

Die Entwicklung der Dipteren im Ei,

nach Beobachtungen an

Chironomus spec., *Musca vomitoria* und *Pulex Canis*.

Von

Dr. August Weismann.

Mit Tafel VII—XIII.

Vorliegende Arbeit enthält den ersten Theil einer Entwicklungsgeschichte der Dipteren, deren zweiter die Ausbildung der Larve zum vollendeten Insect behandeln wird. Ueber die embryologische Entwicklung der Dipteren ist bisher nur Weniges bekannt geworden. Von *Kölliker* besitzen wir eine Abhandlung »*De prima insectorum genesi*«¹⁾, in welcher neben der Entwicklung eines Käfers, auch die zweier Mücken beschrieben wurde. Sie erschien im Jahr 1842 als die Dissertation des berühmten Histologen, und die Zeit ihres Entstehens lässt schon voraussetzen, dass eine erneuerte Bearbeitung desselben Gegenstandes vom Standpunkte der heutigen Wissenschaft nicht überflüssig sein wird. Wir besitzen nun allerdings eine mit allen Hülfsmitteln der modernen Entwicklungsgeschichte ausgearbeitete Darstellung der Entwicklung eines Zweiflüglers in der an interessanten Enthüllungen so reichen Monographie *Leuckart's* »*Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen nach Beobachtungen an Melophagus ovinus*«²⁾. Leider aber konnte gerade der embryologische Theil dieser ausgezeichneten Untersuchungen am wenigsten ausführlich und abschliessend behandelt werden, da durch die eigenthümlichen Verhältnisse, unter welchen das Ei sich bei den Pupiparen entwickelt, einer continuirlichen Beobachtung unübersteigliche Hindernisse in den Weg gelegt waren.

1) *Kölliker*, *De prima insectorum genesi*. Diss. inaug. Turici 1842.

2) *Leuckart*, *Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen nach Beobachtungen an Melophagus ovinus*. Halle 1858.

Ich habe indessen hier nicht nur der Arbeiten zu gedenken, welche auf dem speciellen Feld der Dipterenembryologie der meinigen vorhergingen. Wie der Werth einer jeden Specialforschung in der Embryologie darin liegt, dass sie die Basis erweitert, auf welcher unsere Einsicht in den Entwicklungsplan der ganzen Classe beruht, so muss auch eine Darstellung der Entwicklung der Zweiflügler ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecten, der Arthropoden überhaupt sein. Es ist allgemein anerkannt, dass neben den bereits erwähnten Arbeiten *Kölliker's* und *Leuckart's* und neben der vortrefflichen Abhandlung *Huxley's*¹⁾ über die Embryologie von Aphis, es vor Allem die Untersuchungen *Zaddach's* über die Entwicklung der Phryganeen²⁾ waren, welche die Entwicklungsgeschichte der Insecten auf den Standpunkt geführt haben, welchen sie heute einnimmt, und wenn ich auch das Hauptverdienst dieses gewissenhaftesten Forschers nicht mit *Leuckart* und *Claparède* in der Uebertragung der Keimblättertheorie von den Wirbelthieren auf die Insecten finden kann, sondern gerade in diesem Punkte zu ganz anderen Resultaten gelangt bin, so bleiben doch eine ganze Reihe wichtiger Entdeckungen, welche ich nur zu bestätigen hatte, und welche mich veranlassen werden, immer von Neuem wieder auf die Arbeit *Zaddach's* zurückzukommen. Das Neueste über Entwicklung der Arthropoden sind die Untersuchungen *Claparède's* über die embryologische Entwicklung der Spinnen³⁾. Besonders die Bildung der ersten Formelemente im Ei findet sich hier noch eingehender behandelt, als bei *Zaddach*, und wird in einer Weise dargestellt, der ich, soweit es das Thatsächliche betrifft, in den Hauptpunkten überall beistimmen konnte. *Claparède's* Ansichten stehen in diesem Punkte die Beobachtungen *Robin's* scheinbar ganz unvereinbar gegenüber, welche dieser Beobachter erst vor Kurzem in einer Notiz über die Bildung der Keimhautzellen bei den Insecten⁴⁾ niedergelegt hat. Wenn es mir, wie ich hoffe, gelungen ist, die scheinbaren Gegensätze in den Ansichten zu vereinigen, und diese Frage im Wesentlichen zu lösen, so verdanke ich es vor Allem dem günstigen Untersuchungsobject, und ein Gleiches muss ich sagen in Bezug auf den histologischen Theil dieser Arbeit, dem ich — Dank der Grösse und leichten Zerlegbarkeit des zur Untersuchung benutzten Eies — eine grössere Aufmerksamkeit und ausführlicheré Behandlung zu Theil werden lassen konnte, als dies von meinen Vorgängern geschehen ist.

1) On the Agamic Reproduction and Morphology of Aphis, by Thomas Huxley, Trans. Lin. Soc. Vol. XXII. Part. III. 1858.

2) Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere, von Dr. G. Zaddach. 1. Heft. Die Entwicklung des Phryganiden-Eies. Berlin 1854.

3) Recherches sur l'évolution des araignées par Edouard Claparède. Utrecht 1862. Naturkundige Verhandelingen utg. door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen. Deel I. Stuk 4.

4) Robin, Mém. sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés Compt. rend. Tom. 54. p. 150.

Die Wahl eines Repräsentanten der Mücken (Nemocera) war keine freie, indem eine wasserarme Gegend der Untersuchung nur wenige Arten darbot, und vor Allem das Genus *Corethra*, welches ich der bekannten, und von *Leydig* bereits mit vielem Erfolg benutzten Durchsichtigkeit der Larve wegen vorgezogen hätte, gänzlich fehlte. Die zur Untersuchung benutzte Art von *Chironomus* ist der Beobachtung der morphologischen Entwicklung des Embryo in vieler Beziehung sehr günstig, und anderen Tipulideneiern wegen der Klarheit der Zellen und der verhältnissmässig lichten Färbung des Dotters vorzuziehen, zum Studium des histologischen Aufbaues der Organe aber der geringen Grösse halber weniger geeignet. Die Species konnte vorläufig nicht mit Sicherheit bestimmt werden, Herr Professor *Schenck* in Weilburg, welcher die Güte hatte, eine Bestimmung zu versuchen, fand in dem *Meigen'schen* Dipterenwerk nicht eine einzige Art, welche mit der meinigen nur annähernd übereinstimmte, und unter den 428 in den »Diptera Scandinaviae« von *Zetterstedt* beschriebenen Species nur den *Chironomus nigro-viridis* Macq., welcher annähernd passte.

Als Repräsentanten der eigentlichen Fliegen (Brachycera) habe ich *Musca vomitoria* gewählt, da sie die Nachtheile — Undurchsichtigkeit des Chorion's und später des Embryo selbst — mit allen mir bekannten Musciden-Eiern theilt, dagegen aber den Vortheil der bedeutenderen Grösse besitzt. Die kurze Beschreibung eines einzelnen Stadiums aus der embryologischen Entwicklung des *Pulex Canis* sollte nur zeigen, in wie nahem verwandtschaftlichem Verhältniss, insoweit es die Entwicklung im Ei betrifft, die Familie der hüpfenden Dipteren zu den Mücken steht. Eine eingehende Verfolgung der Entwicklung schien der mangelhaften Durchsichtigkeit der Eihüllen halber für die Gewinnung allgemeiner Resultate unersprieslich.

I.

Die Entwicklung des Eies von *Chironomus*.

Mit Taf. VII—X, Fig. 40—54.

Die Eier von *Chironomus nigro-viridis* Macq. (?) werden vom Weibchen ins Wasser abgelegt; man findet sie den grössten Theil des Sommers hindurch in allen stehenden Wassern frei auf der Oberfläche schwimmend oder an Wasserpflanzen festhängend. Sie liegen, wie dies bereits von *Kölliker*¹⁾ beschrieben wurde, in einfacher Reihe spiralig um einen Gallertcylinder von etwa 4,5 Cent. Länge herumgewunden und sind schon für das blosse Auge als gelbbraunliche, kleine Körperchen kennt-

1) Observationes de prima insectorum genesi. Turici 1842.

lich, welche im Laufe der Entwicklung, nach Maassgabe der Umwandlung des Dotters in embryonale Zellen eine hellere, gelblichweisse Färbung annehmen. Die Eier haben im Ganzen eine langgestreckt eiförmige, ellipsoidische Gestalt, welche in der Bauch- und Rückenlage vollkommen symmetrisch erscheint, im Profil aber auf der einen Seite einen convexen, auf der andern einen nahezu geraden Contur aufweist, während der eine Pol breit abgerundet ist, der andere mehr spitz. Es lässt sich somit eine gerade und eine convexe Seite unterscheiden, sowie ein stumpfer und ein spitzer Pol, oder da in ersterem der Kopf, in letzterem das Schwanzende des Embryo zu liegen kommt, ein vorderer und ein hinterer Pol.

Die äussere Eihaut (Chorion) ist vollkommen structurlos und durchsichtig, dünn, aber fest und schwer zersprengbar; die innere, die Dotterhaut (Membrana vitellina) ist sehr fein und in den ersten Entwicklungsstadien schwer nachzuweisen; später, wenn der Eihalt die Hülle nicht mehr ganz ausfüllt, ist sie sehr leicht zu erkennen, und zeigt dann fast constant eigenthümliche, wellenförmige Biegungen, welche in Verbindung mit dem starken Lichtglanz fast den Eindruck von Kernen machen, eine optische Täuschung, die sich als solche am leichtesten durch Vergleichung mit andern durchsichtigen Diptereneiern nachweisen lässt. Hier, wie überall bei den Insecten ist die Dotterhaut vollkommen structurlos. Die Mikropyle, deren näherer Bau bei der Kleinheit des Eies nicht wohl erkennbar ist, liegt am Kopfende des Eies, wie es bei den Insecten meistens der Fall zu sein scheint.

Der Dotter ist bei durchfallendem Licht von braungelber Farbe, und besteht aus grossen Fetttropfen, sehr feinen Dotterkörnchen und einer dieselben suspendirenden, nicht direct wahrnehmbaren Flüssigkeit. Die Länge der Eier beträgt 0,24 — 0,28 Mm., die Dicke 0,096 — 0,099 Mm. Letztere bleibt sich gleich, mag in der Seitenansicht oder der Bauchansicht gemessen werden.

Die Entwicklung von *Chironomus* gruppirt sich naturgemäss in drei Abschnitte, deren erster von der Befruchtung bis zur Anlage der symmetrischen Körperaxen und der Urtheile des Kopfes reicht, deren zweiter die Zusammenziehung dieser Axen, und die von ihr hervorgerufenen und sie begleitenden Veränderungen umfasst, während der dritte die vollkommene Ausbildung der äusseren Körperform, wie der inneren Organe bis zum Ausschlüpfen der Larve in sich schliesst.

A. Erste Entwicklungsperiode.

Von der Befruchtung bis zur Anlage der Keimwülste und der Urtheile des Kopfes.

Ehe noch die ersten Veränderungen im Ei begonnen haben, wird ohne Zweifel der Dotter die Eihülle vollständig ausfüllen. Mir ist es bis

jetzt nicht gelungen, ein Weibchen beim Eierlegen zu überraschen, und meine Beobachtungen beginnen, nachdem die ersten durch die Befruchtung hervorgerufenen Veränderungen bereits ihren Anfang genommen haben. In dem jüngsten Stadium, welches ich gesehen habe, hatte sich auf der ganzen Oberfläche des Dotters eine dünne Schicht einer vollkommen homogenen, stark lichtbrechenden, bläulichen Masse abgelagert, welche der Eihaut dicht anlag und nur an den beiden Eipolen ziemlich weit von ihr abstand. Ihre Dicke war an den Polen am grössten (0,0086 Mm.), an den Seiten am geringsten; an letzterer Stelle zeigte sie sich noch ganz durchsetzt von Dotterkörnchen, wie sie denn auch an den Polen sich nicht mit scharfer Linie vom Dotter abgrenzte, sondern ganz allmählich in denselben übergang, und ihre bläuliche Masse sich überall noch eine kleine Strecke weit zwischen die feinen Dotterkörnchengruppen hinein verfolgen liess; ich nenne sie das Keimhautblastem. Am spitzen oder hintern Pol lagen in der Lücke zwischen Eihaut und der scharfbegrenzten äusseren Fläche des Keimhautblastems vier grosse, kugelige oder ovale Zellen (Fig. 4 pz), aus mattbläulichem, homogenem, stark lichtbrechendem Protoplasma, welches durchaus der Masse des Blastems glich; sie besaßen einen kreisrunden, klaren, etwas röthlich schimmernden Kern, und in einigen lagen ausserdem noch ein oder zwei Dotterkörnchen. Der Durchmesser der Zellen betrug 0,013 Mm.; der der Kerne 0,0068 Mm., ein Nucleolus konnte nicht wahrgenommen werden.

Es geht aus dieser Beobachtung hervor, dass die erste Veränderung am befruchteten Ei eine Zusammenziehung des Dotters ist, wodurch derselbe sich von beiden Polen zurückzieht, während zugleich seine Oberfläche sich mit dem Keimhautblastem überzieht. Aus dem Umstand, dass Letzteres an den Polen bereits eine bedeutende Mächtigkeit erlangt hat, während es an den Seiten eine noch ganz dünne Schicht darstellt, lässt sich schliessen, dass seine Bildung an den Polen beginnt und von da sich über den ganzen Dotter hin ausbreitet.

Die vier kugligen Zellen, welche ausserhalb des Keimhautblastems liegen, nenne ich Polzellen; sie zeichnen sich dadurch aus, dass sie vollkommen unabhängig von den Zellen der eigentlichen Keimhaut entstehen, und erst im spätern Verlauf der Entwicklung mit jenen in eine Masse zusammentreten. Sie sind identisch mit den »globules polaires«, welche Robin¹⁾ vor Kurzem beschrieben hat und deren Entstehung derselbe auf Rechnung einer neuen Art der Zellenbildung durch Knospung (par gemmation) setzt, nach welcher er auch die Zellen der Keimhaut sich bilden lässt.

Mir war die merkwürdige und in ihrer Bedeutung vorläufig unerklärliche Erscheinung der Polzellen, welche der Bildung der übrigen

1) Mém. sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés. *Compt. rend.* Tom. 54. S. 450.

Keimhautzellen gewissermaassen nur als gutes Beispiel vorangehen, schon längere Zeit vor der Veröffentlichung der *Robin'schen* Arbeit bekannt. Die Unmöglichkeit, über die Genese dieser Zellen ins Klare zu kommen, veranlasste mich, die Veröffentlichung meiner Beobachtungen zurückzubehalten. Bei *Chironomus* habe ich ihre Genese auch jetzt noch nicht beobachtet, wohl aber bei *Musca*, wo der Process der Zellenbildung (sowohl der Pol- als der Keimhautzellen) in vieler Beziehung vollständiger zu beobachten ist, als bei dem kleinen Ei der *Tipuliden*. Ich verspare deshalb ein näheres Eingehen auf die Entwicklungsgeschichte von *Musca* und bemerke hier nur im Allgemeinen, dass ich mit der Ansicht *Robin's*, nach welcher die Zellen der Keimhaut durch Knospung entstehen sollen, nicht übereinstimmen kann. Ich glaube, dass der Modus ihrer Genese innerhalb des Begriffes von der freien Zellenbildung fällt, wie ihn die ältere histologische Schule aufgestellt hat.

Ueber die Bildung der Keimhaut giebt *Kölliker* in seiner Arbeit: »De prima insectorum genesis« einfach an, nach der Befruchtung ziehe sich der Dotter an seinen Axen von der Eihaut zurück, bedecke sich hier mit einfacher Zellenlage, welche sich sodann von hier über den ganzen Dotter hin ausbreite. Später sollen sich die Zellen zu doppelter und dreifacher Lage vermehren. *Robin* lässt erst eine Reihe von Zellen durch Knospung entstehen, zwischen dieser und dem Dotter sodann auf die nämliche Weise eine zweite und endlich eine dritte Reihe von Keimhautzellen. Abgesehen von der Entstehungsweise der Zellen beruhen die Angaben beider Forscher von einer Schichtung der Keimhaut auf einem Irrthum; die Keimhaut besteht nur aus einer einzigen Zellenlage; allerdings aber kommt der Ansehen von mehrfachen Zellenlagen oft sehr täuschend zu Stande.

Meinen sehr häufig wiederholten Beobachtungen zufolge bildet sich die Keimhaut bei *Chironomus* auf folgende Weise. Nachdem die Polzellen entstanden sind, verdickt sich das Keimhautblastem am ganzen Umfang des Dotters gleichmässig, bis es eine auch gegen den Dotter hin scharf abgegrenzte Schicht darstellt; so lange diese Zunahme des Blastems anhält, so lange dauert die Zusammenziehung des Dotters, der schliesslich an beiden Polen bedeutend von den Eihäuten absteht. Es erscheinen sodann in dem Keimhautblastem in gleichen Abständen voneinander und an allen Stellen zu gleicher Zeit helle, runde Flecken, welche sich schon nach wenigen Augenblicken als scharfcontourirte, kuglige Bläschen von 0,0068 Mm. Durchmesser erkennen lassen. Durch ihren wasserhellen und etwas röthlich schimmernden Inhalt unterscheiden sie sich scharf von der mattbläulichen Masse der Blastems. Nur wenige Augenblicke sind der Beobachtung gestattet, denn sofort nach Entstehung dieser Kerne macht sich eine eigenthümliche, unregelmässige Lichtbrechung in ihrer Umgebung bemerklich, und bald erhebt sich die früher der Eihaut glatt anliegende Blastemschicht zu einer Menge kleiner Kugel-

abschnitte, deren jeder einen Kern zum Centrum hat. Diese kugligen Erhebungen werden höher, und indem sich auch in der Tiefe das Blastem um die Kerne zusammenzieht, entstehen kuglige Zellen, die aber nur an der Oberfläche vollkommene Kugelgestalt besitzen, in der Tiefe von vornherein etwas abgeplattet sind. Während ihrer Bildung hört die Zusammenziehung des Dotters auf und die Eihüllen werden wieder vollständig ausgefüllt bis auf unbedeutende Lücken zwischen den Polzellen. Die Oberfläche des Eihaltens ist höckerig, wie die einer Maulbeere (Fig. 2), und die Lichtbrechung des Zelleninhaltes so stark, dass es auf den ersten Blick sehr schwer ist, die Kerne zu erkennen, und auch eine zuverlässige Messung derselben nicht wohl möglich ist. Wahrscheinlich tritt, gleich nachdem die ersten Zellen gebildet wurden, eine Zweitheilung derselben ein, der vielleicht eine nochmalige Theilung nachfolgt. Bei *Musca* verhält es sich so, und bei *Chironomus* lässt sich wenigstens so viel mit Sicherheit sagen, dass die primären Zellen bedeutend grösser sind, als diejenigen, welche die fertige Keimhaut zusammensetzen. Auf eine Vermehrung der Zellen lässt sich auch schon daraus schliessen, dass die anfangs höckerige Oberfläche der Keimhaut später glatt wird, die Zellen sich gegenseitig abplatteln und dann eine einfache Lage von kleinen prismatischen Zellen den Dotter überzieht, welche von der Fläche gesehen sechseckig aussehen und etwa 0,005 Mm. im Durchmesser haben, im Profil aber einem sehr kurzen Cylinderepithel ähneln und eine Länge von 0,008 Mm. besitzen. Eine scharfe Grenzlinie trennt sie von dem Dotter, bald aber zieht sich dieser von ihnen zurück und zwischen beiden erscheint eine neue Lage Blastem, dieselbe bläuliche, homogene Substanz, welche die erste Bildung von Zellen einleitete. Ich nenne sie das innere Keimhautblastem. Sie wächst rasch, erreicht an den Seiten bald eine Dicke von 0,0068 Mm. und ist an den Polen noch etwas mächtiger, wie dies auch bei der ersten Blastemschicht der Fall war; sie grenzt sich mit scharfer Linie einerseits von den Zellen, andererseits vom Dotter ab, so dass die Keimhaut jetzt aus zwei vollständig getrennten Lagen besteht, deren äussere aus Zellen zusammengesetzt, die innere gänzlich homogen ist. Die naheliegende Vermuthung, es möchte sich hier auf die nämliche Weise, wie die erste Zellenreihe entstand, eine zweite bilden, wird durch die Beobachtung nicht bestätigt, es werden keine neuen Zellen gebildet, sondern die bereits vorhandenen wachsen auf Kosten des inneren Keimhautblastems, sie nehmen dasselbe in sich auf und vergrössern sich dadurch. Diese so eigenthümliche, man möchte fast sagen umständliche Art des Zellenwachsthums lässt sich durch die Beobachtung vollkommen sicherstellen; ich habe wiederholt an ein und demselben Ei den Vorgang mit dem Mikrometer verfolgt, und stets gefunden, dass die innere Blastemlage sich zusehends verschmälerte, während die Zellen um ein Entsprechendes an Länge zunahmten, bis schliesslich von ersteren nichts mehr übrig war, und an Stelle von zwei Schichten nur noch eine einzige

übrig blieb, zusammengesetzt aus den fast ums Doppelte verlängerten Keimhautzellen (vergleiche Fig. 3 u. 4). Diese Zellen liegen vollkommen regelmässig nebeneinander, prismatisch sich abplattend, von oben betrachtet sechseckig, von der Seite als Oblonga von 0,042 Mm. Länge erscheinend. Der ovale Kern findet sich stets an dem äusseren Ende der Zelle, sämmtliche Kerne einer Zellenreihe liegen daher nebeneinander, und da sie zugleich durch Färbung und verschiedenen Lichtreflex von dem bläulichen, stark lichtbrechenden Zelleninhalt abstechen, dieser letztere aber in dem dem Dotter zugekehrten Theil der Zelle angehäuft ist, so kann es leicht den Anschein gewinnen, als wären zwei Zellschichten vorhanden. Dies ist Täuschung, die Keimhaut besteht aus einer einzigen Lage von Zellen, und nur am spitzen Pol befinden sich von Anfang an zwei Zellschichten übereinander, die Zellen der Keimhaut und die Polzellen. Während der Bildung der Ersteren haben sich Letztere durch Theilung vermehrt und zugleich verkleinert; aus vier Polzellen sind acht geworden, welche auf einem Haufen beisammen auf der Oberfläche der Keimhaut liegen, jetzt aber schon nicht mehr leicht von den Keimhautzellen zu unterscheiden sind, um bald darauf nach fortgesetzter Theilung mit ihnen eine einzige Masse zu bilden. Die Fortpflanzung der Zellen durch Theilung lässt sich an den Polzellen der Dipteren auf's Schönste direct beobachten. Fig. 4 B zeigt die Stufenfolge von Veränderungen, welche ein und dieselbe Polzelle bis zu ihrer vollendeten Zweitheilung zu durchlaufen hatte, und macht eine genaue Beschreibung des ohnehin so bekannten, und nur zu allgemein angenommenen Modus der Zellervermehrung überflüssig.

