

# Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Bibliographia zoologica

bearbeitet von Dr. **H. H. Field** (Concilium bibliographicum) in Zürich.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XXXVII. Band.

18. April 1911.

Nr. 18.

## Inhalt:

### I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Hoffmann**, Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L.) (Mit 19 Figuren.) S. 353.
2. **Fritsch**, Ergebnisse experimenteller Studien

über die Regenerationsvorgänge am Gliedmaßenskelet der Amphibien. S. 378.

- II. **Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.**  
**Ergänzungen und Nachträge zu dem Personalverzeichnis zoologischer Anstalten.** S. 384.  
**Literatur.** S. 257—272.

## I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

### 1. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen.

(Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L.)

Von Prof. Dr. R. W. Hoffmann (Privatdozent für Zoologie in Göttingen).  
(Mit 19 Figuren.)

eingeg. 18. November 1910.

In nachfolgendem gebe ich die Hauptresultate meiner Studien über die Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L., die im Anschluß an eingehende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse des fertigen Collembolenkopfes<sup>1</sup> vorgenommen wurden. Ich hoffe, daß sie einen nicht unwichtigen Beitrag zum

<sup>1</sup> R. W. Hoffmann, Über die Morphologie u. Funktion der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. 1905.

Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus*. III. Beitr. z. Kenntn. d. Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.

Verständnis der Organisation dieser phylogenetisch so interessanten und doch verhältnismäßig so wenig studierten Insektengruppe bilden werden. In einer Hauptarbeit sollen dann die ausführlichen Belege für die nachfolgenden Ergebnisse, sowie auch die Entwicklung der übrigen äußeren Organe gegeben werden.

Wenn ich meine Forschungsergebnisse hier trotz letzterem Umstand etwas eingehender behandle, so geschieht dies, weil äußere Verhältnisse mich leider zwingen, die Fertigstellung meiner definitiven Arbeit für geraume Zeit hinauszuschieben.

---

Der Ausgangspunkt unsrer Untersuchung soll jenes Stadium sein, auf dem die äußere Eihaut sich gerade in 2 Teile gespalten hat, die von nun an, bis zum Ende der Entwicklung, dem Ei als zwei niedliche, mützenartige Bildungen an bestimmten Stellen aufsitzen. Auf diesem primitiven Stadium ist zwar der Keimstreifen schon angelegt, er besitzt jedoch noch keine Neigung, in die Tiefe zu wandern; mit andern Worten, er ist noch in seiner ganzen Ausdehnung völlig konvex. Äußerlich lassen sich alsdann von Organanlagen nachweisen: Die Kopflappen, die Antennen, die prämandibularen Extremitätenrudimente, die Mandibeln, I. Maxillen, II. Maxillen, die Thoracalextremitäten, die Rudimente der 1. Abdominalextremitätenanlage, der Schwanzlappen, die Clypeo-Labrumanlage mit der davorliegenden Stomodäaleinstülpung und endlich das Dorsalorgan.

Um die spätere Verlagerung des Keimstreifens hier kurz zu schildern, so besteht dieselbe zunächst darin, daß er sich in seiner Hauptmasse, d. h. von dem I. Maxillen- bis zum III. Thoracalsegment, zu einer annähernd ebenen Fläche abplattet. Da der vordere Teil des Keimstreifens bis einschließlich der Mandibel, ebenso wie die hintere Abdominalpartie, an dieser Abplattung nicht teilnehmen, so stehen dieselben im Winkel — ersterer bis beinahe  $90^\circ$  — zu der planen Fläche geneigt.

Die eigentliche Invagination des Keimstreifens beginnt mit einer grubenartigen Vertiefung in seiner Mitte, die sich allmählich bis zu seinem Rande ausbreitet und schließlich zu einem Einknicken des Keimstreifens führt. Seine vordere Hälfte liegt auf den älteren Stadien parallel zu der hinteren. Die Umbiegungsstelle fällt etwa zusammen mit dem II. Thoracalsegment. Die mittlere Fläche des Keimstreifens bleibt lange Zeit ziemlich plan. Mit der allmählichen Ausbreitung des Keimstreifens vorn, an den Seiten und hinten wird schließlich der gesamte Dotter dem Körper des Embryos einverleibt. Da die verschiedenen Stadien der Einsenkung des Keimstreifens in genauem Verhältnis

zu der Fortentwicklung der an ihm auftretenden Organe stehen, so kann aus dem Grad der ersteren ziemlich genau die Entwicklungsstufe der letzteren erschlossen werden, eine Tatsache, der auf den folgenden Blättern Rechnung getragen wird.

### Clypeus, Labrum, Frons u. Sagittalnaht.

Auf dem frühen, anfangs charakterisierten Stadium findet sich in der Mitte zwischen den beiden ovalen Kopflappen, an deren hinteren Grenze, der runde, einheitliche Höcker der Clypeo-Labrumanlage. Obgleich noch ganz flach, ist er doch schon hinten durch eine seichte Furche, der späteren hinteren Clypeusgrenze, vom Keimstreifen abgesetzt. Vor ihm liegt die noch sehr kleine Stomodäaleinstülpung.

Auf dem Stadium der Abplattung des Keimstreifens sehen wir die anfangs rechtwinkelig zu letzterem stehende Anlage sich in die Länge strecken und dabei sich vorn halbkreisförmig abkugeln. Gleichzeitig nimmt sie nun eine viel steilere Lage zum Keimstreifen ein, mit dem sie jetzt einen spitzen Winkel bildet. Terminal hat sich hierbei eine starke, keulenförmige Anschwellung gebildet. Von oben, d. h. von der Fläche des Keimstreifens aus betrachtet, zeigt sich die Keule dreikantig, mit einem spitzen Zipfel nach vorn. Das Stomodäum hat sich indessen sichelartig nach hinten gebogen.

Bis jetzt war noch nichts von einer Trennung zwischen Clypeus und Labrum zu sehen. Sie erfolgt erst auf dem nächsten Stadium (s. Fig. 1 a, *h. Cl.g*) durch Bildung einer Einkerbung am Keulenteil. Der terminale Höcker (*Labr*) stellt allsdam die Labrumanlage, das darauffolgende flache Stück (*Cl*) die Clypeusanlage dar.

Hand in Hand mit den weiteren Umbildungen an beiden Anlagen findet nun eine immer deutlicher werdende Herausbildung des Kopfes statt. Hierbei umwächst der vor dem Clypeus gelegene Teil des Keimstreifens immer weitere Territorien des Dotters. Hiernit ist ein stetiges Wachsen des Winkels verbunden, den der Clypeus mit dem Keimstreifen bildet. Es findet also allmählich wieder ein Ausgleich der Abknickung statt. Die eigentliche Ursache für diese Erscheinung liegt sowohl in einer Abflachung des Stirnteiles, als in einem Nachhintenbiegen der Clypeo-Labrumanlage. Der Vorgang führt schließlich, wie wir unten sehen werden, zu einer völligen Verwischung der vorderen Clypeusgrenze.

Bevor diese erreicht wird, findet ein sehr bedeutendes Auswachsen der ganzen Anlage statt, wobei mehr und mehr die keulenartige Anschwellung des Labrums reduziert wird (s. Fig. 1 b). Schließlich sinkt das Labrum unter das Niveau der Clypeusfläche herab (s. Fig. 1 c). An der Grenze beider Abschnitte entwickelt sich ein immer

größer werdender Wall, der später stark chitinisiert und dem Labrum eine wirksame Articulationsfläche liefert (s. Fig. 1 d *Wu.*). Ganz allmählich läßt sich während der Entwicklung die Verwischung der vorderen Clypeusgrenze verfolgen. Auf Fig. 1 c liegt sie an der tiefsten Stelle einer seichten Grube (*v. Clg.*). Noch auf einem Stadium, wo das Labrum seiner definitiven Gestalt sehr nahe ist (Augenfleckembryo), läßt sich auf genauen mittleren Sagittalschnitten eine feine Einkerbung — die Trennungsfurche — erkennen. Am völlig ausgebildeten Kopf ist

Fig. 1a.



Fig. 1c.

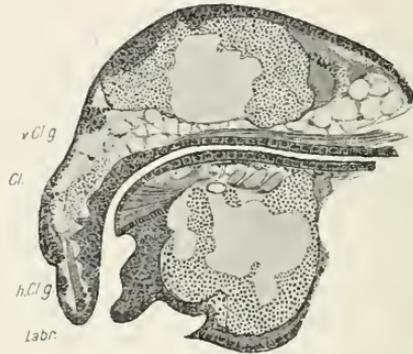


Fig. 1b.

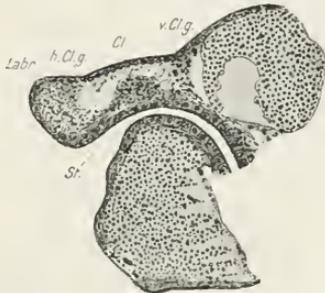


Fig. 1d.

