*, Taf. V, Fig. 35—37) und *Libellulidae*.

Nachdem die ersten Zustände der Keimhüllen bei den binnenfaltigen Kerfen bereits in der Einleitung (vergl. n. A. Xylogramm 10—12) charakterisirt wurden und die mit dem Riss der Hüllen verbundene Halbkreisbewegung oder Antipodisirung (vergl. Xylogramm 25—27) ihrer Embryonen gleichfalls schon früher (S. 29), bei Besprechung der *Oecanthus*-Entwicklung zur Darstellung gelangte, erübrigt mir nur noch, bevor ich meine eigenen Untersuchungen mittheile, einen kurzen Überblick über die betreffs der Endzustände der Keimhüllen bisher bekannt gewordenen Daten zu geben.

Offenbar auf Täuschung beruht da vor Allem Metschnikoff's (27) Angabe bei *Aphis*, nach der (S. 465) das Amnion [Ectoptygma] mit dem Ectoderm der Beine und des übrigen Körpers verwachsen sollte. Bezüglich *Corixa* constatirt der gleiche Forscher (S. 430) zunächst die völlige Schliessung des Entoptygmas am Kopf und dann die darauffolgende Loslösung des Ectoptygmas in Form einer völlig geschlossenen Blase. Wichtig ist auch die Bildung einer zuerst am spitzen und dann am stumpfen Eipol sich bildenden und vermuthlich zur Fixirung des Dottersackes dienenden Verdickung des Ectoptygmas, die Metschnikoff Amnionkuchen nennt. Bei der Behandlung der Endzustände spricht Metschnikoff auffallender Weise gar nicht vom Ento-, sondern bloss vom Ectoptygma, und zwar auch nur in unklarer Weise. Zunächst ist (S. 434) davon die Rede, dass die Aussenhülle durch die Verschiebungen anlässlich der Drehung des Embryos zerrissen wird, „wesshalb sie sich zusammenzieht“. Dann heisst es: „Nur der dem Rücken des Embryos anliegende Theil des Amnions [Aussenhülle] bleibt ohne Veränderung, [d. i.] derjenige Theil, welche [welcher?] später die Rückenwand des Körpers selbst bildet“, ein Verhalten, das bekanntlich gegen alle Analogie bei andern rhegmagenen Insecten wäre. Da es aber später wieder heisst, dass die „Amnionkuchen von der Rückenwand umhüllt und dann für die Fortbildung der letzteren verwendet werden“, weiss man in der That nicht, ob der dorsale Ectoptygma-Theil bloss provisorisch oder definitiv zum Rücken des Embryo wird.

Von seltener Klarheit sind dagegen die einschlägigen Angaben Brandt's (4) bei *Calopteryx* und *Agrion* (S. 9), *Hydrometra* (S. 13), *Corixa* etc., welche, trotzdem sie sich nicht auf Schnitte gründen, bis auf eine einzige später zu erwähnende Frage über die Beziehung der Hüllen zur Rückenbildung vollkommen befriedigenden Aufschluss geben. Da die in Rede stehenden Verhältnisse bei den genannten Formen im Wesentlichen ziemlich übereinstimmen, so beschränke ich mich auf die Wiedergabe der einschlägigen, besonders deutlichen Schilderung Brandt's bei *Corixa* (S. 16). Es heisst hier: „Durch die Contraction des parietalen Blattes [des Ectoptygmas auf der Rückenseite des Dottersackes] wird daher das viscerale Blatt [Entoptygma] hervorgezogen... Das gesammte parietale Blatt [Ectoptygma] schrumpft schliesslich [auf dem Rücken] zu einem in seiner Grundform stets regelmässigen Gebilde zusammen. Dieses hat eine entfernte Ähnlichkeit mit der Blumenkrone einer Winde (*Convolvulus*). Auch mit einem Vulkane aus Erhebungs- und Eruptionskrater bestehend. Stets finden wir an ihm einen mittleren Zapfen [„Rückenplatte“], der mit seiner Spitze dem Chorion adhärirt und immer eine Höhlung birgt [„primäres Rückenrohr?“]. Der untere Rand des Zapfens stülpt sich als ein hoher circulärer Wulst aufwärts, sich dem Zapfen anlegend. Der obere Rand des Wulstes schlägt sich abermals nach unten und aussen um und geht schliesslich [seitlich] in den Dottersack über. Letzterer ist vielfach gekränselt und in Falten gelegt, welche am Abdomen mehr regelmässig, einander parallel von oben nach unten verlaufen. Der Dottersack [d. i. die Wand desselben] entspricht (wenigstens zum grössten Theil) der ursprünglichen visceralen Lamelle der Embryonalhüllen [d. i. dem Entoptygma]. Mithin ist es auch dieses Blatt, welches sich vornehmlich an der Bildung der Rückenwand betheiltigt.“

Diese Schilderung harmonirt so sehr mit den bei *Hydrophilus* und *Melolontha* völlig klar gestellten Zuständen, dass an der Übereinstimmung derselben absolut nicht zu zweifeln ist. Es ist nur noch an Schnitten die Frage zu beantworten, ob, was sehr wahrscheinlich, auch bei den entoptychischen Formen die ectoptygmatische Rückenplatte von einer Entoptygmafalte überwachsen und in den Dotter versenkt wird.

Der so klaren Brandt'schen Darlegung gegenüber, die, was ich noch ergänzend bemerken muss, ausdrücklich die Continuität zwischen dem Ectoderm der Seitenwand des Embryos und dem umgeschlagenen, den Rücken bildenden Entoptygma hervorhebt, kann die jüngste einschlägige Auseinandersetzung, nämlich die Witlaczil's bei *Aphis* (einem, wie ich mich überzeuge, sehr ungünstigen Object) gerade nicht als ein Fortschritt in der Entwicklung unserer Kenntniss dieser Verhältnisse bezeichnet werden. Es heisst hier Seite 583: „Die Embryonalhäute zerreißen an der Stelle, wo der Vorderkopf liegt und ziehen sich während der Umrollung über dem Embryo zurück, indem sie [also beide Hüllen?] sich... zu einem wurstförmigen hohlen Körper zusammenrollen, dessen Zellen eine fettige Rückbildung erleiden. Dieser Körper verbleibt in seiner Lage am Rücken des Embryos, schrumpft später immer mehr und mehr zusammen, und wird, wie es scheint, von den Seitenwänden des Körpers, zu dessen Aufbau er als Nährmaterial mit beitragen muss, eingeschlossen. Die Seitenwände des Körpers, Fortsetzungen der Hautschicht des Keimstreifs und der Mesodermis lassen, indem sie zunächst vorne verwachsen, nur mehr einen kleinen herzförmigen Fleck des Rückens unbedeckt. Dass die Embryonalhäute [beide?] am Aufbau des Rückens sich nicht unmittelbar betheiligen können, erhellt übrigens schon daraus, dass sie [beide?] dort eine unregelmässige Masse in Zerfall begriffener Zellen darstellen.“ Witlaczil übersieht hier offenbar ganz, dass das Entoptygma nach seiner Umlagerung die unmittelbare dorsale Fortsetzung des Keimstreif-Ectoderms ist, und dass der gewisse wurstförmige Rückenkörper nur einen Theil des Entoptygmas enthalten kann. Es folgt noch die Angabe, dass dunkle Überreste der Embryonalhäute [wohl nur des Ectoptygmas] unterhalb der geschlossenen Rückenwand zu bemerken sind.

