BEITRÄGE
ZUR
VERGLEICHENDEN EMBRYOLOGIE DER INSECTEN

VON

VEIT GRABER
IN CZERNOWITZ.

(Mit 7 Tafeln und 12 Textfiguren.)

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 8. MAI 1891.

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

I. Capitel.

I. Die bauchständigen Hinterleibsanhänge.

1. Anhänge des ersten Hinterleibssegmentes.

Obgleich unter Anderem aus den Arbeiten Nusbaum's über *Meloë* (Nr. 44, 46) hervorzugehen scheint, dass die hinteren Anhänge des Abdomens bei manchen Insecten-Embryonen ähnliche Einstülpungen und andere z. Th. an Drüsen erinnernde Differenzirungen, wie die ihnen homologen vordersten Aussackungen aufweisen, so empfiehlt es sich doch, die letzteren schon mit Rücksicht auf ihre meist viel bedeutendere Grössenentfaltung und ihre längere Existenzdauer auch mit einem besonderen Namen zu bezeichnen.

Wheeler hat hiefür in seiner speciell diese Gebilde allein behandelnden Schrift (64) die Termini Adenopodia, d. i. Drüsen- beziehungsweise Pleuropodia, d. i. Seitenfüsse vorgeschlagen. Da jedoch diese Bezeichnungen leicht zu Irrungen Anlass geben könnten — insbesondere der Name Pleuropodia könnte zur Meinung führen, dass die betreffenden Anhänge weder mit den Thoracalgliedmassen noch mit den übrigen oder hinteren Abdominalfortsätzen homostich, bez. homolog seien — so unterscheide ich diese Bildungen als prost-[1] und opisthohypogastrische Gebilde, eine Determinirung, die auch auf jene zuerst von Wheeler bei *Cicada* und *Zaitha* entdeckten (zeitweilig wenigstens) ganz unter dem Hautniveau liegenden oder invaginirten Säcke, für die auch Wheeler's Name Adenopodia, da es sich hier sozusagen um das Negativ von Füssen handelt, nicht recht passend erscheint, Anwendung finden kann.

Die thatsächlichen, zum Theile noch unbekannten Verhältnisse dieser Art erfordern indessen, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, noch weitergehende Unterscheidungen.

[1] D. s. sind die an der Seite des Bauchmarks befindlichen Anhänge des vordersten Hinterleibsegmentes. Die Einführung solcher neuer fremdsprachlichen Bezeichnungen hat gewiss ihr Missliches; ich glaube aber, es lässt sich das mit der Zunahme der zu unterscheidenden neuen Begriffe doch nicht umgehen.

Hydrophilus piceus. In der letzten Zeit habe ich neuerdings ein Paar zwischen das Stadium 9 und 10 *a* Heider's (30) fallende, also relativ junge Keimstreifen isolirt, an denen, was sowohl Heider als auch Wheeler (64) unberücksichtigt liessen, die prosthypogastrischen Anhänge unzweifelhaft zweilappig erscheinen. Der der Bauchmarksanlage fast unmittelbar anliegende oder paraneurale Lappen, den ich in meiner letzten Arbeit (23) als Medianlappen bezeichnete (Fig. 12 $ma_1 a$), ist beträchtlich länger, bez. er ragt mit seinem etwas zugespitzten, völlig freien Ende beträchtlich stärker über den Hinterrand des Segmentes hinaus als der relativ laterale oder parastigmatische Theil ($la_1 a$), der stumpf abgerundet, ja mitunter abgestutzt erscheint. An meinem Präparat hängen beide Lappen unmittelbar zusammen, während sie am anderen durch einen ganz dünnen und daher bei durchfallendem Licht hell erscheinenden schmalen Integumentstreifen von einander getrennt werden. Ich betrachte diese zwei Erscheinungsformen als verschiedene Entwicklungsstufen und will noch beifügen, dass sie an beiden Präparaten rechts und links vollkommen symmetrisch sich erweisen, und dass somit die angedeutete Verschiedenheit nicht etwa als blosse Variationserscheinung oder gar als Difformität gedeutet werden darf.

Was nun die weitere Entwicklung anlangt, so ist zunächst, was übrigens auch schon in meiner letzten Arbeit (23) geschah, hervorzuheben, dass der Lateraltheil unserer Anhänge sehr bald, wenn auch nicht ganz, verschwindet — dies mag wohl auch ein Grund sein, weshalb er Heider entgangen ist — und dass nur der mediane, schon in der ersten Anlage stärker enfaltete Theil einer weiteren Differenzirung unterliegt. Die sogenanten Pleuropodia Wheeler's, d. s. die adenoiden oder drüsenartigen prosthypogastrischen Gebilde entstehen also hier, was Wheeler's Darstellung gegenüber besonders zu betonen ist, nur aus einem Theil der ursprünglichen Anlage. — Weiters beachte man die Lage dieser Gebilde, und zwar im Vergleich mit den thoracalen Anhängen. Nehmen wir zunächst die Stadien vor dem Hüllenriss, so zeigen alle einschlägigen Figuren (1, 2, 14), dass die adenoiden Gebilde eher inner- als ausserhalb der Ansatzlinie der Beine liegen. Aber auch nach dem Hüllenriss erhalten sie, wie die Figuren 3, 4, 17 und 18 lehren, durchaus keine Position, die ihre Bezeichnung als Pleuropodia rechtfertigen würde. Wenn aber die vordersten Anhänge bei manchen anderen Insecten, so z. B. bei *Gryllotalpa*, *Oecanthus*,[1] *Stenobothrus* u. s. w. zuletzt etwas lateralwärts zu liegen kommen, so sind sie, wie u. A. die Fig. 76 und 77 bei *Mantis* zeigen, doch noch immer von der eigentlichen durch die Stigmenreihe (st_1 st_3) markirten Pleurallinie verhältnissmässig weit entfernt und ist diese oft überhaupt nur scheinbare Vorschiebung wohl durch die Form und Wachsthumsweise der betreffenden Stammtheile bedingt.

Da Heider auf seinen Tafeln die in Rede stehenden Anhänge von *Hydrophilus* ausschliesslich nur an Querschnitten zur Anschauung brachte, liess ich es mir, um seine in dieser Hinsicht etwas fragmentarische Darstellung zu ergänzen, angelegen sein, gute Sagittalschnitte zu erhalten, was freilich gerade wegen der bedeutenden Grösse der *Hydrophilus*-Eier mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist.[2] An solchen Schnitten — vgl. Fig. 21 — überzeugt man sich nun leicht, dass, wie ich bereits in meiner letzten Arbeit (23 S. 77) hervorhob, der ganze Anhang aus zwei durch eine ziemlich tiefe Einschnürung (α) von einander gesonderten Abschnitten oder Gliedern besteht. Von diesen zwei Abschnitten stellt der basale nur eine niedrige Erhebung des Stammintegumentes vor, während der distale Abschnitt die Form eines herabhängenden Säckchens besitzt. Auch sieht man, dass hier der Ursprung der ganzen Aussackung ungefähr in die Mitte des betreffenden Segmentes fällt, und das die Spitze des distalen Theiles nur wenig über den Hinterrand des zugehörigen Stammsomites hinausreicht.

[1] Für *Oecanthus* wurde zuerst, was Wheeler entgangen zu sein scheint, von mir (17) die Vermuthung ausgesprochen, dass die von Ayers (1) entdeckten seitenständigen „gills" höchstwahrscheinlich aus den vom gleichen Forscher nachgewiesenen ventralen Anhängen sich entwickeln.

[2] Nach meiner Erfahrung kommt man am besten ans Ziel, wenn man erstens die Eier nicht zu hart werden lässt, und wenn man zweitens nach Entfernung der Ei- und Keimhüllen noch vor der definitiven Härtung, bez. Färbung mit der Nadel möglichst viel vom rückenständigen Dotter zu entfernen trachtet.

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

Hier muss ich zunächst, da ich dies in meiner letzten Arbeit, wo ich insbesondere auf die augenfällige Segmentirung bei *Mantis* hingewiesen habe, anzuführen vergass, darauf aufmerksam machen, dass zuerst J. Nusbaum bei *Meloë* (44) eine Sonderung der prosthypogastrischen Anhänge in zwei Abschnitte nachwies.

In der jüngst erschienenen ausführlichen *Meloë*-Arbeit (46) Nusbaum's ist die in Rede stehende Einschnürung namentlich in Fig. 18 sehr deutlich zu erkennen und wird auch im Texte (S. 45—47) neuerdings zur Geltung gebracht. — Es könnte nun aber die Frage aufgeworfen werden, ob denn die Gliederung, wie wir sie u. A. bei *Hydrophilus* und *Meloë* finden — bei *Melolontha* und *Stenobothrus* liegen die Verhältnisse ähnlich — auch wirklich als eine mit der Segmentirung echter Gliedmassen vergleichbare Differenzirung aufgefasst werden darf. Speciell bei *Meloë*, wo die Gliederung erst deutlich wird, nachdem in Folge des starken Wachsthums gewisser Zellen der Distaltheil zu einer Kugel angeschwollen ist, macht es fast den Eindruck, dass jene Ectodermzone, welche Nusbaum als „Trennungsfurche" bezeichnet, wenigstens in diesem Stadium nicht eigentlich eine Einschnürung erfährt, sondern nur im Vergleich mit der Ausbauchung des angrenzenden Distaltheiles in seiner ursprünglichen Stellung verharrt. Da indessen einerseits in späteren Stadien thatsächlich sowohl bei *Meloë* als bei anderen Insecten, z. B. *Stenobothrus*, eine förmliche Abschnürung des Endtheiles erfolgt, während anderseits auch an den echten Gliedmassen das erste, freilich noch wenig erforschte Auftreten der Segmentirung von einer Anschwellung der Segmente begleitet wird, so scheint mir doch Nusbaum's Auffassung hinlänglich begründet zu sein. Eine Hauptstütze erhält diese durch das von mir (23) bei *Mantis* nachgewiesene Verhalten, wo, wie an typischen Gliedmassen, der fingerförmige distale Abschnitt beträchtlich schmäler als das letzte Glied ist.

Ein weiteres Stadium der paraneuralen Vorderanhänge von *Hydrophilus* zeigt, und zwar wieder an einem Sagittalschnitt Fig. 30. Das distale Säckchen hängt jetzt nicht mehr wie im Stadium Fig. 21 und 26 knapp an der Wand des zugehörigen Stammtheiles, sondern steht frei von letzterer ab.

Diese Lageveränderung kommt möglichweise, z. Th. wenigstens, so zu Stande, dass der obere Theil des basalen Abschnittes sich verkürzt, bez. in das Ectoderm des Stammtheiles hineingezogen wird. Ein eigentlicher Basaltheil, wie ihn Heider u. A. in Fig. 12 (links) auch in einem späteren Stadium darstellt, ist hier jedenfalls nicht mehr vorhanden und wird der sackartige Anhang mit dem Stamm nur durch einen sehr kurzen, halsartig eingeschnürten Theil verbunden. Hier erscheint auch bereits die nach aussen gekehrte Wand des Anhanges im Vergleich zum umgebenden Ectoderm beträchtlich verdickt und haben dessen Kerne an Umfang zugenommen.

Fig. 2 zeigt an einem dem Hüllenriss kurz vorhergehenden Stadium, dass hier, wie ich dies schon in der letzten Arbeit bemerkte, das Wachsthum unserer Anhänge schwächer als bei vielen anderen Insecten ist. Sie erscheinen mir aber doch entschieden umfangreicher als sie Heider auf Fig. 12 darstellt, indem ihr Durchmesser mindestens die Hälfte der Breite des zugehörigen Segmentes erreicht. Aus der Vergleichung der Sagittal- und Querschnitte (Fig. 22) ergibt sich ferner, dass das Gebilde jetzt einen kreisrunden, nahezu ebenen und allenthalben fast gleich dicken Polster aus schlanken cylindrischen Zellen darstellt. In dem letzteren nehmen auch die Kerne ihre ursprüngliche peripherische Lage ein und gibt in dieser Hinsicht Heider's Darstellung in Fig. 157 keine ganz entsprechende Vorstellung. Die Grösse dieser Kerne ist, wie bereits Heider richtig hervorhob und ich auf Grund von Flächenansichten irrthümlicher Weise in Frage stellte (23 S. 77), kaum minder auffallend als bei *Melolontha* und anderen Insecten. Ihr längerer auf der Polsterfläche senkrecht stehender Durchmesser beträgt 0·017 *mm*, während die übrigen Ectodermkerne nur 0·004 *mm* messen. Am besten lassen sich diese von Wheeler bei verschiedenen Insecten genauer beschriebenen Riesenkerne mit denen des Ectoptygmas (*cp*) vergleichen; sie zeigen aber immerhin manche schwer zu beschreibende Besonderheiten, obwohl ich diese nicht, wie es Wheeler thut, als specifisch drüsenartige bezeichnen möchte. Die Oberfläche des scheibenförmigen Polsters zeigt an manchen Präparaten einen gelblichen Saum; da aber die betreffenden Eier z. Th. in mit Jod versetztem Alkohol getödtet wurden, so ist diese Färbung vielleicht eine künstliche und gilt dies auch bezüglich meiner früheren Mittheilungen über *Stenobothrus*.

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

Im Gegensatz zum Verhalten bei mehreren anderen Insecten, z. B. bei *Blatta* — vergl. Wheeler (64) — und *Stenobothrus* (21, 23), bei denen mit der Entwicklung des grosszelligen Gebildes der das letztere mit dem Stamm verbindende, z. Th. stielartige Halstheil schmächtiger und länger wird, findet bei *Hydrophilus*, wie der Schnitt Fig. 22 lehrt, eine bereits im früher besprochenen Stadium angedeutete Verkürzung, bez. Erweiterung des Verbindungsstückes statt, so zwar, das letzteres schliesslich ganz zum Verschwinden gebracht wird.

In dem durch unsere Fig. 3 charakterisirten Stadium, wo das gerissene Ectoptygma bereits die Form des engen Rohres angenommen hat, verdienen, wie die Schnitte Fig. 23 und 51 veranschaulichen, die grosszelligen Gebilde nicht mehr den Namen Anhänge, indem der betreffende Zellenpolster schon ganz in das Niveau des an dieser Stelle allerdings noch etwas vorgewölbten Stammectoderms fällt. Dabei zeigt der Zellenpolster auf der äusseren Fläche eine ganz schwache Concavität (25) und könnte man diese von anderen Insecten bisher nicht beschriebene Gestaltung etwa als Tellerform bezeichnen.[1] Nach innen gegen die Körperhöhle springt der Polster stark hervor und man bekommt bei der Vergleichung dieses Status mit dem in Fig. 22 den Eindruck, dass unter gleichzeitigem Verschwinden der basalen Einschnürung der dem distalen Anhangstheil entsprechende Zellpolster als Ganzes, ohne sich eigentlich einzustülpen, etwas in die Tiefe gesunken sei. Wie Solches Wheeler namentlich bei *Blatta* und *Periplaneta* und Carrière (10) bei *Hydrophilus caraboides* gezeigt haben, erscheinen die Kerne der nach Innen keulenartig sich verdickenden hohen Polsterzellen von der Peripherie gegen die Mitte verschoben. Das Auffallendste an unseren Zellen sind aber ihre in Fig. 25 auf Grund einer homogenen Immersion dargestellten apicalen Endtheile. Während das Plasma des übrigen Zellkörpers durch Boraxcarmin blassrosa gefärbt wird, erscheinen die freien Endtheile der Zellen entweder ganz farblos oder aber — dies jedoch vielleicht in Folge der Jodbehandlung — blass gelblich. Auch sind die Zellenden nicht körnig, sondern ganz hyalin und zeigen z. Th., wie dies auch Carrière (10) bezüglich des *H. caraboides* angibt, eine ganz feine, vielleicht auf zarte Fäserchen zu beziehende Längsstreifung. Man kann diese Endtheile der Polsterzellen in der That, wie dies nach Wheeler's Mittheilung (64, S. 115) Patten für den nahe verwandten *Acilius* angibt, hinsichtlich ihres äusseren Aussehens mit den bekannten stark lichtbrechenden terminalen Retinalstäben in den Larvenaugen mancher Insecten vergleichen. Mit Rücksicht auf die zuerst von J. Nussbaum bei *Meloë* und dann von Wheeler bei mehreren anderen Insecten beobachteten höchst wichtigen Verhältnisse ist es wohl möglich, dass die erwähnten hyalinen Zellenden, welche Carrière (10) geradezu „Secretstäbchen" nennt, als drüsenartige Absonderungen aufzufassen sind. Insbesondere erinnern die von Nusbaum (46) in Fig. 20 dargestellten Endkuppen der betreffenden Zellen ganz entschieden an die vorliegenden Bildungen und die Übereinstimmung wäre vielleicht eine vollkommene, wenn die prosthypogastrischen Polster von *Hydrophilus* wie bei *Meloë* kelchartig eingestülpt wären. Beifügen will ich auch, dass ich wiederholt an den einschlägigen Sagittalschnitten (vergl. Fig. 49 und 51) längs der ganzen Bauchseite einen dünnen Beleg eines feinkörnigen Gerinnsels wahrnahm. Letzteres ist aber möglicherweise, worauf auch Carrière (10) hinweist, eine Abscheidung der inzwischen allerdings verschwundenen Innenhülle.

Mit Bezug darauf, dass Wheeler (64, S. 112, Punkt 12) unter seinen unsere Bildungen betreffenden allgemeinen Thesen auch anführt, dass diese während des von ihm als „revolution" bezeichneten Hüllenrisses ihre grösste Entfaltung erreichten, wäre noch hervorzuheben, dass bei *Hydrophilus* — und das Gleiche gilt von *Stenobothrus* und *Melolontha* — der Höhepunkt der Entwicklung in ein etwas späteres Stadium fällt.

An völlig reifen Embryonen (Fig. 4) sind unsere Gebilde (ma_1 a) — (vergl. 17) — und zwar in ihrer ursprünglichen Lage, auch äusserlich noch deutlich als knopf-, aber nicht, wie Carrière sagt, als zwiebelartige Verdickungen zu erkennen; versucht man aber mit einer Nadel sie abzutrennen, so zeigt sich, dass sie hier im Gegensatz zum Verhalten bei manchen anderen Insecten, z. B. *Melolontha, Gryllotalpa* u. s. w., in die

[1] Inzwischen hat Carrière (10) ganz unabhängig von mir (25) ein ähnliches Entwicklungsstadium von *Hydrophilus caraboides* gefunden. Er bezeichnet die betreffenden „Abdominaldrüsen" als „unregelmässig kreisförmige, weit geöffnete, flache Schalen mit einwärts gebogenem Rande".

Digitized by 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

Haut des Segmentes fest eingefügt und nicht mittelst eines Stielchens damit verbunden sind. Nähere Aufschlüsse über dieses bisher von Niemand untersuchte Stadium gibt der Querschnitt, Fig. 24. Gegenüber dem früheren Stadium, Fig. 23, fällt vor Allem auf, dass die tellerartige äussere Concavität verschwunden ist und der Zellenpolster nach aussen sich sogar etwas hervorwölbt. Ferner sind die grossen Kerne der Polsterzellen ähnlich wie dies Wheeler speciell bei *Periplaneta* (Fig. 10) darstellt, ganz an das innere oder basale Ende gerückt. Ausserdem bemerkt man an der äussersten Zone des Zellpolsters zahlreiche kleinere und grössere Vacuolen, eine Erscheinung, die gleichfalls zuerst von Wheeler bei *Blatta* (Fig. 3 und 4) beobachtet wurde.

Eigenthümlich ist die Art und Weise, wie bei *Hydrophilus* der drüsige Zellenpolster aus dem Ectoderm ausgeschaltet wird und unter das letztere zu liegen kommt. Dies geschieht hier nämlich nicht, wie es nach Patten bei dem verwandten *Acilius* der Fall sein soll — vergl. Wheeler (64, S. 105) — durch eine kelchartige Einstülpung der Drüsenplatte, worauf dann — so muss man folgerichtig annehmen — die äusseren Kelchränder ähnlich etwa wie bei der echten Gastrula-Invagination, über dem versenkten Theil zusammenwachsen, sondern einfach, wie ich bereits an einem anderen Ort (25) erwähnte, in der Weise, dass das kleinkernige Ectoderm vom Rande des in seiner ursprünglichen Lage verharrenden Polsters aus über diesen als eine einfache dünne Schichte hinzieht. Dass es sich hier aber wirklich um einen einfachen Überwallungsprocess handelt, lehrt erstens die Besichtigung des Schnittes, Fig. 24, wo man über dem Polster einen schmalen unmittelbar in das kleinkernige Ectoderm übergehenden Saum mit einigen zum Theil weit auseinanderliegenden, langgestreckten aber kleinen Kernen sieht, und dann vor Allem das Verhalten der Zwischenstadien, in denen die Überwachsung des Polsters, ähnlich wie es Carrière (10) zeigt, blos auf den Rand beschränkt ist. Hier möchte ich mir noch die Bemerkung erlauben, dass Plattens Angabe, wornach das grosszellige prosthypogastrische Gebilde bei *Acilius* in den Dotter hineingedrängt und dort absorbirt wird, doch auf einem Irrthum beruhen dürfte. Es ist nämlich zu beachten, dass um diese Zeit — vergl. hiezu u. A. auch das Verhalten bei *Mantis* in Fig. 75 — der Dotter schon vom Darmfaser- und Drüsenblatt (e_1 *re*) umgeben ist und dass somit eine Versenkung des Ectodermpolsters in den Dotter nothwendig eine Zerreissung der Mitteldarmwand zur Folge hätte.

Da mir keine jungen Larven von *Hydrophilus* zu Gebote standen, konnte ich leider das weitere Schicksal der incorporirten Vorderanhänge nicht weiter verfolgen. Nach dem zu urtheilen, was ich bei *Mantis* beobachtete, ist es aber wohl das Wahrscheinlichste, dass diese ventralen Bildungen in ähnlicher Weise, wie das weit früher zur Einstülpung gelangende ectoptygmatische „Dorsalorgan", mit dem sie manche Ähnlichkeit haben, einer raschen Auflösung unterliegen.

Mantis religiosa. In meiner letzten Arbeit (23) — vergl. dort Fig. 143 und 145 — habe ich gezeigt, dass die prosthypogastrischen Anhänge dieses Insects in jenem ziemlich frühen Stadium, wo sich der proctodaeale Theil des Keimstreifs auf die Bauchseite umzulegen beginnt, deutlich zweigliedrige Gebilde sind, bestehend aus einem breiten, hohlen Basaltheil, in den sich der zugehörige Mesoblastsack hinein erstreckt, und aus einem langen und fingerartig verjüngten Distalabschnittt, der, wie u. A. am Schnitt Fig. 145 (Nr. 23) zu erkennen ist, ganz solid erscheint.

Hinsichtlich des weiteren Schicksals dieser Anhänge sprach ich mich dann vermuthungsweise dahin aus, dass sie hier (23, S. 81) nicht sackartig würden und bald verschwänden.

Seither gab Wheeler einige Daten über die betreffenden Gebilde bei *Mantis carolina* L., und zwar, wie es scheint, bezüglich eines dem oben angegebenen naheliegenden frühen Stadiums. Er bezeichnet sie, wobei er offenbar nur den Distaltheil ins Auge fasste, als schmale birnförmige Ausstülpungen, deren Spitze, wie das auch bei *M. religiosa* von mir als gelegentliches Vorkommen angegeben wurde, lateralwärts gerichtet ist. Dann hebt er in Übereinstimmung mit meiner Darstellung noch hervor, dass diese Anhänge ganz solid sind, und dass deren Zellen (vergl. seine Fig. 11) nur hinsichtlich ihrer Form von den übrigen Ectodermzellen abweichen, während sie in ihrer Grösse — was übrigens in diesen frühen Stadien auch bei andern Insecten

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

der Fall ist — mit ihnen übereinstimmen. Aus den zwei letztgenannten Eigenschaften zieht dann Wheeler den Schluss, dass diese Gebilde bei *Mantis* blosse Rudimente seien.

In der letzten Zeit beobachtete ich nun an dem Reifezustand sich nähernden Stadien hinsichtlich der fraglichen Anhänge Erscheinungen, die in mehrfacher Hinsicht unsere bisherige Kenntniss der so mannigfachen End-, bezw. Rückbildungszustände dieser Bildungen wesentlich zu erweitern geeignet sind.

Bei der äusseren Musterung von nahezu reifen, durch Fig. 6 charakterisirten Embryonen, bei denen bereits ein Rückengefäss vorkommt, ist von den in Rede stehenden Gebilden nur sehr wenig zu erkennen. Erst wenn man die Hinterbeine abträgt und die betreffende durchaus nicht pleurale Stelle bei starkem auffallenden Licht recht genau untersucht, sieht man ein im Ganzen winziges wasserhelles und je nach der Entwicklungsstufe des Embryos bald stumpferes, bald spitzeres Wärzchen (Fig. 5 und 6 a_1 a), das aus einem Grübchen hervorragt und mittelst einer feinen Nadel ziemlich leicht entfernt werden kann. Ein überraschendes Bild gewähren nun Querschnitte, von denen der in Fig. 73 dargestellte dem jüngsten einschlägigen Stadium entspricht. Unmittelbar über der schief nach hinten gerichteten Hüfte der Hinterbeine — vergl. hiezu Fig. 5, 71 und 76 — senkt sich vom Ectoderm des schmalen ersten Hinterleibssegmentes aus ein ziemlich umfangreiches und dickwandiges Säckchen (*ba*) in das Innere, aus welchem, ähnlich dem Klöppel einer Glocke, ein länglich biruförmiges Gebilde (*di*) ziemlich weit hervorragt. Bezüglich der Deutung dieser ganzen Bildung erkennt man sofort, dass das an seiner Öffnung stark zusammengezogene Säckchen durch Invagination des Wheeler bekanntlich entgangenen dicken und hohlen Basaltheiles des ursprünglich ganz frei hervorspringenden zweigliederigen Anhanges entstanden ist, während der klöppelartige Fortsatz dem nur zum Theile mit in die Höhlung hineingezogenen Distalabschnitte entspricht. Thatsächlich ist, wie die Vergleichung des Schnittes Fig. 73 mit dem einem etwas älteren Stadium angehörigen Diagramm in Fig. 74 zeigt, die sackartige Einstülpung des Basaltheiles noch nicht ganz vollendet, da in Fig. 73, wie man besonders aus der Form der basalen Kernreihe erkennt, der Boden der Einstülpung wie an einer Weinflasche trichterartig nach aussen vorspringt, während diese Wölbung am Schnitte Fig. 74 ausgeglichen ist.

Im Vergleich zu anderen Insecten, bei denen die Kerne der prosthypogastrischen Anhänge wenigstens im Invaginationsstadium eine auffallende Grösse erlangen, ist man bei *Mantis* vor Allem auch überrascht, zu sehen, dass sie bis zuletzt so klein bleiben wie die des umgebenden Ectoderms. Dementsprechend sind auch die Zellen des Säckchens, die sich durch ihre grosse Länge auszeichnen und deshalb nahezu den ganzen Hohlraum der Einstülpung ausfüllen, verhältnissmässig weit schlanker oder schmäler, als man sie in der Regel antrifft. Was speciell den klöppelartigen Fortsatz betrifft, so erweist er sich auch jetzt noch als ein völlig höhlenloses massives Gebilde. Seine Zellen sind, wie man schon aus der sehr gestreckten Form ihrer in der Mittelaxe des Fortsatzes liegenden Kerne schliessen kann, ausserordentlich in die Länge gezogen und gehen nach innen ohne scharfe Grenze in jene des Säckchens über. Im Umkreis des betreffenden Zellenpacketes bemerkt man ferner eine ziemlich dicke, theils ganz hyaline, theils feinkörnige Umhüllung, die aber wohl lediglich als eine dicke chitinöse Absonderung der Zellen aufzufassen ist. Auch beobachtet man unter Anwendung guter Linsen, namentlich an der äusseren Kuppe des distalen Zellenbündels kleinere und grössere Vacuolen.

Durch die Betrachtung der Querschnitte werden uns auch die eigenthümlichen und wechselnden, auf den Sagittalschnitten zum Vorschein kommenden Ansichten verständlich. Denkt man sich in Fig. 74 einen Schnitt senkrecht auf die Längsachse des klöppelförmigen Fortsatzes, und zwar in jener Höhe, wo sich die Kerne befinden, so ergibt sich das Bild in Fig. 76. Hier erscheint unser Gebilde (a_1 a) als kleine farblose Scheibe, in deren Mitte ein, den durch Karmin rothgefärbten Kernen entsprechender Fleck sich befindet. Führt man aber den Schnitt weiter nach einwärts, entsprechend dem Ursprung des klöppelartigen Anhanges, so zeigt sich die Ansicht Fig. 77, nämlich ein Kranz von Kernen um ein der Sackhöhle entsprechendes farbloses Centrum.

Der Querschnitt Fig. 75, den wir noch näher besichtigen wollen, entspricht einem Stadium, das etwas älter wie das in Fig. 6 dargestellte ist und wo der fast ganz reife Embryo stellenweise schon etwas pigmentirt

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

ist. Das Bild ist im Wesentlichen dasselbe, wie in Fig. 74, nur ist die äussere Öffnung des Säckchens fast ganz geschlossen und zeigt der klöppelförmige Anhang manches Abweichende. Vor Allem beobachtet man in seinem Innern keine Spur von Kernen mehr, sondern eine offenbar durch den Zerfall der Zellen entstandene grobkörnige Masse, die in ähnlicher Weise wie das übrige Ectoderm einschliesslich jener des Säckchens intensiv gelb pigmentirt erscheint. Weiters ist der ganze Anhang beträchtlich länger und schmäler geworden. Letzteres gilt besonders vom Ansatzstück, das nun einen dünnen soliden Stiel vorstellt. Im Innern dieses Stieles beobachtet man hie und da noch Streifen feiner Körner; im Übrigen besteht er aus einer hyalinen Masse, die sich als Fortsetzung der allgemeinen chitinösen Integumentlage erweist. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass der klöppelartige Fortsatz zur Abschnürung gelangt und dass dann die Öffnung des Säckchens vernarbt. Wenigstens erscheint an eben ausgeschlüpften Embryonen (Fig. 7) die betreffende Stelle des sehr reducirten ersten Hinterleibssegmentes, das ventralwärts ganz mit dem Metasternum verschmilzt, ohne alle Spur eines Anhanges und vollkommen glatt. Das Säckchen selbst dürfte rasch der Auflösung anheimfallen, da ich an Querschnitten durch 8 Tage alte Larven keine Spur mehr davon zu entdecken vermochte. Von einem geronnenen Secret in der Umgebung der Säckchen ist nirgends auch nur eine Spur zu erkennen und muss daher dieser Zustand lediglich als eine besondere Modification von Rückbildung angesehen werden.[1]

Stenobothrus variabilis. An ganz reifen und schon etwas pigmentirten Embryonen, die ich im Laufe des letzten Winters untersuchte, erscheinen die von mir schon früher (21, 23) wiederholt beschriebenen prosthypogastrischen Anhänge als kleine, meist bisquitförmige, vorwiegend schwärzliche Plättchen, die bei der geringsten Berührung der Nadel abfallen. Ihre Musterung unter dem Mikroskop zeigt stellenweise noch deutliche Zellen. Auch erkennt man ein kurzes bröseliges Stielchen, das aber am Stamm gewissermassen nur mehr angeklebt ist, denn die betreffende Hautstelle erscheint bereits von der Chitincuticula überzogen und hat mit dem Anhang keinen organischen Zusammenhang mehr.

Hier muss ich noch einige Worte über jenes Gerinnsel beifügen, hinsichtlich dessen in meinen früheren Arbeiten (20, 21, 23) angegeben wurde, dass es eine gelbliche Farbe besitze und dass es sowohl in der nächsten Umgebung der prosthypogastrischen Anhänge, als auch auf der ganzen Ventralseite und insbesondere zwischen den Beinen und am Halstheil (vergl. 23, Fig. 90) vorkomme. Dieses Gerinnsel habe ich auch in der letzten Zeit wieder an zahlreichen fast und ganz reifen Embryonen beobachtet. Was nun zunächst die angegebene gelblichbraune Färbung betrifft, so hatte ich früher den Umstand ausser Acht gelassen, dass ich die Embryonen mit durch Jod braun gefärbtem Alkohol getödtet hatte und dass also die gewisse Färbung, die übrigens an ganz reifen Embryonen mehr schwärzlich erscheint, möglicherweise eine künstliche ist. Ferner kommt es mir jetzt mit Rücksicht auf die weite Verbreitung dieses Gerinnsels längs der Bauchseite des Embryos und im Hinblicke auf dessen Menge nicht wahrscheinlich vor, dass es eine Absonderung der prosthypogastrischen Anhänge sei. Ich möchte eher glauben, dass dieses Gerinnsel durch den Zerfall, beziehungsweise ähnlich wie bei *Melolontha* (17, Fig. 22) vielleicht durch eine Secretion der alle Anhänge umgebenden und sich zum Theil faltenartig zwischen sie hineinziehenden Innenhülle (Entoptygma, Fig. 9 *np*) entstehe.[1] Wäre aber Letzteres nicht der Fall, so müsste man wohl annehmen, dass ausser den prosthypogastrischen Anhängen auch das übrige Ectoderm vor dem Auftreten der Cuticula secernire, wobei aber das Fehlen des Gerinnsels auf dem Rücken unerklärt bliebe.

Melolontha vulgaris. Xylogramm 1 auf S. 8[810] gibt die genau mit der Camera lucida entworfene Abbildung eines neuen Präparates, und zwar in dem Stadium, wo die Vorderanhänge $a_1 a$ das Maximum der Entfaltung zeigen. Sie reichen hier, wie man übrigens auch schon in Fig. 19 der Polypodienarbeit sieht, bis

[1] Die Eliminationsform der Anhänge bei *Mantis* erinnert z. Th. an die Entstehungsform der erst postembryonal auftretenden vorderen Gliedmassen, z. B. bei den Musciden.

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

zum 7. Abdominalsegment, erstrecken sich also über sechs und nicht, wie Carrière (10) angibt, blos ungefähr über vier Segmente.

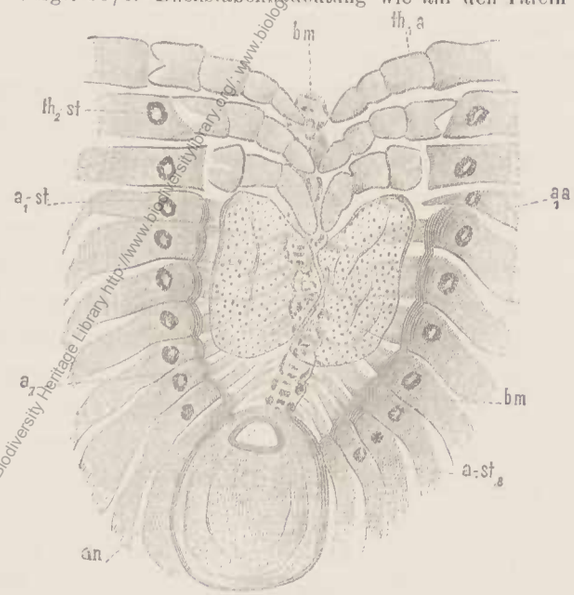
Dass Wheeler irrthümlicherweise (64, S. 114, 2) behauptet, ich hätte in der Polypodienarbeit neben dem *Melolontha*-Embryo einen Isopoden abgebildet, wurde bereits anderwärts (25) erwähnt.

Meloë scabriusculus Brdt. Die prosthypogastrischen Anhänge dieser *Meloë*-Art knospen fast gleichzeitig mit den Beinen hervor und nicht, wie es J. Nusbaum (46, Fig. 14) bei *M. proscarabaeus* darstellt, erst viel später. Darauf nehmen sie bald die zuerst von Nusbaum beobachtete und von mir unter Anderem auch bei *Lytta vesicatoria* constatirte Kelchform an, wobei aber die Gliederung in einen basalen und distalen Theil nicht sehr scharf ist (Xylogramm 2 a_1 *a*). Gleich Carrière (10) ist es mir bisher nicht gelungen, irgend eine Absonderung zu beobachten. Dies insbesondere auch nicht am lebenden, ungemein durchsichtigen Object, von dem ich zahlreiche Individuen, und während der ganzen Entwicklungsdauer anhaltend beobachtete. Jedenfalls müsste das Secret, wenn eines vorhanden wäre, ungefähr denselben Brechungsindex wie die wässerige Amnionflüssigkeit besitzen.

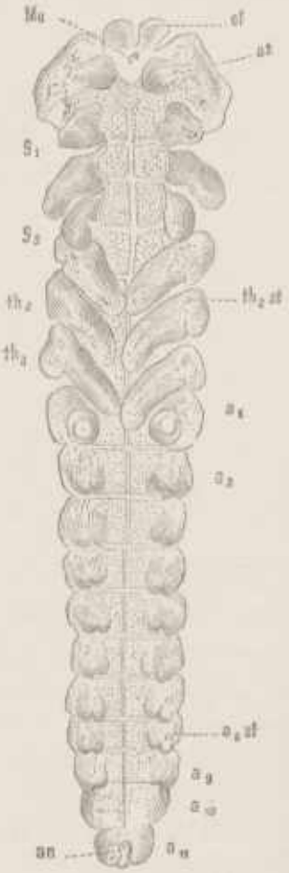
Ein Paar Tage vor dem Ausschlüpfen stülpt sich der Anhang, der ursprünglich vollkommen mit dem der Beine übereinstimmt, in den Stamm ein und konnte ich in Ergänzung der betreffenden Angaben von Carrière und, im Gegensatz zu Nusbaum's Behauptung, dass diese Anhänge abfielen, an Querschnitten von dem Ausschlüpfen nahen Embryonen constatiren, dass sie unmittelbar unter der Stammhypodermis ein geschlossenes und nach dem Ausschlüpfen nicht mehr wahrnehmbares, also rasch zerfallendes Säckchen bilden.

Ich möchte noch darauf aufmerksam machen, dass sich Wheeler's, bezw. Carrière's Hypothese, wornach die prosthypogastrischen Anhänge ganz allgemein Drüsen seien, für den Fall, als sich Nusbaum's Angabe bei *Meloë* nicht bestätigen sollte, vorläufig und strenge genommen nur auf jene wenigen von Wheeler entdeckten invaginirten Gebilde bei den Rhynchoten sich stützen kann, für die noch nicht der strenge Beweis erbracht ist, dass sie den hypogastrischen Anhängen der übrigen Insecten und speciell den Thoracalgliedmassen homolog sind.

Xylogramm 1.
Keimstreif von *Melolontha vulgaris*, 22½ Tage.
Vergr. 30/1. Buchstabenbedeutung wie auf den Tafeln



Xylogramm 3. Isolirter 5—6 Tage alter Keimstreif von *Meloë scabriusculus* von aussen, gezeichnet mit der Cam. luc. Vergr. 130/1. Präp. Nr. 832—836. Bezeichnung wie auf den Tafeln.



Xylogramm 2. Seitliche Ansicht des Keimstreifs von *Meloë scabriusculus* Brdt. am lebenden 5—6 Tage alten Ei, gezeichnet mit der Cam. luc. Bezeichnung wie auf den Tafeln.

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

Gryllotalpa vulgaris. Die ersten, von Korotnef nicht behandelten Anlagen der Extremitäten findet man in einem Stadium, wo der Keimstreif nahezu $^4/_5$ der Dotterkugel umspannt. Unter ihnen zeichnen sich diejenigen der Hinterbeine, Fig. 20* th_3, dadurch aus, dass sie aus einem grösseren Mittellappen und zwei kleineren Seitenlappen bestehen, welche letztere höchst wahrscheinlich dem Basaltheile angehören. Die Anhänge des ersten Hinterleibsegmentes a_1 sind nun zwar beträchtlich kleiner als die metathoracalen Gebilde, besitzen aber genau dieselbe dreilappige Form. Dies scheint mir eine Thatsache von grosser Wichtigkeit zu sein. Diese auffallende Formähnlichkeit liefert nämlich im Verein mit den Lagerungsverhältnissen einen schlagenden Beweis, dass die vordersten Abdominalanhänge den Beinanlagen vollkommen homolog sind. Auch ist diese Thatsache unvereinbar mit Carrière's bekannter Behauptung, wonach die prosthypogastrischen Anhänge der Insecten nur zufällig als ausgestülpte Theile aufträten und niemals echte Gliedmassen waren.

Wie ich schon vor Jahren mittheilte, werden diese Anhänge nicht eingestülpt, sondern ganz so wie bei *Stenobothrus* und den übrigen bisher untersuchten Orthopteren abgeschnürt. Eine Secretausscheidung konnte ich niemals beobachten.

2. Die hinteren Abdominalanhänge.

Hydrophilus. Während Heider in seiner Abhandlung über *Hydrophilus*, die freilich nur die Entwicklungsperiode bis zum Riss der Keimhüllen umfasst, jederseits des Bauchmarks nur eine Reihe von ventralen Abdominalanhängen zur Darstellung bringt, ergibt sich aus meinen neuesten auch die letzten Evolutionsstadien betreffenden Untersuchungen, dass man hier (vergl. 25) im Gegensatz zu dem bisher bekannt gewordenen Verhalten bei den übrigen Insecten viererlei theils nach ihrer Lage, theils nach der Zeit ihres Auftretens verschiedene Extremitäten-Reihen zu unterscheiden hat.

Wie ich bereits in meiner Polypodiearbeit (17) und dann in meiner letzten Abhandlung (23) an isolirten Keimstreifen nachgewiesen habe, findet man zur Zeit, wo der Vorderanhang deutlich zweilappig ist (Fig. 12), entsprechend dem lateralen oder parastigmatischen Lappen des letzteren auch auf den übrigen Segmenten (mit Ausnahme der letzten zwei) einen deutlichen Stammvorsprung. Diese parastigmatischen Fortsätze treten nun auch an meinen neuen, einschlägigen Präparaten, Fig. 12, sehr scharf hervor. Sie liegen hart an der ventralen Seite der Stigmen, aber, gleich den homologen prosthypogastrischen Gebilden, nicht neben den Stigmen, sondern ganz am Hinterrand der Segmente, über den sie sich etwas hinauserstrecken. Dagegen habe ich mich an den neuen Präparaten und insbesondere an Sagittalschnitten überzeugt, dass um diese Zeit und auch noch etwas später, wie ich solches auch in der Polypodiearbeit ausgesprochen hatte, die in meiner letzten Abhandlung als mediane oder paraneurale Vorsprünge gedeuteten Ectodermstellen noch nicht als gesonderte Prominenzen, ja kaum als Anlagen von solchen aufgefasst werden dürfen. Auf Sagittalschnitten durch dieses Stadium zeigt nämlich das Ectoderm der Stammsegmente noch eine ganz glatte und nur mässig hohe Kuppe, an der jede Andeutung eines gesonderten Vorsprunges vermisst wird. Eine als unzweifelhafte Anhangsbildung zu deutende Relief-Differencirung der paraneuralen Segmentstrecken zeigt sich erst etwas später, nämlich in dem in Fig. 13 genau nach der Natur dargestellten Stadium. Hier unterscheidet man an jedem Hinterleibssegment — mit Ausnahme der letzten drei — ausser dem parastigmatischen Läppchen auch ein paraneurales Knöpfchen und muss Angesichts der mir vorliegenden Präparate, die ich den geehrten Fachgenossen gerne zur Verfügung stelle, jeder Zweifel an der zeitweiligen Zweilappigkeit der hinteren Abdominalanhänge schwinden. Heider dürfte eben dieses wichtige und offenbar nur kurze Zeit andauernde Stadium entgangen sein.