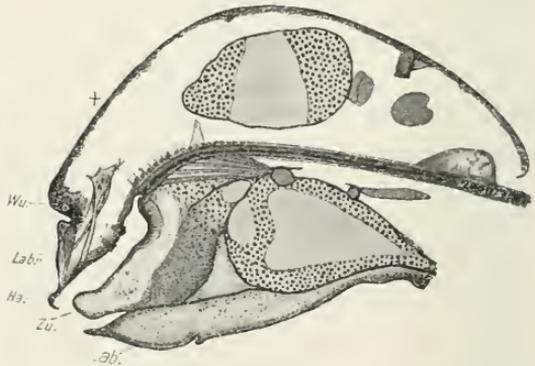


Fig. 1a—1d. Vier Sagittalschnitte durch die Anlage des Kopfabschnittes, bzw. den Kopf, zur Demonstration der Entwicklung der Clypeo-Labrumanlage. 1a, frühes Einsenkungsstadium. Die Anlage ist distal stark angeschwollen. Sie bildet mit dem vor ihr liegenden Teil des Keimstreifens einen spitzen Winkel. 1b, Stadium zur Zeit, da die Vorderhälfte des Keimstreifens sich parallel zu dessen Hinterhälfte gelegt hat. Streckung und distale Verdünnung der Anlage. Der erwähnte Winkel ist stumpf geworden. 1c, Stadium zu Beginn der Augenfleckbildung. Der Clypeus ist von der hinteren Partie des Kopfes nur durch eine seichte Grube getrennt. Die Keulenbildung des Labrums ist verschwunden. Dasselbe liegt nun unter dem Niveau des Clypeus. 1d, Sagittalschnitt durch den Kopf eines jungen, 10—12 Tage alten Tieres; +, mutmaßliche Grenze zwischen Clypeus u. Frons. *Cl.*, Clypeus; *Ha.*, Hakenreihe am distalen Ende des Labrums; *h.Cl.g.*, hintere Clypeusgrenze; *Labr.*, Labrum; *St.*, Stomodäum; *v.Cl.g.*, vordere Clypeusgrenze; *Wu.*, Chitinisierter Wulst am Clypeus; *Zu.*, Zungenapparat.

hiervon nichts mehr zu sehen, doch läßt sich durch Vergleich mit dem letzterwähnten Stadium mit ziemlicher Genauigkeit die Stelle berechnen, an der sich die hintere Clypeusgrenze befindet, da die relativen Maße der einzelnen Teile des Kopfes sich später nur noch wenig verändern. Es dürfte auf dem in Fig. 1 d abgebildeten Sagittalschnitt durch den Kopf eines 10—12 Tage alten Tieres die mit einem Kreuz bezeichnete Gegend sein.

Hiermit dürfte bewiesen sein, daß die wallartige Fläche vor dem Labrum nicht, wie bisher angenommen wurde, den ganzen Clypeus, sondern nur einen Teil desselben darstellt, indem der weitaus beträchtlichere Anteil vor diese Bildung zu liegen kommt.

Was die Weiterbildung des Labrums anbelangt, so besteht sie in einer noch stärkeren Abplattung besonders des Terminalabschnittes, sowie einer Chitinisierung mit Ausbildung gewisser borsten- und hakenartiger Teile, wie dies aus Fig. 1 d und mehr noch aus den Abbildungen meiner früheren Arbeit hervorgeht.

Als ich neuerdings den ausgebildeten Kopf von *Tomocerus* und *Orchesella* untersuchte, fand ich zwar keinen Clypeusabschnitt, jedoch eine sehr gut umgrenzte Frons. Sie besitzt 4 Ecken und erstreckt sich seitlich zwischen beide Ocellenhaufen. Nach vorn schickt sie zwischen die beiden stark einander genäherten Antennen einen Zipfel. Vom hinteren Winkel aus verläuft auf dem Vertex eine deutliche Sagittalnaht. Es ist nun nicht ohne Interesse, daß der hypothetische sagittale Endpunkt des Clypeus mit dem Endpunkt des vorderen Fronszipfels zusammenfallen dürfte. Immerhin will ich auf diesen Umstand nicht allzu viel Wert legen, da ich nicht feststellen konnte, ob die Frons primäre Beziehungen zum Clypeus hat. Vielleicht ist sie sowohl wie die Sagittalnaht nur eine sekundäre Bildung<sup>2</sup>.

Betonen möchte ich noch am Schluß dieses Abschnittes, daß sowohl die Clypeo-Labrumanlage, wie das aus ihr hervorgehende Labrum von allem Anfang an eine einheitliche Bildung darstellt, die auf keinerlei paarigen Ursprung schließen läßt.

### Die Antennen.

Über den Ort der ersten Anlage der Antenne, sowie ihre Wanderung im Lauf der Entwicklung, kann ich mich kurz fassen, weil hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den meisten Insekten. Von einem Punkt lateral und etwas unterhalb der Mundanlage verschoben sich die Antennen ganz allmählich bis zu ihrem definitiven Platz an der Seite des

<sup>2</sup> Sollte die Sagittalnaht primären Ursprunges sein, so könnte sie wohl die Vereinigungsstelle beider Kopflappen darstellen.

Vorderkopfes. Mehr interessiert hier die Art der Umwandlung der indifferenten Anlage in die gegliederte Antenne, weil sie sich in ganz anderer Weise vollzieht, als nach Folsoms<sup>3</sup> Angaben für *Anurida maritima* zu erwarten war, bei welcher Form angeblich von dem Terminalende der indifferenten Anlage aus eine kontinuierliche Abschnürung der 4 Segmente stattfindet.

Auf unserm Ausgangsstadium bilden die Antennen zwei nach hinten keulenförmig verdickte Ausstülpungen. Die erste Andeutung einer Differenzierung tritt dann auf, wenn die Hauptpartie des gewölbten Keimstreifens sich in eine plane Fläche verwandelt hat. Alsdann erkennt man an der Grenze des 1. Drittels der Antenne eine schwache, eben angedeutete Einkerbung (Fig. 3, I. S.g.). Etwas später tritt auch an der Grenze des 2. Drittels eine feine Trennungslinie auf (s. Fig. 3, II. S.g.). Die ersten 3 Antennensegmente entstehen also durch unmittelbare Differenzierung aus der ungegliederten Uranlage, indem dieselbe in 3 Teile zerfällt, wobei die das proximale Segment begrenzende Furche zuerst zur Ausbildung kommt.

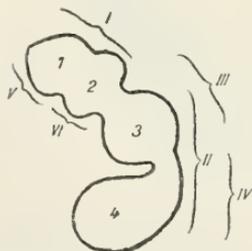


Fig. 2. Umrißzeichnung einer älteren Antenne, auf welcher das in der Reihenfolge 1. und 2. Segment durch Teilung des 1. Antennendrittels nachträglich zur Abschnürung kommt. Die arabischen Zahlen geben die räumliche, die römischen die zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Abschnitte an.

Nun erfolgt ein langsames Wachstum der Antenne, das zum Teil auf Kosten ihrer Massigkeit geschieht. Aus einer dicken plumpen Keule entsteht allmählich eine weit schlankere Bildung.

Noch ehe die 3 Segmente ihre tiefste Abgrenzung erhalten haben, sehen wir, wie sich das proximale Segment in der Mitte einkerbt und sich in zwei kleinere Segmente teilt (Fig. 2 V u. VI). Um diese Zeit macht sich auch ein erhöhtes Wachstum am distalen Segment geltend, das ebenso, wie das vorletzte im Lauf der Entwicklung eine eigenartige Umgestaltung erfährt. Es wird terminal sehr massig und kolbig, während es sich an der Segmentgrenze stark verengt (s. Fig. 2, 4). Wenn sämtliche Antennenglieder abgeschnürt sind, stellen sie vier in proximo-distaler Richtung größer werdende Segmente dar. Die einzelnen Glieder strecken sich nun, wobei zunächst ein deutliches Überwiegen der beiden Distalglieder eintritt.

Auf einer mittleren Periode — bald nach der Abschnürung des

<sup>3</sup> Folsom, J. W., The Development of the Mouth-Parts of *Anurida maritima* Guér. Bulletin of the Museum of Comp. Zool. at Harvard Col. Vol. XXXVI. No. 5. 1900.

4. Segments — zeigt das 1. u. 2. Glied zwar noch die anfänglich quer-ovale Form, das Terminalglied jedoch ist schon stabförmig geworden. Es ist zwar noch das größte Glied, ist jedoch zugleich auch, im Gegensatz zu früher, wo es das dickste war, das dünnste geworden. Hingegen ist nun das dritte zum dicksten Glied geworden. Gegen das Ende der Embryonalperiode macht sich nun ein immer stärkeres Auswachsen und eine bedeutendere Verdünnung der beiden Endsegmente geltend. Erst postembryonal stellt sich jedoch die eigenartige Ringelung ein, welche sie später vor den beiden ersten Segmenten auszeichnen. Sie wird hervorgerufen durch die Aktion zweier Muskeln in ihrem Innern, welche diesem Teil der Antenne eine Beweglichkeit sondergleichen verschafft und ihn zur Tastfunktion wunderbar geeignet macht.

Mit dem Ausschlüpfen des jungen Tieres hat die Antenne noch nicht ihre definitive Gestalt erreicht. Im Lauf der verschiedenen Häutungen kommt nämlich nicht etwa eine dem Wachstum proportionale Vergrößerung der einzelnen Antennenglieder zustande, sondern es findet eine fortgesetzte Größenverschiebung der einzelnen Segmente statt, indem Segment 1, 2 und 4 außerordentlich im Wachstum zurückbleiben, während Segment 3 sich bedeutend vergrößert. Gleichzeitig werden die beiden Terminalglieder immer biegsamer und geißelartiger. Beim eben ausgeschlüpften Tier beträgt das Größenverhältnis des vierten Antennengliedes zum 3. etwa 2 : 3. Dasselbe verschiebt sich jedoch fortgesetzt, so, daß ich bei jungen Tieren, die ich etwa 15 Tage gezüchtet hatte, schon ein Verhältnis von 1 : 2 beobachten konnte. Schließlich bildet Segment 4 im Verhältnis zu Segment 3 nur noch einen winzigen Anhang. Es ist nun auffällig, daß beim erwachsenen Tier dieses Stück 4 meist überhaupt nicht mehr aufzufinden ist<sup>4</sup>. Da gleichzeitig mit dem Wachstum die Segmentgrenze zwischen Abschnitt 3 und 4 immer undeutlicher wird, so könnte man vielleicht der Ansicht sein, daß allmählich eine Verwachsung beider Abschnitte stattfände. Dies halte ich indessen nicht für den Grund der Nichtauffindbarkeit des Terminalstückes bei älteren Exemplaren, sondern den Umstand, daß die leicht verletzlichen Antennen wohl bei keinem Tier während der ganzen Lebenszeit unbeschädigt bleiben und daß bei eintretender Regeneration deren Häufigkeit sich leicht feststellen läßt), oder auch bei den letzten normalen Häutungen, das 4. Glied nicht mehr ausgebildet wird<sup>5</sup>.