Ich gehe nun auf die eigenen, zum Theile schon 1878 (8, 9) publicirten Untersuchungen bei *Pyrrhocoris apterus* über, die sich, zum Unterschied von allen bisherigen Beobachtungen bei den entoptychischen Formen, auf Schnitte gründen. Fig. 34 zeigt einen nach vielen Fehlversuchen glücklich gelungenen Längsschnitt durch die ganze in einer Ebene liegende handschuhfingerartige (aber etwas abgeglattete) Einstülpung *kbs* des Blastoderms am fünften Tage. Wie aus dem der Punktlinie *xx'* in Fig. 34 entsprechenden Querschnitt dieser schlauchartigen Keimstreifanlage in Fig. 35 oben, d. i. am Schwanztheil, zu entnehmen ist, besteht die Wand desselben aus einem einfachen Cylinderepithel, das anfänglich, am vierten Tage, ringsum aus gleichgrossen Zellen von 0.023 mm Höhe besteht. Im vorliegenden Stadium (Fig. 34 und 35) dagegen ist der der Dotterumhüllung zunächst liegende Wandtheil (Fig. 35 *en, ec*, Fig. 34 *ks*), oder die äussere Lamelle, welche dem Keimstreif entspricht, beträchtlich dicker als die innere Lamelle (Fig. 34, Fig. 35 *ih*) oder das Entoptygma. Die Keimstreifzellen sind nämlich 0.019, die Entoptygmazellen nur 0.011 mm hoch, und ergibt sich ferner aus der durch Messung leicht zu constatirenden Grössenabnahme der Zellen, dass eine fortschreitende Theilung der entoptychalen Elemente stattfindet.

Am Querschnitt durch den Schwanztheil der Entoptycha (Fig. 35 oben) sieht man ferner, was ich mit Rücksicht auf Witlaczil's völlig willkürliche Behauptungen über die Entstehung des Entoblasts (durch Delamination) neuerdings hervorheben will, dass der Keimstreif eine tiefe Längsrinne *en* hat, aus der, wie man sich durch Vergleichung der Seriensehnitte zwischen Schwanz- und Kopftheil (Fig. 35 unten) überzeugen kann, also auf dem gewöhnlichen Wege der Embolie das untere Blatt (Fig. 35 *en'* unten) oder der Entoblast hervorgeht.

Betrachten wir nun, und zwar zunächst in Fig. 34, den zur Aussenhülle *ah* oder zur Wand des Dottersackes gewordenen übrigen Theil des Blastoderms. Ihre Zellen sind in diesem Stadium bereits fast am ganzen Umfang des Dotters stark abgeflachte Tafeln, die von der Fläche betrachtet meist sechseckig, im Durchschnitt dagegen spindelförmig erscheinen. Ihr Durchmesser beträgt 0.022 mm; sie sind also wieder

beträchtlich grösser als die Entoptygmazellen. Nur an zwei Stellen bewahren die Ectoptygmazellen längere Zeit, ja zum Theile vielleicht bis zum Ende, den Charakter der primären Blastodermelemente, indem sie ihre frühere Höhe beibehalten. Eine solche „verdickte“ Stelle findet sich erstens, als eine wahrscheinlich dem sogenannten Amnionkuchen der Autoren homologe Bildung, am Schwanzpol (Fig. 34 *mn*) und dann (Fig. 35, *op* und *qr*) in Gestalt eines schmalen Streifens zu beiden Seiten des Dottersackes parallel zur Medianebene („Seitenplatten“ der Autoren).

Zweifelhaft erscheint im Stadium Fig. 35 die Art des Zusammenhanges zwischen der Entoptyche und der Aussenhülle. Während nämlich nach den bisherigen Angaben in diesem Stadium noch ein freier Zugang *e* in das Lumen der Entoptyche und zwar an der Einstülpungsstelle bestehen sollte, erscheint dieser hier durch eine einfache Fortsetzung des dünnen Ectoptygmaabschnittes *ac* völlig geschlossen. Bestünde diese über die Einstülpungsöffnung gespannte Ectoptygmastreeke aus zwei Blättern, so würde sich der vorhandene Zustand leicht in der von den Autoren angegebenen Weise, nämlich durch Bildung einer vom Rand der Einstülpungspforte *ab* entspringenden Ringfalte (Gastroptyche) erklären lassen. Bisher fand ich aber immer bloss eine einzige Zellage und auch keine Andeutung, dass diese Schichte etwa durch Verlöthung zweier Blätter entstanden sei, wie dies u. A. besonders deutlich Brandt in seiner Fig. 37 bei *Lecanium* darstellt.

In Fig. 36 sieht man dann einen Querschnitt durch einen zehn Tage alten Binnenkeimstreif und in der Gegend der schon deutlich hervortretenden Vorderbeine *b*<sub>2</sub>. Die Seitenwände des Embryos sind hier einander sehr stark genähert und lassen nur eine enge Lücke *i* frei, durch welche der Aussendotter mit dem Darmdotter zusammenhängt. Wie andere Schnitte lehrt, erweitert sich aber diese Rückenfalte gegen die Brust zu sehr stark, und am Hinterleibsabschnitt umspannt der Keimstreif kaum ein Drittel des Leibesumfangs. Die Innenhülle *ih* ist deutlich zu erkennen, ihre Zellen sind aber durch starke Dehnung viel breiter und flacher geworden.

Um die oben angedeutete, durch Brandts Untersuchungen offen gelassene Frage nach dem Schicksal der Aussenhülle zu lösen, hatte ich schon vor Jahren zahlreiche in den Endstadien befindliche Eier in Schnitte zerlegt, jedoch ohne allen Erfolg. In der letzten Zeit aber gelang es mir endlich, nachdem ich circa 50 Eier völlig resultatlos geprüft hatte, zwei Schnittserien zu erhalten, die in dieser, bekanntlich durch Witlaezil ganz in Verwirrung gebrachten Frage sowie bezüglich mancher anderer wichtiger Verhältnisse die vollste Klarheit geben. Der in Fig. 37 abgebildete, mit der Camera lucida entworfene Querschnitt entstammt einem 16 Tage alten Ei, respective einem Stadium nach geschehenem Riss der Hüllen und nach vollzogener Antipodisirung des Embryos. Oben geht er knapp hinter dem Kopf durch den Halstheil, unten zum Theil durch die Vorderbeine *B*. Zu äusserst sieht man das in Boraxkarmin völlig farblos bleibende Chorion *ch*, welches selbstverständlich vor dem Färben und vor der Einbettung (in Zugparaffin mit Cederholzöl) an einer Stelle gesprengt werden muss. Darunter liegt ein überaus dünnes Häutchen, die Dotterhaut *dh*. Diese zeigt an der Innenseite feine Körnchen, offenbar ein Gerinnsel, das durch die Karminfärbung, was auch bei manchen anderen Insecten der Fall ist, roth wird, ein Umstand, den ich deshalb erwähne, damit man sich gegebenen Falls vor einer Verwechslung mit einer Keimhülle in Acht nehme. Am Embryo selbst umspannt der den Keimstreif entsprechende rinnenförmige Ventraltheil *rbr'* ungefähr nur zwei Drittel der zugehörigen Kreisperipherie, woraus man mit Bezug auf das frühere Stadium Fig. 36 schliessen muss, dass sich die Seitentheile des Keimstreifs, welche in der oben erwähnten Entwicklungsphase sich stark zusammeneigen, später, während der Antipodisirung, sich wieder von einander entfernen. Der ganze dorsale Theil der Wandung des Embryos *rr''r'* besteht, wie die Vergleichung unseres Querschnittes mit solchen vor dem Hüllenriss auf das unzweideutigste ergibt, einzig und allein aus der umgeschlagenen Innenhülle (*ih*). Das ganze Bild ist nämlich genau dasselbe wie in den entsprechenden Stadien von *Lina* (vergl. Fig. 30) und anderer rhexmagener Insecten. Während am eigentlichen Keimstreif *rbr'* die Aussenschichte (Ectoderm) ein niederes Cylinderepithel darstellt, und derselben, soweit sie reicht, das Hautfaserblatt, sowie das auch hier aus zwei Seitenbändern entstehende Mesenteron folgt, ist die dorsale Grenzlage des Dotters ein ganz dünnes

