

**Die Entwicklung der Dipteren im Ei,**  
nach Beobachtungen an  
**Chironomus spec., Musca vomitoria und Pulex Canis.**

Von  
Dr. August Weismann<sup>1)</sup>.

II.  
**Die Entwicklung von Musca vomitoria im Ei.**

Mit Taf. X, Fig. 52 ff. bis Taf. XIII.

Das Ei von *Musca vomitoria* hat eine Länge von 1,42–1,49 Mm. und ist im Ganzen von ellipsoidischer Gestalt. Seine beiden Pole können nach der Lage, welche der Embryo in ihm einnimmt, als vorderer und hinterer Pol bezeichnet werden, in ersterem entwickelt sich der Kopf, in letzterem das Schwanzende; beide unterscheiden sich schon durch ihre äussere Gestalt, indem der vordere schmaler und mehr zugespitzt ist, der hintere breiter und stumpfer, wie denn das ganze Ei von hinten nach vorn allmählich an Dicke abnimmt. Auf dem vorderen Pole findet sich gerade im Centrum eine kleine, kreisrunde Abflachung, innerhalb welcher der Mikropylapparat liegt. Da derselbe von *Meissner*<sup>2)</sup> bereits genau beschrieben wurde, kann ich hier füglich davon absehen. Diejenige Seite des Eies, an welche der Bauch des Embryo zu liegen kommt, ist convex vorgewölbt, während die Rückenseite entweder gerade, oder auch etwas concav ausgeschweift ist; in der Seitenansicht bietet das Ei also eine convexe oder Bauch-, und eine gerade oder Rückenseite dar. Vom Mikropylapparat aus zieht sich auf letzterer bis nahe an den hinteren Eipol hin ein schmaler, bandartiger Streif, dessen Ränder leistenartig aufgeworfen sind und am Ende mit kurzem Bogen ineinander übergehen. Er gehört lediglich der äusseren der beiden Eihäute an, dem Chorion, welches derb, lederartig zäh, bei auffallendem Licht weiss und

1) S. diesen Bd. S. 107 ff.

2) Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter, diese Zeitschrift Bd. VI. S. 273.

vollkommen undurchsichtig ist, und sehr regelmässig in sechseckige, dicht und fein punktirte Felder zerfällt. Das Chorion darf nicht mit *Meissner* als Product einer Zellenverschmelzung angesehen werden, sondern ist Zellenausscheidung, und diese sechseckigen Felder sind nur die Abdrücke der Epithelzellen des Eierstocks, die feine Punktirung also wahrscheinlich der Abdruck von Porenöffnungen in den Zellenwandungen. Hier, wie vermuthlich überall bei den Insecten, besteht ein wesentlicher genetischer Unterschied zwischen Chorion und Dotterhaut, der sich bei den Musciden auch in der Structur deutlich ausspricht. Während das Chorion hier durch zierliche Zeichnung auf die Zellen hinweist, von welchen es ausgeschieden wurde, ist die Dotterhaut vollkommen structurlos und muss als eine Verdichtung und Erhärtung der oberflächlichen Dotterschicht angesehen werden.

Die Dotterhaut von *Musca* ist glashell und ziemlich dünn, aber doch von hinreichender Festigkeit, um allein, nach Entfernung des Chorion, den Druck des Eiinhaltes bis zu vollständiger Entwicklung des Embryo auszuhalten. Die Undurchsichtigkeit des Chorion hat bis heute eine Beobachtung der embryonalen Entwicklung von *Musca* nicht gestattet, wie denn noch vor Kurzem *Robin* durch dieselbe verhindert wurde über die An- oder Abwesenheit von Polzellen bei *Musca* in's Klare zu kommen. Nach vergeblichen Versuchen das Chorion durch Reagentien sichtbar zu machen, gelang es unerwarteter Weise sehr leicht, dasselbe mit Hülfe der gewöhnlichen feinen Präparirnadeln zu entfernen. Einzige Vorbedingung zum Gelingen dieser Operation ist, dass die Eier etwas an der Luft gelegen haben, so dass ihre Oberfläche nicht mehr feucht ist; sie kleben dann oft fest aneinander und durch ein Darüberhinstreichen mit der Nadel gelingt es leicht, das Chorion zu zerreißen und die Dotterhaut mit ihrem Inhalte unverletzt herauszupräpariren. Wird sodann das der Beobachtung zugänglich gemachte Ei auf den Objectträger gebracht und durch Wasser der Eiinhalt vor Verdunstung geschützt, so lässt sich sehr leicht die Entwicklung des Embryo längere Zeit hindurch an ein und demselben Ei beobachten. Allerdings führt in den frühesten Stadien die Präparation, wenn auch noch so vorsichtig angestellt, doch meist schon nach kurzer Zeit Missbildungen herbei, später geschieht dies weniger leicht und der Embryo entwickelt sich nicht selten bis zum Auschlüpfen.

Dass die Mikropyle auch die Dotterhaut durchbohrt, ist schon von *Meissner* beobachtet worden und lässt sich bei Eiern, deren Chorion entfernt wurde, leicht bestätigen.

Die Hauptmasse des Dotters besteht aus Fetttropfen, welche sämmtlich, bis auf die kleinsten herab, von einer dünnen Eiweisschicht umgeben sind und deshalb doppelte Contouren aufweisen (Fig. 55 d). Die grössten messen nur 0,04 Mm. im Durchmesser, eine sehr geringe Grösse im Vergleich zu den enormen Fettkugeln viel kleinerer Insecten, z. B. von *Chironomus*. Ausserdem enthält der Dotter eine Menge blasser

Molekel von unmessbarer Kleinheit, und eine farblose, nicht direct wahrnehmbare, die übrigen Elemente verbindende Flüssigkeit. Ein Keimbläschen ist in dem frischgelegten Ei in der Regel nicht mehr vorhanden. Sehr oft wiederholte, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen berechtigten mich zu diesem Ausspruch, dem ich jedoch hinzufügen muss, dass ich allerdings in zwei Fällen mitten im Dotter ein grosses kugliges Bläschen von 0,088 Mm. Durchmesser fand, welches von deutlicher Membran umgeben war. In dem einen Falle schloss es einen klaren Inhalt ein, im anderen kamen noch Dotterelemente hinzu, Fetttröpfchen und *Brown'sche* Molekularbewegung zeigende feinste Körnchen (Fig. 61 a). Durch den Druck des Deckgläschens trat nach einiger Zeit Ruptur der Membran ein und langsames Ausfliessen des zähen Inhaltes. Ob diese beiden Eier befruchtet waren, ob sie sich weiter entwickelt haben würden, weiss ich nicht zu sagen; denkbar wäre es immerhin, dass an einzelnen der massenweise gelegten Eier das Eindringen der Zoospermien in's Ei durch Zufälligkeiten verhindert werden könnte, denkbar auch, dass das Keimbläschen ausnahmsweise länger persistirt hätte. Dass die Bläschen in beiden Fällen für Keimbläschen zu halten sind, daran lässt sich kaum zweifeln, dennoch aber muss ich mit Bestimmtheit behaupten, dass in der Regel das Keimbläschen im befruchteten Ei verschwunden ist und jedenfalls keinen Antheil an der Bildung der ersten Zellen hat, wie im Folgenden speciell nachgewiesen werden soll.

Ich trenne die Entwicklungserscheinungen wie bei *Chironomus* in drei Abschnitte, deren erster wie dort die Bildung der Keimhaut, des Keimstreifens, der Keimwülste und die Anlage der Urtheile des Kopfes in sich begreift, der zweite die hier weniger scharf begrenzte Zusammenziehung der Keimwülste umfasst, und der letzte die vollkommene Ausbildung der äusseren Körperform wie der inneren Organe.

#### A. Erste Entwicklungsperiode.

Von der Bildung der Keimhaut bis zur Bildung der Keimwülste und der Urtheile des Kopfes.

Die erste Veränderung im befruchteten Ei ist eine Zusammenziehung des Dotters, in Folge deren derselbe sich etwas von den Eipolen zurückzieht und zwar zuerst am vorderen Pol, also an demjenigen Theile des Dotters, welcher zuerst mit den eindringenden Spermatozoiden in Berührung kommt. Die Oberfläche des Dotters überzieht sich hier mit einem anfänglich ganz dünnen Keimhautblastem (Fig. 52), welches zum Theil durch Hervorpressen der Dotterflüssigkeit an die Oberfläche, der Hauptsache nach aber durch Umwandlung der übrigen Dotterelemente entsteht, wie sich schon aus dem allmählichen Uebergange des Dotters in die Blastemschicht schliessen lässt (Fig. 52 A). Eine halbe



Stunde später als am vorderen Pole erscheint die Blastenschicht am hinteren, um sich sodann von beiden Polen aus als continuirliche Lage über die gesammte Dotteroberfläche auszubreiten. Dass sie für das Auge weniger auffallend ist als bei *Chironomus*, rührt davon her, dass sie bis fast an die Peripherie von feinen Dottertröpfchen und -Körnchen durchsetzt und dadurch verdunkelt wird. Ein deutlicheres Bild erhält man durch Ausüben eines leisen Druckes auf das Ei; das Keimhautblastem tritt dann als ziemlich breiter (0,014—0,015 Mm. Durchmesser), heller Raum am ganzen Umfang des Dotters deutlich hervor.

Wird in diesem Stadium die Dotterhaut mit der Nadel zerrissen, so findet man niemals mehr ein Keimbläschen; das Keimhautblastem überzieht den Dotter als helle Rinde und behält durchaus seine scharfe, glatte Oberfläche bei, löst sich weder in Wasser noch in einer Lösung von chromsaurem Kali, wie ich sie gewöhnlich bei Untersuchung zarter histologischer Objecte anwende, ist zähe, seiner Hauptmasse nach homogen, und schliesst die oben erwähnten kleinen Molekeln ein, wie sie theils ursprüngliche Dotterelemente waren, theils aus der allmählichen Auflösung und Umwandlung der Dottertröpfchen hervorgehen (Fig. 52 A).

Wie bei *Chironomus*, so folgt auch bei *Musca* die Bildung der Polzellen der Ablagerung des Keimhautblastems unmittelbar nach. Sie tritt aber hier bei *Weitem* nicht so hervor wie dort und kann leicht übersehen werden, da die Keimhautzellen nur um Weniges später entstehen. Wie bei *Chironomus* sind es vier Polzellen, welche wie dort am hinteren Eipole entstehen, und nicht, wie *Robin*<sup>1)</sup> irrig angiebt, an dem Kopfende des Eies. Ihre Bildung beginnt mit dem Auftreten von vier hellen, kreisrunden, anfänglich nicht scharf begrenzten Flecken von bedeutender Grösse, welche in ziemlichen Abständen voneinander in dem dem leeren Polraume zugekehrten Theile des Blastems liegen. Indem sie sich schärfer begrenzen treten sie zugleich dicht unter die Oberfläche des Blastems, die Rinde desselben hügelig vortreibend. Das Blastem zieht sich um sie zusammen und es bilden sich halbkuglige Vorsprünge, die sich binnen wenigen Minuten als selbstständige kuglige Zellen von 0,038 Mm. Durchmesser vom unterliegenden Blastem abgeschnürt und isolirt haben. Sobald dies geschehen ist, und oft noch vor vollständiger Isolirung, beginnt eine jede der vier Zellen sich unter gleichzeitiger Theilung des Kernes in zwei Hälften zu theilen, und einige Minuten später liegen acht, um die Hälfte kleinere Zellen an der Stelle der vier ersten. Die Vermehrung der Polzellen durch Theilung ist damit noch nicht abgeschlossen, lässt sich aber nicht mehr deutlich verfolgen, weil unterdessen die Zellen der Keimhaut entstanden sind, in Gemeinschaft mit den Polzellen den ohnehin nur sehr schmalen Polraum vollständig ausfüllen und eine Unterscheidung der Polzellen von den übrigen Zellen unmöglich machen.

1) Mém. sur les globules polaires de l'ovule et sur le mode de leur production. Compt. rend. T. 54. p. 112.



Die Keimhautzellen bilden sich ganz auf dieselbe Weise wie die Polzellen, am vorderen Pole oft ganz zu gleicher Zeit mit ihnen. An der ganzen Peripherie des Dotters treten jetzt in dem Blastem grosse, helle, unbestimmt begrenzte Flecke auf, die Kerne der zukünftigen Zellen. Sie sind durch Zwischenräume getrennt, welche ihrem Durchmesser etwa gleichkommen und welche um so mehr von den hellen Kernflecken abstecken, als sämtliche Dotterkörnchen die in dem Blastem enthalten waren, sich in ihnen zusammendrängen. Die den Dotter umgebende Schicht bekommt dadurch das Ansehen eines Rosenkranzes (Fig. 53 B). Wie bei den Polzellen folgt nun der höchst eigenthümliche Vorgang der Zellenbildung durch Vordringen des Kernes gegen die Oberfläche, und Zusammenziehung des Blastems um dieselben. Die Kerne scheinen auf die Oberfläche zu steigen wie eine Luftblase aus der Tiefe auf die Oberfläche des Wassers steigt. Vollständige Abschnürung und Isolirung der Zellen findet nicht von vornherein statt, vorläufig haften die halbkugligen Vorsprünge mit ihrer Basis im Mutterboden des Blastems, welches noch eben so allmählich wie früher sich in den Dotter verliert (Fig. 58). Meist zeigen sie, noch ehe sie erheblich über die Oberfläche hervorgetreten sind, die ersten Zeichen beginnender Theilung, die halbkuglige Wölbung flacht sich ab und die bis 0,053 Mm. im Durchmesser haltende Zelle schnürt sich in der Mitte ein; ebenso der Kern. Eine Zweitheilung der Zellen erfolgt ganz constant an allen primär gebildeten Zellen am ganzen Umfang des Dotters. An den Seiten ist die Zellenbildung weniger vortheilhaft zu beobachten, da der Raum beengt ist und die halbkugligen Vorsprünge sich von vornherein gegeneinander und gegen die Dotterhaut abplatteten. Der Durchmesser der primären Blastemkugeln beträgt hier 0,038 Mm., der der secundären, durch Theilung erzeugten nur 0,015 Mm., also weniger als die Hälfte. Wie bei *Chironomus* bietet die Keimhaut in diesem Stadium ein eigenthümliches Bild dar; durch die Massen zum grössten Theil sich deckender, hügelig vorspringender Zellenabschnitte wird eine unregelmässige, verwirrte Lichtbrechung hervorgerufen, die durch die hellen, schwach lichtbrechenden Kerne im Innern der Zellen noch vermehrt wird (Fig. 53). Es ist daher auch schwer, durch directe Beobachtung zu entscheiden, ob noch ferner eine Vermehrung der Zellen stattfindet. Ich halte eine nochmalige Theilung derselben für sehr wahrscheinlich, weil die Abplattung der Zellen von den Seiten her noch fortwährend zu-, und dementsprechend ihr Querdurchmesser bis zu kaum 0,011 Mm. abnimmt, wobei noch in Anschlag zu bringen ist, dass während der vollständigen Ausbildung der Keimhaut die Zusammenziehung des Dotters, welche ihre Bildung einleitete, nachlässt, die Keimhaut sich ausdehnt und die Polräume allmählich wieder ausfüllend eine um so grössere Oberfläche darbietet. Sobald die vollständige Ausdehnung der Keimhaut erreicht ist, und an den Seiten schon viel früher verschwinden die hügeligen Vorsprünge der einzelnen Zellen; die Zellen platten sich

ab und stellen kurze, sechseckige Prismen dar, deren Breite nur um Weniges die Breite des Kernes übertrifft (Fig. 54 und 56). Zugleich zieht sich der Dotter von ihnen zurück, und man bemerkt jetzt, dass sie sich nach innen scharf abgegrenzt haben: eine dem Eirande parallel laufende Linie bezeichnet ihre innere Fläche. Zwischen dieser und dem Dotter lagert sich von Neuem eine Blastenschicht ab, genau von demselben Ansehen wie die erste: das bei Chironomus bereits beschriebene, innere Keimhautblastem (*ib*). Die Keimhaut liegt der Dotterhaut überall dicht an und nur am hinteren Pole drängen sich zwischen beide die Polzellen ein, welche sich durch fortgesetzte Theilung vermehrt und zugleich verkleinert haben (Fig. 54 *pz*). Ihre Zahl lässt sich nicht genau bestimmen, doch scheinen es bereits mehr als sechszehn zu sein, was auf eine dreimalige Theilung der primären Zellen und auf eine endliche Zahl von zwei und dreissig Polzellen schliessen lässt.

Abplattung derselben tritt nicht ein, sie bleiben vollkommen kuglig und bilden lose aufeinandergehäuft ein Conglomerat, welches in einer napfförmigen Vertiefung auf der Oberfläche der Keimhaut liegt. Die zwei Schichten, welche den Dotter umgeben besitzen an den Seiten eine Breite von 0,023 Mm., die innere enthält ausser feinen Körnchen keine Formbestandtheile, die äussere besteht aus den beschriebenen Zellen, welche in Profilansicht als länglich viereckige, epitheliumartige Formen erscheinen. In ihrer Mitte liegen die Kerne, welche wie die Zellen selbst eine regelmässige Reihe bilden. Von der Fläche gesehen erscheinen die Zellen sechseckig (Fig. 54 *D*) und lassen in ihren Kernen, welche jetzt einen Durchmesser von 0,013 Mm. besitzen, deutlich ein oder zwei blasse Nucleoli erkennen.

Was die Bildung der Keimhaut von Musca der Beobachtung besonders werthvoll macht, ist die Möglichkeit die am unverletzten Ei gewonnenen Resultate durch Präparation und Isolirung zu controliren. Wir sahen oben, dass das erste Keimhautblastem beim Zerreißen des Eies als zähe Rinde sich erhielt, also nicht eine Flüssigkeit im gewöhnlichen Sinne des Wortes ist. Wenn sich die Kernflecken gezeigt haben, findet man im ausgeflossenen Eiinhalte nicht selten einzelne Stellen, wo sich dieselben unverändert erhalten haben, und erkennt bei starker Vergrösserung deutlich, dass die Kernflecke noch keinen scharfen Contour besitzen, sondern dass die Körnchen, welche im Blastem dicht gedrängt liegen, gegen die Flecken hin an Grösse und Menge allmählich abnehmen, schliesslich gänzlich fehlen und einen klaren kugligen Raum im Centrum lassen (Fig. 53 *A*). Dieser Raum kann nicht mit Flüssigkeit gefüllt sein, sonst müssten die feinen Molekeln an seiner Peripherie Bewegung zeigen, die Kernflecke bestehen also aus kugliger, anfänglich nicht scharf begrenzter Masse einer krystallhellen Gallerte. Die im unverletzten Ei noch glatte Blastenschicht buchtet sich freigeworden den Kernflecken entsprechend hügelig vor, ein Beweis, dass jetzt bereits, worauf übrigens schon die Anord-



nung der Molekel hindeutet, die Anziehung des Kerns auf seine Umgebung begonnen hat. Isolirung von Kernen gelingt erst einige Zeit später, wenn die Verdichtung des Blastems um die Kerne zugenommen hat und ein jeder von ihnen in einer hügeligen Hervorragung liegt. Beim Zerreißen des Eies in einer Lösung von chromsaurem Kali erhält man dann häufig Kerne isolirt als kuglige Bläschen von 0,012—0,017 Mm. Durchmesser, an welchen sich ein vollkommen klarer Inhalt und eine ziemlich dünne, aber deutlich als doppelter Contour hervortretende Membran kenntlich machen. Häufig erhält man sie auf weite Strecken in ihrer natürlichen Lagerung innerhalb halbkugliger Verdichtungen des Blastems; lässt man dann einen sehr geringen und allmählichen Druck auf sie einwirken, so verlieren sich die hügeligen Vorsprünge und man hat wieder das Bild des vorigen Stadiums: eine von gerader Linie begrenzte Blastemschicht, in welcher aber jetzt Kerne liegen. Der innere, an den Dotter grenzende Theil des Blastems verflüssigt sich dabei zuweilen, und ich sah ihn einmal mit einem Theil des Dotters unter der zähen Decke der Oberflächenschichte des Blastems hinfließen; ein Kern nach dem andern löste sich los und wurde mit in's Freie geschwemmt (Fig. 55). Später zeigen sich beim Zerreißen der Eihaut Gruppen kolbiger Fortsätze, deren jeder einen Kern enthält, im Uebrigen aus der unveränderten Masse des Blastems besteht und an seiner Basis noch mit der in den Dotter übergehenden Schicht zusammenhängt (Fig. 60). Sobald auch hier die Abschnürung erfolgt ist, gelingt es einzelne zu isoliren als grosse, matte, solide Kugeln von 0,0309—0,0442 Mm. Durchmesser, in deren Centrum kuglige bläschenförmige Kerne liegen. Diese Zellen besitzen noch keine Membran; werden viele aneinanderliegend einem schwachen Drucke ausgesetzt, so schmelzen sie zu Einer Masse zusammen, während die Kerne unverändert erhalten bleiben; sie bestehen also nur aus Kern und Zelleninhalt, oder nach der von *Max Schultze* wieder eingeführten Bezeichnung: Protoplasma.

Das weitere Wachsthum der Keimhaut geschieht zunächst durch Verlängerung der Zelle auf Kosten des neugebildeten inneren Keimhautblastems. Der einzige Unterschied von dem analogen Vorgange bei *Chironomus* liegt darin, dass hier das Blastem, während es absorbiert wird, gegen den Dotter hin an Masse noch zunimmt, so dass es anfangs, trotz zunehmender Länge der Zellen gleich breit zu bleiben scheint und erst später vollständig in jene aufgeht (Fig. 54 A, B, C). Hier wie bei *Chironomus* besteht die Keimhaut, so lange noch nicht die zur Bildung des Keimstreifens führenden Veränderungen eingetreten sind, an der ganzen Peripherie des Dotters nur aus einer einzigen Lage sehr langer, prismatischer Zellen. Bei *Musca* verursachen selbst die Polzellen nicht eine mehrfache Schichtung, weil sie vollständig getrennt von den Keimhautzellen bleiben.

Auch an den Polen bildet sich ein inneres Keimhautblastem, bleibt



aber nur kurze Zeit sichtbar; sehr bald verdunkelt sich die innere Blastenschicht, indem Dotter an ihre Stelle tritt, oder vielmehr sie dicht durchsetzt (Fig. 57). Dies ist die Einleitung zu einem höchst merkwürdigen Vorgange; der Dotter tritt nämlich in die noch immer wandungslosen Zellen selbst hinein, und erst wenn dies geschehen ist, bildet sich die Zellenmembran. An eine Täuschung ist dabei nicht zu denken, der Vorgang wiederholt sich an allen Punkten der Keimhaut, beginnt aber an den Polen. Die vorher ganz helle Zellenschicht verdunkelt sich von nun an immer mehr (Fig. 59), bis schliesslich kaum noch ein Unterschied wahrzunehmen ist zwischen Zellen und freiem Dotter. Für die Beobachtung der weiteren Entwicklung ist diese Veränderung von grossem Belang, da durch sie die Vorgänge in der Tiefe vollständig verhüllt werden. Der Eintritt des Dotters in die Zellen lässt sich auch an den isolirten Zellen verfolgen, deren inneren, d. h. dem Dotter zugewandten Theil man jetzt mit einer dichten Masse von feinen Dotterfetttröpfchen durchsetzt findet, bis dann später der ganze Zelleninhalt von ihnen erfüllt wird. Auch jetzt isoliren sich die Zellen noch sehr vereinzelt, bleiben meistens auf ihrem gemeinschaftlichen Boden nebeneinander sitzen und fliessen bei länger anhaltendem, schwachem Druck ganz wie früher noch zusammen. Die Zellenbildung ist erst dann als abgeschlossen zu betrachten, wenn, wie kurze Zeit darauf geschieht, die Keimhaut beginnt sich zusammenzuziehen, der erste Schritt zur Bildung des Keimstreifens; alsdann isoliren sich die Zellen sehr leicht und massenweise, enthalten alle mehr oder weniger Fetttröpfchen und besitzen eine deutliche, wenn auch feine Membran; durch Druck fliessen sie nicht mehr zusammen, sondern sie platzen und der Inhalt zerstreut sich nach allen Seiten. Die Bildung der Membran muss begleitet sein von einer Umwandlung des Protoplasma der Zelle, welches vorher festweich war und jetzt flüssig ist; man erkennt sehr deutlich eine lebhaft *Brown'sche* Molekularbewegung innerhalb der Zellenmembran.

