

Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L.

Von

Dr. Jan Hirschler.

(Aus dem zoologischen Institut an der Lemberger Universität.)

Mit Tafel XXXI—XXXV und 15 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite.
Einleitung.	627
I. Technisches Verfahren	628
II. Historische Angaben über die Coleopterenembryologie.	630
III. Differenzierung der Furchungsprodukte bis zur Entwicklung des Ectoderms und der Genitalanlage	631
IV. Blastokinese, äußere Segmentierung des Keimstreifens, Anlage und weitere Entwicklung der Extremitäten	652
V. Hüllenbildung, Entwicklung und Differenzierung des sogenannten unteren Blattes	676
VI. Differenzierung des Mesoderms, Entwicklung des Darmtractus und der Blutzellen	693
VII. Entwicklung der Blutgefäße	711
VIII. Entwicklung des Dorsalorgans und der Rückenabschluß	723
IX. Differenzierung der Öncyten	724
X. Verlagerung der Genitalzellen und Anlage der Geschlechtsdrüsen	726
XI. Einige Anmerkungen über Dotterzellen und Paracyten.	730
XII. Zur Entwicklung des Nerven- und Tracheensystems	730
Literaturverzeichnis	734
Erklärung der Abbildungen	740

In den Jahren 1906 und 1907 sammelte ich während der Sommermonate an einigen Teichen bei Lwów (Lemberg) und Buczacz (Österreichisch-Podolien) ein reiches Material (etwa 12 000) von *Donacia*-Eiern, fast auf allen Entwicklungsstadien, mit der Absicht, die Ontogenie dieser Käferspecies zu studieren. Als ich schon einige Monate mit meinen Untersuchungen an dem nämlichen Material beschäftigt

war und schon sogar einen Teil meiner Ergebnisse zum Druck vorbereitet hatte, erschien eine Arbeit FRIEDERICH'S, die die Entwicklung derselben Käferspecies behandelt. Es könnte nun die Veröffentlichung nachfolgender Untersuchungen an demselben Objekt überflüssig erscheinen; trotzdem weigere ich mich nicht, die Resultate meiner Studien zu publizieren, wozu mich folgende Gründe nötigen: Erstens konnte ich angesichts meines reichen Materials, viele seitens FRIEDERICH'S trefflich beschriebenen Entwicklungsvorgänge etwas genauer in allen ihren Einzelheiten durchforschen, was sich hauptsächlich auf die Entwicklung der Eihüllen, der Keimstreifsblastokinese und auf die Gastrulation bezieht; zweitens kam ich hinsichtlich mancher Vorgänge, wie vor allem der Mitteldarmentwicklung, zu ganz verschiedenen Resultaten wie FRIEDERICH'S, wobei ich auch in bezug auf die theoretische Deutung mancher Prozesse, wie der Differenzierung des sog. unteren Blattes stark von seinen Anschauungen abweiche; drittens zog ich in Bereich meiner Untersuchungen die Entwicklung der äußeren Körpergestalt, der Körperextremitäten und auch einiger Organsysteme, wie des Blutsystems und teilweise des Nerven- und Tracheensystems, was FRIEDERICH'S in seiner Arbeit unberücksichtigt gelassen hat. Obwohl uns heute über die Insektenembryologie eine sehr reiche Literatur vorliegt, wird dieses Forschungsgebiet, angesichts vieler ungenau erforschter Vorgänge, hauptsächlich aber angesichts vieler strittiger Probleme faktischer und theoretischer Natur, noch lange zu weiteren, zahlreichen Untersuchungen anspornen, deren Aufgabe es sein wird, die erwünschte Einigkeit in den strittigen Fragen herbeizuführen. Ich erlaube mir nun, die Hoffnung zu hegen, meine Untersuchungen würden vielleicht ein wenig zur Schlichtung der sich heute gegenseitig bekämpfenden Anschauungen beitragen.

Während meiner Untersuchungen befand ich mich oft in der angenehmen Lage, bei schwierigeren Problemen meinen hochverehrten Lehrer, Prof. JÓSEF NUSBAUM, um Rat bitten zu können; wofür ich ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank abstatte.

I. Technisches Verfahren.

Die Kokons von *Donacia* brachte ich samt einem Stück Blatt, an welches sie angeklebt sind, unter die Lupe, wo ein jedes Ei mittels einer feinen Nadel angestochen wurde; danach löste ich den ganzen Kokon mit Hilfe eines scharfen Messers behutsam, um die Eier nicht zu verletzen, vom Blatte ab und warf ihn auf 2—3 Stunden in die Fixationsflüssigkeit. Als solche gebrauchte ich ausschließlich eine

Mischung von 3% iger wässriger Salpertsäure und gesättigter, wässriger Sublimatlösung à pari, die sich für die Fixierung sämtlicher Stadien sehr geeignet erwies und die ich schon während meiner Untersuchungen an Lepidoptereiern ausprobiert habe. Hierauf passierten die Kokone eine Reihe von Alkoholen bis zum 90%igen Alkohol, wobei sie in einem jeden von ihnen 24 Stunden verweilten. Im 90%igen Alkohol wurden die Kokone teils in einige Stücke, von denen jedes acht bis zehn Eier enthielt, zertrennt, teils wurden aus ihnen die Eier herausgeschält und freigelegt. Die ersteren verwandte ich zur Anfertigung der Schnittserien, die freigelegten Eier aber zur Besichtigung der Keimstreifen in toto. Die Kokonstücke brachte ich danach auf 24 Stunden in eine 0,5%ige wässrige Thioninlösung, während ich von den herausgeschälten Eiern das Chorion mittels spitzer Nadeln entfernte und sie in dieselbe Farblösung auf 2 bis 3 Stunden oder in Boraxkarmin auf 24 Stunden einlegte. Die mit Thionin gefärbten Kokonstücke und Eier wurden später 24 Stunden in 96%igem Alkohol differenziert, wonach die Keimstreifen dunkelblau gefärbt erschienen, während der Dotter und die Eihüllen fast vollkommen die Farbe abgegeben haben. Dagegen die mit Boraxkarmin gefärbten Eier differenzierte ich 24 bis 48 Stunden in angesäuertem 96%igen Alkohol, nach welcher Frist der Dotter und die Eihüllen fast gänzlich entfärbt wurden, die Keimstreifen aber ihre dunkelrote Farbe beibehalten haben. So differenzierte und nach Passierung des absoluten Alkohols in Xylol untergebrachte Keimstreifen erwiesen sich zum Studium der äußeren Veränderungen, also des Segmentierungsvorganges und der Entwicklung der Extremitäten als vollkommen geeignet. Die differenzierten Kokonstücke, an denen man sich über die Lage und Alter der Keime orientieren konnte, wurden aus dem 96°igen Alkohol auf 24 Stunden in absoluten Alkohol, später auf dieselbe Zeit in Xylol eingelegt, wonach ich sie in eine gesättigte Lösung von Paraffin in Xylol auf 12 Stunden brachte. Hierauf verweilten letztere 1 bis 2 Stunden im Brutschrank in reinem Paraffin, wonach sie sich schnittfähig zeigten und in 5 bis 6 μ dicke Schnitte zerlegt wurden. Die erwähnte Schnittdicke erschien zum Studium der Entwicklungsvorgänge vollkommen zureichend, so daß man auf dünnere Schnitte verzichten konnte. Zur Färbung der Schnittserien, aus denen vorher das Thionin mittels 96%igem Alkohol entfernt wurde, gebrauchte ich Kernfarbstoffe, wie DELAFIELDSches Hämatoxylin und Hämatein, in einigen Fällen auch Hämalaun, die ich mit Fuchsin-Orange oder Eosin kombinierte. Als Tinktionsmittel wandte ich auch einige Male metachromatische Farbstoffe, wie Thionin und polychromes Methylen-

blau an, wonach die Schnitte, bei vollständigem Ausschluß des Alkohols, nicht in Balsam, sondern in Lävulose untergebracht wurden, erhielt aber mittels dieser Methoden keine besonders lehrreichen Bilder. In einigen Entwicklungsstadien gestalteten sich manche Entwicklungsvorgänge ziemlich kompliziert, so daß ich mich veranlaßt fühlte, von den betreffenden Keimstreifenregionen Wachsplattenrekonstruktionen anzufertigen, die mir erst einen genügenden Aufschluß über die topographischen Verhältnisse gegeben haben. Dies Verfahren erwies sich nötig beim Bezeichnen der Stelle, an welcher das die Kopfaorta aufbauende Cölomsäckchenpaar angelegt wird, wie auch bei den Untersuchungen über die Entwicklung der hinteren Amnionfalte.

II. Historische Angaben über die Coleopterenembryologie.

Eine der ersten Arbeiten auf dem Gebiete der Insektenembryologie, die die embryonale Entwicklung der Coleopteren betrifft, haben wir in den Untersuchungen KÖLLIKERS (1843), die an *Donacia*-Eiern angestellt wurden. Obwohl wir dieser Arbeit heute nur einen historischen Wert beilegen können, müssen wir dennoch den Scharfsinn bewundern, mit welchem dieser hervorragende Forscher, angesichts der damaligen, mangelhaft entwickelten Technik, über viele Entwicklungsvorgänge klar geworden ist. Im Jahre 1869 erscheint eine Arbeit MELNIKOWS, die sich auch auf die Entwicklung von *Donacia* bezieht. Dieser Forscher beschränkte seine Untersuchungen größtenteils auf die Veränderungen, die bei der Besichtigung des Eies in toto zu erkennen sind. MELNIKOW studierte die Entwicklung des sog. Blastoderms und schilderte, obwohl in groben Zügen, die Anlage und die Blastokinese des Keimstreifens zutreffend, während er über andre Vorgänge, wie die Anlage des Stomodäums und des Gehirns vielleicht nicht zur richtigen Auffassung gelangt ist. Die im Jahre 1871 veröffentlichten Untersuchungen KOWALEWSKYS, welche, wie allgemein bekannt, für die Insektenembryologie als bahnbrechend angesehen werden müssen, bringen uns eine Reihe wertvoller Angaben über die Ontogenie der Coleopteren, indem sie die Entwicklung von *Hydrophilus* behandeln. Hier wurde zuerst die Entwicklung des sog. unteren Blattes richtig als Gastrulationsvorgang gedeutet, hier wurde die sog. Zerreißungshypothese ausgesprochen, die uns die polare Lagerung des Entoderms deuten sollte; obwohl sich unsre Anschauungen über die Entwicklung dieses Keimblattes gewissermaßen stark mit der Zeit geändert haben, blieb doch ein Teil seiner Angaben unerschüttert, indem eine Reihe von Forschern polar gelegene Entodermanhäufungen bei verschiedenen

Insektengruppen nachweisen konnte. Weiter sind die Untersuchungen HEIDERS an *Hydrophilus*, WHEELERS an *Doryphora*, GRABERS an *Lina*, *Melolontha* und *Hydrophilus* und TICHOMIROFFS an *Calandra* zu nennen. Kurz darauf erschien eine Reihe von Arbeiten NUSBAUMS, die die Entwicklung von *Meloë* betreffen; hier müssen wir vor allem die primäre Segmentierung hervorheben, die dieser Forscher bei der erwähnten Species festgestellt hat, wie auch die Entdeckung des medianen Entodermstranges, welcher bislang unbekannt war. Danach folgen die Untersuchungen PETRUNKEWITSCHS an *Agelastica*, LECAILLONS (1897) an *Lina*, *Clythra*, *Gastrophysa* und *Agelastica*, DEEGENERS an *Hydrophilus* und CZERSKIS an *Meloë*. Die drei zuletzt genannten Autoren schließen sich hinsichtlich der Mitteldarmentwicklung den betreffenden Angaben HEYMONS' an, welcher diesen Darmabschnitt, im Gegensatz zu allen früheren Untersuchungen, als ein ectodermales Produkt auffaßt, das sog. untere Blatt als Mesoderm und nur ausschließlich die Dotterzellen als Entoderm deutet. Bezüglich der zuletzt erwähnten Entwicklungsvorgänge schließt sich FRIEDERICHS den Angaben LECAILLONS an. Neuerdings erschien eine Arbeit SALINGS, die die Entwicklung von *Tenebrio* behandelt und sich hauptsächlich mit der Differenzierung der Geschlechtsdrüsen befaßt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen erscheinen vielleicht etwas fragmentarisch, indem es diesem Autor nicht gelungen ist, die im siebenten Abdominalsegment gelegenen Geschlechtszellen mit voller Sicherheit auf die polar gelagerte Genitalanlage zurückzuführen. Zuletzt sei noch eine kleine, von mir veröffentlichte Arbeit erwähnt, die die Entwicklung des Subösophagealkörpers bei *Donacia* behandelt.

III. Differenzierung der Furchungsprodukte bis zur Entwicklung des Ectoderms und der Genitalanlage.

Das jüngste Stadium, woran ich meine Untersuchungen begonnen habe, ergab mir folgende Bilder: Im Eiinnern, weit von der Peripherie, findet man an Querschnitten einige Furchungskerne, die vollkommen unregelmäßig gegeneinander gelagert sind. Die Kerne erscheinen dunkel gefärbt und fast homogen, nur in manchen kann man einige Chromatingranula wahrnehmen; jeder von diesen Kernen besitzt ringsum einen ziemlich kleinen Plasmahof von rundlicher Kontur, welcher mit dem netzartig zwischen den Dotterkügelchen sich verbreitenden Plasma in Verbindung steht. Der Dotter ist in diesem Stadium aus runden Kügelchen aufgebaut, die das ganze Eiinnere erfüllen und nur geringe Größenschwankungen zeigen. An der Eiperipherie erkennt

man eine dotterlose, ziemlich dünne Plasmaschicht, das WEISMANNsche Keimhautblastem, welches mit dem intravitellinen Plasmanetz durch zahlreiche Plasmafortsätze zusammenhängt und an manchen Stellen größere periphere Plasmaansammlungen aufweist. Zur Lagebezeichnung der Furchungskerne eignen sich viel besser Sagittalschnittserien. Aus diesen ergibt sich, daß die Lagerung der Furchungskerne bei verschiedenen Eiern dieses Stadiums höchst variabel ist: In manchen Eiern sind sie auf das erste Eidrittel beschränkt, in andern dagegen reichen sie weiter nach hinten und liegen noch knapp vor der Eimitte; nun möchte ich nicht vollkommen den Angaben FRIEDERICH'S' zustimmen, wenn er sagt, daß die ersten Furchungskerne regelmäßig im ersten Eidrittel zu liegen kommen. Es wäre zwar hier die Annahme möglich, wir hätten mit gewissen Altersschwankungen zu tun, die in späteren Stadien oft vorkommen; dies scheint mir aber in diesem Falle wenig wahrscheinlich angesichts dessen, daß in allen Eiern dieses Stadiums keine sichtbare Kernvermehrung eintritt, die auf Altersschwankungen hinweisen könnte. Wir haben es hier vielmehr mit individuellen Schwankungen zu tun, die mir gewissermaßen interessant erscheinen und auf die ich noch in den folgenden Kapiteln zurückkommen werde. An Sagittalschnitten erkennen wir auch, daß das Keimhautblastem nicht an der ganzen Eiperipherie von gleicher Dicke ist, sondern daß es an den Eipolen, hauptsächlich aber am hinteren Eipol, etwas mächtiger entwickelt ist, wie in der Äquatorialzone. Hinsichtlich der Kernteilungen kann ich nichts Neues hinzufügen. Die Kernteilungen sämtlicher Furchungskerne, die wir gleich in den nächst älteren Stadien oft beobachten können, kommen auf mitotischem Wege zustande und sind isochronisch mit kleinen Differenzen in den Teilungsphasen, was mit den Angaben anderer Autoren vollkommen übereinstimmt.

Das nächst ältere Stadium kennzeichnet sich durch eine bedeutendere Kernvermehrung, wobei auch eine Kernverlagerung stattfindet. An Sagittalschnitten aus diesem Stadium sehen wir, daß die Kerne eine weitere Strecke einnehmen wie vorher; man findet sie in der vorderen Eihälfte und auch in den vorderen Partien der hinteren, was auf eine Wanderung mancher von ihnen in der Richtung von vorn nach hinten hinweist. Ihr äußerer Habitus, sowie auch das Aussehen der perinucleären Plasmahöfe hat sich etwas geändert. In der vorderen Eihälfte erscheinen die Kerne etwas größer, auch ihr Plasmahof ist beträchtlich breiter geworden und besitzt gewöhnlich an seiner Peripherie einige Plasmaausläufer, die ihm eine sternartige Form geben. Etwas verschieden erscheinen die Kerne in den mehr hinteren

Regionen: Viele von ihnen haben hier keine rundliche, sondern eine birnförmige Gestalt, die hier und da sogar spindelartig sein kann; ihr Plasmahof entsendet in manchen Fällen gegen den vorderen Eipol einen ziemlich mächtigen Plasmafortsatz, wodurch der Kern samt Plasmahof wie ein kleiner Komet erscheinen. Dieses kometenartige Aussehen ist eben charakteristisch für wandernde Furchungskerne, was sich auch aus der embryonalen Entwicklung anderer Insekten ergibt. Querschnittserien aus diesem Stadium sind weniger belehrend; sie zeigen uns ähnlich dem vorher beschriebenen, jüngeren Stadium eine vollkommen unregelmäßige Verteilung der Zellelemente im Dotter.

Erst im nächsten Stadium läßt sich eine regelmäßigere Anordnung der Kerne wahrnehmen. Beim Durchmustern von Querschnitten sehen wir, daß eine gewisse Zahl von ihnen auf ihrem früheren Platze im Eiinneren verharret, während andre näher gegen die Eiperipherie gewandert sind und in einer kleinen Entfernung vom Keimhautblastem zu liegen kommen. Denken wir uns an einem Querschnitte die gegen die Eioberfläche gewanderten Zellen durch eine Linie verbunden, so ergibt sich daraus ein Kreis, welcher mit der Eiperipherie konzentrisch ist. Der Bau der Kerne und Plasmahöfe bietet in diesem Stadium auch einige interessante Momente. Zwischen den im Eiinneren verharrenden Elementen, die gewöhnlich sternförmige Plasmahöfe besitzen, treten hier und da einige mit kometenartig geformten Plasmahöfen auf, wobei der Plasmafortsatz gegen das Eicentrum, der Kern aber gegen die Eiperipherie orientiert ist. Angesichts dieser Orientierung mancher Elemente, liegt die Vermutung nahe, wir hätten es hier mit Zellen zu tun, die eine Wanderung gegen die Eioberfläche antreten und dadurch die Zahl der mehr peripher gelegenen Zellen vergrößern. Die unter dem Keimhautblastem kreisartig angeordneten Zellen besitzen rundliche Kerne, ihre Plasmahöfe sind meistens noch sternförmig, nur manche von ihnen haben ihre frühere Gestalt eingebüßt und erscheinen abgerundet. In äußerst seltenen Fällen findet man hier auch noch Zellen mit kometenartigen Plasmahöfen, deren Längsachsen tangentiell zur Kreisperipherie verlaufen. Dieses seltene Auftreten von Zellen, mit kometenartigen Plasmahöfen, unter dem Keimhautblastem, erlaubt uns zu vermuten, daß sie nach vollzogener Wanderung unter das Keimhautblastem ihren migratorischen Charakter verlieren, indem ihre Plasmahöfe zuerst eine sternförmige und zuletzt eine abgerundete Kontur annehmen. Diese Verteilung sämtlicher Zellen in peripher und central gelagerte Elemente tritt in diesem Stadium am deutlichsten an Querschnitten, auf der Höhe der Äquatorialzone auf,

während sie sich in der Richtung gegen beide Eipole allmählich verwischt.

An einem etwas älteren Stadium kann man leicht wahrnehmen, daß die Zahl sämtlicher Elemente sich vergrößert hat. Während nämlich vorher die peripher unter dem Keimhautblastem gelagerten Zellen nur in der Äquatorialzone anzutreffen waren, finden wir sie jetzt in den mehr vorderen und hinteren Regionen des Eies. Auch die central liegenden Zellen verbreiten sich bis in das letzte Eidrittel, und einige von ihnen reichen bis knapp unter das Keimhautblastem.

Mit dem nächsten Stadium beginnt die Bildung des sog. Blastoderms. Untersuchen wir Sagittalschnitte, so ergibt es sich, daß die peripheren Elemente in ihrer centrifugalen Wanderrichtung weiter voran rückten und in das Keimhautblastem eingedrungen sind. Diese Einwanderung in das Keimhautblastem kommt zuerst in der Äquatorialzone zustande und ist reger an der Ventralseite wie in der Dorsalgegend. Auch in den circumpolaren Regionen finden wir in der Nähe des Keimhautblastem viele Kerne gelagert, die sich ihm hauptsächlich von der Ventralseite dicht anschmiegen und unweit vom hinteren Eipol eine größere Zellenansammlung bilden. Die Wanderung der Zellen an die Eioberfläche dauert in den nächst älteren Stadien fort und verbreitet sich auf die ganze Ventralseite des Eies bis an beide Pole; während aber fast auf der ganzen Ventralseite die Kerne in einem gewissen Abstand voneinander zu liegen kommen, erscheinen sie am hinteren Eipol zu einem kleinen Haufen zusammengedrängt, der teils im Keimhautblastem eingebettet ist, teils aber in den Dotter hineinragt. Die Dorsalseite zeigt im Keimhautblastem verhältnismäßig weniger Kerne, äußerst spärlich sind sie in der Nähe der Pole, nur in der Äquatorialzone erscheinen sie reichlicher und liegen ebenso dicht wie an der Ventralseite. Sämtliche ins Keimhautblastem eingewanderte Elemente teilen sich nun äußerst rege in tangentialer Richtung zur Eioberfläche und bedecken sie allmählich immer dichter. Dadurch kommt es zum Aufbau eines peripheren Epithels, des sog. Blastoderms. Zuerst entwickelt es sich an der Ventralseite in der Äquatorialzone, später verbreitet es sich längs der Ventralseite bis an die beiden Pole und erscheint gleichzeitig auch in den seitlichen und dorsalen Partien der Äquatorialzone, zuletzt aber kommt es zum Vorschein an der Dorsalseite in der Nähe beider Pole.

Untersucht man den Vorgang, der zum Aufbau des Blastodermepithels führt, so können folgende Entwicklungsmomente wahrgenommen werden: Durch fortdauernde tangentiale Teilungen kommen die Blasto-

dermkerne immer dichter nebeneinander zu liegen, gleichzeitig damit bildet sich rings um einen jeden ein größerer Plasmahof, der einerseits über das Niveau der Eioberfläche vorgewölbt erscheint, andererseits aber etwas in den Dotter hineinragt. Stoßen zwei Plasmahöfe eng aneinander, so entsteht zwischen ihnen eine Grenze, die seitliche Zellengrenze. — Erst später erscheint eine solche auch zwischen Dotter und den Plasmahöfen, wodurch jeder Plasmahof samt Kern allseitig begrenzt wird und das Aussehen einer echten Epithelzelle annimmt. Die Blastodermzellen besitzen zuerst eine größere Breite wie Höhe, erst allmählich werden beide Dimensionen ausgeglichen, so daß ein fertig entwickeltes Blastoderm aus kubischen Elementen aufgebaut ist.

Besichtigen wir ein Stadium mit vollkommen entwickeltem Blastoderm (Fig. 1 u. 2), so erkennt man am hinteren Eipol, etwas ventralwärts, eine kleine Zellenanhäufung, die aus größeren Elementen aufgebaut ist als das übrige Blastoderm. Diese Elemente erscheinen den normalen Blastodermzellen gegenüber auch etwas anders gefärbt, indem sie bei einer Doppelfärbung mit Hämatein-Fuchsin einen Stich ins Rote zeigen, während die Blastodermelemente gewöhnlich lila tingiert sind. Sowohl an Quer-, wie auch an Längsschnitten hat diese Zellenanhäufung die Form eines ovalen Gebildes, welches ein wenig über das Blastodermniveau erhoben ist, gegen den Dotter aber auch eine schwache Ausbuchtung zeigt. Bei der Besichtigung gefärbter Eier in toto, erscheint diese Zellenanhäufung, die, wie gleich gesagt sein mag, die Geschlechtsanlage vorstellt, als ein kleines, rundes, etwas vorgewölbttes Scheibchen, das auf seiner Oberfläche kleinere höckerartige Auftreibungen zeigt, die durch das größere Vorragen mancher Geschlechtszellen verursacht werden. Die gegenseitige Anordnung der Geschlechtszellen ist oft ganz unregelmäßig, manchmal aber erscheint die Geschlechtsanlage in ihrer mittleren Partie deutlich zweischichtig. In manchen Fällen liegen der Geschlechtsanlage von innen einige Dotterzellen an, die hier wahrscheinlich eine nutritive Funktion ausüben. Die Entwicklung dieser Geschlechtsanlage wird aus den vorher beschriebenen jüngeren Stadien ersichtlich. Wie vorher gesagt wurde, befindet sich am hinteren Eipol in einem jüngeren Stadium eine Zellenanhäufung, welche noch keine histologische Differenzierung zeigt. Erst nachdem die Blastodermbildung in der ventralen Partie zustande gekommen ist, rückt diese Zellenanhäufung an die Oberfläche und zeigt schon an manchen Präparaten eine kleine färbige Differenzierung, die aber erst nach vollendeter Blastodermbildung deutlich hervortritt.

An einem Stadium, wo die sog. Blastodermbildung fertig ist, kann

man nun dreierlei Elemente unterscheiden: Erstens das kubische, periphere Blastodermepithel mit rundlichen, noch immer ziemlich chromatinarmen Kernen, zweitens die intravitellin gelegenen Dotterzellen, die an Größe zunehmen und dunkle chromatinreiche Kerne besitzen, und drittens die Genitalzellen, die auf den hinteren Eipol beschränkt sind und uns in diesem Stadium die voluminösesten Elemente darstellen.

Vergleicht man die ersten Embryonalvorgänge bis zur sog. Blastodermbildung, so wie ich sie bei *Donacia* dargestellt habe, mit den dieselbe Embryonalphase bei derselben Käferspecies betreffenden Angaben anderer Autoren, so erkennt man leicht, daß sie in manchen Punkten miteinander übereinstimmen, in andern aber differieren. Hinsichtlich der Stelle, wo die Blastodermentwicklung zuerst zustande kommt, kann ich MELNIKOWS Darstellung zustimmen, indem wir beide die Ventralseite als diese angeben. Dagegen schildert FRIEDERICHS die Blastodermentwicklung folgendermaßen: »Die Furchungszellen besetzen die Pole und die in deren Nähe gelegenen Teile der Oberfläche etwas später als die übrigen. Dabei ist wiederum der vordere Pol dem hinteren etwas voraus und am vorderen Pol die Ventralseite der dorsalen.« Meine Darstellung stimmt also mit der FRIEDERICHSSchen darin nicht überein, daß ich dieses späte Auftreten des Blastoderms in der Umgebung der Pole nur auf die Dorsalseite beschränke, nicht aber auf die ganzen circumpolaren Regionen ausdehne; auch scheint mir hinsichtlich der Blastodermentwicklung an den Eipolen eher der hintere Eipol ein wenig dem vorderen vorzueilen, wie umgekehrt, wenigstens tritt das deutlich an der Ventralseite hervor. Auch die Darstellung der Geschlechtsanlagedifferenzierung weicht bei FRIEDERICHS in manchen Punkten von meinen Angaben ab. So scheint nach der Schilderung FRIEDERICHS' die Genitalanlage durch Zellenwucherung im Bereiche des Blastoderms, recte Ectoderms zu entstehen, was sich aus folgenden Worten ergibt: »Durch fortdauernde Zellteilung in tangentialer Richtung entsteht das Blastoderm . . . An der Ventralseite, unmittelbar seitlich von dem Pol, findet eine besonders lebhaftere Zellvermehrung statt, so daß einzelne Zellen aus dem Blastodermverband heraus und ins Innere gedrängt werden.« . . . »Die Zellvermehrung dauert an, und es entsteht ein starker Zellhaufen, der ins Innere vorragt.« Auf meine Untersuchungen gestützt, bin ich dagegen der Ansicht, daß die Geschlechtsanlage als histologisch differenzierter Zellenkomplex erscheint, ehe noch an der Dorsalseite, in der Nähe der Eipole, das Blastoderm vollkommen entwickelt ist. Ich halte es auch

für sehr wahrscheinlich, daß die Geschlechtsanlage auf den Zellenhaufen zurückzuführen ist, welcher, wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, an jüngeren Stadien in der Nähe des hinteren Eipoles unter dem Keimhautblastem liegt und hier noch keinen ausgeprägten Charakter besitzt. Ich kann mich daher nicht der Äußerung FRIEDERICHS' anschließen, wenn er sagt: »Die Geschlechtszellen von *Donacia* sind . . . ectodermalen Ursprungs.« Es scheint mir im Gegenteil vielmehr die Annahme berechtigt, daß die Geschlechtsanlage bei *Donacia* schon vor dem Erscheinen des Blastoderms an den Eipolen angedeutet und vor der Entwicklung desselben an der ganzen Eioberfläche schon als histologisch differenzierte Zellenanhäufung auftritt. Die Genitalzellen sind also ontogenetisch älter als die Keimblätter.

Hinsichtlich der morphologischen Deutung dieses sog. Blastulastadiums kann ich mich hier ganz kurz fassen, da ich Gelegenheit hatte, schon in meiner früheren Arbeit eingehender auf diese Frage einzugehen. Wie es sich nämlich aus HEYMONS' trefflichem Vergleich der Insektenontogenie mit den embryonalen Vorgängen bei Anneliden, Onychophoren und Myriopoden ergeben hat, stellt uns das sog. Blastulastadium schon eine Gastrula dar, an welcher das periphere Epithel als Ectoderm, die intravitellinen Elemente als Entoderm aufzufassen sind, zu denen sich noch bei manchen Formen die Genitalanlage gesellt. Alle neueren Arbeiten, wie die LECAILLONS und FRIEDERICHS', fassen die sog. Blastodermbildung auch mit HEYMONS als erste Gastrulaphase auf, während die Deutung der zweiten Gastrulationsphase meinerseits verschieden von der HEYMONSSchen ist, worauf ich noch zurückkommen werde. Angesichts dieser Übereinstimmung hinsichtlich der ersten Gastrulationsphase, scheint es mir geeignet, an Stelle der alten Termini Blastoderm und Dotterzellen, die neueren Ectoderm und Entoderm zu setzen, wie ich sie auch in den folgenden Zeilen gebrauchen werde.

Ich gehe zur Schilderung der nächst folgenden Entwicklungsprozesse über. In älteren Stadien läßt sich bald nach vollendeter Ectodermentwicklung ein ziemlich interessanter Vorgang wahrnehmen, der FRIEDERICHS unbekannt blieb und der, wie sich das weiter zeigen wird, mir auch morphologisch wichtig erscheint. Wir sehen nämlich an Schnitten, daß das Ectodermepithel in der Mitte der Dorsalseite auf einer kurzen Strecke Degenerationsmerkmale zeigt. Aus dem Vergleich von Querschnittserien mit Sagittalschnittserien ergibt es sich, daß dieses Degenerationsfeld eine ovale Kontur besitzt, was auch die Besichtigung gefärbter Eier in toto bestätigt. Das sonst kubische Ectodermepithel

erscheint im Degenerationsfelde etwas abgeflacht, das Zellenplasma ist hier beträchtlich dunkler tingiert, die Kerne haben an Größe etwas abgenommen und sind teils dunkel und homogen, teils ist ihr Chromatin zu einigen größeren Granula zusammengeballt, auch ist die Epithelgrenze gegen den Dotter verschwunden, wobei manche Epithelzellen lange Plasmafortsätze in denselben entsenden. An andern Präparaten konnte ich auch keine seitlichen Zellengrenzen mehr wahrnehmen, was einen Fortschritt in den Degenerationserscheinungen andeutet. Nachdem dieses ganze Degenerationsfeld vollkommen den Epithelcharakter verloren hat, stülpt es sich unter das Ectodermniveau ein, wie uns dies Fig. 6 zeigt. Das eingestülpte Degenerationsfeld, welches auf dieser Figur schon seitlich etwas von dem Ectoderm überwachsen ist, stellt sich uns als ein vollkommen unregelmäßiges, ppropfartiges Gebilde, welches gegen den Dotter viele, manchmal sehr lange Plasmaausläufer zeigt. Die degenerierenden Kerne liegen darin ohne jede Anordnung; hier und da dringen sie einzeln oder zu einigen zusammen in die Plasmaausläufer. Nach und nach schreitet die Überwachsung des eingestülpten Gebildes seitens des Ectoderms vorwärts, und das zuerst in der Umgebung der Einsenkung etwas veränderte (cylindrische) Epithel (Fig. 6) kehrt nach vollendetem Abschluß zu seinem früheren kubischen Bau zurück. Fig. 7 zeigt uns eben das nämliche Stadium. Die eingestülpte Zellenmasse hat sich hier zu einer Zellschicht verwandelt, die sich zwischen Ectoderm und Dotter auf einer ziemlich weiten Strecke verbreitet. Die Kerne liegen entweder unregelmäßig oder stellenweise reihenartig; einige von ihnen sehen wir samt Plasma von der Schicht abgelöst und tiefer im Dotter versenkt. An älteren Stadien ist die ganze Schicht samt Kernen nicht mehr zu sehen; nur hier und da findet man noch einige Plasmaflocken und dunkle Granulationen, die als Zellen- und Kerntrümmer von dem gänzlich degenerierten Gebilde zurückgeblieben sind.

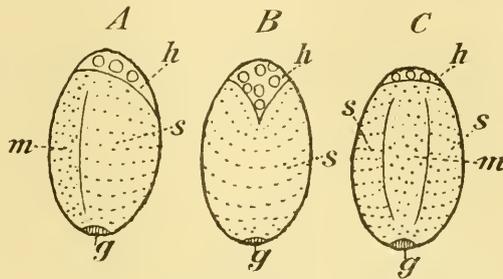
Gleichzeitig mit der Degeneration der eingestülpten Zellenmasse findet im Bereiche des Ectoderms eine Differenzierung statt, die zur Entwicklung der Keim- und Hüllenanlage führt. Kurz nach vollendeter Ectodermbildung und auch in etwas späteren Stadien, wo das Degenerationsfeld sichtbar wird, ist das gesamte periphere Epithel, mit Ausnahme der Geschlechtsanlage, aus gleichartigen Elementen aufgebaut; erst knapp nachdem das Degenerationsfeld eingestülpt und überwachsen wird, erkennt man eine kurze Strecke vor der Einstülpungsstelle, was nur an gefärbten, in toto besichtigten Eiern deutlich hervortritt, ein andres rundliches Feld, welches durch größere und weiter

voneinander liegende Kerne vom übrigen Ectoderm differiert. Dieses Feld erweitert sich in älteren Stadien gegen den vorderen Eipol, je weiter nach vorn, desto breiter wird es, endlich kommen wir zu einem Stadium, wo es kappenartig den vorderen Eipol umgreift, nur aber ganz wenig auf die Ventralseite übergeht. Am übrigen Ectoderm sind an diesen Stadien keine deutlichen Veränderungen wahrzunehmen, obwohl seine Kerne oft etwas näher zusammengedrückt erscheinen. Erst am nächstfolgenden Stadium, an welchem das genannte Feld ganz unbedeutend lateralwärts erweitert erscheint, kann man zu beiden Seiten des Eies, etwas ventralwärts, zwei schwach erhobene Wülste erkennen, die auf der Höhe der Äquatorialzone am besten zum

Vorschein kommen, nach vorn aber und nach hinten immer undeutlicher werden, um in den circumpolaren Regionen vollkommen zu verschwinden. Dieses Stadium haben wir auf Fig. 65 abgebildet, schematisch ist es auch auf der Textfig. I dargestellt. Fig. 65 zeigt uns das Ei von seiner rechten Seite, während wir es auf der Text-

figur I *A* von der linken sehen. Wir erkennen hier außer der Genitalanlage (Fig. 65) eine Zone mit größeren und weiter voneinander liegenden Kernen, die den vorderen Eipol umgreift und spitzig gegen die Mitte der Dorsalseite ausläuft (Textfig. I *B h*), eine zweite ventrale Zone, die bis fast an den vorderen Eipol reicht und von beiden Seiten durch die Wülste begrenzt wird (Textfig. I *A, C m*) und eine dritte Zone (*s*), die sich dorsal und lateral bis an die Wülste erstreckt, nach hinten aber ohne Grenze in die Ventralzone übergeht.

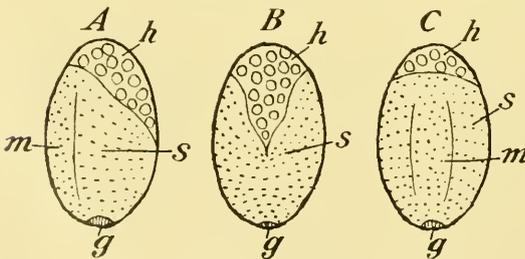
Wie sich aus dem Vergleich dieser Stadien mit etwas älteren, zu deren Beschreibung wir gleich herantreten werden, ergibt, haben wir schon hier im Bereiche des Ectoderms einige Zonen angedeutet, von denen uns die ventrale die sog. Mittelplatte darstellt, die dorso-laterale aber den späteren paarigen Seitenplatten entspricht, die derzeit noch sehr breit sind und längs der Dorsalseite ineinander übergehen, während die dorsopolar gelegene Zone als Hüllenanlage zu betrachten



Textfig. I A—C.

Totalansicht des Eies kurz nach der Differenzierung des Hüllen- und Keimectoderms (schematisiert); *A*, von der linken Seite; *B*, von der Dorsal- und *C*, von der Ventralseite; *h*, Hüllenectoderm; *s*, Seitenplatte; *m*, Mittelplatte; *g*, Genitalanlage.

ist. Interessant ist nun an diesem Stadium das Größenverhältnis des Hüllenectoderms zum Keimectoderm, von denen das erstere auf eine ziemlich kleine Strecke beschränkt ist, dagegen das letztere den weit größeren Teil der Eioberfläche umfaßt. Ich möchte hier noch auf ein Moment aufmerksam machen, nämlich auf die histologische Differenzierung einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms, die an Schnitten gar nicht hervortritt, dagegen beim Untersuchen gefärbter Eier in toto leicht zu erkennen ist. Wie nämlich das Hüllenectoderm dem Keimectoderm gegenüber durch seine größeren, weit voneinander liegenden Kerne different erscheint, so zeigt auch eine jede der Keimectodermzonen eine gewissermaßen spezifische Anordnung der Zellkerne. In der Ventralzone, nämlich in ihrer mittleren Partie, sind die Kerne ganz unregelmäßig nebeneinander gelagert, nur in der Nähe der Eipole, wo die Grenze zwischen der Ventralzone und der Dorsolateralzone verwischt ist, besitzt die erstere ihre Kerne in quer gegen die Eilängsachse orientierte Reihen angeordnet. Die Dorsolateralzone zeigt eine sehr deutliche reihenartige Kernanordnung: In den seitlichen Regionen, auf der Höhe der Äquatorialgegend, verlaufen die Kernreihen parallel zur Längsachse, in den dorsalen Partien aber quer zur letzteren. Dasselbe sehen wir auch in den hinteren Partien der Dorsolateralzone, wo ihre Kernreihen in diese der Ventralzone übergehen und gürtelartig das Ei umgeben. Interessant erscheint auch die Kernanordnung rings um die Genitalanlage, wo beide vorher erwähnten Zonen miteinander verschmelzen. Hier sehen wir sowohl Längs- wie Querreihen, von



Textfig. II A—C.

Totalansicht des Eies auf einem etwas älteren Entwicklungsstadium wie auf Textfig. I (schematisiert). Die Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfig. I.

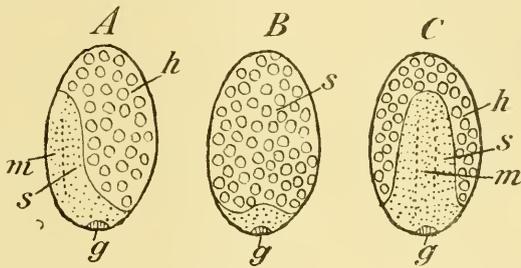
Kernen, die senkrecht zueinander orientiert sind und sehr an die Kernanordnung im Bereiche des metanauplialen Ecto- und Mesoderms gewisser Crustaceen erinnern.

In einem älteren Stadium erkennt man im Bereiche des Ectoderms folgende Veränderungen, die uns Textfig. II erläutert: Das Hüllenectoderm ist im ganzen breiter geworden und reicht weiter auf die Ventralseite (*C h*); gleichzeitig hat es sich auch auf der Dorsalseite streifenartig gegen den hinteren Eipol erweitert und tiefer in die

Dorsolateralzone eingekeilt. Hand in Hand damit unterliegt sämtliches Keimectoderm einer Flächenbeschränkung. Die Mittelplatte (*m*) wird von dem vorderen Eipol zurückgedrängt; die Dorsolateralzone weicht von der Dorsalseite und liegt jetzt zu beiden Seiten des Eies. Durch die vorher erwähnte Einkeilung des Hüllenectoderms in die Dorsolateralzone erscheint die letztere in ihrer größeren vorderen Partie paarig. Es kam hier also zur Differenzierung der paarigen Seitenplatten (*l, l*). Die seitliche Verschiebung der Dorsolateralzone und die Entwicklung der Seitenplatten verursachte eine Verschnälerung der Mittelplatte. Die seitlichen Wülste liegen jetzt ganz ventral und sind nur in der mittleren Partie der Ventralzone deutlich erkennbar, wo sie uns jetzt etwas mächtiger erscheinen.

Besichtigen wir ein nächstfolgendes Stadium, so sehen wir das Hüllenectoderm noch einen größeren Teil der Eioberfläche einnehmen, während das Keimectoderm noch stärker reduziert erscheint. Das Verhältnis beider Ectodermarten wird aus der Textfig. III ersichtlich.

Das Hüllenectoderm umgreift jetzt den ganzen vorderen Eipol und reicht ventralwärts fast bis ans zweite Drittel der Ventralseite; gleichzeitig erstreckt es sich etwas über die ersten zwei Drittel der Dorsalseite und geht auf die lateralen Regionen des Eies über, die es



Textfig. III A—C.