Nach dem Hervortreten des paraneuralen Läppchens findet eine rasche Rückbildung des Heider bekanntlich unbekannt gebliebenen parastigmatischen Höckerchens statt. Letzteres vermisst man wenigstens schon in einem unserer Fig. 1 nahekommenden Stadium, von dem wir nur zunächst den paraneuralen Sagittalschnitt Fig. 26 näher betrachten wollen. Hier bemerkt man ungefähr in der Mitte der einzelnen Segmentkuppen, z. B. bei β, eine deutliche Depression, durch welche die Kuppe in zwei Theile

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

gesondert wird. Von diesen zwei Abschnitten des Segmentes erweist sich nun der hintere insoferne als Extremitätenanlage, als er erstens im Allgemeinen stärker vorgewölbt ist wie der vordere, in Folge dessen dieser Abschnitt auch gegen den intersegmentalen Einschnitt (*γ*) viel steiler abfällt und als hier für's Zweite das Ectoderm etwas verdickt erscheint. Ein zweiter hier abgebildeter und den Stigmen näher liegender Schnitt (Fig. 27) veranschaulicht uns dann noch, wie die hintere paraneurale Vorwölbung lateralwärts sich abflacht. Dieses ganze Verhalten kommt in Heiders Flächenansicht, Fig. 10*b*, ziemlich gut zum Ausdruck und sind hier auch die von ihm unberücksichtigt gelassenen parastigmalen Vorsprünge angedeutet.

Im Stadium Fig. 11 Heiders, das im Wesentlichen unserer Fig. 1 entspricht, zeigen die paraneuralen Vorsprünge auf den Sagittalschnitten (Fig. 31 und 32) eher einen Rückgang als eine Weiterentfaltung. Man erkennt sie nämlich auf den ganz flach gewordenen Segmentstreifen nur als eng umgrenzte und ungemein niedrige Vorsprünge $ma_2 a$, die ausschliesslich auf das letzte Drittel der Somiten beschränkt sind. Dem entspricht auch das Bild (Fig. 1) der bei auffallendem Licht betrachteten Embryonen, an denen man, im Gegensatz zu Heider's Darstellung Fig. 11, wo die paraneuralen Wülste fast die ganze Breite der Segmente einnehmen, wirkliche Vorsprünge nur am Hinterrand der letzteren wahrnimmt. Das gleiche Verhalten lehren dann auch die Querschnitte Fig. 43–45. Hier erscheint nämlich vorne (Fig. 45), in der Höhe der Stigmen $a_3 sta$, sowie in der Mitte (Fig. 43), wo der Schnitt durch die ganglionale Strecke des Bauchmarks geht, die betreffende Strecke ganz glatt, während sie am Hinterrand der Segmente, beziehungsweise unmittelbar hinter den Ganglien, in der Gegend der Längscommissuren (Fig. 44 *ig*), einen deutlichen Höcker ($ma_3 a$) zeigt. An diesen Höckern wolle man noch (vergl. Fig. 32) beachten, dass hier die Kerne der Ectodermzellen näher der Oberfläche, als an den übrigen Stellen liegen. Deshalb treten auch die fraglichen Vorwölbungen an der Kernreihe stärker hervor als an der äusseren Ectodermcontour. Bemerkt sei auch, dass schon in diesem Stadium die fraglichen Vorsprünge auf den letzten Segmenten verhältnismässig am deutlichsten sind. Namentlich auf dem 9. Segment bilden sie ringsum scharfumgrenzte Wärzchen.

Wie bereits Heider hervorhob, erreichen die paraneuralen Vorsprünge ihre stärkste Entfaltung zur Zeit des Risses der Keimhüllen. Aber auch in diesem Stadium sind sie, wie man am Besten aus dem Sagittalschnitt in Fig. 41 ersieht, im Vergleich zu den homologen Gebilden anderer Käfer, z. B. von *Melolontha* oder *Meloë*, im Allgemeinen sehr unansehnlich. Einigermassen freie Anhänge kann man überhaupt nur auf dem 8. und 9. Segment unterscheiden und zeigt sich an den übrigen Somiten eine Andeutung einer Anhangsbildung hauptsächlich nur darin, dass der Hinterrand des Segmentes etwas stärker als gewöhnlich vorspringt, beziehungsweise gegen die Grenzfurche steiler abfällt. An etwas schief geführten und sehr dünnen Querschnitten kann man deshalb auch an diesen vorderen Segmenten ihre Hinterkuppe als isolirtes Gebilde erhalten. Eine einschlägige Flächenansicht gibt Fig. 2. Mir scheint dieses Bild, was die Gliederung der Ganglienkette und das Aussehen und die Lage unserer „Anhänge" betrifft, etwas richtiger zu sein, als das von Heider in Fig. 12 gegebene; es bleibt aber immerhin sehr schwierig, die oft nur schwach erkennbaren Unebenheiten genau darzustellen. Insbesondere finde ich, dass die paraneuralen Vorsprünge nicht mit den Ganglien, sondern mehr mit den interganglionalen Strecken zusammenfallen.

Fig. 17 zeigt einen mit grosser Mühe vom Dotter abgelösten und völlig rein präparirten Keimstreif kurz nach dem Hüllenriss. Daran interessirt uns hier zunächst, dass die vordersten paraneuralen Vorsprünge ($ma_2 a$) schon fast ganz verschwunden sind, während die hinteren noch fast ebenso deutlich wie früher hervortreten. Dieselbe Erscheinung ergibt sich aus dem Studium der Querschnitte. Am Diagramm Fig. 46, das zwischen dem 7. und 8. Segment hindurchgeht, zeigt das paraneurale Ectoderm noch eine deutliche Vorwölbung ($ma_7 a$); am Schnitt Fig. 48 aber, der die homologe Region des 4. Segmentes trifft, erscheint die betreffende Stelle ($ma_4 a$) ohne jede Spur eines Vorsprunges.

Wir wenden uns jetzt zu jenen ventralen Anhängen, die erst nach dem Hüllenrisse hervorknospen, weshalb man sie füglich auch im Gegensatz zu den bisher besprochenen als postrhegmatische bezeichnen könnte. Es handelt sich auch hier um zweierlei Gebilde, die wir gleichfalls hinsichtlich ihrer Lage als

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

paraneurale und parastigmatische unterscheiden können. Letztere werden zuerst sichtbar. Ihre erste Spur erkennt man schon, wenn auch nur in äusserst schwachen an einer kleinen Zeichnung kaum wiederzugebenden Umrissen, vor dem Hüllenriss. Es sind — vergl. Fig. 2 — ganz schwache Erhebungen ($la_1 a$) zwischen den Stigmen und den paraneuralen Fortsätzen. Im Gegensatz zu den ungefähr in derselben Reihe liegenden oder homostichen parastigmatischen Wülsten der ersten Periode (Fig. 13), die vom Hinterrand der Segmente entspringen, liegen aber diese postrhegmatischen Vorsprünge in der vorderen Partie der Segmente und da ein unmittelbarer genetischer Zusammenhang mit jenen nicht nachweisbar ist — die Untersuchung an Schnitten stösst da auf ausserordentliche Schwierigkeiten — so darf man sie wohl als selbstständige, beziehungsweise secundäre Embryonalanhänge betrachten. Ich möchte die ersteren als meta- und die letzteren als proparastigmatische Bildungen unterscheiden.

Ihre höchste Entfaltung zeigen die proparastigmatischen Anhänge im Stadium, wo sich (vergl. 19 und diese Arbeit Fig. 57—64) die gerissene Serosa zu einer engen Röhre zusammenzieht. Man sieht sie — Fig. 3 $la'_7 a$ — am deutlichsten an den noch nicht isolirten Keimstreifen und bei starkem auffallenden Lichte. Sie treten viel später hervor als die früher besprochenen paraneuralen Wülste. Wie Fig. 3 lehrt, liegen sie unmittelbar an den Seiten der Stigmen und bilden ziemlich breite und flache taschenartige Läppchen. Da man sie mit einer feinen Nadel von hinten her umbiegen kann, so muss jeder Zweifel schwinden, dass man es da mit wirklichen Anhängen zu thun hat. Als solche erweisen sie sich aber insbesondere auch an Sagittalschnitten Fig. 52 $la'_4 a$. Hier sieht man an jeder Segmentkuppe einen besonderen Fortsatz, der sowohl vorne als hinten durch eine Einbuchtung vom übrigen Segmentareal abgegrenzt erscheint. Desgleichen erkennt man diese Aussackungen an isolirten Keimstreifen (Fig. 18 $la'_1 a$), wenn man letztere entsprechend ausbreitet und, wie dies am Präparat links dargestellt ist, die dem Ectoderm innen anhaftenden lockeren Gewebe entfernt. Die Vergleichung dieses Präparates mit dem in Fig. 13 dargestellten macht es noch besonders klar, dass diese postrhegmatischen Bildungen ($la'_1 a$—$la'_7 a$) mit den prärhegmatischen nicht homolog sein können.

Aus der Besichtigung der Fig. 3 sowie aus dem einschlägigen paraneuralen Sagittalschnitt Fig. 51 ergibt sich, dass in dem eben besprochenen Stadium von den primären Paraneuralanhängen keine Spur mehr vorhanden ist. Umsomehr überrascht es uns zu sehen, dass bald nachher, d. i. kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos (Fig. 4), in der paraneuralen Zone, die aber jetzt von der Ganglienkette viel weiter entfernt ist, neue Anhänge hervortreten. Es sind dies (Fig. 4 $ma'_2 a$, $ma'_7 a$) kleine, scharf umgrenzte zitzenartige Gebilde, deren Spitze schief nach hinten und dorsalwärts gerichtet ist. Um zu ermitteln, in wieweit diese in die Larve übergehenden oder bleibenden Anhänge etwa als Tracheenkiemen aufzufassen seien, liess ich es mich nicht verdriessen, auch von diesem Stadium Sagittalschnitte herzustellen. An letzteren (Fig. 66) beobachtet man nun, dass wohl einige Zweige des grossen Längstracheenstammes (*lTr*) in sie eintreten, dass diese Tracheen jedoch in ihnen nicht jene reiche Verästelung erfahren, wie in den typischen Tracheenkiemen. Was die Lage der fraglichen Gebilde betrifft, so befinden sie sich allerdings, wie schon angedeutet wurde, mit den grosszelligen Vorderanhängen, beziehungsweise mit den prärhegmatischen Paraneuralanhängen in einer Linie; ihre Ursprungsstelle scheint mir aber etwas vor jener der letzteren zu liegen und selbst in dem Fall, wenn sie diesen ganz homotop wären, möchte ich sie aus mehrfachen Gründen als secundäre Neubildungen ansehen.

Hier sei zunächst einer leicht zu missdeutenden Bemerkung Kowalevsky's Erwähnung gethan. In der Erklärung der Fig. 19 einer ausgeschlüpften *Hydrophilus*-Larve spricht er von Bauchstummeln, „welche auch von den Seiten hervorragen". Da nun auf seiner Figur nur jederseits eine Reihe langer Griffeln zu sehen ist, weiss ich nicht, ob diese den eben behandelten paraneuralen Anhängen entsprechen, oder ob es andere mehr seitenständige, den parastigmatischen Fortsätzen entsprechende Gebilde sind. An reifen Embryonen (Fig. 4) sehe ich nämlich unmittelbar neben der Stigmenreihe, aber dorsalwärts von ihr, ähnliche zitzenartige Auswüchse (*pl*) wie in der paraneuralen Zone, die ich als pleurale Bildungen bezeichne. Letztere sind aber in diesem Stadium weniger frei als die erstgenannten und ich kann auch, da ich seinerzeit die Entwicklung der Larven nicht verfolgte, vorläufig nicht angeben, ob sie sich zu griffelartigen Fortsätzen entwickeln.

Digitized 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

Die Deutung der Kowalevsky'schen *Hydrophilus*-Larven-Griffeln wird aber um so schwieriger, als am ausgebildeten Embryo noch eine dritte weiter dorsalwärts liegende Reihe von Griffeln vorhanden ist. Letztere, die ich als Dorsalanhänge bezeichne, finden sich aber in diesem Stadium (Fig. 4 $da_2 a$, $da_6 a$) nur auf dem 2. bis zum 6. Segment. Sie sind länger und schlanker als die paraneuralen und wenden sich seitwärts gegen die Rückenlinie. Näheres zeigt der Querschnitt Fig. 67. Man beachte zunächst den weiten Tracheenlängsstamm (*lTr*). In diesen öffnet sich nun, ventralwärts bei $a_3 st$, ein Stigma, während dorsalwärts, bei $da_2 a$, einer der erwähnten Griffel getroffen ist. Ein solcher Dorsalgriffel ist im Wesentlichen nichts Anderes, als ein hornartig sich verjüngender Tracheenast der mit einer an der Spitze sehr dünn werdenden Matrix — bez. Hypodermis überzogen ist.

Meloë scabriusculus Bdt. J. Nusbaum (46) stellte bei *Meloë proscarabaeus* auf seiner Fig. 15 hinter den prosthypogastrischen Anhängen auch auf den folgenden sechs Hinterleibssegmenten (also einschliesslich des siebenten) kleine einfache Aussackungen dar, die nach ihm, ähnlich den drüsenartigen Vorderanhängen, aus dem etwas eingestülpten Distaltheil ein Secret (Fig. 20 *c*) absondern sollen. Carrière (10) gibt für das gleiche Object an, dass er Nusbaum's Befunde hinsichtlich des Vorkommens von hinteren Anhängen „nicht bestätigen kann". Letzteres erkläre ich mir daraus, dass diese letzteren Anhänge auch hier, im Gegensatz zu den anderen, nur verhältnissmässig kurze Zeit deutlich sichtbar sind und dass ferner Carrière keine continuirlichen Beobachtungen gemacht, sondern nur ein paar Stadien untersucht hat.

Bei der von mir hauptsächlich studirten Form lassen sich die Anhänge schon am lebenden Ei sehr schön beobachten (Xylogramm 2, S. 10 [810]). Man überzeugt sich dabei auch leicht, dass sie deutlich zweilappig sind, d. i. in ein medianes oder paraneurales ($ma_2 a_1$) und in ein laterales oder parastigmatisches ($la_2 a$) Höckerchen sich sondern. Auch findet man sie bis zum 9. Segment.

Überaus deutlich erkennt man beide Läppchen auch an gut isolirten Keimstreifen, deren Präparation bei der Kleinheit des Gegenstandes allerdings auch der geschicktesten Hand nur selten gelingen dürfte (Xylogramm 3 $a_2 - a_3$).

Den überzeugendsten Beweis für die Zweilappigkeit dieser Anhänge geben aber hier, wo beide Läppchen in gleicher Höhe nebeneinander liegen, Querschnitte (Fig. 38* $la_6 a$, $ma_6 a$). An diesen überzeugte ich mich auch, dass hier die Anhänge an der Spitze nicht eingestülpt sind, und dass sie kein Secret absondern.

Zum Schlusse möchte ich noch einmal bemerken, dass speciell die schon in so zahlreichen Fällen nachgewiesenen hinteren Abdominalanhänge gegen die Richtigkeit der Carrière'schen Auffassung (10) sprechen, wonach diese Bildungen, die Carrière seinerzeit selbst (9) als Beinanlagen bezeichnete, blos rudimentäre Drüsen seien. Manche dieser Anhänge, wie z. B. die sog. Afterborsten gehen ja in wirkliche, z. Th. auch locomotorische Gliedmassen über, und ist also eigentlich über ihre Bedeutung eine Meinungsdifferenz völlig ausgeschlossen. Wenn aber andere von diesen Embryonalanhängen nach sehr kurzer Zeit spurlos wieder verschwinden, so haben wir ja eine parallele Erscheinung auch an den unzweifelhaft echten Gliedmassen, so z. B. an den embryonalen Thoracalanhängen von *Apis* und *Chalicodoma*.[1]

[1] In der einschlägigen grösseren Arbeit von Wheeler (64) vermisst man leider Totalansichten der Vorderanhänge und der ganz und gar ausser Acht gelassenen Hinteranhänge, wie ich solche bereits in meiner Polipodienarbeit gebracht habe; eine Reconstruction von Schnitten mittelst der sogenannten, für gewisse Zwecke sehr wichtigen „Wachsmodellmethode" kann niemals das Studium isolirter Keimstreifen vollständig ersetzen. — Vergl. hiezu noch meine neuesten Aufsätze: 1. Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insecten-Embryonen (Morphol. Jahrbuch 1891, p. 467—482); und 2. Zur Embryologie der Insecten (Zoolog. Anzeiger 181, Nr. 371).

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

Digitised by 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

II. Capitel.

Die Anlage der Stigmen und Tracheen, der Malpighi'schen Gefässe, der Spinn- und Speicheldrüsen und anderer cephaler Ectodermeinstülpungen.

I. Verbreitung und Anlage der abdominalen Stigmen und der Malpighi'schen Gefässe.

Hinsichtlich des Auftretens der abdominalen Stigmen stimmen die meisten der vorliegenden Daten zunächst darin überein, dass solche meistens nur auf den ersten acht Hinterleibssomiten vorkommen, während — den abdominalen Keimstreifabschnitt als 11-ringelig angenommen — die letzten vier Segmente keine solchen Einstülpungen aufweisen. Acht Abdominalstigmen-Anlagen sind beispielsweise sicher nachgewiesen: Bei *Apis melifica* durch Bütschli (4), Kowalewsky (37) und Grassi (27); dann bei *Bombyx mori* durch Tichomirof (52) — wobei aber dieser Forscher irrthümlicherweise annimmt, dass das erste Abdominalstigma fehlt —; weiters bei *Chalicodoma* durch Carrière (9). Acht Abdominalstigmenpaare fand ich ferner bei *Meloë scabriusculus* (vergl. Xylogramm 3, S. 10 [810] und dürfte Nusbaumes Angabe, nach welcher bei *M. proscarabaeus* (46, Fig. 15) blos sieben vorhanden wären, wohl auf einem Versehen beruhen.

Es liegen aber auch mehr oder weniger bestimmte Angaben vor — und diese erfordern zumal mit Rücksicht auf die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Malpighi'schen Gefässe eine besondere Aufmerksamkeit —, nach welchen bei gewissen Insecten die Zahl von acht Abdominalstigmenpaaren überschritten würde. Hieher gehört u. A. eine Äusserung Heider's hinsichtlich des *Hydrophilus*. Während von mir selbst (17, Fig. 1) auf das bestimmteste Stigmen nur auf den acht ersten Hinterleibssegmenten erkannt wurden, hält es Heider (30, S. 48) auf Grund gewisser Flächenansichten für möglich, dass rudimentäre und bald wieder verschwindende Stigmenanlagen auch noch auf dem 9. Segmente auftreten.[1]

Die einschlägigen Angaben Witlaczil's (60 S. 586 u. 665) bezüglich der Aphiden ziehe ich hier nicht näher in Betracht, da mir die betreffenden Abbildungen der Stigmen Fig. 42 und 46 doch zu schematisch erscheinen. Er nimmt 7 abdominale und 2 thoracale Stigmen an, hält es aber für möglich, dass sowohl hinten als vorne noch ein weiteres Stigma angelegt wird.

In dem Sinne, dass auch noch das 9. und 10. Abdominalsegment Stigmenanlagen besitzen, müssen dann ferner die einschlägigen Zeichnungen Korotnef's (36) bezüglich der *Gryllotalpa* gedeutet werden. Hier bemerkt man nämlich zunächst auf der das jüngste stigmatophore Stadium darstellenden Fig. 5, wenn man das wohl aus Versehen ohne Stigmenmarke (ein kleines Ringelchen) gelassene erste Abdominalsegment mitzählt, zehn und in den folgenden Stadien (Fig. 7 und 8) neun Stigmenpaare.

Ganz besonders muss hier aber die einschlägige Darstellung Wheeler's (63) bei *Doryphora* erwähnt werden. Dieser Forscher schreibt nämlich, im Gegensatze zu allen seinen Vorgängern, nicht nur dem 9. und 10., sondern auch noch dem 11. Segment eine Stigmen-, bezw. eine Tracheenanlage zu, indem er S. 354 sagt: „in the succeeding abdominal segments there is a tracheal invagination in the middle of each lateral half" und sieht man auch auf der betreffenden, freilich in mehrfacher Hinsicht Bedenken erregenden und auf keinen Fall naturgetreuen Fig. 72 auf dem 9., 10. u. 11. Segment als in die Quere gezogenen Kreise dargestellte Stigmenmarken, die z. Th. sogar bis auf die Grösse vollkommen denen der ersten acht Somiten gleichen. Bezüglich dieser Einstülpungen fügt Wheeler dann noch hinzu, dass sie sich allmählich verkleinern und schliesslich auf dem 10. und 11. Somit nur mehr mit grosser Mühe bemerkt werden können. Ausserdem erscheint es Wheeler[2] (S. 365) wahrscheinlich, dass die angeblichen Stigmen des 10. und 11. Segmentes zu den

[1] Wie bereits P. Mayer (40) erwähnt, zeichnet Kowalevsky (37, vergl. Fig. 10 u. 11) z. Th. neun Hinterleibsstigmen.

[2] Wheeler's Darstellung S. 365 könnte so gedeutet werden, dass auch Palmen die Mündung der Geschlechtsorgane ins 11. Segment verlegte. Dies ist aber bekanntlich nicht der Fall.

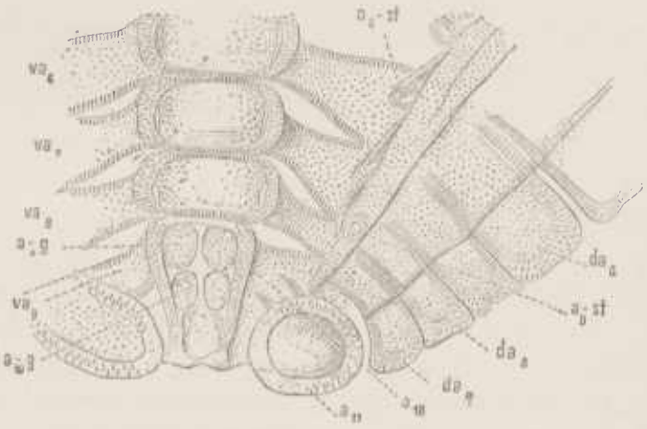
paarigen Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane in Beziehung stehen, die hier, gleichfalls im Gegensatz zu allen bisherigen Angaben, im 11. Abdominalsegment, und zwar ähnlich wie nach Palmen bei den Ephemeriden, mit gesonderten Öffnungen ausmünden sollten, wobei es ihm nur fraglich erscheint, ob diese Genitalöffnungen durch Erweiterung des 11. Stigmenpaares oder durch Verschmelzung des 10. und 11. entstehen.[1]

Diese letzteren in mehrfacher Hinsicht auffallenden Angaben Wheeler's sind es nun hauptsächlich, die mich bestimmen, meine Erfahrungen zunächst über die Verbreitung der abdominalen Stigmenanlagen in Kürze zusammenzufassen, wobei ich bezüglich der Abbildungen vielfach auf meine früheren Arbeiten verweisen muss.

Beginnen wir mit *Hydrophilus*, so ergibt sich schon aus mehreren meiner früheren Darstellungen (17, Fig. 2; 23, Fig. 39), dass ich hier auch in den jüngsten Stadien kein 9. Abdominal-Stigmenpaar beobachten konnte. Das Fehlen eines solchen wurde mir aber insbesondere durch meine letzten vielfach auf Sagittalschnitte gegründeten *Hydrophilus*-Studien zur Gewissheit. Ich verweise zunächst u. A. auf das überaus klare Flächenbild in Fig. 15, wo gewisse später zu besprechende metastigmatische Einstülpungen sehr deutlich hervortreten, wo aber im 9. (a_9) u. 10. (a_{10}) Segment keine Spur irgend einer stigmenähnlichen Seitenöffnung sichtbar ist. Nebenbei mag an diesem Präparat darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Sigmen des 6. Ringes ($a_6 - st$) und zwar symmetrisch, weite kreisrunde Löcher bilden, während die übrigen alle spaltförmig sind. — Völlig stigmenlos zeigen sich aber die drei Endsegmente insbesondere auch in den z. Th. in Fig. 26—30 dargestellten Sagittalschnitten, bei welchen letzteren, wie ich eigens betonen möchte, ein Irrthum bezüglich der Convenienz etwaiger Einstülpungen nicht so leicht wie an Querschnitten möglich ist.

Übergehend auf *Gryllotalpa*, so zeigt u. A. Fig. 12 meiner Polypodiearbeit, dass hier thatsächlich nicht zehn oder neun, sondern blos acht abdominale Stigmenpaare vorkommen. Noch deutlicher sieht man im vorliegenden, nach einer Zeichnung aus den Siebziger-Jahren hergestellten Holzschnitt 9, dass die drei letzten Segmente stigmenlos sind und das Gleiche gilt von den allerjüngsten von mir in der letzten Zeit eingehend studirten Keimstreifen.

Xylogramm 4.
Hintertheil eines Keimstreifs von *Gryllotalpa vulgaris*.
da dorsale, *va* ventrale Abdominalplatten.



Weiters sei *Musca* erwähnt. Nach Voeltzkow (55) und nach meinen eigenen Studien (22, Fig. 23 und 26) lässt sich zwar die Anzahl der abdominalen Stigmenanlagen noch nicht ganz genau festsetzen; so viel ergibt sich aber aus den bezeichneten Figuren, dass mindestens die letzten drei Segmente, und zwar auch in den jüngsten Stadien, stigmenlos sind. Eine Reihe ähnlicher Thatsachen sind dann aus den Abbildungen meiner letzten Arbeit (23) zu entnehmen. Ich erwähne zuerst mit Rücksicht auf Wheeler's Darstellung das Verhalten bei *Lina*, da diese Form bekanntlich mit *Doryphora* nahe verwandt ist. An dem in Fig. 30 (23) möglichst naturgetreu abgebildeten Präparat eines Stadiums, das dem der Fig. 72 Wheeler's nahekommt, kann ich auch jetzt nur acht Abdominalstigmenpaare erkennen und sehe auf den übrigen Segmenten nirgends eine Spur einer pleuralen Einstülpung. Auch möchte ich noch bemerken, dass ich weder hier noch bei einem anderen Insect, wie dies Wheeler für *Doryphora* angibt, einschliesslich des von ihm als Caudalplatte bezeichneten Analsegmentes zwölf, sondern in Übereinstimmung mit den meisten übrigen Insecten-Embryologen nur eilf Abdominalsegmente zu zählen vermag.

[1] P. Mayer (40) schreibt dem *Protentomon* (S. 130) „neun (vielleicht 11) Abdominalstigmen" zu.

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

Nur acht Paare Hinterleibstigmen sieht man ferner auf dem Keimstreif von *Melolontha* (23) in Fig. 57,[1] dann bei *Pieris* in Fig. 102, bei *Gastropacha* in Fig. 103—105,[2] bei *Hylotoma* in Fig. 135 und endlich bei *Mantis* in Fig. 143.[3]

Einige weitere einschlägige Darstellungen geben dann die vorliegenden Abbildungen. So zeigt u. A. Fig. 6 acht Paare von abdominalen Stigmen (a—st_8) an einem nahezu reifen *Mantis*-Embryo und veranschaulicht Fig. 72 $a_6 st$, dass diese hier, ähnlich wie solches von gewissen Hymenopterenlarven schon lange bekannt ist, weit gegen den Rücken hin zu liegen kommen. Ferner sieht man in Fig. 8 die gleichfalls wieder in acht Paaren auftretenden Stigmen eines jüngeren und in Fig. 86 die eines fast ausgebildeten *Stenobothrus*-Embryos.

Bekanntlich haben mehrere Forscher, so u. A. Bütschli (4, S. 538), Gegenbaur und Grassi (27) in mehr oder weniger bestimmter Weise die Meinung ausgesprochen, dass die Malpighi'schen Gefässe gewissermassen die Stelle der an den hintersten Abdominalsegmenten fehlenden Stigmen einnähmen, bezw. dass erstere den letzteren homolog (Bütschli) resp. homodynam (Grassi) seien und mit Rücksicht darauf will ich hier zunächst, und zwar auf Grund mehrerer eigener Beobachtungen, die erwähnte Anschauung einer kurzen Erörterung unterziehen, wobei ich mir eine ausführlichere Darstellung für meine seit langem vorbereitete Arbeit über die Anlage des ganzen Darmtractes vorbehalte.

Die Homologisirung der Stigmentaschen mit den Malpighi'schen Gefässen setzt u. A. vor Allem voraus, dass letztere ursprünglich nicht Ausstülpungen des Enddarmes, sondern Einstülpungen des Stamm-Ectodermes sind, bezw. dass ihre Anlage jener des Proctodaeums vorangeht. Das sollte nun nach Grassi zunächst bei *Apis mellifica* wirklich der Fall sein. Dieser Forscher gibt nämlich (7, S. 53) an, dass, bevor noch eine Spur der Proctodaeumeinstülpung sichtbar wird und kurz nach dem Auftreten des letzten eigentlichen Stigmenpaares auf der Endplatte zwei Paare von Ectodermgruben entstehen, die dann erst secundär, wenn der Enddarm sich einzustülpen beginnt, mit diesem in das Innere des Körpers gelangen. In ähnlicher Weise lässt ferner auch Carrière bei *Chalicodoma* (9, S. 156) die Einstülpung der zwei Paare von Malpighi'schen Gefässen jener des Proctodaeums vorausgehen.

Ohne damit auch nur im Entferntesten die Genauigkeit der genannten Beobachtungen in Zweifel zu ziehen, möchte ich auf Grund meiner einschlägigen, bei verschiedenen Insecten gemachten Erfahrungen doch darauf hinweisen, dass wohl die Möglichkeit einer Täuschung bei Beurtheilung dieser Bildungen, namentlich soweit es sich nicht um Schnitte handelt, nicht ganz ausgeschlossen ist. Zunächst liefern ja schon Bütschli's Angaben den Beweis, dass die Anlage der fraglichen Bildungen thatsächlich verschieden aufgefasst werden kann. Nach diesem Forscher, dessen Genauigkeit hinlänglich bekannt ist, entstehen nämlich die Malpighi'schen Gefässe „jederseits zu zweien als (hohle) Ausstülpungen der Decke der blindgeschlossenen Aftereinstülpung". Auch wird diese Angabe durch eine Reihe von Abbildungen (Fig. 20, 21, 22a, 22b, 22c) in einer Weise veranschaulicht, dass ihr doch vielleicht ein grösseres Gewicht beizulegen ist, als es seitens Grassi's geschieht.

Mit Rücksicht darauf, dass u. A. auch Wheeler für *Doryphora*, trotzdem er hier, wie wir hörten, den drei letzten Abdominalsomiten besondere Stigmenanlagen zuschreibt, geneigt ist, der Anschauung Grassi's dessen Arbeit ihm übrigens unbekannt blieb, beizutreten, wollen wir nun zunächst unter Heranziehung der von mir bei *Lina* gemachten Beobachtungen dessen Darstellung etwas näher betrachten. Würde man, ohne den Text zu berücksichtigen, sich blos an dessen Abbildung Fig. 72 der etwas verbreiterten Endplatte halten, welche letztere aber, wie schon angedeutet wurde, wohl nicht als 12., sondern als 11. Segment aufzufassen ist, (Wheeler zeichnet meines Erachtens vorne ein Segment zu viel), so könnte man glauben, dass hier die in drei

[1] Hier sind aus Versehen die Meso- und Metathoracalstigmen mit st_1, st_2 bezeichnet; sie sollten zum Unterschied von den abdominalen Stigmen die Marken St_1, St_2 tragen. Auch ist in Fig. 85 bei *Stenobothrus* ein Gnathalsegment weggeblieben.

[2] Fig. 9 der Polypodiearbeit zeigt irrthümlicherweise statt des prothoracalen Stigmas ein meso- und metathoracales.

[3] Hier blieb aus Versehen das Mesothoracalstigma unbezeichnet und trägt das Metathoracalstigma statt der Marke St_2 die Bezeichnung st_1.

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

Paaren vorhandenen Malpighi'schen Röhren ganz unabhängig vom Proctodaeum im Umkreis des letzteren entstünden.

Dies ist nun aber, wie Wheeler an Schnitten zeigt, durchaus nicht der Fall, sondern die Malpighi'schen Gefässe erweisen sich (S. 369) als „diverticula" des Proctodaeums, wobei sie allerdings schon sichtbar werden, wenn letzteres noch ganz seicht ist. Fast genau das gleiche Flächenbild, wie es Wheeler in seiner Fig. 72 darstellt, zeigen die Malpighi'schen Gefässe an dem in Fig. 30 meiner Keimstreifarbeit (23) abgebildeten *Lina*-Präparat. Es besteht nur der Unterschied, dass hier das hinterste wahrscheinlich relativ spät sich entwickelnde Paar dieser Gefässe, ähnlich wie wir es auch am *Melolontha*-Keimstreif in Fig. 15 Nr. 17 und 57 Nr. 23 beobachten, äusserlich noch kaum zu erkennen ist. Aber auch hier sind die Anlagen der Malpighi'schen Gefässe nur scheinbar äussere und vom Proctodaeum unabhängige Einstülpungen der Analplatte. Es sei diesfalls zunächst bemerkt, dass die ersten Anlagen der in Rede stehenden Gefässe schon lange vor dem in Fig. 30 bezw. von Wheeler in Fig. 72 abgebildeten Stadium auftreten. Während nämlich letzteres etwa der Phase Fig. 19 (der gleichen Arbeit) entspricht, bei der der Schwanztheil schon wieder fast bis zum Hinterpol des Eies sich zurückgezogen hat, findet man die ersten Spuren dieser Gefässe schon in jenem Stadium (23, Fig. 17), wo das Analende am ringförmig auf den Rücken des Eies übergreifenden Embryo noch ganz vorne, in der Nähe des Kopfes liegt. Am zugehörigen Medianschnitt (22, Fig. 126) treten hier nämlich, und zwar ganz so wie es Bütschli hinsichtlich der Biene beschrieb, seitwärts am blinden Ende des Proctodaeums die Anlagen der gewissen Gefässe als unzweifelhafte Divertikel des letzteren hervor.

Aus dem Umstande, dass, wie dieser Schnitt zeigt, die den Malpighi'schen Gefässen entsprechenden blindsackartigen Ausstülpungen des Proctodaeums weder in den Dotter hineinwachsen, noch sich senkrecht auf das Proctodaeum stellen, sondern vielmehr in schiefer Richtung sich zurück gegen die Ectodermplatte wenden, erklärt es sich auch sehr leicht, warum diese Anlagen bei der Beobachtung von der Fläche aus, im Umkreis des Afters als umwallte Löcher, bezw. bei minder tiefer Einstellung als (scheinbar äusserlich hervorspringende) hohle Wärzchen (vergl. den *Melolontha*-Keimstreif (23, Fig. 57) sich darstellen.

Ein analoges, und wie bereits Heider nachwies, auch ähnlich zu deutendes Flächenbild der Anlagen der drei Paare von Malpighi'schen Gefässen wie bei *Lina* gibt ferner das in Fig. 15 der vorliegenden Abhandlung dargestellte *Hydrophilus*-Präparat und vergleiche man hiezu auch den Sagittalschnitt Fig. 30.

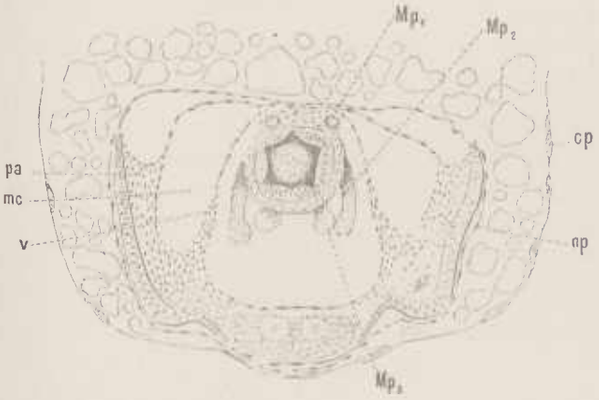
Es könnte nun aber eingewendet werden, dass gleichwohl in den zuletzt erwähnten Fällen die Anlage der Malpighi'schen Gefässe jener des Proctodaeums vorausginge. Hierauf kann ich nur erwidern, dass mir bisher bei den zahlreichen hierauf geprüften Insecten keine einzige im angedeuteten Sinn aufzufassende Erscheinung unterkam. Um wieder mit *Lina* zu beginnen, so zeigten weder das noch afterlose Stadium Fig. 28 (23), noch die die erste Proctodaeumanlage aufweisende Phase Fig. 29 etwas Derartiges. Das Gleiche gilt vom *Hydrophilus*-Präparat in Fig. 29 (23). Ebenso verhält es sich bei *Stenobothrus* (23, Fig. 84—86), an dessen Embryonen ich auch noch längere Zeit nach erfolgter Afterbildung keinerlei Aussackungen beobachtete. Ohne solche fand ich auch *Pieris* (23, Fig. 101), wo die gewissen Anlagen auch erst nach der Afterbildung sichtbar werden. Dieselbe Beobachtung machte ich dann am *Bombyx*- (23, Fig. 107) und am *Zygaena*-Keimstreif (23, Fig. 109), sowie in neuester Zeit bei *Meloë* (drei Paare), *Lytta* und *Gryllotalpa*, von welchen ich isolirte und geschnittene Keimstreifen aus allen Stadien besitze. Den augenscheinlichsten Beweis dafür aber, dass die Anlage der Malpighi'schen Gefässe zum mindesten nicht allgemein jener des Proctodaeums vorangehe, hat man bei den Musciden. Sowohl an Voeltzkow's als an meinen Figuren (22, Fig. 22, 23, 71, 72, 73) sieht man auf das klarste, dass noch lange Zeit nach der Einstülpung des Proctodaeums keine Spur von Malpighi'schen Gefässen vorhanden ist. Nebstdem habe ich am Sagittalschnitt Fig. 25 (23) gezeigt, dass die letzteren in der That aus knospenartigen Wucherungen des Proctodaeums entspringen, also secundären Ursprungs sind.

Aber auch angenommen, dass die Malpighi'schen Gefässe — was, wie schon bemerkt, allgemein ganz sicher nicht der Fall ist — vor dem Proctodaeum sich bildeten, so wären wir deshalb meines Erachtens doch noch nicht berechtigt, diese Röhren als Homologa von Stigmentaschen aufzufassen, und zwar

u. A. aus folgenden zwei Gründen. Für's Erste entspricht nämlich die Zahl der primären Malpighi'schen Gefässe nur theilweise jener der letzten stigmenlosen Hinterleibssegmente. Dies ist z. B. der Fall bei den bisher genauer untersuchten Käfern (*Lina, Melolontha, Hydrophilus, Doryphora*), bei denen drei stigmenlosen Segmenten auch drei Paare Malpighi'sche Gefässe gegenüberstehen.

Ähnlich wie bei den Käfern dürfte es sich vielleicht auch bei manchen Orthopteren verhalten. Wenigstens unterscheide ich an dem im Xylogramm 5 abgebildeten Proctodaeum-Querschnitt eines relativ jungen *Stenobothrus*-Embryo's ganz deutlich jederseits drei Malpighi'sche Röhren (Mp_1, Mp_3); ich muss aber noch hinzufügen, dass in etwas späteren Stadien die Zahl dieser Gefässe grösser zu sein scheint, bezw. dass, was keineswegs zu Gunsten der Anschauung Grassi's spricht, am Proctodaeum neue Röhren zur Ausstülpung gelangen. Bei *Gryllotalpa* sehe ich anfänglich nur ein Paar Malpighi'sche Röhren.

Xylogramm 5. *Stenobothrus variabilis.*
Querschnitt durch ein 62 Tage altes Ei, und zwar am vorderen Proctodaeumende. Präp. Nr. 145. Vergr. 100/1. Bedeutung der Buchstaben wie auf den Tafeln.



Ein entschiedenes Missverhältniss hinsichtlich der Zahl der Malpighi'schen Gefässe und der stigmenlosen Segmente ergibt sich aber u. A. für die Lepidopteren [1] (vergl. die oben erwähnten Figuren), für die Dipteren (Musciden z. B.) und Hymenopteren (*Apis*, *Chalicodoma*), die, so scheint es, anfänglich alle, wie dies P. Mayer (40) seinerzeit für die Insecten insgesammt als typisch ansah, nur zwei Paare Malpighi'scher Gefässe besitzen, während sie doch, wenn man 11 (und nicht wie Grassi 10) Segmente annimmt, drei stigmenlose Abdominalsegmente aufweisen.

Noch schwerer wiegt die zweite Einwendung. Es kommt mir nämlich im höchsten Grad unwahrscheinlich vor, dass, was jene Anschauung doch voraussetzt, die angeblich einmal vorhanden gewesenen Stigmen des jetzt stigmenlosen 9. und und 10. Segmentes in das 11. oder Endsegment zurückversetzt wurden, während jene Ringe im Übrigen wenigstens als separate Stammglieder, ganz intact blieben.[2]

2. Anlage der thoracalen Stigmen, der Spinn- und Speicheldrüsen und anderer cephaler Einstülpungen.

Mit Ausnahme der Lepidopteren, für welche u. A. von Tichomirof (*Bombyx mori*) und mir (23, *Pieris* Fig. 10 und *Gastropacha* Fig. 103) nachgewiesen wurde, dass ihre Embryonen ausschliesslich[3] nur ein prothoracales Stigma besitzen, lauten die im Ganzen freilich sehr spärlichen einschlägigen Angaben bezüglich der meisten übrigen Insecten grösstentheils dahin, dass bei ihnen ursprünglich ein Meso- und ein Metathoracalstigma angelegt wird. So verhält es sich u. A. nach Kowalevsky (37), mir (17, Fig. 2) und Heider (30) bei *Hydrophilus*, bei dem ich (17, Fig. 1) auch auf das überzeugendste nachwies, dass hier das Mesothora-

[1] Cholodkowsky (Sur la morphologie de l'appareil urinaires des Lepidoptères. Gand 1885) unterscheidet bekanntlich drei Typen: 1. den normalen mit drei Paaren, 2. den atavistischen oder embryonalen mit zwei Paaren und 3. den abnormalen mit einem Paar baumartig verzweigter Gefässe.

[2] Man könnte vielleicht, um eine solche Verschiebung der Stigmen wahrscheinlich zu machen, auf die Endganglien verweisen, die bekanntlich, wie wir auch wieder im Verlaufe dieser Schrift sehen werden, thatsächlich eine Verschiebung (in entgegengesetzter Richtung) erfahren. Es leuchtet aber von selbst ein, dass eine solche Verkürzung der Ganglienkette, d. i. eines inneren selbständigen strangartigen Gebildes nicht mit der Übertragung einer Einstülpung von einem Segment in das zweit-, bezw. drittnächste verglichen werden kann.

[3] Ob nicht doch auch schon im primären Zustand (vergl. u. A. P. Mayer [40, S. 134] Spuren von meso- und metathoracalen Stigmen vorkommen, werden neue Untersuchungen zu entscheiden haben.