In Folge der soeben erwähnten Zusammenziehung der Keimhaut entfernt sie sich an beiden Polen von der Eihülle und es beginnen die Veränderungen, welche zur Bildung des Keimstreifens führen. Bei *Musca* wird wie bei *Chironomus* ein wirklicher Keimstreif gebildet, d. h. eine überall scharf begrenzte, den Dotter nicht vollständig überziehende bandartige Lage von Zellen, von welcher zunächst alle weiteren Veränderungen ausgehen und welcher gegenüber die übrigen Theile des Eies nur passive Bedeutung haben. Dennoch unterscheidet sich der Keimstreif von *Musca* sehr wesentlich von dem der Tipulaceen, indem eine Continuitätstrennung der Keimhaut nicht<sup>2</sup> vorkommt, deshalb auch der Dotter niemals wieder zu Tage tritt, sondern von der Keimhaut überall bedeckt bleibt. Es verhält sich hier ähnlich wie bei *Melophagus*, wo nach *Leuckart* der Bauchtheil<sup>2</sup> der Keimhaut bei Weitem rascher sich weiterbildet und Umwandlungen<sup>2</sup> eingeht, als der mehr indifferente

Rückentheil — allein es besteht bei *Musca* auch eine ganz scharfe Grenze zwischen dem Theil der Keimhaut, von welchem die Bildung des Embryo ausgeht und der vorläufig indifferenten Zellenlage des Rückens. Man kann demnach hier in demselben bestimmten Sinne von einem Keimstreifen sprechen, als bei den Insecten mit Continuitätstrennung der Keimhaut. Die Lage desselben ist eine andere als bei den Tipuliden, und ich bin sehr geneigt die Verschiedenheit in der Bildungsweise desselben mit dieser verschiedenen Lagerung in Zusammenhang zu bringen. Bei *Musca*, wie auch nach *Leuckart* bei *Melophagus*, nehmen Schwanz- und Kopfende des Keimstreifens von Anfang an die entgegengesetzten Polräume ein und behaupten diesen Platz bis zum Auschlüpfen des Embryo, während bei den Tipuliden die Länge des Eies im Verhältniss zur Länge des zu bildenden Keimstreifens zu klein ist und derselbe in Form eines grössten Kreises um den Dotter herumgewunden ist, sein Kopf- und Schwanzende dicht aneinanderstossen und letzteres öfters sogar noch in den Dotter hineingekrümmt ist (*Simulia*, *Chironomus*). Eine solche Lagerung konnte nur dadurch erreicht werden, dass die Keimhaut zu einem Bande auseinander geschnitten wurde. Wenn nun auch der Unterschied zwischen einem durch Riss entstandenen und einem mit der übrigen Keimhaut in Continuität bleibenden Keimstreifen kein essentieller ist, so muss doch nothwendig die ganze Reihe von Vorgängen, welche das Reissen der Keimhaut herbeiführen, bei der Bildung des Keimstreifens von *Musca* wegefallen. Die Verdickung am hinteren Eipole, die Bildung eines Schwanz- und Kopfwulstes, die Verdünnung der Keimhaut zwischen beiden, kurz alle Erscheinungen, welche dem Reissen der Keimhaut bei *Chironomus* vorausgingen, fehlen bei *Musca*. Das Faltenblatt dagegen spielt hier wie dort eine sehr wichtige Rolle und seine Bedeutung erscheint nach den hier gemachten Erfahrungen noch in etwas anderem Lichte: durch die Ausdehnung des Faltenblattes werden die Grenzen des Keimstreifens bestimmt. Leider stellen sich einer erschöpfenden Beobachtung sehr bedeutende Schwierigkeiten in den Weg, nicht nur macht die bald eintretende vollkommene Undurchsichtigkeit der Keimhaut die Anwendung des durchfallenden Lichtes unmöglich, und es ist bekannt wie schwierig die Erkennung feiner Linien auf der Oberfläche opacer Körper bei stärkerer Vergrösserung ist, sondern es kommt noch hinzu, dass die Beobachtung des ganzen Entwicklungsabschnittes an ein und demselben Ei nicht durchführbar ist, da fast immer schon kurze Zeit nach Entfernung des Chorion die Entwicklung eine abnorme wird, und man deshalb stets der Gefahr ausgesetzt ist, Missbildungen für normale Entwicklungsformen zu nehmen. Ich habe viele Zeit mit solchen, oft sehr regelrecht aussehenden und eine Zeit lang ganz stetig sich weiter fortbildenden Missbildungen verloren.

Die nächste Folge der Zusammenziehung der Keimhaut ist die Bildung

zweier Querfurchen, deren eine nicht ganz um ein Drittel der Eilänge vom vorderen Pole entfernt ist, die andere vor dem hinteren Pole liegt (Fig. 63 u. 64). Beide Furchen entstehen durch eine Faltung der Keimhaut in ihrer ganzen Dicke, Zellenlage und innere Blastenschicht biegen sich in den Dotter hinein (Fig. 63 *vf*). Die vordere Falte läuft schräg vom Bauch gegen den Rücken und zugleich etwas nach hinten um die Keimhaut herum, und schnürt somit den vorderen Theil der Keimhaut als eine »Kopfkappe« ab, während die hintere in entgegengesetzter Richtung schräg gegen den Rücken verläuft, sich aber unterwegs ziemlich stark abflacht. Diese beiden Furchen sind constant, ausser ihnen kommen aber nicht selten noch mehrfache, die Keimhaut nicht vollständig umfassende Falten vor, offenbar in Folge der starken Zusammenziehung der Keimhaut. Unterdessen tritt an der ganzen Bauchseite die Verdunkelung der Zellen durch Eindringen des Dotters ein, und wie aus den folgenden Vorgängen, der Bildung eines Faltenblattes, geschlossen werden muss, die Zellen welche bisher auf Kosten des inneren Blastems gewachsen waren, begannen sich zu vermehren und es entstehen mehrfache Zellenlagen. Am Rücken bleibt die Zellschicht länger hell (Fig. 64 *D*) und hier ist es, wo man das gänzliche Aufgehen des inneren Blastems in dieselben vollständig beobachten kann; offenbar beginnt jetzt bereits der Rückentheil der Keimhaut hinter dem Bauchtheile in der Entwicklung zurückzubleiben.

Die Zusammenziehung der Keimhaut findet am Schwanzende in der Richtung gegen den Rücken hin statt, wie aus der rasch sich verändernden Lage der Polzellen (Fig. 64 *pz*) hervorgeht. Dadurch dass die Keimhaut sich hier von der Dotterhaut zurückzieht, treten die Polzellen, welche vorher in eine flache Grube eingebettet kaum sichtbar waren, wieder hervor und liegen als rundlicher Haufen kleiner, kugliger Zellen auf der Mitte der hinteren, jetzt schräg gegen den Rücken hin abgestutzten Fläche. Bald wendet sich diese noch mehr gegen den Rücken, die Polzellen werden in dieser Richtung mit vorgeschoben und gelangen schliesslich auf die Rückenfläche der Keimhaut, wo sie als kreisrundes Zellenconglomerat in ziemlicher Entfernung vom hinteren Ende auf der Fläche der Keimhaut erkannt werden können.

Ehe sie aber so weit vorgerückt sind, beginnt die Bildung des Faltenblattes, indem sich parallel dem hinteren im Polraum gelegenen Rande der Keimhaut ein Faltenrand auf der Keimhaut zeigt, der bis auf die dorsale Fläche derselben läuft und dort unmittelbar vor den Polzellen die Mittellinie überschreitend in einen gleichen Faltenrand der anderen Seite übergeht. Am Bauche reicht derselbe anfänglich nur sehr wenig nach vorn. Diese Falte ist durchaus anderer Natur als die oben beschriebenen Querfalten, sie verdankt ihre Entstehung nicht einer Einbiegung der Keimhaut in ihrer ganzen Dicke, sondern zeigt einen ganz dünnen, scharfen Rand, besitzt also eine viel zu geringe Dicke, als dass die Zellen



der Keimhaut in ihrer ursprünglichen Länge in sie eingegangen sein könnten. Daraus folgt, dass ihrer Bildung eine Theilung der Keimzellen vorhergegangen sein muss und dass sodann nur die äussere Lage der verkleinerten Zellen in die Faltenbildung eingegangen ist. Am Rücken treten die Ränder der Falte kurz nach ihrer Entstehung am stärksten hervor. Unmittelbar hinter der medianen Brücke, durch welche beide Hälften der Falte zusammenhängen, zieht sich die Keimhaut etwas von der Dotterhaut zurück und es entsteht eine Lücke zwischen beiden. Bis zu diesem Punkte lassen sich die Polzellen verfolgen; hier angekommen werden sie von den seitlich überstehenden Rändern der Falte bedeckt und verschwinden, wahrscheinlich um mit den Zellen der Keimhaut sich zu vereinigen. Kurz nachdem auf diese Weise am hinteren Ende der Keimhaut die Bildung eines Faltenblattes eingeleitet wurde, entsteht am vorderen eine Kopffalte, deren Bildung aber weit schwieriger zu verfolgen ist. Sie zeigt sich als ein dem Rande des Eies paralleler, also längslaufender Faltenrand, und scheint vom Rücken her auf den Bauch hinüber zu wachsen. Wenigstens fand ich öfters am Rücken in der Nähe des vorderen Pols eine Einbuchtung der Keimhaut, nach deren wallartigem Rand eine feine, etwas buchtige Linie auf der Oberfläche der Keimhaut hinlief; diese Einbuchtung schien sodann nach vornen vorzurticken, um den Pol umwachsend auf die Bauchseite zu gelangen.

Ein nicht unerheblicher Unterschied in der Bildung des Faltenblattes bei *Chironomus* und bei *Musca* liegt darin, dass bei letzterer Kopf- und Schwanzfalte von vornherein in grösserer Ausdehnung auftreten, dagegen aber auch eine weit geringere Dicke besitzen und viel weniger die äussere Gestalt der Keimhaut verändern, während bei *Chironomus* vorzüglich die Kopffalte im Moment ihrer Bildung den Anschein einer Halbierung der ganzen Kopfkappe hervorbringt. Sehr kurze Zeit nachdem die Keimhaut begonnen hat sich zusammenzuziehen, etwa zwanzig Minuten später, lässt sich bei auffallendem Lichte der feine, scharfcontourirte, etwas aufgeworfene Rand der beiden Falten, der Kopf- und der Schwanzfalte, in der Seitenlage sehr deutlich erkennen (Fig. 65 /b). Beide Ränder laufen in etwas welliger Linie dem convexen Eirande parallel und stossen sehr bald in der Mitte zusammen, so dass dann eine continuirliche Linie über die Oberfläche der Keimhaut hinzieht. Den Vorgang der Verschmelzung beider Falten gelang es öfters direct zu beobachten. Später wächst dann das Faltenblatt, während seine Ränder immer regelmässiger und gestreckter werden, gegen die Mittellinie des Bauches hin. Ob es sie erreicht und also den Keimstreif vollständig überzieht oder schon früher mit demselben verschmilzt, habe ich nicht ermitteln können, wahrscheinlich verdünnt es sich bei weiterem Vorwachsen so stark, dass es bei schwacher Vergrösserung, wie sie die Undurchsichtigkeit des Objectes erheischt, nicht mehr wahrgenommen werden kann. Eine Unterbrechung erleidet der Verlauf der

Faltenblattränder durch die am Anfange beschriebene vordere Quersfurche, welche sich nach Bildung desselben noch mehr vertieft und vor welcher eine zweite Quersfurche entsteht, welche von der Mittellinie des Bauches aus nach vorn und dem Rücken zu läuft, ohne indessen letzteren zu erreichen (Fig. 66 *c f*). Die beiden Furchen convergiren gegen die Mittellinie des Bauches, und zwischen ihnen bleiben dreieckige, mit der Spitze der Mittellinie zugewandte Wülste ( $xw$ ) stehen, über welche, wie es scheint, das Faltenblatt sich hinüberschlägt; wenigstens setzt sich von dem Vorderrande des dreieckigen Wulstes aus eine feine Linie schräg nach vorn und gegen die Mittellinie des Bauches hin fort ( $f b'$ ). In der Ventralansicht (Fig. 67) erkennt man, dass die beiden Furchen in der Mittellinie nicht unmittelbar zusammenstossen, sondern durch eine kurze mediane Furché verbunden zusammen eine  $\alpha$  förmige Figur bilden. Die hintere Furche besitzt eine bedeutende Tiefe, und die dreieckigen Wülste selbst erreichen nicht die Mittellinie, sondern flachen sich ab und werden zu Vertiefungen. Auch den Rand des Faltenblattes habe ich mehrmals als eine dem Eirande parallelaufende Linie bis zu der Quersfurche verfolgen können ( $f b$ ), niemals aber weiter nach vorn, was kaum Wunder nehmen kann bei der ungemeinen Abhängigkeit solcher Bilder von der günstigsten Beleuchtung. Die Quersfurche, welche früher vor dem Schwanzwulst die Keimhaut ringförmig umzog, ist gleich nach Bildung der Schwanzfalte bei dem Nachlasse der Zusammenziehung verschwunden.

Während Solches an der Bauchseite der Keimhaut vor sich geht, verändert sich der Rückenthail in folgender Weise. Die oben erwähnte, auf dem Rücken liegende Brücke zwischen den beiden symmetrischen Hälften der Schwanzfalte spaltet sich in der Mittellinie und zwar wahrscheinlich schon bald nach dem Verschwinden der Polzellen, ihre beiden Ränder bleiben hier dicht aneinander liegen, weichen aber nach vorn auseinander bis zur Mitte der Eilänge, um von da ab zu convergiren und vor dem vorderen Pole zusammenzustossen<sup>1)</sup>. Vom Bauche aus bis zu diesen auf dem Rücken hinziehenden Rändern ist die Keimhaut vom Faltenblatte vollständig überzogen, und damit ist der Keimstreif gebildet, denn nur der vom Faltenblatte überzogene Theil der Keimhaut nimmt an den nächstintretenden Metamorphosen Theil, und erst später, wenn die typischen Abtheilungen des Körpers angelegt und ihre Anhänge bereits in der Ausbildung weit vorgeschritten sind, treten auch am Rücken weitere Umwandlungen ein. Nach Bildung des Keimstreifens verschwinden allmählich die dreieckigen Querwülste ( $xw$ ) im vorderen Theile des Keimstreifens; sie sind also weder definitive Theile, noch auch bilden sie sich in solche um, und ich

1) Ein Stück dieses dorsalen Randes ist in Fig. 66  $f b''$  zu erkennen, die dorsalen Ränder in ihrer ganzen Ausdehnung in Fig. 70  $r f b$ , welche aber ein späteres Stadium darstellt.

bin ausser Stand zu sagen, aus welchen Ursachen sie resultiren und welchen Bauzwecken sie dienen. Allerdings scheint die hintere der beiden Querfurchen zu persistiren, um später die hintere Grenze des Kopfes zu bilden, allein auch dies kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, da ich nie an einem Ei die Entwicklung vollständig beobachten konnte.

Zwei Stunden nach der Zusammenziehung der Keimhaut lassen sich an dem Embryo nur mit grösster Mühe einige Linien unterscheiden, da derselbe die Dotterhaut vollkommen ausfüllt und Nichts mehr von den tiefen Furchen aufweist, welche die dreieckigen Querwülste einschlossen, bald aber tritt die Bildung der Keimwülste ein, kenntlich an einer medianen Furche, welche den Keimstreif in seiner ganzen Länge durchzieht. Bei geeigneter Beleuchtung lässt sich dieselbe auf der ganzen Bauchseite hin verfolgen und tritt am Schwanzende als herzförmiger Einschnitt hervor, während die vordere Spitze des Keimstreifens anfänglich von einer Längsfurche nicht durchzogen wird (Fig. 68). Dagegen bildet sich hier eine quere Einziehung, die Mundeinziehung (*m*), durch welche der Vorderkopf (*vk*) beginnt, sich von den Keimwülsten abzuschnüren. Das Verhältniss des Vorderkopfes zu den Keimwülsten ist hier offenbar dasselbe wie bei *Chironomus*. Wenn auch die Undurchsichtigkeit des Embryo ein vollständiges Verfolgen des Verlaufes der Keimwülste nicht erlaubt, so geht doch gerade aus der frühesten Anlage derselben hervor, dass sie sich nicht in den Vorderkopf fortsetzen, sondern hinter der Mundspalte auseinanderweichen, um an den Seiten des Vorderkopfes gegen den Rücken hin zu ziehen; die mediane Furche zwischen den Keimwülsten läuft bis zur Mundspalte, wo sie einen tiefen, herzförmigen Einschnitt veranlasst, aus dessen Gestalt ein einfaches Umschlagen der Keimwülste in die Mundspalte sich nicht herleiten lässt.

Nach Anlage der Keimwülste erfolgt sehr rasch hintereinander die Bildung der Urtheile des Kopfes, welche bei *Musca* eben so vollständig vorhanden sind wie bei *Chironomus*, obgleich bekanntlich die Larve unter die sogenannten kopflosen gehört, und in der That ihr erstes, dem Kopfe entsprechendes Segment sich nur wenig von den Leibessegmenten unterscheidet. Die Anlage des Kopfes nimmt etwa ein Drittel der Länge des Keimstreifens ein, und die hintere Grenze desselben wird durch eine Querfurchen bezeichnet, welche schräg um den Keimstreifen herumläuft und möglicherweise identisch ist mit der Furche, welche die Kopfklappe abschnürte.

Unmittelbar nach Entstehung der Mundeinziehung setzen sich von ihr aus Furchen gegen den Rücken hin fort und schnüren den Vorderkopf als selbstständigen Theil ab. Etwas später bilden sich zwischen Mundspalte und hinterem Kopfrande drei querlaufende, tiefe und schmale Furchen, welche die Keimwülste in drei Kopfsegmente theilen. In halber Rückenansicht sieht man, wie ein scharfer, wulstiger Rand dieselben



gegen den Rücken hin begrenzt, um hinter dem letzten Segmente sich der Mittellinie des Bauches zuzuwenden. Es ist dies der ventrale Rand der sich bildenden Scheitelplatten, deren vorderer Rand quer vom Bauche nach dem Rücken zieht und durch die Abschnürung des Vorderkopfes gebildet wird, während der dorsale mit dem dorsalen Rande des Keimstreifens zusammenfällt.

In welcher Weise sich das Faltenblatt zur Bildung der Urtheile des Kopfes verhält, lässt sich nicht ermitteln; ob es sich wie bei *Chironomus* in der Mittellinie des Bauches spaltet und auf die Seitentheile der Keimwülste zurückzieht, ob aus ihm die Scheitelplatten sich bilden, darüber lassen sich nur Vermuthungen aufstellen.

Von den Kopfsegmenten entspringen die Kopfanhänge, deren auch hier drei Paare vorhanden sind, Mandibeln, erstes und zweites Maxillenpaar. Sie zeigen sich zuerst als rundliche Plättchen, nach aussen von bogenförmigem Rande begrenzt, nach innen ohne Grenzlinie in die Keimwülste übergehend; ihre querlaufenden Ränder (vordere und hintere) sind anfänglich noch sehr schwach ausgebildet (Fig. 69 *md*, *m $\alpha$ <sup>1</sup>*, *m $\alpha$ <sup>2</sup>*). An Breite sind sich die Anhänge ziemlich gleich, dagegen stehen an Länge die Mandibeln hinter den beiden Maxillen zurück, ihre äusseren Ränder liegen der Mittellinie näher, und da die ventralen Ränder der Scheitelplatten (*schp*) die Anhänge nach aussen begrenzen, so springen dieselben in der Höhe der Mandibeln bedeutend weiter gegen die Mittellinie vor, als weiter hinten, wo die beiden Maxillenpaare, und zwar vorzüglich das vordere, weit auf den Rücken hinübergreifen (Fig. 70 *m $\alpha$ <sup>1</sup>*, *m $\alpha$ <sup>2</sup>*). Anfänglich sind die Mandibeln in der Seitenansicht noch sichtbar (Fig. 94 *md*), bald aber nähern sich die ventralen Ränder der Scheitelplatten noch mehr der Mittellinie und verdecken dieselben von der Seite her vollständig (Fig. 92). Die Mandibeln liegen zur Zeit ihrer Bildung vom Lippenrande der Keimwülste etwas entfernt, dieser Rand selbst zeigt, wie oben erwähnt, einen scharfen medianen Einschnitt, und auch der Vorderkopf wird häufig auf seiner ventralen, etwas convex vorgewölbten Fläche von einer Längsfurche durchzogen, welche auf seiner Rückenfläche niemals fehlt. Es scheint dass anfänglich die dorsalen Ränder des Keimstreifens, d. h. des Faltenblattes, erst auf der Spitze des Vorderkopfes zusammenstossen, und dass daher eine tiefe Furche auf dem Rücken desselben so lange bestehen bleibt, bis die Verwachsung dieser Ränder in der Mittellinie eingetreten ist. Dies geschieht kurz nachdem die Anhänge gebildet sind, und dann stossen die Ränder des Keimstreifens in der Höhe der Scheitelplatten zusammen (Fig. 70).

Die Keimwülste verlaufen bis an das Schwanzende des Embryo und lassen sich in Halbprofilansicht als parallellaufende Linien leicht erkennen. Die sie trennende mediane Längsfurche setzt sich noch etwas auf den Rücken hin fort, wahrscheinlich bis zu der Afteröffnung, auf deren Bildung ich im zweiten Abschnitte zurückkomme, und das hintere

Ende des Embryo erscheint deshalb jetzt herzförmig eingeschnitten (Fig. 69 u. 70). Mit der Bildung der Keimwülste und der Urtheile des Kopfes ist die erste Entwicklungsperiode beendet. Wenn leider auch viele Lücken in der Beobachtung bleiben mussten, welche wohl nur durch Auffindung eines der Untersuchung günstigeren Muscideneies ausgefüllt werden können, so geht doch aus dem Thatsächlichen so viel hervor, dass im Allgemeinen eine grosse Uebereinstimmung mit den Vorgängen des ersten Entwicklungsabschnittes bei den Tipulaceen besteht. Die Bildung der Keimhaut ist ganz dieselbe, bei beiden wird ein wirklicher, scharf begrenzter Keimstreif gebildet, wenn auch auf verschiedene Weise, und seine Bildung wird eingeleitet und begleitet von der Bildung zweier Falten, welche die Embryonalanlage überwachsen, zu einem oberflächlichen Blatte verschmelzen und durch ihre Ausdehnung die Grenze des Keimstreifens bestimmen. Die Theilung des Keimstreifens in symmetrische Hälften, die Keimwülste, ist beiden gemeinsam, ebenso wie die Trennung des Vorderendes des Embryo in die Urtheile des Kopfes.

### B. Zweite Entwicklungsperiode.

Die Zusammenziehung der Keimwülste mit den sie begleitenden Erscheinungen bis zu beginnender Verschmelzung des zweiten Maxillenpaares.

Die zweite Entwicklungsperiode charakterisirt sich durch Zusammenziehung der Keimwülste, welche aber keine totale ist, wie bei Chironomus, sondern die sich auf den Kopftheil der Keimhaut beschränkt. Der Körpertheil derselben erfährt sogar eine, wenn auch nur passive Ausdehnung, die Folge der Verkürzung des Kopfes; die Zusammenziehung bewirkt daher nicht eine durchgehende Lageveränderung der Embryonalanlage, wie bei Chironomus, sondern sie verändert nur das Grössenverhältniss zwischen den einzelnen Hauptabschnitten (Kopf und Leib) und bahnt zugleich die definitive Lagerung der Anhänge an.

Die Letzteren rücken nach vorn und machen zugleich eine drehende Bewegung, welche, weniger auffallend als bei Chironomus, doch darauf hindeutet, dass die Anhänge auf bogenförmig gekrümmter Basis aufsitzen, d. h. dass die Keimwülste an der Mundspalte auseinanderweichen und von den Scheitelplatten bedeckt gegen den Rücken hinlaufen. Das gänzliche Fehlen eines Antennenfortsatzes lässt diese Drehung, die durch einen höchst eigenthümlichen Entwicklungsgang der Mandibeln bereits etwas versteckt wird, weniger hervortreten. Das Ende der Entwicklungsperiode ist nicht so scharf bezeichnet als der Anfang, da sich die Beendigung der Zusammenziehung der Keimwülste nicht durch eine bestimmte Lagerung der Theile kennzeichnet, und eine Verkürzung des Kopfes auch nachher noch stattfindet durch Verkleinerung seiner einzelnen Theile. Die Bildung der Ursegmente des Leibes, die Schliessung des

Kopfes auf dem Rücken und die beginnende Verwachsung des zweiten Maxillenpaares zur Unterlippe gehören in diesen Abschnitt, dessen Ende ich in einem eigenthümlichen Vorgange finde, dem Umbeugen des Vorderkopfes, durch welchen die letzte zur definitiven Gestaltung des Kopfes erforderliche Metamorphose eingeleitet wird. Die von diesen Entwicklungsmomenten begrenzte Periode entspricht in der Hauptsache vollkommen dem zweiten Entwicklungsabschnitte bei Chironomus, mit dem einzigen Unterschiede, dass bei Musca, entsprechend der im Allgemeinen überaus raschen Entwicklung, der Beginn einer organologischen Differenzirung der embryonalen Zellenmasse noch in das Ende des zweiten Abschnittes fällt, und ebenso die damit zusammenhängende Anlage des Darmes.

Gleich nach dem Hervorsprossen der Kopfanhänge beginnt die Zusammenziehung der Keimwülste, in Folge deren der Kopftheil der Embryonalanlage, welcher anfänglich etwa ein Drittel der ganzen Eilänge einnahm, schliesslich auf weniger als ein Zehntel derselben reducirt wird um in der dritten Entwicklungsperiode zum kleinsten der typischen Leibesabschnitte zu werden.

Während die Anhänge langsam nach vornen rücken, grenzen sie sich zugleich schärfer voneinander und von den Keimwülsten ab, erhalten jetzt zu dem früher schon vorhandenen halbkreisförmig gebogenen äusseren Rande einen vorderen und hinteren Rand, welche ziemlich gerade in querer Richtung gegen die Mittellinie hinziehen, letzterer bei dem hinteren Maxillenpaare zugleich den hinteren Rand des Kopfes bezeichnend. Die vorderen Maxillen werden sodann durch fortgesetztes Vorrücken der hinteren Maxillen an die Seite gedrängt, so dass sie zwischen hintere Maxillen und Scheitelplatten zu liegen kommen (Fig. 71). Sie nehmen zugleich eine aufrechte Stellung ein, d. h. ihre Längsaxe fällt nahezu mit der des Körpers zusammen, und während ihre schmälere Basis auf dem hinteren Kopfrande aufsteht, wird der frühere Innenrand zum breiten, sanft gebogenen Vorderrande (Fig. 73).