Sobald die innere Blastenschicht von den Zellen der Keimhaut völlig absorbirt worden ist, hat die Bildung der Keimhaut ihr Ende erreicht, und es beginnt eine Reihe von Vorgängen, deren Endziel eine vollständige Umgestaltung der Keimhaut ist: die Bildung des Keimstreifens. Sechs bis neun Stunden nach Beginn der Entwicklung fängt die Keimhaut an ihren einfachen Charakter zu verlieren. Ihre Zellen vermehren sich, und zwar wahrscheinlich durch Theilung, wie aus ihrer abnehmenden Grösse zu schliessen ist, und daraus, dass die vorher langen, schmalen Kerne sich wieder dem kugligen nähern. Die Schnelligkeit der Zellervermehrung ist so gross, und die Lichtbrechung durch die mehrfach sich deckenden Zellenlagen so störend, dass directe Beobachtung darüber nicht Aufschluss geben kann. In kurzer Zeit ist der Dotter an allen Punkten von mehrfacher Zellenlage bedeckt, indessen geschieht diese Verdickung der Keimhaut nicht gleichmässig, sondern die stärkste Zunahme zeigt sich am spitzen Pol, an der Stelle, an welcher die Polzellen von Anfang an eine mehrfache Zellenlage veranlassten, und zwar an dem der geraden Eiseite zugekehrten Theil: es bildet sich am spitzen Pol eine dorsale Verdickung der Keimhaut: die Anlage des

Schwanzendes des Embryo: der Schwanzwulst (Fig. 5 *schw*). Hand in Hand mit der Verdickung der Keimbaut geht eine Zusammenziehung derselben, wie daraus geschlossen werden muss, dass sie sich von der Eihaut zurückzieht und am spitzen Pol sich ein freier Polraum wieder herstellt. Auf der Oberfläche des Schwanzwulstes bildet sich eine mediane Längsfurche, welche sich im Profil als eine dem äusseren Contour nahezu parallellaufende Linie (Fig. 5 *a*), en face als herzförmiger Einschnitt (Fig. 6 *a*) zeigt, eine Bildung, welche sehr bald wieder verschwindet und ohne directe Folgen ist, wenn sie auch als der früheste Ausdruck des bilateralen Typus betrachtet werden muss, nach welchem der Embryo aufgebaut werden soll.

Durch die Umwandlung der Keimbaut erleidet auch der Dotter eine erhebliche Gestaltveränderung. Während derselbe früher die Form der Eihüllen genau wiederholte, zeigt er jetzt in der Bauch- oder Rückenansicht eine birn- oder flaschenförmige Gestalt, er verjüngt sich nach beiden Polen zu, indem er durch die Verdickung der Keimbaut von den Seiten her zusammengedrückt wird. In weiteren Verlaufe der Entwicklung nimmt der Schwanzwulst an Masse zu und ragt tief in den Dotter hinein (Fig. 7 u. 8 *schw*), von dem er häufig mit zwei seitlichen dünnen Partien umfasst und oberflächlich bedeckt wird (*d*); zugleich wächst er stetig gegen das vordere Eiende hin, während der unmittelbar vor ihm liegende Theil der Keimbaut (*b*) an Dicke abnimmt. Auch die mediane Furche auf seiner Oberfläche zieht sich weiter nach vorn und vertieft sich dabei ziemlich bedeutend. Ehe noch der Schwanzwulst das hintere Drittel der Eilänge überschritten hat, erhebt sich auf seinem vorderen Ende eine breite, nach rückwärts gerichtete Falte: die Schwanzfalte (*schf*), welche, wie deutlich zu beobachten ist, durch Bildung einer Duplicatur entsteht, gebildet durch den vordersten, bereits verdünnten Uebergangstheil des Schwanzwulstes. In dem Maasse als dieser nach dem vorderen Eipol hin vorrückt, wächst die Schwanzfalte nach dem hinteren (Fig. 7 u. 8), und lagert sich als ein oberflächliches Blatt über die Keimbaut hin. Gewöhnlich verdünnt sie sich dabei schon etwas, so dass ihr Rand, der anfangs wulstig vorsprang (Fig. 7 *schf*), später nur wenig sich von der Schwanzwulst absetzt, dennoch aber als feine, scharfe Querlinie leicht zu erkennen ist, die sich um die Hälfte des Eiumfanges herumzieht. Zuweilen behält aber auch die Schwanzfalte längere Zeit ihre ursprüngliche Dicke bei und überragt noch nach der sogleich zu besprechenden Umdrehung des Eihaltens die Oberfläche des Keimstreifens als stark erhabener Wulst (Fig. 10 *schf*). Die Falte wächst in der Mitte langsamer als an den Seiten, so dass sie in der Ansicht en face etwas gebogene, mit der Concavität nach hinten sehende Querlinie darstellt. Ihre Hauptbedeutung wird aus ihren späteren Schicksalen klar werden, indessen ist es mir sehr wahrscheinlich, dass sie auch für die zunächst folgenden Vorgänge nicht bedeutungs-

los ist, sondern einen ganz bestimmten Einfluss auf sie ausübt. Der Keimstreif bildet sich aus der Keimbaut dadurch, dass gerade an vorderen Rande des Schwanzwulstes, also an der Stelle, an welcher sich die Schwanzfalte erhebt, die Keimbaut entzweireisst. Dieser Vorgang hat offenbar seine rein mechanischen Ursachen; eine Membran kann nur dadurch zerreißen, dass von zwei Seiten her ein Zug in entgegengesetzter Richtung auf sie einwirkt. Aus der oben nachgewiesenen Thatsache einer allgemeinen Zusammenziehung der Keimbaut kann nun mit Sicherheit gefolgert werden, dass diese Zusammenziehung nach denjenigen Punkten hin stattfinden werde, wo die grössten Zellenmassen angehäuft sind, also nach Kopf- und Schwanzwulst. Der Locus minoris resistentiae ist offenbar der zwischen Beiden in der Mitte liegende, nicht verdickte Theil, und auf diesen wird somit schon durch das Uebergewicht der vor und hinter ihm angehäuften Zellenmassen ein solcher doppelter Zug stattfinden müssen. Ein Blick auf die Zeichnungen wird es begreiflich machen, dass durch das nach hinten Wachsen der Schwanzfalte dieser Zug noch verstärkt werden muss. Thatsache ist, dass zwischen Kopf und Schwanzwulst sich die Keimbaut fort und fort verdünnt, wie ein Stück Kautschuk, was an beiden Enden auseinandergezogen wird, so dass, wenn der Schwanzwulst etwa die Mitte der Eilänge erreicht hat und der Rand der Schwanzfalte dem hinteren Eipol ziemlich nahe steht, die Verdünnung dermaassen zugenommen hat, dass die Keimbaut nur noch als ganz schmaler, den Dotter umziehender Saum an dieser Stelle zu erkennen ist (Fig. 8 b). Kurz darauf erfolgt das Reißen, ein Vorgang, der wegen der vorhergehenden äussersten Verdünnung der Keimbaut direct nicht beobachtet werden kann. Noch ehe aber die Spalte in der Keimbaut ihre definitive Länge erreicht hat, sind die scharfen Linien der Rissränder sehr wohl zu erkennen, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass hier eine wirkliche Continuitätstrennung stattfindet. Es hat etwas Widerstrebendes, das Reißen eines organischen Theils wie der Keimbaut mit unter die Mittel aufgenommen zu sehen, deren sich die Natur zur Erreichung ihrer morphologischen Ziele bedient, und hierin liegt es offenbar, dass die von so bewährten Beobachtern wie *Kölliker* und *Zaddach* in Uebereinstimmung gemachten Angaben von einem Reißen der Keimbaut bei den Insecten allgemein mit einigem Misstrauen betrachtet wurden. Könnten nach vorstehenden Angaben noch Zweifel aufkommen, dass ein wirkliches Reißen stattfindet, so würden sie beseitigt werden durch die Mittheilung eines Vorganges, den die früheren Beobachter unerwähnt lassen, der aber, bei *Chironomus* wenigstens, constant die Bildung des Keimstreifens begleitet. Im Moment nämlich, wo die Verdünnung der Keimbaut den höchsten Grad erreicht hat, beginnt der ganze Eihalt sich langsam um seine Längsaxe zu drehen. Während dieser Umdrehung bildet sich der Riss in der Keimbaut und mit ihrer Beendigung ist der Keimstreif fertig gebildet. Offenbar besteht eine

causale Verbindung zwischen der Umdrehung und dem Reissen der Keimhaut, und es liegt nahe, sich die Axendrehung aus einer durch den plötzlichen Riss eingetretenen Gleichgewichtsstörung zwischen den verschiedenen Portionen der Embryonalanlage hervorgegangen zu denken. Die Umdrehung erfolgt bald nach rechts, bald nach links, ohne dass die zufällige Lagerung des Eies auf die Drehungsrichtung einen bemerkbaren Einfluss ausübte, sie geschieht langsam, vollendet sich innerhalb etwa einer Viertelstunde und ist deshalb nicht unmittelbar, wohl aber durch die Lageveränderung der embryonalen Theile gegen die feststehenden Eiränder wahrzunehmen. Der Schwanzwulst lag vor der Umdrehung an der geraden Eiseite, nach derselben liegt er an der convexen (Fig. 8, 9 u. 10), und es findet also genau eine halbe Umdrehung statt. Während derselben dauert die Zusammenziehung der Keimhaut, welche die Bildung des Keimstreifens einleitete noch fort, und bewirkt ein starkes Klaffen der Rissstelle der Keimhaut. Die Gestalt des Risses ist nahezu hufeisenförmig, sein hinterer Rand bildet einen mit der Convexität nach vorn gerichteten Bogen (Fig. 9 u. 10 *dsp*), entsprechend der Gestalt des Schwanzwulstes, auch verlängern sich schon während der Umdrehung die Schenkel der Spalte nach hinten, und da zugleich der Schwanzwulst nach vornen wächst, so tritt immer mehr die Gliederung der Spalte in zwei seitliche längslaufende, und einen queren, dorsalen Verbindungstheil hervor, während der Keimstreif durch sie in drei Theile getheilt wird, einen dorsalen Schenkel (Fig. 10 *dks*), einen ventralen Schenkel (*vks*) und den vorderen, auf den Rücken mützenartig übergreifenden Theil des Letzteren: die Kopfkappe (*kk*). Der auf die beschriebene Weise gebildete Keimstreif stellt die Anlage des Kopfes und der ventralen Hälfte des Leibes vor, und zwar wird zur Bildung des Kopfes die Kopfkappe und etwa die Hälfte des ventralen Schenkels verwandt, alles Uebrige gehört dem Bauch an, während vom Rücken noch gar nichts vorhanden ist und auch die Anlage der Hinterleibsspitze erst später gebildet wird durch fortgesetzte Verlängerung des Schwanzwulstes.

Zaddach beschreibt in seiner Entwicklungsgeschichte der Phryganeen (es war dies das erste Mal, dass ein derartiges Verhalten für die Embryologie der Insecten geltend gemacht wurde) wie gleich nach der Bildung des Keimstreifens die Zellenmasse sich in zwei Schichten trenne, eine tiefe und eine oberflächliche Schicht; erstere nennt er Muskelblatt, letztere Hautblatt, beide sollen einen selbstständigen Entwicklungsgang verfolgen und nach Analogie der Keimblätter der Wirbelthiere der Herstellung bestimmter Organgruppen dienen.

Zaddach lässt die Bildung seines Hautblattes der Bildung des Keimstreifens auf dem Fusse nachfolgen; er sah »eine feine Linie nahe am äussersten Rand des Keimstreifens und parallel mit demselben am Kopfe entstehen und sich ziemlich schnell nach hinten forsetzen. Eine

sorgfältige Drehung des Eies nach allen Seiten ergab, dass eine solche mit dem Rande parallele Linie sich in allen Stellungen des Keimstreifens zeigte¹⁾. Ich habe mich lange bemüht, eine derartige spontane Spaltung des Keimstreifens in Blätter auch für die Dipteren nachzuweisen, aber ohne Erfolg, so dass ich mich zu der Annahme gedrängt sah, das Auftreten eines oberflächlichen Blattes als eine Eigenthümlichkeit der Phryganeen anzusehen, so seltsam auch die Beschränkung eines so wichtigen Vorganges auf eine einzelne Ordnung der Insecten scheinen musste. Erst auf grossen Umwegen gelangte ich zu einem Resultat, welches eine so unwahrscheinliche Annahme umstossend zugleich ein neues Licht auf das Zaddach'sche Hautblatt wirft und eine Parallelisirung desselben mit den Keimblättern der Wirbelthiere unstatthaft macht. Bei Chironomus wird ein oberflächliches Blatt dadurch gebildet, dass an beiden Enden des Keimstreifens sich eine Querfalte erhebt, welche beide gegeneinander wachsen und den Keimstreif blattartig überziehend schliesslich zusammenstossen und miteinander verschmelzen. Wie die spätere Entwicklung zeigt, entspricht diese oberflächliche Zellenlage, welche ich nach ihrer Entstehung als *Faltenblatt* bezeichne, im Wesentlichen dem Zaddach'schen Hautblatt der ersten Entwicklungsperiode vollkommen, so dass ich nicht zweifle, dass die beiden Gebilde als Aequivalente betrachtet werden müssen, wenn selbst ihre Genese eine verschiedene sein sollte; ich wäre sogar geneigt anzunehmen, dass dem so genauen Beobachter der Process der Faltenbildung, der vielleicht bei Phryganea wenig in's Auge fallend ist und durch die kugelige Form des Eies ohnehin schwieriger zu beobachten sein wird, entgangen sei, gäbe Derselbe nicht ausdrücklich an, die Spaltung in »Haut- und Muskelblatt« direct mit dem Auge verfolgt zu haben.

Die Bildung der Schwanzfalte wurde bereits beschrieben, und damit der eine zur Bildung des Faltenblattes nöthige Factor bezeichnet. Ganz ebenso, wie sich damals am hinteren Ende des Keimstreifens eine Falte erhob, so bildet sich unmittelbar nach dem Zerreißen der Keimhaut und der Umdrehung des Eiinhaltes eine zweite Falte am vorderen Ende des Keimstreifens: der hintere Rand der Kopfkappe erhebt sich am Rücken zu einer dicken, wulstigen Querfalte (Fig. 11 *kf*), deren vorderer Rand von Anfang an quer läuft, sehr bald aber in die Längsrichtung übergeht, welche er erreicht, noch ehe die Falte auf dem Scheitel des Eies angekommen ist. Die Falte überwächst die Kopfkappe als ein dicker Wulst, so dass es fast den Anschein hat, als theile sich dieselbe in zwei ungleiche Hälften, deren dorsale, anfänglich kleinere allmählich die ventrale absorbiert. Es ist indessen nicht schwer, in der Tiefe den Contour der Kopfkappe zu erkennen, über welche sich die Falte als dicke Lage hinwälzt. Der mediane Theil der Falte eilt den seitlichen bedeutend voraus, und der hintere Rand der Kopfkappe folgt in der-

1) a. a. O. S. 6.

selben Weise nach, so dass er aus einem einfachen Kreisabschnitt sich in die Schenkel eines sphärischen Winkels umwandelt, dessen Spitze allmählich bis an den Pol des Eies hinaufrückt. Der Keimstreif reicht daher nach dem Hinüberwachsen der Kopffalte in der Medianlinie nur bis an den vorderen Pol, während die seitlichen Theile der Kopfkappe in zwei Platten umgewandelt sind, welche flügelartig von den Seiten her den Dotter bedecken, und deren halbkreisförmiger Rand dem Rücken zugewandt ist; sie sind keine definitive Bildung, man kann sie einfach die Seitenplatten nennen (Fig. 45 *sp*). Sie vergrössern sich bald, und nähern sich der Mittellinie des Rückens, so dass hier zwischen ihren Rändern nur eine ziemlich schmale Spalte bleibt, welche von freiem Dotter ausgefüllt wird und deren Länge ebenfalls nur gering ist, da sie von hinten her durch den Schwanzwulst eingeengt wird. Letzterer reicht jetzt bis ins vordere Sechstel der Eilänge, liegt zum Theil zwischen den Seitenplatten und beginnt sich in den Dotter hineinzukrümmen (Fig. 45). Es geht hieraus schon hervor, dass der in der Mittellinie des Rückens liegende freie Dotterstreif mit den seitlichen, in der Spalte zwischen ventralem und dorsalem Schenkel des Keimstreifes liegenden freien Dotterstreifen nur noch wenig in Verbindung stehen kann. Ein dünner, ganz oberflächlich gelegener, schmaler Streif von bräunlicher Dotterflüssigkeit (Fig. 45 *a*) mit gewöhnlich nur wenigen und kleinen Dottertröpfchen zieht sich vom Rücken über den Schwanzwulst nach den Seitenplatten hin: der Ueberrest der früheren breiten Querspalte zwischen Schwanzwulst und Kopfkappe (Fig. 47 *a*). Der hintere Rand der Kopfkappe wird, wie bereits bemerkt wurde, durch die Kopffalte bis auf den Scheitel des Eies vorwärtsgezogen, um dort vorläufig stehen zu bleiben, während die Falte selbst sich vollständig auf den ventralen Schenkel des Keimstreifens hinüberzieht und sich dabei so bedeutend verdünnt, dass sie nur mit Mühe noch an ihrem scharfen, auf der Oberfläche des Keimstreifens hinlaufenden Rand zu erkennen ist, welcher als feine Linie, in sanft geschwungenem Bogen nach hinten läuft. Hinter der Mitte der Eilänge nähert dieser Faltenrand sich wieder der Medianlinie und geht über in die Ränder der Schwanzfalte (Fig. 45 *r'*), welche unterdessen über die Umbiegungsstelle des Keimstreifens am spitzen Pol ebenfalls auf den ventralen Schenkel herüber gewachsen ist. Auch sie hat sich inzwischen bedeutend verdünnt und liegt als ein feines Blatt dem Keimstreifen auf. Indem nun die Ränder beider Falten zusammenstossen, entsteht ein zusammenhängendes Blatt, welches den grössten Theil des Keimstreifens und später den ganzen Keimstreifen überzieht. Anfänglich bleibt noch ein eiförmiger Raum auf dem ventralen Schenkel frei, auf dessen Gestalt schon aus der Richtung der Grenzlinie des Faltenblattes in der Profilansicht geschlossen werden kann, den ich aber auch mehrmals trotz des darunter liegenden dunkeln Dotters in der Bauchansicht direct erkennen konnte (Fig. 47 *fr*). Auch der ganze

Process des Gegeneinanderwachsens der beiden Falten lässt sich in dieser Lage des Eies sehr hübsch beobachten. Nicht immer trifft es sich so, dass Schwanz- und Kopffalte zu gleicher Zeit vom Rücken auf die Bauchseite herüberwachsen; öfters habe ich erstere der letzteren voran eilen sehen. Die Ränder der Kopffalte verlängerten sich dann an den Seiten des Keimstreifens hinab und kamen so denen der im Wachsthum zurückgebliebenen Schwanzfalte entgegen, um mit ihnen zu verschmelzen, sobald auch sie begannen, auf die Bauchseite hinüberzureichen. Nach eingetretener Verschmelzung und Bildung eines förmlichen Blattes schreitet das weitere Wachsthum desselben nur langsam voran, der ovale von ihm noch nicht bedeckte Raum verengt sich nur allmählich, bis endlich nach Verlauf mehrerer Stunden der ganze Keimstreif von dem Faltenblatt überzogen ist. Dabei nimmt die Verdünnung desselben noch zu, zuletzt derart, dass ohne Kenntniss der früheren Stadien seine Anwesenheit schwerlich bemerkt werden könnte. Es liegt dem Keimstreif dicht auf, hängt aber, wie aus seiner Genese hervorgeht, nur an dessen freien Rändern mit ihm zusammen. An der Kopfkappe und an der Umschlagstelle des Keimstreifens am spitzen Pol steht es häufig von der Oberfläche des Keimstreifens etwas ab, so dass eine helle Spalte zwischen beiden Theilen sichtbar wird (Fig. 45 und 46 *fb*), am übrigen Umfang der Embryonalanlage deutet ein feiner doppelter Contour die Auflagerung des Faltenblattes an.