Totalansicht des Eies auf einem älteren Stadium wie auf Textfig. II (schematisiert). Die Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfig. I u. II.

größtenteils besetzt. Dagegen finden wir das Keimectoderm nur in den zwei hinteren Dritteln der Ventralseite und etwas lateral, wobei es kappenartig auch den hinteren Eipol und ein wenig auch die Dorsalseite bedeckt. Im Bereiche des Keimectoderms wurden die Seitenplatten beträchtlich schmaler, auch konnte ich in diesem Stadium die Wülste nicht mehr deutlich erkennen; die Grenze zwischen der Mittelplatte und den Seitenplatten tritt hier in Form einer stumpfen Kante auf. Auch der histologische Charakter einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms unterlag inzwischen bedeutenden Veränderungen. Die reihenartige Anordnung der Kerne in den Seitenplatten, wie wir sie am jüngeren Stadium (Fig. 65) sehen, ist undeutlich geworden; meistens sind die Kerne eng aneinander und unregelmäßig gelagert. Dasselbe kann auch

von der vorderen Partie der Mittelplatte und von der circumgenitalen Region gesagt werden.

Sämtliche Veränderungen in der gegenseitigen Lagerung beider Hauptectodermzonen, sowie der Zonen im Bereiche des Keimectoderms, habe ich meistens auf Grund meiner Untersuchungen an in toto besichtigten Eiern geschildert. Quer- und Längsschnitte, die ich durch die in Textfig. I und II dargestellten Stadien anfertigte, gaben nämlich hinsichtlich der gegenseitigen Zonenverhältnisse wenig Aufklärung angesichts dessen, daß die Ectodermzonen meist nur durch die gegenseitige, verschieden in verschiedenen Eiregionen stattfindende Lagerung der Kerne differenziert erscheinen, nicht aber deutliche Unterschiede in der Epitheldicke (die Wülste ausgenommen) zeigen. Lehrreich erscheinen erst Querschnittserien durch das in Textfig. III abgebildete Stadium, aus denen es sich ergibt, daß sämtliches Hüllenectoderm aus einem platten Epithel, die Seitenplatten aus einem cylindrischen, während die Mittelplatte und die circumgenitale Region aus einem kubischen aufgebaut ist. Eine nähere Beschreibung einzelner Ectodermzonen so wie sie an Schnitten aussehen, scheint mir überflüssig zu sein, angesichts dessen, daß sie seitens FRIEDERICHS eingehend und zutreffend geschildert und abgebildet wurden, während ihm die zwei nächst jüngeren Stadien (Textfig. I u. II), da er keine Untersuchungen an Eiern in toto anstellte, unbekannt blieben.

Es wäre hier noch am Platze, auf die Frage einzugehen, wie wir uns die starke Streckung des Hüllenectoderms und die allmähliche Schrumpfung des Keimectoderms vorstellen sollen. Es sind hier wahrscheinlich zwei Faktoren tätig: Einer von ihnen wirkt mechanisch, und er äußert sich einerseits in der Dehnung des Hüllenectoderms, andererseits in der Schrumpfung des Keimectoderms, die durch das platte Epithel des ersteren und durch das kubische und cylindrische des letzteren zutage treten; es ist aber leicht ersichtlich, daß Schrumpfung und Dehnung allein nicht imstande wären solche Verhältnisse zwischen dem Hüllen- und Keimectoderm herbeizuführen, wie wir sie im auf Textfig. III abgebildeten Stadium haben; es würde sonst eine viel größere Abplattung des ersteren stattfinden, während das letztere nicht nur cylindrisch, aber mehrschichtig geworden wäre; da aber beides nicht stattfindet, müssen wir angesichts dessen einen zweiten Faktor annehmen, welcher folgendermaßen aufzufassen ist: Während dieser sämtlichen Entwicklungsvorgänge kommt eine allmähliche fortschreitende Umdifferenzierung des Keimectoderms zugunsten des Hüllenectoderms zustande, was sich hauptsächlich durch das Zurückweichen der Keim-

anlage vom vorderen Eipol, sowie durch die Verschmälerung der Seitenplatten kennzeichnet. Schrumpfung und Dehnung einerseits und die Umdifferenzierung andererseits führen also, wie es uns scheint, zu einem Flächenverhältnis beider Hauptzonen, wie wir es zuletzt abgebildet haben (Textfig. III).

Um über die vorher bei *Donacia* geschilderten Vorgänge eine genauere Vorstellung zu gewinnen und über den morphologischen Wert mancher von ihnen klar zu werden, scheint es mir nötig, sie mit den entsprechenden Prozessen bei andern Insekten, hauptsächlich bei den Coleopteren, zu vergleichen. Wie aus den Untersuchungen aller andern Autoren hervorgeht, liegen bei den Coleopteren die Furchungskerne ganz unregelmäßig im Dotter verstreut und beschränken sich bei manchen Formen auf die erste Eihälfte, während sie bei andern die ganze Mitte des Dotters einnehmen. In diesem Stadium konnte man überall an der Eioberfläche ein Keimhautblastem wahrnehmen; so beschreibt es HEIDER bei *Hydrophilus*, WHEELER bei *Doryphora*, NUSBAUM bei *Meloe*, LECAILLON sah bei *Clythra* an der Peripherie »là une couche protoplasmique«. Kurz darauf kommt es, wie bekannt, zur Ectodermbildung, worin aber schon einzelne Formen voneinander abweichen: Bei *Hydrophilus* entwickelt sich nach HEIDER das Ectoderm zuerst am hinteren Eipole, wovon es sich zonenartig nach vorn ausbreitet, auch bei *Meloe* scheint es nach den Angaben NUSBAUMS zuerst in den hinteren Eiregionen zustande zu kommen, später aber erst in den vorderen; dagegen bei *Tenebrio* nach SALING, bei *Doryphora* nach WHEELER und bei einigen Chrysomeliden nach LECAILLON entwickelt es sich zuerst in der mittleren Eiregion und erst später an den Polen. LECAILLON beschreibt bei *Clythra* die Ectodermbildung folgendermaßen: »Le blastoderme ne se forme pas régulièrement sur toute la surface de l'œuf en même temps; il est complètement formé dans la région moyenne de l'œuf avant de l'être aux deux poles.« Wie es aus dem vorher Gesagten klar ist, stimmen nun die Angaben LECAILLONS am meisten mit den bei *Donacia* beobachteten Vorgängen überein. Aus der Zusammenstellung aller früher erwähnten Angaben ergibt es sich auch, daß wir bei den Coleopteren zwei Typen in der Entwicklung des Ectoderms zu unterscheiden haben, von denen der zweite auf Grund unsres heutigen Wissens mehr verbreitet erscheint, wie der erstere.

Gleichzeitig mit der Ectodermbildung kommt bei *Donacia* die Differenzierung der Genitalanlage zustande. Es fragt sich nun, wie es mit der Differenzierung dieser bei andern Insekten ist. Eine frühe Differenzierung von Zellen am hinteren Eipole wurde zuerst bei den

Musciden bekannt. Die erste Angabe darüber verdanken wir ROBIN (1862), welcher diese Zellen »globules polaires« nannte. Seine Angabe wurde später bei *Chironomus* und *Musca* von WEISMANN und bei *Cecidomyidae* von LEUCKART bestätigt, zu denen sich auch die Untersuchungen METSCHNIKOFFS, BALBIANIS und RITTERS gesellen; das frühe Auftreten der Polzellen wurde dann neuerdings von ESCHERICH und von NOACK bei *Calliphora* festgestellt. Ein frühes Auftreten von differenzierten Zellen in einem Stadium, wo das Ectoderm noch nicht vollkommen entwickelt ist, unterliegt also bei den Musciden keinem Zweifel, unklar ist aber noch bis auf den heutigen Tag ihre Natur; alle Forscher halten sie höchstwahrscheinlich für Genitalzellen, obwohl dies in keinem Falle sicher bewiesen wurde. Eine spätere, aber schon sichere Angabe über die frühe Differenzierung von Genitalzellen gibt uns HEYMONS für *Forficula*. Er beschreibt diesen Vorgang folgendermaßen: »Gleichzeitig mit der Bildung der Paracyten (— die gleich nach der Ectodermbildung erfolgt —) findet am hinteren Eipole die Bildung der Genitalanlage statt. Es schiebt sich dort eine größere Anzahl von Zellen in den Dotter ein, die zwar anfänglich noch nicht von den Blastodermzellen sich unterscheiden, aber bald durch ihre größer werdenden, hellen Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnen: es sind die Geschlechtszellen.« Eine ähnliche Angabe gibt uns später LECAILLON für einige Coleopteren, wie *Clythra*, *Gastrophysa*, *Chrysomela* und *Lina*, während er bei *Agelastica* die Genitalzellen in einem frühen Stadium nicht gesehen hat. Sehr bemerkenswert sind seine Angaben für *Clythra*: »Je ne puis préciser le moment de leur apparition Le moment le plus precoce auquel je les ai vues correspond à un stade où il y a encore peu de cellules périphériques dans la région postérieure de l'œuf. Elles sont situées non exactement au pôle de l'œuf, mais à une petite distance de lui.« Nach erfolgter Ectodermbildung bezeichnet er die Lage der Genitalzellen: ». . . une groupe de cellules placées au pôle postérieur de l'œuf, entre le blastoderme et le vitellus . . .« und charakterisiert wie folgt ihre histologischen Merkmale: »Elles sont par suite une forme polyédrique. Leur protoplasma paraît plus colorable que celui des cellules blastodermiques et des cellules intravitelines.« Vergleichen wir die Angaben LECAILLONS für *Clythra* mit den meinigen für *Donacia*, so ergibt sich eine vollkommene Übereinstimmung, während wir beide die Differenzierung der Genitalanlage vor die Ectodermentwicklung verlegen. Nach der Darstellung FRIEDERICHS', der ich aber nicht zustimmen kann, wäre dagegen eher eine Ähnlichkeit mit den Differenzierungsvorgängen bei *Forficula* zu sehen. Obwohl nun einerseits die frühe

Differenzierung der Genitalanlage von manchen Autoren für einige Käferspecies festgestellt wurde, kann sie nicht für eine sämtlichen Coleopteren zukommende Eigenschaft aufgefaßt werden. Sie fehlt nämlich nach HEIDER bei *Hydrophilus*, nach WHEELER bei *Doryphora*, nach NUSBAUM bei *Meloe* und nach SALING bei *Tenebrio*. Trotzdem erlaube ich mir zu vermuten, daß man vielleicht bei den zwei letztgenannten Species früh angelegte Genitalzellen bei weiteren Untersuchungen finden wird. Meine Vermutung wird nämlich durch folgende Momente gestärkt: Bei *Meloe* konnte NUSBAUM in der Nähe des hinteren Eipoles, an einem Stadium mit vollkommen entwickeltem Ectoderm, eine größere Zellenanhäufung wahrnehmen, die mit dem peripheren Epithel sehr innig verbunden ist und die er als »accumulatio plasmatis et nucleorum in posteriore polo ovi« beschreibt. Es ist also sehr möglich, daß man in dieser Zellenanhäufung, bei weiterem Nachforschen, eben die Genitalanlage erkennen wird. Bei *Tenebrio* kommt auch am hinteren Keimstreifsende, an einem Stadium, wo die hintere Amnionfalte angelegt wird, eine etwas differenzierte Zellenanhäufung zum Vorschein, die SALING zwar mit der Genitalanlage anderer Käfer vergleicht, aber nicht vollkommen ihrer genitalen Natur sicher ist. Weitere Untersuchungen würden hier also auch sehr erwünscht sein.

Im Gegensatz zu den vorher genannten Insektenformen, die eine frühe Differenzierung der Genitalanlage aufweisen, sind uns außer *Hydrophilus* und *Doryphora* noch eine große Zahl von Species bekannt, bei denen die Geschlechtszellen erst auf einem älteren Entwicklungsstadium erscheinen. So konnte sie HEYMONS bei *Gryllus* erst nach erfolgter Keimstreifsbildung erkennen, während sie bei *Gryllotalpa*, *Periplaneta* und *Phyllodromia* erst gleichzeitig mit der Entwicklung des unteren Blattes auftreten. Ähnlich scheinen die Verhältnisse auch bei Hymenopteren und Lepidopteren zu liegen, obwohl bei den letzteren in einem Falle (bei *Vanessa antiopa*) WOODWORTH eine früh angelegte Genitalanhäufung wahrnehmen konnte. Auch bei den Apterygoten scheinen die Genitalzellen erst später angelegt zu werden. Nach den Angaben HEYMONS' finden wir sie bei *Lepisma* zuerst am hinteren Ende des jungen Keimstreifens, und bei *Amurida* treten sie nach den Untersuchungen CLAYPOLES auch spät auf: »Their appearance takes place at a comparatively late period of embryonic life.« Ähnlich gestalten sich auch die Verhältnisse bei den Myriopoden und Onychophoren, wo sie bei den letzteren nach den Beobachtungen SEDGWICKS und KENNELS erst im Bereiche des Mesoderms differenziert erscheinen.

Aus der vorherigen Zusammenstellung verschiedener Angaben ergibt sich folgendes: Bei allen phyletisch älteren Tracheaten (Onychophora, Myriopoda, Apterygota) scheint die Differenzierung der Genitalzellen in ein späteres Stadium verlegt zu sein, während sie bei manchen Pterygoten früh stattfindet. Am frühesten, denn vor vollendeter Ectodermentwicklung, kommt sie bei den Musciden, bei *Clythra* und nach meinen Untersuchungen bei *Donacia* zum Vorschein, während sie bei *Forficula* und wahrscheinlich bei andern Chrysomeliden erst nach erfolgter Ectodermbildung sichtbar wird. Eine ganz frühe Differenzierung der Genitalanlage fehlt auch den phyletisch ältesten Pterygoten, den Orthopteren. Angesichts dessen scheint mir der Schluß wahrscheinlich zu sein, daß die früh auftretende Genitalanlage eine Neuerwerbung phyletisch jüngerer Formen ist, die älteren Tracheatenformen (vielleicht mit Ausnahme von *Forficula*) nicht zukommt.

Ein zweites interessantes Moment in der *Donacia*-Entwicklung ist die an jüngeren Stadien zutage tretende, sehr umfangreiche Keimanlage — das Keimectoderm, welches zuerst fast die ganze Eioberfläche umgreift und erst später einer Reduktion unterliegt. Wie gestaltet sich nun die Keimanlage bei andern Insekten? Im großen und ganzen könnte man zwei Typen hinsichtlich der Keimanlage unterscheiden; nämlich Formen mit kleiner, ventral gelegener Keimanlage, die die Gestalt eines runden oder ovalen Schildchens besitzt und zweitens Formen mit großen Keimanlagen, die sich auf eine bedeutende Strecke der Eioberfläche verbreiten und sich gewöhnlich nicht nur auf die Ventralseite beschränken. Es wären also kurz gesagt kleinkeimige und großkeimige Formen zu unterscheiden, welche Bezeichnungen nicht mit den tany- und brachyblastischen Formen (GRABER) zu verwechseln sind (durch die letztgenannten Termini versuchte nämlich GRABER die Insektenkeimstreifen nach erfolgtem größten Längenwachstum zu systematisieren). Zu den kleinkeimigen Formen gehören unter den Pterygoten *Oecanthus* (AYERS), *Mantis* (GRABER), *Stenobothrus* (GRABER), dessen Keimscheibchen eine sehr eigentümliche Lage am vorderen Eipole aufweist, weiter *Gryllus* (HEYMONS), *Periplaneta* (HEYMONS), Lepidoptera (TICHOMIROFF, GRABER, HIRSCHLER), gewissermaßen auch *Melolontha* (GRABER), *Hydrophilus* (HEIDER) und *Meloe* (NUSBAUM), zwischen den *Apterygota*, *Lepisma* (HEYMONS) und wahrscheinlich auch *Machilis* (HEYMONS). Dagegen große Keimanlagen weisen folgende Insekten-species auf: *Forficula* (HEYMONS), *Gryllotalpa* (HEYMONS), *Phyllodromia* (CHOLODKOVSKY, HEYMONS), *Xiphidium* (WHEELER), *Chalicodoma* (CARRIÈRE), Muscidae (WEISMANN, GRABER u. a.), *Doryphora* (WHEELER), *Clythra*,

Chrysomela, *Agelastica*, *Gastrophysa*, *Lina* (alle von LECAILLON untersucht), gewissermaßen *Tenebrio* (SALING) und *Donacia*, zwischen den Apterygoten die *Apterygota anammia* (LEMOINE, CLAYPOLE u. a.). Ein fast allgemeines Merkmal für alle großkeimigen Formen ist eine Zonenbildung im Bereiche des Keimectoderms, die sich in der Differenzierung einer Mittelplatte und zweier Seitenplatten erkennen läßt. Auf diese Zonenbildung machte als einer der ersten HEYMONS bei *Forficula* aufmerksam, und er äußert sich darüber folgendermaßen: »Bei einem 22 Tage alten Ei zeigte es sich, daß die zwei Längsseiten des Eies von cylindrischen Blastodermzellen eingenommen werden, die voneinander durch zwei Längsstreifen von kubischen Zellen . . . getrennt sind. Die beiden verdickten . . . Streifen entsprechen den späteren Seitenflächen des Embryo, welche somit . . . isoliert voneinander angelegt werden und nur am Hinterende . . . ineinander übergehen.« Weiter sagt HEYMONS: »Bemerkenswert ist hierbei die Größe der Embryonalanlage, die anfänglich annähernd die gesamte Eioberfläche umspannt und sich erst nach und nach an der Ventralseite zusammenzieht.« Obwohl es nun HEYMONS' Verdienst ist, die Beziehung der Keimzonen zur künftigen Keimstreifbildung erkannt zu haben, so ist nicht er, wohl aber WHEELER der erste, welcher uns an Querschnitten und an in toto dargestellten Eiern die Zonen im Bereiche des Keimectoderms demonstriert. WHEELER beschreibt ein junges *Doryphora*-Stadium folgendermaßen: »The first change visible in the blastoderm from the surface is the appearance of a pair of folds which arise on the middle of what is to be the ventral surface of the egg.« Zwischen diesen Wülsten unterscheidet er eine »ventral plate«, zu beiden Seiten des Eies zwei verdickte Zonen, die Seitenplatten. Von den Angaben neuerer Autoren sind für uns hauptsächlich die LECAILLONS wichtig, weil sie diese Entwicklungsphase eingehend und an einigen Objekten behandeln. Die diesbezügliche Äußerung LECAILLONS ist folgende: ». . . la coupe transversale represente . . . trois bandes longitudinales de concentration cellulaire: une première bande située sur la ligne médiane ventrale, et deux autres bandes parallèles à la première . . . Les deux bandes latérales . . . occupent d'abord en effet de chaque côté une grande partie de la région ventrolatérale de l'embryon.« Auch bei *Chalicodoma*, wenn man die Abbildungen CARRIÈRES durchmustert, kann man gewissermaßen von einer Mittelplatte und zwei Lateralplatten sprechen, während sie bei den Musciden zu fehlen scheinen, obwohl letztere typisch großkeimige Formen sind. Ich möchte sogar vermuten, daß man in mancher Beziehung sogar bei *Hydrophilus* und bei *Meloe*, obwohl ich sie den kleinkeimigen Formen zugerechnet habe, Zonen im

peripheren Ectoderm unterscheiden kann. So ist an den HEIDERSchen Querschnitten durch ein junges *Hydrophilus*-Stadium sicher eine Mittelplatte wahrzunehmen, auch an den Querschnitten, die NUSBAUM abbildet, finden wir einen, der in der dorsalen Partie ein plattes, dagegen in der ganzen Ventralpartie ein kubisches Ectodermepithel aufweist; es liegt nun die Vermutung nahe, daß wir auch bei *Meloe* eine frühe Differenzierung in ein Hüllen- und Keimectoderm haben, von denen letzteres an jungen Stadien die ganze ventrale Eihälfte umgreift.

Die histologische Struktur des Hüllenectoderms und einzelner Zonen im Bereiche des Keimectoderms ist an Schnittserien bei verschiedenen Formen verschieden. So sind bei *Forficula* die Seitenplatten aus dickerem, die Mittelplatte aber aus dünnerem Epithel aufgebaut, ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Donacia*. Dagegen bei *Doryphora* und bei andern Chrysomeliden ist die Mittelplatte dicker, die Seitenplatten dünner. *Donacia* hat mit *Doryphora* die die Mittelplatte begrenzenden Wülste gemein, welche andern Formen zu fehlen scheinen. Ob bei der Besichtigung der Eier in toto auch bei andern Formen einzelne Zonen differenziert erscheinen, so wie ich dies bei *Donacia* gefunden habe, ist einstweilen wegen Mangel an entsprechenden Untersuchungen unbekannt; WHEELER bildet zwar ein Ei in toto ab, an welchem das Keimectoderm noch ziemlich breit ist, aber sein Bild stellt uns jedenfalls schon ein älteres Stadium vor, so wie ich es von *Donacia* auf Textfig. III abgebildet habe; an solchen Stadien ist aber, wie bekannt, schon beinahe nichts mehr von einer reihenartigen Kernanordnung zu sehen. Ein noch älteres Stadium wie WHEELER bildet CHOLODKOVSKY von *Phyllo-dromia* ab, wo er in den Seitenplatten metamer hintereinander gelegene Bezirke unterscheidet, die eine konzentrische Kernanordnung aufweisen; ähnliche Bezirke fanden dann WHEELER bei *Xiphidium* und CARRIÈRE bei *Chalicodoma*, doch meine ich, daß sie mit der Kernanordnung an ganz jungen *Donacia*-Stadien nichts Gemeinsames haben, erstens, weil sie viel später auftreten, und zweitens, weil sie in einer engen Beziehung zur Extremitätenentwicklung stehen.

Fassen wir jetzt alles vorher Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich zweierlei: Erstens, daß die Keimanlage vieler Pterygoten an jungen Stadien einen sehr großen Teil der Eioberfläche umgreift, so daß sie sich in extremen Fällen, wie bei *Forficula* und *Donacia*, fast über die ganze Eioberfläche erstreckt, zweitens, daß im Bereiche des Keimectoderms einige Zonen zu unterscheiden sind, die uns die Hauptbestandteile des künftigen Embryos andeuten. Wie sich dies nämlich aus den folgenden Kapiteln ergeben wird und wie es schon aus den Arbeiten

mancher Autoren (HEYMONS, LECAILLON) ersichtlich ist, stellen uns die Seitenplatten das Ectoderm des definitiven Keimstreifs dar, während die Mittelplatte eingesenkt wird und somit das untere Blatt bildet. Es fragt sich nun, wie könnte vom phylogenetischen Standpunkte diese große Ausdehnung des Keimectoderms bei manchen Formen gedeutet werden; handelt es sich hier in der Ontogenie nicht gewissermaßen um eine Wiederholung dieser Zustände, die während der Phylogenese der Insekten nacheinander erfolgten. Ich erlaube mir, auf diese Frage bejahend zu antworten. Ich stelle mir nämlich die Sache folgendermaßen vor: Bei den Myriopoden und bei den *Apterygota anamnia* wird, wie bekannt, sämtliches periphere Ectoderm mit Ausnahme eines kleinen Bruchstückes, welches nach der Entwicklung des Dorsalorgans degeneriert, zur Haut der fertigen Form; mit der Zeit stellte sich aber im Bereiche des Ectoderms eine Differenzierung in ein Hüllen- und Keimectoderm ein; Hand in Hand wie das erste wuchs, verkleinerte sich das letztere so, daß es bei den phylogenetisch jüngsten Formen, wie es eben die Pterygota sind, bis auf eine kleine Scheibe oder einen Streifen zusammengeschmolzen ist. Diesen vermutlichen phylogenetischen Vorgang haben wir eben aufs deutlichste in der Ontogenie der großkeimigen Formen abgespiegelt, wo an jungen Stadien sich das Keimectoderm, wie bei den Myriopoden und Poduriden fast auf die ganze Eioberfläche erstreckt und sich erst allmählich während der weiteren Entwicklung bis auf eine kleine Fläche zurückzieht.

Auch das zweite Moment, das ist das Zustandekommen von Zonen im Bereiche des Keimectoderms, die uns Anlagen der Hauptbestandteile des fertigen Tieres vorstellen, scheint sehr wichtig zu sein, denn es erlaubt, bei den Insekten gewissermaßen organbestimmende Keimbezirke anzunehmen, wie sie sich bei so vielen andern Tiergruppen (Nematoden, Anneliden, Mollusken u. a.) schon im Blastulastadium erkennen lassen, wodurch die Entwicklung ersterer zur Ontogenie letzterer vielleicht in eine engere Beziehung gebracht wird.

Eine weitere Eigentümlichkeit der *Donacia*-Entwicklung ist das Zustandekommen eines Degenerationsfeldes, welches, wie schon vorher gesagt wurde, nach innen eingestülpt wird und im Dotter einer vollkommenen Degeneration unterliegt. Es fragt sich nun auch hier, wie diese Einstülpung vom morphologischen Standpunkt aufzufassen ist und ob man nicht durch den Vergleich mit ähnlichen Erscheinungen bei andern Arthropoden darüber gewissermaßen klar werden kann. Ich weise hier vor allem auf die Entwicklung der Onychophoren und Poduriden hin. Bei den ersteren treffen wir in der Dorsalgegend, etwas

nach vorn verschoben, gewisse Gebilde, die uns aus den Arbeiten SEDGWICKS und WILLEYS unter dem Namen »ectodermal hump« und »trophic vesicle« bekannt sind; auch bei den Poduriden wurden seitens einiger Autoren (LEMOINE, CLAYPOLE; UZEL) nach vollkommener Ectodermentwicklung in der Dorsalgegend gewisse Ectodermverdickungen und Ectodermeinstülpungen (»organ precephalic«) beobachtet, denen vielleicht auch ähnliche Gebilde mancher Thysanuren (GRASSI: *Japyx*) zuzurechnen sind. WILLEY vergleicht alle diese Gebilde miteinander und entfaltet vor uns auf Grund dieser Zusammenstellung ein Bild ihrer phylogenetischen Entwicklung. Die trophische Funktion der »trophic vesicle« änderte sich durch neue Entwicklungsbedingungen und wurde in manchen Fällen eine echt excretorische (*Anurida*). Allen diesen Gebilden ist außer ihrer Lage auch dies gemein, daß sie nur kurzdauernd sind und in einem späteren Entwicklungsstadium unter das Ectodermniveau eingestülpt und im Dotter resorbiert werden. An die Erwägungen WILLEYS knüpft HEYMONS seine eignen an, indem er sagt, daß das in späteren Stadien degenerierende Ectoderm (Hüllenectoderm), welches bei den phyletisch älteren Formen nur auf einen kleinen Bezirk beschränkt ist, bei phyletisch jüngeren Formen sich allmählich auf einen viel größeren Teil der Eioberfläche verbreitete, wodurch es zur Ausbildung der Eihüllen kam, die nach ihrer Sprengung und nach Entwicklung des Dorsalorgans resorbiert werden. Diesen theoretischen Anschauungen WILLEYS und HEYMONS' stimme ich in ihren Hauptzügen zu, nur scheint es mir wahrscheinlich zu sein, daß die Degeneration des Hüllenectoderms bei den Pterygoten nicht ausschließlich in der Resorption des Dorsalorgans zutage tritt — sie kommt, um so zu sagen, nicht auf einmal, sondern teilweise in zwei zeitlich voneinander getrennten Raten zustande. Dafür sprechen eben meine Untersuchungen an *Donacia*. Hier degeneriert schon an einem jungen Stadium ein kleiner Teil des Ectoderms, welchen ich Degenerationsfeld nannte, und erst danach erstreckt sich das Hüllenectoderm auf einen großen Teil der Eioberfläche, um nach der Entwicklung des Dorsalorgans in einem viel älteren Entwicklungsstadium zum zweitenmal resorbiert zu werden. Im Erscheinen des Degenerationsfeldes haben wir aber einen Anklang an das »organ precephalic« der Poduriden (CLAYPOLE: *Anurida*, LEMOINE: *Smynthurus*, *Anurophorus*, UZEL: *Orchesella*). Hier und dort entwickelt sich an gleichalten Stadien in der Dorsalregion ein kleiner Ectodermbezirk, der später degeneriert. Ich halte nun beide Gebilde für gleichwertig. Angesichts dessen kann ich mich nicht den Anschauungen anschließen, daß das Dorsalorgan der Poduriden diesem

der Pterygoten und Thysanuren (*Lepisma*) vollkommen gleichwertig ist. Ähnlich äußern sich auch KORSCHULT und HEIDER: »Da jedoch bei den Poduriden dies Dorsalorgan schon in den frühesten Stadien der Keimstreifsbildung zur Entwicklung kommt, so wird es zweifelhaft, ob wir dasselbe mit dem bei der Involution der Serosa sich entwickelnden Dorsalorgan der höheren Insekten vergleichen dürfen.« Als homolog könnten beide Gebilde nur im weiteren Sinne des Wortes betrachtet werden, indem beide ectodermaler Herkunft sind, da sie aber während der phylogenetischen Entwicklung der Insekten zeitlich voneinander getrennt erscheinen, und da sie zeitlich getrennt auch in der Ontogenie mancher Pterygoten (*Donacia*) zum Vorschein kommen, müssen sie meines Erachtens auseinander gehalten werden. In diesem Sinne könnten wir nun bei manchen Pterygoten zwei Dorsalorgane unterscheiden: Ein primäres, ein Homologon des »organ precephalic« der Poduriden und ein neu erworbenes, sekundäres, welches bei den jüngeren Apteriygoten (*Machilis*) zuerst erscheint. Bei den jüngeren Apteriygoten (*Machilis*, *Lepisma*) wurde, meines Wissens, ein »primäres Dorsalorgan« nicht nachgewiesen, da es aber hier vor allem zu erwarten ist, würden neue diesbezügliche Untersuchungen sehr erwünscht sein. Bei den Pterygoten konnte ich es als solches zuerst bei *Donacia* erkennen; dennoch scheinen mir derartige Gebilde auch aus der Entwicklung anderer beflügelter Insekten bekannt zu sein, obwohl ihnen ein ganz anderer morphologischer Wert beigelegt wurde. Hier meine ich die Ectodermeinstülpung, die uns SCHWANGART bei *Endromis* abbildet, vor allem aber eine ähnliches Organ, welches DICKEL bei *Apis* beschrieben hat. SCHWANGART weist bei *Endromis* auf eine Einstülpung, die dorsal, nach dem vorderen Eipol verschoben liegt und die mehr oder weniger an einem Stadium erscheint, welches dem *Donacia*-Stadium mit sichtbarem Degenerationsfeld entspricht; DICKEL sah auch eine ähnliche Einstülpung bei *Apis*, an einem ebenso jungen Stadium und an derselben Stelle wie SCHWANGART; während man aber aus den Abbildungen SCHWANGARTS wegen zu kleiner Vergrößerung keine genauere Vorstellung über den histologischen Charakter der eingestülpten Elemente gewinnen kann, machen die nämlichen an den Abbildungen DICKELS den Eindruck degenerierender Zellen, was sich durch vollkommenes Verschwinden der Zellengrenzen, durch unregelmäßige Lagerung der Kerne, endlich durch dunkle Tüngierung und Homogenität der letzteren kennzeichnet. Das eingestülpte Degenerationsfeld bei *Donacia* gleicht also sehr der Einstülpung bei *Apis*. Den Anschauungen beider Autoren, die diese Einstülpungen

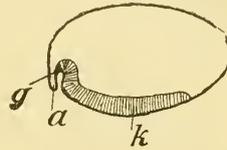
als Blastoporus deuten, könnte ich nicht zustimmen, worauf ich schon in meiner früheren Arbeit genauer eingegangen bin. Gegen die Auffassung SCHWANGARTS und DICKELS spricht eine ganze Reihe folgender Tatsachen, die uns aus der embryonalen Entwicklung sowohl der Wirbeltiere, wie auch der Wirbellosen bekannt sind: 1) Bei den meisten Wirbellosen (die Tunicaten ausgenommen) wird der Blastoporus auf derjenigen Seite des Eies angelegt, die uns die Ventralseite des zukünftigen Embryos darstellt; 2) bei allen Tieren (Wirbeltieren und Wirbellosen), die sich aus Keimstreifen oder Keimschildern entwickeln, ist der Blastoporus immer im Bereiche der letztgenannten Gebilde gelegen; 3) bei allen Tieren steht das Mesoderm, während seiner Differenzierung, in einer sehr engen Beziehung zum Blastoporusrande. Alle diese Merkmale, die für einen echten Blastoporus charakteristisch sind, scheinen aber den ectodermalen Einstülpungen bei *Endromis*, *Apis* und *Donacia* zu fehlen, denn sie erscheinen auf der Dorsalseite des Eies, in einer ziemlich weiten Entfernung von der Gegend, wo es zur Entwicklung des Keimstreifs kommt und treten nie mit dem Mesoderm in Berührung. Darum wäre eher die Annahme möglich, die Einstülpungen bei *Endromis* und *Apis* mit dem »primären Dorsalorgan« bei *Donacia* zusammen zu stellen. Wir hätten es somit mit einer weiter verbreiteten Erscheinung zu tun.

IV. Blastokinese, äußere Segmentierung des Keimstreifens, Anlage und weitere Entwicklung der Extremitäten.

An die im dritten Kapitel beschriebenen Vorgänge schließen sich eng in nächstälteren Stadien weitere Entwicklungsprozesse an, nämlich die Differenzierung des sog. unteren Blattes; da wir aber während der Schilderung einzelner Phasen dieses Vorganges immer die derzeitige Lage des Keimstreifens in Betracht ziehen werden müssen, scheint es mir geeigneter, zuerst die Lageveränderungen, welche der Keimstreif durchmacht, vorzustellen. Auch die Hüllenbildung, die, wie bekannt, innig mit den ersten blastokinetischen Umlagerungen verbunden ist, werde ich eingehend erst im nächsten Kapitel behandeln angesichts dessen, daß sie am besten an Schnitten zu verfolgen ist, die uns zugleich auch über den Gastrulationsvorgang Aufschluß geben.

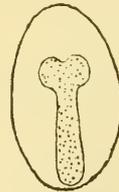
Die Keimanlage, wie wir sie in Textfig. III abgebildet haben, erstreckt sich auf die zwei letzten Drittel der Ventralseite des Eies und umgreift kappenartig den hinteren Eipol; von der Ventralseite gesehen, hat sie eine ovale Kontur, wobei ihr Vorderende schmaler als die mittleren und hinteren Regionen erscheint. An einem etwas älteren Stadium

behält sie noch ihren ovalen Umriß, hat sich aber im ganzen verschmälert und in die Länge gestreckt, so daß ihr Vorderende jetzt bedeutend näher dem vorderen Eipol zu liegen kommt, wie vorher. Gleichzeitig läßt sich von der Ventralseite am hinteren Eipol eine halbmondformige Einstülpung wahrnehmen, die von hinten durch eine Falte begrenzt wird. In dieser Falte erkennen wir die hintere Amnionfalte, während die Einstülpung uns die künftige Amnionhöhle andeutet. Es wird somit an diesem Stadium zuerst genau das hintere Ende des künftigen Keimstreifens begrenzt, welches bis auf den Grund der Einstülpung reicht, wodurch die ganze streifenförmige Keimanlage hinten ein wenig in den Dotter eingekrümmt erscheint. Textfig. IV zeigt uns einen Sagittalschnitt durch dieses Stadium. Allmählich verwandelt sich die Keimanlage in einen typischen Keimstreifen. Sie verliert ihre ovale Kontur und wird an ihrem Vorderende ebenso breit wie in den mittleren Regionen. An andern Eiern, die demselben Kokon entstammen, wie das zuletzt beschriebene Stadium, die aber in ihrer Entwicklung etwas weiter vorgeschritten erscheinen, übertrifft das Vorderende an Breite alle übrigen Regionen des jungen Keimstreifens und bildet dadurch die Anlage für die künftigen Kopflappen. Ein noch älteres Stadium zeigt uns schon einen typisch entwickelten Keimstreifen. Er erstreckt sich längs der Ventralseite, sein Vorderende reicht bis in die Nähe des vorderen Eipoles, während sein Hinterende noch tiefer in den Dotter eingekrümmt ist, wie vorher. Am Vorderende erkennt man deutlich die paarigen Kopflappen, zwischen welchen eine seichte, median liegende Einkerbung wahrzunehmen ist. Sonst erscheint der Keimstreif in sämtlichen Regionen gleich breit und vollkommen unsegmentiert. An diesem Stadium hat sich auch schon die vordere und die seitliche Amnionfalte entwickelt, die samt der hinteren Amnionfalte aufeinander zuwachsen. Dieses Stadium haben wir in Textfig. V abgebildet (die Amnionfalten wurden hier nicht angedeutet).



Textfig. IV.

Schematisierter Medianschnitt durch ein *Donacia*-Ei; k, Keimstreif; a, Amnionfalte; g, Genitalanlage.

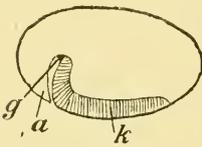


Textfig. V.

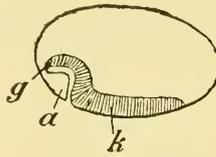
Schematisierte Totalansicht des Eies von der Ventralseite; das punktierte Feld stellt uns den dimerischen Keimstreifen dar.

Die nächstfolgende Segmentierung einstweilen beiseite lassend, wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit den Krümmungen und Lageveränderungen zu, die der Keimstreifen während seiner weiteren

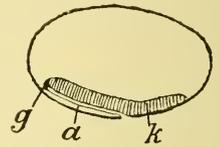
Entwicklung durchmacht: Während an dem zuletzt beschriebenen Stadium nur sein äußerstes Hinterende in den Dotter eingekrümmt erscheint, sehen wir an einem älteren Stadium (Fig. 54) schon einen ziemlich beträchtlichen Teil in den Dotter versenkt, wobei der Keimstreifen eine knieartige Biegung zeigt. Die ersten drei Viertel des Keimstreifens liegen hier ganz oberflächlich auf dem Dotter, und die Entfernung des Kopfendes vom vorderen Eipol blieb unverändert. Kurz darauf folgen an älteren Stadien Lageveränderungen, die aber nicht bei allen Eiern gleichmäßig verlaufen, sondern zwei Krümmungsmodi erkennen lassen, zwischen denen, bei der Besichtigung von vielen Eiern aus dem nämlichen Stadium, verschiedene Übergänge ziemlich leicht aufzufinden sind. Es liege zwar hier die Annahme nahe, wir hätten es vielleicht mit Altersschwankungen zu tun; dies scheint mir aber angesichts eines zahlreichen Vergleichsmaterials, das mir zur Verfügung stand, wenig wahrscheinlich; ich bin vielmehr geneigt, diese verschiedenen Keimstreifenstellungen eher als individuelle, blastokinetische Varianten zu betrachten, wie sie übrigens auch aus der Ontogenie anderer Insekten bekannt sind. Bei einer gewissen Zahl von Eiern zeigt der hintere, in den Dotter versenkte Keimstreifensabschnitt eine fast senkrechte Stellung zum übrigen, weit größeren oberflächlich gelegenen Keimstreifen (Textfig. VI); an andern Eiern erscheint dagegen der ganze Keim-



Textfig. VI.



Textfig. VII.



Textfig. VIII.

Schematisierte Medianschnitte durch *Donacia*-Eier; k, Keimstreif; a, hintere Amnionfalte; g, Genitalanlage.

streif fast gerade gestreckt, wobei sein Hinterende nur leicht in den Dotter versenkt ist (Textfig. VIII); bei noch andern Eiern konnte ich eine sehr interessante Keimstreifenstellung wahrnehmen (Textfig. VII); der hintere in den Dotter versenkte Keimabschnitt erscheint hier wie gebrochen; wir unterscheiden hier einen senkrecht zur Eioberfläche orientierten Abschnitt und einen zweiten distalen, der etwa parallel zu ihr zu liegen kommt. Eine ganze Zahl anderer Übergangsstellungen unerwähnt lassend, möchte ich den zuletzt beschriebenen Krümmungsmodus auch als eine Übergangsform zwischen dem Modus in Textfig. VI und Textfig. VIII auffassen. Wir sehen in der parallelen Stellung des

distalen Keimstreifendes eine Neigung, sich auf die Dotteroberfläche zu begeben, wie das beim Krümmungsmodus Textfig. VIII Platz hat, nur muß der Keimstreifen in manchen Fällen auf Widerstände seitens des Dotters treffen, die eine Streckung entweder ganz unmöglich machen (Textfig. VI) oder sie nur unvollkommen (Textfig. VIII) erscheinen lassen. Ähnlich erklärt diese Stellungsvarianten HEYMONS, die er an den Keimstreifen von Odonaten und Ephemeren wahrgenommen hat.

An einem älteren Stadium konnte ich an allen von mir besichtigten Eiern den Anfang einer typischen Dorsalkrümmung wahrnehmen. Dieses Stadium haben wir auf Fig. 55 abgebildet. Ein etwas größerer Keimstreifsabschnitt wie vorher ist hier in den Dotter versenkt und gegen die Dorsalseite und nach vorn gekrümmt. Die Entfernung des Kopfendes vom vorderen Eipol hat sich etwas vergrößert, der gesamte Keimstreif erscheint etwas gegen den hinteren Eipol verschoben. Es fragt sich nun, in welcher Beziehung sich das letztgenannte Stadium zu dem nächst jüngeren, an welchem wir einige Krümmungsmodi unterscheiden konnten, befindet. Der Übergang vom Stadium, welches uns die Textfig. VI darstellt, in das auf Fig. 55 abgebildete Stadium kommt dadurch zustande, daß sich das senkrecht gegen die Ventralseite orientierte Hinterende bogenartig krümmt und etwas gegen den vorderen Eipol wendet; beim Stadium in Textfig. VII krümmt sich der parallel zur Ventralseite gelegene hintere Abschnitt gegen die Dorsalseite und macht später dieselbe Wendung wie beim Übergang aus diesem Stadium auf Textfig. VI in das Stadium auf Fig. 55. Beim Übergange aus dem Stadium auf Textfig. VIII ins Stadium auf Fig. 55 kommt es dagegen zu einer neuen Dorsalkrümmung, die mit der früheren Krümmung nichts Gemeinsames hat. So scheint die Sache auch FRIEDERICHS' aufzufassen, dem nur das in Textfig. VIII abgebildete Stadium bekannt war, während er von andern blastokinetischen Varianten gar nichts erwähnt. Es muß somit hier Nachdruck darauf gelegt werden, daß wir bei manchen *Donacia*-Keimstreifen, wie sich dies aus meinen Untersuchungen ergibt, nur eine Dorsalkrümmung wahrnehmen (Übergang aus dem Stadium auf Textfig. VI in dieses auf Fig. 55), während wir an andern gewissermaßen zwei Dorsalkrümmungen unterscheiden können: Nämlich die erste, die mit der Entwicklung der hinteren Amnionfalte innig verbunden ist, und eine zweite, die nach dem Abschluß der Amnionfalten von neuem entsteht. Letzteres ergibt sich aus FRIEDERICHS' und meinen Figuren und bildet eine ziemlich interessante Eigentümlichkeit der *Donacia*-Entwicklung.