Die Mandibeln entwickeln sich in folgender, höchst eigenthümlicher Weise. Anfänglich haben sie ähnliche Lage und Gestalt wie die Mandibularanhänge von Chironomus bei Beginn ihrer Entstehung, sie liegen den Keimwülsten flach auf und unterscheiden sich von den gleichen Theilen bei Chironomus nur durch ihre im Verhältniss zu den Maxillaranhängen geringere Grösse (Fig. 69 *md*). Bei beiden Insecten stossen sie in der Mittellinie zusammen, sobald sie einen inneren Rand bekommen haben, bei Chironomus aber entfernen sie sich später voneinander, da der Boden, auf welchem sie nach vornen rücken: die Kopfwülste an der Mundspalte auseinanderweichen; hier kommen deshalb die Mandibeln seitlich von der Mundspalte zu stehen. Bei Musca ist es anders. Die Mandibeln entfernen sich während ihres durch die Zusammenziehung der Kopfwülste eingeleiteten Vorrückens nicht voneinander,



sondern bleiben mit ihren Innenrändern dicht aneinander liegen. Ihr grösster Durchmesser, der anfänglich quer lag, kommt allmählich in die Längsrichtung zu liegen, weniger durch Drehung der Anhänge als durch Auswachsen derselben in dieser Richtung, und zugleich schliesst sich eine Spalte, welche anfänglich noch zwischen dem vorderen Theile ihrer Innenränder blieb, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass hier eine Verwachsung eingeleitet wird. Die Mandibeln verschmelzen zu einem unpaaren zahnartigen Organ, auf welches ich später wieder zurückkommen werde. Geraume Zeit, ehe diese Verschmelzung eintritt, besitzen die Mandibeln schon die Gestalt dreieckiger Plättchen mit breiterer, rückwärts gerichteter Basis und abgerundeter, nach vorn sehender und etwas nach aussen umgekrümmter Spitze (Fig. 74 *md*); ihr äusserer Rand ist schwach convex gebogen, der innere gerade und in seinem hinteren Theile mit dem Innenrande seines Partners verschmolzen. Etwas später überragen dann die rundlichen Spitzen der Mandibeln den Lippenrand der Keimwülste (*lkw*), der deutlich durch sie hindurchschimmert, und wenn endlich die inneren Ränder sich in ihrer ganzen Länge aneinander geschlossen haben, so bleiben nur die Spitzen als herzförmig eingeschnittener Rand noch selbstständig (Fig. 75 *md*). Bis zur vollkommenen Verschmelzung lässt sich die Umwandlung nicht verfolgen, da die Mandibeln der weiteren Beobachtung entzogen werden. Es geschieht dies durch eine eigenthümliche Veränderung in der Lage des Vorderkopfes, durch welche sie von diesem bedeckt werden.

Der Vorderkopf hat sich nämlich inzwischen von den Scheitelplatten vollständig abgeschnürt und stellt einen hohen, dicken, vorn quer abgestutzten Zapfen vor, von vierseitig prismatischer Gestalt, dessen ventrale Fläche convex vorgewölbt keine mediane Furche mehr aufweist, so wenig als die hintere, mehr ebene Fläche. Wenn nun die vorderen Maxillen vollkommen aufgerichtet zwischen Scheitelplatten und hinterem Maxillenpaare eingeklemmt stehen und die Mandibeln beinahe vollständig verwachsen den Lippenrand der Keimwülste überragen, fängt der Vorderkopf an sich gegen den Bauch zu krümmen und beugt sich in Kurzem soweit herab, dass seine vordere, querabgestutzte Fläche zur ventralen wird, die ventrale aber die Mundspalte überdeckt und dicht auf den Lippenrand der Keimwülste zu liegen kommt (Fig. 74). Keimwülste und Vorderkopf stossen mit ganz gerader Querlinie aufeinander, und vor dieser sieht man dann den Vorderrand der Mandibeln durchschimmern (Fig. 75). Die Mandibeln liegen jetzt in der Mundspalte selbst, die eben der Raum zwischen Vorderkopf und Keimwülsten ist, und rücken später noch tiefer in dieselbe hinein, wie aus der andauernden Verkürzung des Kopfes hervorgeht. Auch der Vorderkopf hat mit der Umbeugung auf die Keimwülste das Ende seiner Umwandlungen noch nicht erreicht; höchst merkwürdiger Weise nimmt er an der äusseren Begrenzung des Larvenkopfes gar keinen Antheil und stülpt sich voll-

ständig nach innen um, wie im dritten Abschnitte näher zu schildern sein wird.

Während dieser Vorgänge hat das hintere Maxillenpaar begonnen sich zur Unterlippe umzuwandeln. Dasselbe ist mit dem hinteren Kopfrande, auf welchem es mit breiter Basis aufsteht, nach vorn gerückt und reicht jetzt mit seinem vorderen Rande fast bis an den umgebogenen Vorderkopf (Fig. 75 *mac*<sup>2</sup>). Jede einzelne Maxille hat eine dreieckige Gestalt, die inneren geraden Ränder liegen in der Mittellinie unmittelbar aneinander und gehen nach vorn in die abgerundeten Spitzen über, welche zusammen einen herzförmig eingeschnittenen Rand bilden. Vollständige Verschmelzung tritt auch hier erst in der dritten Periode ein.

Es bleibt noch übrig die Veränderungen der Scheitelplatten zu verfolgen. Im Beginn des zweiten Abschnittes waren dieselben noch nicht vollständig ausgebildet, es fehlte ihnen der hintere Rand (Fig. 91 *schp*); bald indessen bildet sich, etwas weiter nach vorn gelegen als der hintere Rand des Kopfes, eine feine, gerade Querfurche, welche die Scheitelplatten vom Körpertheile des Keimstreifens abschnürt (Fig. 72 u. 92 *hr*). Hinter dieser entsteht eine zweite, ventralwärts mit jener convergirende Furche, so dass dann ein auf dem Rücken breiter, gegen den Bauch zu sich verjüngender Querwulst zwischen Kopf und Leib zu liegen kommt. Die Scheitelplatten sind sodann von allen Seiten durch scharfe Linien begrenzt und stellen zwei fast vollständig getrennte Platten dar, welche auf dem Rücken weit auseinanderklaffen (Fig. 72 *schp*) und nur ganz vorn mit ihren Rändern zusammenstossen. Von diesem Vereinigungspunkte aus biegen sie um und laufen als ziemlich dicke Wülste an der Seite des Vorderkopfes gegen die Medianlinie des Bauches hin. So lange die Mandibeln noch nicht vom Vorderkopfe bedeckt werden, springt der innere Rand der Scheitelplatten stark gegen die Mittellinie hin vor und trifft an dem Winkel zwischen vorderer und hinterer Maxille auf den soeben beschriebenen hinteren Rand (*hr*). Später werden durch das Vorrücken der hinteren und das seitliche Zurückweichen der vorderen Maxillen die Scheitelplatten mehr gegen den Rücken hingedrängt, der an die Mandibeln grenzende Vorsprung verliert sich und zwischen Scheitelplatten und Mandibeln treten, wie oben bereits erwähnt, die vorderen Maxillen (Fig. 73). Während so die Scheitelplatten an der Bauchseite zurückgedrängt werden, vergrößern sie sich auf dem Rücken. Ihre dorsalen Ränder wachsen gegeneinander, und die Spalte zwischen ihnen beginnt, von vorn nach hinten vorschreitend, sich zu schliessen. Am Ende dieses Entwicklungsabschnittes ist die Spalte vollständig, oder nahezu vollständig geschlossen und damit der Kopf als ein Ganzes gebildet (Fig. 76).

Während dieser Vorgänge am Kopftheile des Embryo bilden sich am Körpertheile die Ursegmente, und zwar fällt ihre Bildung noch in den Anfang dieser Periode. Zehn quere Furchen theilen den Keimstreif

in elf anfänglich ziemlich gleichgrosse Abschnitte, deren jeder wieder durch die zwischen den Keimwülsten verlaufende Längsfurche in zwei symmetrische Hälften getheilt wird (Fig. 71). In Uebereinstimmung mit den Beobachtungen an *Chironomus*, wie mit den Angaben welche *Leuckart*, *Zaddach* und *Köl liker* in Bezug auf Insecten, *Claparède* in Bezug auf Arachniden gemacht haben, schreitet die Segmentirung der Keimwülste von vorn nach hinten fort, auch geht, hier wie bei *Chironomus* und nach *Leuckart* auch bei *Melophagus*, der Abtheilung in scharf geschiedene Abschnitte eine unregelmässig wellige Biegung der Oberfläche der Keimwülste voraus. Letztere besitzen von Anfang an ihre definitive Länge, wachsen während der Bildung der Ursegmente nicht mehr und es verhält sich also hier anders als bei den Spinnen, bei welchen *Claparède* die Bildung der Ursegmente des Abdomens von einer steten Verlängerung der Schwanzkappe begleitet sah, ein Umstand, dessen Erklärung in dem ungewöhnlich frühzeitigen Auftreten der Segmentirung zu suchen sein wird.

Sobald die Ursegmente angelegt sind beginnt die Schliessung des Rückens, ohne jedoch schon in dieser Periode vollständig erreicht zu werden. In demselben Maasse als die Scheitelplatten auf dem Rücken sich einander nähern, wachsen auch die dorsalen Ränder der Ursegmente gegeneinander und verengen die anfänglich sehr breite Spalte auf dem Rücken. Die Fläche dieser Spalte behält dabei dieselbe Beschaffenheit, die sie auch vorher hatte, sie ist glatt und zeichnet sich durch eine gelblichere Färbung aus (bei auffallendem Licht), davon herrührend, dass der Dotter durch die nur dünne Zellenlage durchschimmert. Am Ende dieses Entwicklungsabschnittes besitzt die Spalte noch immer eine ziemlich bedeutende Breite, ist in der Mitte am breitesten und verschmälert sich allmählich nach vorn und hinten (Fig. 76).

Die Bildung der Hinterleibsspitze des *Musca*-Embryo unterscheidet sich einigermaassen von dem entsprechenden Vorgange bei *Chironomus*, insofern hier nicht ein förmliches Umklappen des Keimstreifens auf den Rücken stattfindet wie dort und wie bei *Phryganea*. Indessen greift auch hier der Keimstreif von Anfang an auf den Rücken über, und der Rückentheil des letzten Segmentes bildet sich aus diesem kappenartig übergreifenden Theile. Man kann hier sehr wohl von einer Schwanzkappe sprechen, die dadurch zu Stande kommt, dass die Ränder des Faltenblattes, wie oben beschrieben wurde, am Schwanzende des Embryo mit einem Bogen sich auf den Rücken hinaufziehen. Indessen ist dieser Rückentheil der Schwanzkappe nur sehr klein, so dass nach Bildung der Ursegmente das letzte derselben (das elfte) nur zum Theil, nicht aber vollständig wie bei *Chironomus* gegen den Rücken hin geschlossen ist (Fig. 72). Erst allmählich, durch Gegeneinanderwachsen der Ränder des Keimstreifens, findet diese Schliessung statt (Fig. 76). Sehr eigenthümlich ist das Verhalten des Faltenblattes zur Afterbildung. Es wurde



im ersten Abschnitte erwähnt, dass sich dasselbe, soweit es auf dem Rücken liegt, spalte, und in der That ist diese Spaltung, welche höchst wahrscheinlich in der ganzen Länge des Keimstreifens erfolgt, dort aber nicht wahrgenommen werden konnte, hier sehr leicht zu constatiren; das Faltenblatt spaltet sich, seine beiden Ränder aber entfernen sich nicht voneinander, sondern bleiben dicht aneinander liegen, um kurze Zeit darauf, wenn die Ursegmente entstanden sind und der Rücken des elften Ursegmentes nach vorn sich schliesst, wiederum miteinander zu verschmelzen. Bevor dies geschieht, berühren sich die Ränder des Faltenblattes nur in einer ganz kurzen Strecke, da sie nicht nur nach vorn, sondern auch nach hinten auseinanderweichen und somit anzudeuten scheinen, dass hier wie bei *Chironomus* die Hälften des gespaltenen Faltenblattes sich auf die Seitentheile der Keimwülste zurückziehen. Der hintere Theil des letzten Ursegmentes ist in dieser Periode auf dem Rücken vom Faltenblatte nicht bedeckt, die Ränder des Letzteren ziehen sich an den Seitenflächen des Segmentes vom Bauche her dorsalwärts und stossen erst in der Mittellinie des Rückens unter spitzem Winkel zusammen (Fig. 72 bei *a*). An dieser Stelle entsteht der After innerhalb einer queren Furche, welche die Afterfurche heissen mag. Wenn auch die directe Beobachtung über die Art und Weise dieser Entstehung keinen Aufschluss giebt, so ist es doch klar, dass man sich die Afteröffnung hier auf ganz ähnliche Weise entstanden denken kann als bei *Chironomus*, nämlich so, dass die Decke des Enddarmes durch den nicht gespaltenen, oder vielmehr wieder zusammenverschmolzenen Theil des Faltenblattes gebildet wird, das Lumen selbst aber durch Ueberbrückung der Längsfurche zwischen den Keimwülsten. Zur Zeit der Entstehung des Afters ist der Rücken des letzten Segmentes noch nicht vollständig geschlossen, wenn dies aber später geschehen ist, so bildet sich dann eine zweite Quersfurche auf dem Rücken, in welcher sich die zwei hinteren Stigmen, die einzigen der jungen Larve, ausbilden; ich nenne sie die Stigmenfurche. Zwischen Stigmenfurche und Afterfurche bleibt dann ein breiter, zapfenartiger Wulst stehen, die eigentliche hintere Fläche des Segmentes, auf welcher zuerst eine mediane Naht hinläuft, der Ueberrest der medianen Längsfurche zwischen den Keimwülsten; diese verwischt sich aber bald und bleibt nur an ihrem Anfange, d. h. an der Stelle der Aftermündung, noch als dreieckige, mit der Spitze gegen den Rücken gerichtete Grube bestehen. Anfangs erscheint daher der Zapfen in der Rückenansicht herzförmig eingeschnitten, später verliert sich der Einschnitt hier sowohl wie auch am ventralen Theile des Segmentes.

In der Mitte der zweiten Entwicklungsperiode tritt eine Trennung der embryonalen Zellenmasse in eine oberflächliche und tiefe Schicht ein, zuerst kenntlich an einem ziemlich dicken, etwas helleren Rande (Fig. 75 *h*), der überall im Verlauf der Keimwülste sichtbar wird, und aus welchem sich später die Zellenlage der äusseren Haut

und die Hautmuskeln bilden. Diese Differenzirung entspricht vollkommen der bei *Chironomus* in der dritten Entwicklungsperiode eintretenden Differenzirung der Zellenmasse, sie ist eine rein organologische und histologische Scheidung und kann mit den Keimblättern der Wirbelthiere in keiner Weise verglichen werden. Mit dem Faltenblatte steht sie in keiner Beziehung, von diesem ist schon geraume Zeit vor ihrem Eintritt nichts mehr zu bemerken. Gleichzeitig mit dem Sichtbarwerden einer Hautschicht legen sich in der Tiefe die drei Darmtheile an, Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm, und lassen sich zuweilen durch Ausüben eines Druckes auf das Ei durch die äusseren Theile hindurch erkennen (Fig. 75 *md*, *hd*); ich verspare indessen ein näheres Eingehen auf die Entstehung dieser, sowie der übrigen inneren Organe des Embryo auf den als Anhang der dritten Entwicklungsperiode beigegebenen histologischen Theil.

Hier sei nur noch des Modus gedacht, nach welchem sich die Zellen der Embryonalanlage bis zum Eintritt der organologischen Differenzirung vermehren. Es geschieht dies keineswegs ausschliesslich durch Theilung der Zellen, wie man seit *Remak* allgemein annahm, sondern es kommen Zellenformen vor, welche noch auf einen zweiten Modus der Zellenfortpflanzung schliessen lassen. Es finden sich nämlich neben den oben beschriebenen kugligen Zellen mit einfachem Kern eine nicht unbedeutende Anzahl viel grösserer, im isolirten Zustande ebenfalls kugliger Zellen, welche eine Menge kleiner Kerne einschliessen (Fig. 61 *e*). Sie enthalten daneben viel feinkörnige dunkle Fettkörnchen, welche nicht selten hofartig um die Kerne gruppiert sind. Je grösser die Anzahl der Kerne ist, um so kleiner werden die einzelnen von ihnen, so dass hieraus, in Verbindung mit dem Umstande, dass niemals ein grösserer Kern zwischen den kleinen gefunden wird, den man als unverändert persistirenden ersten Zellkern ansprechen könnte, geschlossen werden muss, dass die kleinen Kerne durch fortgesetzte Theilung des ersten Zellkerns entstanden sind. Damit stimmt es auch, dass die Zahl der Kerne mit der Grösse der Zelle im Verhältniss steht. Bei den grössten, 0,054—0,064 Mm. im Durchmesser haltenden Zellen beläuft sich ihre Anzahl auf dreissig, während von da an abwärts eine jede Zahl bis zu zwei Kernen gefunden wird, die in letzterem Falle zweifellos durch Theilung des ersten Kernes entstanden sind (Fig. 61 *dd*). Theilungserscheinungen an den Zellen selbst habe ich trotz vielfach wiederholter Untersuchung niemals mit Sicherheit beobachtet, dass aber dennoch der grösste Theil der Zellen durch Theilung entsteht, ist nicht zu bezweifeln. Wie später gezeigt werden soll, finden sich auf gewissen Entwicklungsstufen vieler inneren Organe ungemein zahlreiche Zellen mit doppeltem Kern, während nicht lange Zeit nachher an denselben Stellen nur Zellen mit einfachem Kern liegen. Die vielkernigen Zellen finden sich im ausgebildeten Embryo nicht mehr vor, wahrscheinlich werden die einzelnen Kerne, um welche

der Zelleninhalt bereits hofartig zusammengeballt war, durch Bersten der Zellenmembran frei und verfolgen sodann einen selbstständigen Entwicklungsgang, bilden eine Membran um das Protoplasma und werden von Neuem fortpflanzungsfähig; ich werde weiter unten bei Gelegenheit der Muskelbildung auf sie zurückkommen. Für diesen Entwicklungsgang spricht auch das mit dem Auftreten der vielkernigen Zellen gleichzeitige Vorkommen sehr kleiner Zellen, Zellen von 0,010 Mm. Durchmesser mit einem Kern von 0,0068 Mm., welchen nicht selten scharfe Grenzlinien, wie sie bei vorhandener Zellenmembran sich zeigen müssten, noch mangeln.

### C. Dritte Entwicklungsperiode.

Von der Bildung der Unterlippe bis zum Ausschlüpfen der Larve.

Im dritten Entwicklungsabschnitte erhält der Embryo die Gestalt, welche er im Wesentlichen während der Larvenperiode beibehält; die Leibeshöhle wird geschlossen, indem die vorher indifferente, den Rücken des Embryo bedeckende Zellschicht von den Rändern des Keimstreifens überwachsen und in den Rückentheile der Segmente umgewandelt wird. Zugleich legen sich die inneren Organsysteme an, und die bereits früher angelegten bilden sich vollends aus, endlich erhält der Kopf seine definitive, vor den übrigen Segmenten sehr wenig ausgezeichnete Gestalt und in ihm bildet sich der Hakenapparat, das Aequivalent der Fresswerkzeuge der Larve.

Ich beginne mit der weiteren Ausbildung des Kopfes, um die des Leibes nachfolgen zu lassen und mit der Entstehung und Ausbildung der inneren Organe abzuschliessen.

Am Ende der zweiten Periode hatte sich der Vorderkopf gegen den Bauch umgebogen und bedeckte die Mandibeln, welche in der Mittellinie dichtaneinanderliegend in die Mundspalte hineingerückt waren. Die vorderen Maxillen, bedeutend herangewachsen und die Scheitelplatten zurückdrängend, lagen an den Seiten des Kopfes, und das zweite Maxillenpaar bedeckte, in der Mittellinie mit gerader Naht zusammenstossend, den hinteren Theil der ventralen Kopffläche (Fig. 74—76). Von nun an verkürzt sich der Kopf immer mehr, sein hinterer Rand rückt weiter nach vorn, und während die Mandibeln bald vollständig in der Mundspalte verschwunden sind, beugt sich auch der Vorderkopf immer weiter um (Fig. 77 *vk*) und stülpt sich förmlich in die Mundspalte ein; zugleich wachsen beide Maxillenpaare nach vorn, besonders die vorderen Maxillen erreichen bald eine bedeutende Grösse, ragen über den Vorderkopf hinaus, verbreitern sich zugleich nach rückwärts und drängen die Scheitelplatten immer mehr zusammen, die zugleich immer kleiner werden und schliesslich mit den Maxillen verschmelzen, so dass die Grenze zwischen



beiden Theilen nicht mehr zu erkennen ist. Das zweite Maxillenpaar verwächst in der Mittellinie und bildet eine schildförmige, breite Platte, an deren vorderem Rande sich anfänglich die Zusammensetzung aus paarigen Theilen durch eine mediane Einziehung deutlich kennzeichnet, während auf ihrer Fläche eine gerade, mediane Naht bleibt. Dieses Stadium stellt Fig. 84 dar; der Vorderkopf ragt noch etwas weiter nach vorn als die flügelförmig an seinen Seiten stehenden vorderen Maxillen, in seinem Innern ist ein Hohlraum entstanden, in welchem nur einzelne runde Zellen innerhalb klarer Flüssigkeit liegen. Etwas später (Fig. 82) verschwindet dann mediane Naht und Einziehung des vorderen Randes der Unterlippe, zugleich verschmälert sich ihre Basis und der Vorderkopf (*vk*), inzwischen noch weiter umgebogen, steht mit ihrem vorderen Rande in gleicher Höhe. Sodann nimmt die Unterlippe, während ihr mittlerer Theil sich verschmälert, früher schon vorhandene seitliche kleine Vorsprünge aber deutlicher sich markiren, immer mehr eine zungenförmige Gestalt an und der Vorderkopf verschwindet vollständig (Fig. 83). Auf seiner ventralen Fläche bildet sich während, und oft schon vor Beginn des Herabbeugens fast constant eine kurze, spornartige Spitze aus (Fig. 74 u. 77), die die Orientirung erleichtert, wenn sie auch sonst ohne Bedeutung ist. Diese lässt sich in der Bauchansicht durch die Unterlippe hindurch erkennen (Fig. 83), der niedrige, mit dem Sporn versehene Vorderkopf ist zwischen die vorgewucherten vorderen Maxillen eingeklemmt und in Fig. 84 stellt er nur noch die etwas kuglig gewölbte Brücke zwischen den Basen derselben vor. Interessant ist in diesem Stadium eine seitliche Ansicht, wenn die Theile durchsichtig genug sind, um den in Gestalt eines flachen Rückens zwischen der Basis der Maxillen gelegenen Vorderkopf erkennen zu lassen (Fig. 85 *vk*). Zwischen seinem ventralen Ende und der immer noch etwas wulstigen und dicken Unterlippe befindet sich die Mundöffnung (*m*), und aus der gegenseitigen Lage der Theile ist es offenbar, dass der grösste Theil des Vorderkopfes und das ganze erste, die Mandibeln tragende Kopfsegment in die Mundspalte eingestülpt worden sein muss. Aus diesen eingestülpten Theilen bildet sich der für die Muscidenlarven so charakteristische mächtige Schlundkopf mit dem Hakenapparate. Die Lage der Wände des Schlundkopfes in der jungen Larve macht es unzweifelhaft, dass derselbe seine Entstehung dem eingestülpten Vorderkopf und Mandibularsegmente verdankt.

Die letzten Umwandlungen des Kopfes bestehen darin, dass die vorderen Maxillen, mit denen ein Theil der verkümmerten Scheitelplatten verschmolzen ist, fortfahren sich zu verbreitern, in der Mittellinie des Rückens zusammenstossen und miteinander verschmelzen, während die zungenförmige Unterlippe zusehends kleiner und dünner wird, bis sie zuletzt, ohne ihre Gestalt weiter zu verändern, ein sehr unscheinbares, durchsichtiges Plättchen darstellt, welches durch das jetzt eintretende

Zurückziehen des Kopfsegmentes in das zweite Segment sich leicht der Wahrnehmung entzieht (Fig. 86 u. 87 *max*<sup>3</sup>). An der Unterlippe ist sehr auffallend nachzuweisen, einer wie starken absoluten Verkleinerung einzelne embryonale Theile im Verlauf ihrer Ausbildung unterworfen sind. Während sie einige Zeit nach Verschmelzung der sie zusammensetzenden Maxillen noch 0,99 Mm. im Querdurchmesser mass, beträgt später ihre Breite nur 0,057 Mm., und dementsprechend verringert sich auch ihre Dicke und Höhe. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei der Bildung der Wandungen der inneren Organe, des Darmes und seiner Anhänge, wie weiter unten besprochen werden soll.

Wenn die Unterlippe ausgebildet ist, hat bereits die Abscheidung einer zarten chitinösen Cuticula auf der Zellenlage der äusseren Haut stattgefunden, und man sieht dann von dem Winkel, welcher zwischen Basis der Unterlippe und Bauchfläche des verschmolzenen vorderen Maxillenpaares liegt, zwei doppelte, fadenartige Verdickungen der Chitinhaut über die Seitentheile der Letzteren gegen den Rücken hin ziehen (Fig. 85. 87); *Leuckart* hat sie vor Kurzem in einer Notiz über die Larvenzustände der Musciden<sup>1)</sup> erwähnt und gefunden, dass sie nur dem Jugendzustande der Larven zukommen, bei der ersten Häutung aber einer complicirteren Zeichnung von feinen Chitinleisten Platz machen. Eine besondere physiologische oder morphologische Bedeutung lässt sich ihnen nicht zuschreiben, sehr wohl dagegen einer anderen Bildung, welche ebenfalls erst jetzt auf der dorsalen Fläche des Kopfsegmentes sich zeigt. Es sind dies zwei Paar sehr kleine, tasterartige Hervorragungen, deren hinteres ein kurzer Zapfen auf halbkugliger Basis ist, das vordere nur aus einer kreisförmig abgestutzten, sehr niedrigen Papille besteht, auf welcher einige starre kurze Borsten eingepflanzt sind. Beide Gebilde sind als Tastorgane zu betrachten, da beide auf einem subcutanen Ganglion aufsitzen, und zwar entspricht das vordere Paar morphologisch ohne Zweifel den Maxillentastern, während das hintere und mehr dorsal gelegene Paar wahrscheinlich von dem aus den Scheitelplatten gebildeten Theile der Rückenwand seinen Ursprung nimmt und somit die Antennen der Larve vorstellt (Fig. 87 *max* u. *at*). Die ventrale Fläche des Kopfes zeigt in dieser letzten Zeit des embryonalen Lebens noch sehr deutlich ihre Entstehung aus der Verschmelzung paariger Theile durch eine Längsfurche an, welche nach vorn sowohl als nach hinten sich dreieckig erweitert und so die ventrale Fläche in zwei lippenförmige Wülste theilt (Fig. 86 *w*). Diese nach zwei Richtungen zweischenklig auseinanderweichende mediane Rinne führt nach hinten direct in die Mundöffnung, welche von der Bauchseite her durch die Unterlippe bedeckt wird.