<sup>4</sup> Auf diesen Umstand ist es zurückzuführen, daß Bourlet das Genus *Tomocerus* als nur mit 3 Antennengliedern versehen anführte.

<sup>5</sup> Ich möchte hier auf eine Arbeit von J. Ost (Zur Kenntnis der Regeneration der Extrem. bei d. Arthrop. Arch. f. Entw. 22. Bd. 1906) hinweisen, der experimentell einen ganz analogen Fall, allerdings an einem andern Organ, bei einer Libellenlarve (*Anax formosa*) erzielte: Er schnitt einer solchen die vordere rechte Extremität am Basalglied ab. Nach 4 Monaten war eine neue, etwas kleinere

Eine theoretische Erörterung des interessanten embryologischen Verhaltens der Antenne behalte ich mir für meine ausführliche Arbeit vor, ebenso Beobachtungen über die Regeneration der Antenne.

### Die prämandibularen Extremitätenrudimente.

Sie sind bereits auf unserm Ausgangsstadium vorhanden und stellen hier zwei rundovale, dicht vor den Mandibelanlagen liegende Höcker dar. Am deutlichsten sind sie auf dem Stadium der Abplattung

des Keimstreifens (s. Fig 3, *pr.Ext.r*). Es läßt sich dann auch auf gutgefärbten Präparaten im Innern deutlich — wie bei den übrigen Anhängen — eine von Mesoderm umkleidete Höhlung erkennen. Schon bald nach der Einsenkung des Keimstreifens sind jedoch die Rudimente bis auf geringe Spuren verschwunden. Zur Zeit der Annäherung der Vorder- und Hinterhälfte des Embryos konnte ich auf Totalpräparaten davon nichts mehr erkennen.

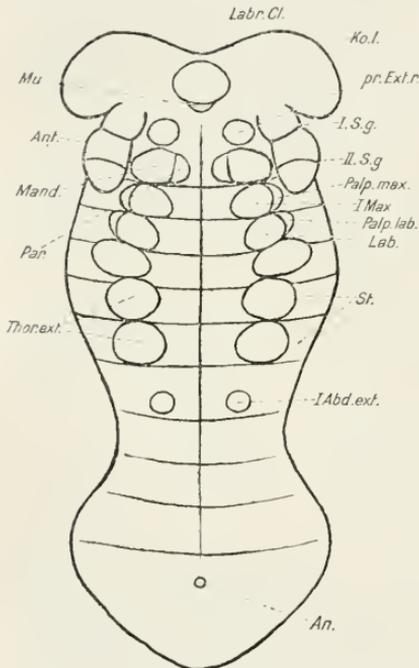


Fig. 3. Keimstreifen im Stadium der Abplattung und der beginnenden mittleren Einsenkung, flächenhaft ausgebreitet. *An*, Anus; *Ant*, Antenne; *I.Abd.ext.*, 1. Abdominalextrimität; *Ko.l.*, Kopfklappen; *Lab*, Labium; *Labr.Cl.*, Labrum-Clypeusanlage; *Mand.*, Mandibel; *Palp.lab.*, Palpus labialis; *Palp.max.*, Palpus maxillaris; *Par*, Paraglosse; *pr.Ext.r*; prämandibularen Extremitätenrudiment; *St*, Sternite; *I.S.g.*, 1. Segmentgrenze des Palpus; *II.S.g.*, 2. Segmentgrenze des Palpus; *Thor.ext.*, Thoracalextrimitäten.

zeigt jedoch ganz einwandfrei, daß ein sehr beträchtlicher Teil des anfänglichen Höckers später von der Anlage der betreffenden Mundextremitäten abgespaltet wird. Das Territorium, das nicht zur Extremität gehört, wird schon ganz früh auf den Höckern durch den Bildungs-

Extremität gebildet, die insofern eine auffällige Abweichung von der Norm zeigte, als der Tarsus anstatt aus 3 Gliedern nur aus einem Glied bestand.

Wenn wir uns auf unserm Ausgangsstadium nach den Anlagen der dreitypischen Mundextremitäten — der Mandibeln, I. Maxillen und II. Maxillen umsehen, so sind wir sofort geneigt, die 3 Höckerpaare hinter dem Stomodäum, oder genauer ausgedrückt, den prämandibularen Rudimenten, als solche anzusprechen. Das genaue Studium der Entwicklung dieser Gebilde auf gut orientierten Querschnitten

prozeß der neuralen und der Sternitanlage gekennzeichnet. Somit ergibt sich die Tatsache, daß die als Sternite zu bezeichnenden Abschnitte des Keimstreifens zum Teil auf den höckerförmigen Uranlagen gelegen sind.

Diese Erscheinung findet sich also bei sämtlichen 3 Extremitätenpaaren. Am ausgesprochensten ist sie indessen bei den Mandibeln, und zwar wohl deshalb, weil hier die beiden Höcker am dichtesten beieinander liegen. Relativ bald emanzipieren sich die beiden Maxillenpaare von den Sterniteilen der Höcker durch ein erhöhtes distales Wachstum, wobei sich letztere mehr und mehr abplatteln. Am längsten lassen sich die erwähnten Verhältnisse bei den Mandibeln beobachten (s. Fig. 4b); aber hier komplizieren sie sich noch dadurch, daß sich später — wie wir noch genauer hören werden — über den Sterniten die Paraglossenanlagen erheben.

Prüfen wir die Lagebeziehungen der 3 Paar Höcker zur Mediane des Keimstreifens unsres Ausgangsstadiums, so finden wir die Mandibelanlage etwas nach hinten geneigt, die der I. Maxille ebenfalls, jedoch viel weniger, und endlich die Labiumanlage senkrecht zur Achse. Schon auf dem Abplattungsstadium ändern sich die Verhältnisse derart, daß die I. Maxillen- und Labiumanlagen sich, ähulich wie dies bei den vorderen Thoracalbeinen der Fall ist, nach vorn richten (s. Fig. 3).

### Die Mandibeln.

Die anfänglichen Höcker, aus welchen sie hervorgehen, zeichnen sich durch ihren größeren Umfang vor den andern Hervorwölbungen aus. Anfangs mehr abgerundet, spitzen sie sich auf dem Stadium der Abplattung des Keimstreifens etwas zu. Gleichzeitig beginnt nun auch der Prozeß der äußeren Abgrenzung der Mandibelanlage, indem sich am medialen Teil des Höckers eine Erhebung — die Paraglossenanlage — bildet (Fig. 4a *Par*). Schon auf diesem Stadium läßt sich gelegentlich auf guten Präparaten eine Furche konstatieren, welche von der Lateralseite des Mandibelanteiles nach dessen oberen medialen Grenze hinzieht. (Sie ist auf Fig. 4a noch nicht zu sehen.)

Im weiteren Verlauf wächst die Mandibel immer mehr über die Paraglossenanlage hinaus. Dabei erhält sie eine charakteristisch nach außen gekrümmte Gestalt, indem sich ihre der Mediane zugekehrte Seite abrundet, ihre Außenseite sich jedoch einbuchtet. Hierdurch entsteht später gegen die Basis hin eine Art Sockel (s. Fig. 4b), an dessen oberem Ende die schon erwähnte Schnürfurche (*u.Sch.*) verläuft. Auch an dem mehr seitlich gerichteten Terminalteil der Mandibelanlage sieht man gelegentlich auf diesem Stadium schon eine Furche ziehen (auf Fig. 4b noch nicht zu sehen).

Diese Verhältnisse werden auf den älteren Stadien noch deutlicher, derart, daß auf ihnen eine distinkte Dreiteilung der Anlage zu erkennen ist, die durch 2 Einschnürungen zustande kommt (s. Fig. 4c o.Sch)<sup>6</sup>. Die unterste Furche, welche den Sockel abschließt, ist stets die best ausgebildetste; die oberste ist am wenigsten scharf. Das mittlere Territorium wölbt sich etwas gegen die beiden andern vor. Die äußere Segmentierung kommt nur selten etwas auf der Medianseite der Mandibelanlage zum Ausdruck. Wir werden übrigens hierfür später eine

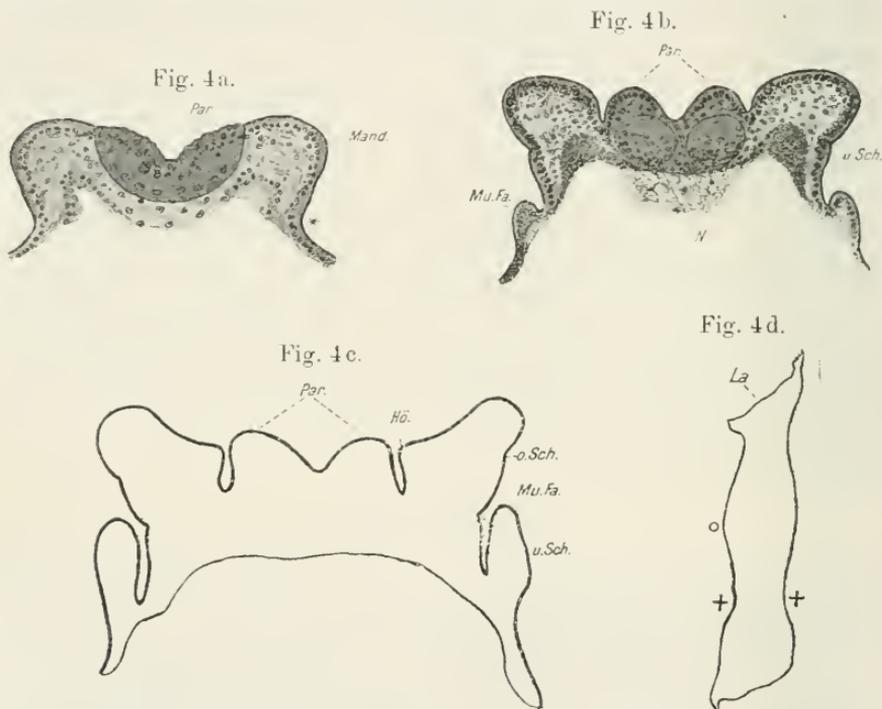


Fig. 4. Entwicklungsstadien der Mandibel. a—c, Querschnitt senkrecht zum Keimstreifen durch die Mandibeln. a, Schnitt durch ein Stadium, auf dem der Keimstreifen sich eben abgeplattet hat; b u. c, Schnitt durch ein jüngeres und ein älteres Einfaltungsstadium; d, Mandibel eines ausgebildeten Tieres; Hö, Höcker der Mandibel, der später fast völlig wieder resorbiert wird; La, Ladenteil der Mandibel; Mand, Mandibel; o.Sch, obere Schnürfurche; Par, Paraglossenanlage; u. Sch, untere Schnürfurche; \*, untere Grenze der Mandibel; ++, die der unteren Schnürfurche entsprechenden Stellen der ausgebildeten Mandibel; O, Erhöhung, welche dem Höcker (Hö) der embryonalen Mandibel entspricht.

volle Parallele in der Segmentierung des Palpus der 1. u. 2. Maxille finden.