Am nächsten Stadium auf Fig. 56 fällt uns vor allem ein Längen-

wachstum des Keimstreifens auf, das sich in der Annäherung des Kopfendes zum vorderen Eipol kennzeichnet; gleichzeitig damit begibt sich das immers gelegene Hinterende, einstweilen teilweise, auf die Dotteroberfläche; das distale Ende liegt schon auf Fig. 56 oberflächlich auf dem Dotter, während die proximalen Partien noch seicht im Dotter versenkt erscheinen. Dagegen konnte ich an andern Eiern gleichen Alters andre Verhältnisse wahrnehmen, indem hier eben die proximalen Partien schon ganz oberflächlich am hinteren Eipol liegen, während der dorsalwärts gekrümmte Endabschnitt noch eine immerse Lagerung aufweist. Es scheinen also auch während dieser Blastokineseperiode individuelle Differenzen stattzufinden.

Das nächst ältere Stadium (Fig. 57) zeigt uns einen weiteren Fortschritt im Längenwachstum des Keimstreifens. Sein Vorderende erscheint etwas dorsalwärts eingebogen und befindet sich jetzt ganz am vorderen Eipol. Der gesamte Keimstreifen liegt schon oberflächlich, und der dorsalwärts eingekrümmte hintere Abschnitt hat sich näher gegen den vorderen Eipol vorgeschoben.

Wir kommen nun zum Stadium, welches uns Fig. 58 darstellt; hier erreicht der Keimstreifen das Maximum seiner Dorsalkrümmung, das Hinterende ist weit auf die Dorsalseite eingeschlagen und ragt fast bis an deren Mitte, das Kopfende erstreckt sich über den ganzen vorderen Eipol. Es ist leicht zu erkennen, daß die Kopflappen sich bedeutend vergrößert haben und sogar eine kurze Strecke auf die Dorsalseite übergreifen. Außer der eigentlichen Dorsalkrümmung können wir am distalen Hinterende noch eine andre Biegung wahrnehmen: Der hinterste Körperabschnitt erscheint wiederum ein wenig immers, wobei sein äußerstes Ende senkrecht gegen die Dorsalseite in den Dotter eingekrümmt ist. Sowohl am Kopfende, wie auch am Hinterende kam es schon, wie das aus der Fig. 58 ersichtlich ist, zur Entwicklung der Mund- und Analeinstülpung. An den blastokinetischen Entwicklungsphasen, an welchen die Dorsalkrümmung in ihr Maximum übergeht, kann man auch in den Keimstellungen viele Varianten unterscheiden. FRIEDERICHS gibt uns aus diesen Stadien vier Lagevarianten an, die ich bei meinen Untersuchungen auch auffinden konnte und die uns folgende Keimstreifenstellungen zeigen: Bei einer kleinen Zahl von Eiern deckt sich die Medianebene der letzten mit dieser ihrer Keimstreifen. Dagegen bildet in den meisten Fällen die Ei- und Keimstreifenlängsachse einen Winkel, wobei das Kopfende des Embryos entweder links oder rechts von der ersteren zu liegen kommt. Als vierter Variant wäre die Stellung zu erwähnen, die sich durch einen

schlängelartigen Verlauf des Keimstreifens auszeichnet, wie dies uns Fig. 53 (obwohl dies noch kein typischer Fall ist) zeigt. Außer diesen vier Lagevarianten konnte ich noch in zwei Fällen einen fünften wahrnehmen, der in Textfig. IX dargestellt ist: Hier läßt der Keimstreifen den hinteren Eipol ganz unberührt und geht nach links auf die Dorsalseite des Eies über. Es ist aber fast sicher nicht ausgeschlossen, daß bei weiteren Untersuchungen noch andre Lagevarianten aufzufinden wären.

In der Dorsalkrümmung verharret der *Donacia*-Keimstreifen eine ziemlich geraume Zeit, hier kommt es nämlich, wie wir dies eingehender aus den folgenden Zeilen erfahren werden, zur Entwicklung der definitiven Körpersegmentierung, zur Extremitätenanlage und zur Ausbildung mancher inneren Organsysteme (Nervensystem, Trachealsystem u. a.). Von der Dorsalkrümmung geht der Embryo allmählich in eine Lage über, wo er gerade gestreckt erscheint. Die Lageveränderung kommt dadurch zustande, daß sich der Keimstreifen immer mehr und mehr zusammenzieht und verkürzt, wobei das dorsal eingekrümmte Hinterende jetzt denselben Weg wie vorher, nur in entgegengesetzter Richtung (zurück), macht, bis es am hinteren Eipol zu liegen kommt. Einen Embryo, bei welchem das Hinterende im Rückzug von der Dorsalseite begriffen ist, stellt uns Fig. 12 dar, während wir in Fig. 62 einen freigelegten, schon vollkommen gerade gestreckten Keimstreifen abgebildet haben. Gleichzeitig mit dem Rückzuge des Hinterendes verläßt auch das Kopfende den vorderen Eipol und verschiebt sich ein wenig nach hinten, so daß der Keimstreifen nach Erlangung seiner maximalen Verkürzung etwas vom vorderen Eipol entfernt ist, während er dem hinteren dicht anliegt. Der gerade gestreckte Keimstreifen geht danach an älteren Entwicklungsstadien, nach vollzogenem Rückenabschluß, in die Ventralkrümmung über, die dadurch zustande kommt, daß sich die letzten drei Körpersegmente auf die Ventralseite des Embryos umschlagen. Es findet somit bei *Donacia* eine sehr unvollkommene Ventralkrümmung statt, die auch unter dem Namen Caudalkrümmung bekannt ist. Im Gegensatz zur Dorsalkrümmung, die, wie gesagt wurde, viele Lagevarianten erkennen läßt, vollzieht sich die Umlagerung aus der ersten in die Caudalkrümmung bei allen Embryonen auf dieselbe Weise.



Textfig. IX.

Schematisierte Totalansicht des Eies von der Ventralseite; der punktierte Keimstreif weist eine anormale Dorsalkrümmung auf; die punktierte Linie bezeichnet das auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagene Keimstreifenende.

Vergleichen wir die Keimumlagerungen bei *Donacia* mit der Blastokinese anderer Coleopteren, so läßt sich in dieser Insektengruppe eine große Verschiedenheit im Zustandekommen und in der Ausbildung einzelner Krümmungen feststellen. Die größte Ähnlichkeit mit *Donacia* zeigt die ihr nahe verwandte *Lina*, deren Blastokinese in vielen Abbildungen seitens GRABER sehr genau dargestellt wurde. Dennoch kann man beim Vergleich der Blastokinese dieser beiden Species eine große Zahl von Differenzen wahrnehmen, die sich vor allem in den jüngeren Entwicklungsstadien zeigen. Die Dorsalkrümmung wird bei *Lina* dadurch eingeleitet, daß sich sowohl das Kopfende, wie auch das Hinterende in den Dotter einsenkt, ein Verhalten, welches in bezug auf die Stellung des Kopfes bei *Donacia* nicht vorkommt. Erst später, nach fortgeschrittenem Längenwachstum des *Lina*-Keimstreifens, liegen sowohl das Kopf- wie auch das Hinterende oberflächlich, während sich indessen das letztere auf die Dorsalseite einkrümmt und bis in die Nähe des vorderen Eipoles reicht. In extremen Fällen »bildet der Keimstreifen rings um den Dotter einen fast geschlossenen Kreis«. Wir sehen also, daß die Dorsalkrümmung bei *Lina* viel stärker ausgeprägt erscheint wie bei *Donacia*. Bei *Donacia* geht der Keimstreifen, wie bekannt, aus der Dorsalkrümmung in die Caudalkrümmung über, welche letztere *Lina* vollkommen fehlt, indem der Embryo bis zum Ausschlüpfen gerade gestreckt erscheint. Im Gegensatz zu den stark entwickelten Dorsalkrümmungen von *Donacia* und *Lina* ist sie bei andern Coleopteren nur ganz schwach angedeutet, oder sie entbehren ihrer ganz. So sind die Keimstreifen von *Hydrophilus* (HEIDER, GRABER) und von *Melolontha* (GRABER) nur ganz unbedeutend auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagen, und bei *Meloe* (NUSBAUM) erscheint der Keimstreifen bei seiner größten Länge auch nur wenig über den hinteren Eipol eingekrümmt. *Meloe* fehlt dabei auch vollkommen jede Ventralkrümmung. Wir können somit unter den Coleopteren in bezug auf ihre Blastokinese drei Typen unterscheiden: Einen ersten mit gut entwickelter Dorsal- und Caudalkrümmung (*Donacia*), einen zweiten mit starker Dorsal- und ohne Caudalkrümmung (*Lina*, *Doryphora*), einen dritten mit schwacher Dorsalkrümmung (*Melolontha*, *Hydrophilus*) und ohne Ventralkrümmung (*Meloe*). Wir finden nun zwischen den Coleopteren, um die GRABERSCHEN Bezeichnungen zu benützen, brachy- und tanyblastische Species, die durch Übergangsformen überbrückt werden.

Eine ähnliche Verschiedenheit in der Blastokinese zeigen uns auch andre Insektengruppen, vor allem die Orthopteren. So ist die Blasto-

kinese von *Gryllus*, aber hauptsächlich von *Gryllotalpa*, dieser bei *Donacia* ähnlich, während die Blastokinese von *Phyllodromia*, *Ectobia* und *Mantis* eher mit den nämlichen Vorgängen bei *Melolontha* zu vergleichen wäre. So gehören auch unter den Odonaten manche zu den Kurzkeimern, während andre, wie wir dies aus den Untersuchungen HEYMONS' wissen, ausgesprochen tanyblastische Formen sind. Im Gegensatz zu dieser Verschiedenheit in der Blastokinese bei den Coleopteren und Orthopteren zeigen die phylogenetisch jüngeren Pterygotengruppen eine größere Einförmigkeit. Dies bezieht sich vor allem auf die Lepidopteren, Phryganiden und Musciden, teilweise auch auf die Hymenopteren (nicht parasitäre Formen).

Die Dorsalkrümmung wird gewöhnlich mechanisch durch den Widerstand des Chorions bei gleichzeitigem Längswachstum des Keimstreifens erklärt. Eine ähnliche Anschauung finden wir bei HEYMONS: »Die dorsale Krümmung der Insektenkeimstreifen tritt infolge eines Längenwachstums der letzteren ein und wird ursprünglich durch die kugelige Gestalt des Eies bedingt . . .«. Obwohl diese Äußerungen in den meisten Fällen sich als zutreffend erweisen, können sie doch, wie mir scheint, nicht als eine allgemein geltende Regel angesehen werden. Eine Ausnahme würden hier die immers gelegenen Keimstreife der Lepidopteren machen, die, wie bekannt, bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung nie in Berührung mit dem Chorion kommen. Auch die Blastokinese von *Periplaneta* und *Gryllus* scheinen mir diese Anschauungen nicht gerade zu unterstützen.

Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung der Blastokinese sind heute fast alle Autoren darüber einig, daß die Keimumlagerungen zur Verbesserung der Ernährungsverhältnisse beitragen, wodurch die Entwicklung des Embryo beschleunigt wird.

Es fragt sich nur noch, ob man die Blastokinese der Pterygoten direkt von dieser der Myriopoden (Chilopoden) herleiten kann, wie dies HEYMONS tut. HEYMONS äußert sich diesbezüglich folgendermaßen: »Der Umrollungsprozeß der Insekten findet bei den Myriopoden in dem Übergang von der dorsalen zur ventralen Krümmung ein Analogon. Die ventrale Krümmung der Insekten ist bei den Myriopoden . . . durch eine in der Körpermitte befindliche Knickung repräsentiert.« Angesichts der Blastokinese bei *Machilis* und *Lepisma*, wo schon an jungen Keimstreifen eine Ventralkrümmung bemerkbar ist, die später in eine stark ausgeprägte Ventralknickung übergeht, während eine Dorsalkrümmung bei diesen Apteriygoten nie zum Vorschein kommt, scheint

mir eher die Annahme berechtigt, die Dorsalkrümmung der Pterygoten sei als eine Neuerwerbung zu betrachten, die dieser der Myriopoden nicht gleichwertig erscheint. Übrigens zeigen die Diplopoden, denen auch die Dorsalkrümmung fehlt, mehr Ähnlichkeit durch ihre Knickung an jungen Stadien, zur Ventralkrümmung der Thysanuren, und somit wäre es angezeigt, eher sie zum Vergleich mit der Blastokinese von *Lepisma* und *Machilis* heranzuziehen als die Chilopoden.

Gleichzeitig mit den blastokinetischen Umlagerungen des Keimstreifens findet auch seine äußere und innere Segmentierung statt. Sich einstweilen der ersteren zuwendend, können wir an einem jungen, gerade gestreckten Keimstreifen zwei voneinander bedeutend differente Körperabschnitte unterscheiden: Einen kürzeren vorderen, der durch die Entwicklung der Kopflappen sehr breit erscheint, und einen hinteren schmälere, der den ersten an Länge ums Vierfache übertrifft. Da die vordere Kopflappenpartie von dem hinteren Körperabschnitt durch eine tiefe Einkerbung abgegrenzt ist, können beide Keimstreifenregionen als Somite angesehen werden, die in bezug auf die weitere Segmentierung als Macrosomite im Sinne GRABERS aufzufassen sind. Kurz gesagt, haben wir somit an diesem Stadium, um die GRABERSche Nomenklatur zu gebrauchen, einen dimerischen Keimstreifen, der aus dem Protocephaleum und dem Protocormus zusammengesetzt ist. Dieselben Zustände finden wir auch an nächst älteren Keimstreifen, deren Hinterende etwas eingekrümmt erscheint und an welchen die Anlage der hinteren Amnionfalte schon zum Vorschein kommt. Erst während der weiteren Entwicklung, an Stadien, wo schon ein beträchtlicher Teil des Keimstreifens in den Dotter versenkt (wie uns dies Fig. 54 zeigt) und die hintere Amnionfalte bedeutend nach vorn gewachsen ist, erkennen wir, daß der Protocormus drei Segmente aufweist, die deutlich durch seitliche Einkerbungen voneinander getrennt erscheinen. Einen solchen Keimstreifen haben wir, von der Ventralseite des Eies gesehen, auf Fig. 51 abgebildet. Die zwei ersten Protocormussomite sind hier seitlich ausgebaucht, und der erste von ihnen ist etwas länger wie der zweite. Am längsten erscheint der letzte Protocormussomit, der fast die Hälfte des ganzen Keimstreifens ausmacht. In seiner vorderen Partie zeigt er auch eine seitliche Ausbauchung, aber nach hinten wird er schmaler, um an seinem hinteren Ende wiederum ein wenig an Breite zuzunehmen. Der ganze Keimstreifen ist somit in diesem Stadium aus vier Segmenten zusammengesetzt (tetramerisch), dem Protocephaleum und den drei Protocormussomiten, welche letztere, was sich aus den weiteren Zeilen ergeben wird, uns auch Macrosomite darstellen. An einem älteren Stadium,

an welchem, wie dies uns Fig. 55 zeigt, die Dorsalkrümmung vorge-schritten erscheint, können wir schon eine größere Zahl von Proto-cormussomiten wahrnehmen, wie vorher; dies kommt auf diesem Wege zustande, daß sich manche Macrosomiten des vorherigen Stadiums in zwei kleinere Segmente teilten, wodurch die Zahl der sämtlichen Körper-segmente von vier auf sieben stieg. Einen solchen Keimstreifen stellt uns von der Ventralseite Fig. 52 dar. Vergleichen wir den Keimstreifen auf Fig. 52 mit diesem auf Fig. 51, so ist es leicht zu erkennen, daß es der erste und dritte Protocormussomit sind, die einen Zerfall in zwei kleinere Körperabschnitte aufweisen. Der Zerfall des ersten Proto-cormussomits kommt durch die Entwicklung einer beiderseitigen, etwas hinter seiner Mitte gelegenen Einkerbung zustande, die das ganze Segment in einen etwas größeren vorderen und in einen kleineren hinteren Teil trennt. Der dritte Protocormussomit zerfällt in zwei sehr ungleich große Abschnitte, nämlich in einen kleineren vorderen und in einen weit größeren hinteren, zwischen denen eine deutliche beider-seitige Einkerbung sichtbar ist. Wie es aus dem Vergleich des Entwick-lungsstadiums auf Fig. 51 mit diesem auf Fig. 52 klar hervorgeht, können wir nicht alle Segmente des zuletzt beschriebenen Keimstreifens für gleichwertig ansehen; während nämlich das Protocephaleum und das vierte Segment sein primäres Aussehen beibehalten haben, müssen wir den zweiten und dritten, wie auch den fünften und sechsten für sekundär entstandene Körperabschnitte ansehen. In bezug auf die weiteren Entwicklungsvorgänge erscheinen auch einzelne Segmente gegeneinander sehr ungleichwertig. Im Gegensatze nämlich zu den meisten Segmenten, die als Macrosomite aufzufassen sind, begegnen wir in diesem Stadium zuerst echten Microsomiten, also definitiven Körpersegmenten, es sind das das dritte und fünfte Segment, von denen uns ersteres das zweite Maxillarsegment, letzteres aber das dritte Thoracalsegment darstellt.

Das nächste Stadium, welches wir nicht abgebildet haben, zeigt uns in der Körpersegmentierung zwar keine Fortschritte, indem die Zahl der Segmente unverändert bleibt, interessant ist es aber darum, weil manche Segmente durch das fortdauernde Längenwachstum des ganzen Keimstreifens ziemlich bedeutend an Länge zugenommen haben. Dies bezieht sich vor allem auf das zweite Körpersegment, welches dem zweiten Maxillarsegment voranliegt und auf das vierte Segment, welches nach hinten an das dritte Thoracalsegment angrenzt. Erst an einem älteren Stadium, welches uns Fig. 59 und 53 darstellt, können wir in der Körpersegmentierung sehr bedeutende Fortschritte wahrnehmen.

Wie es aus dem Vergleich mit dem vorherigen Stadium (Fig. 52) und etwas älteren Zwischenstadien hervorgeht, teilte sich hier das Protocephaleum in zwei Segmente, von denen das erste viel größer ist und uns das Labralsegment (Acron) darstellt, während wir in dem zweiten kleineren das Antennen- und das mit ihm verschmolzene Intercalarsegment erkennen. Das zweite Segment des vorherigen Stadiums zerfiel in das Mandibular- und das erste Maxillarsegment, dagegen das vierte in das erste und zweite Thoracalsegment. Der Abdominalabschnitt erscheint in seiner vorderen Partie noch unsegmentiert, an seinem hinteren Ende läßt er aber schon deutlich die drei letzten Abdominalsegmente erkennen. Das letzte, elfte Abdominalsegment, an welchem schon die Proctodäaleinstülpung zu erkennen ist, weist eine größere Breite auf, wie das zehnte, aber am breitesten erscheint das neunte Abdominalsegment, an welchem sich zukünftig das große (letzte) Stigmenpaar entwickelt. Wir haben somit in diesem Stadium, mit Ausnahme der vorderen Abdominalregion, die als Macrosomit aufzufassen ist, und der miteinander verschmolzenen Antennen- und Intercalarsegmente, die sich auch in der Zukunft nie deutlicher voneinander abgrenzen, den größten Teil des Keimstreifens in Microsomite, in definitive Körpersegmente, zerlegt. An einem älteren Stadium, welches im Vergleich mit der Entwicklung anderer Insekten nichts eigentümliches darstellt, sehen wir in der Körpersegmentierung insoweit einen Fortschritt, daß auch der vordere Abdominalabschnitt in acht definitive Körpersegmente zerfallen erscheint, wobei die voranliegenden die mittleren etwas an Breite übertreffen.

Um auf die Segmentierung des *Donacia*-Keimstreifens, wie wir sie vorher eingehend beschrieben haben, einen guten Überblick zu gewinnen, fassen wir den ganzen Vorgang, dem Beispiele GRABERS folgend, in einer Reihe von Formeln zusammen. Wir gebrauchen dabei andre Bezeichnungen wie GRABER, nämlich solche, die unsern heutigen Anschauungen über die Segmentierung des Insektenkeimstreifens entsprechen, welche letztere aber, wie bekannt, bedeutend von den GRABERSchen differieren. Um sich beim Vergleich der *Donacia*-Segmentierung mit demselben Vorgange bei andern Insekten, den wir in den nächsten Zeilen durchzuführen versuchen werden, leichter orientieren zu können, geben wir über unsern Bezeichnungen auch die GRABERSchen an. Wir beginnen somit mit dem jüngsten Stadium:

Wie es sich aus diesen Formeln ergibt, können wir bei *Donacia* gewissermaßen primäre, sekundäre, tertiäre, quartäre und vielleicht sogar quintäre Körpersegmente unterscheiden. Fassen wir die zwei Segmente in der Formel 1 als primäre auf, so können wir in der Formel 2 die Segmente (mdbl, mx₁, mx₂), (t₁, t₂), (t₃...ab₁₁) als sekundäre, in der Formel 3 die Segmente (mdbl, mx₁), mx₂, u. a. als tertiäre bezeichnen; dann würden uns in der Formel 4 die Segmente mdbl, mx₁, mx₂ u. a. quartäre Körperabschnitte, in der Formel 5 ab₁, ab₂, ab₃ u. a. quintäre Segmente darstellen.

Unsre Darstellung der Körpersegmentierung bei *Donacia* steht somit im Einklange mit einigen älteren Angaben mancher Forscher, widerspricht aber den Ergebnissen neuerer Arbeiten, deren Autoren (HEYMONS u. a.) nur eine definitive Körpersegmentierung beobachten konnten, während

- 1) $\underbrace{\text{PC}}_{\text{I}} \underbrace{(\text{acron, ant, intercal})}_{\text{PR}} + \underbrace{(\text{mdbl, } \dots \text{ ab}_{11})}_{\text{II}}$
- 2) $\underbrace{\text{PC}}_{\text{I}} \underbrace{(\text{acron, ant, intercal})}_{\text{GC}} + \underbrace{(\text{mdbl, mx}_1, \text{mx}_2)}_{\text{II}_2} + \underbrace{(\text{t}_1, \text{t}_2)}_{\text{T}} + \underbrace{(\text{t}_3, \text{ab}_1, \dots \text{ ab}_{11})}_{\text{IV}_2}$
- 3) $\underbrace{\text{PC}}_{\text{I}} \underbrace{(\text{acron, ant, intercal})}_{\text{GC}} + \underbrace{(\text{mdbl, mx}_1)}_{\text{II}_3} + \underbrace{(\text{mx}_2)}_{\text{IV}_3} + \underbrace{(\text{t}_1, \text{t}_2)}_{\text{T}} + \underbrace{(\text{t}_3 + (\text{ab}_1 \dots \text{ ab}_{11}))}_{\text{VI}_3}$
- 4) $\underbrace{\text{PC}}_{\text{I}} \underbrace{(\text{acron, ant, intercal})}_{\text{GC}} + \underbrace{(\text{mdbl, mx}_1 + \text{mx}_2 + \text{t}_1 + \text{t}_2 + \text{t}_3 + (\text{ab}_1 \dots \text{ ab}_8))}_{\text{IX}_4} + \text{ab}_9 + \text{ab}_{10} + \text{ab}_{11}$
- 5) $\underbrace{\text{PC}}_{\text{I}} \underbrace{(\text{acron + ant + intercal})}_{\text{GC}} + \text{mdbl} + \text{mx}_1 + \text{mx}_2 + \text{t}_1 + \text{t}_2 + \text{t}_3 + \text{ab}_1 + \text{ab}_2 + \text{ab}_3 + \text{ab}_4 + \text{ab}_5 + \text{ab}_6 + \text{ab}_7 + \text{ab}_8 + \dots \text{ ab}_{11}$

ihnen bei den seitens ihrer untersuchten Formen ein Übergang von einer primären in eine sekundäre und definitive Segmentierung unbekannt blieb. Es wäre nun am Platze, die nämlichen Vorgänge bei *Donacia* mit der Entwicklung dieser Insekten zu vergleichen, bei denen auch der definitiven Körpersegmentierung eine primäre und eine sekundäre vorangeht. Die ersten Angaben darüber verdanken wir AYERS, der bei *Oecanthus* eine primäre und sekundäre Segmentierung feststellen konnte. Daran schließen sich die Untersuchungen GRABERS an *Stenobothrus Pieris* und *Lina* und NUSBAUMS an *Meloe*. Eine primäre Segmentierung konnte außerdem noch KOU-LAGUINE bei parasitären Hymenopteren beobachten. Der Segmentierungsvorgang bei *Oecanthus* verläuft nach AYERS folgendermaßen:

- 1) PC + PR
- 2) PC + GC + (T, A)
- 3) PC + GC + T + A
- 4) PC + (md mx₁) + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + A
- 5) PC + md + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + ab₁ + ab₂ + ... a₁₁

Bei *Stenobothrus* nach GRABER:

- 1) PC + PR
- 2) PC + (GC t₁ t₂) + t₃ + A
- 3) PC + GC + t₁ + t₂ + t₃ + A
- 4) PC + mdbl + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + A
- 5) PC + mdbl + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + ab₁ + (a₂... a₁₁)
- 6) PC + mdbl + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + ab₁ + a₂ + a₃ + a₄ + a₅... a₁₁

der nämliche Vorgang bei *Lina* (nach GRABER):

- 1) PC + PR
- 2) (PC, PG) + T + A
- 3) PC + PG + (t₁ t₂) + t₃ + ab₁ + (ab₂... ab₁₁)
- 4) PC + md + (mx₁ mx₂) + T + A
- 5) PC + md + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + ab₁ + ab₂ + ab₃... ab₁₁

bei *Pieris* (nach GRABER):

- 1) PC + PR
- 2) (PC, GC) + T + (einige der ersten Abdominalsegmente) + (übrige Abdominalsegmente)
- 3) PC + md + (mx₁ mx₂) + T + A
- 4) (PC, md) + (mx₁ mx₂) + T + A
- 5) Es findet eine Verwischung der äußeren Grenzen der Körpersegmente statt
- 6) PC + md + mx₁ + mx₂ + t₁ + t₂ + t₃ + a₁ + a₂ + ... a₁₁

Nach den Angaben NUSBAUMS kommt bei *Meloe* die definitive Körpersegmentierung auf folgendem Wege zustande:

- 1) PC + PR
- 2) PC + GC + T + A

$$3) PC + GC + t_1 + t_2 + t_3 + A$$

$$4) PC + md + (mx_1 \ mx_2) + t_1 + t_2 + t_3 + A$$

$$5) PC + md + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + a_1 + a_2 + a_3 \dots a_{11}$$

Vergleichen wir die Segmentierung von *Donacia* mit dem nämlichen Vorgange bei den vorher angeführten Insektenspecies, so erkennt man gleich, daß sie in einigen Punkten mit andern Formen übereinstimmt, in manchen aber von ihnen abweicht. Die erste Formel ausgenommen, die bei allen Species gleich ist, finden wir schon in der zweiten bedeutende Differenzen; die Segmentierung von *Donacia* zeigt hier die größte Ähnlichkeit mit *Pieris* und *Meloe*, indem ihr Keimstreifen von einem dimerischen in ein tetramerisches Stadium übergeht, aber auch da sind die entsprechenden Macrosomite bei verschiedenen Species sich nicht gleichwertig. Es ist nämlich eine Eigentümlichkeit von *Donacia*, daß sich hier (besichtige Formel 2 und 3) das dritte Thoracalsegment aus dem vierten Macrosomit entwickelt, während es gewöhnlich dem dritten entstammt. Weiter ist hier hervorzuheben die Segmentierung der künftigen Abdominalregion bei *Donacia*, die auch von der Segmentierung der meisten Insekten abweicht. Gewöhnlich entwickeln sich nämlich zuerst die vorderen Abdominalsegmente, und erst allmählich erscheinen die weiter nach hinten gelegenen, dagegen bei *Donacia* differenzieren sich zuerst die drei letzten Segmente, und erst später erscheinen auch die vorderen und mittleren. Dem *Donacia*-Keimstreifen fehlt auch vollkommen das trimerische Stadium, welches AYERS für *Oecanthus* und GRABER für *Lina* angegeben haben, ich konnte auch nie eine sekundäre äußere Verwischung der vorher entstandenen Macrosomite beobachten, die uns aus der seitens GRABER bei *Pieris* geschilderten Segmentierung bekannt ist.

Hinsichtlich der primären Segmentierung, die erst allmählich in die definitive übergeht, stehen übrigens, wie bekannt, die Insekten nicht ganz vereinzelt da. Schon früher konnte METSCHNIKOFF bei *Scorpio* eine primäre Segmentierung feststellen, und ähnliches scheint sich auch aus der Arbeit MORINS zu ergeben. Auch die vier großen Körperabschnitte, aus denen der junge *Geophilus*-Keimstreifen zusammengesetzt ist (ZOGRAF) könnten gewissermaßen als Macrosomite gedeutet werden. Es scheint mir im allgemeinen nicht vollkommen zutreffend, wollten wir dem Segmentierungsvorgang, wie er uns aus der Entwicklung von *Meloe*, *Lina* u. a. bekannt ist, die schon vom Anfang zustandekommende definitive Körpersegmentierung anderer Formen scharf entgegenstellen. Ich erlaube mir vielmehr die Vermutung auszusprechen, daß wir eben bei fast allen Insekten gewissermaßen eine

primäre und definitive Segmentierung unterscheiden können. Wir können nämlich am jungen Keimstreifen aller Insekten einen breiteren vorderen und einen längeren und dünneren hinteren Körperabschnitt wahrnehmen, die in bezug auf die weitere Segmentierung als primäre Macrosomite zu deuten sind. Wir wissen weiter, daß sich bei vielen Insekten aus dem hinteren Körperabschnitt von vorn nach hinten allmählich die definitiven Körpersegmente entwickeln, und daß bevor die letzten am Keimstreifenende zum Vorschein kommen, wir den Endabschnitt noch immer als Macrosomit aufzufassen haben. In diesem Sinne könnten wir auch bei *Scelopendra*, nach den Angaben HEYMONS' von einer primären Körpersegmentierung sprechen, denn hier gelangen am jungen Keimstreifen in seiner mittleren Partie die definitiven Körperabschnitte zuerst zur Entwicklung, während uns der große vordere und hintere Abschnitt Macrosomiten darstellen.

Wir wenden uns nun zur Frage über die Zahl der Körpersegmente. Hier differieren die älteren Angaben stark von den neueren, und diese Meinungsverschiedenheiten betreffen vor allem das Protocephaleum und auch den Abdominalabschnitt. GRABER und andre ältere Forscher hielten das Protocephaleum für ein Körpersegment, während wir es auf Grund neuerer Untersuchungen als aus drei, eventuell vier Segmenten zusammengesetzt auffassen. Zum Studium, wie sich unsre Anschauungen über die Segmentierung des Insektenkopfes entwickelt haben, scheint eine Vermutung NUSBAUMS uns interessant zu sein, da sie einen Übergang zu den heutigen Anschauungen bildet. NUSBAUM sagt über den Bau des Proto- und Gnathocephaleum folgendes¹: »Co się tyczy liczby segmentów ciała u owadów, w głowie jest ich conajmniej cztery: różkowy i trzy szczełkowe; wrzelako fakt parzystego powstawania wargi górnej . . ., pewna dwoistość entodermy . . ., zarówno jak i fakt, iż mózg . . . powstaje z dwóch par zaczątków ektodermalnych, nakazuje mi przypuścić, że prawdopodobnie w segmencie różkowym owadów mamy właściwie złane z sobą dwa segmenty.« Hinsichtlich der Zahl der Abdominalsegmente gaben ältere Autoren für verschiedene Insekten neun (GRASSI), zehn und elf an. Neuerdings konnte HEYMONS

¹ »Was die Zahl der Körpersegmente bei den Insekten betrifft, so ist der Kopf wenigstens aus vier zusammengesetzt: Einen Antennal- und drei Gnathalsegmenten; dennoch läßt uns die paarige Anlage des Labrums, . . . eine gewisse Metamerie im Bereiche des Entoderms . . ., wie auch die Entwicklung des Gehirns, das aus zwei ectodermalen Anlagen entsteht, die Vermutung aufzustellen, daß das Protocephaleum der Insekten zwei miteinander verschmolzene Segmente in sich birgt.«

bei *Lepisma*, bei Dermapteren und bei Orthopteren ganz sicher zwölf Abdominalsegmente unterscheiden. Bei *Donacia*, wie schon vorher gesagt wurde, habe ich elf Abdominalsegmente beobachtet und befinde mich somit in Übereinstimmung mit den Angaben GRABERS, NUSBAUMS u. a. Es scheint mir hier die Vermutung möglich zu sein, daß die Verminderung der Segmente im Abdomen eine sekundäre Erscheinung ist, die erst phylogenetisch jüngeren Pterygoten zuteil wird, während die Orthopteren noch primäre Verhältnisse darstellen; dafür spricht auch die Regelmäßigkeit, mit welcher die elf Abdominalsegmente seitens GRABER u. a. fast bei allen jüngeren Pterygoten (Hymenopteren, Lepidopteren, Coleopteren) festgestellt werden konnten. Wir müssen somit das letzte Abdominalsegment phyletisch jüngerer Pterygoten als aus zwei, dem elften und zwölften Segment, zusammengesetzt ansehen.

Zählen wir nun sämtliche Körpersegmente des *Donacia*-Keimstreifens, nachdem er seine größte Länge erreicht hat, so ergibt sich folgendes:

- 3 Procephalsegmente (Acron, Antennalsegment, Intercalarsegment),
- 3 Gnathalsegmente (Mandibularsegment, 1. Maxillarsegment, 2. Maxillarsegment),
- 3 Thoracalsegmente (1., 2., 3. Thoracalsegment),
- 11 Abdominalsegmente

in Sa.: 20 Körpersegmente (eventuell 21, wenn wir aus theoretischen Gründen das 12. Abdominalsegment zurechnen).

Gleichzeitig, wie die primäre Körpersegmentierung allmählich in die definitive übergeht, erscheinen die Anlagen der künftigen Extremitäten. Zuerst entwickeln sich die Antennen, über deren Lage und Form uns die Fig. 53 Aufschluß gibt. Wir sehen hier, daß sie eine geraume Strecke hinter der Stomodäalöffnung zum Vorschein kommen, und daß sie die Gestalt ziemlich breiter und flacher Anschwellungen haben. Die Antennenanlagen entwickeln sich bei *Donacia*, wie auch bei andern Insekten aus dem Protocephaleum, nämlich aus dem hinteren Rand der Kopfklappen. Außer den Antennenanlagen sind an diesem Stadium noch gar keine andern Extremitäten sichtbar. Erst an einem älteren Stadium, welches wir nicht abgebildet haben, erscheinen in der gnathalen und thoracalen Region die Anlagen der Mandibeln, beider Maxillen und der Gangbeine. Die Mandibel- und Maxillenanlagen haben zuerst die Gestalt flacher Wülste, die sich zu beiden Seiten am hinteren

Rande der gnathalen Segmente entwickeln. Gegen die Mitte gehen sie ohne scharfe Grenze in das entsprechende Segment über, lateralwärts erscheinen sie dagegen etwas stärker vorgewölbt und grenzen sich deutlicher gegen das Segment ab. Die Beinanlagen entwickeln sich am hinteren Rande der Thoracalsegmente als ziemlich breite kuppenartige Gebilde, die schon vom Anfang an nach hinten umgeschlagen erscheinen. An demselben Stadium ist auch schon die Anlage des Labrums zu erkennen. Es entwickelt sich in Form zweier flacher Wülste, die ziemlich weit voneinander liegen und von vorn und etwas seitlich die Stomodäalöffnung umgeben. Ihre Lage ist aber schon von vorn an von dieser andrer Extremitäten verschieden, indem sie im Vergleich mit den letzteren mehr medianwärts zu liegen kommen.

An einem älteren Stadium, welches auf Fig. 60 abgebildet ist, erkennen wir in der Entwicklung sämtlicher Extremitäten schon einen bedeutenden Fortschritt. Die gnathalen Extremitäten haben an Breite zugenommen und erstrecken sich fast über die ganze seitliche Partie ihrer Segmente; sie haben die Gestalt von Lappen bekommen, deren abgerundetes distales Ende lateralwärts gewendet ist. Die Thoracalextremitäten blieben im Vergleich mit den ersteren etwas in ihrer Entwicklung zurück und erscheinen auch als lappenartige Gebilde, die nach hinten gerichtet sind. Die Antennenanlagen haben ihre frühere Form beibehalten, kommen aber jetzt etwas näher hinter dem Stomodäum zu liegen wie vorher. Auch die Labralwülste veränderten ihre Lagen, indem sie medianwärts aneinander rückten und in ihren Basalteilen miteinander verschmolzen. Die Grenze zwischen ihnen ist jetzt durch eine tiefe mediane Einkerbung angedeutet. An diesem Stadium erscheinen außerdem zum ersten Male noch zwei Vorwölbungen, die der Stomodäalöffnung von hinten anliegen. Sie haben die Form zweier stumpfen Knöpfe, die dicht aneinander angrenzen, nicht aber auf einer gemeinsamen Basis fußen; im Gegensatz zu den echten Extremitäten sind sie vollkommen median gelagert. Wie sich aus dem Vergleich mit der Entwicklung anderer Insekten ergibt, haben wir diese Vorwölbungen als dem Intercalarsegment zugehörig anzusehen. Auch im Bau sämtlicher Segmente ist eine Veränderung eingetreten. Im Vergleich mit dem Stadium auf Fig. 53, wo sie als Bänder erscheinen, die an ihren Seiten etwas mehr vorgewölbt sind, kann man an ihnen auf Fig. 60 schon einige Abschnitte wahrnehmen, nämlich zwei größere seitliche Platten, die die Summe der seitlichen Sternitplatten und der Tergite darstellen, und einen medianen dünnen und helleren Streifen, der als mediane Sternitplatte aufzufassen ist.

Ein älteres Entwicklungsstadium haben wir auf Fig. 61 abgebildet. Die Antennen, Mandibeln und Maxillen erscheinen hier auch als Lappen, die sich aber an ihren distalen Enden stärker von den Segmenten abheben, während sie medianwärts noch immer ohne scharfe Grenze in die letzteren übergehen. In der Entwicklung eilten manche gnathalen Extremitäten andern voran. Im Gegensatze zum Stadium auf Fig. 60, wo das erste Maxillenpaar stärker ausgewachsen erscheint wie das zweite, zeigt uns Fig. 61 eben das umgekehrte Verhältnis. Das zweite Maxillenpaar erscheint hier am längsten und hängt etwas herunter, das erste Maxillenpaar ist das zweitgrößte, die Mandibeln sind noch kleiner, und am kürzesten erscheinen die Antennen. Die der Stomodäalöffnung von hinten anliegenden Anschwellungen, die ich in bezug auf die weitere Entwicklung als Hypopharynxhöcker bezeichnen will, rückten noch stärker zusammen und sitzen einer gemeinsamen Basis auf, sie liegen, was für *Donacia* charakteristisch ist, etwas vor den Antennen. An dem Labrum, welches auf Fig. 61 gut zu sehen ist, kann man zwei nacheinander liegende Abschnitte wahrnehmen; einen unpaaren hinteren, der bis an den Stomodäalrand reicht und der die Anlage für den Clypeus bildet, und einen paarigen vorderen, der uns das eigentliche Labrum darstellt. Die Thoracalextrimitäten haben sich auch bedeutend geändert, sie erscheinen länger und schmaler und sind mit ihren distalen Enden nach hinten und etwas medianwärts gerichtet. In der Abdominalregion blieb alles wie vorher, dagegen ist in der gnathalen Partie hier und da die Grenze zwischen den seitlichen Sternitplatten und den Tergiten angedeutet, wobei wir sehen, daß die Gnathalanhänge an der Grenze der beiden letzteren zu liegen kommen.

Auf Fig. 63 haben wir ein weiter vorgerücktes Stadium dargestellt. Das Labrum hat sich hier viel deutlicher von seiner Basis abgehoben, der paarige vordere Abschnitt zeigt die seitlichen Lappen mächtiger entwickelt und ist scharf gegen den kugeligen unpaarigen Teil abgegrenzt. Die Hypopharynxhöcker, die einer gemeinsamen Erhebung aufliegen, haben an Länge zugenommen und sind etwas lateralwärts orientiert. Sie bedecken samt der Clypeusanlage teilweise die Stomodäalöffnung. In der Lage und Ausbildung der Antennen und der gnathalen Extremitäten sind bedeutende Veränderungen eingetreten. Die Antennen, die jetzt wie ovale kuppenartige Gebilde aussehen, haben sich weit nach vorn verschoben und liegen jetzt fast knapp vor der Stomodäalöffnung; im Anschluß an sie machten dieselbe Wanderung nach vorn auch sämtliche Gnathalextrimitäten mit, wodurch es zu einer bedeutenden Verkürzung der ganzen künftigen Kopfregion

kam. Die Mandibeln, die oval und größer als die Antennen erscheinen, liegen jetzt fast auf einer Höhe mit der Mundöffnung, und das erste Maxillenpaar geriet auch teilweise in die Kopflappenregion. Am mächtigsten sind hier beide Maxillenpaare entwickelt, die sich auch medianwärts deutlich von den Segmenten abheben. Sowohl am ersten wie auch am zweiten Maxillenpaar erkennen wir eine Gliederung in zwei Teile, die durch ein dünneres Zwischenstück verbunden sind. Der medianwärts gerichtete Abschnitt sieht keulenartig aus und bildet die Anlage für das künftige Cardo und Stipes, während der laterale kleinere und rundliche Teil uns den Palpus darstellt. Vergleichen wir die beiden Maxillenanlagen auf Fig. 61 mit diesen auf Fig. 63, so ergibt sich klar, daß zuerst der palpale Abschnitt angelegt wird, dagegen der cardostipitale erst nachträglich zur Entwicklung gelangt. Die Thoracalbeine sind im Vergleich mit dem jüngeren Stadium auf Fig. 61 auch mächtiger entwickelt, sie nehmen an Breite und Länge zu und bedecken mit ihren distalen Enden das Sternit des nächstfolgenden Segmentes, wobei an ihnen hier und da eine undeutliche Gliederung wahrzunehmen ist. An diesem Stadium konnte ich zuerst am ersten Abdominalsegment einen kleinen kugeligen Anhang beobachten, der, den Gangbeinen gleich, an der Grenze des Sternits und Tergits zu liegen kommt. Untersuchen wir diesen Anhang an Schnitten, so erfährt man, daß sein Epithel aus hohen cylindrischen Zellen aufgebaut ist, die sich vom übrigen Ectoderm merklich unterscheiden, während sein Inneres unregelmäßig angehäufte Mesodermzellen erfüllen. Sämtliche Körpersegmente haben sich auch darunter weiter differenziert oder verändert. In der bedeutend verkürzten Kopfreion kann man nur noch deutlich das erste und zweite Maxillarsternit voneinander unterscheiden, das Mandibularsternit ist dagegen mit dem Intercalarsegment zu einer Platte verschmolzen. In der Thoracalgegend kam es zu einer deutlichen Abgrenzung der Tergite von den Sterniten, die voneinander durch eine spaltenartige Einkerbung getrennt sind, dasselbe kann man auch in der Abdominalregion wahrnehmen, obwohl hier die Trennung nicht so scharf ausgeprägt erscheint. Hand in Hand damit kam es zum Schwund des medianen Sternitstreifens, so daß der gesamte Sternitabschnitt jetzt nur aus zwei Seitenplatten aufgebaut ist. Eine Erwähnung verdient auch die eigentümliche Entwicklung des neunten Abdominalsegments, was gut auf Fig. 64 zu sehen ist. In seinen seitlichen Partien hat er sich zu zwei kugeligen großen Auftreibungen entwickelt, an deren Gipfel das letzte Stigmenpaar angelegt ist.