In dieser höchst eigenthümlichen Weise wandeln sich die Urtheile

<sup>1)</sup> Archiv f. Naturgesch. 27. Jahrg. Bd. I. S. 60.

des Kopfes zum Kopfsegmente der Larve um. Nur allein das hintere Maxillenpaar verhält sich ähnlich wie bei den übrigen Insecten, indem es zur Unterlippe zusammentritt, alle übrigen Theile entwickeln sich in ganz ungewohnter Weise; die Maxillen, statt paarig an den Seiten des Mundes zu stehen, verwachsen in der Medianlinie und bilden eine Art Oberlippe, an welcher nur die kleinen, tasterartigen Anhänge daran erinnern, dass sie morphologisch einer solchen nicht entspricht; der Theil, aus welchem sonst die Oberlippe sich bildet: der Vorderkopf, verschwindet gänzlich von der Aussenfläche des Körpers und stülpt sich in die Mundspalte ein und ebenso das ganze erste Segment des Kopfes sammt seinen Anhängen, den Mandibeln. Von Letzteren wurde weiter oben bereits im Allgemeinen erwähnt, dass sie zu einem unpaaren Organe verschmelzen, und es ist hier der Ort das Nähere darüber nachzuholen. Sobald dieselben vom Vorderkopf bedeckt und in die Mundspalte eingestülpt worden sind, entziehen sie sich der Beobachtung und es lässt sich nur aus der Lage und Gestalt der ausgebildeten Theile des Kauapparates schliessen, welcher von ihnen seinen Ursprung den Mandibeln verdankt. Die meisten Autoren haben in den paarigen Haken, welche sich im Munde vieler Muscidenlarven vorfinden, die Mandibeln vermuthet<sup>1)</sup>, ich muss dies aber, soweit es wenigstens *Musca vomitoria* betrifft, schon aus dem Grunde für unrichtig halten, weil die fraglichen Haken in der dorsalen Wand des Einganges in den Schlundkopf, und zwar zu beiden Seiten der Mundöffnung liegen, die Mandibeln aber an der Ventralwand, und zwar in der Mittellinie derselben sich vorfinden müssten. *Leuckart* macht in seiner oben bereits angeführten Notiz über die Larvenzustände der Musciden darauf aufmerksam, dass der Hakenapparat der jungen Larve sich anders verhalte als der der einmal gehäuteten, und findet diesen Unterschied darin, dass bei der jungen Larve nur einer, bei der älteren zwei Haken im Munde lägen. Die zwei Haken der Letzteren sind indessen auch schon bei der jungen Larve vorhanden, *Leuckart* beschreibt sie auch als »Chitinleisten, an die sich am Vorderrande eine Anzahl kleiner Zähnen anschliesst«, allerdings aber sind sie bei der jungen Larve relativ kleiner als in späterer Zeit, wenn sie auch bereits die Gestalt selbstständiger, an der Spitze hakig umgebogener Stäbe besitzen. Was die Fresswerkzeuge der jungen Larve charakterisirt, ist der von *Leuckart* erwähnte unpaare Haken; dieser fehlt der älteren Larve und dieser ist es, der seine Entstehung der Verschmelzung der Oberkiefer verdankt. Es geht dies unzweifelhaft aus seiner Lage hervor, er liegt in der Mittellinie der ventralen Schlundwand, und ebenso sehr aus seiner Gestalt, welche sehr deutlich eine Zusammensetzung aus paarigen Stücken erkennen lässt. Ich spare eine genaue Beschreibung des Kauapparates auf die Entwicklungsgeschichte der Larve und gebe hier

1) Siehe z. B. *Milne-Edwards* in: *Leçons de l'anatomie comparée*. T. 5. p. 534.



nur Einzelheiten, soweit sie zum Verständniss des Ganzen nothwendig sind. Der ausgebildete Hakenapparat besteht im Wesentlichen aus drei Theilen: dem Gestell (Fig. 93 *gs*), dem zahnartigen, unpaaren Haken (*md*) und den vordersten, paarigen, zu Seiten des Mundeinganges liegenden, hakig im rechten Winkel nach aussen umgekrümmten Chitinstäben (*vh*). Mit einziger Ausnahme des unpaaren, den Mandibeln entsprechenden Zahnes sind alle diese Theile nichts weiter als Cuticularbildungen. Das Gestell, seinerseits wieder aus zwei Theilen zusammengesetzt, ist eine partielle Verdickung der Intima des Schlundkopfes, wie sich an Embryonen aus etwas früherer Zeit leicht nachweisen lässt (Fig. 101). Man erkennt hier, wie das Gestell das Lumen des Schlundkopfes auskleidet, und wie die braune Färbung seiner einzelnen Platten und Stäbe ganz allmählich sich in die helle Intima hineinverliert. Auch für die paarigen Haken fällt der Nachweis ihrer cuticularen Natur nicht schwer, da dicht vor denselben noch sieben oder acht ganz eben solche Haken in abnehmender Grösse sitzen, die sich nur durch den Mangel eines Stiels und durch eine hellere Färbung von jenen unterscheiden und welche offenbar Cuticularbildungen sind. Demnach besitzt also nur die junge Larve wirkliche Mandibeln, die aber zu einem Stück verschmolzen sind und bei der ersten Häutung abgeworfen werden, ohne sich wieder zu erneuern. Die Larve bedarf aber auch keiner kauenden oder beissenden Mundtheile, da sie nur Flüssiges oder Halbflüssiges zu sich nimmt, der unpaare Zahn dient ihr vor Allem zum Anritzen der Eihüllen und sodann wahrscheinlich um sich in den Körper einzubohren, auf welchen die Eier gelegt worden waren. Auch die paarigen Haken werden mehr zur Ortsbewegung gebraucht, als direct zur Nahrungsaufnahme, die Larve schlägt sie in weiche Körper ein und zieht den Leib nach.

Während so der Kopf und der mit ihm zusammenhängende Hakenapparat seine vollendete Ausbildung anstrebt, wachsen die dorsalen Ränder der Ursegmente gegen die Mittellinie hin und schliessen den Rücken. Es entstehen auf diese Weise elf vollständige Segmente, die zugleich, entsprechend der steten Verkleinerung des Kopfes, im Längendurchmesser zunehmen und zwar vor Allem das erste von ihnen, oder, wie ich es von jetzt an nennen werde: das zweite Segment (das Kopfsegment als erstes betrachtet), welches auch noch während des Larvenlebens stets eine etwas grössere Länge behauptet als die übrigen Segmente. Die Schliessung des Rückens scheint in etwas anderer Weise wie bei den Insecten mit durch Ruptur entstandenen (regmagenen) Keimstreif zu erfolgen, indem die dünne Zellenlage, welche von der Bildung des Keimstreifens an die Spalte zwischen den Rändern desselben bedeckte, selbstständig sich verdickt und zur Bildung der dorsalen Wand der Segmente beiträgt. Ich schliesse dies daraus, dass die Ränder der Ursegmente, wenn sie sich schon bedeutend einander genähert haben, undeutlich werden, streifenartige Verdickungen auf den Spaltraum aus-

schicken, während dieser allmählich seine frühere gelbliche Färbung verliert und schliesslich die Fortsetzung der Querfurchen zwischen den Segmenten auf sich erkennen lässt.

Die Entstehung der Stigmenfurche auf dem Rücken des zwölften (letzten) Segmentes wurde oben bereits geschildert. Die Stigmen selbst erscheinen im Beginne der dritten Entwicklungsperiode als zwei halbkuglige, in der Mittellinie zusammenstossende Vorsprünge, welche sich auf der Rückenfläche des Segmentes in der Stigmenfurche erheben (Fig. 88 u. 89 *stw*). Sie sind anfangs von bedeutender Grösse und verkleinern sich nach Maassgabe ihrer vorschreitenden Ausbildung. In der jungen Larve ragen sie nur noch wenig über die Haut hervor und tragen in ihrer Mitte zwei nierenförmig eingeschnittene, braungelbe, schräg gegen die Mittellinie gerichtete Chitinringe, innerhalb deren die mit den Tracheenstämmen communicirende Spalte liegt (Fig. 93 *st*). Die Afteröffnung (Fig. 89 u. 90 *a*) befindet sich auf der unteren Kante des oben bereits beschriebenen zapfenförmigen hinteren Endes des Segmentes (*aw*), und ist seitlich von kleinen rundlichen Wülsten begrenzt. Das Hinterende ist im Ei dicht an die Dotterhaut gepresst und lässt sich in seiner eigentlichen Gestalt erst nach dem Ausschlüpfen erkennen. Ehe ich aber auf die äussere Gestalt der jungen Larve näher eingehe, schalte ich hier meine Beobachtungen über Anlage und Ausbildung der inneren Organe ein, des Darmtractus, Nervensystems, der Respirations- und Circulationsorgane, sowie der äusseren Haut mit den Muskeln.

### Darmtractus.

Die Bildung der beiden zuleitenden Darmtheile, des Vorder- und Hinterdarmes fällt noch in die zweite Entwicklungsperiode, und ihr folgt die Bildung des Mitteldarmes auf dem Fusse nach. Der Dottersack lässt sich erst dann isoliren, wenn bereits eine Zellenlage um ihn her gebildet ist, so dass man über die Art der Entstehung dieser Zellen auch hier im Unklaren bleibt. Vorder- und Hinterdarm bilden sich wie bei Chironomus um vorgebildete Spalten, der Mitteldarm als Dottersack auf der Oberfläche der noch nicht in Zellen umgewandelten Dottermasse. Anfänglich durchzieht die Axe der drei Darmtheile den Embryo in gerader Linie, Vorder- und Hinterdarm sind kurze, gerade Schläuche, der Mitteldarm besitzt eine eiförmige Gestalt (Fig. 75), später wachsen Erstere in die Länge, der Mitteldarm verschmälert sich, wird ebenfalls zu einem dünnen Schlauch (Fig. 79), und schliesslich füllen Chylusmagen und Darm in mannichfachen Windungen gelagert die Bauchseite des Embryo, während der Oesophagus die gestreckte Lage des Vorderdarmes beibehält (Fig. 80). Sehr charakteristisch ist es, dass das Längenwachsthum von einer Verdünnung der Wandungen begleitet ist; die anfangs in mehrfacher Lage lose aufeinander geschichteten Zellen rücken auseinander,

platten sich gegenseitig ab und stellen schliesslich eine einfache Lage polygonaler Zellen vor, welche an ihrer inneren Fläche eine structurlose Intima abscheiden, auf ihrer äusseren erst nachträglich von der Muskulatur und von Tracheen überzogen werden.

Im jüngsten Stadium, welches zur Beobachtung kam (Fig. 75), lässt sich der Vorderdarm nur stückweise isoliren als ein cylindrischer Strang lose aufeinandergehäufter kugliger Embryonalzellen in dessen Innern ein spaltförmiges Lumen sichtbar war. Etwas später findet sich schon die Andeutung einer Gliederung (Fig. 94); der Zellenstrang ist in die Länge gewachsen, an seinem vorderen Ende sitzt ihm, im rechten Winkel abgehend, die Anlage des Saugmagens an (*sm*), während sein hinteres, in den Mitteldarm übergehendes Ende eine conische Verdickung (*prv*) zeigt: die Anlage des Vormagens. Die Zellen messen 0,045—0,047 Mm. im Durchmesser. Das Lumen des Oesophagus lässt sich deutlich, wenn auch nicht tief in den Saugmagen hinein verfolgen, der — der Hauptsache nach ein solider Zellenklumpen — im grössten Durchmesser 0,45 Mm. misst.

Etwas später scheiden die Zellen, während sie noch immer die Kugelgestalt so ziemlich beibehalten, eine structurlose Intima aus, welche als gestreckter Schlauch und ohne wellenförmige Biegung das Lumen auskleidet (Fig. 95 *int*). Der Saugmagen hat an Grösse bedeutend zugenommen und besitzt eine mehrfach geschichtete dicke Zellenwand. Sehr hübsch lässt sich die Bildung des Vormagens beobachten (*prv*), der nichts Anderes ist als eine Intussusceptio des Oesophagus. In Fig. 95 hat die Einstülpung bereits begonnen, der eingestülpte Theil ragt als conischer Zapfen in das erweiterte Lumen und die Intima liegt in der durch die Einstülpung gebildeten Falte mit ihrer inneren Fläche aneinander. Die Gestalt des Proventriculus ist noch cylindrisch. Kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve hat der Vormagen eine beinahe kuglige Gestalt (Fig. 96), der Oesophagus ist bedeutend in die Länge gewachsen, während er an Durchmesser von 0,076 auf 0,039 Mm. abgenommen hat, und seine Wandung nur noch aus einer einfachen Lage von Zellen besteht. Im Vormagen reicht das eingestülpte Stück des Oesophagus bis zur Basis des Chylusmagens und endet hier mit trompetenförmig erweitertem Lumen. Die aufeinanderliegenden Flächen der Intima (*int*) erscheinen als eine einzige dunkle Linie. Man unterscheidet jetzt vier Schichten, wenn man von der ganz oberflächlich gelegenen und ungemein dünnen Muskelschicht absieht, die um diese Zeit bereits begonnen hat sich zu entwickeln. Die zwei inneren sind die beiden aneinanderliegenden Wandungen des eingestülpten Oesophagus, die beiden äusseren haben sich aus der von Anfang an verdickten Wand, in deren Lumen die Einstülpung erfolgte, gebildet. Eine jede dieser beiden letztgenannten Schichten besteht zu dieser Zeit noch aus einer einfachen Lage von Zellen, welche entsprechend der kuglig gewölbten äusseren Fläche des Proventriculus vorn und hinten am kürze-



sten sind und von beiden Seiten her gegen die Mitte an Länge zunehmen. Die innere Schicht bleibt immer einfach und hat bereits begonnen einen eigenthümlichen histologischen Charakter anzunehmen, der in späterer Zeit sich noch mehr ausbildet und in einer auffallenden Klarheit und einem matten, hellen Ansehen sich ausdrückt. Diese Schicht, welche man versucht sein könnte als Knorpelgewebe der Insecten zu bezeichnen, besteht auch während der Larvenzeit aus nur einer Lage grosser Zellen, wogegen die äussere jetzt schon einzelne Zellen mit doppeltem oder mit eingeschnürtem Kern aufweist, eine Hindeutung auf die später eintretende Theilung der Zellen und Bildung einer mehrfachen Schichtung. Am Oesophagus selbst wie am Proventriculus sind die kugligen Vorragungen einzelner Zellen verschwunden, die Zellen haben sich abgeplattet, eine polygonale, prismatische Form angenommen und auf ihrer äussern Fläche eine sehr feine Cuticularschicht abgeschieden.

Mitteldarm. Im frühesten Stadium besitzt der Mitteldarm als Dottersack eine eiförmige Gestalt, nimmt fast drei Viertel der Eibreite ein, und reicht vom zweiten bis zum zwölften Segment (Fig. 75). Es ist dieselbe Form, welche *Leuckart* bei *Melophagus* beschrieb, dessen Darmtractus während der ganzen Larvenzeit auf dieser sehr niedrigen Stufe der Ausbildung stehen bleibt. Isolirbar ist der Dottersack in diesem Stadium nur in einzelnen Stücken, seine Wandung besteht aus kugligen Zellen, welche viele dunkle Dotterkörner enthalten und in mehrfacher Lage vorhanden sind. In der dritten Entwicklungsperiode streckt sich der Dottersack zum Chylusmagen und bildet eine schräg in der Bauchhöhle gelagerte Schlinge (Fig. 79), und noch ehe die übrigen inneren Organe ganz vollendet sind, ehe z. B. die Tracheen mit Luft gefüllt sind, und die Haken der Mundwerkzeuge eine dunkle Färbung angenommen haben, ist bereits der grösste Theil der im Mitteldarme eingeschlossenen Dottermasse zum Aufbau der Organe verwandt worden, und der Chylusmagen hat im Verhältniss zur Körpergrösse seine definitive Länge erreicht (Fig. 80). Derselbe ist dann schlauchförmig und bildet mehrere grosse Schlingen, die bis in's elfte Segment herabsteigen; sein Lumen ist mit Dotter gefüllt und seine Wandung besteht aus doppelter Lage polygonaler, häufig mit Dotterkörnchen gefüllter Zellen. Mehrmals habe ich deutlich im Innern des unverletzten und bewegungslos in seiner Eihülle liegenden Embryo partielle, wellenförmig fortschreitende Einschnürungen des Darmes und Chylusmagens gesehen, und bei der Präparation contrahiren sich einzelne Stellen bis auf ein Viertel ihres vorherigen Durchmessers, so dass der Dotter ganz ausgetrieben und das Lumen auf's Aeusserste verengt wird. Es ist also unzweifelhaft, dass eine Muskelschicht bereits gebildet ist, und bei genauer Kenntniss der Darmmuskulatur der Larve gelingt es auch feine, den Darmtractus umspinnende blasse Fasern zu sehen, auf die ich wieder zurückkommen werde. Wie im Vorder-, so bildet sich auch im Mitteldarme eine struc-

turlose Intima, und eine feine, nicht isolirbare cuticulare Ablagerung auf der äusseren Oberfläche.

Schon früh zeigen sich am vorderen Ende des Mitteldarms vier kurze, etwas zugespitzte, lappige Anhänge (Fig. 94 *bl*) ohne Lumen, solide Zellenconglomerate. Sie sind die Anlage vier schlauchförmiger Blinddärme, welche dem Vorderende des Chylusmagens der Larve ansitzen. Sie bieten ein besonderes Interesse, weil sich an ihnen nachweisen lässt, dass, den Ansichten mehrerer Forscher entgegen, die drüsigen Anhänge des Darms bei den Insecten in ganz ähnlicher Weise entstehen, wie bei den Wirbelthieren, d. h. nicht durch plötzliche Abspaltung in ihrer ganzen Länge aus dem sog. tiefen Keimblatte, sondern durch Auswachsen, oder wenn man will Ausstülpn der Darmwand. Von unbedeutenden conischen Hervorragungen wachsen die Blindschläuche zu einer Länge von 0,24—0,42 Mm. heran und besitzen vor dem Ausschlüpfen der Larve eine Länge von 0,57 Mm., während ihr Dickendurchmesser in demselben Maasse von 0,064 auf 0,043 und 0,039 Mm. herabsinkt (Fig. 94, 95 und 96). Die ausgebildeten Blindschläuche bestehen aus einer einfachen Lage polygonaler Zellen (Fig. 96 *bl*), deren Wandung, wie später zu zeigen sein wird, sich nach allen Richtungen hin verdickt, ohne aber eine selbstständige Cuticula, sei es nach innen (als Intima) oder nach aussen, abzuscheiden.

Wie am vorderen Ende des Mitteldarmes die Blinddärme, so wachsen am vorderen Ende des Hinterdarmes die *Malpighi'schen* Gefässe hervor. Wenn es auch nicht gelang, so frühe Entwicklungsstadien von diesen zur Anschauung zu bringen, wie von jenen, so glaube ich doch dieselbe Entstehungsweise für sie in Anspruch nehmen zu müssen. Es geht dies aus dem histologischen Bau, den sie während ihrer Entwicklung besitzen, mit Sicherheit hervor. Im frühesten Stadium, in welchem mir ihre Isolirung im Zusammenhang mit dem Darme gelang, bildeten sie kurze und dicke, solide Zellenstränge (Fig. 98), deren je zwei in der Nähe der Einmündungsstelle zu einem Strange (*a*) zusammentraten. Wenn auch nicht mit Sicherheit behauptet werden kann, dass die Gefässe in ihrer ganzen Länge intact erhalten gewesen seien, so zeigt doch das Verhältniss zwischen der Dicke dieser Zellenstränge und der der ausgebildeten *Malpighi'schen* Gefässe in Verbindung mit der Thatsache, dass eine lebhafte Vermehrung der den Strang zusammensetzenden Zellen stattfindet, dass eine sehr beträchtliche Verlängerung die weitere Ausbildung der Gefässe begleiten muss. Wie die Wände des Darmes und wie die Blindschläuche des Chylusmagens, so erleiden auch die *Malpighi'schen* Gefässe im Laufe ihrer Entwicklung eine beträchtliche Verdünnung. Ihr anfänglicher Durchmesser von 0,065 Mm. sinkt später bis auf 0,029 Mm. herab. Die Zellen der primitiven Stränge zeichnen sich dadurch aus, dass sie fast sämmtlich zwei Kerne enthalten (Fig. 99 *A*), also kortpflanzungserscheinungen darbieten. Später kommt dies so wenig vor,

als am ausgebildeten Gefäss, welches nicht durch Vermehrung seiner Zellen, sondern durch Vergrösserung derselben wächst. Gleichzeitige Vermehrung der Zellen und Verringerung der Dicke des Organes setzen ein Wachsthum desselben in die Länge voraus. Sehr auffallend ist an den *Malpighi'schen* Gefässen die Umwandlung eines mehrschichtigen Zellenstranges in einen von einfacher Zellenlage gebildeten cylindrischen Schlauch zu verfolgen. Fig. 99 *A, B* u. *C* geben hiervon eine Anschauung und zeigen zugleich, wie schon während der embryonalen Entwicklung die Thätigkeit der Gefässe beginnt, und dunkle Secretkörner sich in den Zellen derselben ablagern. Cuticula und Intima sind hier, wie bei den Blindschläuchen als selbstständige Häute nicht erkennbar, wenn auch der scharfe Saum der Zellen gegen das Lumen und nach aussen hin auf eine dünne Ablagerung auf ihrer Oberfläche schliessen lässt.

Der eigentliche Darm entwickelt sich ganz analog dem Oesophagus, erfährt nur eine viel bedeutendere Verlängerung als jener, legt sich mehrfach in Schlingen (Fig. 80 *d*), und verdünnt sich zugleich von 0,14 Mm. auf 0,07 Mm.

Es wurde oben schon peristaltischer Bewegungen der Därme Erwähnung gethan, und dieselben in Zusammenhang gebracht mit ungewein feinen und blassen, den Darm umspinnenden Ringfasern. Diese Fasern finden sich auch am Oesophagus und Proventriculus, und an letzterem Orte bemerkte ich eine sehr dünne Lage ganz kleiner Kerne, von denen aus die Circulärfasern über die Oberfläche des Organes hinliefen. Nur am Rande liessen sich diese entdecken, nicht auf der Fläche, was bei ihrer geringen Grösse und der störenden Opacität der darunter liegenden Zellschichten nicht verwundern kann. Diese kleinen, dicht beisammen liegenden Kerne, umgeben von einer geringen Menge blasser, homogener, contractiler Substanz lassen vermuthen, dass die Bildung der Darmmuskeln nach demselben Modus vor sich geht, wie ich es später von den übrigen Muskeln zeigen werde und für die Muskeln der Imagines der Insecten bereits an einem andern Orte nachzuweisen suchte<sup>1)</sup>. Wenn es auch nicht möglich ist auf die zunächst sich aufdrängende Frage nach dem Ursprunge jener kleinen, muskelbildenden Kerne eine positive Antwort zu geben, so möchte doch soviel feststehen, dass dieselben nicht aus den Zellen, welche die Darmwand zusammensetzen, hervorgehen. Ich glaube, dass die Muskelanlagen von aussen auf die Darmoberfläche hinaufwachsen, wie wir dasselbe später von den Tracheen sehen werden. Die Gründe, welche mich zu dieser Ansicht bestimmen, sind vor Allem gewisse, bisher unbekannt gebliebene Verbindungen der Muskellage des Darmes mit den Flügelmuskeln des Rückengefässes, sodann aber der Umstand, dass eine Umwandlung der äussersten Zellschicht der embryonalen Darmanlage in muskelbildende kleine Kerne thatsächlich nicht stattfindet.

1) Zeitschr. f. rat. Medicin. 3. Reihe. Bd. XV. S. 66.



Die Speicheldrüsen der Larve sind zwei lange, schlauchförmige, an der Ventralseite der Leibeshöhle gelegene Organe, deren Wandungen aus einfacher Lage grosser sechseckiger Zellen bestehen, und deren Ausführungsgänge in einen gemeinschaftlichen Gang zusammenstossend an der Bauchseite des Schlundkopfes, dicht hinter der äussern Mundöffnung in den Schlund münden. Ueber ihre Bildung besitze ich keine Beobachtungen, jedoch können sie ihrer Mündungsstelle halber nicht als Auswüchse des Vorderdarmes betrachtet werden, und werden vermuthlich als selbstständige Organe angelegt. Am Ende der dritten Entwicklungsperiode sind sie bereits vollkommen ausgebildet, ihr Durchmesser beträgt dann 0,079 Mm., derjenige der einzelnen, sie zusammensetzenden Zellen 0,008—0,013 Mm. Die Ausführungsgänge besitzen eine einfache Lage kleinerer, und weniger regelmässig gestalteter Zellen, und eine elastische Intima, welche sehr ähnlich der Intima der Tracheen feine spiralige Verdickungen zeigt.

### Tracheen.

Die Wissenschaft besitzt bereits seit längerer Zeit eine ausführliche Arbeit über die Entwicklung der Tracheen von *H. Meyer*<sup>1)</sup>, und es könnte überflüssig scheinen, noch einmal auf denselben Gegenstand näher einzugehen, wenn nicht *Meyer's* Beobachtungen an nicht sehr günstigen Objecten angestellt worden wären, so dass, abgesehen von Irrthümern, mannichfache Lücken in der Beobachtung blieben. Dazu kommt, dass der genannte Forscher die jüngsten Entwicklungsstadien überhaupt nicht gesehen hat, da er seine Beobachtungen nicht an Eiern, sondern an jungen Raupen und Ichneumonidenlarven anstellte.

Die Larve von *Musca* besitzt ein sehr ausgebildetes Tracheensystem, welches während der embryonalen Entwicklung so vollständig sich ausbildet, dass es noch vor erfolgtem Ausschlüpfen der Larve bis in die feinen Aeste hinein mit Luft erfüllt ist. Die Entstehung der Tracheen lässt sich daher im Ei von *Musca* vortrefflich verfolgen.