<sup>6</sup> Ich beabsichtige in dieser vorläufigen Mitteilung nur Tatsachen zu geben, und so will ich an dieser Stelle auch nicht die sehr wichtige Frage anschnneiden, ob wir es hier mit einer echten, d. h. ursprünglichen Segmentierung zu tun haben oder nicht, und welche Konsequenzen sich hieraus ergeben würden. Ich spare mir diese theoretischen Erörterungen bis zu meiner ausführlichen Arbeit auf.

Sehr intrikat ist die Frage, ob sich die Segmentierung auch ins Innere des Organs erstreckt. Aus sehr umfangreichen und eingehenden Untersuchungen auf Schnitten und Totalobjekten glaube ich schließen zu dürfen, daß dies tatsächlich der Fall ist. Natürlich handelt es sich dabei nicht um vollständige Scheidewände, da sich ja im Innern der Mandibel ein Hohlraum befindet und es auch später zur Ausbildung von Gewebeelementen kommt, die sich durch das ganze Organ hinziehen. Hingegen läßt sich auf jüngeren Stadien, auf denen die Differenzierung im Innern noch nicht weit vorgeschritten ist, bei glücklicher Schnittführung die innere Segmentierung oft hinreichend deutlich erkennen. Ich gebe indessen zu, daß letztere für den Beobachter, der sich nicht selbst längere Zeit mit diesem schwierigen Objekt beschäftigt hat, nicht sehr leicht zu erkennen ist, was übrigens embryonal genau so für andre Anhänge gilt, von denen eine Segmentierung von vornherein angenommen werden muß<sup>7</sup>.

Die äußere Segmentierung bleibt von nun an durch alle Entwicklungsstadien der Mandibeln erhalten, ja sie läßt sich sogar z. T. auch noch am ausgebildeten Organ nachweisen. Ließe sich die Gliederung der primären Mandibel auf eine bestimmte Einteilung des ausgebildeten Organs zurückführen, so könnte man die Sache ja so deuten, daß die Mandibel embryonal relativ sehr früh in ihren einzelnen Teilen zur Anlage komme. Ein Vergleich von Fig. 4c mit Fig. 4d scheint dies zu bestätigen: Man glaubt schon den vollständigen Mandibelkopf mit seinem Laden- und Klauenteil, wenn auch erst in grober Form, auf Fig. 4c angelegt zu sehen. Die Weiterentwicklung dürfte — so folgert man — wohl die sein, daß der proximale Teil sich in die Länge streckt und zum eigentlichen Mandibelkörper wird, während der Kopf sich noch feiner differenziert.

Eine solche Annahme würde nun aber durchaus nicht mit den Tatsachen übereinstimmen. Das Stück, das den künftigen Kopf der Mandibel vortäuscht und das, wie wir gesehen haben, aus zwei Abschnitten besteht, enthält nämlich nicht weniger, als die ganze Anlage der beiden vorderen Drittel der Mandibel. Der eigentliche Klauenteil der Mandibel, d. h. ihr Kopf, entsteht erst ganz am Ende der Entwicklung — kurz vor dem Ausschlüpfen — dann, wenn schon längst die Stemmata zur Ausbildung gekommen sind.

<sup>7</sup> Ich habe auf meinen Figuren nichts von dieser inneren Segmentierung angedeutet, einmal aus technischen Gründen, sodann aber auch, weil ich die Frage hier doch noch nicht ganz entschieden haben will. Der Charakter der Segmentierung würde meines Erachtens den Anlagen auch nicht durch den Mangel einer inneren Andeutung derselben genommen werden. Natürlich zeigt sich die äußere Segmentierung noch besser als auf Schnitten auf Totalobjekten.

Eine Bildung habe ich bisher an der Mandibelanlage noch nicht erwähnt — den der Mediane zugekehrten Höcker des mittleren Abschnittes (*Hö*). Er konnte bei dem obigen Vergleich als innere Spitze des Klauenteiles der Mandibel angesehen werden. Was wird aus ihm? — Er wird im Lauf der Entwicklung wieder zurückgebildet. Seine ehemalige Stelle ist jedoch zu einer Zeit noch nachweisbar, und zwar als höchster Punkt der Wölbung der inneren Mandibelfläche, in der das Organ schon völlig ausgebildet ist. Ich habe in meiner vorhergehenden Arbeit die Mandibel mit einem menschlichen Bein verglichen. — Ein Blick auf Fig. 4 d, welche die Mandibel eines nahe vor dem Ausschlüpfen stehenden jungen Tieres darstellt, zeigt die Berechtigung dieses Vergleiches. Nun, der fragliche Punkt findet sich dort, wo die höchste Prominenz der »Wade« gelegen ist (s. Fig. 4 d○).

Wie bildet sich nun der Ladenteil (der Kopf) der Mandibel?<sup>8</sup> — Nach Rückbildung des Höckers *Hö*, Fig. 4 c, stellt der Terminalabschnitt erst ein cylindrisches, vorn zugespitztes Stück dar, welches etwas nach außen gebogen ist. Allmählich sehen wir nun, wie es sich mehr und mehr abrundet und eine kugelförmige Gestalt erhält, die sich bald durch einen Halsteil von dem bauchig sich erweiternden, mittleren Abschnitt absetzt, wobei die primäre Gliederung zwischen den beiden oberen Partien verwischt wird. Erst aus dem kugelförmigen Kopfstück bildet sich dann später der kauende Ladenteil (Fig. 4 d *La*) durch seitliche Streckung heraus. Auf Einzelheiten will ich hier nicht eingehen. Nur sei so viel gesagt, daß die Theorie gewisser Forscher, nach welcher der Ladenteil der Mandibel aus einer Galea und Lacinea hervorgegangen sei, durch die Entwicklungsgeschichte von *Tomocerus* keine Bestätigung erfährt, obgleich sich am ausgebildeten Organ an ersterem zwei verschieden gestaltete und auch — wie ich nachgewiesen habe<sup>9</sup> — verschieden funktionierende Abschnitte vorfinden.

Was die untere Furche der embryonalen Mandibel anbelangt, so liegt später an ihrer Gegend eine flache Einsenkung (s. Fig. 4 d †, †) deren tiefste Stelle vielleicht erstere entsprechen dürfte.

Rekapitulieren wir die wichtigsten Befunde, so bilden sich die Mandibeln aus dem lateralen Teil zweier höckerförmiger Anlagen. Schon früh embryonal zeigt sich an diesen eine Segmentierung, oder, vorsichtiger ausgedrückt, eine Gliederung in Abschnitten, die sich während fast der ganzen Entwicklungsdauer erhält, später sich aber wieder verwischt und beim erwachsenen Organ nur noch angedeutet erscheint.

<sup>8</sup> Aus Raumangel kann ich hier leider keine der höchst instruktiven Übergangsfiguren geben.

<sup>9</sup> Siehe meine beiden Arbeiten, l. c. S. 196.

Eine auf mittleren Stadien besonders umfangreiche Hervorragung wird später bis auf eine Andeutung wieder zurückgebildet.

### Die erste Maxille.

Ganz ähnlich wie die später zu beschreibende Labiumanlage stellt die 1. Maxille auf unserm Ausgangsstadium einen länglich-ovalen Höcker dar, der nur vielleicht etwas kleiner als erstere ist. In bezug auf die Entfernung von der Mediane nimmt sie eine mittlere Stellung ein zwischen der näher an ihr gelegenen Mandibel und der entfernter davon gelegenen 2. Maxille (s. auch Fig. 3). Die erste Veränderung, welche sich an unsrer Anlage nachweisen läßt, zeigt sich auf dem Abplattungsstadium in Gestalt einer seitlichen Zuspitzung am Lateralteil — der ersten Andeutung des Palpus. Zur Zeit der Einsenkung des Keimstreifens entwickelt sich diese Differenzierung zu einem relativ sehr bedeutenden Konus, in welchen die gesamte Außenseite der Anlage auszulaufen scheint (s. Fig. 5a *Palp*). An der Spitze desselben tritt jedoch bald eine feine Furche auf, welche allmählich zu einem geschlossenen Kreis auswächst und die Grenze zwischen der Palpus- und der Stammanlage kennzeichnet. Auch färberisch läßt sich meist schon in diesem Stadium, bei Anwendung der Heidenhainschen Methode, zwischen beiden ein Unterschied erkennen, indem erstere sich heller und auch gelblicher als letztere tingiert<sup>10</sup>. Die fernere Differenzierung des Palpus besteht zunächst in einer schärferen Absetzung gegen die Stammanlage und in einem Auswachsen zu einem nach unten gerichteten Zapfen. Mehr und mehr emanzipiert sich der Palpus von der letzteren, bis er schließlich nur noch mit einer ganz schmalen Basis dem Hauptteil aufsitzt. Auf alten Stadien ist die Insertionsstelle am Ende eines kleinen Stielchens gelegen. Erst ganz zuletzt erhält der Palpus wieder eine gleichmäßige Dicke.