Häutchen, dessen Vorhandensein vielfach nur aus einzelnen rothgefärbten, im Schnitt spindelförmigen Zellen mit kleinen Kernen erkannt wird.<sup>1</sup>

Nicht minder sicher ist es dann, dass der im Dotter unseres Schnittes befindliche und von der entoptygmatischen Rückenwand schon völlig abgeschnürte, aus grobkernigen Zellen bestehende dicke Ring *ro* als Aussenhülle zu betrachten ist, denn dieses Rückengebilde zeigt in seinem ganzen Habitus eine geradezu überraschende Übereinstimmung mit dem sogenannten Rückenrohr gewisser Käfer und Geradflügler (vergl. u. A. Fig. 25). Ein eigentliches Rohr ist aber das auf dem Wege der Faltung versenkte Ectoptygma hier deshalb nicht zu nennen, weil es, ganz ähnlich wie das von Ayers bei *Oecanthus* nachgewiesene Gebilde, im Ganzen nur an drei bis vier 0.02 mm dicken hintereinander folgenden Querschnitten sichtbar ist, und somit nur ein kurzes dickwandiges, vorne offenes Säckchen darstellt. Ein späteres Stadium, in welchem ich die Ectoptygmaeste auffand, zeigt nahezu dasselbe Bild des Zerfalles wie beim Maikäfer, weshalb ich davon keine Abbildung gebe.

Dagegen betrachten wir in Fig. 37 und 37\* zum Schlusse noch die Dorsalregion eines Querschnittes durch den *Pyrrhocoris*-Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Die aus dem Entoptygma entstandene Aussen-schichte *ad'* ist ein Epithel, deren Zellen ungefähr ebenso hoch als breit sind und das vom Ectoderm der Ventral- und Lateraltheile nicht mehr zu unterscheiden ist. Die dicke Schichte *hf* unter ihm entstammt dem Hautfaserblatt. In der Medianlinie liegt das in diesem Stadium ganz eigenthümlich construirte Herz<sup>2</sup> *he*, das sich, wie ich an anderen Schnitten gesehen habe, ganz ähnlich wie bei *Melolontha* aus zwei lateralen Hautfaserblattschläuchen zusammenfügt. In der medianen Einbuchtung seiner Ventralseite liegt ein Längsstrang *c. md* und *md'* ist die zum Abschluss gelangte Mesenteronwand. Einzelne amöboide Ectoptygmazellen zwischen den Centroblastelementen *dz* sieht man bei *ah*.

### Zusammenfassung und Folgerungen.

Aus den mitgetheilten Untersuchungen ergibt sich vor Allem, dass die Meinung mehrerer Forscher, wie z. B. jene Patten's<sup>3</sup> (28) nach welcher die Endzustände der Keimhüllen bei allen Insecten im Wesentlichen die gleichen wären, durchaus ungerechtfertigt ist. Es zeigt sich nämlich, dass schon innerhalb des engen Kreises der wenigen Insecten, welche bisher embryologisch untersucht wurden, hinsichtlich des Schicksals der Keimhüllen und ihrer Antheilnahme an der Rückenbildung eine erstaunliche Mannigfaltigkeit herrscht, und wenn auch vielleicht bei einer abermaligen Nachprüfung die eine oder die andere Modification als thatsächlich nicht vorhanden sich erweisen sollte, so werden voraussichtlich, wie u. A. der von mir constatirte Fall bei *Stenobothrus* vermuthen lässt, mit der Zeit an anderen Insecten wieder neue Keimhüllenzustände entdeckt werden.

Ich gebe nun zunächst, damit man ein deutliches Bild dieser Mannigfaltigkeit gewinnt, eine tabellarische Übersicht der von mir constatirten oder doch kritisch beleuchteten Fälle.

<sup>1</sup> Witlaczil lässt den Mitteltheil des Darmes einfach durch Verlängerung des Stomo- und Proctodaeums entstehen, eine Annahme, für die sonst kein einziger analoger Fall (bei Insecten) angeführt werden kann.

<sup>2</sup> Für eine neue Arbeit über das Tracheatenherz sammle ich seit mehreren Jahren Materiale.

<sup>3</sup> Hier heisst es B. S. 45: „The dorsal organ . . . is found in all insects, whose development has been carefully investigated.“

Tabelle der Keimhüllenzustände der Insecten.

Zeit Graber,

Der Keimstreif und die ventrale Keimhüllenfalte (Gastroptyche) entwickelt sich anfangs vorwiegend an der Peripherie des Dotters  
**Ectoptychische Insecten**

Der Keimstreif und die ventrale Keimhüllenfalte entwickelt sich anfangs vorwiegend im Innern des Dotters  
**Entoptychische Insecten**

Die ventrale Hüllenfalte (Gastroptyche) schliesst sich vollständig  
**Holoptychische Insecten**

Die ventrale Hüllenfalte schliesst sich nicht. Unvollständige Hüllen  
**Hemi-, resp. aptychische Insecten**

Rückenbildung frei, ohne Antheilnahme der Hüllen (letztere reissen nicht vor dem Rückenschluss)  
**Eleuthero-notogene Ins. oder ptygmat-notogone Ins.**

Rückenbildung unter Antheilnahme der Hüllen  
**Ptygmat-notogone Ins.**

Rückenbildung durch den dorsalen Theil d. Aussenhülle u. den Schwanztheil der Innenhülle

Durch Vereinigung der Rückenfalte (Notoptychen)  
**Ptycho-notogone Ins.**

Durch die Innenhülle nach vorhergehendem Riss derselben  
**Entoptygmat-notogone Ins.**

**Entoptygmat-notogone u. amphorhegmagene Ins.**

Ohne vorhergehendem Riss der Hüllen  
**Arhegmagene Ins.**

Nach vorhergehendem Riss der Aussenhülle  
**Ectoptygmat-rhegmagene Ins.**

Ohne gleichzeitigen Riss der Aussenhülle  
**Monorhegmagene Ins.**

Unter gleichzeitigem Riss der Aussenhülle u. ihrer Versenkung in d. Dotter (Rückrohr)  
**Amphorhegmagene Ins.**

**Orthoptera** p. p. *Stenobothrus* (n. Graber).

**Lepidoptera** (n. d. Autoren und Graber)

**Hymenoptera** (u. Kowalevsky und Graber)

**Phryganidae** (u. Melnikow u. Graber)

**Diptera** p. p. (n. Graber)

**Coleoptera** p. p. *Lina* (n. Graber)  
*? Donacia* (u. Melnikow)

**Coleoptera** p. p. *Hydrophilus* (n. Graber)

*Melolontha* (n. Graber)

**Orthoptera** p. p. *Gryllotalpa* (u. Dohrn u. Graber)  
*Oecanthus* (n. Ayers)

**Diptera** p. p. Musciden (n. Graber u. Kowalevsky)  
*? Cecidomyiden* (n. Metschnikoff)  
*? Tachiniden etc.* (n. Metschnikoff)

**Rhynchota** (n. Brandt u. Graber)

**Orthoptera** *Libellulida* (n. Brandt)

Rückenschliessung innerhalb des Dotters  
**Perilekithische Ins.**

Rückenschliessung an d. Peripherie des Dotters; der Embryo umwächst denselben  
**Entolekithische Ins.**

University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Digitized by the Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Eine auffallende Thatsache, die sich aus der Durchsicht der vorstehenden Tabelle ergibt, und über deren Bedeutung mir schon jetzt, d. i. vor der Veröffentlichung meiner Hauptarbeit, eine kurze Erörterung erlaubt sei, ist die, dass Insecten, welche systematisch einander nahe stehen, bezüglich ihrer Keimhüllenzustände sich sehr verschieden verhalten, während umgekehrt wieder systematisch voneinander weit abstehende Formen in dieser Hinsicht einander ähnlich sind.