Wie *Meyer* bereits bemerkt hat, entstehen die Stämme der Tracheen auf andere Weise als die feinen Endverzweigungen, welche zu den Organen treten. Was zuerst die Stämme betrifft, so unterliegt es keinem Zweifel, dass dieselben als solide, dicke Stränge kugliger Embryonalzellen angelegt werden, es drängt sich aber hier wieder die Frage auf, welche schon bei Gelegenheit der *Malpighi'schen* Gefässe besprochen wurde, ob diese primären Zellenstränge von einem Punkte aus hervorstossen, oder in ihrer ganzen Länge auf einmal angelegt werden. *Leuckart*<sup>2)</sup> hat sich für Letzteres entschieden, glaubt sogar die Abspaltung

1) Ueber die Entwicklung des Fettkörpers der Tracheen und der keimbereiten Geschlechtstheile bei den Lepidopteren in dies. Zeitschr. Bd. I S. 175.

2) Entwicklung der Pupiparen. S. 79.

des Tracheenstammes aus der tiefen Zellenlage des Embryo direct wahrgenommen zu haben, und ich kann ihm insoweit beistimmen, als mir ein Hervorwachsen von einem Punkt aus in dem Sinne, dass die Verlängerung der Stränge von der Bildung neuer Zellen abhängig wäre, undenkbar scheint. Es lässt sich auch leicht nachweisen, dass an der Stelle, an welcher die Tracheenstämme entstehen, vorher schon formlose Zellenmassen sich befunden haben, dass also jene sich durch allmähliche Gruppierung dieser zu Strängen consolidirt haben. Bei den Pupiparen beginnt nach *Leuckart* die »Ablösung der zwei Rückentracheenstämme aus demjenigen Theil, welcher der Rückenwand des Chylusmagens aufliegt« in der Mitte des letzteren, und breitet sich von da zunächst nach der hintern Körperseite bis zur Stigmentasche aus, mit der das Ende des Zellenstrangs sodann in Verbindung tritt. Bei *Musca* verhält es sich umgekehrt, die Bildung der Stämme geht von der Stigmenfurche aus, und setzt sich von da nach vorn fort, auch wird nicht nur ein Stamm angelegt wie bei *Melophagus*, wo während der ganzen Embryonalzeit, ja bis zur Geburt das Tracheensystem aus einer einfachen Luftröhre besteht, sondern zu gleicher Zeit mit dem Stamm entwickeln sich auch die Aeste erster und zweiter Ordnung und so fort, bis nach kurzer Zeit das ganze Tracheensystem in seiner Grundform angelegt ist. Diese erste Anlage erfolgt um Einiges später, als die des Darmcanals; im frühesten zur Beobachtung gekommenen Stadium zogen von der Gegend der Stigmenfurche dicke Stränge aus lose zusammengefügt kugligen Embryonalzellen nach vorn, und liessen sich nur eine kurze Strecke weit von der Hauptmasse der tiefen Zellenlage trennen, mit welcher sie durch unförmliche, unbestimmt abgegrenzte, aus vielfachen Zellenlagen bestehenden Seitenästen zusammenhingen. Etwas später gelingt es zuweilen die Stämme mit einer Menge ihnen anhängender Aeste, die sich in Form und Lage sehr wohl als das spätere Tracheennetz erkennen lassen, zu isoliren, und je später man untersucht, um so weiter erstrecken sich die Verästelungen gegen die Peripherie hin. Es wird daraus klar, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen einer Differenzirung (Ablösung *Leuckart's*) aus vorhandnen Zellenmassen und dem eigentlichen Wachsen nicht vorhanden ist; in beiden Fällen beginnt die Bildung an einem Punkt, und strahlt unter fortwährender Vermehrung des Baumaterials, der Zellen, von da gegen die Peripherie hin aus, ohne dass sich sagen liesse, wie viele von den in die Tracheenstränge eintretenden Zellen bereits vorgebildet waren, und wie viele erst nachträglich entstanden. Die Zellen, aus welchen diese Stränge zusammengesetzt sind, messen etwa 0,020 Mm. im Durchmesser, enthalten einen, nicht selten auch zwei Kerne und einen feinkörnigen, blassen, selten mit Fetttropfchen vermischten Inhalt. Sobald sich ein System von zusammenhängenden Strängen isoliren lässt, sind dieselben nicht mehr solid, sondern enthalten bereits, wenigstens die grösseren, ein schmales Lumen, in welches die lose

aneinandergefügteten Zellen der Wandung kuglig vorspringen (Fig. 97 *Ab*). Dicht vor dem Stigma, an der Stelle, an welcher ein anastomotischer Ast quer von dem einen zum andern Stamm hinläuft, beträgt die Dicke der letzteren 0,085 Mm., der Durchmesser des Lumens 0,017 Mm. Das Lumen ist mit klarer Flüssigkeit gefüllt, und zeigt bereits eine besondere Begrenzung in einer geringen Verdickung der ihm zugewandten Zellenwände.

Sehr bald nimmt diese Verdickung, oder vielmehr Auflagerung an Mächtigkeit zu, es bildet sich eine dünne structurlose Intima, welche als zarte Doppellinie auf den Zellen hinzieht und ihre Abhängigkeit von diesen durch genaue Anschmiegung an ihre kugligen Vorsprünge kund giebt (Fig. 97 *A a, b, c*). In dem Maasse als sich die Intima verdickt, verlieren die Zellen ihre Selbstständigkeit, ihre aneinanderstossenden Wände verschmelzen, und bald umgiebt den inzwischen bedeutend erweiterten Hohlcyylinder der Intima eine gleichmässige Schicht eines Gewebes, dessen Entstehung aus Zellen sich nur noch an der regelmässigen Stellung der kugligen Kerne erkennen lässt (Fig. 97 *B*). Erst wenn sich die wellenförmige Biegung der Intima ganz verloren hat, und dieselbe ein gerades, cylindrisches Rohr darstellt, beginnt eine feine, blasse Querstreifung sich an ihr bemerklich zu machen (Fig. 97 *B int*), die sich immer deutlicher zu dem bekannten und vielbesprochenen Spiralfaden gestaltet, einem Gebilde, welches, wie *Leydig* gezeigt hat, keine Selbstständigkeit besitzt, sondern nur aus partieller Verdickung der ursprünglich gleichmässigen Intima besteht. Die Idee *Meyer's*, der die Spirale für Sprünge der Intima, hervorgebracht durch den Lufteintritt hielt, widerlegt sich durch die Thatsache, dass die Spiraltouren längst vorhanden sind, ehe Luft eintritt. Somit bestätigt sich die Richtigkeit der von *Leydig*<sup>1)</sup> gegebenen Darstellung der histologischen Structur der Tracheen auch von Seiten der Entwicklungsgeschichte, und die alte Annahme von drei Häuten, welche von *Meyer* sowohl, als auch kürzlich noch von *Milne Edwards*<sup>2)</sup> festgehalten wurde, muss aufgegeben werden. Zur Entstehung der Intima lassen sich leicht sehr instructive Bilder gewinnen. In Fig. 97 hat die Verschmelzung der Zellen in dem Stämmchen (*a*) bereits begonnen, die einzelnen Zellen springen nach innen nur wenig noch vor, und die Intima stellt eine ziemlich gestreckte Wellenlinie dar, während sie an dem Seitenzweige (*b*) zwischen den einzelnen kugligen Zellenvorsprüngen scharfe Einschnitte zeigt, und an dem secundären Zweige (*c*) ein eigentliches Lumen noch nicht vorhanden ist, die Zellen aber an der der Axe des Stranges zugekehrten Fläche bereits deutlich (in der Natur wenigstens, die Zeichnung giebt es nur sehr unvollkommen wieder) mit einer sehr feinen, stark lichtbrechenden Cuticularschicht überzogen sind. Dadurch erledigt sich auch die von *Leuckart* aufgeworfene Frage, ob das blinde

1) Lehrbuch der Histologie S. 386.

2) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris 1857. T. II. p. 161.



Ende der Intima sich beim Wachstume der Tracheenäste allmählich vor-schiebe, dahin, dass ein blindes Ende nicht vorhanden ist, sondern ganz allmähliche Uebergänge von der fertigen cylindrischen Intima bis zu dicht aneinander liegenden Zellen stattfinden, deren innere Flächen bereits eine dünne Intima ausgeschieden haben.

Wenn also auch die elastische Membran für die spezifische Function der Tracheen ohne Zweifel die wichtigste ist, und deshalb wohl »die eigentliche Tracheenmembran« genannt werden kann (*Meyer*), so ist sie genetisch doch keineswegs das Primäre, und ebensowenig entspricht sie histologisch einer Zellenmembran, oder ist die äussere Haut ein »accessorisches Gebilde«, und kommt nur an den grösseren Stämmen vor (*Meyer*). Im Gegentheil enthält, wie wir gesehen haben die sog. Zellgewebsscheide oder Peritonealhülle die primären Elemente der Trachee, sie fehlt deshalb auch nirgends, sondern überzieht die kleinsten Aestchen, wie die grossen Stämme, einzig in ihrer Dicke wechselnd, die beim Embryo und der jungen Larve von *Musca* im Verhältniss zur Weite des Lumens steht. Die sehr bedeutenden Dickenunterschiede werden dadurch hervorgebracht, dass die stets nur in einer Lage vorhandenen Zellen an den Stämmen dicht gedrängt liegen bleiben, während sie an den kleineren Aesten weiter auseinanderücken, so dass der äussere Contour wiederum eine langgestreckte Wellenlinie darstellt, in deren Bergen die Kerne. Je feiner die Zweige, um so weiter auseinander liegen die Kerne der Peritonealhülle, welche sodann überall aus einer äussern, sehr feinen, structurlosen Membran besteht, dem Reste der zu einer Haut verschmolzenen Zellmembranen, und einem feingranulirten Inhalt, in welchem die Kerne (Fig. 97 C a).

Die zu den Organen tretenden Endigungen der Tracheen bilden sich als Fortsetzungen der feinen Zweige, jedoch auf andere Weise als diese, indem ihre Intima nicht auf der Oberfläche von Zellen abgelagert wird, sondern in deren Innerem entsteht. *Meyer* giebt dies bereits an, wenn er auch, seiner Abbildung nach zu schliessen<sup>1)</sup>, den Vorgang selbst nicht beobachtet, sondern nur spätere Stadien gesehen hat, in denen die Zellennatur der Tracheenzelle längst geschwunden war. Am günstigsten für die Beobachtung sind die Tracheenstämmchen, welche an den Seiten des Schlundkopfs herlaufen, und zu diesem eine Menge feiner Zweige absenden. Die kugligen Zellen der Stammtrachee treiben Ausläufer, wachsen in die Länge und nehmen eine spindelförmige Gestalt an, man findet dann das ganze Stämmchen ringsum besetzt mit langschwänzigen Zellen, welche sich durch Kerntheilung vermehren, und in ihrem Innern ein feines elastisches Röhrchen ablagern: die Intima (Fig. 97 C u. D). Während diese an den grösseren Tracheen als Ausscheidung auf der Oberfläche von Zellen, also als Cuticularbildung entsteht, bildet

1) Diese Zeitschr. Bd. I Taf. XIII Fig. 6.

sie sich hier durch partielle Umwandlung des Zelleninhalts. In der jungen Larve finden sich diese feinsten Endigungen mit Luft gefüllt, und lassen deutlich ihre Lage innerhalb spindelförmiger Zellen erkennen, welche zuweilen noch mehrere blasse Ausläufer treiben und dadurch sternförmig werden (Fig. 97 E). Die Ablagerung des elastischen Röhrchens geschieht nur selten gerade in der Axe der Zelle, meist biegt es sich, dem Kern ausweichend, von einer Seite schraubenartig auf die andere hinüber, und zuweilen findet sich sogar eine von der Form der Zelle ganz unabhängige rankenartige Torsion desselben (Fig. 97 bei s). Letzteres bestätigt die Vermuthung *Semper's*, der knotenartige Verschlingungen eines feinsten Tracheenröhrchens innerhalb einer gemeinschaftlichen structurlosen Membran fand, und glaubte, dass der ganze Knoten auf einmal in einer Zelle entstanden sei, ohne dass es ihm gelingen wollte durch Beobachtung seine Vermuthung zur Gewissheit zu erheben<sup>1)</sup>.

Innerhalb von Zellen entstehen sämtliche Endzweige, sowohl die zu den Fettkörperlappen treten, als auch diejenigen welche den Darmtractus umspinnen und die Nervencentren versorgen. Ich glaubte anfangs, dass die Endigungen der Tracheen nur aus einer elastischen Haut bestünden, welche dann etwa von den Zellen des Parenchyms ausgeschieden werden, also gewissermassen in den Spalten des Gewebes entstehen konnte, dem ist aber nicht so. Nicht nur binden sich diese Endreiser keineswegs an die Grenzen der Parenchymzellen, laufen gelegentlich mitten über diese weg etc., sondern es lässt sich direct erweisen, dass überall, wo ein Netz von Tracheenenenden auf einem Organe vorkommt, dasselbe durch Vermittlung spindelförmiger Zellen entstanden ist. Am ganzen Darmtractus einer frisch ausgeschlüpften *Musca*-Larve hängen in ziemlich grossen Abständen von ihren Stämmen abgerissene, spindelförmige, sehr blasse Zellen, in deren Innerem ein mit Luft gefülltes, feines elastisches Röhrchen liegt. Sehr häufig finden sich zwei Kerne in den Zellen, welche bei weiterem Wachsthum auseinanderücken, und die Centren zweier mit ihren Enden zusammenhängender spindelförmiger Zellen darstellen. Uebrigens wachsen die Enden der Tracheen nicht nur durch Kernvermehrung, sondern sie treiben selbstständig zahlreiche Ausläufer, die sich wiederum verzweigen, anastomosiren etc., ohne dass zuerst neue Zellen gebildet würden. Die Endausbreitung des Tracheennetzes ist in der jungen Larve eine unverhältnissmässig viel geringere, als später, wo alle innern Organe, die jetzt kaum die ersten Anfänge eines Tracheennetzes besitzen, von einem solchen dicht umstrickt sind. Hieraus geht hervor, dass der grösste Theil des Respirationssystems der Larve indirect durch Auswachsen schon vorhandener Aestchen sich gebildet hat.

Eine Continuität der feinen Tracheen mit dem Fettkörper, wie ihn

1) Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. VIII. S. 328.

*Leydig* annimmt<sup>1)</sup>, der einen directen Zusammenhang zwischen der Peritonealhülle der Trachee und den Zellen des »Bindegewebes« statuirt, muss ich für die Larve von *Musca* wenigstens entschieden in Abrede stellen. Die Tracheen treten immer nur auf die Oberfläche der Organe, niemals in die Zellen derselben, wie schon daraus hervorgeht, dass ausser den Bildungszellen der Tracheen und wahrscheinlich der Nerven überhaupt keine Zellen mit Ausläufern, und keine Anastomosen zwischen Zellen vorkommen. Ich sah oft in der jungen Larve lange Ausläufer spindel- und sternförmiger Zellen, in deren Innerem lufthaltige, elastische Röhrchen lagen, sich frei durch die Leibeshöhle nach dem Fettkörper oder einem andern Theil hin ausspannen (Fig. 97 E), immer aber endigten diese Tracheen mit feiner Spitze auf der Oberfläche der Organe.

Zwei bis sechs Stunden vor dem Ausschlüpfen der Larve füllen sich die Stämme und grössern Aeste der Tracheen mit Luft; nach Maassgabe ihrer histologischen Ausbildung folgen die kleinen Zweige und Endverzweigungen nach, die Füllung der letzteren geschieht meist erst nach dem Ausschlüpfen. Ich habe mehrfach die auffallende Beobachtung gemacht, dass diese Füllung auch dann vor sich geht, wenn das Ei sich im Wasser entwickelte, und halte diese Thatsache für nicht bedeutungslos, da sie zeigt, dass die Tracheen der in der Luft lebenden Insecten ganz ebenso, wie der im Wasser lebenden Larven (*Phryganeen*, *Tipulaceen*) die Fähigkeit besitzen »aus dem Wasser die Luft abzusecheiden«. Diese Fähigkeit beruht, wie ich glaube, einfach darauf, dass die elastische Haut der Tracheen für Flüssigkeiten undurchdringlich ist, eine Eigenschaft, die schon für die erste Füllung mit Luft nothwendige Vorbedingung scheint. Während der Entstehung der Tracheen ist ihr Lumen mit klarer Flüssigkeit gefüllt, welche fortwährend von Neuem durch die dünne Intima eindringt, nach Maassgabe der Erweiterung des Lumens durch das Wachstum. Sobald nun durch Dickenzunahme und Ausbildung ihrer specifischen Natur die Intima für Flüssigkeit undurchdringlich wird, muss an Stelle des Wassers Luft eintreten, vorausgesetzt dass die Vergrösserung des Lumens noch anhält. Dabei ist es ganz gleichgültig, ob die Luft direct durch die Stigmen eindringt, oder in der umgebenden Flüssigkeit aufgelöst enthalten ist. Das Gesamtvolum der Tracheenlumina nimmt nun bis zum Ausschlüpfen fortwährend zu, da sich von den Stämmen gegen die Peripherie hin immerfort neue Aeste bilden und die vorhandenen sich erweitern. Offenbar wird auf alle Punkte des Röhrensystems ein gleicher Druck von aussen einwirken, durch welchen in dem für Flüssigkeit noch durchgängigen Theile diese, in demjenigen aber, welcher kein Wasser mehr durchlässt, Luft eintreten muss. Es wird sonach die primär vorhandene Flüssigkeitsmenge so lange zunehmen, bis die elastische Haut der Stämme für Flüssigkeit impermeabel wird, sodann aber

1) Lehrbuch der Histologie S. 387 Fig. 200.



durch die eintretende Luft immer weiter gegen die Endigungen der Tracheen hinausgeschoben werden, wie denn auch in der That zuerst die Stämme und später die Aeste zweiter, dritter, vierter Ordnung sich mit Luft füllen. Dass am Ende der embryonalen Entwicklung, wo nur die feinsten Tracheen noch keine Luft enthalten, das Gesamtvolum der noch Flüssigkeit enthaltenden Röhren dem Gesamtvolum der vor Beginn des Luftintrittes vorhandenen Intimaröhren gleichkomme, ist allerdings kaum anzunehmen, und es muss wohl eine Resorption der Flüssigkeit in den letzten Spitzen der Tracheen zu Hülfe kommen, um auch hier den Luftintritt zu ermöglichen; denkbar wäre es aber auch, dass die um diese Zeit eintretende Bewegung der Larve einen grösseren Druck auf die Stämme ausübte, und so die Luft in die feinen Endigungen hineinpresste.

### Fettkörper.

Auch der Fettkörper bildet sich bereits im Ei, wenigstens sind die ihn zusammensetzenden Lappen angelegt, wenn ihnen auch der charakteristische Inhalt, das Fett, noch mangelt, und sie noch nicht die Ausdehnung besitzen, wie später. Auf die gröbere anatomische Structur werde ich bei Beschreibung der Larvenentwicklung zurückkommen, hier nur das Histologische. Die Lappen des Fettkörpers bilden sich direct aus der tiefen Zellschicht des Embryo, und bestehen ganz aus denselben kugligen Embryonalzellen, wie die Tracheenstränge. In der jungen Larve sind diese zu regelmässigen Sechsecken abgeplattet, besitzen einen ovalen Kern und einen klaren, nur sparsam mit blassen Körnern versetzten Inhalt. Eine Intercellularsubstanz mangelt ganz, und tritt auch in späterer Zeit nicht auf, und so vermag ich keinen besondern Vortheil darin zu erkennen, dieses reine Zellengewebe mit dem Bindegewebe der Wirbelthiere, welches sich gerade durch das Vorherrschen der Intercellular- oder Internuclearsubstanz charakterisirt, in eine histologische Gruppe zu vereinigen. Ob functionell eine so grosse Uebereinstimmung zwischen beiden Geweben besteht, dass ein gemeinsamer Name zu rechtfertigen ist, und ob überhaupt bei den Insecten ein dem Bindegewebe der höheren Thiere entsprechendes Gewebe existirt, denke ich bei einer andern Gelegenheit zu besprechen.

### Nervensystem.

Das Nervensystem wird bei *Musca* wahrscheinlich um dieselbe Zeit angelegt, wie bei den Tipuliden d. h. nur um wenig später als das Nahrungsrohr, die Isolirung desselben durch Präparation gelingt aber erst in der dritten Periode. Es besitzt dann eine der definitiven bereits sehr ähnliche Gestalt, d. h. es besteht aus einem zapfenförmigen, die

Bauchganglienkeite repräsentirenden Strang, welcher vorn vom Oesophagus durchbohrt wird, und auf der Rückenseite desselben zu zwei symmetrischen Hälften des oberen Schlundganglions, eine jede von beinahe kugliger Gestalt, anschwillt. Die Grössenverhältnisse der einzelnen Theile sind jedoch noch sehr verschieden von denen der Nervencentren der Larve. Die Länge des ganzen Nervenstranges beträgt 0,73 Mm., während kurz vor dem Auskriechen der Larve nur noch 0,49 Mm.; es findet also eine Verkürzung um fast die Hälfte der ursprünglichen Länge statt. Die Pupiparen bilden hier das Mittelglied zwischen Tipuliden und Musciden, bei ihnen<sup>1)</sup> besteht das Nervensystem des Embryo aus einer Reihe von den Segmenten entsprechenden Knoten, ähnlich wie bei Chironomus, später aber rücken diese Knoten dichter zusammen, die Ganglienkeite verkürzt sich und stellt schliesslich eine keulenförmige Masse dar, an welcher indessen die Zusammensetzung aus einzelnen Knoten durch scharfe Einschnitte kenntlich bleibt. Bei Musca sind solche Einschnitte auch in den frühesten Stadien nicht vorhanden. Vermuthlich bildet sich auch hier das Nervensystem aus der tiefen Lage der Keimwülste, welche sich aber jedenfalls nicht in ihrer ganzen Länge an seiner Bildung betheiligen. Letzteres ist indessen auch bei Chironomus nicht der Fall, wo wir im letzten Segment ebenfalls kein Ganglion entstehen sahen. Es ist dies ein neuer Beweis gegen die Theorie Zaddach's, dass für jedes zur Zeit der Bildung des Nervensystems noch selbstständige Segment auch ein Ganglion gebildet würde. Der Nervenstrang liegt beim Embryo im vierten und fünften Segment (Fig. 80 *gstr*), und reicht anfänglich bis ins sechste Segment hinein, der Oesophagus tritt mit seinem hintern Theile durch den Schlundring, so dass das obere Schlundganglion (*sg'*) dem Proventriculus wie ein Sattel aufliegt, und nach vorn bis gegen den Schlundkopf hinreicht. Es steht demnach nichts im Wege, sobald man die Bildung des Schlundkopfs durch Einstülpung des Vorderkopfs und der Kopfwülste kennt, sich die Entstehung des Schlundringes aus den auseinanderweichenden und den Vorderdarm zwischen sich nehmenden vordern Enden der Keimwülste entstanden zu denken; der Nachweis eines solchen Bildungsmodus kann aber hier nicht geführt werden.

Die histologische Structur des centralen Nervensystems ist sehr einfach und bleibt sich im Wesentlichen während der embryonalen Entwicklung und auch später noch gleich. Zellen von kugliger Gestalt, in keiner Weise besonders ausgezeichnet, ohne Ausläufer und ohne bestimmte gegenseitige Anordnung setzen massenweise beisammen liegend den Nervenstrang zusammen, und sind umhüllt von einer feinen, structurlosen Hülle, welche wohl als Ausscheidungsproduct der oberflächlichen Zellenlage zu betrachten ist. Die Zellen besitzen einen sehr hellen Inhalt und geben dadurch dem Nervenstrang eine gegen die übrigen

1) Leuckart, Entwicklung d. Pupiparen S. 79.

Organe etwas abstechende, weissliche Färbung; sie messen 0,012—0,015 Mm. im Durchmesser, sind also im Verhältniss zu den die Keimwülste ursprünglich zusammensetzenden Zellen klein zu nennen, und besitzen einen ovalen klaren Kern von 0,010 Mm. Durchmesser.

Die Nerven entspringen von den Schlundganglien und den Seiten des Bauchstrangs; über ihre histologische Entstehung besitze ich nur sehr wenige Beobachtungen, nach welchen sie wahrscheinlich durch spindelförmiges Auswachsen einzelner Zellen entstehen, innerhalb deren sich sodann die Axencylinder bilden. In einigen Fällen sah ich Nerven von dem Bauchstrange seitlich abgehen, welche noch deutlich sich als spindelförmige Zellen mit einem oder mit zwei dicht beisammenliegenden Kernen erkennen liessen.

### Haut und Muskeln.

Es wurde oben erwähnt, dass in der zweiten Entwicklungsperiode die Trennung der embryonalen Zellenmasse in eine oberflächliche und tiefe Schicht erfolgt. Während sich aus der letzteren Darm, Nervencentren und Respirationssystem bilden, entsteht aus ersterer der grösste Theil der Muskeln und die äussere Haut. Der innere Theil fällt der Muskelbildung zu, und nur die äusserste Zellenlage wird zur Haut, d. h. zu der Zellenschicht, welche auf ihrer Oberfläche die Chitinhaut abscheidet. Sie wurde bisher bald nach ihrer morphologischen Bedeutung als Epidermis (*Gegenbaur*<sup>1)</sup>) bezeichnet, bald als Epithel der Haut, bald nach einer vielleicht sehr richtigen Analogie als Corium<sup>2)</sup> oder auch als chitinogene Schicht (*Leuckart*, *Claparède*<sup>3)</sup>) und als subcutane Zellenschicht. Alle diese Bezeichnungen haben ihre Uebelstände, und ich möchte daher den Namen *Hypodermis* vorschlagen, der soviel mir bekannt, noch nicht vergeben, und deshalb noch fähig ist, eine Specialbedeutung anzunehmen. Die Hypodermis besteht beim Embryo von *Musca* aus regelmässig sechseckigen, platten Zellen, welche eine einfache ununterbrochene Lage bilden, sehr ähnlich einem vollkommen ausgebildeten Pflasterepithel, und welche niemals miteinander verschmelzen, wie dies von *Claparède* für die Spinnen, von *Baur*<sup>4)</sup> für den Flusskrebs angegeben wird. Die Cuticula, welche von diesen Zellen ausgeschieden wird, ist farblos, sehr dünn, aber ziemlich fest, und bildet an verschiedenen Stellen vorragende Leisten, kurze Borsten und dornartige Stacheln, welche bei Gelegenheit der äussern Körperform der Larve näher beschrieben werden sollen.