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

calstigma (vergl. vorliegende Fig. 13* St_2) lange vor allen übrigen Luftlöchern auftritt. Wie Korotnef (36) in Fig. 7 — freilich nur ganz schematisch — andeutete und ich dann an einer naturgetreuen Abbildung (17, Fig. 12) zeigte, sehen wir dann dasselbe bei *Gryllotalpa*. Endlich wird von Bütschli und Grassi auch für *Apis melifica* blos ein Meso- und Metathoracalstigma angegeben.

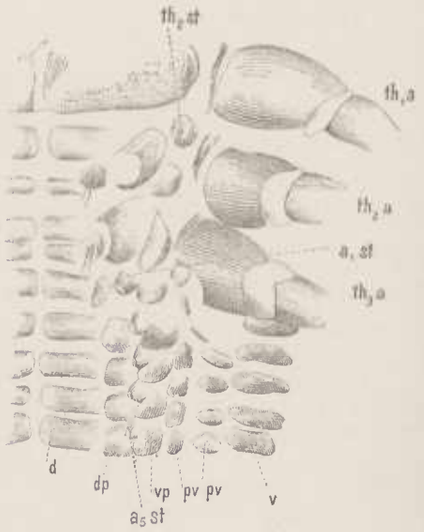
Ausser diesen Daten gibt es aber auch ein Paar andere, nach welchen speciell bei den Käfern und Hymenopteren auch ein Prothoracalstigma vorhanden wäre. Die eine dieser Angaben stammt von Wheeler (64) und betrifft *Doryphora*. Er beschreibt und zeichnet hier an jenem Stadium (seine Fig. 72), wo auch die letzten Hinterleibsringe Stigmenanlagen zeigen sollen, ausser einem grossen Meso- und Metathoraxstigma ein Paar kleinere Luftlöcher auch auf der Vorderbrust, wobei er diese prothoracalen Stigmen (S. 368) ausdrücklich als wahre Tracheeneinstülpungen — „true tracheal invaginations" — bezeichnet.

Diese den bisherigen Angaben widersprechende Darlegung Wheeler's, sowie der Umstand, dass über die embryonale Anlage der Stigmen überhaupt noch sehr wenig Sicheres bekannt ist, veranlassen mich hier in Kürze über meine einschlägigen Beobachtungen zunächst bei den Käfern zu berichten.

Um mit *Hydrophilus* den Anfang zu machen, so ist es insbesondere das in Fig. 38 meiner Keimstreifarbeit (23) abgebildete die erste Anlage der Stigmen zeigende Präparat, das uns in überzeugender Weise das Fehlen eines Prothoracalstigmas zur Anschauung bringt. Nicht minder klar sind die den älteren Stadien angehörigen Präparate in Fig. 13*. 17 und 18 vorliegender Abhandlung, die ausschliesslich nur ein Meso- (th_2—st) und ein Metathoracalstigma (th_3—st) erkennen lassen. Wenn ich dann noch beifüge, dass ich auch auf den schon oben erwähnten Sattigalschnitten nie eine Spur einer prothoracalen Einstülpung sah, so dürfte der Mangel einer derartigen Anlage für *Hydrophilus* hinlänglich erwiesen sein. Speciell am Keimstreif Fig. 13* konnte ich mich noch überzeugen, dass die Kopftracheen aus einer frühzeitig auftretenden stielartigen Verlängerung (th_2 – st) der mesothoracalen Tracheentaschen hervorgehen. Prothoracalstigmen vermisse ich auch bei den *Melolontha*-Embryonen vollständig und verweise ich diesfalls auf die verschiedenen Stadien angehörigen Präparate in Fig. 15, 16, 17 und 18 meiner Polypodie-Arbeit (17), sowie auf Fig. 57 der Abhandlung über den Keimstreif (23).

Gegen die Richtigkeit der Wheeler'schen Angabe sprechen jedoch am meisten wieder meine ausgedehnten Erfahrungen bei *Lina*. Wie Wheeler entgangen zu sein scheint, gibt bereits meine Polypodiearbeit die Abbildung (Fig. 7) eines relativ jungen *Lina*-Keimstreifs, an dem man wohl sehr deutlich das Meso- und Metathoraxstigma erkennt, wo jedoch von prothoracalen Einstülpungen nichts zu sehen ist und das Gleiche gilt von dem bereits erwähnten Präparat Fig. 30 der Keimstreifarbeit (23). Ganz wie bei *Lina* finde ich ferner das Verhalten auch bei *Meloë* und *Lytta*.

Xylogramm 6. *Lina tremulae*. Stück abgelöste Chitinhaut einer eben ausgeschlüpften Larve, eine Seite des Thorax und des vorderen Abdomens umfassend. Präp. Nr. 779. Vergr. 50/1.



Ganz richtig ist hingegen eine weitere, die *Doryphora*-Stigmen betreffende Angabe Wheeler's, dass nämlich (ausser den angeblichen Prothoracalstigmen) die Stigmen des Metathorax schon im Embryo verschwinden und dass jene des Mesothorax, die übrigens wie bei *Lina*, *Melolontha* und *Hydrophilus* schon frühzeitig nahe dem Vorderrand des letzteren sich befinden, noch weiter nach vorne, nämlich zwischen dem Meso- und Prothorax zu liegen kommen und dass diese die grössten von allen sind. Beistehendes nach einem in Kalilauge gekochten Präparat genau nach der Natur entworfenen Xylogramm soll an einer eben ausgeschlüpften *Lina*-Larve dieses Verhalten sowie die schon einmal kurz berührte Anordnung der relativ zahlreichen Plattenreihen des chitinösen Hautschlauches veranschaulichen. Die nach aussen — wie ich schon in meinem Insectenbuch (16, Fig. 141) abbildete — füllhornartig erweiterten und wie bei *Doryphora* innen mit

Dornfortsätzen ausgestatteten Stigmen treten alle sehr klar hervor. Das erste oder mesothoracale Stigma (th_2—*st*) liegt auf der dünnen Gelenkshaut zwischen der Basis der Vorder- und Mittelbeine. Von einem zweiten Bruststigma ist absolut nichts mehr zu erkennen. Am Abdomen, wo (vergl. auch die citirte Figur meines Insectenbuches sowie 19, Fig. 32) alle acht Stigmenpaare (*a*, *st* etc.) erhalten sind, zeigt der Hautschlauch, auch wenn wir die Dorsalplatten einfach rechnen — ursprünglich bilden sie wie Fig. 23 der Keimstreifabhandlung und auch unser Xylogramm zeigt, zwei Reihen — nicht weniger als zwei mediane unpaarige und vier lateralep aarige Platten-Columnen, die ich als dorsale *d*, dorsopleurale *dp*, ventropleurale *vp* — zwischen den zwei letzteren liegen die Stigmen *a st* — pleuroventrale, *pv* paraventrale *pv'* und ventrale *v* unterscheide.

Von diesen Reihen erscheinen die zwei den Ventralplatten zunächst liegenden Columnen (oder wenigstens eine) den Ansatzstellen der Beine homostich, dürfen aber wohl nur, wie ich schon seinerzeit (23) hervorhob, mit grösster Vorsicht auf verschwundene Abdominalanhänge bezogen werden.

Ähnlich wie bei *Lina* findet auch bei *Meloë* eine Rückbildung des Metathoracalstigmas statt. Das Mesothoracalstigma erscheint aber auch noch bei der Larve auf dem Mesothorax selbst. Auch ist beachtenswerth, dass hier das vorderste Abdominalstigma das grösste, ein wahres Makrostigma ist.

Die zweite Angabe, nach welcher ausser meso- und metathoracalen auch noch, und zwar zeitlich vor den letzteren prothoracale Stigmen, sich anlegen sollten, rührt von Carrière (9) her und betrifft *Chalicodoma*. Die betreffende Darstellung verdient umso mehr Beachtung, als zugleich angegeben wird, dass aus den fraglichen prothocaralen Stigmen die bekannten Spinndrüsen hervorgehen sollen. Nach Carrière (S. 152) fände nämlich frühzeitig eine Verschiebung der Vorderbruststigmen bis an den Hinterrand der Metagnathalanhänge[1] und dann wie das bereits u. A. von Bütschli und Tichomirof für *Apis* und *Bombyx* beschrieben wurde, eine zu ihrer Verschmelzung führende Annäherung gegen die Bauch-Mittellinie statt.

Obwohl es nun, da Carrière bezüglich der einschlägigen Abbildungen auf die noch nicht erschienene ausführliche Arbeit verweist — die vorliegende gibt nur eine einzige einschlägige Abbildung — ausserordentlich schwer ist, sich über die Richtigkeit der Carrière'schen Deutung ein definitives Urtheil zu bilden, so scheinen mir doch mehrere gewichtige Gründe dafür zu sprechen, dass die ersten Anlagen der Spinndrüsen thatsächlich, wie bisher auch allgemein angenommen wurde, dem Metagnathalsegment und nicht dem Prothorax angehören.

Bedeutungsvoll erscheint mir in dieser Hinsicht zunächst die überaus klare Darstellung Bütschli's bei *Apis*, der sich im Wesentlichen auch Kowalewsky und Grassi anschliesst. Auf Bütschli's Fig. 17, wo die Meso- und Metathoraxstigmen schon deutlich als in der Mitte dieser Segmente liegende schief gestellte Querspalten erscheinen, ist von einer prothoracalen Einstülpung bezw. von einer Spinndrüsen-Anlage noch nicht die geringste Andeutung zu sehen. Letztere zeigt sich erst später (Fig. 18), und zwar nicht zuerst auf dem Prothoracalsegment, sondern von allem Anfang an am Hinterrand der Metagnathalanhänge.

Ganz anders, wie es Carrière bei *Chalicodoma* schildert, finde ich ferner, wie aus Tafel 11 meiner letzten Abhandlung (23) hervorgeht, die einschlägigen Verhältnisse bei einer mit *Apis* verwandten Form, nämlich bei *Hylotoma*. Hier beobachtete ich erstens in keinem Stadium prothoracale Einstülpungen und überzeugte mich dann zweitens (vergl. 23, Fig. 135 und 137), dass die Spinndrüsen nicht am Hinterrande der Metagnathalanhänge, sondern nahe ihrem Vorderrande sich einsenken. Auch liegen diese Anlagen — und Ähnliches haben Voeltzkow und ich bei den Musciden (22, Fig. 25 und 32) nachgewiesen — schon bei ihrem ersten Auftreten nicht in der Reihe der eigentlichen Stigmen, sondern weiter medianwärts, und ich kann daher auch, worauf ich später noch einmal zurückkomme, der zuerst von Bütschli ausgesprochenen und gegenwärtig fast allgemein adoptirten Anschauung, dass die Spinndrüsen den Stigmen vollkommen homolog seien, nicht so ohne Weiteres beistimmen.

[1] Der auch von Carrière zur Bezeichnung der Unterlippe gebrauchte Ausdruck Hinterkiefer wurde, so viel mir bekannt ist, zuerst von mir in meinem Insectenbuch angewendet. (Vergl. auch 18, S. 359.)

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

Gegen die Richtigkeit der Carrière'schen Auffassung spricht dann das Verhalten bei den Schmetterlingen. Wie zuerst Tichomirof und Selvatico[1] bei *Bombyx* zeigten und ich dann bei mehreren anderen Formen (vergl. u. A. Nr. 23, Fig. 104) mit Sicherheit beobachten konnte, existiren nämlich bei diesen Insecten ausser den metagnathalen Spinndrüsen auch noch gesonderte Prothoracalstigmen. Wollte man aber trotzdem auch hier die Spinndrüsen als nach vorne verlegte Prothoracalstigmen deuten, so müsste man — abgesehen davon, dass das Stattfinden der letztgenannten Verschiebung zu beweisen wäre — zur weiteren ebenfalls willkürlichen Annahme die Zuflucht nehmen, dass hier bei den Lepidopteren die Stelle des angeblich in das Metagnathalsegment verschobenen Prothoracalstigmas von dem ihm gewissermassen nachwandernden (aber hinsichtlich seines Vorkommens ganz hypothetischen) Mesothoracalstigma eingenommen werde.

Die Unhaltbarkeit der Carrière'schen Annahme ergibt sich aber am allerdeutlichsten aus dem Verhalten, wie es in jüngster Zeit E. Bugnion (7) bei einer parasitischen Hymenopterenlarve, nämlich bei *Encyrtus fuscicollis* in sehr klarer Weise zur Anschauung bringt. Diese Larve hat im Ganzen neun Paare Stigmen, wovon — man vergl. Fig. 14 und 16 — die ersten drei Paare den durch die Beinanlagen schon frühzeitig deutlich gekennzeichneten drei Thoracalsegmenten angehören. Hier kann nun offenbar unmöglich davon die Rede sein, dass die im sog. Kopfsegment ausmündenden Spinndrüsen aus den neben letzteren fort bestehenden Prothoracalstigmen hervorgegangen seien.

Wir wenden uns nun zu gewissen anderen paarigen Ectodermeinstülpungen der Kopf- bezw. der Kieferregion, die z. Th. eine sehr willkürliche Deutung erfahren.

Es hat bekanntlich zuerst Hatschek bei den Lepidopteren gewisse an der Aussenseite der Gnathalanhänge vorkommende Hauteinstülpungen als Homologa der eigentlichen Stigmen, bezw. als wahre „Tracheeneinstülpungen" erklärt. Gleichzeitig fand aber Hatschek (Nr. 29, S. 127) noch speciell am Mandibel- oder Prognathalsegment, und zwar an der Innenseite der betreffenden Anhänge und ganz entsprechend der Lage der auch von ihm als metagnathal erkannten Spinndrüsen ein Paar kurze Röhren, die er als Speicheldrüsen auffasste. Später wies Tichomirof (Nr. 52, vergl. u. A. seine Textfiguren 35 und 36) nach, dass Hatschek's angebliche Gnathalstigmen wenigstens z. Th. als Anlagen gewisser vorzugsweise zur Stütze und Umhüllung der Schlundganglien dienender Entoscelettheile aufzufassen seien.

Ohne dieser wichtigen Entdeckung Tichomirof's Erwähnung zu thun, zeigte dann Heider bei *Hydrophilus,* dass hier das als Tentorium bezeichnete innere Kopfskelet im Wesentlichen aus zwei Paaren von Einstülpungen entsteht, von welchen das vordere ungefähr wenigstens der angeblichen Speicheldrüse Hatschek's entspricht, während das hintere und gleichfalls der Medianlinie naheliegende Paar von Einstülpungen zwischen das Meso- und Metagnathalsegment fällt. Nebstdem machte er auf ein paar weitere prognathale Einsenkungen aufmerksam, die, den Prognathalstigmen Hatschek's entsprechend, an der äusseren Seite der Mandibeln liegen und die sich als „Sehneneinstülpungen des Flexor mandibulae" erweisen. Für den, der Heider's Auseinandersetzung über diese Verhältnisse kennt, liegt es wohl ausser Zweifel, dass schon wegen ihrer medianen Lage weder die vorderen noch die hinteren Tentoriumanlagen mit den Stigmen verglichen werden können und dürfte es wohl auch sehr gewagt sein, die äusseren prognathalen Sehneneinstülpungen als umgewandelte Stigmen aufzufassen.

Eine von allem, was bisher bekannt ist, ganz abweichende Darstellung der paarigen Kopfeinstülpungen gibt Wheeler bei *Doryphora.* Auf dessen mehreitirter Fig. 72 zeichnet er den Stigmen ähnliche Invaginationsöffnungen nicht blos am vorderen Rand der Meso- und Prognathalanhänge,[2] sondern ausserdem noch drei Paare hintereinander liegender Einstülpungen im Antennal- oder Urkopfsegment. Auch fasst er alle diese fünf Paare von Einstülpungen als Tentoriumanlagen auf und sieht sie unter Hinweis auf Palmen als modificirte zum Ansatz von Muskeln dienende Stigmen an.

---

[1] Überaus lehrreich ist in dieser Hinsicht Selvatico's Fig. 23, wo das Prothoracalstigma (*tr*) und die Spinndrüse (*ser*) neben einander dargestellt sind. Nach Selvatico entspringen die Spinndrüsen am metagnathalen Hinterrand.

[2] Carrière schreibt ausdrücklich (9, S. 149) ausser den acht ersten Hinterleibssegmenten und den drei Brustsegmenten auch „jedem Kiefersegment" eine „Stigmenanlage" zu und gibt ferner an, dass die prothoracalen, sowie alle gnathalen

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

In der Meinung, dass solche Bildungen, wie die angeblichen drei Paare procephaler Tentoriumanlagen, wenn sie überhaupt existiren, wohl nicht auf *Doryphora* allein beschränkt sein dürften, gab ich mir nun in letzter Zeit grosse Mühe, bei den mir vorliegenden zahlreichen Keimstreifpräparaten mehrerer anderer Käfer Ähnliches aufzufinden, aber bisher leider vergebens. Speciell bei der zunächst in Frage kommenden *Lina* fand ich nichts Anderes, als was ich seinerzeit (23) in Fig. 30 gezeichnet habe, nämlich ein Paar sehr deutlicher prognathaler Ectodermtaschen, die den prognathalen Tentoriumanlagen von *Hydrophilus* wenigstens homostich erscheinen, und entdeckte ich gleichgelagerte Bildungen u. A. auch bei *Hyglotoma* (23, Fig. 135). Ohne Heider's Deutung der ähnlich situirten Einstülpungen bei *Hydrophilus* im mindesten bezweifeln zu wollen, möchte ich hier zunächst nur darauf aufmerksam machen, dass, soweit ich die einschlägigen, z. Th. sehr schwierigen und embryologisch noch sehr wenig untersuchten Verhältnisse kenne, doch auch darauf Bedacht zu nehmen ist, dass gewisse Speicheldrüsen als prognathale Einstülpungen angelegt werden. Als solche werden u. A., und zwar in sehr klarer Weise, von Ayers (1, S. 247) — vergl. dessen Fig. pl. 23_1 und pl. 18 Fig. 16 — die Speicheldrüsen von *Oecanthus* dargestellt, wobei dieser ausgezeichnete Forscher ganz ausdrücklich noch auf den Mangel metagnathaler Einstülpungen hinweist. Eine ähnliche Invagination finden wir dann auch an unserem *Stenobothrus*-Querschnitt (Xylogramm 6), die ich aber bisher leider nicht bis in die späteren Stadien zu verfolgen in der Lage war.

Was dann die mehrerwähnte Gleichstellung der echten Stigmen, der Spinndrüsen und namentlich der nicht drüsig differenzirten paarigen Kopf-Einstülpungen mit den Segmentalorganen der Würmer anlangt, so möchte ich meinen, dass man da vielleicht doch etwas gar zu weit geht. Es ist ja doch wohl ganz gut denkbar, dass die Stigmen von den Segmentalorganen ganz unabhängige Neubildungen sind und in diesem Fall fehlt dann auch jede Veranlassung, gewisse andere den Stigmen mehr oder weniger homotop erscheinende Einstülpungen gewaltsam in dieselbe Kategorie einzureihen.

Die Entwicklung des Tracheensystemes.

Die beste Darstellung, die wir bisher über die Anlage des Tracheensystems haben, ist unstreitig diejenige Bütschli's hinsichtlich der Biene, wo dieser Forscher, und bekanntlich ohne Zuhilfenahme der Schnittmethode, zuerst in klarer Weise insbesondere die kettenartige Verknüpfung der segmentalen Tracheentaschen zu den beiden Längsstämmen nachwies. Sehen wir dann von den neueren Untersuchungen bei den Musciden ab, bei denen an Querschnitten von Voeltzkow (55) und an übersichtlicheren Sagittalschnitten (22, Fig. 23 und 26) von mir ein ähnlicher gliedweiser Aufbau der früher als einheitliche Anlage aufgefassten Längsstämme zur Anschauung gebracht wurde, so verdienen hier speciell noch die an Querschnittserien dargelegten analogen Nachweise von Heider bei *Hydrophilus* hervorgehoben zu werden. Mit Rücksicht darauf aber, dass es in Heider's Arbeit, die sich zudem nur bis zum Stadium des Hüllenrisses erstreckt, an Flächenbildern fehlt und dass man sich aus blossen Querschnitten doch kein entsprechendes Gesammtbild eines so vielverzweigten Systemes zusammensetzen kann, dürften die einschlägigen von mir gemachten Studien keine unwillkommene Ergänzung bilden.

Aus den Flächenpräparaten Fig. 38 der Keimstreifarbeit (23) und Fig. 12 und 13* vorliegender Abhandlung ergibt sich zunächst hinsichtlich der ersten Gestaltung der Tracheentaschen, dass ähnlich sie, wie dies Bütschli beobachtete, und wie es von Voeltzkow und mir auch bei den Musciden gezeigt wurde, aus verhältnissmässig sehr umfangreichen und anfänglich sehr unregelmässig umgrenzten seichten Gruben hervorgehen, ein Verhalten, das bei der Vergleichung mit den Mündungen der Würmer-Segmentalorgane jedenfalls auch im Auge behalten werden muss. Fig. 14 und 16 veranschaulichen dann die Form des inneren Theiles der Stigmentaschen zu einer Zeit, wo das Stigma selbst schon sehr eng geworden ist. Während sich die betreffenden Taschen nach Bütschli's schöner Darstellung (Fig. 20) bei *Apis* vor und

Anlagen „andere Leistungen übernehmen". Aus der prognathalen und metagnathalen Stigmenanlage entstünde hier nämlich das vordere und hintere Tentorium und aus der mesognathalen der Flexor mandibulae.

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

hinter dem Stigma ziemlich symmetrisch ausdehnen, entfalten sie sich hier, was Heider unbekannt blieb, anfangs fast nur nach vorne zu. Insbesondere gilt dies von der mesothoracalen Tasche (13* th_2-st), die sich in Form eines hohlen Stieles, der die Kopftracheen liefert, nach vorne ausdehnt. Auch kann man sehr frühzeitig ausser den longitudinalen Ausstülpungen (Fig. 16α) der Tracheentaschen die Anlagen der seitwärts abtretenden Hauptzweige (β, γ, δ, E) — vergl. auch Carrière (9) — erkennen.

Besonders lehrreich sind die Sagittalschnitte. Am Präparat Fig. 28 sind die Stigmen-Tracheentaschen (a_2-st, a_3-st) aussen noch weit offen und sieht man ferner, dass sich der Boden oder Grundtheil der Tasche zunächst nur nach vorne ausdehnt. Fig. 27 zeigt den lateralwärts von den Stigmen sich ausbauchenden Theil der Taschen. Im nächst späteren Stadium Fig. 29 ist das Verhalten noch ähnlich, die eigentlichen Stigmen sind aber viel enger geworden. Eine beträchtliche Differencirung zeigen die Stigmentaschen im Stadium Fig. 33. Sie sonderten sich nämlich in die Anlage des Längsstammes und in das den letzteren mit der Aussenwelt verknüpfende Verbindungsrohr, das weit länger ist, als es in Heider's Figuren erscheint, und das vom Stigma aus in schiefer Richtung nach innen und vorne sich erstreckt. In der Längslinie, etwas lateralwärts vom Stigma (vergl. Fig. 16) stossen,, wie Fig. 40 vergegenwärtigt, die Anlagen der Längsstämme schon hart aneinander. In ihrer ganzen Ausdehnung überblickt man die letzteren zunächst an dem in Fig. 17 abgebildeten, dem Stadium des Hüllenrisses angehörigen Keimstreif. Während Heider die Längsstämme schon vor dem Hüllenriss continuirliche Schläuche sein lässt, bilden sie in Wirklichkeit auch einige Zeit nachher noch Ketten von getrennten in der Mitte bauchig erweiterten Kammern, die durch doppelte Scheidewände getrennt werden. Diese Scheidewände verschwinden erst ganz kurze Zeit vor der Reife, wie denn z. B. auch im Stadium des eng gewordenen entoptygmatischen Darsalorganes Fig. 18 und 52 noch Spuren davon vorhanden sind. Die vorderste d. i. die mesognathale Tracheenkammer (Fig. 17, th_2-st) erscheint nicht bauchig erweitert, was wohl u. A. auch damit zusammenhängt, dass sie das Material zum Aufbau der dickästigen Kopftracheen liefert. Ebenso ist die hinterste, d. i. die achte abdominale Kammer viel gestreckter als die übrigen.

Die Stigmen liegen nur scheinbar hart an den Längsstämmen; in Wirklichkeit sind sie mit diesen, wie u. A. der Querschnitt Fig. 67 a_3-st durch einen reifen Embryo lehrt, mittelst eines ziemlich langen Ganges verbunden.

Die als vorwiegend quer verlaufenden Auswüchse der einzelnen Tracheenlängskammern entstehenden segmentalen Äste, welche bereits Heister (Fig. 153) richtig erkannte, sieht man u. A. am Querschnitt Fig. 43. Besonders interessant ist der gegen das Bauchmark gerichtete oder neurale Ast *n-tr*, der begreiflicherweise auch auf den paraneuralen Sagittalschnitten (Fig 31, *ntr*) erscheint, dadurch, dass ein Zweig desselben später (Fig. 47 *ntr*), was Heider nicht mehr verfolgte, ventralwärts von der abgelösten Ganglienkette sich mit dem symmetrischen Ast der anderen Seite zu einer Commissur vereinigt, die am Flächenpräparat Fig. 18 sehr schön hervortritt.

Wie schon aus Fig. 44 meiner Keimstreifarbeit hervorgeht und gegenwärtig u. A. durch den Sagittalschnitt Fig. 40, der die zum Mitteldarm tretenden Äste zeigt, veranschaulicht wird, endigen die letzten Verzweigungen der embryonalen Tracheen anfangs vielfach mit kleinen Anschwellungen, aus denen dann später durch Streckung und weiterschreitendes Längenwachsthum die bekannten capillaren Endigungen hervorgehen. Letztere entstehen also wohl auf keinen Fall, wie das z. Th. von den peripherischen Nerven behauptet wird, als selbstständige Differencirungen des Ectoderms der betreffenden Regionen, sondern müssen wohl durchaus als von den primären Stigmentaschen entspringende secundäre Ausstülpungen betrachtet werden.

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

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

III. Capitel.

Über die Anlage und Entwicklung des Blutgewebes.

Im Sinne Wielowiejski's (58) wird hier unter dem sowohl morpho-, als physiologisch schwer zu definirenden Begriff Blutgewebe, für den ich in einer vorläufigen Mittheilung (25) die Bezeichnung haemosteatisches Gewebe vorschlug, vor Allem — die einzelnen Zustände sind ja viel mannigfaltiger — verstanden: 1. das eigentliche Blutgewebe, d. i. die Summe der sogenannten Blutzellen oder Haemocyten, 2. das gewöhnlich mit diesem Namen bezeichnete Fettgewebe und 3. das oenocytische Gewebe, d. i. der Inbegriff jener meist ganz losen oder nur in kleineren Verbänden vorkommenden Zellen, denen Wielowiejski wegen ihrer oft weingelben Farbe den etwas zweideutigen Namen Oenocyten[1] gab und die im Übrigen wegen ihrer Mannigfaltigkeit und ihrer verschiedenen Entwicklungszustände, so will es mir scheinen, fast ebenso schwer als die eigentlichen Blut- und Fettzellen scharf charakterisirbar sind.

Indem wir zunächst die Frage nach dem allfälligen genetischen Zusammenhang dieser und mancher anderer Gewebe bei Seite lassen, wollen wir vorerst die wichtigsten jener im Ganzen sehr dürftigen Angaben kennen lernen, welche die Anlage der oben angeführten einzelnen Complexe des haemosteatischen Gewebes betreffen.

Beachtenswerth erscheint da vor Allem die Beobachtung Weismanns (57, S. 82), dass die Lappen des Fettkörpers aus denselben kugeligen Embryonalzellen wie die Tracheenstränge bestehen, was nach der heutigen Kenntnis der Anlage der letzteren auf einen ectodermatischen Ursprung des Fettkörpers zu beziehen wäre. Dagegen lassen speciell bei den Aphiden Metschnikof (41) und Witlaczil (60) das fragliche Gewebe aus dem Mesoderm hervorgehen.

Tichomirof (52) hat das Verdienst speciell für das oenocytische Gewebe von *Bombyx mori*, das er Anfangs für eine Art Fettkörper hielt, es aber doch für „ein Organ sui generis", dem er den Namen „drüsenartiger Körper" gab, halten zu müssen glaubte, zu allererst den nach meinen Erfahrungen ganz unzweifelhaften Beweis erbracht zu haben, dass es vom Ectoderm in der Umgebung der Hinterleibsstigmen abstamme, weshalb ich in der Folge diese Oenocyten-Bildungsherde auch als parastigmatische Anlagen bezeichne.

Bei der Raupe haben die betreffenden Zellen eine sehr charakteristische Gestalt und sind ausserordentlich gross (bis 0·022*mm*). Die mit Tracheen versehene matrix propria umspinnt die einzelnen Zellen, die beerenartig an einem dickeren Tracheenzweige hängen. Ihren Ursprung nehmen die drüsenartigen Körper vom Ectoderm oder besser gesagt von der Matrix, weil ihre Differencirung erst nach der Bildung des Nervensystems erfolgt. . . . An dem im Xylogramm Fig. 47 dargestellten Querschnitt sieht man eine Zelle gerade im Moment, wo sie sich mit ihrer ganzen Masse von der Matrix losgelöst hat, wo aber ihr äusserer schmälerer Theil noch zwischen den Matrixzellen eingekeilt ist . . . Diese Zellen schnüren sich also, ähnlich den Nervenzellen, nicht eigentlich von der Matrix ab, sondern schlüpfen aus ihr heraus. Manchmal geht die Bildung des drüsenartigen Körpers so energisch vor sich, dass die Matrix an ihrer Ursprungsstelle einige Zeit nur als eine sehr dünne Brücke erscheint."

Im unmittelbaren Anschluss an Tichomirof beobachtete dann Korotnef (36) auch bei *Gryllotalpa* parastigmatische Oenocytenherde. „Die Zellen des Ectoderms (vergl. seine Fig. 42) vertiefen sich keulenartig ins Innere; nie habe ich dabei eine Abschnürung oder Theilung wahrgenommen. Je weiter die Zelle steigt, desto grösser und saftiger wird sie. In der Larve liegen diese Zellen als Klumpen reihenweise in der Nähe der Tracheen."

[1] Passender wären wohl Termini wie Kirro- oder Xantocyten.

Diesen klaren Befunden gegenüber erscheint Wielowiejski's Anschauung wohl etwas fragwürdig und unbestimmt. „Ich will hier" — sagt er — „andeutungsweise nur so viel erwähnen, dass ich mich einer Zurückführung das Blutgewebes auf das sogenannte secundäre Entoderm ziemlich anschliesse, besonders da ich selbst den directen embryologischen Zusammenhang einzelner Theile dieses Organsystems mit den Dotterballen constatiren konnte, wobei ich aber den ganzen Process mit dem Hertwig'schen Schema der Entwicklung des splanchnischen Mesoblastes in Einklang bringen möchte."

Wichtiger als diese sich zum Theil widersprechenden Ansichten erscheinen mir mit Rücksicht auf das Folgende insbesondere jene Angaben Wielowiejski's, die sich auf den segmentalen Charakter des Oenocytengewebes beziehen, wobei man sich freilich wegen der mangelnden Abbildungen kein genaueres Bild der Sachlage verschaffen kann.

Bei der *Chironomus*-Larve beschreibt er auf jeder Seite je eines Abdominalsegmentes — ob an allen, wird jedoch nicht gesagt — Gruppen aus fünf grossen Zellen von weingelber Farbe, die aber niemals Fetttropfen besitzen, sondern ein dichtes Protoplasma mit radiär gestreifter Rindenschichte zeigen. Ebenso gibt er bezüglich der *Corethra*- und *Culex*-Larve segmentweise im Abdomen auftretende (Maro-) Oenocyten an. Bei *Tipula* wird noch ausdrücklich bemerkt, dass die segmentalen Oenocyten nur im Abdomen, und zwar in der Mitte der Seitenlinie auftreten. Ähnlich wäre es auch bei den Musciden, wo die weingelben Zellen an Tracheen hängen. Bei *Cantharis* unterscheidet Wielowiejski nach Grösse, Form und Gruppirung dreierlei Oenocyten und gibt hinsichtlich jener Form, welche Gruppen von je 10 Individuen bildet, an, dass sie in der Nachbarschaft der abdominalen Stigmen liegen. Letzteres wird ferner auch unter Anderem von *Carabus violaceus* berichtet. Dagegen sollten bei den Hemipteren die Oenocyten unregelmässig zerstreute Gruppen bilden. Bei den Lepidopteren-Larven unterscheidet er ausdrücklich die grossen, „in der Nähe der abdominalen Stigmata befindlichen" Oenocyten vom eigentlichen Fettkörper, der von einer Membran umgeben und von Tracheen umsponnen wird.

K. Heider (30) beschreibt bei *Hydrophilus* im Stadium seiner Fig. 11 „zu den Seiten der Bauchganglienkette einen mächtigen Ectodermwulst x . . Wir finden ihn in diesem und dem folgenden Stadium an sämmtlichen Abdominalsegmenten wiederkehren und den Raum zwischen der Extremitätenanlage und den Tracheenstigmen einnehmen. Möglicherweise entsprechen sie nur späteren Muskelinsertionsstellen." Heider hält diese von ihm auf allen Figuren als ganz solide Körper dargestellten Ectodermwucherungen, wie ich weiter unten zeigen werde, mit Recht für identisch mit den von Tichomirof und Korotnef beschriebenen Bildungen. Wenn ich nun aber in meiner Keimstreifarbeit (23) diese Auffassung in Frage zog, so geschah es hauptsächlich auch deshalb, weil Heider diese Wülste nicht bloss den stigmatragenden, sondern allen Abdominalringen zuschreibt und weil sie zum Theile auch in der That mit den von mir oben beschriebenen parastigmatischen „Anhängen" zusammenfallen. Ausdrücklich muss noch erwähnt werden, dass Heider diese Bildungen in keinem Fall zum Fettkörper rechnet. Speciell das „dorsale Fettkörperband" leitet er nämlich — vergl. unter Anderem S. 60, sowie Fig. 129, 133, 157, 158, 161 und 162 — vom Mesoderm, beziehungsweise von der „Wand der Ursegmente" ab. Insbesondere auf Fig. 162 — im Stadium 12 Heider's — erscheint die Fettkörperanlage als eine Wucherung an der ventralen Seite der zum Theile schon mit dem Blastocoel communicirenden Mesoblastsäcke, und zwar zum Theile (Fig. 162) im unmittelbaren Zusammenhang mit der Genitalanlage.

Als unzweifelhaft makrooenocytische Ectodermbildungen erweisen sich weiterhin gewisse, von Wheeler (S. 362) am *Doryphora*-Embryo beschriebene, in Fig. 89 mit ad (corpus adiposum) bezeichnete Zellen, trotzdem sie ihr Entdecker, der Tichomirof's und Korotnef's Angaben nicht gekannt zu haben scheint, vom Enteroderm ableitet. „Sie wandern in der Leibeshöhle herum, schliessen sich aber zuletzt, namentlich im hinteren Theil des Embryo an die ectodermatische Körperwand an. Sie bleiben — während sie beständig an Grösse zunehmen — mehr oder weniger kugelig oder oval und in Verbindung mit der Körperwand, welche an den betreffenden Stellen ausgehöhlt erscheint." Wheeler hebt noch hervor, dass die Granulirung dieser, wie schon die Zeichnung lehrt, riesigen Zellen, mit ihrer Grössenzunahme spärlicher wird.

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

Schwieriger ist es zu sagen, ob oder inwieweit etwa der „*large granular fat body*" im Abdomen von *Blatta*, bezüglich dessen Wheeler (S. 351) angibt, dass er in den ersten fünf oder sechs Somiten einen queren Ballen bildet, auf eine wirklich segmentale Anlage zu beziehen ist.

In die Kategorie der segmentalen Oenocyten gehören dagegen wohl fast sicher die von Wheeler (64) bei *Zaitha fluminea* erwähnten und in Fig. 17 dargestellten dickleibigen „*adipose cells*" (ad). Sie liegen lateralwärts von den eingestülpten paraneuralen prosthypogastrischen Anhängen innerhalb einer stark vorspringenden Ectodermfalte und erscheinen zum Theil unmittelbar mit dem Ectoderm verbunden. Leider fehlt zur Sicherstellung des segmentalen Charakters dieser Bildungen die Angabe, ob sie thatsächlich auch in den übrigen Abdominalsegmenten vorkommen. Carrière (9) lässt bei *Chalicodoma* die Blutzellen, sowie den Fettkörper — die oenocytischen Gebilde werden von ihm nicht erwähnt — aus der „Mittelplatte", beziehungsweise aus dem Mesoderm hervorgehen.

Behauptungen von grosser Tragweite speciell hinsichtlich der Entstehung der Blutkörperchen, die mir indessen doch noch zu wenig sicher begründet erscheinen, stellt C. Schäffer (48) in einer jüngst erschienenen Arbeit auf.

Bei einer *Hyponomeuta*-Raupe glaubt er beobachtet zu haben, dass ein Theil des Fettkörpers auf einem embryonalen Stadium stehen geblieben sei und dass sich davon, also auch noch im postembryonalen Zustand, Blutkörperchen ablösen. Solche sollten dann ferner auch in gewissen Wucherungen der Tracheenmatrix ihren Ursprung nehmen. Ferner fänden sich am Hinterende der Muscidenlarven, und zwar in der Nähe der Stigmen Ectoderm-, beziehungsweise Hypodermis-Wucherungen, die er als gemeinsame Bildungsherde von Fettkörper- und Blutzellen ansieht. Indem ich bemerke, dass die Anschauung Schäffer's, nach der die Blutkörperchen gewissermassen wandernde oder lose gewordene Fettkörperzellen seien, unter Anderem bereits vor zwei Decennien auch von mir (13) ausgesprochen wurde, will es mir doch scheinen, dass zu einer näheren Begründung dieser an und für sich gewiss nicht unwahrscheinlichen Annahme doch eine weit eingehendere Analyse der betreffenden Gewebe nothwendig ist, als sie von Schäffer gegeben wird und ferner, dass diese schwierige Frage jedenfalls am Embryo leichter, als in den späteren differencirteren Zuständen zu lösen ist.

Identisch mit den bereits von Tichomirof bei *Bombyx mori* beschriebenen parastigmatischen Oenocyten dürften meiner Ansicht nach jene Zellen sein, welche in allerjüngster Zeit Verson-Bisson (58) am gleichen Object unter dem Namen „*cellule glandulari ipostigmatiche*" hinsichtlich ihres Verhaltens in verschiedenen embryonalen und postembryonalen Stadien einer sehr eingehenden und beachtenswerthen Analyse unterzogen haben. Die betreffenden, bei der Raupe zu Träubchen vereinigten Zellen zeigen eine fast continuirliche Grössenzunahme von 0·02—014 *mm* und ferner, wenigstens während der ersten Häutungsstadien, periodisch wiederkehrende Veränderungen des Plasmas und des Kerns. Bemerkenswerth ist unter Anderem das zeitweilige Auftreten von Plasma-Vacuolen. Auch soll in gewissen Stadien der zusammengezogene Kern einen Theil des flüssigen Inhalts vermittelst besonderer im Plasma sich bildender Gänge nach aussen entleert werden. „*Sono infallantemente glandulae, che versano fuori la propria secrezione, che la essudano quasi.*" Wahrscheinlich mischt sich diese Absonderung mit dem Blut und gibt ihm eine besondere Beschaffenheit.

Erwähnt sei noch, dass in jüngster Zeit Cholodkowsky (12) den Fettkörper von den Dotterzellen ableitet.

Ich will nun in Kürze über die Ergebnisse meiner eigenen einschlägigen Untersuchungen berichten, die sich hauptsächlich auf die oeno- oder xanthocytischen Gebilde beziehen.

Stenobothrus. Bei diesem Insect findet in der Nähe der abdominalen Stigmen eine ähnliche gruppenweise Ablösung von zu wahren Oenocyten sich entwickelnden Ectodermzellen statt, wie dies zuerst Tichomirof bei *Bombyx* beschrieben hat. Die erste sichere Andeutung dieser eigenthümlichen und, wie sich zeigen wird, sehr weit verbreiteten Differencirung fand ich an Querschnitten durch einen Embryo, an dem die dorsalen Mesoblastsäcke noch fast ihre ursprüngliche Form zeigen. Das Ectoderm der Seitenwand (Fig. 89 *Ec*) ist im Allgemeinen sehr dick. Es besteht aus langgestreckten Zellen, die derart in einander gekeilt sind, dass

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

ihre zum Theile spindelartigen Kerne stellenweise zwei Lagen zu bilden scheinen. In der Mitte der Seitenwand nun zeigen einige Zellen, beziehungsweise Kerne ein sehr abweichendes Aussehen. Sie sind nämlich zum Theile auffallend grösser als die umstehenden und besitzen Kugelgestalt. Eine dieser Makrocyten *Oe* liegt an unserm Schnitt ganz oberflächlich in der äussersten Reihe und da diese Zelle nicht viel grösser ist als die eigentlichen Ectodermzellen, so darf es wohl als ausgemacht angesehen werden, dass sie eben selbst eine Ectodermzelle ist. Sehr umfangreich sind dagegen die tiefer liegenden Elemente (Oe^1), die zum Theile auch schon etwas in die Mesodermlage ($v-l$) hineinragen.

Da um diese Zeit in der Region der fraglichen Zellen noch kein Enteroderm vorkommt, so ist die Annahme, dass die Makrocyten, wie dies bekanntlich Wheeler betreffs *Doryphora* thut, von dorther stammen, ganz und gar ausgeschlossen.

Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 93, *Oe*, von dem ich übrigens schon in früheren Arbeiten (Nr. 19, Fig. 1 links und 22, Fig. 128*g*) Abbildungen brachte. Die betreffenden Zellen sind jetzt im Vergleich zu denen ihrer Bildungsstätte von enormer Grösse und stellen von letzterer ganz separirte mitten im Mesoderm liegende, aus 8—15 Elementen bestehende Klümpchen dar, die, wie man sich an vollständigen Serien von Quer- und Längsschnitten leicht überzeugen kann, nur in den ersten acht Hinterleibssegmenten in gemessenen Zwischenräumen aufeinanderfolgen. Aus der Zeichnung ergibt sich ferner, dass jetzt alle Elemente dieser segmentalen Makrocytennester nahezu von gleicher Grösse sind und dass sie wegen des Druckes, den sie gegenseitig aufeinander ausüben, meist eine polyedrische Form besitzen. Der die kugeligen Kerne umgebende Plasmahof deutet auf manchen Präparaten schon durch eine schwach gelbliche Färbung den künftigen xantocytischen Charakter an.

Sehr lehrreich ist das einem nahezu reifen Embryo angehörige Flächenpräparat in Fig. 86. Ich erhielt es auf die Weise, dass ich das früher abgeschnittene Abdomen längs der Bauchlinie mit einer Nadel aufschlitzte und die beiden Lappen, nachdem früher der mit Dotter erfüllte Darm entfernt war, auseinanderbreitete. *vd* ist das acht abdominale Kammern aufweisende Rückengefäss, innerhalb dessen von Segment zu Segment als Ventile dienende gestielte Zellen vorkommen. a_3 *st*—a_8 *st* zeigt die Reihe der Stigmen. Oberhalb der letzteren, d. i. in der Nähe der Rückenplatten bemerkt man nun je eine flachausgebreitete Gruppe von durch ihre Grösse — der Kern misst 0·015 *mm* — die etwas gelbliche Farbe ihres Plasmas und die zum Theile (Fig. 87) sehr unregelmässigen scharf eckigen Umrisse auffallende Zellen (Oe_3, Oe_8), die hier, wie man auf den ersten Blick sieht, in der That nur auf die stigmatophoren Segmente beschränkt sind. Ausser diesen dicht geschlossenen Gruppen von Oenocyten bemerkt man dann noch Reihen von solchen, dis bis zum Stigma hinziehen und ferner noch einzelne zerstreute, zum Theile auch in unmittelbarer Nähe des Rückengefässes vorkommende Elemente.

