

(Aus dem Zoologischen Institut der Albertus-Universität Königsberg i. Pr.)

STRUKTUR UND ERSTE DIFFERENZIERUNG IM EI DES
MEHLKÄFERS TENEBRIOS MOLITOR.

Von

ALICE EWEST.

Mit 49 Textabbildungen (73 Einzelbildern).

(Eingegangen am 31. August 1936.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	690
II. Material und Methode	690
III. Morphologische Untersuchungen	694
A. Beschreibung und Abgrenzung der Entwicklungsperioden	694
a) Blastodermbildung	695
1. Reifung und Befruchtung. S. 695. — 2. Furchung. S. 698. —	
3. Blastodermbildung. S. 701.	703
b) Schichtenbau	703
c) Sonderung der Organsysteme	704
d) Histologische Differenzierung	704
B. Eistrukturen und Bewegungsvorgänge der Primitiventwicklung	705
a) Räumliche Anordnung von Dotter und Plasma	705
b) Unterschiedliche Plasmastruktur	707
c) Unterschiedliche Kernverteilung in der Kernsphäre	709
d) Anordnung der primären Vitellophagensphäre in Beziehung zur Plasmaverteilung im Ei	712
e) Sekundäre Vitellophagenbildung und Dotterkontraktion	715
f) Primäre Mesentodermbildung durch Einwanderung und sekundäre durch Abfaltung	716
g) Kontraktion des Keimstreifs zum festliegenden Vorderende hin und Ausbreitung der Segmentierung und Organsonderung vom Differenzierungszentrum im Thorax aus	717
IV. Physiologische Untersuchungen	720
A. Gliederung der Versuchsergebnisse	720
B. Beschreibung der entwickelten Keime	725
a) Normale Embryonen	725
b) Defekte Embryonen der Klassen 3—8 bis 26—31	727
1. Köpfe, unvollständige Köpfe und Kopffragmente. S. 727. —	
2. Köpfe und Kopffragmente mit Anhang. S. 729. — 3. Kopf-Thoraxbildungen mit Anhang. S. 731.	732
c) Undifferenzierte Keime	732
d) Abdomedefekte der Versuchsklasse 35—40	739
C. Diskussion	742
V. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	749
Schriftenverzeichnis	751

Erklärung der Abkürzungen.

A Amnion, Ab_{1-11} Abdomensegmente 1—11, aDo aufgelöster Dotter, Af Amnionfalte, Ah Amnionhöhle, Ahg Anhang, At Antenne, Bl Blastoderm, Br Brennung,

D Defekt, *DK* degenerierender Kern, *Do* Dotter, *DoK* Dotterkontraktion, *DrO* Dor-salorgan, *EB* embryonales Blastoderm, *Edsch* Enddarmschlinge, *Ek* Eikern, *eK* ein-wandernder Furchungskern, *Ekt* Ektoderm, *ExB* extraembryonales Blastoderm, *Fk* Furchungskern, *G* Ganglion, *GGr* grobe Granula, *Hpl* Hofplasma, *hPlfd* helles Polfeld, *Kb* Keimhautblastem, *Kl* Kopflappen, *Kpf* Kopf, *M* Mandibel, *Mse* Me-sentoderm, *Mx₁* und *2* Maxille I und II, *O* Oberlippe, *PF* Plasmafurchung, *PMSz* primäre Mesentoderzellen, *PrmD* Primitivdelle, *PrmR* Primitivrinne, *PV* primäre Vitellophagen, *S* Serosa, *Seg* Segment, *SV* sekundäre Vitellophagen, *St* Stomoda-eum, *Sti* Stigma, *Th₁₋₃* Thorax 1—3, *Vsph* Vitellophagensphäre, *ZI* Zellinsel *ZW* Zellwucherung.

I. Einleitung.

Nach den Ergebnissen der Anstichversuche, durch die R. W. HEGNER (1908, 1911) Käferembryonen ohne Keimzellen erzielte, wurde allgemein das Ei der Käfer, insbesondere das von *Leptinotarsa*, dem determinativen Entwicklungstypus zugerechnet, seine Entwicklung für eine Mosaik-entwicklung gehalten. Doch wies SEIDEL schon 1929 darauf hin, daß HEGNERS Deutung nicht in voller Übereinstimmung mit den Abbildungen seiner Ergebnisse steht. Ein Keim, der ohne Abdomen aufwächst, kann den Normalen gegenüber deutlich vergrößert sein. „Zugleich ist es HEGNER viermal (1908) gelungen, trotz Ausschaltung von Eiteilen durch Anstich (dreimal am hinteren, einmal am vorderen Eipol) einen normalen Embryo zu erhalten, was dafür spricht, daß *Leptinotarsa* nicht so streng determinative Entwicklung besitzt wie die Dipteren. Möglicherweise mag bei schonenderer Anwendung der HEGNERSchen Methode dieser Schluß sich noch weiter erhärten lassen“ (SEIDEL 1929 b, S. 435).

Als versucht wurde, eine Entscheidung dieser Frage nach dem Entwicklungstypus an dem heimischen Mehlkäfer *Tenebrio molitor* her-beizuführen, stellte sich heraus, daß von diesem Objekt zugleich in ganz besonderer Weise Aufschlüsse über den Zusammenhang von Eistruktur und Reaktionsfolge der Entwicklung zu erwarten waren. Neben der physiologischen mußte dazu eine histologische Untersuchung möglich gemacht werden. Die folgende Arbeit soll eine erste Grundlage in dieser Richtung sein.

Die Anregung zur Untersuchung des Mehlkäfers ging von meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. SEIDEL aus. Zu seinem Schülerkreis gehören zu dürfen, erfüllt mich mit Stolz und Dankbarkeit. Herrn Prof. Dr. O. KOEHLER möchte ich für das während meiner Untersuchungen gezeigte Interesse danken.

Dem Königsberger Universitätsbund danke ich für die Gewährung eines Stipendiums, das mir den Abschluß der Arbeit ermöglichte.

II. Material und Methode.

Für embryologische Untersuchungen ist das Ei des Mehlkäfers besonders geeig-net, weil *Tenebrio molitor* ein „Haustier“ ist. Hält man die äußeren Lebensbedingungen annähernd konstant, so verpuppen sich die Larven zu allen Jahreszeiten, und man hat daher immer frisch geschlüpfte Imagines als legebereite Käfer zur Ver-fügung.

Die *Zucht* der Tiere habe ich im wesentlichen ähnlich wie SALING (1907) durchgeführt. Die *Larven*, die sog. „Mehlwürmer“, wurden in einer Blechkiste von 30×30 cm Grundfläche gehalten; als Nahrung diente eine 2—3 cm hohe Schicht Weizenkleie, zu der ich ein- bis zweimal in der Woche Apfelscheiben oder frisches Brot gab, um den Tieren genügend Feuchtigkeit zu bieten. Im allgemeinen stand die Zuchtkiste in einem Thermostaten, der auf $22-23^\circ\text{C}$ eingestellt war. — Ich habe die Erfahrung gemacht, daß für die Tiere ein Angleich an den normalen Temperaturzyklus des Tages von Vorteil ist. Deshalb ließ ich auf die Larven bisweilen die Temperaturschwankung im Arbeitsraum wirken und setzte die Imagines von Zeit zu Zeit, besonders in der Nacht, einer geringeren Temperatur, etwa der am offensichtlichen Fenster, aus.

Jeden Tag müssen die fast unbeweglichen *Puppen* von den freßlustigen Larven gesondert werden. Die Puppenruhe dauert bei einer Temperatur von 22°C 12 bis

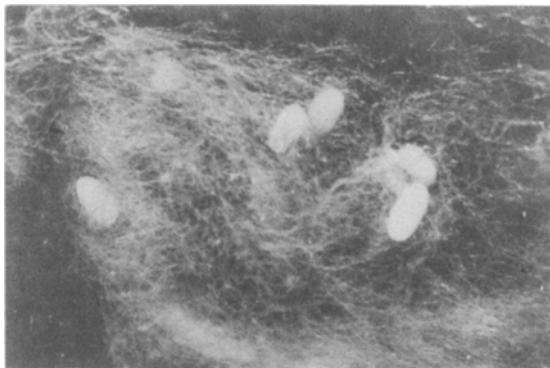


Abb. 1. Eier des Mehlkäfers nach der Ablage im Wattebausch. Vergr. 5mal.

15 Tage. Der geschlüpfte *Käfer* ist bis auf Thorax- und Mundextremitäten, Kopf- und Halsschild unpigmentiert, von elfenbeinfarbenem Aussehen. Im Verlaufe von 8 Tagen wird er dann tief dunkelbraun, fast schwarz, ausgefärbt. Nach dieser Zeit kopulieren die Tiere, und die *Eiablage* beginnt 1 Woche später. Zur *Eigewinnung* wurden die Imagines in offenen Blechkisten gehalten, die, wenn sie mit Leim und Sand ausgestrichen sind, ihnen eine genügend große Lauffläche geben. Ein oberer Rand von 2 cm Breite blieb von dieser Auskleidung frei, um ein Ausreißen der Käfer zu verhindern; zum *Fortfliegen* sind sie zu träge. Als Futter diente angefeuchtetes Brot. Die Käfer trinken sehr gern, wohl besonders deshalb, weil bei dieser künstlichen Haltung im Thermostaten trotz offenstehender Wasserschalen die Luftfeuchtigkeit nicht sehr groß ist. Wird ihnen das Wasser auf längere Zeit entzogen, so stellen sie auch die *Eiablage* ein. Eier, die in einem solchen Käfig abgelegt werden, würde man kaum auffinden können, und sie würden auch verschmutzen. Um dies zu verhindern, legte ich in die Blechkiste fein auseinandergezogene Watte, in die die Käfer die Eier ablegten und sie etwas mit den Wattefäden umspinnen (Abb. 1).

Um immer genügend Eier zur Verfügung zu haben, hielt ich die Tiere nicht paarweise, sondern in Massenzuchten, da die Weibchen die Eier nur nach und nach ablegen und sowieso zu einem Experiment nicht immer Eier nur eines Geleges ausreichen. So hatte ich in dem Wattebausch selten Eier eines einzigen Tieres, sondern meistens von mehreren Weibchen, also Eier aus einer *Population* von

Tieren. Die Watte in den Blechkisten wurde alle $\frac{1}{2}$ Stunde erneuert. Etwa von 4—6 Uhr und von 20—24 Uhr waren die Tiere besonders legefreudig.

Unter Wasser lassen sich die Eier mit Uhrmacherpinzetten leichter als sonst aus der Watte befreien. Die Aufzucht geschieht weiterhin nach der von SEIDEL angegebenen Methode unter Wasser. Weil die störenden Lichtreflexe an der Eioberfläche fortfallen, ermöglicht dieses Verfahren eine genaue Lebendbeobachtung. Allerdings wird bei Aufzucht unter Wasser die Entwicklungsgeschwindigkeit bei gleicher Temperatur verlangsamt. Die Embryonalentwicklung dauert bei einer Temperatur von 22° C in Wasser 14—15 Tage, in Luft dagegen nur 12 Tage. Für die im Verhältnis zur ganzen Entwicklungszeit kurze Dauer der Furchung ist die Haltung in Wasser oder Luft ohne wesentlichen Einfluß. Spätestens im Alter von 10 bis 17 Stunden wurden daher alle Eier, auch wenn sie erst später zum Experiment oder zur Normaluntersuchung verwendet werden sollten, in wassergefüllte Schalen getan. Sie befanden sich bis zum Versuch immer in einer Temperatur von 22—23° C.

Junge Eier von *Tenebrio molitor* aus der Watte zu präparieren, ist nicht leicht, weil das jetzt noch weiche und empfindliche Ei eine klebrige Sekrethülle hat, die sich in lange Fäden ausziehen läßt. Vorsichtig muß Wattefaden für Wattefaden gelöst werden. Sehr oft wird dabei das Ei Druck und Zug ausgesetzt, so daß im Innern sichtbare Materialverschiebungen stattfinden. Derartige Substanzumlagerungen sind für das Ei unbedingt schädlich; es bilden sich große Flüssigkeitsvakuolen, der Dotter klumpt sich zusammen und in wenigen Stunden ist das Ei zerfallen. Um die Gewähr zu haben, wirklich nur gesunde, einwandfreie Eier für die Experimente zu verwenden, war es notwendig, 2—3 Stunden nach der Präparation die Eier auf eine Schädigung hin zu kontrollieren. Das Ergebnis des Experiments ist also nur auf den stattgehabten Eingriff zurückzuführen und nicht auf Schädigungen während der Vorbehandlung.

Bei Beginn meiner entwicklungsphysiologischen Untersuchungen habe ich verschiedene Operationsmethoden angewandt. Das Schnürungsexperiment läßt sich wohl ausführen, doch ist dabei der Verlust so groß (selbst in älteren Stadien bei mehr als 100 Versuchen über 90% tote Keime), daß es nicht lohnt, auf diesem Experiment eine größere Versuchsreihe aufzubauen. Es wurde nur hin und wieder zur Kontrolle benutzt. Das klebrige Sekret, das die Eier umhüllt, ist dem Umlegen der Schnur sehr hinderlich. Auch ist die tonnenähnliche Eiform (Eilänge : Eibreite = 2:1) für die Schnürung nicht günstig. Durch das Anziehen der Schnur können bei diesem relativ großen Querschnitt die Eisubstanzen leicht verschoben werden, der Ausfall ist um so größer, je näher dem Pol die Schnur liegt. Die Schnürung wirkt oft ähnlich wie unvorsichtiges Abpräparieren der Wattefäden. Es werden nicht nur Eiteile voneinander getrennt, sondern gleichzeitig geschieht eine starke unkontrollierbare Substanzumlagerung im Ei.

Der Anstichversuch, wie ihn HEGNER (1911) und KRAUSE (1934) gemacht haben, ist ebenfalls nicht anwendbar, da sich die Anstichstelle im Chorion nicht schließt und der Eiinhalt langsam ausläuft. Ein Wundverschluß wird auch in anderen Medien als Wasser, wie physiologischer Kochsalz- und Ringer-Locke-Lösung, nicht schnell genug gebildet.

Dagegen kann man durch Polbrennung mit einem Thermokauter (vgl. SEIDEL 1929) tadellos abgesetzte Defekte erzielen und damit verschieden große und verschiedenen gelagerte überlebende Eiteile auf ihren Gehalt an Entwicklungsfaktoren prüfen. Wie Abb. 25 zeigt, kann dabei das gebrannte Material vom „Restei“ vollkommen isoliert werden. Nach der Isolierung des Brenndefektes im Thermostaten werden die Eier ins Kühlgestell gestellt, weil in niedriger Temperatur zugunsten der Heilung die weitere Entwicklung bedeutend zurückgehalten wird (vgl. SEIDEL 1935) und die Eier so eine sekundäre Schädigung durch die Brennung leichter überstehen. Nur Eier, die eine Abkugelung des Brenndefektes zeigten, habe ich weiter beobachtet.

Setzte sich der Defekt nicht scharf vom ungeschädigten Material ab, so wurden nach und nach immer größer Eiteile krank und das Ei zerfiel im Laufe von 24 Stunden. Ich habe den Eipol mit der Spitze der Thermokauternadel je nach der gewünschten Brennlänge etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Sek. berührt. Bei einer Stromstärke von 2,4 Amp. und bei schwacher Rotglut des Platinbogens war die benutzte 1 cm lange Nadel immerhin so heiß, daß die Haut an der Fingerbeere bei flüchtiger Berührung ansengte. Im Moment der Brennung zuckt das Ei zusammen, ein Weilchen später bildet sich eine dunkle Grenzfläche zwischen geschädigtem und ungeschädigtem Material aus; nach $\frac{1}{2}$ Stunde liegt diese Grenzfläche etwas weiter vom Pol entfernt. Auf diese Nachwirkung der Brennung folgt die Abkugelung der Teile voneinander, die ganz langsam vor sich geht. Ungefähr 3—4 Stunden nach dem Experiment ist das tote Material vom Reste vollkommen isoliert und bleibt so noch stundenlang erhalten. Wiederholte ich den gleichen Brenndefekt nach 3, 4 bis 12 Stunden gemessen und erhielt immer das gleiche Ergebnis; im allgemeinen wurde die Messung nach 6 Stunden ausgeführt. Weitere Einzelheiten über die Verwendbarkeit der Brennmethode werden S. 721 mitgeteilt.

Trotz der Begünstigung des Heilungsvorganges durch die Haltung der Keime in niedriger Temperatur ist der Ausfall durch absterbende Keime bis zum Schichtenbau, in dem ja erst die Beurteilung darüber, ob ein defekter oder ein normal angelegter Keim vorliegt, möglich ist (vgl. dazu Keim *BD*₁₈, Abb. 33), sehr stark. Nach 3694 Experimenten gingen 2707 Eier, also 73 %, ein, und von den überlebenden Keimen starben 20 %, bevor sich das Ergebnis beurteilen ließ.

Als bestes Fixierungsmittel für Eier erwies sich das Gemisch von PETRUNKEWITSCH (200 ccm absoluter Alkohol, 300 ccm Aqua dest., 90 ccm Eisessig, 10 ccm Salpetersäure und Sublimat bis zur Sättigung). Junge Eier vor der Blastodermbildung wurden mit lauwarmem, ältere mit heißem Gemisch übergossen und 1— $1\frac{1}{2}$ Min. fixiert. Auch diese Methode gewährleistet nicht immer eine einwandfreie Fixierung, da die Eier sehr oft quellen oder platzen. Hierauf wurden sie etwa 24 Stunden mit LUGOL-scher Lösung behandelt, worauf sie dann in 70 %igem Alkohol kamen. Jetzt wurden die Eier vom Chorion befreit. Zur Totalfärbung verwandte ich Thionin (Mischung von Stammlösung und 96 %igem Alkohol 1 : 1) und Hämalau. Thioningefärbte Eier wurden in 96 %igem Alkohol differenziert; die mit Hämalau behandelten wurden erst in Leitungswasser geblaut, dann bis zu 60 %igem Alkohol heraufgeföhrt und in HCl-Alkohol differenziert, bis die Kerne sich gut von ihrer Umgebung abhoben; jede Bläuing der Präparate wurde bei der Weiterbehandlung nach Möglichkeit vermieden; denn diese Methode ist von einem Vorteil: Das Plasma, das in HCl-Alkohol im Gegensatz zu den Kernen kaum gefärbt erscheint, wird beim Blauen so tiefblau, daß man am Präparat keine Untersuchungen mehr machen kann. Die Eier wurden über Methylbenzoat-Celloidin oder Benzol in Zedernholzöl eingebettet. Die ungebläute Hämalaufärbung verwandte ich besonders zur Beobachtung der Abscheidung der sekundären Vitellophagen aus dem Blastoderm und der Bildung des Keimstreifs.

