

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden.

Von

W. Noack

prakt. Thierarzt.

(Aus dem zoologischen Institut in Marburg.)

Mit Tafel I—V und 10 Figuren im Text.

Einleitung.

Aus der Muscidenentwicklung sollen in den vorliegenden Beiträgen behandelt werden:

- 1) die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei,
- 2) die Bildung der Polzellen,
- 3) die Entstehung der Dotterzellen,
- 4) das Blastoderm und das innere Keimhautblastem,
- 5) die Bildung des Keimstreifens,
- 6) die Bildung des Mesoderms,
- 7) die Entwicklung des Entoderms und des Darmkanals,
- 8) das Schicksal der Polzellen.

Einige allgemeinere Bemerkungen über die Keimblätterfrage bei den Musciden finden sich am Ende des Abschnittes über die Entstehung des Darmkanals.

Die Muscidenentwicklung ist bereits in einer größeren Zahl, zum Theil recht eingehender Untersuchungen bearbeitet worden. Wenn es trotzdem hier nochmals unternommen wurde, dieses Thema zu behandeln, so geschah dies besonders in der Absicht, über den Ursprung und das Schicksal der Polzellen Aufklärung zu verschaffen. Im Laufe der Untersuchungen zeigte es sich aber, dass die übrigen Entwicklungserscheinungen, so insbesondere die Entwicklung des Darmkanals, über die man durch frühere Arbeiten genügend orientirt zu sein glaubte, ebenfalls noch einer genauen Nachprüfung bedürfen. Da aber das Studium der Polzellen, ohne Kenntnis aller anderen

gleichzeitig mit ihnen auftretenden Entwicklungsvorgänge unmöglich ist, so musste die Bearbeitung dieser letzteren ebenfalls noch in die vorliegende Arbeit aufgenommen werden. Die Untersuchung hat hierdurch eine, Anfangs nicht beabsichtigte Ausdehnung angenommen. Vom befruchteten Ei beginnend sollen nun an 33 auf einander folgenden Stadien die verschiedenen Entwicklungserscheinungen besprochen werden. Es ist dies bis zu einem Stadium, in dem die Mitteldarmanlage nach zuverlässigen Resultaten mehrerer gleichlautender älterer Arbeiten unzweifelhaft erkennbar ist.

Indem ich diese Arbeit der Öffentlichkeit übergebe, will ich auch an dieser Stelle nicht versäumen, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT für die liebenswürdige Überlassung eines Arbeitsplatzes in seinem Institute, sowie für die Zuweisung des behandelten Themas und für das große Interesse, welches er stets bei der Fortentwicklung der Arbeit gezeigt hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Methoden.

Als Untersuchung diente besonders die große Schmeißfliege; dieselbe wurde mit Hilfe von Originalexemplaren aus der PASSAVANT'schen Sammlung im SENCKENBERG'schen Institut zu Frankfurt a. M. genau bestimmt und als *Calliphora erythrocephala* erkannt.

Außerdem wurden auch die Eier der Aasfliege *Lucilia illustris* (M.) und *Lucilia regina* (M.) untersucht, diese jedoch weniger eingehend, sondern mehr nur zum Vergleich. Die erstgenannte Fliege wurde in einem Käfig gehalten, in welchem sie ihre Eier auf Fleischstücken ablegte. Noch einfacher erhält man die Eier von *Lucilia*, sperrt man das Weibchen in einen möglichst kleinen Raum, z. B. ein Reagenzglas ein, so entledigt es sich nach kurzer Zeit seiner Eier.

Die Entwicklung der Eier wird besonders durch zwei Momente beeinflusst, Temperatur und Feuchtigkeitsgrad. Je nach der Höhe der Temperatur differirt die Zeit von der Eiablage bis zum Auskriechen der Made zwischen 6—48 Stunden. Während Nässe, besonders die jüngsten Eier, in sehr kurzer Zeit abtötet, wird durch Trockenheit die Entwicklung zunächst nicht gestört, es tritt eine Verdichtung der Eihülle ein, welche sogar so hart werden kann, dass es der jungen Made unmöglich ist, die Hülle zu sprengen; und sie zu Grunde geht, wenn nicht eine erweichende Feuchtigkeit erlösend hinzukommt. Zur günstigen Fortentwicklung und zur Erlangung guter Präparate ist es nöthig, die Eier möglichst ungestört in ihrer natürlichen Lage zu lassen. Missbildungen, wie sie von GRABER

(1889) und Anderen beschrieben worden, sind meist auf äußere Einflüsse zurückzuführen.

Um nun die gestellte Aufgabe zu lösen, war es zunächst wünschenswerth, das Entwicklungsstadium eines jeden Eies genau bestimmen zu können. Gerade der Umstand, dass frühere Forscher die Erlangung gewünschter Stadien dem Zufall überließen, hatte zur Folge, dass die Serie unvollständig blieb, ja, dass sogar Stadien mit einander verwechselt wurden. Die Zeit giebt, wie oben erwähnt, keinen zuverlässigen Anhaltspunkt; der Mangel äußerer Merkmale und die undurchsichtige Beschaffenheit des Eies können eben so wenig zur Feststellung des Alters beitragen. Nun haben sowohl WEISMANN wie VOELTZKOW die Objekte durch Behandlung mit Reagentien durchsichtig gemacht. Wenn auch diese Methode zu entscheidenden Untersuchungen wegen der sehr schnell eintretenden Veränderung nicht zu empfehlen ist, so leistet sie doch bei der Bestimmung des Alters vortreffliche Dienste. Zu diesem Zweck verfuhr ich so, dass ich aus einem Eihaufen, dessen Eier von einer Fliege innerhalb weniger Minuten abgelegt wurden, also gleich alt sind und sich im Allgemeinen unter gleichen Verhältnissen entwickeln, einige Eier entnahm und sie in Alkohol brachte. Dieser hellt, wenn auch nur auf kurze Zeit, das Ei sofort auf und lässt das betreffende Stadium genau erkennen. Man kann also, behufs Konservirung die Entwicklung der übrigen Eier durch Wiederholung dieses Verfahrens bis zu einem ganz bestimmten Stadium abwarten.

Betreffs der Konservirung sind die Schwierigkeiten, welche die Insekteneier bieten, allgemein bekannt. Sie finden ihre Ursache im Vorhandensein und der Beschaffenheit der Eihülle. Diese ist bei der Fliege Anfangs zart und wird erst allmählich härter. Der Härtegrad aber wird, wie bereits oben erwähnt, durch die Feuchtigkeit stark beeinflusst, so dass also Eier desselben Entwicklungsstadiums eine verschieden starke Eihaut besitzen können. Ein zweites Moment, welches die Konservirung erschwert, ist der Dotter, denn dieser reagirt nicht so prompt auf die Konservirungsflüssigkeiten, wie die Zellen. Hieraus ergeben sich für die Konservirung folgende Sätze: Flüssigkeiten von gewöhnlicher Temperatur sind nicht zu gebrauchen, sie dringen bei jungen Eiern zwar ein, der Dotter erleidet aber durch sie mechanische Veränderungen, bevor er zur Gerinnung gebracht wird. Es entstehen Blasen, wie sie ähnlich bei zu nassliegenden Eiern das Absterben derselben einleiten. Die Eihüllen der älteren Stadien sind gegen alle bei gewöhnlicher Temperatur ange-

wandten Konservierungsmittel undurchlässig. Man ist also auf heiße Flüssigkeiten angewiesen. Da man aber auch bei diesen mit der oben erwähnten Inkonzanz der Dichtigkeit der Eihaut zu rechnen hat, so sind auch hier häufige Misserfolge unvermeidlich.

Als bestes Konservierungsmittel erwies sich die HERMANN'sche Flüssigkeit (Platinchlorid, Osium-Essigsäure). Diese wurde, im geschlossenen Röhrchen auf 80° erhitzt, über die in einem zweiten Röhrchen befindlichen Eier gegossen. Hierauf wurde letzteres noch 15 Sekunden in eine auf 80° erhitzte Wasserschale gehalten. In der Konservierungsflüssigkeit verblieben nun die Eier noch zwei Stunden, dann wurden sie kurze Zeit mit Wasser, hierauf mit 40%igem Alkohol ausgewaschen und wie üblich weiter behandelt.

Hat man auf diese Weise brauchbares Material erhalten, so kommt die größte Schwierigkeit, nämlich die Orientirung des Objektes. Schon GRABER (1889) hat auf die große Bedeutung der Längsschnitte und auf die schwierige Erlangung derselben hingewiesen. Während die Anfertigung der Querschnitte kaum irgend welche Schwierigkeit bereitet, hat man zur Orientirung für Längsschnitte nicht den geringsten Anhaltspunkt. Indem man aber die Erlangung solcher Schnitte dem Zufall überlässt, verliert man nicht nur viel Mühe und Zeit, sondern die erhaltenen Schnitte sind auch in diesem Fall nur relativ genau. Berücksichtigt man nun, dass es bei dieser Arbeit darauf ankam, möglichst genau Längsschnitte von jedem einzelnen der behandelten Stadien zu erlangen, so ist es verständlich, dass ich es endlich aufgab, mich auf den Zufall zu verlassen und dass ich nach anderen Mitteln suchte, um eine glückliche Orientirung möglich zu machen. Dieses Mittel wurde denn auch gefunden in einem, zu diesem Zweck konstruirten, würfelförmigen Instrument. Dieses und seine Handhabung ist an einer anderen Stelle beschrieben worden¹. Hier sei nur bemerkt, dass es mittels dieses Instrumentes möglich war, Schnitte in jeder gewünschten Richtung mit fast mathematischer Genauigkeit herzustellen.

Zum Schluss sei noch die Färbung erwähnt. Von den zahlreich angewandten Färbemitteln hat sich besonders die HEIDENHAIN'sche

¹ NOACK (1898), Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und Mikr. Technik. Bd. XV. Hier sei auf einen Fehler aufmerksam gemacht, der ohne Verschulden des Verfassers in die Arbeit gerathen ist. Der in Fig. 4 auf dem Würfel sichtbare Strich ist ganz bedeutungslos. Die Markirungslinie ist natürlich nicht auf der anstoßenden, wie es im Texte heißt, sondern auf der anliegenden Seite anzubringen.

Methode bewährt. Diese, in Verbindung mit der oben erwähnten Konservierung, färbt alle Dotterelemente tief schwarz und somit auch die eigenthümlichen Erscheinungen am hinteren Pole des Fliegeneies. Nur der Umstand, dass bei den früheren Untersuchungen nicht diese oder gleichwirkende Methoden angewandt worden sind, ist es zuzuschreiben, dass die zu schildernden Entwicklungsvorgänge zum Theil übersehen wurden oder nicht die gebührende Würdigung fanden. Aus diesem Grunde wird es nicht überflüssig erscheinen, dass ich der Beschreibung der angewandten Methoden eine eingehendere Darstellung widmete.

I. Die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei.

Das Ei von *Calliphora erythrocephala* zeigt unmittelbar nach der Eiablage auf Längsschnitten zunächst das Keimbläschen oder schon den ersten Furchungskern, welcher von einem Protoplasmahofe umgeben, im vorderen Drittel des Eies liegt.

Die Dotterkörner sind von verschiedener Größe, meist rund, aber auch tellerförmig, halbkugelig oder seltener maulbeerförmig. Stets zeigen sich mehrere in Zerfall, indem sie sich in feinste Körnchen auflösen. Das Ooplasma ist in den jüngsten Stadien am dichtesten, es bildet verhältnismäßig kleine, kugelige Hohlräume, in welchen die Dotterkörner in stets randständiger Stellung eingelagert sind. Das Protoplasma selbst enthält zahlreiche, feinste Dotterkügelchen. Nach außen hin ist das Ei durch eine, im Anfang nur sehr feine Protoplasmaschicht, das Keimhautblastem (*khbl*) begrenzt, welches an beiden Polen eine geringere Verdickung zeigt. Die Richtungskörperbildung und Kerntheilung, so weit ich sie beachtete, findet in der von BLOCHMANN 1887 beschriebenen Weise statt. Die Kerne sind stets von einem Protoplasmahofe umgeben; letzterer entsteht dadurch, dass die auf der Wanderung befindlichen Kerne alle Protoplasma-massen ihrer Umgebung an sich ziehen und mit sich fortreißen. Auf Schnitten, welche die Kerne auf halbem Radius des Eies zeigen, lassen sich deshalb deutlich zwei verschiedene Dotterzonen unterscheiden; eine ursprüngliche, periphere protoplasmareiche Dottermasse (Fig. 22 *pr.do*), und zweitens eine centrale, protoplasmaarme (*sec.do*), deren Vacuolen stark vergrößert sind und allmählich zusammenzufließen beginnen. Die Kerne selbst haben auf der Wanderung, wie das schon KOWALEWSKY 1886 beschrieben, eine nach vorn verdickte, keulenartige Gestalt. Unbeachtet ist bei diesen bis jetzt das Centrosom geblieben, welches stets dem Kerne

vorauswandert, und so genau die Richtung seiner Wanderung anzeigt. Erst nach der Theilung in zwei Centrosome rücken diese allmählich nach der Seite des Kernes. Fig. 22 und 23 lassen diesen Vorgang in verschiedenen Stadien erkennen. Die Anfangs unregelmäßig im Dotterinneren gelagerten Kerne beginnen etwa auf halbem Radius sich in Form eines Cylinders anzuordnen und nähern sich von nun an gleichmäßig vorrückend der Peripherie. In Fig. 23 sind alle Kerne bis dicht an die Oberfläche herantreten. Ihre keulenförmige Gestalt beweist, dass sie noch auf der Wanderung begriffen sind, d. h. dass sie erst im Moment der Konservirung alle gleichzeitig die Peripherie erreicht haben. Die in dieser Beziehung bestandene Streitfrage ist also zu Gunsten BLOCHMANN's (1887) und VOELTZKOW's (1889) entgegen den Anschauungen von WEISMANN (1863), KOWALEWSKY (1887) und GRABER (1889) zu entscheiden.

Von ganz besonderem Interesse sind nun aber die Entwicklungsvorgänge am Hinterpole. Hier befindet sich eine Körnchenplatte, die mit der Entwicklung der Polzellen in unmittelbarem Zusammenhang steht. Einen Längsschnitt durch ein unmittelbar nach der Eiablage konservirtes Ei zeigt Fig. 17. In dieser, wie in allen folgenden Abbildungen, sind die Präparate nicht nur in ihren feinsten Details, sondern auch in der durch die HEIDENHAIN'sche Methode erzielten Färbung wiedergegeben. Demgemäß sind die Dotterelemente tiefschwarz gefärbt. Das Keimhautblastem (*khbl*) ist am hinteren Pol nur wenig verdickt und in demselben erkennt man eine feinkörnige Masse (*dopl*), welche auf dem Längsschnitt als eine dünne, körnige Linie erscheint und am Totalpräparat eine feine Platte darstellt, die in dem verdickten Keimhautblastem dicht unter der Oberfläche des Eies liegt (Fig. 17).

Das Schicksal dieser Platte ist aus den Figg. 17—21 ersichtlich. Zunächst wird das Keimhautblastem am hinteren Pole immer dicker und ragt zuletzt (Fig. 21) zapfenartig in das Dotterinnere vor. Die Körnchenplatte, welche sich auf dem Längsschnitt Anfangs als ein feinkörniger, langer Faden darstellt, verkürzt sich in demselben Verhältnis, als sich das Keimhautblastem verdickt. Sie schrumpft auf einen immer kleineren Raum derartig zusammen, dass die Linie in Fig. 18 gewellt erscheint. In Fig. 19 tritt eine Knäuelung des Fadens ein und in Fig. 20 werden die Elemente undeutlicher. Es tritt eine Auflösung der Platte ein und lässt in Fig. 21 nur noch eine Wolkenbildung zurück. In Fig. 22 ist der Protoplasmapapfen wieder zurückgetreten und das Keimhautblastem am hinteren Pol zeigt wieder

seine ursprüngliche Stärke; nur ist es jetzt im Unterschied zu vorher tief dunkel granulirt.

Inzwischen hat sich auch das Keimhautblastem am Vorderpol verdickt; es fehlt darin aber jede Spur von einer Platte; dagegen erkennt man zahlreiche helle Bläschen, welche von der Mikropyle aus nach dem Dotterinnern wandern.

II. Bildung der Polzellen.

Während die Kerne bis zu ihrem Eintritt in die Peripherie alle ein gleiches Aussehen zeigten, lässt ein Blick auf den hinteren Pol der Fig. 23 sofort erkennen, dass sich hier von nun an die Vorgänge anders gestalten müssen, wie am Vorderpol und zu beiden Seiten. Es scheint auch thatsächlich die Platte am hinteren Pol die einzige Ursache zur ersten Zelldifferenzirung zu sein; denn betrachtet man darauf hin nochmals Fig. 22, so kann man sich des Eindrucks der völligen Gleichwerthigkeit sämtlicher Kerne nicht erwehren. In Fig. 23 aber sind die Kerne im Bereich der Platte weniger dicht an die Oberfläche gerückt wie an allen anderen Stellen. Die Platte scheint nur wenig eingebuchtet, so dass es den Eindruck macht, als sei es den Kernen schwer, diese dunkler granulirte Schicht zu durchbrechen. Im nächsten Stadium (Fig. 24) haben die Kerne eine runde Gestalt angenommen, die Platte hat sich in so viel Theile getrennt, als Kerne in ihr Bereich eingetreten sind, und bildet nun um jeden dieser Kerne einen peripher gelegenen feinkörnigen Halbmond. Hiermit ist die erste Zelldifferenzirung eingeleitet. Am hinteren Eipole entwickeln sich die Polzellen (*pz*), während die übrigen an die Peripherie getretenen Kerne zur Blastodermbildung beitragen, deren Zellen zunächst noch alle einander gleich bleiben.

Nun beginnen die Zellen des hinteren Pols sich über die Peripherie zu erheben. Es entstehen protoplasmatische Vorwölbungen, in welchen je ein Kern sammt dem ihn umgebenden Halbmond eintritt. Letzterer schließt sich allmählich zu einem Kreise, welcher um so mehr auffällt, weil die von ihm eingeschlossene und den Kern einbettende Protoplasmamasse fast farblos erscheint (Figg. 25 u. 26 *pz*). Bei der Fortentwicklung der Polzellen schwindet allmählich die scharfe Grenze zwischen Zellprotoplasma und Polplatte. Letztere löst sich auf und es entsteht eine gleichmäßige Pigmentirung, welche den Polzellen noch auf lange Zeit ein ganz charakteristisches Aussehen verleiht. Es wiederholt sich also in jeder

einzelnen Polzelle das Schicksal der vorher am kernfreien Pol gelegenen Dotterplatte. So lange diese Polzellen weit aus einander liegen, zeigen sie eine länglich runde Gestalt und sitzen mit breiter Basis auf. Dabei sind sie nicht durch eine scharfe Grenze von ihrer Unterlage getrennt, sondern das Protoplasma der Zelle steht mit dem Dotterprotoplasma in Verbindung. Die nun folgende Vermehrung verursacht sehr bald durch gegenseitige Berührung ein Abplatten der Zellen, sie werden kubisch (Fig. 27), dann cylindrisch, und indem sie aus ihrer Lage nach außen gedrängt werden, stumpf kegelförmig (Fig. 28). Zuletzt lösen sich die Zellen von ihrer Unterlage ab und nehmen eine runde Gestalt an.

In der nun folgenden Weiterentwicklung der Polzellen setzt sich gewissermaßen der Umwandlungsmodus der Polplatte weiter fort. So wie diese sich auf einen immer kleineren Raum zusammengeschoben hat, rücken die Polzellen immer mehr zusammen (Figg. 27—31), und während sie vorher das ganze hintere Ende des Eies in einschichtiger Lage bedeckten, bilden sie jetzt einen unregelmäßigen Zellhaufen, welcher schließlich durch die ebenfalls nach hinten sich zusammenziehenden Blastodermzellen emporgehoben wird (Fig. 31). Während die Polzellen sich vorher nur in tangentialer Richtung zur Oberfläche theilten, geschieht dies nunmehr in jeder beliebigen, also auch in radialer Richtung. Eine dem entsprechend gerichtete Spindel zeigt Fig. 31.

Die Behauptung GRABER'S (1889), wonach das Vorhandensein von Polzellen bei einer anderen Fliege, *Lucilia*, bestritten wird, gab Veranlassung, auch die Eier von Angehörigen dieser Gattung, betreffs dieser Frage zu untersuchen. Die Polzellen sind auch hier vorhanden und entwickeln sich genau in der oben für *Calliphora* beschriebenen Weise. Der einzige Unterschied ist der, dass sie sich niemals so stark vom Hinterpole des Eies abheben, wie bei der erst erwähnten Fliege. Aus diesem Grunde ist ein Übersehen der Polzellen allerdings leichter möglich wie bei *Calliphora*. Am Totalpräparat ist es sogar unmöglich, die Polzellen von den übrigen Blastodermzellen zu unterscheiden.

Die bis dahin geschilderten Entwicklungsvorgänge geben nun in verschiedener Beziehung zu eingehenden Betrachtungen Veranlassung.

Zunächst interessirt die Frage über den Werth und die Bedeutung der am hinteren Pole gelegenen Platte. Betrachtet man diese mit stärkeren Immersionssystemen, so zeigt es sich, dass sie aus

zahlreichen, kleinen Körnchen zusammengesetzt ist. Diese sind eben so gefärbt wie die Dotterelemente, und in jeder Beziehung den im ganzen Ooplasma und auch im Keimhautblastem vereinzelt liegenden feinsten Dotterkörnchen ähnlich. Es kann sich hiernach nur um Dotterelemente handeln.

Ähnliche Erscheinungen sind in der Litteratur nicht unbekannt. Zunächst seien die bakterienartigen Stäbchen erwähnt, welche im Ei, aber auch im ganzen Körper verbreitet, bei verschiedenen Insekten gefunden worden sind. BLOCHMANN hat diese Stäbchen 1887 im Keimhautblastem noch unentwickelter Eier von *Blatta germanica* nachgewiesen und beobachtet, dass sie sich besonders in der Nähe der Kerne ansammeln. HEYMONS hat 1895 am Vorder- und Hinterende des Keimstreifens bei *Periplaneta* eine aus Stäbchen zusammengesetzte Platte gefunden, welche später in den Dotter einsinken und verschwinden soll. Während es sich hier aber um stäbchenartige Gebilde handelt, scheint RITTER 1890 bei *Chironomus* ein der Platte im Muscidenei völlig analoges Gebilde gesehen zu haben, obgleich er sich über den feineren Bau desselben nicht äußert. Er schildert den Entwicklungsgang etwa wie folgt: Nach der Vereinigung des männlichen und weiblichen Vorkerns verschwindet im Dotterinneren jede Spur eines Kernes, dagegen tritt am hinteren Pol eine stark färbare Platte auf (er hat mit Pikrokarmine vor- und mit Hämatoxylin nachgefärbt), welche undurchsichtig ist, aber wahrscheinlich den ersten Furchungskern enthält, denn später sieht man Kerne neben der Platte liegen. Hierauf treten die Polzellen aus, bestehend aus je einem Kern und einem Theil der Platte. In wie fern die Beobachtungen RITTER's richtig sind, ist aus den oben geschilderten Entwicklungsvorgängen bei *Musca* leicht zu erkennen. Schließlich sei noch METSCHNIKOFF erwähnt, welcher schon 1866 am durchsichtigen *Cecidomyia*-Ei die Entwicklung der Polzellen beobachtet hat. Hiernach umgibt sich der betreffende Kern mit einer Dottermasse und bildet mit dieser zusammen eine besonders große Zelle.