Soviel ich weiss, wurde bisher nie die Frage in Erwägung gezogen, inwiefern etwa der eigentliche Fettkörper und das xanthocytische Gewebe genetisch zusammenhingen und hat speciell auch Wielowiejski in der oben citirten Schrift keine derartigen Beobachtungen mitgetheilt. Nun glaube ich bei *Stenobothrus* einen wirklichen Übergang des Oenocytengewebes in das corpus adiposum beobachtet zu haben. Letzteres besteht bekanntlich, wenigstens theilweise, aus Zellen, deren vacuolenreiche Plasmakörper nicht scharf von einander abgegrenzt sind, die vielmehr eine Art reticuläres Syncitium darstellen, in welchem die Kerne ziemlich unregelmässig zerstreut erscheinen. Ein derartiges Gewebe sah ich unter Anderem an einer im drittletzten Häutungsstadium befindlichen Larve, und zwar (vergl. den abdominalen Querschnitt, Fig. 110) an den Seiten des Abdomens unmittelbar unterhalb der Haut und im Anschluss an die dorsalwärts liegenden Hodenfollikel *te*. Fig. 85 zeigt eine beliebig herausgegriffene Partie dieses Gewebes bei starker Vergrösserung. Es liegt, wie man sieht, in der That ein plattenartiges, beziehungsweise am Querschnitt streifenartiges Syntitium vor, dessen Plasmabalken eine auffallend gelbliche Farbe besitzen. Unter den betreffenden Zellen sind aber einzelne *a*, die schärfer als die übrigen abgegrenzt sind, und die ferner durch ihren grossen Kern und durch ihr dichtes feinkörniges und gelbes Plasma, in welchem nur einzelne kleine Vacuolen sich befinden, ganz und gar den embryonalen Xanthocyten gleichen. Mit Rücksicht darauf und auf den aus der Figur ersichtlichen Umstand, dass zwischen den grosskernigen xanthocytenartigen Elementen und den meist kleinkernigen vacuolenreichen

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

Gebilden zahlreiche Übergänge vorhanden sind — die Zelle *b* z. B. ist nur zur Hälfte vacuolisirt — glaube ich nun annehmen zu dürfen, dass das vorliegende reticuläre Gewebe durch wiederholte Theilung, sowie durch immer weiter fortschreitende Vacuolisirung der embryonalen Xanthocyten entstanden ist.

Es fehlt mir im Augenblicke, abgesehen von der Zeit, auch das Material, um die Entwicklung des gesammten *Stenobothrus*-Fettkörpers ab ovo zu verfolgen; die gemachten Mittheilungen dürften aber genügen, um eine neue gründliche Untersuchung der Frage speciell bei diesem offenbar sehr günstigen Objecte anzuregen.

Zygaena. Fig. 80 zeigt einen etwas schief gerichteten Horizontalschnitt durch einen Embryo aus einem 7 Tage alten Ei, und zwar umfasst die abgebildete Partie die Strecke vom 3. bis zum 5. Abdominalsegment. Dieser Schnitt gleicht einigermassen dem von Verson-Bisson in seiner Fig. 1 dargestellten. Auch hier bemerkt man die am innern Ende zwiebelartig sich erweiternden Stigmentaschen (a_5—*st*), hinter denen sich je eine starke Cuticularborste *h* befindet. Im Raume zwischen den genannten Tracheenanlagen, und zwar zum Theile im unmittelbaren Anschluss an die äussere Hypodermis, die schon eine feine Cuticula abgesondert hat, fallen einem nun zunächst durch ihre bedeutende Grösse und ihre zum Theile blassgelbe Färbung charakterisirte Zellen *Oe* auf, die ich wegen ihrer ausgesprochenen Ähnlichkeit mit dem Oenocyten von *Stenobothrus* auch als solche bezeichne. Sie besitzen (Fig. 83) zum Theile einen auffallend eckigen Umriss und zeigen wie die *Stenobothrus*-Xanthocyten (Fig. 87) mitunter auch einen längeren Fortsatz. Dabei erscheint der Kern stets kugelig und lässt in der Regel ausser den gleichmässig vertheilten kleineren Chromatinkörperchen, die meist den Eindruck von Körnchen machen, noch ein grösseres Körperchen unterscheiden. Das Zellplasma erscheint bei mässiger Vergrösserung ganz dicht und erst bei Anwendung sehr starker Trockenlinsen — die homogene Immersion zeigt nichts wesentlich Neues — tritt eine feine Granulirung hervor. Diese Zellen liegen, ähnlich wieder wie bei *Stenobrothus*, theils in kleinen Gruppen von etwa 3—6 Individuen beisammen, theils finden sie sich einzeln. Speciell die von Verson-Bissson in Fig. 3, 4 und 5 gegebenen Abbildungen machen es höchst wahrscheinlich, dass die sogenannten *cellule ipostigmatiche* von *Bombyx* mit den beschriebenen in eine und dieselbe Gewebsgruppe gehören.

Fig. 81 vergegenwärtigt einen abdominalen Querschnitt durch ein etwas jüngeres Stadium. Die Oenocyten *Oe* liegen hier unmittelbar ventralwärts vom Stigma a_4—*st*, und zwar in einer nischenartigen Vorwölbung des Ectoderms, das an dieser Stelle auffallend verdünnt ist. Dies erinnert an die von Tichomirof bei *Bombyx* und von mir bei *Stenobothrus* geschilderten Zustände und spricht dafür, dass die Xanthocyten auch bei *Zygaena* durch eine locale Delamination des Ectoderms entstehen.

Ausser den xanthocytischen Gebilden findet man insbesondere auf dem Längsschnitt Fig. 80, noch andere z. Th. ganz lose Zellen, die sich (Fig. 82) vor Allem durch ihr ganz farbloses und stark vacuolisirtes Plasma, sowie durch ihre stets rundliche Contur von jenen unterscheiden. Auch ist ihr Kern i. A. etwas kleiner und hat mitunter eine excentrische Lage. Mit Rücksicht auf die bei *Stenobothrus* geschilderten Verhältnisse und auf den Umstand, dass nach Verson-Bisson die echten Oenocyten wenigstens in gewissen Stadien starke Vacuolenbildung zeigen, könnte man geneigt sein, zwischen diesen zwei Zellformen einen genetischen Zusammenhang anzunehmen. Da ich indessen bisher nie unzweifelhafte Übergänge zwischen ihnen fand und da ferner die blassen vacuolisirten Elemente, wie Fig. 80 und namentlich 81 zeigt, hauptsächlich in grösseren und vom Ectoderm weit entfernt liegenden Strängen auftreten, kommt es mir wahrscheinlicher vor, dass ein solcher Zusammenhang nicht besteht. Dies schliesst aber selbstverständlich nicht die Möglichkeit aus, dass auch sie vom Ectoderm aus ihren Ursprung nehmen, obwohl es mir wahrscheinlicher vorkommt, dass sie mesodermatischen Ursprungs sind.

Sphinx tiliae. An einem abdominalen Querschnitt eines Embryos aus einem 7 Tage alten Ei, den ich bereits in den Siebziger-Jahren anfertigte und zeichnete, findet man zwischen dem Ectoderm und den schon stark entwickelten Spinndrüsen und eingebettet im Mesoderm eine Gruppe grosser dicht aneinander gedrängter polyedrischer Zellen, die sich durch ein stark gelb gefärbtes Plasma auszeichnen und in ihrer ganzen

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

Erscheinung so vollständig mit dem von *Stenobothrus* in Fig. 93 veranschaulichten Verhalten übereinstimmen, dass ich hier von einer Wiedergabe der betreffenden, hauptsächlich die Mesenteronbildung darstellenden Zeichnung Umgang nehmen kann.

Diese Übereinstimmung zwischen sonst so verschiedenartigen Formen erscheint mir aber deshalb sehr bedeutungsvoll, weil wir daraus schliessen dürfen, dass die makrocytischen Segmentalorgane innerhalb der Insectenclasse wohl eine sehr weite Verbreitung besitzen.

Mantis. An abdominalen Querschnitten durch fast reife Embryonen (Fig. 72) findet man im vas dorsale eine körnig-krümmlige Masse, offenbar geronnenes Blutserum, und darin zerstreut im Ganzen ziemlich spärlich vertretene eigenthümliche Zellen, die ohne allen Zweifel als Blutkörperchen zu deuten sind. Diese letzteren zeigen nun insoferne einen xanthocytischen Charakter, als sie, wie Fig. 73 *hc* veranschaulicht, ein auffallend gelb bis bräunlichgelb gefärbtes Plasma besitzen. Ihre Form ist, wie man es auch in der Regel an den vereinzelt auftretenden echten Xanthocyten findet, abgerundet, also nicht scharfeckig, wie bei den zu grösseren Gruppen verbundenen Oenocyten Ähnliche körnige Anhäufungen mit den kleinen charakteristischen gelb gefärbten Zellen, wie im Herz selbst, bemerkt man dann ferner, und zwar z. Th. in sinusartig umgrenzten Räumen auch an andern Körperstellen. So sieht man z. B. — ich habe die betreffenden Räume blass rosa mit kleinen tiefrothen, den tingirten Kernen der Zellen entsprechenden Punkten markirt — eine solche Blutlacune (hc_1) zwischen der Rückenhaut und den dorsalen Hautmuskeln (*mu*), ferner (hc_2) zwischen dem pericardialen Gewebe und dem Darm, dann (hc_4, sowie Fig. 75 *hc*) in der Nähe der Stigmen, bezw. zwischen der Haut und den Dorsoventalmuskeln (*mu'*) und endlich (hc_3) unmittelbar unter der ventralen *Hypodermis.*

Woher diese xanthocytoiden Zellen stammen, vermag ich vorläufig leider nicht anzugeben; ich wollte zunächst nur künftige Forscher auf sie aufmerksam machen und die Möglichkeit andeuten, dass sie vielleicht mit den von Wielowiejski bei verschiedenen Insecten angegebenen Microöenocyten übereinstimmen, bezw. dass sie, wie wir es wenigstens von den Oenocyten mancher Insecten jetzt mit voller Bestimmtheit wissen, gleichfalls vom Ectoderm aus ihren Ursprung nehmen.

Was den Fettkörper von *Mantis* betrifft, so erscheint er an dem Reifestadium sich näherden Embryonen schon sehr stark entwickelt und findet man ihn namentlich lateral- und ventralwärts im engen Anschlusse an den Darm, bezw. an die Genitaldrüsen (Fig. 72 *gn*). Er fällt bei noch nicht in Öl aufgehellten Schnitten sofort durch seine im auffallenden Licht weisse, im durchfallenden dunkle Farbe auf. Dieses Aussehen ist bedingt durch zahlreiche in ihm eingebettete kleine kugelige, sehr stark lichtbrechende Körnchen von bei starker Vergrösserung gelblicher Farbe, die, wie in Fig. 75 bei *ca* dargestellt wird, ein unregelmässiges, z. Th. dendritisch verlaufendes Maschenwerk bilden. Da die Murexidprobe ein absolut negatives Ergebnis lieferte, dürfte es sich da wohl nicht um Harnstoffconcretionen, sondern um staubartige Fetttröpfchen handeln. Nach längerer Einwirkung des Aufhellungsmittels (Cedernholz- und Nelkenöl) verschwindet die dendritische Zeichnung und zeigt sich der Fettkörper (Fig. 73 *ca*) als ein reticuläres Syncitium mit ziemlich regelmässigen, die kugeligen Kerne einschliessenden Maschenräumen.

Musciden. An Querschnitten durch halbreife *Lucilia*-Embryonen stellte ich auf Taf. IV meiner Musciden-arbeit (22) oberhalb der Bauchganglienkette eine spaltförmige Höhlung dar, in welcher ich einzelne meist spindelförmige Zellen beobachtete. Diese Zellen, die wohl fast sicher als die ersten Blutkörperchen zu deuten sind, fallen — was in der betreffenden Figur nicht ersichtlich gemacht ist — im Gegensatz zu den umgebenden Mesodermzellen durch ihr gelbliches Plasma auf und erinnern, wie ich durch genaue Vergleichung constatirte, überhaupt sehr an die oben beschriebenen xanthocytischen *Mantis*-Blutzellen. Davon, dass diese Zellen, wie Schäffer angibt, von Ectodermwucherungen ausgehen, konnte ich seinerzeit nichts beobachten, will aber selbstverständlich einen derartigen Ursprung nicht leugnen. Zur Klarstellung dieser wichtigen Frage schiene mir's aber jedenfalls besser vom Embryo als von der schon ausgeschlüpften Larve auszugehen.

Hydrophilus. Während in den bisher betrachteten Fällen eine vom Ectoderm ausgehende segmentale, bezw. parastigmatische Bildung von haemosteatischem Gewebe durch eine besondere Art Delamination, d. i.

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

auf die Weise vor sich geht, dass einzelne Zellen aus dem Verbande des Ectoderms heraustreten und in die Tiefe sinken, habe ich zunächst bei Hydrophilus noch eine andere bisher unbekannte Entstehungsart, nämlich durch locale Einstülpung oder Invagination kennen gelernt.

An Embryonen, die etwas jünger sind als das in Fig. 1 dargestellte Stadium, sieht man schon bei Lupenvergrösserung die erste Andeutung dieser Bildungen, und zwar in Gestalt eines kleinen, fast unmittelbar hinter jedem Abdominalstigma gelegenen Grübchens. Überaus klar treten dann diese metastigmatischen Ectodermsäckchen an gut isolirten Keimstreifen, so z. B. am Präparat Fig. 14 und 15 hervor. Speciell am ersteren Präparat zeigen sie sich bei durchfallendem Licht als helle kreisrunde Stellen (a_1 m), die von einem dunkeln ringförmigen Rahmen umschlossen sind. Diese auffallenden Bildungen stellte ich auch bereits, was Heider unbeachtet liess, in Fig. 4 (tr_2—tr_4) meiner Polypodicarbeit dar, deutete sie aber auf Grund des Flächenbildes irrthümlich als Tracheensäcke und meinte solche auch, was, wie Fig. 14 lehrt, nicht der Fall ist, an einem minder gelungenen Präparat am *Metathorax* zu erkennen.

Gleich den Stigmentaschen stellen auch die metastigmatischen Säckchen anfangs eine relativ weite Einstülpung dar (Fig. 14), es findet aber bald eine derartige Zusammenschnürung der äusseren Mündung statt, dass letztere, wie Fig. 15 zeigt, sehr bedeutend kleiner als das eigentliche Stigma ist. Am eben erwähnten Präparat Fig. 15 überzeugte ich mich auch, dass die fraglichen Gebilde auf den stigmenlosen letzten Segmenten vollständig fehlen.

Eine sichere Deutung der beschriebenen Flächenbilder erlauben aber erst entsprechende Sagittalschnitte. Am einschlägigen Diagramm, Fig. 28, bemerkt man unmittelbar hinter jeder Stigmentasche a_2 st eine zweite minder tiefe Einstülpung a_2 m, die eben den fraglichen Säckchen entspricht. Letzteres ist nicht zu verwechseln mit der nächstfolgenden (β), bezw. mit der vor dem nächsten Stigma befindlichen Einsenkung (α), die der hier sehr deutlichen Grenzfurche zwischen den auf einander folgenden Segmentplatten zugehört. Letztere Depression ist viel seichter und bilden ihre Ränder eine ∫ Figur. Werden die Säckchen, wie bei a_4 m schief getroffen, so erscheinen sie als wulstartige Verdickungen des Ectoderms, in deren Mitte ein kleines Lumen sichtbar ist.

Ein etwas älteres Stadium dieser Bildungen führt der Schnitt Fig. 29 und 30 vor Augen. Die Einstülpungsöffnung ist z. Th. bis auf einen schwachen Überrest fast ganz verschwunden und stellt das frühere Säckchen einen inneren knopfartigen Vorsprung dar. Indessen ist die Entstehungsweise dieser inneren Vorsprünge insoferne noch deutlich zu erkennen, als die Reihe ihre Kerne (Fig. 30 a_3 m) eine scharfe Bogenlinie bildet.

Noch etwas später (Fig. 44 a_3 m) ist fast jede Spur der vorhergegangenen Invagination verwischt und findet in diesen zapfenförmigen Gebilden, wie man aus der Anordnung der dicht gedrängten Kerne entnehmen muss, eine sehr lebhafte Vermehrung der Zellen statt. Dieses Stadium ist es, das Heider allein zur Anschauung bringt, wobei ihm der metastigmatische Charakter der betreffenden Anlage auch insoferne unklar blieb, als er sie (vergl. oben) zwischen die Stigmen und die paraneuralen Extremitätenansätze verlegt.[1] Eine Flächenansicht dieses Stadiums gibt Fig. 16. Die betreffenden Gebilde (a_2 m, a_3 m) liegen z. Th. auch jetzt noch hinter den Stigmen, sie breiten sich aber auch schon ein wenig seitwärts gegen die Neurallinie aus, wo ihre Umgrenzung undeutlich wird. Irrthümlicherweise habe ich diese wulstartigen Gebilde in meiner Keimstreifarbeit (23, Fig. 42 la_4 α) als laterale oder parastigmatische Anhänge gedeutet; letztere fallen z. Th., wie Schnitte zeigen, allerdings mit den metastigmatischen inneren Wülsten zusammen, zeigen aber ihre stärkste Vorwölbung etwas vor den fraglichen Wucherungen und dehnen sich auch mehr seitswärts aus; zudem sind sie in diesem Stadium noch sehr schwach entwickelt.

Eigenthümliche Bilder, die einen anfangs leicht in Verwirrung setzen können, geben die Sagittalschnitte im Stadium des Hüllenrisses. Gehen wir vom Schnitt Fig. 33 aus, der genau durch die Stigmenlinie a_3—st, a_4—st gelegt ist, so vermissen wir da in der Gegend der metastigmatischen Gebilde den inneren Ectoderm-

[1] Es ist übrigens möglich dass Heider's Zapfen gar nicht den meta-, sondern den prostigmatischen Wucherungen entsprechen.

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

vorsprung; finden aber dafür zu unserer Überraschung unmittelbar vor den Stigmen einen solchen. Die betreffenden prostigmatischen Wucherungen a_3p, a_4p stellen einen meist scharf umgrenzten rundlichen Haufen von Zellen dar, der dem äusseren Ectoderm unmittelbar anliegt. Da letzteres ferner an der Berührungsstelle einen schwachen Ausschnitt zeigt, bez. dünner als in der Umgebung ist, so zieht man unwillkürlich die bei *Bombyx, Zygaena* und *Stenobothrus* beschriebenen Zustände zum Vergleich heran und kommt zur Annahme, dass die in Rede stehende prostigmatische Wucherung eine Art Delaminationsproduct des Ectoderms ist. Diese Auffassung gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass an Schnitten, die etwas weiter dorsalwärts liegen (Fig. 40), das Ectoderm an den entsprechenden Stellen nach innen zu linsenartige Verdickungen aufweist, die von der Mutterlage nur zum Theile abgesondert erscheinen, in der Mitte aber continuirlich in sie übergehen. Untersuchen wir nun ferner einen dritten Schnitt (Fig. 34), der ventralwärts von den Stigmen aber nahe der Wand der Stigmentracheen geführt ist, so finden wir auch hinter den Stigmen wieder je eine dem Ectoderm sich unmittelbar anschliessende Zellenwucherung (a_4 m), die z. Th. auch noch den Umriss der metastigmatischen Säckchen aufweist. Dieses Verhalten lässt offenbar darauf schliessen, dass die metastigmatische Wucherung während der letzten Zeit sich noch etwas mehr ventralwärts ausdehnte, als es uns das Flächenbild Fig. 16 zeigt.

Weiters ist nun aber zu beachten, dass noch etwas weiter ventralwärts (a_5p, a_5m) die prostigmatische mit der metastigmatischen Wucherung in Eins zusammenfliesst. Ist es nun auch meines Erachtens ganz gut denkbar, dass hier eine parastigmatische Einwucherung von Ectodermzellen auf eine doppelte Weise, nämlich durch Delamination und durch Invagination erfolgt, so besteht doch auch, wie sich aus dem eben Mitgetheilten ergibt, die Möglichkeit — die genaue Feststellung des Vorganges stösst auf ausserordentliche Schwierigkeiten — dass die prostigmatische Zellanhäufung nur ein nach vorne verschobener Theil der metastigmatischen Wucherung ist.

Bekanntlich hat Heider die metastigmatischen *Hydrophilus*-Gebilde als „dieselben" Verdickungen wie bei *Bombyx* und *Gryllotalpa* bezeichnet. Wenn ich mich nun seinerzeit gegen eine solche Vergleichung aussprach, geschah es auch aus dem Grunde, weil, was Heider unerwähnt lässt, die betreffenden Wucherungsproducte ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten. Während nämlich die abgelösten parastigmatischen Ectodermzellen von *Bombyx* und *Gryllotalpa* in dem Masse, als sie in das Mesoderm vorrücken, ganz auffallend an Grösse zunehmen, haben diese Elemente, wie Fig. 35 a_4m veranschaulicht, bei *Hydrophilus* auch noch einige Zeit nach ihrer Ablösung erstens alle die gleiche Grösse und bleiben dieselben überhaupt verhältnismässig sehr klein. Dieser Umstand macht es in gewissen Stadien und zumal dort, wo sie nur, wie z. B. am Schnitt Fig. 33, in geringer Menge vorkommen, fast unmöglich, sie mit voller Sicherheit von den wahren Mesodermzellen zu unterscheiden. Im tingirten und aufgehellten Zustande erscheinen sie (Fig. 36) als blasse schwach granulirte, z. Th. etwas polyedrisch abgeflachte Kugeln mit einem gleichgestalteten Kern, der sich von dem anderer Ectodermelemente nicht scharf unterscheiden lässt, in der Regel aber um ein Geringes grösser ist.

Allem Anscheine nach gehen die parastigmatischen Zellen sehr rasch weitere Differencirungen ein; ich bin jedoch leider nicht im Stande, hierüber Näheres anzugeben. Im nächstfolgenden Stadium nämlich, das ich hierauf untersuchte — dem Stadium des engen, aber noch nicht in den Dotter versenkten Rückenrohres, Fig. 3, — ist die erwähnte Differencirung bereits vollzogen. An den Stellen, wo früher die parastigmatischen Zellanhäufungen lagen, fand ich nun dreierlei Elemente vor. Erstens Zellen (Fig. 37 *ca*, Fig. 38 *b*), die im Wesentlichen mit den oben beschriebenen übereinstimmen und die z. Th. mit den Tracheenverzweigungen verbunden sind. Zweitens Zellen (Fig. 37 *ca'*, Fig. 38 *a*), die insoferne den Charakter echter Fettkörperzellen besitzen, als ihr Kern eine ganz excentrische, der Anschwellung eines Siegelringes entsprechende Lage einnimmt und bei denen der Zellleib eine grosse, vielleicht von einem Fetttropfen ausgefüllte Höhlung besitzt. Drittens sieht man endlich einzelne lose und mässig grosse xanthocytenartige Körperchen (Fig. 37 *Oe*, Fig. 38 *c*). Letztere konnte ich (Fig. 24 *Oe*) auch noch in den Endstationen nachweisen, wo mir der gelbe Farbenton ihres Plasmas noch intensiver erschien. Ausdrücklich sei aber noch betont, dass hier, bei *Hydrophilus*, speciell auch für die

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

oenocytischen Elemente der strenge Nachweis ihrer Abkunft von den parastigmatischen Ectodermwucherungen nicht erbracht ist.

Auf die Frage, inwieweit etwa diese Gewebe oder doch einzelne ihrer Elemente von der oben erwähnten mesodermatischen Fettkörperanlage Heider's abzuleiten sein möchte, hoffe ich in einer späteren Arbeit näher eingehen zu können. Auf Grund der mir gegenwärtig von *Hydrophilus* und *Melolontha* vorliegenden Zeichnungen kann ich mich Heiders Darlegung vorläufig nicht ohne Weiteres anschliessen.

Melolontha. Aufmerksam gemacht durch die Befunde bei *Hydrophilus*, durchmusterte ich von Neuem wieder meine Präparate isolirter Maikäfer-Keimstreifen und fand in der That auf einigen derselben — es sind solche aus 13 bis 14 Tage alten Eiern — unzweifelhafte Andeutungen metastigmatischer sackförmiger Einstülpungen, deren Flächenbild (Fig. 20 $a_1 m$, $a_3 m$) so sehr mit dem von *Hydrophilus* (Fig. 14) übereinstimmt, dass ich es nicht weiter zu beschreiben brauche. Leider geben aber die mir vorliegenden Schnitte der nächsten Stadien keinen sicheren Aufschluss über die weitere Differencirung dieser Bildungen.

Erst in relativ späten Stadien, unmittelbar vor dem Hüllenriss konnte ich das Vorkommen relativ riesiger Xanthocyten constatiren. An den betreffenden Schnitten (Fig. 68) fallen in der Leibeshöhle eigenthümliche unregelmässig zerstreute runde Körperchen auf, die ich anfangs wegen ihrer kolossalen Grösse und ihrer z. Th. dunkelbraunen Farbe für fremdartige, zufällig in das Präparat hineingekommene Gebilde hielt. Fig. 69 gibt bei stärkerer Vergrösserung eine ungefähre Vorstellung dieser Riesen-Xanthocyten, die z. Th. einen Durchmesser von 0·016 *mm* erreichen. Auffallend ist daran noch, dass ihr Kern zuweilen (*Oe—k*) gar kein Karmin aufnimmt und gleichfalls bräunlich-gelb gefärbt erscheint. Von den ihnen sonst offenbar verwandten Bildungen bei *Bombyx* und *Stenobothrus* unterscheiden sich die embryonalen *Melolontha*-Xanthocyten zunächst durch ihre sehr ungleiche Grösse und dann vor Allem dadurch, dass sie nie in grösseren Verbänden auftreten.

Lina. Da ich schon bei zwei Käfern metastigmatische Einstülpungen gefunden hatte, suchte ich solche selbstverständlich auch beim dritten mir seit langem embryologisch genauer bekannten *Coleopteron* und — so scheint es mir — nicht erfolglos. Ich sehe nämlich an mehreren beiläufig 4 Tage alten Eiern entnommenen Keimstreifen Fig. 19 hinter jedem der hier stark in die Quere gezogenen schmal-spaltenförmigen Abdominalstigmen ($a_1 st$, $a_4 st$) eine zweite dem Stigma parallele Spalte ($a_1 m$, $a_4 m$), so zwar, dass man wirkliche Doppelstigmen vor sich zu haben glaubt.

Wie der Schnitt Fig. 84 veranschaulicht, findet man ferner, ganz so wie bei *Hydrophilus* und *Melolontha* in späteren Stadien auch hier in der Nähe der Seitenwände zahlreiche zerstreute Oenocyten *Oe*. Diese erscheinen mir aber hier blässer und erreichen nach meinen bisherigen Erfahrungen nicht den riesigen Umfang der *Melolontha*-Oenocyten. Der eventuelle Zusammenhang zwischen ihnen und der an Schnitten erst genauer zu prüfenden metastigmatischen Einstülpung bleibt aber vorläufig auch hier noch unbekannt.

Würden die metastigmatischen Ectodermeinsackungen nicht, wie es wenigstens für *Hydrophilus* von mir ziemlich sicher erwiesen wurde, die Anlage besonderer Binnengewebe darstellen, so könnte man vielleicht daran denken, sie als provisorische, z. B. etwa als drüsenartige Embryonalorgane, bezw. als phylogenetische Überreste anzusehen. Wie die Verhältnisse aber liegen, kann man diese Einstülpungen in gewissem Sinne, d. i. mit Rücksicht darauf, dass sie zur Vergrösserung des Binnengewebes in Beziehung stehen, der Gastralfalte an die Seite setzen, mit der sie aber selbstverständlich morphologisch in keinem näheren Zusammenhang stehen.

Der Umstand, dass diese Einsackungen ausschliesslich im unmittelbaren Anschluss an die abdominalen Stigmentaschen und auch ganz oder fast gleichzeitig mit diesen entstehen, lässt ferner die Annahme nicht als unbegründet erscheinen, dass beiderlei Einstülpungen ursprünglich aus einer gemeinsamen Einsackung hervorgehen.

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

Jedenfalls scheint es mir, dass man bei der Vergleichung der Stigmentaschen mit den Segmentalorganen der Würmer auch auf diese Verhältnisse Rücksicht nehmen muss.

IV. Capitel.

Über die Entwicklung der Ganglienkette.

Bezüglich des vordersten Abschnittes, d. i. des Gehirns, wurde bereits in meiner letzten Arbeit (23), auf die ich hinsichtlich der Literatur unseres Gegenstandes verweisen muss, hervorgehoben, dass es mir z. Th. mit Ausnahme von *Hydrophilus* bei keiner der vielen untersuchten Formen bisher gelungen ist, die zuerst von Patten bei *Acilius* nachgewiesene Gliederung in drei aufeinander folgende primäre und den Stamm-Ganglien vergleichbare Metameren aufzufinden.

Nun stellt aber Wheeler in seiner *Doryphora*-Arbeit speciell in Bezug auf diesen Käfer, und zwar in der oft citirten schematischen Übersichtsfigur 72 nicht bloss eine Dreitheilung jeder Hirnhemisphäre, sondern auch — ganz wie Patten — eine correspondirende Trimerie des Augenganglions dar. Dies veranlasste mich, zunächst meine zahlreichen *Lina*-Präparate neuerdings durchzumustern; ich vermag aber die erwähnte Gliederung nicht zu erkennen. Ebensowenig gelang es mir bisher, speciell bei *Lina* das von Wheeler angegebene sog. intercalare Ganglion — zwischen dem Gehirn und dem Prognathalganglion — aufzufinden und die in Fig. 34 und 35 meiner letzten Arbeit genau nach der Natur gemachten Abbildungen sprechen auf das entschiedenste gegen die Existenz eines solchen. Speciell am Präparat Fig. 34 gehen die zum Gehirn führenden Commissuren unmittelbar aus dem Prognathalganglion hervor und letzteres zeigt nicht mehr die geringste Spur davon, dass es etwa ein Doppelganglion sei.

Mit Rücksicht darauf, dass Nusbaum (46) in seiner Fig. 16 an einem jungen *Meloë*-Embryo hinter dem Mund und etwas einwärts von den Fühlern — aber vor dem Mandibel- oder Prognathalsegment — ein paar flache lappenartige Gebilde — „intumescentiae inter 1um et 2um segmentum capitis“ angibt — möchte ich mir die Bemerkung erlauben, dass es sich damit vielleicht ähnlich verhält, wie mit den von Tichomirof als sog. zweite Unterlippe bezeichneten Theilen, die, wie in meiner letzten Arbeit gezeigt wurde, wahrscheinlich mit den Lappen des Prostenteroderms identisch sind. Zu dieser Ansicht führen mich auch meine Studien bei *Meloë scabriusculus*.

In einer vorläufigen Mittheilung[1] berührt auch Cholodkowsky die Frage nach dem Aufbau des Ganglion supraoesophageum, von dem er, unbekannt, wie es scheint, mit Patten's, meinen (17) und Heider's Angaben, behauptet, dass es bisher „allgemein für einfach“ gehalten worden sei. Aus dem Umstand, dass er bei *Blatta germanica* jederseits drei sog. Herde von Punktsubstanz auffand, während nach ihm die einfachen Bauchmarksganglien blos einen solchen Herd besitzen sollen, schliesst er, dass das Gehirn „aus drei Ganglien zusammengesetzt wird.“ Ich möchte mir erlauben, darauf hinzuweisen, dass die einzelnen Bauchmarksganglien, wie aus meiner letzten Schrift sowie aus den vorliegenden Abbildungen (Fig. 18, 39, 42, 49) erhellt, vielfach zwei Paare von sog. Punktsubstanzherden bezw. von Quercommissuren (helle, kernlose Flecke) besitzen, Cholodkowsky's Schlussfolgerung also jedenfalls nicht allgemein zutreffend erscheint.

Auch scheint es mir, dass Cholodkowsky's Anschauung bezüglich der Trimerie des *Blatta*-Gehirns mit der von ihm nicht erwähnten ausgezeichneten Darstellung des gleichen Objectes beim entwickelten Insect in Miall und Denny's „The Cockroach“ (43) nicht leicht in Übereinstimmung zu bringen ist.

---

[1] Cholodkowsky N., Über die Entwicklung des centralen Nervensystems bei *Blatta germanica* (Zool. Anzeiger 1891, Nr. 360, S. 115.

Hinsichtlich der Structur der sogenannten Punktsubstanz, die aus feinsten knotigen Fäserchen besteht, vergleiche man die auf diesem Gebiete epochemachende Arbeit von Retzius: Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. (Biolog. Untersuchungen. Stockholm 1890.

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

Am meisten spricht aber das von mir auf das genaueste studirte Verhalten bei *Meloë scabriusculus* gegen Cholodkowsky's Gehirn-Theorie. Hier zeigen nämlich die oberen Schlundganglien thatsächlich nur einen Punktsubstanzherd, während u. A. die Brustganglien deren je zwei besitzen.

Auch überzeugte ich mich an zahlreichen neuen Präparaten von *Hydrophilus* und *Gryllotalpa*, dass hier eine wirkliche Metamerie des Gehirns in keinem Embryonalstadium besteht.

Eine besondere Aufmerksamkeit schenkte ich dann der Frage nach der Anzahl der primären Hinterleibsganglien. Bekanntlich (23) hat u. A. Heider hinsichtlich des *Hydrophilus* auf die Möglichkeit hingewiesen, dass vielleicht auch das Analsegment eine Ganglienanlage besitze, so dass dann im Ganzen 11 primäre Abdominalknoten vorhanden wären. Dem gegenüber habe ich in meiner letzten Arbeit bei mehreren Insecten den Beweis geführt, dass nur 10 Ganglien vorkommen, bezw. dass das Analsegment ganglienlos ist.

Nun muss ich aber diese Frage neuerdings berühren, und zwar mit Rücksicht auf Wheeler's Darstellung bei *Doryphora*. Dieser Forscher stellt nämlich, in der mehrgenannten Fig. 72, das Analsegment zwar gleichfalls als ganglienlos dar, er nimmt aber, wie schon oben erwähnt wurde, vor der Analplatte nicht 10, sondern 11 Abdominalsegmente an und zeichnet auch im letzten derselben in deutlichster Weise eine Ganglienanlage, so dass also *Doryphora* 11 Abdominalganglien besässe.

Ich habe nun in der letzten Zeit zunächst speciell verschiedenalterige Keimstreifen von *Lina*, sowie von *Meloë* und *Gryllotalpa* wieder untersucht, kann aber, mit Ausschluss des Analsegmentes, nur 10 Abdominalsegmente und dem entsprechend auch nur 10 Abdominalganglien-Anlagen unterscheiden.

Ausserdem nahm ich, um endlich doch einmal diese für die Auffassung des Insectenleibes so wichtige Frage endgiltig zu erledigen, die Gelegenheit wahr, die primäre Abdominalganglienkette zweier Insecten neuerdings an isolirten Keimstreifen sowohl als auch an Sagittalschnitten zu studiren.

Ungemein lehrreich erscheint mir da vor Allem der isolirte *Hydrophilus*-Keimstreif in Fig. 17. Die in ihrer ganzen Ausdehnung auf das deutlichste sichtbare Abdominalganglienkette scheint auf den ersten Blick bloss neun Knoten aufzuweisen. Bei genauerem Zusehen erkennt man aber, dass die hinterste Anschwellung $a_{9+10}g$ ein Doppelganglion ist. Letzteres zeigt sich nun besonders klar am Sagittalschnitt Fig. 42. Wie ich schon seinerzeit hervorhob, zeigen die meisten Ganglien so z. B. a_6g bis a_8g deutlich zwei getrennte Quercommissuren, bezw. Punktsubstanzherde, die am Sagittalschnitt jederseits als zwei hinter einander liegende vom Karmin nicht gefärbte helle Flecken sich darstellen. Die letzte Anschwellung ($a_9g, a_{10}g$) lässt nun auf den ersten Blick auch nur zwei solcher Flecke erkennen. Es zeigt sich indess bald, dass jede der genannten kernlosen Stellen ein nierenförmiger Doppelfleck ist, oder, präciser ausgedrückt, aus zwei hart an einander gerückten Flecken besteht. Wäre nun, so darf man wohl mit aller Sicherheit schliessen, in dieser Anschwellung ausser dem 9. und 10. Ganglion auch noch ein 11. vorhanden, so würde sich dessen Gegenwart gewiss wenigstens durch eine dritte helle Stelle verrathen. Eine solche ist aber wie die genaue Musterung der ganzen Schnittserie darthut, absolut nicht vorhanden. Aus diesem Grunde dürfte es nun wohl feststehen, dass bei *Hydrophilus* wirklich nur 10 Abdominalganglien zur Anlage kommen.

Am Präparat Fig. 18, das die Ganglienkette gleichfalls in ihrer ganzen Länge auf das schönste hervortreten lässt, ist dann u. A. zu sehen, dass hier das 8. Abdominalganglion, welches schon im früher beschriebenen Stadium mit dem letzten Doppelganglion enge verknüpft war, vollständig mit diesem zu einem Trippelganglion ($a_{8+9+10}g$) zusammenschmolz. Das Gleiche zeigt ferner der mediane Längsschnitt in Fig. 49 und erkennt man hier am letzten Trippelganglion $a_{8+9+10}g$ die drei Paare von Quercommissuren fast ebenso schön wie am gnathalen Trippelganglion $g_{1+2+3}g$. Auch hier ist am letzteren, wie ich noch erwähnen will, keine Spur eines sog. Intercalarganglions wahrzunehmen.

Lehrreich für die Beurtheilung der primären Anzahl der Insecten-Abdominalganglien erscheint mir dann der Medianschnitt durch ein 103 Tage altes *Stenobothrus*-Ei in Fig. 9. Wie an den meisten Ganglien zu erkennen ist — vergl. auch 23. Fig. 54 — liegen hier die beiden Quercommissuren sehr nahe beisammen und sieht man daher, wenigstens in diesem Stadium, fast überall nur einen ungefärbten Fleck. Solcher Ganglien unterscheidet man am Hinterleib abermals blos 10 ($a_1g - a_{10}g$). Hinter dem 10. Abdominaleinschnitt, d. i. also

im 11. oder analen Segment a_{11}, ist keine Spur eines Ganglions sichtbar. Ferner lehrt die genaue Untersuchung des letzten oder 10. Ganglions, dass da nur ein heller Fleck ist, wesshalb dieses Ganglion auf keine Weise als Doppelganglion aufgefasst werden kann.

Dass sich im Endsegment kein Ganglion differencirt, sieht man besonders klar noch an jungen *Gryllotalpa*-Keimstreifen, auf die ich wohl in einer folgenden Arbeit zurückkomme.

In seiner Fig. 48 stellt Wheeler (63) das Verhalten der Ganglienkette bei einer ausschlüpfenden *Blatta germanica* höchst auffallenderweise so dar, als ob nur sechs einfache — d. i. mit je einem hellen Fleck versehene — Abdominalganglien vorhanden wären, wobei das angeblich letzte d. i. 6. Ganglion in das 7. Segment fiele.

Diese Darlegung bestimmte mich, speciell die Endstadien von *Stenobothrus* hinsichtlich der Ganglienkette an Sagittalschnitten durch den ganzen Embryo einer möglichst genauen Analyse zu unterwerfen.

Am Schnitt Fig. 98 zeigt sich nun Folgendes. Im Gegensatz zu *Hydrophilus*, wo bloss die hintersten drei Abdominalganglien sich zu einem scheinbar einfachen Knoten concentriren, wo aber die übrigen (Fig. 49) alle frei bleiben, findet bei *Stenobothrus* auch eine Concentrirung der vordersten Abdominalknoten statt. Es verschmilzt nämlich — was übrigens auch für andere Insecten u. A. durch Brandt gezeigt wurde — das erste Abdominalganglion (a_1g) vollständig mit dem Metathoracalganglion (th_3g) und die zwei folgenden Knoten (a_2g, a_3g) legen sich derart enge an dieses Doppelganglion an, dass man fast von einem vierfachen oder Tetrakiganglion reden könnte. Die weiter nach hinten folgenden drei nächsten Ganglien (a_4g—a_6g) liegen z. Th. um mehr als eine Segmentbreite auseinander und sind also, wie solches u. A. von mir schon vor langer Zeit bei *Gryllotalpa*[1] (14, Taf. II, Fig. 8) gezeigt wurde, im Vergleich mit dem primären Lagerungsverhältniss gleichfalls dislocirt.

Das End-Trippelganglion ($a_{8+9+10}g$) lässt bei flüchtiger Betrachtung jederseits oft nur zwei helle Flecke unterscheiden; eine sorgfältige Prüfung zeigt aber, dass der zweite helle Fleck (auf unseren Schnitten) nierenförmig, bezw. auf ein Doppelganglion zu beziehen ist.

Hier will ich zunächst noch Einiges über den sog. Mittelstrang bemerken. Der *Hydrophilus*-Sagittalschnitt Fig. 39 gibt vorerst im Anschluss an Heider's und meine Querschnitte (23) ein gutes Übersichtsbild über das betreffende Verhalten in einem verhältnissmässig frühen Stadium. Das Ectoderm des Bodens der sog. Medianfurche, für das ich die Bezeichnung neurale Mesozone vorschlagen möchte, erscheint auf den stark eingestülpten intergangliönalen oder commissuralen Strecken (imz_3, imz_4) auffallend stark verdickt, wobei — vergl. auch Fig. 44 *imz* — die Kerne der betreffenden hohen Cylinderzellen nahe am Basalpol liegen.

Lehrreich ist nun ein Vergleich dieses Medianschnittes mit dem schon früher besprochenen einem älteren Stadium angehörigen in Fig. 42. Da erkennt man zunächst, was an Querschnitten nicht so in die Augen fällt dass mit der fortschreitenden Differencirung der Ganglienkette eine Verkürzung und schärfere Abgrenzung der verdickten intergangliönalen Mesozonalstrecken (*imz*) stattfand Weiters bestätigen diese Längsschnitte, dass hier, was schon seinerzeit von Heider und mir an Querschnitten nachgewiesen wurde, im Gegensatz zu *Melolontha* (23, Fig. 67, 81), *Oecanthus* u. a. Formen keine Theilung der intergangliönalen Mesozonalstrecken erfolgt oder dass hier kein eigentlicher, ich meine, innerer Mittelstrang, eine wahre Mesanchone zur Abschnürung gelangt.

Ähnlich verhält es sich im Ganzen nach Wheeler's Darstellung auch bei *Doryphora* und möchte ich nur, um Missverständnisse zu vermeiden, darauf aufmerksam machen, dass das, was Wheeler „Mittelstrang" nennt, unserer Mesozone und nicht der (freien oder inneren) Mesanchone von *Melolontha* und *Oecanthus* entspricht.