Die Schnittuntersuchung stößt auf große Schwierigkeiten wegen der Sprödigkeit des Dotters. Um relativ gute Schnittserien zu erhalten, mußten die Eier schnell unter häufigem Wechsel des Alkohols innerhalb von etwa 12 Stunden entwässert werden; zum vollständigen Wasserentzug kamen sie für 24 Stunden in Methylbenzoat-Celloidin. Die Einbettung in Paraffin mußte rasch vor sich gehen: $\frac{1}{2}$ Stunde Benzol, $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Stunde Benzolparaffin bei 40° C und 1 Stunde Paraffin bei 60° C. — Die Schnittserien wurden mit Hämalau und Erythrosin oder mit Karbol-Thionin gefärbt.

Die ganzen Eier habe ich im allgemeinen unter dem Binokular (Zeiß, Objektiv 4, Okular 10) mit dem ABBESCHEN Zeichenapparat gezeichnet, Schnitte dagegen unter dem Mikroskop (Leitz, Objektiv 3, Okular 5).

Für die *Photographien* habe ich die gleiche Optik wie für die Zeichnungen verwandt. Für die Aufnahmen von lebenden Eiern wurde durchfallendes mit auffallendem Licht kombiniert.

Die Messung geschah mit dem Okularmikrometer, dessen einzelne Teilstriche 19μ maßen. Zum Vergleich der Lage der Eisubstanzen innerhalb verschiedenlanger Eier wurden die Meßergebnisse jeweils auf Eier mit 100 Teilstrich Länge umgerechnet („Prozentteilstrich“).

III. Morphologische Untersuchungen.

A. Beschreibung und Abgrenzung der Entwicklungsperioden.

Die frisch abgelegten Eier von *Tenebrio* sind weich und klebrig und weisen in ihrer äußeren Form wie in den inneren Strukturverhältnissen große Unterschiede auf. Zu einem Teil ist die *Mannigfaltigkeit der Formen* auf die weichen Eihüllen

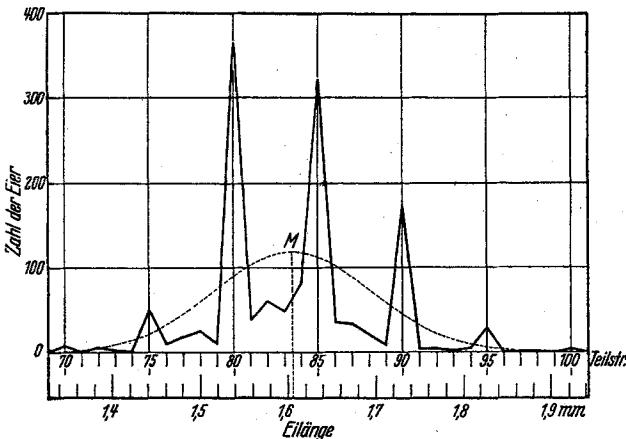


Abb. 2. Variation der Eilänge. Abszisse: Länge der Eier in Teilstrichen. Ordinate: Anzahl der gemessenen Eier. Auf dem Maßstab unterhalb der Abszisse ist die Eilänge in Millimeter abzulesen. Gestrichelte Kurve: theoretische Zufallsverteilung, errechnet aus: $n = 1367$, $M = 84$ Teilstriche, $\sigma = \pm 4,6$ Teilstriche.

zurückzuführen, die erst im Laufe der Entwicklung erhärten: von innen her bedecken zuerst ein zartes Dotterhäutchen und ein derbes Chorion das Ei, dem außen eine klebrige Sekrethülle aufliegt. Der vordere Eipol ist im allgemeinen breit und stumpf, der hintere schmäler und spitzer; doch können die Formverhältnisse auch genau umgekehrt sein. Nur daran, daß regelmäßig in den ersten Entwicklungsstunden die hinteren Eiteile des lebenden Eies bei durchfallendem Licht heller als die vorderen erscheinen, vermag man mit einiger Sicherheit beide Pole zu unterscheiden. Die mittlere Eibreite schwankt zwischen 0,73 und 0,75 mm. Mehr noch als der Eidurchmesser variiert in bisher unübersichtlicher Weise die Eilänge; die meist gemessenen Werte von 1,54—1,73 mm können noch unter- bzw. überboten werden, wie die Abb. 2 veranschaulicht. Die außerordentlich klare Dreigipfligkeit der Verteilungskurve, die besonders im Vergleich mit der theoretischen Zufallskurve auffällt, legt die Vermutung nahe, es möchte sich um drei verschiedene Eisorten handeln, deren Variationsbreiten sich überschneiden. Diese Hypothese ließ sich statistisch sichern. Auch in den Gelegen der Einzelweibchen tritt mehr oder weniger deutlich eine entsprechende Verteilung der Eilängen auf. Bisher ist es mir jedoch nicht gelungen, diese Unterschiede auf die Wirkung bestimmter Faktoren zurückzuführen. Nicht

nur durch diese Mannigfaltigkeit der Eiform, sondern auch durch die wechselnde Dotterverteilung innerhalb des Eies erwachsen der vergleichend morphologischen und histologischen Betrachtung große Schwierigkeiten, die noch dadurch vermehrt werden, daß infolge des großen Eidurchmessers und durch die geringe Lichtdurchlässigkeit und die Massigkeit des Dotters der Lebendbeobachtung, wenigstens für die frühen Stadien bis zur Furchung, relativ enge Grenzen gesetzt sind. Erst dann, wenn sich die Entwicklungsschläüfe im Ei mehr an der Oberfläche abspielen, wird die Lebendbeobachtung erfolgsicherer.

So konnten Substanzverteilung und Strukturverhältnisse immer nur an besonders günstigen Eiern aufgewiesen werden. Für alle allgemeinen Feststellungen, die im folgenden zu machen sind, ist nachdrücklich zu betonen: Fast jedes Ei unterscheidet sich in der Verteilung der Dottersubstanzen vom anderen, so daß alle Eier individuelle Besonderheiten zeigen; auch die Entwicklungszeiten schwanken trotz gleichförmiger äußerer Bedingungen sehr stark. Durch Umrechnung der realen Messungsergebnisse auf „Prozentteilstreiche“ ist ein Vergleich ermöglicht.

Die Vorgänge in der Embryonalentwicklung von *Tenebrio molitor* lassen sich dem allgemeinen Entwicklungsschema, in dem die einzelnen Entwicklungsschritte der Insektenentwicklung durch SEIDEL (1924) eine allgemeingültige scharfe Definition erhalten haben, und das von SCHNITTER (1934) in vorbildlicher Weise am Beispiel der Honigbiene tabellarisch festgelegt wurde, vollkommen einfügen. Blastodermbildung, Schichtenbau, Sonderung der Organsysteme und histologische Differenzierung sind auch für das Käferle die markanten Perioden, die die Entwicklung nicht sprunghaft, sondern allmählich in einzelnen Entwicklungsschritten oder Phasen durchläuft, die durch bestimmte Studien charakterisiert werden können. Die Periodeneinteilung gilt für alle Insektenordnungen, während Phasen- und Stadieneinteilung der Artverschiedenheit der untersuchten Tiere Ausdruck geben. Ich benutze eine solche Einteilung, um bei der folgenden Beschreibung der Entwicklungsfolge eine sichere Vergleichsbasis für die Embryonalentwicklung der verschiedenen Insektenarten zu schaffen. Zu der Tabelle I füge ich aber gleichzeitig mit der Abb. 3 eine graphische Darstellung hinzu, aus der der Umfang der oben erwähnten großen Variabilität im Entwicklungsgeschehen unter gleichen Außenbedingungen (Temperatur 22,5° C, Zucht unter Wasser) zu ersehen ist.

a) *Blastodermbildung. 1. Reifung und Befruchtung (IR).* Das frisch abgelegte Ei ist von feinscholligem Dotter gefüllt, in dem feinste Fetttröpfchen verteilt sind. Er ist von einem dichten Plasmanetz (Reticulum) durchzogen, das sich zum Rande hin verstärkt und allmählich zum Keimhautblastem überleitet. Dieses zeichnet sich als durchsichtige äußerste Plasmaschicht auch im Leben ab. Auf der Grenze des hinteren Eidrittels, selten etwas weiter vorn, ist schon am lebenden Ei eine auffallend helle, große Plasmaansammlung zu erkennen, die weit in den Dotter hineinreicht; in diesem Plasmabezirk, dem *Richtungsplasma*, liegt der Eikern, der hier seine Reifeteilungen (Phase IR, Tabelle 1) durchmacht. Der erste Richtungskörper wird während der ersten 1½ Stunden, der zweite bis zum Ende der 3. Stunde in einem zungenförmigen Vorsprung des Richtungsplasmas, im einzelnen entsprechend den Beschreibungen von HENKING (1892) und SALING (1907), abgegeben. Während dieser Zeit, in der der Eikern sich im Präparat als helles, fast ungefärbtes Bläschen zu erkennen gibt, trifft man im Innern, besonders im hinteren Drittel, mehrere Spermien an. Starke *Plasmazüge* und ausgesprochene Plasmastrahlung bezeichnen ihren Weg durch das Ei. Eine Mikropyle, durch die die Spermien in das Ei eingedrungen sind, habe ich nicht auffinden können. In der 4. Stunde nach der Eiablage sind der männliche und weibliche Vorkern in die Mitte des Eies, etwa in Höhe des Richtungsplasmas, gelangt. Hier erfolgt die Befruchtung. In der 5.—6. Entwicklungsstunde (alle Angaben gelten für eine Temperatur von 22,5° C) gehen die Kerne zur ersten Furchungsteilung (Phase IFa, Tabelle 1) über. Das Richtungsplasma wird im Verlauf von weiteren 5—8 Stunden in das Keimhautblastem eingeschmolzen.

Tabelle 1. Übersicht über die Perioden und Phasen

Bezeichnung der aufeinander-folgenden Perioden	Blastoderm-			
Entwicklungsduer der Perioden und Phasen bei konstanter Temperatur 22,5° C	0—4 Std.	4—14 Std.	14—16 Std.	16—18 Std.
Charakteristik der einzelnen Phasen der Entwicklung	1. und 2. Reifeteilung	1.—6. Teilungsschritt 64 Kerne als Kernschar um die hintere Drittellgrenze gelagert	7.—9. Teilungsschritt Besiedelung des vorderen Eiraumes durch Furchungskerne	Sphäre der Furchungskerne (512). Der Ort der präsumptiven Keimanlage durch Anordnung der Furchungskerne gekennzeichnet. Beginnende Vitellophagensordeung
Kennzeichen am lebenden Ei für den jeweiligen Entwicklungszustand	Helles Polfeld Richtungsplasma als heller Fleck auf der Grenze des hinteren Eidrittels			Synchrone Zellteilung
Namen für besonders markante Phasen und Stadien				Stadium der vollendeten Kernsphäre
Verzeichnis der dafür vorhandenen Abbildungen	4, 27b, 28	5, 29		6
Symbole für Phasen und Stadien	IR	IFa	IFb	IFc

der Normalentwicklung von *Tenebrio molitor*.

bildung			Schichtenbau		
18—26 Std.	26—35 Std.	35—38 Std.	38—42 Std.	42—48 Std.	2—2½ Tage
Eintreten der Kerne ins Keimhautblastem Affinität der Keimanlage zu Hämalau					
Sphäre der primären Vitellophagen					
Bildung sekundärer Vitellophagen vereinzelt	verstärkte Abgabe im Keimanlagegebiet	Abgabe konzentriert sich auf die Mediane der Keimanlage	Einwandernde Mesentodermzellen nach vorne fortschreitend: Primitivrinne und Abfaltung des unteren Blattes	Beginnende Segmentierung im Thoraxgebiet	Segmentierung des Kopfes und des Abdomens in 11 Segmente
Heterochrone Zellteilung			Hüllenbildung	Amnionverschluß fast vollkommen	vollkommener Amnionverschluß
Keimanlage ventral nahe dem Hinterpol Vitellophagensphäre		Primitivdelle	Dotterkontraktion, Primitivrinne Kontraktion des Keimstreifs von hinten nach vorn	Segmentierung des Thorax	Segmentierung von Kopf und Abdomen
			Amnionbildung		Hinterende wächst bis zum Hinterpol aus
Stadium der jungen Keimanlage am Hinterpol		Stadium der vollendeten Keimanlage		Stadium des vollendeten Keimstreifs	
8, 9, 10		11, 13, 14	16—19		22
IBa	IBb	IBc	IIa	IIb	IIc

Tabelle 1

Bezeichnung der aufeinanderfolgenden Perioden	Sonderung der Organsysteme		
Entwicklungsduer der Perioden und Phasen bei konstanter Temperatur 22° C	$2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Tage	$3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ Tage	$4\frac{1}{2}$ — $5\frac{3}{4}$ Tage
Charakteristik der einzelnen Phasen der Entwicklung	Extremitäten-sprossung Bildung von Stomodaeum und Proktodaeum	Differenzierung der Ganglien von vorn nach hinten	Segmentreduktion auf 9 Abdomensegmente Breitenwachstum der Körperseiten
Kennzeichen am lebenden Ei für den jeweiligen Entwicklungszustand	Hinterende des Keimes schlägt sich auf die Dorsalseite des Eies um	Vorderende des Keimes reicht bis zum Vorderpol	Embryo reicht vom Vorder- bis zum Hinterpol
Namen für besonders markante Phasen und Stadien	Stadium des verlängerten Keimstreifs	Stadium des verkürzten Embryo	
Verzeichnis der dafür vorhandenen Abbildungen	23	24	
Symbole für Phasen und Stadien	IIIa	IIIb	IIIc

2. Furchung (IFa—IFc). Bis zum Eintritt der Kerne in das Keimhautblastem verläuft die Furchung im *Tenebrio*-Ei synchron. Im allgemeinen finden wir am Ende der 5. Stunde das 2-Kernstadium, am Ende der 8. das 4-Kernstadium, am Ende der 10. das 8-Kernstadium, am Ende der 11. das 16-Kernstadium, am Ende der 12. das 32-Kernstadium, am Ende der 13. das 64-Kernstadium (Abb. 6a—f).

Bis zu diesem Teilungsschritt verteilen sich die Kerne kaum im Ei, sondern bleiben um die Grenze des hinteren Eidrittels in einer *Kernschar* beisammen, die sich etwa in Höhe des Richtungsplasmas hält. Am Ende der 17. Stunde wird das 512-Kernstadium, das der *vollendeten Kernsphäre* (IFc, Tabelle 1), erreicht. Die Teilungsrate kann trotz gleicher äußerer Bedingungen geringen Änderungen unterliegen, so daß z. B. das 64-Kernstadium erst mit 14— $14\frac{1}{2}$ Stunden beginnen kann (Abb. 3). Diese Entwicklungsverzögerung kann nicht nur auf die maximale Altersdifferenz von 25 Min. zurückgeführt werden, welche bei einer halbstündlichen Ablesung der Eier möglich ist.

(Fortsetzung).

Histologische Differenzierung				
5 ^{3/4} —8 Tage	8—10 Tage	10—11 Tage	12—13 Tage	13—14 Tage
Kopfkapsel geschlossen Konzentration von Kopf und Thorax-segmenten Körperseiten überwachsen den Dotter Segmentierung der Extremitäten Hüllensprengung „Dorsalorgan“ (zusammengeschnürte Serosa), vorläufiger Verschluß durch das Amnion	Ektodermaler Rückenschluß	Mesodermaler Rückenschluß Augen und Mund-extremitäten leicht pigmentiert	Kopf wird ventral-wärts herumgeborgen, so daß der Thorax am Vorderpol liegt Bewegung führt zur Hüllensprengung	Schlüpfen des Embryo
Segmentierung sehr deutlich	Dorsalorgan, Rückenschluß	Augen	Aktive Bewegung des Embryo, er streckt sich in die Länge	
	Stadium des vollendeten Rückenschlusses	Stadium des fertigen Embryo	Stadium der Ventralkrümmung	
	25			26
IVa	IVb	IVc	IVd	IVe

Zur Bildung der Kernsphäre (IFb) beginnen die Kerne sich in der Eilängsachse zu verteilen, und zwar so, daß die eine Hälfte der Kerne etwa die vorderen zwei Drittel des Eiraumes und die andere Hälfte den hinteren Eiteil besiedelt. Dabei erreichen die Furchungskerne den Vorderpol später als den Hinterpol, wie es die nebenstehende Tab. 2 zeigt.

Die Teilungen erfolgen schneller als vorher, so daß nach 16—18 Stunden mit dem 512-Kernstadium die Kernsphäre vollendet ist. Bei ihrer Wanderung sammeln die Furchungs-

kerne allmählich das ganze Plasma des Reticulum um sich und vergrößern ihre Plasmahöfe, so daß das Ei innerhalb der Sphäre vollkommen von Plasma

Tabelle 2.