Im Stadium der Zapfenform beginnt sich der Palpus in 2 Segmente zu zerlegen. Die Gliederung erscheint zuerst dorsalwärts in Gestalt einer starken Einkerbung, wodurch der Palpus typische Bohnengestalt erhält. Lange Zeit verharret er auf diesem Stadium (wir werden ganz ähnliche Vorgänge auch bei der 2. Maxille beobachten). Durch die Segmentierung wird ein größeres proximales Stück von einem kleineren distalen getrennt (Fig. 5b *LS* u. *II.S*). Erst auf späteren Stadien geht die Furche auch auf die Ventralseite über, so daß der Palpus dann in zwei echte Segmente zerfällt, die auch, wie ich in meiner früheren Arbeit bereits gezeigt habe, noch am ausgewachsenen Organ — wenn auch nicht leicht — nachzuweisen sind.

<sup>10</sup> Diese färberische Differenz wird uns später als Fingerzeig für den Vergleich der Segmente des Palpus maxillaris und des Palpus labialis dienen.

Während sich diese Vorgänge an der Palpusanlage abspielen, vollziehen sich auch am Maxillenstamm wichtige Veränderungen: Die medianwärts von ersterer gelegene Kuppe der Stammanlage wird zum Maxillenkopf, an den sich nach hinten der Maxillenkörper anschließt. Gleichzeitig verändert sich der Neigungswinkel des Maxillenkörpers gegen die Sternittfläche<sup>11</sup>. Anfangs einen stumpfen Winkel mit

Fig. 5 a.

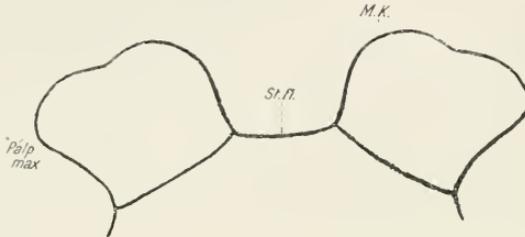


Fig. 5 b.

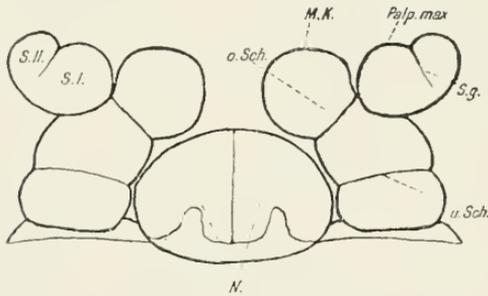


Fig. 5 c.

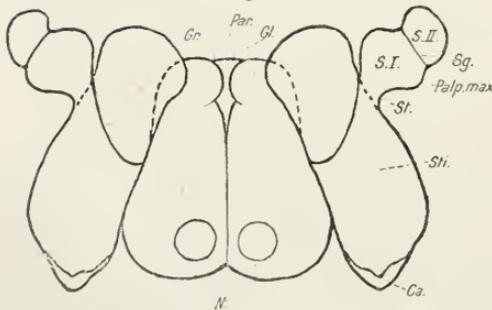


Fig. 5 d.

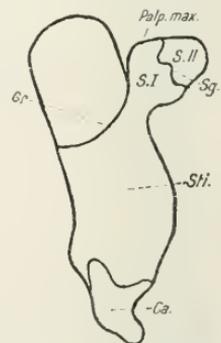


Fig. 5. Entwicklungsstadien der 1. Maxille. a, Abplattungsstadium. b, Frühes Einsenkungsstadium. c, Spätes Einsenkungsstadium. d, Augenfleckstadien. (Sämtliche Zeichnungen nach Kanadabalsampräparaten.) *Ca.* Cardo; *Gl.* Glossa; *Gr.* Grenzfläche am oberen Teil des Maxillenstammes; *M.K.* Maxillenkopf; *N.* Nervensystem; *o.Sch.* obere Schnürfurche; *Palp. max.* Palpus maxillaris; *Par.* Paraglosse; *S.I.* 1. Palpussegment; *S.II.* 2. Palpussegment; *Sg.* Segmentgrenze des Palpus; *St.* Stielchen des Palpus; *St.fl.* Sternittfläche; *Sti.* Stipes; *u.Sch.* untere Schnürfurche.

<sup>11</sup> Der Winkel, den die Stammanlage mit der Sternittfläche ihres Segments bildet, darf natürlich nicht verwechselt werden mit jenem schon erwähnten Winkel, den die größte Querachse des Organs (samt Palpus) mit der Mediane des Keimstreifens bildet. (Spitzer Winkel nach vorn, wie schon aus Fig. 3 hervorging.)

ihr bildend (Fig. 5 a), richtet sich die Stammanlage schnell auf und wendet sich nun im spitzen Winkel nach innen (Fig. 5 b). Diesem Bestreben, nach der Mediane hin zu wachsen, folgt der obere Teil der Maxille noch in höherem Maße als der untere, und so sehen wir, wie gleichzeitig mit der Abkugelung des Terminalteiles zur Bildung des Maxillenkopfes, diese Partie nach innen abknickt, so daß die Maxillenköpfe einander zuzustreben scheinen. Hierdurch bekommt die Maxille in Verbindung mit dem Palpus das Aussehen eines rudimentären Spaltfußes.

Ich halte die Erscheinung des Abknickens und Aufeinanderzuwachsens der Terminalpartien der 1. Maxillen aus 2 Gründen für sehr bemerkenswert: Einmal weil sie auch bei der 2. Maxille auftritt (wo sie zur Vereinigung beider Hälften führt), und dann weil die Abknickung bei den 1. Maxillen später fast völlig wieder rückgebildet wird (s. Fig. 5 c).

Auch bei der 1. Maxille läßt sich etwas wie eine feine Gliederung der Stammanlage erkennen. Über deren Bedeutung möchte ich mir an dieser Stelle kein Urteil erlauben. Durch die scharfe Absetzung des primären kugeligen Maxillenkopfes wird auf einem mittleren Stadium ein oberes Drittel vom Stamm abgegliedert. An der oberen Grenze des unteren Drittels hingegen findet sich eine feine, jedoch hinlänglich deutliche Einkerbung. Der ganze Maxillenstamm wird durch die beiden Furchen in 3 Bezirke getrennt (s. Fig. 5 b). Diese primitive Regionbildung geht später wieder verloren. Sie hat also keinenfalls etwas zu tun mit der erst ganz am Schluß entstehenden Gliederung in *Cardo*, *Stipes* und *Ladenteil*.

Im weiteren Entwicklungsverlauf bildet sich der anfangs gut abgesetzte kugelige Kopf wieder vollständig zurück (s. Fig. 5 c u. d). Das Terminalende geht dann schließlich ohne Absatzbildung und fast in gleichmäßiger Dicke in das hintere Ende über. Nur die distale Endfläche des Stammes weist noch etwas durch ihre sanfte Rundung auf die frühere Kopfbildung hin. (Allerdings ist der sonst runde Maxillenkopf gerade terminal etwas zugespitzt.) Auffällig ist, daß in diesem Stadium, wo äußerlich von einem Endabschnitt kaum mehr etwas zu sehen ist, innerlich ein solcher wohl abgegrenzt erscheint (s. Fig. 5 c u. d, *Gr.*)<sup>12</sup>.

Mittlerweile hat sich das Stielchen, auf welchem der terminale Palpusteil sitzt, sehr verlängert. Die beiden Segmente sind dicht

<sup>12</sup> Ich habe die Grenzlinie bisher nur an Totalobjekten verfolgt und kann deshalb nicht mit Sicherheit sagen, ob sie sich quer durch den ganzen Innenraum erstreckt; auch habe ich bis jetzt nicht festgestellt, ob sie in irgendwelcher Beziehung zu früheren Zuständen steht.

zusammengerückt und bilden nun einen zuckerhutartigen Körper. Die etwas geschlängelte Grenzlinie läßt sich noch gut erkennen (Fig. 5 d *Palp. mar.*). Aus diesem Zustand geht endlich der definitive hervor, indem das Stielchen mit den Segmenten sich in einen cylinderartigen Körper umwandeln.

Schon auf Stadium Fig. 5 c beginnt der Chitinisierungsprozeß einzusetzen. Deutlich lassen sich nun gewisse Zonen einer stärkeren Chitinbildung erkennen, und zwar am Maxillenende, an dem ja später jene merkwürdigen haken-, feder- und kammartigen Bildungen auftreten, sodann am entgegengesetzten Pol, wo die stark chitinierte Cardoanlage entsteht (s. Fig. 5 c, *Ca*) und schon eine gewisse Ähnlichkeit mit der endgültigen Form zeigt. Endlich findet sich noch eine stärkere Chitinisierungszone am Ende des Palpus, der ja im ausgebildeten Zustand allerlei chitinierte Borsten führt.

Auch im Innern der 1. Maxille sieht man mittlerweile allerlei Veränderungen vor sich gehen. Im Terminalteil treten lange strangförmige, nach unten verlaufende Bildungen auf, welche beiderseits von hellen Hohlräumen flankiert werden. Es sind dies die eigenartigen Fadenzellen, welche die Ausscheidung des Chitins besorgen. Am unteren Ende des Stammes endlich finden sich dunkle Partien, welche die Anlage der Muskulatur darstellen.