Gegenüber den Anschauungen, wonach ähnliche Gebilde als echte, symbiotisch lebende Bakterien oder Kokken gedeutet worden sind, dürfte hiermit wohl feststehen, dass die Platte am hinteren Pole des *Musciden*-Eies sich aus Dotterelementen zusammensetzt. Sie scheint den Zweck zu haben, das Wachsthum am hinteren Pol zu beschleunigen, ferner durch Eintritt in die Polzellen es diesen zu ermöglichen, sich auch weiterhin lebhaft zu vermehren, obgleich sie vom Dotter her keine Nahrung mehr erhalten. Schließlich

verursacht sie die charakteristische Pigmentirung dieser Zellen.

Nunmehr seien die Polzellen selbst noch einer Betrachtung unterworfen. Im Jahre 1862 fand ROBIN an einem Pol des *Chironomus*-Eies kleine Körper; er nannte sie Globules polaires und verglich sie mit den Richtungskörperchen. 1863 bestätigte WEISMANN diese Resultate für *Chironomus* und *Musca*; er erkannte die zellige Natur dieser Körper, beobachtete deren Theilung und beschrieb sie als Polzellen. 1866 stellte METSCHNIKOFF das Vorhandensein der Polzellen bei *Simulia* und *Cecidomya* fest. Ferner will dieser an den durchsichtigen Eiern der letztgenannten Fliege die Entwicklung der Geschlechtsorgane aus diesen Zellen beobachtet haben. Zu demselben Resultat gelangte LEUCKART 1865. In einer großen Reihe ähnlicher Arbeiten werden hierauf diese Resultate bestätigt und die Entwicklung der Geschlechtsorgane aus sogenannten Urogenitalzellen beschrieben, so dass zur Zeit auch ziemlich allgemein angenommen wird, man habe in den Polzellen der Dipteren die Urogenitalzellen zu erblicken. Hierauf soll weiter hinten in einem besonderen Kapitel zurückgekommen werden. Jetzt sei nur auf die Frage über die Her-stammung der Polzellen selbst eingegangen.

Nach WEISMANN 1863 treten bei *Musca* am hinteren Pole zunächst vier helle Flecke auf, welche in ziemlichen Abständen aus einander liegen. Eben so schildert er in derselben Arbeit das erste Auftreten der Polzellen bei *Chironomus*. In einer späteren Arbeit (1882) führt er die Entwicklung dieser Zellen bei einer *Chironomus*-Art sogar auf nur zwei Kerne zurück. Zu demselben Resultat gelangten BALBIANI 1885 und RITTER 1890; hiernach entstehen bei *Chironomus* am hinteren Eipole zwei Protoplasmavorstülpungen mit je einem Kern. Durch Theilung derselben entstehen zunächst vier, dann acht Polzellen. METSCHNIKOFF beschreibt 1866 die Bildung der Polzellen bei *Cecidomya* aus einer einzigen großen Zelle; dasselbe haben BALBIANI 1866, sowie WITLACZIL 1884 für die Aphiden zu beweisen versucht. Das Verlangen, die Urogenitalzellen möglichst auf einen einzigen Kern zurückzuführen, geht hieraus deutlich hervor; denn, wenn auch WEISMANN als erste Anlage von vier Kernen spricht, so nimmt er doch an, dass dieselben durch Theilung aus einem einzigen Kern entstanden sind. Dieser Urkern der Genitalanlage würde allerdings immer noch einer verhältnismäßig späteren Generation vom ersten Furchungskern aus gerechnet, angehören. Am weitesten hat BOVERI bei *Ascaris* den Ursprung der Genitalzellen zurückverfolgt. Nach

seiner Mittheilung von 1892 theilt sich bei *Ascaris megalcephala* der erste Furchungskern in zwei erkennbar verschiedene Zellen, in eine Ursoma- und eine Urogenitalzelle.

In der vorliegenden Arbeit ist es leider nicht geglückt, zu einem Resultat im selben Sinne zu gelangen. Es ist im Gegentheil bereits oben darauf hingewiesen worden, dass die Polzelle ihr charakteristisches Aussehen lediglich der am hinteren Eipol gelegenen Dotterplatte verdanken, welche vorher ganz ohne Zuthun der Kerne entstanden war.

Die Platte bedeckt kurz vor der Einwanderung der Kerne in die Peripherie das ganze hintere Ende des Eies. Sie ist in der Mitte am stärksten und verläuft seitlich allmählich im Keimhautblastem. Die in das Bereich der Platte eintretenden Kerne werden sich daher mit einem um so stärkeren Dotterkreis umgeben, je mehr sie in der Platte gelegen sind. Die Polzellen haben daher am selben Präparate ein verschiedenes Aussehen, die in der Mitte gelegenen Kerne, im jüngsten Stadium zwei bis drei, liegen verhältnismäßig weit aus einander entfernt und sind mit einer stärkeren halbmondförmigen Dottermasse umgeben, aber auch diese Halbmonde sind nicht gleich, sondern stets einer stärker wie der andere. Ebenfalls sind aber noch vier bis fünf weitere Kerne in den Bereich der Dotterplatte gelangt. Sie liegen mehr seitlich, ihr Halbmond ist kleiner und der Kern liegt überhaupt näher an der Oberfläche. Aber auch sie sind unter einander verschieden. Während die einen die größten Polzellen fast an Größe erreichen, kann man bei den am meisten seitlich gelegenen Kernen kaum entscheiden, ob man einen Pol- oder Blastodermkern vor sich hat (Fig. 26 *pz*). Dieselbe Verschiedenheit zeigt sich auch später. Die am meisten central gelegenen Polzellen sind stets in der Entwicklung voraus und erheben sich auch zuerst über die Oberfläche. In dem Stadium, in welchem sich die ersten Polzellen loslösen und eine runde Gestalt annehmen, sind nicht, wie WEISMANN angiebt, 4—8, sondern 15—20 Zellen vorhanden.

Vergleichen wir nun hiermit die Resultate früherer Arbeiten, so muss zunächst auffallen, dass übereinstimmend WEISMANN (1863) und RITTER (1890) die Bildung der Polzellen bei *Chironomus* durch zwei sich nach einander vorwölbende Plasmakuppen erklären. Es scheint desshalb immerhin möglich, dass auch bei *Chironomus* noch weitere Polzellen durch Vorstülpung aus dem Keimhautblastem entstehen; eine Erscheinung, die vielleicht durch die gleichzeitig eintretende Theilung der ersten Polzelle und durch die inzwischen be-

ginnende Blastodermbildung übersehen worden ist. Gerade der letzte Umstand ist es zweifellos, welcher die Anschauung WEISMANN'S (1863) betreffs der Polzellenbildung verursacht hat.

Hiernach sollen die vier im Inneren auftretenden hellen Flecken binnen wenigen Minuten an die Oberfläche steigen und sich von dem darunterliegenden Blastem abschnüren. Oft noch vor der vollständigen Isolirung sollen sich die Zellen theilen, so dass acht halb so große Polzellen frei am hinteren Eipole liegen. Ihre weitere Vermehrung konnte er, wie er selbst angiebt, wegen der inzwischen eintretenden Blastodermbildung nicht beobachten. Wiederholt man das WEISMANN'Sche Verfahren, indem man das Ei von seiner Hülle befreit und das Totalpräparat unter dem Mikroskop untersucht, so überzeugt man sich, dass die damals allein verfügbare Methode, zur Feststellung dieser Verhältnisse nicht genügt. Zugleich muss bezüglich dieses Punktes ausdrücklich ausgesprochen werden, wie weit WEISMANN schon damals mit seinen beschränkten Hilfsmitteln in der Erkenntnis dieser Entwicklungsvorgänge gelangt ist. Eben so sind die Ergebnisse METSCHNIKOFF'S aus dem Jahre 1866 zu beurtheilen, welcher die Entwicklung der Polzellen aus einem einzigen, am spitzen Pole des *Cecidomya*-Eies gelegenen Kern verfolgt hat.

Wenn nun im Obigen bei den Musciden die Abstammung aller Polzellen von einem bestimmten Kerne nicht bewiesen werden konnte, soll das Gegentheil selbstverständlich eben so wenig behauptet werden. Mögen die Polzellen nun von einem bestimmten Mutterkerne, der sich bereits vor dem Eintritt in die Peripherie getheilt hat, abstammen oder nicht, ihr charakteristisches Aussehen erhalten sie erst durch eine ganz unabhängig von ihren Kernen entstandene Dotterplatte.

III. Die Dotterzellen.

Schon bei der Beschreibung der ersten Entwicklungsvorgänge wurde geschildert, wie sich das Keimhautblastem am hinteren Pol allmählich verdickt, und zuletzt eine zapfenartige Vorstülpung in das Innere des Dotters bildet; beim Annähern der Kerne an die Oberfläche tritt diese Protoplasmaverdickung wieder zurück, um, sobald jene die Peripherie erreicht haben, sich aufs Neue zu entwickeln. Dieses zeigen Figg. 27 und 28. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese wiederholte Verdickung des Keimhautblastems am hinteren Pole in beiden Fällen auf dieselbe Ursache zurückzuführen ist. Die Kerne spielen hierbei keine Rolle; wenn auch VOELTZKOW die zweite

Verdickung mit der Einwanderung der Dotterkerne erklärt, so ist doch oben bewiesen, dass beim Zustandekommen der ersten Verdickung des hinteren Keimhautblastems von Kernen überhaupt keine Rede ist. Die zweite Verdickung entsteht aber den Anschauungen VOELTZOW's entgegen schon vor dem Beginn einer Kerneinwanderung. Hiernach bleibt nur noch die Möglichkeit, eine Protoplasmabewegung anzunehmen, deren Richtung an der Oberfläche von vorn nach hinten und vom Hinterpole nach dem Dotterinneren geht. Ein gleiches Verhalten setzt bereits WILL 1883 bei den ähnlich gebauten Eiern der viviparen Aphiden voraus, indem er von der Ernährung durch den hinteren Eipol der im Mutterleibe sich entwickelnden Eier spricht. Hiermit lässt sich auch nicht nur die zweimalige Protoplasmaansammlung am hinteren Eipol der Musciden, sondern auch das Zusammenziehen der Polplatte, sowie der Polzellen und der Blastodermzellen, und schließlich die in Folgendem zu schildernde Kerneinwanderung vom hinteren Pole aus erklären.

Die Zusammenschiebung des Blastoderms unter die Polzellen führt niemals zu einem völligen Verschluss desselben, sondern es bildet sich vielmehr eine in den Dotter hineinragende, trichterförmige Einstülpung, von deren Rande aus eine Kerneinwanderung in das Eiinnere beginnt. Diese Kerne sind Anfangs von gleicher Größe wie die Blastodermkerne, nehmen aber im Dotter schnell an Umfang zu und werden zu Dotterzellen. Sie vermehren sich lebhaft und sind stets von einer, wenn auch geringen Protoplasmamasse umgeben, welche durch pseudopodienartige Ausläufer mit dem Protoplasma des Dotters in Verbindung steht. Fig. 28 zeigt eine starke Plasmavorstülpung in dem Dotter am hinteren Pol, aber keine Spur einer Kerneinwanderung. Diese ist in Fig. 29 deutlich zu erkennen. In Fig. 30 liegt bereits ein solcher Kern (*dz*) weit im Dotterinneren und in Fig. 31 hat er stark an Größe zugenommen. In beiden Figuren erkennt man deutlich die Straße ihrer Einwanderung. Fig. 32 und folgende zeigen die Einwanderung der Kerne in großer Menge, so dass es nicht recht verständlich ist, wie GRABER die bereits von VOELTZKOW geschilderte Einwanderung vom hinteren Eipole aus, ja sogar jede vermehrte Kernansammlung an dieser Stelle bestreiten konnte. Es muss um so mehr auffallen, als GRABER selbst doch für die Musciden auch eine Dotterzellbildung durch Einwanderung an unbestimmten Stellen des Blastoderms vertritt. Warum sollen dann vom hinteren Pole keine Kerne einwandern?

Im Übrigen aber ist die Ansicht GRABER's richtig. Es gelangen auch Kerne des übrigen Blastoderms zur Einwanderung; der Vorgang zeigt sich aber erst dann, wenn die Blastodermkerne dicht gedrängt neben einander liegen. Fig. 31 (dz) zeigt auf der linken Seite einen solchen Kern, er liegt dicht unter dem Blastoderm und es kann kein Zweifel darüber herrschen, dass er durch Druck der benachbarten Zellen in das Innere verdrängt worden ist.

Indem VOELTZKOW voraussetzt, dass unter den Polzellen eine geschlossene Blastodermischiicht und unter dieser ein überall gleichmäßiges, inneres Keimhautblastem liegt, schildert er den Vorgang der Dotterzellbildung etwa wie folgt: »Die Polzellen drücken auf das Blastoderm und stülpen dieses ein. Die darunter liegende Dotterzone wird durchbrochen und das innere Keimhautblastem wird ebenfalls eingestülpt und bildet einen zapfenartigen Vorsprung ins Dotterinnere. Die eingestülpten Blastodermzellen lösen sich los, wandern ein und bilden die Dotterzellen.« Die ganze Einwanderung der Dotterzellen führt VOELTZKOW also auf einen Druck der Polzellen zurück. Sein Irrthum betreffs des Blastoderms und des inneren Keimhautblastems am hinteren Eipol, ist in so fern begreiflich, da er nach eigener Angabe die Entwicklung der Polzellen, also auch die hier in Betracht kommenden Stadien, nicht verfolgt hat.

Außer einer Dotterzellbildung durch Einwanderung vertritt GRABER (1889) auch eine solche durch Zurückbleiben von Furchungskernen im Dotterinneren. Dieselbe Auffassung haben für die Musciden auch BLOCHMANN (1887) und KOWALEWSKY (1887) vertreten. Zunächst sei aber zu Fig. 50 in BLOCHMANN's Arbeit (1887a), durch welche dieser das Zurückbleiben der Kerne beweisen will, bemerkt, dass in diesem Stadium bereits die Einwanderung vom hinteren Pole aus begonnen hat. Es muss aber doch zugegeben werden, dass häufig Kerne im Dotterinneren zu finden sind, die zweifellos schon vor der Blastodermbildung zurückgeblieben sind. Aber eben so bestimmt wandern in der Mehrzahl der Fälle die Kerne sämmtlich an die Oberfläche. Ferner ist bereits oben geschildert, dass die Kerne sich ungefähr auf halbem Radius cylindrisch anordnen und sich von da ab gleichmäßig der Peripherie nähern. In diesem, der Fig. 22 entsprechendem Stadium, d. h. also, wenn sich die Kerne der Peripherie nähern, wurden niemals Kerne gefunden, welche im Dottercentrum zurückgeblieben wären. Dagegen aber wurden solche wiederholt bei

den Stadien beobachtet, in welchen die Furchungskerne im Begriff sind, in die Peripherie einzutreten. Es ist dies also nach der letzten Kerntheilung vor Eintritt in die Peripherie geschehen. Die betreffenden Kerne bleiben also nicht a priori zurück, sondern kehren auf halbem Wege um. In der Meinung, durch das Studium dieser Verhältnisse bei einer anderen Muscidenart eine entscheidende Erklärung zu finden, wurden die gleichen Stadien von *Lucilia* untersucht. Hierbei zeigte sich aber bezüglich der Dotterzellbildung noch ein drittes Verhalten. Während es sich bei *Calliphora* höchstens um ein bis drei zurückgebliebene Kerne handelt, finden sich solche bei *Lucilia* stets regelmäßig und in großer Menge. Hieraus geht hervor, dass die Dotterzellbildung bei den Musciden selbst eine sehr verschiedenartige ist.

Schon KORSCHOLT und HEIDER (1892) haben die Frage, welche Art der Dotterzellbildung die ursprüngliche ist, dahin entschieden, dass sie das Zurückbleiben der Kerne für eine sekundäre Erscheinung halten. Für diese Theorie spricht nach vorliegenden Resultaten das oben geschilderte Verhalten der Kerne bei der Wanderung nach der Peripherie. Ferner ist es leichter verständlich, dass in besonderen Fällen einige Kerne zurückbleiben, als dass alle Kerne in die Peripherie eintreten. Für *Calliphora* also sind beide Arten der Dotterzellbildung, sowohl die durch Zurückbleiben der Kerne, sowie die durch Rückwanderung festgestellt worden. Da die erste Form der Dotterzellbildung bei *Calliphora* aber nicht in jedem Fall auftritt, so ist sie, wenn sie auch die Fortentwicklung in keiner Weise beeinflusst, doch als eine ungewöhnliche zu bezeichnen. Die Einwanderung der Kerne vom hinteren Pol aber kann wohl nur als eine besondere Form gegenüber der multipolaren Rückwanderung betrachtet werden.

Es ist übrigens nicht nur VOELTZKOW (1889), welcher die Bildung der Dotterzellen vom hinteren Pole aus beschrieben hat. METSCHNIKOFF (1866) und WILL (1888) sind schon bei Untersuchung der viviparen Aphiden betreffs der Dotterzellen zu demselben Resultate gekommen, wie sie in vorliegender Arbeit für *Musca* geltend gemacht werden. Nach den Angaben WILL's zeigt das Blastoderm am hinteren Pol eine Grube, von welcher alle Dotterzellen entspringen.

In neuerer Zeit ist nun besonders von HEYMONS 1895 auf die Verschiedenheit der im Dotter der Arthropoden befindlichen Zellelemente hingewiesen worden. Er unterscheidet Dotterzellen und Para-

cyten. Die Bildung der Dotterzellen hat er an einer großen Reihe von Insekten untersucht und sowohl eine solche durch Zurückbleiben von Kernen, sowie auch eine durch Rückwanderung, festgestellt. Während sich die Dotterzellen vergrößern, werden die Blastodermzellen in Folge der andauernden Theilung immer kleiner. Von dem so veränderten Blastoderm der späteren Stadien sollen sich Zellen ablösen, welche kleiner sind als die Dotterzellen; sie bleiben auch in der oberflächlichen Partie des Dotters liegen. Die Chromatinsubstanz der Kerne ballt sich zur Kugel, während das Kernkörperchen frei daneben liegt. Diese Zellen nennt er Paracyten. Sie gehen später zu Grunde. Aufgefallen ist ihm besonders die starke Produktion dieser Zellen im nächsten Umkreis der Geschlechtszellen. Ferner ist nach seiner Angabe erwähnenswerth, dass bei *Forficula* einige Geschlechtszellen eben so wie die Paracyten degeneriren.

Vergleicht man diese Darstellung der Paracytenbildung mit der Kerneinwanderung vom hinteren Eipole der Musciden, so zeigen die Figg. 29—31 mehrfach die zusammengeballte Chromatinsubstanz, und zwar sowohl bei den einwandernden Blastodermkernen, wie auch bei den Polzellkernen (Fig. 30). Bei einem Theil der einwandernden Kerne aber bleibt die Chromatinsubstanz feinkörnig vertheilt. Diese Kerne werden zu Dotterzellen, während die anderen zweifellos den Paracyten HEYMONS' parallel zu stellen sind. Es erscheint desshalb sehr wohl möglich, dass in diesen Stadien neben den Dotterzellen auch noch Polzellen zur Einwanderung gelangen. Die Entscheidung dieser Frage ist aber schon desshalb schwierig, weil sich das Protoplasma der eingewanderten Zellen auflöst und hiermit die Polzellen völlig ihr charakteristisches Aussehen verlieren. Ferner zeigt Fig. 30 am hinteren Pol zwei kleine, dicht neben einander gelegene Kerne. Sie wurden wiederholt gefunden, liegen stets zu zweien bei einander und sind jedenfalls durch Theilung eines eingewanderten Kernes entstanden. Es entstehen also bei den Musciden in den jüngeren Stadien Dotterzellen und Paracyten gleichzeitig neben einander. In den darauffolgenden Stadien, in welchen die Dotterzellbildung bereits ihr Ende erreicht hat, gelangen thatsächlich Polzellen zur Einwanderung. Diese behalten nun gegenüber den vorher eingewanderten Zellen ihre Zellgrenze, ein Verhalten, welches zweifellos mit der inzwischen eingetretenen Protoplasmaarmuth des Dotters zusammenhängt. Auch im Übrigen verhalten sie sich eben so wie HEYMONS für die Paracyten schildert. Sie dringen nicht in den Dotter ein, sondern bleiben am inneren Ende des Kanals liegen und gehen dort zu Grunde

(Fig. 37 *pz*). Selbstverständlich nehmen nicht alle Polzellen das eben beschriebene Ende. Über ihr weiteres Schicksal soll in einem besonderen Abschnitt berichtet werden.

Zum Schlusse sei noch die Funktion der Dotterzellen erwähnt. Nach der allgemein gültigen Anschauung haben sie den Dotter aufzulösen und zur Resorption vorzubereiten. Mit Rücksicht aber auf die im nächsten Kapitel geschilderte Ernährungsweise der Blastodermzellen erscheint mir diese Auffassung wenigstens für die Musciden unzureichend. Eine Veränderung der Dotterkörner in der Nähe der Dotterzellen konnte jedenfalls nicht festgestellt werden. Das Protoplasma der Dotterzellen verbreitet sich strahlenförmig nach allen Seiten und geht in das Plasma des Dotters über, um diesen allem Anschein nach im nächsten Umkreise zu beeinflussen. Ich möchte die Dotterzellen, d. h. dem im Dotter vertheilten Protoplasma mit den darin liegenden Kernen gewissermaßen die Funktion eines Stützgerüsts zuschreiben und auf diese mehr mechanische Bedeutung ein mindestens eben so großes Gewicht legen, wie auf die Betheiligung dieser Zellen an der Verarbeitung des Dottermaterials.

Auf die Theorie und die Resultate, welche die Dotterzellen mit dem Entoderm in Zusammenhang bringen, soll weiter unten eingegangen werden.