Alter in Std.	Entfernung der sich bildenden Kernsphäre in %-Teilstichen		
	vom Vorderpol	vom Hinterpol	von der Ventraleite
16	15	6	5,4
16 ^{1/2}	10,8	6	5,0

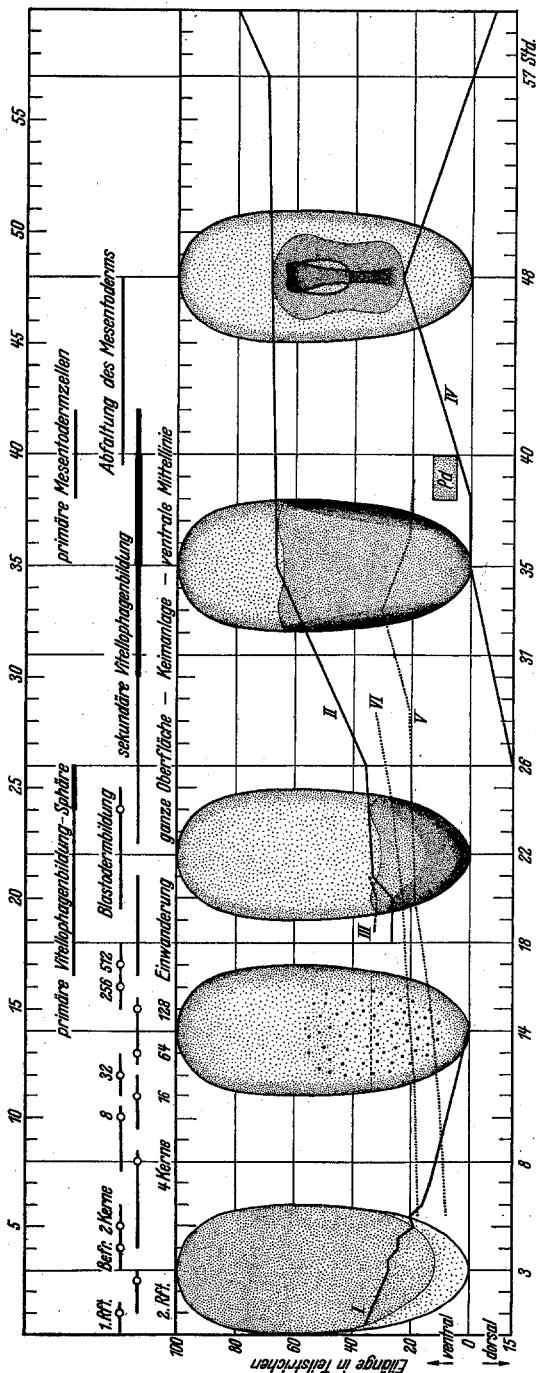


Abb. 3. Graphische Darstellung der Entwicklungsorgänge bis zum Schichtenbau im Ei von *Tenebrio molitor*. Im oberen Teil der Abbildung: Die Linien mit Kreisen geben die Schwankung der Stadien und ihren Mittelwert an, die Linien ohne Kreise veranschaulichen die Dauer eines Prozesses. Im unteren Teil der Abbildung: Bewegungsorgane im Ei. I Abnahme des hellen Polfeldes. II vordere Grenze der Kerninwanderung zur Bildung der Keimanlage und anschließend Verschiebung des Vorderendes der Keimanlage nach vorn. III Vorderrand der Keimanlage, dargestellt durch Hämalaunfärbung. IV Verschiebung des Hinterrandes der Keimanlage von der Dorsalseite auf die Ventrale Seite (Keimsstreifbildung) und Wiederauswachsen des Keimsträfs. V und VI aus den Ergebnissen der Hinterpolbrennungen errechnete Kurven: V mittlere obere Grenze, bis zu der gebrannt werden kann, ohne die Bildung von Ganzreihen zu stören (vgl. S. 724 und Abb. 28 und 48). Bei stärkeren Brennungen wird die Bildung der Keimanlage verhindert (vgl. Abb. 41). P.d. Lage und Ausdehnung der Primivitivedelle.

entblößt wird. Einige Kerne bleiben als Dotterzellen zurück (vgl. IBa und Abb. 3). In der vollendeten Kernsphäre liegen die Kerne im hinteren Eidrittel näher beieinander als vorn. Ihre Anordnung gibt sogar schon die Form der Keimanlage zu erkennen (Abb. 7a, b). Hiermit ist der Entwicklungsabschnitt der Furchung abgeschlossen.

3. *Blastodermbildung* (IBa—c). Die Kerne wandern, 18—20 Stunden nach der Eiablage, während einer weiteren Teilung *in das Keimhautblastem ein* (vgl. S. 711), und zwar wie bei anderen Insekten *in bestimmter Reihenfolge*, die sich auch am lebenden Ei leicht feststellen läßt: zuerst ventral am Hinterpol, dann weiter vorn und zugleich den hinteren Eipol umschließend dorsal, zuletzt in den übrigen Regionen der Dorsalseite. — Die Angaben SALINGS über die Einwanderungsfolge der Kerne kann ich nicht bestätigen. — Sobald die Kerne ins Keimhautblastem eingetreten sind, bietet sich ein der vollendeten Kernsphäre entsprechendes Bild (vgl. Abb. 7 mit 10). Die *Keimanlage* ist auch hier durch dichter gelagerte Kerne ausgezeichnet und wird in der gleichen Form sichtbar. Sie zieht von der Ventral- nach der Dorsalseite und umgreift dabei den Hinterpol (Abbildung 10). Auffallenderweise liegen die Kerne am Pol selbst nicht so dicht wie in den angrenzenden Bezirken. Tabelle 3 gibt nach Messungen an lebenden Eiern die vordere Grenze der *kleinzelligen Keimanlage*, die sich von der großzelligen Umgebung scharf abhebt, entsprechend dem allmählichen Erscheinen der Kerne auf der Eioberfläche für verschiedene Altersstufen (Spalte III). Betrachtet man die Mittelwerte, so geht daraus hervor (Spalte IV): Bei der Einwanderung der Kerne ins Keimanlageblastem wird immer eine bestimmte Stelle zuerst besiedelt, die hinter dem Vorderrande der Keimanlage liegt. Wegen Beobachtungsschwierigkeit ist es schwer, sie genau festzulegen. Nur die vom Teilstreich 26,5 ab nach vorn fortschreitende Besiedelung läßt sich erkennen. Diese Feststellungen am lebenden Ei finden ihre Ergänzung durch Schnittuntersuchungen: Dabei ließ sich am $17\frac{1}{2}$ Stunden alten Ei der Ort der ersten Keineinwanderung zwischen Teilstrich 12 und 26 erkennen (Abb. 8, vgl. dazu auch S. 709). — Etwa im 22 Stunden alten Ei ist die ganze *Keimanlage* sichtbar geworden und der Zellverband völlig geschlossen. Damit ist die erste Phase des Entwicklungsabschnittes „*Blastoderm*“ (IBa) beendet. Ein Stadium des sog. „gleichmäßigen *Blastoderms*“, in dem die Zellen auf der Keimoberfläche gleichen Abstand bewahren, fehlt, da schon während der Furchung sich im Eiinnern eine *Kernanordnung herausgebildet hat, die den präsumptiven Keimanlagenbereich abgrenzen ließ*, und die bei der Einwanderung der Kerne ins Keimhautblastem unmittelbar auf das Blastoderm übertragen wurde.

Tabelle 3. Sichtbarwerden der Keimanlage mit zunehmender Einwanderung der Kerne ins Blastem.

Alter in Std.	Anzahl der gemessenen Eier	Länge des durch Einwanderung von Furchungskernen sichtbar gewordenen ventralen Teils der Keimanlage vom Hinterpol aus gemessen in %-Teilstichen	
		Variationsbreite III	Mittelwert IV
I	II		
18 — 19	11	20—31	26,7
19 $\frac{1}{2}$ — 20	9	20—32	26,4
20 — 21	9	25—36	33,1
21 — 24	22	26—40	34,5

Nicht alle Furchungskerne gehen in die Kernsphäre ein (IFc, Tabelle 1 und Abb. 3). Einige bleiben in dem vom Plasma nahezu befreiten Dotter zurück und werden zu Dotterzellen oder *Vitellogen* umgebildet. Sie sind nicht mehr dem Teilungsrhythmus der Furchungskerne unterworfen, sondern folgen eigenen Gesetzen. Sie stellen ein neues System im Ei dar, von bestimmtem Bau und mit bestimmter Aufgabe. Sie haben eine den Furchungskernen entgegengesetzte Wanderungsrichtung. Außerdem unterscheiden sie sich wesentlich von ihnen in Form und Bau.

Sie besitzen einen kleineren Kern, der sich mit Hämalaun sehr dunkel färbt. Ihre Höfe sind höchstens halb so groß wie die der Furchungskerne. Ich nenne diese Zellen, die durch Umwandlung zurückbleibender Furchungskerne entstanden sind, „primäre Vitellophagen“. Die *Sphäre*, zu der sie sich bei beginnender Blastobildung (IBa) anordnen, ist am lebenden Ei bei durchfallendem Licht in ganz ausgezeichneter Weise zu beobachten, weil sie sich von ihrer Umgebung dunkel abhebt (vgl. die Umrisszeichnungen auf Abb. 11). Auch im Totalpräparat beherrschen die primären Vitellophagen durch ihre starke Farbspeicherung das Bild.

In den nächsten Entwicklungsphase (IBb) werden die Eier immer trüber, was zum Teil durch die nun einsetzende Zellvermehrung im Blastoderm bedingt ist; die Konturen der Vitellophagensphäre werden unscharf und sind schließlich im 30 Stunden alten Ei nicht mehr wahrzunehmen. Das 35stündige Blastoderm (IBb) zeichnet sich im Gegensatz zum jungen, eben gebildeten (IBa) durch kleinzelligen Bau aus. Durch fortgesetzte Teilung ist zugleich der Unterschied in der Zellgröße zwischen embryonalem und extraembryonalem Blastoderm verschwunden und man kann nur noch am Totalpräparat, nicht mehr am lebenden Ei, die *Konturen der Keimanlage* erkennen. Das Schnittbild gibt darüber Aufschluß, daß bereits von 30stündiger Entwicklungszeit an die Zellen im Bereich der Keimanlage höher als breit sind und im extraembryonalen Gebiet mehr kubische Form besitzen. Da die Zellbasis in beiden Regionen gleich groß und der Unterschied in der Zellhöhe gering ist, ohnehin sich aber das Plasma nur schwach färbt, lassen sie sich im Totalpräparat nicht ohne weiteres scharf abgrenzen. Embryonales und extraembryonales Blastoderm unterscheiden sich jedoch *physiologisch* durch verschieden starke Abgabe von „sekundären“ Vitellophagen aus dem Blastodermverband.

Schon im jungen Blastodermstadium (IBa) im Alter von 22—24 Stunden lösen sich vereinzelt Zellen aus dem Blastodermverband an allen Stellen des Eies und treten in den Dotter zurück. Es hat den Anschein, als wenn sie von den Nachbarzellen herausgedrängt werden. Durch Aneinanderrücken oder durch Teilung der Zellen wird die entstandene Lücke ohne Verzug geschlossen. Die abgestoßenen Zellen bleiben ziemlich dicht unter dem Blastoderm liegen und degenerieren bald, werden aber immer wieder durch neue ersetzt. Sehr schnell nehmen die Kerne an Größe zu und erreichen zwei- bis dreifaches Volumen der primären Vitellophagen; die der Kernoberfläche angelagerten Chromatinteile färben sich deutlich blau, während das Kernbläschen selbst keine Farbe speichert.

Sie erfüllen aber die gleiche Funktion wie die primären Vitellophagen, die durch zurückbleibende Furchungskerne gebildet waren. Sie verflüssigen ebenfalls den Dotter. In ihrem Umkreis wird er äußerst feinschollig (vgl. Abb. 9), so daß ich sie mit Recht, obwohl sie in der Literatur als Paracyten (HEYMONS 1895) bezeichnet werden, „sekundäre Vitellophagen“ nennen konnte. Mit zunehmendem Alter wird die Zahl der auswandernden Elemente immer größer. Im Gebiet der Keimanlage wandern sie nicht mehr einzeln wie im extraembryonalen Blastoderm, sondern in Gruppen zu dreien und vieren aus. Wieviel stärker die Keimanlage von den sekundären Dotterzellen unterlagert wird, zeigt in klarer Weise Abb. 12. Am schönsten aber wird diese erstaunliche Leistung der Keimanlage wiederum am Totalpräparat (Hämalaunfärbung, ungeblätzt) deutlich. In die Abb. 14a und b von der Ventral- und Dorsalseite des gleichen Eies sind nur die auswandernden Zellelemente eingetragen, dazu der Größenunterschied der abgeschiedenen Gruppen wiedergegeben. Deutlich hebt sich der Bezirk der Keimanlage ab, und es wird offenbar, daß sie in diesem Stadium *nie* mehr den Hinterpol (Abb. 14) umgreift, wie das bei ihrer Bildung der Fall war (Abb. 7 und 10), sondern mit individuellen Schwankungen vom Hinterpol oder fast vom Hinterpol bis zur Grenze des vorderen Drittels reicht und seitlich nur wenig auf die Dorsalseite übergeht. Der Vorderrand rückt in der Zeit von 26—35 Stunden von Teilstrich 34,5 bis zum Teilstrich 66,4 (Tabelle 4, Zeile 4. Abb. 3).

b) *Schichtenbau* (II). Während ungefähr bis zur 38. Entwicklungsstunde (IBc) die Absonderung der sekundären Vitellophagen immer noch zunimmt, werden jetzt in einem durchaus ähnlichen Vorgang auf einem medianen Streifen der Keimanlage in Gruppen zu vieren und fünfzen Zellen abgestoßen, die einer anderen Funktion dienen. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Stadien, in denen am lebenden, gleichmäßig dunkel erscheinenden Ei, an dem die Dotterfurche nur schwach erkennbar ist, nur sehr wenig zu beobachten war, tritt jetzt mit der 37.—39. Stunde im *Stadium der vollendeten Keimanlage* (Tabelle 1) wieder die erste im Leben deutlich sichtbare Differenzierung auf, und zwar in Form einer als „weißer Fleck“ erscheinenden *Primitivdelle* ventral am Hinterpol (s. dazu Abb. 3). Wie das Schnittbild zeigt, liegt sie fast am Ende der Keimanlage und ist eine *Stelle stärkster Zellabgabe* (Abb. 15). Die Hauptmenge der abgesonderten Zellen wandert nicht mehr in den Dotter, der schon sowieso so verflüssigt ist, daß das Keimmaterial auf ihm zu „schwimmen“ scheint, sondern bleibt dem Blastoderm dicht angelagert und verschmilzt wieder mit ihm. Es sind dies „primäre Mesodermzellen“, deren Erscheinen die zweite große Entwicklungsperiode des Schichtenbaus einleitet (IIa—c).

Die einschichtige Keimanlage hat ihren Bewegungsvorgang auf der Peripherie vorn angehalten insofern, als das Vorderende festgelegt ist, wie gleich durch Messungen näher belegt wird. Die gesteigerte Zellabgabe leitet gleichzeitig von der Primitivdelle aus am Hinterende der Keimanlage einen Abfaltungsvorgang ein, der nun auch die weiter vorn gelegenen Teile ergreift, aus der einschichtigen Keimanlage den mehrschichtigen *Keimstreif* macht. Bis zur 42. Entwicklungsstunde läßt sich dieser Vorgang am lebenden Ei sehr gut verfolgen: in einem „hellen Streif“, der sich in Seitenansicht sehr deutlich vom übrigen Ei abhebt, wird diese Zone verstärkter Zellabgabe in der Medianen der Keimanlage sichtbar (vgl. dazu Abb. 16). In dem Schnittbild Abb. 15 ist der „Bewegungsstrom“, der in der Medianen der Keimanlage seinen Ursprung hat, durch die Anordnung der abgedrängten Zellen gut erkennbar. Sobald das Ei zur Mesodermbildung durch Abfaltung schreitet, gibt sich der helle Streif als *Primitivrinne* zu erkennen, die fast bis zum Vorderende der Embryonalanlage deutlich sichtbar wird. Aus einer leichten Schattenbildung um die helle Rinne herum (s. Abb. 16) kann man die *Ausdehnung des Keimstreifs* in diesem Stadium erschließen. Sein Kopfende liegt während dieser ganzen Zeit nach den Messungen an 35 lebenden, 38—42 Stunden alten Eiern im Durchschnitt auf Teilstrich 66,4 fest und bleibt in dieser Lage bis zum Stadium des vollendeten Keimstreifs. Der Mittelwert aus Messungen im Alter von 48 Stunden (s. Abb. 3) beträgt 68,3% Teilstriche, differiert also nur um 1,9 von der Messung in jüngerem Stadium, was schon allein darauf zurückführbar ist, daß sich an den an sich schon sehr wenig durchsichtigen Eiern das Ausmaß der „Schattenbildung“ vor der hellen Rinne nicht absolut sicher feststellen läßt.

Die Bildung der *Primitivrinne* schreitet, wie schon oben angedeutet, von *hinten nach vorn fort*. Sie ist *hinten wesentlich tiefer als vorn*. Gleichzeitig mit dem Erscheinen des weißen Fleckes und der hellen Rinne auf der Eventralseite wird auch die *Trennung von extraembryonalem und Amnionmaterial* sichtbar, und zwar als eine seichte Eindellung unmittelbar unter dem hinteren Eipol (Abb. 15, 16c, 25). Bei sehr günstigen Eiern kann man diese Grenze auch bei auffallendem Licht schwach als über das Ei hinziehend erkennen (Abb. 25, „Restei“). Zwischen dem weißen Fleck und der Grenzkerbe am Hinterpol liegt noch mehr oder weniger viel Keimmaterial (s. Abb. 16a und b), das zur Bildung des Amnions herangezogen wird; die Größe des Amnionmaterials an der Keimanlage läßt sich allerdings sehr schwer genau feststellen.

In dieser Entwicklungsphase IIa häufen sich die Vorgänge, in einem Teil der Eier überschneiden sie sich, in anderen laufen sie hintereinander ab. So können z. B. Primitivdelle und Primitivrinne gleichzeitig sichtbar werden; in anderen Fällen erscheint diese aber 2—3 Stunden später.

Zugleich finden die ersten Anfänge der *Hüllenbildung* statt: Die Eindellung am Hinterpol der Keimanlage dehnt sich quer zur Eilängsachse aus und gibt so der hinteren Amnionfalte den Ursprung. Während die Mesentodermabsonderung immer intensiver wird, tritt auch die Hüllenbildung am lebenden Ei deutlicher hervor, indem die hintere und die seitlichen Amnionfalten sich über den Keim schieben; die vordere Amnionfalte ist zu dieser Zeit noch nicht gebildet (Abb. 18). Gleichzeitig konzentriert sich die Keimanlage in Breite und Länge auf einen mittleren Bezirk der ventralen Seite (Abb. 3).

Da die einzelnen Vorgänge sehr stark übereinandergreifen, ist die nächstfolgende Phase II b nur sehr schwer gegen II a abzugrenzen. Der entscheidende neue Entwicklungsschritt ist aber der Beginn des *Verschlusses der Primitivrinne*, der von *hinten nach vorne hin erfolgt* (Abb. 17a—c).

In diesem Stadium des *vollendeten Keimstreifs* (II b), in dem das Ektoderm des Keimes völlig vom Mesentoderm unterlagert ist, wird im Alter von 48 Stunden die stärkste Verkürzung erreicht. Das Vorderende bleibt an der schon vor Beginn des Schichtenbaus erreichten Stelle liegen, so daß der *Keimstreif sich jetzt vom Teilstrich 23,6 bis zum Teilstrich 68,3 erstreckt* (Mittelwertberechnung von 43 Eiern). Er ist also 44,7 Teilstriche lang (Abb. 3). In seinem mittleren Teil (Thoraxgebiet) macht sich eine ganz leichte Segmentierung bemerkbar (Abb. 19), dazu sind die Kopflappen schon zu erkennen; die Embryonalhüllen haben sich bis auf ein kleines Fenster über dem vorderen Drittel des Keimstreifs geschlossen. — In den nächstfolgenden Stunden streckt sich dann der Keim in den Dotter in die Länge. Diese Streckung betrifft in der Hauptsache den hinteren Teil des Keimstreifs, so daß man von einem Auswachsen des Abdomens sprechen kann.