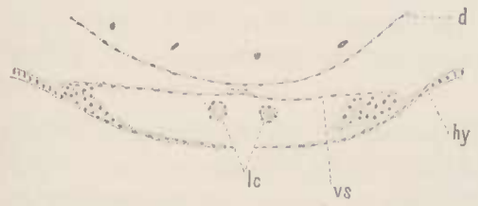
---

[1] In Fig. 148 meiner letzten Arbeit (23) ist der irrthümlicher Weise als fünftes Abdominalganglion bezeichnete Knoten a_5g mindestens der sechste und vielleicht sogar der siebente; die ersten zwei Hinterleibsganglien sind nämlich wohl schon auf diesem Stadium mit dem Metathoracalganglion (th_3g) verschmolzen.

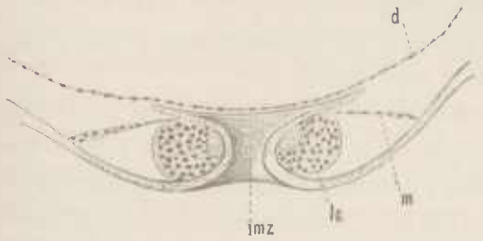
Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wheeler gibt ferner an, dass die interganglionalen Mesozonalstrecken des Hinterleibes grösstentheils obliteriren, während aus ihnen am Thorax die bekannten gabelförmigen Gebilde des Endoskelettes hervorgehen. Das Gleiche kann man u. A. auch bei *Stenobothrus* beobachten, wovon das Xylogramm Fig. 7 und 8 eine Vorstellung gibt. Dieselbe Mittelstrangdifferencirung wurde übrigens, was Wheeler entgangen zu sein scheint, schon vor längerer Zeit von Agers bei *Oecanthus* wenngleich nur vermuthungsweise angenommen.

Xylogramm 7. *Stenobothrus variabilis.*
Querschnitt durch das Abdomen eines fast reifen Embryos; *vs* Ventralseptum, *lc* Längscommissuren der Ganglienkette, *d* Darmwand.



Xylogramm 8. Ebendaher.
Querschnitt durch den Metathorax; *imz* Anlage der metathoracalen Entoscelet-Gabel. Vergr. 60/1.



Zum Schlusse noch ein paar Worte über das sog. Frontalganglion. Es hat bekanntlich zuerst Heider an Querschnitten bei *Hydrophilus* nachgewiesen, dass dieses Ganglion durch eine Ausstülpung der vorderen Wand des Stomodaeums entsteht. Diese Ausstülpung hat aber, wie ich in meiner Arbeit über das Darmdrüsenblatt zeigen werde, eine etwas andere Gestalt als in den einschlägigen Zeichnungen Heider's.

In der Folge gab dann Wheeler für *Doryphora*, ohne Heider's wichtiger Entdeckung zu gedenken, eine ähnliche Bildungsweise an. Da er indessen davon keine Abbildung bringt, und nur beifügt, dass die Einstülpung nahe der Oberlippenbasis erfolgt, kann man sich keine genauere Vorstellung über den Sachverhalt machen.

Carrière (9) bezeichnet (S. 148) die Anlage des „dorsalen Schlundnervensystems" als eine „mediane Ausstülpung der vorderen Schlundwand".

Ich selbst beobachtete dieses Ganglion — von *Hydrophilus* abgesehen — blos noch bei *Stenobothrus*, und zwar auch nur in späteren Stadien, wo es bereits vom Stomodaeum abgeschnürt ist. Über seine Lage und Form geben die Sagittalschnitte Fig. 10 und 98 einigen Aufschluss.

V. Capitel.

Über die Anlage und die Entwicklung der Genitaldrüsen.

Indem ich bezüglich der einschlägigen, überaus zahlreichen Literaturangaben u. A. auf die zusammenfassende Arbeit von A. Brandt (3) und Ludwig (39) sowie — in Betreff der neueren Literatur — auf die Citate der in der Folge genannten Schriften verweise, beschränke ich mich hinsichtlich der bisherigen Leistungen auf diesem im Ganzen nach wenig bebauten Gebiet mit Rücksicht auf den mir zum Gebote stehenden knappen Raum blos auf die Hervorhebung derjenigen Hauptpunkte, die mit den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchung in einem näheren Zusammenhang stehen.

Unter den älteren Angaben erscheint vor Allem die Mittheilung Suckow's (51*) betreffs des *Bombyx pini* bedeutungsvoll. Er spricht hier bezüglich des letzten Embryonalstadiums von einem Paar auf dem hinteren Theil des Darmes verlaufender Fädchen, deren jedes vorne mit einem Kölbchen endigt. — Vergl. meine Fig. 11 *A*, *Te*. — Die Fädchen stellen offenbar, was späteren Darstellungen gegenüber zu betonen ist, die gleichzeitig mit den „kölbchenartigen" Drüsen auftretenden Anlagen der Ausführungsgänge dar. Auch wurde bereits von Suckow, sowie auch schon früher u. A. von Herold (32) schon am Ende der Embryonalentwicklung eine deutliche Differenzirung der Sexualdrüsen constatirt.

Die erste genauere mikroskopische Analyse der embryonalen Genitaldrüsen, u. z. der Lepidopteren, verdankt man Bessels (2). Er beschreibt im 8. Abdominalsegment innerhalb des Fettkörpers ein Paar mit gleichartigen Zellen erfüllter aus einer structurlosen Haut gebildeter Säckchen, von denen, als erste

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

Anlage der Ausführungsgänge, ein aus einer einfachen Reihe von Zellen bestehender Faden hervorgeht. Die sogenannten Hodenfollikel (Testiculi) und Eiröhren (Ovarioli) entstehen nach ihm durch eine Sonderung der Zellen des Sackes in mehrere Gruppen, um welche sich dann abermals eine structurlose Membran bilden soll. Nur an den Ovarialröhren entstehe nachträglich — jedenfalls erst in der postembryonalen Zeit — aus den nicht zu Eiern werdenden Zellen eine Follikelwandung. Bessels hebt aber im Anschluss an Weismann (57) ausdrücklich hervor, dass Epithel- und Eibildungszellen Modificationen ursprünglich — u. zw. auch noch im postembryonalen Zustand — gleichartiger Gebilde seien. Die Zellen der Testikel erzeugen nach einander drei Bruten von Tochterzellen, die durch Platzen der Membran der Mutterzelle frei werden sollen. Die Tochterzellen der sogenannten 3. Ordnung sind die eigentlichen Samenzellen. Die Genitaldrüsenfollikel und die angeblich eines Epithels entbehrenden Ausführungsgänge sollen noch in der Raupe von einander getrennt sein; die „Deshiscenz" der Testikel erfolge zuweilen erst nach vollständiger Ausbildung der Samenfäden. Eine Ableitung der Genitaldrüsen von den sogenannten Polzellen im Sinne Metschnikof's und Weismann's scheint Bessels nicht ganz ungerechtfertigt zu sein.

Während bis dahin die Entwicklung der Sexualdrüsen vorwiegend nur bei den Lepidopteren verfolgt worden war, stellte ich selbst (13*) durch Zergliederung von eben aus dem Ei geschlüpften Orthopteren fest, dass auch bei diesen Insecten die Differenzierung der Genitaldrüsen schon im Embryo erfolgt. Speciell die Fig. 49[1] — Testikel von *Stenobothrus* — und Fig. 37 — Ovarialfollikel von *Odontura* — lassen trotz ihrer sonstigen Unvollkommenheit hinsichtlich ihrer Deutung keinen Zweifel aufkommen, und dass A. Brandt's (3) darüber geäusserte Bedenken[2] grundlos sind, wird am besten das Folgende lehren:

Ein Irrthum liegt darin, dass ich (S. 31) glaubte, die *Stenobothrus*-Hoden, an denen ich 50—60 „birnförmige" Follikel — ich nannte sie Einzelnhoden — zählte, bloss auf das 4. und 5. Abdominalringel beschränkt seien, während sie sich, wie wir sehen werden, noch weiter nach hinten ausdehnen.

Wichtig ist Bütschli's während des Feldzuges 1870 verfasster Aufsatz (5). Er zeigte da zum erstenmal, wie sich die Samenzelle in den Samenfaden umwandelt. Er erkannte ferner u. A. auch deutlich das Epithel der Testicularfollikel und machte, was in der Folge theils bezweifelt, theils unbeachtet gelassen wurde, auf die an die Gliederung der Eiröhren erinnernde Kammerung der Hodenschläuche aufmerksam. „In sämmtlichen von mir untersuchten Hodenschläuchen von Insecten — sagt er S. 408 — sowohl Coleoptoren, Orthopteren als auch Hemipteren habe ich eine bald deutlichere, bald weniger deutliche kammerartige Abtheilung der dieselben erfüllenden Samenfadenbildungszellen beobachtet. Meiner Meinung nach ist diese Erscheinung . . . als eine Abtheilung des Inhaltes durch ein Zwischenwachsen des Epithels in ähnlicher Weise zu betrachten wie in den weiblichen Keimschläuchen durch ein Querwachsen des Epithels eine Kammerung des gesammten Schlauches stattfindet." Auch glaubt Bütschli, dass im Allgemeinen die Grösse der Testicularfollikel-Kammern vom freien Ende der Schläuche nach unten hin abnehme.

Im Gegensatz zu Bütschli und auch zu La Valette St. George, welcher letztere ganz ausdrücklich schon von vorneherein an den Testicularfollikeln zweierlei constituirende Elemente, nämlich Spermatogonien und Epithelzellen annimmt, unterscheidet A. Brandt (Nr. 3) nur eine Gattung embryonaler Genitaldrüsen. Auch verblieben nach ihm, was allen bisherigen Beobachtungen widerstreitet (S. 86) die Genitalanlagen bis in das postembryonale Leben hinein in einem indifferenten Stadium. In dieser irrthümlichen Ansicht wurde er u. A. dadurch bestärkt, dass es ihm — gewiss ein etwas dürftiges Argument — bei einer jungen weiblichen *Periplaneta*-Larve nicht gelingen wollte, die Ovarien herauszupräpariren.

Von grosser Tragweite ist Brandt's Nachweis, dass bei den männlichen *Perla*-Larven (vergl. u. A. seine Fig. 52), ähnlich, wie dies Krohn bei den Afterspinnen constatirt hatte, ein Theil der Hodenfollikel

---

[1] Man vergl. diese Figur mit Cholodkowsky's (Nr. 11) Abbildung Fig. 24.

[2] A. Brandt nahm daran Anstoss, dass ich die betreffenden Theile in Glycerin präparirt hatte. Abgesehen davon aber, dass wohl der Charakter dieser Gebilde durch Glycerin nicht unkenntlich gemacht wird, sei noch beigefügt, dass die Untersuchungsobjecte in Alkohol getödtet worden waren.

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

durch Eiröhren ersetzt wird. Auf Grund dieser wichtigen Thatsache bestreitet er Waldeyer's Annahme, nach welcher auch die Insecten ursprünglich wahre Zwitter mit einer besonderen männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse seien. Ferner erklärt Brandt die Erscheinung, dass, soviel man weiss, bei den weiblichen Individuen statt der Eiröhren nie Hodenfollikel auftreten, durch den Umstand, dass der Entwicklungsweg von der indifferenten Anlage zur Eidrüse leichter und kürzer ist als der zur Samendrüse."

Als auffallend mag noch erwähnt werden, dass Brandt die Vermehrung der primären Samenzellen durch Theilung leugnet; nach ihm gäbe es keine Samenmutterzellen.

Tichomirof gebührt, z. Th. im Vereine mit Selvatico (50), das Verdienst, bei *Bombyx mori* die Anlage der Genitaldrüsen zum erstenmal mit Hilfe der Schnittmethode in verhältnissmässig frühen embryonalen Stadien nachgewiesen und Näheres über ihre Beziehung zu den Keimblättern erforscht zu haben. Mit Rücksicht darauf und auf den Umstand, dass die betreffenden wenigstens bis zu einem gewissen Grad grundlegenden Angaben in russischer Sprache erschienen sind, will ich darüber etwas ausführlicher berichten.[1]

Das allererste von Tichomirof beobachtete Stadium der Geschlechtsanlage ist in dessen Holzschnitt 46 dargestellt. Der Keim liegt an der Grenze zwischen dem Proctodaeum und dem Mesenteron und zwar, wie aus der Zeichnung zu ersehen ist, im unmittelbaren Verband mit dem Faserblatt des Mitteldarmes, welcher letztere in diesem Stadium noch kaum zur Hälfte geschlossen ist. Die Anlage der Genitaldrüsen bildet (S. 67) ein Häuflein von (ziemlich undeutlich dargestellten) Zellen, umgeben vom Mesoderm, und befindet sich dieselbe in unmittelbarer Nähe der polsterförmigen Darmfaserblattschichte. Wenn man nichts von den späteren Stadien wüsste, so möchte man die Anlage der Genitaldrüsen einfach für eine Anhäufung von Mesodermzellen halten, weil .... die Geschlechtszellen in diesem Stadium sich fast durch gar nichts von dem sie umgebenden Mesoderm unterscheiden. Nur färbt sich das Plasma der eigentlichen Genitalzellen schwächer und sind ihre Kerne ein wenig gröber.

„Wie der Längsschnitt durch die Genitaldrüsenkeime im Holzschnitt Fig. 48 zeigt, differenzirt sich die zellige Hülle derselben immer mehr und mehr und nehmen die Geschlechtszellen eine radiäre Lage ein. Die betreffenden Keime bestehen sonach aus zweierlei Elementen, aus Zellen sui generis, welche das allerfrüheste Stadium der Geschlechtsproducte darstellen, und aus den mesodermatischen Hüll- oder Follikelzellen. Die mesodermatische Hülle beginnt sich sehr frühzeitig zu differenziren ..... Von ihr entspringen wahrscheinlich als einfache Auswüchse die dorsalen Verbindungsfäden, sowie die anfangs soliden Ausführungsgänge."

Bei den Männchen wäre nach Tichomirof schon im Ei ein nach aussen sich öffnender und mit dem hohlen Ende der Vasa deferentia verbundener ductus ejac. vorhanden.

Was die Frage nach dem Ursprung der inneren Genitalanlagen berifft, so weist Tichomirof zunächst (S. 68) die Annahme der älteren Forscher, z. B. Suckow's zurück, wonach sie vom Darm selbst ausgehen sollten.

Die von Tichomirof aufgedeckten Lagerungsverhältnisse mussten ihn zur Ansicht bringen, dass die Genitaldrüsen mesodermatischen Ursprung sind, und wenn dieser Forscher sich nicht ganz rückhaltslos für diese Ansicht aussprach, so war nur daran seine wohl höchst wahrscheinlich irrthümliche Auffassung des sogenannten secundären Ectoderms schuld.

„Da ich nun, sagt er, gefunden habe, dass die Geschlechtsdrüsen schon von den frühesten Stadien an vom Mesoderm umgeben sind, und da dessen Zellen nur sehr wenig von den Geschlechtszellen sich unterscheiden, so habe ich gemeint, dass die Geschlechtsdrüsen von diesem Keimblatt d. i. vom Mesoderm abstammen. Nachdem ich aber später mit der wichtigen Rolle Bekanntschaft gemacht hatte, welche das secundäre Entoderm (Dotterzellen) bei der Bildung der verschiedenen Organe spielt,

[1] Für die Übersetzung des einschlägigen Kapitels bin ich abermals meinem verehrten Collegen Prof. Dr. Smal-Stocki zu grossem Dank verpflichtet.

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

bin ich geneigt anzunehmen, dass auch der wesentliche Theil der Geschlechtsorgane auf Kosten des secundären Entoderms sich entwickelt."

Ganz unabhängig von Tichomirof und fast gleichzeitig wie dieser kam Selvatico (50) an demselben Objecte, und zwar gleichfalls an Schnitten zu ähnlichen Ergebnissen — vergl. seine Fig. 36 und 38 —, über die er sich aber nur in wenigen Worten ausspricht. Auch er unterscheidet an den betreffenden Anlagen den „corpiccinoli caratteristici" radiär angeordnete Drüsenzellen und dann „un involucro connettivo". Er zeigt ferner, wie diese Gebilde mit der dorsalen Ausbreitung des Darmdrüsenblattes dorsalwärts an die Seite des Rückengefässes zu liegen kommen.

In der Folge zeigte J. Nusbaum (42) bei mehreren bis dahin in dieser Richtung noch nie genauer untersuchten Insecten, nämlich u. A. bei den Pediculiden *(Lipeurus)* und Culiciden, dass die Differenzirung der Sexualdrüsen auch hier schon im Embryo erfolgt. Von ganz besonderer Wichtigkeit ist aber dessen an mit grosser Geschicklichkeit und Ausdauer präparirten jungen Larven geführte Nachweis, dass die am Imago unpaarigen Endstrecken der Ausführunggänge, der Ductus ejaculatorius und die Vagina, sowie gewisse Anhangsgebilde derselben (vesiculae seminales und receptaculа seminis) aus paarigen, später hohl werdenden äusseren Hypodermisverdickungen hervorgehen. Diese ectodermatischen aber frühzeitig von Mesoderm umkleideten Gebilde verschmelzen dann mit den von ihm als fixirende Stränge bezeichneten, anfangs soliden Ausführungsgängen der Genitaldrüsen, welche letztere Nusbaum in einer späteren, *Blatta* betreffenden Arbeit (43) — vergl. u. A. Fig. 114 bis 118 — ausdrücklich als mesoblastische Bildungen auffasst.

Eine wichtige Ergänzung erhielten Nusbaum's Studien durch Palmen (47), der unter Anwendung der Schnittmethode paarige Geschlechtsausführungsgänge auch bei ganz entwickelten Insecten (Ephemeriden) nachwies.

Ohne von Tichomirof's Arbeit nähere Kenntniss zu besitzen, somit also ganz selbständig gelangte auch Ayers (1) bei *Oecanthus* zur Annahme, dass die Genitaldrüsenkeime aus dem Darmfaserblatt sich entwickeln. Angeblich sollten sie aber erst nach dem Riss der Keimhüllen sichtbar werden. Sie erscheinen dann (S. 254) als zwei unregelmässige Gruppen von amöboiden Zellen, welche Gruppen später Birnform annehmen. Im Innern der Ovariumkeime finden sich (pl. 22 Fig. 5) einige grössere Kerne mit Spindelbildungen und Ayers betrachtet diese als die eigentlichen Eikeime. Auffallend ist es, dass an den einschlägigen Figuren nirgends ein deutliches Hüllepithel erscheint.

Schneider's Angabe, der zufolge die Genitaldrüsen aus einer spindelförmigen Anschwellung einer Muskelfaser, des sogenannten Müller'schen Fadens hervorgehen sollten, sei nur im Vorbeigehen erwähnt.

Eine Reihe und z. Th. sehr wichtiger neuer Angaben speciell über die Hoden- und Samententwicklung der Schmetterlinge verdanken wir Spichardt (51). Dieser Forscher gibt zunächst, jedoch ohne dies an Schnitten entsprechend zu demonstriren an, dass bei *Zygaena* die Hodenanlagen schon zur Zeit der Anlage des Mesoblasts als länglich-ovale Gebilde erkennbar seien und zwar, was, wie sich zeigen wird, nicht richtig ist, im Hautfaserblatt. Dabei beruft er sich auch, ohne Tichomirof's und Selvatico's Arbeit zu erwähnen, auf die völlig schematische Fig. 4 der Brüder Hertwig (34), welche am Querschnitt nur eine einzige grosse Eizelle (*e*) darstellt. In einem späteren embryonalen Stadium erkannte er an der isolirten Hodenanlage folgende Theile: 1. vier grosse Ur- (Samen-) Zellen mit grossem Kerne. 2. ein äusseres zartes Zellhäutchen, also ein Follikelepithel; 3. innen zwischen den Urzellen befindliche kleine Kerne — sog. Zwischenzellen —, von denen er meint, dass die später zu erwähnende Keimstelle aus ihnen hervorgehe; 4. endlich an einem Ende der Samendrüsen eine Gruppe keilförmig in einander gefügter Zellen, die solide Anlage des Ausführungsganges, von dem er im Gegensatz zu Suckow und Bessels wohl mit Unrecht annimmt, dass er erst später als solcher, bezw. als ein fadenartiger Theil hervortrete.

Noch im Embryo findet unter Bildung einer Kernspindel eine Theilung der grossen Urzellen (bis auf 8—10) statt. Hierauf beginnt die Differenzirung der vier Follikel, welche Spichardt wohl nicht ganz richtig ausschliesslich auf eine Einwucherung der epithelialen Hülle zurückführt. Dann hörte angeblich die indirecte

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

oder mitotische Kerntheilung auf und die Spermamutterzellen theilten sich, und zwar wenigstens drei- bis fünfmal hintereinander nur mehr auf directem Wege. Es gibt neben einkernigen Protoplasmaklümpchen solche, welche 20 und mehr Kerne enthalten. Zuletzt ordnen sich die Zellen wie an einer Blastula um eine centrale Höhlung.

Die Bildung der genannten ein- bis vielkernigen Samenmutterzellen scheint aber eigentlich — der Zusammenhang dieser Elemente ist von Spichardt nicht völlig klargelegt — von einer besonderen, mehr weniger central gelegenen „Keimstelle" auszugehen. Diese ist „wahrscheinlich eine Riesenzelle mit einem sehr feinen, der Beobachtung sich entziehenden Kern-Fadenknäuel, von dem sich peripherisch fortwährend neue Kerne abschnüren. Die Entwicklungsformen der Spermabildung umgeben in concentrischer Aufeinanderfolge die Keimstelle."

Die äussere oder peritoneale Hülle des Hodens wird nach Spichardt vom Fettkörper geliefert.

Die Anlage der vasa deferentia wären nach Spichardt noch bei ausgewachsenen Raupen solide Stränge, die, was mir im Hinblick auf Nusbaum's Befunde nicht wahrscheinlich vorkommt, im Fettkörper endigen sollten. Das Lumen entwickelt sich erst später, und zwar von der Drüse aus. Im Gegensatz zu Nusbaum's Beobachtungen wären dann die vesiculae seminale einfach Auftreibungen der vasa deferentia. Der ductus ejaculatorius entstünde erst in der Puppe, und zwar aus einer unpaarigen Ectodermeinstülpung, in welcher sich der Penis als eine nach aussen gerichtete Warze anlegt.

Eine grosse Anzahl wirklich naturgetreuer Abbildungen sowohl von ganzen als von durchschnittenen Lepidopteren-Testes verschiedener Arten gibt Cholodkowsky (11) in seiner einschlägigen russisch geschriebenen Abhandlung. Besonders beachtenswerth erscheint hier u. A. die Darstellung der von reichen Tracheennetzen umstrickten (ectodermatischen?) Aussenhülle. Mit Rücksicht auf Spichardt's und Verson's (vergl. unten) Darstellung, fällt an den abgebildeten Schnitten der Mangel einer Keimstelle auf. Über die Anlage der Keimdrüsen enthält aber diese Arbeit keine Abbildung.

Eine kurze Darstellung der Genitalanlage, und zwar für jenes Stadium von *Hydrophilus*, das unmittelbar dem Riss der Keimhülle vorhergeht, verdanken wir Heider. Er beschreibt sie — und dies ist eine wichtige neue Thatsache — ausdrücklich als eine Zellwucherung an der der Leibeshöhle bezw. dem Darm zugekehrten Wand der Ursegmente. Er fügt noch hinzu, dass nach der Durchbrechung der inneren Wand der Mesoblastsäcke bezw. -Röhre oberhalb der Genitalanlage letztere sammt dem ihr adhärirenden „dorsalen Fettkörperband" mit dem Darmfaserblatt in Verbindung bleibt. Die Genitalanlage, über deren Zusammensetzung sich Heider nicht ausspricht, zeigt auf der einschlägigen Fig. 162 drei Schichten, nämlich eine äussere und eine innere relativ kleinzellige Schichte — am Rande gehen diese in einander über — und eine mittlere Lage aus Elementen, die beträchtlich grösser sind als die übrigen Mesodermzellen.

Eine weitere Mittheilung speciell über die embryonalen Genitalanlagen der Käfer (*Doryphora*) gibt dann Wheeler (63), wobei er aber gleich K. Heider die früheren einschlägigen Untersuchungen unerwähnt lässt. Er beschreibt (S. 364) die Genitalanlagen als ein paar längliche Verdickungen des Darmfaserblattes, welche in dem Stadium nach eben erfolgtem Hüllenriss frei in die Leibeshöhle hineinhängen. Später werden sie rundlich und sind durch ein dünnes Band mit dem Darmfaserblatt verknüpft. An der einschlägigen Fig. 84 stellt die von Wheeler nicht näher beschriebene Genitalanlage ein Häufchen verhältnissmässig grosser Kerne dar, die innerhalb eines von einer scheinbar structurlosen Haut gebildeten Säckchens liegen. Der doch unzweifelhaft vorkommenden Follikelzellen geschieht keine Erwähnung. Wheeler gibt dann, wie schon in einem früheren Capitel mitgetheilt wurde, an, dass die Ausführungsgänge am 11. Abdominalsomit, und zwar mit getrennten Öffnungen ausmünden, ein Verhalten, das z. Th. wohl unrichtig, z. Th. aber fragwürdig ist. Es erscheint mir auch im Hinblick auf das Verhalten bei den übrigen bisher untersuchten Insecten zweifelhaft, ob denn die Anlagen der Ausführungscanäle in diesen frühen Stadien auch schon wirkliche Hohlgänge „ducts" sind.

Einige höchst beachtenswerthe Verhältnisse, und zwar speciell in Bezug auf die Samenzellenbildung des Seidenspinners hat Verson (54) nachgewiesen, wobei freilich hervorzuheben ist, dass, was ihm entgangen zu

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

sein scheint, bereits Spichardt z. Th. wenigstens ähnliche Zustände bei anderen Lepidopteren entdeckt hat. Nach Verson findet sich in jedem Follikel eine wohl z. Th. dem „Keimfleck" Spichardt's entsprechender grosser centraler Kern der „nucleo acromatico oder primordiale", der sich durch eine ausserordentliche Armuth an Chromatin auszeichnet und der von sehr stark sich tingirenden radiär angeordneten kleineren Kernen — „zona raggiata" — umgeben ist. Diese kleinen Kerne bezw. Zellen, betrachtet er, gleich Spichardt, als Abkömmlinge der Mittelzelle, wobei mitotische Figuren nur an der ersteren, nicht aber an der letzteren vorkommen sollen. Im Anschluss an die einschlägigen neueren Entdeckungen z. B. von v. Ebner, Stöhr u. A. bei gewissen anderen Thieren — man vergl. u. A. auch die Befunde von Lorenz bei den Plattwürmern — betrachtet er den gesammten Follikelinhalt als eine einzige Riesenzelle bezw. als Spermatogonie, innerhalb welcher unter beständiger Regenerirung des Centralkernes die eigentlichen Samenzellen oder Spermatocyten zur Differencirung gelangen.

Die genauesten Untersuchungen, die wir bisher speciell in Bezug auf die erste Anlage der Insecten-Keimdrüsen besitzen, sind wohl die, welche in jüngster Zeit Heymons (33) bei *Phyllodromia germanica* anstellte. Mit Rücksicht auf den Raum darf ich aber aus dem betreffenden Vorbericht gleichfalls nur einige Hauptpunkte hervorheben.

Die Genitalzellen entstehen bei der Küchenschabe, wie dies übrigens bereits Tichomirof und Nusbaum aussprachen, aus dem Mesoderm. Die Differencirung beginnt z. Th. sehr früh, nämlich in einem Zeitpunkt, „in welchem die Mesodermzellen noch in einer einfachen Schichte dem Ectoderm anliegen". Zur Zeit der Mesocoelbildung erscheinen die Genitalzellen als umgewandelte Elemente der „epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle", wobei aber Heymons nicht näher angibt, ob sie im somatischen oder im splanchnischen Blatt der Mesoblastsäcke auftreten. „Die Genitalanlage des Weibchens besteht rechts und links aus einem langgestreckten Zellenstrang, welcher sich noch in embryonaler Zeit in zahlreiche einzelne Eiröhren umbildet". Heymons hebt dann hervor, dass die weiblichen Genitalzellen und Epithelzellen „verschiedenen Ursprungs" sind. Nicht ganz richtig ist es aber, wenn er meint, dass die entgegengesetzte, u. A. von Brandt vertretene Meinung bisher fast allgemeine Geltung hatte, denn es haben, wie wir sahen, die meisten Naturforscher den Gegensatz von Hüll- und Genitalzellen hervorgehoben.

Ähnlich der weiblichen stellt auch die erste Anlage der männlichen Drüse einen vom 2. bis 5. Abdominalsegment verlaufenden Strang dar, der durch eine an seiner dorsalen Fläche sich ansetzende und mit dem Pericardialseptum verwachsene „Endfadenplatte" fixirt wird. Auch hier gibt es, wie übrigens längst bekannt ist, Genital- und Epithel-(oder Rand-)zellen. Später gruppirt sich die Mehrzahl der Genitalzellen in vier kugeligen von Epithelzellen umkapselten „Follikeln". Der übrige Theil der Genitalzellen aber sowie die Endfadenplatte trennt sich — dies ist eine ganz neue aber noch genauer zu prüfende Angabe — von der bleibenden Hodenanlage vollständig ab, wobei die abgekapselten Hodenfollikel aus der primären Genitalanlage „gewissermassen herausgezogen" werden und im 7. Abdominalsegment ihre definitive Lage einnehmen. Im zurückbleibenden Rest der ursprünglichen Anlage entstehen dann zuweilen „rudimentäre Eiröhren" und selbst Eier. Daraus schliesst dann Heymons, dass hier ursprünglich ein echter Hermaphroditismus vorgelegen haben muss".

Aufgefallen ist mir, dass Heymons die oben kurz geschilderten ganz analogen Beobachtungen A. Brandt's bei den männlichen *Perla*-Larven unerwähnt liess und ferner, dass er keinen Vergleich zwischen den Hoden von *Phyllodromia* mit denen von *Periplaneta* anstellte. Zieht man nämlich das Verhalten der letzteren Form in Betracht, bei der bekanntlich, wie bereits Brandt zeigte, der Hoden ein langes, in zahlreiche Follikel gesondertes Organ ist, so erweist sich der ausgebildete follikelarme *Phyllodromia*-Hoden als ein reducirtes Gebilde, und gewinnt Brandt's Anschauung, dass Hoden- und Ovarialfollikel homologe Bildungen sind, die sich gegenseitig ersetzen können, eine neue wichtige Stütze.

Ich theile nun in Kürze die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen mit, welche sich vorzugsweise auf *Stenobothrus* beziehen, während ich hinsichtlich einiger anderer Insecten nur gelegentlich einzelne Stadien beobachtete.

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

Stenobothrus. Fig. 88 zeigt einen Querschnitt durch die Mitte des Abdomens, und zwar in jenem Stadium (58. Tag), wo sich die eben gebildeten Mesoblastsäcke — vergl. Nr. 23 — in drei Divertikel, einen medial-ventralen ((*m—v*), einen ventral-lateralen (*v—l*), welcher der Insertionslinie der Beine entspricht, und einen dorsalen (*d*) gesondert haben. An der dem künftigen Darm zugekehrten oder visceralen Wand des letzteren Divertikels bemerkt man nun auf der hier einschichtigen Epithelstrecke ein paar Zellen (*g n?*), die sich von den übrigen durch ihre Grösse auszeichnen und die mit Rücksicht auf das Verhalten in späteren Phasen vielleicht als Urgenitalzellen, oder wie ich sie nennen will, als Protogonocyten zu betrachten sind.

Wenn man sich u. A. an die schönen Studien Grobben's bei *Moina* erinnert, wo die Differenzirung der Fortpflanzungszellen bereits an der Blastula sichtbar ist, so erscheint es immerhin möglich, dass auch bei gewissen Insecten die Anlage dieser Zellen in ein sehr frühes Stadium fällt; bisher fehlt es jedoch an der Kenntniss von Merkmalen, durch welche man die Protogonocyten in diesen frühesten Stadien von den übrigen Zellen mit voller Sicherheit unterscheiden könnte.

Die erste deutliche Anlage der Genitaldrüsen, oder wie ich sie in ihrem indifferenten Anfangsstadium nenne, der Gonadenen, fand ich erst in einem viel späteren Stadium Fig. 89, wo der median-ventrale (*m—v*), sowie der ventral-laterale (*v—l*) Mesocoel-Divertikel bereits wieder ihre Höhlung verloren haben. Auf unserem Querschnitt erscheint diese Anlage als ein modificirter Abschnitt des an dieser Stelle einschichtig gebliebenen visceralen oder inneren Blattes der dorsalen Mesoblastdivertikel. Gekennzeichnet ist der betreffende Epithelabschnitt vor allem durch zwei auffallend grosse und schwach tingirte, bezw. chromatinarme Kerne *gn*, die sich als Protogonocyten-Kerne erweisen, und die von einem nur undeutlich umgrenzten Plasmahof umgeben sind.

Charakteristisch sind ferner die übrigen in der unmittelbaren Nähe der Gonocyten vorkommenden relativ kleinen Kerne. Einer davon (*ef*) liegt an der Aussenseite einer Gonocyte, wobei seine Längsaxe der Epitheloberfläche parallel ist. Er gehört zu den sich rasch vermehrenden äusseren Follikelepithelzellen. Die übrigen zwei Kerne (*if*) sind langgestreckt und liegen in querer Richtung zwischen den Gonocyten. Ich nenne sie im Hinblick auf ihr späteres Verhalten interfolliculäre Epithelzellen. Wir haben also an den Gonadenen hier nicht bloss, wie es nach Heymons bei *Phyllodromia* der Fall zu sein scheint, zweierlei sondern dreierlei verschiedene Elemente. Wenn ferner Heymons, wie wir oben hörten, sagt, dass diese Elemente „verschiedenen Ursprungs" sind, so ist das bei *Stenobothrus* wenigstens, wo sowohl die Gonocyten als die Epithelzellen aus dem inneren Blatt der dorsalen Mesoblastsäcke hervorgehen, jedenfalls nur so zu verstehen, dass Epithel- und Drüsenzellen schon sehr frühzeitig als gesonderte Elemente hervortreten und ihre Differenzirung nicht etwa, wie Solches früher gelegentlich behauptet wurde, in das postembryonale Leben fällt. Bemerkt sei noch, dass, wie ich auch an Sagittalschnitten mich überzeugte, die gonadenoide Differenzirung des inneren Mesoblastepithels schon in diesem Stadium, entsprechend der späteren Längenausdehnung der entwickelten Gonadenen, über mehrere Segmente sich erstreckt.

Eine weitere Differenzirung zeigen die Gonadenen in den durch die Figuren 90—93 charakterisirten Stadien. Um die betreffenden Verhältnisse möglichst klar zu machen, gehen wir vom Querschnitt im Xylogramm 5 (S. 17) aus, der unmittelbar hinter den Gonadenen und durch das vordere Ende des Proctodaeums geführt ist. Hier gehen — ich verweise diesfalls auch auf meine früheren Arbeiten (19, 23) — vom ventralen, bezw. vom lateralen Mesoderm dorsalwärts je zwei dünne Platten aus, die lateraldorsalwärts einen weiten, dem dorsalen Mesocoel entsprechenden Hohlraum *mc* zwischen sich einschliessen, und die in der Rückenmittellinie mit einander verbunden sind. Die innere dieser Mesodermplatten (*v*) entspricht im Wesentlichen der visceralen, die äussere (*pa*) der parietalen Mesoblastschichte. Erstere, d. i. die viscerale Platte erscheint nun an ihrem ventralen Ursprung etwas verdickt und geht an unserem Schnitt nach oben zu allmählig in eine einschichtige Membran über.

Untersuchen wir nun successive die vor dem Proctodaeum gelegenen Schnitte, z. B. den in Fig. 93, so zeigt sich an der visceralen Platte, oberhalb ihres ventralen verdickten Ursprungs *v* eine (im Querschnitt)

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

meist spindelartige Anschwellung und dies ist, wie ein Vergleich mit Fig. 89 sowie mit den späteren Stadien z. B. Fig. 96 ergibt, die Gonadene. Daran finden wir zunächst dieselben drei Kategorien von Zellen, bezw. Kernen wie oben. Man sieht da — vergl. auch Fig. 91 — erstens auffallend grosse und schwach tingirte Kerne, die Protogonocyten, welche mit ihren kaum unterscheidbaren Plasmahöfen die innere Hauptmasse der Anschwellung bilden. Ihre Zahl ist beträchtlich vermehrt, indem sie an den meisten Schnitten (je nach der Entwicklungsstufe) fünf bis acht beträgt. Wie diese Vermehrung zu Stande kommt, ob, wie es wahrscheinlich ist, nur durch Theilung der Protogonocyten des früheren Stadiums oder z. Th. auch, anfänglich wenigstens, durch Umwandlung bezw. Vergrösserung der nächstliegenden indifferenten Mesodermzellen vermag ich nicht anzugeben. Auch sah ich in diesen Stadien, d. i. in den vorwiegend noch lateral postirten Gonadenen nie, was später sehr häufig vorkommt, eine karyokinetische Differencirung, womit ich aber keineswegs das Fehlen einer solchen behaupten will.

Zweitens unterscheiden wir dann wieder (Fig. 91) äussere Follikelzellen (*ef*). Sie erscheinen in der Regel sehr langgestreckt, schmal spindelförmig und finden sich nur in grösseren Intervallen, wesshalb ihre Zahl an den meisten Querschnitten eine sehr geringe (4—6) ist. In der Nähe des hinteren und vorderen Endes der ganzen Gonadene (Fig. 92) werden die äusseren Follikel- oder Randzellen rundlich, bezw. polyëdrisch, stehen dichter beisammen und gehen allmählig in die gewöhnlichen Mesodermzellen *v* über.

Sehr leicht überzeugt man sich an den meisten Schnitten von der Gegenwart der interfollikulären Epithelzellen (Fig. 90, 91, *if*). Es kommen deren wenigstens immer zwei bis drei vor. Meist erscheinen sie keilförmig mit dem verdickten Ende nach aussen, mit dem zugespitzten nach innen gewendet (vergl. Spichardt).

Im Vergleich mit den Schnitten früherer Stadien (Fig. 89) zeigen dann die vorliegenden hinsichtlich der Gonadenen zwei neue Bildungen. Die eine davon ist die Endplatte oder, wie ich es nenne, das dorsale Gonadenen-Suspensorium (Fig. 90, 91 *su*). Am Querschnitt zeigt es sich als eine einfache Kette von Kernen, die z. Th. in der aus Fig. 90 ersichtlichen Weise nach oben hin sich verjüngen. Im Allgemeinen gleichen sonst seine Kerne denen des äusseren Follikelepithels, wie denn überhaupt das Suspensorium am Querschnitt sich als eine fadenartige Verlängerung der Gonadenenhülle, der Entogonotheka darstellt. Hinten (Fig. 92) ist das Suspensorium sehr kurz, nach vorne zu aber ausserordentlich lang, wobei dessen obere Strecken z. Th. ganz kernlos sind (Fig. 90, 91).

Die zweite neu aufgetretene Differencirung zeigt sich am ventralen Ende der Gonadenen. Hier bemerkt man zunächst längs der ganzen Ausdehnung der letzteren eine Anhäufung dicht gedrängter im Querschnitt z. Th. rundlicher, meist aber eckiger, oft keilförmiger Kerne *gc*, die sich auch durch ihr dichtes Chromatin von den gewöhnlichen Mesodermzellen unterscheiden, während sie sich hierin den inter- und extrafollikulären Elementen anschliessen. Der betreffende ganz solide und einen ziemlich unregelmässigen Querschnitt darbietende Zellenstrang lässt sich auch innerhalb der ventralen Partie des Visceralblattes noch eine kurze Strecke hinter den Gonadenen zurück verfolgen, und haben wir es da mit der Anlage der Geschlechtsausführungsgänge zu thun, für die ich die Bezeichnung Gonocheten vorschlage.

Fassen wir das Wesentliche der vorliegenden Bildung im Vergleich zum früheren Stadium Fig. 89 ins Auge, so zeigt sich, dass die anfangs epitheloiden oder flächenhaften Gonadenen einen folliculären Bau annehmen und dass an ihnen ferner dorsale und ventrale Suspensorien bezw. ventrale Abfuhrwege zur Differencirung gelangen.

Es ist nun zunächst die Frage, ob schon in diesen Stadien die männlichen von den weiblichen Gonadenen sicher unterschieden werden können oder ob die Gonadenen noch einen indifferenten Charakter besitzen. Leider bin ich aus den nachfolgenden Gründen derzeit noch nicht in der Lage, darauf eine ganz bestimmte Antwort zu geben.

Was vorerst die Grösse, die Form, die Anordnung und die Zahl der die Gonadenen zusammensetzenden Elemente, wie sich die Verhältnisse speciell an den Querschnitten darstellen, anbelangt, so kommen da allerdings, wie schon die verschiedenen Embryonen entnommenen und von mir abgebildeten Schnitte Fig. 90—93

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

lehren, gewisse Verschiedenheiten vor. Abgesehen davon aber, dass es sich um verschiedene Entwicklungsformen einer Gonadenen-Gattung — sei es nun des Ovariums oder des Hodens, handeln kann, wäre ich auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen auch nicht im Stande, bestimmte, constante Differenzen namhaft zu machen. Zudem scheint es mir, dass alle mir aus diesen Stadien vorliegenden Schnittserien thatsächlich männlich differencirten Embryonen angehören. Ich schliesse dies, was freilich etwas unsicher bleibt, aus der Längenausdehnung der betreffenden Gonadenen, die sich (vergl. Fig. 9 *gn*) über vier bis fünf Segmente erstrecken, während die weiblichen Gonadenen wie sich zeigen wird, am Ende der Embryonalentwicklung nur zwei bis drei Segmente umfassen.

Eine mir bisher nur von *Stenobothrus* bekannt gewordene Eigenthümlichkeit ist die, dass sich in den vorliegenden Stadien in den meisten Hinterleibssegmenten einwärts von den spindelförmigen Gonadenenanlagen ein spitziger Lappen des zugehörigen Visceralblattes erhebt. Zur Veranschaulichung dieses Verhaltens dienen die Xylogramme Fig. 9—11. Xylogramm 9 zeigt einen etwas schiefen Schnitt, der, wie man aus dem Bilde des

Xylogramm 9—12. *Stenobothrus variabilis.* Querschnitte durch das Abdomen eines 118 Tage alten Keimstreifs. Präp. Nr. 194. Vergr. 60/1. *gn* Go adene, *g* Ganglien, *v* Darmfaserblatt, *v'* desaen klappenartiger Fortsatz, *Oe* Gruppe gelber Zellen (Oenocyten).

Xylogramm 9. Xylogramm 10. Xylogramm 11. Xylogramm 12.

Ganglions *g* entnehmen kann, links fast intersegmental, zwischen dem 5. und 6. Segment durchgeht, während er rechts das 6. Segment streift. Dem entsprechend erscheint nun neben der rechtsseitigen Gonadene ein in Fig. 93 bei stärkerer Vergrösserung sichtbarer Lappen *v'*, der links vermisst wird. Am folgenden Schnitt, Xylogramm 10, der genau durch die Mitte des 6. Ganglions geht, ist der erwähnte Lappen- oder freie Visceralblatt-Fortsatz auch links zu sehen. Umgekehrt wie am Xylogramm 9 verhält sich das gleichfalls schiefe Diagramm in Holzschnitt 10. Auf der linken Seite, etwas hinter der Mitte des 6. Ganglions ist der Fortsatz noch sichtbar, während er rechter Hand — nahe dem Hinterrand des 6. Segmentes — vermisst wird.