Gleichzeitig mit dem Hinüberwachsen der Kopffalte beginnt der Keimstreif sich in zwei symmetrische Hälften zu theilen, welche für den Aufbau des Embryo von der grössten Wichtigkeit sind. Sie bezeichnen zuerst mit Bestimmtheit den bilateralen Bau desselben und bilden die Axen der beiden Körperhälften, von ihnen gehen zunächst alle weiteren Umwandlungen aus und wir werden später sehen, wie in ihnen auch die Grundlage des centralen Nervensystems gegeben ist. Ich bezeichne sie mit *Zaddach* als die Keimwülste. Sie entstehen durch eine vollständige Spaltung des Keimstreifens in seiner ganzen Dicke, welche allmählich vor sich geht, und auf der inneren Fläche desselben beginnt. Hier bildet sich in der Mittellinie eine Längsfurche, daran erkennbar, dass sich der Dotter in sie hineinzieht und einen kamm- oder leistenartigen Vorsprung bildet: die mediane Dotterfirste. In der Bauch- und Rückenansicht tritt diese als spitzer Vorsprung am hintern Eiende und an der Stelle hervor, wo der Schwanzwulst sich in den Dotter hineinkrümmt (Fig. 46 *mdf*, *mdf'*). An der Kopfkappe ist sie nicht sichtbar, die Bildung der Keimwülste erfolgt hier später und auf etwas complicirtere Weise, indem sie auf's engste mit der Entstehung der übrigen Urtheile zusammenhängt, aus welchen der Kopf sich bildet. Ehe hier Veränderungen eintreten, vollenden sich die Keimwülste an den beiden Schenkeln des Keimstreifens, indem auch auf ihrer äusseren Fläche eine Furche entsteht, die Spaltung des Keimstreifens in seiner ganzen Dicke

andeutend. Sie zeigt sich zuerst in dem vom Faltenblatt noch nicht überzogenen, eiförmigen Raum auf dem ventralen Schenkel, wo sie in einer nicht ganz genauen Profilansicht einen doppelten Contour des Keimstreifens veranlasst. Mit ihrer Vertiefung treten die beiden Contouren weiter auseinander, sind meist fein eingebuchtet, zeichnen sich scharf gegeneinander ab und lassen sich von dem oben erwähnten, durch Auflagerung des Faltenblattes hervorgebrachten Doppelcontour leicht dadurch unterscheiden, dass der eine von ihnen stets höher liegt als der andere, und dass beide durch eine Drehung des Eies auseinanderweichen oder zusammenrücken. Bei scharfer Einstellung ist es nicht schwer zu erkennen, wie an dem Rande des Faltenblattes die Contouren der beiden Keimwülste zusammenstossen (Fig. 48 *a, a'*) und als einfache Linie unter denselben hinlaufen (*fb*). Die Stelle, an welcher die Keimwülste sich zuerst vollständig ausbilden, wird noch zur Bildung des Kopfes verwandt, wie kurze Zeit später die Entstehung dreier Kopfsegmente anzeigt. Auch ihre Bildung beginnt wieder an der inneren, dem Dotter zugewandten Fläche, an welcher sich vier Einziehungen der Keimwülste bilden, in die der Dotter mit vier Spitzen hineintritt (Fig. 48 *mdf*). Die so entstandenen drei segmentartigen, durch halbmondförmige Ausschnitte des Dotters bezeichneten Abschnitte der Keimwülste markieren sich auf der Aussenfläche derselben nur schwach und nicht immer so deutlich, als es in Fig. 48 *Kw, Kw'* dargestellt ist, wo sie sich auch am Rande des Faltenblattes durch regelmässige Einbuchtung bemerklich machen. Bei andern Insecten (Phryganea) scheinen sich diese Kopfsegmente weit schärfer auszuprägen und länger zu persistiren; bei Chironomus bleiben sie nur kurze Zeit hindurch deutlich und die sie trennenden Querschnitte sind regelmässig früher verschwunden, als die Kopfanhänge von ihnen hervorgesprosst sind.

Es folgt nun eine mehrere Stunden dauernde Periode, während welcher bei oberflächlicher Betrachtung ein vollkommener Stillstand in der Entwicklung stattzufinden scheint, da die Gesamtform des Embryo sich nur unmerklich verändert. Dennoch fallen gerade in diese Zeit sehr wichtige Vorgänge, die Trennung des Keimstreifens in die Keimwülste vollendet sich, und der vordere Theil der Embryonalanlage beginnt sich in die Urtheile des Kopfes zu differenziren, ein Vorgang, bei welchem das Faltenblatt eine sehr wichtige Rolle spielt.

Zuerst erfolgt die vollständige Ausbildung der Keimwülste nach hinten; die Längsfurche auf der Aussenfläche des Keimstreifens setzt sich von den Kopfsegmenten aus bis zum Ende des Schwanzwulstes fort. Das Faltenblatt nimmt an diesem Vorgang keinen Antheil, spannt sich vielmehr ohne seine Form zu verändern bogenförmig über die Rinne zwischen den Keimwülsten hin und ist an den Umschlagstellen der Keimwülste (am spitzen Pol und vor dem Schwanzwulst) trotz seiner geringen Dicke jetzt sehr leicht zu erkennen (Fig.-20 *A* und *B fb*).

Dasselbe hat während der Bildung der drei Kopfsegmente die Bauchfläche der Keimwülste vollends überwachsen, und zeigt deshalb nirgends mehr freie Ränder; bald aber treten solche von Neuem auf, indem es sich in der Medianlinie der Länge nach spaltet, und in zwei Hälften getrennt auf die Seitentheile der Keimwülste zurückzieht. Diese Spaltung nimmt ihren Anfang auf dem Scheitel des Eies, an der Ursprungsstelle der Kopffalte, und setzt sich von da über den ganzen Keimstreif bis zum Schwanzwulst hin fort; sie scheint hervorgerufen zu werden durch eine Verlängerung des medianen Theils der Kopfkappe nach hinten, wodurch zuerst eine Spannung und dann ein Reißen des Faltenblattes bewirkt wird. Wir erinnern uns, dass die neuentstandene Kopffalte diesen medianen Theil bis auf den Scheitel nach vorn gezogen hatte, so dass die Kopfkappe dadurch in einen mittleren und zwei Seitentheile zerfiel, die Seitenplatten. Jetzt verlängert sich ersterer wieder nach rückwärts, und da die Spaltung des Faltenblattes diesen Vorgang begleitet, so gehen die Ränder der aus der Spaltung hervorgehenden Hälften desselben, während sie sich an den Flächen der Seitenplatten herabziehen, aus der ursprünglichen Längsrichtung in eine mehr quere über. Dieses Stadium ist in Fig. 49 dargestellt; der Rand des Faltenblattes zieht von der Ursprungsstelle der Kopffalte schräg über die Seitenplatten gegen den ventralen Schenkel des Keimstreifens hin, biegt dann nach hinten um, und erreicht erst am hinteren Rand der Kopfsegmente, oder vielmehr der inzwischen von ihnen entsprossenen Anhänge die Mittellinie. In diesem Fall bedeckt das Faltenblatt noch wie früher die Keimwülste am hintern Pol, nicht selten aber schreitet die Spaltung rascher voran und dann findet sich an letzterer Stelle keine Spur des Faltenblattes mehr. Das Zurückweichen der beiden Hälften auf die Seitentheile der Keimwülste ist sehr schwer zu beobachten, zuweilen gelingt es aber eine feine Linie auf den Seitenflächen der Keimwülste zu erkennen, welche dem Rand derselben parallel läuft, bald aber undeutlich wird und verschwindet. Offenbar verschmelzen die Hälften des Blattes vollständig mit den Keimwülsten. Nur am Kopf und am Schwanzende verhält es sich anders, auf dem Schwanzwulst erleidet es überhaupt keine Spaltung, wie später ausführlicher zu besprechen sein wird, am Kopf aber verschmelzen seine Hälften nicht mit den darunterliegenden Theilen, behalten ihre scharfen Ränder bei, und wandeln sich zu plattenartigen, selbstständigen Theilen um, von denen später die Antennen entspringen und welche bestimmt sind, den Kopf von den Seiten und theilweise vom Rücken her zu schliessen. Ich bezeichne sie nach *Zadach's* Vorgang als Scheitelplatten, sie entsprechen vollkommen den Vorderkopffappen (procephalic lobes) *Huxley's*¹⁾ und *Claparède's*²⁾.

1) On the Agamic Reproduction and Morphology of *Aphis*, by *Thomas Huxley*, Transactions of the Linnean Society, Vol. XXII, Part. 3, 1858, S. 222.

2) a. a. O. S. 37.

Während sie sich durch fortgesetztes Herabziehen des gespaltenen Faltenblattes auf den Seitenplatten der Kopfkappe bilden, entstehen auf den Kopfsegmenten die Anhänge des Kopfes. Dieselben liegen der Fläche der Keimwülste dicht auf als drei Paar platte Querwülste, deren Basis gegen die Mittellinie gerichtet ist und hier ohne Grenzlinie in die Keimwülste übergeht, deren freier, abgerundeter Rand nach aussen schaut. Nach letzterer Richtung hin wachsen die Anhänge und zwar ziemlich rasch, indem sie den Rand des Faltenblattes, der sie nach aussen begrenzt, weiter zurückschieben. Sie entstehen fast gleichzeitig, das vordere Paar um ganz Weniges früher als die hinteren; Letztere entsprechen den beiden Maxillenpaaren, Ersteres den Mandibeln. Wie bereits bemerkt werden sie gegen den Rücken hin vom Rand des Faltenblattes begrenzt, welches mit scharfer Kante an ihnen vorbeizieht (Fig. 19 r), und nach vorn gegen die Medianlinie einbiegend den vorderen Rand der Scheitelplatten bildet. Der Theil der Letzteren, welcher unmittelbar vor dem Mandibularanhang liegt, hebt sich allmählich von dem dem Rücken näher liegenden Haupttheil der Scheitelplatten durch eine seichte Einschnürung seiner Basis ab und wird zu einem Fortsatz: dem Antennenfortsatz. In der Frage nach dem Ursprung der Kopfanhänge stimmen daher die Resultate meiner Beobachtungen vollkommen mit den *Zaddach'schen* überein; die Mandibeln und die beiden Maxillenpaare entspringen direct von den Keimwülsten, während die Antennen Fortsätze der Scheitelplatten sind und demnach ihre Entstehung dem Faltenblatt (*Zaddach'schen* Hautblatt) verdanken. Auch *Huxley*¹⁾ lässt bei *Aphis* die Antennen von den »procephalic lobes« oder von dem Vereinigungspunkt derselben mit dem übrigen Theil des Blastoderms entspringen. Seiner Abbildung nach (Taf. XXXVIII, Fig. 2) bleibt mir kein Zweifel, dass sie ganz ebenso, wie bei *Chironomus* und *Phryganea* entstehen, und als Fortsätze der Scheitelplatten zu betrachten sind, so dass demnach für Hemipteren, Neuropteren und Dipteren ein und dieselbe Bildungsweise der Antennen nachgewiesen wäre, und sehr wahrscheinlich auch auf die übrigen Ordnungen der Insecten auszudehnen sein wird. Schon die Abbildungen, welche *Kölliker* von *Donacia crassipes* giebt, machen dies für die Käfer wahrscheinlich, da hier die Antennen ganz dieselbe Stelle am Kopf einnehmen, wie in der Abbildung desselben Autors von *Chironomus*, wenn auch in beiden Fällen die Scheitelplatten als besondere Theile nicht angedeutet sind. *Kölliker* hat überhaupt die erste Anlage der Kopfanhänge übersehen, was bei Anwendung so geringer Vergrößerungen, wie er sie brauchte, nicht zu verwundern ist; er bemerkte sie erst, nachdem sie bereits an die Seiten des Mundeinganges vorgeückt waren (a. a. O. Fig. 4 und 5), und lässt irrthümlich die Antennen und Mandibeln gleichzeitig mit den Körpersegmenten ent-

1) a. a. O. S. 223.

stehen, während er die Bildung der vorderen Maxillen in noch spätere Zeit verlegt.

Nachdem die Kopfanhänge angelegt sind, erfolgt sodann die vollständige Differenzirung der Kopfkappe, welche durch das Vorrücken des medianen Theiles derselben nach hinten, die Spaltung des Faltenblattes und Umwandlung desselben zu den Scheitelplatten eingeleitet wurde. Die Zellenmasse der Kopfkappe hat sich jetzt erheblich vermehrt und die freie, mit Dotter gefüllte Spalte auf dem Rücken derselben ist bis auf eine kleine dreieckige Oeffnung geschlossen (Fig. 23). Die ganze Masse der Kopfkappe beginnt sich in drei Hauptgruppen zu sondern, von denen zwei einfache Verlängerungen der Keimwülste sind, die ich der Kürze halber in Gemeinschaft mit dem Theil der Keimwülste, von dem die Anhänge entspringen, als *Kopfwülste* bezeichne, während der dritte, das vorderste Ende des Keimstreifens unpaar ist und in der Mittellinie liegt. Er wurde früher als Oberlippe bezeichnet, da indessen aus ihm auch der Clypeus entsteht, so hat *Zaddach* ihm den unbestimmteren Namen *Vorderkopf* gegeben, welchen ich beibehalte, zugleich aber bemerke, dass ich seine Beziehung zu den übrigen Urtheilen des Kopfes, vor Allem zu den Kopfwülsten in anderer Weise auffasse als *Zaddach*. Bei *Chironomus* bedingen sich Kopfwülste und *Vorderkopf* in ihrer Entstehung gegenseitig, ihre Bildung beginnt mit einer Einbuchtung der Kopfkappe an ihrer ventralen Fläche, mit der Mundeinbuchtung, von welcher aus sich eine anfänglich seichte Furche quer über die Seitenfläche der Kopfkappe nach dem Rücken hinzieht. Sie läuft dem vordern Rand der Scheitelplatten parallel, liegt aber etwas vor denselben. Während sie sich bildet, verlängert sich die mediane Furche zwischen den Keimwülsten, welche vorher nur bis zum vordersten Kopfanhang nach vorn reichte, bis zu der Mundeinziehung. Die queren Furchen erscheinen somit als die Fortsetzung der medianen Längsfurche, welche an der Mundeinziehung sich gablig theilt. Da durch sie der vordere Rand der Kopfwülste bezeichnet wird, so ergiebt sich also, dass die Kopfwülste nur bis zum hintern Rand der Mundspalte dicht aneinander liegen, sodann aber auseinander treten und bogenförmig in querer Richtung gegen den Rücken hin ziehen (Fig. 27). Es ist klar, dass dadurch der vorderste Theil der Kopfkappe als unpaarer, medianer Theil zwischen ihnen stehen bleibt. Dies ist der *Vorderkopf* (*vk*), der durch allmähliche Vertiefung der an seinen Seiten hinlaufenden Querschnitten sich immer deutlicher als selbstständiger Theil abschnürt; *Zaddach* betrachtet den *Vorderkopf* als das Ende der Keimwülste, welche nach seiner Ansicht dicht aneinander liegend sich einbuchten, die Mundeinziehung bilden, um wieder empor zu steigen und als *Vorderkopf* dieselbe von vorn her zu begrenzen. Alles, was dem Kopf seitlich anliegt, rechnet *Zaddach* den Scheitelplatten zu, und ist deshalb genöthigt, eine nachträgliche, sehr bedeutende Verdickung derselben anzunehmen. Dass

es sich bei *Chironomus* nicht so verhalten kann, geht schon daraus hervor, dass der Rand der Scheitelplatten mit dem Rand des querlaufenden Theiles der Kopfwülste nicht zusammenfällt, sondern erheblich hinter ihm zurückliegt. Die Mundspalte bildet sich nicht durch Faltung der Keimwülste, sondern dadurch, dass dieselben auseinanderweichen und eine Spalte zwischen sich und dem Vorderkopf lassen, welche mit der vorschreitenden Abgrenzung der sie bildenden Theile tiefer in den Kopf eindringt. Während der Umwandlung der Kopfkappe in die Urtheile des Kopfes vermehrt sich die Zellenmasse fortwährend auf Kosten des am Rücken gelegenen Dotters. Derselbe schmilzt von den Seiten her zusammen, und stellt bald nur noch eine dünne, in der Medianebene liegende Platte dar, während die neugebildete Zellenmasse eine weitere Fortsetzung der Kopfwülste vermittelt.

Man unterscheidet sodann ihrer Lage und Richtung nach drei Theile an den Kopfwülsten: einen ventralen (Fig. 25 *vkw*), von welchem die Anhänge entspringen, einen dorsalen (*dkw*), das zuletzt sich bildende Endstück, und einen mittleren (*mkw*), welcher bogenförmig verlaufend die beiden ersteren miteinander verbindet. Im Ganzen verlaufen die Kopfwülste schneckenförmig; zugleich entfernen sie sich in ihrem mittleren, nähern sich einander in ihrem dorsalen Theil, ohne indessen jetzt schon in der Mittellinie des Rückens wieder zusammenzustossen. Dies geschieht erst in späterer Zeit, wenn der zwischen ihnen liegende Dotter vollends in Zellen verwandelt ist. Dieser etwas complicirte Verlauf der Keimwülste im Kopf ist für das Verständniss der Bildung der vorderen Nervencentren, der Schlundganglien, wie später gezeigt werden soll, von grösster Wichtigkeit; die Gestalt dieser Ganglien, ihre Lage im Verhältniss zueinander und zum Oesophagus klärt sich dadurch sehr einfach auf, ein Umstand, der allein schon der hier vorgetragenen Ansicht vom Verlauf der Kopfwülste eine bedeutende Stütze sein würde, wäre dieselbe auch von Seiten der Beobachtung weniger sicher begründet, als sie es ist. Indessen lässt sich die Differenzirung der Urtheile des Kopfes, wie ich sie beschrieben habe, Schritt für Schritt verfolgen. Fig. 26 stellt ein Ei vor, an welchem die Spaltung des Faltenblattes bereits erfolgt ist, und die Umschlagstelle der Keimwülste (bei α) überschritten hat. Die mediane Furche auf dem Keimstreif erstreckt sich nur soweit nach vorn, als die Kopfanhänge (*md*, $m\alpha^1$, $m\alpha^2$) reichen, die Bildung des mittleren und dorsalen Theils der Kopfwülste ist also noch nicht erfolgt, und somit erscheint auch noch keine Andeutung der den Vorderkopf bildenden seitlichen Einschnürungen. Sehr schön erkennt man die Ränder der beiden auseinander gewichenen Hälften des Faltenblattes (*schp*), welches an den Seiten der tiefen Zellenmasse aufliegt, und, indem es sich beim Zurückziehen auch zugleich zusammengezogen und verdickt hat, zu der optischen Erscheinung des doppelten Contours Veranlassung giebt (*r*). Fig. 27 zeigt dasselbe Ei eine Stunde später; die Scheitelplatten haben

sich weiter auseinanderbegeben, und der Vorderkopf (*vk*) beginnt sich abzuschnüren, indem die Kopfwülste (*kw*) sich nach vorn fortsetzen und um ihn herumbiegen. Noch ist aber die Furche ganz seicht, welche Vorderkopf und Mittelstück der Kopfwülste voneinander trennen; erst indem sie sich vertieft tritt der Vorderkopf mehr hervor, nimmt seine eigenthümliche, im Profil keulenförmige (Fig. 22 u. 29 *vk*), en face breit herzförmige (Fig. 24 *vk*) Gestalt an, und die muldenförmige Ausbuchtung (*m*), unter welcher die Kopfwülste auseinandertraten, wird zum spitzen, scharfgeschnittenen Winkel: der hinteren Begrenzung der Mundspalte. Letztere stellt in der Ventralansicht eine kleine, dreieckige, trichterförmige Vertiefung vor, in der Profilansicht (Fig. 29 *m*) aber einen Winkel, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist und dessen Schenkel schwach gebogen verlaufen, der hintere gebildet von der inneren Fläche der Keimwülste, der vordere von der in die Tiefe ragenden ventralen Fläche des Vorderkopfes. Es sei hier gleich erwähnt, dass später das Lumen des Oesophagus sich einfach dadurch bildet, dass die Spalte zwischen Vorderkopf und Keimwülsten, und weiter hinten zwischen dorsalen und ventralen Schenkeln der Kopfwülste sich durch den ganzen Kopf hindurch verlängert. Wenn auch in der Tiefe eine scharfe Grenze zwischen Vorderkopf und Kopfwülsten nicht besteht, so lässt sich doch die oben angedeutete Trennung der Zellenmasse des Kopfes in drei Theile recht wohl erkennen: die zwei Kopfwülste, welche halbkreisförmig gebogen verlaufen, so dass Anfang und Ende dicht übereinander zu liegen kommen, und der Vorderkopf, der keilförmig bis zu unbestimmter Tiefe zwischen sie eingetrieben ist. Auf diese Weise sind endlich sämtliche Urtheile gegeben, aus denen sich der Kopf des Embryo zusammensetzt: die Kopfwülste mit drei Paar Kopfanhängen, die Scheitelplatten mit dem Antennenfortsatz und der Vorderkopf. Das Ende des ersten Entwicklungsabschnittes ist damit erreicht.

Es bleibt noch übrig die Veränderungen zu schildern, welche sich inzwischen am Schwanzwulst zugetragen haben. Während der Differenzirung der Urtheile des Kopfes fährt derselbe fort zu wachsen und krümmt sich dabei immer tiefer in den Dotter hinein (Fig. 45 u. 49). Das Faltenblatt ist sehr leicht auf ihm zu erkennen, da es an dieser Stelle, anstatt sich zu verdünnen, an Dicke zunimmt und als ein ansehnlicher Wulst der Oberfläche der Keimwülste aufliegt. In der Profilansicht hat es fast den Anschein, als schlänge sich der Schwanzwulst selbst, nur um etwa die Hälfte verdünnt, wieder nach aussen um (*schf*), bei scharfem Zusehen aber gewahrt man deutlich, dass das scheinbar umgeschlagene Stück, an der Eihaut angekommen, nicht endet, sondern plötzlich sich verdünnend als Faltenblatt die Keimwülste überzieht (Fig. 45 u. 49). Vom Rücken betrachtet spannt sich das Faltenblatt als ein Bogen von bedeutender Dicke über den Schwanzwulst hin, und es bleibt nur eine schmale halbmondförmige Spalte zwischen den Flächen beider Theile

(Fig. 16). Sobald der Keimstreif sich in die Keimwülste getheilt hat, vergrössert sich diese Spalte und nimmt eine dreieckige Gestalt an (Fig. 23 a), zugleich aber bemerkt man eine Verdünnung des Faltenblattes. Diese ist nur scheinbar und wird dadurch hervorgebracht, dass der Schwanzwulst sich inzwischen stärker in den Dotter hineingekrümmt hat und eine dünnere Stelle des Faltenblattes an die Umbiegungsstelle gerückt ist. Sehr bald liegt das ganz verdünnte Faltenblatt an dieser Stelle, und wenn dann die Spaltung desselben sich bis hierher fortgesetzt hat, schwindet auch dieses und die Oberfläche der Keimwülste wird unmittelbar vom Dotter begrenzt. Nur der verdickte Theil des Faltenblattes, welcher dem Schwanzwulst aufliegt, bleibt ungespalten, und auf diesem Umstande beruht die Bildung der Afteröffnung. Ich anticipire, dass das in den Dotter gekrümmte Ende der Keimwülste sich noch mehr verlängert und so stark herumkrümmt, dass die sich zugekehrten Flächen dicht aufeinander zu liegen kommen (Fig. 22 *schw*, *schw'*). Aus dem umgeschlagenen Theil (*schw'*) wird die dorsale Hälfte des zwölften Leibessegmentes, der einzige Theil des Rückens, der schon in den Keimwülsten selbst seine Anlage findet. Wenn nun das Faltenblatt sich bis zu seinem verdickten Anfangstheil spaltet, muss die oben erwähnte dreieckige Rinne (Fig. 23 r) zwischen dem ungespaltenen Theil des Faltenblattes und dem umgeschlagenen Theil der Keimwülste (Rücken des zwölften Segmentes) nach aussen geöffnet werden. Leider ist die Lage dieser Theile der Beobachtung ungünstig, da sie gänzlich im Dotter vergraben sind; es lässt sich somit keine continuirliche Beobachtungsreihe von der Spaltung des Faltenblattes bis zur endlichen Afterbildung geben, Thatsache aber ist es, dass nach dem später zu beschreibenden Herabrücken des Schwanzendes nach dem spitzen Eipol die Afteröffnung sich an der Stelle befindet, an welcher früher der dicke Theil des Faltenblattes endete, und dass das Lumen des Hinterdarms in derselben Richtung liegt, in welcher die Rinne zwischen Faltenblatt und Keimwülsten verlief.