IV. Bildung des Blastoderms und des inneren Keimhautblastems.

Es ist bereits oben erwähnt worden, dass die Kerne alle gleichzeitig die Peripherie erreichen. Im Unterschied zu den Polzellkernen aber, die, wie erwähnt, durch eine Dotterplatte von der Peripherie getrennt bleiben, treten die Blastodermkerne bis dicht an die Oberfläche heran. In Folge der lebhaften Theilung werden sie in den folgenden Stadien immer kleiner und erst, wenn die Oberfläche dicht mit Kernen besetzt ist und die Vermehrung nachlässt, nehmen sie wieder an Größe zu. Die einzelnen Details bei der Zellbildung sind besonders von BLOCHMANN (1887) für *Musca*, und von HEIDER (1889) für *Hydrophilus* eingehend geschildert worden. Hier soll nun noch besonders das innere Keimhautblastem und ferner die Ernährung und das Wachstum der Blastodermzellen berücksichtigt werden.

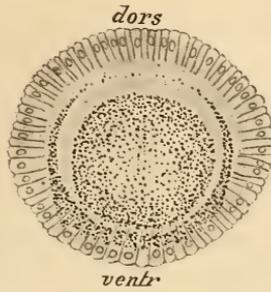
Die an die Oberfläche steigenden Kerne führen stets eine bedeutende Protoplasmaansammlung mit sich. Diese soll mit den Kernen in das äußere Keimhautblastem eintreten; erst später soll sich durch neue Protoplasmaansammlungen eine zweite Schicht bilden, welche von der äußeren Plasmaschicht durch eine dünne Dotterschicht getrennt

bleibt. Diese wurde von WEISMANN als das innere Keimhautblastem bezeichnet.

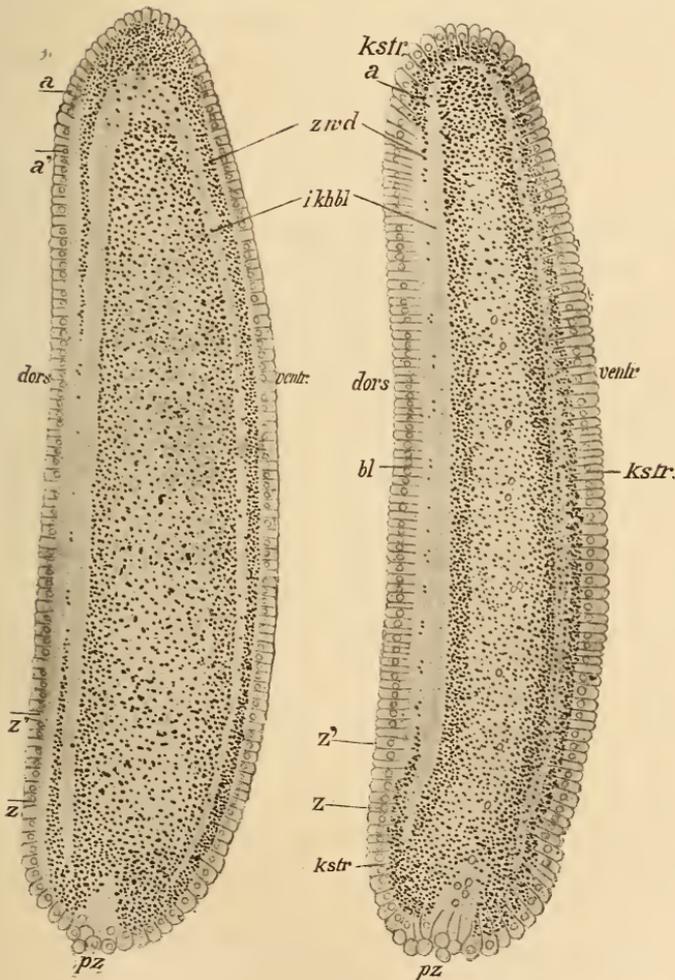
Die gegebene Darstellung entspricht nicht völlig dem wirklichen Sachverhalt. Große sekundär im Dotterinneren auftretende Protoplasmamassen sind stets pathologischer Natur. Das innere Keimhautblastem wird in seiner ersten Anlage ebenfalls durch das die Kerne begleitende Protoplasma gebildet und wird durch kontinuierlich nachströmende Massen verstärkt. Aber das Verhalten dieser wandernden Protoplasmamassen ist nicht überall gleich. Figg. 27 und 28 demonstrieren, wie an der Bauchseite (rechts in der Figur) mehr Dotterkörner durch die emporsteigende Plasmamasse mitgerissen werden, als an der Dorsalseite. Während an der Rückenseite das Protoplasma in breiten Straßen nach der Peripherie fließt, ist dies an der Bauchseite weniger der Fall. Hier bildet das dem Kern folgende Protoplasma vielmehr ein zerrissenes, vielfach mit Dotter durchsetztes Netzwerk. Noch anders verhält es sich am Vorderpol des Eies. Hier bleibt das Protoplasma schon in bedeutender Entfernung von der Oberfläche zurück und der Kern tritt, nur von ganz geringer Protoplasmamasse begleitet, in die Peripherie ein.

Sowohl das Blastoderm, wie auch das innere Keimhautblastem müssen dem entsprechend in allen drei Fällen eine verschiedene Gestaltung annehmen. Figg. 29—31 zeigen das sich entwickelnde innere Keimhautblastem (*ikhbl*). Figg. 32 und 33 dasselbe in seiner fertigen Ausbildung. Das Gleiche zeigen die Textfigg. 2 und 3. Am Vorderpol bleibt das Blastoderm am niedrigsten und steht nach innen, da das Protoplasma in großer Entfernung zurückgeblieben war, mit einer starken Zwischendotterschicht in Verbindung. An der Rückenseite ist das Gegentheil der Fall. Es war sehr viel Plasmamasse in die Peripherie eingetreten und demnach ist das Blastoderm hier sehr hoch, während die Zwischendotterschicht kaum zur Entwicklung gekommen ist, und nur nach den beiden Polen hin etwas stärker wird. Die Bauchseite hält hiervon die Mitte; Zwischendotterschicht und inneres Keimhautblastem sind mittelmäßig entwickelt. Aber auch das hintere Ende des Eies zeigt ein besonderes Verhalten, denn hier kommt ein inneres Keimhautblastem überhaupt nicht zur Entwicklung (Textfig. 2).

Wenn nun hiermit die Anschauung WEISMANN's, wonach das innere Keimhautblastem als eine gleichmäßig starke Schicht unter



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Textfig. 3.

Textfig. 1. Querschnitt, ungefähr durch die Mitte des Eies; entsprechend dem Längsschnitt in Textfig. 3
 Textfig. 2. Längsschnitt; inneres Keimhautblastem (*i.khbl*) fertig entwickelt. Textfig. 3. Längsschnitt;
 Zwischendotterhaut (*zwd*), an der ventralen Seite bereits von den Blastodermzellen aufgenommen; Ent-
 wicklung des Keimstreifens (*kstr*); *a* vorderes, *z* hinteres Ende desselben.

dem ganzen Blastoderm gelagert sein soll, als der Sachlage nicht entsprechend bezeichnet werden muss, so ist die Angabe GRABER'S, welcher überhaupt keine regelmäßige Anordnung desselben erkannt haben will, noch viel weniger richtig. Das innere Keimhautblastem eines normal sich entwickelnden Eies zeigt vielmehr einen sehr regelmäßigen, symmetrischen Bau. Dieses lassen am besten die Querschnitte erkennen; ein solcher ist in Textfig. 1 wiedergegeben; er entspricht dem Längsschnitte Fig. 33 und Textfig. 3. Bemerkenswerth ist hier noch, dass WEISMANN (1863) in seinen Durchsichtsbildern Figg. 63 und 64 eine völlig richtige Darstellung des inneren Keimhautblastems giebt. Besonders Fig. 64, welche die Seitenansicht eines Eies darstellt, zeigt an der Rückenseite ein stark entwickeltes, inneres Keimhautblastem; dagegen fehlt dasselbe an den Bauchseiten und an den beiden Polen. Der Unterschied ist um so stärker, da, wie WEISMANN richtig angiebt, in diesem Stadium die Zellen an der Bauchseite bereits Dotter in sich aufgenommen haben.

Aber auch die allgemein seither gültige Anschauung über den Werth dieser inneren Protoplasmaschicht, wonach sie eine besonders günstige Nahrung für die in der ersten Entwicklung befindlichen Blastodermzellen sein soll, muss als eine irrige bezeichnet werden, denn gerade an den Partien des Eies, an welchem das Keimhautblastem am stärksten entwickelt ist, macht sich ein weniger rasches Wachsthum der Blastodermzellen geltend, während dort, wo der Keimstreif zur Ausbildung kommt, d. h. also ein lebhaftes Zellenwachsthum stattfindet, das innere Keimhautblastem niemals einen besonderen Umfang erlangt, für die Ernährung der Zellen also nicht die ihm zugeschriebene Rolle spielen kann.

Vergleicht man das Wachsthum der Zellen mit der Lagerung des inneren Keimhautblastems, so zeigt Textfig. 3. wie die Zellen an der Rückenseite, wo sich ein sehr starkes Keimhautblastem gebildet hatte, die Zwischendotterschicht aber nur sehr spärlich entwickelt war, in ihrem Wachsthum zurückbleiben. Alle Zellen dagegen, welche mit dem Dotter, resp. einer starken Zwischendotterschicht in Verbindung stehen, nehmen diesen gierig auf und zeigen eine starke Größenzunahme.

Die Entwicklung des inneren Keimhautblastems und die des Keimstreifens stehen also im umgekehrten Verhältnis. Eine besondere Bedeutung kann deshalb dem inneren Keimhautblastem, welches doch nur eine verhältnismäßig seltene Erscheinung ist, nicht beigelegt werden; es geht aber doch hieraus unzweifelhaft hervor, dass das

innere Keimhautblastem, der seitherigen Theorie entgegen, die Entwicklung der Zellen nicht fördert.

Zum Schlusse soll hier noch die Nahrungsaufnahme der einzelnen Zellen berücksichtigt werden. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die Nahrungsaufnahme erst dann beginnt, wenn das äußere Keimhautblastem vollständig in die Zellen aufgenommen worden ist, d. h. wenn die sich bildenden Zellgrenzen bis an den Nahrungsdotter reichen. Die von den Zellen aufgenommenen Dotterelemente sind von den übrigen Dotterkörnern durch nichts in irgend einer erkennbaren Weise zu unterscheiden; insbesondere sind sie nicht durch vorherigen, feinkörnigen Zerfall zur Nahrungsaufnahme geeigneter gemacht worden. Figg. 34—39 zeigen in großer Menge die verschiedenen Stadien der Nahrungsaufnahme. Während die Zellen ursprünglich mit dem Dotterplasma in direktem Zusammenhang standen, trennt sich die Zelle allmählich ab. Es geschieht dies durch einen Einschnürungsprocess an der Zellbasis, wie er von HEIDER (1889) eingehend geschildert worden ist. Die ringsum geschlossene Zelle kann nun zwecks Nahrungsaufnahme sich sekundär gegen den Dotter hin »öffnen«, so dass das Zellplasma mit dem Dotter in direkte Verbindung treten kann. Hierauf wird ein Theil der unveränderten Dotterkörner wie mit Pseudopodien umflossen und ins Innere aufgenommen. Die Zelle hat dabei Anfangs das Aussehen eines Bechers, dessen Rand die »Zellöffnung« darstellt, und später die Gestalt einer Flasche, deren Hals dem sich wieder schließenden Zellende gleicht. HEIDER hat eine ähnliche Darstellung der Dotteraufnahme seitens der Blastodermzelle durch Pseudopodien derselben bei *Hydrophilus* gegeben.

Zur Erläuterung der Figuren sei noch erwähnt, dass die Präparate in den Zeichnungen genau, also auch mit deren Mängel wiedergegeben sind; die Stellen, an welchen der Dotter durch Schrumpfung von den Zellen zurückgetreten ist, kann leicht von den natürlichen Lücken unterschieden werden.

Durch das in Obigem geschilderte Verhalten des inneren Keimhautblastems einerseits, und der Aufnahme der unveränderten Dotterkörner durch die Zellen andererseits, wird die übliche Bezeichnung der Dotterkörner als Nahrungsdotter, und des Protoplasmas als Bildungsdotter noch mehr begründet.

V. Bildung des Keimstreifens.

Die HEIDER'schen an *Hydrophilus* (1889) vorgenommenen Resultate gaben Veranlassung, auch das Muscidenei bei Fokalbeleuchtung

zu betrachten. Es zeigte sich denn auch, dass die Keimstreifenbildung bei *Musca* mit ganz ähnlichen Veränderungen beginnt, wie bei *Hydrophilus*. Fig. 9 giebt das Oberflächenbild dieses Stadiums von der Seite gesehen. Das Ei ist durch zwei, um das ganze Ei herumgehende Querfurchen in drei Abschnitte getheilt. Diese beiden Furchen wurden bereits von WEISMANN beobachtet und als vordere und hintere Querfalte beschrieben. Das zwischen diesen Furchen gelegene Mittelstück wird an der Ventralseite, also da, wo sich später der Keimstreifen bildet, durch fünf Linien (Fig. 9 *f1—f5*) in sechs ungefähr gleich breite Abschnitte getheilt.

Eine weitere Linie theilt das vor der vorderen Querfalte gelegene Vorderstück in zwei weitere Abschnitte. Diese letzte Querlinie verläuft aber nicht wie die übrigen in gerader Richtung und diesen parallel, sondern beschreibt einen nach vorn offenen Bogen. Auch diese Furche wurde bereits von WEISMANN beschrieben und als konvergierende Falte bezeichnet. Die zwischen diesen Querfalten gelegenen sieben Abschnitte sind seitlich durch zwei Längsrinnen begrenzt. Diese liegen Anfangs sehr weit aus einander, rücken aber bei der fortschreitenden Entwicklung immer mehr nach der Bauchseite zusammen und bilden, indem das zwischen ihnen gelegene Feld einsinkt, die Ränder der Keimstreifenrinne.

Die Querlinien, welche zwischen der vorderen und hinteren Querfalte den Keimstreifen in die genannten Abschnitte theilen, sind keine Furchen, sondern fallen nur durch den Farbenunterschied der Oberfläche auf. Schon HEIDER hat sich dahin ausgesprochen, dass diese Streifen, welche im Profil nicht als Furchen zu erkennen sind, bedingt werden durch die ungleiche Höhe der Zellen und das Durchleuchten des Dotters. Dieses konnte an Schnitten nicht erkannt werden, dagegen wird es durch die Betrachtung der Durchsichtsbilder klar. Zugleich zeigen diese noch besser wie die Oberflächenbilder die allmähliche Entwicklung des Keimstreifens. Bei Betrachtung der Durchsichtsbilder Figg. 1 und 2 bemerkt man, dass die erste Keimstreifenanlage in Bezug auf ihre Länge durchaus keine scharfe Grenze erkennen lässt. Erklärt werden diese Bilder durch die denselben Stadien angehörigen Längsschnitte in Textfigg. 2 und 3; diese sind bereits oben beschrieben worden, und es wurde gezeigt, wie die erste Zelldifferenzirung wesentlich mit der Entwicklung des inneren Keimhautblastems zusammenhängt. Geht man hier aber auf die allmähliche Begrenzung des Keimstreifens näher ein, so beweisen die Figg. 2 und 3 Folgendes: Während die oben als charakteristisch

beschriebene, dürrtige Zwischendotterschicht in dem jüngeren Stadium (Textfig. 2) nach beiden Polen hin allmählich zunimmt und ohne scharfe Grenze in die dort vorhandenen Dottermassen übergeht, erstreckt sich später dieses charakteristische Verhalten über die ganze Dorsalseite (Textfig. 3 und Taf. III, Fig. 33) und endet in der Nähe beider Eipole mit einer scharfen Grenze.

Der vorher vorn und hinten vermehrte Nahrungsdotter der Zwischendotterschicht ist also bis zu einer bestimmten Grenze aufgebraucht worden. Diese Dotteraufnahme ist aber nicht geschehen durch die unmittelbar darüber gelegenen, in Fig. 2 und 3 mit a' und z' bezeichneten Blastodermzellen, sondern von den mehr polwärts gelegenen Zellen a und z , also von den ersten, resp. letzten Zellen des sich bildenden Keimstreifens. Dem entsprechend ist die Gestalt der Zellen a' und z' unverändert und nichts spricht für eine stattgehabte Dotteraufnahme. Die seitliche Begrenzung der Zellen ist auch noch keine vollständige, die Nahrungsaufnahme findet, wie bereits oben geschildert wurde, aber erst statt, wenn die seitlichen Zellgrenzen an den Dotter herangetreten sind. Letzteres ist bei den Zellen a und z der Fall. Noch besser wie Textfig. 3 zeigt Fig. 33 wie die Zellen z sich an ihrer Basis nach der dorsalen Zwischendotterschicht umgebogen und diese förmlich ausgesaugt haben.

Aber auch die Gründe dieses Verhaltens sind leicht zu erkennen. Dadurch, dass an beiden Polen am wenigsten Protoplasmamasse in die Peripherie eingetreten war, ist hier das sich bildende Blastoderm am niedrigsten. Die seitliche Begrenzung dieser Zellen ist also am schnellsten vollendet und die Nahrungsaufnahme beginnt deshalb hier zuerst. Nur wenig später folgen die nach der Rückenseite hin gelegenen Zellen a und z . Nach Absorption der unter ihnen gelegenen und verhältnismäßig geringen Zwischendotterschicht, haben sie noch die unter den Zellen a' und z' gelegene Dottermasse zur Verfügung und nehmen diese auf, bevor die letztgenannten Zellen die Zwischendotterschicht erreichen.

Wenn also der zeitliche Beginn der Ernährung schon einen Unterschied in der Entwicklung der Zellen verursachte, so musste der Kontrast durch den Unterschied der zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge ein noch größerer werden. Eben so erklärt sich hieraus, wie der allmähliche Übergang schwinden und eine immer schärfere Grenze entstehen muss. Das Durchsichtsbild 2 zeigt also den ganzen Keimstreifen in seiner ersten scharf begrenzten Anlage. Unter ihm erscheint das innere Keimhautblastem, durch die verhält-

nismäßig starke Zwischendotterschicht dunkler gefärbt. Während am hinteren Eipole ein inneres Keimhautblastem fehlt, ist seine Wirkung am vorderen Eipole, wegen der hier sehr starken Zwischendotterschicht, gleich Null. Der Keimstreifen liegt also nicht wie VOELTZKOW (1889) angenommen, nur auf der Ventralseite des Eies, sondern schlägt sich, wie es schon WEISMANN (1863) richtig erkannt hat, um beide Pole herum. Seine scharfe Begrenzung ist keine ursprüngliche, sondern erst allmählich entstanden. In Durchsichtsbild Fig. 3 ist diese Grenze noch schärfer geworden. Während in Fig. 2 der Keimstreifen eine noch überall gleichmäßige Zellschicht darstellt, erkennt man hier die ersten Anzeichen einer beginnenden Segmentierung. Auf der Ventralseite sieht man die Einschnitte der vorderen und hinteren Querfalte. Zwischen beiden ist das innere Keimhautblastem in sechs Theile getheilt. Ein weiterer solcher Abschnitt liegt vor der vorderen Querfalte. Das schon ursprünglich nicht scharf begrenzte innere Keimhautblastem des Vorderpoles ist gänzlich verschwunden. Der Einschnürung des inneren Keimhautblastems entsprechend, sind die Zellen des Keimstreifens segmental vergrößert, lassen aber an der Oberfläche keine Rinnenbildung erkennen. Es ist dies also das dem Oberflächenbild in Fig. 9 entsprechende Stadium und die an dem letzteren erkennbaren Streifen werden, wie dies HEIDER richtig vermuthet hat, durch den durchleuchtenden Dotter verursacht.

Nunmehr beginnt der Keimstreifen selbst sich in verschiedener Weise weiter zu entwickeln. Sein mittlerer Theil lenkt zunächst die Aufmerksamkeit auf sich. Die Zellen werden hier sehr hoch und der ganze Theil senkt sich rinnenförmig ein (Fig. 4 *mes*). Die Rinne ist vorn und hinten scharf begrenzt. Sie endet hinten an der Querfalte, vorn geht sie über diese hinaus bis zu der konvergirenden Falte. Hieraus geht also hervor, dass der Keimstreifen während seiner ersten Entwicklung aus drei verschiedenen Theilen besteht: einem Mittelstück und zwei die Eipole bedeckenden Endstücken. Nach der Anschauung von GRABER und VOELTZKOW über die Keimstreifenbildung bei den Musciden entwickelt sich nur auf der Ventralseite eine Rinne, welche sich allmählich zum Rohre schließt. Aus dem vorher Geschilderten ist leicht zu erkennen, dass hiermit nur das Mittelstück erkannt und als der ganze Keimstreifen beschrieben worden ist. Die beiden, bereits vorhandenen Anlagen am Vorder- und Hinterpol hatte man nicht bemerkt. Erst später sollte sich der Keimstreifen, also das Mittelstück, nach vorn und hinten verlängern und man beschrieb als diese Verlängerung die Erscheinungen am vorderen und hinteren

Eipole. Abgesehen davon, dass bereits oben für ein viel jüngeres Stadium die ganze Keimstreifenanlage beschrieben worden ist, ist hier noch zu erwähnen, dass die Entwicklung des Vorder- und Hinterstückes des Keimstreifens durchaus nicht von den beiden Enden des Mittelstückes progressiv fortschreitet. Die beiden Anlagen haben vielmehr ein vollständig für sich abgeschlossenes Wachsthum. Das Vorderende entspricht der von HEIDER beschriebenen rautenförmigen Grube; der hintere Theil ist bei den Musciden als Enddarmanlage gedeutet worden. In Folgendem wird nun geschildert werden, wie aus der Rinnenbildung des Mittelstückes allein das Mesoderm hervorgeht, und wie in der vorderen und hinteren Anlage das Entoderm zu erblicken ist.

VI. Bildung des Mesoderms.

Wie bereits erwähnt, wurde nur das die Rinne liefernde Feld seither irrtümlich als die erste Anlage des ganzen Keimstreifens betrachtet. Dem entsprechend stimmt die Entwicklung des mittleren Keimstreifentheils vollständig mit der von GRABER und VOELTZKOW geschilderten Rinnenbildung überein. Vorn und hinten beginnend, kommt es zur Bildung einer Rinne und Abschnürung eines Zellrohres. Dieses, welches also nur der mittleren Keimstreifenanlage entspricht, hat aber, wie bewiesen werden soll, mit der Mitteldarmbildung nicht das Geringste zu thun, sondern liefert lediglich das Mesoderm.

Verfolgt man zunächst am durchsichtig gemachten Fliegenei den Process der Rinnenbildung, so zeigt Fig. 5, wie der vordere und hintere Theil der Rinne am stärksten entwickelt ist, während der mittlere Theil noch völlig flach erscheint. Dieser ist in Fig. 6 ebenfalls in die Tiefe gesunken und in Fig. 7 bildet das Mesoderm ein gleichmäßiges Rohr, welches nur am Vorderende Differenzirungen zeigt. Diese werden verursacht durch die darüber hinwegziehende vordere Querfalte, ferner dadurch, dass die bis dahin noch undifferenzirte vordere Keimstreifenanlage beginnt, sich in das Mesodermrohr hineinzuschieben.