Erst ganz spät, auf einem Stadium, auf dem der Embryo schon Augenflecke hat, wird der Maxillenkopf wieder abgesetzt, jedoch etwas weiter oben als auf dem 1. Maxillenkopfstadium. In dieser Zeit erfolgt auch die Differenzierung desselben in zwei einheitliche Abschnitte: in einen galeaartigen Lateraleil, der einen inneren rundlichen Teil — vielleicht die *Lacinea* — überragt. Wie aus meiner früheren Arbeit zu ersehen ist, besitzen die Maxillen von *Tomocerus* keine ausgesprochenen äußeren und inneren Laden. Statt deren finden sich am Maxillenkopf eine Menge zum Teil sehr komplizierter Teile, die zu verschiedenen Deutungen Anlaß gaben. Wie aus den beiden primären Stücken die verschiedenen Einzelbildungen hervorgehen, habe ich noch nicht weiter untersucht, doch scheint sich mir aus der galeaartigen Bildung das derbere laterale Hakenstück (mit *D* bezeichnet auf Fig. 14, Taf. XXXVII meiner früheren Arbeit) ableiten zu lassen, während das abgerundete Innenstück der Summe aller andern Teile (*A*, *B*, *C*, *E*) entsprechen könnte.

### Die zweite Maxille.

Ihre Anlage unterscheidet sich auf unserm Ausgangsstadium nur wenig von derjenigen der 1. Maxille. Der Höcker, den sie darstellt, ist jedoch etwas gestreckter als bei letzterer und schließt sich hiermit

mehr dem Habitus der 1. Thoracalbeinanlage an. Daß eine weitere Übereinstimmung in der ähnlichen Neigung der Anlage zur Mediane besteht, habe ich an anderer Stelle schon betont<sup>13</sup>. Als bedeutsamen Hinweis auf einen früheren Zustand muß die Tatsache betrachtet werden, daß von den drei typischen Mundextremitäten die beiden Labiumanlagen anfangs am weitesten voneinander getrennt sind, obgleich sie später miteinander verwachsen.

Wenn anfangs auch sehr ähnlich der 1. Maxillenanlage, zeigt die Labiumanlage an und für sich doch ziemlich früh gewisse Differenzen, die sie von ersterer unterscheiden lassen:

Wir haben gesehen, daß der Palpus der 1. Maxille sich anfangs als eine konusförmige Ausstülpung der Lateralseite der Stammanlage darstellt, welche sich erst später auf den oberen Teil der letzteren beschränkt. Bei der Labiumanlage ist die Palpusanlage ebenfalls konisch, jedoch von Anfang an am oberen Ende des Stammes und schief nach oben sehend (s. Fig. 6a, *Palp.lab*). Auch entwickelt sich bei der Labiumanlage erst sehr allmählich das terminale, abgerundete Kopfstück, das überdies immer unvollständig bleibt, während letzteres bei der 1. Maxille sofort nach dem Auftreten der basalen Ringfurche des Palpus zur Entfaltung kommt und sich zum vollständigen Kopf ausbildet. In Übereinstimmung mit den ersten Maxillenanlagen steht das anfängliche Sichabkehren der Labiumanlagen von der Mediane des Keimstreifens (s. Fig. 6a) und ebenso ihr späteres Aufeinanderzuwachsen (Fig. 6b).

Was übrigens die Bewegungsrichtung der Differenzierung anbelangt, so schreitet sie — wie man beim Vergleich der beiden Maxillen beobachten kann — von vorn nach hinten fort, doch bleibt hierbei die 2. Maxille nur wenig hinter der ersten zurück.

Mit der Emanzipierung der Palpusanlage vom Stamm der 2. Maxille, wird sie wesentlich schlanker und länger. Gleichzeitig senkt sie sich gegen den Keimstreifen hinab. Ein kleiner Schritt weiter und es macht sich an ihrer oberen Fläche eine leichte Wellung bemerkbar — die erste Andeutung einer Segmentierung.

Während der Palpus maxillaris nur 2 Glieder aufweist, besitzt der Palpus labialis deren drei. Diese Dreigliederung kommt auf folgende Weise zustande: Die Palpusanlage zerfällt zuerst durch eine dorsale Einbuchtung an der vorderen Grenze des proximalen Drittels

<sup>13</sup> Die späteren Veränderungen, welche größere Differenzen zwischen den zweiten Maxillen und den ersten Thoracalbeinen hervorrufen, bestehen anfangs viel weniger in der Entwicklung verschiedenartiger Merkmale, als im Auftreten von Größendifferenzen, indem die Labiumanlagen, wie überhaupt auch die übrigen Mundextremitäten, sehr bald im Wachstum gegenüber den Thoracalbeinen zurückbleiben.

in zwei Abschnitte. Erst später wird das distale Palpusstück durch eine mittlere Einschnürung ebenfalls noch in 2 Teile geteilt. Übrigens sind die 3 Segmente nur dorsalwärts gut voneinander abgesetzt. Auf die Ventralseite erstreckt sich höchstens schwach die Segmentgrenze des Terminalgliedes. Trotzdem — dies sei ausdrücklich betont — lassen sich die 3 Segmente des Palpus, im Stadium ihrer höchsten Entwicklung, deutlich voneinander unterscheiden, ebenso wie sich der Palpus auch von der Stammanlage scharf abgrenzen läßt. Dies gilt selbst bei Berücksichtigung der Tatsache, daß das 1. Palpusglied an seiner unteren Seite ziemlich weitgehend mit der Stammanlage verwachsen ist.

Von Interesse erscheint es, daß auch im ausgebildeten Zustand die tiefste Einschnürung zwischen dem 1. und 2. Palpussegment zu liegen kommt. Diese Erscheinung weist in Verbindung mit der Tatsache, daß das 1. Palpusglied am wenigsten frei ist, darauf hin, daß letzteres näher als die beiden andern vor der Rückbildung steht. Vergleicht man nun — und das ist der Zweck der Betrachtung — mit dem embryonal weitest ausgebildeten Palpus labialis den embryonal entsprechenden Palpus maxillaris, so erscheint es auffällig, daß bei diesem das erste Glied sehr scharf von der Stammanlage abgesetzt ist, während die Grenze zwischen 1. und 2. Glied keineswegs so gut ausgebildet erscheint. Diese Tatsache, sowie gewisse färberische Ähnlichkeiten, legen die Vermutung nahe, daß die beiden Glieder des Palpus maxillaris dem 2. und 3. Glied des Palpus labialis entsprechen, so daß ein dem proximalen Glied 1 des Labialtasters entsprechendes Segment des Maxillartasters zurückgebildet sein dürfte. Vielleicht darf auf Grund obiger Tatsachen die Vermutung ausgesprochen werden, daß die Reduktion der Segmente jener Extremitätenäste, aus welchen die Taster hervorgingen, bei *Tomocerus* von dem proximalen Ende aus erfolgten.

Bei der Entwicklung der 2. Maxillen lassen sich ungezwungen 3 Perioden unterscheiden: Die erste ist eine Periode des Wachstums und der Differenzierung. Darauf folgt eine solche der teilweisen Rückbildung, wobei allerdings gleichzeitig ein fortschreitender Prozeß nebenherläuft, und endlich eine Periode erneuten Wachstums und endgültiger Ausgestaltung.

Was zunächst die 1. Etappe anbelangt, so gipfelt sie in einem Stadium, wie es in Fig. 6 b abgebildet wurde. Der Palpus hat sich in drei gut sichtbare, wenn auch nur dorsal völlig ausgebildete Segmente zerlegt. Am Stamm hat sich das Terminalende halbkugelig abgerundet — was aber das Interessanteste ist, der Stamm hat sich durch eine relativ tiefe quere Einschnürung in ein oberes und ein unteres Stück geteilt. Da beide Abschnitte verschiedene Schicksale erleiden und die Einschnürung eine tiefe ist, so glaube ich hier von einer Segmentation

sprechen zu dürfen, obgleich ich auch in diesem letzten Fall die Frage vorderhand noch offen lassen möchte, ob dieser Tatsache phylogenetische Bedeutung zukommt.

Die erste Andeutung der Segmentierung des Stammes traf ich auf einem Stadium, auf dem der Palpus bereits angelegt, jedoch noch nicht differenziert war. Leider bleiben die Verhältnisse nicht lange so deutlich wie auf Fig. 5b. Es tritt nämlich eine Komplikation an den Labiumteilen ein, indem die Mundfalten deren untere Partien immer mehr überwuchern. Die Mundfalten, deren Genese ich hier nicht im Detail verfolgen will, sind zwei seitliche Ausstülpungen des Keimstreifens. Sie erstrecken sich im ausgebildeten Zustand in je einem halbkreisförmigen Bogen von den Labien bis zu den Angelpunkten des Labrums. Ihr hinterer Ausgangspunkt liegt nun aber nicht, wie Folsom, der einzige

Fig. 6a.

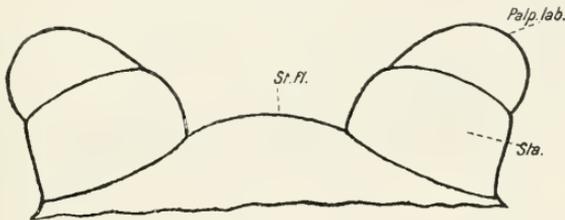
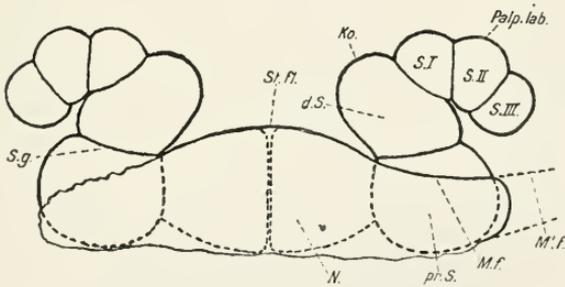


Fig. 6b.