Das nächst ältere Stadium haben wir in einem Bruchstück auf

Fig. 66 abgebildet, die uns den Kopfabchnitt darstellt. Besichtigen wir den Kopf, so erfahren wir leicht, daß alle Extremitäten ihre frühere Lage geändert haben. Vom Labrum sehen wir hier nur den paarigen Abschnitt, der jetzt nach hinten gerichtet ist und die Mundöffnung von oben bedeckt. Schauen wir dieses Stadium vom vorderen Eipol an, so finden wir auch den Clypeus, der aber jetzt vor dem paarigen Teil zu liegen kommt. Es fand nun darunter die auch aus der Ontogenie anderer Insekten bekannte Umklappung des ganzen Labrums statt, die eine Lageveränderung beider Labralteile herbeiführte. Der früher dem Stomodäum zugewandte Clypeus liegt jetzt vor dem paarigen Abschnitt, der letztere aber, der früher vor dem Clypeus lag, grenzt jetzt an die Mundöffnung. Die Antennen haben sich weiter vor das Stomodäum verschoben, und die Mandibeln begrenzen das letztere von den Seiten. Beide Maxillenpaare haben eine Drehung durchgemacht, so daß ihre Längsachse jetzt schräg, nicht aber senkrecht wie vorher, zur Längsachse des Keimstreifens gerichtet ist. Die cardostipitalen Abschnitte des ersten Maxillenpaares haben sich der Mundöffnung zugewendet, während die entsprechenden Abschnitte des zweiten Maxillenpaares aneinander gerückt sind und zur Bildung des Labiums herantreten. Die Hypopharynxhöcker wurden darunter kleiner und gehen nach hinten in eine unpaare mediane Platte über, die bis in die Nähe des ersten Thoracalsternits reicht und die uns den Hypopharynx darstellt. Aus dem Vergleich der jüngeren Keimstreifen mit diesem Stadium ergibt es sich, daß der Hypopharynx sich aus dem Intercalarsegment und aus den Sterniten der drei Gnathalsegmente entwickelt. Die Kopfklappen und die Tergite der Gnathalsegmente wachsen darunter zu beiden Seiten dorsalwärts empor und vereinigen sich miteinander auf der Dorsalseite. Aus den ersten entwickelt sich dann die Frons, während die letzteren dem Vertex seinen Anfang geben. Somit ist die Kopfkapsel in diesem Stadium allseitig geschlossen. Der Anhang am ersten Abdominalsegment hat sich hier bedeutend vergrößert und in ein birnförmiges Gebilde umgewandelt, dessen ganzer basaler Teil aus Zellen aufgebaut ist, während sein distaler Abschnitt aus einer chitinösen Substanz besteht. Machen wir Schnitte durch ihn, so stellt er sich uns wie ein Becher dar. Die äußere Wand dieses Bechers ist aus normalen Ectodermzellen aufgebaut, während seinen Rand und den eingestülpten Teil sehr hohe, mit größeren Kernen versehene Zellen zusammensetzen, deren Plasma eine fädige Struktur aufweist und ziemlich reich mit Vacuolen besetzt ist. Das ganze Lumen des Bechers ist mit fädigem Secret erfüllt, das sich nach außen kuppenförmig ergießt und den

cylindrischen vacuolisierten Zellen entstammt. Der Abdominalanhang übt also eine echt secretorische Funktion aus. Über seine Lage konnten wir uns auch ganz genau orientieren, indem wir ihn an der Grenze der Sternite und Tergite zu liegen sahen.

Wir gehen zum Stadium auf Fig. 62 über. In der Lage und im Aussehen des Labrums und der Mandibeln hat sich nichts geändert, nur die Antennen erscheinen noch weiter nach vorn und etwas dorsal verlagert, auch das erste Maxillenpaar hat sich noch enger an die Mandibeln angeschmiegt. Das zweite Maxillenpaar ist in seiner cardostipitalen Region median verwachsen, und man kann nur noch in der cardialen Partie den paarigen Bau nachweisen, während er in der stipitalen vollkommen verschwunden ist. Vor und hinter dem Labium ragt der Hypopharynx hervor, der an seinem vorderen Ende die Hypopharynxhöcker erkennen läßt. Die Grenze zwischen den Sterniten und Tergiten hat sich verwischt und das Abdomen ist hier aus elf Segmenten zusammengesetzt. Auch der Abdominalanhang hat seine birnenförmige Gestalt verloren, indem er jetzt abgeflacht und knopfartig aussieht. An Schnitten erscheint der ganze Becher teilweise unter das Niveau des Ectoderms versenkt zu sein, indem seine äußere Wand ohne scharfe Grenze in das umgebende Epithel übergeht. An älteren Stadien wird das ganze Gebilde unter das Hautepithel verdrängt, und die Stelle, wo es früher entwickelt war, ist nur durch eine schwache Ectodermvorwölbung und durch das sich nach außen ergießende Secret angedeutet. Einen Schnitt durch die Abdominaldrüse auf diesem Stadium zeigt uns Fig. 44. Sie gleicht einem eingestülpten Säckchen, dessen Wand aus cylindrischen Zellen mit großen, homogenen, degenerierenden Kernen aufgebaut ist, wobei man das nach außen hervorragende Secret wahrnimmt. An noch älteren Stadien verschwindet die Excretionsöffnung vollkommen, indem sich das Ectoderm über dem Drüsen-säckchen schließt. Danach unterliegt das ganze Gebilde allmählich einer totalen Degeneration, so daß man bei jungen Larven schon keine Spur davon findet.

In der Entwicklung der Extremitäten stimmt *Donacia* in den meisten Punkten mit andern Insekten überein, zeigt aber doch hier und da gewisse Eigentümlichkeiten. Das frühe Erscheinen der Antennenanlagen, welches bei *Donacia* Platz hat, ist den meisten Insekten gemein, dennoch herrschen auch hier Ausnahmen, wie z. B. *Lina*, wo die letzteren nach den Angaben GRABERS erst nach der Entwicklung der Mandibeln sichtbar werden. Die paarige Anlage des Labrums, die ich bei *Donacia* feststellen konnte, ist auch aus der Entwicklung andrer

Formen bekannt, so wurde sie bei *Hydrophilus* (KOWALEWSKY), *Bombyx* (TICHOMIROW), *Acilius* (PATTEN), *Lina* (GRABER), *Hylotoma* (GRABER) und *Meloe* (NUSBAUM) beobachtet; im Gegensatz dazu beschreiben einige Autoren die erste Labralanlage als unpaarig, wobei ihr paariger Bau sich erst nachträglich entwickeln soll. DEGENER fand bei *Hydrophilus* die junge Labralanlage unpaarig, ähnliche Angaben machten GRASSI für *Apis*, AYERS für *Oecanthus*, KOROTNEFF für *Gryllotalpa*, HEYMONS für *Lepisma* und *Forficula*. Die zuletzt erwähnte Untersuchung scheint mir gewissermaßen wichtig zu sein, denn sie läßt die Vermutung aufstellen, daß das paarige Auftreten der Labralanlage eine sekundäre Erwerbung sei, die erst bei den jüngeren Pterygoten zum Vorschein kam, während sie den Apterygoten fehlt. Zugunsten dieser Annahme möchte auch die Entwicklung des Labrums bei *Scolopendra* (HEYMONS) sprechen, wo sich das letztere auch als ein unpaariges Gebilde anlegt. Die Entwicklung der gnathalen Extremitäten weicht in mancher Beziehung von dem nämlichen Vorgange bei andern Insekten ab. DEGENER konnte an beiden Maxillen bei *Hydrophilus*, schon an jungen Stadien, eine Gliederung in den palpalen und cardostipitalen Abschnitt wahrnehmen, was auch bei den Orthopteren und den Apterygoten stattfindet, während ich eine ähnliche Differenzierung erst an älteren *Donacia*-Keimstreifen zu Gesicht bekam.

Am Intercalarsegment werden an jungen Stadien, wie bekannt, zwei Höcker sichtbar, die ich Hypopharynxhöcker nannte. Es fragt sich nun, inwiefern solche Gebilde aus der Entwicklung anderer Insekten beobachtet wurden. In der Literatur finden wir einige Daten darüber. TICHOMIROW beschreibt bei *Bombyx* ähnliche ectodermale Auftreibungen, dieselben wurden weiter seitens BÜTSCHLI bei *Apis* (»innere Antennen«), seitens HEIDER bei *Hydrophilus* (»seitliche Mundlippen«) und seitens NUSBAUMS bei *Meloe* (»intumescitiae inter Ium et 2-um segmentum capitis«) wahrgenommen. Auch aus der Ontogenie der Apterygoten sind sie bekannt, so konnte sie WHEELER und CLAYPOLE bei *Anurida* und HEYMONS bei *Lepisma* feststellen. In den meisten Fällen (*Bombyx*, *Anurida* u. a.) haben sie die Gestalt stumpfer Knöpfe, während sie bei *Meloe* läppchenartig aussehen und ziemlich stark entwickelt sind. Bei *Lepisma* beschreibt HEYMONS diese Gebilde folgendermaßen: »Genau an der Grenze zwischen dem verbreiterten vorderen Kopfabschnitt und dem darauf folgenden . . . Körperteil zeigen sich zwei allerdings nur schwach markierte Verdickungen. Dieselben kennzeichnen die Region des rudimentären Vorkiefer-(Intercalar-) Segmentes.« Bei *Bombyx* (TICHOMIROFF) und *Lepisma* (HEYMONS) liegen

diese Gebilde fast auf einem Niveau mit den Antennen, während sie bei *Meloe* (NUSBAUM) etwas dahinter, bei *Donacia* aber deutlich vor den letzteren gelagert sind; auch kommen bei *Donacia* schon vom Anfang die genannten Höcker viel mehr median zu liegen, während sie bei allen übrigen Formen mehr lateralwärts verschoben sind. Alle die vorher erwähnten Gebilde möchte ich für gleichwertig ansehen und sie als Intumescenzen des Intercalarsegmentes deuten. Ich kann somit nicht der Äußerung HEYMONS' beistimmen, wenn er manche von ihnen als dem Oralstück zugehörend ansieht. Die große Lagevariabilität,¹ die diese bei verschiedenen Formen zeigen, möchte ich durch die ungleiche Lagebeziehung des Antennen- zu dem Intercalarsegment erklären. Dieses rudimentäre Segment läßt sich äußerlich, wie bekannt, nicht scharf gegen das Antennensegment abgrenzen, es ist nun die Annahme möglich, daß es bei manchen Formen nicht streng hinter dem Antennensegment liegt, sondern schon von vorn an, wenigstens sein äußerer ectodermaler Teil, in das Antennensegment eingeschoben und mit ihm verschmolzen ist, wobei von dem Grade der Verschmelzung dann auch die Lage der Intumescenzen abhängig wird. Hinsichtlich der Veränderungen, denen die genannten Gebilde später unterliegen, stimmen meine Beobachtungen nicht mit diesen anderer Autoren überein. HEYMONS sagt darüber folgendes: »Es könnte die Annahme nahe liegen, daß aus ihnen ein Bestandteil der Mundwerkzeuge sich entwickle. Dies trifft indessen nicht zu . . . die betreffenden Anschwellungen werden schon frühzeitig wieder unansehnlich und verschwinden dann vollkommen.« Ähnlich äußert sich auch NUSBAUM¹: »(one) istnieją niedługo, a zanikają wkrótce bez wszelkiego śladu.« Ich hoffe dagegen auf Grund vorheriger, eingehender Beschreibung und zahlreicher Abbildungen den Beweis erbracht zu haben, daß diese Gebilde bis in die spätesten Entwicklungsstadien fortdauern und am Aufbau des Mundapparates beteiligt sind, indem ich den Hypopharynx, im Gegensatz zu HEYMONS, nicht nur aus den Sterniten des Mandibular- und der Maxillarsegmente, sondern auch aus der durch die Hypopharynxhöcker angedeuteten Intercalarsternitplatte zusammengesetzt ansehe. Ich kann auch HEYMONS nicht zustimmen, wenn er sagt, daß das Intercalarsegment bei *Scolopendra* verschwindet², ich glaube auch in diesem Falle eine Verschmelzung annehmen zu müssen, denn eine Segmentverschwindung

¹ »Ihre Dauer ist kurz, indem sie bald vollkommen degenerieren.«

² HEYMONS: »Ferner verschwindet jetzt auch das Intercalarsegment, indem die Mandibeln bis dicht an die Mundöffnung bzw. das Labrum herantreten.«

könnte man sich nur schwer denken, und eine solche sicher an Keimstreifen nachzuweisen, würde noch schwieriger kommen. Die morphologische Deutung der Hypopharynxhöcker bleibt, wie mir scheint, einstweilen unsicher. CLAYPOLE sagt zwar »This is homologous with the second pair of crustacean antennae«, ich möchte mich aber von seiner Homologisierung zurückhalten. Die ausgesprochen mediane Lagerung dieser bei *Donacia*, läßt sie nicht mit lateralwärts liegenden echten Extremitäten vergleichen, ich möchte sie eher als Gebilde sui generis ansehen, die sich vielleicht erst bei den Insekten entwickelt haben, wobei ich mit den nämlichen Äußerungen NUSBAUMS übereinstimme.

Im Gegenteil dazu scheint mir der morphologische Wert fast aller übrigen Kopfanhänge heute gewissermaßen sichergestellt zu sein. Die Homologisierung des Labrums mit dem Antennularpaar der Crustaceen und der Insektenantennen mit den Crustaceenantennen hat, wie mir scheint, vollkommen den Boden verloren. Eine solche Annahme konnte sich früher darum einbürgern, weil die Entwicklung und die Metamerie des Insektengehirns nicht zureichend bekannt war und weil man keine Ahnung von einem Intercalarsegment hatte. Alle Gründe, die einer solchen Homologisierung widersprechen, könnte man in folgenden Punkten zusammenfassen: 1) Das Protencephalon der Insekten ist dem der Crustaceen homolog, indem sich beide im Acron entwickeln, ergo kann das Insektenlabrum nicht dem Antennularpaar der Crustaceen gleichwertig sein, denn das letztere gehört dem zweiten Kopfabschnitte zu, aus dem sich das Deuterecephalon differenziert, 2) das Labrum liegt in seiner frühesten Anlage verschieden von allen übrigen echten Extremitäten, indem es innerhalb der Neuralwülste gelagert ist, während letztere sich außerhalb dieser entwickeln, 3) das paarige Auftreten des Labrums, welches eben hauptsächlich den Anlaß zur Homologisierung mit dem Antennularsegmente gab, ist als eine Neuerwerbung der Pterygoten zu betrachten. Wir müssen somit das Antennensegment der Insekten mit dem Antennularsegment der Crustaceen und das Intercalarsegment der ersteren mit dem Antennensegment der letzteren homologisieren. Allgemein wird heute der Insektenkopf als aus sechs Segmenten zusammengesetzt angesehen. HEYMONS konnte bei *Scolopendra* ein neues Segment wahrnehmen, welches er Präantennensegment nennt und welches, wie es schon der Name sagt, zwischen dem Acron und dem Antennensegment zu liegen kommt. Wir könnten somit aus theoretischen Gründen vielleicht auch in dem Insektenkopfe sieben Segmente annehmen, obwohl das genannte Segment bei keinem Insekt und bei keiner andern Arthropodengruppe

überhaupt bisher nachgewiesen wurde. Diese Frage wird vielleicht zukünftig ihre Aufklärung in der genaueren Erforschung der paarigen präantennalen Höcker mancher Insekten (CARRIÈRE: *Chalicodoma*, GRABER: *Hylotoma*) finden.

V. Hüllenbildung, Entwicklung und Differenzierung des sog. unteren Blattes (zweite Gastrulationsphase).

An einem jungen Stadium, an welchem die Keimzone schon ziemlich schmal erscheint und sich in den definitiven Keimstreifen umdifferenziert, erkennt man am hinteren Eipole von der Ventralseite eine seichte, median liegende Rinne, die etwas auf die Dorsalseite übergeht. Untersuchen wir die nämliche Region an Querschnitten, so sehen wir, daß sich längs dieser Rinne ein Teil des Keimepithels unter das Niveau der Eioberfläche eingestülpt hat, und daß die Tiefe der Rinne an verschiedenen Stellen verschieden groß ist. Am tiefsten erscheint sie an der Ventralseite des Eies, nämlich eine kurze Strecke vor dem hinteren Eipol, aber von da wird sie nach vorn und nach hinten immer seichter und geht allmählich in das oberflächlich gelagerte Keimepithel über. Während das Epithel der Keimzone um den hinteren Eipol herum überall einschichtig erscheint, sind die Wände der rinnenartigen Einstülpung hier und da aus mehreren Zellenschichten zusammengesetzt, was besonders am Boden der Rinne oft deutlich hervortritt. Auch in den andern Regionen, nämlich in der mittleren Partie, hat sich die Keimzone verändert, und der histologische Bau des Epithels weicht von diesem jüngerer Stadien ab. An Querschnitten erkennt man, daß die Mittelplatte sich ein wenig eingestülpt hat, welche Einstülpung am deutlichsten auf der Höhe des Eiäquators ausgebildet ist, aber nach vorn und nach hinten immer unansehnlicher wird und endlich vollkommen, ohne einen Zusammenhang mit der Rinne am hinteren Eipol zu zeigen, verschwindet. Das Epithel der Mittelplatte erscheint im Gegensatz zu jüngeren Stadien, wo es einschichtig ist, hier schon mehrschichtig, und diese Mehrschichtigkeit läßt sich auch an den Seitenplatten, an vielen Stellen deutlich wahrnehmen, was gewissermaßen auf die Paracytenbildung zurückzuführen ist.

Ein etwas älteres Stadium zeigt uns an Querschnitten folgende Bilder: Die rinnenartige Einstülpung hat sich vor dem hinteren Eipol merklich vertieft, wobei sie nach hinten bis zum Eipol bedeutend an Breite zunahm. Die Mittelplatte erscheint in der mittleren Region der Keimzone deutlich unter die Eioberfläche eingestülpt und deutet somit den Anfang der Gastralrinne und des Gastrulationsvorganges an. Fig. 13

zeigt uns einen Querschnitt durch die nämliche Region. Wir sehen daraus, daß die Einstülpung ziemlich schmal und verhältnismäßig seicht ist und daß ihre Wände aus einem mehrschichtigen Epithel aufgebaut sind. Die eingesenkte Mittelplatte, die zu beiden Seiten der Rinne etwas erhoben erscheint, geht ohne scharfe Grenze in die Seitenplatten über, so daß die Regionen der Keimzone jetzt nicht mehr streng auseinander gehalten werden können. Ähnlich wie die Mittelplatte sind auch die Seitenplatten aus mehrschichtigem Epithel aufgebaut und erscheinen an der Grenze gegen die eingestülpte Mittelplatte dicker; es ist daher die Annahme möglich, daß in dieser Partie der Seitenplatten manche Zellen sich etwas medianwärts verschieben und zur Verdickung des Bodens der Gastralrinne beitragen. Es würde sich dann das untere Blatt in dieser Eiregion, was mir am wahrscheinlichsten deucht, nicht nur durch Einstülpung, sondern auch durch Zellenwucherung entwickeln, wobei an seinem Aufbau sich hauptsächlich die Mittelplatte, aber im geringen Maße auch die Seitenplatten beteiligen. Die Gastralrinne wird nach und nach immer seichter und verschwindet im ersten Drittel der Keimzone vollkommen. Ein Querschnitt durch diese Eiregion, welchen wir auf Fig. 3 abgebildet haben, zeigt uns, daß die Keimzone in ihren seitlichen Partien aus einem einschichtigen Epithel aufgebaut ist, während sie in der Mitte etwas dicker erscheint und hier und da mehrere Zellschichten aufweist. Nach hinten wird die Gastralrinne auch seichter; sie erstreckt sich aber in diesem Stadium weiter gegen den hinteren Eipol und geht in die dort gelegene, vorher beschriebene rinnenartige Einstülpung über. Wir können somit an Eiern dieses Alters eine Rinne wahrnehmen, die sich von der Äquatorialgegend bis über den hinteren Eipol erstreckt und die durch die Verschmelzung beider letztgenannten Rinnen entstanden ist. Die Grenze zwischen beiden ist dadurch angedeutet, daß an der Verschmelzungsstelle das Epithel nur eine ganz geringe Einstülpung aufweist. So wie dieser Vorgang eben geschildert wurde, gestalten sich die Verhältnisse an diesen Eiern, bei denen die Längsachse des jungen Keimstreifens mit der Medianebene des Eies zusammenfällt; aber wir wissen aus dem zweiten Kapitel, daß der Keimstreifen oft schräg zur Medianebene des Eies zu liegen kommt und daß sein Hinterende dann links oder rechts von ihr gelagert ist. Also in diesen Fällen, wo die Rinne am hinteren Eipol längs der Eimediane, die Gastralrinne aber längs der Keimstreifenmediane zur Entwicklung gelangt, treffen sich beide rinnenartige Einstülpungen nicht, sondern ihre gegenseitig zugekehrten Endabschnitte liegen nebeneinander.

hinten begrenzt, zeigt uns einen paarigen Bau, indem sie einen rechten (*afr*) und einen linken (*afl*) Lappen erkennen läßt, die voneinander durch eine seichte Rinne getrennt sind. Fragen wir nach dem Ursprung dieser Rinne, so ergibt es sich aus dem Vorhergesagten klar, daß wir in ihr das hintere Ende der polar gelegenen Rinne zu erblicken haben, welches während der Entwicklung der Amnionhöhle nicht in die letztere hinein verlagert wurde. In Fällen, wo der Keimstreifen schräg zur Eimedianebene gelegen ist, sind die Verhältnisse insofern komplizierter, daß die rinnenartige Anlage der Amnionhöhle nicht senkrecht zur Eilängsachse, sondern auch meistens schräg zu ihr zu liegen kommt, wobei der Winkel, welchen die erste mit der letzteren bildet, sehr verschieden groß sein kann und in manchen Fällen das Verständnis der Schnittserien sogar unmöglich macht.

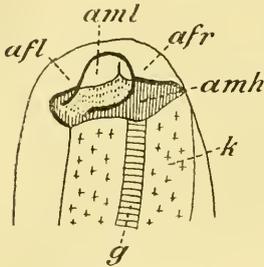
Die Entwicklung der hinteren Amnionfalte und Amnionhöhle muß, wie mir scheint, sehr schnell fortschreiten, und diese Vermutung stütze ich darauf, daß ich an manchen Eiern, die demselben Kokon wie das vorher beschriebene Stadium angehören, sie etwas stärker ausgebildet finden konnte. Dieser Fortschritt in der Entwicklung kennzeichnet sich darin, daß die Amnionhöhle weiter in den Dotter hineinragt und ihr distaler Teil etwas nach vorn zugewendet ist. Hand in Hand damit mußte auch der eingestülpte Keimstreifenabschnitt dieselbe Krümmung mitmachen und sich ein wenig dem vorderen Eipol zukehren. Ich möchte nun hier den innigen Zusammenhang zwischen der Entwicklung der hinteren Amnionfalte und den ersten blastokinetischen Umlagerungen des Keimstreifens hervorheben, wobei wir selbstverständlich die Frage, welcher von diesen Vorgängen als verursachend und welcher als verursacht anzusehen ist, einstweilen offen lassen müssen.

In der übrigen Eiregion finden wir keine merklichen Veränderungen. Der Gastrulationsvorgang weist während dieser Entwicklungsphase einen Stillstand auf, und Querschnittserien geben uns fast dieselben Bilder, wie sie uns schon aus der Fig. 13 und 3 bekannt sind.

Wir wenden uns nun einem älteren Stadium zu, welches in bezug auf die Entwicklung der hinteren Amnionfalte einen bedeutenden Fortschritt erkennen läßt. Auf Grund der besichtigten Quer- und Sagittalschnittserien konnte man sich aber hier keine genaue Vorstellung über die topographischen Verhältnisse einzelner Organanlagen machen, so daß ich mich genötigt fühlte, eine Wachsrekonstruktion aus diesem Stadium anzufertigen, die mir erst eine genügende Aufklärung über verschiedene Entwicklungseinzelheiten gegeben hat.

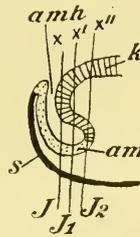
Das Erforschen der Entwicklungsveränderungen in diesem Stadium

wurde mir darum nicht leicht, weil ich, trotz der Besichtigung zahlreicher Schnittserien, nie Eier zu Gesicht bekommen konnte, bei denen der Keimstreifen parallel zur Eilängsachse zu liegen kam und ich somit nur auf solche mit einem schräg verlaufenden Keimstreifen verwiesen war. Die an diesem Stadium herrschenden Verhältnisse illustriert uns die auf Grund der Wachsrekonstruktion angefertigte Textfig. XI, welche den hinteren Eiabschnitt von der Ventralseite zeigt. Im Vergleich mit Textfig. X sehen wir, daß die nach oben offen stehende Amnionhöhle (*amh*) in querer Richtung etwas schmaler, dagegen in oro-aboraler Richtung etwas breiter geworden ist, und daß sie sich eine Strecke (was an Textfig. XII zu sehen ist) unter dem Keimstreifen nach vorn erweitert hat. Textfig. XII, die einen Sagittalschnitt durch das nämliche Stadium



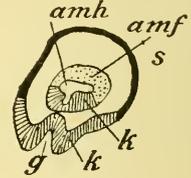
Textfig. XI.

Schematisierte Totalansicht des hinteren Eiabschnittes von der Ventralseite; *aml*, dritter Amnionlappen; die übrigen Buchstaben bedeuten dasselbe wie auf Textfigur X.



Textfig. XII.

Schematisierter Medianschnitt durch das Hinterende des Eies; *amh*, Amnionhöhle; *k*, Keimstreif; *s*, Serosa; *am*, Amnion.



Textfig. XIII.

Schematisierter Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles; *k*, Keimstreif; *am*, Amnion; *s*, Serosa.

darstellt, zeigt uns, daß der in den Dotter versenkte Keimstreifen jetzt nicht wie vorher der Dorsalseite, sondern dorsal und nach vorn zugewendet ist, und daß Hand in Hand damit auch die Amnionhöhle dieselbe Lage angenommen hat. Das Lumen der Amnionhöhle zeigt jetzt in verschiedenen Regionen eine ziemlich verschiedene Form. In der nach oben offen stehenden Partie, die an Textfig. XI zu sehen ist, erscheint die Amnionhöhle längs der Mediane am tiefsten, nach hinten aber und nach den Seiten wird sie allmählich seichter; dagegen in ihrem vorderen Abschnitt, welcher unter dem eingekrümmten Keimstreifen zu liegen kommt, erscheint ihr Lumen in dorsoventraler Richtung abgeflacht. Machen wir auf der Höhe, die uns an der Textfig. XII die Linie *xJ* andeutet, einen Querschnitt, so erhalten wir ein Bild, welches uns Fig. 5 darstellt. Wir erkennen hier eine tiefe Einstülpung, deren Lumen deutlich dreilappig ist, und die nach oben in den Keimstreifen

übergeht. Stellen wir uns in die Lage des Keimstreifens, so erscheint der rechte Lappen dieses Lumens in der Form eines ziemlich dünnen Kanals, der nach außen mündet, während die zwei andern Lumenlappen, nämlich der linke und der mittlere, blind enden. Kombinieren wir nun jetzt miteinander die Textfig. XI und XII und den Querschnitt auf Fig. 5, so kommen wir zur folgenden Auffassung dieser Einstülpung: Der rechts gelegene Kanal stellt uns die Gastralrinne dar, die, da der Keimstreifen eingekrümmt ist, hier tangential getroffen wurde (Textfig. XII xJ), das übrige Lumen gehört der Amnionhöhle zu. Textfig. XIII zeigt uns einen weiter nach vorn gelegenen Schnitt wie Fig. 5; wir haben hier den Keimstreifen (Textfig. XII Linie $x_1 J_1$) zweimal getroffen. An diesem Querschnitt durch seinen Endabschnitt sehen wir die dorsoventral abgeflachte Amnionhöhle (*amh*), die ventralwärts in die Gastralrinne übergeht. Die Verhältnisse komplizieren sich noch mehr dadurch, daß man außer den beiden Amnionlappen, die vom vorherigen Stadium fast unverändert blieben, noch ein neues faltenförmiges Gebilde wahrnimmt, welches auf Textfig. XI mit einer punktierten Linie eingezeichnet ist. Die Falte entspringt links aus dem Boden der Amnionhöhle, erstreckt sich dann weiter dorsalwärts, teilweise die Amnionhöhle erfüllend, und bedeckt die letztere, wie auch beide Amnionlappenzipfel von oben deckelartig; rechts und links bleibt aber noch ein Teil der Amnionhöhle offen. Wir sehen somit, daß die ganze hintere Amnionfalte in diesem Stadium aus drei Teilen aufgebaut ist: Nämlich aus den zwei vorher beschriebenen Lappen und aus einem links gelegenen weit größeren Lappen. An älteren Stadien kommt es zur Verschmelzung aller drei Amnionlappen zu einer Amnionfalte, die den Keimstreifen von hinten und etwas von den Seiten umgibt und weiter gegen die Ventralseite des Eies vorwächst. Da sich am Hinterende des Eies links der linke Amnionlappen, wie auch der viel mächtigere dritte Amnionlappen entwickelt, während rechts nur der rechte Amnionlappen zur Entwicklung gelangt, sind wir zur Annahme berechtigt; daß die hintere Amnionfalte größtenteils aus der linken Partie des hinteren Keimectoderms aufgebaut wird, während die rechte einen geringeren Anteil daran hat.

Nachdem die hintere Amnionfalte schon mächtiger entwickelt erscheint, kommt es auch zur Anlage der seitlichen Amnionfalten. Sie entwickeln sich im Anschluß an die hintere Amnionfalte und treten somit zuerst in den hinteren Partien des Keimstreifens zum Vorschein, von wo sie sich langsam nach vorn verbreiten. In ihrer ersten Anlage haben sie das Aussehen von zwei über das Niveau der Eioberfläche

erhobenen Wülsten, die knapp am Keimstreifen zu beiden Seiten zu liegen kommen. Fig. 8 zeigt uns einen Querschnitt von einem Stadium, an welchem sie noch ganz schwach angedeutet sind. Die äußere Wand dieser Wülste ist aus einem platten Epithel aufgebaut, während die innere aus bedeutend höheren Zellen zusammengesetzt ist. Da die innere Wand uns die eigentliche Amnionlamelle darstellt, während die äußere der künftigen Serosa angehört, so ist es klar, daß die erste dem Keimectoderm entstammt, während letztere sich bloß aus dem Hüllenectoderm entwickelt. Es besteht somit in der Entwicklung der seitlichen Amnionfalten und der hinteren Amnionfalte eine gewisse Differenz, die sich darin kennzeichnet, daß, während bei der letzteren nicht nur die innere Wand der Amnionfalte, sondern auch teilweise die äußere aus Keimectodermzellen zusammengesetzt ist, sich das Keimectoderm beim Aufbau der ersteren nur auf die innere Lamelle beschränkt. Im Gastrulationsvorgang hat sich an diesen Stadien wenig geändert. Im hinteren Keimstreifenabschnitt und im vorderen blieben die Verhältnisse ganz wie vorher, nur im mittleren erscheint die Gastralrinne, wie sich dies aus Fig. 8 ergibt, geschlossen, wobei aber das in Entwicklung begriffene untere Blatt noch einen sehr innigen Zusammenhang mit dem Ectoderm aufweist. Das untere Blatt besitzt an Querschnitten die Form eines Zellenhaufens, der an derselben Stelle liegt, wo vorher die Gastralrinne vorhanden war und sich noch gar nicht auf die Seiten des Keimstreifens ausbreitet.

An Stadien, an welchen sich die hintere Amnionfalte auf die Ventralseite des Eies umbiegt und nach vorn zu wachsen beginnt, verhalten sich, wie bekannt, die Keimstreifen sehr verschieden, denn während sich manche von ihnen der Länge nach ausstrecken und erst sekundär in die Dorsalkrümmung übergehen, bleiben andre in ihrer früheren Lage ungestört. Am lehrreichsten erscheinen Querschnittserien durch gerade gestreckte Keimstreifen, die wir vor allem ins Auge fassen wollen. Sie zeigen uns sowohl in der Entwicklung der Amnionfalten, wie auch der Gastrulation ganz bedeutende Fortschritte: Während die Gastralrinne in der mittleren Partie des Keimstreifens vollkommen verschwunden ist, sehen wir sie längs des hinteren Keimstreifenabschnittes an diesem Stadium viel stärker entwickelt. Sie hat im allgemeinen an Tiefe zugenommen und erscheint am tiefsten eine kurze Strecke vor dem hinteren Ende des Keimstreifens, von welcher Stelle sie nach vorn und nach hinten immer seichter wird. An den Stellen, wo die Gastralrinne eine größere Tiefe erreicht, ist sie schmaler, aber an andern, wo die Einstülpung seichter ist, stehen ihre Ränder weiter voneinander ab. Auf

Grund von lückenlosen Querschnittserien kann man ganz sicher behaupten, daß die Gastralrinne nach hinten bis zum Ende des Keimstreifens reicht und hier unmittelbar in die Amnionlamelle übergeht. Fig. 19 zeigt uns einen Querschnitt durch die hintere Region des Keimstreifens. Wir sehen hier, daß das Lumen der Gastraleinstülpung gegen die Amnionhöhle schmaler, gegen den Dotter aber keulenartig erweitert ist. Die Seitenplatten sind verhältnismäßig schmal und ungleich breit, indem die linke die rechte etwas an Breite übertrifft. Diese Asymmetrie in der Entwicklung der Seitenplatten, die seitens FRIEDERICH'S oft hervorgehoben wurde, konnte ich auch in vielen Fällen wahrnehmen, und ich muß hinsichtlich dieser Frage seinen Angaben vollkommen beistimmen. Die Seitenplatten, die hier aus einem hohen cylindrischen Epithel aufgebaut sind, gehen zu beiden Seiten ohne scharfe Grenze in die Amnionlamelle über, welch' letztere ihnen an Dicke vollkommen gleich steht und dadurch ihre Angehörigkeit zum Keimectoderm aufs deutlichste zutage legt. In der mittleren Partie des Keimstreifens dauert die Zellenwucherung fort, und sie scheint sogar an Intensität zugenommen zu haben. Fig. 9 zeigt einen Querschnitt durch die nämliche Region. Wir sehen hier, daß die Seitenplatten sich an der Eioberfläche geschlossen haben, längs der Mediane aber ohne Grenze in das untere Blatt übergehen. Letzteres hat die Gestalt einer ovalen Zellenanhäufung, die ziemlich weit in den Dotter hineinragt. Wir sehen auch an dieser Figur, daß die Entwicklung der seitlichen Amnionfalten bedeutend vorgeschritten ist und daß es zur Ausbildung mächtiger Amnionwülste kam, die sich medianwärts einkrümmen. Ihre äußere Wand besteht, wie vorher, nur aus Hüllenectoderm, während die innere viel dicker ist und fast ohne Grenze in die Seitenplatten des Keimstreifens übergeht. Im ersten Drittel des Keimstreifens treffen wir wiederum eine Rinne an, die aber im allgemeinen seichter als die im hinteren Abschnitt des Keimes ist. Sie erreicht ihre größte Tiefe in der hinteren Kopflappenregion, während sie nach vorn und hinten allmählich seichter wird. Längs dieser Gastralrinne wird die median liegende Epithelpartie unter die Eioberfläche verdrängt und bildet die Anlage des sog. unteren Blattes. Fig. 22 und 21 stellen uns Querschnitte durch die Kopffregion dar. Der mehr hintere Querschnitt auf Fig. 21 zeigt uns die Gastralrinne ganz deutlich, wobei ihr Boden etwas dicker von den Seitenwänden und Seitenplatten erscheint; es muß also wahrscheinlich auch hier neben einer Zelleneinstülpung auch eine Zellenwucherung stattfinden. Der mehr vordere Querschnitt auf Fig. 22 zeigt uns die Gastralrinne ganz schwach entwickelt. Eines muß hinsichtlich

der Gastralrinne im vorderen Keimstreifendrittel hervorgehoben werden, nämlich dies, daß hier diese nicht wie am Hinterende bis an den Rand des Keimstreifens reicht, sondern eine kurze Strecke zuvor aufhört, an welcher Stelle es (Fig. 12) zu einer regeren Wucherung der Zellen kommt, die teilweise nach vorn verschoben werden. An diesen Schnitten können wir auch die Entwicklung der vorderen Amnionfalte studieren, die hier schon etwas vorgeschritten erscheint. Ähnlich wie bei andern Insekten legt sie sich in Form von zwei Wülsten an, die vor und an den Seiten der Kopflappen zum Vorschein kommen und sich später zu einer Falte vereinigen. Diese Falte ist schon auf einer kurzen Strecke entwickelt, auf Fig. 22 haben wir sie quer getroffen. Wir sehen hier, daß die Amnionlamelle auch in dieser Eiregion aus cylindrischem Keimectodermepithel aufgebaut ist und ohne Grenze in die Seitenplatten des Keimstreifens übergeht. Nach hinten schließt die vordere Amnionfalte an die seitlichen Amnionfalten an, und der Querschnitt auf Fig. 21 befindet sich etwa auf der Höhe, wo die erstere in die letzteren übergeht. Die Seitenfalten sind hier viel mächtiger wie in der mittleren Partie des Keimstreifens entwickelt und krümmen sich medianwärts gegenseitig zu. Vergleichen wir die vordere Amnionfalte auf diesem Stadium mit der hinteren, so ergeben sich, abgesehen von der Größendifferenz, gewisse Unterschiede in ihrem Bau: Die erste erscheint in dorsoventraler Richtung dünn, indem die innere und äußere Lamelle dicht aneinander anliegen, die zweite weist dagegen in der nämlichen Richtung eine viel bedeutendere Dicke auf, die durch das Eindringen des Dotters zwischen die äußere und innere Lamelle bedingt wird.

An diesem Stadium erreicht die Gastralrinne sowohl vorn wie auch hinten ihre größte Tiefe, die aber, worauf ich aufmerksam machen will, oft ziemlich starken individuellen Schwankungen unterliegt. In den meisten Fällen ist ihr Bau so, wie dies vorher dargestellt wurde, in einigen konnte ich sie sowohl im ersten wie auch im letzten Keimstreifendrittel an manchen Eiern viel tiefer finden. Auf Fig. 17 ist ein Querschnitt durch den hinteren Keimstreifenabschnitt abgebildet, an welchem die Gastraleinstülpung viel mächtiger entwickelt ist wie auf Fig. 19. Der ventrale, der Amnionhöhle zugekehrte Teil der Gastralrinne ist eng und sieht am Querschnitt kanalartig aus, dorsal erweitert er sich dagegen bedeutend und geht in ein geräumigeres Lumen über. Die seitlichen Wände der Gastraleinstülpung sind aus einer Zellschicht aufgebaut, während am Boden die Zellen oft übereinander gedrängt sind, wodurch dieser Teil der Gastralrinne etwas dicker erscheint. Im Vergleich mit Fig. 19 sind auf Fig. 17 auch die ectodermalen

Seitenplatten viel breiter, und ihr Epithel ist aus höheren Zellen zusammengesetzt wie das des Amnions.

Ganz ähnlich wie bei den gerade gestreckten Keimstreifen verläuft der Gastrulationsvorgang in diesem Stadium auch bei den eingekrümmten, so daß wir auf eine nähere Beschreibung dieses Prozesses bei den letzteren verzichten können.

An älteren Stadien ist die Gastralrinne im vorderen Eidrittel fast vollkommen verschwunden, nur in der Kopfplattenregion kann man noch eine ganz seichte Rinne wahrnehmen, deren Boden sehr dick ist, was auf eine rege Zellenwucherung hindeutet. In der weiter nach hinten gelegenen Region, wie auch in der ganzen mittleren Partie des Eies hat der unter das Ectoderm verdrängte Zellenstrang an Querschnitten die Form eines ovalen oder keilförmigen Gebildes, welches ventral ohne Grenze in das Ectoderm übergeht, während es dorsalwärts in den Dotter vorragt. Fig. 27 stellt uns einen Querschnitt durch das letzte Eidrittel dieses Stadiums, an welchem der dorsalwärts stärker eingekrümmte Keimstreifen zweimal getroffen wurde, dar. Von der Ventralseite sehen wir den Querschnitt durch den hinteren Teil der mittleren Keimstreifenregion, wo der Gastrulationsvorgang solche Verhältnisse darstellt, wie dies eben beschrieben wurde, von der Dorsalseite haben wir aber den Querschnitt durch den hinteren Abschnitt abgebildet. Wir sehen, daß sich die Gastralrinne hier noch erhalten hat und daß sie dieser in dem jüngeren Stadium (Fig. 18) fast vollkommen gleich ist; nur die ectodermalen Seitenplatten haben sich etwas verbreitert und die Amnionhöhle in dorsoventraler Richtung abgeflacht. An diesem Stadium kam es auch schon zur Vereinigung sämtlicher Amnionfalten, die an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Keimstreifendrittel stattgefunden hat. Durch die Vereinigung der Amnionfalten kam es zur Entwicklung des Amnions, das jetzt den ganzen Keimstreifen von seiner Ventralseite umgibt. Die Einkrümmung und das Längenwachstum des Keimstreifens verursachte eine Dehnung des Amnions, wodurch sein Aussehen etwas geändert wurde. Während es nämlich in der vorderen und hinteren Keimstreifenregion seine frühere Dicke noch beibehalten hat, erscheint es längs der mittleren Keimstreifenpartie schon viel dünner und aus kubischen oder platten Zellen zusammengesetzt, wie wir dies am ventral liegenden Querschnitt auf Fig. 27 sehen können. Durch das an älteren Stadien fortschreitende Längenwachstum des Keimstreifens wird das Amnion noch stärker gedehnt und verwandelt sich endlich auf seiner ganzen Länge in ein dünnes Häutchen, das aus spindelartig ausgezogenen Zellen aufgebaut ist.