Es erübrigt mir, bezüglich der lateral-postirten Gonadenen noch beizufügen, dass ich die betreffenden Theile bereits in zwei meiner früheren Arbeiten (Nr. 19, Fig. 1 und Nr. 22, Fig. 128) abgebildet habe, sie jedoch, da ich die älteren Stadien damals noch nicht kannte, und z. Th. auch irregeführt durch die erwähnten segmentalen Visceralblatt-Fortsätze, als Darmfaserblattbildungen deutete.[1]

Ich wende mich nun zu den dem Ende der embryonalen Entwicklung nahe liegenden Stadien. Fig 11 *A* gibt zunächst bei Lupenvergrösserung eine Ansicht des aus einem 240 Tage alten Embryo herauspräparirten Darmes von der Dorsalseite. Bei starkem, auffallendem Licht bemerkt man auf der Rückenfläche der hinteren wegen des Dotters gelb erscheinenden Mitteldarmpartie ein paar nahe beisammen liegender weisslicher Stränge *Te*, die nach hinten, beiderseits des Enddarmes *re*, je in einen feinen Faden übergehen.

Es sind dies die aus der anfänglich lateralen Position in die Rückenlage gekommenen Gonadenen, und zwar die männlichen, also die testes, die man wegen ihrer grösseren Länge schon bei schwacher Vergrösserung leicht von den weiblichen oder den Ovarien unterscheiden kann. Versucht man die Geschlechtsdrüsen mittelst feiner Nadeln vom Darm abzulösen, so bemerkt man, dass sie mit dessen Wand, die in diesem Stadium noch blos aus dem Faserblatt besteht (Fig. 94 *v*), enge verbunden sind, und man gewahrt ausserdem ein feines

[1] Dass es sich aber um Gonadenen handle, erwähnte ich bereits in meiner letzten Arbeit Nr. 23, S. 40.

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

schleierartiges Häutchen *m*, das dem Pericardialseptum (Fig. 94 *ps*) sammt dem zwischen letzterem, dem Darm und den Genitaldrüsen sich ausspannenden bindegewebigen Maschennetz entspricht.

Da man, wie von mir wiederholt betont wurde, aus blossen Schnittserien doch oft nur ein sehr unvollständiges Bild eines grösseren Organes erhält, so liess ich es mir angelegen sein, die dorsalen Gonadenen mehrerer Endstadien im Ganzen, und zwar möglichst rein zu präpariren, und indem ich ein paar Wochen dieser mühsamen Arbeit widmete, erlangte ich auch eine Reihe von gut gefärbten und in Styraxharz eingeschlossenen Präparaten, die eine schöne Übersicht dieser Organe gestatten. Fünf dieser Präparate, nämlich drei Stadien vom männlichen und zwei vom weiblichen Organ, habe ich mir, und zwar nach camera-lucida-Entwürfen in Fig. 100 bis 104 darzustellen erlaubt.

Das jüngste untersuchte Dorsalstadium der Hoden oder Spermatodenen aus einem 226 Tage alten Ei zeigt Fig. 100. Die beiden Drüsenanlagen bilden zwei lange nicht ganz um ihre eigene Dicke von einander abstehende walzenförmige Körper, innerhalb welcher man stellenweise mehr oder weniger deutlich kugelartig umgrenzte und meist in einer einzigen Reihe hinter einander liegende Gebilde, die Anlagen der Follikel oder besser der Testiolen wahrnimmt. Nach hinten verlängern sich die Hoden in die Anlagen der Samenleiter oder Spermatocheten. Im Gegensatz zu den Drüsen, die einander parallel laufen, divergiren diese Gänge und verschmälern sich gegen das Ende zu einem dünnen Faden. Diese Gänge bestehen aus sehr langgestreckten spindelförmigen Zellen (Fig. 105 *sch*), von denen aber meist nur die ähnlich gestalteten Kerne sichtbar sind. Die betreffenden Gänge beginnen aber keineswegs erst am hinteren Ende der Hoden, sondern erstrecken sich an ihrer Aussenseite bis zu ihrem Vorderrande. Auch gehen Züge ähnlicher langer Kerne, als sog. fixirende Bänder, wie sie für die genannten Gänge bezeichnet sind, und im Zusammenhang mit den letzteren, noch eine Strecke über die Hoden hinaus.

Bemerkenswerth sind dann noch vier Paare quer zu den Hoden hinlaufender Röhren tr_4—tr_7, die sich als Hauptstämme bezw. Anlagen des peritonealen Tracheennetzes erweisen.

Ein zweites Testes-Stadium aus einem 240 Tage alten Ei vergegenwärtigt Fig. 101. Es unterscheidet sich vom früheren hauptsächlich dadurch, dass die einzelnen kugel- oder beerenartigen Testiolen deutlich als gesonderte selbstständige Gebilde hervortreten. Die Testiolen liegen unmittelbar hinter einander, und zwar, was für dieses Stadium charakteristisch ist, theils einzeln, theils zu zweien. Dabei kommen die Testiolen der inneren Reihe beider Hoden einander z. Th. bis zur Berührung nahe. Gegenüber dem früheren uniserialen Hodenstadium besitzt jedenfalls das vorliegende z. Th. biseriale Stadium eine grössere Anzahl von Testiolen und zwar im Ganzen auf jeder Seite in runder Summe 30.

Einzelne Testiolen dieses Stadiums bei stärkerer Vergrösserung zeigt Fig. 105. Man erkennt daran unschwer dieselben drei Zellgattungen wie im Lateralstadium, nämlich 1. die eigentlichen Samen- bezw. Samenmutterzellen — Protospermatocyten — (*sc*) mit grossen relativ schwach gefärbten meist runden Kernen, 2. die äusseren spindelförmigen Follikel-Epithel-Zellen mit stark tingirten spindelförmigen Kernen (*ef*) und 3. endlich die eingesprengten oder interfollicularen Elemente *if*.

Die Ausführungsgänge oder Spermatocheten (*sch*) verhalten sich fast ganz so wie im früheren Stadium und gilt dasselbe auch für das folgende letzte Embryonalstadium Fig. 102. Bei entsprechender Einstellung (Fig. 101 links und Fig. 105) erkennt man auch leicht die Fortsetzung oder richtiger den Anfang der Spermatocheten an den Hoden selbst und kann sogar stellenweise die kurzen stielförmigen Abzweigungen zu den einzelnen Testiolen verfolgen.

Ein drittes Stadium, und zwar von dem eben im Ausschlüpfen begriffenen Embryo sieht man in Fig. 102. Die Zahl der Testiolen hat sich abermals — von 30 auf etwa 45 — vermehrt, und sind diese Gebilde im Allgemeinen jetzt in drei Reihen angeordnet. Wie sich zeigen wird, findet in der Folge keine Vermehrung, sondern blos eine Vergrösserung und eine weitere Differencirung der Testiolen statt. Schon aus diesem Umstand können wir schliessen, dass die Vermehrung der einzelnen Hodentheile nicht etwa auf einer Theilung der letzteren beruht. Die Bildung der Testiolen ist vielmehr darauf zurückzuführen, dass sich die anfänglich von einem gemeinsamen Epithel umschlossenen Protospermatocyten in kleine und wie es

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

scheint, in der Regel eine kleine Zahl von Elementen umfassende Gruppen sondern, die dann auf Kosten des ursprünglich gemeinsamen Epithels auch eine besondere kapselartige Umhüllung erhalten. Sobald nun die Gruppirung der Protospermatocyten vollzogen ist, hat offenbar auch die Bildung neuer Testiolen ihr Ende erreicht. Ich brauche aber wohl kaum eigens zu sagen, dass dieser Gruppirungsprocess bei den verschiedenen Insecten bald schneller, bald langsamer verläuft und zuweilen erst im postembryonalen Leben seinen Abschluss findet.

Mit Rücksicht auf Brandt's und Heymon's Beobachtungen bezüglich des hermaphroditischen Charakters der männlichen Gonadenen gewisser Insecten sei noch erwähnt, dass ich bei *Stenobothrus*, obwohl zahlreiche Exemplare untersucht wurden, nie etwas Derartiges bemerken konnte. Aus diesem Grunde und weil die Umwandlung der Testiolenanlagen in Ovariolen speciell bei den Orthopteren bisher doch nur bei sehr wenigen, nämlich zwei Formen constatirt wurde, möchte ich auch meinen, dass die genannten Ausnahmsfälle nicht als Beweise dafür, dass die Insecten von hermaphroditischen Formen abstammen, angesehen werden können. Es ist wohl möglich, dass es sich da um secundäre Abänderungen handelt.

Von den isolirten Ovarien oder Oodenen ist das jüngste Stadium in Fig. 103 abgebildet. Da hier die Vergrösserung genau dieselbe wie am Hodenpräparat Fig. 100 ist — beiderlei Anlagen sind auch ungefähr gleichalterig — so erkennt man mit einem Blick, dass die Ovarienanlage sehr beträchtlich, nämlich wenigstens um ein Drittel kürzer als jene der Hoden ist. Im Übrigen stellt auch anfänglich jede Ovarienhälfte einen walzlichen Strang dar und tritt diese Übereinstimmung mit den Hoden besonders an Sagittalschnitten Fig. 98 *Te* und 99 *Ov* hervor. Von einer Sonderung der Ovarienanlagen in einzelne Eituben, die man wohl viel zweckmässiger als Ovariolen bezeichnet, ist in den ersten Stadien ihrer dorsalen Lage noch nichts zu erkennen. Eine solche bemerkt man selbst im vorliegenden Stadium erst dann, wenn es, was viele Mühe macht, gelingt das die Ovarien einhüllende Gewebe zu entfernen. Man unterscheidet dann an jedem der beiden strangförmigen Ovarienanlagen, und zwar auf der medianen Seite und in gleichen Abständen fünf stumpfe hügelartige Anschwellungen (ov_1, ov_5), die sich, so unansehnlich sie auch erscheinen, doch deshalb sofort als Ovariolen-Ansätze erweisen, weil ihre Zahl mit jener der entwickelten Ovariolen (Fig. 11 *D*) übereinstimmt. Die erwähnten Ovariolenanlagen bestehen aber anfangs weniger aus Eizellen oder Oocyten-Kernen, sondern sind, wie die stärker vergrösserte Partie in Fig. 106 veranschaulicht, vornehmlich Wucherungen des dem sog. Endfaden entsprechenden distalen Theiles des Follikelepithels. Die betreffenden distalen Follikelzellen bezw. Kerne stellen, wie sich aus der Combination ihres Aussehens an den Flächenpräparaten und Querschnitten (Fig. 96 *def*) ergibt, kleine schalenartig gestaltete Platten dar, die (Fig. 106) in mehrfacher Lage den Gipfel der Ovariolen-Anlagen bedecken.

Was die Anlagen der Eileiter oder Oocheten (*och*)[1] betrifft, so verhalten sich diese ganz so wie jene der Spermatocheten.

Fig. 104 zeigt das Ovarium eines eben ausschlüpfenden Embryos. Die fünf Ovariolen-Anlagen jeder Seite sind jetzt schon sehr deutlich als warzenartige Vorsprünge markirt. Dabei ist bemerkenswerth, dass die rechts- und linksseitigen Anlagen nicht symmetrisch sind, sondern wie die Zähne zweier in einander greifender Sägen sich verhalten. Wie man sieht, zeigen die Ovariolen ebensowenig einen segmentalen Typus — auf zwei resp. drei Körpersegmente entfallen je fünf Ovariolen — als die Testiolen. Verhältnissmässig sehr breit ist in diesem Stadium noch der dem späteren Calyx entsprechende Theil; dieser verengt sich aber bald auf Kosten der Ovariolen, indem die Einschnitte zwischen den letzteren sich vertiefen. In diesem Stadium sowie auch schon in dem früheren sieht man (Fig. 106) zahlreiche hantelförmige Kerntheilungsfiguren, die allem Anschein nach — an Schnitten sah ich diese Kerntheilung nicht — den Oocytenkernen zugehören.

[1] Diese von mir vorgeschlagene Bezeichnung dürfte dem mehr an Schafe als an Eier erinnernden und jedenfalls unrichtig gebildeten Namen „oviduct" doch vielleicht vorzuziehen sein. Insbesondere sollte auch der Terminus vas deferens, der trotz seiner Länge keine Andeutung bezüglich des Inhaltes der Gefässe gibt, aufgelassen werden.

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

In der Mittellinie zwischen beiden Ovarien bemerkt man am vorliegenden Präparat und noch deutlicher an Querschnitten (Fig. 95 und 96) eine polsterartige dem Darmfaserblatt aufgelagerte Bildung (*mo*) die ich als Ovarialmesostroma bezeichne. Es ist eine Anhäufung jener bindegewebigen Zellen, die in lockerer Vertheilung auch in der übrigen Umgebung der Ovarien bezw. der Hoden vorkommen und aus denen auch der äussere oder peritoneale Überzug der Geschlechtsdrüse sowie der Eingeweide überhaupt gebildet wird. Dieses an den Hoden (vergl. Fig. 97) nicht als selbstständige Bildung entwickelte Mesostroma wird auch von Tracheen *tr* durchzogen. Da es in den späteren Stadien (Fig. 108) nicht mehr nachweisbar ist, muss man wohl annehmen, dass es bei der Entwicklung des Ovariums und z. Th. auf Kosten des letzteren resorbirt wird.

Gleichwie an den Hoden- findet man auch an den Eierstocksanlagen frühzeitig vier Paare von querverlaufenden Tracheenästen (Fig. 104 tr_4—tr_7). Das letzte Ästepaar (tr_7) fällt aber an den Ovarien nicht mehr mit diesen zusammen, sondern liegt weiter hinten. Ebenso ist auch ein vorderer fixirender Strang *vs* vorhanden, der, wie man sieht, keineswegs den noch kaum entwickelten Endfäden der Ovariolen entspricht.

Hervorheben muss ich noch eine sowohl an den Hoden- als an den Eierstocksanlagen, und zwar etwas hinter ihrem Hinterende zwischen den Anfängen der Ausführungsgänge vorkommende knotenartige Anhäufung von Kernen (*gg*?). Da von diesen Knoten radiär angeordnete Kernreihen ausgehen, erinnere sie einigermassen an kleine Ganglien: ob es aber wirklich solche sind, muss ich nach allem Übrigen, was ich daran beobachtete, unentschieden lassen.

Betrachten wir nun kurz die einschlägigen Querschnitte. Das Hodendiagramm Fig. 97 entspricht dem Präparat Fig. 100, wo die Testiolen von der gemeinsamen Anlage noch nicht scharf abgeschnürt sind. Im Übrigen fallen gegenüber den anderen Stadien (Fig. 90, 91) folgende Verschiedenheiten auf. Der Querschnitt durch die Spermatodene ist nicht mehr spindelförmig, sondern nähert sich dem Kreis, was wohl mit der Grössenzunahme der ganzen Anlage im Zusammenhang steht. Weiters fehlt jetzt das dorsale Suspensorium, das nur am Ovarium theilweise erhalten bleibt. Die die Testiolen zusammensetzenden Zellen sind im Wesentlichen dieselben wie früher. Ein auffallender Unterschied zeigt sich nur darin, dass jetzt die Kerne der Protospermatocyten (*sc*) was wohl auf ihre rasche Vermehrung schliessen lässt, in ausgezeichnet prägnanter Weise Fadenknäuel und andere karyokinetische Theilungszustände darbieten. Die betreffenden Chromatinfäden sind hier verhältnissmässig sehr dick und machen mir bei Chochenille-Alaun-Färbung und der Anwendung der homogenen Immersion von Reichert $^1/_{15}$ den Eindruck von aus kleinen Körnchen zusammengesetzten Doppelbändern (Fig. 96*, *A* und *B*). Auf jedem Schnitt durch das in Rede stehende Stadium und die folgenden zeigt etwa die Hälfte der Protospermatocyten — und von den Oocyten gilt dasselbe — die erwähnten Kerntheilungszustände; die Kerne der übrigen Gonocyten jedoch erscheinen wie in den früheren Stadien im Vergleich zu den Kernen der Follikelepithelzellen (Fig. 97 *if*) sehr chromatinarm. Dagegen konnte ich an den auffallend stark sich tingirenden Follikelkernen niemals unzweifelhafte Mitosen beobachten.

Die gleichalterigen Ovarien (Fig. 96) sind vor Allem viel umfangreicher als die Testes. Aus unserem Schnitt, der links durch eine Ovariolenknospe, rechts aber zwischen zwei solchen durchgeht, ergibt sich vor Allem die Thatsache, dass der zwischen zwei Ovariolenanlagen befindliche Abschnitt des Ovariums anfänglich dieselben Oocyten wie der die Ovariolenknospe enthaltende Theil besitzt und daraus muss man — was durch die folgenden Stadien bestätigt wird — schliessen, dass später bei der weiteren Entfaltung der Eiröhren der Inhalt der Zwischenstrecken in die letzteren übergeht.

Der Hodenquerschnitt Fig 107 entspricht dem embryonalen Endstadium Fig. 102, wo die Testiolen schon völlig von der gemeinsamen Bildungsstätte abgeschnürt sind. Links sind zwei Testiolen (einer nur zum kleineren Theil), rechts ist blos einer getroffen. Am letzteren tritt die hochgradige Übereinstimmung mit der Ovariolenanlage (Fig. 96) ganz klar hervor, und beachte man insbesondere die von den früheren

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

Forschern fast ganz unbeachtet gelassenen interfolliculären Epithelzellen *if*. Die Protospermatocyten Kerne zeigen fast gar alle Knäuelform.

Was nun weiterhin die postembryonale Entwicklung der *Stenobothrus*-Gonadenen anlangt, so liegt mir da z. Th. auch aus früherer Zeit sowohl von im Ganzen präparirten Geschlechtsdrüsen als von Schnitten ein reiches Material vor; mit Rücksicht auf den Raum darf ich aber nur einige Hauptpunkte hervorheben.

Am Ovarium des drittletzten Stadiums in Fig. 11 *D* stellen die Ovariolen schon sehr lange perlschnurartige Follikel-Ketten dar. Auch beachte man, dass der Eileiter (*Och*) bezw. der sog. Calyx sich in Form eines dünnen blind endenden Ganges (*Och'*) nach vorne weit über die Einmündung der vordersten Ovariole (ov_1) hinaus verlängert. Ferner bemerkt man, dass die entwickelten Ovariolen nicht mehr wie ihre Anlagen in einer Ebene liegen, sondern paarweise sich gegenseitig decken. Diese Lagerung ergibt sich am klarsten aus dem Querschnitt Fig. 108, wobei man beachte, dass entsprechend der Schnittrichtung *xx'* in Fig. 11 *D* links nur vier, rechts aber fünf „Röhren" getroffen sind, und dass der Leitungsgang *och'* rechts enger als links (*och*) ist. Die Öffnung der Leitung erfolgt hier ausserordentlich frühzeitig. Fig. 109 veranschaulicht bei stärkerer Vergrösserung einen Eifollikel im Querschnitt mit der Peritonalhülle *p*, dem Follikelepithel *ef* und dem amöboid gestalteten Keimbläschen *k* sammt dessen stark tingirten Nucleolen.

Was nun eine der schwebenden Hauptfragen, nämlich die Abkunft der Keimbläschen betrifft, so kann es nach dem, was bereits mitgetheilt wurde und was ich sonst beobachtete, wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie Abkömmlinge der Kerne der bereits im Embryo differencirten Oocyten sind.

Wir wollen uns den Sachverhalt noch einmal kurz vor Augen führen. In den embryonalen Ovariolen-Anlagen findet man bekanntlich nebst den äusseren Follikelzellen noch diesen ähnliche zwischen den grossen Inhaltszellen eingesprengte quergestellte Elemente (Fig. 96 *if*). Diese können nun kaum etwas anderes sein, als die Elemente der die einzelnen entwickelten Eikammern oder Ootheken trennenden Zwischenwände. Es erscheint demnach hier schon die erste Ovariolenanlage bezw. die sog. „Endkammer" als eine einreihige Kette von Eikammern oder Ootheken, die aber anfangs gewissermassen zusammengedrückt oder flachgedrückt sind, und die Entwicklung der sog. Eiröhre beruht dann im Wesentlichen auf einer Streckung der embryonalen Kammersysteme, die anfänglich, so lang die Oodenen-Anlagen lateral liegen, in dorsoventraler Richtung übereinander geschichtet sind, bezw. wohl auch auf einer Einschaltung neuer Follikel.

Wir betrachten noch kurz die postembryonale Entwicklung der Hoden. Wie bereits in einer früheren Arbeit (13*) mitgetheilt wurde, findet an den Testiolen, wenigstens anfangs, ein starkes Längenwachsthum statt. Im ersten postembryonalen Stadium erscheinen sie birnförmig und nehmen dann rasch die Form langer beiderseits spindelig zugespitzter und schwach S-förmig gekrümmter Schläuche (Fig. 11 *B*) an. Dabei schliessen sich die Testiolen beider Seiten eng an einanander und bilden einen scheinbar einheitlichen Hoden der (Fig. 11 *C*) dem Darm in Form eines länglichen oben cylindrisch abgerundeten gelblichweissen Wulstes aufgelagert ist. Bricht man den von einer gemeinsamen Hülle umgebenen Hoden in querer Richtung (11 *C*) auseinander, so sieht man auf jeder Bruchfläche beiderseits nur drei mit dem Distaltheil nach hinten gerichtete Testiolen, also nicht mehr als im letzten Embryonalstadium.

Lehrreich sind Präparate von im Ganzen gefärbten und in Caradabalsam eingeschlossenen Testiolen (Fig. 113). Hier erkennt man nämlich auf den ersten Blick, dass die Testiolen, wie dies zuerst von Bütschli betont, seither aber wenig beachtet wurde, gleich den Ovariolen in zahlreiche Fächer oder Follikel gesondert sind. Diese Testiolenfollikel liegen aber nicht in einer Reihe hintereinander, sondern in mehreren. Eine wichtige Ergänzung der Flächen- bezw. der Längsschnittbilder geben hier Querschnitte. In Fig. 110 sind zahlreiche Testiolen — sie nehmen fast den ganzen Raum zwischen der Rückendecke und dem Darm ein — in verschiedener Höhe getroffen. Die meisten Schnitte zeigen eine drei- oder vierstrahlige helle Zeichnung. Diese entspricht, wie man bei stärkerer Vergrösserung erkennt (Fig. 111) den interfolliculären Kammerwänden (*if*). Letztere stellen sich meist als schmale körnige Protoplasmastreifen dar, innerhalb welcher einige wenige und meist sehr langgestreckte und spindel-

förmige Kerne vorkommen. Nach dem, was wir oben gehört haben, dürfte es auch klar sein, dass diese inneren Follikelwandkerne jenen Elementen der embryonalen Anlage der Testiolen, bezw. der Spermatodenen entsprechen, die wir eben mit Rücksicht auf das spätere Verhalten als interfolliculäre Kerne bezeichneten. Auch dürfte nun die morphologische Deutung der embryonalen Testiolenanlagen (Fig. 107), die ja ohnehin, wie wiederholt bemerkt wurde, in auffälliger Weise mit jenen der Ovariolen übereinstimmen, keiner Schwierigkeit unterliegen. Es sind mit andern Worten auch die embryonalen Testiolen bereits folliculär gegliederte Anlagen und ihre weitere Entwicklung beruht auch hier in erster Linie auf einer Streckung, bezw. auf einer Vermehrung der Testiolenkammern.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich wohl von selbst, dass es gerade nicht zur Klärung der Sachlage beiträgt, wenn man, was sehr häufig, ja fast allgemein geschieht, die einzelnen Hodenabschnitte oder Testiolen einfach als Hodenfollikel bezeichnet und so die falsche Meinung erweckt, dass die Testiolen im Vergleich zu den Ovariolen, die allgemein als Follikelketten gelten, einfache Gebilde seien. Letzteres dürfte aber in Wirklichkeit wohl nur ausnahmsweise der Fall sein. Als einkammerig oder monodomatisch erweisen sich nach den vorhandenen Angaben u. A. die Testiolen der Lepidopteren, wie denn beispielsweise die von Spichardt und Cholodkowsky gegebenen Querschnitte ganzer Lepidopterentestes auffallend an die der vielkammerigen oder polydomatischen Testiolen von *Stenobothrus* erinnern. Aufgabe künftiger Forschung wird es sein, die Verbreiterung der Ein- und Vielkammerigkeit der Insecten-Testiolen zu erforschen und eventuell festzustellen, ob es unter den vielkammerigen auch den Ovariolen durch die Art der Follikelanreihung näher stehende uniseriale Zustände gibt.

Die Erforschung der Entwicklung der Spermatozoën aus den embryonalen Mutter- oder Urzellen war zwar nicht der Gegenstand meiner Untersuchungen; ich will aber doch auch hierüber, da mir zahlreiche einschlägige Präparate zur Verfügung stehen, einige Bemerkungen mir erlauben.

Vor Allem glaube ich mit Bestimmtheit es aussprechen zu können, dass bei *Stenobothrus* die Spermatozoënbildung nicht, wie dies nach Spichardt und Verson bei den Lepidopteren der Fall zu sein scheint, an eine Keimstelle oder an eine besondere centrale Zelle gebunden ist. Ferner trifft Spichardt's für die Lepidopteren gemachte Behauptung, dass die Theilung der Samenzellenkerne nur anfangs eine karyokinetische ist, für *Stenobothrus* nicht zu. Ich finde nämlich fast an allen mir aus verschiedenen Stadien vorliegenden Schnitten unzweifelhafte mitotische Zustände, wobei diese aber selbst in den neben einander liegenden Follikeln verschieden sind. Beispielsweise befinden sich am Schnitt Fig. 111 die Kerne des Follikels tf_2, tf_3, tf_4 im Ruhestadium (Fig. 112*a*), während jene des Follikels tf_1 theils einen einfachen (Fig. 112*b*), theils einen doppelten Fadenknäuel besitzen.

Nach wiederholter Theilung ergibt sich als letztes Product ein Häufchen auffallend kleiner kugeliger und anscheinend homogener intensiv gefärbter Kerne (Fig. 112*c*). An einem Längsschnitt der Testiolen von Thieren, die sich im letzten oder vorletzten Stadium befinden, kann man, von der Testiolenspitze nach unten fortschreitend, eine ganze Reihe von Entwicklungsphasen mit einem Blick überschauen. Im basalen Theil findet man in der Regel schon einige Spermatozoenbündel, welche, wie mir aus Totalansichten (Fig. 113) hervorzugehen scheint, dem Inhalt je eines Follikels entsprechen dürften.

Zuletzt noch ein paar Worte über die Anlage der äussersten, bezw. ectodermalen Strecken der Ausführungsgänge, für die ich die Bezeichnung Ectogonocheten vorschlage. Bekanntlich hat zuerst J. Nusbaum an mit grösster Sorgfalt hergestellten Zupfpräparaten gezeigt, dass diese Gänge aus paarigen und später hohl werdenden Verdickungen der Hypodermis hervorgehen. Nun besitze ich eine Serie von Sagittalschnitten eines fast reifen männlichen *Stenobothrus*-Embryos, wo ähnliche Zustände, wie sie Nusbaum und später Palmen und z. Th. auch Wheeler schildern, mit besonderer Deutlichkeit zu erkennen sind. Gehen wir vom Medianschnitt Fig. 114*B* aus, so zeigt sich da unterhalb des Afters *(Pr)* eine tiefe sackartige Einstülpung *e*, deren Boden etwas verdickt ist. Betrachtet man dann die benachbarten Schnitte rechts und links von der Mediane (Fig. 114*A* und *C*), so ist hier dem Boden der Einstülpung ein Säckchen *d* angelagert, das sich als ein, wie mir scheint, nicht vollständig abgeschnürter Theil der erwähnten subanalen Ecto-

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

dermtasche erweist. Da ich mich nun überzeugt zu haben glaube, dass die in diesem Stadium noch massiven Anlagen der inneren oder mesodermatischen Ausführungsgänge *(g)*, der Entospermatocheten, an die erwähnten Säckchen sich anlegen, so gehören diese wohl zum genitalen Endapparat und sind vielleicht als paarige Anlagen des ductus ejaculatorius aufzufassen.

Auf alle Fälle möchte ich den für die Lösung dieser wichtigen Frage sich interessirenden Herren Fachgenossen speciell *Stenobothrus* als Untersuchungsobject anempfehlen.

Mantis. Im Gegensatz zu *Stenobothrus*, wo die beiderseitigen Geschlechtsdrüsen am Ende des Embryonalzustandes auf der Rückenseite des Darmes und fast unmittelbar neben einander liegen, befinden sie sich hier (Fig. 72*gn*) noch in der lateralen Position. Daraus schliesse ich, dass die Entwicklung dieser Organe bei *Mantis* gegenüber *Stenobothrus* verzögert ist. An der betreffenden Anlage (Fig. 72*) unterscheidet man deutlich den noch ganz massiven Ausführungsgang *gch*, sowie eine äussere Hülle *(ef)* mit langgestreckten spindelförmigen Kernen. Dagegen bin ich bisher über den Inhalt dieser Anlagen nicht klar geworden. Man sieht da fächerartig angeordnete lange Reihen von relativ sehr kleinen Kernen, die z. Th., wie es in der Figur möglichst genau dargestellt ist, vielleicht in Folge eines raschen Vermehrungsprocesses, ganz in Stücke aufgelöst sind.

Lina. Die in Fig. 84 abgebildete Gonadene (*g*) dieses Käfers — ob Eierstock oder Hodenanlage muss ich zweifelhaft lassen — erscheint derjenigen sehr ähnlich, welche Wheeler in Fig. 84 von *Doryphora* zeichnete. Nur unterscheidet man hier ein sehr deutliches, von Wheeler vermuthlich unbeachtet gelassenes Follikelepithel und erscheint die Gonochete (*gch*) nicht, wie es der genannte Forscher darstellt, hohl, sondern, wie dies im embryonalen Zustand wohl allgemein der Fall ist, noch ganz solid. Ausserdem sind die Kerne der Inhaltszellen bei *Lina* nicht alle von gleicher, sondern von verschiedener Grösse und zeigen eine deutliche Membran. Mittelst eines ziemlich langen Suspensoriums *(su)* ist die Gonadene mit dem Darmfaserblatt *(v)* verbunden. Die Gonadenen liegen etwas vor dem Proctodaeum auf dem 14. bis 22. Schnitt von hinten.

Melolontha. Auch von diesem Insect gebe ich in Fig. 68 vorläufig nur eine Abbildung zur Orientirung über die Lage dieser Gebilde. Die Gonadenen *(gn)* erscheinen hier sehr frühzeitig als mit dem Visceralblatt verbundene gestielte Körper, an denen man wieder ein Zellepithel und mehrere grössere und kleinere Inhaltszellen unterscheiden kann.

Hydrophilus. Fig. 53 zeigt zunächst die Lage der Gonadenen (*gn*) im Stadium des schon eng gewordenen aber noch nicht in den dorsalwärts weit offenen Mitteldarm versenkten Rückenrohres. Sie sind vom oberen Rand der Darmrinne ziemlich weit entfernt und scheinen mit letzterer nicht näher verbunden zu sein. Erst später (Fig. 55 und 56), wenn das Mesenteron geschlossen und das Herz (*vd*) gebildet ist, liegen sie, ähnlich wie bei *Stenobothrus*, nahe bei einander auf der Rückenwand des Darmes und zwar nicht weit vor dem Proctodaeum. An den Seiten des letzteren (Fig. 56, *Pr*, *gn*) sieht man aber die soliden Ausführungsgänge. Ein stark vergrössertes Bild eines Querschnittes der Gonadenen im erst erwähnten Stadium gibt Fig. 54. Man erkennt da zunächst ein Follikelepithel mit spärlichen langspindelförmigen Kernen. Im Innern gibt es zweierlei Kerne: grosse mit fein vertheiltem, zum Theil fädigem Chromatin, und kleine, aber sehr intensiv gefärbte. Erstere gehören unzweifelhaft den Protogonocyten an. Letztere aber sind schwer zu deuten. Es können nämlich ähnlich wie bei *Stenobothrus* interfolliculäre Gebilde sein oder sie können, falls, was mir jedoch nicht wahrscheinlich vorkommt, die vorliegende Anlage ein Ovarium ist, den sog. Nährzellen der Ovariolenfollikel angehören. Speciell mit Rücksicht auf die letzteren wäre ein genaues Studium der ganzen Entwicklungsgeschichte der Coleopteren-Gonadenen ausserordentlich wünschenswerth.

Pieris. Fig. 78 zeigt an einem unmittelbar vor dem Proctodaeum geführten Querschnitt die Anlagen der Samendrüsen bei einem $9^1/_2$ Tage alten, dem Ausschlüpfen nahen Embryo. Die Lagerung auf der Dorsalseite des Darmes ist derjenigen ähnlich, welche u. A. Selvatico von *Bombyx mori* abgebildet hat. Stärker vergrössert sieht man den Querschnitt des rechtsseitigen Hodens in Fig. 79. Ich unterscheide daran — das Bild erinnert an das von Verson bezüglich des Seidenspinners gegebene — eine Hülle mit langen

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

spindelförmigen Kernen *(ef)* und dann mehrere grosse Inhaltszellen *(sc)*. Der Kern der letzteren gleicht ziemlich dem der Protospermatocyten von *Stenobothrus*. In der Umgebung der Drüsen findet man einige Fettkörperzellen (*ca*) und Tracheenzweige, aus denen wohl später die äussere gemeinsame Hülle hervorgeht. Das daneben abgebildete Rückengefäss entsteht hier so wie (Fig. 94 und 107) bei *Stenobothrus*, wie dies von Jaworowski[1] und mir für manche andere Insecten schon vor längerer Zeit nachgewiesen wurde, aus zwei Reihen von halbmondförmigen Zellen, die sich paarweise zu einem Ring vereinigen.

VI. Capitel.

Über die Anlage des Darmdrüsenblattes oder Enteroderms.

Wenn ich die Veröffentlichung meiner bereits in der Abhandlung über die Keimhüllen angekündigten vergleichenden Studien über die Keimblätter und speciell über das Darmdrüsenblatt bisher aufschob, so geschah dies deshalb, weil ich mich mit der Ausdehnung meiner einschlägigen Untersuchungen immer mehr von der Richtigkeit des in jener Abhandlung ausgesprochenen Satzes „das Einzelne kann nicht Muster für das Allgemeine sein" überzeugte und weil ferner die Jahr für Jahr erscheinenden neuen Arbeiten, die speciell hinsichtlich des Enterodermursprunges z. Th. sehr verschiedene Anschauungen — ich erinnere nur an die von Heider (30), Will (59) und Voeltzkow (55, 56) — vertreten, eine die Kräfte des Einzelnen fast übersteigende genaue Nachuntersuchung erfordern.

Allgemeine Gesetze über die Anlage des Insecten-Enteroderms, wie man sie auffallenderweise nicht selten liest, können, wenn man sich nicht selbst täuschen will, beim gegenwärtigen Stande unserer einschlägigen Kenntnisse überhaupt noch nicht aufgestellt werden; ja, es will mir scheinen, dass man selbst bei der Beurtheilung des einzelnen Falles mit grösserer Vorsicht, als es gewöhnlich der Fall ist, zu Werke gehen müsste. Nachdem ich in meiner letzten Arbeit (23), soweit es sich in Kurzem thun liess, eine Übersicht des Standes der Dinge gegeben habe, will ich diesmal den schwierigen Gegenstand nur insoweit berühren, als es die vorliegenden meist für andere Zwecke gemachten Abbildungen, sowie manche meiner früheren Zeichnungen erlauben und soweit es die inzwischen erschienenen neuen Arbeiten erheischen.

Gehen wir von den bei den Musciden bestehenden Verhältnissen aus. Während bekanntlich Kowalevsky (38) im Anschluss an Grassi (27) die von mir (22) als Prost- und Opisthoënteroderm bezeichneten vorderen und hinteren Drüsenblattkeime als polare Enden des aus einer medianen Einstülpung hervorgehenden „unteren Blattes" auffasste, indes sie Voeltzkow ebenso bestimmt wieder für Wucherungen des ectodermalen Stomo- und Proctodaeumepithels erklärte, wies ich in meiner Muscidenarbeit zum erstenmal auf die Möglichkeit einer ganz besonderen sowohl vom Ectoderm als vom unteren Blatt Kowalevsky's unabhängigen Enterodermanlage hin. Ich brachte nämlich letztere in Zusammenhang mit den zuerst von Bütschli (6) entdeckten ventral-lateralen Falten, hinsichtlich welcher von mir an einer vollständigen Serie von Querschnitten (22, Fig. 79—92) überzeugend dargelegt wurde, dass sie an zwei dem Stomo- und Proctodaeum entsprechenden Stellen z. Th. über der Medianfalte mit einander zur Bildung einer zweischichtigen Zellenlage sich vereinigen. „Ich will — sagte ich S. 15 meiner Muscidenarbeit —, um die hohe morphologische Bedeutung dieser primären paarigen Einstülpungen noch weiter zu kennzeichnen, schon hier anführen, dass sie sich vornehmlich nur an zwei Stellen, nämlich in der Mund- und Afterregion entwickelt zeigen, und dass sie.....vielleicht und bis zu einem gewissen Grade als Entodermanlagen zu betrachten sind." Noch bestimmter äusserte ich mich S. 28, wo es heisst „Diese Annahme — dass nämlich diese aus der sog. lateralen Gastrulation hervorgehende und gewissermassen als separates Blatt sich darstellende Zellenanhäufung mit der Opistho(ento)mesenteronanlage in Beziehung

[1] A. Jaworowski, Über die Entwicklung des Rückengefässes und speciell der Musculatur bei *Chironomus* und einigen anderen Insecten. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, 1879. Man beachte insbesondere Fig. 28 und 29.
Wheeler hat diese Arbeit unberücksichtigt gelassen.

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

stehe — gewinnt umso mehr Berechtigung, wenn wir uns erinnern, dass vorne in der Gegend des Mundes, bezw. der künftigen Pro(ento)mesenteronanlage die auffallende locale Verdickung des unteren Blattes ganz unzweifelhaft mit der Lateraleinstülpung in Verbindung steht". In einem ähnlichen Sinne sprach ich mich ferner auch in meiner letzten Arbeit Nr. 23 S. 35 und 40 aus, wo ich unter Beibringung eines Schemas (Holzschnitt 13) abermals auf die Möglichkeit hinwies, „dass hier (bei den Musciden nämlich) die Drüsenblattkeime z. Th. aus ganz selbstständigen Einstülpungen des Keimstreifepithels aus den sog. lateralen Gastralfalten entstehen". Wenn ich mich aber bisher hinsichtlich der Frage der Enterodermanlage der Musciden im Ganzen doch sehr reservirt verhielt, so geschah dies aus folgenden Gründen. Fürs erste ist es mir bisher, obwohl ich zahlreiche neue Schnitte machte, nicht gelungen, den Übergang der median vereinigten Lateralfaltenstrecken in das Prost- und Opisthoënteroderm der späteren Stadien mit voller Sicherheit zu constatiren. Zweitens ist das Verhalten in jenen Phasen, wo bereits das Stomo- und Proctodaeum angelegt ist, vielfach, wie es auch Vaeltzkow schildert, ein derartiges, dass die Möglichkeit einer Antheilnahme des stomo- und proctodaealen Ectoderms an der Drüsenblattbildung nicht ausgeschlossen ist. Insbesondere muss ich constatiren, dass zwischen den genannten Ectodermeinstülpungen und den mit ihnen bereits verbundenen Enterodermanlagen — man vergl. Nr. 22 Taf. III — keine scharfe Grenze vorhanden ist und gilt dies auch in Bezug auf das aus der Medianfalte hervorgehende Unterblatt Kowalevsky's, indem ja diese Falte — vergl. u. A. Nr. 22, Fig. 11 und 100 — anfänglich sogar mit dem Proctodaeum in Communication steht. Drittens endlich ist es zwar nicht wahrscheinlich, aber doch immerhin möglich, dass gerade bei den Musciden, bei denen wenigstens die Proctodaeum-Einstülpung sehr frühzeitig erfolgt, die Anlage des Enteroderms sowohl aus Elementen dieser Einsackung als auch aus jenen der medianen und lateralen Falten erfolgen kann, oder dass mit anderen Worten speciell an der Stätte und zur Zeit der Bildung des Enteroderms überhaupt noch keine eigentliche Differenzirung der Keimblätter platzgegriffen hat.

Inzwischen erschienen die wichtigen neuen Mittheilungen Carrière's (8, 9) über die Enterodermanlage bei *Chalicodoma*, die vielleicht — Carrière macht davon allerdings auch in seinem zweiten vorläufigen Bericht keine Erwähnung — mit den von mir bei *Musca* entdeckten Lateralfaltenbildungen in einem engeren Zusammenhange stehen. Im Gegensatz zu Grassi's Darstellung bei *Apis melifica*, nach welcher Prost- und Opisthoënteroderm die polaren Endtheile des unteren, bezw. des mesodermalen Blattes wären, erklärt Carrière (9, S. 146) ganz ausdrücklich, dass bei *Chalicodoma* „jede Verbindung oder Beziehung zwischen den Entodermkeimen und dem Mesoderm — [und vom Ectoderm gilt dasselbe] — ausgeschlossen" ist, indem (S. 144) hier „die Anlage und das Wachsthum der Entodermkeime ausserhalb der anderen Blätter" ja, wie er sich etwas seltsam ausdrückt, „ausserhalb des Embryos" erfolge.

Carrière beschreibt (9, S. 144) die allererste Anlage des Proënteroderms als eine vor der von den Seitenfalten begrenzten Mittelplatte — mein medianes Ptychoblastfeld — liegende „scharf umschriebene, länglich elliptische Verdickung", welche sich bald „etwas über die Oberfläche erhebt" und den Opisthoënterodermkeim als „eine ähnliche, grössere querelliptische Verdickung am Hinterrande".

Es ergibt sich nun zunächst, wenn wir uns der Zustände bei den Musciden erinnern, die Frage, inwieweit etwa die angegebene — wie Carrière's weitere Darstellung lehrt — höchst wahrscheinlich als wirkliche Enterodermkeime zu betrachtenden „Verdickungen" von *Chalicodoma* mit den gewissen median verbundenen Lateralfaltengebilden der Musciden (22, Fig. 82 und 86) vergleichbar sind. Da scheint es mir nun ziemlich zweifellos, dass an eine Homologisirung vorläufig nicht gedacht werden kann. Die *Chalicodoma*-Enterodermkeime erscheinen nämlich nach Carrière's Darstellung schon von vornherein als solide Wucherungen in der Medianzone des Blastoderms, die z. Th. sogar „etwas über die Oberfläche sich erheben", während die fraglichen Gebilde von *Musca* ganz sicher aus einspringenden Lateralfalten hervorgehen und z. Th. im Innern des Dotters liegen. Die betreffenden Anlagen können z. Th. aber auch in den späteren Stadien nicht, ohne den Verhältnissen Zwang

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

anzuthun, unmittelbar aufeinander bezogen werden. Es zeigt sich dies in besonders klarer Weise beim hinteren Drüsenblattkeim. Während dieser nämlich bei *Chalicodoma* seine Zellen (S. 146) „ausserhalb des Embryo, d. h. beiderseits ausserhalb des hochzelligen Ectoderms und des Mesoderms zwischen dem Dotter und dem plattenförmigen Ectoderm als zwei dicke Platten vortreibt", ist das Opisthoënteroderm der Musciden anfänglich (22, Fig. 18 und Fig. 102—113) ein vom Proctodaeum frei in den Dotter hineinragendes, also „nicht ausserhalb des Embryo", sondern sozusagen central in diesem gelegenes Gebilde.