Am Ende der ersten Periode sind somit alle Haupttheile des Embryo in der Anlage vorhanden: die Urtheile des Kopfes mit ihren Anhängen, die ganze Bauchseite des Leibes als Grundlage der Körpersegmente, mit ihrer, den bilateralen Bau aussprechenden Theilung in die Keimwülste, der Schwanzwulst als Anlage des Hinterleibsendes. Zugleich sind die Oeffnungen gebildet (Mund und After), durch welche das später zu bildende Nahrungsrohr mit der Aussenwelt communicirt, sogar schon das Lumen von Vorder- und Hinterdarm als Rinnen wenigstens theilweise in der Anlage vorhanden. Die Aufgabe der nächsten Periode ist es nicht mehr neue Theile zu bilden, sondern die vorhandenen zu gliedern, zu bestimmten Gruppen zu ordnen, und der Embryonalanlage diejenige Lagerung zu geben, welche die Schliessung der Leibeshöhle durch Umwachsen des Dotters ermöglicht.

B. Zweite Entwicklungsperiode.

Die Zusammenziehung der Keimwülste.

Alle Veränderungen, welche innerhalb der zweiten Periode an dem Embryo sichtbar werden, beziehen sich mehr oder minder auf einen eigenthümlichen Process, welchem die Keimwülste unterworfen sind. Es tritt eine Zusammenziehung der Keimwülste in der Längsrichtung ein, welche zwar langsam und allmählich, aber stetig und sehr ausgiebig in ihrer ganzen Länge erfolgt, und welche damit endet, dass der Schwanzwulst an den spitzen Pol hinabrückt, während der dorsale Theil des Kopfes (die dorsalen Schenkel der Keimwülste mit den ihnen aufliegenden Scheitelplatten) sich weiter nach hinten wendet.

Als erste Folge dieser Zusammenziehung betrachte ich einen Vorgang, der sich der Beobachtung sehr leicht entzieht, wenn auch seine Folgen auffallend genug sind. Es ist dies eine nochmalige halbe Umdrehung des Embryo. Wir sahen die erste Umdrehung bei Gelegenheit des Reissens der Keimbaut und der Bildung des Keimstreifens vor sich gehen, und betrachteten sie als eine Folge des durch den plötzlichen Riss veränderten Gleichgewichtes des Eiinhaltes. Die zweite Umdrehung erfolgt ganz ebenso constant wie die erste, wie einfach aus dem Umstand hervorgeht, dass einige Zeit nach Beginn der Zusammenziehung der Keimwülste bei allen Eiern die convexe Eiseite zur Bauch-, die gerade zur Rückenseite geworden ist, während es sich vorher umgekehrt verhielt. Der Process der Umdrehung selbst ist schwer zu beobachten, da er sehr langsam vor sich geht, lässt sich aber mit einiger Geduld durch Beobachtung der Embryonaltheile in ihrer Lage zu den Eirändern sehr wohl verfolgen. In der Regel dauert er vier bis fünf Stunden und die Drehungsrichtung geht von Rechts nach Links, in einem Fall aber stellte sich die viel längere Umdrehungszeit von fast vierundzwanzig Stunden heraus, was ich indessen um so weniger als normal betrachten kann, als das betreffende Ei später nicht regelrecht sich weiterentwickelte. Die Figuren 24—27 sind dieser Beobachtungsreihe entnommen, die an ein und demselben in seiner Lage durch die Gallerte des Eierstranges fixirten Ei angestellt wurde. In diesem Fall begann die Umdrehung etwas früher, als gewöhnlich, wo sie erst dann eintritt, wenn die Differenzirung der Urtheile des Kopfes bereits beendet ist, und zuweilen noch später, wie aus Fig. 22 ersichtlich, wo trotz weit vorgeschrittener Ausbildung dieser Urtheile die Bauchseite des Embryo noch der geraden Eiseite anliegt. So viel steht fest, dass die Umdrehung immer in den Beginn der Zusammenziehung der Keimwülste fällt, sei es nun, dass sie zugleich mit dieser beginnt, sei es, dass sie erst etwas später eintritt. Da sie zugleich bei Weitem langsamer und unmerklicher vor sich geht, als die erste Um-

drehung, so liegt es nahe, sie mit der ebenfalls allmählich erfolgenden Zusammenziehung der Keimwülste in Causalnexus zu bringen. Offenbar wird durch die Zusammenziehung die grösste Masse des Embryo an der Bauchseite zusammengedrängt und als einfache mechanische Folge hiervon wird es zu betrachten sein, wenn diese sich an diejenige Eiseite gebiegt, welche am meisten Platz darbietet, d. h. an die convexe.

Schon während der Drehung des Embryo beginnt eine weitere Wirkung der Zusammenziehung der Keimwülste einzutreten: die Vereinigung der Urtheile des Kopfes zu einer Gruppe, dem Kopf. Die Ventralschenkel der Kopfwülste und mit ihnen ihre drei paarigen Anhänge rücken allmählich nach vorn, während sich die dorsalen Schenkel mehr nach hinten überbeugen. Sehr bald bildet sich eine seichte Quersfurche dicht hinter dem zweiten Maxillenpaar, welche die Grenze zwischen Kopf und Leib bezeichnet, und zu gleicher Zeit schnüren sich die Scheitelplatten nach hinten ab, indem die schmale Brücke, welche das den Keimwülsten seitlich aufliegende und bereits mit ihnen verschmolzene Faltenblatt mit den Scheitelplatten verband, entzwei reisst (vergl. Fig. 24 und 29); letztere stehen fortan mit dem Körpertheil der Keimwülste in keiner Verbindung mehr und stellen jetzt nach allen Seiten scharf begrenzte, fast viereckige Platten dar. Da dieselben dem dorsalen und mittleren Theil der Kopfwülste unmittelbar aufliegen, so müssen sie jede Lageveränderung derselben mitmachen, und da die Zusammenziehung der Keimwülste nicht von beiden Enden gegen die Mitte, sondern von hinten nach vorn erfolgt, so würden sie weiter nach vorn rücken müssen, wenn nicht, vermöge des schneckenförmig gewundenen Verlaufes der Kopfwülste deren vorderes Ende nach hinten gerichtet wäre und durch die Zusammenziehung also in dieser Richtung weitgeschoben würde. Die Scheitelplatten machen deshalb eine radförmige Bewegung, indem sie sich um eine Axe drehen, welche man sich durch ihre beiden Mittelpunkte quer durch den Kopf gelegt denken muss. Sie vergrössern sich zugleich gegen den Rücken hin und schliessen bald die schmale, mit freiliegendem Dotter gefüllte Spalte, welche in der Medianlinie bisher noch zwischen ihnen geblieben war. Die Drehung der Scheitelplatten und damit das Vorwärtsrücken der Kopfwülste selbst lässt sich sehr leicht durch die Lageveränderung des Antennenfortsatzes controliren, welcher gleich einem am Rande einer Scheibe befestigten Zeiger vorrückt, anfänglich noch hinter der Mundspalte steht, und schliesslich auf den Rücken an die Seite des Vorderkopfes zu liegen kommt (Fig. 24, 29—34 *at*). Es geht daraus hervor, dass die Scheitelplatten eine Drehung von etwa 45 Grad machen. Dies geschieht, ohne dass sie selbst oder ihr Anhang, der Antennenfortsatz, Gestalt und Grösse wesentlich veränderten.

Anders verhält es sich mit den Anhängen der Keimwülste. Wir sahen sie als nach aussen wachsende, quer den Keimwülsten aufgelagerte

Plättchen entstehen (Fig. 20 *md*, max^1 , max^2), sie besaßen keinen der Mittellinie zugewandten Rand, sondern gingen ohne Grenze in die Keimwülste über. Sobald nun die Spaltung des Faltenblattes erfolgt ist und die Spaltränder sich seitlich zurückgezogen haben, beginnen die Anhänge gegen die Mittellinie hin zu wachsen und ihre vorher quere Lagerung in eine schräg nach innen und vorn gerichtete umzuwandeln (Fig. 24). Die Mandibeln erreichen zuerst die Mittellinie (Fig. 26 *md*), wo sie mit scharfem Rand aneinanderstossen, noch aber den Kopfwülsten dicht anliegen. Die beiden Maxillenpaare bekommen erst später einen freien Innenrand, wenigstens kann im Anfang der zweiten Periode ein solcher noch nicht unterschieden werden. Um diese Zeit lässt sich das Verhältniss der Kopfwülste zu Vorderkopf und Scheitelplatten, sowie ihre Lagerung im Kopf, wie sie oben beschrieben wurde, sehr schön erkennen. In der Halbprofilansicht (Fig. 28) treten die beiden ventralen Schenkel der Kopfwülste als zwei parallel nebeneinander herlaufende scharfe Contourlinien hervor (*vkw* und *vkw'*), ganz wie es auch am Körpertheil der Keimwülste der Fall ist. Seitlich liegen ihnen die drei Anhänge auf, deren vorderstes Paar die Mittellinie erreicht hat, unmittelbar vor diesen die Antennen (*at*, *at'*), unter welchen auf der dem Beobachter zugewandten Hälfte der Contour des Kopfwulstes in sanfter Biegung gegen den Rücken zu läuft (*mkw*). Zwischen der von den Antennen bedeckten Partie der Kopfwülste, an dem Punkt, wo dieselben auseinanderweichen, liegt die Mundspalte in der Tiefe, von der Seite her gedeckt durch das Mittelstück der Kopfwülste (*mkw*), welches an der Seitenfläche des Vorderkopfes nach dem Rücken sich wendet, um dort ziemlich scharf in den dorsalen Schenkel (*dkw*) umzubiegen, und am hintern Ende des Kopfes in einer Verdickung zu enden. Die Scheitelplatten bedecken den dorsalen und mittleren Theil der Kopfwülste fast vollständig, jedoch steht ihr vorderer Rand noch um Einiges vom Rand des letzteren (*mkw*) ab, was bei fortgesetzter Drehung der Platten sehr bald sich ändert, indem dann der Antennenfortsatz selbst an diese Stelle zu liegen kommt und den vordern Rand der Kopfwülste bei Weitem überragt. Der Verlauf des letzteren ist in diesem Stadium deutlicher als später, weil jetzt zwischen den beiden dorsalen Schenkeln (*dkw*) noch eine dünne Platte von Dotter liegt, während eine dickere Dotterlage die Grenzen zwischen ventralen und dorsalen Schenkeln markirt.

Das Vorrücken der Anhänge wird aus ihrer Lage zur Mundspalte ersichtlich. In Fig. 21 und 22 ist diese seitlich von den Antennen bedeckt, einige Zeit später rücken die Mandibeln an ihre Stelle (Fig. 30 *md*), heben sich zugleich von den Kopfwülsten ab und stellen frei aufgerichtete, vorn abgerundete Plättchen dar. Es leuchtet ein, dass mit dem Vorrücken der Anhänge auf der Kreisbogenbahn der Kopfwülste zugleich eine Veränderung in ihrer Lage zur Körperaxe eintreten muss, und in der That gehen dieselben aus der ursprünglich queren Lagerung

immer mehr in die Längsrichtung über; indessen ist die Zusammenziehung der Keimwülste doch nicht die einzige Ursache, welche diese Richtungsänderung veranlasst, sondern es kommt, sobald einmal der Kopf gebildet ist, auch noch ein eigenes, selbstständiges Wachstum hinzu. Besonders auffallend tritt dies an den beiden Maxillenpaaren hervor. Aus dem hintern von ihnen (mx^2) soll die Unterlippe dadurch gebildet werden, dass es in der Medianlinie miteinander verschmilzt. Anfangs sind diese Anhänge als die kleinsten von allen noch erheblich weit von der Mittellinie entfernt (Fig. 30 mx^2), nach Bildung des Kopfes aber wachsen sie rasch gegeneinander und zugleich nach vorn, und indem sie das erste Maxillenpaar zwischen sich, den Mandibeln und dem ventralen Rand der Scheitelplatten einzwängen (Fig. 31 mx'), nöthigen sie demselben eine eigenthümlich gekrümmte, fast biscuitförmige Gestalt auf (Fig. 41—43). Sehr bald überragen sie das Maxillenpaar nach vorn und stossen in der Mittellinie zusammen; sie bedecken dann fast vollständig den ventralen Theil der Kopfwülste, ihre Basis steht dem hintern Rand des Kopfes auf, und nach vorn erreichen sie beinahe den Lippenrand der Kopfwülste (die Stelle, an welcher dieselben auseinanderbiegen und die Mundspalte zwischen sich lassen; Fig. 32 mx^2). In der Bauchansicht erkennt man, dass die Verwachsung der Maxillen von einer Umbiegung ihres Vorderrandes nach aussen begleitet wird, die ihnen eine leyerförmige Gestalt verleiht (Fig. 44 mx^2). Noch täuschender wird diese Aehnlichkeit dadurch, dass sich im Innern der Anhänge eine Spalte bildet, welche jederseits von der Basis aus bogenförmig nach vorn und etwas nach innen läuft (Fig. 43 *sp*), eine Andeutung der später allgemein eintretenden Differenzirung der embryonalen Zellenmasse in eine obflächliche und tiefe Schicht. Uebrigens finden sich schon früher in den Anhängen und im Vorderkopf einzelne Zellen oder Zellengruppen, welche sich durch ihr Aussehen von der übrigen Zellenmasse unterscheiden. Im Vorderkopf bilden sie sich aus der Dotterspitze, welche anfänglich noch in denselben hineinragt und füllt die durch das Schwinden des Dotters entstandene Höhlung nur unvollkommen aus. Sie sind grösser als die übrigen Zellen, unregelmässig polygonal, und von starkem Brechungsvermögen, und erhalten sich in scharfer Begrenzung bis zur Zeit der histologischen Differenzirung der gesammten embryonalen Zellenmasse (Fig. 40—42). In den Kopfanhängen und Antennen liegen deren nur eine oder zwei, heben sich aber auch hier durch ihre centrale Lage, sowie meist durch einen schmalen, sie umgebenden Spaltraum deutlich hervor (Fig. 40 und folgende Z). Später verschwinden sie, ohne dass sich ihnen eine besondere Bedeutung zuschreiben liesse.

Während der Veränderungen, welche die Zusammenziehung der Keimwülste am Kopfe begleiten, bleibt der Vorderkopf, nachdem er einmal vollkommen von den Kopfwülsten abgeschnürt ist, in Lage und Gestalt fast ganz unverändert, die durch ihn gebildete vordere, oder besser

dorsale Wand der Mundspalte behält daher ihre ursprüngliche Lage bei und verändert sich nur insofern, als sie sich tiefer in den Kopf hinein erstreckt und am Ende dieser Periode fast bis an den hintern Rand des Kopfes reicht (Fig. 32). Auch die hintere oder ventrale Begrenzung der Mundöffnung, der oben erwähnte Lippenrand der Kopfwülste erleidet keine wesentliche Abänderung, jedoch erscheint er jetzt durch die in Folge der Zusammenziehung stärker hervortretende Wölbung der Kopfwülste herzförmig eingeschnitten (Fig. 40—42 m). Man könnte versucht sein, ihn für die Anlage der Unterlippe zu halten (wie dies von Kölliker¹⁾ auch wirklich so dargestellt worden ist), die weitere Entwicklung lehrt aber, dass er vom zweiten Maxillenpaar überwachsen und in die Tiefe gedrängt wird und so für die Bildung der äusseren Mundtheile jede Bedeutung verliert.

Es wurde oben gezeigt, wie der Kopf auf dem Rücken durch Nahtbildung der Scheitelplatten geschlossen wird. Dies gilt aber nur für den hinteren Theil, weiter vorn geschieht die Schliessung durch den Vorderkopf, der mit scharfer Spitze sich keilförmig zwischen die Scheitelplatten drängt und sich unter gabelförmiger Naht mit ihnen verbindet. Das keilförmige Stück wird später zum Schildchen (*Clypeus*), während aus dem vorderen Theil des Vorderkopfes sich die Oberlippe bildet. Am Ende der zweiten Entwicklungsperiode stellt der Kopf eine geschlossene Masse dar, welche etwa das vordere Drittel des Eies einnimmt, in den meisten Fällen aber das Ei nicht mehr ganz ausfüllt, sondern einen leeren Raum zwischen sich und den Eihäuten lässt. Er erscheint etwas nach rückwärts übergebogen (Fig. 23), so dass sein hinterer Rand am Bauch weiter nach vorn steht als am Rücken; die drei Anhänge der Keimwülste umgeben die Mundspalte, während die Antennen (*at*) am dorsalen Rand des Vorderkopfes angelangt sind. Zwei kurze Dotterspitzen ragen in den Kopf hinein und zwischen ihnen im Bogen nach hinten ziehend zeigt sich die Verlängerung der Mundspalte: das Lumen des kurz darauf als selbstständiger Theil auftretenden Oesophagus (in Fig. 33 schon ausgebildet).

Während der Umwandlung des Kopfes treten am Körperteil des Embryo Vorgänge ein, welche sich kurz in zwei Hauptmomente zusammenfassen lassen: die Bildung der Ursegmente und das Herabrücken des Schwanzwulstes in den hinteren Polraum. Die Segmentbildung beginnt mit der bereits erwähnten Abschnürung des Kopfes durch eine quere Furche. Unmittelbar nach diesem Vorgang und zuweilen gleichzeitig mit ihm erfolgt die Bildung der Ursegmente des Leibes (Fig. 29); rasch von vorn nach hinten vorschreitend zeigen sich in regelmässigen Abständen voneinander elf seichte Querfurchen, welche die Keimwülste in zwölf Segmente abtheilen, deren letztes den Schwanzwulst enthält und also

1) a. a. O. S. 5.

aus zwei mit ihren inneren Flächen aufeinanderliegenden Stücken der Keimwülste besteht. In reiner Profilansicht decken sich die Segmente beider Körperhälften vollständig, je mehr die Lage sich von dieser entfernt, um so weiter rücken die parallellaufenden Contouren beider auseinander. Es ist klar, dass diese segmentartigen Abschnitte der Keimwülste noch keine vollständigen Segmente sind, da sie nach dem Rücken zu noch vollkommen offen stehen; ich behalte deshalb den von *Zaddach* vorgeschlagenen, von *Leuckart* adoptirten Namen der Ursegmente (protozonites, *Claparède*) bei. Anfänglich sind dieselben von ziemlich bedeutender Länge, das sechste und siebente nimmt den hinteren Polraum ein (Fig. 29), durch die Zusammenziehung der Keimwülste verkürzen sie sich dann allmählich, und nacheinander treten das achte, neunte, zehnte und elfte Ursegment durch den Polraum auf die Bauchseite hinüber (Fig. 30—32), bis schliesslich der Schwanzwulst am spitzen Pol anlangt und denselben ausfüllt. Er allein ist vom Rücken her geschlossen und bildet somit ein vollständiges Segment. Die Entstehung desselben durch Verwachsung der gegeneinandergeklappten Enden der Keimwülste wurde bereits im ersten Entwicklungsabschnitt geschildert, sie fällt indessen in den zweiten und geschieht, während das Schwanzende nach dem hintern Pol hinrückt. Auf der Rückenfläche des zwölften Segmentes (des Schwanzwulstes) liegt die Afteröffnung (*a*), eine kurze Längsspalte, deren Ränder sich bald zu kleinen Längswülsten erheben (Fig. 35 *w*), das Ende desselben erscheint herzförmig eingeschnitten, da die Längsfurche zwischen den Keimwülsten sich auf den Rücken fortsetzt und bis zur Afteröffnung hinläuft. Der Umstand, dass das Lumen des Hinterdarmes als directe Fortsetzung dieser Furche erscheint, macht die Richtigkeit der oben aufgestellten Theorie über die Bildung der Afteröffnung und des Lumens des Enddarmes fast unzweifelhaft.

Ebenso einfach leitet sich die Entstehung der Locomotionswerkzeuge aus der Genese des zwölften Segmentes her. Die Larve von *Chironomus* hat zwei Paar Afterfüsse, ein hinteres liegt an der Hinterleibspitze und ein vorderes an der Bauchseite des ersten Körpersegmentes; die Anlage des hintern Paares ist in der eben erwähnten Spaltung des zwölften Segmentes gegeben, welche sich nur zu vertiefen braucht, um die Spitze des Segmentes in zwei conische Zapfen zu trennen, deren weitere Ausbildung zu schildern dem dritten Abschnitt vorbehalten bleibt. Auch die Anlage der vorderen Afterfüsse fällt noch in die zweite Entwicklungsperiode, indem sich der vordere Rand des ersten Ursegmentes zu einer breiten, aber niedrigen Falte erhebt (Fig. 32 *f*).

Ich habe noch des umgestaltenden Einflusses zu gedenken, den die Zusammenziehung der Keimwülste auf die Ausbreitung des Dotters ausübt. In dem Maasse als der Schwanzwulst sich vom Kopf entfernt und sich gegen das hintere Eiende hinbegiebt, tritt der Dotter am Rücken unmittelbar unter die Eihäute (Fig. 30—33) und nimmt nach vollendeter

Zusammenziehung der Keimwülste die ganze gerade Eiseite vom Kopf bis zum Schwanzwulst ein. Zugleich verändert er in diesem Raum seine Beschaffenheit, die braune Dotterflüssigkeit vermehrt sich auf Kosten der meist in der Tiefe gelegenen grossen Fettkugeln. Im Schwanzwulst selbst, d. h. im zwölften Segment liegt gar kein Dotter mehr, höchstens reicht noch eine kurze Spitze zwischen die beiden noch nicht ganz vollständig verwachsenen Hälften desselben hinein (Fig. 34 und 32), sonst aber zieht sich die früher bei Gelegenheit der Bildung der Keimwülste beschriebene mediane Dotterfirste an der ganzen Innenfläche der Keimwülste hin, und endet nach vorn als die der Bauchseite zunächst liegende Dotterspitze im Kopf. An Höhe hat dieser Dotterstreif bedeutend zugenommen, da die Keimwülste sich während der Bildung der Ursegmente auf Kosten der seitlichen Parteen des Dotters vergrössert haben, und den in der Mittellinie gelegenen Dotterstreif in grösserer Ausdehnung umfassen. Diese Verdickung der Ursegmente auf Kosten der seitlichen Dotterparteen geschieht in der Weise, dass zu beiden Seiten der medianen Dotterfirste ein schmaler, ihr parallelaufender Dotterstreif unverändert liegen bleibt. Ich nenne ihn den lateralen Dotterstreifen (Fig. 34 *ld*) im Gegensatz zu dem unpaaren medianen; er besteht aus denselben Elementen, wie letzterer, nur fehlen grössere Fettkugeln, welche durch eine Menge kleiner Tröpfchen ersetzt sind. Diese drei Dotterstreifen, sammt ihren Ausläufern in den Kopf wandeln sich später direct in Zellen um, sei es noch während der embryonalen Periode, sei es erst im Beginn des Larvenlebens; aller übrige Dotter ist bestimmt, in den Mitteldarm einzutreten, und erst von hier aus als Ernährungsmaterial dem Embryo und später der jungen Larve zu dienen.