Ein älteres Entwicklungsstadium zeigt in dem Gastrulationsvorgange insoweit einen Fortschritt, daß sich hier auch im hinteren Abschnitte die Gastralrinne geschlossen hat. Während aber in den übrigen Keimstreifenregionen gleichzeitig mit dem Verlöten der Blastoporusränder auch das Lumen der Einstülpung verschwindet, bleibt letzteres in dieser Gegend noch eine gewisse Zeit erhalten. Fig. 10 stellt uns einen Querschnitt durch die hintere Keimstreifenpartie dar. Es kam hier zur Verlötung der Blastoporusränder nur in dem der Amnionhöhle zugekehrten Teil, während der mehr dorsal gelegene Abschnitt der Gastralrinne sich erhalten hat und jetzt die Form eines rundlichen, allseitig begrenzten Lumens besitzt. Da sich dieses auf einige Schnitte nach vorn und nach hinten zu erstreckt, sind wir berechtigt, den hinteren Abschnitt des unteren Blattes als ein röhrenförmiges, luminöses Gebilde anzusehen, wobei wir dem Lumen den morphologischen Wert einer Urdarmhöhle beilegen möchten. Im übrigen hat sich am Keimstreifen wenig geändert, nur auf der Höhe der Kopflappen, an der Stelle, wo sich zukünftig das Stomodäum entwickelt, erscheint das noch mit dem Ectoderm zusammenhängende untere Blatt etwas stärker entwickelt. Fig. 15, die einen Querschnitt aus dieser Region darstellt, zeigt uns das untere Blatt in Form einer größeren Zellenanhäufung, welche den Dotter vom Keimstreifen teilweise zurückgedrängt hat. Von einer Gastralrinne ist hier keine Spur mehr geblieben.

Durchmustern wir Querschnittserien durch ein etwas älteres Stadium, so erkennen wir, wie uns dies Fig. 16 zeigt, daß die Urdarmhöhle vollkommen verschwunden ist. Der dorsal gelegene Querschnitt auf Fig. 16, welcher eben den hinteren Keimstreifenabschnitt getroffen hat, zeigt uns das untere Blatt in Form einer kompakten Zellenmasse, die nach unten in den Dotter eingekeilt ist, aber nach oben ohne jede Grenze in das Ectoderm übergeht. Ähnliche Verhältnisse herrschen auch zwischen den Keimblättern in der mittleren Keimstreifenregion, worüber uns der ventral gelegene Querschnitt auf Fig. 16 belehrt. In dem vorderen Keimstreifendrittel kam es darunter zur Trennung beider Keimblätter, indem zwischen Ectoderm und dem unteren Blatte eine deutliche Grenze zum Vorschein kam.

Diese Trennung beider Keimblätter schreitet in den älteren Stadien fort, indem sich zwischen ihnen eine Grenze zuerst in der mittleren Partie des Keimstreifens entwickelt und erst zuletzt auch im hinteren Abschnitte. Hand in Hand damit, wie die Grenze zwischen dem Ectoderm und dem unteren Blatte zum Vorschein tritt, ändert letzteres seine Form. Von einem rundlichen, median liegenden Zellenstrang

wandelt es sich größtenteils in eine Platte um, die auf beiden Seiten des Keimstreifens sich verbreitet und somit seine ganze Breite einnimmt. Fig. 14, 25 und 24 illustrieren uns diese Verhältnisse. Fig. 25 zeigt uns einen Querschnitt durch die mittlere Keimstreifenregion, an welcher das untere Blatt aus einer Zellschicht aufgebaut ist, die an Breite dem Ectoderm wenig nachsteht. Fig. 14 stellt uns einen Querschnitt durch den hinteren Teil der Kopflappenregion vor. Hier kann man am unteren Blatte drei Abschnitte unterscheiden, nämlich zwei lateral gelegene, die aus einer Zellschicht aufgebaut, und einen dickeren medianen, der aus mehreren übereinander liegenden Zellen zusammengesetzt ist. Fig. 24 illustriert uns endlich einen Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens, wo das untere Blatt etwas stärker entwickelt ist und das vorgewölbte Ectoderm von innen erfüllt. Rekonstruieren wir auf Grund von Querschnittserien die Form des unteren Blattes auf diesem Stadium, so ergibt sich folgendes: In dem vorderen Teil der Kopflappenregion ist es plattenartig, in dem hinteren dieser wird es dreiteilig, in der ganzen mittleren Region hat es die Gestalt einer Platte, und am Hinterende bildet es eine größere Anhäufung.

Während der weiteren Entwicklung differenziert sich das untere Blatt längs der ganzen mittleren Region bis knapp an das Hinterende in drei Streifen, von denen der mittlere aus einer Zellschicht besteht, während die seitlichen dicker und aus zwei Zellschichten zusammengesetzt sind. Fig. 35 stellt uns einen Querschnitt durch die mittlere Region des Keimstreifens dar, und wir können an ihr deutlich im unteren Blatt die mediane einschichtige Platte von den seitlich gelegenen zweischichtigen Zellensträngen unterscheiden. Dieser median gelegene dünnere Streifen geht nach vorn und nach hinten in die etwas stärker ausgebildeten, vorher beschriebenen Zellenanhäufungen über, während die Seitenplatten der mittleren Keimstreifenpartie als Fortsetzung der schon vorher erwähnten, lateral gelegenen Abschnitte in der Kopfregion aufzufassen sind.

Um in den vorher eingehend beschriebenen Gastrulationsvorgang eine bessere Einsicht zu gewinnen, erlauben wir uns ihn folgendermaßen kurz zusammenzufassen: Der Gastrulationsvorgang kommt bei *Donacia* durch eine rinnenartige Einstülpung zustande, die sich von der Stelle, wo das Stomodäum angelegt wird, bis an das hintere Ende des Keimstreifens erstreckt, aber nicht in allen Keimstreifenregionen gleichzeitig auftritt. Zuerst entwickelt sie sich in der mittleren Keimstreifenregion, später verbreitet sie sich auf den hinteren Abschnitt des Keimstreifens, und erst zuletzt, nachdem sie in der mittleren Keimstreifenpartie schon

vollkommen verschwunden ist, erscheint sie auch im ersten Keimstreifen-drittel. An älteren Stadien kommt es dann zum Abschluß der Blastoporusränder zuerst in der Kopflappenregion und zuletzt im letzten Keimstreifendrittel, wo sich im Bereiche des unteren Blattes noch ein Lumen erhält, welches als Urdarmhöhle aufzufassen ist. Nachdem dieses Lumen verschwunden ist, kommt zwischen dem Ectoderm und dem unteren Blatte eine deutliche Grenze zum Vorschein, die wir zuerst in der mittleren, später in der vorderen und zuletzt in der hinteren Keimstreifenpartie zu Gesicht bekommen. Damit ist die vollkommene Abschnürung des unteren Blattes vollzogen; letzteres ist als primäres Entoderm zu deuten. Dieses differenziert sich in einen median liegenden Streifen, der nach vorn und hinten in zwei Zellenanhäufungen übergeht, — das sekundäre Entoderm — und in zwei seitliche Streifen, die das Mesoderm darstellen. Auf die Frage über den morphologischen Wert des unteren Blattes und seiner Differenzierungsprodukte näher einzugehen, halte ich an dieser Stelle für überflüssig, da ich meine diesbezüglichen Anschauungen, die von denen vieler neuerer Autoren differieren, schon in meiner früheren Arbeit, vor einem Jahre, eingehender zu begründen trachtete.

Es bleibt uns nur noch in diesem Kapitel übrig, unsre Angaben mit denen FRIEDERICH'S zusammenzustellen, den Gastrulationsvorgang, die Hüllenbildung und die Differenzierung des primären Entoderms mit den analogen Vorgängen bei andern Coleopteren und teilweise bei andern Insektengruppen zu vergleichen und alle Eigentümlichkeiten der *Donacia*-Entwicklung hervorzuheben. Es fragt sich nun vor allem, ob sämtlichen bis jetzt untersuchten Coleopteren eine Gastralrinne zukommt oder nicht? Soweit mir die betreffende Literatur bekannt ist, kann ich nur drei Fälle angeben, wo eine solche nicht beobachtet wurde, nämlich LECAILLON konnte sie bei *Agelastica* und *Gastrophysa* und CZERSKI bei *Meloe violaceus* nicht feststellen, sonst wurde sie bei allen übrigen Species beobachtet, und sie kann somit als eine stark in dieser Insektengruppe verbreitete Erscheinung angesehen werden. Nach den Angaben CZERSKI'S entsteht das untere Blatt bei *Meloe* nur durch Zellenwucherung, während LECAILLON den nämlichen Vorgang folgendermaßen beschreibt: »Chez l'*Agelastica alni*, il se produit probablement une prolifération cellulaire, et, chez le *Gastrophysa raphani* une bande cellulaire qui se détache sur ses bords pour pénétrer à l'intérieur.« Dagegen eine rinnenartige Einstülpung konnte KOWALEWSKI und HEIDER bei *Hydrophilus*, GRABER bei *Lina* und *Melolontha*, NUSBAUM bei *Meloe proscarabaeus*, LECAILLON bei *Clythra laeviuscula*,

Chrysomela menthastri, *Lina tremulae* und *Lina popouli*, FRIEDERICHS und ich bei *Donacia* und WHEELER bei *Doryphora* feststellen. LECAILLON betont deutlich: »Comme on l'a vu, il apparaît une invagination typique sous forme de gouttière chez le *Clythra* . . ., *Chrysomela* . . ., *Lina* . . .«. Ihre Anlage und ihr Abschluß gestalten sich aber bei verschiedenen Coleopterenspecies ziemlich ungleich. Im Gegensatz zu meinen Angaben, wo ich von einer Gastralrinne in der mittleren Keimstreifenpartie spreche und sie abbilde, schildert FRIEDERICHS bei *Donacia* den nämlichen Vorgang folgendermaßen: »Der Beginn der Bildung des Mesoderms (FRIEDERICHS deutet die Entwicklung des unteren Blattes nur als Mesodermbildung) . . . setzte etwas hinter der Mitte des Eies ein, indem die Zellen der Mittelplatte einwucherten.« Hinsichtlich des Gastralrinnenabschlusses sind meine Beobachtungen auch nicht vollkommen mit den seinigen einig. An einem Stadium, an welchem der hintere Abschnitt schon etwas dorsalwärts eingeschlagen ist, findet FRIEDERICHS die Gastralrinne geschlossen. Er sagt das ausdrücklich: »Die Seitenplatten sind hier bereits über dem Mesoderm geschlossen.« Nach meinen Angaben dauert aber, was ich auch auf Figuren dargestellt habe, die Gastralrinne noch fast während der ganzen Dorsalkrümmung und verschwindet erst, nachdem die letztere ihrem Maximum nahe steht. Auch von einem Lumen im Bereiche des unteren Blattes finden wir bei FRIEDERICHS keine Erwähnung. Diese Verschiedenheit zwischen meinen und den FRIEDERICHSSchen Angaben könnte nur, wie mir scheint, dadurch erklärt werden, daß dem letztgenannten Autor (wie wir vermuten) vielleicht manche Zwischenstadien unbekannt blieben, wodurch eben die Vorstellung des ganzen Gastrulationsvorganges nicht hinreichend genau ausfallen konnte.

Bei *Meloe proscarabaeus* beschreibt NUSBAUM den Gastrulationsvorgang in folgenden Worten¹: Gastrulacya występuje na całej długości paska zarodkowego; w tylnej i środkowej części paska . . . formuje się . . . rynienka, na mniej więcej zaś jednej trzeciej przedniej części paska zarodkowego nie tworzy się rurka, lecz entoderma oddziela się w postaci pełnego sznurka komórek.« Über den Abschluß der Gastralrinne sagt er²:

¹ »Die Gastrulation findet längs des ganzen Keimstreifens statt; in der mittleren und hinteren Region des Keimstreifens kommt es zur Entwicklung einer Gastralrinne, im ersten Keimstreifendrittel differenziert sich das Entoderm in Form eines kompakten Zellenstranges, während eine Rinne fehlt.«

² »Zum Abschluß gelangt die Gastralrinne zuerst am Hinterende, später in der mittleren Region, in der Mitte des hinteren Keimstreifenabschnittes schließt sich der Blastoporus zuletzt.«

»...zamykanie się rowka odbywa się najwcześniej na samym tyle, później... bliżej przedniego końca rowka...; po środku tylnej okolicy paska... rowek zamyka się... najpóźniej.« Im Vergleich mit der Gastrulation bei *Donacia* zeigt *Meloe* folgende Unterschiede: Es fehlt ihr die Gastralrinne im ersten Eidrittel, und ihr Abschluß zeigt sich zuerst am Hinterende, während er bei *Donacia* eben zuletzt dort zustande kommt. Viel mehr Ähnlichkeit mit *Donacia* zeigt der nämliche Vorgang bei *Clythra* (nach den Angaben LECAILLONS): »Au debut la bande mésodermique partiellement invaginée offre l'aspect d'une large gouttière qui s'étend en longueur sur presque toute la face ventral de l'embryon.« Und eine Seite weiter lesen wir: »Cette fermeture de la gouttière mésodermique se fait à peu près simultanément sur toute la région moyenne ventrale; en avant et en arrière par suite des phénomènes spéciaux qui se produisent dans ces régions, la fermeture est plus tardive.« Wir sehen also, daß hinsichtlich der Länge der Gastralrinne und ihres Abschlusses *Donacia* und *Clythra* sich sehr nahe stehen. Ähnlich wie bei *Donacia* entwickelt sich das untere Blatt nicht nur durch Einstülpung, sondern auch durch Zellenwucherung am Boden der Gastralrinne, was in der Arbeit LECAILLONS auch an einigen Stellen angedeutet ist. Dieselbe Ähnlichkeit wie *Clythra*, zeigt mit der Gastrulation bei *Donacia* auch *Hydrophilus* (HEIDER), bei welcher letzterer Form nach dem Abschlusse des Blastoporus auch noch ein Lumen im Entoderm zu sehen ist, welches erst später verschwindet.

Wir wenden uns jetzt der Frage zu, welcher Teil des Keimectoderms am Aufbau des primären Entoderms in der mittleren Keimstreifenregion bei Coleopteren beteiligt ist, ist es nur die Mittelplatte oder sind es vielleicht teilweise auch die Seitenplatten? LECAILLON äußert sich darüber folgendermaßen: »La bande médiane s'invagine, tandis que les bandes latérales se rapprochent et s'unissent sur la ligne médiane ventrale pour constituer une couche unique qui se place au dessus de la bande mésodermique invaginée.« Ähnliches finden wir in der Arbeit HEIDERS: »Der nächste... Vorgang ist nun der, daß die in Rede stehende Platte in die Tiefe rückt und sich zu einem Rohr einkrümmt.« Ähnliches sagt weiter FRIEDERICHS: »Die Seitenplatten tragen später zur Bildung des Amnions bei und liefern samt der Serosa die Anlage des... Ectoderms, die Mittelplatte des Mesoderms.« Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich diesen Angaben nicht vollkommen beistimmen, indem ich wiederholte Male an Querschnittserien den Anteil der Seitenplatten neben dem der Mittelplatte am Aufbau des Entoderms beobachten konnte; an der Grenze der Mittelplatte findet nämlich in

den Seitenplatten eine Zellenwucherung statt, die zur Vergrößerung des entodermalen Zellenmaterials beiträgt. Hinsichtlich dieser Frage befinde ich mich in Übereinstimmung mit den Angaben HEYMONS', der auch bei Insekten mit wohl entwickelten Mittel- und Seitenplatten den Anteil letzterer sicher stellt. So sagt er über die Gastrulation von *Phyllodromia*: »Die Mesodermbildung . . . beginnt . . . in den Seitenplatten Erst später . . . trennen sich im Bereiche der Mittellinie ebenfalls Mesodermelemente ab.« Und ähnliches finden wir in seiner Arbeit auch über die Gastrulation bei *Gryllotalpa*.

In bezug auf die weitere Entwicklung des unteren Blattes sind heute zweierlei Ansichten herrschend. Während nach den Angaben mancher Autoren sich dieses nur in zwei seitlich gelegene Streifen differenzieren soll, die sämtlich das Material für die künftigen Mesodermdivertikel liefern, beschreiben andre noch einen medianen Streifen, der zwischen den seitlichen zu liegen kommt und der sich durch seinen Bau deutlich von den zwei übrigen unterscheidet. Zu den ersteren gehört GRABER, der zwar die Entwicklung des unteren Blattes als einen Gastrulationsvorgang deutet, dennoch aber als Entoderm nur die an den beiden Keimstreifenpolen gelegenen, bei vielen Insekten beschriebenen stärkeren Zellenanhäufungen betrachtet, während die ganze mittlere Keimstreifenpartie vollkommen des Entoderms entbehren und nur Mesoderm besitzen soll. Auf Grund seiner Untersuchungen an *Lina* kommt er zum Schluß: »Die Ptychoblastmetameren sind bei *Lina* alle mit Ausnahme . . . des procephalen und analen Abschnittes rein mesodermatische Bildungen . . . während die genannten zwei Segmente . . . außer dem Mesoderm . . . zugleich die Entodermanlage enthalten.« Diese Anschauung äußerte schon vorher KOWALEWSKY und andre ältere Forscher, und ihnen hat sich später auch WHEELER auf Grund seiner Untersuchungen an *Doryphora* angeschlossen. Diesen Anschauungen konnte RABL, obwohl nicht auf eigne Studien gestützt, eine andre Meinung entgegenstellen: »Das Mesoderm besteht . . . aus zwei symmetrischen Platten, die den schmalen medianen Entodermstreifen zwischen sich fassen.« Die erste sichere Tatsache, die die theoretischen Vermutungen RABLS bestätigte, gab uns NUSBAUM, indem er bei *Meloe* einen medianen Streifen feststellen konnte, der nicht zum Aufbau der Mesodermdivertikel aufgebraucht wird. Eine Dreiteilung des unteren Blattes hat später HEYMONS bei Dermapteren und Orthopteren festgestellt, und dieselben Verhältnisse konnten später LECAILLON und CZERSKI an einigen Coleopteren species beobachten. Aus drei Streifen ist ferner das untere Blatt, wie ich mich überzeugt habe, auch bei den

Lepidopteren zusammengesetzt, was später SCHWANGART bei *Endromis* gesehen hat. Auf Grund meiner letzten Untersuchungen an *Donacia* kann ich auch die Dreiteilung des unteren Blattes bestätigen, wobei ich mich mit FRIEDERICH'S in Übereinstimmung befinde. Meine Angaben differieren von den seinigen nur insofern, daß er an den beiden Enden des Keimstreifens keine stärkeren Zellenansammlungen beobachten konnte, während ich mich von ihrer Anwesenheit aufs sicherste überzeugt und sie auf Figuren abgebildet habe. Obwohl nun die Annahme, daß das untere Blatt aus drei Streifen zusammengesetzt ist, in den letzten Zeiten immer mehr Anhänger zählt, bleibt doch die Frage über den morphologischen Wert dieses Keimblattes noch immer strittig, und nur das genaue Erforschen seines Anteiles am Aufbau des Embryos wird vielleicht in der Zukunft eine einige Auffassung ermöglichen.

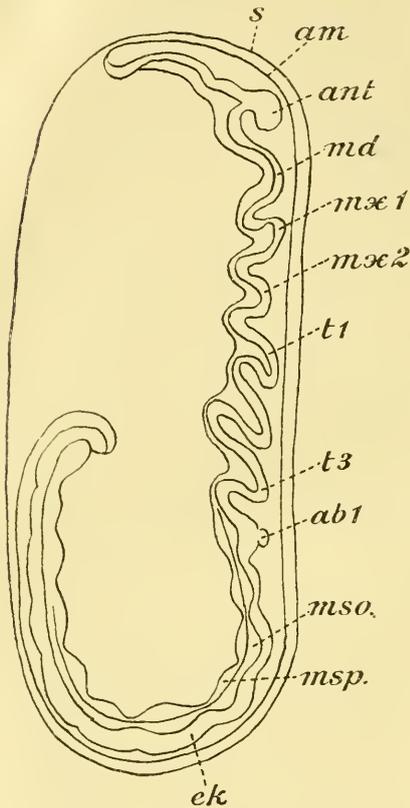
Die Entwicklung der Eihüllen bietet bei *Donacia* eine Reihe von Vorgängen, die, wie mir scheint, bei andern Insekten nicht vorkommen und die als charakteristisch für diese Species angesehen werden müssen. Hier ist vor allem die Ausbildung der hinteren Amnionfalte zu erwähnen, die, wie bekannt, in den jüngeren Stadien einen paarigen Bau aufweist, aber später dreilappig erscheint, wobei alle drei Lappen an noch älteren Stadien miteinander verschmelzen und die Amnionfalte ihr definitives Aussehen gewinnt. Aus den Angaben FRIEDERICH'S scheint es sich zu ergeben, daß er die Anlage der vorderen Amnionfalte als unpaarig betrachtet, während ich sie als paarig sicher feststellen konnte und mich hinsichtlich dieser Frage in Übereinstimmung mit NUSBAUM, HEYMONS u. a. befinde. Daß das gesamte Amnion sich aus dem Keimectoderm entwickelt, haben FRIEDERICH'S und ich hinreichend bewiesen, und eine ähnliche Meinung treffen wir in der Arbeit GRABER'S: »Von den beiden Lamellen dieser Falte (d. i. der Amnionfalte), entsteht nun im allgemeinen die innere oder die entoptychische Lamelle ganz oder doch zum Teil aus der Blastozone.« Solche Verhältnisse hat GRABER bei *Lina*, *Melolontha* und *Pyrhocoris*, PATTEN bei Phryganiden und HEIDER bei *Hydrophilus* beobachtet. Im Gegensatz dazu scheint in manchen Fällen das Amnion dem Hüllentoderm zu entstammen, was nach den Angaben KOWALEWSKY'S und TICHOMIROV'S und den meinigen bei den Lepidopteren Platz hat. In der Arbeit HEYMONS' ist die Entwicklung der Amnionfalten ganz kurz gefaßt, so daß wir uns über ihre Herkunft keine genauere Vorstellung machen können; und doch wäre bei *Forficula* und bei manchen Orthopteren, die, wie bekannt, deutlich eine Mittelplatte und zwei Seitenplatten aufweisen, ein genaueres Studium dieses Vorganges ziemlich interessant.

Die phylogenetische Entwicklung der Eihüllen bei den Insekten wurde seitens HEYMONS' vollkommen klar gelegt, und wir möchten in der keimectodermalen Herkunft des Amnions bei vielen Formen einen Beweis dafür sehen, daß sich während der phylogenetischen Entwicklung der Tracheaten ein großer Teil des Keimectoderms in provisorische Hüllenlamellen, das Amnion und die Serosa, umdifferenziert hat, die vom Aufbau des Embryos ausgeschlossen sind.

VI. Differenzierung des Mesoderms, Entwicklung des Darmtractus und der Blutzellen.

Sobald die Differenzierung des primären Entoderms in das mediane, sekundäre Entoderm und die lateralen Mesodermstreifen eingetreten ist, findet gleich darauf im Bereiche des Mesoderms eine Differenzierung desselben statt. Wie wir es schon aus dem vorigen Kapitel erfahren haben, erscheinen die lateralen Mesodermstreifen zweischichtig, hier muß nun bemerkt werden, daß dieser zweischichtige Bau nicht in allen Keimstreifenregionen mit derselben Deutlichkeit zu erkennen ist. Zuerst und am deutlichsten werden wir seiner in den ersten Abdominalsegmenten gewahr, während in den hinteren Abdominalsegmenten, sowie auch in der thoracalen Region, das Mesoderm den medianen einschichtigen Entodermstreifen zwar bedeutend an Dicke übertrifft, seine Elemente aber gar keine epitheliale Anordnung zeigen, sondern ganz unregelmäßig übereinander zu liegen kommen. An etwas älteren Stadien tritt schon deutlich der metamere Bau des Mesoderms auf. Die zuerst fast überall gleich dicken Mesodermstreifen erscheinen auf der Höhe einzelner Körpersegmente mächtiger entwickelt, während sie in den intersegmentalen Partien eine viel geringere Dicke aufweisen. Auf der Höhe der Thoracalregion sind die segmentalen Mesodermanschwellungen, wie vorher, aus unregelmäßig über- und nebeneinander liegenden Zellen aufgebaut, dagegen bleibt in der Abdominalpartie nach eingetretener Mesodermsegmentierung der zweischichtige Bau der lateralen Mesodermstreifen erhalten. Besichtigen wir an Längsschnitten das schon deutlich segmentierte Mesoderm in der Abdominalregion (Textfig. XIV), so erkennen wir, daß es sowohl in den segmentalen wie auch in den intersegmentalen Partien zweischichtig ist, nur sind in den ersteren beide Zellschichten aus kubischen Elementen aufgebaut, wodurch ihre bedeutendere Dicke bedingt wird, während in den letzteren die nämlichen Schichten ein stark abgeplattetes Epithel aufweisen. In der gnathalen Region tritt die Mesodermsegmentierung ganz deutlich zum Vorschein, indem einem jeden Ectodermsegment ein Mesodermmetamer

zukommt, in der procephalen Region ist dagegen der metamere Bau des Mesoderms etwas verwischt. Das Mesoderm erscheint auf der Höhe des Präantennalsegments einschichtig und geht allmählich ohne scharfe Grenze in das mehrschichtige Mesoderm im Antennensegment über; viel deutlicher ist



Textfig. XIV.

Schematisierter Längsschnitt (aus einigen Schnitten kombiniert), durch ein Ei; s, Serosa; am, Amnion; ant, Antenne; md, Mandibel; mx₁, erste, mx₂, zweite Maxille; t₁, erstes, t₃, drittes Thoracalbein; ab₁, Anhang am 1. Abdominalsegment; mso, somatisches; msp, splanchnisches Mesoderm; ek, Ectoderm.

das zu beiden Seiten der Entodermanhäufung im Intercalarsegment gelegene Mesoderm nach vorn und nach hinten abgegrenzt, wobei es ähnlich den Abdominalsegmenten auch deutlich zwei Zellschichten aufweist. Ähnlich wie bei andern Insekten liegen auch bei *Donacia* die Mesodermmetameren nicht ganz auf derselben Höhe mit den ectodermalen Körperabschnitten, sondern erscheinen etwas nach hinten verschoben, was am deutlichsten an Längsschnitten in den mittleren Abdominalsegmenten zu erkennen ist. Die Mesodermsegmentierung, wie sie eben beschrieben wurde, findet in der procephalen, gnathalen und thoracalen Region, sowie auch in den vorderen und mittleren Abdominalsegmenten fast gleichzeitig statt, dagegen erscheint sie erst später in den letzten Abdominalsegmenten, wo die Mesodermzellen, wie vorher so auch jetzt, keine regelmäßige Anordnung zeigen.

An einem etwas älteren Stadium konnte ich am Mesoderm nur ganz geringe Veränderungen wahrnehmen; im Gegensatz zu dem jüngeren Stadium zeigten die Mesodermmetameren auch in der thoracalen Region einen zweischichtigen Bau; diese Zweischichtigkeit des Mesoderms treffen wir hier aber nicht auf der ganzen Breite der lateralen Mesodermstreifen an,

sondern nur in ihrer seitlichen Partie, während die medianwärts gelegene vollkommen unverändert blieb.

Kurz darauf kommt es zur Entwicklung der Cölomsäcke. Sie erscheinen zuerst in der thoracalen Region, etwas später in den ersten Abdominalsegmenten und zuletzt in den gnathalen und procephalen, sowie auch in den weiter nach hinten gelagerten Abdominalmetameren. In den Thoracalsegmenten besitzen sie an Querschnitten ein rundliches Lumen, welches ganz lateral gelegen ist und dorsal von einer Zellschicht begrenzt wird, während die ventrale und mediane Wand des Cölomsäckchens etwas dicker erscheint und keine deutliche epithelartige Anordnung ihrer Elemente aufweist. Dadurch kam es zur Differenzierung des Mesoderms in ein splanchnisches Blatt, welches die dorsale Wand des Cölomsäckchens aufbaut und in ein somatisches, welches das Cölomlumen lateral und ventral begrenzt und dem Ectoderm anliegt. Etwas anders gestaltet sich die Cölombildung in den ersten Abdominalsegmenten. Wir wissen schon, daß das Mesoderm in dieser Körperregion auf seiner ganzen Breite zweischichtig ist; an der Grenze beider Zellschichten entsteht nun (Fig. 35) in der Mitte des Mesodermmetamers ein enger Spalt, der sich später lateral- und medianwärts verbreitet und welcher zuletzt allseitig von einem einschichtigen Mesodermepithel begrenzt wird. Das Cölomlumen hat hier im Gegensatze zur thoracalen Region an Querschnitten kein rundliches, sondern ein deutlich ovales Lumen, welches im Mesoderm nicht lateral, sondern central zu liegen kommt. Auf ähnliche Weise entwickeln sich die Cölomsäcke auch in den nächsten Abdominalsegmenten, wobei ich das letzte Cölomlumen im neunten Abdominalabschnitt wahrnehmen konnte, während es im zehnten und elften nie zur Entwicklung kommt. Sobald sich die Cölomsäckchen in den mittleren Abdominalsegmenten entwickelt haben, trifft man auch in der gnathalen Körperregion ein Paar von Cölomsäckchen an, welche dem zweiten Maxillarsegment angehören. Die Lage und der Bau dieser Cölomsäckchen sowie auch die Kontur ihrer Lumina gleicht gänzlich den nämlichen Gebilden in den Thoracalsegmenten, so daß ich auf ihre eingehendere Beschreibung verzichte. An etwas älteren Stadien, an welchen schon das letzte abdominale Cölomsäckchen zu erkennen ist, fand ich ein solches auch in der procephalen Keimstreifenpartie; es fiel mir aber schwer seine Lage auf Grund von Quer- und Längsschnittserien genau zu bezeichnen; ich fertigte nun von dieser Keimstreifenpartie eine Wachsplattenrekonstruktion an, aus der sich ergab, daß dies Cölomsäckchen dem Intercalarsegment angehört, und daß es sich folglich aus dem lateral

zur Entodermanhäufung gelegenen Mesodermabschnitt entwickelt. Eine genaue Bezeichnung der Lage dieses Cölomsäckchens schien mir angesichts seines Anteils am Aufbau des Kopfblutgefäßes ziemlich interessant zu sein. Näheres geben wir darüber im folgenden Kapitel an.

Einstweilen wenden wir unsre Aufmerksamkeit den übrigen Cölomsäckchen zu: Sobald ihre Lumina an Größe zugenommen haben, erscheint zu beiden Seiten des Keimstreifens zwischen dem Mesoderm und dem Dotter ein enger Spaltraum, welcher sich längs des ganzen Keimstreifens erstreckt; wir erkennen darin den Epineuralsinus; auf der Fig. 41, die uns einen Querschnitt durch das letzte Thoracalsegment darstellt, haben wir ihn zu beiden Seiten des Keimstreifens angedeutet; dorsal wird er durch den Dotter, lateral aber und ventral vom Mesoderm begrenzt. Das Aussehen des Cölomsäckchens und des mehr median gelegenen Mesoderms hat sich indessen bedeutend geändert. Wir sehen, daß das splanchnische Mesoderm medianwärts eine Gabelung in zwei Lamellen zeigt; eine dieser Lamellen, die als Fortsetzung des mehr lateral am Dotter gelegenen splanchnischen Mesoderms zu betrachten ist, stellt uns die Anlage der Darmmuskelschicht dar, während die zweite nach unten gekrümmte Lamelle, die das Cölom median begrenzt, uns aus der Entwicklung anderer Insekten unter dem Namen Geschlechtsleiste bekannt ist. Das lateral und ventral gelegene somatische Mesoderm hat sich auch in zwei Teile differenziert; wir erkennen eine epithelartig angeordnete Zellschicht, die dem Ectoderm anliegt und medianwärts die Bauchganglien von beiden Seiten umgreift, und eine mehr dorsal gelegene Partie, die von der Ventralseite den Epineuralsinus begrenzt und deren Elemente eine Auflockerung zeigen; erstere bildet die Anlage der künftigen Körpermuskulatur, während letztere den Fettkörper liefert. Dorsal und lateral, an der Grenze, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, erkennen wir eine Zelle, deren Kern etwas größer und heller als der der übrigen erscheint; diese Zelle stellt uns den Cardioblasten dar. Das median liegende Entoderm hat sich in diesem Stadium gar nicht geändert; es besitzt, wie vorher, das Aussehen einer Zellschicht, die dem Dotter eng anliegt und die lateralwärts an die Anlagen der Körpermuskulatur und des Fettkörpers anstößt. Eine ähnliche Differenzierung des Mesoderms, wie sie am dritten Thoracalsegment geschildert wurde, findet auch in allen übrigen, aber nicht gleichzeitig, statt; zuerst wird man diese Vorgänge in der thoracalen Region gewahr, etwas später kann man sie in den ersten Abdominalsegmenten beobachten und zuletzt auch in den weiter nach hinten gelegenen Körperabschnitten.

An älteren Stadien schreitet die Differenzierung des Mesoderms weiter fort. Als Beispiel besichtigen wir einen Querschnitt durch das erste Abdominalsegment, welcher auf Fig. 40 abgebildet ist. Wir sehen hier, daß sich die lateralen Wände des Keimstreifens emporgehoben haben und daß sie den Dotter von den Seiten zu umwachsen beginnen. Die Anlage der Darmmuskelschicht hat sich ein wenig weiter medianwärts erstreckt, und die Geschlechtsleiste erscheint auch etwas mächtiger entwickelt. Das Lumen des Cölomsäckchens hat bedeutend an Größe zugenommen und kommuniziert medianwärts durch einen dünnen Spalt, welchen die Geschlechtsleiste und die Anlage des Fettkörpers begrenzen, mit dem Epineuralsinus. Die Anlage des Fettkörpers hat sich auch bedeutend vergrößert, ihre Zellen erscheinen noch mehr aufgelockert und dringen teilweise in das Cölom hinein. Die Anlage der Körpermuskulatur scheint in zwei Teile differenziert; wir erkennen zu beiden Seiten eine lateral am Ectoderm liegende Zellschicht, die den Anfang der seitlichen dorsoventral verlaufenden Muskeln gibt, und eine mehr median gelegene Zellenplatte, die die Bauchganglien von den Seiten und etwas dorsal umgreift und aus welcher sich die ventrale Längsmuskulatur entwickelt. Im Bereiche des Entoderms sind in diesem Stadium bedeutende Veränderungen sichtbar. Die Entodermzellen haben nämlich ihren epithelialen Verband verloren und eine rundliche Form angenommen; gleichzeitig damit wird der Dotter auch über dem Entoderm etwas vom Keimstreifen zurückgedrängt, wodurch ein Spalt entsteht, welcher lateralwärts in den paarig angelegten Epineuralsinus übergeht und somit ihn in einen unpaarigen Spaltraum umwandelt; der definitiv entwickelte Epineuralsinus, in dessen medianen Partien die Entodermzellen lose nebeneinander zu liegen kommen, erstreckt sich längs des ganzen Keimstreifens und geht lateralwärts in jedem Segment (das Intercalarsegment ausgenommen) in die Lumina der Cölomsäckchen. Die aus dem Epithelverbande losgelösten Entodermzellen stellen uns größtenteils Blutzellen dar, die in die Blutgefäße später eindringen, während ein geringerer Teil ihrer, wie wir dies aus den weiteren Zeilen erfahren werden, zum Aufbau des Mitteldarmepithels beiträgt. Eine ähnliche Differenzierung des Meso- und Entoderms findet auch in allen übrigen Abdominalsegmenten, sowie auch in den Körperabschnitten der gnathalen und thoracalen Region statt. Die Verhältnisse gestalten sich hier nur insofern verschieden, daß es in den ersten zwei Thoracalsegmenten, sowie auch im Gnathocephaleum nicht zur Entwicklung der Geschlechtsleiste kommt, auch die Cardioblasten, welche sich in der ganzen mittleren Keimstreifenpartie anlegen, scheinen

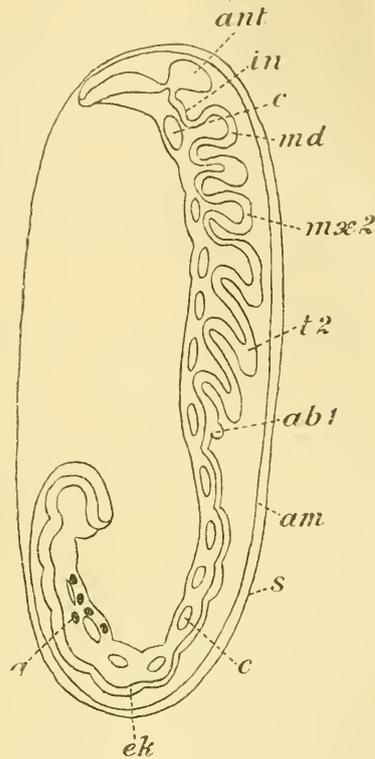
den letzten zwei Abdominalsegmenten und dem Mandibularabschnitt zu fehlen.

An älteren Stadien differenzieren sich die einzelnen Gewebsanlagen weiter und nähern sich in ihrem Aussehen immer mehr den vollkommen entwickelten Körpergeweben (Fig. 49). Die Zellen der seitlichen und ventralen Muskelplatten, sowie auch eine große Zahl von Elementen, die sich von ihnen abgespalten hat, verwandeln sich allmählich in typische, zu Reihen angeordnete Myoblasten, in deren Plasma die fibrilläre Substanz erscheint, die den Anfang der künftigen Muskelfibrillen gibt. Die Zellen der Fettkörperanlage nehmen bedeutend an Größe zu und verwandeln sich in rundliche oder polygonale, saftige Elemente, die hier und da in ihrem Plasma eine feine Granulierung aufweisen. Die entodermalen Blutzellen verhalten sich sehr verschieden. Eine Zahl derselben vergrößert sich auch bedeutend (Fig. 50), während andere ihre frühere Größe beibehalten haben, dagegen ihre rundliche Form aufgaben und jetzt oft spindel- oder sternförmig erscheinen. Wir können somit an älteren Stadien gewissermaßen von großen und kleinen Blutzellen sprechen. Die großen, rundlichen Blutzellen treffen wir meistens in der mittleren Körperregion an, sie fehlen dagegen fast vollkommen bei Embryonen, die in ihrer Entwicklung schon bedeutend fortgeschritten sind, in der vorderen Keimstreifenpartie, während ihre Stelle hier die kleinen Blutzellen einnehmen. Die großen Blutzellen, die oft mit ziemlich großen, gelben Granula beladen erscheinen, findet man nur selten in der medianen Partie des Epineuralsinus, größtenteils haben sie sich lateralwärts verschoben und flottieren entweder frei in den Spalträumen zwischen den Geweben, oder legen sich den Cardiolblasten, dem Fettgewebe oder der Darmmuskelschicht an. Besichtigen wir noch ältere Embryonen, die schon einen vollkommen entwickelten Mitteldarm aufweisen, so sehen wir, daß die großen Blutkörperchen noch mehr an Größe zugenommen haben (Fig. 47) und in ihren Dimensionen alle übrigen Körperelemente übertreffen. Ihr Plasma erscheint reichlich mit großen Granula beladen, während ihr Kern homogen ist und kein Chromatingerüst erkennen läßt. An Zahl sind sie bedeutend heruntergesunken und man trifft an einer Querschnittserie höchstens ihrer 20 an, wobei ich auch solche Serien durchmusterte, an denen ich ihrer nur fünf bis sechs auffinden konnte. Ich erlaube mir nun, die Vermutung aufzustellen, daß wir in diesen Blutzellen Elemente zu erblicken haben, die, wenn nicht alle, so doch größtenteils in eine Degeneration verfallen. Meine Annahme stärken folgende Umstände: Erstens die Abnahme ihrer Zahl, zweitens die Homogenität des

Zellkernes und die Verschwonmenheit der äußeren Kontur des Zelleibes, die doch allgemein als Degenerationserscheinungen betrachtet werden. Die Blutelemente der vollkommen entwickelten Larve würden somit den kleinen Blutzellen entstammen, welche letztere während der weiteren Entwicklung an Zahl zunehmen und in die Gefäße eindringen. Es bleibt hier noch zu erwähnen, daß die Geschlechtsleiste, die sich, wie bekannt, an jüngeren Keimstreifen in der Abdominalregion und teilweise im thoracalen Körperabschnitt anlegt, in älteren Stadien größtenteils verschwindet und nur in den Segmenten erhalten bleibt, in welchen es zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen kommt.

Nachdem wir in den vorigen Zeilen die Differenzierung der lateralen Mesodermstreifen und der medianen Entodermplatte etwas eingehender beschrieben haben, fassen wir jetzt alle diese Vorgänge folgendermaßen zusammen: Im Bereiche des Mesoderms kommt es zur Anlage von Cölomsäckchen und somit zur Entwicklung der splanchnischen und somatischen Mesodermis.

Bei *Donacia* konnte ich Cölomsäckchen im Intercalar-, im zweiten Maxillarsegment, in allen thoracalen und in neun Abdominalsegmenten feststellen (Textfigur XV). Das splanchnische Mesoderm liefert die Darmmuskulatur und die Geschlechtsleiste, die uns in den meisten Segmenten nur ein vorübergehendes Gebilde darstellt, indem sie nur in der Umgebung der künftigen Geschlechtsdrüsen erhalten bleibt. Das somatische Mesoderm differenziert sich in eine Zellenplatte, die dem Ectoderm eng anliegt und als Anlage der ventralen, lateralen und dorsalen Körpermuskulatur betrachtet werden muß, — und in eine mehr dorsal und median gelegene Zellenanhäufung,



Textfig. XV.