In welcher Weise die Umwandlung der grossen Embryonalzellen in

1) Grundzüge d. vergleich. Anatomie, Leipzig 1859. S. 199.

2) *Leydig*, Lehrbuch d. Histologie S. 114.

3) A. a. O. S. 71.

4) Ueber den Bau der Chitinsehne am Kiefer der Flusskrebse, Arch. f. Anat. u. Phys. 1860. S. 113.



die sehr kleinen muskelbildenden Kerne geschieht, lässt sich durch Beobachtung nicht feststellen, möglich, dass die vielkernigen Zellen, deren ich oben bei Gelegenheit der Fortpflanzungsweise der Embryonalzellen gedachte, auf die Muskelbildung bezogen werden müssen. Für diese Annahme spricht einigermassen das Vorkommen derselben, indem sie nicht in allen Theilen der Embryonalanlage, sondern hauptsächlich in der Nähe der Peripherie sich vorfinden, zumal am Vorderende in der Gegend des muskelreichen Schlundkopfes, zweitens aber auch das Vorkommen ähnlicher vielkerniger, wenn auch viel kleinerer Zellen in den Muskelanlagen von Puppen anderer Dipteren (*Chironomus* und *Simulia*, siehe meinen Aufsatz »Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes etc. in Zeitschr. f. rat. Med. 3 Reihe Bd. XV. S. 66 ff.). Gerade die ersten Anlagen der Muskelprimitivbündel lassen sich im Ei von *Musca* nicht wohl isoliren, dennoch kann kein Zweifel sein, dass sie genau auf dieselbe Weise entstehen, wie ich von den Muskeln der Puppen am angegebenen Orte geschildert habe, und wie in der zweiten Abtheilung der vorliegenden Arbeit noch genauer besprochen werden soll. Am besten isoliren sich die Muskeln des Schlundkopfes. Sie stellen cylindrische Schläuche von circa 0,034 Mm. Durchmesser vor, bestehend aus einem structurlosen, feinen Sarcolemma, welches mit einer klaren, nicht flüssigen, sondern zähen, festweichen Masse gefüllt ist. In diese Grundsubstanz sind massenweise, und ohne bestimmte Anordnung sehr kleine Kerne (Durchmesser 0,0054—0,0086 Mm.) eingebettet, mit klarem Inhalt und stark lichtbrechendem Nucleolus. Von einer Querstreifung ist noch keine Spur vorhanden, dennoch contrahiren sich die Muskeln bereits, vermitteln das Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei, und entwickeln sich erst während der Larvenzeit zu den bekannten Formen des Arthropodenprimitivbündels. Ihre weiteren Metamorphosen bleiben deshalb der Darstellung der Larvenentwicklung vorbehalten. Sobald die Trennung der oberflächlichen Zellschicht in Hypodermis und Muskeln stattgefunden hat, lässt sich das Verhältniss beider Theile zu einander am unverletzten, in seiner Eihülle befindlichen Embryo ganz wohl erkennen. Die Hypodermis (*hy*) erscheint im Profil als ein Band von gleichmässiger Dicke (etwa 0,034 Mm.), zusammengesetzt aus kleinen (Durchmesser 0,015 Mm.) viereckigen Zellen, denen eine feine, durch dunkeln doppelten Contour kenntliche Cuticula aufliegt: die Chitinhaut. Wenn die von Segment zu Segment laufenden, in doppelter Lage vorhandenen Längsmuskeln sich zusammenziehen, hebt sich die Hypodermis in wellenförmiger Biegung von ihnen ab und ein leerer Raum zwischen ihnen lässt beide um so deutlicher hervortreten (Fig. 400).

#### Rückengefäss.

An die Haut und die Muskeln würde sich naturgemäss die Bildung des Rückengefässes anschliessen, falls es möglich wäre, über seine Ent-

stehung etwas zu eruiren. Aus seiner Lage in der Larve, wo es die Mittellinie des Rückens einnimmt, eine Stelle, die von den Muskeln der Haut frei bleibt, lässt sich schliessen, dass es hier an Stelle der letzteren aus der tiefen Lage der oberflächlichen Zellschicht sich bildet. Während der embryonalen Entwicklung gelingt es nicht, dasselbe zur Anschauung zu bringen, an jungen Larven habe ich mehrmals den hintern Theil desselben recht hübsch beobachten können. Er contrahirte sich 56 Mal in der Minute.

### Der Act des Ausschlüpfens und die äussere Körperform der jungen Larve.

Wenn die Tracheen mit Luft gefüllt sind, und das Kaugestell mit seinen Haken eine dunkle Färbung erhalten hat, nehmen die Bewegungen des Embryo an Häufigkeit und Intensität zu, die Leibessegmente ziehen sich zusammen und dehnen sich wieder aus, der Schlundkopf, und mit ihm das Kaugestell wird vor- und zurückgeschoben, und der mittlere zahnförmige Haken (die verschmolzenen Mandibeln) gegen die Eihaut angedrückt. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelingt es der Larve einen Riss in die Dotterhaut zu machen (das Chorion war künstlich entfernt worden), der Riss erweitert sich durch das Nachdrängen des Körpers, und das junge Thier kriecht aus. Eine eingehende Beschreibung der Larve verspare ich auf die Darstellung der spätern Entwicklung, hier nur kurz das Hauptsächliche über die äussere Körperform. Die junge Larve hat in vollkommen ausgestrecktem Zustand eine Länge von etwa 2 Mm., ist also länger als das Ei (1,4 Mm.), was daher rührt, dass die Leibessegmente sich im Ei bis auf einen gewissen Grad fernrohrartig ineinanderschieben, das erste sogar sich fast vollständig in das zweite zurückzieht.

Die Larve (Fig. 93) ist drehrund, walzig, von hinten nach vorn an Dicke allmählich abnehmend; die zwölf Segmente sind sehr gleichmässig gebildet, und bieten mit Ausnahme des ersten und letzten von aussen wenig Eigenthümliches dar. Der Vorderrand eines jeden ist zu einem wulstigen Ringe verdickt, welcher mit mehreren Reihen kurzer, rückwärts gerichteter, dornartig mit breiter Basis und scharfer Spitze versehener Stacheln besetzt ist, einer für die Locomotion der Larve sehr wichtigen Vorrichtung. Dem ersten Segmente (Kopfsegment) fehlt dieser Ringwulst, sein vorderer Rand ist quer abgestutzt und in der Mittellinie herzförmig eingeschnitten, sowohl auf dem Rücken, als auf dem Bauche, eine Andeutung seiner Entstehung durch Verschmelzung paariger Theile, der vordern Maxillen und der Scheitelplatten. An der Bauchseite liegt die Mundöffnung, eine flache dreieckige Grube, deren Schenkel nach vorn gegen die Mittellinie laufen, um wieder auseinander zu biegen und so zwei flache Hügel darzustellen, auf welchen je ein schwarzer

Chitinhaken liegt (in Fig. 93, welches die Larve vom Rücken her zeigt in *vh* angedeutet), dessen Schaft lang und gerade, dessen Spitze kurz in rechtem Winkel nach aussen gebogen ist; sie wurden bereits oben erwähnt, so wie auch die vor ihnen sitzenden ganz ähnlichen aber ungefärbten sieben bis acht kleineren Zähne. Die Mundöffnung ist in der Ruhe von unten her durch die Unterlippe bedeckt. Aus dem Winkel zwischen dieser und den seitlichen Schenkeln der Mundgrube entspringen jederseits die oben bereits erwähnten vier fadenartigen, hellen Chitinleisteichen, von denen je zwei parallelaufend im Bogen nach aussen ziehen. Die vordere quer abgestutzte Fläche des Kopfes besitzt einen obern und einen untern Rand, deren jeder an der Seite eine scharfe, rechtwinklige Ecke bildet, die obern gehören den Scheitelplatten, die untern den Maxillen an. In jeder der vier Ecken liegt ein Ganglion von kugliger Gestalt, auf ersteren sitzen die den Antennen entsprechenden Taster auf, auf letzteren die Maxillentaster (Fig. 93 *gls* und *gli*). Die Ganglien selbst bestehen aus structurloser Hülle und einem Inhalt von klaren Zellen; die beiden Ganglien einer Seite werden aus einem gemeinschaftlichen Nervenstämmchen versorgt, welches sich in geringer Entfernung von ihnen theilt und leicht zu erkennen ist.

Diese vier Ganglien sind die einzigen Sinnesorgane der Larve, da sonstige Vorsprünge der Haut mit Nerven nicht in Verbindung stehen, und Augen gänzlich fehlen.

Die junge Larve besitzt nur zwei Stigmen, welche auf dem Rücken des zwölften Segmentes liegen (Fig. 93 *st*). Die obere Fläche desselben ist schräg abgestutzt, und stellt eine nach hinten und oben sehende schildförmige Platte dar, deren Ränder in mehrere kurze Zipfel ausfahren. Auf dieser Fläche, nahe dem obern Rande liegen die zwei Stigmen dicht an der Mittellinie. Unterhalb dieser Stigmenplatte endet das Segment in eine schmalere, gegen die Bauchfläche gerichtete, einem Ambos nicht unähnliche papillöse Hervorragung, auf deren unterer, quer abgestutzter Fläche der After mündet. Auch hier sind die Ecken mit kurzen Hautzipfeln verziert. Ausser den schon beschriebenen Auswüchsen und Hervorragungen der Haut finden sich nur unbedeutende cuticulare Bildungen. Die ganze Oberfläche der Haut ist durch längslaufende Schrunden etwas rauh, stellenweise, so besonders in der Umgebung der Stigmen, finden sich auch stärker ausgeprägte Querrinnen, alle diese Bildungen besitzen indessen wohl nur geringen physiologischen Werth.

---

Die embryonale Entwicklung von *Musca vomitoria* geht ungemein rasch von statten; zwischen der Befruchtung, welche beim Durchgang des Eies durch die Scheide stattfindet, und dem Ausschlüpfen der jungen Larve liegt ein Zeitraum von 17—26 Stunden (im Sommer); hohe



Lufttemperatur beschleunigt die Entwicklung, niedrige hält sie zurück<sup>1)</sup>. Auf die erste Entwicklungsperiode kommen 5—7, auf die zweite 6—9 Stunden und der Rest fällt der dritten Periode zu (6—10 Stunden).

**Erste Entwicklungsperiode:** Eine halbe Stunde, nachdem das Ei gelegt worden ist, zeigt sich am vordern Pol eine dünne Blastenschicht auf der Oberfläche des sich zusammenziehenden Dotters; nach einer ganzen Stunde erscheint eine solche auch am hintern Pol und überzieht von beiden Punkten aus den Dotter. Nach zwei Stunden treten die Kernflecken am ganzen Umfange des Dotters in der Blastenschicht auf und zugleich entstehen die Polzellen. Nach drei Stunden besteht die Keimbaut aus einfacher Lage sechseckig abgeplatteter Zellen, an deren innerer Fläche das innere Keimbautblastem; nach drei und einer halben Stunde beginnt der Dotter an den Polen in die Zellen einzutreten und nach drei und drei viertel Stunden beginnt bereits die Zusammenziehung der Keimbaut, der die Bildung des Faltenblattes und Keimstreifens nachfolgt. Die Trennung des Keimstreifens in die Keimwülste, die Abschnürung des Vorderkopfs, Bildung der Scheitelplatten, der drei Kopfsegmente mit ihren Anhängen, der Mund- und Afteröffnung nimmt die letzte der fünf Stunden der ersten Periode in Anspruch.

**Zweite Entwicklungsperiode, sechste bis elfte Stunde.** Zusammenziehung der Keimwülste, hauptsächlich des Kopftheils derselben, Vorrücken der Kopfanhänge, Abschnüren der Scheitelplatten nach hinten; Bildung der Ursegmente. Die vordern Maxillen wachsen nach vorn und drängen sich zwischen Scheitelplatten und zweites Maxillenpaar, welches, wie auch die Mandibeln in der Mittellinie dicht aneinander liegt. Die Scheitelplatten wachsen auf dem Rücken gegeneinander, und schliessen den Kopf. Trennung der Zellenmasse in oberflächliche und tiefe Schicht, Anlage der drei Darmtheile. Die Periode endet mit der Umbeugung des Vorderkopfs auf den Lippenrand der Kopfwülste.

**Dritte Entwicklungsperiode, zwölfte bis siebzehnte Stunde.** Weitere Umstülpung des Vorderkopfs verbunden mit Vorwärtswachsen der vordern Maxillen, Bildung der Unterlippe; Schliessung der Segmente auf dem Rücken; Verlängerung des Darms, Anlage der Tracheen, der Nervencentren; definitive Ausbildung des Kopfes zum ersten Körpersegment, allmähliches Einstülpfen desselben in das zweite. Trennung der oberflächlichen Zellenschicht in Muskeln und in Hypodermis, welche letztere die Chitinhaut auf sich ausscheidet; Gliederung des Darms in Speiseröhre, Vormagen, Chylusmagen, Darm, Anlage der Speicheldrüsen, der Blinddärme des Chylusmagens, Ausbildung der Malpighi'schen Gefässe. Zwei Stunden, öfters auch längere Zeit vor dem Ausschlüpfen beginnen selbstständige Bewegungen, und kurz darauf tritt Luft in die Tracheenstämme, um von ihnen aus gegen die Peripherie vorzudringen; Ausbildung des Schlundkopfs mit dem Hakenapparat; Ausschlüpfen.

1) Von *Claparède* auch für die Eier der Spinnen bemerkt. A. a. O. S. 4.

### III.

#### Einiges über die Entwicklung des Pulicideneies.

Mit Taf. XI, Fig. 62.

In der Einleitung wurde bereits angedeutet, dass das Ei der Puliciden der Beobachtung nicht besonders günstig ist, das Chorion ist zwar nicht vollkommen undurchsichtig, lässt aber gerade die feineren Verhältnisse, deren Erforschung allein die Mühe einer zusammenhängenden Beobachtungsreihe lohnen würde, nicht erkennen, und spottet jeden Versuches es ohne Verletzung der Dotterhaut zu entfernen. Ich gebe deshalb nur die Abbildung eines einzelnen Stadiums, welche hinreichen wird das Verhältniss klar zu machen, in welchem die embryonale Entwicklung der Puliciden zu der der andern Dipterenfamilien steht.

Fig. 62 stellt einen Embryo von *Pulex canis* dar aus dem Ende der zweiten Entwicklungsperiode. Auf den ersten Blick fällt die grosse Aehnlichkeit mit dem Embryo der Tipuliden auf. Auch hier muss der Keimstreif durch wirkliches Reissen der Keimhaut entstanden sein, da zwischen Schwanzende und Kopf der Dotter frei unter den Eihäuten liegt. Offenbar hatte ersteres früher seine Stellung dicht hinter dem Kopfe gehabt, und würde bei fortgesetzter Zusammenziehung der Keimwülste sehr bald vollständig in den hintern Polraum hineingetreten sein. Während so Gestalt und Lage des Keimstreifens im Ganzen vollkommen den Verhältnissen bei *Chironomus* entsprechen, ist auch die Zusammensetzung der einzelnen Abschnitte eine ganz analoge. Am Kopfe drei paarige Anhänge und der Antennenfortsatz, der hier ebenso deutlich wie dort den Scheitelplatten angehört, der Vorderkopf als einziger unpaarer Theil, zwischen ihm und dem ventralen Schenkel der Kopfwülste die Mundspalte. Die Stellung dieser Theile zu einander ist eine etwas andere, besonders die hintern Maxillen kleben in seltsamer Weise der Oberfläche der Kopfwülste an, und die Scheitelplatten erreichen in keinem Punkte die Mittellinie des Rückens, so dass es fast den Anschein hat, als würden sie hier nicht zur Schliessung des Kopfes verwandt. Die Zahl der Ursegmente des Leibes stimmt mit der der Tipuliden überein, und das letzte (zwölfte) Segment lässt deutlich seine Zusammensetzung aus zwei gegeneinander geklappten Stücken, einem dorsalen und ventralen erkennen, zwischen welche eine feine Dotterspitze eine kurze Strecke weit hineinreicht, ganz wie es in demselben Stadium bei *Chironomus* der Fall ist (vergleiche Fig. 32).

Die gleiche Bildung des Hinterleibes lässt auf eine gleiche Entstehung der Afteröffnung und der Hinterdarmsspalte schliessen, und so würden wir auch hier auf die Annahme eines Faltenblattes geführt, welches bei *Chironomus* die Bildung jener Theile vermittelte. Die Beobachtung ist aber nicht im Stande, über die Anwesenheit eines solchen Aus-

kunft zu geben und wir müssen uns begnügen constatirt zu haben, dass die embryonale Entwicklung der Flöhe derjenigen der Tipuliden am nächsten kommt, dass beide Familien zu denjenigen Insecten gehören, welche sich aus einem Keimstreifen entwickeln, der einem Reissen der Keimhaut seine Entstehung verdankt.

#### IV.

#### Rückblicke und Folgerungen.

Die erste Veränderung am befruchteten Ei der Arthropoden scheint ganz allgemein eine Veränderung der peripherischen Schicht des Dotters zu sein, welche von einer Zusammenziehung der gesamten Dottermasse begleitet ist: es bildet sich ein Keimhautblastem. Dasselbe entwickelt sich nicht überall in so auffallender und charakteristischer Weise, wie bei den Tipulaceen und Phryganeen, und daher mag es kommen, dass dasselbe von vielen Autoren gänzlich übersehen, oder doch nicht in seiner Bedeutung gewürdigt worden ist. Wie bei *Musca* und *Melophagus*, so scheint es auch bei den Spinnen von Dotterelementen dicht durchsetzt zu sein; dass es bei letzteren nicht gänzlich fehlt, geht aus der Beschreibung *Claparède's* hervor, der desselben zwar nicht ausdrücklich erwähnt, jedoch angiebt, dass vom Beginne der Entwicklung an, und also noch vor dem Auftreten der Kerne, die oberflächliche Schicht des Dotters sich physikalisch und vielleicht auch chemisch umwandelt<sup>1)</sup>. Der Umstand, dass der Bildung der Kerne und Zellen die Umwandlung eines Theils des Dotters zu einem Blastem vorhergeht, scheint mir besonders im Gegensatze zu der Zellenbildung durch Dotterfurchung wichtig, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

In dem Keimhautblastem entstehen die Kerne; auch dieser Punkt ist durch die Untersuchungen *Leuckart's* und *Claparède's*, denen sich die meinigen anschliessen, als festgestellt zu betrachten, wenn es auch bis jetzt nicht gelingen wollte, zu einem Abschluss über die Art dieser Entstehung zu kommen. Es liegt hier die Frage nach der Continuität aller organischen Formelemente (Zellen oder Kerne) vor, eine Frage, die mit der nach der Continuität aller lebenden Wesen im genauesten Zusammenhange steht, und gleichsam eine Parallele zu dieser darstellt. Es kann deshalb nicht Wunder nehmen, wenn sich einiger Parteieifer in die Beurtheilung der vorliegenden Thatsachen gemengt hat. »Die Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, dass das Keimbläschen mit der Befruchtung schwinde und somit der Kern der ersten Furchungskugel ein ganz neu entstandenes Gebilde sei, es sind jedoch auch gegentheilige Stimmen laut geworden und haben, namentlich *J. Müller* (bei *Entoconcha mirabilis*) und

1) A. a. O. S. 8.



später auch *Leydig* und *Gegenbaur* Beobachtungen vorgebracht, denen zufolge das Keimbläschen nicht schwinden soll, in welchem Falle der erste Furchungskern als mit demselben identisch anzusehen wäre.« In diesen Worten fasst *Kölliker*<sup>1)</sup> den augenblicklichen Stand der Frage nach dem Zusammenhang zwischen Keimbläschen und Kernen der Embryonalzellen zusammen. Bei den Insecten ist ein solcher Zusammenhang noch niemals beobachtet worden, alle Beobachter stimmen darin überein, dass das Keimbläschen mit der Befruchtung schwinde, *Kölliker* sowohl als *Rathke*<sup>2)</sup>, *Zaddach*, *Huxley* und *Leuckart* konnten in dem gelegten Ei ein Keimbläschen nicht mehr auffinden. Allerdings ist aber dieser negative Beweis für die Unabhängigkeit der entstehenden Kerne vom Keimbläschen keineswegs ausreichend, da ein Uebersehen eines kleinen Bläschens in einer grossen Menge dunklen Dotters auch bei grösster Aufmerksamkeit immer noch möglich ist, und so kann es nicht verwundern, wenn in neuester Zeit *Claparède*, trotzdem auch er in dem gelegten Ei der Spinnen kein Keimbläschen mehr entdecken konnte, dennoch an dem Satz »*omnis cellula e cellula*« festhält, und ohne andere Basis als diesen Satz die feste Ueberzeugung ausspricht, dass die Kerne der Keimhautzellen vom Keimbläschen abstammen (—»*je ne doute pas, que tous ces nucléus ne descendent d'un nucléus ou d'une cellule préexistante, sans doute de la vésicule germinative*«)<sup>3)</sup>. Ich glaube, dass die oben angeführten Beobachtungen über das Entstehen der fraglichen Kerne bei *Chironomus* und *Musca* genügen werden, um diese Frage zur Lösung zu bringen. *Claparède* gelang es nicht über die Art und Weise des Entstehens der Kerne Näheres zu beobachten, er sah nur, wie auf der Oberfläche des Dotters hier und da kleine, sehr klare, kreisrunde Flecken entstanden —»*il ne m'a jamais été possible de les observer avant qu'elles fussent déjà nombreuses et entourées de quelques granules*«. Sie entstehen demnach sehr rasch hintereinander, fast gleichzeitig auf der ganzen Oberfläche des Dotters. Ganz ebenso verhält es sich bei *Musca* und *Chironomus*, nach *Zaddach's* Darstellung, welcher übrigens die Kernflecken für Zellen hielt, bei *Phryganea* und nach *Leuckart* bei *Melophagus*. Sobald dieser Punkt als allgemein gültig feststeht, dass nämlich die Kernflecken zu gleicher Zeit an vielen verschiedenen Punkten der Dotteroberfläche auftreten, so würde ein Zusammenhang dieser Kerne mit dem Keimbläschen nur in der Weise denkbar sein, dass letzteres sich in der Tiefe des Dotters vervielfacht, und dass dann die aus ihm hervorgegangenen Kerne plötzlich durch irgend eine centrifugal wirkende Kraft gleichzeitig an die Oberfläche des Dotters geschleudert würden. Es müssten sich dann, noch vor dem Auf-

1) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, Leipzig 1861 S. 32.

2) Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. (Herausgegeben von Hagen.) Stettiner entomolog. Zeitung. Jahrg. 22, 1861, p. 169.

3) A. a. O. S. 9.

treten der Kernflecke an der Peripherie eine grosse Anzahl von Kernen im Innern des Dotters vorfinden. Dies ist indessen nicht der Fall, wie ich mich durch vielfache Untersuchung der Eier von *Musca* in diesem Stadium überzeugt habe. Es bedarf aber auch eines solchen negativen Beweises nicht, da die Art und Weise, wie die Kerne entstehen, jeden Zweifel an der Unabhängigkeit ihres Entstehens ausschliesst.

Unter unsern Augen treten in dem Blastem helle Flecke auf, die sich isolirt als solide, kuglige Massen einer krystallbellon Gallerte ausweisen (*Musca*), welche ohne scharfe Grenze ganz allmählich in das Blastem übergeht. Die Begrenzung erfolgt erst später, und indem die Aussenschichte der soliden Kugel zu einer Membran erhärtet, wandelt sich das Uebrige zu einer Flüssigkeit um, es entsteht ein Bläschen mit Membran und flüssigem Inhalt. Die Kerne entstehen somit durch eine chemische Differenzirung des Blastems; dasselbe trennt sich in eine gleichmässige Grundsubstanz und in die kugligen Gallertmassen der Kerne, die sich besonders bei *Chironomus* schon durch ihre optischen Eigenschaften (Farblosigkeit und schwaches Lichtbrechungsvermögen) von der Grundsubstanz des Blastems, dem Protoplasma der zu bildenden Zellen auffallend unterscheiden. Ein weiterer chemischer Process, in seiner wahren Natur uns ebenso unergründlich wie der erste, wandelt sodann die soliden Kernkugeln zu Bläschen um, und man kann nicht umbin, eine grosse Aehnlichkeit zwischen dieser Bildung der Kerne und der später erfolgenden Bildung der Zellen selbst durch Trennung des Protoplasma in Membran und Inhalt zu finden. Mit dem Nachweis einer allmählichen Entstehung der Kerne im Blastem ist zugleich festgestellt, dass sie Neubildungen, dass sie nicht Abkömmlinge des Keimbläschens sind.