In der nun folgenden Entwicklungsphase II c schließt sich das Amnion ganz, und die Segmentierung greift vom Thoraxgebiet auf Kopf und Abdomen über (Abb. 20), ohne jedoch schon zum Abschluß zu gelangen. Selbst wenn das Hinterende mit $2\frac{1}{2}$ — $2\frac{3}{4}$ Tagen den Hinterpol erreicht hat, ist das Abdomen noch nicht vollständig von der Segmentierung erfaßt.

c) *Sonderung der Organsysteme* (III). Für die beiden letzten Perioden der Embryonalentwicklung sollen nur kurze Erläuterungen zu Tabelle 1 gegeben werden, die für eine Klarstellung der Entwicklungsnorm und die Beurteilung der Experimentalergebnisse hinreichen. In der ersten Phase der dritten Entwicklungsperiode, der Organsonderung (III a), schlägt sich das Hinterende des Keimstreifs auf die Dorsalseite des Eies um und bedeckt hier ein Viertel der Gesamtlänge. Mit $3\frac{1}{2}$ bis $3\frac{3}{4}$ Tagen ist das Abdomen vollkommen durchsegmentiert (Abb. 21). Die Gliederung des Embryo ist folgende: Das Kopfgebiet wird aus den großen Kopflappen und vier anschließenden Segmenten gebildet; einem Antennen-, einem Mandibel- und zwei Maxillensegmenten; der Thorax ist in drei, das Abdomen in 11 Segmente gegliedert. Die Thoraxextremitäten werden als kleine Höcker sichtbar.

In der anschließenden zweiten Phase (III b) bewegt sich auch der Kopfteil. Der Keim streckt sich so weit in die Länge, bis er den Vorderpol berührt. Stomodaeum und Proktodaeum sind mit $4\frac{1}{2}$ — $4\frac{3}{4}$ Tagen ausgebildet, während sich die Extremitätenknospen an Kopf und Thorax kaum vergrößert haben.

Stadium III c, das in den meisten Fällen nach $5\frac{3}{4}$ Tagen abgeschlossen wird, ist durch eine wesentliche Verkürzung des Embryo charakterisiert: Das Abdomen wird von der Dorsalseite bis zum Hinterpol zurückgezogen, so daß der Keim jetzt gerade von Pol zu Pol reicht (Abb. 22). Die Verkürzung des Embryo ist mit einer Reduktion von 11 auf 9 Abdominalsegmente verbunden. Dazu verbreitert er sich, die Tracheen werden ausgebildet, zuerst im Thorax, später im Abdomen; in der gleichen Reihenfolge erscheinen auch die Ganglien. Hiermit ist im wesentlichen die Periode der Organsonderung abgeschlossen.

d) *Histologische Differenzierung* (IV). Zu Beginn dieser Periode grenzen sich die Segmente tiefer gegeneinander ab. Ebenso werden die Extremitäten von Kopf

und Thorax deutlich segmentiert. Sie rücken in dieser Phase nahe aneinander, bzw. untereinander, wie das der Anordnung der Kopfextremitäten bei der Larve entspricht. Die Körperseiten des Embryo umwachsen zur Hälfte den Dotter, die Kopfkapsel schließt sich am Ende des 8. Tages. Jetzt erfolgt die Hüllensprengung. Amnion und Serosa, die durch das Breitenwachstum des Embryo stark gespannt werden, reißen in der Medianen auf, sofort schnurrt die Serosa dorsalwärts zusammen und bildet hier das sog. „Dorsalorgan“ (Abb. 23) aus, das unter rohrartigem Zusammenschluß in den Dotter hineinversenkt wird und hier allmählich degeneriert. Das Amnion bedeckt vorläufig den Rücken. Der endgültige ektodermale Rückenschluß erfolgt am Ende des 10. Tages (IV b); der Embryo wird nur noch von den Eihüllen geschützt.

Am 11. Tage ist der Embryo fertig (IV c). Der mesodermale Rückenschluß ist beendet (Herz- und Mitteldarmbildung). Die Augen sind deutlich pigmentiert und schimmern durch die Eihüllen hindurch wie auch die Mandibeln, die ganz dunkel gefärbt sind.

Der Embryo bewegt sich sehr stark (IV d), wird (12. und 13. Tag) innerhalb der Eihüllen länger und macht dabei eine Ventralkrümmung, derart, daß Kopf- und Thorax auf die Ventralseite zu liegen kommen. Die Eihüllen werden immer stärker gespannt, bis sie schließlich am 14. Tage in der Mitte aufreißen.

Zum Schlüpfen streift der Embryo zuerst die Kopfkappenhülle und dann die Schwanzkappe ab. Der Mitteldarm enthält noch Dotterschollen (Abb. 24). Außerhalb der Mundextremitäten ist die Larve unpigmentiert; sie färbt sich im Laufe der nächsten 4 Tage aus.

B. Eistruktur und Bewegungsvorgänge der Primitiventwicklung.

a) *Räumliche Anordnung von Dotter und Plasma*. Das auffallendste am frisch abgelegten *Tenebrio*-Ei ist die erstaunliche Helligkeit des Hinterpols (s. S. 695). Hält man den Wattebausch mit den Eiern gegen das Licht, so erscheint das hintere Drittel, oft sogar die hintere Hälfte, glashell, während das Vorderende ein milchig-opakes Aussehen hat und nur wenig Licht hindurchläßt. Nach der Tabelle 4 nimmt die Ausdehnung des hellen Polfeldes mit zunehmendem Alter ab. Danach erstreckt es sich am Ende der 7. Entwicklungsstunde (2-Kernstadium, Tabelle 1) bis zum Teilstreich 13,1 und ist bei vollendet Furchung nicht mehr

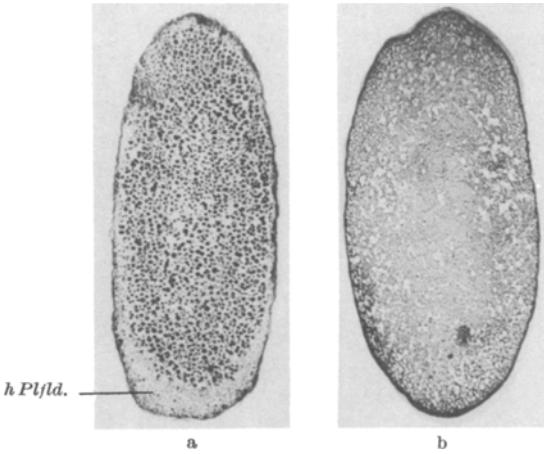


Abb. 4a und b. a Medianer Längsschnitt durch ein Ei mit hellem Polfeld. $6\frac{1}{2}$ Stunden. Am Hinterpol und ventral verstärkte Plasmaansammlung, das verstärkte Reticulum läßt sich bis zur Drittelpolgrenze verfolgen. Hämalaun. Vergr. 35mal. b Längsschnitt durch ein Ei ohne sichtbares helles Polfeld. $1\frac{1}{2}$ Stunden. Doch auch hier das stärker entwickelte Reticulum und Keimhautblastem erkennbar.
Karbol-Thionin. Vergr. 35mal.

nachzuweisen. Nur 230 von 605 Eiern zeigten in der 1. Stunde den Helligkeitsunterschied; die anderen erschienen im durchfallenden Licht gleichmäßig dunkel. Wie Schnitte von Eiern in diesen Stadien zeigen, ist die Aufhellung des Poles durch eine *unterschiedliche Verteilung von Dotter und Plasma entlang der Längsachse* bedingt (Abb. 4 a). Die Plasmamenge ist hinten größer als vorn; sie wird am Hinterpol nur von sehr wenigen Dotterschollen durchsetzt. In anderen Eiern mit geringerem Helligkeitsunterschied erfüllt das Plasma nicht allein den hinteren Eiraum, sondern es ist infolge der stärkeren Durchsetzung mit Dotter inselartig aufgeteilt. Die gleichmäßig opaken Eier zeigen bei entsprechender Plasmaverteilung gleichmäßigere Ausbreitung der Dotterelemente (Abb. 4 b).

Tabelle 4. Verkleinerung des hellen Polfeldes während der ersten Entwicklungsstunden.

I Alter in Std.	II Anzahl der Eier	III	IV
		Länge des hellen Polfeldes in %-Teilstichen	
		Mittelwert	Größte Ausdehnung bei
1/2	230	35,5	25 ¹
3	24	25,5	20
3½	28	27,7	20
4	33	24,0	20
4½	60	24,0	20
5	23	18,7	20
5½	72	20,0	20
6	49	15,9	10
7	24	13,1	10

das Ei eine fast gleichmäßige Verteilung des Dotters. Im allgemeinen wird das Schnittbild von den Dottermassen beherrscht. Dotterscholle liegt dicht bei Dotterscholle, dazwischen schmiegt sich das Plasma mit seinem feinverzweigten Netzwerk ein. Zum Rande hin wird der Dotter etwas feinscholliger. Das Reticulum wird entsprechend stärker und bildet zum Keimhautblastem einen allmählichen Übergang. Immerhin erscheint das Blastem auch jetzt noch ventral und seitlich und besonders am Pol stärker, ebenso ist das mit ihm zusammenhängende Reticulum hinten in dem gleichen Maße stärker ausgebildet (s. o.) als vorn (Abb. 4b).

Während der ersten 3—4 Entwicklungsstunden hat, nach den Schnittpräparaten zu urteilen, eine langsame *Plasmabewegung aus dem Eiinnern nach dem Blastem hin eingesetzt, um es zu verstärken*. Auch hier erfolgt im präsumptiven Keimanlagegebiet die Plasmainschmelzung

¹ An den 1½ Stunde alten Eiern konnten keine exakten Messungen durchgeführt werden, weil frisch abgelegte Eier schwer aus der Watte freizupräparieren sind; die Werte der Zeile 1 in Spalte III und IV beruhen daher nur auf Schätzungen an den in Watte gegen Licht gehaltenen Eiern.

Auch auf dem Querschnitt ist die Verteilung von Dotter und Plasma unterschiedlich: *ventral und seitlich sind mehr Plasmamassen vorhanden als auf der Dorsalseite des Eies*; dies wurde durch dauernde Beobachtung markierter Eier bis zum Erscheinen des Keimstreifs festgestellt.

Bald aber schwindet diese auffällige Scheidung der Eisubstanzen; nach Ablauf der

5. Entwicklungsstunde zeigt

in verstärktem Maße. Zur Zeit der beginnenden und fortschreitenden Furchung setzt sich das Blastem nach innen gegen das Reticulum durch einen dichteren Plasmasaum ab, ähnlich der Plasmaschicht, die seine äußere Grenze bildet. Zwischen diesen beiden Lamellen hat das Plasma wabige Struktur.

Die vorher geschilderte Dotterumlagerung wird bei Eiern mit gleichmäßig opakem Aussehen vielleicht schon vor der Eiablage stattgefunden haben. Aber sie ist nicht das Entscheidende. Wie wenig ausschlaggebend die in ihrem zeitlichen Ablauf so variierende Dotterverteilung für die Entwicklung ist, zeigt der Ausgang der beiden folgenden Experimente BB_{14} und BB_{15} . Zwei Eier, von denen das eine, BB_{14} , in Durchsicht dunkel erschien, das andere, BB_{15} , am Pol hell war, wurden im gleichen Alter am hinteren Eipol gebrannt. Ich lasse die beiden Protokolle folgen.

BB_{14} (Abb. 38).

Ablage am 24. 5. 34 zwischen 10¹⁵ Uhr und 10⁴⁵ Uhr.

Anm. Ei auffallend dunkel, als es mit 4 Stunden in Wasser gelegt wurde. Es blieb so unverändert bis zum Experiment.

Brennung am 24. 5. 18²⁰ Uhr, am Hinterpol (spitz), 7 Stunden 35 Min. alt.

Brennhöhe: 25. 5. 6³⁰ Uhr, Teilstrich 11,1.

Defekt scharf abgesetzt, ohne Verbindung zum Restei.

BB_{15} (Abb. 39).

Ablage am 28. 5. 34 zwischen 10 Uhr und 10³⁰ Uhr.

Anm. Mit 4 Stunden in Wasser gelegt; es zeigt auffallende Helligkeit. 4 Stunden $\frac{1}{2}$ des Eies hell, 5 Stunden $\frac{1}{2}$ des Eies hell, 6 Stunden $\frac{1}{4}$ des Eies hell, 7 Stunden 15 Min. $\frac{1}{4}$ des Eies hell.

Brennung am 28. 5. 17⁵⁰ Uhr, am Hinterpol (Richtungskörper), 7 Stunden 20 Min. alt.

Brennhöhe am 29. 5. 9²⁰ Uhr Teilstrich 11,25.

Brennstelle scharf abgesetzt.

Das Ergebnis der Brennung war in beiden Experimenten das gleiche: das Abdomen ist nur durch einen Anhang angedeutet. So darf man schließen, daß *in allen Eiern trotz der morphologischen Verschiedenheit ein gleiches System wirksam ist, das vom Plasma getragen wird*. Die Bedeutung dieses Systems wird klar werden, wenn im folgenden der Furchungsablauf untersucht wird. — Für den Entwicklungsabschnitt der Eireifung scheint allein die Ausdehnung und das Schicksal des Richtungsplasmas charakteristisch zu sein (vgl. S. 695). Nachdem es seine Aufgabe bei den Reifeteilungen erfüllt hat, wird es allmählich in den nächsten Entwicklungsstunden ins Keimhautblastem eingeschmolzen.

b) *Unterschiedliche Plasmastruktur*. Am Ende der Vorentwicklung (IR, Tabelle 1) ist ein Gleichgewichtszustand zwischen Dotter und Plasma hergestellt. Nun wird dem Ei mit einsetzender Furchung ein neues Bewegungssystem aufgeprägt (IFa—c), das in der Teilungstendenz des Eikernes und seiner Tochterkerne seinen Ursprung hat: Die Furchungskerne sammeln das Plasma in Form von Höfen um sich und

nehmen es bei ihrer Wanderung mit zur Eioberfläche. Das *Reticulum*, das sie dabei durchwandern, ist von unterschiedlicher Struktur, die sich erst bei beginnender Furchung (Ifa) dem Beobachter deutlich enthüllt. Das mikroskopische Bild zeigt zwei Plasmasorten (Abb. 5). 1. Der größte Teil des Reticulums wird von feingranuliertem Plasma gebildet, das sich mit Hämalaun zartblau anfärbt. 2. Es ist im ganzen Eiraum, besonders stark aber im hinteren Drittel und am ausgeprägtesten am Hinterpol, mit dunkelblau färbbaren Körnchen beladen, die ich für grobgranuliertes Plasma halte. Die Körnchen zeigen die verschiedenste Form: sie sind eckig mit konkaven Seitenflächen, oft auch stäbchenförmig langausgezogen, auf jeden Fall aber immer größer als die äußerst

feinkörnige Grundsubstanz des Plasma-reticulums. Diese auffälligen Plasmakörperchen sind mit ihr eng verbunden, und zwar an den Verzweigungsstellen des Netzwerks aufgehängt.

Während die Kerne zur Eioberfläche wandern, findet man in den peripheren Teilen der sie umgebenden Plasmahöfe diese groben Granula; ein großer Teil der dunklen Körnchen aber wandert vor den Kernen am Reticulum entlang ins hellere Keimhautblastem ein. Treten die Kerne bald darauf ins Blastem ein, so werden die groben Granula noch einmal



Abb. 5. Plasmastruktur im Gebiet des hellen Polfeldes nahe am Hinterpol. $6\frac{1}{2}$ Stunden. Längsschnitt, Ölimerision, Hämalaun. Vergr. 400mal.

deutlich sichtbar, indem sie sich in besonderer Weise den Kernen anlegen (Abb. 9). Während die Kerne halbkugelig aus dem Blastem hervorragen, häufen sich auf ihrer dem Eiinnern zugekehrten Seite die groben Granula, die inzwischen mehr rundliche Gestalt angenommen haben. Sobald der Zellverband hergestellt ist, verschwinden die Unterschiede der einzelnen Plasmasorten: Hofplasma, Blastem und grobe Granula werden zum Plasma des Blastoderms eingeschmolzen. Aber dennoch zeichnet sich gerade auch dieses Plasma vor dem anderen besonders aus. Der hintere Eibezirk, der schon allgemein durch Plasma-reichtum gekennzeichnet ist, fällt auch weiterhin durch die Plasmastruktur besonders auf.

Färbt man Eier, deren Kerne gerade im Begriff sind einzuwandern, ganz kurz (etwa 3—5 Min.) mit Hämalaun, so nimmt der Hinterpol ganz intensiv den Farbstoff an, während die übrigen Teile des Eies fast ungefärbt bleiben. Ebenso verhalten sich Eier, deren Kerne schon ins Blastem eingetreten sind. Die vorderen zwei Drittel des Eies speichern die Farbe in ganz geringer Menge. Die starke Farbspeicherung am Hinterpol kommt ventral schärfer zum Ausdruck als dorsal, so daß sich eine ausgesprochene Grenze zwischen gefärbtem und ungefärbtem Bezirk nur

auf der Ventralseite und am Pol, der fast ganz dunkel gefärbt ist, feststellen läßt. Die Messungen in der Tabelle 5 gelten nur für diese Seite des Eies.

Tabelle 5. Bestimmung der Länge der Keimanlage auf der Ventralseite aus ihrer Affinität zu Hämalaun während der Blastodermbildung im Alter von 18—21 Stunden.

I Alter in Std.	II Entwicklungszustand	III Anzahl der Eier	IV	V
			Länge des durch Hämalaunfärbung ausgezeichneten Plasmabereichs der präsumptiven Keimanlage vom Hinterpol gemessen in % -Teilstrichen	Variationsbreite
18 $\frac{1}{2}$	Kerne noch nicht eingewandert	11	26,3—36,8	32,6
19 $\frac{1}{2}$ —20	Kerne wandern ein	17	25,0—39,5	31,7
20—21	Kerne sind eingewandert	7	25,0—38,0	34,1
			Gesamtmittelwert:	32,5

Wird die Färbung längere Zeit fortgesetzt, so nimmt das ganze Ei die dunkle Farbe an und zeigt nach regulärer Weiterbehandlung keinen Farbunterschied mehr. Diese *Affinität des Hinterpols zu Hämalaun* ist nicht durch eine unterschiedliche Durchlässigkeit des Chorions bzw. der Dotterhaut bedingt, sondern sie zeigt sich in gleicher Weise, auch wenn beide Eihüllen abpräpariert sind. Ein bestimmter Bezirk spricht bevorzugt auf diese Farbe an.