So kennen wir z. B. in der Abtheilung der *Orthoptera* schon jetzt, obwohl noch mehrere Familien nicht untersucht sind, dreierlei wesentlich verschiedene Keimhüllenzustände, indem die Acridier (*Stenobothrus*) ectoptychisch, eleuthero-notogon und entolekithisch, die Grylliden zwar gleichfalls ectoptychisch aber entopygmatogon und endlich die Libelluliden entoptychisch sind. Ähnlich steht es dann n. A. bei den Käfern, insoferne *Lina* sich ganz anders als *Hydrophilus* und *Melolontha* verhält. Der entgegengesetzte Fall aber zeigt sich unter Anderen hinsichtlich der Käfer und Geradflügler, welche zum Theil, gleich den Rhynechoten (allen?) amphorhegmen sind und ein sogenanntes Rückenrohr bilden.

Wie soll nun diese entschiedene Incongruenz zwischen dem ausgebildeten und dem embryonalen Zustand der Insecten, soweit letzterer überhaupt im Verhalten der Keimhüllen zum Ausdruck gelangt, zu erklären sein? Die meisten Forscher, welche zu dieser freilich noch nie präcise formulirten Frage Stellung genommen haben, vertreten die Ansicht, dass die Verschiedenheit der Keimhüllenbildung überwiegend nur durch die ungleiche Massenentwicklung des Nährdotters bedingt sei. Für diese Erklärung fehlt aber zunächst, bisher wenigstens, jede thatsächliche Grundlage. Ich kenne nämlich keinen einzigen exacten Nachweis für die Annahme, dass, was ich keineswegs läugnen will, die Eier mancher Insecten relativ dotterreicher oder überhaupt grösser sind, als die anderer Formen. Wird aber auch das Vorhandensein solcher Grössendifferenzen zugegeben, so bleibt doch wohl die Annahme, dass diese auf die Keimhüllen Einfluss haben, eine ganz willkürliche. Oder warum sollte etwa die Aussenhülle eines relativ grossen Eies sich anders verhalten, als die eines kleinen, da sie doch anfänglich in beiden Eiern den ganzen Dotter umschliesst? Oder, um noch ein anderes Beispiel anzuführen, auf welche Weise soll die relative Mächtigkeit des Dotters es bedingen, dass beim einen Ei das Keimstreif-Ectoderm für sich allein dorsalwärts weiter wächst und die Rückenwand bildet, während es bei einem anderen nur in Verbindung mit den Entopygma den Rücken schliesst? Was nun meine Ansicht über die Verschiedenheit der Keimhüllenzustände betrifft, so halte ich es nach reiflicher Erwägung für nicht unwahrscheinlich, dass sie zum Theil wenigstens, eine phylogenetische Bedeutung hat. Wenn nämlich der Grundsatz im Allgemeinen richtig ist, dass stammverwandte Thiere einander um so näher stehen in je jüngeren Stadien sie sich befinden, so darf man a priori wohl auch annehmen, dass die Insecten mit gleicher Keimhüllenbildung phylogenetisch einander näher verwandt sind als solche, bei denen die Hüllenzustände sehr verschieden sich verhalten. In unserem Fall würde sich also das heute gültige System der Insecten keineswegs mit der auf Grund der Keimhüllenbildung aufgestellten Anordnung decken, insofern z. B. gewisse Käfer, embryologisch betrachtet, manchen Geradflüglern ähnlicher erscheinen als gewissen Mitgliedern ihres eigenen Formenkreises. Eine derartige Incongruenz pflegt man aber nicht selten kenogenetisch, das ist durch die (meist schwer zu begründende) Annahme zu erklären, dass in Folge gewisser späterer Einwirkungen die ersten ontogenetischen Entwicklungszustände eines Thieres eine Veränderung erleiden. Man könnte also beispielsweise sagen: *Lina* und *Hydrophilus* hatten ursprünglich, ihrer ihnen gegenwärtig angewiesenen systematischen Stellung entsprechend, annähernd gleiche Keimhüllenzustände, diese wurden aber später in Folge neuer Anpassungen, die das fertige Thier erlitt und die bis zu einem gewissen Grade auch auf die embryonale Gestaltung zurückwirkten, bei einem dieser Käfer (oder bei beiden in verschiedener Weise) abgeändert. Nach meinem Dafürhalten wird aber von der kenogenetischen Erklärungsweise zu ausgiebig Gebrauch gemacht und müsste man unbedingt fordern, dass, ehe man zu diesem Auskunftsmittel greift, früher das System der betreffenden Thiere einer genauen Revision unterzogen werde. Es kommt ja so häufig vor, dass Systeme, die seinerzeit ohne Berücksichtigung der jüngeren Formenzustände der betreffenden Thiere, also lediglich auf postembryonale Merkmale gegründet wurden, später, auch wenn die inzwischen untersuchte Embryologie neue

Verwandtschaftsverhältnisse kennen lehrt, dennoch aus Bequemlichkeit oder aus anderen Rücksichten beibehalten werden. Auch erscheint es mir nichts weniger als consequent, das Princip der Fälschung der Phylogenie mehr auf die anerkanntermassen relativ wenig veränderlichen embryonalen Zustände, als auf die fertigen freien Lebensphasen anzuwenden, die, im Gegensatz zu den ersteren, den Kampf ums Dasein wirklich führen und die demnach auch grösseren Veränderungen ausgesetzt sind. Um doch einigermaßen ins Detail einzugehen, halte ich z. B. die Annahme, dass die gegenwärtig mit den Orthopteren vereinigten Libelluliden mit Rücksicht darauf, dass erstere ecto-, letztere aber entopterychisch sind, phylogenetisch nicht zu diesen gehören, sondern den Rhynchoten näher stehen, für besser begründet als die Hypothese, dass diese fundamentale Differenz in der Keimanlage erst nachträglich auf kenogenetischem Wege entstanden ist.

Manche Schwierigkeit bereitet freilich die Erklärung des umgekehrten, unter andern die Käfer und die eigentlichen Orthopteren betreffenden Falles, wie nämlich aus ungleichen Keimzuständen äusserlich und zum Theil auch innerlich ähnliche Endproducte (*Lina* und *Hydrophilus*) entstehen konnten. Indessen haben wir aber doch so viele Beispiele von Convergenzbildungen bei anderen Thieren, dass eine solche wohl auch bei den Insecten in grösserem Umfange unbedenklich angenommen werden darf.

Eines aber scheint mir ganz zweifellos, und dies näher begründet zu haben betrachte ich als eines der Hauptresultate der vorliegenden Arbeit, dass nämlich bei der Beurtheilung der Insecten-Phylogenie nicht blos, wie Solches bisher meistens der Fall war, auf die Larven-, sondern auch auf die Embryonalzustände Rücksicht zu nehmen ist.