C. Dritte Entwicklungsperiode.

Von der Beendigung der Zusammenziehung der Keimwülste bis zum Ausschlüpfen des Embryo.

Wie die erste Periode sich durch die Anlage der Urtheile des Larvenkörpers charakterisirte, so war es die Aufgabe der zweiten, die noch weit auseinanderliegenden Theile zu bestimmten Gruppen zu vereinigen, die Anlage des Bauchs in regelmässige Abschnitte zu gliedern und sämtliche Theile des Embryo in eine Lage zu bringen, welche sie befähigt, die noch bevorstehenden Umwandlungen einzugehen, und welche im Wesentlichen bis gegen das Ende der embryonalen Entwicklung beibehalten wird. Der Kopf ist gebildet und seine einzelnen Theile befinden sich in einer der definitiven sehr nahe kommenden Lage, der Mund und das Lumen des Vorderdarmes sind angelegt, und wie das Vorderende des Körpers der Kopf, so befindet sich auch das Hinterende als geschlossenes Ganze an dem Ort seiner definitiven Bestimmung; die Afteröffnung und

eine Spalte als Lumen des Hinterdarmes bereiten auch hier die Bildung des Darmtractus vor, dessen mittlerer Theil noch aus einer freien, seine Form schon vollständig darstellenden Dottermasse besteht. Die Ursegmente bilden die Grundlage der homologen Abschnitte des Larvenkörpers und die Locomotionsorgane zeigen sich in ihrer Entstehung als paarige Auswüchse an dem ersten und letzten dieser Abschnitte. [Die Aufgabe der dritten Periode ist es, den bereits richtig gruppierten Theilen ihre definitive Form zu geben, zugleich aber die bisher gleichförmigen Zellenmassen in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht zu theilen, aus welchen dann einerseits die Haut und das Muskelsystem, andererseits die inneren Organe: Nervensystem und Darmtractus sich bilden. Während der Ausbildung der inneren Organe wird die bisher noch offene Leibeshöhle nach dem Rücken hin geschlossen. Die Bildungsthätigkeit dieser Periode ist zuerst eine organologische und dann eine histologische, es liessen sich demnach zwei Unterabtheilungen unterscheiden, in deren erster sich die Organe aus noch indifferenten Zellenmassen zusammensetzen, während in der zweiten diese Zellenmassen histologische Charaktere annehmen. Praktisch ist indessen diese Eintheilung nicht durchzuführen, da die verschiedenen Organe in ihrer histologischen Umwandlung nicht gleichen Schritt halten, und ausserdem bei vielen der Zeitpunkt sich gar nicht bestimmen lässt, von welchem an die embryonalen Zellen den Charakter eines bestimmten Gewebes annehmen. Den letzten Theil dieser Periode bezeichnet ein Wachsen des gesammten Embryo in die Länge, durch welches das Missverhältniss in der Grösse des Kopfes und Leibes einigermaassen ausgeglichen wird, die inneren Organe, vor Allen der Darmcanal, die zu ihrer bald beginnenden Thätigkeit nöthigen Proportionen annehmen, und ausserdem dem Embryo die zur Sprengung der Eihüllen erforderliche Kraft verliehen wird.

Ich beginne mit der Metamorphose des Kopfes und seiner Anhänge. Wir sahen, wie am Ende der zweiten Periode das hintere Maxillenpaar in der Mittellinie verwachsen war, und durch Umbiegen seiner vorderen Enden nach aussen Leyerform angenommen hatte (Fig. 41 *mx*²). Die zu einer Platte verwachsenen Maxillen bedeckten von hinten her den Bauchtheil der Kopfwülste, liessen aber die vorderste, unmittelbar vor der Mundspalte gelegene Partie derselben noch frei, welche in der Bauchansicht als lippenförmig eingeschnittener Doppelwulst vor ihrem vorderen Rand deutlich hervortrat (*kw*). Indem jetzt die nach aussen gekrümmten lappigen Seitentheile (*l*) sich mehr aufrichten und das ganze Maxillenpaar nach vorn wächst, überragt es bald den Lippenrand der Kopfwülste, ohne indessen mit ihm zu verschmelzen, wie durch Senkung des Tubus leicht constatirt werden kann (Fig. 42 *mx*²). Zugleich rücken die Seitenlappen (*l*) der Maxillen näher zusammen, spitzen sich nach vorn zu (Fig. 33 und 34), verschmälern sich, und verschmelzen endlich in der Medianlinie zu einem herzförmig eingeschnitt-

tenen Lappen (Fig. 43 *l*), der als die eigentliche Unterlippe sich vom Basaltheile der Maxillen, dem Kinn der Larve scharf abgrenzt. Letzterer hat die Form eines Halbkreises und zeigt zu dieser Zeit bereits sehr deutlich eine Trennung der Zellenmasse in eine tiefe und oberflächliche Schicht, nachdem er anfänglich sich von den unter ihm gelegenen Kopfwülsten gar nicht abgegrenzt und mit ihnen eine einzige Masse gebildet hatte. Zwischen der oberflächlichen und der tiefen Schicht entsteht eine Spalte, die sich im Laufe der Entwicklung noch erweitert und sowohl im Profil, als auch in der Bauchansicht im ganzen Umfang des Basalstückes wahrgenommen wird, im letzteren Fall als zwei schmale, meniscusartige helle Räume (Fig. 43), zwischen welchen die tiefe Zellenmasse als eine grosse, breite, kuglige Masse liegt. Letztere ist nichts Anderes, als das zweite Ganglion des sich bildenden Nervenstranges: das untere Schlundganglion (Fig. 33 *sg*²). Zwischen Kinn und Unterlippe bleibt ein schmaler Streifen übrig, in welchem zwei kleine eiförmige Figuren auftreten, wahrscheinlich die Ansatzstellen zweier Muskeln im scheinbaren Querschnitt gesehen (Fig. 44 *b*). Die Unterlippe nähert sich nun immer mehr ihrer definitiven Form; der herzförmige Einschnitt des vorderen Randes verliert sich und wird zur einfachen geraden Querlinie, welche sich sehr verdünnt, später gegen die Mitte in stumpfem Winkel vorspringt (Fig. 44 *mx*²), und auf welcher sich am Ende der embryonalen Periode, wenn die Zellschicht der Haut eine zarte Chitinlage auf sich abscheidet, jederseits vier kleinere spitze Zähne, und in der Mitte ein grösserer, unpaarer Zahn erheben. Allmählich nimmt dann die vorher farblose Platte eine gelbliche bis braungelbe Färbung an, und stellt so die Form dar, wie sie während der ganzen Larvenzeit bestehen bleibt (Fig. 45 *mx*²).

Die Unterlippe von Chironomus wird demnach unzweifelhaft durch Verwachsung der hinteren Maxillen gebildet, und ebenso verhält es sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, bei Musca. Nachdem früher ganz allgemein die Unterlippe als das Product einer Verwachsung zweier Kiefer angesehen wurde, worauf schon ihre Gestalt und die paarigen Taster vieler Insecten hinwiesen, musste man nach *Kölliker's* Darstellung und Abbildungen von Chironomus, Simulia und Donacia¹⁾ glauben, dass der Lippenrand des Keimstreifens (der Keimwülste) selbst sich zur Unterlippe umbilde. *Zaddach* lässt nun für die Phryganeen keinen von beiden Modus gelten²⁾. Er schreibt dem hinteren Maxillenpaar nur sehr geringen oder gar keinen Antheil an der Bildung der eigentlichen Unterlippe zu und lässt nur die Endglieder derselben sich zu den Lippentastern umwandeln. Nach seinen Beobachtungen besteht »der ganze Theil, der bei den Insecten und ihren Larven als Kinn und Unterlippe bezeichnet

1) De prima insectorum genesi. Taf. I. Fig. IV—VIII.

2) Entwicklung des Phryganideneies. S. 30 u. 31.

wird und wahrscheinlich auch die sogenannte Zunge aus einer tiefen Falte der Keimwülste selbst, zu der die Segmente der Oberkiefer und der beiden Unterkieferpaare beitragen, und nur, weil diese aus zwei nebeneinanderliegenden Strängen gebildet werden, erscheint auch die Unterlippe aus zwei seitlichen Theilen zusammengesetzt. Die Gliederung in Kinn und Unterlippe entsteht erst später und steht mit der ursprünglichen Segmentbildung an diesem Organ in keinem Zusammenhang«. Mit letzterem Satz stimmt meine Darstellung überein, ersteren aber muss ich für die Dipteren wenigstens entschieden in Abrede stellen und für die Hymenopteren scheint er ebensowenig gültig zu sein. *Huxley*¹⁾ sah die rüsselartige Unterlippe von *Aphis* durch Verschmelzung des zweiten Maxillenpaares zu Stande kommen und suchte vergeblich nach einem Anhalt für die Ansicht *Zaddach's*. Ich glaube mich übrigens um so weniger berechtigt, einen Beobachtungsfehler bei *Zaddach* vorauszusetzen, als neuerdings *Claparède*²⁾ die Unterlippe der Spinnen ebenfalls aus einem unpaaren medianen Theil, dem hintern Rand der »plaque épichilique« entstehen lässt und wäre eher geneigt anzunehmen, dass der Theil, den wir bisher Unterlippe nannten, nicht überall dieselbe morphologische Bedeutung hat.

Während das hintere Maxillenpaar zur Unterlippe verschmilzt, verlässt das vordere mit seiner Basis den hinteren Kopfrand und rückt an der Seite der Unterlippe nach vorn, um dieselbe schliesslich zu überlagern (Fig. 44 u. 44 *mx'*). Es verliert dabei seine frühere Biscuitform; seine Ränder, soweit sie nicht frei in die Höhe ragen, verwachsen mit den anliegenden Theilen, dem Kinn und den Scheitelplatten, sein vorderer Rand verbreitert sich und theilt sich durch eine Längsspalte in zwei ungleiche Hälften. Die innere und kleinere legt sich als oblonges Plättchen an die innere Seite des Kinnes, um an der Begrenzung des trichterförmigen Mundeinganges Theil zu nehmen (Fig. 44 *in*), die äussere verbreitert sich, nimmt eine kegelförmige Gestalt an und bildet auf ihrer Spitze eine kreisrunde Abstützung, innerhalb deren eine Anzahl kurzer, starrer Borsten sich erheben (Fig. 44 *ext*). Während also die innere, den Maxillen entsprechende Hälfte verkümmert, entwickelt sich die äussere zu einem kegelförmigen Taster, welcher zu Seiten und etwas vor der Unterlippe steht, so dass seine Basis sich noch etwas an der inneren Fläche derselben hinstreckt (Fig. 45 *mx'*).

Die Umwandlung der Mandibularanhänge zu ihrer definitiven Form ist einfacher; sie spitzen sich zu und krümmen sich schnabelförmig nach innen gegeneinander (Fig. 43 und 44 *md*). Einige Zeit vor dem Ausschlüpfen der Larve chitinisieren sie und erhalten dabei an ihrem Innenrande drei spitze Zähne (Fig. 45 *md*).

1) On the Agamic Reproduction and Morphology of *Aphis*. p. 224.

2) a. a. O. S. 54.

Der Antennenfortsatz, welcher seine Lage am Rücken des Vorderkopfes beibehalten, verschmälert sich an seinem vorderen Theil, und wächst in eine kurze, borstenförmige Antenne aus, deren Gliederzahl während der Embryonalzeit selbst bei starker Vergrößerung schwer zu erkennen ist (Fig. 36 *at*). Die Antenne der Larve hat fünf Glieder, deren erstes so lang ist, als die folgenden zusammengenommen, deren zweites am Grund eine Borste trägt, welche fast bis an die Spitze der Antenne reicht.

Eine eigenthümliche Entwicklung erfährt der Vorderkopf. Wie oben schon erwähnt, entsteht aus seinem hinteren Theil der Clypeus, welcher keilförmig zwischen die Scheitelplatten eingezwängt eine Gabelnaht auf der Rückenseite des Kopfschildes veranlasst (Fig. 35 *vk*). Der vordere Theil desselben wird zur Oberlippe, behält eine sehr bedeutende Grösse bei, bekommt eine starke Muskulatur und bildet ein wesentliches Glied des Kauapparates (Fig. 46 u. 48 *lb*). Zwischen Beiden bildet sich eine quere Furche, welche zur scharfen Kante wird, und der hintere Theil zerfällt durch zwei von den Seiten her vorspringende flügelartige Fortsätze der Scheitelplatten wiederum in zwei Abtheilungen, deren vordere, eine querliegende rechtwinklige Platte, das sogenannte »untere Kopfschildchen« ist (Fig. 46 u. 48 *uk*), während die hintere eine rhombische Gestalt hat und dem eigentlichen Kopfschild entspricht (*cl*). Die Ränder dieses Rhomboids verdicken sich leistenförmig nach innen, vielleicht um den Muskeln als Ansatzpunkte zu dienen, und bilden so eine zierliche Figur, welche in späterer Zeit, wenn der Kopf ganz ausgebildet ist, weniger hervortritt, als zur Zeit ihrer Entstehung. Die Oberlippe behält die dicke, wulstförmige Gestalt bei, die der vordere Theil des Vorderkopfes von Anfang an hatte, trennt sich aber in ihrer ganzen Dicke vom hinteren Theil (Clypeus) ab; im Profil sieht man bei tiefer Einstellung deutlich eine scharfe Linie schräg von der Furche zwischen Oberlippe und Clypeus nach dem Eingang in den Schlund hinziehen (Fig. 48 *a*). Obere und untere Fläche der Oberlippe gehen mit sanfter Wölbung ineinander über, die untere wird schliesslich mit zwei Reihen kurzer, dicker, nach rückwärts gekrümmter Borsten besetzt (Fig. 45 *lb*), hinter welchen noch ein elliptischer Ring folgt, anfänglich aus den kleinen, körnerartigen Embryonalzellen bestehend, später aber chitinisirend unter Bildung verschiedenlicher Zacken und Zähnen. Die Oberlippe macht bei der Larve die Bewegung von oben nach unten, ihre rauhe, mit verschiedenartigen spitzen Vorsprüngen besetzte Unterseite wirkt nicht allein beim Act des Beissens mit, sondern scheint auch bei der Locomotion eine Rolle zu spielen, indem die Larve ihre Kauwerkzeuge gebraucht, um die Wirkung des vorderen Aftersfusses zu unterstützen und sich damit an den zufällig im Weg liegenden Gegenständen festzuklammern. Ich habe dies oft unter dem Mikroskop beobachtet, wo während des Umherkriechens im Wassertropfen die Kiefer der Larve sich fort-

während öffneten und schlossen, während die Oberlippe als Anticheir dienend eine auf- und zuklappende Bewegung machte.

Während so auf der Oberfläche des Körpers die der Ernährung dienenden Kauwerkzeuge ihrer Vollendung entgegengehen, bildet sich in der Tiefe des Embryo der Darmtractus aus. Wir sahen am Ende des zweiten Abschnittes die Bildung des Vorder- und Hinterdarmes durch nach aussen mündende Spalten vorbereitet, und es wurde bereits besprochen in welcher Weise sich diese Spalten bilden. Beide umgeben sich nach Beendigung der Zusammenziehung der Keimwülste, bisweilen auch schon etwas früher mit einer einfachen Schicht von Zellen, welche sich von denen der übrigen Embryonaltheile durch Grösse und Form, sowie durch ihre regelmässige Anordnung sehr deutlich abzeichnen, obwohl es keinem Zweifel unterliegt, dass sie nicht neu entstanden, sondern durch Umwandlung aus jenen hervorgegangen sind, und gewissermaassen einem Spaltungsprocess der sie umgebenden tiefen Zellschicht ihren Ursprung verdanken. Der Vorder- wie der Hinterdarm erscheinen sodann als helle Spalten, eingefasst von zwei bandartigen Streifen relativ grosser, vier-eckiger Zellen, an welchen sich sehr wohl der röthliche, klare, kreisrunde Kern von dem homogenen, bläulich das Licht brechenden Zellinhalt unterscheiden lässt (Fig. 33 *vd*). Diese Zellen sind nicht wesentlich verschieden von den übrigen Embryonalzellen, und wenn *Zaddach*¹⁾ von einer gänzlichen Umwandlung der Zellen in »Gewebe bildende Körner« spricht und dieser Beobachtung einen grossen Werth beilegt, so kann ich zwar zugeben, dass allmählich eine so erhebliche Verkleinerung der Zellen eintritt, dass sie stark lichtbrechenden Körnern gleichen, muss aber jede weitergehende Bedeutung dieser Thatsache in Abrede stellen. Die scheinbaren Körner sind Zellen, und es hängt lediglich von ihrer absoluten Grösse ab, welche wiederum von der Grösse des Embryo abhängig zu sein scheint, ob die Erkenntniss ihrer zelligen Natur leichter oder schwieriger ist. Bei der Entwicklung von *Musca vomitoria* wird dies vollends klar werden.

Während so die beiden Endtheile des Darms sich durch Umhüllung einer Spalte mit bereits vorhandenen, nicht erst neugebildeten Zellen bilden, entsteht der Mitteldarm unabhängig von jenen auf ganz verschiedene Weise, wahrscheinlich durch Umhüllung des Dotters mit einem Blastem, aus welchem sich Zellen bilden. Die Dottermasse, welche bestimmt ist in den Mitteldarm einzutreten, welche gewissermaassen die Form ist, über welche die Wandung des Mitteldarms gegossen wird, befindet sich an der Rückenseite des Embryo in dem freien Raum zwischen dem hinteren Rand des Kopfes und der Hinterleibspitze, und reicht in die Tiefe bis nahe an die innere Fläche der Keimwülste, von welcher sie nur durch die mediane Dotterfirste getrennt wird. Im Anfang der dritten

1) a. a. O. S. 24.

Entwicklungsperiode, kurze Zeit nach der Bildung des Vorder- und Hinterdarms umgiebt sich diese Dottermasse mit einer dünnen, hellen Schicht (Fig. 33 *bl*), welche sich auf ihrer ganzen Oberfläche, soweit dieselbe der Beobachtung zugänglich ist, zu gleicher Zeit auflagert. Da um diese Zeit die Schliessung des Rückens noch nicht erfolgt ist, und also in dem Umfang des zum Mitteldarm werdenden Dotters keine Zellen sich befinden, von denen aus sich ein Ueberzug über ihn hinziehen könnte, und da ausserdem an der hellen Schicht auf der Oberfläche des Dotters keine zellige Structur zu erkennen ist, dieselbe auch viel dünner ist, als eine Lage von Embryonalzellen sein würde, so muss geschlossen werden, dass die Wandung des Mitteldarms durch freie Zellenbildung entsteht. Auch *Zaddach*¹⁾ wurde zu dieser Ansicht geführt, obwohl er directe Beobachtungen über die Bildung des Dottersackes nicht besass; sie gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Wahrnehmung, dass die Wandung sich allmählich auf Kosten des eingeschlossenen Dotters verdickt (Fig. 37), und dann erst aus Zellen zusammengesetzt erscheint. Bei *Chironomus* können diese zwar nicht deutlich erkannt werden, sind aber bei grösseren Insecten (*Musca*) leicht nachzuweisen.

Ueber die Bildung des Dottersackes weichen die Ansichten der Autoren ziemlich weit voneinander ab.

Zaddach und *Leuckart*²⁾ stimmen insoweit überein, als Ersterer bei den Phryganeen, Letzterer bei den Pupiparen allen Dotter in den Mitteldarm eintreten lässt, weichen aber insofern voneinander ab, als *Zaddach* die Wandung durch freie Zellenbildung entstehen sah, während *Leuckart* die Bauchwand des Dottersackes früher als die Rückenwand beobachtete und sie als eine isolirte Schicht des »Muskelblattes« betrachtet, entstanden durch eine Fortsetzung desselben Spaltungsprocesses, aus welchem er auch die Bildung des Vorder- und Hinterdarms herleitet. Auch *Kölliker*³⁾ sah, sowohl bei *Chironomus* als bei *Simulia* die Bauchwand zuerst entstehen und stimmt insofern mit *Leuckart* überein, mit dessen Anschauungsweise von der Entstehung dieser Wandung nur die Angabe *Kölliker's*, dass zwischen der Wandung und der Zellenmasse des Embryo noch ein Dotterstreif trennend liegen bleibt, wenig verträglich ist. Wie oben gezeigt wurde, ist indessen diese Beobachtung *Kölliker's* vollkommen richtig: bei *Chironomus* wird die Bauchfläche des Dottersacks von den Keimwülsten durch die mediane Dotterfirste getrennt, welche vom Kopf bis in's zwölfte Segment sich zwischen Beiden hinzieht. Folgt hieraus auch nur, dass es sich bei *Chironomus* in dieser Hinsicht anders verhält als bei den Phryganeen und Pupiparen, so ist doch die hier nicht zu bezweifelnde Thatsache der Absperrung des Dottersacks von den Zellschichten der Keimwülste ein schwer wiegender Einwand gegen

1) a. a. O. S. 40.

2) Entwicklungsgeschichte der Pupiparen. S. 78.

3) a. a. O. S. 6.

die Ansicht, als bilde sich die ventrale Wand des Mitteldarms durch Abspaltung von der tiefen Lage der Keimwülste.

Der Dottersack nimmt anfänglich die ganze Breite des Eies ein, ist oval und reicht vom hintern Rand des Kopfes bis in's zehnte Segment. In der Rückenlage (Fig. 35) bemerkt man oft deutlich den Uebergang seiner hellen Wandung in den Enddarm, dessen Zellschicht dieselbe an Dicke bedeutend übertrifft. Erst später, wenn auch jene eine zellige Structur annimmt, besitzen die Wände beider Darmtheile gleiche Dicke (Fig. 35 u. 37).