Die einzelnen Details dieser Veränderungen sind am Durchsichtsbild nicht zu erkennen. Noch weniger ist dies der Fall in Fig. 8, in der diese Anlage schon zur Entwicklung gelangt ist. Man erkennt hier aber deutlich, dass das Mesodermrohr durch die tiefe Einschnürung der vorderen Querfalte im Bereiche dieser, weit in das Dotterinnere hineingedrängt worden ist.

Während dieser Zeit haben sich die Polzellen mehr nach der Rückenseite des Embryos verschoben, und die unter ihnen gelegenen, von der hinteren Querfalte begrenzten Zellen der hinteren Keimstreifenanlage, haben durch starkes Längenwachsthum zur Bildung eines hohen Zellenwulstes geführt. Nach der seitherigen Anschauung sollte sich nach Verschluss des Mesodermrohres dieses nach hinten verlängern, und als diese Verlängerung wurden von früheren Autoren die eben geschilderten Entwicklungsvorgänge der hinteren Keimstreifenanlage beschrieben. Aber schon die Durchsichtsbilder Fig. 6 bis 8 lassen deutlich erkennen, dass diese Neubildungen wenigstens zunächst mit dem Mesoderm in keiner Verbindung stehen, sondern durch noch nicht weiter differenzierte Blastodermzellen, d. h. also durch eine dünne Lage (Fig. 7) getrennt sind. Dieses soll natürlich kein Beweisgrund dafür sein, dass es sich hier um zwei Anlagen von verschiedenem Werth handelt, da ja doch das Mesodermrohr selbst aus zwei Anfangs getrennten Anlagen hervorgegangen ist. Es wird aber hierdurch bewiesen, dass es sich nicht um ein progressiv, vom hinteren Ende des Mesodermrohres fortschreitendes Wachsthum handelt.

Die von anderer Seite gegebene unrichtige Darstellung findet eine Entschuldigung darin, dass thatsächlich auch das Mesodermrohr beginnt sich nach hinten zu verlängern (Durchsichtsbild Fig. 8). Diese Verlängerung aber wird bewirkt durch das eigene Wachsthum des Mesoderms. Die hintere Keimstreifenanlage wird hierbei passiv als Ganzes nach der Dorsalseite verschoben. Wenn auch in Fig. 8 beide Anlagen ein einheitliches Ganze darzustellen scheinen, so sollen doch obige Behauptungen durch Betrachtung der Oberflächenbilder bewiesen werden.

Fig. 9 zeigt die erste Anlage des Keimstreifens und wurde schon weiter oben beschrieben; hiernach zerfällt dieser in drei scharf getrennte Theile. Der mittlere Theil, welcher allein das Mesoderm liefert, ist von der hinteren Keimstreifenanlage durch die hintere Querfalte getrennt. Diese verläuft ziemlich genau in der Transversalebene und da sie die hintere Keimstreifenanlage vollständig einschließt, so muss jede Verlagerung dieser Anlage am Oberflächenbild durch eine Verschiebung der Querfurchen erkennbar sein. Fig. 10 zeigt die beginnende Versenkung des mittleren Keimstreifentheils. In Fig. 11 haben sich die Ränder der Rinne stark genähert und die Mesodermzellen leuchten bereits an beiden Seiten als ein heller Streifen durch. Gleichzeitig hat sich die ganze Anlage, wenn auch

nur um ein Geringes, nach hinten verlängert. Da sich aber der hintere Keimstreifen theil um eben so viel auf der Rückenseite nach vorn geschoben hat, so wird hierdurch doch schon eine wesentliche Schrägstellung der hinteren Querfalte verursacht (Fig. 12).

Das Wachsen des Mesodermrohres ist also nicht auf Kosten der hinter ihm gelegenen Zellen vor sich gegangen, sondern, was bewiesen werden sollte, durch das eigene Längenwachsthum und andererseits sind die Polzellen nicht allein nach der Dorsalseite gewandert, sondern mit ihnen die ganze hintere Keimstreifenanlage. Die in den jüngeren Stadien nur auf der Ventralseite schwach sichtbaren fünf Linien (*f1—f5*) haben sich zu deutlichen Rinnen entwickelt. Sie umfassen jetzt die ganze Eioberfläche, und sind, wenn sie sich auch niemals so stark entwickeln wie die vordere Querfalte, als dieser analog zu betrachten. Dies beweist schon der Umstand, dass die Rinnen um so schwächer entwickelt sind, je weiter sie nach hinten gelegen sind. Aber auch sie lassen eine Verlagerung, dem Längenwachsthum des Mesoderms entsprechend, erkennen. Diese Verschiebung der einzelnen Rinnen ist der Achsendrehung der hinteren Querfalte um so ähnlicher, je mehr jene nach hinten gelegen sind. Dagegen zeigt die vordere Querfalte und die beiden folgenden, eine, wenn auch nur geringe entgegengesetzte Verschiebung und lassen somit erkennen, dass sich das Mesodermrohr auch nach vorn verlängert hat. Dem entsprechend zeigt aber der vordere Keimstreifen theil nicht eine, den Entwicklungsvorgängen am hinteren Eipole analoge passive Verschiebung nach der Dorsalseite. Das vordere Ende des Mesodermrohres kann sich also nicht wie am hinteren Ende als gleichmäßige Verlängerung in der Sagittalrichtung vorwärts schieben, sondern muss vielmehr in die Tiefe und nach beiden Seiten hin ausweichen; das Mesodermrohr verbreitert sich in Folge dessen an seinem vorderen Ende und bildet schließlich eine quer gestellte Spalte, die immer tiefer und länger wird; die seitlichen Schenkel derselben biegen dabei nach vorn um und umfassen so von hinten her die vordere Keimstreifenanlage (Fig. 11 und 12). Dies Gebilde wurde bereits von WEISMANN (1863) gesehen und als konvergierende Falte beschrieben.

Im nächsten Stadium Fig. 13 und 14 haben sich die Schenkel dieser Mesodermfalte noch mehr verlängert und sind gleichzeitig näher zusammengedrückt. Das von ihnen eingeschlossene Feld ist die vordere Keimstreifenanlage (*v.l.str*) und dürfte bestimmt dem Gebilde entsprechen, welches HEIDER als rautenförmiges Feld be-

schrieben hat. Zu beiden Seiten des Mesoderms hat sich am Vorderende das Ektoderm stark verbreitert und bildet so die beiden von WEISMANN als Kopflappen (*kl*) bezeichneten Gebilde. Diese umwachsen die vordere Keimstreifenanlage vollständig und vereinigen sich vor dieser in der Medianlinie der Dorsalseite.

Hiermit ist die vordere Keimstreifenanlage noch schärfer umgrenzt worden (Fig. 12 und 14). Sie hat sich gleichzeitig an der Oberfläche auf einen kleineren Raum zusammengeschoben und ist mehr nach der Bauchseite gerückt. Diese Verlagerung des vorderen Keimstreifenendes nach hinten, zusammen mit der Verlängerung des Mesodermrohres auf die Dorsalseite, bildet die einzige Rückwärtsverschiebung, welche an der Embryonalanlage im Musciden zu beobachten ist und entspricht der Katatrepsis der Arthropoden, die bekanntlich bei vielen derselben eine vollständige Umlagerung des Embryos verursacht. In Fig. 13 ist die hintere Keimstreifenanlage der Verlängerung des Mesodermrohres entsprechend, noch weiter nach der Rückenseite gewandert und beginnt rinnenförmig einzusinken und zwar eben so wie das Mesodermrohr in der Sagittalrichtung. Die hintere Querfalte stellt also nunmehr den Rand einer breiten Rinne dar, welche vollständig auf die Dorsalseite verschoben worden ist. Die ursprünglich in transversaler Richtung angelegte Furche verläuft also jetzt fast parallel der Längsrichtung, sie hat sich somit fast um 90° gedreht.

Auch die übrigen, den Embryo in einzelne Abschnitte theilenden Querfurchen, *f1—f5*, haben, der Verlängerung des Mesoderms entsprechend, eine weitere Verschiebung erfahren. Hierbei rücken die Rinnen an der Dorsalseite noch mehr an einander und werden gleichzeitig immer tiefer. An der Bauchseite ist es umgekehrt; sie rücken aus einander und werden immer seichter, so dass also dieselben Furchen, welche Anfangs nur auf der Keimstreifen- (ventralen) Seite zu finden waren, zuletzt nur noch auf der entgegengesetzten dorsalen Seite sichtbar sind.

GRABER hat auf Querschnitten diese Falten gesehen; hat sie jedoch betreffs ihrer Zahl und ihres Verlaufs nicht richtig beschrieben. Zum Theil hält er sie für Fortsetzungen der konvergirenden Falten und beschreibt dem entsprechend eine vordere laterale Gastrulation, aber nicht nur von einer vorderen lateralen Gastrulation spricht GRABER, sondern auch von einer solchen am hinteren Ende des Keimstreifens und meinte damit offenbar die hintersten Querfalten, welche, wie schon früher beschrieben, an den seitlichen Theilen des Embryos

schräg gerichtet sind, so dass sie hier fast längs verlaufen und auf Querschnitten allzuleicht zu Täuschungen Veranlassung geben können. Hieraus ergiebt sich, dass eine »laterale Gastrulation« im Sinne GRABER'S nicht existirt; dass die betr. Falten an der Entodermbildung nicht Theil nehmen, ergiebt sich hieraus von selbst.

Auch WEISMANN (1863) hat die Falten bereits gesehen, hat sie aber als zufällig und inkonstant bezeichnet. Ob und in wie weit diese Furchen bei der Segmentirung des Embryonalkörpers theilhaftig sind, wurde nicht verfolgt, da hierzu die Untersuchung älterer Stadien nöthig gewesen wäre; bei den jüngeren Stadien aber entspricht der in den Längsschnitten wellenartige Verlauf des Mesodermrohres genau diesen Falten. Betreffs der hinteren Querfalte giebt WEISMANN an, dass sie verschwindet. Gleichzeitig aber beschreibt er die Bildung des hinteren Faltenblattes. Er betont dabei ausdrücklich, dass dieses mit der hinteren Querfalte nichts zu thun habe. Diese Beobachtung muss hier vollständig bestätigt werden. Die hintere Querfalte verschwindet, indem sich ihre beiden Schenkel entsprechend der beschriebenen Achsendrehung zu einer Längsrinne an einander legen. Gleichzeitig tritt über ihr die Amnionfalte auf und leitet so die erste ektodermale Invagination ein (Figg. 13 und 15).

Der bereits erwähnte Versenkungsprocess der hinteren Keimstreifenanlage verläuft viel schneller wie derjenige der Mesodermrinnenbildung. Die Tiefe dieser letzteren ist desshalb schon bald erreicht, und da sie allmählich in einander übergehen, so bilden schließlich beide Theile eine gemeinsame Rinne. Jedoch muss dem ausdrücklich hinzugefügt werden, dass auch in diesem Stadium ein unterscheidendes Merkmal beider in so fern vorhanden ist, als die Mesodermrinne sich bereits zu einem Rohr geschlossen hat, während die hintere Keimstreifenanlage noch eine breite Grube darstellt. Übrigens dauert dieser Zustand nur ganz kurze Zeit; schon in Fig. 8 erkennt man an der Grenze beider Theile eine Knickung nach innen. Durch die fortdauernde aktive Versenkung des hinteren Keimstreifen-theils und durch das Längenwachsthum des Mesodermrohres, ferner durch Druck und Gegendruck an der Berührungsstelle wird einerseits die hintere Keimstreifenanlage immer mehr nach vorn und in die Tiefe verschoben, andererseits wächst das Mesodermrohr über diese hinweg, wird aber gleichzeitig, da es vor ihm an der Oberfläche zu keinem Verschlusse kommt, zum Theil mit in die Tiefe gezogen.

Querschnitte durch diese Stadien haben bereits VOELTZKOW und

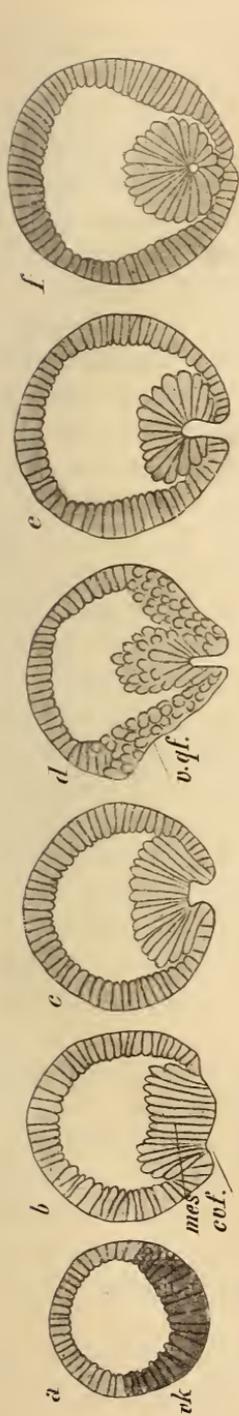
GRABER gegeben, diese demonstrieren sehr gut die Rinnenbildung des Mesoderms, genügen aber nicht zur richtigen Erkennung der ganzen Keimstreifenentwicklung. Schon aus der Betrachtung der Durchsichtsbilder ergibt sich die Wichtigkeit der Längsschnitte; diese sollen darum zuerst betrachtet werden.

Die allmähliche Versenkung des Mesodermrohres am Vorderende zeigen die Längsschnitte in Fig. 45 bis 50. Fig. 45 entspricht dem Oberflächenbild in Fig. 10. Das Mesoderm beginnt sich einzusenken. Die vordere Querfalte ist an der Oberfläche noch nicht erkennbar, an der Stelle aber, an welcher sie zur Entwicklung gelangt, ist das Mesoderm nach dem Dotter hin stark eingeschnürt. Die konvergierende Falte WEISMANN's, welche das vordere Ende des Mesodermrohres bildet, entspricht der tiefsten Stelle des einsinkenden Mesoderms.

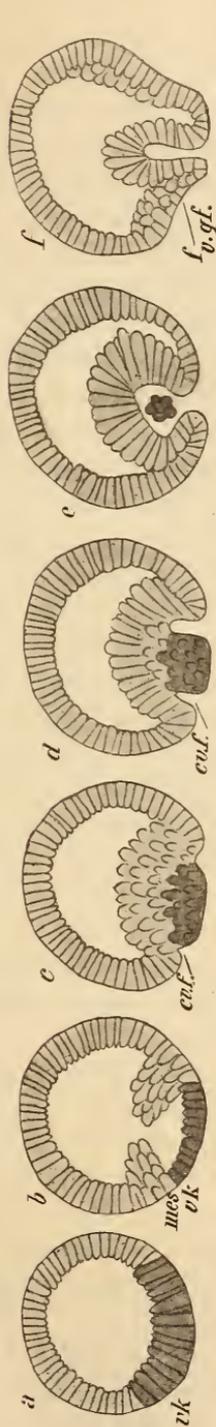
Fig. 46 entspricht dem in Fig. 11 wiedergegebenen Stadium: die Rinne ist im Begriff sich zum Rohr zu schließen, dem entsprechend zeigt die Fig. über dem Mesoderm einen Theil der seitlichen Wand. Das vordere Ende des Mesoderms ist am tiefsten und hat sich gleichzeitig etwas nach vorn verlängert. Die konvergierende Falte umfasst also nicht nur von beiden Seiten, sondern auch von innen die vordere Keimstreifenanlage.

Fig. 47 entspricht den Oberflächenbildern in Fig. 13 und 14. Die Mesodermrinne hat sich geschlossen; ihr vorderes Ende ist tief in den Dotter versenkt und reicht unter der vorderen Keimstreifenanlage ein beträchtliches Stück nach vorn. Stark beeinflusst wird diese Versenkung des Mesoderms von nun an noch besonders durch die Entwicklung der vorderen Querfalte, welche in diesem Stadium bereits scharf ausgeprägt ist und in den folgenden immer tiefer wird. Dieses zeigt Fig. 48, welche den Oberflächenbildern in Fig. 15 und 16 entspricht. Es wurde bereits oben erwähnt, dass die vordere und die nächstfolgende Querfalte an der Bauchseite eine, wenn auch nur geringe Verschiebung nach vorn erleiden, andererseits rückt auch die vordere Keimstreifenanlage nach hinten. In Folge dessen nähern sich konvergierende Falte und vordere Querfalte einander immer mehr, und schließlich (Fig. 49) münden beide Furchen an der Bauchseite in eine einzige breite Rinne. Hierbei werden die zwischen den beiden Furchen beiderseits gelegenen dreieckigen Felder in die Tiefe versenkt, ein Verhalten, welches ebenfalls bereits von WEISMANN (1863) beobachtet und beschrieben wurde.

Das Mesodermrohr zeigt also in diesem Stadium (Fig. 49) eine



Textfig. 4.



Textfig. 5.



Textfig. 6.

Textfig. 4—6. Vorderpolquerschnitte durch *Calliphora*. Entoderm dunkler. *cv.f.* konvergierende Falte (WEISMANN); *v.gf.* vordere Querfalte (WEISMANN).

zweimalige Knickung, erst eine solche nach innen und dann eine nach vorn. In Fig. 50 ist die vordere Querfalte, eben so wie dies schon vorher das Schicksal aller Querfalten war, wieder zurückgebildet und hat nur noch eine seichte Furche zurückgelassen. Demgemäß ist das Mesoderm zum größten Theil wieder dicht unter die Oberfläche gerückt, und nur sein vorderstes Ende umfasst noch von innen den hintersten Theil der vorderen Keimstreifenanlage, welche sich inzwischen stark entwickelt hat (Figg. 49 und 50 *v.ent.*).

Selbstverständlich können die Längsschnitte allein keineswegs zur Erkennung dieser Verhältnisse genügen; das Verständnis wird besonders erschwert durch die vordere Querfalte, welche quer über das vordere Ende des Mesodermrohres hinweggeht und sowohl bei seiner starken Entwicklung wie bei seiner Rückbildung die Verhältnisse des Vorderpoles wesentlich beeinflusst, ohne selbst Antheil am Aufbau eines bestimmten Organs zu nehmen. Die in den Textfiguren (4, 5 und 6) wiedergegebenen Querschnittserien demonstrieren die Entwicklungsvorgänge am vorderen Ende des Mesodermrohres.

Die erste Serie (Textfig. 4) zeigt in Schnitt *f* das Mesoderm dicht hinter der vorderen Querfalte, es liegt als flaches Rohr mit der Bauchseite dicht an. In Schnitt *d* ist die vordere Querfalte getroffen, diese verursacht beiderseits eine Einschnürung des Blastoderms, die so tief ist, dass das Mesodermrohr an dieser Stelle stark verschmälert erscheint. Dicht vor der vorderen Querfalte (Schnitt *c*) zeigt das Mesoderm wieder eine ähnliche Form wie in dem hinter der Falte gelegenen Schnitt. Aber nur wenig weiter nach vorn öffnet sich das Rohr zu einer breiten Rinne (Schnitt *b*). Es ist die konvergierende Falte. Die noch weiter nach vorn gelegenen Schnitte, also die, durch die vordere Keimstreifenanlage (Schnitt *a*) lassen noch keine Differenzirung erkennen.

In dem wenig älteren Stadium (Fig. 5 *f*) zeigt das Mesoderm zwischen der vorderen Querfalte dieselbe Einschnürung. Nach vorn wird das Lumen des Mesodermrohres sehr weit (*e*) und geht in zwei seitliche Rinnen über (*d*), welche (Schnitt *c*) allmählich verstreichen. Es ist die konvergierende Falte, deren Schenkel näher zusammengedrückt sind und sich nach vorn verlängert haben, indem sie die hier noch unentwickelte Partie der vorderen Keimstreifenanlage von hinten her umfassen (Schnitte *e—a*).

In Textfig. 6 zeigt Schnitt *g* wieder das durch die vordere Querfalte stark verengte und nun auch in die Tiefe verlagerte Mesoderm. In Schnitt *f* ist das Rohr wieder stark verbreitert, aber das Lumen

ist nicht leer (cf. Textfig. 5 *e*), sondern es hat sich vom Vorderpole aus eine Zellenmasse in dasselbe hineingeschoben. Das Mesodermrohr erscheint nunmehr nach außen hin geschlossen. Die konvergierenden Falten schließen sich also in der Richtung, wie sie entstanden sind, von hinten nach vorn. Schnitt *e* trifft in der Medianlinie das vorderste Ende des Mesoderms; das Lumen fehlt in der Medianlinie und setzt sich nur noch auf beiden Seiten als das der konvergierenden Falten fort. In Schnitt *d* ist auch der mediale Theil des Mesoderms verschwunden. Als Fortsetzung aber erkennt man die konvergierenden Falten, welche sich hier noch nicht nach der Oberfläche hin geschlossen haben. In Schnitt *c* treten diese Falten weiter aus einander und werden schwächer. In Schnitt *b* verlaufen sie als seichte Rinnen an der Oberfläche; das zwischen diesen beiden Mesodermfalten gelegene Feld ist als zur vorderen Keimstreifenanlage gehörig zu betrachten; während hier die Zellen derselben noch keine Differenzirung zeigen, lässt der vorderste Schnitt der Serie (*a*) bereits die ersten Wucherungen der vorderen Darmanlage erkennen, und beweist zugleich, dass sie mit dem Mesoderm während ihrer Entwicklung in keiner Verbindung steht.

Die Verhältnisse am hinteren Keimstreifenende sind wesentlich einfacher und leichter zu verstehen. Während in Fig. 33 der Taf. III noch alle Zellen der ganzen Keimstreifenanlage eine gleiche Beschaffenheit zeigen, haben sich in Fig. 34 diejenigen des Mittelstückes stark vergrößert. Fig. 35 zeigt eine tiefe, durch die hintere Querfalte scharf begrenzte Mesodermrinne.

Die Zellen der hinteren Keimstreifenanlage haben ebenfalls begonnen zu wachsen, aber nicht vom hinteren Ende des Mesoderms progressiv fortschreitend, sondern beide Anlagen sind in Figg. 35—37 eben so wie am Vorderpol noch durch niedere Zellen getrennt (*gr*). In Fig. 38 stoßen diese zusammen und hiermit beginnt eine schnelle Versenkung des hinteren Keimstreifentheils in das Dotterinnere. In Fig. 39 ist die Rinne im Begriff, sich über den Polzellen zu schließen. Beide Theile des Keimstreifens zeigen auch hier eine scharfe Grenze (*gr*).

Vergleicht man diese Figuren mit denjenigen des Vorderpols und den in Oberflächenbildern wiedergegebenen Stadien, so ist zu bemerken, dass Figg. 35 und 45 dem Oberflächenbild von Fig. 10 entsprechen; Figg. 36 und 46 dem Stadium der Figg. 11; Fig. 38 und 47 dem der Figg. 13 und 14, und Figg. 39 und 48 den Oberflächenbildern Figg. 15 und 16. Ferner entspricht Fig. 40 dem Längsschnitt in Fig. 49.