Forscher, der sich mit der Entwicklung der Mundwerkzeuge der Colembolen näher beschäftigt hat, für *Anurida* angibt, hinter den Labien, sondern (wenigstens bei *Tomocerus*) vor ihnen. Medianwärts von den Labien und nach hinten gehen hier die Mundfalten unmerklich in das Epithel des Keimstreifens über<sup>14</sup>.

Sehr schnell überwachsen die Mundfalten das ganze untere Stammsegment des Labiums. Auf Fig. 6b ist ein oberer Teil desselben noch

<sup>14</sup> Dies wird noch verständlicher, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß schon auf Stadium 6a und früher noch (vgl. auch hiermit Fig. 1a) ein Ansatz zur Kopfbildung besteht, indem sich der Keimstreifen zu einem schärferen Spalt hinter den Labien einfaltet.

frei; das Territorium der Mundfalte läßt sich schon an der Kontur des Abschnittes als buckelförmige Hervorwölbung erkennen<sup>15</sup>. Sehr bald

Fig. 6 c.

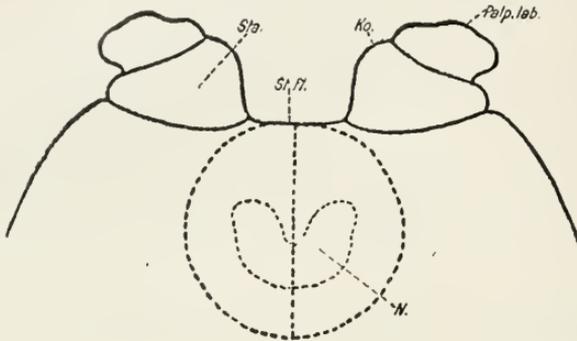


Fig. 6 d.

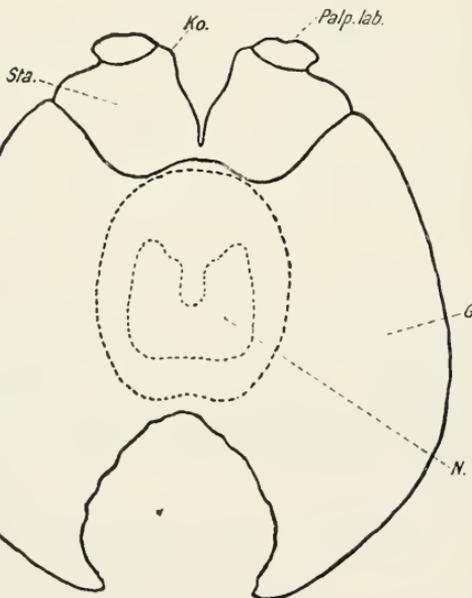


Fig. 6. Entwicklungsstadien der Labien. a, Abplattungsstadium. b, jüngeres Einsenkungsstadium. c, junges Augenfleckenstadium. d, altes Augenfleckenstadium (sämtliche Zeichnungen nach Kanadabalsampräparaten). *d.S.*, distales Stammsegment; *G.*, Kehle; *Ko.*, Kopfteil des Stammes; *M.f.*, Mundfalte; *Mf.*, Mundfalte, nach vorn geschlagen. (Links ist die Mundfalte abgerissen, wodurch das proximale Stammsegment etwas weiter bloßgelegt wird. *N.*, Nervensystem; *Palp.lab.*, Palpus labialis; *pr.S.*, proximales Stammsegment (z. T. von der Mundfalte überwachsen); *S.I.*, *S.II.*, *S.III.*, Palpussegmente; *S.g.*, Segmentgrenze zwischen dem proximalen und distalen Stammsegment; *Sta.*, Stammabschnitt; *St.fl.*, Sternittfläche.

<sup>15</sup> Man kommt erst zur richtigen Erkenntnis der Verhältnisse, wenn man, wie ich es wiederholt getan habe, und wie es auch auf Fig. 6b angedeutet ist, die Labien, im Zusammenhang mit einem hinreichenden Stück der Mundfalten aus dem Kopfabschnitt des Keimstreifens herauspräpariert und letztere in die Ebene der

aber ist auch dieses Stück bedeckt. Höher als bis zur Segmentgrenze wächst die Mundfalte jedoch nicht hinauf. Da die Verwachsung der letzteren mit dem unteren Labiumsegment später eine vollständige wird, so hat es dann den Anschein, als ob das über die Mundfalte hinausragende Stück des Labiums das ganze Organ sei. Abgesehen jedoch davon, daß sich die einzelnen Entwicklungsetappen verfolgen lassen, läßt sich auch das überwachsene Stück, wie auf Fig. 6b angedeutet wurde, noch lange Zeit auf dem optischen Schnitt erkennen.

Was wird nun aus dem überwucherten Stück? — Es verschwindet. — Nach einiger Zeit ist es auf keine Weise mehr nachzuweisen. Es muß, nachdem es gänzlich von der Mundfalte überdeckt ist, sich schließlich mit den es umgebenden Gewebeelementen untrennbar vereinigen. Dagegen bleibt das freigebliebene Stück der 2. Maxille erhalten.

Da es sich viel dunkler färbt als die unterhalb seiner Basis gelegenen Partien (zu deren Bildung auch die Mundfalten beigetragen haben), so läßt sich seine hintere Grenze sehr gut verfolgen. Ich besitze viele Dutzende, durch mühevollen Präparationen gewonnene Präparate, wo diese, sowie die noch zu beschreibenden Verhältnisse klar zu sehen sind. In meiner ausführlichen Arbeit sollen hierfür auch photographische Belege erbracht werden.

Während sich diese Veränderungen am unteren Abschnitt des Labiumstammes abspielen, erfährt der obere Teil mannigfaltige Umwandlungen, und zwar handelt es sich zunächst um regressive Vorgänge, bei welchen einerseits eine Verwischung von Differenzierungen, andererseits eine Reduktion gewisser Teile erfolgt. Neben diesen Prozessen einher geht eine sehr langsame, aber stetige Annäherung beider Labien. Erst ganz kurz vor Beendigung der Embryonalperiode findet diese Bewegung mit der Vereinigung beider Teile ihren Abschluß.

Was zunächst die Regressivvorgänge anbelangt, so finden sie ihren Hauptausdruck in den Veränderungen des Palpus. Hierbei verlöschen die einzelnen Differenzen nach demselben Schema, jedoch in umgekehrter Reihenfolge wie sie aufgetreten sind. Gleichzeitig wird der Palpus immer mehr reduziert. Seine einzelnen Segmente verschmelzen wieder miteinander und bilden schließlich, wie vor ihrer Entstehung, eine einheitliche Masse. Zum Glück für die Identifizierung der einzelnen Teile und der Verfolgung der späteren Schicksale des Palpus, geht dieser Prozeß äußerst langsam vor sich, so daß man, bis beinahe ganz zuletzt,

---

ersteren schlägt — allerdings eine Präparation, bei der einem, bei dem winzigen Objekt, schwindelig werden kann. Alsdann erkennt man, daß die Rundung des Wulstes unter der Segmentgrenze auf die Wölbung der Mundfalte zurückzuführen ist. Auf Schnitten ist weit schlechter Gewißheit über diese Verhältnisse zu erhalten, weil die Mundfalte ja gerade an der 2. Maxille nach zwei Richtungen verläuft.

an den oberen Wölbungen des Stückes die Segmente des früheren Palpus, sowie den Terminalteil des Stammes erkennen kann.

Zuerst fließen Segment 3 und 4 wieder zusammen. Erst sehr viel später bildet sich die Segmentgrenze zwischen Segment 1 und 2 zurück. Die ganze Masse des Palpus wird hierbei wieder gegen die Stammanlage gezogen und zu einem kleinen Klumpen zusammengeballt. Das Interessante ist jedoch, daß in jener Zeit eine viel präzisere Absonderung der gesamten Palpusmasse vom Stamm erfolgt, als selbst im Zustand höchster Differenzierung zu bemerken war, eine Tatsache, die wohl ebenfalls auf die Zusammengehörigkeit der 3 Segmente hinweisen dürfte.

Der anfangs ebenfalls stark hervorgewölbte Terminalteil des Stammabschnittes der 2. Maxille ist mittlerweile stark reduziert worden, so daß er kaum noch eine Prominenz darstellt. Er ist nur noch durch die Abgrenzung der Palpusmasse von der Stammanlage zu erkennen (Fig. 6c, *Palp.lab*).

Der gesamte obere Stammabschnitt hat sich unterdessen in eine dreieckige Platte verwandelt (Fig. 6c *St*), die zwar etwas breiter, dafür aber weniger hoch als früher ist (Fig. 6c). Beide Partner sind noch immer weit voneinander entfernt. Je mehr sie sich nun aber beide nähern, desto mehr dehnen sich auch wieder die Platten in der Längsachse aus. Schließlich kommt es zur Vereinigung beider Labienhälften, und zwar zunächst am weitesten nach hinten. Von hier schreitet der Prozeß langsam nach vorn weiter (s. Fig. 6d). Gleichzeitig beginnt eine Periode erneuter Differenzierung, indem sich aus den reduzierten Palpen die terminalen Ladenteile des definitiven Labiums entwickeln, während aus den Stammabschnitten der hintere Teil der 2. Maxillen hervorgeht.

Wenn ersterer Vorgang anhebt, haben sich die Palpusmassen ziemlich stark reduziert. Sie runden sich noch etwas weiter ab, und sinken dabei etwas an der Stammanlage herab. Indem nun noch an dem ovalen Körperchen die Chitinisierung beginnt und die Sinnesborsten hervorsprossen, entsteht schließlich der definitive Klauenteil. Auch ein Rest des Terminalteiles des Stammes läßt sich an der fertigen Klaue noch nachweisen. Er findet sich auf dem innerhalb von der eigentlichen Klaue gelegenen, etwas abgesetzten Stück, das eine besonders große Borste trägt (s. die Fig. 7 u. 8 meiner früheren Arbeit). Was die hyaline Lamelle hinter der Klaue anbelangt, so ist sie eine sekundäre Bildung, die erst ganz zuletzt zur Anlage kommt.