So steht die Bildung der Endtheile des Darms zeitlich zwar nur wenig entfernt von der des Mitteldarms, ihrem Wesen nach aber ist sie gänzlich verschieden von dieser, wie dies auch bereits von *Leuckart*¹⁾ ausgesprochen worden ist. Vorder- und Hinterdarm bilden sich als einfache Zuleitungsrohren zu dem Mitteldarm, der schon durch sein enormes Volumen und mehr noch durch seine ganz selbstständige Bildungsgeschichte als der Haupttheil des Verdauungsapparates sich geltend macht. Später ändern sich die Grössenverhältnisse der einzelnen Darmtheile zu einander, Vorder- und Hinterdarm strecken sich in die Länge, ersterer entwickelt sich zum Schlund, der Speiseröhre und dem Vormagen, letzterer zum eigentlichen Darm und zum Rectum, während der Mitteldarm zwar nicht an Länge, aber sehr viel an Breite abnimmt und den vom Vormagen bis zur Einmündung der *Malpighi'schen* Gefässe reichenden Chylusmagen darstellt. Die Bildung der *Malpighi'schen* Gefässe lässt sich bei *Chironomus* nicht beobachten; dass sie nicht vom Mitteldarm ausgeht, kann schon aus der Mündungsstelle der Gefässe bei der jungen Larve geschlossen werden, und aus dem Umstand, dass bei dieser der Chylusmagen bis dicht oberhalb der *Malpighi'schen* Gefässe mit Dotter gefüllt ist, während diese selbst, ganz wie die übrigen Theile des Tractus ein vollkommen klares Lumen besitzen.

Zu gleicher Zeit mit dem Darm bildet sich die Leibeshöhle des Embryo, indem die Ursegmente den Dottersack umwachsen, sich gegen den Rücken hin verlängern, um in der Mittellinie desselben zusammenzustossen und miteinander zu verschmelzen. Diese Schliessung der Segmente schreitet von hinten nach vorn vor, so dass die hinteren Segmente früher den Rücken erreichen als die vorderen. Anfänglich ist von einer regelmässigen Gliederung am Rücken nichts zu sehen; eine wulstige, nicht sehr dicke, vielfach gefaltete Zellschicht bedeckt den Dottersack (Fig. 36), später aber lassen sich die Querschnitte der Segmentränder auch hierhin verfolgen, wenn sie auch stets etwas dicht an- und übereinander gedrängt sind, die Folge ihrer Lagerung an der kürzeren (geraden) Eiseite. Dass mit der Schliessung der Leibeshöhle die Bildung des Rückengefässes zusammengeht, ist zwar wahrscheinlich,

1) a. a. O. S. 77.

allein der Vorgang entzieht sich gänzlich der Beobachtung. An der frisch ausgeschlüpften Larve ist das Rückengefäß in schönster Ausbildung und Thätigkeit zu beobachten.

Die Bildung selbstständiger Wände um die Spalten des Vorder- und Hinterdarmes bezeichnet den Anfang der organologischen Differenzirung der embryonalen Zellenmassen. Dieselben trennen sich in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht, aus ersterer entstehen Haut und Muskeln, aus letzterer Darm und Nervensystem. Es ist hier der Ort auf die *Zaddach'sche* Blättertheorie zurückzukommen. Es fragt sich, ob die jetzt auftretende oberflächliche Zellschicht identisch ist mit der oberflächlichen Zellenlage der ersten Periode, dem Faltenblatt, ob demnach dieses ein Hautblatt im *Zaddach'schen* Sinne genannt werden kann. Ich muss dies entschieden verneinen, da sich weder eine Continuität zwischen Faltenblatt und Hautschicht der dritten Periode nachweisen lässt, noch diese letztere die Charaktere besitzt, die sie zu einem Keimblatt machen würden. *Zaddach* lässt sein Hautblatt, nachdem die Anhänge des Kopfes und der Körpersegmente gebildet sind, von den Seitentheilen der Keimwülste, auf welche es in zwei Hälften getrennt sich zurückgezogen hatte, wieder gegen die Mittellinie hin wachsen und sämtliche oberflächlich gelegenen Theile des Embryo, die ganze Bauchfläche mit ihren Gliedmaßenmassen inbegriffen, von Neuem überziehen. Aus ihm bildet sich dann die Haut, während die Hauptmasse der embryonalen Anlage als »Muskelblatt« sich in Muskeln und Nerven trennt. Die Thatsachen, auf welchen diese Theorie fusst, scheinen mir bei Weitem nicht sicher genug, um so weitgehende Schlüsse zu tragen. Gerade der wichtigste Punkt, die Ueberwachsung des gesammten Embryo durch das Hautblatt tritt in der Darstellung *Zaddach's* viel mehr als ein Postulat der Theorie, denn als unbefangene Beobachtung auf. Verfasser schliesst aus dem Verschwinden einer Linie, welche eine Zeit hindurch die Grenze der zurückgewichenen Hälften des Hautblattes bezeichnete, dass dasselbe von Neuem gegen die Mittellinie gewachsen sei; eine Beobachtung dieses Vorganges wollte ihm nicht gelingen. Auch mir ist sie nicht gelungen, und ich ziehe aus dem Verschwinden der zarten Kanten des Faltenblattes den näher liegenden Schluss, dass dieselben mit den Keimwülsten verschmelzen. Eine Ueberwachsung sämtlicher, zum Theil stark prominirender Theile durch das Hautblatt würde überdies auch grossen theoretischen Schwierigkeiten begegnen, da aus ein und demselben Blatt einerseits scharf abgegrenzte selbstständige Theile (die Scheitelplatten), andererseits ein allgemeiner Ueberzug sämtlicher Theile sich bilden soll. Die Grenzlinien der Scheitelplatten müssten sich hierbei unfehlbar verwischen. Indessen entspricht auch die oberflächliche Zellschicht der dritten Periode einem Hautblatt im *Zaddach'schen* Sinne keineswegs. Aus ihr bildet sich nicht nur die Haut, sondern auch der grösste Theil der Muskeln, während auf der anderen Seite das tiefe Blatt, wenn man

eine klumpige Zellenmasse mit diesem Namen belegen will, nicht nur Nervensystem und Wände des Darmes, sondern auch einen Theil der Muskeln aus sich hervorgehen lässt. Von Keimblättern in dem bei den Wirbelthieren gebräuchlichen Sinne kann demnach hier nicht die Rede sein. Die vorher gleichmässige Zellenmasse spaltet sich in zwei Hauptgruppen, eine oberflächliche und eine tiefe Schicht, und diese spaltet sich sodann weiter in die einzelnen Organe, die ihre Vollendung durch Annahme histologischer Charaktere erreichen.

Die Bildung der Ganglienkette beginnt im Kopf, zu ihrem Verständniss ist es nöthig die seitherigen Schicksale der Kopfwülste genauer zu verfolgen. Wir sahen, wie in der zweiten Periode das hintere Maxillenpaar zu einem leyerförmigen Stück verschmolzen, den ventralen Theil der Kopfwülste bedeckte mit Ausnahme des Lippenrandes derselben, der vor ihnen hervorragend die hintere Grenze der Mundspalte bildete. Später bedeckt die Unterlippe auch diesen noch freien Theil, und da sämtliche Kopfanhänge zugleich mit ihr nach vorn wachsen, um von den Seiten her den Mundeingang zu umstellen, so werden dadurch die Kopfwülste in den hinteren Theil des Kopfes gedrängt, sie verschwinden in der Tiefe und lassen sich erst dann wieder deutlich erkennen, wenn die Differenzirung der Zellenmasse eintritt. Wie viel von ihnen an die oberflächliche Lage abgegeben und zur Muskelbildung verwandt wird, lässt sich nicht genau bestimmen, ein kleiner Theil hat sich auch zur Umbüllung der Spalte des Vorderdarms bereits von ihnen getrennt; sicher ist, dass die bei Weitem grösste Masse zur Bildung der beiden vordersten Ganglien, des oberen und unteren Schlundganglions, nebst der sie verbindenden Commissur verwandt wird. Die Gestalt der Kopfwülste ändert sich dabei nur unbedeutend und ganz allmählich, die Lage ihrer einzelnen Theile zu einander bleibt ganz dieselbe, die dorsalen Schenkel bilden das obere, die ventralen das untere Schlundganglion, und die den Schlund umfassenden Commissuren entstehen aus dem Verbindungstheil Beider (vergleiche Fig. 24 *vkw*, *mkw*, *dkw* u. Fig. 36 *sg*¹, *sg*²). Die Bildung dieser Ganglien beginnt im Anfang der dritten Periode, fast zu gleicher Zeit mit der Bildung des Vorder- und Hinterdarmes, und sehr bald sind die beiden Ganglien bereits scharf begrenzt und lassen sich in jeder Lage des Embryo leicht erkennen.

Das untere Schlundganglion liegt direct unter dem Kinn (Fig. 33, 36, 39 *sg*²) und ist in der Bauchansicht (Fig. 44 *sg*²) in seinem hinteren Theil vom vorderen Aterfusspaar (*f'*) bedeckt. Sehr gut markirt sich in dieser Lage die mediane Furche, die wie früher die Kopfwülste, so jetzt das Ganglion in zwei symmetrische Hälften theilt. Wird der Tubus gesenkt, so erkennt man in der Tiefe die beiden Hälften des oberen Schlundganglions (*sg*¹), deren jede von etwa birnförmiger Gestalt mit der Spitze nach vorn in die beiden Commissuren übergeht. Fig. 35 u. 37 zeigen das obere Schlundganglion vom Rücken her, wo der paarige

Bau sehr deutlich hervortritt. Auch nach dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei lässt sich an der Form der beiden Ganglien ihre Entstehung aus den Kopfwülsten noch recht wohl erkennen. Sie sind dann noch mehr nach hinten gerückt, haben den Kopf verlassen und liegen im ersten Leibessegment; ihre Grösse hat sich vermindert und auch die Gestalt etwas verändert (Fig. 49 A u. B), sie erscheinen von den Seiten her abgeplattet und die Oeffnung zwischen den Schenkeln der Commissuren hat sich verengert, ihre Lage zu einander aber und zum Schlund ist ganz dieselbe wie die der Kopfwülste in der ersten Periode der Embryonalzeit.

Nicht lange nach der beginnenden Differenzirung im Kopf erfolgt derselbe Process am Körpertheil der Keimwülste; eine dünne, oberflächliche Schicht trennt sich mit scharfer Linie von der tiefen, welche letztere sich mit Ausnahme des zwölften Segmentes in der ganzen Länge und Dicke der Keimwülste zur Bauchganglienkette umwandelt. Es entstehen auf diese Weise elf Ganglien von einer im Verhältniss zum Embryo colossalen Grösse, welche die Form der Ursegmente vollkommen beibehaltend ohne Commissuren dicht aufeinandergepackt liegen und durch eine tiefe mediane Längsfurche auf ihrer Aussenseite in symmetrische Hälften getheilt werden. Anfänglich liegt ihnen die oberflächliche Zellschicht noch dicht auf (Fig. 36), allmählich aber hebt sie sich von ihnen ab und es bildet sich ein heller, nur von Flüssigkeit erfüllter Raum zwischen beiden (Fig. 39). Im Halbprofil erscheinen dann die symmetrischen Hälften der Ganglien, ganz wie früher die der Ursegmente als parallellaufende Linien, über welche die Haut, mehr oder weniger deutlich die Segmenteinschnitte beibehaltend, brückenartig hingespant ist. In der Bauchansicht zeigen die Ganglien eine sehr bedeutende Breite (Fig. 38 g^1 — g^{11}), sind fast von biscuitförmiger Gestalt und werden seitlich von einem schmalen, hellen Raum begrenzt, welcher dadurch entsteht, dass an den Seitenwänden des Embryo, die erst secundär durch Umwachsen des Dottersackes gebildet wurden, eine Spaltung in Schichten erst später eintritt.

An Beobachtungen über die Entstehung der Nervencentren bei den Insecten ist die Literatur nicht reich; *Kölliker* konnte die Ganglienkette weder im Embryo, noch in der jungen Larve von *Chironomus zonatus* wahrnehmen und auch *Zaddach* bietet über ihre Entstehung mehr Vermuthungen als directe Beobachtungen; er konnte die Ganglien nur dadurch sichtbar machen, dass er den Leib des Embryo durch Druck sprengte. Dabei traten häufig vier kuglige Zellenklumpen aus, welche er gewiss mit Recht für Bauchganglien ansprach. Wenn *Zaddach* mit *Rathke* schliesst, das Nervensystem bilde sich aus einer Partie der festen Bauchwand, so ist das zwar nicht erschöpfend, aber im Allgemeinen richtig und auch die Vermuthung, das Nervensystem bilde sich erst um die Mitte der Entwicklungszeit, kann ich bestätigen, wenn ich auch nicht

vermag ihm in die weiteren theoretischen Schlüsse zu folgen, wonach für jedes um diese Zeit noch selbstständige Segment der Keimwülste ein Ganglion entstünde und auf diese Weise sich erklären liesse, warum für die von dem genannten Forscher angenommenen fünf Kopfsegmente nur zwei Ganglien sich bilden. Dass nicht für jedes Segment der Keimwülste auch nothwendig ein Ganglion gebildet werden muss, geht aus der Thatsache hervor, dass dem zwölften Segment ein solches fehlt, und blos vom ersten bis elften Leibessegment ein Ganglion sich vorfindet. So viel mir bekannt, ist *Leuckart* der einzige, der den Ganglienstrang der Insecten kurz nach seiner Entstehung in situ gesehen hat; er lässt ihn durch Isolation aus dem sogenannten Muskelblatt, d. h. also aus der tiefen Zellschicht entstehen, eine Beobachtung, welche mit den meinigen in vollkommenem Einklange steht. Nach *Leuckart's* Zeichnungen¹⁾ scheint indessen bei den Pupiparen eine viel geringere Masse der Keimwülste in die Bildung der Nervencentren einzugehen, als bei *Chironomus*.

Aus den bei *Chironomus* gewonnenen Resultaten geht hervor, dass das Nervensystem sich direct aus den Doppelaxen der Embryonalanlage bildet, aus den Keimwülsten; der grösste Theil desselben ist potentia bereits im Keimstreifen enthalten.

Im Anschluss an die Nervencentren sei hier der Entstehung der Sinnesorgane gedacht. Die Larve hat zwei Paar einfache Augen, welche seitlich am Kopf hinter den Fühlern liegen und deutlich aus dem Nerven, einem lichtbrechenden Körper (Linse) und einer Pigmentschicht bestehen. Sie entstehen, wenn das Nervensystem bereits ausgebildet ist. Näheres über die Art und Weise dieser Entstehung zu erfahren, war nicht möglich, da die körnerähnlichen Embryonalzellen durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen die Beobachtung sehr erschweren. In der letzten Hälfte der dritten Periode zeigen sich auf der Rückenfläche des Kopfes, an den Seiten der Scheitelplatten je zwei blasse, gelbliche Pigmentflecken von unregelmässig rundlicher, oft fast halbmondförmiger Gestalt, deren Färbung im Laufe der Entwicklung an Intensität zunimmt und durch's Karminrothe in's Bräunliche übergeht, an denen sich aber weder zutretende Nerven, noch Linse erkennen lässt.

Noch weniger Aufschluss giebt die Beobachtung über die Bildung der Fühlerganglien, eines bei den Dipterenlarven, wie ich finde, sehr weit verbreiteten Tastorgans, ich verspare daher die Besprechung desselben auf die nachembryonale Zeit. (Siehe auch bei *Musca vomitoria*.)

Während der Ausbildung der inneren Organe vollenden sich am ersten und letzten Leibessegment die Locomotionsorgane. Im Anfang der dritten Periode bestehen die hinteren Aterfüsse aus zwei kurzen, conischen Zapfen, deren Entstehung oben beschrieben wurde. Der After liegt zwischen ihrer Basis in einer Grube, an der Grenze zwischen

1) a. a. O. Taf. II. Fig. 42.

Rücken und hinterer Fläche; die kleinen Längswülste, welche ihn seitlich begrenzen, haben sich in zwei Hälften getheilt, deren jede jetzt zu einem hohlen, fingerförmigen Anhang auswächst (Fig. 36, 37, 39 *az*). Wahrscheinlich dienen dieselben der Respiration, wie dies auch *Kölliker* annimmt.

Die Afterfüsse der Larve sind ungegliederte, cylindrische Fortsätze, deren querabgestutztes Ende napfförmig eingezogen und kegelförmig wieder vorgestülpt werden kann, und mit einer grossen Menge langer, hakig gekrümmter, starker Borsten besetzt ist. Beim Embryo zeigt sich bald auf der Spitze der conischen und soliden Zapfen eine napfförmige Einziehung, über welche sich eine klare, structurlose Membran wegspannt, wie das Fell über eine Pauke. Der Raum zwischen Beiden ist mit vollkommen durchsichtiger, structurloser Masse ausgefüllt, in ihm entstehen die Borsten, welche beim Ausschlüpfen der Larve durch Reissen der darüber ausgespannten Membran und Ausstülpfen der napfförmigen Vertiefung mittelst Einpressen von Blut in den Afterfuss zu Tage treten. Das Einstülpfen des Fusses geschieht durch besondere Muskeln, welche am Grunde des Napfes als lange, schmale Bänder bis an die Basis des Segmentes zurücklaufen. Sie entstehen aus der tiefen Zellschicht des Segmentes, da, wie wir oben sahen, ein Ganglion im zwölften Segment nicht gebildet wird.

Die Bildung des vorderen Afterfusspaares ist der des hinteren ganz analog; die Bildung der Borsten lässt sich hier sehr genau beobachten. Bei der Larve sind die vorderen Afterfüsse in der Mittellinie verwachsen, demgemäss entstehen sie auch gemeinsam aus einer queren, vorn grade abgestutzten Falte, welche sich am vorderen Rand des ersten Segmentes erhebt, und etwa drei Viertel der Bauchseite desselben einnimmt (Fig. 33 *f'*). In der Falte tritt eine Zusammenziehung der Zellenmasse ein, in Folge deren sich eine einzige, grosse, napfförmige Vertiefung bildet, in der Bauchansicht als halbmondförmiger Ausschnitt erscheinend, den die Zellenmasse in nach vorn concavem Bogen begrenzt. Die Vertiefung ist auch hier mit einer structurlosen, klaren Masse ausgefüllt, welche von einer ebenfalls structurlosen Membran überspannt wird. Ehe noch in der Ausfüllungsmasse eine Differenzirung sichtbar wird, krümmt sich der Zellenwulst, welcher die napfförmige Aushöhlung bildet, nach vorn, und theilt so den halbmondförmigen Ausschnitt in zwei ebenso gestaltete Hälften (Fig. 43 *f'*). Der mediane Vorsprung wächst allmählich noch weiter nach vorn, erreicht aber nicht ganz die structurlose Membran, so dass also immer eine Communication zwischen beiden Näpfen bleibt. Unterdessen schiessen in der klaren Ausfüllungsmasse die Borsten an, wie Krystalle in der Mutterlauge. Man erkennt zuerst eine feine, sehr blasse und zarte Längsstreifung, welche sogleich in der ganzen Länge der zu bildenden Borsten entsteht, und fast den Eindruck einer feingefalteten Membran macht. Diese Streifen nehmen später an

Dicke und Deutlichkeit zu, und zeigen sich schliesslich als ziemlich dichtstehende, etwas gekrümmte, nach innen radienförmig zusammengelegte, und deshalb in spitzen Winkeln sich kreuzende Borsten, deren Enden den vorderen Rand der Fussfalte nicht ganz erreichen (Fig. 44 u. 45 f'). Die Muskeln des Aterfusses bilden sich, wie besonders an etwas grösseren Species von Chironomus beobachtet werden kann, aus dem oberflächlichen Blatt, welches sich hier ganz deutlich in Haut und Muskeln trennt. Ueber die Entstehung der Letzteren histologisch genaue Rechenschaft abzulegen, ist bei der Kleinheit der Gebilde nicht wohl möglich; Querstreifung besitzen die embryonalen Muskeln noch nicht, wohl aber habe ich deutlich kleine Kerne in ihnen wahrgenommen (Fig. 39 ms). Die Muskeln des Leibes und die des Kopfes bilden sich zu derselben Zeit.

Der Embryo ist jetzt so weit ausgebildet, dass man ihn für fähig zum Ausschlüpfen halten sollte. Die äussere Form des Körpers ist der der Larve ähnlich, die Leibeshöhle ist geschlossen, die inneren Organe sämtlich angelegt, und die Bewegungsorgane vorhanden; wirkliche Bewegungen aber mangeln noch, und der Embryo muss noch volle vier und zwanzig Stunden ausharren, ehe er im Stande ist, sich aus den Eihüllen zu befreien. Die Hauptveränderung, welche in dieser letzten Zeit an ihm vorgeht, ist ein Wachsen des ganzen Körpers in die Länge, verbunden mit einer Abnahme im Dickendurchmesser. Bisher füllte der Embryo die Eihüllen bei weitem nicht mehr aus (Fig. 39), es blieb am Kopfende ein grosser Raum leer, und nur die innere Eihaut, die sehr zarte und durchsichtige Membrana vitellina umschloss den Embryo unmittelbar. In Folge des Längenwachstums und der daraus resultirenden Krümmung des Embryo reisst die Dotterhaut entzwei, und der Embryo legt sich dicht an das Chorion an. Er nimmt dabei eine eigenthümliche, korkzieherartig gewundene Lage an, die allmählich und offenbar rein mechanisch durch die zunehmende Länge des Körpers hervorgerufen wird. Die Bauchseite des Kopfes und der vorderen Segmente tritt dabei wieder auf die gerade Eiseite (Fig. 50), nimmt aber auch Theil an der in zwei Spiraltouren stattfindenden Aufrollung des Körpers. Das äussere Ansehen desselben verändert sich in sofern, als es mehr wurmförmig und gestreckt wird, zugleich scheidet die Zellenlage der äusseren Haut eine feine Chitinschicht auf sich ab, und es entstehen scharfe Grenzlinien am Kopf, die Gliederung der Antennen, die Zähne der Mandibeln und der Unterlippe treten scharf hervor, und eine quere Kante zieht sich vom Kinn an der Seite des Kopfes nach der Basis der Antennen. Wahrscheinlich fällt auch in diese Zeit die Bildung zweier conischer Zapfen auf dem Rücken des elften Segmentes, auf deren Spitze fünf bis sechs lange, dünne Borsten eingepflanzt sind. Sie dienen der Larve als Tastorgane, wie ein in ihrer Basis gelegenes Ganglion beweist.