Schematisierter Längsschnitt (aus einigen Schnitten kombiniert) durch ein Ei; *ant*, Antenne; *in*, Intercalarsegment; *c*, Cölom; *md*, Mandibeln; *mx₂*, zweite Maxille; *t₂*, zweites Thoracalbein; *ab₁*, Anhang am ersten Abdominalsegment; *s*, Serosa; *am*, Amnion; *ek*, Ectoderm; *g*, Geschlechtszellen.

aus der sich der Fettkörper entwickelt. Dorsal an der Grenze des somatischen und splanchnischen Mesoderms werden die Cardioblasten angelegt. Der Epineuralsinus hat von Anfang an eine paarige Anlage, erst später wird er unpaarig und kommuniziert dann mit den Lumina der Cölomsäckchen. Nachdem der Epineuralsinus unpaarig geworden ist, verlieren die Entodermzellen ihren epithelialen Verband, nehmen eine rundliche Form an und flottieren frei im Epineuralraum herum. Ein Teil von ihnen beteiligt sich am Aufbau des Mitteldarmes, während ein anderer, weit größerer, die Blutkörperchen darstellt. Letztere differenzieren sich in große und kleine Blutzellen; die großen Blutkörperchen, welche hauptsächlich in der mittleren Keimstreifenregion zu liegen kommen, degenerieren fast alle, während sich die kleinen Blutzellen weiter vermehren und als definitive Blutzellen betrachtet werden müssen.

Wir wenden nun unsere Aufmerksamkeit der Entwicklung des Darmtractus zu. Sobald die Dorsalkrümmung ihr Maximum erreicht hat und das Mesoderm einen metamerischen Bau anzunehmen beginnt, wird man sowohl in der Kopflappenregion, wie auch im letzten Abdominalsegment eine Einstülpung gewahrt. Die Einstülpung der Kopflappenregion, die uns die Anlage des Stomodäums darstellt, kommt auf der Höhe des künftigen Präantennensegments zum Vorschein und besitzt bei der Besichtigung des Keimstreifens in toto eine ovale Kontur, wobei die längste Achse dieses Ovals senkrecht zur Eilängsachse orientiert ist. Eine ähnliche Form weist auch die am elften Abdominalsegment gelegene Einstülpung auf, in der wir die Anlage des Proctodäums zu erblicken haben; letztere wird am äußersten Ende des Keimstreifens angelegt, so daß sie nach hinten an die Amnionlamelle angrenzt.

Auf Fig. 39 und 30 haben wir die vorderen Teile zweier Sagittalschnitte dargestellt, die von zwei Keimstreifen herkommen, an welchen eben die Stomodäaleinstülpung angelegt wurde. Sie erscheint an beiden Figuren in der Form eines ganz seichten Grübchens, dessen Wände eine etwas größere Dicke als das übrige Ectoderm zeigen. Vergleichen wir dieses Stadium mit einem etwas jüngeren, an welchem noch keine Spur von einer Mundeinstülpung zu sehen ist, so ergibt sich, daß das Stomodäum knapp vor der vorderen Entodermanhäufung zur Entwicklung kommt, und daß es einen Teil der Entodermelemente mit sich in den Dotter hineinzieht. Auf beiden letztgenannten Figuren sehen wir die Entodermanhäufung, die sich ziemlich deutlich von dem nach hinten gelegenen, medianen Entodermstreifen abhebt, dem Stomodäum von unten anliegen, wobei ein Teil ihrer Zellen sich nach vorn

erstreckt und in Form einer einschichtigen Lamelle das Stomodäalende kappenartig bedeckt. Auf Fig. 39 finden wir das Stomodäalende nur durch die Entodermzellen bedeckt, die spindelförmig erscheinen und sich nach vorn an das Mesoderm des Präantennalsegments anschließen, auf Fig. 30 sind sie dagegen reichlicher vorhanden, weisen eine bedeutendere Dicke auf und sind hier zu einer typischen, epithelartigen Lamelle angeordnet. Die zuletzt beschriebenen Verhältnisse scheinen mir gewissermaßen wichtig zu sein, indem ich bei *Donacia* nie einen durch die Anlage des Stomodäums verursachten Durchbruch des unteren Blattes feststellen konnte, was von manchen Autoren für einige Insekten angegeben wird; im Gegenteil konnte ich immer an allen meinen Präparaten von Keimstreifen dieses Alters das Stomodäum mit Entodermzellen bedeckt sehen, was sich eben aufs deutlichste aus Fig. 30 und 39 ergibt. Einen Fortschritt in der Entwicklung der Mund-einstülpung zeigt uns Fig. 34. Das Stomodäum hat sich bedeutend nach innen vertieft, seine Wände erscheinen auch hier etwas dicker als das angrenzende Ectoderm, ihr einschichtiger Bau läßt sich jetzt gut erkennen, während in den jüngeren Stadien das Stomodäalepithel oft mehrschichtig erscheint. So, wie vorher, finden wir auch jetzt das ganze Stomodäum mit einer Entodermsechicht von außen bedeckt, die nach hinten in die substomodäale Entodermanhäufung übergeht. An älteren Stadien vertieft sich die Stomodäaleinstülpung immer mehr nach innen, und gleichzeitig damit finden in der Gestaltung des Stomodäallumens gewisse Veränderungen statt; von der Seite des Ectoderms sieht es kanalartig aus und besitzt an Querschnitten eine rundliche Kontur, am Boden der Stomodäaleinstülpung dagegen erweitert es sich keulenartig und erscheint in dorsoventraler Richtung etwas abgeflacht. Diese keulenartige Erweiterung des Stomodäallumens sehen wir auf Fig. 36, welch' letztere uns den vorderen Teil eines Sagittalschnittes durch einen in der Entwicklung fortgeschrittenen Embryo darstellt. Wir sehen hier auch manche Veränderungen in den Wänden des schon weiter gegen den Dotter vorgestülpten Stomodäums; das Stomodäalepithel erscheint nämlich von der Ventralseite mehrschichtig und geht ventralwärts in ein kurzes Schüfelfchen über, welches aus drei Zellen aufgebaut ist. Von außen ist das Stomodäum mit einer Schicht von Entodermzellen bedeckt, die sich am Dotter über dem ectodermalen Schüfelfchen nach hinten davonziehen und als Anlage des Mitteldarmepithels betrachtet werden müssen. In der Form der Entodermanhäufung hat sich noch nichts erheblich geändert, neu erscheint nur in diesem Stadium ein Spaltraum, der durch die Anlage des Mittel-

darmes, durch die Entodermanhäufung und durch den Entodermstrang begrenzt wird; wir erkennen darin den schon vorher erwähnten Epineuralsinus, welcher in der Nähe des Stomodäums etwas geräumiger erscheint, nach hinten sich aber bedeutend verengt. Angesichts dessen, daß ectodermale Schäufelchen von andern Autoren als Mitteldarmanlagen beschrieben wurden, schien es mir vor allem beachtenswert, diese Gebilde an möglichst vielen Präparaten zu Auge zu bekommen und ihre Beziehung zur entodermalen Anlage des Mitteldarmepithels genau kennen zu lernen. Auf Grund meiner Untersuchungen kam ich zur Überzeugung, daß sie an verschiedenen Keimstreifen gleichen Alters verschieden stark entwickelt erscheinen. Am häufigsten haben sie das Aussehen, was auf Fig. 36 abgebildet ist, in manchen Fällen erreichen sie aber eine bedeutendere Länge, und eins von diesen habe ich auf Fig. 33 dargestellt. Die MundEinstülpung gleicht auf Fig. 33 in ihrem ganzen Aussehen fast vollkommen der auf Fig. 36, nur finden wir hier die Ectoderm-schau-fel etwas mächtiger entwickelt, indem sie das nämliche Gebilde auf Fig. 36 sowohl an Dicke wie auch an Länge übertrifft. Als Mitteldarmanlage kann sie aber auch hier keineswegs gedeutet werden, denn wir sehen sie von oben mit Entodermzellen bedeckt, die dem Dotter unmittelbar anliegen und nach hinten vor sie vorragen. Die von mir bei *Donacia* an jungen Stadien beobachteten Ectoderm-schau-feln weichen in ihrem Bau erheblich von ähnlichen Gebilden ab, die uns aus der Entwicklung anderer Insekten bekannt sind. Während nämlich bei andern Formen die Ectoderm-schau-feln zu beiden Seiten des Stomodäums, also paarig angelegt werden, erscheinen sie bei *Donacia* an allen Keimstreifen unpaarig und entspringen der Mitte des unteren Stomodäalrandes; dies ergibt sich auch aufs deutlichste aus meinen Figuren (Fig. 36, 33), in denen doch jedermann echte Sagittalschnitte erkennen wird, während paarige Ectoderm-schau-feln nur an seitlichen Längsschnitten getroffen werden können.

Während der weiteren Entwicklung wächst das Stomodäum weiter in die Länge aus, und gleichzeitig damit ändern sich die Verhältnisse an seinem blindgeschlossenen Ende. Auf Fig. 31 erscheint es als eine sehr tiefe Einstülpung, deren Wände aus einschichtigem Ectoderm aufgebaut sind und die ventralwärts in eine ganz kurze Ectoderm-schau-fel übergeht; im Vergleich mit den früher beschriebenen jüngeren Stadien finden wir hier die Ectoderm-schau-fel bedeutend verkürzt und nur aus einer Zelle aufgebaut, was uns die Annahme aufzustellen erlaubt, daß wir es hier mit einem allmählich in Schwund begriffenen Gebilde zu tun haben. Diese Vermutung stärken auch andre Präparate, die aus

gleich alten Keimstreifen angefertigt wurden. Auf Fig. 37 haben wir ein Stomodäalende auch mit einer ganz kurzen ectodermalen Schaufel abgebildet, welche der auf Fig. 31 fast vollkommen gleicht. Den Schwund dieses Gebildes haben wir uns nicht als eine Degenerierung und Auflösung der dasselbe zusammensetzenden Elemente zu denken, er kommt, wie mir scheint, vielmehr dadurch zustande, daß die Ectodermischaufel allmählich in die Grenzlamelle des nach hinten voranwachsenden Stomodäums aufgenommen wird. Zu dieser Deutung nötigt mich der Umstand, daß ich an der Stelle des in Schwund geratenen Gebildes nie degenerierende Elemente auffinden konnte. Gleichzeitig mit der Verkürzung des Ectodermischäufelchens hat sich die entodermale Mitteldarmanlage mächtiger entwickelt, sie erscheint an beiden Figuren (Fig. 37, 31) als ein aus abgeplatteten Zellen aufgebautes Epithel, welches das ganze Stomodäalende samt Ectodermischaufel von außen bedeckt und sich eine bedeutende Strecke ventralwärts und auch etwas dorsalwärts am Dotter erstreckt. An den Entodermzellen kann man oft Plasmaausläufer beobachten, die in den Dotter eindringen und als nutritive Einrichtungen zu betrachten sind. Alle Entodermelemente erscheinen im Vergleich mit andern Zellen deutlicher histologisch differenziert; indem ihre Kerne an Größe die Kerne der Ecto- und Mesodermzellen übertreffen und sich durch eine etwas dunklere Tinktion auszeichnen. Zerlegen wir Keimstreifen aus diesem Stadium in Querschnittserien, so erkennen wir, daß die Mitteldarmanlage in der nächsten Umgebung des Stomodäums eine unpaarige Platte darstellt, die dem Dotter von der Ventralseite anliegt und nach hinten in zwei Streifen übergeht, welche zu beiden Seiten des Keimstreifens dem splanchnischen Mesoderm aufgelagert sind.

In einem älteren Stadium hat das Stomodäum, wie wir dies auf Fig. 39 sehen, noch mehr an Länge zugenommen und besitzt die Form eines überall gleich dicken Schlauches; die stomodäale Grenzlamelle hat sich unterdessen bedeutend verdünnt und stellt sich uns als ein zartes Häutchen dar. Am unteren Stomodäalrande erkennen wir noch die Ectodermischaufel, die aber an Längsschnitten schon als ein ganz kurzer Zapfen erscheint und dem vollkommenen Schwunde schon nahe steht. An etwas älteren Keimstreifen ist von ihr schon keine Spur mehr zu sehen, indem wir den unteren Rand des Stomodäalendes abgerundet finden. So wie vorher, sehen wir auch jetzt das Stomodäum mit Entodermzellen bedeckt, die ventralwärts in die unpaarige Entodermplatte übergehen. Die seitlichen Entodermstreifen haben

sich darunter weiter nach hinten verbreitet und sind bereits schon an der Mitte des Keimstreifens angelangt.

Während der weiteren Entwicklung ändert das Stomodäum seine Gestalt. Es erweitert sich nämlich am Ende keulenartig, später wird diese keulenartige Erweiterung in oro-aboraler Richtung abgeflacht, wodurch der ganze Vorderdarm ein pilzförmiges Aussehen gewinnt. Gleichzeitig reißt die dünne stomodäale Grenzlamelle in der Mitte ein, und wir werden ringsum am Rande des pilzförmigen Stomodäalendes eine schmale Leiste gewahr, die aus ectodermalen Zellen aufgebaut ist. Diese Verhältnisse haben wir auf Fig. 72 abgebildet: Wir finden hier die Grenzlamelle in der Mitte eingerissen und erkennen am Rande des Stomodäalendes die ectodermale Ringleiste, die an einem Sagittalschnitt, wie wir ihn eben auf Fig. 72 dargestellt haben, in Form zweier, einer dorsalen und ventralen, Ectodermschauflern erscheint, welche letztere nach hinten an das fast vollkommen entwickelte entodermale Mitteldarmepithel angrenzen. Daß wir es in diesem Falle nicht mit Ectodermschauflern, sondern mit einer Ringleiste zu tun haben, darüber konnte ich mich aus dem Vergleich von Sagittalschnitten mit Frontalschnitten überzeugen. An älteren Stadien verschwindet die stomodäale Grenzlamelle vollkommen; auf Fig. 71, die uns einen Sagittalschnitt durch einen weiter in der Entwicklung fortgeschrittenen Embryo darstellt, ist von ihr schon nichts zu sehen, so daß das Lumen des Vorderdarmes frei mit dem des Mitteldarmes kommuniziert. Wir finden hier aber die ectodermale Ringleiste stärker entwickelt; an der Dorsalseite ist sie etwas schmaler und erscheint an Schnitten aus drei Zellen zusammengesetzt, dagegen ist sie an der Ventralseite breiter und weist auf Fig. 71 sechs Zellen auf. Nicht lange aber kann man die ectodermale Ringleiste von dem entodermalen Mitteldarmepithel deutlich unterscheiden, denn erstens vergrößern sich ihre Elemente und werden allmählich den Mitteldarmzellen immer ähnlicher und zweitens überwächst das Mitteldarmepithel nach vorn die Ringleiste, wobei Entodermzellen zwischen die ectodermalen Elemente eindringen und sich miteinander vermischen. Durchmustern wir Längsschnittserien von fast vollkommen entwickelten Embryonen, so gewinnen wir den Eindruck, als ob auch der vorderste Abschnitt des Mitteldarmes aus Entodermzellen aufgebaut wäre, dies ist aber nicht der Fall, und eine derartige Deutung möchte mir unrichtig erscheinen; wir sind im Gegenteil angesichts der Anwesenheit einer ectodermalen Ringleiste, die zum Aufbau des Mitteldarmepithels beiträgt, zur Annahme berechtigt, das Mitteldarmrohr in der nächsten Umgebung des Stomodäalendes aus

gemischten, sowohl ecto- wie auch entodermalen Elementen aufgebaut anzusehen.

Außer den vorher beschriebenen Prozessen spielt sich noch in der Nähe des Stomodäums eine Reihe anderer Vorgänge ab, die mir ziemlich interessant erscheinen, da sie, soweit ich weiß, aus der Entwicklung anderer Insekten unbekannt sind. Sie betreffen die entodermale Zellenanhäufung, die, wie bekannt, dem Stomodäum an jungen Stadien von unten anliegt und einen unpaarigen Bau aufweist. Sobald nun der Vorderdarm etwas bedeutender an Länge zugenommen hat und es an seinem Ende zur Anlage der entodermalen Platte (Mitteldarmanlage) gekommen ist, verläßt die mit ihr in Zusammenhang stehende Entodermanhäufung ihre frühere Lage und rückt nach hinten in die Nähe des Stomodäalendes. Darunter lösen sich von ihr einige Zellen ab und wandern in den Epineuralsinus, wo sie zu Blutzellen werden, während die übrigen zu einem runden Klümpchen zusammengedrängten Elemente etwas an Größe zunehmen und im Vergleich mit den jüngeren Stadien hellere Kerne aufweisen. Während der weiteren Entwicklung rückt die Entodermanhäufung noch weiter nach vorn, und gleichzeitig damit nimmt sie einen paarigen Bau an, wobei sie aus zwei zu beiden Seiten des Stomodäums gelegenen kugeligen Gebilden, die durch eine dünne entodermale Brücke verbunden sind, aufgebaut erscheint. An diesem Stadium erkennen wir in diesen Gebilden aufs klarste den Subösophagealkörper, der somit bei *Donacia* entodermaler Herkunft ist und der vorderen Entodermanhäufung entstammt. Die kugeligen Gebilde verändern sich weiter in ovale, solide Zellenstränge, die sich noch weiter nach vorn vor das Stomodäum verschieben und zwischen das splanchnische Mesoderm und die Entodermplatte eindringen. Auf Fig. 73 haben wir einen Querschnitt durch die am Stomodäum liegende Entodermplatte abgebildet. Der Schnitt fiel etwas hinter dem Stomodäalende, so daß der Vorderdarm nicht mitgetroffen wurde. An diesem Schnitte sehen wir die entodermalen Zellenstränge in Form zweier Entodermanhäufungen, die in die Anlage des Mitteldarmepithels übergehen und von außen mit splanchnischem Mesoderm bedeckt sind. An späteren Stadien zerfällt ein jeder dieser Zellenstränge in zwei Teile: In einen vorderen kleineren und kugeligen und in einen hinteren ovalen und größeren. Gleichzeitig damit vergrößern sich die Elemente aller vier Zellenanhäufungen, und in einer jeden erscheint ein Lumen, welches allmählich geräumiger wird, aber einstweilen noch nicht mit dem Mitteldarmlumen in Verbindung tritt. Auf diese Weise haben sich alle vier Zellenanhäufungen in

blasenartige, hohle Gebilde verwandelt. Fig. 83 stellt uns einen Querschnitt auf der Höhe des ersten Paares der entodermalen Säckchen dar. Wir erkennen in beiden ein rundliches Lumen, welches durch ein einschichtiges Epithel allseitig begrenzt wird. Auf Fig. 82 haben wir bei bedeutender Vergrößerung einen Querschnitt durch ein entodermales Säckchen abgebildet. Wir sehen hier, daß seine Wände in das Mitteldarmepithel übergehen und daß sie aus Zellen aufgebaut sind, die den Mitteldarmelementen vollkommen gleich sind. An fast schon total entwickelten Embryonen kommt es zwischen dem Mitteldarm lumen und den Lumina aller vier Säckchen zum Durchbruch, so daß ersteres mit dem letzteren in Verbindung tritt. Gleichzeitig damit finden wir alle vier Säckchen mit einem gerinnselartigen Secret erfüllt, das ihren Wänden entstammt und in das Mitteldarm lumen sich ergießt. Ein Bruchstück von einem Querschnitt auf der Höhe des zweiten Säckchenpaares haben wir auf Fig. 75 abgebildet, wo wir die zuletzt beschriebenen Verhältnisse erkennen. Wir sehen hier links das Säckchen des zweiten Säckchenpaares, aus dem sich ein Secret in das Mitteldarmrohr ergießt. Auf Grund der secretorischen Funktion, die beide Säckchenpaare ausüben, sind wir berechtigt, sie als entodermale Mitteldarmdrüsen aufzufassen. Letztere stellen sich uns bei Besichtigung junger Larven in toto, wie das auf Fig. 69 dargestellt ist, vor. Sie erscheinen hier weiter lateralwärts auseinander gerückt, das erste näher dem Vorderdarm gelegene Drüsenpaar besitzt die Gestalt zweier rundlicher Gebilde, während das zweite mächtiger entwickelt erscheint und eine ovale Kontur aufweist. Hervorzuheben ist hier noch dies, daß sich an jüngeren Stadien an die seitlichen entodermalen Zellenstränge beiderseits die Schleimdrüsen von vorn anlegen, was an ähnliche, zwischen den Subösophagealkörper und letzteren herrschende, aus der Entwicklung anderer Insekten bekannte (WHEELER, HEYMONS) Verhältnisse erinnert. Zur Frage über den morphologischen Wert dieser beiden Drüsenpaare bleibt mir hier nichts Neues hinzuzufügen, indem ich sie in meiner früheren Arbeit, den Anschauungen NUSBAUMS und FULIŃSKIS folgend, als gleichwertig den Leberdrüsen der Crustaceen bezeichnet habe.

Ähnlich wie am Stomodäum gestaltet sich die Entwicklung der Mitteldarmanlage auch am Proctodäalende. Die zuerst ganz seichte Proctodäumeinstülpung, welche, wie wir dies aus dem vorher Gesagten wissen, am hinteren Rande des letzten Abdominalsegmentes angelegt wird, zieht einen Teil der hinteren Entodermanhäufung mit sich in den Dotter hinein und erscheint somit von außen mit einer Entodermzellschicht bedeckt. Während der weiteren Entwicklung wächst das

Proctodäum allmählich in die Länge aus und erweitert sich am Ende keulenartig. Durch weiteres Längenwachstum und stärkeres Aufdrücken auf die Dottoberfläche wird später das keulenförmige Proctodäälende abgeflacht, wodurch die ganze Enddarmanlage, ähnlich wie das Stomodäum an älteren Stadien, eine pilzartige Gestalt bekommt. Auf Fig. 29 haben wir das pilzförmige Proctodäum abgebildet, welches von unten mit Entodermzellen bedeckt ist; letztere umgreifen den ganzen unteren Rand des Proctodäälendes, gehen ein wenig auf die proctodäale Grenzlamelle über und erstrecken sich am Dotter nach vorn schon eine ziemlich weite Strecke. Im Vergleich mit jüngeren Stadien muß hier darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Entodermzellen jetzt nicht mehr das ganze Proctodäälende wie vorher bedecken, sondern sich nur auf seinen unteren Rand beschränken. Die vom Proctodäälrand sich nach vorn am Dotter erstreckende Entoderm-schicht stellt uns die Anlage des Mitteldarmepithels dar; sie erscheint in der nächsten Umgebung des Proctodäums unpaarig und geht oralwärts in zwei Streifen über, die zu beiden Seiten dem splanchnischen Mesoderm aufliegen.

Während der weiteren Entwicklung wächst das ganze Proctodäum bedeutend in die Länge aus, und gleichzeitig damit verliert es seine pilzförmige Gestalt; es erscheint nun an älteren Stadien wie ein gleichmäßig dicker Schlauch, der am Ende blind geschlossen ist. Fig. 46 stellt uns ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt vor, an welchem das Proctodäum die erwähnte Form angenommen hat. Wir sehen hier, daß seine seitlichen Wände aus kubischem oder cylindrischem Epithel aufgebaut sind, welches sich beim Übergang in die proctodäale Grenzlamelle bedeutend abplattet. Letzterer liegen von außen Entodermzellen an, die sich ziemlich weit am Dotter nach vorn ziehen und deutlich eine epithelartige Anordnung zeigen. Von einer Ectoderm-schaukel, wie wir sie am Stomodäälende kennen gelernt haben, ist am Proctodäum nichts zu sehen; ich erlaube mir nun auf Grund meiner Untersuchungen, die ich auf zahlreiche Präparate stütze, zu behaupten, daß es hier nie zur Entwicklung dieses Gebildes kommt, und daß wir somit das Mitteldarmepithel in der Umgebung des Proctodäälendes ausschließlich aus Entodermzellen aufgebaut ansehen müssen.

Die vom Stomodäal- und Proctodäälende gegen die Mitte des Keimstreifens heranwachsenden Entodermstreifen nehmen allmählich an Länge zu und vereinigen sich endlich in der mittleren Keimstreifenpartie miteinander. Auf diesem Stadium stellt sich nun die Mitteldarmanlage in Form zweier Entodermstreifen dar, die zu beiden Seiten dem

splanchnischen Mesoderm anliegen und nach vorn und hinten in unpaarige Entodermplatten übergehen, welche sich den Endabschnitten des Vorder- und Enddarmes anschmiegen. Sobald die Vereinigung beider Entodermstreifen stattgefunden hat, wandert eine gewisse Zahl von den in dem Epineuralsinus gelegenen Entodermzellen, die, wie bekannt, dem medianen Entodermstreifen entstammen, an den Dotter heran und bedeckt teilweise seine Oberfläche zwischen den lateralen Entodermstreifen. Die an die Dotteroberfläche herangetretenen Entodermzellen erscheinen am reichlichsten in der mittleren Keimstreifenpartie, während sie nach vorn und nach hinten allmählich an Zahl abnehmen; in der erstgenannten Region bilden sie ziemlich große inselartige Anhäufungen, die entweder frei am Dotter zu liegen kommen, oder seitlich an die Entodermstreifen angrenzen. Durch das medianwärts gerichtete Breitenwachstum der Entodermstreifen und durch die Vergrößerung der inselartigen Entodermanhäufungen, in denen wir oft tangential zur Dotteroberfläche orientierte Kernspindel antreffen, kommt es endlich zur Vereinigung aller dieser Gebilde, zu einer unpaarigen Zellenplatte, die den Dotter an seiner ganzen Ventralseite bedeckt. Da die Entwicklung der unpaarigen, entodermalen Mitteldarmplatte früher stattfindet, bevor noch die Verschmelzung der lateralen splanchnischen Mesodermplatten eingetreten ist, so können wir dem Epineuralsinus, welcher dorsalwärts längs der Mediane durch das Darmepithel begrenzt wird, an diesem Stadium den morphologischen Wert eines Darmsinus beilegen und ihn mit ähnlichen Bluträumen der Anneliden vergleichen.

Die entodermale Mitteldarmplatte, die sich zuerst nur auf die Ventralseite des Dotters beschränkt, wächst später zu beiden Seiten dorsalwärts empor, und ihre Ränder schließen sich auf der Dorsalseite des Eies zu einem Rohr zusammen, wodurch die Entwicklung des Mitteldarmes vollendet ist. Zuerst kommt es zum Abschluß des Mitteldarmrohres in der nächsten Umgebung des Stomo- und Proctodäums, etwas später in den weiter gegen die Mitte des Keimstreifens gelegenen Partien und erst zuletzt in der mittleren Keimstreifenregion. Sobald die Mitteldarmplatte den Dotter von den Seiten zu umwachsen beginnt, vereinigen sich die paarigen splanchnischen Mesodermstreifen medianwärts zu einer Platte, und gleichzeitig damit verliert der Epineuralsinus den morphologischen Wert einer Darmblutlacune.

Das Epithel des vollkommen entwickelten Mitteldarmes hat in verschiedenen Regionen des Keimstreifens ein ziemlich verschiedenes Aussehen. In der nächsten Umgebung des Stomodäums erscheinen

die Zellen abgeplattet und spindelartig ausgezogen, während sie nach hinten dichter nebeneinander zu liegen kommen und sich allmählich zu einem kubischen Epithel anordnen, an welchem aber die Zellgrenzen nicht immer mit voller Deutlichkeit zu erkennen sind. Auf Fig. 70 haben wir ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt abgebildet, welches uns das vordere Ende des Proctodäums und den hinteren Abschnitt des Mitteldarmes zeigt. Die proctodäale Grenzlamelle ist noch erhalten, und von außen liegt ihr das Mitteldarmrohr auf, welches sich dorsal- und ventralwärts erstreckt und aus großen, saftigen, mit rundlichen, chromatinreichen Kernen versehenen Zellen aufgebaut ist. Die Zellgrenzen treten nur, wie sich dies aus Fig. 70 ergibt, selten auf und erscheinen meistens verschwommen, wodurch das entodermale Mitteldarmrohr gewissermaßen den Charakter eines Zellensyncytiums gewinnt. Erst an älteren, fast vollkommen entwickelten Embryonen verschwindet auch die proctodäale Grenzlamelle: die sie von außen bedeckenden Entodermzellen weichen auseinander, und somit treten die Lumina des Mittel- und Enddarmes in Verbindung.

Unberücksichtigt wurde bis jetzt die Entwicklung der MALPIGHISCHEN Gefäße gelassen, die bei *Donacia* ähnlich wie bei andern Pterygoten verläuft und worüber ich mich ganz kurz fassen kann. An jungen Stadien, die, wie bekannt, dorsalwärts gebogen erscheinen, sind am Ende des Proctodäums zu beiden Seiten drei sackartige Ausbuchtungen wahrzunehmen, die uns die Anlagen der genannten Gebilde darstellen. Während des Überganges des Keimstreifens von der Dorsal- in die Caudalkrümmung, wachsen alle sechs sackartigen Ausstülpungen zu langen blind geschlossenen Schläuchen aus, die in ihrem Verlauf zahlreiche Windungen zeigen und sich nach vorn eine ziemlich weite Strecke unter dem Mitteldarm davonziehen.

Um über die Entwicklung des Darmtractus bei *Donacia* eine bessere Übersicht zu gewinnen, fassen wir kurz alle vorher eingehend beschriebenen Vorgänge zusammen: Am Präantennalsegment und am letzten Abdominalsegment werden Einstülpungen angelegt, die das Stomo- und Proctodäum darstellen; beide Einstülpungen entwickeln sich über den polar gelegenen Entodermanhäufungen, so daß jede von ihnen bei ihrem Längenwachstum einen Teil von Entodermzellen von den darunter gelegenen Zellenanhäufungen abtrennt und somit am Ende durch letztere kappenartig bedeckt wird. Die das Procto- und Stomodäalende bedeckenden Entodermzellen sind als Anlagen des Mitteldarmepithels anzusehen. Durch rege Teilung der Entodermzellen am Ende des Stomo- und Proctodäums kommt es an beiden Stellen zur

Ausbildung einer Entodermplatte, welche weiter gegen die Mitte des Keimstreifens in zwei, zu beiden Seiten dem splanchnischen Mesoderm aufliegende Streifen ausläuft. Von vorn und hinten wachsen gegen die Mitte des Keimstreifens aufeinander beide Paare der Entodermstreifen und vereinigen sich in der mittleren Keimstreifenregion miteinander; gleichzeitig damit wandert eine große Zahl von Entodermzellen aus dem Epineuralsinus gegen den Dotter heran und besetzt seine Oberfläche zwischen den Entodermstreifen. Durch Breitenwachstum der letzteren und durch tangentielle Teilungen der zwischen ihnen gelagerten Entodermzellen wird eine unpaarige, median gelegene Mitteldarmplatte ausgebildet, die den Dotter zu beiden Seiten umwächst und sich an der Dorsalseite zu einem Rohr, dem Mitteldarmrohr, abschließt. Während es am Proctodäalende nie zur Entwicklung von ectodermalen Schaufeln kommt, werden solche Gebilde am Stomodäalende jüngerer Keimstreifen auf kurze Zeit angelegt, wonach sie vollkommen verschwinden und am Aufbau des Mitteldarmes unbeteiligt sind. An ihrer Stelle erscheint an älteren Stadien am Ende des Stomodäums eine ectodermale Ringleiste, die sich bis zur vollkommenen Entwicklung des Embryos erhält und mitsamt den sie überwachsenden Entodermzellen in das Mitteldarmepithel übergeht. Aus der am Stomodäum gelegenen entodermalen Zellenanhäufung, die nur teilweise zum Aufbau des Mitteldarmes verbraucht wird, entwickeln sich bei älteren Embryonen zwei Drüsenpaare, welche in den Mitteldarm ausmünden, die hintere entodermale Zellenanhäufung löst sich dagegen in einzelne Elemente auf, wobei letztere zu Blutzellen werden und sich im Epineuralsinus zerstreuen. Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich somit fast den ganzen Mitteldarm von *Donacia* samt beiden Drüsenpaaren als aus Entodermelementen zusammengesetzt ansehen, wovon eine Ausnahme nur der vorderste Teil des Mitteldarmrohres in der nächsten Umgebung des Stomodäalendes bildet, welcher, meines Erachtens, aus gemischten, sowohl ecto- wie auch entodermalen Elementen besteht.

Am Ende dieses Kapitels halte ich es noch für geeignet, manche vorher behandelten Entwicklungsvorgänge von *Donacia* mit ähnlichen Prozessen bei andern Insekten zusammenzustellen und manche Eigentümlichkeiten meines Studiumobjektes hervorzuheben. Dies betrifft vor allem die Differenzierung des Mesoderms, nämlich die Anlage und Zahl der Mesodermdivertikel. Bei *Forficula* und bei *Gryllus* kommt es nach den Angaben HEYMONS' zur Entwicklung von 17 Cölomsäckchen, welche vom Antennensegment bis zum zehnten Abdominalsegment einschließlich nachzuweisen sind, während man sie bei *Phyllodromia* und

Periplaneta sogar im elften Abdominalsegment auffinden kann. NUSBAUM gibt uns auch eine Abbildung von einem Sagittalschnitt durch einen *Meloe*-Keimstreifen, welcher in allen Protocormussegmenten Cölomsäckchen und auch im Protocephaleum ein Cölomsäckchenpaar zeigt. Ähnliches konnte GRABER für *Hydrophilus* und andre Formen angeben, nur scheint die Lage des Cölomsäckchenpaares im Protocephaleum ziemlich ungenau bezeichnet zu sein, was sich aus der damaligen Kenntnis des Insektenkopfes erklärt. Im Vergleich mit vielen andern Insekten können wir somit den *Donacia*-Keimstreifen als arm an Cölomsäckchen bezeichnen, indem sie hier nur im Intercalar-, im zweiten Maxillar-, in allen Thoracal- und in den neun ersten Abdominalsegmenten nachzuweisen sind. Besonders charakteristisch scheint mir bei *Donacia* die Anwesenheit von Cölomsäckchen im Intercalarsegment zu sein, worüber mir Plattenrekonstruktionen die genügende Aufklärung gegeben haben. Auch die Geschlechtsleiste beschränkt sich bei *Donacia* auf weniger Körpersegmente wie bei manchen andern Insektengruppen (z. B. Orthopteren), bei denen sie, wie bekannt, fast in allen Protocormussomiten anzutreffen ist. Eigentümlich gestaltet sich weiter bei *Donacia* die Anlage des Epineuralsinus, die in der ganzen mittleren Keimstreifenregion paarig erscheint und sich erst sekundär in einen unpaarigen Raum umwandelt, während die nämliche Blutlacune bei den meisten Formen von Anfang an unpaarig auftritt.

Ich halte es für überflüssig, an dieser Stelle näher auf die Frage über die Herkunft des Mitteldarmes bei den Insekten einzugehen, angesichts dessen, daß ich sie schon in meiner vorigen Arbeit mit Berücksichtigung der ganzen diesbezüglichen Literatur eingehender behandelt habe. Ich erlaube mir hier nur die Bemerkung zu machen, daß ich auf Grund meiner Untersuchungen an *Donacia* im Gegensatz zu FRIEDERICH'S einen neuen Beweis dafür erbracht zu haben hoffe, der Mitteldarm der Pterygoten sei als ein ento-, nicht aber ectodermales Produkt zu betrachten, wodurch ich die Untersuchungen mancher anderer Autoren und meine früheren zu bestätigen imstande bin.

VII. Entwicklung der Blutgefäße.

An der dorsalen Seite der Cölomsäckchen, an der Stelle, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, differenzieren sich, wie dies schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, die Cardioblasten. Bei *Donacia* konnte ich sie zuerst in älteren Stadien wahrnehmen, an welchen die Cölomsäckchen medianwärts offen stehen und mit dem Epineuralsinus kommunizieren. Ihre Differenzierung scheint in allen

Segmenten, in welchen sie angelegt werden, das ist vom Mandibularsegment angefangen bis zum neunten Abdominalsegment einschließlich, fast gleichzeitig stattzufinden, so daß sie schon kurz nach ihrem Auftreten zu zwei Zellensträngen angeordnet sind, die sich zu beiden Seiten des Keimstreifens von vorn nach hinten dahinziehen. In Stadien, wo ihre Differenzierung erst eingeleitet ist, erscheinen sie an Querschnitten als saftige ovale Zellen, die an Länge und Dicke die übrigen Mesodermelemente noch unbedeutend übertreffen und sich von den letzteren nur durch ihre hellere Färbung abheben. Erst später, wie es auf Fig. 49 und 48 zu sehen ist, nehmen sie bedeutend an Größe zu und werden birnförmig, wobei das dickere Ende der Zelle sich dem Ectoderm anlegt, das dünnere dagegen an das splanchnische Mesoderm anschließt. Gleichzeitig mit dem Zelleibe hat sich auch der Zellkern vergrößert und abgerundet, so daß er sich in seinem Aussehen von den kleineren und ovalen Kernen des übrigen Mesoderms merklich unterscheidet. Machen wir durch ein Stadium, in welchem die Cardioblasten schon vollkommen differenziert erscheinen, Längsschnitte, so zeigen sie sich uns stark in oro-aboraler Richtung abgeplattet und aneinander gepreßt, wodurch die Cardioblastenstränge gewissermaßen einem einschichtigen Epithel ähneln. Die Form der Cardioblasten ist aber an verschiedenen Stellen ziemlich verschieden, denn während sie in den segmentalen Regionen auffallend cylindrischen Epithelzellen gleichen, erscheinen sie in den intersegmentalen Partien kubisch oder etwas abgeplattet.

Im Anschluß an die Cardioblasten differenziert sich auch eine Reihe anderer Gebilde, die zum künftigen Herzrohr in nähere Beziehung treten. Ich meine hier das Pericardialseptum und den pericardialen Zellenstrang, welche von der dorsalen Partie des somatischen Mesoderms abstammen. Auf Fig. 48 und 49 haben wir die gemeinsame Anlage beider Gebilde dargestellt. Sie erscheint uns hier wie ein Zellenstrang, welcher dorsalwärts sich an die Cardioblasten anlegt, ventralwärts aber an den Fettkörper angrenzt. In den segmentalen Partien weist diese Anlage eine bedeutendere Länge auf, und an diesen Stellen differenzieren sich aus ihrem ventralwärts zugewendeten Ende die Elemente des paracardialen Zellenstranges, während ihr weit größerer, dorsaler Abschnitt sich zum muskulösen Pericardialseptum entwickelt.

Durch das seitliche Umwachsen des Dotters seitens des lateral gelegenen Mesoderms und des entodermalen Mitteldarmepithels, werden die Cardioblastenstränge immer weiter dorsalwärts verschoben, wobei sie nach der Ankunft an der Dorsalseite des Eies gegeneinander rücken

und dort zu einem Rohr, dem Herzrohr, verschmelzen. Der Abschluß des Herzrohres kommt nicht überall zu gleicher Zeit zustande, sondern er findet zuerst am hinteren Keimstreifenende statt, etwas später wird er in der Nackenregion, im Anschluß an die Kopfaorta, hergestellt, erst danach verschmelzen die Cardioblasten miteinander in der Richtung gegen die Mitte des Keimstreifens, wobei dieser Vorgang in der hinteren Gegend etwas dem in der vorderen vorseit, so daß das Dorsalgefäß eine kurze Strecke hinter der Nackenregion zuletzt entwickelt wird.

Während ihrer Wanderung an die Dorsalseite des Eies ändern die Cardioblasten ihre Gestalt, indem sie sich hauptsächlich in der ganzen mittleren Gegend des Keimstreifens zu sehr langen spindelartigen Zellen ausziehen, die aber immer dem Dotter ganz eng anliegen, so daß ich bei *Donacia* nie laterale Blutlacunen zu Gesicht bekommen konnte. Die Verlötung der aufeinander wachsenden Cardioblasten gestaltet sich in der hinteren Keimstreifenregion etwas verschieden von den übrigen. Fig. 77 und 76 stellen uns zwei Querschnitte dar, welche das hinterste Cardioblasten tragende Segment getroffen haben. Der auf Fig. 77 abgebildete Querschnitt zeigt uns das Herzrohr schon geschlossen, wobei seine Wände aus zwei Cardioblasten aufgebaut erscheinen, die sein rundliches Lumen begrenzen und zu beiden Seiten gelegen sind. Auf dem zweiten Querschnitt (Fig. 76), der zwei Schnitte vor dem letzt beschriebenen zu liegen kommt, finden wir dagegen die Cardioblasten, die mit dem splanchnischen Mesoderm ihre Verbindung schon verloren haben, nur mit ihren dem Proctodäum zugerichteten Enden verschmolzen, während sie an der Dorsalseite noch nicht miteinander verlötet sind und dem Ectoderm anliegen. Sowohl dieses Präparat, wie auch eine Zahl anderer, die dasselbe Stadium betreffen, beweisen aufs deutlichste, daß sich die Cardioblasten in der hinteren Keimstreifenregion zuerst ventral und, wie sich dies aus älteren Stadien ergibt, erst später dorsal miteinander vereinigen, so daß uns das Herzlumen in dem auf Fig. 76 abgebildeten Stadium einen Sinus darstellt, welcher dorsal vom Ectoderm, ventral aber von den Cardioblasten begrenzt wird. Durchmustern wir die ganze Schnittserie, welcher die vorher beschriebenen zwei Querschnitte angehören, so überzeugen wir uns, daß die Cardioblasten über dem ganzen Dotter noch weit voneinander zu liegen kommen und sich nur in der Umgebung der Nackenregion etwas näher gegeneinander verschoben haben.