Fig. 40 und folgende zeigen nun wie sich das Mesodermrohr immer mehr auf der dorsalen Seite nach vorn schiebt und wie sein hinteres Ende mit in die Tiefe gezogen wird. Es geschieht dies mit immer spitzer werdender Winkelung bis in Fig. 44 zwei Mesoderm-schenkel parallel unter einander liegen. In diesem Stadium hat der Embryo seine größte Länge erreicht, Kopf und Schwanzende liegen dicht beisammen. Dieses dauert aber nur kurze Zeit. Es beginnt nun der sog. Umrollungsprocess in die ursprüngliche Lage: die Anatrepsis. Sie nimmt ihren Anfang mit der Verkürzung der ebenfalls in diesem Stadium sehr lang gestreckten hinteren Darmanlage. Hierbei verliert das hinterste Ende des Mesoderms seine Höhlung, wird schwächer und löst sich schließlich von der Entodermanlage ab; sein Rest nimmt wieder eine mehr oberflächliche Lage an; sodann beginnt die Verkürzung des Embryos und dauert so lange an, bis die Afteröffnung am hinteren Eipole liegt.

Es wird unterlassen, hier die den Längsschnitten entsprechenden Querschnittserien zu beschreiben; diese sollen in dem nächsten Kapitel bei Betrachtung der hinteren Darmanlage berücksichtigt werden.

Es genügt an dieser Stelle die Entwicklung eines scharf begrenzten Mesodermrohres beschrieben sowie einerseits die sekundäre Ineinanderschiebung von Mesoderm und der ursprünglich vor diesem gelegenen vorderen Keimstreifenanlage, und andererseits die Übereinanderschlebung von Mesoderm und der ursprünglich hinter diesem gelegenen hinteren Keimstreifenanlage klargelegt zu haben, Momente, die zur Beurteilung späterer Entwicklungserscheinungen nicht bedeutungslos erscheinen und auf die weiter hinten zurückgekommen werden soll.

VII. Entwicklung des Entoderms und des Darmkanals.

Während sich aus dem Mittelstück des Keimstreifens in der oben geschilderten Weise das Mesoderm entwickelt, entsteht aus dem vorderen und hinteren Keimstreifenende die Mitteldarmlage. Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, war es zunächst in dieser Untersuchung nur beabsichtigt, die Entstehung und das Schicksal der Polzellen festzustellen. Da aber die Entwicklung der vorderen Darmanlage sich noch weit über die Stadien hinaus erstreckt, welche bei der Untersuchung der Polzellen in Betracht kommen, so war leider beim Anfertigen der Präparate auf die älteren Stadien zu wenig Rücksicht genommen

worden. Da in Folge dessen in den späteren Stadien die Reihe der Schnittserien lückenhaft ist, so erscheint es zweckmäßiger, hier den Vorderdarm zunächst unberücksichtigt zu lassen, und erst nach Besprechung der hinteren Darmanlage auf einige bereits in dem Kapitel über die Mesodermbildung beschriebenen Figuren des Vorderpoles zurückzukommen.

Es handelt sich also zunächst um die Zellen, welche bei der ersten Keimstreifenanlage den ganzen hinteren Eipol bedecken und seitlich durch die hintere Querfalte begrenzt sind. Ausgenommen bleiben nur die Polzellen, welche sich schon vorher von den übrigen Zellen differenzirt haben und genau im Centrum dieses Zellenkomplexes liegen. Diese Zellmasse schließt sich also an das hintere Ende des Mesodermrohres an, ist aber durch die hintere Querfalte von diesem getrennt.

Schon oben (p. 28) wurde geschildert, wie allmählich durch Längenwachsthum des Mesoderms die hintere Keimstreifenanlage sammt der hinteren Querfalte auf die Dorsalseite rückt und dort immer weiter nach vorn verschoben wird, während sie gleichzeitig in die Tiefe sinkt. — Ähnlich wie bei der Entwicklung des Mesodermrohres nehmen die Anfangs sehr hohen Zellen mit der fortschreitenden Entwicklung wieder an Höhe ab. Charakteristisch für sie bleibt während dieser ganzen Entwicklungsperiode ihr Reichthum an aufgenommenen Dotterkörnern.

Figg. 37–41 veranschaulichen die allmähliche rinnenförmige Versenkung dieser Anlage. Die in Fig. 38 über den Polzellen gezogene Linie giebt den Kontour der mehr seitlich gelegenen Längsschnitte an. In Fig. 39 wurde absichtlich ein Schnitt gewählt, in dem diese Rinne etwas schräg getroffen ist, so dass der in diesen Stadien nur noch sehr schmale Spalt in schräger Richtung über den Polzellen sichtbar ist. In Fig. 40 haben sich die Ränder der Spalte dicht an einander gelegt, ohne aber mit einander verschmolzen zu sein. Der Rand dieser Rinne würde also der hinteren Querfalte entsprechen. In Fig. 41 hat sich der Spalt durch Vorschubung des Mesoderms stark verkürzt und in Fig. 42 ist nur noch eine sehr kleine Öffnung übrig geblieben. Die Figg. 41 und 42 lassen die Berührungsstelle des hinteren in die Tiefe umgebogenen Mesodermrohres und der Entodermrinne erkennen (Figg. 41 und 42 *gr*).

Fig. 41 ist dasselbe Stadium, an welchem von GRABER und VOELTZKOW die Enddarmanlage beschrieben worden ist. Nach ihrer Beschreibung soll sich diese letztere dadurch bilden, dass sich das

hintere Ende des Mesodermrohres nach hinten und innen umbiegt. Trotzdem also VOELTZKOW diese Anlage als Verlängerung des Mesodermrohres betrachtet, erklärt er sie für Ektodermalgebilde und da aus demselben auch der hintere Mitteldarm hervorgeht, so bezeichnet er auch diesen als ektodermale Bildung. Dieses wird von GRABER mit Recht kritisiert; seine Auffassung steht in der Mitte zwischen derjenigen VOELTZKOW's und KOWALEVSKY's, welche Letzterer den Mitteldarm aus dem unteren Blatt, dem Entomesoderm, hervorgehen lässt. GRABER unterscheidet an dem unteren Blatt zwei Lagen; eine obere, welche durch die rinnenförmige Öffnung in das Ektoderm übergeht und den Enddarm liefert, und eine untere, welche die direkte Fortsetzung des Mesodermrohres darstellt, und aus welcher der Mitteldarm entstehen soll. Die letztgenannte Anlage wird nach GRABER später noch durch das Mesoderm verstärkt.

Hierzu ist zunächst zu bemerken, dass es sich überhaupt nicht um ein sackartiges, an Länge zunehmendes Rohr handelt, sondern, wie bereits oben dargethan wurde, um die rinnenförmige Versenkung einer ursprünglich schon in gleicher Länge vorhandenen Anlage. Diese Einsenkung ist das Einzige, was diese Anlage mit dem Mesodermrohr gemeinsam hat. Beide unterscheiden sich wesentlich durch ihre zeitliche Entstehung, ihre Anfangs getrennte Anlage, ihre Fortentwicklung und schließlich durch ihr Schicksal.

Dadurch, dass nach der völligen Versenkung der hinteren Keimstreifenanlage unter die Oberfläche die Invagination an dieser Stelle noch fort dauert, wird außer dem hinteren Ende des Mesoderms auch noch das darüber gelegene Ektoderm mit in die Tiefe gezogen (Figg. 41 und 42). Dort beginnen sich die Zellen des letzteren stark zu vermehren und es dehnt sich nach dem Vorderpol hin aus (Fig. 43).

Dieses Verhalten bewirkt zweierlei. Erstens entsteht hier die Amnionfalte, deren Entwicklung bereits auf p. 29 beschrieben worden ist. Hierauf noch näher einzugehen, erscheint überflüssig, da dieses bereits von einer ganzen Anzahl früherer Autoren, so besonders von KOWALEVSKY, VOELTZKOW und GRABER mehr oder weniger eingehend beschrieben worden ist.

Gleichzeitig entwickelt sich in Folge der fort dauernden Wucherung des Ektoderms, der Enddarm. Er bildet also die unmittelbare Fortsetzung der Amnionhöhle nach innen und verbindet diese mit der Entodermhöhle. Hieraus geht hervor, dass die oben erwähnte Ansicht GRABER's über die Bildung des Enddarmes wenigstens in so

fern gültig ist, als er die zur Bildung dieser Anlage bestimmten Zellen richtig erkannt hat.

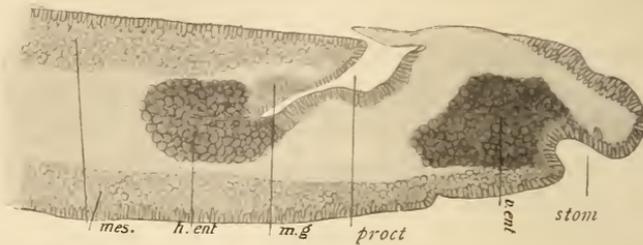
Aus der hinteren Keimstreifenanlage aber entsteht allein der hintere Theil des Mitteldarmes und nicht, wie VOELTZKOW angiebt, der Enddarm. Dieses wird durch Betrachtung der folgenden Stadien bewiesen.

Bei der Verschiebung nach vorn bleibt die hintere Keimstreifenanlage immer mehr zurück (Fig. 43) und bekommt schließlich eine fast durch das ganze Ei gehende langgestreckte Form. Während vorher Mesoderm und Entoderm ein unmittelbar unter der Oberfläche verlaufendes Rohr darstellten, erfährt dieses einerseits durch die Versenkung der hinteren Mitteldarmanlage, sowie andererseits durch die Verlängerung des Mesodermrohres, und seine Verschiebung über die Mitteldarmanlage zwei Knickungen, so dass schließlich dieses aus Mesoderm und Entoderm bestehende Rohr an der betreffenden Stelle drei über einander liegende Lagen bildet (Fig. 43 *mes*₁ u. *ent*₁ u. *ent*₂). Die beiden oberen bestehen lediglich aus Mesoderm, die untere aus Entoderm. Das hintere Ende der mittleren Lage setzt sich in das Entoderm fort (Fig. 43 *gr*).

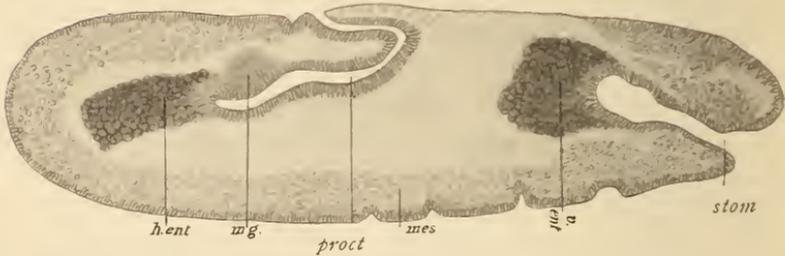
Erst wenn das Wachsthum des Mesodermrohres und die Verschiebung der hinteren Darmanlage nach vorn nachlässt, schiebt sich die hintere Keimstreifenanlage wieder zusammen (Fig. 50). In Folge einer gleichzeitig beginnenden starken Vermehrung nehmen hierbei die in Fig. 44 noch langgestreckten und auffallend großen Zellen schnell an Größe ab. Indem die nun einmal begonnene Kontraktion fort dauert, ballen sich die Zellen immer mehr zusammen, der von ihnen eingeschlossene Hohlraum verschwindet, und indem sie sich mehr gegen den sich entwickelnden Enddarm abgrenzen, bilden sie eine dichte, sich gegenseitig abplattende Masse polygonaler Zellen, zwischen welchen auch jetzt noch die Polzellen als dunklere kugelige Gebilde eingelagert sind (Fig. 51 und Textfig. 7). Bei dem nun beginnenden Umrollungsprocess wandert diese ganze Anlage wieder nach dem hinteren Pole hin (Textfigg. 8—10); hierbei fällt zunächst das starke Längenwachsthum des Proktodäums auf; das äußere Ende desselben wird zweifellos durch die Kontraktion des Mesoderms nach hinten umgebogen, so dass nunmehr zwei Enddarmschenkel über einander gelegen sind.

Die hintere Keimstreifenanlage wandert zunächst ebenfalls nach hinten (Textfig. 8), biegt sich aber dann wieder nach vorn um. Dass hieraus durch Spaltung in zwei laterale Theile die hinteren Mittel-

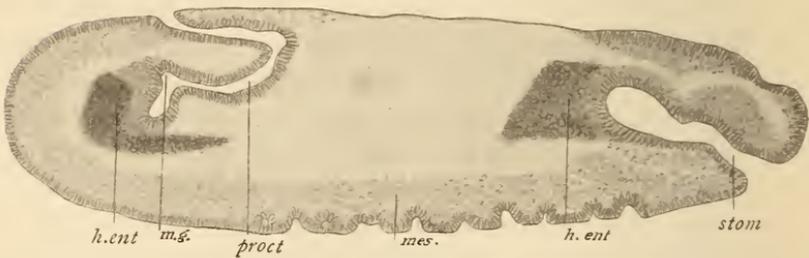
darmäste hervorgehen, wird von KOWALEVSKY, VOELTZKOW und GRABER übereinstimmend geschildert. — So weit ich diese Stadien untersuchte, kann ich die Angaben der genannten Autoren bezüglich der späteren Entwicklungsstadien des Darmkanals im Ganzen be-



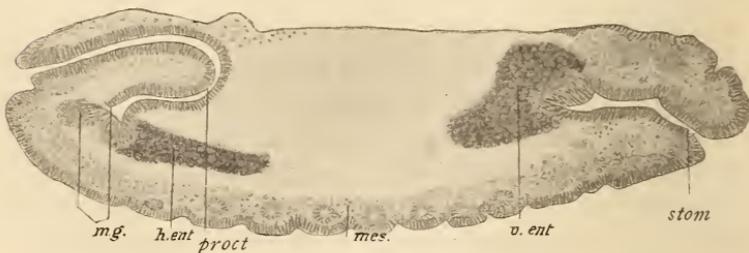
Textfig. 7.



Textfig. 8.



Textfig. 9.



Textfig. 10.

Textfigg. 7–10. Verkürzung des Embryos. *stom*, Stomodäum; *proct*, Proctodäum; *v.ent* und *h.ent*, vordere und hintere Entodermanlage; *mes*, Mesoderm; *m.g.*, MALPIGHI'sche Gefäße.

stätigen. An der Grenze zwischen Enddarm und Mitteldarm entstehen ektodermale Ausstülpungen, aus welchen sich, übereinstimmend mit der Entwicklung anderer Insekten, wie aus den späteren, von GRABER beschriebenen Stadien hervorgeht, die MALPIGHI'schen Gefäße (Textfigg. 7 bis 10) entwickeln.

Die so sehr stark von der vorstehenden Darstellung abweichenden Berichte früherer Arbeiten haben lediglich ihren Grund in der mangelhaften Herstellung von Längsschnitten. Allein in Folge dessen war es möglich, dass VOELTZKOW die beginnende Einsenkung des hinteren Keimstreifens mit der bereits auf der Rückwanderung befindlichen Darmanlage, also zwei zeitlich so sehr weit verschiedene Vorgänge, verwechseln konnte. In VOELTZKOW's Fig. 15 erkennt man genau das in Fig. 41 dieser Arbeit wiedergegebene Stadium. VOELTZKOW selbst hat über seine Zeichnung nur wenig Erklärendes gebracht und GRABER und RITTER haben sich vergeblich bemüht, diese Figur zu erklären. Ein Vergleich mit Fig. 41 dieser Arbeit erläutert das Stadium. Wie gesagt, handelt es sich um einen ungenügend orientirten Schnitt.

Zum Schlusse sei noch die auf Grund einiger Schnittserien gegebene kurze Darstellung BÜTSCHLI's (1888) erwähnt. Der von ihm wiedergegebene schematische Längsschnitt entspricht der Fig. 43. BÜTSCHLI vermuthet in der hinteren Einstülpung richtig die Mitteldarmanlage und glaubt andererseits auf Grund von Querschnitten zweier dicht auf einander folgenden Stadien eine Cölobbildung in Verbindung mit dieser Entodermanlage gefunden zu haben.

Während in den früheren Arbeiten zur Demonstration der histologischen Veränderungen in Folge der schwierigen Herstellung von Längsschnitten meist nur Querschnitte gegeben wurden, sollen diese nur noch als Ergänzung dienen. Man wird erkennen, dass sich in den verschiedenen Stadien immer wieder dieselben Bilder wiederholen, so dass also die ersten Veränderungen, wie bereits an den Längsschnitten erkannt wurde, wesentlich in einer Verlängerung, resp. Verkürzung der Anlagen bestehen. Dass dies an Querschnitten leicht übersehen werden kann, ist selbstverständlich.

Die Serie (Fig. 52 *a—d*) zeigt die erste Entwicklung der hinteren Keimstreifenanlage. An der Ventralseite ist die Keimstreifenrinne geschlossen, sie endet in Schnitt *c*. Auf der Dorsalseite liegen die Polzellen über den stark in die Länge gewachsenen Entodermzellen.

Das nächste Stadium zeigt Fig. 53 *a—e*, hier haben beide

Anlagen eine gleiche Tiefe erreicht. Das Mesoderm hat sich nach hinten verlängert, und ist im Begriff sich um den hinteren Pol herumzuschlagen (Schnitt *e*) und endet an der Dorsalseite des Schnittes mit einer breiten Öffnung.

In der Querschnittserie Fig. 54 *a—h* hat das Mesodermrohr sich schon auf die Dorsalseite verschoben. In Schnitt *f* biegt sich das Rohr nach innen um. Hier ist die Verbindungsstelle zwischen Entoderm und Mesoderm zu suchen, und die als Fortsetzung auf den weiter nach vorn gelegenen Schnitten *c* und *d* sichtbare, tief im Dotter gelegene Querrinne entspricht dem Entoderm, während die auf ihr senkrecht stehende und letztere Anlage mit der Oberfläche verbindende Spalte als Ektodermalbildung zu betrachten ist, die nach völliger Versenkung der hinteren Keimstreifenanlage durch fortwauernde Invagination entstanden ist. Die noch weiter nach vorn gelegenen Schnitte *b* und *c* zeigen schon die von vorn her sich über der Anlage schließende Amnionfalte, welche in der Medianlinie bis zu dem Schnitt *c* reicht und auf den Schnitten *d* und *e* nur noch als seitliche Falten vorhanden ist. Dem Schnitt *f* dieses Stadiums entspricht auch der Schnitt *f* des nächsten (Fig. 55 *a—h*), dieser zeigt ebenfalls die Umbiegungsstelle des Mesoderms, und in den etwas weiter nach hinten gelegenen Schnitten *g* und *h* erkennt man auf der Dorsalseite zwei über einander gelegene Mesodermstreifen, von welchen der innere mit dem Entodermrohr in Verbindung steht. In Schnitt *e* ist nur noch die letzte Spur des nach hinten umgebogenen Mesoderms zu erkennen. Hierdurch wird also bewiesen, dass die senkrecht über der Entodermlage liegende Spalte (Fig. 55 *d* und *e*) auf den noch weiter nach vorn gelegenen Schnitten nicht als zum Mesoderm gehörig betrachtet werden kann; es handelt sich hierbei um eine Einstülpung des Ektoderms.

Das nächste Stadium (Fig. 56 *a—g*) zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse; berechnet man aber diese Schnitte bei einer Totalsumme von je 300 Querschnitten, so beginnt die erstgenannte Serie (Fig. 55) ungefähr beim 150. Schnitt und reicht bis dicht an das hintere Ende, während die Serie in Fig. 56 *a—g* den Schnitten 120—140, also denen des mittleren Drittels entspricht. Es handelt sich also um die beiden Stadien, welche in Fig. 43 und in Fig. 50 wiedergegeben sind.

Die Querschnittserie Fig. 57 entspricht dem Längsschnitt in Textfig. 7. Die in der Figur gegebenen Querschnitte befinden sich also in ungefähr gleicher Lage wie die der letztgenannten Serie. Der

Enddarm hat sich durch starke Wucherung des Ektoderms als ein breites, quergelagertes Rohr differenziert, dessen Öffnung nach außen in Schnitt *c* zu erkennen ist. Sein Lumen wird also nicht, wie GRABER angiebt, durch die senkrecht über der Entodermanlage befindliche Spalte gebildet, sondern es ist eben so wie die Amnionhöhle und das in den jüngeren Stadien vorhandene Entodermolumen quergestellt. Das von hinten und der Dorsalseite her in die Tiefe versenkte Ektoderm muss also zur Bildung des Enddarmlumens sich auf beiden Seiten nach vorn umschlagen. Dass dies thatsächlich geschieht und der Enddarm sich zuletzt an der Ventralseite zum Rohr schließt, beweisen die Schnitte *f* und *g*, welche zugleich die Übergangsstelle zwischen dem Proktodäum und Entoderm zeigen; in Schnitt *h* sind nur noch Entodermzellen vorhanden. Es hat sich also gezeigt, dass die Einstülpung am hinteren Ende des Keimstreifens zunächst nur als die Mitteldarmanlage zu betrachten ist, und dass die Bildung des Enddarmes erst mit dem Moment beginnt, in welchem nach völliger Versenkung der hinteren Keimstreifenanlage das hintere Ende des Mesoderms sammt dem darüber gelegenen Ektoderm in die Tiefe folgt.

Ganz eben so verhält es sich am Vorderpol. Während Figg. 45 und 46 noch keine Veränderungen in der vorderen Keimstreifenanlage erkennen lassen, zeigt Fig. 47 am Vorderpol eine starke Einbuchtung. Diese aber bildet nicht das Stomodäum, sondern ist die Mitteldarmanlage. In Fig. 48 ist sie weiter nach hinten gerückt und noch mehr ist es in Fig. 49 der Fall; die ganze Anlage, welche sich rinnenförmig und nach vorn gabelig getheilt angelegt hat, ist nun eine kompakte Zellmasse geworden, über der von einer Stomodäumanlage noch nichts zu sehen ist.

Erst in Fig. 50 erkennt man die beginnende Einstülpung von dicht gelagerten Zellen, die sich durch ihre langgestreckte, cylindrische Form von den rundlichen und weniger dicht gelagerten Entodermzellen leicht unterscheiden. Dieses erst ist die Ektodermeinstülpung, welche den Vorderdarm zu liefern hat. Auch sie entsteht eben so wie am hinteren Eipol erst nach der völligen Versenkung der Entodermanlage in die Tiefe, und nach Überwachsung derselben durch das Ektoderm. In Fig. 50 liegt der hintere Theil der Entodermanlage zum Theil noch frei an der Oberfläche. Einige ältere Stadien in der Fortentwicklung der vorderen Darmanlage zeigen die Textfigg. 7—10. Querschnitte, die die erste Entwicklung der vorderen Keimstreifenanlage, also der späteren vorderen Mittel-

darmanlage demonstrieren, sind in den Textfigg. 4, 5 und 6 wiedergegeben und wurden bereits in dem Kapitel über die Bildung des Mesoderms beschrieben. Hier sei noch erwähnt, dass diese drei Serien den Längsschnitten in Figg. 45, 46 und 47 entsprechen. Beide, sowohl Längsschnitte wie Querschnitte, beweisen genügend, dass die vordere Keimstreifenanlage völlig isolirt vom Mesoderm zur Entwicklung gelangt, also eben so wie am hinteren Pole, und sich erst sekundär in das Mesoderm hineinschiebt.