Aus meinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Labien ergibt sich also, daß der am ausgebildeten Tier als Ladenteil angesprochene terminale Abschnitt aus der reduzierten Palpusanlage

hervorgeht und daß ein eigentlicher Ladenabschnitt — da der Endteil des Stammes nur als sehr rudimentäre Bildung zur Anlage kommt, die überdies später wieder bis auf einen geringen Rest zurückgebildet wird — überhaupt nicht mehr existiert. Was die Stammanlage anbetrifft, so geht an ihr ein proximales Stück verloren; wenigstens läßt es sich morphologisch später nicht mehr nachweisen. Ein distales Stück hingegen entwickelt sich weiter und läßt sich bis zur völligen Fertigstellung des Labiums als dunkler gefärbter, sehr gut abgegrenzter Teil verfolgen. Dieser Teil entspricht nun aber keineswegs dem »Schild« des ausgebildeten Kopfes, sondern einem viel größeren Stück, das nur als untere Grenze ungefähr die hintere Schildlinie hat, sich aber seitlich sehr viel weiter über dieselbe hinausstreckt und je den vorderen Teil der definitiven Mundfalten bilden hilft. Noch auf sehr alten Stadien, kurz vor dem Ausschlüpfen des jungen Tieres, habe ich keine Andeutung der Schildgrenze finden können, woraus wohl geschlossen werden darf, daß sie eine sekundäre Bildung ohne phylogenetische Bedeutung ist.

Nur ein relativ kleiner Teil der Unterseite des Kopfes dürfte zum Labium gehören. Bei ganz alten Embryonen, bei welchen schon die Umwandlung des Palpusrestes in die Klaue zu erkennen ist, umfaßt der nachweisbare Labiumanteil etwa das vordere Drittel des Längsdurchmessers der Kopfseite (von der Öffnung der Kopfkapsel an gerechnet). In bezug auf das Verhältnis der Flächenausdehnung der labialen Teile zur gesamten Unterfläche des Kopfes ist die Differenz noch sehr viel größer, und wenn man auch annehmen würde, daß auch der proximale Labiumabschnitt, wenn auch nicht mehr nachweisbar, in der Unterfläche des Kopfes stecke, so dürfte doch immer noch eine große hintere Partie übrig bleiben, die nicht zum Labium gehören würde.

Die Entwicklung des *Tomocerus*-Labiums zeigt auf das eklatanteste, auf welchen Irrwegen der Forscher wandeln kann, wenn er sich allein der vergleichend-anatomischen Betrachtungsweise hingibt.

### Der Zungenapparat.

Der Zungenapparat der Collembolen stellt eine der problematischsten Bildungen ihrer Mundwerkzeuge dar, und zwar deshalb, weil er aus der Vereinigung zweier Arten von Elementen entsteht, die embryonal räumlich wie zeitlich voneinander getrennt entstehen. Es sind dies die Paraglossen und die Glossa<sup>16</sup>. Besonders die

<sup>16</sup> Die erwähnten Termini (ihre Wahl stammt nicht von mir), die vielleicht nicht sehr zweckdienlich sind, weil sie falsche Vorstellungen erwecken, behalte ich an dieser Stelle einstweilen bei, weil ich sie auch in meiner anatomischen Arbeit angewandt habe. Später werde ich, beim Vergleich mit andern Formen, auf ihre Berechtigung näher einzugehen haben.

Paraglossen haben aus Gründen ihrer Paarigkeit schon seit langem das Interesse der Forscher in Anspruch genommen und haben bei mehreren die Vorstellung erweckt, als seien sie kieferartige Bildungen. So bezeichnet Lubbock sie als ein 2. Paar Maxillen. (Ein 3. Paar würden dann die Labien darstellen.) Nach v. Olfers sollen sogar die Paraglossen der *Orchesella fastuosa* gegeneinander bewegliche Laden darstellen. Hansen u. Folsom homologisieren sie mit den 1. Maxillen der Krebse, ersterer auf Grund rein anatomischer, zum Teil allerdings falscher Daten, letzterer auf Grund des Befundes eines primitiven Ganglions bei *Anurida*, das später mit dem subösophagealen Ganglion verschmelzen soll.

Wenn nun auch die Unterlagen für diese Behauptungen allzuwenig gesichert erscheinen, so dürfte doch ihre spätere wissenschaftliche Begründung wegen der bemerkenswerten Tatsache, daß die Paraglossen, obgleich sie später Teile eines unpaaren Organs werden, sich doch embryonal als paarige, streng voneinander getrennte Bildungen darstellen, die (was mir besonders wichtig erscheint) in einer sehr frühen Periode zur Anlage kommen — nicht ausgeschlossen sein.

Die frühesten Anlagen der Paraglossen, die auch von Folsom nicht beobachtet wurden, stellen — wie wir schon im Kapitel über die Mandibeln erfahren haben — gemeinschaftlich mit den Mandibelanlagen je einen umfangreichen Höcker dar (s. Fig. 4 a u. 3). Im Lauf der Entwicklung geht aus demselben durch verstärktes Wachstum des medialen Teiles und einen Abspaltungsprozeß die Paraglosse hervor. Diese Vorgänge (sie sind auch noch andeutungsweise auf Fig. 4 b zu erkennen) legen natürlich den Gedanken sehr nahe, der primäre Höcker möge die gesamte Mandibelanlage darstellen. Alsdann wäre die Paraglosse aus einem Bestandteil der letzteren abzuleiten. Diese Ansicht würde auch scheinbar eine Stütze durch die Tatsache erhalten, daß die Lateralseite der Mandibel, die — wie aus der Weiterentwicklung hervorgeht — auf Fig. 4 a bis \* reicht, dann ungefähr an Ausdehnung der Innenseite der Anlage entspräche, während bei der Voraussetzung, daß die Paraglossenanlage nichts mit der Mandibelanlage zu tun hat, die Außenseite der letzteren weit deren Innenseite an Ausdehnung übertreffen würde. Trotz allem dürfte letztere Annahme doch die richtige sein, da von allem Anfang an, d. h. schon auf einem Stadium, wo der Höcker, aus dem Mandibel und Paraglosse hervorgeht, noch keinerlei Hervorragung an der Medialseite zeigt, nach innen zu ein Stück an ihm abgesprengt ist, das wohl als Sternit zu deuten ist, über welchem sich später die Paraglossenanlage erhebt, während unter ihr sich das Nervensystem differenziert (s. Fig. 4 a).

Die Besonderheit des am inneren Teil des Höckers gelegenen

Stückes zeigt sich auch in einer Art welligen Beschaffenheit des Konturs, der wohl auf ein stärkeres Wachstum der Zellelemente zurückzuführen ist (s. Fig. 4 a, *Par.*). Dieselbe Ursache mag auch die stärkere Färbbarkeit des Paraglossenanteils veranlassen. Betrachtet man einen gut ausgebreiteten und gefärbten Keimstreifen jenes Stadiums, auf dem der plan gewordene Teil in der Mitte bereits ausgehöhlt ist (das beginnende Einsenkungsstadium), so erscheint die Paraglossenanlage als ein in der Fortsetzung des Mandibelhöckers gelegener, innerer Ansatz, der mit diesem eine Einheit zu bilden scheint, jedoch von ihm deutlich abgegrenzt ist. Nach vorn ist seine Ausdehnung geringer als die der Mandibelanlage (s. Fig. 3, *Par.*).

Sehr bald rückt die Paraglossenanlage merklich von der Mandibelanlage weg, kugelt sich ab und macht nun nicht mehr den Eindruck, als sei sie aus demselben Höcker hervorgegangen (s. Fig. 4 c, *Par.*). Dicht unter ihr findet sich das Nervensystem (*N.*). Nach einiger Zeit tritt unter dem Paraglossenhöcker ein Hohlraum auf. Von jetzt an nähert sich die Anlage mehr und mehr der Mediane.

Erst ziemlich spät, in einem Stadium, auf dem schon längst die 1. und 2. Maxille einen gegliederten Palpus aufweist, erfolgt die Anlage der Glossa. Sie stellt zuerst einen einfachen runden Höcker dar, der sich genau median über den Sterniten der 1. Maxille erhebt, wobei anfangs ein relativ beträchtlicher Rest der letzteren zurückbleibt. Da die Teile des Zungenapparates sich von allem Anfang an auf einer gemeinschaftlichen Fläche erheben, so ist eigentlich schon gleich ein Zusammenhang gegeben. Indem sie immer mächtiger werden und gleichzeitig in die Tiefe wachsen, gelangen sie später sozusagen von selbst zur innigen Vereinigung (s. Fig. 5 c u. 7).

Die ausgebildeten Paraglossen machen, infolge ihrer völlig paarigen Natur, den Eindruck, als seien sie durch direktes Verschmelzen und späteres Auswachsen der anfangs getrennten Anlagen zustande gekommen. Das ist jedoch nicht der Fall: Kaum das obere Drittel des Organs geht direkt aus letzterem hervor. Die hintere Partie entsteht nachträglich durch Auswachsen des Basalstückes, auf welchem sie aufsitzen. Alle die merkwürdigen Anhänge und Zacken der Paraglossen, sowie auch die extremitätenartigen Bildungen an ihrem vorderen Ende, sind sekundärer Natur und kommen erst ganz am Schluß der Entwicklung zur Ausbildung.

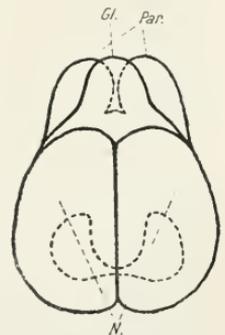


Fig. 7. Zungenapparat aus älterem Einsenkungsstadium. *Gl.*, Glossa; *N.*, Nervensystem; *Par.*, Paraglossen.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Hoffmann R.W.

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. 353-377](#)