Auf diese Unterschiede mache ich aber deshalb aufmerksam, weil Carrière geneigt scheint, auch bei anderen Insecten eine ähnliche Enterodermbildung, wie er sie bei *Chalicodoma* beschreibt, vorauszusetzen. Bezüglich des Opisthoënterodermes dieses Insectes fügt er nämlich bei: „So entsteht zu einer gewissen Zeit die neuerdings auch von Heider — bei *Hydrophilus* — beobachtete, aber ihrem Ursprung nach missverstandene Hufeisenform des vorderen und hinteren Entodermkeimes". Da Carrière sich nicht darüber äussert, worin denn das angebliche Missverständniss Heider's beruht, so kann man annehmen, dass er es vielleicht darin sucht, dass Heider, im Anschluss an Kowalevsky und Grassi, die Enterodermkeime nicht als von vorne herein separirte Gebilde, sondern als Differenzirungsproducte des von mir als Ptychoblast bezeichneten unteren Keimblattes Kowalevsky's ansieht. Da ich *Chalicodoma* nie selbst untersuchte, darf ich mir absolut kein Urtheil darüber gestatten, ob denn die Enterodermkeime dieses Insectes nicht doch vielleicht auf besondere Unterblattbildungen zurückzuführen und mit den gewissen Muscidenfalten unter den Begriff des Ptychoblasts zu subsumiren sind; ich möchte hier nur zum Beweise, wie schwierig gerade diese Verhältnisse zu deuten sind, bezüglich des *Hydrophilus* auf Grund zahlreicher neuer Quer- und Sagittalschnitte darauf hinweisen, dass sich mir speciell das Opisthoënteroderm dieses Insects auf manchen Präparaten als eine Wucherung, bezw. Abzweigung des proctodaealen Epithels darstellt. Wie dies bereits Voeltzkow für *Musca* und *Melolontha* hervorhob, zeigen hier insbesondere, wenigstens in gewissen Stadien, die Elemente der beiden Enterodermanlagen eine völlige Übereinstimmung sowohl mit den procto- als den stomodaealen Epithelzellen, während sie sich, wie man übrigens auch aus den Zeichnungen Wheeler's bei *Doryphora* (63) sieht, schon frühzeitig sehr wesentlich von den Mesodermzellen unterscheiden.

Dass ähnliche vom Unterblatt ganz getrennte Enterodermkeime, wie sie Carrière bei der Mauerbiene beschreibt, nicht bei allen Insecten vorkommen,[1] das glaube ich ferner aus meinen auf Taf. VIII meiner Abhandlung über den Keimstreif von der Innenseite dargestellten Lepidopterenkeimstreifen schliessen zu können. Hier z. B. in Fig. 96, 97 und 98 sieht man wohl mehrere aus einer Medianfalte hervorgehende Ptychoblast-, bezw. Mesodermsegmente, aber kein Gebilde, das nicht aus der erwähnten Falte hervorgeht, und das sich überhaupt als besonderer Enterodermkeim erwiese.

Etwas näher wollen wir uns jetzt die Verhältnisse bei *Stenobothrus* ansehen. Ich habe bereits in meiner letzten Arbeit (23) darauf aufmerksam gemacht, dass hier im Gegensatz zu den übrigen Segmenten am prognathalen Abschnitt (Fig. 84, 85, *g'* 1) zwischen den seitlichen oder mesodermalen Ptychoblastelementen eine mediane Anhäufung von Unterblattzellen zurückbleibt. Dieses am vorliegenden Sagittalschnitt Fig. 9, *a* und am Querschnitt Fig. 10 mit *H* bezeichnete isolirte Zellenlager, das sich der Hinterwand des steil aufsteigenden Stomodaeums (Fig. 9 *Sto*) anschliesst, und dessen Elemente sich vor den übrigen schon durch ihre Grösse und ihre kugelige Form auszeichnen, wäre man nun zumal im Hinblick auf Heider's Befunde bei *Hydrophilus* von vornherein geneigt, als Prostenterodermanlagen zu betrachten.

Gegen eine solche Annahme spricht nun aber zunächst der Umstand, dass hier, wie man sich leicht überzeugen kann, wenigstens die erste Bildung des vorderen Mitteldarmepithels nicht von der erwähnten prognathalen Ptychoblastmasse ausgeht. In einem Stadium, das etwas jünger wie das der Fig. 9 und 10 entsprechende ist, erscheint das Stomodaeum als eine einfache blindsackartige Einstülpung des Ectoderms, deren Boden sich stark verdünnt und die ferner frühzeitig eine Mesodermumkleidung aufweist. Am blinden Ende

[1] Die in Nr. 23 erwähnten *Lina*-Enterodermkeime erscheinen mir als solche sehr fragwürdig.

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

dieses Sackes und zwar an dessen Hinterwand, bemerkt man nun bald eine Wucherung der stomodaealen Epithel- oder Ectodermzellen, die sich in Form einer einfachen Platte nach hinten ausbreitet.

In dem durch unsere Zeichnungen fixirten Stadium ist diese ectodermale Prostenterodermplatte *P—er* schon ziemlich umfangreich. An gewissen Querschnitten, z. B. Fig. 10, erscheint sie (*cd*, *c'd'*) als eine krempenartige Umstülpung des Stomodaeums und scheint letzteres gegen den Rücken zu offen sein. Dies ist aber eben nur scheinbar so, weil der Querschnitt (Fig. 9, Punktlinie *x*) unterhalb der obersten Kuppe des Stomodaeums durchgeht. Die betreffenden Schnitte lassen aber gar keinen Zweifel zu, dass die Prostenterodermplatte wirklich, wie ich es schon in meiner letzten Arbeit (23. S. 33) aussprach, eine Abzweigung des stomodaealen Ectoderms ist.

Im Wesentlichen dieselbe Bildungsweise beobachtete ich aber auch am Proctodaeum. Hier sieht man (Fig. 9 *O—er*) in einem gewissen Stadium eine anfänglich ganz unbedeutende, sich schrittweise vergrössernde Verdickung etwas seitwärts von der ectodermalen Kuppe des Afterdarmes, die später gleichfalls zu einer Platte auswächst, die dann die erste hintere Anlage des Enterodermes darstellt.

Der Umstand, dass am proctodaealen Ende von ähnlichen grossen kugeligen Zellen, wie sie in der prognathalen Region vorkommen, in keinem Stadium irgend eine Spur zu sehen ist, macht es nun wohl allein schon sehr unwahrscheinlich, dass jene prognathale Zellanhäufung ein separater Enterodermkeim ist. Ich muss aber auch noch beifügen, dass dieser Zellenpolster, und zwar in fast unveränderter Gestalt, sehr lange erhalten bleibt und auch noch dann als solcher nachweisbar ist, wenn die Prostenterodermanlage schon eine grössere Ausdehnung erreicht hat. Was aus ihr schliesslich wird, vermochte ich bisher, da mir ein paar Stadien fehlen, leider nicht festzustellen.

Abgesehen davon, dass die Enterodermanlagen von *Stenobothrus* sich von denen mancher anderer Insecten z. B. der bisher geprüften Käfer, Lepidopteren, der Muscidien, *Chalicodoma* u. s. w., bei denen sie mehr oder weniger klumpenartige Bildungen darstellen, durch ihre schon von Anfang an mehr flächenhafte Entwicklung unterscheiden, zeigt auch die weitere Entfaltung sehr bemerkenswerthe, bisher nie klar hervorgehobene Abweichungen. Während nämlich bei den genannten Insecten das Drüsenblatt verhältnissmässig sehr frühzeitig in Form zweier Streifen sich über die ganze Länge des Mitteldarmes ausdehnt, bleibt es bei *Stenobothrus* fast bis zum Ausschlüpfen des Embryos lediglich auf die beiden Endstrecken des Mesenterons beschränkt, wobei der mesenterische Dotter bloss vom frühzeitig angelegten und sich schliessenden Darmfaserblatt umkleidet wird. Diesen Zustand sehen wir u. A. am Sagittalschnitt Fig. 98 sowie an den zugehörigen übrigen, hier nicht abgebildeten Diagrammen.

Das mesenterische Ende des Stomo- und Proctodaeums (*e*, *e'*) ist noch immer durch eine dünne Zellschichte vom Dotter abgegrenzt. Über diese Querscheidewand hinaus geht nun, wie die Figur lehrt, die Fortsetzung des Epithels der genannten Darmendstücke nur eine kleine Strecke (*P—er*, *O—er*). Das übrige Mesenteron besitzt, wie man am besten an Querschnitten sieht, noch kein Drüsenblatt. Gewissermassen an Stelle des letzteren legen sich aber in diesem Stadium die hier riesigen Kerne der Dotterzellen oder Krokocyten (vergl. auch Fig. 95 und 97 *kc*) grösstentheils an das Faserblatt an. Es zeigt sich also hier ein Verhalten, wie es von Korotnef und mir (Nr. 23 Fig. 148 und S. 23) bei *Gryllotalpa* und dann z. Th. auch von Ayers bei *Oecanthus* nachgewiesen wurde.

Die Vervollständigung und Schliessung des Drüsenblattes geschieht bei *Stenobothrus* erst unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Einen Mesenteronquerschnitt dieses Stadiums habe ich mit peinlicher Genauigkeit in Fig. 107 abgebildet. Das Drüsenblatt (*er*) zeigt sich hier, ähnlich wie es z. Th. auch Korotnef bei *Gryllotalpa* darstellt, noch nicht als ganz continuirliche Schichte, sondern besteht hier sozusagen aus mehreren Längsstreifen, deren im Ganzen schmal cylindrische Zellen am Rande dieser Streifen sehr niedrig und in der Mitte ungemein hoch und z. Th. zipfelartig ausgezogen sind. Von den übrigen Darmwandschichten unterscheidet man sehr deutlich die dem Drüsenblatt zunächst liegende Längsmuskel- (*lm*) sowie die nach aussen folgende Ringmuskelschichte (*cm*). An die letztere schliessen sich einzelne lockere Zellen (*p*) an, die wohl als Anlage der Peritonealhülle zu betrachten sind.

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

Was den Ursprung der Drüsenblattschichte betrifft, so braucht man wohl auf Korotnef's Hypothese, dass sie ein Product eingewanderter Blutzellen sei, nicht weiter Bedacht zu nehmen und darf man ferner wohl mit Sicherheit behaupten, dass sie eben durch Ausbreitung der früh angelegten beiden Endplatten entstehen, und zwar deshalb, weil die Zellen des Mitteltheiles vollständig mit jenen der Endtheile übereinstimmen.

Mit Rücksicht darauf, dass hier — und bei *Gryllotalpa* ist es z. Tk. ähnlich — die wahrhaft kolossalen Kerne der Krokocyten sammt den sie umgebenden z. Th. amöboid conturirten Plasma fast regelmässig nur in den zwischen den Drüsenblattwülsten vorhandenen Lücken oder Furchen liegen, könnte aber die Frage aufgeworfen werden, ob diese Elemente nicht vielleicht, sei es im Ganzen, sei es im zertheilten Zustand, zur Ergänzung des Drüsenblattes dienen. Abgesehen davon aber, dass eine derartige Zusammenfügung des Drüsenblattes aus zweierlei und doch sehr heterogenen Bauelementen wohl von vorne herein nicht wahrscheinlich ist, kann ich auch noch beifügen, dass ich von diesen Riesendotterzellen in den freien Stadien nichts mehr bemerken konnte und dass gleichwohl das Drüsenblatt auch hier noch ähnliche Niveaudifferenzen wie am reifen Embryo aufweist. Die Dotterzellen dürften also wohl höchst wahrscheinlich auch hier zuletzt blosses Nahrungsmaterial darstellen, gerade so wie das hinsichtlich der in das Mesenteron aufgenommenen Keimhüllenzellen (Fig. 98 *i*) der Fall ist.

Ein hinsichtlich der Endzustände des Darmdrüsenblattes ähnliches Verhalten wie *Stenobothrus* konnte ich in letzter Zeit auch bei *Mantis* nachweisen. Am abdominalen Querschnitt durch den fast reifen und schon etwas pigmentirten Embryo in Fig. 72 ist das Mesenteron durch das Faserblatt zwar schon ganz geschlossen; es ist aber im grössten Theil desselben noch keine Spur einer Epithellage sichtbar. Letztere tritt erst fast unmittelbar vor dem Ausschlüpfen auf und zeigt (Fig. 75 *er*) gleichfalls streifenartige Längswülste, die aber bereits durch ein niederes, die Zwischenfurchen bekleidendes Epithel zu einem continuirlichen Rohr verbunden sind. Hier ist nun auch klar, dass die gleichfalls sehr umfangreichen Krokocyten *kc* nicht in den Drüsenblattrahmen eingefügt werden, da dieser ja, wie gesagt, schon ganz geschlossen ist.

Eines zunächst scheint mir ganz sicher zu sein, dass nämlich die bisher untersuchten Orthopteren mit Ausnahme der Blattiden im Gegensatz zu den meisten übrigen Insecten keine hufeisen- oder gabelförmig sich theilenden Enterodermanlagen besitzen.[1] Demgemäss könnte man die Insecten bezüglich der Enterodermbildung eintheilen in solche

1. mit gabelförmigen Enterodermanlagen: Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Rhynchoten pp., Dipteren, *Blatta* (?);

2. mit nicht gabelförmigen oder einfachen Enterodermanlagen: *Gryllotalpa, Oecanthus, Stenobothrus, Mantis.*

Was aber den ersten Ursprung des Enteroderms betrifft, so mag es auf den ersten Blick allerdings auffallend erscheinen, dass dieses Blatt bald *(Chalicodoma)* aus einem ganz separaten Keim, bald aber aus dem stomo- und proctodaealen Ectoderm *(Stenobothrus* etc.) und andere Male vielleicht wieder aus dem Ptychoblast oder Unterblatt hervorgehen soll; wenn wir aber bedenken, dass ja die gegenwärtige Anlage des Insectendrüsenblattes meist nicht als ein ursprüngliches, sondern als ein durch mannigfache Anpassungen verändertes Gebilde angesehen wird und wenn wir ferner auch die grosse Verschiedenheit des Mitteldarmes bei den ausgebildeten Insecten in Betracht ziehen, so kann man eigentlich nicht behaupten, dass eine Ungleichheit der Enterodermanlage von vorne herein etwas ganz Unwahrscheinliches wäre.

Sei dem aber wie immer, das muss man auf alle Fälle einräumen, dass in dieser Hinsicht bei den verschiedenen Insecten grosse Unterschiede obwalten, und dass man, wie schon eingangs erwähnt wurde, nicht eine Insectenform als Muster für alle übrigen aufstellen kann.[2]

[1] Korotnef zeichnet wohl auf einigen Figuren, z. B. Fig. 53, ein Paar von mir beobachtete Polster, diese gehören aber dem Faserblatt an.

[2] Bemerkt sei, dass nach Carrière's Darstellung bei *Chalicodoma* das Stomo- und Proctodaeum im Vergleiche zum Mesenteronepithel sich sehr spät entwickelt. Nach Tichomirof (VIII. Congress russ. Naturforscher etc. in Petersburg, 1890) soll bei *Calandra* und nach Frau Tichomirof bei *Pulex irritans* das Mitteldarmepithel von allem Anfange auf Kosten der Dotterzellen entstehen.

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

VII. Capitel.

Über die Keimhüllen.

Als eines der Ergebnisse meiner Arbeit über die Keimhüllen betrachtete ich auch den Nachweis, dass bei sämmtlichen von mir untersuchten Insecten eine wahre Gastroptyche, d. i. eine zweiblätterige Bauch-Keimhüllenfalte sich entwickelt. Eine solche fand ich insbesondere auch bei den untersuchten Hymenopteren *(Formica, Polistes)*, hinsichtlich welcher die neuere Angabe von Grassi vorlag, wornach *Apis melifica* nur eine einzige dem Ectoptygma (Serosa) entsprechende zellige Hülle besässe, eine Angabe, die aber Grassi nach dem Erscheinen meiner Arbeit fallen liess. Inzwischen (23) wurde von mir die Zweiblätterigkeit der Hymenopteren-Gastroptyche auch bei einer Blattwespe, *Hylotoma*, und zwar sowohl an Quer- und Längsschnitten, als auch an abgezogenen Hüllen der meines Erachtens unumstössliche Beweis geführt, dass die Gastroptyche auch hier zweiblätterig ist (23, Fig. 110 und Taf. XI) und dass ferner am schon fast reifen Embryo die beiden leicht abziehbaren Hüllen um letzteren einen geschlossenen Sack bilden, wie Ähnliches bereits Kowalevsky hinsichtlich der Biene dargestellt hat.

Nun liegt eine Angabe von Carrière vor, die das mitgetheilte Ergebniss wieder in Frage stellen möchte. Er behauptet nämlich, dass nicht nur bei *Chalicodoma*, sondern auch „bei anderen Hymenopteren — er erwähnt, ohne meiner Untersuchungen zu gedenken, auch *Polistes gallica* — nur eine Eihülle gebildet wird, und zwar geht dies ganz und gar aus dem nicht für den Embryo verbrauchten Blastodermrest hervor“ und unterliegt ferner frühzeitig, ohne vom Embryo aufgenommen zu werden, durch Zerreissung in Bänder der Auflösung.

Da ich mich gegenwärtig möglichst strenge an den Grundsatz halte, nur über das ein bestimmtes Urtheil abzugeben, was ich selbst beobachtete, muss ich über die Richtigkeit der Mittheilungen Carrière's bei *Chalicodoma* meine Meinung zurückhalten. In Bezug auf die von mir selbst untersuchten Hymenopteren *(Polistes, Formica, Hylotoma)* aber erlaube ich mir bloss die Bemerkung, dass ich, soweit mir Dauerpräparate vorliegen, jederzeit in der Lage bin, die Richtigkeit meiner Angaben, bezw. die Duplicität der Keimhüllen zu beweisen.

Übergehend auf die Mittheilung einiger meiner Beobachtungen, so gibt zunächst Fig. 50 eine bisher fehlende Darstellung eines Medianschnittes durch das bis auf eine vordere Öffnung (*a*) völlig geschlossene und schon stark zusammengezogene Rückenrohr von *Hydrophilus*. Die untere Ectoptygma-Lamella *cp* ist viel dicker als die obere, die an den Lippen der erwähnten Öffnung in das die Rückenmembran bildende noch überaus dünne Entoptygma *np* übergeht. Ein zweiter mehr lateraler Schnitt, Fig. 49, zeigt nur auf einer gewissen hinteren verhältnissmässig breiten Strecke des Rohres die Seitenwand *cp*.

Die Figuren 57—64 veranschaulichen dann einige charakteristische Querschnitte des Rückenrohres im obigen Stadium. Fig. 57 ist ein Schnitt vor der erwähnten Öffnung, welche bekanntlich nicht etwa als Ausdruck einer Einstülpung angesehen werden darf, sondern, wie man weiss, dadurch zu Stande kommt, dass die Ränder der auf den Rücken umgeklappten Gastroptyche an dieser Stelle nicht verwachsen sind. Fig. 58 zeigt dann diese offene Stelle, in gewissem Sinne das Negativ zur noch offenen Bauchfalte, selbst, wobei man an den Lippenrändern den allmäligen Übergang der grossen Ectoptygma- (*cp*) in die Entoptygmazellen (*np*) verfolgen kann. Die Öffnung liegt am Prothorax. Unmittelbar hinter ihr und meist noch eine Strecke weiter (Fig. 59—60) nach hinten hat man es mit einem einfachen, wohl abgerundeten Rohr zu thun. Dann kommt man aber bald auf längere, bald auf kürzere Strecken (Fig. 61, 63, 64) — es scheinen hier auch individuelle Unterschiede zu bestehen — wo das Rohr, wie ich übrigens schon an anderer Stelle hervorhob, entgegen der Behauptung C. Heider's (31) ein Doppelrohr mit brillenartigem Querschnitt bildet, und zwar auf die Weise, dass die obere und untere Lamelle in der Medianlinie mit einander vollständig verschmelzen und also eine Längsscheidewand bilden. Bemerkenswerth sind auch noch Stellen (Fig. 62), an denen ein kleines, mittleres rohrartiges Lumen vorkommt, von welchem seitwärts je eine flache Höhlung ausgeht.

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

Hier muss ich noch einen in meiner Keimhüllenarbeit (19) enthaltenen, das bereits in den Dotter versenkte *Hydrophilus*-Rückenrohr betreffenden Irrthum berichtigen. Ich habe dort nämlich, gestützt auf einige diffus gefärbte Querschnitte, sowie auf den Umstand, dass gelegentlich, wie Fig. 65 veranschaulicht, die obere Lamelle sich gegen die untere einstülpt, etwas vorschnell behauptet, dass sich das primäre einschichtige Rohr durch Einstülpung der oberen Decke regelmässig in ein zweischichtiges Rohr, bezw. in eine zweischichtige dorsal fast geschlossene Rinne umwandeln, was jedoch, wie C. Heider (31) mit Recht hervorhebt, nicht der Fall ist.

Es wurde von mir für alle jene Insecten, deren Entoptygma oder Animon zerreisst und auf den Rücken sich umschlägt, angenommen, dass diese Keimhülle zur bleibenden Dorsaldecke wird, eine Annahme, die u. A. auch von J. Nusbaum (45) für *Meloë proscarabaeus*[1] acceptirt wurde. Nachdem aber schon früher von Patten (47*) für die amphirhegmagene Neuropterenform *Neophalax* die Angabe gemacht worden war, dass hier das Entoptygma gemeinsam mit dem Ectoptygma als compactes Dorsalorgan abgeschnürt und in den Dotter versenkt werde — eine Angabe, die ich (19) bezweifeln zu müssen glaubte — liegen nunmehr wichtige neue Beobachtungen von Wheeler vor, denen zu Folge bei *Doryphora*, bei der sich, analog wie bei *Lina*, nur das Entoptygma auf den Rücken umschlägt — das Ectoptygma persistirt als geschlossener Sack — die dorsalen Entoptygmazellen sich loslösen und vor dem Verschluss des Darmes in den Dotter hineinwandern. Diese Beobachtungen sprechen für C. Heider's (30) meiner Darstellung bei *Hydrophilus* entgegengestellten Ansicht, dass auch hier eine „Resorption" des Entoptygmas erfolge, wobei sich jedoch Heider nicht näher über das Wesen derselben aussprach.

Mich selbst veranlasste Wheeler's Darstellung zunächst die einschlägigen Verhältnisse bei *Melolontha*, wo ich seinerzeit (19, Fig. 27 *ah**) im Dotter ausser dem compacten ectoptygmatischen Dorsalorgan noch zerstreute eigenthümliche Zellen beobachtet hatte, einer neuerlichen Prüfung zu unterwerfen. Da fiel mir nun u. A. in einem Stadium, das dem in der vorliegenden Fig. 70 dargestellten vorhergeht, Folgendes auf. Ich entdeckte hier zwischen der rechts- und linksseitigen rohrartigen Anlage des Rückengefässes eine rinnenartige Einstülpung der äussersten vermuthlich entoptygmatischen Gewebsschichte. Da nun ferner an dem in Fig. 70 dargestellten Querschnitt an Stelle dieser Epithelfalte ein Haufen unregelmässiger stark tingirter Körperchen (*np*) sich befindet, welche vollkommen den in Auflösung begriffenen Kernen des ectoptygmatischen Rückenorgans (*cp'*, *cp''*) entsprechen, so gewinnt die Annahme, dass jene Falte wirklich ein sich abschnürender Theil des Entoptygmas ist, sehr an Wahrscheinlichkeit.

Andererseits möchte ich aber meinen, dass man nicht ohne Weiteres annehmen dürfe, dass bei den Insecten, die ein auf den Rücken sich umschlagendes Entoptygma besitzen, dieses allgemein und in seiner Totalität resorbirt werde. Zunächst hat ja auch Wheeler für *Doryphora* nur die Eliminirung oder Ausschaltung einzelner Zellen beobachtet und ist auch für *Melolontha*, wenn die obige Deutung überhaupt zulässig erscheint, zunächst nur eine partielle Resorption erwiesen. Speciell bei *Hydrophilus* und den übrigen von mir untersuchten Formen fehlt der Nachweis einer Entoptygma-Resorption vorläufig noch ganz. Auch müsste wohl u. A. bei jenen Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren (Musciden), bei denen der Rücken anfänglich von einem wirklichen Entoptygma oder doch von einem entoptygmoiden Epithel bedeckt ist, das Vorkommen einer diffusen oder compacten Resorption nachgewiesen werden. Desgleichen wäre eine solche, falls die Rückenbildung allgemein nur durch das eigentliche Ectoderm erfolgen sollte, bei jenen anderen Tracheaten, sowie bei den Crustaceen zu erwarten, bei denen der Rücken durch das ectoptygmoide Blastoderm gebildet wird.

Zuletzt muss ich noch das Endschicksal der Keimhüllen von *Stenobothrus* kurz berühren. Fig. 1 meiner Abhandlung über die Keimhüllen (19), sowie vorliegende Fig. 9 lehrt, dass bei diesem Insect, z. Th. ähnlich wie bei den Schmetterlingen, der Embryo innerhalb des Dotters nicht nur eine Art geschlossenen Mitteldarmes, in welchem die Dotterkugeln und Dotterzellen bald völlig verschwinden, sondern auch eine aus drei dünnen

[1] Bei *Meloë scabriusculus* persistirt das Ectoptygma; zuletzt sind aber daran keine Kerne mehr nachweisbar.

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

Membranen bestehende Rückendecke besitzt. Bezüglich der äussersten dieser Membranen (Fig. 93 *ec'*) liess ich es unentschieden (vergl. auch 23), ob sie als wirkliches Ectoderm oder als eine Abzweigung des Entoptygmas (Fig. 93 *np*) aufzufassen sei. Bezüglich der Überführung des geformten Aussendotters in den Mitteldarm nahm ich, damals noch unbekannt mit den Endstadien, an, dass dies, ähnlich wie bei den gleichfalls entolekithischen Schmetterlingen durch den Mund geschehe, wobei ich also zugleich die Persistenz der genannten dünnen Rückendecke voraussetzte.

Meine seitherigen Untersuchungen über die Endstadien — leider fehlen mir ein paar wichtige Mittelstadien[1] — nöthigen mich nun aber zum Schluss, dass die zwei letztgenannten Voraussetzungen falsch sind. Es ergibt sich dies schon aus dem Umstande, dass, wie Fig. 98 zeigt, selbst noch kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der jetzt auch den Aussendotter umfassende Mitteldarm nach beiden Öffnungen hin, d. i. sowohl gegen das Stomo- als gegen das Proctodaeum durch eine leicht nachweisbare Zwischenwand (*e, e'*) von der Aussenwelt abgeschlossen ist. Wollen wir nun nicht zu der höchst unwahrscheinlichen Annahme greifen, dass die stomo- und proctodaeale Querwand nach erfolgter Dotteraufnahme sich wieder neu bilde, so ist selbstverständlich die Möglichkeit einer Einführung des Dotters durch den Mund ausgeschlossen.

Die Incorporirung des Aussendotters setzt somit eine Zerreissung der ursprünglichen offenbar rein provisorischen Rückendecke voraus, über deren nähere Modalitäten ich aber aus dem oben angegebenen Grunde vorläufig nichts mitzutheilen in der Lage bin. Aus dem Umstande, dass regelmässig im Vordertheil des Mesenterons eine grössere Masse in Auflösung begriffener von den Krokocyten leicht zu unterscheidender Kerne angehäuft ist (Fig. 98 *i*), kann man nur entnehmen, dass die Hüllenzerreissung, wie dies übrigens auch bei manchen anderen Orthopteren, z. B. den Blattiden, *Oecanthus* und *Gryllotalpa*, der Fall ist, auf die genannte Region sich beschränkt.

[1] Obwohl ich gegen 200 Eierpackete besass, unterliess ich es während einer längeren Zeit (im Winter) solche zu conserviren, n. z. aus Besorgniss, ich möchte mit dem Rest nicht das Ende der Entwicklung erreichen. Auch hatte ich, unbekannt mit der ganzen, fast 300 Tage umfassenden Entwicklungsdauer, anfangs zu viel conservirt.

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

Verzeichniss der citirten Arbeiten.[1]

1. Ayers H. On the development of Occanthus nivens etc. Mem of the Boston soc. of. Nat. Hist. Vol. III. 1884.
2. Bessels E. Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867. S. 545—564.
3. Brandt Al. Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig, Engelmann, 1876.
4. Bütschli O. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. 20. Bd. 1870.
5. „ Vorläufige Mittheil. über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. Bd. 1871. S. 402—415.
6. „ Bemerkungen über die Entwicklung von *Musca*. Morphol. Jahrbuch. 14. Bd. 1888.
7. Bugnion E. Recherches sur le développement postembryonaire etc. de L'Encyrtus fuscicollis. Recueil zool. Suisse. T. V, Fasc. 3 et 4. Genève 1891.
8. Carrière J. Zur Embryonalentwicklung der Mauerbiene. Zool. Anz. 1890. Nr. 327.
9. „ Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.).
10. „ Die Drüsen d. ersten Hinterleibsringes der Insectenembryonen. Biol. Centralblatt. 11. Bd. 1891. S. 110 ff. Archiv f. mikr. Anatomie. 35. Bd. 1890. S. 142—165.
11. Cholodkowsky N. Der männl. Geschlechtsapparat d. Lepidopteren. Vergl. anat. Untersuchungen. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Petersburg, 1886 (russisch).
12. „ Zur Embryologie d. Hausschabe (*Blatta germanica*). VIII. Congress russischer Naturforscher in Petersburg (vergl. Biol. Centralblatt 1890. Nr. 13 u. 14).
13. Graber V. Über die Blutkörperchen der Insecten. Sitzungsb. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1871.
13*. „ Fortges. Untersuchungen über d. nachembryonale Entwicklung etc. d. Geradflügler. Graz 1870.
14. „ Die abdominalen Tympanalorgane d. Cikaden und Gryllodeen. Denkschr. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien, 1876.
14*. „ Der Organismus der Insecten, München 1877.
15. „ Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergl. Embryologie d. Insecten. Arch f. mikr. Anatomie. 15. Bd. 1878.
16. „ Vergl. Lebens- und Entwicklungsgeschichte d. Insecten (Naturkräfte), München 1879.
17. „ Über die Polypodie bei Insectenembryonen. Morphol. Jahrbuch. 13. Bd. 1887.
18. „ Über die primäre Segmentirung d. Insecten-Keimstreifs. Ebenda. 14. Bd. 1888.
19. „ Vergl. Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. Denkschr. d, math.-naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. LV, 1888.
20. „ Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insecten. Biol. Centralblatt 1889, Nr. 12.
21. „ Über die embryonalen Hinterleibsanhänge d. Insecten und ihre Bedeutung für die Erkenntniss der Vorfahren dieser Thiere. Zeitschr. „Die Natur". Halle 1889. Nr. 42.
22. „ Vergl. Studien über die Embryologie d. Insecten und insbesondere der Musciden. Denkschr. d. math.-naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. LVI, 1889.
23. „ Vergleichende Studien am Keimstreif der Insecten. Denkschr. d. math.-naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. LVII, 1890.
24. „ Zur Erwiederung Dr. K. Heider's auf meine Bemerkungen zu dessen Embryologie von *Hydrophilus*. Zool. Anz. 1891, S. 8 ff.
25. „ Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insecten. Biol. Centralblatt 1891 S. 212—224.
26. „ Bemerkungen zu J. Carrière's Aufsatz „Die Drüsen am ersten Hinterleibsring der Insectenembryonen." Biol. Centralblatt 1891, S. 225—229.
26*. „ Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insectenembryonen. (Morphol. Jahrbuch 1891. S. 467, ff.
26**. „ Zur Embryologie der Insecten (*Meloe, Hydrophilus* und *Gryllotalpa*). Zool. Anzeiger 1891. Nr. 371.
27. Grassi B. Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo. Atti dell'Accad. Gioenia di scienze nat. Catania. Ser. 3, vol. 18. 1884.
28. Haase E. Die Abdominalanhänge der Insecten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morphol. Jahrbuch 1889.
29. Hatschek B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 11. Bd. 1877.
30. Heider K. Die Embryonalentwicklung von (*Hydrophilus piceus*) L. I. Th. Jena 1889. G. Fischer.
31. „ Erwiederung auf die Bemerkungen V. Graber's zu meiner Abhandlung über die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus*. Zool. Anzeig. 1890.

[1] Eine Ergänzung dieses Verzeichnisses gibt die in meiner sub 22 u. 23 genannten Abhandlung enthaltene Liste.

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

32. Herold M. Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge etc. Cassel und Marburg 1815.
33. Heymons R. Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von *Phyllodromia germanica*. Zool. Anz. 1890. S. 451 ff.
34. Hertwig O. u. R. Die Cölomtheorie. Jena 1881.
35. Jaworowski A. Homologia odnóżu pajęczaków i owadów (Embryonale Gliedmassen der Spinnen). Kosmos, Lemberg 1891.
36. Korotnef A. Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Zeitschr. f. w. Zool. 41. Bd. 1885.
37. Kowalevsky A. Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, Mém. Acad. imp. scienc. Petersburg 1871.
38. „ Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralblatt. 6. Bd. 1886.
39. Ludwig H. Über die Eibildung im Thierreich. Würzburg 1874.
40. Mayer P. Über Ontogonie und Phylogenie der Insecten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 10. Bd. 1876.
41. Metschnikof E. Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. w. Zool. 16. Bd. 1866.
42. Nusbaum J. Über die Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Kosmos, Lemberg 1884.
43. „ The embryonic development of the Cockroach (*Blatta germanica*) in the structure etc. of the Cockroach by Miall and Denny, London 1886.
44. „ Zur Frage der Segmentirung des Keimstreifs und der Bauchanhänge der Insectenembryonen. Biol. Centralblatt, 9. Bd. 1889.
45. „ Zur Frage der Rückenbildung bei den Insectenembryonen. Biol. Centralblatt 1890.
46. „ Studia nad morfologia zwierzat. I. Przyczynek do Embryologie Maika (*Meloë proscarabaeus*) mit 7 Tafeln. Kosmos, Lemberg 1891. [1]
47. Palmen J. A. Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten, Helsingfors 1884.
47*. Patten W. The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journal Micr. Sc. Vol. 24, 1884.
48. Schäffer C. Beiträge zur Histologie der Insecten. Spengel's Zool. Jahrbücher. Anat. u. Ontogenie, 3. Bd. 1890.
49. Schneider A. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten. Zool. Beiträge, I. 3. 1885.
50. Selvatico D. S. Sullo sviluppo embrionale dei Bombicini. Annuario d. R. stazione bacologica di Padova 1882.
51. Spichardt C. Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien etc. bei den Lepidopteren. Verhandl. d. naturw. Vereines in Bonn, 1886.
51*. Suckow Fr. Über die Geschlechtsorgane d. Insecten. Zeitschr. f. org. Physik 1828.
52. Tichomirof A. Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei (russisch). Arb. d. Labor. d. zool. Mus. Moskau 1882.
53. Verson E. — Bisson. Cellule glandulari ipostigmatiche. R. Staz. bacologica. Padova 1889.
54. Verson E. La spermatogenesi nel *Bombyx mori*. R. Staz. bacologica. Padova 1889.
55. Voeltzkof A. Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, 1889.
56. „ *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insecten. Ebendort 1889.
57. Weismann An. Die Entwicklung der Dipteren im Ei etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. 13. Bd. 1863.
58. Wielowiejski H. R. v. Über das Blutgewebe der Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 43. Bd. 1886.
59. Will L. Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Spengel's Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. 3. Bd. 1888.
60. Witlaczil E. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. w. Zool. 40. Bd. 1884.
61. Wheeler W. M. Homolognes in Embryo Hemiptera of the Appendages of the first abdominal segment of other Insects Embryos. American Naturalist, Vol. 33. July 1889 (ausgegeben im November).
62. „ Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipteren-Embryonen. Zool. Anz. Nr. 317. Sept. 1889.
63. „ The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journal of Morphology. Vol. 3. 1889.
64. „ On the appendages of the first abdominal segment of embryo insects. Transact. Wisc. Ac. of scienc. Vol. VIII. 1890.

[1] Diese Jahreszahl trägt der Hauptitel der fertigen Arbeit. Das Heft des Kosmos mit den ersten die Keimstreifen darstellenden Tafeln wurde aber schon im Sommer 1890 ausgegeben. Die Figurenerklärung ist lateinisch.

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

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Allgemeine Bezeichnungen:

A_1 . . Abdominalsegmente.
$a_1 a$, $a_2 a$ etc. Appendices des 1., 2. etc. Abdominalsegmentes.
$a_1 g$, $a_2 g$ etc. 1., 2. etc. Abdominalganglion.
$a_1 m$, $a_2 m$ etc. Metastigmatische, d. i. hinter dem Stigma befindliche Einstülpung des 1., 2. etc. Abdominalsegmentes.
an Antennen.
an—a Appendices anales
$a_1 p$, $a_2 p$ etc. Prostigmatische, d. i. vor dem Stigma befindliche Einstülpung des 1., 2. etc. Abdominalsegmentes.
ca corpus adiposum, Fettkörper.
cp Ectoptygma = Serosa = äussere Keimhülle.
cpd Ectoptygmatisches Dorsalgebilde.
cu Cuticula der Hypodermis.
def Dorsale „Endfäden" der Genitaldrüsen.
dtr Mitteldarm (Mesenteron) Tracheen.
e äussere Mündung der Geschlechtsgänge.
Ec Ectoderm.
ef Hüllzellen der Genitaldrüsen. (Ectofolliculäre Zellen.)
er Enteroderm = Darmdrüsenblatt.
fg sog. Ganglion frontale.
$g_1 g_2, g_3$, Pro-, Meso-, Metagnathalsegment = Vorder-, Mittel-, Hinterkiefersegment.
$g_1 a$, $g_2 a$, $g_3 a$ Pro-, Meso-, Metagnathalanhänge = Vorder-, Mittel-, Hinterkiefer.
gc Gonocyten, Genitalzellen.
gch Gonocheten, die inneren Theile der Ausführungsgänge der Genitaldrüsen.
gmz Ganglionale Mesozone, der sog. Mittelstrang der Bauchmarksanlage.
gn Gonadene, die Anlage der Genitaldrüsen.
if inferfolliculäre Genitaldrüsenzellen, d. s. diejenigen, welche die inneren Scheidewände der Follikel bilden.
kc Krokocyten = Dotterzellen.
$la_1 a$, $la_2 a$ etc. Laterale oder parastigmatische Ventralanhänge der Abdominalsegmente.
l Tr Longitudinaler Tracheenstamm.
$ma_1 a$, $ma_2 a$ etc. Mediane oder paraneurale (neben dem Bauchmarke liegende) Ventralanhänge der Abdominalsegmente.
mo Mesostroma, polsterartiger Mittelstrang zwischen den Genitalanlagen.
Mc Mesocoel = Mesodermhöhle.
Me Mesenteron = Mitteldarm
Mp_1 etc. Malpighi'sche Gefässe.
ms Mesoderm.
mu Muskeln.
np Entoptygma = Amnion = innere Keimhülle.
ntr Neuraler (zum Bauchmarke gehender) Tracheenzweig.
och Oocheten, Oviducte oder Eileiter.
O-er Opisthoënteroderm, hintere Darmdrüsenblatt-Anlage.
Oe Oeno- oder Xanthocyten, gelbe Zellen.[1]
Ov Ovarium.
ov Ovarioli = sog. Eituben.
pa parietales oder Hautfaserblatt.
P-er Prostenteroderm, vordere Darmdrüsenblatt-Anlage.
Pr Proctodaeum oder Enddarm.
ps Pericardialseptum.
sb Spermatozoënbündel.
sc Spermatocyten, Samenzellen resp. Ursamenzellen.
sch Spermatocheten, Samenleiter oder v. deferentia.
sg Ganglia supraoesophagea, Gehirn.
sr Glandulae sericeae, Spinndrüsen.
su Suspensorium der Genitalanlage, Endfäden etc.
Sto Stomodaeum, Vorderdarm.
Te Testes, Hoden.
te Testicoli, Hodenabschnitte, oft fälschl. Hodenfollikel genannt.
tf Testicularfollikel, entsprechen den sog. Eikammern der Ovarialtuben.
th_1, th_2, th_3 Pro-, Meso-, Metathorax.
$th_1 a$ etc. Pro-, Meso-, Metathoracalanhänge.
$th_1 g$ $th_2 g$ etc. Pro-, Meso, Metathoracalganglien.
tr Tracheenzweige.
v Viscerales oder splanchnisches (Darmfaserblatt).
vd Vas dorsale, Herz.

TAFEL I.

Fig. 1—4. ***Hydrophilus piceus.***

Fig. 1. Keimstreif von der Aussenseite zur Zeit des ersten Sichtbarwerdens der paraneuralen Abdominalanhänge $ma_1 m$ — $ma_9 a$. Starke Lupenvergr.

[1] In Wirklichkeit sind die „gelben" Zellen meistens nicht so intensiv gelb wie es auf den Tafeln dargestellt ist.

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

Fig. 2. Keimstreif von der Aussenseite zur Zeit des Risses der Keimhüllen. Lupenvergr.

„ 3. Keimstreif von der Aussenseite einige Zeit nach dem Hüllenriss, wenn das ectoptygmatische Rückenorgan ein enges, aber noch nicht in den Dotter versenktes Rohr darstellt. Stadium der parastigmalen Abdominalanhänge $la'_1 a$ etc. Lupenvergr.

„ 4. Embryo fast unmittelbar vor dem Ausschlüpfen, $ma'_2 a$ Paraneurale persistirende Abdominalanhänge, *pl* pleurale Hautfältchen, $da_2 a$—$da_6 a$ dorsale tracheen-kiemenartige persistirende Abdominalanhänge.

Fig. 5—7 ***Mantis religiosa.***

Fig. 5. Mittelpartie aus einem fast reifen Embryo. Die nicht drüsenartigen vorderen Abdominalgebilde $a_1 a$ stellen kleine in einem Grübchen sitzende Wärzchen dar. Lupenvergr.

„ 6. Fast ganz reifer und schon etwas pigmentirter Embryo. Die vorderen Abdominalgebilde noch unscheinbarer wie in Fig. 5. Das später abfallende Wärzchen hängt lose an einem ganz dünnen Stiel. Lupenvergr.

„ 7. Mittelpartie einer 8 Tage alten Larve.

Fig. 8—11 *D* ***Stenobothrus variabilis.***

Fig. 8. Embryo aus einem 98 Tage alten Ei, von innen gesehen. Die provisorische Rückendecke, auf der der geformte Aussendotter liegt, ist grösstentheils abgetragen und die blos von Mesoderm ausgekleidete Mesenteronrinne blossgelegt. *gk* Bauchganglienkette. Starke Lupenvergr. (Embryo 2·8 *mm* lang.) *Au* Anlage der Facettaugen.