Wie bereits erwähnt wurde, lag es Anfangs durchaus nicht in meiner Absicht, die Entwicklung des Darmkanals und noch weniger diejenige des Vorderdarmes zu bearbeiten. Die Veranlassung hierzu war vielmehr erst eine mittelbare, indem das Schicksal der Polzellen so weit als möglich verfolgt wurde. Ogleich mir eine ziemliche Anzahl von Schnittserien zur Verfügung steht, welche gewisse Aufschlüsse über die Fortentwicklung der vorderen Darmanlage geben, so genügen diese, wie bereits oben erwähnt, keineswegs, um eine Klärung dieser ganz besonders schwer verständlichen Bildungsvorgänge herbeizuführen; es muss deshalb an dieser Stelle auf die Darstellung der letzteren verzichtet werden.

Lässt man zunächst die Keimblätterfrage unberücksichtigt, so bestehen über die Bildung des Mitteldarmes bei den Insekten drei verschiedene Theorien:

- 1) die Entwicklung des Mitteldarmes aus einem Theil des invaginirten Keimstreifens, des Entomesoderms;
- 2) aus dem nicht invaginirten Keimstreifentheil, also aus der äußeren Zellschicht;
- 3) aus Dotterzellen.

Die erste Theorie wurde von BÜTSCHLI und KOWALEVSKY begründet. Nach KOWALEVSKY wird bei *Musca* durch den Vorder- und Enddarm ein Theil des unteren Blattes emporgehoben und bildet die Mitteldarmanlage. Diese Ansicht wurde, wenn auch unter Beibehaltung der Theorie von GRABER, 1889 wesentlich modificirt. Nach ihm wird die erste Anlage des Mitteldarmes gebildet aus der distalen Wand des unteren Blattes und wird dann noch verstärkt durch einen weiteren Theil des unteren Blattes, welcher sich dorsalwärts dem Enddarm anlegt. Diese Beschreibung passt genau auf die Stadien, welche in Figg. 43 und 44 dieser Arbeit wiedergegeben sind. Es ist aber bereits oben beschrieben worden, wie der Zusammenhang des Mesoderms und der hinteren Mitteldarmanlage entstanden ist und wie sich dieser mit der fortschreitenden Entwicklung wieder löst (Fig. 50).

Andererseits ist darauf hingewiesen worden, dass während einer bestimmten Periode die Mitteldarmanlage als eine Fortsetzung der Keimstreifenrinne nach vorn und hinten betrachtet werden kann. Die Entwicklung des vorderen Mitteldarmtheiles führt GRABER ebenfalls auf das Entomesoderm zurück und führt bei seinen Untersuchungen an *Lina* und *Stenobothrus* aus, dass diese Anlage zwar aus Ektoderm gebildet erscheine, dass sie aber dennoch dem Ptychoblast zuzurechnen sei, denn am Vorderende der Gastralfurche liege eine isolirte Zellmasse, man könne sie aber nicht als Ektoderm bezeichnen, da die Gastralfurche noch offen sei und der definitive Mund noch fehle.

Der von KOWALEVSKY für die Mitteldarmbildung der Insekten vertretenen Theorie schloss sich bekanntlich auch HEIDER für *Hydrophilus* an. Ferner vertraten diese Anschauung GRASSI für die Biene, RITTER (1890) für *Chironomus*. Im Ganzen stehen auch die neueren Arbeiten von KNOWER (1899) über Termiten und CLAYPOLE (1898) über *Amurida* wenigstens theoretisch auf diesem Standpunkt.

Den gleichlautenden Resultaten an *Blatta* von CHOLODKOWSKY (1888, 1891) und WHEELER (1889) stehen die Angaben von HEYMONS (1895) gegenüber, welcher an denselben oder verwandten Objekten eine ektodermale Mitteldarmbildung beschreibt.

Bezüglich dieser Theorie der Mitteldarmbildung aus dem Ektoderm haben also die vorstehenden Resultate ergeben, dass der Mitteldarm bei den Musciden nicht aus einem mittleren Theil der invaginirten Keimstreifenrinne hervorgeht.

Dieser ersten Theorie entgegengesetzt wird die Bildung des Mitteldarmes aus dem nicht invaginirten Keimstreifenheil vertreten von WITLACZIL (1884) für die Aphiden und von VOELTZKOW (1889) für *Musca* und *Melolontha*. Hiernach soll die Entwicklung vor sich gehen von den blinden Enden des Vorder- und Enddarmes aus. Beide bezeichnen desshalb den Mitteldarm als ektodermales Gebilde. Hierbei widerspricht sich aber VOELTZKOW selbst, indem er vorher angiebt, dass der Enddarm seinerseits aus dem hinteren Ende der Keimstreifenrinne, also aus dem invaginirten Theil des Keimstreifens entstehen soll. RITTER begründet in seiner Arbeit über *Chironomus* (1890) die ektodermale Natur des am hinteren Ende des Keimstreifens gelegenen und in Dotter hineinwachsenden Rohres damit, dass das Mesoderm nicht mit in die Tiefe gezogen, sondern bei der Einstülpungsöffnung des hinteren Rohres enden sollte, und führt als Beweis den ungenügend orientirten Schnitt in Fig. 15 der VOELTZKOW'schen Arbeit an.

Mit mehr Erfolg hat HEYMONS 1895 die Mitteldarmbildung aus dem Ektoderm begründet, indem er für die Grylliden, Blattiden, *Forficula* und andere Insekten nachzuweisen suchte, dass der Vorderdarm das bereits gebildete Mesoderm durchbricht, so dass der Mitteldarm eben so wie das Stomodäum und Proktodäum vom äußeren Blatt abstammen. Ihm schließt sich SCHWARTZE (1899) bezüglich der Lepidopteren in allen Punkten an und einen ganz ähnlichen Standpunkt nimmt auch LÉCAILLON (1898 und 1899) in seinen ausführlichen Untersuchungen der Coleopterenentwicklung (Chrysomeliden) ein, indem er wie HEYMONS die Dotterzellen für das Homologon des Entoderms erklärt und, da diese bei den höheren Insekten schwinden, den letzteren im ausgebildeten Zustand ein inneres Keimblatt überhaupt abspricht. Der Mitteldarm entsteht nach seiner Darstellung, ähnlich wie HEYMONS es beschrieb, durch Auswachsen von Epithelstreifen vom Stomodäum und Proktodäum aus.

Auch nach CARRIÈRE und BÜRGER erfolgt bei *Chalicodoma* die Bildung des Mitteldarmes unabhängig von dem mittleren Keimstreifen-theil; und ich möchte auf die Darstellung dieser Autoren ein besonderes Gewicht legen, da sie mit meinen Beobachtungen an *Musca* zweifellos eine große Ähnlichkeit zeigt. Nach CARRIÈRE und BÜRGER entsteht die Mitteldarmanlage bei *Chalicodoma* ohne genetischen Zusammenhang mit dem Mesodermrohr, und zwar aus medianen Blastoderm-partien vor und hinter der Mittelplatte, während diese selbst zur Bildung des Mesoderms eingesenkt wurde. CARRIÈRE und BÜRGER betrachten desshalb die Mitteldarmanlagen, da sie schon vor der Entwicklung des Vorder- und Enddarmes, dagegen ungefähr gleichzeitig mit dem Mesoderm abgeschnürt werden, nicht als ektodermale Gebilde, sondern als aus dem Blastoderm entstandene selbständige Keime. Man sieht, dass die Übereinstimmungen der Angaben von CARRIÈRE und BÜRGER betreffs der Mauerbiene mit den Resultaten der vorliegenden Arbeit über die Musciden ohne Weiteres in die Augen fällt.

Die dritte Theorie bezüglich der Mitteldarmbildung bezeichnet die Dotterzellen als die eigentlichen Entodermzellen. Sieht man von älteren Arbeiten sowie von der WILL's (1888) über die Aphiden und KOROTNEFF's (1885) über *Gryllotalpa*, deren Angaben von WITLACZIL (1884), GRABER (1889) und HEYMONS (1895) bestritten werden, ab, so bleiben für diese Theorie die neueren Arbeiten von HEYMONS (1896 und 1897) über Odonaten und Ephemeriden sowie über *Lepisma* von Bedeutung. HEYMONS will diese Bildungsweise des Mitteldarmes nur

auf die niedersten Insekten beschränkt wissen¹. Thatsächlich wurde diese Theorie betreffs der Musciden niemals vertreten, doch erscheint es für die Auffassung der Keimblätter bei den Insekten und speciell bei den Musciden nicht ganz unwichtig, nochmals auf meine oben (p. 13) näher beschriebene Beobachtung hinzuweisen, nach welcher die Dotterzellen von *Musca* an jener Stelle des Blastoderms ihren Ursprung nehmen (Figg. 32—34), von welcher später auch die Bildung der hinteren Entodermanlage ausgeht. Es handelt sich um jene offene Stelle im Blastoderm am hinteren Pol des Eies, an der die Polzellen liegen; dieselbe bleibt auffallenderweise auch nach beendeter Einwanderung der Dotterzellen und nach Invagination der hinteren Keimstreifenanlage bis zur Bildung der Mitteldarmanlage fortbestehen. Es ist hierbei zu erwähnen, dass WILL am hinteren Pol des Aphideneies eine ähnliche Öffnung vorfand, die er damals mit dem Blastoporus verglich.

Nun sind ja zwar die Dotterzellen bei den Musciden am Aufbau des Mitteldarmes nicht betheilig, aber immerhin erscheint ihre Beziehung zu dessen Anlage, d. h. also zum Entoderm, nicht bedeutungslos.

Schließlich seien hier noch die Polzellen erwähnt, die bei den Musciden am hinteren Pole des Eies über der Blastodermöffnung liegen, und welche bereits von BRAND 1878 mit dem Entoderm in Verbindung gebracht wurden und neuerdings von LOWNE 1890 als das primitiv hypoblast bezeichnet werden. Ihre Beziehungen zu den Blastodermzellen des hinteren Poles und den Dotterzellen wurden bereits oben ausführlich erwähnt, im Übrigen sei hier auf das letzte Kapitel der Arbeit verwiesen.

Allgemeineres über die Entwicklung des Entoderm und Mesoderms.

Die in den beiden letzten Abschnitten dieser Arbeit mitgetheilten Befunde haben gezeigt, dass bei den Musciden die mittlere Partie des Keimstreifens lediglich das Mesoderm liefert, und dass der Mitteldarm aus einer vorderen und hinteren Partie des Keimstreifens hervorgeht, die zunächst in keiner Verbindung mit dem mittleren Theil stehen.

Im Sinne der von KOWALEVSKY, HEIDER, BÜTSCHLI u. A. für die Insekten im Allgemeinen und die Musciden im Besonderen vertre-

¹ Bei den Apterygoten scheinen ja freilich die Dotterzellen eine wichtige Rolle bei der Bildung des Mitteldarmes zu spielen, wie HEYMONS für *Lepisma* zeigte.

tenen Auffassung würden die beiden, dem Entoderm entsprechenden Mitteldarmanlagen als mit der Mesodermplatte zusammengehörig anzusehen sein. Zuerst wird die letztere (als Mesodermrohr) eingesenkt, sodann folgt die vordere und hintere Entodermplatte. Wenn diese Anlagen ihrer Entstehung nach auch zeitlich geschieden sind, so hätte man trotzdem in ihnen eine gemeinsame rinnenförmige Einsenkung, die Gastrularinne, zu erblicken.

Bei einer Reihe von Insekten fand man, dass an der Gastrularinne nur ein vorderer und hinterer Zellenkomplex das Entoderm lieferte, während die mittlere Partie zwischen ihnen zum Mesoderm wird. Trotzdem fasste man den ganzen Vorgang als Gastrulation auf, und seitliche Partien neben jenen beiden, den Mitteldarm liefernden, endständigen Zellenkomplexen verglich man direkt mit Cölomsäcken, die als Divertikel des Urdarmes erscheinen. So erklärt BÜTSCHLI den über der Entodermanlage befindlichen Mesodermtheil, weil er die, beide Anlagen verbindende Rinne beobachtet hat, als Cölobildung. Thatsächlich zeigen gewisse Querschnitte die größte Ähnlichkeit mit einem Urdarm, von dem Divertikel als Cölomsäcke abgehen. Hier sei besonders auf Figg. 44 *b* und 55 *g* verwiesen, in welchen der innere Schenkel des Mesodermrohres mit der Entodermhöhle in Verbindung steht. Es muss aber dem gegenüber Fig. 54 *f* und 55 *f* berücksichtigt werden, welche die Umschlagstelle des Mesodermrohres zeigen und auf Grund deren man eben so gut von vier wie von zwei Divertikeln reden kann. BÜTSCHLI hat nur die Umbiegung, nicht aber den inneren Ast des Mesodermrohres gesehen. An dem von ihm gegebenen Querschnitte wäre allerdings gerade noch die beginnende doppelte Lagerung des Mesoderms zu erkennen gewesen. Das Stadium ist nur wenig älter als das in der Serie Fig. 54 wiedergegebene, und dass es nicht leicht ist schon an diesem Stadium die Verhältnisse zu erkennen, muss zugegeben werden.

Im Übrigen zeigen auch Querschnitte durch das Vorderende Bilder, welche zunächst eine Stütze der von BÜTSCHLI vertretenen Auffassung zu bilden scheinen, und bezüglich deren ich hier nur auf Textfig. 6 *e* hinweise, doch ist dabei sowohl am Vorderpol wie am Hinterende als sehr wesentlich zu berücksichtigen, dass nach den vorliegenden Untersuchungen diese Bildungen erst durch sekundäre Aneinander- und Übereinanderlagerung zweier ursprünglich getrennt entstandener und hinter einander gelagerten Organanlagen entstanden sind. Man kann also nicht sagen, dass das Mesoderm in Form einer

Abfaltung vom Urdarm entstanden sei, sondern es nahm seinen Ursprung unabhängig vom Entoderm und jene zweifelsohne sehr auffälligen Bilder kommen als Ergebnis späterer Entwicklungsvorgänge zu Stande. In wie weit trotzdem auf diese Bilder Gewicht zu legen ist und sie im Sinne der Keimblätterlehre und speciell der Gastrulation, d. h. der Zusammengehörigkeit von Mesoderm und Entoderm, verwendet werden dürfen, diese Frage wage ich auf Grund meiner Untersuchungen nicht zu entscheiden, sondern ich begnüge mich absichtlich mit einer Darstellung meiner thatsächlichen Befunde und ihrer Vergleichung mit denjenigen Thatsachen aus der Insektenentwicklung, die sich in Folge gewisser Übereinstimmungen zum Vergleich von selbst darbieten.

Die Schwierigkeiten, welche die verschiedenartige Anlage des Entoderms und Mesoderms bei den einzelnen Formen, das getrennte Auftreten dieser beiden Anlagen, die Betheiligung oder Nichtbetheiligung der Dotterzellen an der Bildung des Mitteldarmes, die Entwicklung des letzteren selbst und besonders seine Entstehung von zwei räumlich geschiedenen Komplexen aus verursacht haben, fanden in den höchst verdienstlichen Arbeiten von HEIDER, WHEELER, HEYMONS und anderer (im Litteraturverzeichnis angeführten) Autoren entsprechende Würdigung. An Versuchen, alle die verschiedenen Ergebnisse in Bezug der Keimblätterbildung der Insekten mit einander in Verbindung zu setzen, fehlt es in den Arbeiten der genannten Autoren ebenfalls nicht und ich darf in dieser Hinsicht auf sie verweisen.

VIII. Schicksal der Polzellen.

Über das Schicksal der Polzellen bei den Musciden war bisher nur wenig bekannt geworden. WEISMANN hatte 1863 am Totalpräparat die Wanderung der Polzellen nach der Dorsalseite verfolgt und festgestellt, dass sie dort zwischen den Blastodermzellen verschwinden. VOELTZKOW fand die Polzellen 1889 in dem hintersten Ende der Keimstreifenrinne gelegen, und da sich aus dieser Vertiefung der Enddarm entwickeln sollte, so beschrieb er für ein folgendes Stadium die Lagerung der Polzellen in dieser Darmanlage.

Bereits in einem früheren Kapitel wurde geschildert, wie die hintere Keimstreifenanlage durch das Längenwachsthum des Mesodermrohres nach der Dorsalseite verschoben wird, und wie sie dort rinnenförmig einsinkt.

Dieser Verlagerung folgen auch die Polzellen, welche der hinteren

Keimstreifenanlage central aufgelagert sind; es handelt sich also bei diesen nicht um eine aktive Wanderung, sondern um eine passive Verschiebung. Dem entsprechend findet man die Polzellen in einem späteren Stadium (Fig. 13) in der rinnenförmigen Vertiefung der hinteren Keimstreifenanlage gelegen. Da sich aber aus dieser, wie im letzten Kapitel gezeigt wurde, nicht der Enddarm, sondern der Mitteldarm entwickelt, so kann es nicht wundern, wenn VOELTZKOW in den älteren Stadien die Polzellen vergeblich in dem wirklichen Enddarm gesucht hat.

Während also bei den Musciden die Polzellen Anfangs über dem Blastoderm liegen und später von dem Entoderm völlig eingeschlossen sind, sollen nach RITTER (1890) bei einer anderen Dipterenart, *Chironomus*, die Polzellen schon bei der Bildung des Blastoderms von den Zellen desselben umwachsen und in das Eiinnere verlagert werden. Es kann nicht zweifelhaft erscheinen, dass zwischen diesen Entwicklungserscheinungen bei *Chironomus* und *Musca* gewisse Unterschiede existiren. Einerseits aber werden Nachuntersuchungen bei *Chironomus* wohl zeigen, dass die Polzellen mehr innerhalb des Blastoderms, als unter demselben gelegen sind. Hierfür spricht besonders der Umstand, dass die Polzellen später nicht frei neben dem Enddarm gelegen sind, sondern in einer Zellmasse eingebettet liegen, welche nach RITTER den Mitteldarm zu liefern hat. Andererseits ist zu beachten, dass, wie bereits in dem Kapitel über die Dotterzellen erwähnt wurde, bei den Musciden das Blastoderm sich unter den Polzellen niemals völlig schließt, so dass diese also stets mit dem Dotter in Verbindung stehen, und dass ferner in einem bestimmten Stadium die Polzellen thatsächlich beginnen, das Entoderm zu durchwandern.

Während in den, den Figg. 33—35 entsprechenden Stadien es noch schwer zu entscheiden ist, ob Polzellen, welche zum Theil tief zwischen den hohen Cylinderzellen liegen, zur Einwanderung gelangen, kann dies in den noch älteren Stadien mit Bestimmtheit nachgewiesen werden.

Fig. 37 zeigt unter den Polzellen eine enge Spalte zwischen den hohen Entodermzellen. In derselben liegen zwei kleine Zellen, die nach ihrer Pigmentirung und nach der Größe der Kerne nur Polzellen sein können. Eine dritte Zelle liegt schon am inneren Ende des Kanals, während andere Polzellen noch oberflächlich gelegen im Begriff sind, sich zwischen die Entodermzellen einzuschieben. Die schon in diesen Stadien ins Innere gelangten Polzellen gehen allem

Anschein nach zu Grunde, wenigstens zeigen sie keinerlei Erscheinungen einer Fortentwicklung, andererseits aber findet man an gleicher Stelle in Form kleiner Protoplasmaschollen die Reste bereits zu Grunde gegangener Zellen. Dieses Verhalten wurde bereits in dem Kapitel über Dotterzellen erwähnt, und es wurde darauf hingewiesen, dass HEYMONS bei *Forficula* die Degeneration einiger Geschlechtszellen beobachtet hat. Möglicherweise darf das Verhalten hier und dort verglichen werden.

Mit der fortschreitenden Versenkung der Entodermanlage wird die Öffnung unter den Polzellen immer breiter (Figg. 38 und 39) und man erkennt nun genau, dass es sich nicht um einen scharf begrenzten Kanal, sondern um eine unbestimmte Lückenbildung im Entoderm handelt, die um so stärker wird, je mehr die Entodermanlage nach vorn verschoben und in die Länge gezogen wird (Figg. 40 und 41). Mit diesem Auseinanderrücken der Entodermanlage beginnen auch die Polzellen ihren Zusammenhang mehr und mehr zu verlieren.

Von der Anfangs kompakten Polzellenmasse lösen sich zunächst immer mehr Zellen los, um in die unter ihnen befindlichen Lücken zwischen den Entodermzellen einzuwandern (Figg. 40 und 41). Dann beginnt auch der zurückgebliebene Rest der Polzellen sich in seinem Zusammenhang zu lockern. Die einzelnen Zellen rücken aus einander und schließlich liegen alle Polzellen isolirt (Figg. 42 und 43). Sie befinden sich zum Theil noch in ihrer ursprünglichen Lage, d. h. in der durch die einsinkende Entodermanlage entstandenen Höhle, andere liegen mitten zwischen den Entodermzellen und ein dritter Theil ist nach dem Dotter hin ausgetreten.

Figg. 44a und b lassen erkennen, dass die Polzellen nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch nach beiden Seiten aus einander gerückt sind, allerwärts vertheilt zwischen den Entodermzellen gelegen sind. Besonders bemerkenswerth aber ist hierbei, dass die Verbreitung der Polzellen nur auf die Erstreckung der Entodermanlage beschränkt ist und dass eine Einwanderung in das diesem dicht angelagerte hintere Ende des Mesoderms nicht stattfindet. Das äußerst charakteristische Aussehen der Polzellen und deren leichtes Erkennen neben den übrigen Zellen lässt hierüber keine Zweifel aufkommen. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, in welchen Polzellen zwischen dicht gedrängten Entodermzellen eingezwängt liegen, haben sie stets ein kugelig rundes Aussehen. Ihr Protoplasma erscheint in Folge der von der Dotterplatte am hinteren Pole des ungefurchten Eies

herstammenden Pigmentirung dunkler grau melirt, als das der übrigen Zellen. Ferner unterscheiden sie sich von den Entodermzellen dadurch, dass sie keinen Dotter aufnehmen, während sich bei jenen stets größere Mengen noch unveränderten Dotters als Nahrung im Zellprotoplasma eingelagert findet.