Hier ergibt sich nun eine außerordentlich wichtige Feststellung für die plasmatischen Bedingungen zur Gestaltung der Keimanlage: Die Affinität zu Hämalaun zeigt sich von Anfang an unabhängig von der Kerneinwanderung und fast genau in der gleichen Ausdehnung, in der später die Keimanlage durch Messung der Kernverteilung festgestellt werden kann. Bereits im Ei von 18 $\frac{1}{2}$ Stunden, in dem die Kerne gerade ins Blastem einzutreten beginnen und erst den Bezirk vom Pol bis höchstens zum Teilstrich 26,7 besiedelt haben (Tabelle 3), beträgt die durch Hämalaunfärbung festgestellte Länge der präsumptiven Keimanlage für das Plasma bereits 32,5 Teilstriche. Diese Strecke unterscheidet sich von der endgültigen Ausdehnung der Keimanlage nur um 2 Teilstriche (von 32,5—34,5). Die folgende Beschreibung der Verteilung der Furchungskerne wird jedoch zeigen, daß diese besonderen *Plasmaverhältnisse im Keimhautblastem nicht allein für die Ausdehnung der Keimanlage bestimmend sein können*.

c) Unterschiedliche Kernverteilung in der Kernsphäre. In diesem Abschnitt sollen die Vorgänge der Blastodermbildung, soweit sie die Furchungskerne und den gerichteten Verlauf der Furchung betreffen, eingehender dargestellt werden. Immer ist zunächst das *hintere Eidrittel* der

Schauplatz der Kernvorgänge. Richtungskörperabschnürung, Befruchtung (IR) und erste Furchungsteilung (IFa) fanden auf der Grenze des hinteren Eidrittels statt. Ebenso laufen bis zum 6. Teilungsschritt einschließlich alle Teilungen in diesem Eiraum ab. Wie starr der Vorgang der ersten Kernteilungen an den hinteren Drittelaum gebunden ist, bewiesen Messungen über Ausdehnung und Lage der Kernschar vom

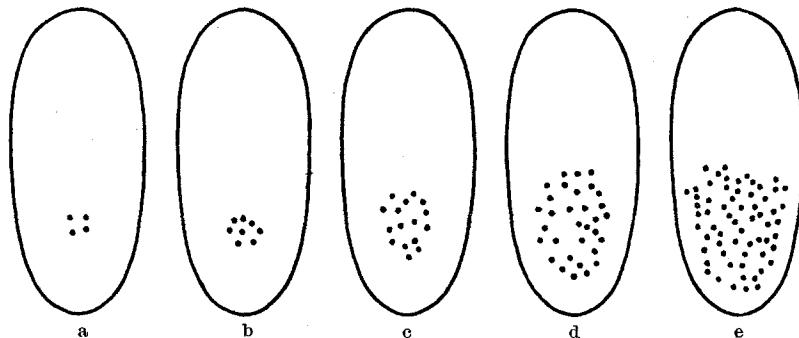


Abb. 6a—f. Furchungsstadien. a—e Thionin. Vergr. 25mal.
a 4-Kernstadium, 8 Stunden, Kerne liegen an der hinteren Drittelpartie; b 8 Kerne an der hinteren Drittelpartie, 9½ Stunden; c 16-Kernstadium, 8 Kerne oberhalb und 8 Kerne unterhalb der Drittelpartie, 11 Stunden; d 32-Kernstadium, davon 16 oberhalb und 16 unterhalb der Drittelpartie, 12 Stunden; e 64-Kernstadium, 32 Kerne oberhalb und 32 unterhalb der Drittelpartie, 13 Stunden; f 64-Kernstadium, 13 Stunden.

Totalpräparat, Hämalaun ungebläut. Vergr. 35mal.

4—64-Kernstadium. Die Ergebnisse sind in Tabelle 6 zusammengestellt: Die Mitte der jeweiligen Kernschar liegt immer der Drittelpartie genähert. Erst vom 64-Kernstadium ab, in dem der Mittelpunkt der Kernschar sich etwas jenseits der vorderen Grenze der ausgezeichneten Zone befindet, beginnen die Kerne sich in der Eilängsrichtung zu verteilen (IFb), aber der vordere Eiteil wird langsamer besiedelt als der hintere. *Die eine Hälfte der Kerne wandert nach vorn, die andere bleibt am ursprünglichen Ort* (s. dazu Abb. 6e und

Tabelle 6. Lage und Ausdehnung der Kernschar.

	I	II	III	IV	V
Anzahl der Kerne	4	8	16	32	64
Durchschnittliche Ausdehnung der Kernschar in %-Teilstichen	8,3	16	20,2	29	41,5
Mittelpunkt der Kernschar durchschnittlich bei %-Teilstichen	26,1	31,4	32,9	31,9	37,5
Durchschnittliches Alter in Stunden	6 ⁴⁰	9 ²⁰	10 ³⁰	11 ³⁵	13 ²⁰
Anzahl der Eier	15	12	18	10	11

7a, b). Wenn die Furchungskerne ungefähr im Alter von 15—16 Stunden sich zur Sphäre ordnen, so ist sie vom Vorderpol weiter entfernt als vom Hinterpol und ventral dem Blastem am stärksten genähert (Tabelle 2). Das gleiche Bild zeigt auch die Zeichnung in Abb. 7a, die die Kernsphäre in Seitenansicht wiedergibt. Nach und nach

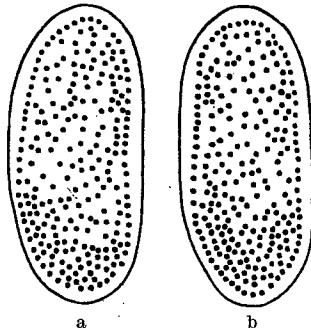


Abb. 7a und b. Stadium der vollendeten Kernsphäre, $16\frac{1}{2}$ Stunden. Vorzeichnung des Keim-anlagegebiete durch dichtere Lagerung der Kerne (im hinteren Drittel des Eis 244, in den vorderen zwei Dritteln 284 Kerne). Thionin. Vergr. 25mal.
a Ansicht von der Seite, b von ventral.

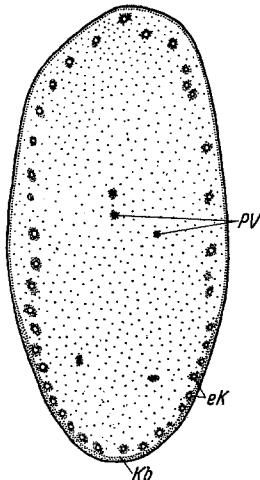


Abb. 8. Frontaler Längsschnitt durch ein $17\frac{1}{2}$ Stunden altes Ei. Beginn der Kerneinwanderung ins Keimbahnblastem zwischen Prozent-Teilstrich 12 und 26. Hämalaun. Schnittzeichnung. Vergr. 48mal.

nähern sich die Kerne dem Vorderpol so, daß die Sphäre überall fast gleichmäßig vom Eirand entfernt ist, und doch bleibt die Ventraleite im hinteren Eiraum ein wenig bevorzugt. Im Stadium der vollendeten Kernsphäre entspricht die zahlenmäßige Verteilung der Kerne dem 64-Kernstadium (Abb. 6e). Die Auszählung am Präparat ergab: im hinteren Eidrittel, im Keim-anlagegebiet, liegen 244 Kerne, im übrigen Teil 284, im ganzen also 528 Kerne; daß die genaue Zahl 512 nicht errechnet wird, kann außer am Zählfehler auch an den schon einsetzenden Teilungen der primären Vitellophagen liegen.

So häufen sich die Kerne am Hinterpol, besetzen aber hier die Oberfläche der Sphäre nicht gleichmäßig, sondern in ganz bestimmter

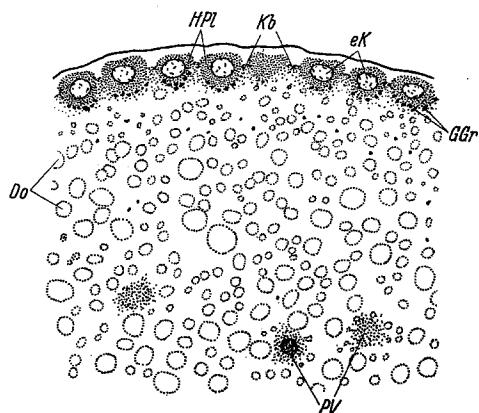


Abb. 9. Kerneinwanderung mit grober Granula. $20\frac{1}{4}$ Stunden. Die grobe Granula ist der dem Eiinneren zugewanderten Seite der einwandernden Kerne dicht angelagert. Hämalaun. Querschnitt. Vergr. 240mal.

Anordnung. Sie geben vollkommen die Form der Keimanlage wieder (Abb. 7), wie sie sich 2—3 Stunden später im Blastodermverband (Abb. 10) darbietet: Die Keimanlage erstreckt sich über das hintere Drittel der Ventralseite, über den Pol und die Seiten und in geringer Ausdehnung auf die Dorsalseite. Die Kopflappenregion ist leicht durch eine mediane Bucht (Abb. 10) angedeutet. Die Bevorzugung dieses hinteren Eiraumes durch die Kerne in dieser Form steht mit der Anordnung des Plasmas in der Primitivstruktur des Eies im Einklang. In Gebieten mit geringem Plasmagehalt sind Bewegungsfähigkeit und Teilungsgeschwindigkeit der Kerne gehemmt. Erst wenn die Kerne im hinteren Raum bis zu einer gewissen Entwicklung gelangt (64-Kernstadium) und mit relativ großen

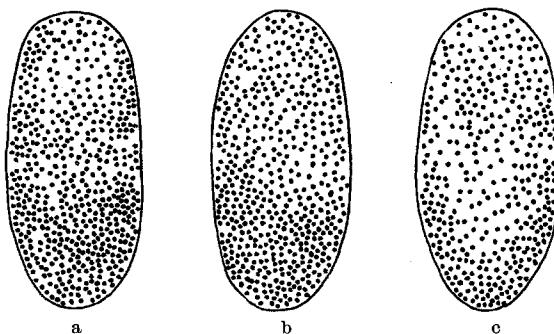


Abb. 10a—c. Stadium der jungen Keimanlage (Blastoderm), 22 Stunden. Totalpräparat. Thionin. Vergr. 25mal. a ventrale, b seitliche, c dorsale Ansicht.

Plasmahöfen ausgestattet sind, vermögen einige von ihnen in den vorderen Eiraum vorzudringen und die (extraembryonale) Eioberfläche zu besetzen. *Das hintere Eidrittel genügt wegen seines Plasmareichtums für die Entwicklung der Hälfte aller Kerne.*

Eine Parallel zu der Abhängigkeit des Furchungsablaufes von der vorhandenen Plasmasubstanz bietet der Vorgang der Reifeteilungen. Er vollzieht sich nicht im gewöhnlichen Eiraum, sondern im Richtungsplasma, einer verstärkten Stelle des Keimhautblastems. Der ganze Reifungsvorgang findet so ungestört in einem in sich abgegrenzten System statt, der Eikern wird in keiner Weise durch Dotterpartikelchen irgendwie gehemmt.

Die strukturelle Anordnung und Mengenverteilung des Plasmas im Ei, die jedenfalls von der Eiablage an festliegt, ist in bestimmtem Maße ausschlaggebend nicht nur für die Lage der Keimanlage, sondern auch für den gerichteten Verlauf der Furchung bei ihrer Bildung.

d) Anordnung der primären Vitellophagensphäre in Beziehung zur Plasmaverteilung im Ei. Die verschiedenen Eibausteine, in diesem Falle Keimanlageblastem, Plasmareticulum, grobe Granula und Kerne, stehen, wie aus dem vorigen Abschnitt deutlich hervorging, in einer einheit-

lichen Beziehung zueinander, die letzten Endes ausschlaggebend für die Dynamik der Kernverteilung ist. Aber mit der Steuerung der Einwanderung der Kerne ins Blastem ist die Bedeutung des Plasma-Dotter-systems für die Entwicklung des Ganzen nicht bedeutungslos geworden. Nach der Bildung der Keimanlage wird durch einen neuen Differenzierungsvorgang, und zwar den der Absonderung der Vitellophagenkerne, eine Kette von Vorgängen ausgelöst, durch die das Dottersystem zum entscheidenden Faktor für die weitere Differenzierung der Keimanlage wird. Im Verlaufe der Furchung ist das Ei im Innern fast vollkommen plasmalos geworden; durch die große Masse des Dotters erscheint es gegenüber früheren Entwicklungsstadien, wo der Dotter noch mit dem starken Reticulum vermischt war, erstarrt. Als Beweis für diese Behauptung sehe ich eine Beobachtung an, die ich sehr oft bei meinen Untersuchungen gemacht habe:

Wird ein Ei bei beginnender Furchung (IFa) angestochen, so tritt der Eiinhalt sehr rasch und äußerst feinkörnig aus, und die einzelnen Partikelchen verteilen sich im Wasser relativ schnell; bei einem Ei im Alter von 20 Stunden (IBa) ist der Effekt ein ganz anderer; der Dotter, der kaum noch mit Plasma untermischt ist, quillt in Form eines breiten Bandes aus der Anstichöffnung heraus und verteilt sich erst eine Weile später im Wasser. Der Unterschied in der Beweglichkeit des Eiinhaltes zu verschiedenen Stunden zeigt sich auch beim Brennungsexperiment. Wird die heiße Nadel des Thermokauters dem einen Eipol aufgesetzt, so zuckt das Ei zusammen und die schwache Grenzfläche zwischen geschädigtem und ungeschädigtem Material wird sichtbar. Diese plötzliche Zuckung ist eine Erregungswelle, die sehr schnell über und durch das Ei läuft. Sie macht sich im jungen Ei, z. B. im Alter von 6 Stunden, viel stärker bemerkbar, und das Herüberlaufen der Welle erfolgt viel schneller als bei einem Ei, dessen Kerne gerade ins Blastem eintreten wollen.

Die Aufgabe der Vitellophagen ist es, den Dotter zu verflüssigen und ihn dadurch geschmeidiger zu machen. Und in der Tat, wenn ein älterer, 26 Stunden entwickelter Keim, in dessen Innerem eine schöne Vitellophagensphäre liegt, gebrannt wird, läuft die Erregungswelle schon wieder deutlicher durch das Ei, wenn auch in geringerem Maße bemerkbar als zur Zeit der Furchung. Die ursprüngliche Leitungsfähigkeit erreicht das Ei nie mehr, weil der Plasmagehalt durch die Tätigkeit der Vitellophagen kaum vermehrt werden dürfte, außerdem vielleicht die Festigkeit des Blastodermverbandes hemmend wirkt.

Wie Abb. 11 a—c an typischer Sphärenbildung mehrerer Eier in verschiedenem Alter deutlich macht, ist die Sphäre unmittelbar nach ihrer Ausbildung dem Eivorderpol stärker genähert als dem Hinterpol, und sie liegt der Dorsalseite näher als der Ventralseite. Ei b der Abb. 11 veranschaulicht die vermehrte Besiedelung des Eiinnern durch primäre Vitellophagen mit zunehmendem Alter; die Umrißlinie der Sphäre wird im Leben immer deutlicher sichtbar. *Ihre Form steht in enger Beziehung zur Materialverteilung im Ei.* Erinnern wir uns daran, daß am Hinterpol und an der Ventralseite des Eies das Reticulum stärker ausgebildet war als auf der Dorsalseite und am Vorderpol, dann können wir feststellen: Die Dotterzellen sammeln sich an den Stellen im Ei, die in den ersten Entwicklungsstunden einen geringeren Plasmagehalt aufzeigten, an denen

zugleich der Dotter am starrsten und unbeweglichsten ist. Etwa in der 30. Entwicklungsstunde gelangen die primären Dotterzellen mehr ins

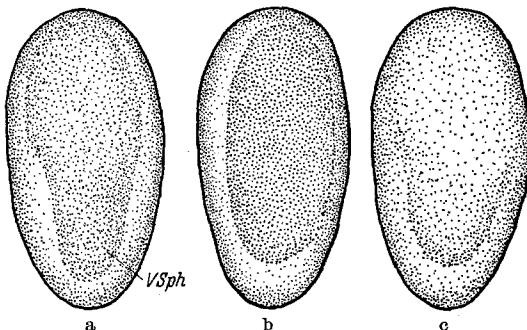


Abb. 11a—c. Primäre Vitellophagensphäre in rechter Seitensicht, nach dem Leben. Vergr. 25mal. Die Vitellophagensphäre liegt im Gebiet größten Dotterreichtums und lässt die ehemals plasmareichen Teile des Eies frei. a $22\frac{1}{2}$ Stunden alt, b 24 Stunden, c $27\frac{1}{2}$ Stunden. Bei Ei c sind die Konturen der Sphäre durch Überlagerung mit sekundären Vitellophagen schon undeutlicher und infolge der Zellvermehrung im Blastoderm auch schwerer zu erkennen.

Zentrum des Eies, während ihre Funktion an der Peripherie von anderen Kernen, den sekundären Vitellophagen, übernommen wird (Abb. 12 und 13).

Dadurch und auch durch vermehrte Zellteilung im Blastoderm werden die Konturen der Sphäre undeutlicher. — Nicht alle Eier zeigen eine so ausgedehnte Vitellophagensphäre wie die abgebildeten, doch lässt

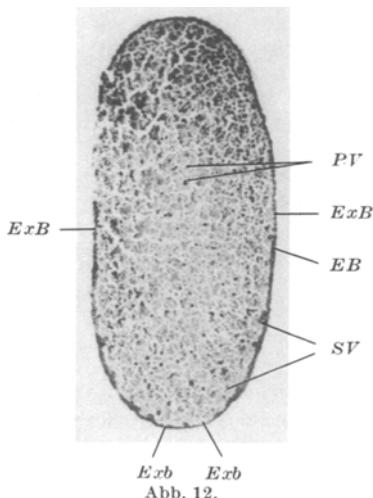


Abb. 12.

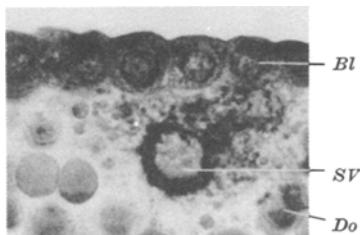


Abb. 13.

Abb. 12. Altes Blastoderm, 35 Stunden. Verstärkte Auswanderung von Gruppen sekundärer Vitellophagen im Gebiet der Keimanlage. Unterschied in der Größe zwischen primären und sekundären Vitellophagen. Frontaler Längsschnitt. Hämalaun. Vergr. 48mal.

Abb. 13. Altes Blastoderm, 37 Stunden. Auflösende Wirkung sekundärer Vitellophagen auf den Dotter; beachte die Kernvergrößerung der ausgetretenen Zelle. Längsschnitt. Hämalaun. Vergr. 360mal.

sich bei allen Eiern als typisch feststellen: *Die dotterreichsten Eiteile werden von den Dotterzellen besiedelt.*

e) Sekundäre Vitellophagenbildung und Dotterkontraktion. Die Bildung der sekundären Vitellophagen ist auf S. 702 genau beschrieben worden (Tabelle 1, Abb. 3 und 12—15). Gleich den primären haben sie die Funktion, Dotter zu verflüssigen. Erstaunlich viele derartiger Zellen werden im Laufe der Blastodermbildung vom Blastodermverband abgegeben, so viele nach HENKINGS Aussage (1892) „wie bei keinem anderen Insekt“. Der größte Teil dieser Zellelemente stammt vom Keimanlagenblastoderm, also von einem Zellbereich, dessen Aufgabe schon in ganz bestimmter Weise umgrenzt werden kann. Es ist wunderbar, zu sehen, wie im Laufe der Entwicklung immer mehr Zellen, unbeschadet der Keimanlage, abgegeben werden: sie dehnt sich trotz allem noch aus.