Wenn ich die Angaben, welche *Leuckart* und *Claparède* über die Bildung der Keimhautzellen der Arthropoden gemacht haben, mit meinen Beobachtungen vergleiche, so scheint mir auch hier ein Schlussresultat nicht mehr fern zu liegen, und selbst die in diesem Punkt unvollkommenen Beobachtungen *Kölliker's* und *Zaddach's*, sowie die in einseitiger Weise ausgebeuteten *Robin's* scheinen nur zu bestätigen, dass die Bildung der Keimhautzellen bei den Arthropoden im Wesentlichen überall auf dieselbe Weise vor sich geht. Um mich *Claparède's* Ausdruck zu bedienen: »die Kerne wirken wie Attractionscentren«, das Blastem zieht sich kuglig um sie zusammen und zerfällt in primäre Zellen. Bei den Arachniden zeichnet sich diese Zusammenziehung weniger durch stark vorspringende, kuglige Vorrugungen aus, als vielmehr durch die Ansammlung der im Blasteme vorhandenen Dotterkörner um den Kern; bei den Insecten beginnt schon während der Entstehung der Kerne das Blastem sich wellig zu erheben. Die aus dieser freien Zellenbildung hervorgegangenen Zellen theilen sich, und der ersten Theilung folgt eine zweite bald nach. Die Zellmembran bildet sich erst spät, durch

Umwandlung der Rindenschicht des Protoplasma, mit der eine Verflüssigung des Inhaltes Hand in Hand geht. In allen diesen Punkten stimmen die Beobachtungen *Claparède's* mit den meinigen überein; handelt es sich darum theoretisch diese Thatsachen zu verwerthen, so scheint mir kein Grund vorzuliegen, eine ganz neue Art der Zellenbildung durch Knospung zu statuiren, wie dies von *Robin* geschehen ist, sondern wir werden einfach sagen, dass die Zellen der Keimhaut bei den Insecten (wahrscheinlich bei den Arthropoden im Allgemeinen) durch freie Zellenbildung entstehen, wir werden zurückgeführt zu der Theorie der Zellenbildung, welche die Entdecker der Zelle, *Schleiden* und *Schwann* bereits vor zwanzig Jahren als allgemein gültig verkündigten, welche später durch *Bergmann* und *Henle* zur sogenannten Theorie der Umhüllungskugeln ausgebildet wurde, und welche auch jetzt wieder einiger Modificationen bedarf, um den Thatsachen ganz gerecht zu werden. Nicht nur muss mit *Bergmann* die Ansicht *Schwann's*, dass die Zellenmembran sich früher als der Zelleninhalt unmittelbar um den Kern bilde, dahin abgeändert werden, dass dieselbe ein Product, sei es der partiellen Umwandlung oder der Ausscheidung des Zelleninhaltes ist, auch die »Ansammlung des Blastems um den Kern« geschieht nicht dadurch, dass sich feine Körnchen aus flüssiger Grundsubstanz allmählich um den Kern anhäufen. Das Blastem ist eine festweiche, zähe Masse, welche durch das Auftreten der Kerne plötzlich in Kernterritorien zerfällt. *Robin* ist vollkommen im Recht, wenn er behauptet, die Zellen der Keimhaut entstünden nicht durch Dotterfurchung, er irrt aber, wenn er diese Behauptung für neu hält, da im Gegentheil alle Forscher, welche über Entwicklung der Arthropoden arbeiteten, eine wirkliche Dotterfurchung geläugnet haben. So *Kölliker*<sup>1)</sup>, *Zaddach*<sup>2)</sup>, *Rathke*<sup>3)</sup>. *Leuckart*, und ihm schliesst sich neuerdings *Claparède*<sup>4)</sup> an, glaubte allerdings eine Aehnlichkeit zwischen der Dotterfurchung und der Zellenbildung im Insectenei zu erkennen, er glaubte, »dass die Vorgänge der Zellenbildung im befruchteten Insectenei sich aufs engste anschlössen an die gewöhnlichen Erscheinungen des embryonalen Zellbildungsprocesses.«<sup>5)</sup> *Leuckart* wie auch *Claparède* leitete diese Ansicht aus Beobachtungen an Eiern ab, an welchen das Vorhandensein einer selbstständigen Blastemschicht nur schwer zu erkennen ist, und Beide betrachteten die Gruppierung des mit Dotterkörnchen dicht durchsetzten Blastems um die Kerne als eine Anhäufung von Dottermasse. Unter dieser Voraussetzung liegt es freilich sehr nah, die Bildung der Keimhautzellen als eine oberflächliche Dotterfurchung zu betrachten. Hat man sich aber, wie dies an Tipulideneiern sehr leicht ist, überzeugt, dass

1) De prima insectorum genesi, S. 2.

2) Entwicklung des Phryganideneies, Abschnitt I.

3) Stud. zur Entwicklungsgeschichte d. Insekten.

4) Recherches sur l'évolution des araignées, S. 40.

5) Entwicklungsgeschichte d. Pupiparen, S. 66.



nicht der Dotter selbst die Kerne umhüllt, sondern eine von ihm durchaus verschiedene Blastemschicht, so können die primären Keimhautzellen nicht mehr als Anläufungen von Dotter um centrale Kerne betrachtet werden, und diese Aehnlichkeit mit den Furchungskugeln schwindet. Ich will übrigens nicht verkennen, dass in der That beide Processe der Zellenzeugung eine grosse Verwandtschaft zueinander besitzen, ja dass ihnen offenbar gleiche vitale Kräfte zu Grunde liegen müssen. Offenbar ist die anziehende Kraft der Kerne in beiden Fällen das *primum movens* der Zellenbildung. In beiden Fällen wird eine gegebene Menge von Material plötzlich in Portionen getheilt, entsprechend den als Centren fungierenden Kernen. Die kugelige Zusammenziehung des Blastems um massenweise und gleichzeitig auftretende Kerne muss auf die nämlichen unbekannten Attractionskräfte des Kernes zurückgeführt werden, wie die successive Abschnürung der Furchungskugeln. Trotz dieser Aehnlichkeit zwischen beiden Arten der Zellenzeugung bleibt es doch nothwendig, beide als durchaus differente Vorgänge anzusehen, und ich bin um so mehr geneigt Nachdruck darauf zu legen, dass die Zellenbildung im Ei der Artropoden nicht durch Dotterfurchung, sondern durch freie Zellenbildung in formlosem Blastem zu Stande kommt, als viele der bedeutendsten Forscher in neuester Zeit dahin neigen, die freie Zellenbildung ganz ins Reich der Fabel zu verweisen.

Ganz auf dieselbe Weise wie die Zellen der Keimhaut entstehen die in ihrer Bedeutung so räthselhaften Polzellen, welche nach der Angabe Robin's<sup>1)</sup> (dessen *globules polaires*) eine allen Thieren, die sich aus dem Ei entwickeln, zukommende Erscheinung sind. Claparède erwähnt ihrer für die Spinnen nicht, und ob die Polzellen der Insecten, welche, soweit wir bekannt, früher noch nicht beobachtet wurden, in eine Linie zu stellen sind mit den längst bekannten »Richtungsbläschen« der Mollusken Eier, scheint mir sehr zweifelhaft. Nach Balduz<sup>2)</sup> sind letztere nichts, als ausgeschiedene Tropfen des *Liquor vitelli*, sind ohne alle Bedeutung für die Entwicklung des Embryo, und die neuesten Untersuchungen Leuckhardt's<sup>3)</sup> theilen ihnen keine bedeutungsvollere Rolle zu. Bei den Insecten lässt es sich wenigstens feststellen, dass sie wirkliche Zellen sind. Die später mit den Zellen der Keimhaut zusammentretenden *Chironomus*, wenn freilich ihre eigentliche Bedeutung auch hier vollkommen unklar bleibt.

Robin gründet auf sie seine Theorie von der Entstehung der Keimhautzellen *par gemination*, und lässt sie als solide Kugeln entstehen, in

<sup>1)</sup> Mem. sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques arthropodes. Compt. rend. Tom. 34. S. 426.

<sup>2)</sup> Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schnecken Ei, Arch. f. Naturgesch. 1844. S. 187.

<sup>3)</sup> Recherches d'embryologie comparee sur le developpement de la Truite, de Linné et du Limnée. III. Partie. Ann. des scienc. nat. Sér. 4. Zool. T. XVII. 1861.

denen erst nachträglich sich ein Kern bildet. Dass nicht die Zellen das Primäre sind, sondern die Kerne, dass von diesen die Zellenbildung ausgeht, ist dem französischen Forscher gänzlich entgangen.

Die Keimhaut besteht bei allen Insecten, wahrscheinlich bei allen Arthropoden aus einer einfachen Lage von Zellen. Mit den Beobachtungen, welche ich selbst in dieser Beziehung an verschiedenen Tipuliden und Musciden gemacht habe, stimmen die Angaben *Zaddach's* für die Phryganeen, *Leuckart's* für die Pupiparen und *Chopard's* für die Spinnen vollkommen überein. Eine mehrfache Zellenlage kommt erst dann zu Stande, wenn der Keimstreif gebildet wird. Ob auch die oben beschriebene, eigenthümliche Art des Längenwachstums der Keimhautzellen auf Kosten einer innern, neu sich bildenden Blastemschicht allgemein der Bildung mehrfacher Zellenlagen vorausgeht, müssen weitere Beobachtungen lehren.

**Keimstreif.** Es scheint bei den Arthropoden allgemeines Gesetz zu sein, dass nur die Bauchseite des Embryo direct aus der Keimhaut hervorgeht, und der Rücken erst secundär entsteht, dass der Embryo sich nicht aus einer geschlossenen Zellenblase, sondern aus einem bandartigen Zellenstreifen entwickelt, mit einem Wort dass ein Keimstreif gebildet wird. Wenn wir von den spärlichen und wohl nicht ganz feststehenden Angaben einer Entwicklung ohne Keimstreif absehen, so lässt sich aus den hier mitgetheilten Beobachtungen der Schluss ziehen, dass der Keimstreif der Arthropoden auf zwei verschiedene Arten sich bildet, entweder durch Reissen der Keimhaut, oder dadurch, dass ein Theil von ihr sich verdickt und scharf abgrenzt, während der Rest vorläufig indifferent bleibt, und an der Bildung der Urtheile des Embryo keinen Antheil nimmt. Es kann hienach ein regmagener und ein aregmagener Keimstreif unterschieden werden, je nachdem derselbe durch Reissen der Keimhaut entstanden ist oder nicht. In beiden Fällen scheint die Entstehung des Keimstreifens aufs genaueste zusammenzuhängen mit dem Auftreten eines oberflächlichen Blattes, des Faltenblattes; die Ausbreitung desselben bestimmt die Grenzen des Keimstreifens. Beim regmagenen Keimstreifen tritt dies weniger hervor, da hier die ganze Keimhaut in die Bildung des Keimstreifens eingeht, und somit die Grenzen des Faltenblattes mit den Rändern der zerrissenen Keimhaut zusammenfallen. Die Grenzen des Keimstreifens springen deshalb hier sehr in die Augen, sind aber beim aregmagenen Keimstreifen ganz ebenso scharf vorhanden. Ich halte die verschiedene Genese desselben nicht für essentiell, finde vielmehr die Ursache derselben in ziemlich nebensächlichen, fast möchte ich sagen zufälligen Verhältnissen. Die Nothwendigkeit eines Reissens der Keimhaut scheint mir durch die Lage des zu bildenden Keimstreifens und diese wiederum durch die Länge desselben im Verhältniss zur Grösse des Eies bedingt, es handelt sich hier um eine Oekonomie des gegebenen Raumes. Die Ränder eines Keim-

streifens, dessen beide Enden (Kopf und Schwanz) dicht aneinander liegen oder gar untereinander hingeschoben werden wie z. B. bei *Simulia* (siehe die Abbildungen *Kölliker's*) können nicht durch eine Membran zusammenhängen, da sie zur Bildung eines Rückens und einer Leibeshöhle später auseinander rücken müssen. Die Grösse des Eies wird zwar immer in bestimmtem Verhältniss zur definitiven Grösse des Embryo stehen, nicht aber zur Länge des Keimstreifens. Das Verhältniss zwischen diesem und der Länge des ausgebildeten Embryo und also auch der des Eies ist keineswegs immer dasselbe, und hängt vor Allem von der grösseren oder geringeren Ausbildung des Kopfes und seiner Anhänge ab. Weniger von den Thoracalanhängen, und gar nicht von der Anzahl der persistirenden Abdominal- und Postabdominalsegmente, da diese nicht so reducirt und verschoben werden können als die Kopfsegmente und deshalb die Grösse des Eies von vornherein auf sie berechnet sein muss. Bei *Chironomus* wird fast die Hälfte der ursprünglichen Länge der Keimwülste zur Bildung des Kopfes verwandt, bei *Musca* nur ein viel kleinerer Theil derselben, bei ersterem besitzt die Larve einen hornigen Kopf und einen vollständig ausgebildeten Kauapparat, bei letzterer verkümmern die Kopfanhänge grossentheils, und der Kopf schrumpft zum kleinsten Körpersegment zusammen. Je vollkommener die Ausbildung des Kopfes in der Larve, um so grösser wird im Verhältniss zum Körper die Anlage desselben im Embryo sein. Ebenso bedingen Thoracalsegmente, von welchen Beine entspringen sollen, eine grössere Ausdehnung in ihrer ersten Anlage als andere, wie aus den Abbildungen *Zaddach's* und *Huxley's*<sup>1)</sup> deutlich hervorgeht. Es ist somit klar, dass die Länge des Keimstreifens im Verhältniss zur Länge des Embryo um so grösser sein muss, je höher entwickelt die Kopf- und Thoracalanhänge der Larve, oder überhaupt des jungen Thieres sind, und es ist anzunehmen, dass alle Larven mit beissenden Mundtheilen, und alle Insecten mit unvollkommener oder fehlender Metamorphose sich aus einem regmagenen, alle sogenannten kopflosen Larven aus einem aregmagenen Keimstreifen entwickeln werden. Damit stimmen auch die vorliegenden allerdings sehr spärlichen Beobachtungen.

Der regmagine Keimstreif wurde beobachtet in der Familie der Tipulaceen (*Chironomus*), der Crassicornia (*Simulia*)<sup>2)</sup>, der Pulicina (*Pulex*), unter den Käfern bei den Chrysomelinen (*Donacia*)<sup>2)</sup>, unter den Neuropteren bei *Phryganea*<sup>3)</sup>, der aregmagine Keimstreif ausser bei *Musca* auch bei den kopflosen Larven von *Melophagus*. *Leuckart* erkannte ganz richtig, dass der Keimstreif des letzteren sich von den früher beschriebenen Keimstreifen der Insecten wesentlich unterschied, er beobachtete, dass die Keimhaut in ihrem ganzen Umfang persistirt, und an

1) On the Agamic Reproduction and Morphology of Aphids.

2) *Kölliker*, De prim. insect. gen.

3) *Zaddach*, a. a. O.



den einzelnen Körpertheilen nur insofern ein verschiedenes Verhalten zeigt, als sie sich hier mehr, dort weniger schnell verdickt und weiter bildet. Allerdings war *Leuckart* geneigt diese Verschiedenheit zwischen den Resultaten der eigenen Beobachtungen und denen früherer Forscher auf Rechnung eines Irrthums der Letzteren, und nicht auf die Anwesenheit einer wirklichen Verschiedenheit des Objectes zu setzen, und hierin ist ihm *Claparède* nachgefolgt. Dieser ausgezeichnete Forscher überzeugte sich, dass die Keimhaut der Spinnen niemals entzweireisst, und dass der Keimstreif nur durch eine partielle Verdickung der Keimhaut entsteht<sup>1)</sup>. Die Spinnen entwickeln sich also ebenfalls aus einem aregmaginem Keimstreifen und aus den Abbildungen ist ersichtlich, dass derselbe auch hier von vollkommen scharfen Rändern begrenzt wird. Letzteres spricht sehr für die Anwesenheit eines Faltenblattes, die ich auch für *Melophagus* aus der Angabe *Leuckart's* herleiten möchte, dass die Verdickung der Keimhaut zum Keimstreif zuerst am hintern und später erst am vordern Pol sichtbar werde<sup>2)</sup>. Es stimmt dies auffallend mit der Entstehung des Faltenblattes aus zwei successiv auftretenden Falten, der Schwanz- und Kopffalte überein.

Dass das Faltenblatt nicht bloß eine einzelnen Dipteren zukommende Erscheinung ist, lässt sich schon aus der Wichtigkeit seiner Rolle vermuthen, die mit der Vermittlung der Bildung des Keimstreifens keineswegs beendet ist. Aus ihm bilden sich die Scheitelplatten mit den Antennen, und durch sein eigenthümliches Verhalten am Schwanzende entsteht die Afteröffnung und wird die Spalte des Hinterdarms gegen den Rücken geschlossen. Dann erst verschmilzt es mit dem Keimstreif.

Einem Keimblatt in dem bei den Wirbelthieren gebräuchlichen Sinn entspricht das Faltenblatt sicherlich nicht, und die später erfolgende, spontane Trennung der embryonalen Zellenmasse in eine oberflächliche und eine tiefe Lage darf nicht mit ihm verwechselt werden. Es ist dies nicht nur von *Zaddach* geschehen, dem Gründer der Keimblättertheorie für die Insecten, sondern auch von *Leuckart*<sup>3)</sup> und *Claparède*<sup>4)</sup> welche Beide eine Spaltung in oberflächliches und tiefes Blatt erwähnen und damit die Entdeckung *Zaddach's* zu bestätigen glauben. Es liegt hier aber offenbar eine Verwechselung zu Grunde, daher rührend, dass *Zaddach* die in der dritten Entwicklungsperiode ganz unabhängig eintretende Spaltung der Zellenmasse mit der von ihm in der ersten unmittelbar nach Bildung des Keimstreifens eintretenden identificirt, und diese von jener herleitet. Ich glaube oben bereits hinreichend bewiesen zu haben, dass das *Zaddach'sche* Hautblatt der ersten Periode nichts anderes ist als das Faltenblatt von *Chironomus*, dass es, soweit wirkliche Beobachtungen

1) *Claparède*, a. a. O. S. 21.

2) *Leuckart*, a. a. O. S. 69.

3) A. a. O. S. 70.

4) A. a. O. S. 25.

und nicht nur Vermuthungen vorliegen, sich ganz ebenso weiter entwickelt, und demnach vermuthlich auch demselben Process der Faltenbildung sein Entstehen verdankt. Ich habe auch nachgewiesen, dass ein Zusammenhang zwischen ihm und dem Hautblatt der dritten Periode nicht besteht. Das von *Leuckart* beobachtete Hautblatt ist, wie ich mit Sicherheit aus der Analogie mit der ganz ähnlich sich entwickelnden *Musca* schliessen darf, die Hautschicht der dritten Periode von *Phryganea* und *Chironomus*, und ebenso verhält es sich mit dem von *Claparède* bei Spinnen beschriebenen Hautblatt. Daraus wird es auch erklärlich, dass letzterer Beobachter eine Spaltung seines Hautblattes in der Medianlinie des Bauchs, wie sie *Zaddach* vom Hautblatt beschreibt und wie sie in der That dem Faltenblatt zukommt, nicht bemerken konnte.

Nachdem so festgestellt, dass es sich hier um zwei verschiedene Dinge handelt, bliebe noch die Frage zu entscheiden, ob die in der dritten Periode eintretende Differenzirung der Zellenmasse als eine Bildung von Keimblättern aufzufassen sei. Ich habe diese Frage für *Chironomus* oben bereits verneint, und sehe in dieser Differenzirung nur den unmittelbaren Vorläufer der Anlage der einzelnen Organe und ihrer histologischen Ausbildung. Einem Hornblatt in *Remak's*chem Sinn entspricht die hier in Frage kommende Hautschicht schon deshalb nicht, weil aus ihr nicht nur die Hypodermis (chitinogene Schicht) entsteht, sondern auch ein grosser Theil der Muskeln. Schon die Zeit der Blattbildung scheint mir in dieser Frage entscheidend, da der Begriff der Keimblätter ihr Auftreten in frühester Zeit, im Keim des Embryo, in sich schliesst. Nach *Claparède's* Schilderung tritt nun allerdings die fragliche Spaltung in Schichten bei den Spinnen ziemlich früh ein, beginnt aber doch auch hier erst nachdem die Keimwülste längst angelegt sind, sich in Ursegmente getheilt, und bereits ziemlich lange Anhänge hervorgetrieben haben. Es ist deshalb eine Parallelisirung der bei den Arthropoden in der zweiten Hälfte der Entwicklung auftretenden Differenzirung der Zellenmasse mit den Keimblättern der Wirbelthiere nicht zulässig.

Die Keimwülste. *Zaddach* hat zuerst auf die Trennung des Keimstreifens in zwei symmetrische Hälften aufmerksam gemacht: die Keimwülste. Diese Doppelaxen, wenn auch zuweilen schwach ausgebildet — *Leuckart* konnte bei den Pupiparen kaum eine Spur von ihnen entdecken — scheinen doch ganz allgemein der embryonalen Anlage der Insecten zuzukommen. Alle drei von mir untersuchten Insectenfamilien besaßen sie, also sowohl Insecten mit regmagenem als mit aregmagenem Keimstreifen. Die Keimwülste enthalten die Grundlage der ganzen Bauchseite des Embryo, des Kopfes und des Hinterleibsendes; von ihnen geht die Bildung der Ursegmente aus, und in ihnen ist virtuell das Centralnervensystem enthalten. Ihr Verhalten am vordern und hintern Körperende ist ein sehr ähnliches, Kopf und Hinterleibspitze werden dadurch gebildet, dass sich die Keimwülste nach dem Rücken herumkrümmen.

Am hintern Körperende verwachsen die beiden gegeneinandergeklappten Stücke und bilden die Hinterleibspitze, am Kopf tritt eine solche Verwachsung nicht ein, das umgeklappte Stück (die dorsalen Schenkel der Kopfwülste) wird bedeckt von den Scheitelplatten, und diese in Gemeinschaft mit dem als Vorderkopf abgeschnürten vordern Ende des Keimstreifens schliessen die Kopfhöhle, während die Keimwülste selbst sich zu den Schlundganglien umwandeln. So verhält es sich bei *Chironomus*; bei *Musca* steht ein Uebergreifen der Keimwülste auf den Rücken nur vom hintern Körperende fest, wo wie bei den Spinnen eine förmliche Schwanzkappe gebildet wird. Letztere scheint dem aregmagenen Keimstreifen eigenthümlich zu sein, während ein wirkliches Umklappen dem regmagenen. Bei *Phryganea* beschreibt *Zaddach* die Bildung des Hinterleibsendes im Wesentlichen ganz so, wie ich sie bei *Chironomus* beobachtet habe und wie sie, nach Fig. 62 zu urtheilen, auch beim Floh vorkommt. Die Schwanzspitze bildet sich demnach niemals aus dem Ende der Keimwülste, sondern immer aus einer Umschlagstelle derselben.

Es wäre hier der Ort, auf die Zusammensetzung des Kopfes und die morphologische Bedeutung seiner Theile einzugehen, indessen ziehe ich es vor, diese theoretischen Fragen erst am Ende des zweiten Theils dieser Arbeit abzuhandeln, wo ein Vergleich mit den Anhängen der Imago möglich sein wird.

Die Umdrehungen des Embryo. Es bleibt mir noch übrig eine Erscheinung zu besprechen, die zwar nur bei einem der von mir beobachteten Insecten vorkam, die aber dadurch eine allgemeine Bedeutung erhält, dass ähnliche, wenn auch nicht dieselben Vorgänge bei andern Insecten beobachtet worden sind. Ich spreche von den Lageveränderungen des Embryo im Ei. Bei *Chironomus* kamen diese Lageveränderungen dadurch zu Stande, dass abwechselnd die Bauch- und die Rückenfläche des Embryo an die convexe Eiseite trat. Der Embryo machte zu drei verschiedenen Zeiten eine halbe Umdrehung; zum ersten Mal während des Reissens der Keimhaut — die convexe Eiseite wurde dadurch zur Rückenseite; in Folge der zweiten Umdrehung, welche in den Beginn der zweiten Entwicklungsperiode fiel, wurde die convexe Eiseite wieder zur Bauchseite, und blieb es, bis gegen das Ende der embryonalen Entwicklung in Folge des starken Längenwachstums eine spirallige Lagerung des Embryo, und zugleich eine, wenigstens am vordern Theil des Körpers bemerkbare halbe Drehung eintrat, durch welche der Bauch wieder an die gerade Eiseite zu liegen kam. Bei allen diesen Lageveränderungen kommen keine selbstständigen Bewegungen des Embryo mit ins Spiel, sondern die Drehungen werden durch rein mechanische Momente bedingt, wie dies oben näher zu begründen versucht wurde, durch plötzlich oder allmählich eintretende Veränderungen in den Grössenverhältnissen der Theile des Embryo. *Claparède* erwähnt beiläufig, dass bei den Spinnen Drehungen des Eiinhaltes innerhalb der Eihaut leicht durch



künstliche Drehung des ganzen Eies zu erzielen und dadurch zu contro-  
liren sind, dass der räthselhafte Cumulus auf dem Dorsaltheil der Keim-  
haut stets oben, d. h. dem Beschauer zugewandt bleibt<sup>1)</sup>. In einem re-  
gelmässig ellipsoidischen, oder gar wie bei den Spinnen in einem kug-  
ligen Ei bleiben solche Drehungen natürlich ohne allen Einfluss auf den  
Einhalt. In dem unregelmässigen Ei von *Chironomus* aber tritt durch  
die Drehung abwechselnd ein und derselbe embryonale Theil an die  
lange und an die kurze Seite des Eies, wird also bald zusammengedrückt,  
bald wieder ausgedehnt. Die Umdrehungen des Einhaltes lassen sich  
hier nicht auf künstliche Weise, durch Drehung des ganzen Eies erzielen,  
sondern der Embryo behauptet seine Lage ganz unabhängig von der des  
Eies. Diese Drehungen wurden bisher übersehen, *Kölliker* erwähnt ihrer  
nicht und auch aus seinen Abbildungen lassen sie sich nicht ableiten,  
unter denen sich nur eine einzige findet, in welcher der Bauch des Em-  
bryo der geraden Eiseite anliegt (a. a. O. Taf. II, Fig. III. 3). Der Ver-  
fasser sagt auch ausdrücklich »partis primitivi fines plerumque siti sur-  
in ovorum facie concava«, und nennt deshalb die concave (gerade) Eiseite  
die dorsale<sup>2)</sup>.