Die Veränderungen der inneren Organe lassen sich in dieser letzten

Periode nicht verfolgen, da der Dotter dieselben zu sehr verdeckt. Schon bei der Umwachsung des Dottersacks durch die seitlichen Theile der Ursegmente begann der freie Dotter, vor Allem der noch sehr mächtige mediane Dotterstreif an die Seiten und gegen den Rücken hin zu ziehen und sich mit den bereits seitlich gelegenen lateralen Dotterstreifen zu vereinigen. Kurz nach der Schliessung der Leibeshöhle findet sich noch kein Dotter am Rücken, später aber zieht sich von den Seiten eines jeden Segmentes bis auf den Rücken ein Ring von Dottermasse hin, während Dottersack und Ganglienreihe nun unmittelbar aneinanderliegen (Fig. 39). Diese seitlichen Dotterringe verhindern in Verbindung mit der spiraligen Lage des Embryo die genaue Controlirung der Vorgänge im Innern, die sich erst nach dem Auschlüpfen aus dem Bau der jungen Larve erschliessen lassen.

Nach Vollendung der spiraligen Aufrollung werden Bewegungen des Embryo, besonders am vorderen Afterfuss bemerklich, die Borsten desselben werden vorgestülpt und wieder eingezogen, der ganze Fuss vorwärts und zurück bewegt; bald auch öffnen und schliessen sich die Oberkiefer. Diese Bewegungen nehmen an Häufigkeit, wie an Stärke zu, und das Sprengen der Eihaut geschieht zweifellos durch Anritzen derselben mit den scharfen Oberkiefern, worauf der Druck des eine Spiralfeder darstellenden Körpers mit Leichtigkeit den Riss vollendet.

Die frisch ausgeschlüpfte Larve hat eine Länge von 0,54 Mm. Da die Länge des Eies nur 0,32 Mm. betrug, so muss also in dem letzten Theil der dritten Entwicklungsperiode der Embryo um 0,49 Mm. gewachsen sein. Dem entsprechend haben sich auch die inneren Organe in die Länge gezogen, der Verdauungscanal hat sich gegliedert und seine einzelnen Abschnitte besitzen die Gestalt, welche sie im Wesentlichen während der Larvenperiode beibehalten. Der Tractus stellt einen geraden cylindrischen Schlauch dar, der wie bei den meisten Tipulidenlarven ohne Windungen, gestreckt in der Axe des Körpers verläuft. Schlund, Oesophagus und ein mit lappigen Ausstülpungen versehener Vormagen lassen sich leicht unterscheiden; ihre Wand besteht aus einfacher Lage heller Zellen. Sodann folgt vom dritten bis achten Segment der Chylusmagen, der sich aus der früheren Eiform in einen schlauchförmigen Cylinder umgewandelt hat, und noch mit grossen, gelben Dotterkugeln gefüllt ist, und schliesslich der Darm, in dessen vorderes Ende die *Malpighi'schen* Gefässe münden. Letztere besitzen ein relativ weites, und deutliches Lumen, ohne wahrnehmbaren Inhalt, die Zellen der dünnen Wandung sind stark in die Länge gezogen und von bläulicher Farbe. Auch die den After umstehenden vier fingerförmigen Lappen haben sich vergrössert, sie sind Schläuche, deren Lumen mit der Leibeshöhle direct communicirt, so dass das Blut in ihnen circuliren kann. Bei dem gänzlichen Mangel eines Tracheensystems, liegt die oben ausgesprochene Vermuthung nahe, dass sie der Respiration dienen, eine Ver-

muthung, die auch von den früheren Beobachtern [Kölliker¹⁾, Verloren] bereits aufgestellt wurde, und die dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass später, wenn die Larve eine bedeutendere Grösse erreicht, ohne dass ein im Verhältniss zur Körpergrösse stehendes Tracheennetz sich entwickelte, noch mehrere solche schlauchförmige, mit der Leibeshöhle communicirende Anhänge sich bilden. Von Réaumur sind sie bereits beschrieben worden und auch Verloren²⁾ bildet sie ab; beiden Beobachtern scheint es aber nicht bekannt gewesen zu sein, dass sie der jungen Larve noch fehlen.

Die Speicheldrüsen lassen sich jetzt erkennen, als dreieckige Lappen, welche mit der Basis nach vorn gerichtet, unmittelbar hinter dem oberen Schlundganglion im zweiten Segment liegen. Kölliker hat bei *Chironomus zonatus* die Anlage derselben bereits im Embryo wahrgenommen, als rundliche, dem Oesophagus dorsal aufliegende Zellenhaufen³⁾; bei den von mir beobachteten Species liess sich davon Nichts erkennen.

Auch der Nervenstrang ist dem allgemeinen Längenwachsthum gefolgt, und zwischen den einzelnen Knoten, welche früher dicht aufeinander lagen, haben sich doppelte Längscommissuren gebildet. Indessen steht die dadurch bewirkte Verlängerung der Ganglienreihe weder im Verhältniss zur Verlängerung des Körpers im Ganzen, noch geschieht sie gleichmässig; während die meisten Knoten durch längere Commissuren verbunden werden, bleiben andere dicht aufeinander liegen. Das letzte Ganglion rückt um ein ganzes Segment weiter nach vorn, die Schlundganglien aber treten aus dem Kopf nach rückwärts und liegen jetzt zur Hälfte im ersten Leibessegment, um einige Tage später vollständig in dasselbe hinüberzutreten.

Nur kurz sei noch der blassen, bandförmigen Streifen gedacht, welche in der Leibeshöhle zu Seiten des Tractus liegen, und meist an jedem Segmentrand sich fadenförmig verdünnen. Sie sind Reste des Dotters, der ausser im Magen sich sonst nur noch in den Seitentheilen eines jeden Segmentes als eine rundlich zusammengeballte Masse verfindet; aus ihnen bildet sich der Fettkörper der Larve. Sie bestehen aus einer matten, bläulich schimmernden, homogenen Grundsubstanz, in welcher bald mehr, bald weniger grosse, braungelbe Dotterfettkugeln eingebettet sind. Die Contouren der bandartigen Lappen sind durchaus scharf, eine umhüllende Membran aber lässt sich nicht unterscheiden; was ihnen ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, dass später mit dem Verschwinden der Dotterkugeln helle Kerne in ihnen entstehen, um welche sich feines Fett hofartig ablagert. Es scheint sich hier eine der

1) a. a. O. p. 6.

2) Mémoire sur la circulation dans les insectes in Mém. cour. et Mém. de Sav. étrang. de l'Acad. de Belgique Tom. 49. Pl. II. Fig. 2.

3) a. a. O. Taf. I.

wenigen Stellen darzubieten, an welchen eine freie Zellenbildung in formlosem Blastem nachweisbar ist.

Sobald die junge Larve das Ei verlassen hat, schwimmt sie mit lebhaften Schängelungen des Körpers im Wasser umher, um etwas später den Bau eines unbeweglichen Gehäuses zu beginnen.

Die embryonale Entwicklung von Chironomus dauert im Mai gewöhnlich sechs Tage, von denen die erste Entwicklungsperiode die ersten sechs und dreissig Stunden umfasst, die zweite den Rest des zweiten und den dritten Tag, und die dritte die übrigen Tage. Ich lasse eine kurze Zusammenstellung der Hauptentwicklungsmomente, wie sie sich auf die einzelnen Tage vertheilen, hier folgen. Da die Eier von Chironomus des Abends gelegt werden, so ist also der Tag von Abend zu Abend gerechnet.

Erster Tag: Bildung der Keimhaut, Reissen derselben, erste Umdrehung des Eiinhaltes und Bildung des Keimstreifens. Ueberwachsen desselben durch das Faltenblatt; die Keimwülste beginnen sich zu bilden.

Zweiter Tag: Spaltung des Faltenblattes, Vollendung der Keimwülste und Bildung der Urtheile des Kopfes (Hervorsprossen der Kopfanhänge, Abschnürung des Vorderkopfes von den Kopfwülsten und Bildung der Scheitelplatten). Anlage der Mund- und Afteröffnung. Ende der ersten Periode. — Beginn der Zusammenziehung der Keimwülste und zweite Axendrehung des Embryo, Vorrücken der Kopfanhänge, und Abschnürung des Kopfes gegen den Körpertheil der Keimwülste; Verwachsen der Scheitelplatten auf dem Rücken, und Schliessung des Kopfes. Bildung der Ursegmente.

Dritter Tag: Weiteres Vorrücken der Kopfanhänge, das hintere Maxillenpaar legt sich in der Mittellinie aneinander; die Spalte des Vorderdarmes verlängert sich durch den Kopf; auf dem Vorderrande des ersten Leibessegments die Falte des vorderen Afterfusses. Das Hinterleibsende kommt als geschlossenes zwölftes Segment im hinteren Polraum an. Ende der Zusammenziehung der Keimwülste und der zweiten Entwicklungsperiode.

Vierter Tag: Dritte Entwicklungsperiode; die Differenzirung in oberflächliche und tiefe Schicht beginnt; die Zellschichten, welche die Spalten des Vorder- und Hinterdarmes umhüllen, verwandeln sich in selbstständige Wandungen; Bildung des Mitteldarmes (Dottersackes); Bildung der Ganglienkeite; Zuspitzung der Oberkiefer und Antennen, und Vorrücken des ersten Maxillenpaares. Schliessung der Leibeshöhle am Rücken. Afterfüsse mit napfförmigen Gruben, in denen die Anlagen der Borsten.

Fünfter Tag: Trennung des Vorderkopfes in Oberlippe, unteres Kopfschildchen und Clypeus; Vollendung der äusseren Form der Kopfanhänge. Anlage der Augen. Histologische Differenzirung der oberflächlichen Zellschicht in Haut und Muskeln. Vollkommene Ausbildung der Aterfüsse.

Sechster Tag: Ablagerung der äusseren Chitinhaut; Wachsen des Körpers in die Länge und spiralige Aufwindung desselben. Bewegungen. Am Ende des sechsten oder Anfang des siebenten Tages Sprengen der Eihäute und Ausschlüpfen der Larve.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren, bei denen nichts Näheres angegeben ist, sind bei 350facher Vergrösserung gezeichnet.

Tafel VII.

- Fig. 1. Ei von *Chironomus* einige Stunden nach der Befruchtung. Das Keimhautblastem umgiebt den Dotter, grenzt sich aber noch nicht scharf gegen denselben ab; in dem durch die Zusammenziehung des Dotters frei gewordenen Polraume am hinteren Eiende vier Polzellen mit deutlichen Kernen; zwei von ihnen enthalten ausserdem noch ein Dotterkörnchen.
- Fig. 1 A. Ein Stück des Keimhautblastems, in welchem in regelmässigen Abständen kuglige, klare Kerne.
- Fig. 1 B. Zweitheilung einer Polzelle.
- Fig. 2. Kuglige Zusammenziehung des Blastems um die Kerne; die Aufnahme der Zeichnung wurde von einer Hebung des Tubus begleitet, so dass drei übereinander liegende Reihen sich bildender Zellen eingezeichnet werden konnten.
- Fig. 3. Die Keimhaut ist gebildet und besteht aus zwei scharf getrennten Schichten, deren äussere aus gegenseitig sich abplattenden und nicht mehr kuglig vorragenden Zellen, die innere aus homogenem Blastem (inneres Keimhautblastem) besteht. Am spitzen Pol liegen der Keimhaut die Polzellen auf.
- Fig. 4. Die Zellen der Keimhaut sind auf Kosten der inneren Blastemschicht um's Doppelte ihrer Länge gewachsen, wobei zugleich ihre Kerne aus der kugligen in eine ovale Form übergegangen sind.
- Fig. 5. Profilsansicht. Die Keimhaut ist mehrschichtig geworden (Zellen nicht mehr angedeutet), sie beginnt sich zusammen zu ziehen; am spitzen Pol die Verdickung des Schwanzwulstes (*schw*) und eine mediane Furche auf der Aussenfläche der Keimhaut (*a*), welche in dieser Lage nur als dem Rand parallellaufende Linie in der Tiefe zu erkennen. Beginnende Verdünnung der Keimhaut bei *b* in der Mitte der geraden Eiseite.

- Fig. 6. Dasselbe Stadium, Dorsalansicht. *schw* Schwanzwulst; *a* mediane Furche. Flaschenförmige Gestalt des Dotters, veranlasst durch die Verdickung der Keimhaut an beiden Polen; *kw* Kopfwulst.
- Fig. 7. Profilansicht. Der Schwanzwulst (*schw*) hat sich bedeutend gegen das Kopfe hin vergrößert, theilweise überzogen von einer dünnen oberflächlichen Dotterlage (*d*). Auf dem Schwanzwulst erhebt sich die Schwanzfalte *schf*. Die Verdünnung bei *b* zugenommen.
- Fig. 8. Schwanzwulst bis zur Mitte der Eilänge nach vorn reichend; die Verdünnung der Keimhaut bei *b* hat den höchsten Grad erreicht, die Schwanzfalte weiter nach hinten gewachsen.
- Fig. 9. Das Ei in derselben Lage etwas später. Die Keimhaut ist gerissen und die Drehung des Eiinhaltes hat begonnen. *kk* Kopfkappe, *schw* Schwanzwulst, *schf* Schwanzfalte, *dsp* Spalte zwischen den Rissrändern.
- Fig. 10. Dasselbe Ei nach vollendeter Umdrehung. Schwanzwulst jetzt an der convexen Eiseite, zugleich etwas weiter nach vorn gewachsen, Spalten an den Seiten hierdurch verlängert, en face gesehen von *u* förmiger Gestalt; *schf* Schwanzfalte, *vks* ventraler, *dks* dorsaler Schenkel des Keimstreifens; *dsp* Spalte zwischen den beiden Schenkeln, in welchen der Dotter frei zu Tage liegt.
- Fig. 11—17. Zur Bildung des Faltenblattes nebst den sie begleitenden Veränderungen.
- Fig. 11. Die Kopffalte erhebt sich (*kf*) am dorsalen Rande der Kopfkappe (*kk*) als ein Wulst von bedeutender Dicke; die Schwanzfalte (*schf*) steht noch auf der Dorsalseite des Keimstreifens. *dsp* Dotterspalte; eine dünne Dotterlage (*dl*) greift etwas auf die Oberfläche des dorsalen Schenkels des Keimstreifens über und verdeckt das Schwanzende desselben.
- Fig. 12. Dorsalansicht desselben Stadiums. *kf* Kopffalte. Man erkennt hier noch deutlicher als in Fig. 11, wie der hintere Rand der Kopfkappe durch das Vorwachsen der Kopffalte in der Mediaplinie nach vorn gezogen wird; die quere Dotterspalte (*dsp*) erhält dadurch die Gestalt eines sphärischen Dreiecks. Am spitzen Pol sieht man von oben auf die Schwanzfalte (*schf*).

Tafel VIII.

- Fig. 13. Die Kopffalte (*kf*) hat sich weiter auf die Kopfkappe hinaufgezogen, die Schwanzfalte (*schf*) liegt als dünnes Blatt dem dorsalen Schenkel des Keimstreifens bis dicht vor dem Pol hin auf.
- Fig. 14. Die Kopffalte (*kf*) ist auf die Ventralseite der Kopfkappe hinübergewachsen, die seitlichen Theile der Schwanzfalte (*schf*) reichen ebenfalls bereits auf den ventralen Schenkel des Keimstreifens hinüber. Die den dorsalen Schenkel theilweise bedeckende dünne Dotterlage (*dl*) hat sich mehr zurückgezogen und ein grösserer Theil des Schwanzwulstes wird sichtbar.
- Fig. 15. Beide Falten haben sich auf den ventralen Schenkel hinübergezogen und ihre Ränder sind ineinander übergegangen; das Faltenblatt (*fb*) ist gebildet und bedeckt den grössten Theil des Keimstreifens; der noch nicht überzogene Theil (*fr*) hat eiförmige Gestalt (in dieser Ansicht nur zur Hälfte sicht-

bar). Die dünne Dotterlage (*dl*) auf dem dorsalen Schenkel des Keimstreifens ganz verschwunden, Schwanzwulst frei sichtbar, weiter nach vorn gewachsen; auf ihm der verdickte Anfangstheil der Schwanzfalte (*schf*), über ihn hinziehend der schmale Dotterstreif (*db*), welcher allein noch die dorsale und die seitlichen Dotterspalt (*dsp* und *dsp'*) verbindet; *sp* die flügel-förmigen Seitenplatten der Kopfkappe.

Fig. 16. Entwicklung nur um Weniges vorgeschritten; Rückenansicht. Die flügel-förmigen Seitenplatten (*sp*) der Kopfkappe haben die früher dreieckige dorsale Dotterspalt (*dsp*) in Verbindung mit dem Vorrücken des Schwanzwulstes bedeutend verengt und sie fast gänzlich abgeschnitten von den seitlichen, zwischen den beiden Schenkeln des Keimstreifens liegenden Dotterspalt (*dsp'*); *db* schmale Dotterbrücke zwischen beiden. An drei Stellen erkennt man das Faltenblatt: an der Kopfkappe als Ueberzug derselben, durch eine schmale, helle Spalte von ihr getrennt, an der Umschlagstelle des Keimstreifens am spitzen Pol, und auf dem Schwanzwulst, an der Stelle, wo dieser sich in den Dotter hineinkrümmt, und zwar an letzterem Ort als der später persistirende Theil der Schwanzfalte von bedeutender Dicke, und durch eine schmale, halbmondförmige Spalte von der Oberfläche des Keimstreifens getrennt. An der inneren Fläche des Keimstreifens bereits eine mediane Rinne, die Vorbereitung zur Bildung der Keimwülste, in welche sich der Dotter hineingezo-gen hat, bei *mdf* (mediane Dotterfirse) und *mdf''* sichtbar.

Fig. 17. Dasselbe Stadium; Ventralansicht; *fr* der vom Faltenblatt noch nicht über-zogene eiförmige Raum.

Fig. 18. Profilsansicht. In dem vom Faltenblatt (*fb*) noch nicht überzogenen Theil des Keimstreifens hat sich letzterer durch eine Furche auf der äusseren Fläche in die Keimwülste getrennt, deren Contouren *kw*, *kw'* einander parallel laufen, und erst bei *a*, *a'* wieder in eine Linie zusammenstossen, welche, be-deckt vom Faltenblatt, bis an den Rand der Kopfkappe und des Schwanz-wulstes läuft. Faltenblatt (*fb*) am spitzen Pol durch eine schmale Spalte vom Keimstreifen getrennt. Die neugebildeten Keimwülste in drei Segmente ge-theilt durch schwache Einziehung an der Oberfläche und stärkere in der Tiefe, kenntlich an den Vorsprüngen der medianen Dotterfirse (*mdf*). Rand des Keimstreifens ebenfalls in drei Segmentabschnitte getheilt, ebenso auch der seitliche Rand des Faltenblattes (*r*).

Fig. 19. Das Faltenblatt, welches vorher den ganzen Keimstreifen überzog, hat sich vom Kopfe her in der Medianlinie gespalten; *r* Rand desselben, *schp* An-lage der Scheitelpplatten, *md*, *mx¹*, *mx²* die vom scharfen Rand des Falten-blattes begrenzten Kopfanhänge, welche hier etwas vom Rücken her gesehen werden und deshalb verkürzt, mehr wulstartig erscheinen. *kf* noch nicht gespaltene Ursprungsstelle der Kopffalte.

Fig. 20. Dasselbe Ei wie in Fig. 18 nach Bildung der Kopfanhänge, Scheitelpplatten (*schp*) und Anlage der Kopfwülste (*kw*, *kw'*). Die Trennung des Keimstreifens in die Keimwülste (*kw''*, *kw'''*) bereits bis an's hintere Ende des Keim-streifens vollendet, die Spaltung des Faltenblattes hat die Umschlagstelle der Keimwülste am spitzen Pol noch nicht überschritten, daher daselbst Falten-blatt auf beiden Keimwülsten sichtbar (*fb* und *fb'*).

- Fig. 20 A. Dasselbe Stadium. Umschlagstelle der Keimwülste am spitzen Pol in Ventralansicht. *fb* Faltenblatt, welches sich brückenartig über die Keimwülste hinspannt; *mdf* mediane Dotterfirste.
- Fig. 21. Aus etwas späterer Zeit; Ventralansicht; die Stelle der Mundspalte wird durch den Winkel bezeichnet, welchen die auseinanderweichenden Schenkel der Kopfwülste zwischen sich lassen. Die Mandibeln (*md*) stossen in der Mittellinie mit scharfen Rändern zusammen.
- Fig. 22. Aus etwas späterer Zeit; Profilsansicht. Vorderkopf (*vk*) und schneckenförmig gewundener Kopftheil der Keimwülste (Kopfwülste *kw*) vollständig voneinander getrennt; *schp* Scheitelplatten mit dem Antennenfortsatz (*at*), *m* die Mundspalte. Die drei Kopfanhänge (Mandibeln *md*, vordere und hintere Maxillen *mx*¹ und *mx*²) erscheinen verkürzt, da das Ei dem Beschauer etwas den Rücken zuwendet. *kw*, *kw'* Keimwülste, am Rücken beide sichtbar, mit wellig gebuchteten Rändern. Seitliche Dotterspalt (*dsp'*) scharf begrenzt, Dotter am Rücken nur noch an einer kleinen Stelle (*dsp*) freiliegend; aus dem Vorderkopfe hat derselbe bereits begonnen sich herauszuziehen. *kw* Kopfwülste, *v* vorderer, *b* ventraler, *d* dorsaler Rand der Scheitelplatten, welche nach hinten noch durch eine schmale Brücke mit dem Theile des Faltenblattes zusammenhängen, der die Keimwülste bedeckend bereits mit diesen verschmolzen ist. Schwanztheil des Keimstreifens umgeklappt (*schw*, *schw'*), auf ihm der persistirende Theil der Schwanzfalte (*schf*).
- Fig. 23. Aus derselben Zeit; Dorsalansicht. Wie in den vorigen Figuren Faltenblatt an der Umschlagstelle der Keimwülste am spitzen Pol verschwunden, auf dem Schwanzwulst als persistirender Theil der Schwanzfalte noch vorhanden (*schf*), zwischen diesem und den Keimwülsten die Afterspalte *a*.
- Fig. 24. Kopf etwas weiter entwickelt in Halbprofilsansicht, um den Verlauf der Keimwülste im Kopfe zu zeigen; *vkw* rechter, *vkw'* linker ventraler, *mkw* mittlerer, *dkw* dorsaler Schenkel der Kopfwülste, die dorsalen Schenkel sind noch durch eine schmale Dotterwand in der Mittellinie voneinander getrennt; *schp* Scheitelplatten mit *at*, den Antennen, *m* Mundspalte. Durch den rechten Antennenfortsatz erkennt man das Mittelstück des linken Kopfwulstes, über welchen der linke Antennenfortsatz (*at'*) hervorragt.