Schließlich wird die Unterscheidung von Polzellen und Entodermzellen noch ganz besonders durch den Größenunterschied erleichtert. Während die Polzellen betreffs ihrer Größe durch alle Stadien hindurch ein unverändertes Aussehen behalten, lassen die Entodermzellen eine fortwährende Änderung in Bezug auf Form und Größe erkennen. In Folge der andauernden Dotteraufnahme werden die Entodermzellen auffallend groß, so dass die um ein Vielfaches kleineren Polzellen zwischen ihnen besonders leicht erkennbar sind. Dieser Größenunterschied beginnt nun aber mit der Verkürzung der Entodermanlage, d. h. mit dem Beginn des Umwallungsprocesses allmählich zu verschwinden. In Folge einer starken Vermehrung nehmen die Entodermzellen schnell an Größe ab.

In Fig. 50 lassen sich noch beide Zellarten leicht von einander unterscheiden, eben so lassen sich auch in Fig. 51, dem der Textfig. 5 entsprechenden Stadium, die Polzellen erkennen; sie liegen als kugelige dunklere Gebilde zwischen den nur noch wenig größeren, durch gegenseitige Abplattung polygonal geformten Entodermzellen.

Im nächsten Stadium (Textfig. 6) sind alle hier in Betracht kommenden Zellen von gleicher Größe und Gestalt, und nur das dunklere Aussehen einzelner Zellen lässt in ihnen die Polzellen vermuthen. In den noch älteren Stadien ist die, Anfangs einen Hohlraum bildende großzellige und einschichtige Entodermanlage zu einem dichten Zellklumpen zusammengeschmolzen; die Entodermhöhle, in welche die Polzellen eingelagert waren, ist verschwunden und eine Unterscheidung von Polzellen und Entodermzellen ist nicht mehr möglich.

Die Absicht, die Polzellen noch weiter zu verfolgen, musste also hiermit aufgegeben werden. Eines aber kann mit Bestimmtheit behauptet werden: die Polzellen oder wenigstens deren Derivate liegen auch jetzt noch in der Entodermanlage eingebettet.

Eine Auswanderung der Polzellen in dem Sinne wie HEYMON'S 1891 für die Genitalzellen bei *Phyllodromia* und 1893 und 1895 bei *Forficula* beschrieb, hat, wenigstens so lange die Polzellen verfolgt werden konnten, nicht stattgefunden. Nach HEYMONS sollen sich die Genitalzellen an der inneren Seite des Keimstreifens amöboid nach vorn bewegen, um besonders in die Ursegmenthöhlen des sechsten und sieben-

ten Körpersegments einzuwandern. Man könnte vielleicht in dem oben geschilderten Durchtritt eines Theiles der Polzellen durch die Entodermanlage nach dem Dotter hin den Beginn einer ähnlichen Wanderung erblicken. Einen derartigen Vorgang vermuthend, wurde besondere Aufmerksamkeit denjenigen Zellen zugewandt, welche sich nicht selten zwischen Dotter und Mesodermstreifen, dem letzteren dicht angelagert, vorfinden und welche man für solche auf der Wanderung ins Mesoderm begriffene Polzellen ansehen könnte. Es kann jedoch nach den Befunden nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass es sich bei diesen Zellen des Fliegenembryos um nichts Anderes als Dotterzellen handelt. Eine Einwanderung der Polzellen in das Mesoderm findet also nach dem, was man verfolgen kann, bei *Musca* nicht statt, sondern die betreffenden Polzellen lagern sich dem Entoderm von außen dicht an und verschmelzen mit diesem eben so wie die im Inneren zurückgebliebenen.

Andere Arbeiten über die Entwicklung der Genitalorgane bei Insekten, wie die von METSCHNIKOW 1866, von GRIMM 1870, WITLACZIL 1884, BALBIANI 1885 und Andere geben eine völlig andere Darstellung. Man kann die Resultate dieser Arbeiten dahin zusammenfassen, dass sich die ursprüngliche unpaare Genitalanlage am hinteren Ende des Keimstreifens in zwei symmetrisch gelagerte Hälften theilt, welche von Embryonalzellen umwachsen werden und die sich dann direkt in die Geschlechtsorgane umwandeln sollen. Von einer amöboiden Wanderung der Urgenitalzellen aber ist in keinem Falle die Rede. Ähnlich lauten auch die Angaben von GROBBEN (1879) bei *Moina*, FAUSSEK (1892) bei den Phalangiden und von BRAUER (1894 und 1895) beim Skorpion. Nach Letzterem findet in einem bestimmten Stadium ein Auseinanderrücken der einzelnen Zellelemente der Genitalanlage und deren Umwachsung durch Mesodermzellen statt. Die Verlagerung der gesammten Anlage aber ist uur eine scheinbare und wird dadurch bedingt, dass der ursprüngliche Keimstreifen sich über die Genitalanlage hinaus nach hinten verlängert, so dass die Anfangs am hinteren Ende des Keimstreifens gelegene Genitalanlage mehr nach vorn gerückt erscheint.

Hiernach kommen also bei den Arthropoden zwei verschiedene Bildungsweisen der Genitalorgane aus Urgenitalzellen in Betracht:

- 1) durch Wanderung der einzelnen Urgenitalzellen nach den betreffenden Segmenten;
- 2) durch direkte Entwicklung aus einer kompakten Genitalanlage nach vorheriger Umwachsung durch Mesodermzellen.

Als dritte Bildungsweise käme für den Fall, dass thatsächlich die Polzellen der Musciden die Keimzellen liefern sollten, nun eventuell noch hinzu, die Entwicklung der Geschlechtsorgane aus zerstreut in der Mitteldarmanlage eingelagerten Polzellen.

Wenn man nun auch zugeben muss, dass die so frühzeitige, scharfe Abgrenzung eines bestimmten Zellenkomplexes und zwar stets am hinteren Ende des Keimstreifens bei den zahlreichen, daraufhin untersuchten Arthropoden zur Annahme einer Homologie dieser Zellen verführen könnte, so muss doch andererseits betont werden, dass eine solche Homologisierung bei der Unsicherheit der meisten bisherigen Angaben noch recht erhebliche Schwierigkeiten bereitet.

Thatsächlich hat es auch nicht an Gegnern dieser Theorie gefehlt. WEISMANN, welcher zuerst die Polzellen bei den Musciden genau beobachtet hat, hat sich lange gegen diese Theorie gewehrt. — Eben so hat BRANDT (1878) aufs entschiedenste den Ursprung der Genitalorgane aus den Polzellen bestritten.

Hier soll eingehend nur die in neuerer Zeit erschienene umfangreiche Monographie von THOMPSON LOWNE »The anatomy, physiology, morphology and development of the flow fly« (1890—1895) berücksichtigt werden. Er hält die Polzellen für das »primitiv hypoblast« und die unter ihnen befindliche Öffnung im Blastoderm für den Blastoporus. Er glaubt und er führt weiter aus: »I think that the observations of BALBIANI undoubtedly show, that the gonads are developed from the tissue which originates from the polar cells; but I do not regard them as he apparently does as the polar cells. I think however, they as well as all the hypoblastic tissues, originate from the polar cells« (p. 691).

Wenn es nun leider in dieser Arbeit nicht gelungen ist, das Schicksal der Polzellen bis zur Bildung der Geschlechtsorgane zu verfolgen, so wäre zu versuchen, die Frage, ob überhaupt und in welcher Beziehung die Polzellen zu den Geschlechtsorganen stehen, dadurch zu entscheiden, dass man von der Geschlechtsanlage älterer Embryonen rückwärts gehend den Ursprung derselben auf die Entodermanlage, welche die Polzellen enthält, zurück verfolgte.

Marburg, im Februar 1900.

Litteraturverzeichnis.

1866. BALBIANI, Note sur la reproduction des Pucerons. Compt. rend. T. LXII.
1882. BALBIANI, Sur la signification des cellules polaires des Insectes. Comptes rendus de l'Acad. des sc. Paris.
1885. BALBIANI, Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Recueil zoologique suisse. II.
1887. BLOCHMANN, a) Über die Richtungskörper bei Insekteiern. Morphol. Jahrbuch. XII.
1887. BLOCHMANN, b) Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und den Eiern verschiedener Insekten. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXIV.
1892. BOVERI, Entstehung des Gegensatzes zwischen Geschlechtszellen und somatischen Zellen bei *Ascaris megaloccephala*. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. München. Bd. VIII.
1878. ALEX. BRANDT, Das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig.
1894. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. LVII.
1895. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II. Diese Zeitschr. Bd. LIX.
1873. BÜTSCHLI, Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Sagitta*. Ibid. Bd. XXIII.
1888. BÜTSCHLI, Bemerkungen zur Entwicklung von *Musca*. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.
1888. N. CHOLODKOWSKI, Über die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. Zool. Anz. 11. Jahrg.
1890. CHOLODKOWSKY, Zur Embryologie der Hausschabe. Biolog. Centralblatt. Bd. XI.
1891. CHOLODKOWSKY, Die Embryonalentwicklung von *Blatta germanica*. Mem. Acad. d. St. Pétersbourg. Bd. XXXVIII.
1890. CARRIÈRE, Die Entwicklung der Mauerbiene. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV.
1897. CARRIÈRE u. BÜRGER, Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene. Nova Acta. Abhandl. der Kaiserl. Leop. Carol. Deutschen Akad. der Naturforscher.
1898. CLAYPOLE, The embryology and oogenesis of *Anurida maritima*. Journal of Morphology.
1892. FAUSSEK, Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralblatt. Bd. XII.
1888. GRABER, Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschrift der mathemat.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. LV.
1889. GRABER, Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Ibid. Bd. LVI.
1890. GRABER, Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Ibid. Bd. LVII.
1891. GRABER, Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anzeiger. 14. Jahrg.

1870. O. v. GRIMM, Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Eie. Mém. Acad. St. Pétersbourg.
1879. C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris* etc. Arb. Zool. Institut Wien. II. Bd.
1885. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus*. Abhandl. der k. preuß. Akad. der Wissensch. Berlin.
1889. HEIDER, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*. Jena.
1891. HEYMONS, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllo-dromia germanica*. Diese Zeitschr. Bd. LIII.
1895. HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.
1896. HEYMONS, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin.
1897. HEYMONS, a) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1897. HEYMONS, b) Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin.
1899. KNOWER, The embryology of a Termite. Journal of Morphology.
1885. KOROTNEFF, Embryologie von *Gryllotalpa*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
1894. KOROTNEFF, Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centralblatt. Bd. XIV.
1892. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. Jena.
1886. KOWALEVSKY, Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralblatt. Bd. VI.
1898. LÉCAILLON, Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire des Insectes. Paris.
- 1898 u. 1899. LÉCAILLON, Développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Arch. d'Anatomie microscopique. T. I et II.
1865. LEUCKART, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der *Cecidomyenlarve*. Archiv für Naturgesch. I.
1893. LOWNE, The blow fly. London.
1876. MAYER, Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Zeitschr. f. Naturwiss. Jena.
1866. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XVI.
1898. NOACK, Eine Methode zur Orientirung kleiner Objekte beim Zerlegen in Schnitte. Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie. Bd. XV.
1890. RITTER, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus*. Diese Zeitschr. Bd. L.
1862. ROBIN, Memoire sur la production des cellules du Blastoderme chez quelques articulés. Comptes rendus de l'Acad. des sc. Paris. Tome LVI.
1899. SCHWARTZE, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII.
1892. TICHOMIROFF, Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschrift zum 70. Geburtstage LEUCKART's.
1889. VOELTZKOW, Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria* und *Melolontha vulgaris*. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg.
1863. WEISMANN, Entwicklung der Dipteren im Ei. Diese Zeitschr. Bd. XIII.

1882. WEISMANN, Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beitr. zur Anat. u. Physiol. Festschr. für HENLE. Bonn.
1885. WEISMANN, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena.
1889. W. M. WHEELER, The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. Morphol. Boston. Vol. III.
1893. WHEELER, A Contribution to Insect Embryology. Journ. of Morphol. Vol. VIII.
1888. WILL, Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. und Ontog. III.
1884. WITLACZIL, Entwicklungsgesch. der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

<i>af</i> , Amnionfalte;	<i>khbl</i> , Keimhautblastem;
<i>ah</i> , Amnionhöhle;	<i>kl</i> , Kopflappen;
<i>a.kstr</i> , vorderes Keimstreifenende;	<i>kpr</i> , durch Kernteilung hervorgegangene Körperchen;
<i>bl</i> , Blastoderm;	<i>kstr</i> , Keimstreifen;
<i>blk</i> , Blastodermkern;	<i>mes</i> , Mesoderm;
<i>cv.f</i> , konvergierende Falte (WEISMANN);	<i>mg</i> , MALPIGHI'sche Gefäße;
<i>do</i> , Dotter;	<i>m.kstr</i> , mittlere Keimstreifenanlage;
<i>do.pl</i> , Dotterplatte;	<i>par</i> , Paracyten;
<i>dz</i> , Dotterzellen;	<i>pz</i> , Polzellen;
<i>ect</i> , Ektoderm;	<i>pzk</i> , Polzellenkern;
<i>ent</i> , Entoderm;	<i>pr.do</i> , primärer Dotter;
<i>ent.h</i> , Entodermhöhle;	<i>proct</i> , Proktodäum;
<i>f1—5</i> , Furchen;	<i>sec.do</i> , sekundärer Dotter;
<i>fk</i> , Furchungskern;	<i>stom</i> , Stomodäum;
<i>gr</i> , Grenze zwischen Mesoderm und Entoderm;	<i>v.ent</i> , vordere Entodermanlage;
<i>h.ent</i> , hintere Entodermanlage;	<i>vk</i> u. <i>v.kstr</i> , vordere Keimstreifenanlage;
<i>h.kstr</i> , hintere Keimstreifenanlage;	<i>v.gf</i> , vordere Querfalte;
<i>hgf</i> , hintere Querfalte (WEISMANN);	<i>z.kstr</i> , hinteres Keimstreifenende;
<i>i.khbl</i> , inneres Keimhautblastem;	<i>zwd</i> , Zwischendotterschicht.

Tafel I.

Figg. 1—8 sind Durchsichtsbilder der Embryonen von *Calliphora erythrocephala*; sie sind nach lebenden Objekten gezeichnet und sind so orientirt, dass das vordere spitze Ende nach oben gerichtet ist und die ventrale, d. h. die Keimstreifenseite in der Figur nach rechts gelegen ist.

Fig. 1. Blastoderm und inneres Keimhautblastem fertig entwickelt.

Fig. 2. Erste Differenzirung der Blastodermzellen.

Fig. 3. Keimstreifen scharf begrenzt, Differenzirung in drei Theile.

Fig. 4. Rinnenbildung des Mesoderms, Entwicklung der hinteren Keimstreifenanlage des Entoderms.

Fig. 5. Bildung des Mesodermrohres von vorn und hinten beginnend. Ver-

längerung des Mesoderms nach hinten und Verschiebung des Entoderms und der Polzellen nach der Dorsalseite.

Fig. 6. Rinnenbildung der hinteren Entodermanlage.

Fig. 7. Mesodermrohr geschlossen.

Fig. 8. Entwicklung der vorderen und Versenkung der hinteren Entodermanlage.

Figg. 9—16. Oberflächenbilder nach Chromsäurepräparaten gezeichnet; in verschiedener Lagerung orientirt.

Fig. 9. Entwicklung des Keimstreifens.

Fig. 10. Bildung der Mesodermrinne.

Fig. 11. Verschluss der Mesodermrinne von vorn nach hinten beginnend. Entwicklung der konvergierenden Falte.

Fig. 12. Verlängerung des Mesoderms nach hinten und Verschiebung der hinteren Keimstreifenanlage nach der Dorsalseite.

Figg. 13—14. Mesodermrohr bis auf einen kleinen Spalt geschlossen; Entwicklung der vorderen Entodermanlage und Rinnenbildung der hinteren.

Figg. 15 u. 16. Hintere Entodermanlage in das Eiinnere versenkt.

Tafel II—IV.

Längsschnitte durch Embryonen von *Calliphora erythrocephala*. Abgesehen von den jüngsten Stadien, in welchen eine genaue Orientirung nicht möglich ist, entsprechen die Schnitte der Dorsoventralebene. Ausgenommen ist nur Fig. 44a; der dieser Figur entsprechende Schnitt liegt etwas seitlich von jener Ebene, und zwar entspricht er genau dem abgeschnittenen Rande des in Fig. 44b wiedergegebenen Schnittes.

Tafel II.

Fig. 17. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Eies, unmittelbar nach der Eiablage. Am hinteren Pol die Dotterplatte.

Figg. 18—21. Furchungsstadien. Schrumpfung (Fig. 18), Knäuelung (Fig. 19), Auflösung (Fig. 20) und Wolkenbildung der Dotterplatte (Fig. 21).

Fig. 22. Kerne nahe der Peripherie. Dotterplatte verursacht eine gleichmäßige Granulation des am hinteren Pol gelegenen Keimhautblastems.

Figg. 23—26. Die Dotterplatte zieht sich um die in ihren Bereich eingetretenen Kerne zusammen. Bildung der Polzellen.

Figg. 27 u. 28. Vermehrung der Polzellen.

Figg. 29—31. Kerneinwanderung vom hinteren Eipole aus. Bildung der Dotterzellen.

Tafel III.

Figg. 32 u. 33. Entwicklung des inneren Keimhautblastems; in Fig. 33 von den Zellen des Keimstreifens absorbiert.

Figg. 34 u. 35. Entwicklung der Mesodermrinne.

Figg. 36 u. 37. Entwicklung der hinteren Entodermanlage und Verschiebung derselben nach der Dorsalseite.

Figg. 38 u. 39. Rinnenbildung der hinteren Entodermanlage.

Figg. 40 u. 41. Durchtritt der Polzellen durch das Entoderm. Versenkung der Entodermanlage in das Dotterinnere.

Tafel IV.

Figg. 42 u. 43. Verschiebung der Entodermanlage nach vorn, Verlängerung der ganzen Anlage und Auseinanderrücken der Polzellen. Das hintere Ende des stark verlängerten Mesoderms biegt sich nach innen und hinten um. Das Ektoderm wuchert unter der Amnionfalte nach vorn.

Fig. 44. Nach Anfertigung der Längsschnitte bis zu dem in Fig. 44a gegebenen Schnitte wurde der Rest des Objekts quergeschnitten; der Längsschnitt in Fig. 44a entspricht also nicht genau der Dorsoventralebene, sondern der Richtung des abgeschnittenen Randes in Fig. 44b. Der in letztgenannter Figur wiedergegebene Schnitt entspricht der Richtung der Linien $x-x$ in Fig. 44a. Die hintere Entodermanlage ist stark in die Länge gezogen, in ihr liegen die Polzellen allerwärts vertheilt.

Fig. 45. Längsschnitt durch das vordere Ende; Bildung der Mesodermrinne.

Fig. 46. Mesodermrinne tief, im Begriff sich von vorn beginnend zu schließen.

Figg. 47 u. 48. Versenkung des vorderen Mesodermendes in die Tiefe; Entwicklung der vorderen Entodermanlage.

Fig. 49. Vordere Querfalte und konvergierende Falte zu einer breiten Rinne vereinigt.

Fig. 50. Erste Anlage des Stomodäums. Proktodäum verbindet Amnionhöhle mit Entodermhöhle. Hintere Entodermanlage stark verkürzt und mehrschichtig.

Fig. 51. Hintere Entodermanlage eine kleinzellige, kompakte Zellmasse, zwischen der die gleich großen Polzellen nur noch schwer zu erkennen sind (entsprechend Textfig. 7).

Tafel V.

Querschnitte durch die hintere Mitteldarm- und Enddarmanlage. Die erstere ist dunkler gefärbt. In ihr befindet sich stets eine Lücke, durch welche die Polzellen mit dem Dotter in Verbindung stehen (*l*).

Fig. 52. Entwicklung der hinteren Keimstreifenanlage.

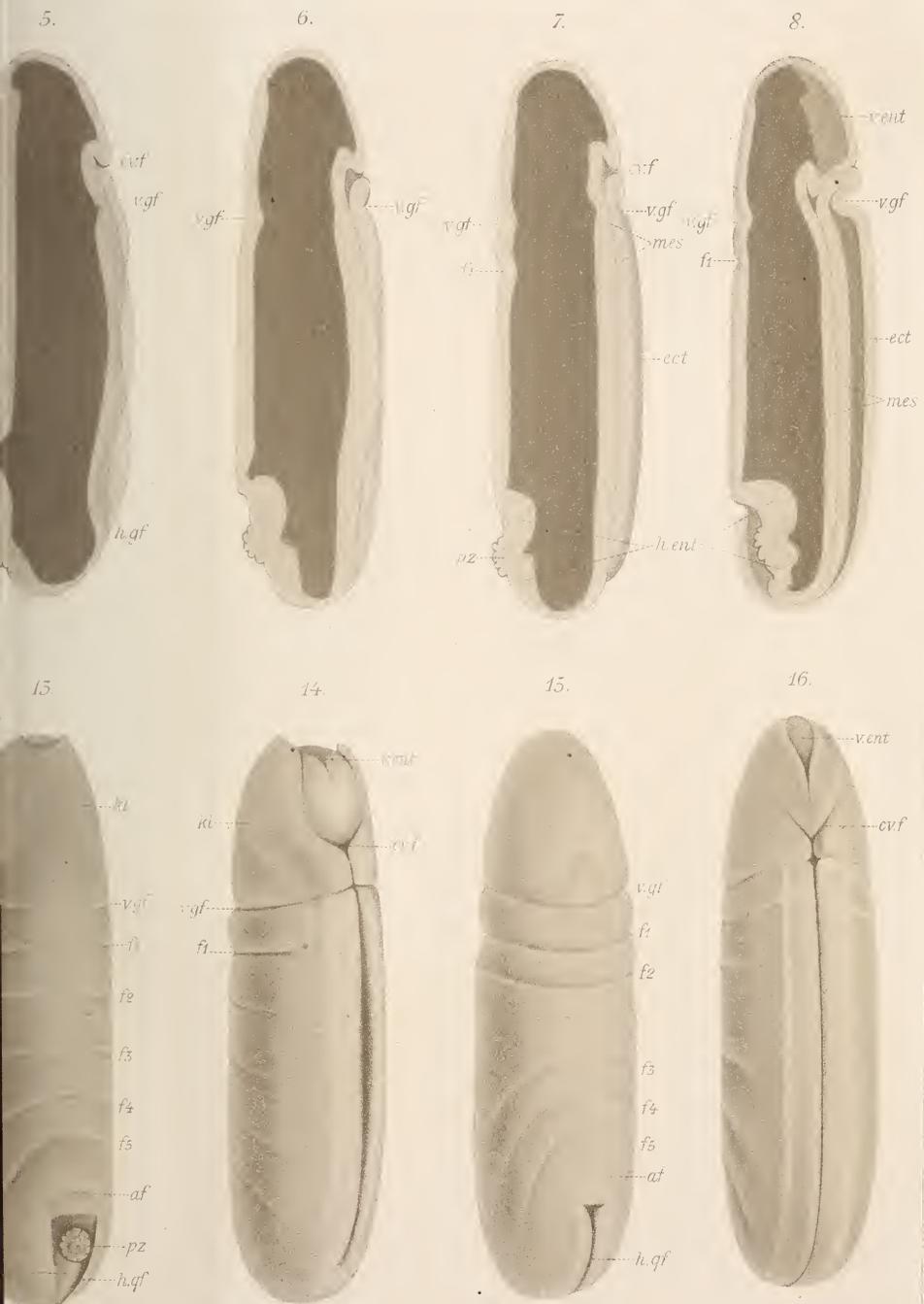
Fig. 53. Dieselbe ist vollständig unter die Oberfläche versenkt.