Der Erfolg der Tätigkeit der sekundären Vitellophagen macht sich bald bemerkbar: die Keimanlage grenzt nicht mehr an grobscholligen Dotter, sondern an äußerst fein zerklüftete Dotterpartikelchen, sie „schwimmt“ auf verflüssigtem Dotter (Abb. 15). Ebenso ist es mit dem späteren Keimstreif. Abgesehen von der peripheren Zellschicht ist der Dotter wieder ein bewegliches System geworden, und sehr bald wird der Erfolg dieses Umformungsprozesses auch äußerlich sichtbar: Mit dem Erscheinen der Primitivdelle oder bald darauf vollzieht das Ei eine plötzliche Kontraktion, die am Hinterpol deutlich sichtbar wird durch Abheben des Eiinhaltes (Abb. 16 c). Es ist dies kein allmählicher Vorgang, denn plötzlich war immer schon der volle Effekt sichtbar, auch wenn zwischen den einzelnen Beobachtungen nur 30 Min. lagen. Durch diese Dotterkontraktion wird das Ei im Durchschnitt um 5% seiner Länge verkürzt (Abb. 3, Tabelle 7). Daß es sich dabei lediglich um eine Kontraktion des Eisystems handelt und nicht um eine Ausweitung der Hüllen, haben genaue Messungen vor und nach Ablauf der Kontraktion

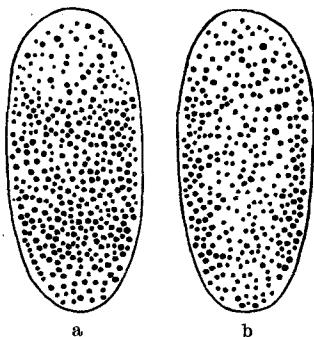


Abb. 14a und b. Verstärkte Abgabe sekundärer Vitellophagen im Keimanlagegebiet. Obwohl nur die sekundären Vitellophagen gezeichnet sind, sind an der Art ihrer Verteilung Form und Ausdehnung der Keimanlage deutlich zu erkennen. 35 Stunden. Totalpräparat, Hämaiaun ungeblaut. Vergr. 25mal. a ventral, b dorsal.

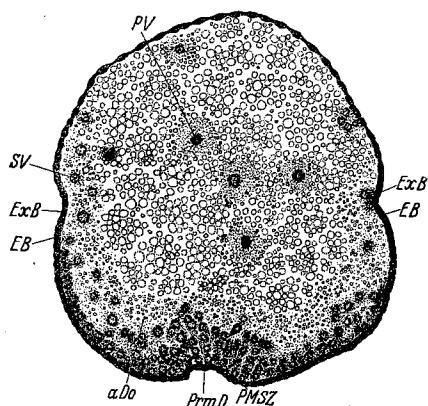


Abb. 15. Querschnitt durch die Primitivdelle, 39 Stunden. Abgabe primärer Mesentodermzellen (beachte den Zellstrom nach beiden Seiten von der Rinne aus). Die Keimanlage schwimmt auf verflüssigtem Dotter. Hämaiaun. Vergr. 67mal.

bewiesen. In den nächsten Stunden lässt die durch die Kontraktion hervorgerufene Spannung ein wenig nach (Tabelle 7, Zeile 2). Auch dieses zeigt wiederum die Elastizität des bearbeiteten Dottersystems. So wird in dieser Zeit, wo die 38—42 Stunden alte Keimanlage sich vom Hinterpol allmählich nach vorn bewegt und auf die Mediane hin zusammenzieht, für den sich bildenden Embryo Raum geschaffen, und die Mesodermbildung kann ganz leicht vonstatten gehen, weil die Keimanlage auf sehr weichem Material ruht. Dem Bewegungsvorgang wird so jeder Widerstand weggeräumt, ähnlich wie beim Reifungsvorgang im Richtungsplasma.

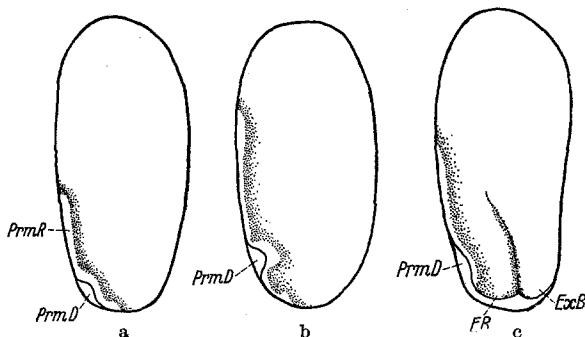


Abb. 16a—c. Die Eier zeigen die unterschiedliche Lage der Primitivdelle, Ausdehnung der Primitivrinne und die verschiedene Menge des Keimmaterials hinter der Primitivdelle. Nach dem Leben gezeichnet, a 43 Stunden, b $41\frac{3}{4}$ Stunden, c 42 Stunden, zeigt die Trennung von extraembryonalem und Amnionmaterial.
Vergr. 25mal.

Die Selbständigkeit dieses Prozesses und damit des Dottersystems im normalen Entwicklungsablauf zeigt der Ausfall einiger Experimente, bei denen es aus Gründen, die später erörtert werden, nicht zur Bildung einer Keimanlage kommen konnte. Die Dotterkontraktion vollzieht sich auch dann, wenn nur der blastodermale Zellzusammenhang gebildet und Dotterfurchung eingeleitet ist, da damit dem Ei die Fähigkeit bleibt, sekundäre Vitellophagen auszubilden.

f) Primäre Mesentodermbildung durch Einwanderung und sekundäre durch Abfaltung. Die Abgabe der primären

Tabelle 7. Dotterkontraktion.

I Alter der Eier in Std.	II Anzahl der gemessenen Eier	III Variationsbreite der Kontraktion des Dottersystems in %-Teilstrichen	IV Mittlere Dotter- kontraktion in %-Teilstrichen
38—40	17	3,1—8	5,0
40—42	15	3 —8	4,5

Mesentodermzellen (genaue Beschreibung s. S. 703) erfolgt erst dann, wenn die sekundären Vitellophagen den Dotter in ausreichendem Maße verflüssigt haben. Die Zellabgabe erfolgt sehr schnell und sehr ausgiebig, und da sie außerdem in der Medianen am stärksten ist, so entsteht von hier aus ein „Zellstrom“, der bald nach beiden Seiten hin abbiegt und die Zellen dem Blastoderm anlagert, um mit den an diesen Stellen ebenfalls ausgewanderten Zellen eine mehrreihige Zellschicht zu bilden. Diese erste Mesodermbildung durch Auswanderung erfasst aber nicht den ganzen Keimstreif gleichzeitig, sondern tritt zuerst am Hinterende

in Erscheinung. Da sich nun die Keimanlage von der Dorsalseite des Eies zurückgezogen hat, so ist die Stelle stärkster Zellabgabe entweder unmittelbar am Hinterpol oder auf der Ventralseite nur wenig entfernt von ihm zu suchen. Während die Absonderung der primären Mesentodermzellen allmählich von hinten nach vorn fortschreitet, beginnt die Keimanlage die Primitivrinne auszubilden. Sie nimmt ebenfalls am Hinterende der Keimanlage (vgl. Abb. 15) ihren Ursprung, von der Primitivdelle aus sich nach vorn ausdehnend. *Hinten ist die Primitivrinne am tiefsten, nach vorn wird sie immer flacher; auch der Verschluß der Rinne erfolgt von hinten nach vorn (Abb. 17 a—c).*

g) Kontraktion des Keimstreifs zum festliegenden Vorderende hin und Ausbreitung der Segmentierung und Organsonderung vom Differenzierungszentrum im Thoraxaus. Während die beiden Vorgänge der Mesodermbildung, der der Einwanderung und der der Abfaltung, von hinten nach vorn fortschreiten und in jedem Keimteil hintereinander ablaufen, *kontrahiert sich der Keimstreif ganz allmählich (in der Zeit von 38—48 Stunden) zum festliegenden Vorderende hin* (s. Abb. 3). Nun scheint ein neuer Differenzierungsmodus einzusetzen, dessen Ursprungsort nicht mehr das Hinterende ist, wie bei der Mesodermbildung: Die Differenzierungsvorgänge breiten sich von dem vorderen präsumptiven *Thoraxgebiet* aus (s. die Zeichnung auf Abb. 3 und Abb. 19). Die erste Segmentierung tritt schon im Stadium II b (Tabelle 1) dort auf und greift in den Phasen II c und III a auf Kopf und Thorax über. Die Extremitäten werden in der gleichen Reihenfolge angelegt; ebenso erscheinen Tracheen und Ganglien zuerst in den Brust-, dann in den Schwanzsegmenten.

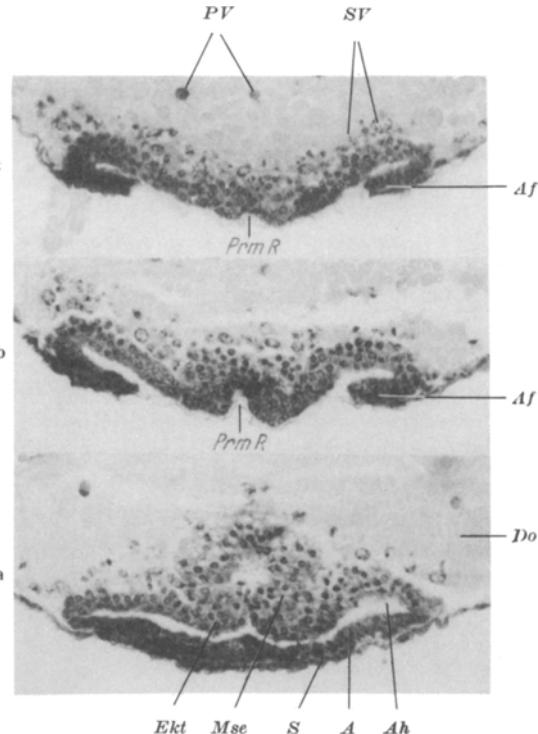


Abb. 17 a—c. Verschluß der Primitivrinne von hinten nach vorn fortschreitend, 46 Stunden. Querschnitt Hämalaun. Vergr. 160mal. a Hinterende des Keimstreifs, Amnion geschlossen, ebenso die Primitivrinne. b Mitte des Keimstreifs, seitlich Amnionfalten, bedecken den Keim noch nicht, Primitivrinne noch offen. c wie b, nur Primitivrinne noch flacher.

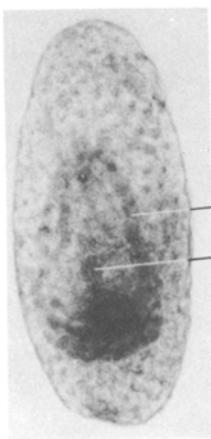


Abb. 18.

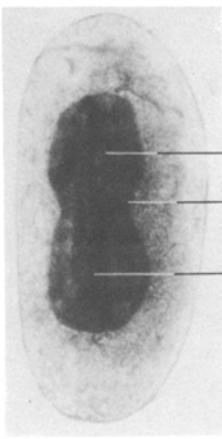


Abb. 19.



Abb. 20.

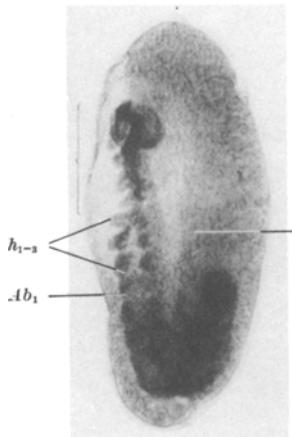


Abb. 21.

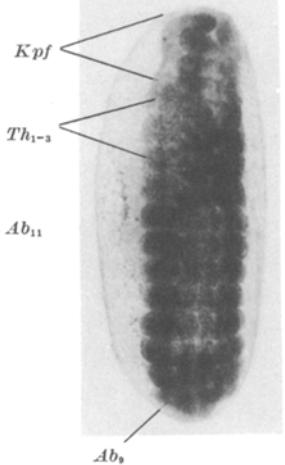


Abb. 22.

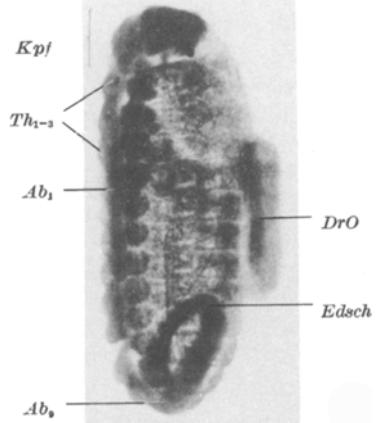


Abb. 23.

Abb. 18. Hintere und seitliche Amnionfalten schieben sich über den Keim. Primitivrinne ist fast bis zum Ende der Keimanlage zu verfolgen, 44 Stunden. Totalpräparat, Thionin.

Abb. 19. Stadium des vollendeten Keimstreifs, 49 Stunden. Amnionfenster im vorderen Drittel des Keimstreifs. Totalpräparat, Thionin.

Abb. 20. Auswachsender Keimstreif, 57 Stunden. Deutliche Segmentierung, die vom Thorax schon auf Kopfteil und Abdomen übergegriffen hat. Totalpräparat, Thionin.

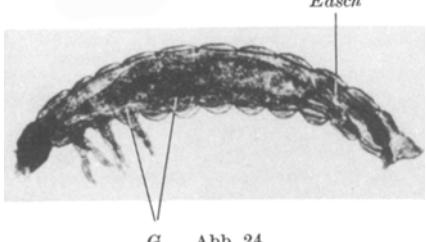


Abb. 24.

Abb. 21. Hinterende des Embryo um den Hinterpol geschlagen, $3\frac{1}{2}$ Tage. Embryo durchsegmentiert. 11 Abdomensegmente. Totalpräparat. Thionin.

Abb. 22. Stadium des verkürzten Embryo, $5\frac{1}{4}$ Tage. Segmentreduktion auf 9 Abdomensegmente. Totalpräparat. Thionin.

Abb. 23. Embryo mit Dorsalorgan, $5\frac{1}{2}$ Tage. Seitensicht. Kopfkapsel geschlossen. Stigmen deutlich erkennbar. Beachte die Enddarmschlange. Totalpräparat. Thionin.

Abb. 18—23. Vergr. 35mal.

Abb. 24. Geschlüpfte Larve. Totalpräparat. Thionin. Vergr. 7mal.

Ein kurzer Rückblick auf die Embryonalentwicklung zeigt nun, daß in frühen Stadien (IIR, IF, IBa) sich das hintere Eidrittel als Keimanlagegebiet vom übrigen Ei unterscheidet: Es ist ausgezeichnet durch eine bestimmte Anordnung von Dotter und Plasma (s. S. 707) und dadurch bedingte Verteilung der Kerne auf die Kernsphäre (Abb. 7 und Tabelle I, IFc), ferner durch die Anwesenheit bestimmt geformten Plasmas und einer entsprechenden Affinität des Keimanlageblastems zu Hämalaun. Das Hinterpolgebiet des Eies mit einem angrenzenden Teil der Ventralseite zeichnet durch seine Struktur in ganz bestimmter Weise die Entwicklungsgeschichte für die Keimanlage vor. Nach der Art der Kerneinwanderung in die präsumptive Keimanlage konnte sogar wahrscheinlich gemacht werden, daß innerhalb dieses Gebietes am Hinterpol eine gleiche Differenzierungsrichtung gilt, wie sie später an der sich segmentierenden Keimanlage aufgewiesen wurde. Es war aber nicht möglich, wie dort die Gegend zwischen Kiefer und Thorax, so auch hier einen ganz bestimmten Punkt als morphologisches Differenzierungszentrum festzulegen (vgl. S. 701), von dem aus zuerst allerdings nur die von hinten nach vorn gerichtete Einwanderungsfolge für die Kerne beobachtet werden konnte.

Stellt man jedoch die Länge der Keimanlage unmittelbar nach der Einwanderung der Kerne ins Blastem fest, so ergeben sich (Abb. 10) etwa 66 Teilstriche, d. h. fast die gleiche Länge, die die vollendete Keimanlage nach der Wanderung auf die Ventralseite zeigt. Im Stadium des vollendeten Keimstreifs erscheint das thorakale Differenzierungszentrum etwa 22,4 Teilstriche vom Vorderende des Keimstreifs entfernt (s. Tabelle 8), so daß ein entsprechender Ort im frühen Stadium etwa

Tabelle 8. Lage des thorakalen Differenzierungszentrums im Stadium des vollendeten Keimstreifs. (Gemessen an 9 Eiern.)

	Mittelwert	Variationsbreite
Länge des Keimstreifs in Teilstrichen	52,5	48,4—60,0
Mitte der segmentierten Zone:		
a) vom Hinterpol gemessen in Teilstrichen	51,3	42,7—54,9
b) vom Vorderende des Keimstreifs gemessen in Teilstrichen	22,4	16,1—28,4
Länge der segmentierten Zone in Teilstrichen	12,4	3,8—18,0
Mitte der segmentierten Zone vom Vorderende des Keimstreifs gemessen in % der Keimstreiflänge	43	33—49
Länge der segmentierten Zone in % der Keimstreiflänge	24	7,5—31

bei Teilstrich 12 zu suchen wäre: Da der Keimstreif inzwischen bestimmt nicht gewachsen ist, sich sogar verkürzt hat, ist eine derartige Übertragung der Längenverhältnisse noch sinnvoll. Es ist weiteren

Untersuchungen vorbehalten, festzustellen, ob innerhalb des hellen Polfeldes an dieser Stelle ein strukturell hervorragender Punkt liegt, an dem notwendigerweise, wie SCHNETTER das für das Bienenei zeigen konnte, die Differenzierung der Keimanlage beginnen muß, und an dem später die Primitivrinne als Primitivdelle entsteht. Diese Eindellung wurde als Folge einer Kontraktionsbewegung des Dottersystems aufgefaßt, die z. B. im Bienenei an gleicher Stelle anhebt, an der das morphologische Differenzierungszentrum sich befindet. Da der Bienenkeim vom Beginn seiner Differenzierung bis zur Mesodermbildung keinerlei Bewegungen macht, laufen die ersten Differenzierungen wie die Mesodermbildung in gleicher Richtung vom Differenzierungszentrum nach vorn und hinten. Indem aber die *Tenebrio*-Keimanlage zwischen den ersten Differenzierungen (Blastodermbildung) und der Mesodermbildung vom Pol aus sich nach vorn bewegt, und so ihre Lage relativ zum Dottersystem mit seinem ausgezeichneten Punkt ändert, kann es geschehen, daß die ersten ektodermalen Differenzierungen, wie auch alle folgenden vom Dottersystem unabhängigen, vom Thorax ausgehen, die mesodermalen aber vom Hinterende des Keimes nach vorn fortschreiten, da ja nunmehr dieses über dem Differenzierungszentrum des Dottersystems liegt.