Tafel IX.

- Fig. 25. Entwicklung etwas weiter vorgeschritten. Profilsansicht. Die Zusammenziehung der Keimwülste hat bereits begonnen; Kopfanhänge bedeutend nach vorn gerückt, Scheitelplatten durch einen hinteren Rand gegen den Leib abgeschnürt, bereits etwas um ihre Axe gedreht, so dass der Antennenfortsatz die Mundspalte *m* vollkommen deckt. Dotter aus dem Vorderkopfe vollständig zurückgetreten, nur noch mit zwei Spitzen in den Kopf hineinragend, zwischen welchen die Verlängerung der Mundspalte. Schwanzende der Keimwülste (*schw*) vollständig umgeklappt und in den Dotter hineingekrümmt. Die Segmentirung der Keimwülste hat begonnen, acht Ursegmente sind bereits angelegt.
- Fig. 26—29 zeigen an ein und demselben Ei die Differenzirung der Kopfkappe in Scheitelplatten, Vorderkopf und Kopfwülste, sie veranschaulichen zugleich

die zweite Umdrehung des Eiinhaltes, die hier indessen früher begonnen hat, als es die Regel ist. Die Lage des Eies ist in allen vier Figuren genau Profillage, während der Embryo sich von verschiedenen Seiten präsentiert. Vergrößerung 430.

- Fig. 26. Die Umdrehung hat bereits begonnen (im Anfang derselben lag die Bauchfläche mit den Anhängen genau der geraden Eiseite an). Keimwülste durch eine äussere Furche getrennt, welche nur soweit nach vorn reicht, als die Kopfanhänge (md , mx^1 , mx^2); Faltenblatt (fb) in der Medianlinie gespalten, und am Kopfe herabgezogen, bildet die Scheitelplatten ($schp$), r Rand des Faltenblattes (fb), durch welches deutlich die eigentliche Kopfkappe durchschimmert.
- Fig. 27. Hier hat sich die mediane Furche nach vorn verlängert, an der Stelle der Mundeinziehung (m) theilt sie sich und schnürt den Vorderkopf (vk) ventral und lateral ab.
- Fig. 28. Abschnürung des Vorderkopfes weiter vorgeschritten; Keimwülste in scharfem Winkel (m) auseinanderweichend; auf ihnen die Scheitelplatten mit dem Antennenfortsatz (at), welche inzwischen sich noch weiter von der Mittellinie zurückgezogen haben. Die Mandibeln (md) stossen in der Mittellinie zusammen.
- Fig. 29. Umdrehung vollendet. Das dargestellte Stadium steht in der Mitte zwischen Fig. 22 u. 25. Vorderer Rand des Mittelstückes der Kopfwülste (mkw) liegt noch vor dem vorderen Rande der Scheitelplatten ($schp$). Letztere, nach hinten bereits abgeschnürt, stellen ganz freie Platten dar. at Antennen, m Mundspalte. Faltenblatt auf dem dorsalen Schenkel des Keimstreifens noch ungespalten, hinteres Ende desselben bei fb .
- Fig. 30. Etwas weiter entwickelt als Fig. 25. Scheitelplatten noch mehr gedreht, Antennenfortsatz an der Seite des Vorderkopfes. Mandibeln (md) bedeutend gewachsen, und nach vorn an die Stelle gerückt, wo früher die Antennen. md , md' Mandibeln. Schwanzwulst nach hinten gerückt, freier Dotter (d) zwischen ihm und dem Kopfe. Ursegmente vollständig gebildet.
- Fig. 31. Späteres Stadium. Zusammenziehung der Keimwülste dauert noch fort; hinterer Rand des Kopfes vom Rücken schräg nach vorn und dem Bauche. Drehung der Scheitelplatten beendet, Antennen am dorsalen Rande des Vorderkopfes angelangt. Die ganze Stellung des Kopfes zeigt deutlich, wie derselbe durch die Zusammenziehung der Keimwülste immer mehr nach hinten übersinkt. Zwischen Antennen und Mandibeln einerseits und dem Vorderkopfe andererseits schimmert der Rand des Mittelstückes der Kopfwülste durch (mkw). Vordere Maxille (mx^1) bogenförmig gekrümmt, hintere Maxille (mx^2) beginnt nach vorn und gegen die Mittellinie hin zu wachsen. Schwanzwulst stark gegen den hinteren Pol vorgerückt; d freier Dotter, welcher grossentheils aus brauner Flüssigkeit besteht; Ursegmente in Folge der Zusammenziehung bereits etwas schmaler geworden.
- Fig. 32. Embryo etwas weiter entwickelt; das hintere Maxillenpaar ist in der Mittellinie verwachsen mit Ausnahme der vorderen lappenförmigen Theile. Vordere Maxillen biscuitförmig; auf dem ersten Ursegment erhebt sich eine Falte, die Fussfalte f^1 .

- Fig. 33. Späteres Stadium. Zusammenziehung der Keimwülste beendet; ausser dem zwölften auch bereits das elfte Segment geschlossen. Lappenförmige Endstücke des zweiten Maxillenpaares zugespitzt. Die Differenzirung der Zellenmasse des Kopfes in tiefe und oberflächliche Schicht hat begonnen, und lässt bereits die Umwandlung der Kopfwülste zu den beiden Schlundganglien (sg^1 u. sg^2) erkennen. Zwischen diesen der Vorderdarm von einfacher Zellenlage bekleidet. Die am Rücken frei liegende Dottermasse von einer dünnen, hellen Lage umgeben und dadurch zum Dottersack (*ds*) geworden. *hd* Hinterdarm; *mdf* mediane Dotterfirste.
- Fig. 34. Dasselbe Ei in Ventralansicht. *ld*, *ld'* laterale Dotterstreifen, *ds* Dottersack (nur angedeutet); *s* die Spalte in dem zu einem Stück verschmolzenen Basalthelle der Unterlippe. Der auf der Rückseite des zwölften Segmentes liegende After (*a*) schimmert durch.
- Fig. 35. Aus etwas späterer Zeit; Rückenansicht. Die vier hinteren Segmente bereits geschlossen; *sg'* obere Schlundganglien, *c* Commissurentheil derselben. Vorderkopf keilförmig zwischen die Scheitelplatten (*schp*) eingetrieben; Mitteldarm (Dottersack *ds*), Hinterdarm *hd*; *w* die den After seitlich begrenzenden Wülstchen.
- Fig. 36. Etwas weiter entwickelt; Profilsansicht. Das erste Maxillenpaar bedeutend nach vorn gewachsen deckt die Mundspalte und zum Theil auch das zweite Maxillenpaar (die Unterlippe), und die Mandibeln, welche sich ventralwärts gekrümmt haben; Antennen in eine abwärts gerichtete Spitze verlängert. Spalte des Vorderdarmes von einfacher Ordnung von Zellen umgeben, Intima deutlich; sg^1 , sg^2 oberes und unteres Schlundganglion, *h* Hautschicht, am Ventralrand des Kopfes durch einen leeren Raum von der tiefen Schicht getrennt. Leibsegmente am Rücken vollkommen geschlossen; elf Bauchganglien ($g^1 - g^{11}$); vorderer und hinterer Afterfuss angelegt (f^1 u. f^2), bereits Andeutung der Borsten. Hinterdarm (*hd*) wie Vorderdarm von regelmässiger Zellenlage umgeben.
- Fig. 37. Embryo weiter entwickelt; Rückenansicht. Der mediane und die lateralen Dotterstreifen, vom Bauche gegen den Rücken hin sich ziehend, sind dabei in einzelne den Segmenten entsprechende Gruppen zerfallen und liegen in den Seitentheilen der Segmente. Dottersack bedeutend schmaler geworden, seine Wandung viel dicker als früher (siehe in Fig. 35); die den After seitlich begrenzenden Wülste sind in vier Zapfen getheilt (*az*) (von denen nur zwei sichtbar).
- Fig. 38. Dasselbe Stadium; Bauchansicht. Ganglienkette durch eine mediane Furche in symmetrische Hälften getheilt, g^1 erstes, g^{11} letztes Bauchganglion, sg^2 unteres Schlundganglion; *ls* die in Segmentabschnitte zerfallenen seitlichen Dotterstreifen; f^1 vorderer, f^2 hinterer Afterfuss, in ersterem die in ihrer Richtung sich kreuzenden Borsten sehr deutlich, sowie die über sie hingespante quere Grenzmembran. Unterlippe (mx^2) zugespitzt, vordere Maxillen in zwei ungleiche Hälften getheilt. Mandibeln hakenförmig nach innen umgekrümmt.
- Fig. 39. Späteres Stadium; Profilsansicht. Kopf fast vollkommen entwickelt, *au* Augenflecke, Antennen gegliedert; Vorderkopf in Oberlippe (*lb*), unteres Kopfschildchen (*uk*) und eigentliches Kopfschild (Clypeus, *cl*) getrennt; Man-

dibeln schnabelförmig, vordere Maxillen in Taster umgewandelt, Unterlippe scharf zugespitzt. Im Körper vollkommene histologische Differenzirung eingetreten, Afterfüsse ausgebildet, Muskeln angelegt (*ms*), Ganglienkette von der Hautschicht durch einen hellen Zwischenraum getrennt; Dotter in den Seitentheilen der Segmente bis gegen den Rücken hin gelagert, aus dem Kopfe gänzlich verschwunden.

Tafel X.

Fig. 40—45 zur Bildung der Mundtheile und des vorderen Afterfusses.

Fig. 40. Etwa das Stadium von Fig. 25; Ventralansicht; *m* Mundeinziehung, begrenzt von der Umbiegungsstelle der Keimwülste.

Fig. 41. Entspricht dem in Fig. 32 dargestellten Stadium. Zweites Maxillenpaar in der Mittellinie verwachsen, von Leyerform; *l* lappenförmige Seitentheile desselben; *m* Mundspalte, vor welcher der Lippenrand der Kopfwülste.

Fig. 42. Die Seitenlappen (*l*) des verwachsenen Maxillenpaares haben sich aufgerichtet, einander genähert, und decken zum Theil bereits die Umschlagstelle der Keimwülste, welche in Folge der andauernden Zusammenziehung etwas tiefer steht als in voriger Figur.

Fig. 43. Stadium zwischen den in Fig. 34 u. 36 dargestellten in der Mitte liegend; die zugespitzten lappigen Seitentheile der hinteren Maxillen miteinander verwachsen, eine halbkreisförmige Spalte im Basaltheile der Unterlippe theilt dieselbe in zwei Theile. Mandibeln beginnen sich hakenförmig zu krümmen. *f*¹ vorderer Afterfuss.

Fig. 44. Unterlippe (*mx*²) in der Mittellinie etwas vorspringend, *b* mittleres Stück derselben, an welches sich zwei Muskeln ansetzen, deren eiförmige Ansatzstelle sichtbar. Vordere Maxillen (*mx*¹) in zwei Theile getheilt, deren innerer (*in*) von der Unterlippe verdeckt liegt, während der äussere an Grösse sehr überwiegend Kegelform angenommen und auf seiner Spitze kurze Borsten erhalten hat. Oberkiefer hakig gebogen, auf der ventralen Fläche der Oberlippe ein kleiner, querovaler Chitinring. Antennen hinter die Oberkiefer gekrümmt. Die beiden Schlundganglien (*sg*¹ u. *sg*²) sind eingezeichnet worden, deren ersteres in dieser Lage nur durch bedeutendes Senken des Tubus sichtbar wird. Afterfuss (*f*¹) fertig.

Fig. 45. Kopf der Larve ausgebildet; Unterlippe, Mandibeln mit Zähnen, Maxillentaster papillenförmig, Oberlippe an der Unterseite mit dem querovalen Chitinring und mit gekrümmten Borsten besetzt.

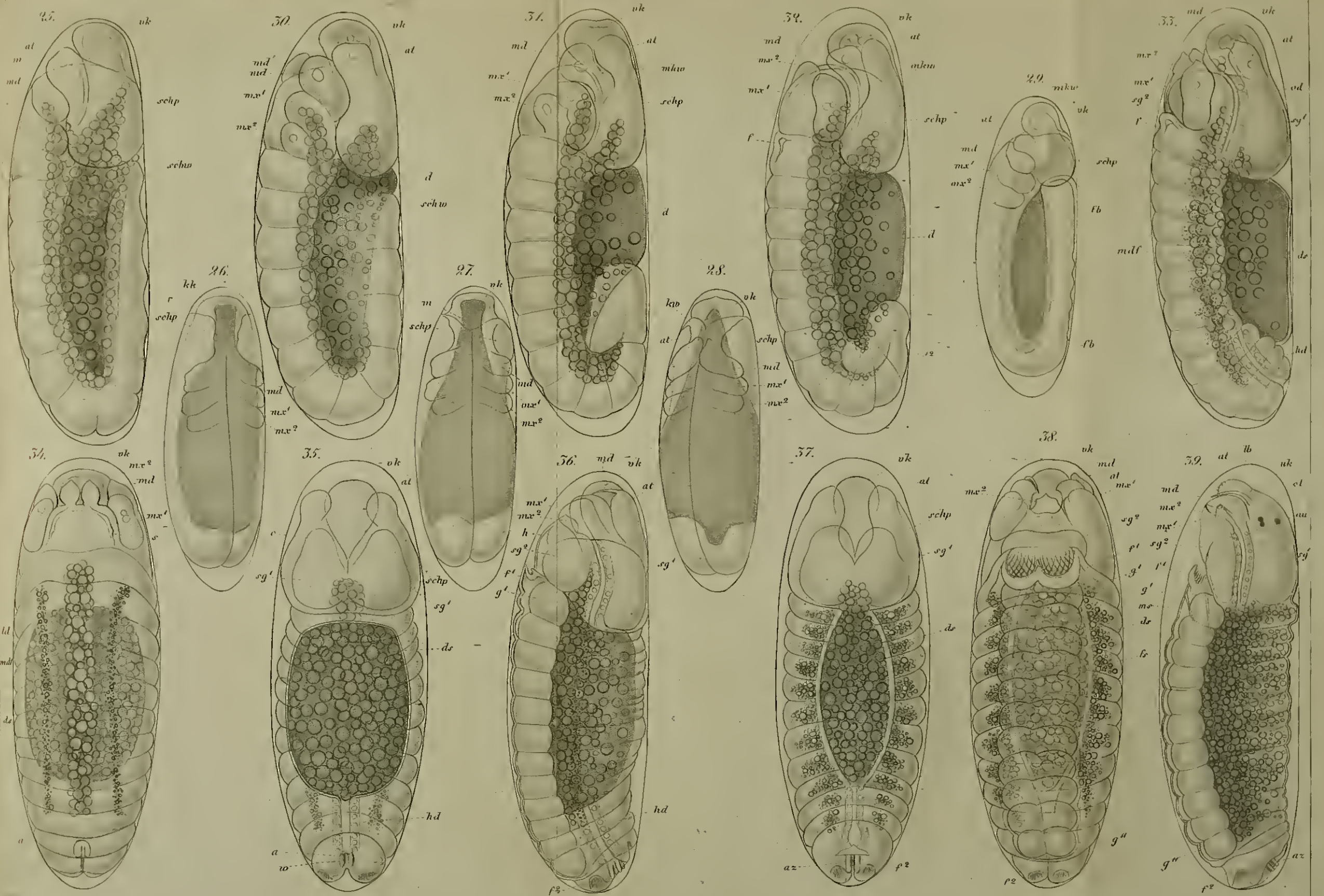
Fig. 46. Dorsalansicht des Kopfes, etwa aus demselben Stadium wie Fig. 44. *lb* Oberlippe, Clypeus durch seitliche Vorsprünge der Scheitelplatten in das untere Kopfschildchen (*uk*) und den eigentlichen Kopfschild (*cl*) getrennt; *au* Augen, *at* Antennen, *n* mediane Naht der Scheitelplatten.

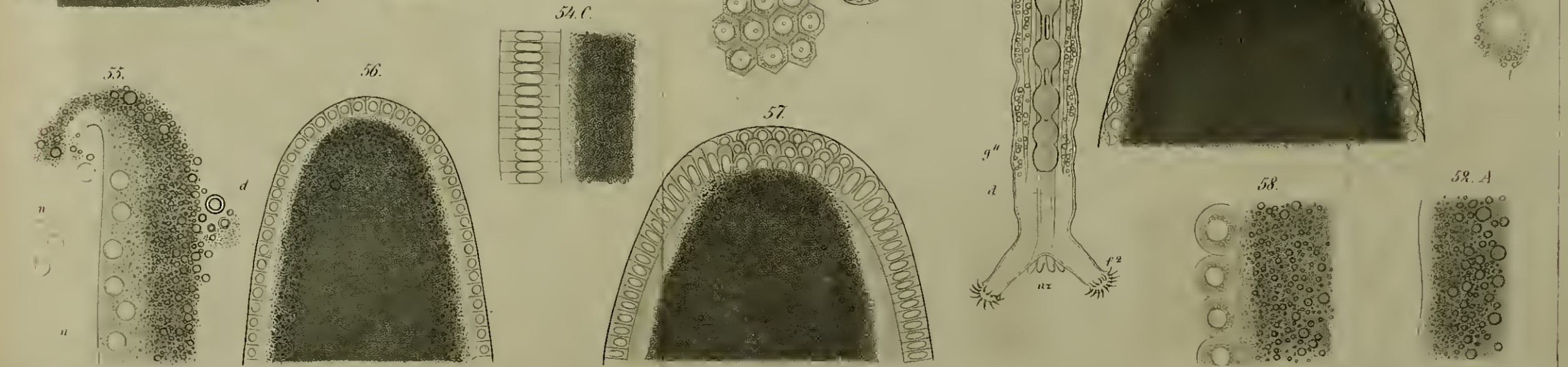
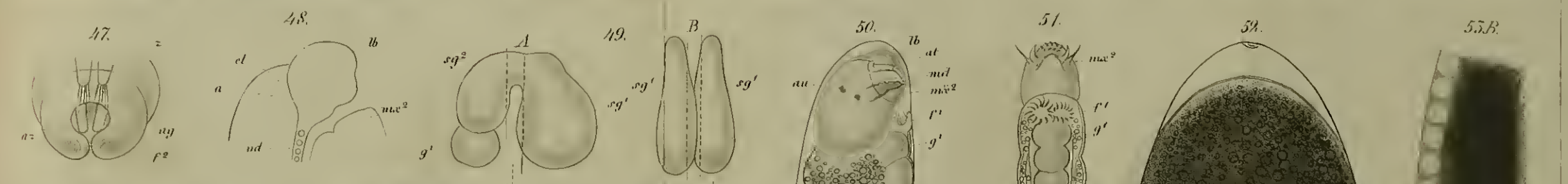
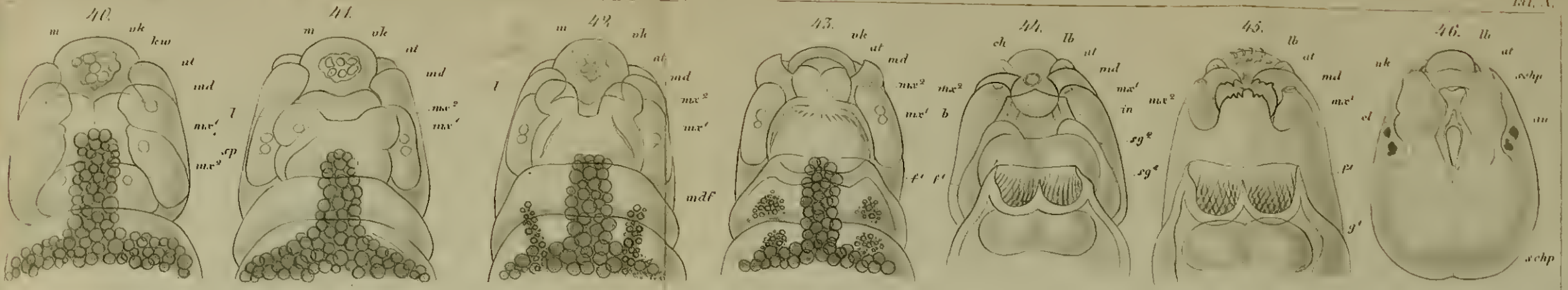
Fig. 47. Aus dem Ende der Embryonalzeit. Dorsalansicht des Hinterleibsendes. *af* Afterfüsse, in deren napfförmiger Höhlung die Borsten; *ag* die Grube zwischen den Afterfüssen, in welche der After mündet; *az* zwei der Afterzapfen; *z* die beiden mit einem Büschel Borsten besetzten zapfenförmigen Fortsätze am hinteren Rande des vorletzten Segmentes.

- Fig. 48. Profilansicht der Unter- und Oberlippe, um die in der ganzen Dicke erfolgte Trennung des früheren Vorderkopfes in Oberlippe (*lb*) und Clypeus (*cl*) zu zeigen; *a* Grenzlinie zwischen beiden; *mx*² Unterlippe; *vd* Vorderdarm.
- Fig. 49. Die Schlundganglien der jungen Larve, im ersten Körpersegment gelegen. *sg*¹ oberes, *sg*² unteres Schlundganglion; *oe* Oesophagus, *g*¹ erstes Bauchganglion. *A* Profilansicht, *B* Dorsalansicht.
- Fig. 50. Larve unmittelbar vor dem Ausschlüpfen; spiralig gewundene Lage derselben. Geringe Vergrößerung.
- Fig. 51. Junge Larve von der Bauchseite gesehen in ausgestreckter Stellung. Vergrößerung 80. *mx*² Unterlippe, *f*¹ vorderer, *f*² hintere Afterfüsse, *g*¹ erstes, *g*¹¹ letztes Bauchganglion, die vier vordersten und zwei letzten ohne Commissuren, die übrigen durch doppelte Längscommissuren verbunden; *pr* Vormagen, *ch* Chylusmagen, *d* Darm, *az* die den After umstehenden fingerförmigen Blindschläuche; *db* die bandartigen Dotterreste, ausser denen in den Seitentheilen der Segmente noch unregelmässige Haufen von Dotterkugeln.









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1863

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Weismann August

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Dipteren im Ei 107-158](#)