## Verzeichniss der besprochenen Schriften.

1. Ayers H. On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite, Teleas. (Memoires of the Boston Soc. of nat. hist. Vol. III, Nr. VIII, 1884.)
2. Balfour F. Handbuch der vergl. Embryologie. Übersetzt von Vetter. Jena 1880, I. Bd.
3. Bobretzky N. Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 31. Bd. 1878.)
4. Brandt A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung der Embryonalhüllen derselben. (Mém. Acad. Pétersbourg. Sér. VII, t. XIII, 1869.)
5. Bütschli O. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 20. Bd. 1870.)
6. Dohrn A. Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 26. Bd. 1876.)
7. Ganin M. Über die Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopteren-Embryonen. (Mém. Acad. Pétersbourg. Sér. VII, t. XIV, 1870.)
8. Graber V. Vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. (Naturkräfte, 22. Bd. München bei Oldenburg 1871.)
9. — Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insecten. (Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XV. 1878.)
10. — Über Amöboid-Epithelien. (Zool. Anzeiger 1879, S. 277.)
11. — Über die Polypodie bei Insecten-Embryonen. (Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIII, 1887.)
12. — Über die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insecten. (Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIV, 1888.)
13. Grassi B. Studi sugli artropodi intorno allo sviluppo delle api nell'ovo. (Atti d. acad. Gioenia di scienze nat. in Catania. Ser. 3, vol. XVIII, 1884.)
14. Grimm O. v. Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden [*Docuphorus* und *Tyroglyphus*]. (Mém. Acad. Pétersbourg. Sér. VII, t. XVII, 1872.)
15. Hatschek B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XI, 1877.)
16. Heider C. Über die Anlage der Keimblätter bei *Hydrophilus piceus* L. (Verhandl. d. königl. preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1885[6].)
17. Herold M. Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge. (Kassel und Marburg 1815.)
18. Korotneff A. Die Embryologie der Gryllotalpa. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 41. Bd. 1885.)
19. Kölliker A. v. Observationes de prima insectorum in genesi, adjecta articulorum evolutionis cum vertebratorum comparatione. Dissert. inaug. Turici 1842.
20. Kowalevsky A. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. (Mém. Acad. Pétersbourg. Sér. VII, t. XVI, 1871.)
21. — Zur embryonalen Entwicklung der Museiden. (Biolog. Centralblatt, 1880, S. 49—54.)
22. Kupffer C. De embryogenesi apud Chironomus observationes. Kiliae 1867.
23. Leuekart R. Über die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Halle 1858.
24. Leydig F. Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 2. Bd. 1850.)
25. — Zur Kenntniss des thierischen Eies. (Zool. Anzeiger 1887, S. 624.)
26. Melnikow N. Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten. (Archiv f. Naturgeschichte, 35. Bd. 1869.)
27. Metschnikoff E. Embryologische Studien an Insecten. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 16. Bd. 1866.)
28. Patten W. The development of Phryganids. (Quarterly Journal of microsc. science. London 1884.)
29. Sukow F. W. L. Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Insecten und Krustenthiere. 1. Bd., 1. Heft. Heidelberg 1818.
30. Tichomiroff A. Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurmcs. (Zool. Anzeiger, 2. Bd. 1879.)
31. — Die ausführliche russisch geschriebene Arbeit über das gleiche Thema. (Moskan 1882.)
32. Weismann A. Die Entwicklung der Dipteren im Ei. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 13. Bd. 1863.)
33. Witlaczil E. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 40. Bd. 1885.)
34. Zaddach G. Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. 1. Heft: Die Entwicklung des Phryganiden-Eies. Berlin 1854.

## ERKLÄRUNG DER TAFELN.

## Allgemeine Bezeichnungen:

<i>a</i> After.	<i>dk</i> Dotterzellenkerne.	<i>md, md'</i> Mitteldarm (Mesenteron-)Wand.
<i>ah, ah'</i> Äussere Keimhülle (Ectoptygma).	<i>dz</i> Dotter-(Centroblast-)zellen.	<i>oy</i> Oberes Schlundganglion.
<i>ah-cu</i> Cuticula derselben.	<i>ec, ec'</i> Ectoderm.	<i>pr</i> Afterdarm (Proctodaeum).
<i>b</i> Bauch-Mittellinie.	<i>en, en'</i> Entoblast = (Meso- + Mesentero- blast).	<i>ro</i> Sogenanntes Rückenrohr.
<i>bm</i> Bauchmark.	<i>he, he'</i> Herz.	<i>rr'</i> Rückenhaut.
<i>ch</i> Chorion.	<i>hf</i> Hautfaserblatt.	<i>r''</i> Rücken-Mittellinie.
<i>cu</i> Ectoderm-Cuticula.	<i>ih, ih'</i> Innere Keimhülle (Entoptygma).	<i>s, s'</i> Schwanztheil.
<i>db</i> Dotterkügelchen.	<i>k, k'</i> Kopftheil.	<i>se</i> Seröse Flüssigkeitsschichte der Äussenhülle.
<i>dd</i> Darmdrüsenblatt.	<i>lh</i> Leibeshöhle.	<i>sto</i> Schlunddarm (Stomodaeum).
<i>df</i> Darmfaserblatt.	<i>m</i> Mund.	
<i>dh</i> Dotterhaut.		

NB. In allen Zeichnungen ist der Dotter gelb und sind die Kerne der beiden Keimhüllen roth markirt. (Nur ausnahmsweise sind in einigen Figuren auch andere Theile colorirt.)

## TAFEL I.

Fig. 1. Querschnitt durch einen 62 Tage alten Embryo von *Stenobothrus variabilis*. Er geht etwas schief durch das erste Hinterleibssegment. *h, a* Ventraler Anhang des letzteren. *df'* Ventraler Abschnitt des Darmfaserblattes. Vergr. 100/1.

" 2. Rand der Rückenfalte (Notoptylche) in der Gegend *r* in Fig. 1 — stärker vergrössert. *r* Punkt, wo das Ectoderm in das Entoptygma (Innenhülle) *ih* umbiegt und zugleich die Dorsalmembran *rr'* abzweigt. Vergr. 300/1.

Fig. 3—5 *Gryllotalpa vulgaris*.

Fig. 3. Zellen der Innenhülle eines 10 Tage alten Embryos stark vergr.

" 3\*. Zellen der Äussenhülle vom gleichen Embryo stark vergr.

" 4. Embryo von der Rückenseite schwach vergr.

" 4\*. Querschnitt durch den Embryo in Fig. 4, und zwar durch das Rückenorgan *ah, b<sub>2</sub>* Mittelbeine Vergr. 90/1.

" 5. Dorsaler Theil des Querschnittes in Fig. 4\* stärker vergr. *A* eine Zelle des sog. Rückenorgans noch stärker vergr.

Fig. 6—14 *Hydrophilus piccus*.

Fig. 6. Stück Äussen- und Innenhülle sammt Ectoderm im Durchschnitt, kurze Zeit vor dem Riss der Hüllen. Vergr. 400/1.

" 7. Querschnitt durch den Embryo kurze Zeit nach dem Riss der Hüllen und zwar hinter dem Schlund. *tr* Anlage des lateralen Tracheenstammes. *cd, c'd'* Falte an Rande der contrahirten Äussenhülle (sog. Rückenplatte). *rv, r'c'* Innenhülle. Vergr. 40/1.

" 8. Die Umgebung der Falte *cd* in Fig. 7 stärker vergr. 100/1.

" 9. Die gleiche Region nach einem weiter nach hinten gelegenen Querschnitt. Vergr. 100/1.

## TAFEL II.

Fig. 10. Dorsale Partie eines noch weiter hinten gelegenen Querschnittes der gleichen Serie (Fig. 8 und 9). *ah* inneres, *ah'* äusseres Blatt der Äussenhülle. Letzteres gleich der Innenhülle *ih* durch Faltung entstanden. *z* losgelöste Ectoptygma-Zelle. Vergr. 200/1.