Es würde unrichtig sein, diese Drehungen des Embryo von *Chiro-  
nomus* zusammenzuwerfen mit der von *Zaddach*<sup>3)</sup> und *Rathke*<sup>4)</sup> bei *Phry-  
ganea*, von *Claparède*<sup>5)</sup> bei *Pholcus*, *Lycosis* und *Epeira*, von *Huxley*<sup>6)</sup>  
bei *Aphis* beobachteten Lageveränderung, der sogenannten Umrollung  
des Embryo. Das Resultat beider Vorgänge ist zwar ein ähnliches und  
übt auf die Entwicklung vielleicht den gleichen Einfluss aus, — die vor  
der Umrollung zusammengedrückten Theile werden nach derselben aus-  
gedehnt — allein der Vorgang selbst ist ein ganz anderer. Bei der Um-  
rollung wird der vorher der Kugelfläche der Eihülle anliegende, also stark  
convex gewölbte Bauch allmählich concav und wendet seine Fläche dem  
Mittelpunkt des Eies zu, während der Rücken sich der Eihülle anschmiegt.  
Eine solche Umrollung kommt weder bei *Chironomus* noch bei *Musca*  
vor, und wurde auch von *Leuckart* bei *Melophagus* nicht beobachtet.  
Ich kann deshalb *Claparède* nicht beistimmen, wenn er sie für eine mög-  
licherweise allen Arthropoden zukommende Erscheinung hält, ich glaube  
vielmehr, dass die Umrollung so wenig als die blossen Umdrehungen für  
typische Erscheinungen gelten können, dass beide durch rein mechanische  
Momente bedingt sind, und dass es hauptsächlich von der Form des Eies  
sowie von der Gestalt, der relativen Grösse und der Lage des Embryo  
abhängt, ob die eine oder die andere Form der Lageveränderung eintritt,  
oder ob eine solche gänzlich mangelt.

1) *Claparède*, a. a. O. S. 15

2) A. a. O. S. 3.

3) A. a. O. S. 31.

4) Stud. zur Entwicklungsgeschichte der Insekten.

5) A. a. O. S. 41.

6) A. a. O. S. 223.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel X.

- Fig. 52. Ei von *Musca vomitoria*, eine halbe Stunde nach dem Legen; vorderes Ende. Die Zusammenziehung des Dotters hat begonnen, und eine dünne Blastemschicht ist auf seiner Oberfläche abgelagert. Hier, wie in allen folgenden Figuren ist das Chorion entfernt worden, und nur die Dotterhaut gezeichnet. Vergr. 450.
- Fig. 52 A. Stück des Keimhautblastems, durch Zerreißen des Eies isolirt. Allmählicher Uebergang desselben in den Dotter. Vergr. 350.
- Fig. 53. Hinteres Eiende. Kerne liegen in regelmässigen Abständen im Keimhautblastem, welches sich um sie zusammenzuziehen beginnt. Polzellen (*pz*) bereits vollkommen frei auf der Keimhaut, in dreien derselben doppelte Kerne. Vergr. 450.
- Fig. 53 A. Zur Entstehung der Kerne im Keimhautblastem. Ei zerrissen und ein Stück des Blastems isolirt. Im unverletzten Ei fehlte noch die hügelige Vorwölbung des Blastems um die Kerne, trat aber sofort nach Zerreißung der Eihaut ein. Der helle Kernfleck noch ganz unbestimmt begrenzt, die Dotterkörnchen gegen ihn hin an Grösse abnehmend. Vergr. 350.
- Fig. 53 B. Die Kernflecken in der Blastemschicht des unverletzten Eies. Die feinen Dotterkörnchen, welche vorher gleichmässig in ihr vertheilt waren, concentriren sich jetzt in den Räumen zwischen den Kernen. Vergr. 350.
- Fig. 54. Hinteres Eiende. Keimhaut gebildet, auf deren Oberfläche im Polraum die bereits bedeutend an Zahl vermehrten Polzellen (*pz*). *kh* Keimhaut aus einfacher Zellenlage, *ib* inneres Keimhautblastem, *d* Dotter. Vergr. 450.
- Fig. 54 A-C. Wachsen der Keimhautzellen auf Kosten des innern Blastems. Vergr. 450.
- Fig. 54 D. Keimhautzellen von der Fläche gesehen. Vergr. 350.
- Fig. 55. Ein Stück des Keimhautblastems nach Entstehung der Kerne, aber vor Bildung der Zellen durch Zerreißen des Eies isolirt. Die halbkugligen Vorsprünge des Blastems haben sich durch den sehr schwachen Druck des Deckgläschens ausgeglichen, das Blastem bildet eine gerade feste Decke, unter welcher der Dotter und mit ihm der flüssigere innere Theil des Blastems, sowie einzelne Kerne hinfließen. *n* Kerne, *d* Dottertröpfchen, von Eiweisschicht umgeben. Vergr. 350.
- Fig. 56. Vorderes Eiende. nach Bildung der Keimhaut. Das innere Keimhautblastem (*ib*) am Pol durch den vorrückenden Dotter beinah ganz verdeckt. Vergr. 450.
- Fig. 57. Hinteres Eiende. Zellen am Pol schon bedeutend in die Länge gewachsen, inneres Keimhautblastem daselbst gänzlich von Dotter durchsetzt. Polzellen nicht sichtbar, weil auf der entgegengesetzten Fläche (der dorsalen) des Pols gelegen. Vergr. 450.

## Tafel XI.

- Fig. 58 u. 60. Zur ersten Bildung der Keimhautzellen. 58. Halbkuglige Vorsprünge, innerhalb deren die Kerne. 60. Dieselben weiter abgeschnürt,

durch Zerreißen des Eies isolirt, erscheinen als kolbige Fortsätze mit ihrer Basis dem Blastem aufsitzend. Vergr. 50.

- Fig. 59. Vorderes Eiende. Inneres Keimhautblastem vollständig verschwunden, der Dotter tritt in die Zellen ein. Vergr. 450.
- Fig. 61. *a.* Persistirendes Keimbläschen, deutliche Membran, mit Dotterelementen gemischter Inhalt. *b. b.* Secundäre (d. h. durch Theilung der primären entstandene) Keimhautzellen, noch keine Membran (schmolzen auf geringen Druck noch zusammen). *c. c. c.* Nach Eintritt des Dotters in die Zellen, Zellenmembran gebildet. *dd* Zellen mit zwei Kernen; *e* aus der zweiten Entwicklungsperiode, vielkernige Zelle.
- Fig. 62. Ei von *Pulex canis* aus dem Ende der zweiten Entwicklungsperiode. *d* freiliegender Dotter; *vk* Vorderkopf, *vd* Spalte des Vorderdarms, *schp* Scheitelpfatten mit *at* den Antennen, *md* Mandibeln, *mx'* vordere, *mx''* hintere Maxillen, *kw* Kopfwülste, *us<sup>1</sup>* erstes, *us<sup>12</sup>* letztes Ursegment, *w* das umgeklappte Ende der Keimwülste, *mdf* mediane Dotterfurche mit ihrer hintern Spitze *x* zwischen dorsale und ventrale Hälfte des letzten Segments hineinreichend.
- Fig. 63. Ganzes Ei bei 80facher Vergröss., wie auch die folgenden Figuren. Ventralansicht; Zusammenziehung der Keimhaut (*kh*), welche aus einfacher Lage von Zellen besteht; *ib* inneres Keimhautblastem, an den Polen bereits gänzlich mit Dotter durchsetzt. *vf* vordere, *hf* hintere Querfalte der Keimhaut.
- Fig. 64. Dasselbe Stadium, Profilsansicht. *V* Bauch- *D* Rückenseite, an ersterer die Zellen der Keimhaut von eintretendem Dotter bereits verdunkelt, an letzterer noch hell, stellenweise noch ein schmaler Saum des innern Blastems sichtbar. *pz* Die Polzellen liegen an der schräg gegen den Rücken gewandten hintern Fläche (deshalb in Ventralansicht nicht sichtbar). *vf* vordere, *hf* hintere Querfalte.
- Fig. 65. Späteres Stadium. Profilsansicht; Keimhaut vollkommen undurchsichtig, deshalb diese, wie alle folgenden Figuren, bei denen nicht ausdrücklich das Gegentheil angegeben, bei auffallendem Licht gezeichnet. *vf* vordere Querfurche, die hintere verschwunden, Embryo füllt das Ei wieder vollständig aus. *fb* Faltenblatt, dessen scharfer Contour dem Bauchrand des Eies (*V*) parallel läuft, etwa in der Mitte aber noch unterbrochen ist, da Kopf- und Schwanzfalte sich noch nicht vollständig erreicht haben.
- Fig. 66. Späteres Stadium, Profilsansicht. Faltenblatt vollständig gebildet, *vf* vordere Querfurche, *cf* die gegen sie convergirende weiter nach vorn gelegene Querfurche, *xw* der Wulst zwischen beiden, *fb'* Rand des Faltenblattes von der Querwulst *xw* nach der Mittellinie ziehend, *fb* Rand des Faltenblattes am Bauch, *fb''* am Rücken, als hintere Grenze des Keimstreifens; *fr* der vom Faltenblatt noch nicht überzogene mediane Theil des Keimstreifens.
- Fig. 67. Dasselbe Ei in Ventralansicht, *vf* vordere Querfurche, *cf* convergirende Furche, zwischen beiden der Querwulst *xw*; *fb* Rand des Faltenblattes.
- Fig. 68. Späteres Stadium. Trennung des Keimstreifens in die Keimwülste (*kw*) durch eine äussere mediane Längsfurche (*mf*), welche an der Mundeinziehung *m* endet, oder vielmehr gablig auseinanderbiegt. *vk* Vorderkopf, welcher beginnt sich abzuschnüren.
- Fig. 69. Späteres Stadium, Ventralansicht. Vorderkopf (*vk*) von den Kopfwülsten (*kw'*) vollständig abgeschnürt, *m* Mundeinbuchtung; *schp* Scheitelpfatten deren ventraler Rand nicht deutlich hervortritt, *md* Mandibularanhang,



$mx^1$  vordere,  $mx^2$  hintere Maxillen;  $hk$  hinterer Rand des Kopfes (ob identisch mit der frühern vordern Quersfurche?);  $bk$  Bauchtheil des Keimstreifens,  $mf$  mediane Längsfurche,  $schw$  Schwanzende durch dieselbe herzförmig eingeschnitten erscheinend.

Fig. 70. Dasselbe Ei in der Rückenansicht.  $vk$  Vorderkopf,  $schw$  Scheitelplatten,  $mx^1$  vordere,  $mx^2$  hintere Maxillen,  $r/b$  dorsaler Rand des Keimstreifens (durch den Rand des jetzt nicht mehr erkennbaren Faltenblattes bezeichnet),  $sp$  Spalte zwischen den Rändern des Keimstreifens, nur von dünner Zellenlage bedeckt.

Fig. 71. Späteres Stadium, Ventralansicht. Zusammenziehung der Keimwülste hat begonnen, Kopfanhänge weiter nach vorn gerückt; Mandibeln überragen den Lippenrand der Kopfwülste, welcher durch sie hindurchschimmert ( $lkw$ ), vordere Maxillen beginnen sich aufzurichten und hintere gegen die Mittellinie zu wachsen. Bauchtheil der Keimwülste in 11 Ursegmente getheilt ( $us^1-us^{11}$ ), dorsaler und ventraler Theil des 11. Ursegmentes durch eine quere Furche ( $af$ ) getrennt.

Fig. 72. Dasselbe Ei, Rückenansicht.  $vk$  Vorderkopf,  $dr$  dorsaler Rand der Scheitelplatten, continuirlich übergehend in den dorsalen Rand der Ursegmente ( $r/b$ ),  $hr$  hinterer Rand der Scheitelplatten.  $a$  Afteröffnung in  $af$  der Afterfurche gelegen, gerade an der Vereinigungsstelle der beiden Hälften des Faltenblattes, man sieht, dass Ursegment 11 am Rücken zum grossen Theil noch nicht geschlossen ist.

Fig. 73. Späteres Stadium, Profilsansicht. Scheitelplatten ( $schp$ ) gegen den Rücken zurückgedrängt, zwischen ihnen und den hintern Maxillen die bedeutend vergrößerten und bereits in der Längsrichtung stehenden vordern Maxillen. Elftes Ursegment fast vollständig geschlossen,  $a$  After,  $stf$  die auf der Rückenfläche entstandene Stigmenfurche, zwischen beiden die noch von medianer Längsfurche in symmetrische Hälften getheilte wulstartige hintere Fläche des Segmentes.

#### Tafel XII.

Fig. 74. Aus etwas späterer Zeit. Vorderkopf gegen den Bauch umgebogen, Verhältnisse der Kopfanhänge sonst dieselben wie in Fig. 73.,  $r/b$  hinterer Rand der Ursegmente.

Fig. 75. Dasselbe Stadium, Ventralansicht. Vorderkopf und die von den Mandibeln bedeckten Kopfwülste stossen mit gerader Querlinie aufeinander; der vordere Rand der in der Mittellinie dicht aneinander liegenden Mandibeln ( $md$ ) schimmert durch den Vorderkopf hindurch, zweites Maxillenpaar in der Mittellinie zusammenstossend. Die Trennung der embryonalen Zellenmasse in oberflächliche ( $h$ ) und tiefe Schicht ist eingetreten und in der Zeichnung angedeutet, obgleich sie bei auffallendem Licht so wenig sichtbar ist, als der ebenfalls hier eingezeichnete Darm.  $md$  Mitteldarm, mit Dotter gefüllt,  $hd$  Hinterdarm, man bemerkt, dass die dorsale Portion des letzten Segmentes noch in seitliche Hälften getheilt ist, während an der ventralen nichts mehr davon zu erkennen ist.

Fig. 76. Dorsalansicht desselben Eies. Durch den Vorderkopf schimmert der vordere Rand der Mandibeln hindurch ( $md$ ), an deren Seiten die vordern Maxillen. Scheitelplatten ( $schp$ ) in der Mittellinie verwachsen, Kopf geschlossen. Spalte zwischen den dorsalen Rändern des Keimstreifens sehr verschmalert, nach hinten zu undeutlich begrenzt.

- Fig. 77. Etwas späteres Stadium, Profilansicht. Vordere Maxillen weiter nach vorn gewachsen, ebenso die hintern. Scheitelpplatten beginnen sich zu verkleinern.
- Fig. 78. Späteres Stadium. Zweites Maxillenpaar zur Unterlippe ( $mx^2$ ) verschmolzen, den bereits sehr tief stehenden Vorderkopf ( $vk$ ) ganz verdeckend, vordere Maxillen bedeutend verbreitert und nach vorn gewachsen, der ganze Kopf in der Richtung von hinten nach vorn bedeutend verkürzt, erstes Ursegment dagegen verlängert. Am letzten Segment die mediane Furche nur noch an einer kleinen dreieckigen Grube vor dem Alter ( $\alpha$ ) erkennbar.
- Fig. 79. Etwas jüngeres Stadium, Profilansicht. Maxillen ( $mx'$ ) überragen den Vorderkopf noch nicht so bedeutend. Der Darmtractus ist eingezeichnet, Mitteldarm ( $md$ ) bedeutend verschmälert und schräg gelagert, Vorderdarm zeigt eine Krümmung, welche später wieder schwindet, Hinterdarm  $hd$  bedeutend verlängert, bildet bereits eine Schlinge. Die Segmente sind am Rücken geschlossen.
- Fig. 80. Einige Stunden vor dem Ausschlüpfen, Profilansicht bei durchfallendem Licht gezeichnet, um Gestalt und Lage der Eingeweide zu zeigen. Trennung der oberflächlichen Zellschicht in Muskeln ( $m$ ) und hypoderme Zellenlage ( $hd$ ), auf welcher bereits eine sehr dünne Chitinschicht. Kopfsegment (erstes Segment) sehr klein und zum grossen Theil in das folgende eingestülpt,  $sk$  Schlundkopf und  $sm$  Saugmagen nur angedeutet; Speiseröhre nur an ihrem Eintritt in den Vormagen ( $prv$ ) sichtbar, sonst verdeckt durch den Schlundring, dessen unteres Ganglienpaar mit den übrigen Bauchganglien einen zapfenförmigen Strang bildet ( $gstr$ ), dessen oberes Paar der Speiseröhre als zwei Halbkugeln aufsitzen ( $sg^1$ ), das ganze Centralnervensystem hat die Form eines Pistolenschafes.  $chm$  Chylusmagen, dessen helle Wände scharf von dem dunklen Dotterinhalt abstechen; Chylusmagen, wie Darm ( $d$ ) sind sehr bedeutend in die Länge gewachsen und bilden mehrfache Verschlingungen.  $md$  Mastdarm,  $tr$  Tracheenstamm in der Stigmenfurche ( $st$ ) nach aussen mündend,  $gls$  Speicheldrüse der rechten Seite bis ins 9. Segment nach hinten reichend,  $ds$  Ausführungsgang derselben.
- Fig. 81—87 zur Metamorphose des Kopfes in der dritten Entwicklungsperiode.
- Fig. 81. Zweites Maxillenpaar zu einer schildförmigen Platte verwachsen ( $mx^2$ ), an welcher noch mediane Naht sichtbar, Vorderkopf ( $vk$ ) die vordern Maxillen ( $mx^1$ ) noch überragend. Die Figur entspricht einem Stadium, welches zwischen Fig. 77 u. 78 liegt.
- Fig. 82. Mediane Naht der Unterlippe verschwunden, Breite derselben verringert, Vorderkopf ( $vk$ ) in ganz gleicher Höhe mit dem Vorderrand der Unterlippe, nur an den Seiten ein wenig vorragend.
- Fig. 83. Unterlippe verschmälert, die in 82 bereits angedeuteten seitlichen Vorsprünge schärfer markirt; Vorderkopf (auf dem eine zipflige Spitze) durch den mittleren Theil derselben durchschimmernd, vordere Maxillen ( $mx^1$ ) weiter vorgewachsen.
- Fig. 84. Unterlippe noch etwas kleiner, Vorderkopf ganz tief stehend, als gewölbte Brücke zwischen den grossen flügel förmig an den Seiten stehenden Maxillen ( $mx^1$ ).
- Fig. 85. Dasselbe Ei von der Seite. Unterlippe ( $mx^2$ ) noch von ziemlicher Dicke, Vorderkopf ( $vk$ ) ein langgestreckter Rücken, sein grösster Theil in die Tiefe eingestülpt und nicht sichtbar,  $m$  Mundspalte. Auf der äussern Fläche der Maxillen sind bereits die zwei Paare von Chitinfäden sichtbar, welche vom Winkel der Unterlippe nach aussen ziehen, wie noch deutlicher in

- Fig. 86. zu erkennen ist, wo die Maxillen in der Mittellinie miteinander verschmolzen sind, eine nach vorn und hinten sich verbreiternde mediane Furche auf der Bauchfläche zwischen sich lassend. Unterlippe bedeutend kleiner, zungenförmiges Plättchen. Auf den Maxillen die kleinen Maxillentaster (*maxt*).
- Fig. 87. Derselbe Embryo im Profil. Hinter den Maxillentastern die eingliedrigen Antennen, Unterlippe (*mx<sup>2</sup>*) bedeutend schmaler als in Fig. 85. *s<sup>2</sup>* zweites Segment, in welches das erste zum grossen Theil eingestülpt ist.
- Fig. 88—90. Hinterleibsende in der dritten Entwicklungsperiode.
- Fig. 88. Dorsalansicht; in der Stigmenfurche haben sich die beiden Stigmenwülste erhoben (*stw*).
- Fig. 89. Seitenansicht. *s<sup>12</sup>* zwölftes Segment, *a* Afterfurche, *stw* Stigmenwülste, *stf* Stigmenfurche, *aw* wulstartig vorspringende hintere Fläche des Segmentes.
- Fig. 90. Ventralansicht. *a* Afteröffnung, *hd* Hinterdarm, *af* Afterfurche.
- Fig. 91 u. 92. Aus dem Ende der ersten und Anfang der zweiten Entwicklungsperiode, Seitenansichten, um die Lage der Kopfanhänge zu den Scheitelplatten zu zeigen.
- Fig. 91. entspricht etwa den Fig. 69 u. 70. Vordere Maxillen am weitesten gegen den Rücken vorspringend, Mandibeln in starker Verkürzung sichtbar, alle drei Anhänge vom Rücken her durch den scharfen ventralen Rand (*vr*) der Scheitelplatten begrenzt, deren vorderer Rand (*ar*) den Rand der nach dem Rücken zu umbiegenden Kopfwülste bedeckt.
- Fig. 92. Aus der zweiten Entwicklungsperiode, etwa zwischen Fig. 70 u. 71 in der Mitte stehend. Anhänge weiter nach vorn gerückt, Scheitelplatten haben einen hintern Rand erhalten (*hd*), Mandibeln durch den vorspringenden ventralen Rand verdickt. Ursegmente angelegt.

## Tafel XIII.

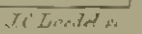
- Fig. 93. Junge Larve bei durchfallendem Licht gezeichnet. Vergröss. 80. Dorsalansicht. Im ersten Segment (Kopfsegment) jederseits zwei kuglige Ganglien für die Antennen und Maxillentaster (*gli* und *gls*) *sk* Schlundkopf, in seinem Innern das Kaugestell (*gs*) (durch den Druck des Deckgläschens etwas schräg gelagert), an welches sich nach vorn der mediane zahnartige Haken anschliesst (*md*), welcher wahrscheinlich den Mandibeln entspricht. *vh* die vordern nach aussen rechtwinklig umgebogenen Chitinbaken. *sm* Saugmagen. Die übrigen innern Organe sind weggelassen mit Ausnahme der Tracheen, deren Stämme (*tr*) auf dem 12. Segment in zwei nierenförmigen Stigmen endigen. Auf dem Vorderrand eines jeden Segmentes eine mehrfache Reihe dornartiger Stacheln.

## Fig. 94—401 zum histologischen Theil.

- Fig. 94. Vorderer Theil des Verdauungscanals aus dem Anfang der 3. Periode. Wände des Oesophagus (*oe*) aus kugligen Zellen in mehrfacher Lage, Lumen besonders an der Stelle deutlich, wo der Saugmagen (*sm*) ansitzt; *bl* Anlage der Blinddärme, kurze, conisch zugespitzte Zellenklumpen, *prv* Anschwellung der Wandung des Oesophagus, Anlage des Proventriculus. *chy* Chylusmagen, mit Dotter gefüllt.
- Fig. 95. Dieselben Theile aus der Mitte der dritten Periode. *sm* Saugmagen mit weitem von deutlicher Intima begrenztem Lumen, *oe* Oesophagus beginnt sich in seinen verdickten Endtheil (*pro*) einzustülpen. Blindschläuche (*bl*) bedeutend in die Länge gewachsen.



- Fig. 96. Oesophagus mit dem ausgebildeten Vormagen aus dem Ende der dritten Periode. Wandung des Oesophagus aus einer einzigen Zellenlage, die Intussusception jetzt vollständig, das eingestülpte Stück reicht bis auf den Boden des Stückes, in welches es eingestülpt ist; der Vormagen ist damit im Wesentlichen fertig, von kugliger Gestalt, zeigt vier Zellenlagen, deren zweit-äussere sich durch eigenthümliche Helle auszeichnet; *int* die aufeinanderliegenden Flächen der Intima. Blindschläuche noch mehr in die Länge gewachsen.
- Fig. 97 *A-E*. Zur Entwicklung der Tracheen.
- Fig. 97 *A*. In Stämmchen die Intima wellig gebogen, in den Aesten *b* und *c* Lumen bis zum Verschwinden enger werdend, jedoch Ablagerung einer feinen Chitinschicht auf der Innenfläche der einzelnen Zellen.
- Fig. 97 *B*. Ein weiterentwickeltes Stämmchen, Intima ein gerades cylindrisches Rohr, an welchem die Spiralwindungen noch nicht sichtbar; die Zellen der Wandung bereits verschmolzen. Die Nebenästchen zeigen die Ablagerung der Intima zwischen scheinbar regellos gelagerten Zellenmassen.
- Fig. 97 *C*. Ziemlich ausgebildetes Tracheenästchen, in seinem peripherischen Theil ringsum besetzt mit spindelförmig verlängerten Zellen, den Bildungszellen der Tracheenenden.
- Fig. 97 *D*. Man erkennt, wie einzelne der kugligen Zellen in der Wandung des Stämmchens Ausläufer treiben und spindelförmig werden. Intima des Stämmchens scheint sich einerseits direct in eine spindelförmige Zelle zu verlängern.
- Fig. 97 *E*. Aus der jungen Larve. Spindel- und sternförmige Tracheenzellen mit lufthaltiger Intima (*tr*) im Innern, bei *s* rankenförmige Biegung derselben. Die Zellen waren frei zwischen den Organen in der Leibeshöhle ausgespannt.
- Fig. 98. Hinterdarm mit den Malpighi'schen Gefässen aus dem Anfang der dritten Periode. *d* Darm, *a* gemeinschaftlicher Ausführungsgang je zweier Malpighi'schen Gefässe (*M*), *chg* Chylusmagen.
- Fig. 99 *A-C* zur Bildung der Malpighi'schen Gefässe.
- A*. Dasselbe Stadium wie in Fig. 98, Vergr. 350. Solider Zellenstrang, viele Zellen mit doppelten Kernen.
- B*. Aus der Mitte der dritten Periode, Zellen in einfacher Lage, noch sehr dicht stehend, Lumen deutlich. Vergr. 450.
- C*. Aus dem Ende der dritten Periode, die Zellen auseinandergerückt, dunkle Secretkörner im Innern. Vergr. 200.
- Fig. 100. Haut und Hautmuskeln aus dem Ende der dritten Periode. *ch* Chitinhaut, *hy* Hypodermis, *m* Muskeln.
- Fig. 101. Aus dem Ende der Embryonalzeit. Schlundkopf (*sk*), dessen Intima durch partielle Verdickung und Färbung sich zum Kaugestell (*gs*) umwandelt. *mm* Muskeln, *md* unpaarer medianer Zahn (die übrigen Chitinstäbe des Kauapparats durch die Präparation aus ihrer Lage verschoben), *sm* Saugmagen, *oe* Oesophagus.



318 H.

sondern  
Inhalt d  
Deckglä  
Es  
rende B

*t. t.* Di  
*f. f.* Di  
m  
m  
*g. g.* Di  
*c.* Hi  
*a. a.* Kt  
*i.* Ve





318

sond  
Inha  
Deck

rend

*t. t.*  
*f. f.*

*g. g.*  
*c.*  
*a. a.*  
*i.*