IV. Physiologische Untersuchungen.

A. Gliederung der Versuchsergebnisse.

Für das *Tenebrio*-Ei ist die Brennung mit einem Thermokauter (vgl. S. 692f.) die geeignete Methode, um Eibereiche aus dem Entwicklungs geschehen des Eiganzen auszuschalten, und aus dem Entwicklungs ergebnis des überlebenden Teiles auf die Art der Entwicklungsfaktoren im abgetöteten Teil zu schließen. Indem man außerdem die Wandlung der Regulationsfähigkeit in den verschiedenen Eiregionen während der Entwicklung betrachtet, läßt sich die Frage untersuchen, wie sich die einzelnen Strukturen, insbesondere die Anordnung zum Differenzierungszentrum, physiologisch auswirken.

Die Abkugelung des gebrannten Materials und des Resteies, die auf S. 692f. beschrieben wurde, wird bei 22,5°C nach Ablauf von 6 Stunden, in Zimmertemperatur von etwa 17°C erst nach 10—12 Stunden beendet. Mit diesem Verschluß der freien Wundränder ist die Heilung relativ schnell, noch im Blastemstadium, bzw. Blastodermstadium erfolgt. Um sicher zu sein, daß das geschädigte Material, das ja nicht aus dem Ei entfernt werden kann, nicht an den Veränderungen, die am lebenden Teil des gebrannten Eies festgestellt wurden, schuld ist, wurden nur solche Eier weiter beobachtet, die nach vollendeter Abkugelung keinen Kontakt mehr zwischen lebendem und totem Material aufwiesen. Kommt im Laufe der Entwicklung dennoch eine Berührung zwischen Restei und Brennstelle zustande, so geht das Ei unter den gleichen Erscheinungen wie eines mit unscharfer Brenngrenze ein.

Als Beispiel dafür bringe ich Experiment *Bg. 5*: Die Defekthöhe betrug in dem 29 Stunden altem Ei 21,6% Teilstriche. Das gebrannte Material war nach 4 Stunden vollkommen abgekugelt und zeigte auch noch 24 Stunden später keine Berührung mit dem Restei. Am 2. Tage aber kam die Brennstelle mit dem Restei in breiter Fläche in Berührung; außerdem zeigt sie seitlich einen Riß. Infolgedessen wurde das ursprünglich gesunde Restei stark angegriffen: Opakes und vakuoliges Aussehen des Dotters sind dafür charakteristisch, die Keimanlage erschien ebenfalls nicht ganz normal. Eine relativ deutlich neue Grenze hatte sich zwischen „kranker“ und „gesunder“ Eisubstanz gebildet, die ungefähr bei Teilstrich 36 lag. Am nächsten

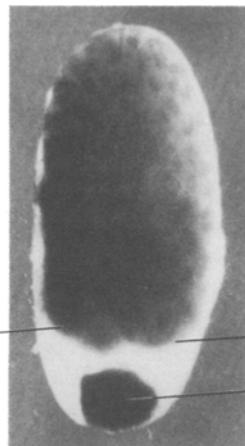


Abb. 25.



Abb. 26.



Abb. 27.

Abb. 25. Exp. *BD₁₈a*, 6 Stunden, 17 %. Das Ei zeigt gut isolierten Brennfehler, und die Sonderung von extraembryonalem und Amnionmaterial. Nach dem Leben. Vergr. 35mal.
 Abb. 26. Exp. *Bg 5*, 29 Stunden, 21,6 %. Am Hinterpol Brennstelle mit abgetöteter Eisubstanz, in der die primäre Vitellophagensphäre noch zu erkennen ist. Restei durch Ausfluß der Brennstelle krank geworden. Dotter vakuolig, ohne Struktur. Hämalaun. Vergr. 35 mal.
 Abb. 27. Exp. *BA 29*, 7 Stunden, 10,5 %. Im vorderen Drittel Teilemanlage, vom Amnion umhüllt, Dotter sehr gut gefurcht. Brennstelle deutlich als abgetötet erkennbar. Hämalaun. Vergr. 35mal.

Tage hatte sich auch diese verwischt, das Ei war nahezu zerfallen. Es wurde fixiert und geschnitten. Auf Abb. 26 ist die ursprüngliche tadellose Abgrenzung des Brennfehlers deutlich zu erkennen. Das Blastoderm hat sich um das isolierte Material geschlossen, in dessen oberen Teil noch der Rest der Vitellophagensphäre liegt. Rechts seitlich befindet sich der Riß, durch den Material nach außen zwischen Eihülle und Restei trat. Der vollkommen veränderte Dotter mit den großen Hohlräumen ist im hinteren Teil weit mehr zersetzt als im vorderen. Der Keim zeigt starke Zerfallserscheinungen.

Nur diejenigen Eier überstanden das Experiment, bei denen der überlebende von dem toten Eiteil völlig isoliert war, so wie es Abb. 25 vom lebenden Ei und Abb. 27 auf einem Schnittpräparat zeigen. Das letztere, Experiment *BA₂₉*, kann als eine Kontrolle zu sämtlichen Brennungsversuchen in frühen Stadien gelten, da nur ähnlich gut gelungene Brennungen zur weiteren Analyse benutzt wurden: Die Brennung

erfolgte im Alter von 7 Stunden, die Defekthöhe betrug 10,5% Teilstriche, die Fixierung erfolgte 2 Tage später. Am Hinterpol unterscheidet sich das gebrannte Material deutlich vom ungeschädigten; der Dotter des Resteies aber hat sich in gleicher Weise wie in einem normalen Ei gefurcht, und der winzige Teilembryo ist genau so von einem Amnion umgeben wie ein normaler. So kann bei methodisch einwandfreier Ausführung des Experiments niemals von einer Allgemeinschädigung des Keimes durch den Thermokauter gesprochen werden.

Experimentiert wurde im Alter von 3—40 Stunden, bis zum Stadium der vollendeten Keimanlage einschließlich. Alle Ergebnisse der Experimente wurden in ein Koordinatennetz eingetragen (Abb. 28), dessen Abszisse das Alter der Eier in Stunden, und dessen Ordinate die Defekthöhe, in Teilstrichen vom Hinterpol aus gemessen, angab. Diese Art der Darstellung vermittelt am anschaulichsten, wie das Ei bei unterschiedlicher Brennhöhe in verschiedenem Alter auf den Eingriff reagiert, und sie zeigt dabei die große Variabilität in bezug auf alle Versuchsergebnisse, weil die Tabelle in keiner Weise in Hinblick auf eine bestimmte Fragestellung korrigiert ist.

Da die Eier in gewissen Altersklassen bei annähernd gleichem Defekt auch annähernd gleichartig reagieren, konnten die Versuche aus bestimmten Zeiträumen, die sich durch besondere Entwicklungsergebnisse auszeichneten, zu *Versuchsklassen* zusammengefaßt werden. Experimente zwischen der 3. und 8. Stunde von der Reifung (IR) bis einschließlich der beiden ersten Furchungsteilungen sind als 1. Versuchsklasse mit der Bezeichnung 3—8 vereinigt. Ebenso werden die folgenden Klassen symbolisch so bezeichnet, daß man den Entwicklungszeitraum, den sie einschließen, ablesen kann. Dadurch ist es ohne weiteres möglich, den Entwicklungszustand beim Experiment aus Tabelle 1 und Abb. 3 festzustellen. Die 2. Versuchsklasse 8—14 umfaßt im wesentlichen IFa, die Ausbildung der Kernschar an der hinteren Drittelpunkte. In die nächste Klasse 14—18 fällt die Besiedelung des ganzen Eiraumes mit Kernen und die Ausbildung der Kernsphäre (IFb, IFc). Die 4. Klasse 18—22 entspricht der Einwanderung der Kerne ins Keimhautblastem. Versuchsklasse 22—26 umgreift die Versuche kurz nach dem Sichtbarwerden der Keimanlage zur Zeit beginnender Zellvermehrung. Klasse 26—31 ist durch den Beginn der Wanderung der Keimanlage auf die Ventralseite des Eies gekennzeichnet, während Klasse 31—35 mit der endgültigen Lage der Keimanlage schließt; beide umfassen Phase IBb. Die letzte Versuchsklasse 35—40 entspricht der Phase IBc und reicht bis zum Sichtbarwerden der Mesodermbildung.

Bei sämtlichen Isolierungsversuchen ließen sich im wesentlichen drei Ergebnisse unterscheiden: 1. Die Resteier entwickelten sich zu vollkommen normalen Embryonen. 2. Es wurden Embryonen mit den verschiedenartigsten Defekten ausgebildet. 3. Die Eier zeigten überhaupt keine Differenzierung, obwohl die isolierten Teile mehrere Tage hindurch einen gesunden Eindruck machten.

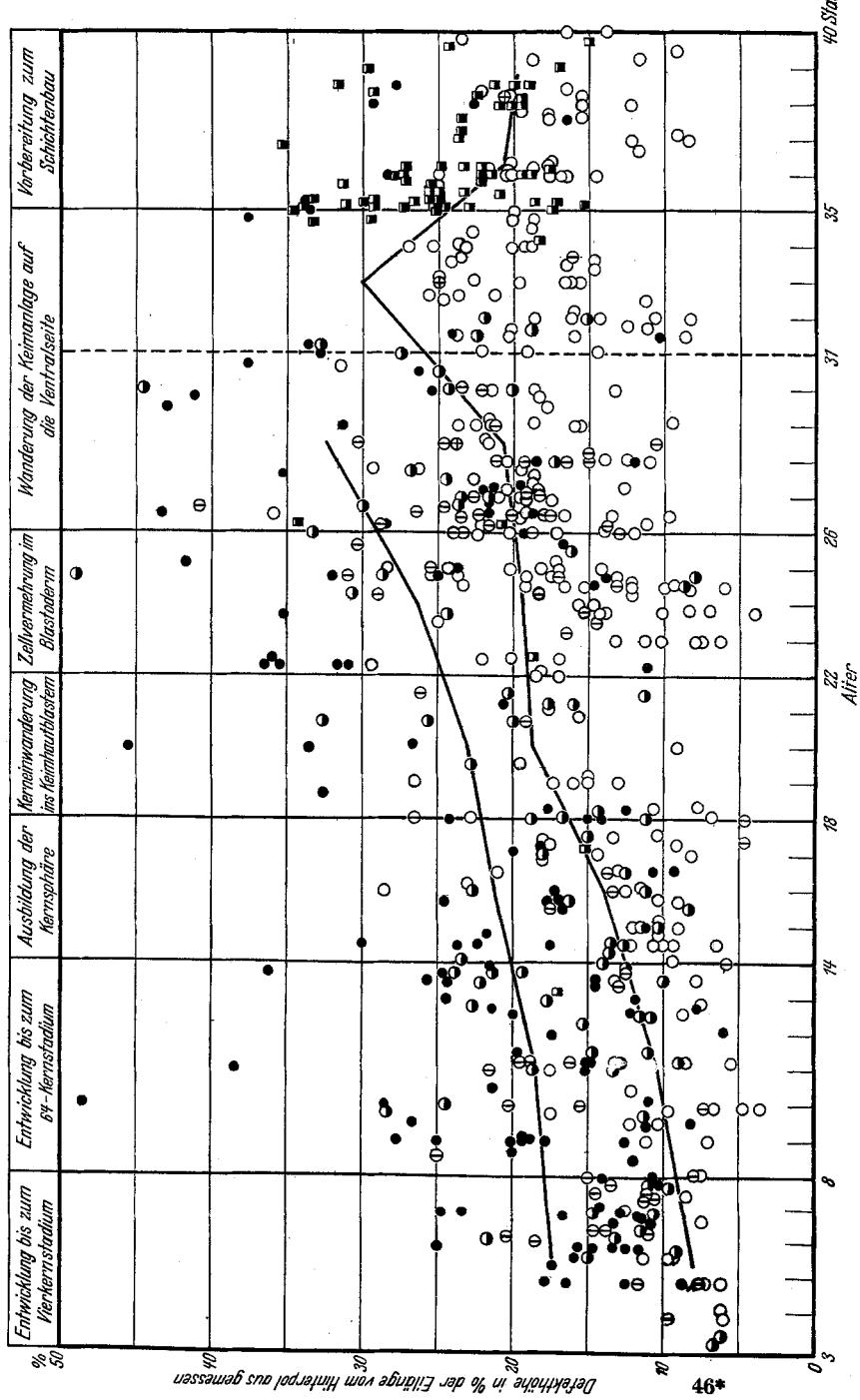


Abb. 28. Übersicht über die Ergebnisse der Hinterpolbrennungen. Abszisse: Alter in Stunden. Ordinate: Defekthöhe in Prozenten der Eihänge. Die verschiedenen Entwicklungsergebnisse sind durch folgende Symbole gekennzeichnet: ○ Normale, ● Undifferenzierte, □ Köpfe und Kopffragmente, ■ Abdomendefekte (□ Abdomen fehlt ganz), ◊ Kopf-Thorax mit Anhängen, ◇ Kopffragmente, ▽ Kopf, Kopf-Thorax mit Anhängen, ◊ Kopf-Abdomen fragment, △ Kopf-Abdomen fragment, ○· Kopf-Abdomen fragment bei sonst normalen Embryonen.

Diese drei Ergebnisse sollen nacheinander in ihrer Abhängigkeit von der Brennhöhe betrachtet und nach den abgegrenzten Versuchsklassen zusammengefaßt und verglichen werden. Zunächst ist die Beziehung des Resultats zur Brennhöhe für die verschiedenen in Abb. 28 aufgezeichneten Versuchsergebnisse dargestellt, indem sie durch Kurven gegeneinander abgegrenzt wurden: Jede Kurve zeigt an, bei welcher Brennhöhe ein Ergebnis in ein anderes übergeht; so verbindet die Kurve I, Abb. 49a (untere Kurve auf Abb. 28) die Brennhöhen, unterhalb derer im Mittel mehr als 50% Normale entstanden, oberhalb derer die Keime zu mehr als 50% defekt wurden oder

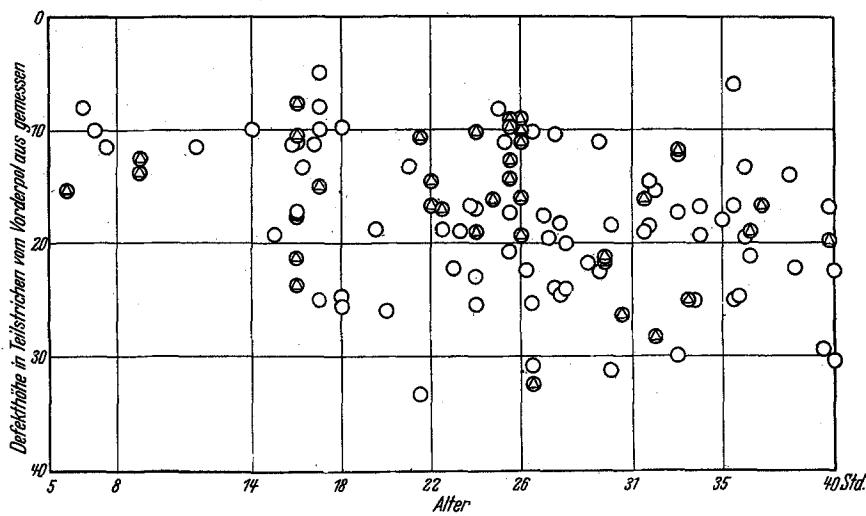


Abb. 29. Übersicht über die Ergebnisse der Vorderpolbrennungen. Abszisse: Alter in Stunden. Ordinate: Defekthöhe in Prozenten der Eilänge. Es entwickelten sich nur normale Embryonen (○), soweit sie zum Schlüpfen kamen, sind sie durch (◎) bezeichnet. Von 109 Embryonen schlüpften 36 (33 %).

sich gar nicht differenzierten. Jeder Punkt der Kurve bezeichnet die Brennhöhe unter- und oberhalb welcher der prozentuale Anteil der beiden Ergebnisse $\frac{(\text{Undifferenzierte} + \text{Defekte})}{\text{Normale}}$ gleich ist. Entsprechend sind die übrigen Kurven zu lesen. Kurve II, Abb. 49a (obere Kurve auf Abb. 28) scheidet Undifferenzierte gegen Defekte und Normale: $\frac{(\text{Undifferenzierte})}{(\text{Normale} + \text{Defekte})}$. Kurve IV, Abb. 49b gibt die Grenze zwischen undifferenzierten und defekten Keimen an $\frac{(\text{Undifferenziert})}{\text{Defekt}}$. Kurve III, Abb. 49b scheidet defekte von normalen Embryonen $\frac{\text{Defekt}}{\text{Normal}}$. Kurve V, Abb. 49a zieht die Grenze zwischen den beiden Räumen, in denen einerseits fast ausschließlich Normale und andererseits Undifferen-

zierte entstehen; die Defektbildungen sind dabei nicht berücksichtigt (Undifferenzierte
Normale). Die Kurven I und II, Abb. 49 bzw. 28 sind auch in die Abb. 3 eingezeichnet.

B. Beschreibung der entwickelten Keime.

a) *Normale Embryonen*. Alle *Brennungen am Vorderpol* (vgl. Abb. 29) zeigen das gleiche Ergebnis: Nach Ausschaltung bis zu 30% entwickelten sich immer nur normale Embryonen, von denen ein Drittel zum Schlüpfen kam. Obwohl ich mich bemühte, in allen Stadien recht große Eiteile abzutöten, entstanden nicht einmal geringste Defekte. Dieses Ergebnis war zu erwarten, da selbst in der Versuchsklasse 35—40 die Keim-anlage nicht den Teilstrich 70 erreicht.

Tabelle 9. Vollkommene Durchschnürung bei Teilstrich 60—74.
In Ergänzung zu den Vorderpolbrennungen.