" 11. Querschnitt aus der gleichen Serie, vor dem in Fig. 7 abgebildeten gelegen. *A* eine Partie der gefalteten Innenhülle *ih, ih'* stärker vergr.

" 12. Dorsaler Theil eines abdominalen Querschnittes durch einen Embryo, der circa 1 Tag älter ist als der in Fig. 7—11 dargestellte. Stadium des primären oder einschichtigen Rückenrohres. Vergr. 80/1.

" 12\*. *A* Rückenansicht eines Eies im Stadium der Bildung des „primären Rückenrohres“ (*ro*). *ö* Öffnung des letzteren vergr. *B* Dasselbe im Stadium des „secundären Rückenrohres“ vergr.

- Fig. 13. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch einen Embryo, der wieder älter als jener in Fig. 12 ist. Stadium des secundären oder zweischichtigen Rückenrohres. Die Ränder *i, i'* entsprechen den gleichbezeichneten Stellen in Fig. 12. Desgleichen die Höhlung *sh. he* Herz im Stadium des Doppelschlauches. Vergr. 80/1.
- „ 14. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch einen noch älteren Embryo. Stadium des Zerfalls des Rückenrohres *ro*. Herz *he* ein einfacher Schlauch geworden. Vergr. 80/1.

Fig. 15—27 *Melolontha vulgaris*.

- Fig. 15. Ventraler Theil eines Querschnittes durch einen 9 Tage alten Embryo. *en'* Entoblastzellen mit sehr kleinem Kern, *en''* in den Dotter ausgewanderte Zellen derselben Art. Vergr. 140/1.
- „ 15\*. Ventraler Theil eines Querschnittes durch einen 16 Tage alten Embryo. *k<sub>1</sub>* Vorderkiefer. (Man beachte die in den zwischen Innen- *ih* und Aussenhülle *ah* befindlichen Raum eingewanderten Entoblast- resp. Hautfaserblattzellen.) Vergr. 100/1.
- „ 15\*\*. *a* Kleinkernige Entoblastzellen, *b* Ectodermzellen, *c* grosskernige Ectopygmazellen, *d* Dotter- oder Centroblastzellen eines 16 Tage alten Embryo. Alles bei gleich starker Vergrößerung.

## TAFEL III.

- Fig. 16. Querschnitt durch einen 20 Tage alten Embryo unmittelbar vor dem Riss der Hüllen, und zwar in der Region der Hinterleibsbasis. *ao* und *a'o* Membran zwischen der Mesenteronwand und dem Hautfaserblatt. Vergr. 30/1.
- „ 17. Peripherischer Theil eines Querschnittes durch ein 15 Tage altes Ei, um die Ei- und Keimhüllen zu zeigen. Vergr. 200/1.
- „ 18. Embryo von der Rückenseite nach vollzogenem Riss der rotz markirten Keimhüllen. *fa* Lage der letzteren am 21. Tage, *ro* desgleichen am 22. Tage. Stadium des sog. Rückenrohres.
- „ 19. Querschnitt eines 21 Tage alten Embryos kurz nach dem Riss der Hüllen, und zwar in der Region der Vorderbeine. *re, r'e'* umgeschlagene Innenhülle, *ecr'' c'e''* Aussenhülle. Vergr. 30/1.
- „ 20. Flächenansicht des äusseren Blattes der Falte *de* in Fig. 19. Vergr. 200/1.
- „ 21. Flächenansicht des inneren Blattes der Falte *de* in Fig. 19. Vergr. 200/1.
- „ 22. Die Umgebung der Falte *de* in Fig. 19 stärker vergr. *ke* im Zerfall begriffener Kern der Aussenhülle, *k'* in den Dotter eingewanderte Zellen der letzteren.
- „ 23. Dorsaler Theil eines thoracalen Querschnittes durch einen 22 Tage alten Embryo. Stadium der partiellen Einsenkung der jetzt zweischichtigen Aussenhülle *ah*. Vergr. 90/1.
- „ 24. Partie der versenkten Platte *ah* in Fig. 23, 500mal vergrössert. *k* normale, *k<sub>1</sub>* in Zerfall begriffene Ectopygma-Kerne.
- „ 25. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch ein 23 Tage altes Ei, und zwar aus der Mitte des Hinterleibes. Stadium des secundären (zweischichtigen) Rückenrohres. *ah'* Nicht in die Rohrbildung eingehende Ectopygmazellen. *he, he'* Paarige Anlage des Herzens. Vergr. 60/1.

## TAFEL IV.

- Fig. 26. Medianer Längsschnitt durch einen 23 Tage alten Embryo. Vergr. 30/1.
- „ 27. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch einen 25 Tage alten Embryos, und zwar durch die Hinterleibsbasis. Stadium des Zerfalls des Rückenrohres *ro. he. he'* Die beiden dorsalen Hautfaserblattschläuche, welche die paarige Anlage des Herzens bilden. *hf'* Anlage der sog. Herzflügel-muskeln. *p* Oberer Rand des noch nicht geschlossenen Mesenterons. Vergr. 100/1.

Fig. 28—33 *Linna tremulae*.

- Fig. 28. Ventraler Theil eines Querschnittes durch einen 3 Tage alten Embryo (Mitte des Keimstreifs) vor der Vereinigung der ventralen Hülffalte (Gastroptyche). Vergr. 200/1.
- „ 29. Querschnitt durch einen 4 Tage alten Embryo (erstes Hinterleibsdrittel) vor dem Riss der inneren Hülle. Vergr. 90/1.
- „ 30. Querschnitt durch einen 5½ Tage alten Embryo (Hinterleib) nach dem Riss der Innenhülle. *mg* Malpighische Gefässe. Vergr. 90/1.
- „ 31. Stück der rechten Hälfte des Querschnittes in Fig. 30. Vergr. 500/1.
- „ 32. Medianer Längsschnitt durch ein 8½ Tage altes Ei kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos. *tr* Tracheen, *st<sub>1</sub>—st<sub>3</sub>* Abdominalstigmata. Vergr. 90/1.
- „ 33. Flächenansicht eines Stückes der Aussenhülle nach Behandlung mit Überschwefelsäure. Stark vergr.

## TAFEL V.

Fig. 34—37\* *Pyrrhocoris apterus*.

- Fig. 34. Medianer Längsschnitt durch einen 5 Tage alten Embryo. *ks* Keimstreif, *l* Lumen zwischen letzterem und der Innenhülle *ih*, *nm* sog. oberer Amnion-(Ectopygma-)Kuchen. Vergr. 150/1.

- Fig. 35. Querschnitt durch einen 6 Tage alten Embryo in der Richtung  $xx'$  der Fig. 34.  $op$  und  $qr$  verdickte Seitenplatten. Aussenhülle. Vergr. 150/1.  
 „ 36. Theil eines Querschnittes durch einen 10 Tage alten Embryo vor dem Riss der Hüllen (Thoracalgegend),  $b_1$  Vorderbeine,  $i$  Rückennabel. Vergr. 240/1.  
 „ 37. Querschnitt durch einen 16 Tage alten Embryo nach dem Riss der Hüllen (knapp hinter dem Kopf). Stadium des versenkten Rückenorganes.  $B_1$  Vorderbeine. Vergr. 120/1.  
 „ 37\*. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch einen fast reifen (19 Tage alten) Embryo.  $c$  Längsstrang unter dem Herzen. Vergr. 300/1.  
 „ 38. Ventraler Abschnitt eines Querschnittes durch ein  $2\frac{1}{2}$  Tage altes Ei von *Gastropacha quercifolia*. Vergr. 260/1.