Ich gehe nun zur Beschreibung eines älteren Stadiums über, welches in der Entwicklung des Dorsalgefäßes merkliche Fortschritte und

ziemlich interessante Verhältnisse zeigt. Über der mittleren Partie des Dotters liegen hier die Cardioblasten noch ziemlich weit voneinander entfernt, dagegen in der Nackenregion und auf der Höhe des Proctodäalendes hat ihre Vereinigung schon begonnen, in der weiter nach hinten gelegenen Region ist das Herzrohr schon vollkommen entwickelt. Über die Verhältnisse, welche auf der Höhe des Proctodäalendes herrschen, können wir uns aus einem Querschnitt Fig. 74 unterrichten. Wir finden hier die Cardioblasten dorsal geschlossen, ventral noch unvereinigt, zu beiden Seiten liegen ihnen Muskeln des Pericardialseptums an, zwischen den Cardioblasten und dem Diaphragma einerseits und dem Ectoderm andererseits erkennen wir einen ziemlich weiten Raum, den Pericardialraum, welcher auf diesem Stadium schon in der ganzen hinteren Region des Embryos mächtig entwickelt ist. Im Gegensatz zu der weiter nach hinten gelegenen Region, wo die Cardioblasten früh den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm verlieren, sehen wir ihn hier ganz wohl erhalten. Letztere gehen nämlich ventralwärts zu beiden Seiten in Mesenteriallamellen über, die sich weiter nach unten an das das Proctodäum umgebende Mesoderm anschließen. Zwischen den Mesenteriallamellen sehen wir einen Kanal, welcher dorsalwärts mit dem nach unten noch offen stehenden Herzlumen, ventralwärts dagegen mit einem ringförmigen Sinus kommuniziert und vom ectodermalen Proctodäumepithel und splanchnischen Mesoderm begrenzt wird. Da uns ähnliche Bilder zwei bis drei Querschnitte nach vorn und nach hinten geben, sind wir zur Annahme berechtigt, daß das Proctodäum bzw. sein distaler Abschnitt, auf diesem Stadium ein Mesenterium aufweist, welches letzteres in seinem Innern einen Mesenterialsinus besitzt, der dorsalwärts in das Herzlumen, ventralwärts dagegen in einen Darmblutsinus übergeht. Hervorzuheben sei hier noch dies, daß die Cardioblasten sich nicht wie in der hintersten Keimstreifenpartie zuerst ventral, sondern im Gegenteil zuerst dorsal und erst später ventral schließen. Sehr interessante Bilder geben uns auch auf Fig. 85, 86 und 87 dargestellte Querschnitte aus der Nackenregion, die einer und derselben Schnittserie angehören und an denen wir die Entwicklung des Herzens in drei verschiedenen Phasen studieren können. Am vordersten Querschnitte (Fig. 87) finden wir das Herzrohr schon vollkommen entwickelt; sein rundliches Lumen ist hier durch zwei Cardioblasten begrenzt, die von außen eine mit dem splanchnischen Mesoderm im Zusammenhang stehende Adventitia bedeckt. Am zweiten Querschnitt, auf Fig. 86, der zwei Querschnitte hinter dem auf Fig. 87 abgebildeten zu liegen kommt, erscheinen die Cardioblasten schon

dorsal geschlossen, dagegen ventral haben sie sich noch nicht verlötet, so daß das Herzlumen hier von den Cardioblasten und von Mesodermzellen, die zur Adventitia werden, begrenzt wird. Auf dem Querschnitte Fig. 85, der zwei Schnitte hinter dem zuletzt beschriebenen gelegen ist, haben sich die Cardioblasten dorsal geschlossen, während ihre der Ventralseite zugekehrten Enden noch weit voneinander entfernt sind und an das schon an dieser Stelle entwickelte, entodermale Mitteldarmepithel angrenzen, wobei sie lateralwärts in das splanchnische Mesoderm übergehen. Das Herzlumen stellt uns in dem letzten Falle einen typischen Darmblutsinus dar, dessen Wände dorsal vom Mesoderm, ventral aber vom Entoderm aufgebaut sind, wodurch er ähnlichen Darmbluträumen der Anneliden gleichzusetzen ist. Die drei vorher beschriebenen Querschnitte geben uns eine genaue Vorstellung über die Art, auf welche der Abschluß des Herzrohres in dieser Körperregion zustande kommt; sie belehren uns auch darüber, daß bei *Donacia* verschieden von manchen andern Formen die Cardioblasten vor der ventralen Vereinigung den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm nicht verlieren, so daß das Herzlumen nie mit dem Cöloin in Verbindung tritt und somit den Charakter eines echten Schizocöls, welches der primären Leibeshöhle gleichzustellen ist, während seiner ganzen Entwicklung bewahrt.

An einem älteren Stadium finden wir das Herzrohr schon in der ganzen hinteren Region des Embryos und in der Nackengegend ausgebildet, nur in der mittleren Partie, etwa auf der Höhe des zweiten Thoracalsegmentes ist seine Entwicklung noch nicht vollendet. Ein Bruchstück von einem Querschnitte durch die nämliche Partie haben wir auf Fig. 74 abgebildet. Die Cardioblasten haben sich hier zuerst nur von der Dorsalseite geschlossen, dagegen ventralwärts gehen sie, ähnlich wie in der Proctodäumgegend, in kurze Mesenteriallamellen über, die sich zu beiden Seiten an das splanchnische Mesoderm anschließen und zwischen sich einen Spaltraum, welcher mit dem Herzlumen in Verbindung steht, aufweisen. Das Herzlumen samt dem Spaltraum stellt uns somit in diesem Stadium in dieser Region auch einen Darmblutsinus dar, der dorsal und lateral von Mesodermelementen, ventral aber auf einer kurzen Strecke vom entodermalen Mitteldarmepithel begrenzt wird. Sobald sich die Cardioblasten ventral geschlossen haben, verschwindet der mesenteriale Spaltraum, indem sich die Mesenteriallamellen eng aneinander anlegen und an fast entwickelten Larven schon an manchen Stellen nicht mehr aufgefunden werden können. Ähnlich wie auf der Höhe des Mitteldarmes verschwinden während der

weiteren Entwicklung die Mesenteriallamellen und der Darmsinus auch in der Proctodäalgegend, so daß wir alle diese Gebilde nur als kurz-dauernde Einrichtungen ansehen können, die größtenteils Anklänge an die Entwicklung der Tracheatenvorfahren (Anneliden) aufweisen und somit einen phylogenetischen Wert besitzen.

Wir gehen jetzt zur Entwicklung der Kopfaorta über, die bis jetzt nur seitens HEYMONS' bei Dermapteren und Orthopteren untersucht wurde und die somit einen noch ziemlich wenig erforschten Vorgang in der Insektenembryologie darstellt. Die Aorta, wie ich dies gleich bemerken will, entwickelt sich bei *Donacia* aus den medianen Wänden der Cölomsäckchen, welche im Intercalarsegment angelegt werden. Ihre Lage konnte ich, was schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, auf Grund von Plattenrekonstruktionen ganz sicher feststellen. Auf Fig. 42 haben wir einen Querschnitt abgebildet, der uns das nämliche Cölomsäckchenpaar zeigt; die Cölomdivertikel besitzen auf diesem Stadium noch kleine Lumina, ihr somatisches Blatt liegt dem Ectoderm dicht an und geht medianwärts in eine solide Lamelle über, welche in die Nähe des median gelagerten Entoderms tritt. Auf älteren Stadien, wo es zur Differenzierung der Gehirnganglien kommt und wo der hauptsächlich in der vorderen Keimstreifenregion mächtig entwickelte Epineuralsinus zum Vorschein tritt, wachsen beide Cölomsäckchen bedeutend in die Länge aus, wobei sich ihr Lumen stark vergrößert; Fig. 81 stellt uns die Cölomsäckchen in ihrem veränderten Aussehen dar: Sie haben hier ihre ventrale Lage verlassen, sind dorsalwärts emporgerückt und kommen fast frei im Epineuralsinus zu liegen, indem sie sich nur hier und da an die Ganglien anheften. Ihr Lumen erscheint oval, und ihre Wände gehen dorsalwärts in Zellenstränge über, die sich über dem Stomodäum einander nähern und an den Dotter angrenzen. Durchmustern wir eine Reihe von mehr nach hinten gelegenen Querschnitten, so erkennen wir, daß sie sich eine ziemlich weite Strecke in aboraler Richtung davonziehen und an die Cardioblasten anschließen. Auf Fig. 80 haben wir einen Querschnitt dargestellt, der weiter nach hinten gelegen ist, wie der auf Fig. 81 abgebildete; wir erkennen hier die mächtig entwickelten Cölomsäckchen, die lateralwärts an die Cardioblasten angrenzen, ventralwärts sich an die Ganglia allata anlegen, dagegen medianwärts über dem Stomodäum gegeneinander herantreten. Ihre Wände erscheinen noch an allen Stellen gleich gebaut, indem sie aus abgeplatteten Zellen, die keine deutlichen Zellgrenzen aufweisen, zusammengesetzt sind. Erst während der weiteren Entwicklung, wo es zur allmählichen Umwachsung des Dotters kommt und die Cardio-

blasten sich in der hinteren Keimstreifenregion zu einem Herzrohr abschließen, ändert sich bedeutend das Aussehen der Cölomsäckchen. Ihr Lumen verkleinert sich bis zu einem kleinen Spalt, so daß sich das laterale Blatt mit dem medianen fast berührt, die Elemente des letzteren werden noch stärker abgeplattet, wodurch es wie eine ganz dünne Lamelle erscheint; im Gegensatz dazu nimmt der ganze mediane und dorsale Teil der Cölomwand bedeutend an Dicke zu, seine Elemente erscheinen größer, heller gefärbt und epithelartig angeordnet, wobei die Zellgrenzen sehr deutlich hervortreten; wir erkennen in ihnen die Vasoblastenlamelle, die zukünftig die Aorta aufbaut. Nachdem die Dotterumwachsung noch weitere Fortschritte gemacht hat, nähern sich die Cölomsäckchen mit ihren medianen, aus Vasoblasten aufgebauten Wänden einander und verwachsen auf dieselbe Weise wie die Cardioblastenstränge zu einem Rohr, welches uns die Aorta darstellt. Die Verwachsung der Cölomwände kommt zuerst in den vorderen Partien der Cölomsäckchen zustande, erst später in den hinteren, und sobald die Vereinigung der Vasoblasten am Ende der Cölomdivertikel stattgefunden hat, verlöten gleich hinter ihnen auch die Cardioblasten miteinander, so daß der Verschluß des Herzrohres sich eng an die Entwicklung der Kopfaorta anschließt. Auf Fig. 84 haben wir den Abschluß der Kopfaorta dargestellt. Ventralwärts über dem Stomodäum, zwischen den Gehirnganglien, haben sich die Vasoblasten schon zu einem Rohr verlötet, welches, da es nach vorn umbiegt, quer getroffen wurde; etwas dorsalwärts sind sie auch schon miteinander vereinigt, nur wurde hier die Wand der Aorta tangential angeschnitten, so daß ein Lumen nicht zu sehen ist, weiter dorsalwärts entfernen sich die Vasoblastenstränge voneinander, hier kam es also noch nicht zur Entwicklung des Aortarohres. Die letztgenannte Figur gibt uns, wie es mir scheint, einen ziemlich genauen Aufschluß über den ganzen Vorgang. Unerwähnt blieb noch die Frage über die morphologische Deutung des Aortalumens; auf Grund aller vorher näher beschriebenen Querschnitte wird es vollkommen klar, daß wir letzteres als einen Teil des Epineuralsinus auffassen müssen, welcher sich, wie bekannt, an jüngeren Stadien zwischen die noch unverwachsenen Vasoblastenstränge erstreckt und somit das künftige Aortalumen andeutet.

Der Bau der vollkommen entwickelten Kopfaorta kommt dem des Herzrohres sehr nahe, nämlich ihre Wände sind ähnlich wie die des Dorsalgefäßes aus zwei Zellensträngen aufgebaut, die sich dorsal und ventral zu einem Schlauch verlötet haben; rings um die Vasoblasten, die die eigentliche Aortawand ausmachen, finden wir noch

von außen eine Adventitia mit stark abgeplatteten, weit voneinander gelagerten Kernen, die dem Aortarohr eng anliegt. Auf Fig. 79 haben wir ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt abgebildet, welches uns den vorderen Abschnitt des Herzrohres und die sich daran anschließende Kopfaorta zeigt; wie es aus dieser Figur ersichtlich ist, läßt sich im entwickelten Zustande zwischen beiden Gefäßen schon keine scharfe Grenze ziehen, indem die Vasoblasten in ihrem ganzen Aussehen und in ihrer epithelartigen Anordnung fast vollkommen den Cardioblasten gleichen.

Im Gegensatz zur Entwicklung anderer Insekten, die uns darüber unterrichtet, daß in das Herzrohr noch vor seinem Abschlusse Blutzellen eindringen, konnte ich bei *Donacia* nie diesen Vorgang beobachten. An allen Präparaten, welche mir zur Verfügung standen, fand ich immer das Herzlumen leer und von Blutzellen frei, während man im Lumen der Kopfaorta sowohl nach vollendeter Entwicklung wie auch vorher, in Stadien, wo sich die Vasoblastenstränge erst aneinander anzulegen beginnen, immer ziemlich zahlreiche Blutzellen antrifft, die vom Epineuralsinus dorsalwärts zwischen die Cölomsäckchen herangewandert sind und zukünftig im Aortarohr eingeschlossen werden. Die Frage über das Eindringen der Blutzellen in das Dorsalgefäß bleibt somit für mich einstweilen unentschieden.

Eine Erwähnung verdienen noch die Paracardialzellen, die sich in der hinteren Keimstreifenregion dem Herzrohr zu beiden Seiten anlegen und als große, rundliche, ein stark granuliertes Plasma aufweisende Zellen leicht zu erkennen sind. Über ihre Herkunft bin ich zu Ergebnissen gekommen, welche mit diesen anderer Autoren nicht vollkommen übereinstimmen; ich konnte mich nämlich überzeugen, daß sie sich nicht aus den Cölomwänden entwickeln und somit nicht als Mesodermelemente aufzufassen sind, sondern daß sie der hinteren Entodermanhäufung entstammen, die, wie bekannt, nicht gänzlich zum Aufbau des Mitteldarmepithels aufgebraucht wird, sondern sich, teilweise ähnlich wie der median gelegene Entodermstrang, in die sie zusammensetzenden Elemente auflöst, welche dann frei im Epineuralsinus gelagert sind. Kurz nach der Auflösung der Entodermanhäufung nehmen die Entodermzellen an Größe zu und gewinnen allmählich das Aussehen der großen Blutkörperchen, worüber Näheres im vorigen Kapitel gesagt wurde; nur sind die in ihrem Zellplasma suspendierten Granula bei Hämatoxylinfärbung tiefviolett tingiert, wodurch die künftigen Paracardialzellen von den im Plasma gelbe Granula aufweisenden Blutkörperchen auseinander gehalten werden können. An

älteren Stadien treffen wir die dunkel granulierten Zellen sowohl im Epineuralsinus, wie auch mehr dorsalwärts an, wo sie sich zwischen die Muskelanlagen und das Fettgewebe einzwängen und teilweise schon an die Cardioblasten anlegen, wo sie bis zur vollkommenen Entwicklung verharren. An noch älteren Stadien treten sie reichlicher an die Cardioblasten heran, so daß man fast auf jedem Querschnitt einige von ihnen dem Herzrohre von den Seiten angelagert auffindet. Ähnliche Verhältnisse haben wir eben auf Fig. 76 abgebildet.

Die vorher eingehender behandelten Vorgänge, welche zur Entwicklung der Blutgefäße bei *Donacia* führen, erlauben wir uns nochmals kurz zusammenzufassen: Sobald die Cardioblastenstränge auf die Dorsalseite des Eies emporgerückt sind, nähern sie sich dort einander und verschmelzen zu einem Rohr, dem Herzrohr. In der hintersten Keimstreifenpartie vereinigen sie sich zuerst ventral und erst später dorsal, so daß uns das Herzlumen auf einem gewissen Stadium einen Blutsinus darstellt, der ventral vom Mesoderm, dorsal aber vom Ectoderm begrenzt ist. In allen übrigen Regionen des Keimstreifens verschmelzen sie dagegen zuerst dorsal und erst später ventral. In der Gegend des Proctodäalendes geht das noch auf jüngeren Stadien nach unten offen stehende Herzlumen in einen Sinus über, welcher in seiner dorsalen Partie zwischen zwei Mesenteriallamellen, dagegen in seiner ventralen, wo er das Proctodäum ringartig umgibt, zwischen dem splanchnischen Mesoderm und dem Proctodäumepithel eingeschlossen ist. Sobald die Cardioblasten sich auch in dieser Gegend ventral geschlossen haben, verschwindet der Sinus und die Mesenteriallamellen vollkommen. Ähnlich wie in der zuletzt genannten Partie des Keimstreifens geht das Herzlumen auf einem gewissen Stadium, auch auf der Höhe des Mitteldarmes, in einen Spaltraum über, der seitlich durch kurze Mesenteriallamellen begrenzt wird und der ventral vom entodermalen Mitteldarmepithel abgeschlossen ist. Angesichts dessen, daß uns auf diesem Stadium das Herzlumen samt Spaltraum eine Höhle darstellt, die von Mesoderm und Entoderm begrenzt wird, können wir es als einen typischen Darmblutsinus auffassen. Auch in den vorderen Keimstreifenpartien trägt das Herzlumen vor der ventralen Vereinigung der Cardioblasten denselben Charakter, wobei hier ein Mesenterialsinus nicht zur Entwicklung kommt. Die Kopfaorta entwickelt sich aus den medianen Wänden der Intercalarcölomsäckchen, die sich zu Vasoblastensträngen differenzieren und zu einem Rohr verschmelzen. Während im Herzlumen keine Blutkörperchen anzutreffen sind, können wir sie in größerer Zahl in der Kopfaorta auffinden. Was die zeitlichen Differenzen, in

denen der Abschluß der Blutgefäße zustande gebracht wird, betrifft, ist folgendes kurz zu bemerken: Gleichzeitig damit, wenn das Herzrohr in der hintersten Keimstreifenpartie angelegt wird, entwickelt sich von vorn die Kopfaorta; erst später wird das Dorsalgefäß im Anschluß an die Kopfaorta von vorn nach hinten und von hinten nach vorn allmählich abgeschlossen, so daß seine Entwicklung zuletzt eine kurze Strecke hinter der Nackenregion vollendet wird. Aus dieser Darstellung ergibt es sich aufs klarste, daß die Entwicklung der Kopfaorta gewissermaßen unabhängig von der des Herzens verläuft, und daß das ganze Blutgefäß, welches aus Herz und Kopfaorta zusammengesetzt ist, zuerst an beiden Eipolen und erst später allmählich gegen die Mitte des Keimstreifens angelegt wird.

Die embryonale Entwicklung der Blutgefäße bei den Insekten wurde in den letzten Arbeiten, mit sehr wenigen Ausnahmen, fast vollkommen außer acht gelassen, und doch würde, wie mir scheint, ein genaues Erforschen dieses Vorganges bei womöglich vielen Formen nicht uninteressant sein, angesichts dessen, daß in dem letzten Jahrzehnt einige neue Hämocöltheorien veröffentlicht wurden, die vielleicht nicht vollkommen mit den Ergebnissen der Insektenembryologie übereinstimmen. Schon auf Grund unsrer heutigen Kenntnis der Herzentwicklung bei den Insekten ergibt es sich wohl, daß der nämliche Vorgang nicht bei allen Formen auf dieselbe Weise verläuft und daß seine Varianten, obwohl sie beim ersten Anblick gering erscheinen, bei theoretischer Betrachtung sich nicht als unbedeutend ergeben werden. Ich weise hier nur darauf hin, daß, während bei manchen Formen das künftige Herzlumen durch die Anwesenheit seitlicher Blutlacunen schon gewissermaßen in einem jungen Stadium prädisponiert ist, solche Bluträume andern Insekten zu fehlen, oder nur in rudimentärem Zustande aufzutreten scheinen. Seitliche Blutlacunen hat, wie mir scheint, zuerst KOROTNEFF bei *Gryllotalpa* festgestellt, und die Angaben dieses Forschers wurden später seitens HEYMONS an einigen Orthopteren und bei Dermapteren bestätigt; diese Bluträume scheinen übrigens auch phylogenetisch älteren Tracheaten, wie den Myriopoden, was sich aus den Figuren HEYMONS' ergibt, nicht zu fehlen. Bei *Forficula* beschreibt sie HEYMONS folgendermaßen: »Nach der Umrollung des Keimstreifens zeigen sich an den dem Rücken emporwachsenden Seitenwänden zwei durch die ganze Länge des Körpers verlaufende Blutlacunen. Dieselben werden lateral begrenzt von den Cardioblasten, medial von der Anlage des Pericardialseptums.« Weiter sagt HEYMONS: »Mit fortschreitender Umwachsung des Dotters gelangen beide Blutlacunen immer weiter

nach der Dorsalseite, bis sie sich dort in der Medianlinie berühren, von hinten angefangen miteinander verschmelzen und so das Herzrohr . . . bilden.« Auch bei *Gryllotalpa*, wie wir dies aus der Arbeit und aus den Figuren KOROTNEFFS wissen, grenzen die mächtig entwickelten Blutlacunen nicht unmittelbar an den Dotter an, sondern besitzen medianwärts eine mesodermale Wand, die als Fortsetzung des splanchnischen Mesoderms aufzufassen ist. Über den Abschluß des Herzrohres äußert sich KOROTNEFF folgendermaßen: »Durch weiteres Wachsen des Myoblastes werden die zwei Gefäßrinnen aneinander . . . genähert, bis ihre äußeren, dem Ectoderm anliegenden Wandungen zusammenstoßen. Dadurch entsteht ein Halbkanal, dessen Wände an der inneren Seite noch fehlen. Mit dieser offenen Seite legt sich der Blutkanal, oder das künftige Herz an den Mitteldarm und wird von der schon in dieser Zeit entstandenen muskulösen Hülle des Darmes geschlossen.« Stellen wir nun jetzt diese Angaben mit den Thesen der LANGSchen Trophocöltheorie zusammen, so erkennt man, daß sie mit der letzteren nicht übereinstimmen. Die 51. These der Trophocöltheorie lautet nämlich wie folgt: »Das Zusammenwachsen der beiden Tröge erfolgt nicht gleichzeitig mit ihrem dorsalen und ventralen Rand, sondern es tritt zunächst die Verlötung der beiderseitigen dorsalen Ränder ein. Auf diesem Stadium ist das Herz ein rinnenförmiger, mediodorsaler Darmblutsinus, dessen Boden vom Darmepithel, dessen Decke von den als Cardioblasten bezeichneten Bestandteilen der Lamellen des dorsalen Mesenteriums gebildet wird . . .« In der dritten These derselben Theorie finden wir den Darmblutsinus folgendermaßen definiert: »Das Blutgefäßsystem bestand also in seinen ersten Anfängen aus dem Darmsinus, einem mit ernährender Flüssigkeit sich füllenden Spaltraum zwischen der epithelialen Wand des . . . Darmes und der contractilen Cölonwand . . .« Es ist nun klar, daß sowohl die paarig angelegten Blutlacunen, wie auch das in älteren Stadien nach unten offen stehende Herzlumen bei den Orthopteren und Dermapteren nicht als Darmblutsinuse gedeutet werden können, da sie nicht an das Darmepithel angrenzen, sondern eigne mesodermale Wände besitzen. Auch an jüngeren Stadien, an denen noch, wie bekannt, den seitlichen Blutlacunen medianwärts die mesodermale Wand fehlt, können sie auch nicht als Darmblutsinuse betrachtet werden, da sie in diesem Falle an den Dotter unmittelbar angrenzen, der doch als Darmhöhle aufgefaßt werden muß. Im Gegensatz zu den Angaben, die uns die Entwicklung der beiden vorher erwähnten Insektengruppen bietet, scheinen mir doch Vorgänge bekannt zu sein, die vielleicht mehr mit der Trophocöltheorie übereinstimmen

werden. Ich meine hier die Entwicklung des Herzens bei *Donacia*. Bei diesem Käfer (wie auch bei manchen andern Coleopteren und Lepidopteren) kommt es nie zur Anlage von Blutlacunen, und das Unwachsen des Dotters geschieht hier auf die Weise, daß das Mitteldarmepithel dorsal ausgebildet wird, ehe noch die Cardioblasten auf der Dorsalseite des Eies angekommen sind. Der cardiale, dorsal geschlossene Halbkanal wird nun bei dieser Species dorsal vom Mesoderm, ventral aber vom Entoderm abgeschlossen, wodurch man ihm den morphologischen Wert eines echten Darmblutsinus, wie er uns aus der Entwicklung der Anneliden bekannt ist, beilegen kann. Gegen die Thesen der Trophocöltheorie sprechen aber andre Tatsachen, nämlich die Entwicklung der Blutkörperchen bei den Insekten. In der 37. These dieser Theorie lesen wir: »Die Hämocysten sind wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der cölethelialen Gefäßwände . . .« Wir wissen aber aus einer Reihe von Untersuchungen SCHWANGARTS, NUSBAUMS und FULÍNSKIS und meiner, die sich auf einige Insektengruppen beziehen und die ich auch bei *Donacia* bestätigen konnte, daß die Blutzellen der Insekten entodermaler Herkunft sind und nichts Gemeinsames mit der Cölomwand haben. So glaube ich auf Grund dieser kurzen Erwägungen zum Schluß gekommen zu sein, daß die Entwicklung des Blutgefäßsystems bei den Insekten nicht vollkommen auf das Schema der LANGSchen Trophocöltheorie zurückgeführt werden kann.

Gegen manche Thesen der LANGSchen Trophocöltheorie hat sich später, wie bekannt, VEJDOVSKÝ auf Grund seiner Studien an Chätopoden und Hirudineen gewendet, indem er die Anwesenheit eines Vasotels annimmt, welches dem Entoderm entstammen soll; das Hämocöl würde somit als eine Höhle aufzufassen sein, die vom entodermalen Endothelium eingeschlossen wird. In bezug auf die Formen, die kein Endothelium aufweisen, greift er zur Hypothese über, daß hier die in den meisten Fällen das Endothelium aufbauenden Elemente sämtlich zu frei in den Bluträumen flottierenden Blutzellen wurden. Die Anschauungen VEJDOVSKÝS scheinen hinsichtlich des Blutgefäßsystems der Arthropoden eine Bestätigung erfahren zu haben, indem seitens einiger Autoren bei einigen Formen entweder echte Endothelien oder endothelartige Gebilde angetroffen wurden; hier ist die Arbeit FRANZS zu erwähnen, die den Bau des Araneenherzens behandelt, die Untersuchungen KOWALEWSKIS, SCHULGINS und BRAUERS, die sich auf das Herz der Skorpione beziehen und die Angaben GAĐZIKIEWICZS, welcher die embryonale Entwicklung des Herzens bei den Amphipoden

und Isopoden studierte. Andererseits spricht gegen die Theorie VEJDOVSKÝ's die Herkunft dieser Gebilde, wie sie seitens der meisten Autoren festgestellt wurde. FRANZ hält nämlich die endothelialen Gebilde des Araneenherzens für Abkömmlinge der Muscularis, also für mesodermale Elemente, und ähnliches geben für das Herz der Skorpione alle drei vorher genannte Forscher an. Nur GAÐZIKIEWICZ läßt das Endothelium der Crustaceen nicht den Cardioblasten entstammen, sondern führt es auf die Hämocysten zurück, deren Herkunft ihm aber unsicher blieb. So würde auch die Anwesenheit eines Endothels vielleicht nicht immer zugunsten der VEJDOVSKÝ'schen Anschauungen sprechen. Die vorher erwähnte Hypothese, wonach die Endothelzellen sich bei manchen Tiergruppen sämtlich zu Blutzellen verwandelt haben, erfährt hinsichtlich der embryonalen Entwicklung der Insekten keine Bestätigung, da hier nie Übergangselemente zwischen Endothelzellen und Blutzellen sicher nachgewiesen wurden, und nur die Feststellung dieser Tatsache würde die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme stärken. Andererseits scheinen mir die Anschauungen VEJDOVSKÝ's durch die Vorgänge der Insektenontogenie bestätigt zu werden. Ich meine hier den genetischen Zusammenhang, welcher zwischen dem Mitteldarm und den Endothelien bzw. Blutzellen herrscht und welchen eben VEJDOVSKÝ in seiner Hämocöltheorie in den Vordergrund gestellt hat. Auf eine Reihe von Untersuchungen gestützt, sind wir heute zur Überzeugung gekommen, daß Blutzellen und Mitteldarmepithel gleicher Herkunft sind, indem sie beide Abkömmlinge des Entoderms darstellen. Dies berechtigt, in den nämlichen Vorgängen der Insektenentwicklung einen Anklang an das Gastrovascularsystem ihrer Vorfahren zu erblicken, welch' letzterer Vergleich, obwohl vielleicht in einem etwas andern Sinne, zuerst seitens TICHOMIROFF gezogen wurde.

VIII. Entwicklung des Dorsalorgans und der Rückenabschluß.

Über die Entwicklung des Dorsalorgans bei *Donacia* kann ich mich ganz kurz fassen, da sie fast auf dieselbe Weise zustande kommt wie bei andern Insekten. Sobald der Keimstreifen das Maximum der Dorsalkrümmung erreicht hat und allmählich in die Caudalkrümmung überzugehen beginnt, verlötet in der Nähe des hinteren Eipoles, auf der Ventralseite des Eies, das Amnion mit der Serosa zusammen, wonach eine Sprengung der verschmolzenen Hüllen stattfindet. Zuerst werden die Hüllen in der hinteren Region des Eies gesprengt, und von hier geht dieser Hülleneinriß allmählich nach vorn über. Die an der Einrißstelle zusammenhängenden Eihüllen werden auf die Dorsalseite des

Eies umgeschlagen, wo sie das Dorsalorgan bilden. Letzteres erstreckt sich zuerst fast auf die ganze Dorsalseite des Eies, indem es als ein ovales, etwas nach innen eingestülptes Feld erscheint, welches ringsum durch einen Wulst umgeben ist. An Schnitten finden wir den Wulst, wie auch das ovale Feld, aus einem hohen cylindrischen Epithel aufgebaut, welches deutlich Degenerationsmerkmale zeigt und gegen den Dotter nicht scharf abgegrenzt ist. Durch stärkeres Emporwachsen des Keimectoderms auf die Dorsalseite werden die Wülste, wie auch das ovale Feld, immer mehr nach innen gegen den Dotter verdrängt, so daß das Dorsalorgan danach die Form einer sackartigen Einstülpung aufweist, die stark in dorsoventraler Richtung abgeflacht ist. Endlich überwächst das Ectoderm das Dorsalorgan immer stärker, die Ectodermfalten vereinigen sich über ihm miteinander und es wird vollkommen unter die Eioberfläche verschoben; kurz danach verlieren seine Elemente den epithelialen Zusammenhang, sie zerstreuen sich im Dotter und degenerieren später vollkommen. Aus dieser Darstellung geht hervor, daß der Rückenabschluß bei *Donacia* nur seitens des Ectoderms bewirkt wird, wobei eine Teilnahme des Amnions ausgeschlossen ist. Hinsichtlich dieses Vorganges stimme ich mit den Angaben HEYMONS' überein und bestätige meine früher an Lepidopterenembryonen gemachten Beobachtungen. Die Frage über die phylogenetische Entwicklung des Dorsalorgans und seine Beziehung zu ähnlichen Gebilden, die ich bei *Donacia* an einem ganz jungen Stadium kurz nach der Differenzierung des Ectoderms feststellen konnte, habe ich eingehender in einem der vorigen Kapitel behandelt.

IX. Differenzierung der Önocyten.

Zur Zeit, wo die Tracheenstigmen angelegt werden, findet man knapp hinter ihnen und etwas lateral, im Bereiche des Ectoderms, größere abgerundete Zellen, die uns die Önocyten darstellen. Zuerst findet man ihrer wenige, sie sind zu einem Klümpehen angehäuft, welches sich nur etwas nach innen über das Ectodermepithel erhebt. In älteren Stadien vergrößert sich ihre Zahl, sie erscheinen dann als eine mächtigere Zellenanhäufung, die ziemlich weit gegen die Körperhöhle vorragt. An noch älteren Keimstreifen haben sich die Önocytenanhäufungen in ziemlich lange Zellenstränge umgewandelt, die mit dem einen Ende im Ectoderm stecken, dagegen mit dem andern an die lateral und längs verlaufenden Tracheenstämme herantreten sind, wobei sie letztere teilweise umgeben. In diesem Entwicklungsstadium finden wir die Önocytenstränge auf Fig. 48 abgebildet. Die Önocyten

erscheinen hier als ziemlich große, kreisrunde Zellen mit homogenem Plasma und dunkel tingierten, chromatinreichen Kernen. Sie legen sich dem Tracheenstamme von unten eng an und dringen teilweise zwischen den Fettkörper ein. Bei älteren Embryonen verlieren sie ihren Zusammenhang mit dem Ectoderm und kommen frei in der Körperhöhle um die Tracheenstämme herum zu liegen. Die streng metamerisch auftretenden Öocytenanhäufungen konnte ich bei *Donacia* vom ersten bis zum achten Abdominalsegment einschließlich feststellen, wobei sie in verschiedenen Körpersegmenten verschieden mächtig entwickelt sind. In den ersten Abdominalsegmenten erscheinen sie kleiner und an Zellen ärmer, während sie sich nach hinten allmählich vergrößern und dort als zellenreiche Anhäufungen auftreten.

Außer den metamerisch zu Klümpchen angehäuften Öocyten konnte ich bei *Donacia* noch eine andre Art von Zellen beobachten, welche auch dem Ectoderm entstammen und später in die Körperhöhle einwandern. Ihr Auftreten ist vollkommen unregelmäßig, und sie differenzieren sich im Ectoderm an verschiedenen Stellen. Auf Fig. 45 haben wir einen Querschnitt auf der Höhe des Proctodäalendes dargestellt, an welchem wir die Entwicklung dieser Zellen beobachten können. Ventralwärts, in der Nähe der Ganglienkeite, finden wir im Ectoderm eine größere Zelle, die sich gegen die Körperhöhle keulenartig erweitert und über das Ectodermniveau erhebt. Etwas mehr dorsalwärts finden wir eine zweite ähnliche Zelle, die im Auswandern aus dem Ectoderm begriffen ist und endlich noch mehr dorsalwärts, unweit vom Pericardialseptum, treffen wir eine dritte größere Zelle an, die schon aus dem Ectoderm herausgewandert ist. Die Differenzierung und Auswanderung dieser Zellen aus dem Ectoderm findet an älteren Stadien hauptsächlich zahlreich in der Umgebung des Herzrohres, wie auch in der hinteren Region des Embryos auf der Höhe des Proctodäums statt. In der letztgenannten Gegend treten sie vor allem an der Grenze des Hautectoderms und des Proctodäumepithels auf, wo sie manchmal eine sehr bedeutende Größe erreichen und zu den größten Zellen des Insektenembryos gehören. In ihrem Aussehen kommen sie den zu Anhäufungen angesammelten Öocyten sehr nahe, mit denen sie auch gleicher Herkunft sind. Man würde sie somit als eine Art von Öocyten ansehen können. Eine rege Auswanderung einzelner Zellen aus dem Ectodermepithel konnte WHEELER bei *Doryphora* nachweisen, wobei seine diesbezüglichen Abbildungen viel Ähnlichkeit mit den unsrigen zeigen.

Die Verteilung der Öocytenanhäufungen gestaltet sich bei

Donacia ähnlich wie bei vielen andern Insektenspecies, indem sowohl hier wie auch in den meisten Fällen Önocyten nur in den ersten acht Abdominalsegmenten angetroffen werden; nur *Forficula*, wo HEYMONS sogar im elften Abdominalsegment solche aufweisen konnte, scheint darin eine Ausnahme zu machen.

X. Verlagerung der Genitalzellen und die Anlage der Geschlechtsdrüsen.

Die Differenzierung der Geschlechtsanlage wurde im ersten Kapitel dieser Arbeit näher behandelt, und wir haben dort die Genitalzellen auf einem Stadium verlassen, wo sie in Form einer kleinen Zellenanhäufung, in einem Niveau mit dem Ectoderm, am hinteren Eipol, etwas ventralwärts verschoben zu liegen kommen. Die Entwicklung der hinteren Amnionfalte leitet, wie bekannt, eine seichte Rinne ein, die am hinteren Eipol median angelegt wird; mit dem Erscheinen dieser Rinne ändert sich die Lage der Genitalzellen, indem sie unter das Ectodermepithel wandern und zwischen letzterem und dem Dotter Platz nehmen. Auf Fig. 18 haben wir einen Querschnitt in der Nähe des hinteren Eipols abgebildet: Wir sehen hier von der Ventralseite eine ectodermale seichte Einstülpung, welcher von außen drei Genitalzellen aufliegen, deren histologischer Charakter von dem der Ectodermzellen ganz verschieden ist. Im Vergleich mit letzteren erscheinen sie nie kubisch oder polygonal, sondern abgerundet und bei einer Färbung der Schnitte mit Hämatein und Fuchsinorange rosa tingiert. Ihr Kern weist eine etwas bedeutendere Größe als in den Ectodermelementen auf, wobei die feinen Chromatingranula meistens nur an der Kernperipherie auftreten. Sobald es zur Entwicklung der Amnionfalte und der Amnionhöhle kommt, finden wir die Genitalanlage am Boden der letzteren, an der Grenze zwischen dem Keimstreifen und der inneren Amnionlamelle gelagert, so daß sie uns immer, angesichts der großen Ähnlichkeit des Amnionepithels zum Keimstreifenectoderm auf jüngeren Stadien, deutlich darüber unterrichtet, wo der Keimstreifen endet und wo das Amnion beginnt. Auf Fig. 20 haben wir einen Querschnitt dargestellt, der aus der nächsten Umgebung des hinteren Eipoles stammt. Auf diesem Stadium ist die hintere Amnionfalte schon angelegt, und der abgebildete Querschnitt hat die innere Amnionlamelle tangential getroffen. In der Mitte dieses Querschnittes, die den Boden der noch ziemlich seichten Amnionhöhle darstellt, treffen wir vier rundliche, rosa gefärbte Zellen an, in denen wir die Genitalelemente erkennen. An der Grenze zwischen dem Keimstreifenectoderm und dem Amnion verbleibt die Genitalanlage auch an älteren Stadien,

so daß man sie an einer Reihe von Keimstreifen steigenden Alters, die allmählich in die Dorsalkrümmung übergehen, immer an der nämlichen Stelle auffinden kann. Auf Fig. 11 haben wir das hintere Ende eines Keimstreifens sagittal durchschnitten dargestellt; dieser Sagittalschnitt gehört einem Stadium an, in welchem der Keimstreifen schon teilweise auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagen ist. Das Ectoderm geht ohne Grenze in das Entoderm über, denn zu dieser Zeit findet eben der Gastrulationsvorgang in dieser Keimstreifenregion statt; wir erblicken nun hier an der Stelle zwischen dem Keimstreifen und dem Amnion ein kleines Zellenhäufchen, das uns die Genitalanlage darstellt. Die Genitalzellen sind hier etwas zahlreicher vorhanden wie an jüngeren Stadien, auch haben sie etwas an Größe zugenommen und gehören in diesem Stadium zu den voluminösesten Elementen des Keimstreifens. Ähnliches ergibt sich auch aus der Fig. 68, die uns den hinteren Abschnitt eines dorsal gekrümmten Keimstreifens in toto darstellt; wir erklicken hier an seinem Ende die Genitalanlage, die aus vier Zellen zusammengesetzt erscheint und die Form einer kleinen Auftreibung zeigt. Während der weiteren Entwicklung verläßt die Genitalanlage ihren früheren Platz und verschiebt sich ein wenig oralwärts. Darüber unterrichtet uns Fig. 43. Wir haben hier das hintere Ende eines Keimstreifens, der das Maximum der Dorsalkrümmung erreicht hat, an einem Sagittalschnitt abgebildet. Die Genitalzellen kommen jetzt nicht mehr zwischen Amnion und Keimstreifen zu liegen, sondern sind eine kurze Strecke nach vorn gewandert und befinden sich auf der Höhe des elften Abdominalsegments, der hinteren Entodermanhäufung aufgelagert. Manche von ihnen erscheinen wie vorher rundlich, andre haben aber eine birnenförmige Gestalt angenommen, wobei der zugespitzte Abschnitt des Zellenleibes in einen langen dünnen Plasmaausläufer übergeht, welcher zwischen die Dotterballen eindringt und als nutritive Einrichtung aufzufassen ist. An Querschnitten durch die nämlichen Stadien hat die Genitalanlage die Form einer kleinen unpaarigen Zellenplatte, die median über dem Entoderm gelegen ist. In älteren Stadien, wo es zur Entwicklung des Proctodäums und der Cölomsäcke kommt, dringt die Genitalanlage noch weiter voran, und wir treffen sie auf der Höhe des zehnten Abdominalsegments. Ihr Aussehen hat sich darunter bedeutend geändert, indem sie sich in zwei Zellenhäufchen teilte, von denen jedes vier bis fünf Zellen besitzt und lateralwärts verschoben erscheint. Die Zellen eines jeden von den zwei Häufchen liegen nicht mehr so eng aneinander wie vorher, sondern zeigen einen ziemlich losen Zusammenhang. Einige von ihnen finden wir an der Grenze des

Mesoderms und des Dotters, andre haben sich ziemlich tief zwischen die Mesodermelemente eingekeilt, manchmal sehen wir sie ringsum von Mesodermzellen umgeben und tief ins Mesoderm verlagert. Durchmustern wir mehr in der Entwicklung fortgeschrittene Keimstreifen, so überzeugen wir uns, daß die Genitalzellen noch weiter nach vorn gewandert sind und sich auf der Höhe des neunten und achten Abdominalsegments befinden. Auf Fig. 26 haben wir das neunte und achte Abdominalsegment in einem sagittalen Durchschnitte abgebildet. Wir erkennen hier gleich die Genitalzellen, die in ihrem Aussehen vollkommen denen auf jüngeren Stadien gleich sind. Sie liegen hier tief im Mesoderm versenkt und sind in allen Gegenden der Cölomdivertikel anzutreffen. Eine von den vier Zellen, die wir auf Fig. 26 sehen, lagert im splanchnischen Blatt, drei liegen auf der Höhe der Dissepimente, während die vierte in das Cölom des achten Abdominalsegments eingedrungen ist. Einen besseren Aufschluß über die Beziehung der Genitalzellen zu den Cölomsäcken gibt uns Fig. 28, die uns einen Querschnitt durch das neunte Abdominalsegment darstellt. Wir erkennen hier sowohl im rechten, wie auch linken Cölomdivertikel Genitalzellen, von denen zwei fast frei im Cölom zu liegen kommen, während die dritte in das splanchnische Blatt eingekeilt erscheint. Die Wanderung der Genitalzellen können wir uns auf Grund unsrer Abbildungen nur auf diese Weise denken, daß sie vom äußersten Ende des Keimstreifens bis ans neunte Abdominalsegment zwischen dem Entoderm und dem Dotter vorangehen, in diesem Segment lateralwärts in das Mesoderm eindringen und sich weiter bis ins achte Segment vorschieben, wobei manche von ihnen die Dissepimentwände passieren. Im achten und neunten Abdominalsegment verweilen die Genitalzellen ziemlich lange, nämlich bis zur Zeit, wo die Cölomsäcke sich bedeutend differenziert haben und wo es zur Entwicklung des Epineuralsinus, der Fettkörperanlage und der Geschlechtsleiste gekommen ist. Erst später treffen wir die Genitalzellen im siebenten Abdominalabschnitt an, wo sie teilweise ziemlich frei gelagert sind, größtenteils aber der Geschlechtsleiste und dem splanchnischen Mesoderm in ihrer Umgebung anliegen. Auf einer Reihe von noch älteren Stadien beobachten wir Vorgänge, die aus der Entwicklung anderer Insekten bekannt sind. Die Genitalzellen erscheinen beiderseits zu einem Häufchen angesammelt, welches ringsum durch stark abgeplattete Mesodermzellen, das sog. Epithel der Geschlechtsdrüse, bedeckt ist und mit der Geschlechtsleiste, die sich darunter in die Endfadenplatten umgewandelt hat, dorsalwärts in Zusammenhang steht. Damit ist die Geschlechtsdrüse angelegt.