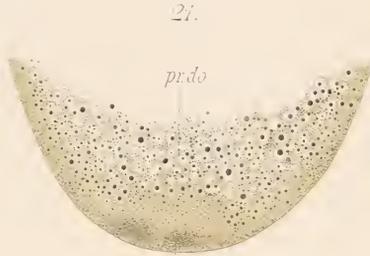
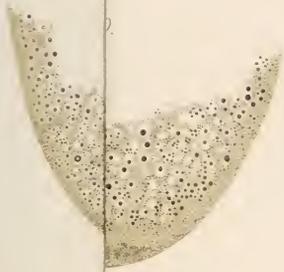
Fig. 54. Durch weitere Versenkung dieser Anlage mit nachfolgender ektodermalen Einstülpung Bildung der Amnionhöhle (*c* und *d*) und Versenkung des hinteren Endes des Mesodermrohres (*e* und *f*). Mesodermdivertikel (?) in Schnitt *f*.

Fig. 55. Durch Verschiebung des Mesoderms über die hintere Keimstreifenanlage Bildung eines oberflächlich und eines tiefer gelegenen Mesodermschenkels (*g* und *h*). Mesodermdivertikel (?) in Schnitt *f* und *g*.

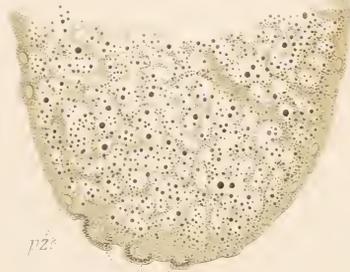
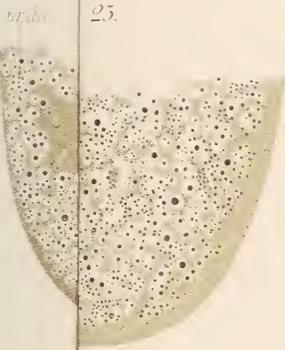
Fig. 56. Durch fortdauernde Invagination und Verschiebung Entwicklung des Enddarmes (Schnitt *b*).

Fig. 57. Längenwachsthum des Proktodäums.



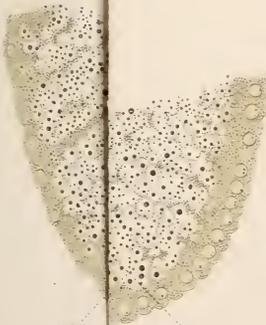


dupl



p.z.

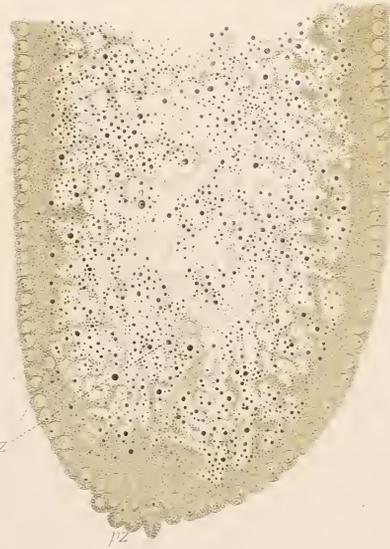
51.



par

dz

p.z.





17

khbl

dopl



18.

khbl

dopl



19.

dopl



20

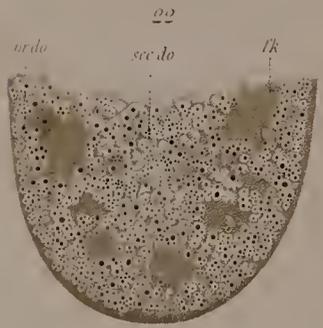
dopl



21

pr. d.

dopl



22

pr. d.

sec. d.

lk

dopl



25.

hbk

pzk

dopl



24.

hbk

pzk



25

pz



26

pz

pz

51



27

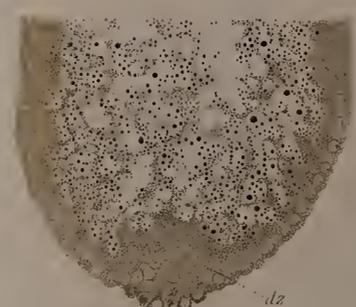
pz



28.

pz

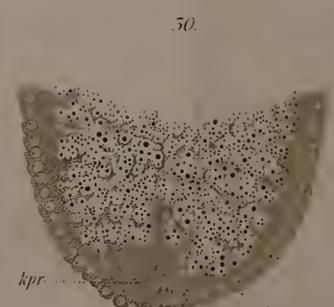
pz



29

pz

dz



50.

kpr

pz

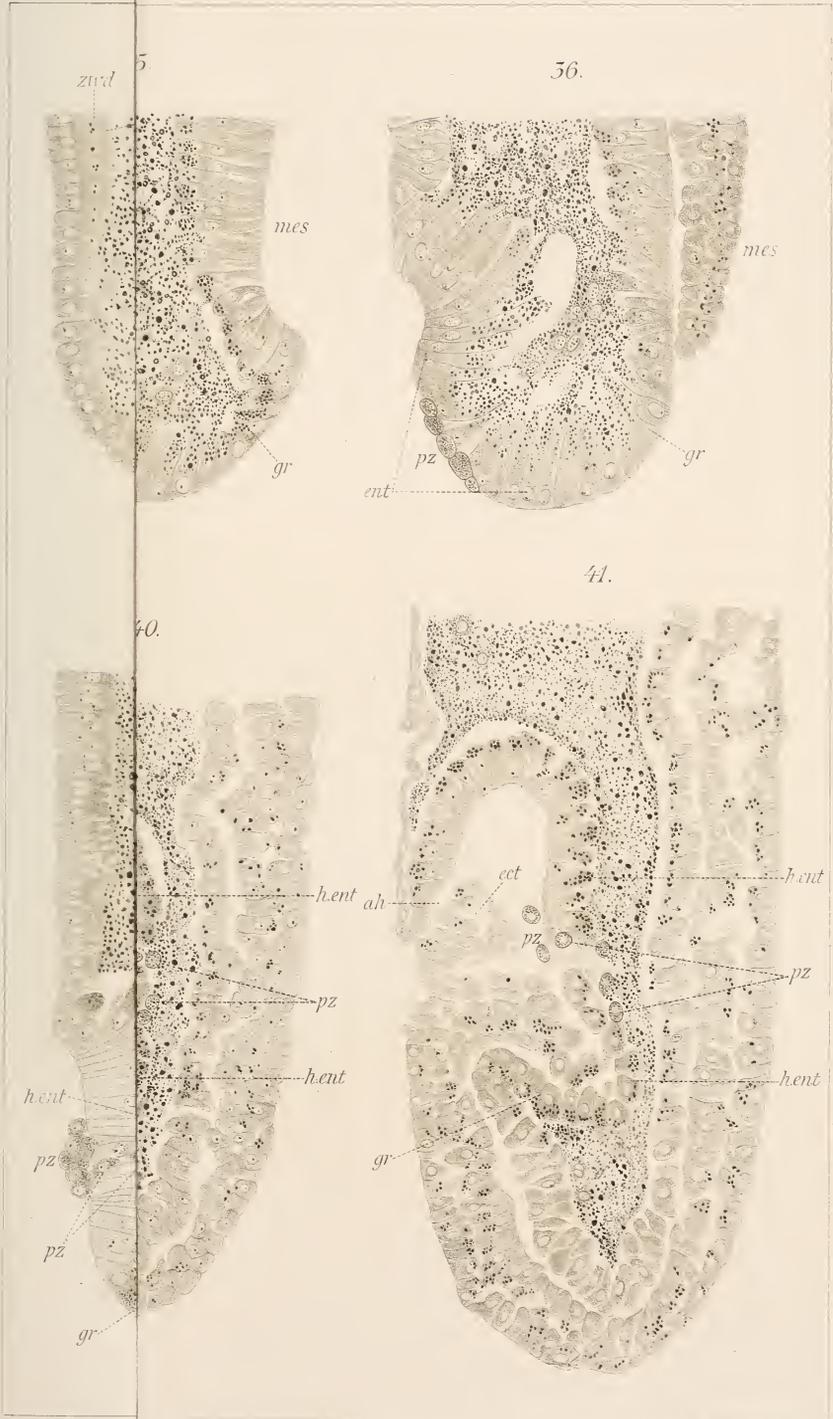
par

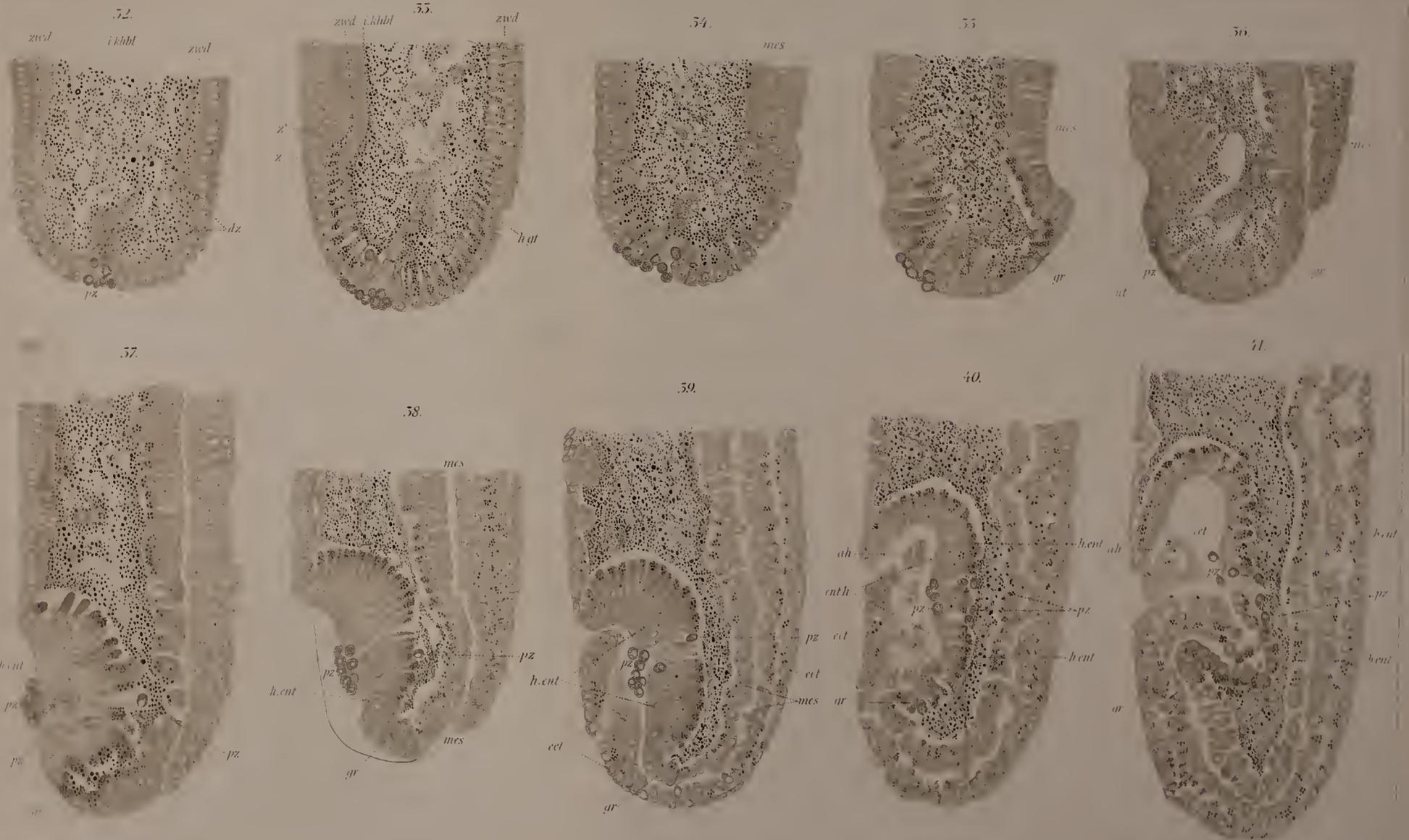
dz

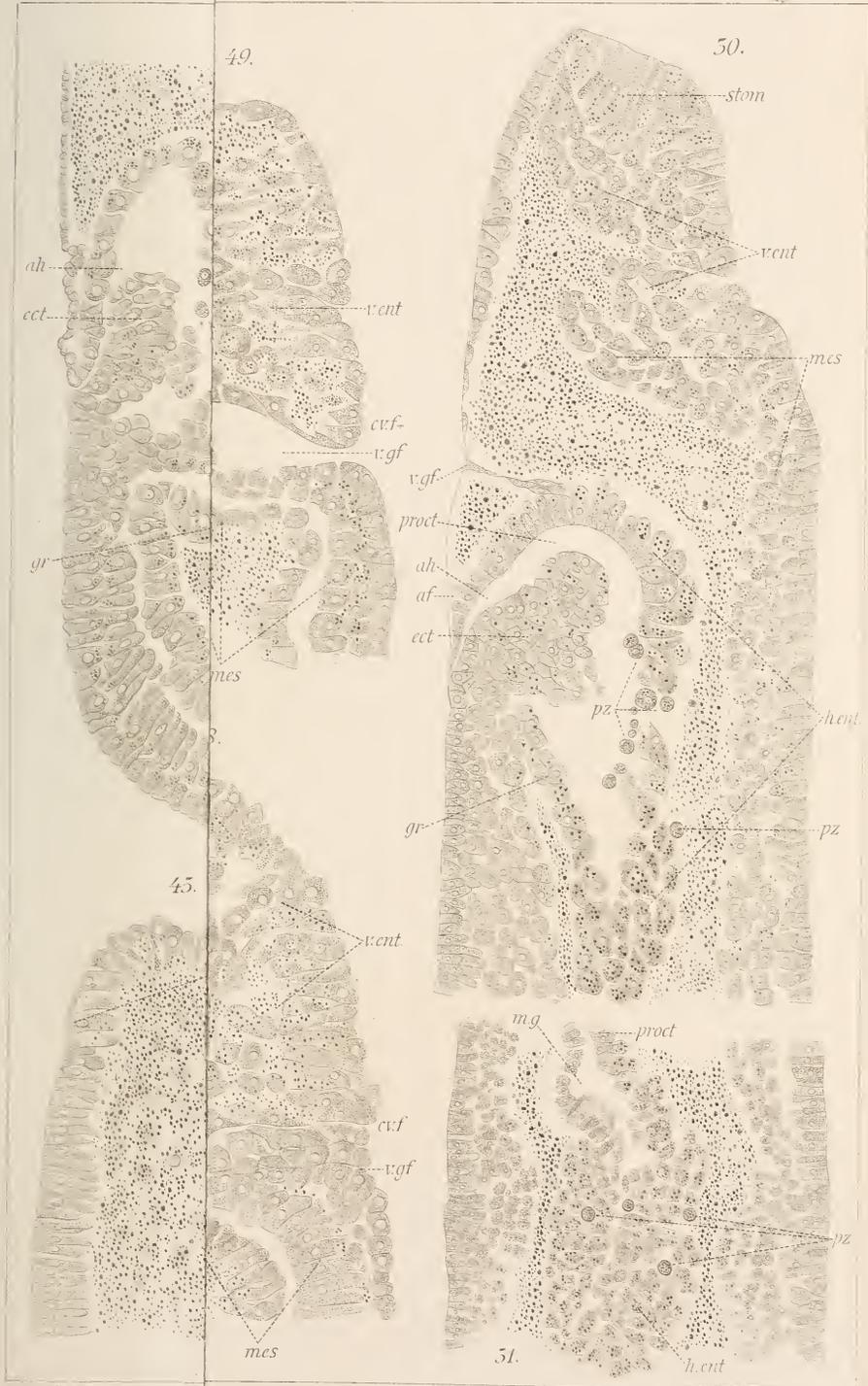
dz

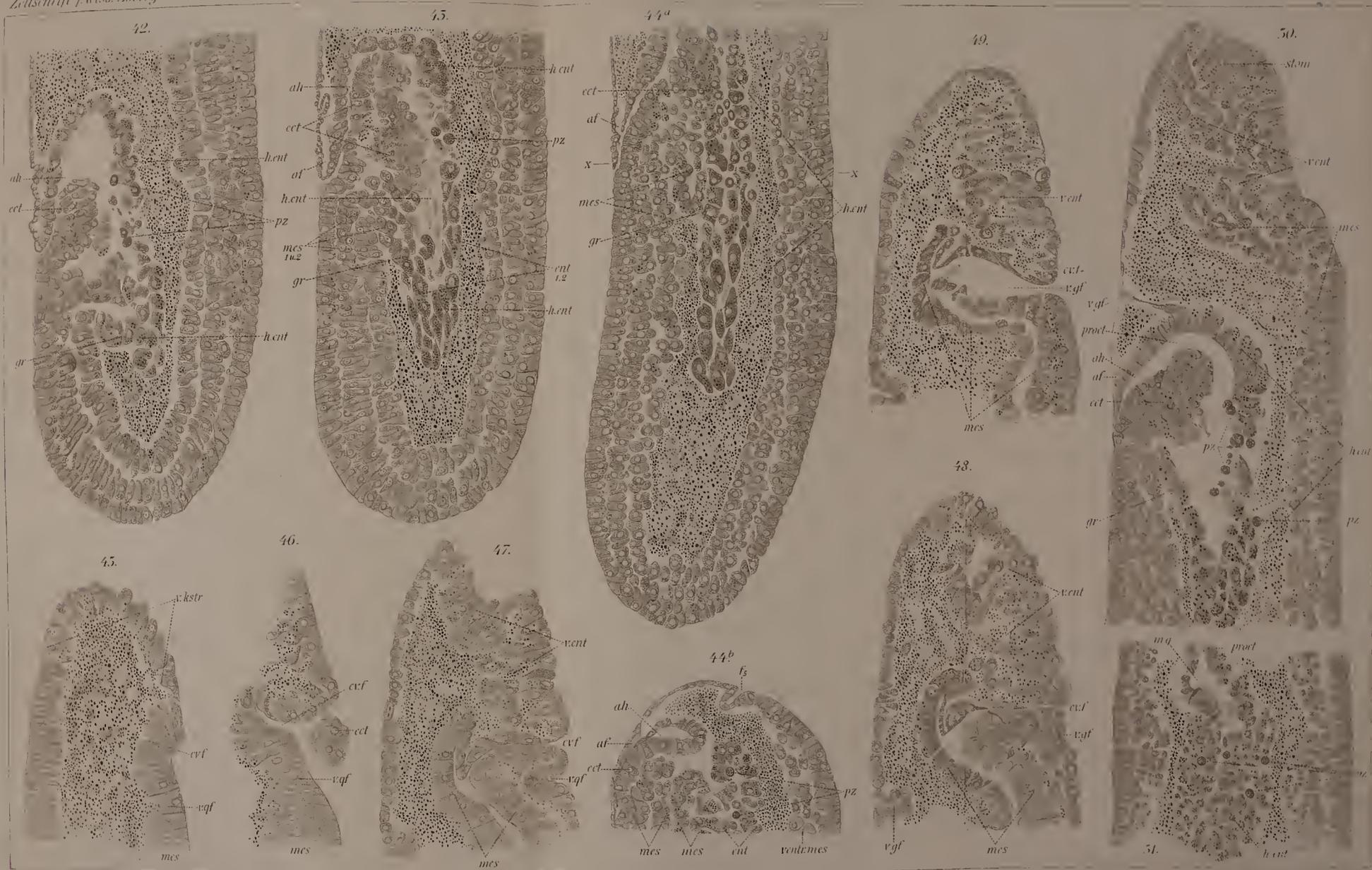


p.

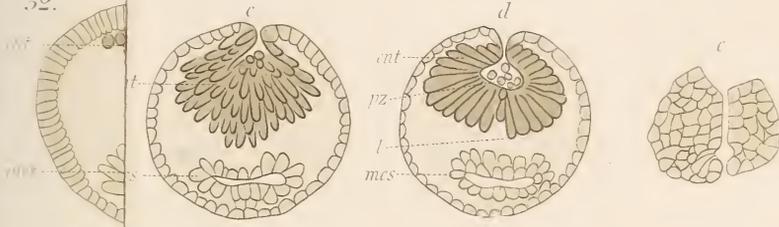




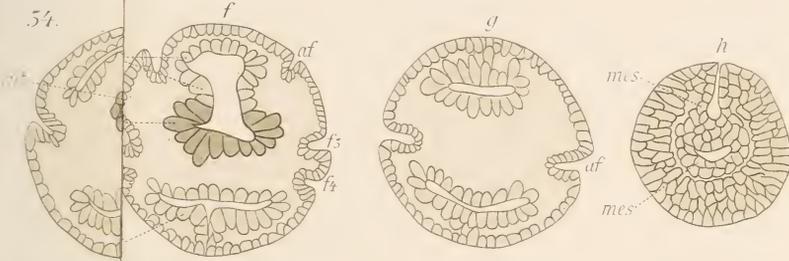




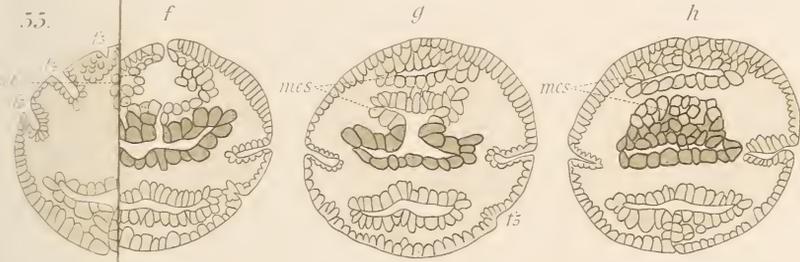
52.



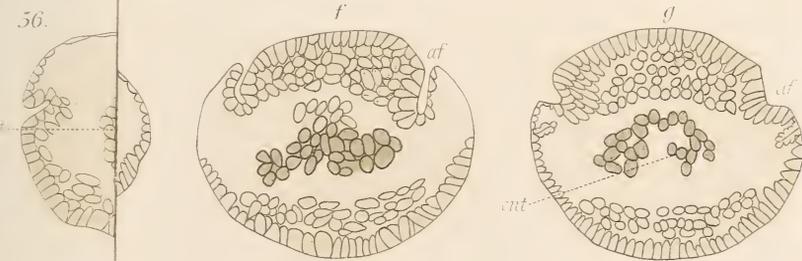
54.



55.



56.



57.