## TAFEL VI.

- Fig. 39. Querschnitt durch ein 3 Tage altes Ei von *Pieris crataegi* (hintere Kopffregion).  $A$  Schema des zugehörigen medianen Längsschnittes. Vergr.  
 „ 39\*. Ventraler Theil eines Querschnittes eines 3 Tage alten Eies von *Sphinx tiliac*.  $rf$  Rückenfalte,  $ec-Cu$  Ectoderm-Cuticula. Vergr.  
 „ 40. Querschnitt durch ein 15 Tage altes Ei desselben Thieres (Abdominalgend). Vergr.  
 „ 41. Flächenansicht eines Stückes Innenhülle (Eutoptygma) des gleichen Thieres vom 10. Tage. — Ähnlich bei *Pieris*. — Vergr.  
 „ 42. Stück Aussenhülle von *Gastropacha quercifolia* vom 3. Tage in natürlicher Färbung, stark vergr.  
 „ 43. Dasselbe am 6. Tage nach Tinction mit Karmin.

## TAFEL VII.

- Fig. 44. Medianer Längsschnitt durch einen 8 Tage alten Embryo des gleichen Thieres in seiner natürlichen Färbung. Vergr.  
 „ 45. Medianer Längsschnitt durch ein 10 Tage altes Ei von *Gastropacha* in natürlicher Färbung. Vergr.  
 „ 46. Stück Längsschnitt durch einen Embryo von *Polistes gallica*.  $ach$  Äusseres Chorion,  $ich$  inneres. Vergr.  
 „ 46\*. Optischer Längsschnitt durch ein Ei von *Formica rufa*. Vergr.  
 „ 47. Querschnitt durch einen 7 Stunden alten Embryo von *Lucilia Caesar*. Vergr.

## TAFEL VIII.

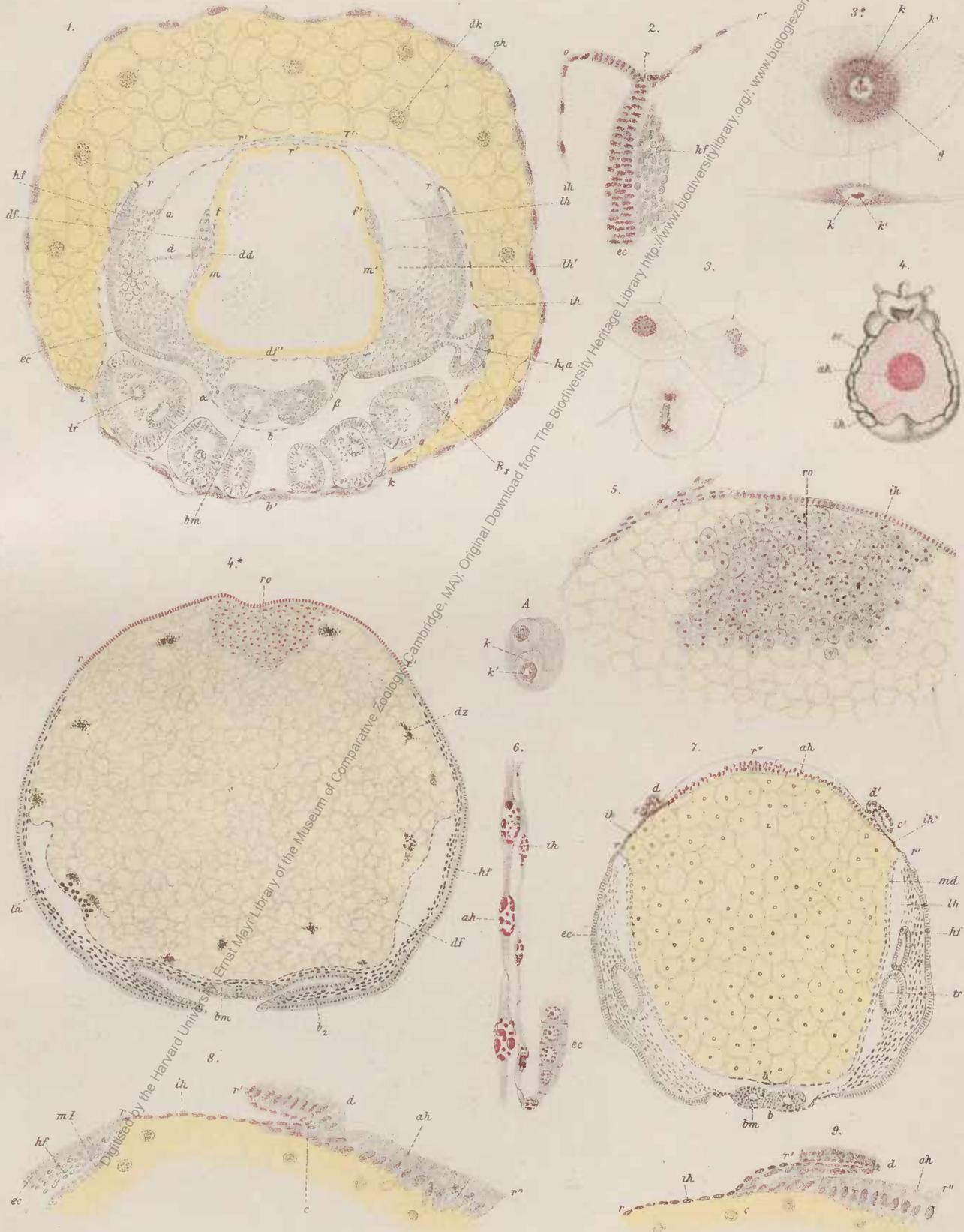
Fig. 48—54 *Chironomus* spec.

- Fig. 48. Optischer Längsschnitt durch die Hinterhälfte eines Eies von *Chironomus* spec. vor der Vereinigung der Kopf- ( $v$ ) und Schwanzfalte ( $h$ ) auf der Bauchseite. Vergr.  
 „ 49. Optischer Medianlängsschnitt durch ein Ei vor dem Riss der Aussenhülle  $ah'$ . Vergr.  
 „ 50. Optischer Medianlängsschnitt, 2 Stunden später, nach dem Riss der Aussenhülle. Innenhülle  $ih$  noch vorhanden.  $ks$  Rand der Dorsalfalte (Notoptyche). Vergr.  
 „ 51. Detto, wieder eine Stunde später, nach der Vereinigung der Dorsalfalte und dem Schluss des Rückens. Vergr.  
 „ 52. Detto, 13 Stunden später. Vergr.  
 „ 53. Ausschließende Larve. Vergr.  
 „ 54. Flächenansicht der Aussenhülle, stark vergr.

Fig. 55—57 *Mystacides* spec.

- Fig. 55. Dorsaler Theil eines optischen Längsschnittes durch das Ei vor dem Riss der Aussenhülle. Vergr.  
 „ 56. Detto, nach dem Riss der Aussenhülle. Vergr.  
 „ 57. Detto, nach der Versenkung der zusammengeschrumpften Aussenhülle in den Dotter und nach dem Schluss des Rückens durch die Dorsalfalte. Vergr.





Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



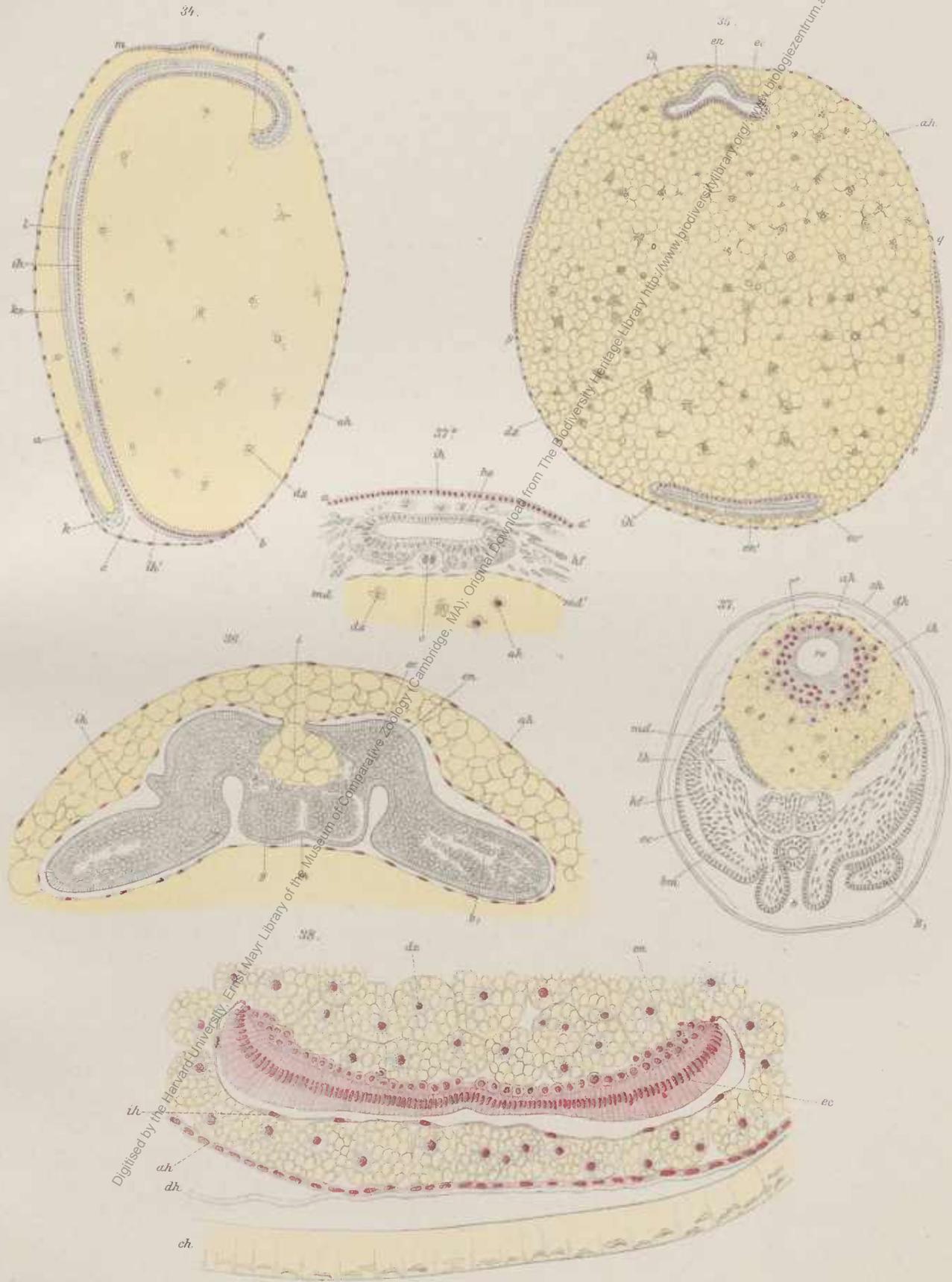
V. Graber n.d. Nat. Ges.

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien, VII. Bez.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



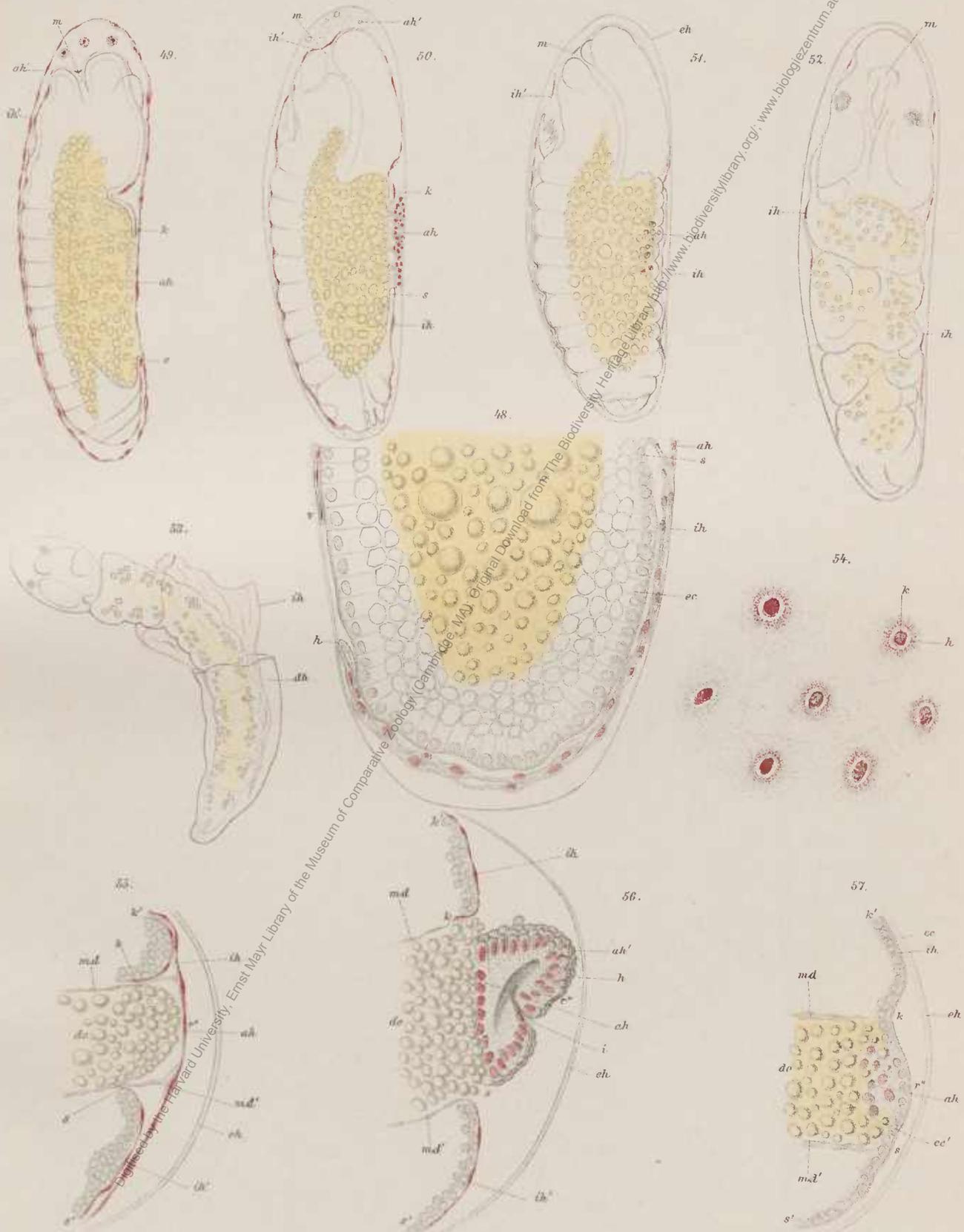
Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library <http://www.biodiversitylibrary.org/>; [www.biologiezentrum.at](http://www.biologiezentrum.at)



V. Gräber n.d. Ver. ges.

Lith. Anst. Th. Bannwarth, Wien, N. 1. 1862

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [55\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Graber Veit (=Vitus)

Artikel/Article: [Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. \(Mit 8 Tafeln und 32 Textfiguren.\) 109-162](#)