„ 9. Medianer Sagittalschnitt durch ein 103 Tage altes Ei mit Weglassung der Eihüllen. Der Kopf ist gegen den spitzen (Mikropyl-) Pol gewendet (später findet eine Umkehrung statt), *r* z. Th. Provisorische Rückendecke des Embryes. *v* Ventrale Darmfaserschichte, die im Abdomen mehrere frei sich erhebende Seitenlappen *v'* bildet, *a* Gruppe grosser runder Zellen hinter dem Stomodaeum (*Sto*), die höchst wahrscheinlich aus dem Mitteltheil des prognathalen Ptychoblastsegmentes entstehen. Vergr. 70/1, Präp. Nr. 190 u. 192.

„ 10. Etwas schiefer Querschnitt durch die prognathale Region des gleichen Embryos (entsprechend der Punktlinie *x* in Fig. 9. *a* Gruppe der bei Erklärung von Fig. 9 erwähnten Zellen. Sie sind meist in Theilung begriffen (zweikernig) und gruppiren sich theilweise (links) epithelartig. Vergr. 200/1, Präp. 188 u. a.

„ 11 *A*. Aus einem 240 Tage alten, nahezu reifen Embryo herauspräparirter Mittel- *Me* und Hinterdarm *re* mit den dorsalen Hodenanlagen *Te* und den Ausführungsgängen (Spermatocheten) *sch*. Lupenvergr.

„ 11 *B*. Ein isolirtes Testiculum aus dem Hoden einer Larve im zweitletzten Entwicklungsstadium. Lupenvergr.

„ 11 *C*. Isolirter Hoden eines entwickelten Thieres, vorne auseinandergezerrt, um die Lage der einzelnen schlauchförmigen Testikel zu zeigen. Sehr schwache Lupenvergr.

„ 11 *D*. Ovarium eines im drittletzten Stadium befindlichen Thieres. ov_1—ov_5 die fünf Ovariolen einer Seite. *Och'* Durchaus hohle Verlängerung des sog. Kelches der Oviducte nach vorne. Vergr. 30/1.

TAFEL II.

(Die Figuren dieser Tafel und aller folgenden stellen theils mit Borax-, theils mit Alaun-Karmin gefärbte und bei durchfallendem Licht mit der Camera entworfene Dauerpräparate dar.)

Fig. 12—18 ***Hydrophilus piceus.***

Fig. 12. Linke bezw. rechte Hälfte des ersten Hinterleibssegmentes sammt Umgebung von einem Embryo aus dem Stadium Fig. 9—10 *a* Heider's. Der vorderste Abdominalanhang ist in zwei Lappen $la_1 a$, $ma_1 a$ getheilt. Am 2. Abdominalsegment ist hauptsächlich nur der laterale Lappen entwickelt. Vergr. 52/1.

„ 13. Stadium ein wenig älter als das in Fig. 12. Ansicht des Keimstreifs nach Entfernung der Ei- und Keimhüllen und nach erfolgter Karmintinction, gezeichnet bei auffallendem Licht und Lupenvergrösserung. (Präp. Fläschchen Nr. 393*.) Alle Abdominalanhänge unzweifelhaft zweilappig.

„ 13*. Stück Keimstreif (vom mesognathalen bis zum 2. Abdominalsegment). Vergr. 26, Präp. 921. St_2 Hohler vorderer Fortsatz der mesothoracalen Tracheenanlage, aus der die Kopftracheen hervorgehen.

„ 14. Linke Hälfte des metathoracalen, sowie des 1. bis 3. Abdominalsomites eines Embryos im Stadium Fig. 1 (noch etwas jünger) von der Innenseite. Man beachte die metastigmatischen Ectodermeinsackungen $a_1 m$—$a_3 m$. Vergr. 52/1, Präp. 5.

„ 15. Äussere Ansicht der hinteren Partie des abdominalen Keimstreifabschnittes von einem Embryo, der etwas jünger als der in Fig. 1 dargestellt war. Von den drei Malpighi'schen Gefässen jeder Seite ist das hinterste noch ganz kurz. Die paraneuralen „Anhänge" $ma_5 a$ sind noch kaum sichtbar. Vergr. 30/1, Präp. 759

„ 16. Vorwiegend innere Ansicht der linken Seite des 2. und 3. Abdominalsegmentes eines Embryos im Stadium Fig. 1. Die metastigmatischen Säckchen $a_2 m$ haben sich in solide Zapfen umgewandelt. Vergr. 60/1, Präp. 240—241.

„ 17. Isolirter, flach ausgebreiteter Keimstreif des Embryos Fig. 2, theils von der Innen-, theils von der Aussenseite dargestellt. Verg. 22/1. Präp. 748.

„ 18. Isolirter, flach ausgebreiteter Keimstreif des Embryos Fig. 3, grösstentheils von der Innenseite dargestellt. *oc* Ocellen. Vergr. 22/1. Präp. 754.

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

Fig. 19. ***Lina tremulae.*** Linke Seite des Metathorax und der ersten vier Abdominalsegmente eines 4 Tage alten Embryos von aussen. Vergr. 100/1. Präp. 400.

„ 20. ***Melolontha vulgaris.*** 14 Tage alter Embryo. Ähnliches Präparat wie in Fig. 19 von aussen. Vergr. 52/1. Präp. 63.

„ 20*. ***Gryllotalpa vulgaris.*** Stück eines (in toto präparirten) Keimstreifs im Stadium des ersten Hervorknospens der Gliedmassen. Die Anhänge des 1. Abdominalsegmentes a_1 erscheinen (sammt ihrem Basaltheil) ebenso dreilappig wie die hintersten Beinanlagen. th_3. Vergr. 52/1, Präp. 922.

TAFEL III.

Hydrophilus piceus.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch den paraneuralen vordersten Abdominalanhang (*d*) eines Stadiums, das beträchtlich jünger als das in Fig. 1 dargestellte ist. (Heider 10 *a*). Vergr. 190/1. Präp. 745.

„ 22. Dasselbe Gebilde im Stadium Fig. 2 (unmittelbar vor dem Riss der inneren Keimhülle *np*). Dieselbe Vergr. wie in Fig. 21. Präp. 746.

„ 23. Dasselbe Gebilde im Stadium Fig. 3 (enges Rückenrohr). Abermals dieselbe Vergrösserung. Präp. 755 u 767.

„ 24. Dasselbe Gebilde im Stadium Fig. 4 (reifer Embryo). Dieselbe Vergrösserung wie in den früheren Figuren. *mu'* Querschnitte durch Muskelprimitivfasern. Präp. 756.

„ 25. Eine Partie des grosskernigen Organes in Fig. 23 stärker vergrössert. *a* Distales Ende der Zellen.

Fig. 26—28 Stadium (beiläufig) Fig. 1. Sagittalschnitte durch den mittleren Theil des Keimstreifs. Vergr. 50/1. Präp. 732 u 734.

„ 26. Schnitt durch die paraneuralen Anhänge des Abdomens.

„ 27. Schnitt etwas weiter lateralwärts durch die Stigmentaschen (a_1 *st*).

„ 28. Schnitt noch weiter lateralwärts, gerade durch die Stigmenlinie.

Fig. 29—30. Stadium etwas älter als Fig. 1. Sagittalschnitte. Vergr. 50/1. Präp. 742.

„ 29. Vorderer } Theil eines durch die Stigmen gelegten Sagittalschnittes.
„ 30. Hinterer }

Fig. 31—32. Stadium zwischen Fig. 1—2. (Älter als Fig. 29—30). Sagittalschnitte durch den abdominalen Keimstreifabschnitt. Vergr. 50/1. Präp. 742.

„ 31. Schnitt durch die paraneuralen Anhänge.

„ 32. Eine Partie von Fig. 31 stärker vergrössert.

Fig. 33—36. Stadium etwas jünger als Fig. 2. Sagittalschnitte durch den abdominalen Keimstreifabschnitt. Vergr. 50/1. Präp. 745.

„ 33. Schnitt durch die Stigmenlinie.

„ 34. Schnitt ein wenig weiter medianwärts.

„ 35. Partie des Schnittes Fig. 34 stärker vergrössert.

„ 36. Eine Zelle des metastigmatischen Gewebes (Fig. 35 a_1—*m*) bei starker Vergrösserung.

Fig. 37—38. Stadium Fig. 3. Lateraler Theil eines abdominalen Querschnittes. Vergr. 190/1. Präp. 765.

„ 38. Einzelne Zellen aus der Umgebung der Tracheenlängsstämme. *a* „Fett"zelle mit seitenständigem Kern, *b* Zelle mit centralem Kern, *c.* oenocytische Zelle.

„ 38*. ***Meloë scabriusculus*** Brdt. Querschnitt eines Keimstreifs im 6. Abdominalsegment von einem 5 Tage alten Ei (hohe Temperatur). Die Abdominalanhänge sind auf das Deutlichste in zwei nebeneinander befindliche Läppchen $ma_6\,a$ und $la_6\,a$ gesondert. Vergr. 270/1. Präp. 845 u. 850.

TAFEL IV.

Hydrophilus piceus.

Fig. 39. Stadium Fig. 1. Zu Fig. 26—29 gehöriger Sagittalschnitt durch die Bauchmarksanlagen. In jedem Segment zwei Paar Herde von sog. Punktsubstanz.

Fig. 40—42. Stadium Fig 2, Sagittalschnitte durch den abdominalen Keimstreifabschnitt. Vergr. 80/1. Präs. 745.

„ 40. Schnitt lateralwärts von der Stigmenlinie. Von den noch getrennten Kammern des longitudinalen Tracheenstammes gehen Queräste (*dtr*) zum Mesenteron ab.

„ 41. Schnitt durch die paraneuralen Anhänge.

„ 42. Schnitt durch die Bauchmarksanlage. In jedem Ganglion zwei Paar Herde von sog. Punktsubstanz.

Fig. 43—45. Stadium zwischen Fig. 1 u. 2. Abdominale Querschnitte. Vergr. 100/1. Präp. 744.

„ 43. 6. Abdominalsegment.

„ 44. Zwischen dem 3. und 4. Abdominalsegment.

„ 45. 3. Abdominalsegment.

„ 46—48. Stadium Fig. 3. Abdominale Querschnitte. Vergr. 80/1. Präp. 746.

Digitized 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

Fig. 49—52. Stadium Fig. 3. Sagittalschnitte durch das Abdomen. Vergr. 22/1. Präp. 767.

Fig. 49. Medianschnitt mit Ganglienkette.

„ 50. Medianschnitt durch das ectoptygmatische Dorsalgebilde. *a* Vordere Öffnung des Dorsalrohres.

„ 51. Schnitt durch die Paraneurallinie mit dem vordersten Abdominalgebilde $ma_1 a$.

„ 52. Schnitt zwischen der Paraneural- und der Stigmenlinie. Man sieht die secundären parastigmatischen Anhänge $la'_4 a$.

„ 53. Stadium Fig. 3. Querschnitt durch das 7. Abdominalsegment. Vergr. 50/1 Präp. 755.

„ 54. Genitaldrüsenanlage aus dem Schnitt Fig. 53. Vergr. 430/1.

„ 55—56. Endstadium Fig. 4. Querschnitte durch das 7. und 8. Abdominalsegment. Vergr. 30/1. Präp. 756.

TAFEL V.

Fig. 57—67. *Hydrophilus piceus.*

Fig. 57—64. Stadium Fig. 3. Querschnitt durch das ectoptygmatische Dorsalrohr. Vergr. 60/1. Präp. 751 u. 755.

Fig. 57. Schnitt durch die Prothoracalregion, vor der Öffnung des Rohres.

„ 58. Ebenso durch die Öffnung des Rohres.

„ 59. Schnitt durch die Mesothoracalregion.

„ 60. „ „ das 1. Abdominalsegment.

„ 61. „ „ „ 5. „

„ 62. „ „ „ 8. „

„ 63. „ „ „ 5. „

„ 64. „ „ „ 3. „

„ 65. Stadium zwischen Fig. 3 u. 4. Querschnitt durch das in den Dotter versenkte Ectoptygmarohr. Vergr. 60/1. Präp. 52

„ 66. Endstadium Fig. 4 (Reifer Embryo). Sagittalschnitt durch die Paraneurallinie des hinteren Abdominalabschnittes mit den persistirenden Anhängen $la'_5 a$—$la'_7 a$. Vergr. 80/1. Präp. 757.

„ 67. Endstadium Fig. 4. Seitliche Partie eines Querschnittes durch das 3. Abdominalsegment mit dem dorsalen tracheenkiemenartigen Anhang $da_3 a$ und dem noch offenen Stigma $a_3 st$.

Fig. 68—70. *Melolontha vulgaris.*

Fig. 68. Stadium vor dem Hüllenriss. — 21. Tag. — Querschnitt etwas vor dem Proctodaeum. Vergr. 30/1. Präp. 245.

„ 69. Die grossen oenocytischen Gebilde aus dem Schnitt Fig. 68 stärker vergrössert (500/1). *Oe-k* ein isolirter durch Karmin nicht gefärbter Oenocytenkern.

„ 70. Nahe dem Endstatium — 28. Tag. — Querschnitt durch das dorsale Ectoptygmarohr und den Entoptygma(?)-Strang *np*?.

Fig. 71—77. *Mantis religiosa.*

Fig. 71. Stadium Fig. 5 (fast reif). Querschnitt durch das vorderste Abdominalsegment mit dem z. Th. eingestülpten nicht drüsenartigen Abdominalanhang $a_1 a$. Vergr. 60/1. Präp. 763.

„ 72. Stadium Fig. 5 (fast reif). Querschnitt durch das 6. Abdominalsegment. Vergr. 60/1. Präp. 766.

„ 72*. Die Genitaldrüsen- oder Gonadenenanlage des Schnittes Fig. 72 stärker (240/1) vergrössert.

„ 73. Stadium etwas jünger als Fig. 5. Querschnitt des z. Th. eingestülpten prosthypogastrischen Anhanges. *ba* basaler, *di* distaler Abschnitt desselben. Vergr. 240/1. Präp. 763.

„ 74. Querschnitt des basal eingestülpten prosthypogastrischen Anhanges des Stadiums Fig. 71. Vergr. 240/1. Präp. 760 u. 763.

„ 75. Nahe dem Endstadium (Fig. 6). Querschnitt durch den basal eingestülpten Protoabdominalanhang; der glockenklöppelartige Distaltheil (*di*) schon fast ganz abgeschnürt. Vergr. 240/1. Präp. 766.

„ 76. Stadium Fig. 6. Nahe der Oberfläche geführter Sagittalschnitt durch den Mittelkörper. Man beachte unterhalb des ersten Abdominalstigmas $a_1 st$ den Querschnitt durch den prosthypogastrischen Anhang. Schwache Vergrösserung. Präp. 761.

„ 77. Sagittalschnitt etwas tiefer als Fig. 76.

TAFEL VI.

Fig. 78. ***Pieris crataegi.*** Querschnitt durch einen $9^1/_2$ Tage alten Embryo unmittelbar vor dem Proctodaeum. Vergr. 240/1. Präp. 591.

„ 79. Rückengefäss (*ov*) und Hodenanlage (*sc*) aus dem Schnitt Fig. 78 stärker vergrössert.

„ 80. ***Zygaena filipendula.*** Abdominaler Abschnitt eines Sagittalschnittes durch einen 7 Tage alten Embryo. *h* Drüsenhaare. Vergr. 190/1. Präp. 566.

„ 81. Abdominaler Querschnitt eines 6 Tage alten Embryos der gleichen Art. Vergr. 190/1. Präp. 562.

„ 82. Fettkörperzellen aus dem Schnitt Fig. 80 und 81 stärker vergrössert.

„ 83. Oenocytische Elemente „ „ „ „ „ „ „

„ 84. ***Lina tremulae.*** Laterale Partie eines Querschnittes durch einen $5^3/_4$ Tage alten Embryo (nach dem Hüllenriss) etwas vor dem Proctodaeum. Vergr. 240/1. Präp. 229.

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

Fig. 85—97. ***Stenobothrus variabilis.***

Fig. 85. Querschnitt durch die Fettkörperschichte (Fig. 110) aus dem drittletzten Larvenstadium. Vergr. 240/1 (studirt mit einer homogenen Immersion). Präp. 696.

„ 86. Embryonales Endstadium (231. Tag.) Linke Hälfte des ausgebreiteten abdominalen Hautmuskelschlauches sammt den Oenocyten-Gruppen. Vergr. 30/1. Präp. 693.

„ 87. Oenocyten-Gruppen aus dem Präparat Fig. 86 stärker vergrössert.

„ 88. 58 Tage alter Embryo. Abdominaler Querschnitt. Der Mesodermsack sondert sich in drei Divertikel (*d*, *v—l*, *m—v*). Vergr. 240/1. Präp. 711.

„ 89. 196 Tage alter Embryo. Abdominaler Querschnitt. Vergr. 240/1. Präp. 720.

„ 90. 62—80 Tage alter Embryo. Querschnitt durch die Genitaldrüsenanlage. Vergr. 240/1. Präp. 145.

„ 91. 103 „ „ „ „ „ „ „ „ 240/1. „ 188.

„ 92. „ „ „ „ „ „ „ „ (nahe dem Hinterende). Vergr. 240/1. Präp. 719 u. 787.

„ 93. 218 „ „ „ Querschnitt durch das 5. Abdominalsegment. Vergr. 200/1. Präp. 194.

„ 94. 231 „ „ „ ♂. Dorsaler Abschnitt eines Querschnittes durch das 6. Abdominalsegment. Vergr. 60/1. Präp. 723.

„ 95. „ „ „ „ ♀ Querschnitt durch das Ovarium. Vergr. 60/1. Präp. 729.

„ 96. „ „ „ „ ♀ „ „ „ „ „ 240/1. „ 729.

„ 96*. „ „ „ „ ♀ *A* in Theilung befindlicher Kern einer Eizelle; *B* Kernfaden stärker vergrössert; *C* Follikelkern.

„ 97. „ „ „ „ ♂ Querschnitt durch die Hodenanlage. Vergr. 240/1. Präp. 723.

TAFEL VII.

Stenobothrus variabilis.

Fig. 98. Nahe dem embryonalen Endstadium (231. Tag.) ♂. Medianer Längsschnitt. Vergr. 30/1. Präp. 726.

„ 99. „ „ „ „ „ „ ♀ „ „ Hinterabschnitt. Vergr. 30/1. Präp. 724.

„ 100. „ „ „ „ (226. Tag.) ♂. Freigelegte Hodenanlage. Vergr. 50/1. Präp. 700.

„ 101. „ „ „ „ (240. Tag.) ♂ „ „ „ 50/1. „ 705.

„ 102. Embryonales Endstadium (257. Tag.) ♂ „ „ „ 50/1. „ 708.

„ 103. Nahe dem embryonalen Endstadium (231. Tag.) ♀ „ Eierstockanlage. Vergr. 50/1. Präp. 702.

„ 104. Embryonales Endstadium (257. Tag.) ♀ „ „ „ 50/1. Präp. 707.

„ 105. Stärker (240/1) vergrösserte Partie der Hodenanlage in Fig. 101.

„ 106. „ „ „ „ Ovarinnanlage in Fig. 103.

„ 107. Embryonales Endstadium (257. Tag.) ♂ Dorsalabschnitt eines abdominalen Querschnittes. Vergr. 240/1. Präp. 768.

„ 108. Drittletztes Larvenstadium ♀. Dorsaltheil eines abdominalen Querschnittes. Vergr. 50/1. Präp. 697.

„ 109. Querschnitt durch eine Eikammer des Stadiums Fig. 108. *k* Keimbläschen, *ef* Follikelepithel, *p* Peritonalhülle. Stark vergrössert.

„ 110. Drittletztes Larvenstadium ♂. Dorsaltheil eines abdominalen Querschnittes. Vergr. 30/1. Präp. 696.

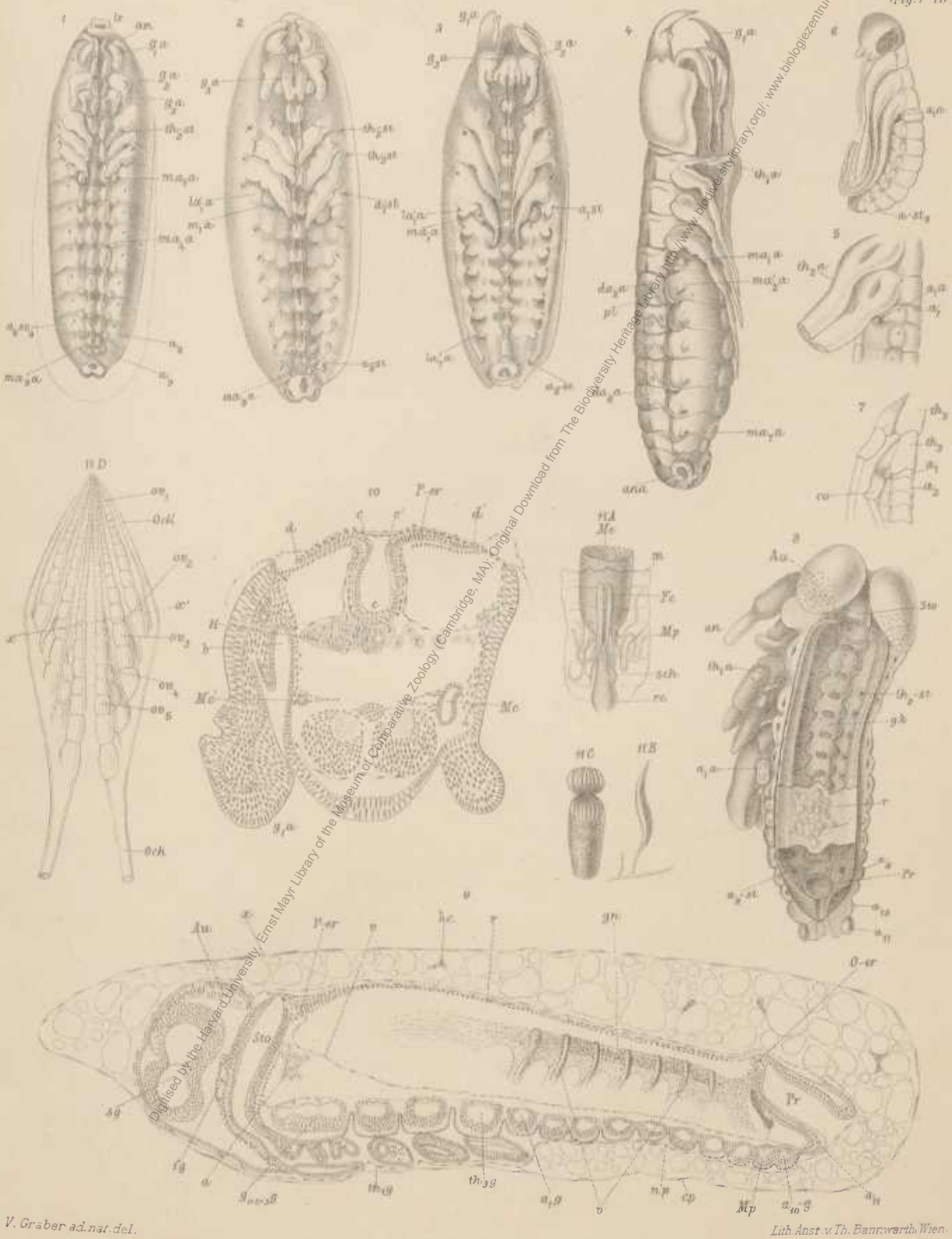
„ 111. Querschnitt eines Testiculums aus dem Präparat Fig. 110 stärker (190/1) vergrössert.

„ 112. *a*, *b*, *c* verschiedene Stadien der Samenzellenkerne. *c* imaginales Endstadium unmittelbar vor der Bildung der Spermatozöen-Geissel.

„ 113. Zweitletztes Larvenstadium. Isolirtes Testiculum. Vergr. 20/1. Präp. 777.

„ 114. Embryonales Endstadium (231. Tag) = Fig. 98. Sagittalschnitte durch das Hinterende. *B* Medianschnitt, *A* und *C* nahe der Mediane liegende Lateralschnitte. (Nicht schematisch!) *e* Äussere (im 10. oder 9.? Segment liegende Geschlechtsöffnung. *d* Anlage des *Ductus ejaculatorius* sammt Anhängen (?), *sch* Samenleiter. Präp. 726.

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

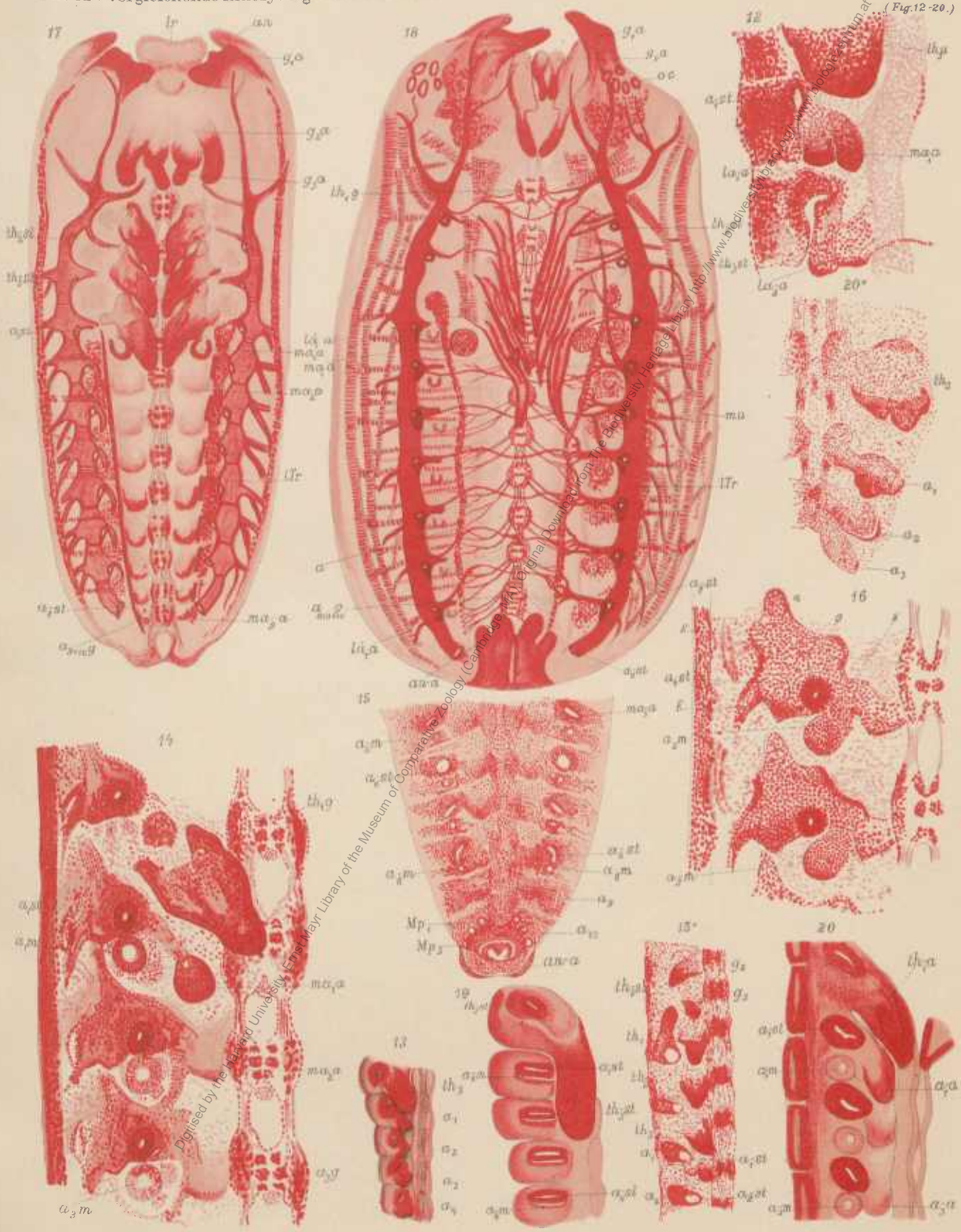


V. Graber ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

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

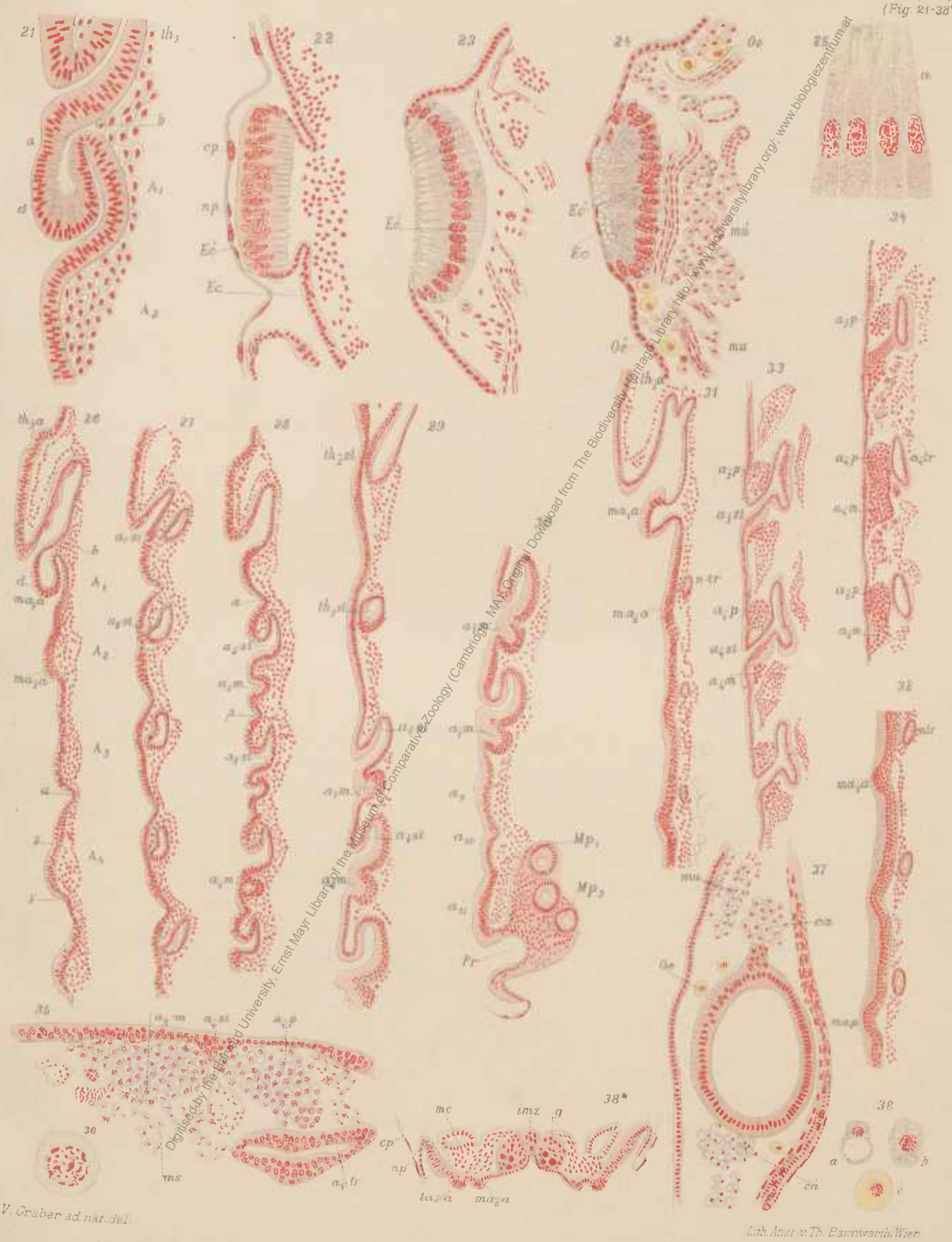


V. Graber ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

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

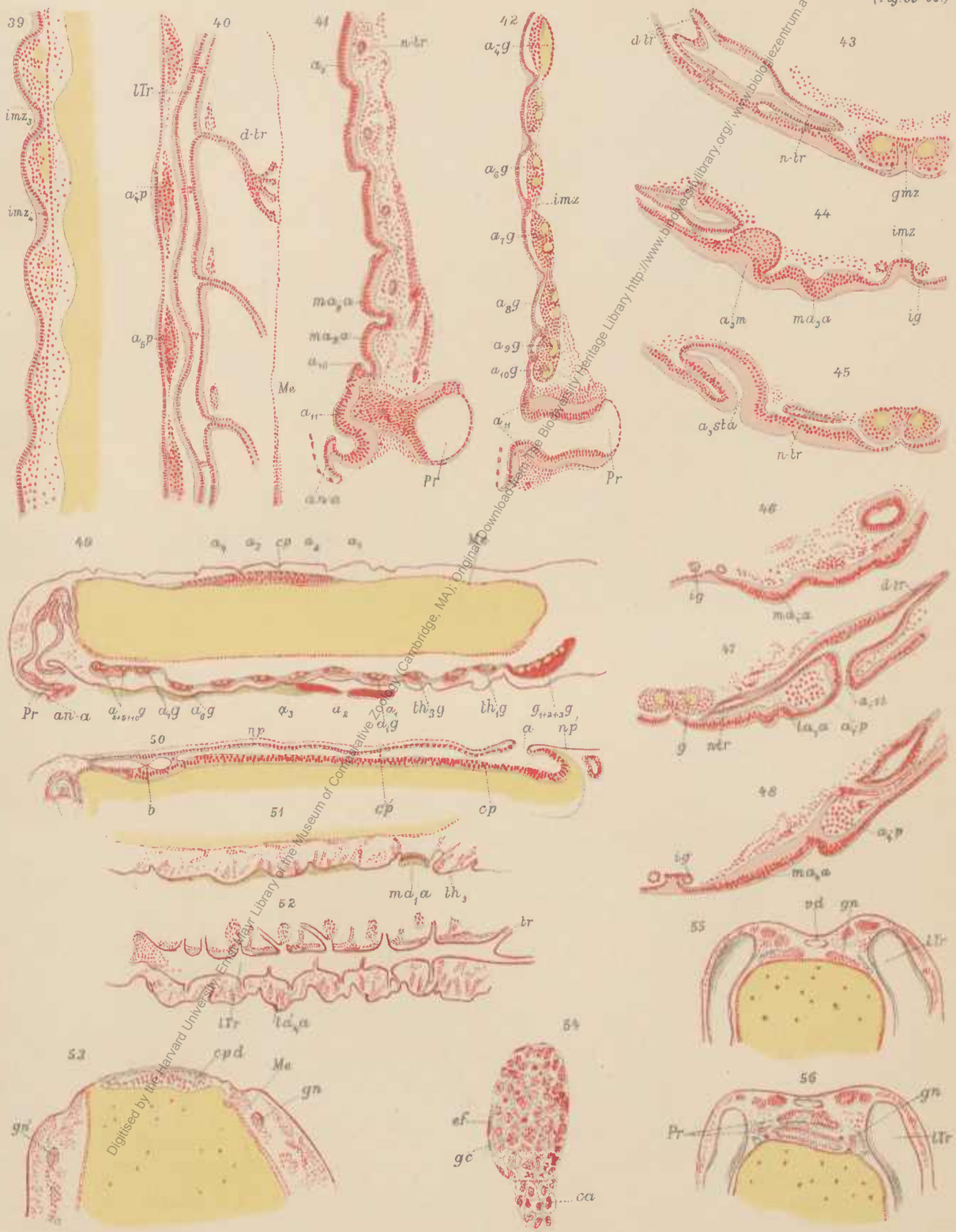


V. Graber ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

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



V. Graber ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

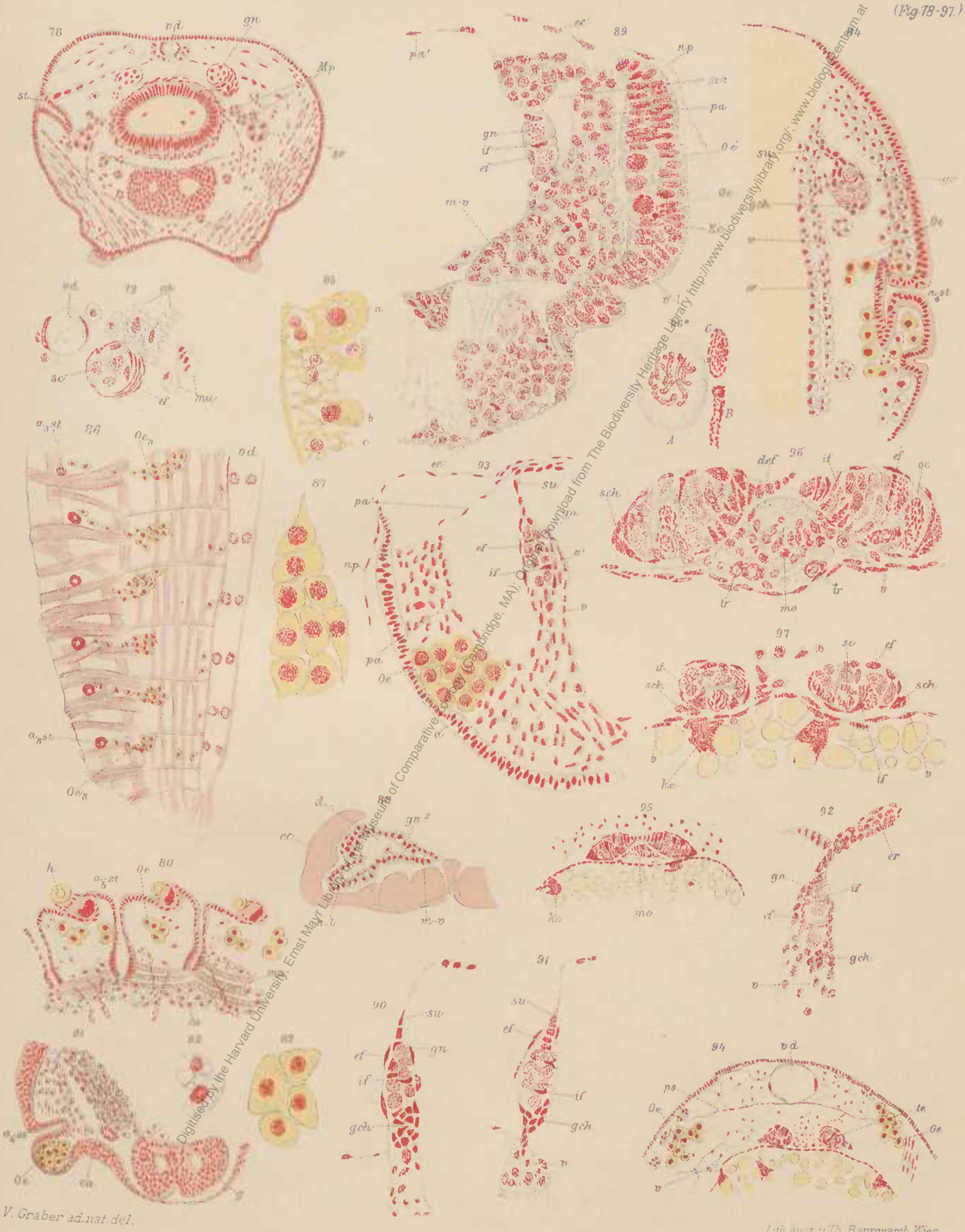
Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

V. Graber ad.nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

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

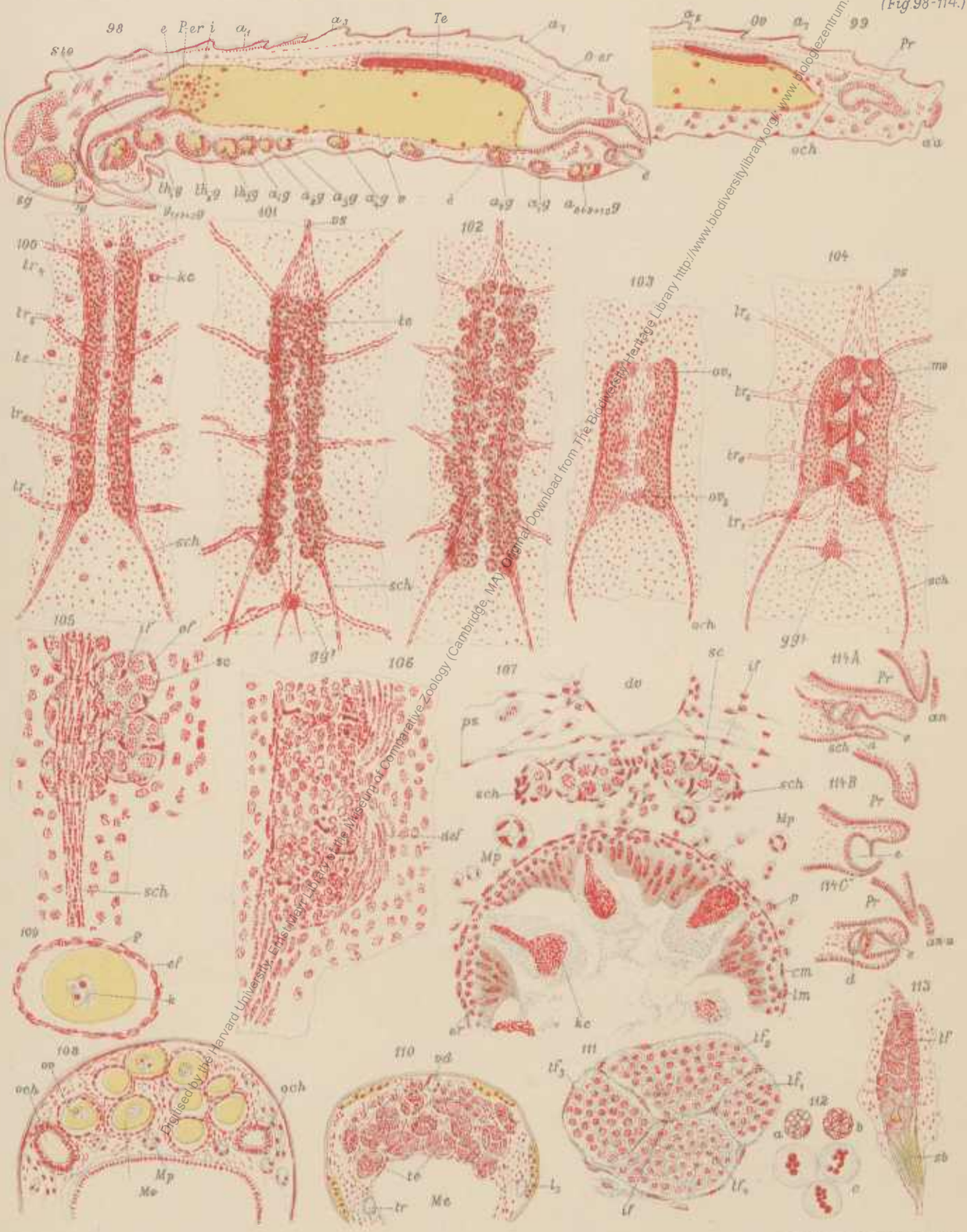


V. Graber ad.nat.del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

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



V. Graber ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

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

ZOBODAT - 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: 1891

Band/Volume: 58

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

Artikel/Article: Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insecten. (Mit 7 Tafeln und 12 Textfiguren.) 803-866