Im Gegensatz zu den Angaben älterer Autoren (HEIDER, WHEELER), die die Geschlechtszellen bei Coleopteren erst in den Cölomsäcken nachweisen konnten, wurden seitens LECAILLON an ganz jungen Stadien, gleichzeitig mit der Entwicklung des Ectoderms Zellen nachgewiesen, die dieser Autor als Genitalzellen deutet; einen zureichenden Beweis dafür, daß die polar gelegenen Zellen wirklich als Genitalelemente aufzufassen sind, hat er aber, wie es mir scheint, nicht erbracht, denn er hat die Wanderung der Geschlechtszellen fast vollkommen außer acht gelassen, und nur ein genaues Erforschen dieses Vorganges würde uns zur erwähnten Annahme berechtigen. Auch FRIEDERICHS, der bei *Donacia* die Differenzierung der Geschlechtsanlage zuerst beobachtet hat, widmete der Wanderung der Genitalzellen keine Aufmerksamkeit. Ich hoffe nun auf Grund meiner Untersuchungen, die eben die Wanderung der Geschlechtszellen bis ins siebente Abdominalsegment, wo es zur Anlage der Geschlechtsdrüse kommt, betreffen, zuerst für die Coleopteren einen sicheren Beweis dafür gegeben zu haben, daß wir in dem polar an jungen Stadien gelegenen Zellenhäufchen wirklich die Geschlechtsanlage zu erblicken haben, was früher seitens HEYMONS' für Orthopteren und Dermapteren vollkommen klargelegt wurde. Auch SALING, der neuerdings bei *Tenebrio* die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen studierte, weiß über die Wanderung der Genitalzellen nichts Sicheres anzugeben, da letztere in diesem Objekt während ihres Vorrückens sehr ähnlich den Mesodermelementen sind und sich von ihnen nicht unterscheiden lassen, was übrigens auch seitens anderer Autoren (SCHWANGART) behauptet wird. Ich muß nun hervorheben, daß *Donacia* ein sehr günstiges Objekt zum Studium dieses Vorganges ist, indem man an Keimstreifen verschiedenen Alters die Genitalzellen ziemlich leicht von den Mesodermzellen unterscheiden kann. Die Wanderung der Genitalzellen zeigt bei *Donacia* im Vergleich mit dem analogen Vorgange bei Orthopteren und Dermapteren gewisse Eigentümlichkeiten, auf die ich etwas näher eingehen will. Bei *Forficula* wird dieser Prozeß seitens HEYMONS' folgendermaßen geschildert: »Die Wanderung findet meist in Kontakt mit der Mesodermschicht statt, geht zuweilen aber ganz frei durch den Dotter hindurch.« Bei den Orthopteren konnte HEYMONS auch ein Voranrücken der Genitalzellen an der Grenze zwischen dem Mesoderm und dem Dotter beobachten. Bei *Donacia* gestalten sich aber die Verhältnisse, was sich aus der vorherigen Darstellung ergibt, etwas verschieden. Hier wandern die Genitalzellen an der Oberfläche des Dotters nur bis zum zehnten Abdominalsegment, wonach sie in das Mesoderm eindringen und ihren

weiteren Weg nach vorn, im Bereiche des Mesoderms, durch das Passieren einiger Cölomsäcke, zurücklegen. Auch die Teilung der Genitalanlage in zwei Zellenhäufchen findet bei *Donacia* wo anders statt, wie bei andern Formen. Bei *Gryllus* (HEYMONS) befindet sich die noch unpaarige Genitalanlage »im vorderen, noch unsegmentierten Abdominalteil, ihre Zellen . . . füllen . . . die ganze Konkavität des . . . hufeisenförmigen Keimstreifens aus«. Ferner lesen wir in der Arbeit HEYMONS': »Im Laufe der weiteren Entwicklung kommen die Ursegmente auch im Abdominalteile zur Ausbildung, und es teilt sich . . . das median gelegene Häufchen von Geschlechtszellen in zwei gleiche Hälften.« SALING bildet uns auch einen Querschnitt ab, an dem die Genitalanlage unpaarig erscheint, obwohl ersterer, wie es aus seiner ganzen Darstellung hervorgeht, keinem von den zwei letzten Abdominalsegmenten angehört, sondern eine mehr nach vorn gelegene Körperpartie getroffen hat. Stellen wir diese Angaben mit unsern Beobachtungen an *Donacia* zusammen, so ergibt es sich, daß bei den Orthopteren und bei *Tenebrio* die Teilung der Genitalanlage in zwei Hälften an einer mehr nach vorn gelegenen Stelle zustande kommt, während sie bei *Donacia* im zehnten Abdominalsegment stattfindet.

XI. Einige Anmerkungen über Dotterzellen und Paracyten.

Da das Verhalten der Dotterelemente seitens FRIEDERICH'S' eingehend behandelt wurde, beschränke ich mich auf einige Angaben, die seine Beobachtungen ergänzen werden. Ich weise hier vor allem auf die epithelförmige Anordnung der Dotterballen in Stadien, wo der Mitteldarm zum Abschluß gelangt, hin; sie erscheinen hier eng aneinander gepreßt, kubisch und bilden eine einheitliche Schicht, die das Mitteldarmepithel von innen auskleidet. Mit der allmählichen Verflüssigung des Dotters wird zuletzt die Anordnung der Dotterballen zerstört. Die Paracytenbildung, an der alle Keimblätter beteiligt sind, findet hauptsächlich rege in der hinteren Keimstreifenregion auf dem Gastrulastadium statt. Wir finden in dieser Gegend (Fig. 17) mächtige Paracytenanhäufungen, die der Gastraleinstülpung von beiden Seiten anliegen.

XII. Zur Entwicklung des Nerven- und Tracheensystems.

An noch ziemlich jungen Keimstreifen, die in die Dorsalkrümmung übergehen und bei denen es kurz darauf zur Anlage der Stomodäal- und Proctodäaleinstülpung kommt, erblicken wir längs der Medianlinie eine Furche, die zu beiden Seiten durch ectodermale, bandförmige

Erhebung begrenzt wird. Wir erkennen in ersterer die Neuralrinne, die, wie bekannt, dem medianen Nervenstrange den Anfang gibt, während uns die letzteren die Neuralwülste darstellen, aus denen sich später die paarigen, lateralen Nervenstränge entwickeln. Die Neuralrinne, wie auch die Neuralwülste reichen an etwas älteren Stadien bis knapp an die Stomodäaleinstülpung, nach hinten aber erstrecken sie sich bis ins elfte Abdominalsegment und treten in die Nähe der Proctodäaleinstülpung. Zuerst erscheinen die Neuralwülste unsegmentiert, erst später läßt sich an ihnen eine Segmentierung wahrnehmen, die allmählich von vorn nach hinten zum Vorschein kommt und die ihren Ausdruck in den Verdickungen der Neuralwülste auf der Höhe der Körpersegmente findet. Untersuchen wir die Entwicklung der Neuralwülste an Querschnitten, die zu diesem Zwecke besonders lehrreich sind, so überzeugen wir uns, daß das Ectoderm in der nächsten Umgebung der Neuralrinne, deren Elemente denen des übrigen Ectodermepithels gleichen, mehrschichtig erscheint und hier und da größere Zellen erkennen läßt. Aber erst auf älteren Stadien, wo die Segmentierung der Neuralwülste schon eingetreten ist, finden wir das Ectoderm zu beiden Seiten der Neuralrinne deutlich zweischichtig, wobei seine äußere, dermatogene Schicht aus gewöhnlichen Ectodermzellen aufgebaut ist, während die innere, neurogene, aus großen, blaß tingierten Zellen, den Neuroblasten, besteht. Die Zahl der Neuroblasten ist bei *Donacia* gewissermaßen konstant, indem man auf der Höhe der Körpersegmente zu beiden Seiten der Neuralrinne ihrer drei (Fig. 32) antrifft. In den intersegmentalen Partien und im elften Abdominalsegment finden wir ihrer weniger, dagegen in der ganzen Kopflappenregion treten die Neuroblasten viel zahlreicher auf, und sie erscheinen hier nicht zu einer Schicht angeordnet, sondern kommen oft übereinander zu liegen. Hierauf trennen sich die Neuroblasten von der dermatogenen Schicht vollkommen ab und produzieren gegen den Epineuralsinus Nervenzellen. Durch rege Teilung aller Neuroblasten wird bald eine größere Zahl von Nervenzellen entwickelt, die an Querschnitten zu Zellensträngen angeordnet erscheinen, von denen jeder einem Neuroblast aufsitzt. Da die Produktion der Nervenzellen auf der Höhe der Körpersegmente reger vorangeht, kommt es bald auf den nämlichen Stellen zur Entwicklung großer Zellenanhäufungen, die uns die Anlagen der Ganglien darstellen. Sobald dieser Vorgang schon ziemlich weit vorgeschritten erscheint, differenziert sich das Ectoderm auch längs der Neuralrinne. Auf der Höhe der intersegmentalen Partien spaltet sich das Ectoderm in eine dermatogene und neurogene Schicht, während sich die Elemente am

Boden der Neuralrinne auf der Höhe der Ganglien bedeutend vergrößern und später nach innen zwischen die lateralen Ganglienmassen verdrängen, von außen vom Ectoderm überwachsen werden. Auf älteren Stadien kommt es zur Entwicklung der Punktsubstanz, die zuerst an den Ganglienmassen dorsal angelegt und erst später von den Nervenzellen ringsum umwachsen wird. Zuerst erscheinen die Anlagen der Quercommissuren, an deren Aufbau sowohl die lateralen Zellenanhäufungen, wie auch der mediane Nervenstrang beteiligt ist, erst später werden auch die Längscommissuren ausgebildet, die ihre Entwicklung den lateralen Zellenmassen verdanken.

Der Bau des fast vollkommen entwickelten Bauchganglions stellt sich bei *Donacia* ähnlich wie bei andern Insekten dar. Wir erkennen hier fünf Zellenpakete, die voneinander teilweise durch die Punktsubstanz getrennt sind; es sind dies nämlich zwei laterale, mächtige Zellenmassen und drei mediane, kleinere Zellenanhäufungen. Die lateralen Zellenmassen entwickeln sich, wie aus der vorherigen Darstellung hervorgeht, aus den lateralen Nervensträngen, die erste und zweite mediane Zellenanhäufung aus dem ganglionären Abschnitt des medianen Zellenstranges und die dritte, worin ich mit GRABER und HEYMONS übereinstimme, aus dem interganglionären Teil des letzteren.

Im ganzen konnte ich bei *Donacia* an jungen Stadien 20 Ganglienpaare wahrnehmen, wobei das letzte, im elften Abdominalsegment gelegene, rudimentär erscheint und frühe mit dem vorletzten verschmilzt. Später tritt eine weitere sekundäre Verwachsung mancher Ganglien miteinander ein; so verschmelzen die drei Ganglien des Protocephaleums zum Gehirn, die drei Ganglien des Gnathocephaleums zum Schlundganglion und die drei letzten Abdominalganglien, von denen das zehnte schon ein Doppelganglion ist, zu einem mächtigen Abdominalganglion. Nach vollzogener Verwachsung mancher Ganglien miteinander wird somit bei fast vollkommen entwickelten Embryonen die Ganglienzahl bis auf 13 reduziert.

Hinsichtlich der Zahl der Abdominalganglien in jungen Stadien von *Donacia* stimme ich mit den die *Gryllotalpa*- und *Periplaneta*-Entwicklung betreffenden Angaben HEYMONS' vollkommen überein. HEYMONS äußert sich darüber folgendermaßen: »Bei letzterem Insekt (d. i. bei *Gryllotalpa*) treten die Neuralwülste im elften Abdominalsegment mit derselben Deutlichkeit wie in den vorhergehenden Körperabschnitten auf.« Weiter sagt er: »Die im elften Abdominalsegment angelegten Neuralwülste bilden sich zu einem Ganglion um . . . Schon frühzeitig legt es sich innig dem zehnten Abdominalsegment an, mit

dessen Hinterende es verschmilzt. « Im Gegensatz zu meinen Befunden werden seitens anderer Autoren bei Coleopteren nur zehn Abdominalganglien angetroffen, diese Zahl wurde von GRABER für *Hydrophilus*, *Lina* und *Meloe* angegeben, wobei aber bemerkt sei, daß dieser Autor auch bei *Gryllotalpa*, wo neuerdings sicher elf Abdominalsegmente nachgewiesen wurden, ihrer auch nur zehn zählen konnte. Von den Arbeiten, die sich auf die Coleopterenembryologie beziehen, weiß ich nur die Untersuchungen WHEELERS an *Doryphora* zu nennen, wo auch elf Abdominalsegmente aufgefunden wurden. Es ist möglich, daß bei manchen Coleopteren species das elfte Abdominalganglion noch mehr rudimentär erscheint als bei *Doryphora* und *Donacia*, und daß es deswegen vielleicht übersehen wurde; diese Vermutung angenommen, wird uns vielleicht die Verschiedenheit der Angaben verständlich sein.

Eine Conerescenz der Abdominalganglien mit den Thoracalganglien, die bei andern Insektengruppen (Orthopteren nach HEYMONS) beobachtet wurde, findet bei *Donacia* nicht statt, und dasselbe scheint auch andre Coleopteren zu betreffen.

Die Entwicklung des Tracheensystems verläuft im großen und ganzen ähnlich wie bei andern Insekten, nur hier und da zeigt die *Donacia*-Entwicklung manche Eigentümlichkeiten, die an dieser Stelle berücksichtigt werden sollen. Die Anlage der Tracheenstigmen erfolgt kurz darauf, nachdem die Neuralwülste einen segmentierten Bau angenommen haben. An jungen *Donacia*-Embryonen konnte ich elf Stigmenpaare wahrnehmen, die an Meso- und Metathorax und an den ersten neun Abdominalsegmenten gelegen sind. Alle Stigmen haben mit Ausnahme des letzten Stigmenpaares das Aussehen enger, ovaler Spalten, die an jungen Stadien nach innen in ziemlich geräumige Ectodermeinstülpungen übergehen, welch' letztere uns die Anlagen der mächtigen lateralen Tracheenstämmen darstellen. Eigentümlich gestaltet sich die Entwicklung des letzten Stigmenpaares: Wir sehen nämlich an jungen Keimstreifen am neunten Abdominalsegment, welches schon von vorn an eine größere Breite wie die übrigen Abdominalsegmente aufweist, zwei große und tiefe, ectodermale Einstülpungen, die links und rechts von den Neuralwülsten angelegt werden und aus denen sich die Endabschnitte der lateralen Tracheenstämmen entwickeln. Während sich die genannten Einstülpungen immer weiter nach innen vertiefen, ändern ihre Wände in der Umgebung der Keimstreifenoberfläche ihr Aussehen. Das kubische Ectodermepithel verändert sich in dieser Gegend allmählich in ein sehr hohes Cylinderepithel, dessen Elemente eine spindelförmige Gestalt annehmen und dessen Plasma

in der dem Einstülpungslumen zugekehrten Partie deutlich eine fädige Struktur zeigt. Kurz darauf wird rings um die Stigmaöffnung reichlich Chitin ausgeschieden, aus welchem sich allmählich ein hohles, zahnartiges Gebilde entwickelt, welches den caudal-gekrümmten Embryonen eng an die Ventralseite angepreßt ist und dessen wichtige Bedeutung für den Atmungsprozeß schon seitens SIEBOLD erkannt wurde.

In bezug auf die Zahl der abdominalen Stigmenpaare stimmen meine Angaben nicht mit denen mancher anderer Autoren überein. GRABER äußert sich darüber folgendermaßen: »Hinsichtlich des Auftretens der abdominalen Stigmen stimmen die meisten vorliegenden Daten zunächst darin überein, daß solche meistens nur auf den ersten acht Hinterleibssomiten vorkommen.« Dafür sprechen die Untersuchungen BÜTSCHLIS an *Apis*, TICHOMIROFFS an *Bombyx*, CARRIÈRES an *Chalicodoma*, GRABERS an *Meloe*, *Hydrophilus*, *Gryllotalpa*, *Mantis* und *Lina* u. a. Meine Beobachtungen stehen dafür im Einklang mit den Angaben HEIDERS für *Hydrophilus* und KOROTNEFFS für *Gryllotalpa*, indem seitens dieser Forscher an den erwähnten Formen auch neun abdominale Stigmenpaare nachgewiesen wurden, ähnlich wie ich dies bei *Donacia* feststellen konnte. Die Zahl und Lagerung der thoracalen Stigmen ist bei *Donacia* dieselbe, wie bei den meisten Insektengruppen, worin, wie bekannt, die Lepidopteren eine Ausnahme machen, indem bei ihnen ein Prothoraxstigma aufgefunden wurde. Letzteres hat WHEELER auch bei *Doryphora* beschrieben, doch ist dies, wie mir scheint, bis jetzt der einzige Fall, wo ein Prothoraxstigma für Coleopterenembryonen nachgewiesen worden ist.

Lemberg, im Juni 1908.

Literaturverzeichnis.

1. H. AYERS, On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite *Teleas*. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. Nr. 7. 1884.
2. R. S. BERGH, Beiträge zur Embryologie d. Crustaceen. II. Die Drehung d. Keimstreifens und die Stellung des Dorsalorgans bei *Gammarus pulex*. Zool. Jahrbücher. Bd. VII.
3. — Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte. Bd. XIX. H. II. 1902.
4. A. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions II. Diese Zeitschr. Bd. LIX.
5. N. BOBRETZKY, Über die Bildung des Blastoderms u. der Keimblätter bei den Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

6. O. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.
7. — Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Musca*. Morph. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.
8. J. CARRIÈRE, Die Entwicklung d. Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
9. — u. O. BÜRGER, Die Entwicklungsgeschichte d. Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. Vol. LXIX. 1897.
10. N. CHOLODKOVSKY, Über die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. Zool. Anzeiger. Jahrg. 11. 1888.
11. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. 1889.
12. — Zur Embryologie von *Blatta germanica*. Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. 1890.
13. — Die Embryonalentwicklung von *Phyllostroma (Blatta) germanica*. Mem. usw. St. Petersburg. T. XXXVIII. 1891.
14. A. CLAYPOLE, The Embryology and Oögenesis of *Anurida Maritima* (Guér.). Journal of Morphology. Vol. XIV. 1898.
15. S. CZERSKI, Powstanie jelita srodkowego u *Meloë violaceus* Marsch. Polskie Arch. nauk biol. i lekarskich. T. II. 1904.
16. A. DOHRN, Zur Embryologie d. Arthropoden. Centralbl. f. d. medicin. Wissenschaften. Nr. 54. 1866.
17. O. DICKEL, Entwickelungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVII. 1904.
18. P. DEEGENER, Entwicklung d. Mundwerkzeuge u. d. Darmkanals bei *Hydrophilus*. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.
19. H. EISIG, Zur Entwicklungsgeschichte d. Capitelliden. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Vol. XIII. 1899.
20. K. ESCHERICH, Über die Bildung d. Keimblätter bei den Musciden. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. T. LXXVII. 1900.
21. — Das Insekten-Entoderm. Biolog. Centralbl. T. XXI. 1901.
22. V. FRANZ, Über die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.
23. V. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892.
24. K. FRIEDERICH, Untersuchungen über die Entstehung d. Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nov. Acta Ac. Leop. Car. Bd. LXXXV. 1906.
25. W. GĄDZIKIEWICZ, Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Zoolog. Anz. Bd. XXIX. 1905.
26. M. GANIN, O jelicie srodkowem owadów. Izwiestia Warsz. Uniwersyteta. 1874 (Russisch).
27. A. GIARDINA, Primi stadi embrionali della *Mantis religiosa*. Monitore Zool. Ital. anno 8. 1897.
28. V. GRABER, Vorläufige Ergebnisse einer größeren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XV. 1878.
29. — Die Insekten 2. Teil: Vergleichende Lebens- u. Entwicklungsgeschichte d. Insekten. Die Naturkräfte. München 1879.

30. V. GRABER, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. XIV. 1888.
31. — Über die Polypodie der Insektenembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
32. — Vergleichende Studien über die Embryologie d. Insekten und insbesondere d. Musciden. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVI. 1889.
33. — Vergleichende Studien am Keimstreifen d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.
34. — Beiträge zur vergleichenden Embryologie d. Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. LVIII. 1891.
35. — Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anzeiger. Jhrg. XIV. 1891.
36. B. GRASSI, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. Vol. XVIII. 1884.
37. E. HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrbuch. Vol. XV. 1889.
38. E. HAECKEL, Studien zur Gasträatheorie. Jena 1877.
39. B. HATSCHKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Je-naisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.
40. F. HEATHCOTE, The early development of Iulus. Quart. Journal Micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.
41. K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus* L. Abhandl. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.
42. — Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena 1889.
43. — Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. Jahrg. IV. 1897.
44. O. u. R. HERTWIG, Die Cöломtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.
45. R. HEYMONS, Die Entwicklung der Cölomsäcke von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellschaft 1892.
46. — Über die Entwicklung d. Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.). Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1893.
47. — Über die Entwicklung d. Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin. Jahrg. 1893.
48. — Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1894.
49. — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren u. Orthopteren. Jena 1895.
50. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Diese Zeitschr. Vol. LXII. 1897.
51. — Über die Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Nat. Freunde Berlin 1897.
52. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin 18. 1898.
53. — Die Entwicklungsgeschichte d. Scolopender. Zoologica. Bd. XIII. 1901—1902.
54. — u. H., Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1905.
55. — Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Zool. Centralbl. Bd. XII. 1905.

56. J. HIRSCHLER, Embryologische Untersuchungen an *Catocala nupta* L. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1906.
57. — Spostrzeżenia nad rozwojem zarodkowym motyli. (Entwicklungsgeschichtliche Studien an Lepidopteren.) Arch. naukowe. Wiss. Archiv. Bd. I. 1907.
58. — Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei *Donacia* (Coleoptera). Zoolog. Anz. Bd. XXXI. 1907.
59. — Beiträge zur embryonalen Entwicklung der Coleopteren. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1908.
60. W. KARAWAJEW, K jembrionalnomu razwytiju *Pyrrhocoris apterus* L. Izwiestija kiewsk. obszczestw. estestwoispytatelej 1893.
61. J. KENNEL, Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. u. *Peripatus torquatus* n. sp. 1. u. 2. Teil. Arbeit. zool. zoot. Institut. Würzburg. Bd. VII u. VIII. 1885 u. 1888.
62. O. KÖLLIKER, Observationes de prima insectorum genesi. Zürich 1842.
63. A. KOROTNEFF, Die Embryologie d. *Gryllotalpa*. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
64. — Zur Entwicklung d. Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biolog. Centralbl. Bd. XIV. 1894.
65. — Zur Embryologie von *Pyrosoma*. Mitteilg. zool. Stat. Neapel. Bd. XVII. 1905.
66. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. Jena 1892.
67. M. V. KOULAGUIN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.
68. A. KOWALEWSKI, Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. T. XVI. 1871.
69. — Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biologisch. Centralbl. Bd. VI. 1886.
70. — u. M. SCHULGIN, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*). Biol. Centralbl. Bd. VI.
71. A. LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXVIII. 1903.
72. A. LÉCAILLON, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomérides. Paris 1898.
73. W. S. MARSHALL and P. H. DERNEHL, Contributions toward the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes* (Hymenopteron) I. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells. (Diese Zeitschrift Bd. LXXX. 1906.
74. P. MARCHAL, Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. de Zool. expér. T. II. 1904.
75. — Les *Platygastres*. Arch. zool. expér. T. IV. 1906.
76. P. MAYER, Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. X. 1876.
77. A. D. MEAD, The early Development of marine Annelids. Journ. of Morphol. Vol. XIII. 1897.

78. N. MELNIKOW, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Arch. f. Naturgesch. 35. Jahrg. 1869.
79. E. METSCHNIKOFF, Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognatha). Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
80. — Embryologisches über Geophilus. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875.
81. W. NOACK, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.
82. J. NUSBAUM, Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anzeiger. Jahrg. 6. 1883.
83. — The embryonic development of the Cockroach by L. C. MIALl and A. DENNY. London 1886.
84. — Die Entwicklung der Keimblätter bei *Meloë proscarabaeus* Marsham. Biol. Centralbl. Vol. VIII. 1888.
85. — Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens u. d. Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.
86. — Przyczynek do embryologii maika (*Meloë proscarabaeus* Marscham). Kosmos 1891.
87. — u. B. FULIŃSKI, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllo-dromia* (*Blatta*) *germanica* L. Zool. Anzeiger. Bd. XXX. 1906.
88. H. OTTO u. C. TÖNNIGES, Untersuchungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. 1906.
89. W. PATEN, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.
90. A. PETRUNKEWITSCH, Über die Entwicklung des Herzens bei *Agelastica alni* L. Zool. Anz. Bd. XXI.
91. L. RABITO, Sull' origine dell' intestino medio nella *Mantis religiosa*. Palermo 1898.
92. R. RITTER, Die Entwicklung d. Geschlechtsorgane u. d. Darmes bei *Chironomus*. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
93. T. SALING, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* L. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVI.
94. F. SCHWANGART, Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
95. — Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biolog. Centralbl. Bd. XXV. 1905.
96. — Über die Beziehungen zwischen Darm- u. Blutzellenbildung bei *Endromis versicolor* L. (Ein Beitrag zur Endothelfrage). Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Phys. in München 1906.
97. W. SCHIMKEWITSCH, Über die Entwicklung v. *Telyphonus caudatus* L., verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.
98. F. SCHWARTZE, Zur Kenntnis d. Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
99. A. SEDGWICK, The development of the Cape Species of *Peripatus*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885—89.
100. S. SHELDON, On the development of *Peripatus Novae Zelandiae*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1888—89.

101. A. TICHOMIROW, Über die Entwicklungsgeschichte d. Seidenwurms. Zool. Anzeiger. Hwg. 2. 1879.
102. — Istorija razwytija tutowago szelkopryjda (*Bombyx mori* L.) w jajcu. Izwiestija imp. obszczestwa ljubytelej estestwoz. antrop. T. XXXII. 1882.
103. — Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschr. z. 70. Geburtst. R. LEUCKARTS. Leipzig 1892.
104. O. TICHOMIROWA, Przyczynek do rozwoju *Chrysopa*. VIII Zjazd ros. zoologów w Petersburgu ref. Biolog. Centralbl. T. X.
105. — Sur l'histoire du développement de *Chrysopa perla*. Congr. internat. Zool. Moscou 1892.
106. K. TOYAMA, Contrib. to the Study of Silkworms. I. Bull. College of Agriculture Tokyo, Imper. Univer. 1902.
107. H. TSCHUPROFF, Über die Entwicklung d. Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anzeiger 1903.
108. H. UZEL, Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.
109. VEJDOVSKÝ, Zur Hämoecöltheorie. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. 1905.
110. — Zweiter Beitrag zur Hämoecöltheorie. Ibid. Bd. LXXXV. 1906.
111. A. VOELTZKOW, Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arbeit. zool.-zoot. Institut. Würzburg. Bd. IX. 1889.
112. — *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arbeit. zool.-zoot. Institut. Würzburg. Bd. IX. 1889.
113. A. WEISMANN, Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus spec. Musca vomitoria* u. *Pulex canis*. Diese Zeitschr. Bd. XIV. 1863.
114. — Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beiträge zur Anat. u. Physiolog. (Festschr. f. T. HENLE). Bonn 1882.
115. W. M. WHEELER, The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. Morph. Vol. III. 1889.
116. — On the appendages of the first Abdominal Segm. of Embryo Insects. Trans. Wiscons. Acad. Sc. B. a. Letters. Vol. VIII. 1890.
117. L. WILL, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. III. 1888.
118. E. WITLACZIL, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.
119. R. WOLTERECK, Beiträge zur prakt. Analyse d. *Polygordius*-Entwicklung n. d. Nordsee u. Mittelmeertypus. Arch. Entwicklmech. Bd. XVIII. 1904.
120. N. ZOGRAW, Materiały k poznaniu jembrionalnago razwytija *Geophilus ferrugineus* L. K. i *Geophilus proximus* L. K. Izwiest. imp. obszczestw. ljubytelej estestwozn. antrop. Moskwa. T. LIII. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mittels Camera lucida unter dem ZEISSchen, nur Fig. 70 ist unter dem LEITZschen Mikroskop gezeichnet. Auf Tafel XXXIII und XXXV ist die Vergrößerung der Figuren um ein Drittel kleiner als es die beigefügten Ocular- und Objektivsysteme bezeichnen.

Die folgenden Bezeichnungen haben auf allen Tafeln dieselbe Bedeutung:

<i>a</i> , Acron;	<i>ks</i> , ectodermale Schaufel;
<i>a</i> ₁ — <i>a</i> ₁₁ , Abdominalsegmente;	<i>l</i> , Labrum;
<i>af</i> , Amnionfalte;	<i>lu</i> , Lumen der Mitteldarmdrüse;
<i>am</i> , Amnion;	<i>m</i> , Mesoderm;
<i>ao</i> , Kopfaorta;	<i>md</i> , Mitteldarmdrüse;
<i>bl</i> , Blutkörperchen;	<i>mo</i> , somatisches Mesoderm;
<i>c</i> , Cöloin;	<i>ms</i> , splanchnisches Mesoderm;
<i>ca</i> , Cardioblasten;	<i>mu</i> , Muskeln;
<i>cl</i> , Clypeus;	<i>n</i> , Hypopharynxhöcker;
<i>d</i> , Mandibula;	<i>nb</i> , Neuroblast;
<i>do</i> , primäres Dorsalorgan;	<i>o</i> , Öocyten;
<i>dr</i> , Drüse am I. Abdominalsegment;	<i>p</i> , Paracyten;
<i>dz</i> , Dotterzellen;	<i>pa</i> , paracardialer Zellenstrang;
<i>e</i> , Antenne;	<i>pe</i> , Paracardialzellen;
<i>ek</i> , Ectoderm;	<i>pr</i> , Proctodäum;
<i>en</i> , Entoderm;	<i>s</i> , Serosa;
<i>ep</i> , Epineuralsinus;	<i>se</i> , Drüsensecret;
<i>f</i> , Fettkörper;	<i>sg</i> , Subösophagalganglion;
<i>g</i> , Gastralrinne;	<i>si</i> , Blutsinus;
<i>ga</i> , Ganglion;	<i>st</i> , Stomodäum;
<i>ge</i> , Geschlechtszellen;	<i>t</i> , Trachee, Stigma;
<i>gh</i> , Gehirnganglien;	<i>t</i> ₁ — <i>t</i> ₃ , Thoracalsegment;
<i>gl</i> , Geschlechtsleiste;	<i>u</i> , Urdarmhöhle;
<i>h</i> , Anhang am I. Abdominalsegment;	<i>vd</i> , Vorderdarm;
<i>he</i> , Hüllentoderm;	<i>vs</i> , Vasoblasten;
<i>hr</i> , Herz;	<i>x</i> ₁ , erste Maxille;
<i>i</i> , Intercalarsegment;	<i>x</i> ₂ , zweite Maxille (Labium);
<i>id</i> , Mitteldarm;	<i>I, II</i> , usw., Macrosomiten.
<i>ke</i> , Keimectoderm;	

Tafel XXXI.

Fig. 1. Bruchstück von einem Sagittalschnitte; hintere Eihälfte nach vollendeter Ectodermmentwicklung; links die Ventralseite des Eies. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 2. Bruchstück von einem Querschnitt in der Nähe des hinteren Eipoles; ventrale Eihälfte nach vollendeter Ectodermmentwicklung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 3i Querschnitt durch die vordere Region eines ganz jungen Keimstreifens. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles auf einem Stadium, wo die hintere Amnionfalte angelegt wird. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 5. Querschnitt, der gleich hinter dem auf Fig. 4 abgebildeten zu liegen kommt; in der Mitte die Amnionhöhle, die ventralwärts in die tangential angeschnittene Gastralrinne des gekrümmten Keimstreifens übergeht. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 6. Dorsale Hälfte eines Querschnittes auf der Höhe des nach innen eingestülpten primären Dorsalorgans. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 7. Dorsale Hälfte eines Querschnittes auf der Höhe des Dorsalorgans, welches vom Eetoderm überwachsen ist. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 8. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf dem Stadium, wo die seitlichen Amnionfalten zur Entwicklung gelangen. (Oc. 0, Obj. DD.)

Fig. 9. Querschnitt durch einen Keimstreifen mit stärker entwickelten seitlichen Amnionfalten. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 10. Querschnitt durch die hintere Region eines Keimstreifens nach Entwicklung der Urdarmhöhle. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 11. Hinterende eines jungen, dorsal gekrümmten Keimstreifens sagittal durchgeschnitten. (Oc. 1. Obj. DD.)

Fig. 12. Vorderende eines Keimstreifens während des Gastrulationsvorganges; Sagittalschnitt. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 13. Querschnitt durch einen ganz jungen Keimstreifen, an welchem die Gastrulation eingeleitet ist. (Oc. 2. Obj. DD.)

Tafel XXXII.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf der Höhe der Kopflappenregion; das primäre Entoderm hat sich in das median liegende sekundäre und in das beiderseits gelagerte Mesoderm differenziert. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 15. Querschnitt durch einen Keimstreifen auf der Höhe der Kopflappenregion mit mächtig entwickelter Entodermanhäufung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 16. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; den Keimstreifen, an welchem die Gastralrinne geschlossen ist, sehen wir zweimal getroffen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 17. Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens mit mächtig entwickelter Gastralrinne. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 18. Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Eipoles; die Geschlechtszellen liegen am Boden einer seitlichen Rinne. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende des Keimstreifens während der Gastrulation. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 20. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; die Amnionfalte ist tangential angeschnitten. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 21 u. 22. Zwei Querschnitte durch die Kopflappenregion des Keimstreifens während der Gastrulation und Amnionentwicklung. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 23. Querschnitt durch das Hinterende des dorsal gekrümmten Keimstreifens nach der Abschnürung des Entoderms. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 24. Querschnitt durch die hintere Region des Keimstreifens; die Grenze zwischen beiden Keimblättern ist deutlich zu sehen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 25. Querschnitt durch die hintere Region des auf die Dorsalseite des

Eies umgeschlagenen Keimstreifens; das Entoderm erscheint mehrschichtig. (Oc. 0. Obj. DD.)

Fig. 26. Seitlicher Längsschnitt, parallel zur Medianebene, durch das achte und neunte Abdominalsegment; die Genitalzellen liegen im Mesoderm. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 27. Querschnitt durch das Hinterende des Eies; der dorsal gekrümmte Keimstreifen ist zweimal getroffen, am Hinterende ist noch die Gastralrinne offen. (Oc. 0. Obj. DD.)

Tafel XXXIII.

Fig. 28. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens mit gut entwickelten Cölomsäckchen. (Oc. 2. Obj. DD.)

Fig. 29. Sagittalschnitt durch ein noch wenig ausgewachsenes Proctodäum; am Proctodäalende sehen wir die entodermale Mitteldarmanlage. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 30. Sagittalschnitt durch eine ganz seichte Stomodäaleinstülpung, welcher von außen Entodermzellen anliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 31. Sagittalschnitt durch ein ziemlich ausgewachsenes Stomodäum, dessen Ende die Entodermzellen kappenartig bedecken. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 32. Querschnitt durch einen älteren Keimstreifen mit entwickelten Cölomsäckchen; das Ectoderm hat sich in eine neuro- und dermatogene Schicht differenziert. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein etwas ausgewachsenes Stomodäum, dessen Ende in eine ectodermale Schaufel ausläuft, die von der Seite des Dotters mit Entodermzellen bedeckt ist. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 34. Sagittalschnitt durch ein Stomodäum, welchem von außen Entodermzellen anliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 35. Querschnitt durch die Abdominalregion eines Keimstreifens, dessen Mesoderm sich in ein somatisches und splanchnisches Blatt differenziert hat. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 36. Sagittalschnitt durch ein tiefer eingestülptes Stomodäum wie auf Fig. 34; es ist von außen mit Entodermzellen bedeckt und läuft ventralwärts in eine kurze ectodermale Schaufel aus. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 37. Sagittalschnitt durch ein Stomodäalende, welchem Entodermzellen aufliegen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 38. Sagittalschnitt durch ein bedeutend ausgewachsenes Stomodäum, welchem das entodermale Mitteldarmepithel anliegt. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 39. Sagittalschnitt durch eine seichte Stomodäaleinstülpung, die mit Entodermzellen bedeckt ist. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 40. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens; das Mesoderm hat sich in eine Reihe von Gewebe- und Organanlagen differenziert; die Entodermzellen kommen frei zu liegen. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 41. Querschnitt durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens; der Epineuralsinus ist noch paarig, die Entodermzellen sind epithelartig angeordnet. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 42. Querschnitt durch die Kopflappenregion eines jungen Keimstreifens; zu beiden Seiten liegen die Cölomsäckchen des Intercalarsegmentes. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 43. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines dorsal gekrümmten Keimstreifens; die Geschlechtszellen liegen im elften Abdominalsegment. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 44. Sagittalschnitt durch die am ersten Abdominalsegment gelegene Drüse, welche ein Secret ausscheidet. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 45. Querschnitt auf der Höhe des Proctodäalendes durch einen älteren Keimstreif. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 46. Sagittalschnitt durch ein ziemlich stark ausgewachsenes Proctodäum, welchem das entodermale Mitteldarmepithel anliegt. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 47. Vollkommen ausgewachsene Blutzellen, die Degenerationsmerkmale aufweisen (Oc. 4. Obj. F.)

Fig. 48. Linke Hälfte eines Querschnittes durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens, an welchem die Öocyten aus dem Ectoderm auswandern. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 49. Linke Hälfte eines Querschnittes durch die Abdominalregion eines älteren Keimstreifens. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 50. Große und kleine Blutzellen. (Oc. 4. Obj. F.)

Tafel XXXIV.

Fig. 51. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite, auf dem tetramerischen Stadium. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 52. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit sechs Körpersegmenten. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 53. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit entwickelten Microsomiten am Proto-, Gnathocephaleum und am Thorax; die vordere Abdominalregion ist noch unsegmentiert. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 54—58. Fünf von der Seite gesehene Keimstreifen, von links nach rechts steigenden Alters, mit allmählich stärker entwickelter Dorsalkrümmung. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 59. Totalansicht eines jungen, dorsal gekrümmten Keimstreifens von der Dorsalseite des Eies; am Ende des Abdomens sehen wir drei Körpersegmente. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 60. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit entwickelten Extremitätenanlagen. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 61. Totalansicht eines Keimstreifens von der Ventralseite mit stärker wie auf Fig. 60 entwickelten Extremitäten. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 62. Totalansicht eines gerade gestreckten Keimstreifens von der Ventralseite; das zweite Maxillenpaar ist zum Labium verwachsen. (Oc. 4. Obj. A.)

Fig. 63. Totalansicht der vorderen Hälfte eines Keimstreifens (von der Ventralseite) mit mächtig entwickelten Extremitäten. (Oc. 4. Obj. DD.)

Fig. 64. Totalansicht eines älteren, dorsal gekrümmten Keimstreifens (von der rechten Seite). (Oc. 4. Obj. A.)

Fig. 65. Totalansicht eines Eies von der rechten Seite, an welchem die Differenzierung des Ectoderms in ein Hüllen- und Keimectoderm eingeleitet ist. (Oc. 5. Obj. A.)

Fig. 66. Totalansicht des Kopfes eines älteren Embryos (von der Ventralseite); das zweite Maxillenpaar ist aneinander gerückt. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 67. Totalansicht eines Keimstreifens (von der rechten Seite) mit entwickelten Extremitätenanlagen. (Oc. 3. Obj. A.)

Fig. 68. Totalansicht eines auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagenen Abdominalendes (von der Dorsalseite des Eies), an welchem die Genitalanlage angedeutet ist. (Oc. 3. Obj. A.)

Tafel XXXV.

Fig. 69. Totalansicht des vorderen Mitteldarmteiles (von der Ventralseite) mit den ihm anliegenden vier Mitteldarmdrüsen. (Oc. 5. Obj. A.)

Fig. 70. Sagittalschnitt durch das Proctodäalende und den hinteren Abschnitt des entodermalen Mitteldarmes. (Oc. 4. Obj. 6.)

Fig. 71. Sagittalschnitt durch das Stomodäalende und den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 72. Sagittalschnitt durch das Stomodäalende und den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes; jüngeres Stadium, wie auf Fig. 71. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 73. Querschnitt durch die Anlage der Mitteldarmdrüsen. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 74. Querschnitt durch das Herz, welches ventralwärts in einen Darmblutsinus übergeht (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 75. Querschnitt durch die linke, dem zweiten Mitteldarmdrüsenpaar angehörige Drüse. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 76. Querschnitt durch das Herz und die anliegenden Körperpartien auf der Höhe des Abdomens. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 77. Querschnitt durch das äußerste Ende des Herzrohres und die anliegenden Körperpartien. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 78. Querschnitt durch das Herz in der Nähe des Proctodäalendes; das Herzlumen geht ventralwärts in einen Blutsinus über, welcher das Proctodäum ringartig umfaßt. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 79. Sagittalschnitt durch die Kopfaorta beim Übergang in das Herzrohr. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 80. Querschnitt durch einen älteren Keimstreifen auf der Höhe des Cölomsäckchenpaares des Intercalarsegmentes, knapp hinter den Gehirnganglien. (Oc. 2. Obj. E.)

Fig. 81. Querschnitt durch einen jüngeren Keimstreifen wie auf Fig. 80, auf der Höhe der Cölomsäckchen des Intercalarsegmentes; die Gehirnganglien sind mitgetroffen. (Oc. 3. Obj. DD.)

Fig. 82. Querschnitt durch eine Mitteldarmdrüse, deren Lumen noch nicht mit dem Mitteldarmlumen kommuniziert. (Oc. 4. Obj. E.)

Fig. 83. Querschnitt durch einen älteren Embryo auf der Höhe des ersten Mitteldarmdrüsenpaares. (Oc. 0. Obj. C.)

Fig. 84. Querschnitt durch einen Embryo auf der Höhe der Gehirnganglien; nach unten haben sich die Vasoblasten zur Kopfaorta vereinigt, während sie nach oben noch weit voneinander abstehen. (Oc. 3. Obj. E.)

Fig. 85—87. Drei hintereinander (von oben nach unten) liegende Querschnitte durch das Herzrohr. (Oc. 3. Obj. DD.)