Nr.	Alter in Std.	Lage der Schnur bei Teilstrich	Entwicklungs- zustand zur Zeit des Experimentes	Entwicklungsergebnis
S 23 b	21	64	Fast ge- schlossener Zellyverband	Vor der Schnur: extraembryonale Ent- wicklung. Hinter der Schnur: Nach 1½ Tagen Keimstreifbildung. Nach 2 Tagen be- ginnende Segmentierung. Am 4. Tage Embryo normal. Am 8. Tage <i>Rücken- schluß</i>
S 10 ₃ a	26	65	Junges Blastoderm	Vor der Schnur: extraembryonale Ent- wicklung. Hinter der Schnur: Nach 1 Tag Keim- streif von normalem Aussehen. Am 2. Tag, Keimstreif wächst aus. Am 3. Tag, Keim vollständig segmentiert. Am 4. Tag, Embryo beginnt den Dotter zu umwachsen (s. Zeichnung Abb. 30). <i>Embryo normal</i> . 5.—7. Tag, Entwicklun- g sistiert. Am 8. Tag eingegangen
S 17 a	18	67	Kerne sind am Hinterpol schon ein- gewandert	Vor der Schnur: Eisubstanz blieb bis zum Schlüpfen des Embryo erhalten. Hinter der Schnur: Am 1. Tag Keim- streif, dessen Vorderende an der Schnur liegt. Am 3. Tag Embryo segmentiert, Extremitäten wachsen aus. Am 12. Tag <i>schlüpft ein normaler, etwas kleiner Em- bryo</i>
S 20 c	16½	70	Kernsphäre	Vor der Schnur: extraembryonale Ent- wicklung. Hinter der Schnur: Am 1. Tag Keim- streifbildung. Am 8. Tag <i>Rückenschluß</i> , <i>Embryo normal</i> . Am 12. Tag Ventral- krümmung des Embryo. Eingegangen.

Damit stimmen die Ergebnisse von vier Schnürungsexperimenten (vollständige Durchschnürung zwischen Teilstrich 64—70) überein. Es entwickelten sich normale Embryonen, von denen einer sogar zum Schlüpfen kam, die anderen erreichten zumindest das Stadium der Segmentreduktion (Abb. 30 und Tabelle 9).

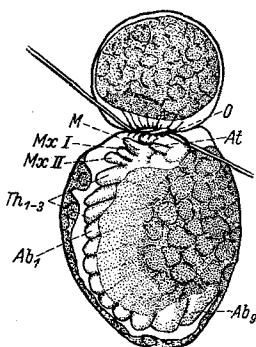


Abb. 30. Exp. S 10 3a. Vollkommene Durchschnürung bei Teilstrich 65, 26 Stunden. Vor der Schnur extraembryonale Entwicklung; hinter der Schnur normaler Embryo (Segmentreduktion). Nach dem Leben. Vergr. 30mal.

Hinterpolbrennungen geben in den einzelnen Versuchsklassen nur dann normale Embryonen, wenn sie eine gewisse Höhe nicht überschreiten. Dies veranschaulicht Abb. 28 und die daraus entnommene Grenzkurve Abb. 49a I. Ein Beispiel für ein normales Entwicklungsergebnis ist der Embryo *BH*₁₉ (Abb. 31; vgl. Abb. 22). Die genauen Daten für Größe der Ausschaltung und Entwicklungsstadium zur Zeit des Experiments sind hier und in den folgenden Fällen der Abbildungsbeschreibung zugefügt.

Aufs Ganze gesehen sind ungefähr 50% der normal entwickelten Embryonen schlupffähig, weitere 20% erreichen das Stadium des vollendeten Rückenschlusses, der Rest kommt meist bis zum Stadium der Segmentreduktion. Da nun von 125 ungebrannten Eiern, die in gleicher Weise wie die Experimente unter Wasser aufgezogen wurden, auch nur 53,6% schlüpften, 32% nach vollendetem Rückenschluß eingingen und 14,4% das Stadium der Segmentreduktion erreichten, so können auch die aus diesen Experimenten hervorgehenden Embryonen, auch wenn sie nicht immer schlupffähig waren, durchaus als normale bezeichnet werden.

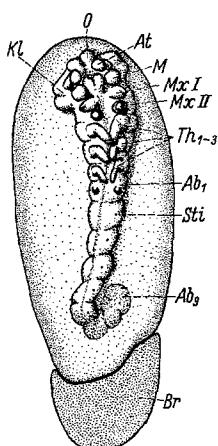


Abb. 31. Exp. *BH* 19, 34 Stunden, 25,3%. Sechs Tage nach dem Experiment normaler Embryo auf dem Stadium der Segmentreduktion. Thionin. Vergr. 30mal.

Auf die S. 724 beschriebene Weise wurde aus Abb. 28 Kurve I 49a gewonnen. Sie zeigt an, wie groß im Mittel der Brenndefekt sein darf, damit noch normale Embryonen entstehen und keine defekten. In den ersten Versuchsstadien ist die Fähigkeit des am Hinterpol gebrannten Eies, einen Normalen zu bilden, gering; die Grenzlinie liegt schon bei Teilstrich 8,1. In den nächsten Versuchsstadien bis einschließlich zur Blastodermbildung (22—26) steigt sie fast gleichmäßig auf 19,3. Während die Keimanlage endgültig auf die Ventralseite wandert (Klasse 26—31 bis Klasse 31—35), steigt die Kurve steil bis Prozent-Teilstrich 30 an. Hier werden, soweit Material erbracht werden konnte, ausschließlich Normale gebildet. Dann

aber sinkt diese Fähigkeit plötzlich ab; beim 36—40 Stunden alten Keim liegt die Grenze bei 20,6 und 19,8. In diesem Stadium trifft die Keimanlage die ersten Vorbereitungen zum Schichtenbau. Die Diskussion dieser Kurve erfolgt später.

b) Defekte Embryonen der Klassen 3—8 bis 26—31. Mittelgroße Poldefekte ergeben in fast allen Stadien defekte Embryonen. Wie eine vergleichende Betrachtung der verschiedensten Defekte zeigt (Abb. 28), sind bis zur Wanderung der Keimanlage (einschließlich des Versuchsstadiums 26—31) fast durchweg gleichartige Defekte entstanden. Ich will mit denjenigen Fällen, die durch Mindestentwicklung embryonaler Teile charakterisiert sind, die Besprechung beginnen. Dazu gehören vollständige Köpfe mit Kopfkapsel, Antennen und allen Mundextremitäten und unvollständige Köpfe, denen zumeist ein Teil der Maxillen fehlt. Bei Ausfall der Mandibeln oder größerer Bezirke des Kopfes liegen nur noch „Kopffragmente“ vor, deren Teile nicht mehr zu einem Normalkopf in Beziehung zu setzen sind und sich daher kaum bestimmen lassen.

1. Köpfe, unvollständige Köpfe und Kopffragmente. BA₁₃ ist ein Experiment aus der Versuchsklasse 3—8 (Abb. 32); im Alter von $5\frac{3}{4}$ Stunden setzte ich dem Ei einen Poldefekt von 15% Höhe. Zu dieser Zeit konnte höchstens das 4-Kernstadium erreicht sein (vgl. dazu Abb. 6a und Tabelle 6). Durch das Experiment wurde dem Restei die Hauptmenge des am Hinterpol gesammelten Plasmas entzogen, die Kerne dagegen wurden von der Brennung nicht getroffen, da sie in so früher Entwicklungszeit wesentlich höher im Ei gelagert sind (Tabelle 6). Nach 3 Stunden war die Brennstelle vollständig vom Restei isoliert und trat auch in den weiteren Entwicklungstagen nicht mehr mit ihm in Berührung. Die Keimstreifbildung und Bewegung war, wie in den meisten anderen Fällen mit sehr starker Defektbildung, der Beobachtung entzogen, da eine weit stärkere Dotterkontraktion als im ungeschädigten Ei einsetzte. Sie fand nicht nur am Hinterpol, sondern auch am Vorderpol statt, in ganz besonderem Maße aber an der Ventralseite, an der normalerweise ein ganzer Embryo liegen sollte. Es entstand so eine Eindellung, deren seitliche Wände die Sicht hindern. Daher konnte ich erst am 4. Tage nach der Brennung am Grunde dieser Delle embryonales Gewebe in Gestalt von drei Segmenten wahrnehmen, das sich am 7. Tage mit Sicherheit als normale Kopfkapsel mit Antennen, Mandibeln und Maxillen bestimmen ließ. Am 9. Tage nach dem Experiment mußte ich den Keim fixieren (Abb. 32). Ganz allgemein haben solche Defektkeime nur beschränkte Lebensfähigkeit, meist zerfällt plötzlich der Dotter und der Keim geht zugrunde. Vermutlich ist diese Degeneration des

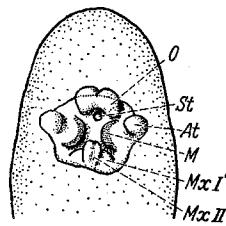


Abb. 32.
Exp. BA₁₃, $5\frac{3}{4}$ Stunden,
15 %. Entwicklung eines
Kopfes. Thionin.
Vergr. 30mal.

Dotters dadurch bedingt, daß er unter den im Experiment geschaffenen anormalen Verhältnissen bei einem Rückenschluß niemals von embryonalem Gewebe umgeben werden kann.

Keim *BD*₁₈ (Abb. 33) zeigte bei einer Ausschaltung von 11,6% im Alter von 12 $\frac{1}{2}$ Stunden bis zum 3. Tage nach dem Experiment eine Entwicklung, wie sie sonst nur einem normalem Keim zukommt. Ich erwartete keine Defektbildung, weil der Keimstreif — mit dem einzigen Unterschiede, daß er ganz am Hinterpol des Resteies lag — in Größe und Form dem eines normalen glich. Auch in diesem Fall ist, wenn man Tabelle 6 zum Vergleich heranzieht, sicher kaum ein Kern des 32- bzw. des 64-Kernstadiums abgetötet worden, nur wiederum der

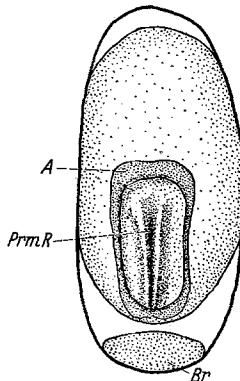


Abb. 33 a.

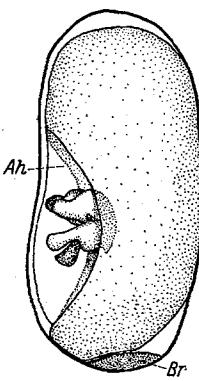


Abb. 33 b.

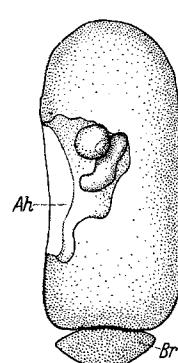


Abb. 34.

Abb. 33a und b. Exp. *BD*₁₈, 12 $\frac{1}{2}$ Stunden, 11,6 %. a zeigt das gebräunte Ei 3 Tage nach dem Experiment mit einem normal gebildeten Keimstreif, der dem Hinterende des Resteies sehr genähert ist. Dotterkontraktion am Vorderpol erkennbar. b 8 Tage nach dem Experiment: Kopfkapsel mit Antennen und Mandibeln. Nach dem Leben. Vergr. 30mal.

Abb. 34. Exp. *BE*₂₃, 14 $\frac{1}{2}$ Stunden, 13,6 %. 4 Tage nach dem Experiment fixiert: Rudimentäre Kopfkapsel mit Oberlippe (?). Thionin. Vergr. 30mal.

plasmareichste Teil des Eies. Dotterkontraktion fand am Vorder- wie am Hinterpol statt. Vom 5. Tage an ließ sich die Bildung eines großen Teilkopfes feststellen: Eine Kopfkapsel mit Oberlippe, Antennen und Mandibeln; 1. und 2. Maxillen fehlen vollständig. Die Zeichnung vom 8. Tage (Abb. 33 b) zeigt den lebenden Keim im Stadium IV a der Tabelle 1. Am 10. Tage wurde das Ei fixiert, und das angefertigte Präparat bestätigte voll die Lebendbeobachtung der Abb. 33 b. Nur ein vom Kopf isoliertes undifferenziertes Gewebestückchen, das sich zweifellos vom hinteren Teil des Keimstreifs ableitet, war am lebenden Ei nicht zu erkennen gewesen.

Bei der Entwicklung von Kopffragmenten, für die Experiment *BE*₂₃ als Beispiel dienen soll (Abb. 34), kann die Deutung der einzelnen Teile nicht mehr wie oben mit Bestimmtheit erfolgen. Das Ei ist im Alter von 14 $\frac{1}{2}$ Stunden, also bald nach Erreichung des 64-Kernstadiums

gebrannt worden. Die Defekthöhe betrug 13,6%; auch in diesem Fall wurden sicher kaum Kerne ausgeschaltet. Die Lebendbeobachtung konnte über den gebildeten Defektembryo keine Aufklärung geben, so mußte der Keim schon am 4. Tage fixiert werden; der Embryo besteht nur aus einer rudimentären, länglichen Kopfkapsel, deren einziges kugelförmiges Glied offenbar als Oberlippe zu deuten ist.

Die Mannigfaltigkeit der Formbildung in den oben angeführten Versuchsklassen zeigt trotz der Mindestbildung embryonalen Gewebes immer noch eine gewisse Gliederung, wie in dem eben angeführten Beispiel in Basis (= Kopfkapsel) und Glied (wie Oberlippe, mehr oder weniger gut ausgebildete Antennen). Bei stärkster Defektsetzung besteht der „Embryo“ dann nur noch aus einem herz- bzw. kugelförmigen Gebilde.

2. Köpfe und Kopffragmente mit Anhang. Eine Reihe von Defekten ist ähnlich wie die eben beschriebenen gestaltet, nur zeichnen sie sich in bestimmter Weise durch Mehrbildung aus. Dem Kopf bzw. dem Kopffragment sitzt ein mehr oder weniger langer, nur ganz wenig strukturierter Anhang an. Und zwar verteilen sich diese Keime ebenfalls über die 6 ersten Versuchsklassen und treten bei der durchschnittlich gleichen Brennhöhe wie die Kopffragmente auf.

Keim *BB*₃₇ (Abb. 35): Mit 7 $\frac{1}{2}$ Stunden wurde Eimaterial bis zur Höhe 11,8 abgetötet. Hüllen- und Keimstreifbildung gingen in dem Restei am 2. Tage nach der Brennung wie in einem normalen Ei vor sich; der Keimstreif war nach Lage und Größe dem Restei harmonisch eingegliedert. Am 5. Tage ließ die Lebendbeobachtung einen normalen Kopf vermuten. Das gefärbte Präparat zeigte einen etwas anderen Befund: Der Kopf ist nur annähernd normal gestaltet, denn das 2. Maxillensegment ist etwas zu schmal geraten und die beiden Glieder sind für dieses Entwicklungsstadium einander zu stark genähert, so daß der Kopf sich von vorn nach hinten verjüngt. Zwischen den 2. Maxillen setzt ein kurzer dreigeteilter, in der Hauptsache aus Ektoderm gebildeter Anhang an.

Ein ganz anderes Aussehen hat der Keim *BA*₂₃ (Abb. 36), ebenfalls wie der vorige der Versuchsklasse 3—8 zugehörig. Der Defekt von 14,8% im Alter von 6 $\frac{1}{2}$ Stunden gab sich nach 7tägiger Entwicklung in folgendem zu erkennen: Der Kopf ist bis auf den Ausfall des 2. Maxillenpaars und der linken 1. Maxille normal; sogar das Stomodaeum ist deutlich ausgebildet. Unterhalb der 1. Maxille verjüngt sich der Kopf ganz plötzlich; an dieser Stelle befindet sich ein kugelförmiger Gewebeballen, von dem ein dünnerer Fortsatz durch den Dotter nach hinten verläuft, auf dem Wege noch einmal einen stärkeren Gewebeballen ausbildet und schließlich als Strang zarten Gewebes in einem spitzen Bogen endgültig zum Pol zieht. Wie eine genaue Betrachtung des Präparates, besonders an der Stelle, an der der Übergang vom Kopf in den Gewebeklumpen stattfindet, ergibt, ist auch dieser Anhang in

der Hauptsache ektodermaler Herkunft, außerdem vom Mesentoderm unterlagert, das vom Stomodaeum aus hierin gesproßt ist. Vergleicht man diesen Defektembryo mit einem normalen Keim (Abb. 24), so fällt ohne weiteres eine Ähnlichkeit zwischen der Enddarmschlinge des normalen mit dem spitzen Bogen des Defektembryo auf. Ich halte den letzten Teil des Anhanges ausschließlich für eine Bildung des Mesentoderms, das durch Sprossung allmählich in den Dotter hineingeschoben wurde. Eine Klärung dieser Frage kann erst die histologische Untersuchung bringen, die noch nicht vorliegt.

Als letztes Beispiel dieser Art gebe ich noch Keim *BX_p*₅ aus der Versuchsklasse 22—26. Hier erzielte ich durch die wesentlich größere

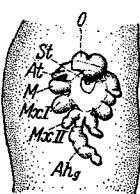


Abb. 35.

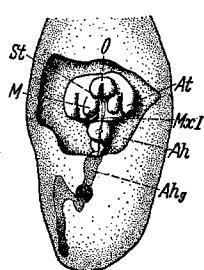


Abb. 36.

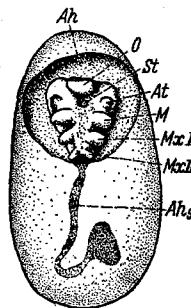


Abb. 37.

Abb. 35. Exp. *BB*₁₁, 7½ Stunden, 11,8 %. 5 Tage nach dem Experiment: Nach hinten leicht verjüngter Kopf, zwischen den 2. Maxillen entspringt ein kurzer dreigeteilter Anhang. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 36. Exp. *BA*₁₁, 6¾ Stunden, 14,8 %. (Am lebenden Ei war nur ein defekter Kopf erkennbar.) 7 Tage nach dem Experiment: Unvollständiger Kopf, Extremitäten bereits zusammengekrümkt, mit langem, zuerst noch etwas gegliedertem Anhang, dessen sehr zartes Ende der Enddarmschlinge eines normalen Embryo gleicht. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 37. Exp. *BX_p*₅, 24¾ Stunden, 31,1 %. 4 Tage nach dem Experiment Kopfgliedmaßen noch hintereinander angeordnet. Der nach hinten verjüngte Kopf geht in einen schmalen Anhang über, der sich am Ende verbreitert (11. Abdomensegment). Thionin. Vergr. 30mal.

Brennhöhe von 31,1 % einen Kopf, der zwar alle Gliedmaßen ausgebildet hat, aber nur in der Höhe der Oberlippe normal breit ist. Von dort verjüngt er sich so sehr, daß die 2. Maxillen fast auf gemeinsamer Basis entspringen. Der hier ansetzende Fortsatz ist zum großen Teil sehr schmal und zart, aber anscheinend ektodermaler Natur; die auffällige Verdickung und Verbreiterung am Hinterende hat große Ähnlichkeit mit dem letzten Abdominalsegment eines normalen Embryo (Abb. 37).

Trotz ihrer Vielgestaltigkeit haben die in diesem Abschnitt beschriebenen Ergebnisse der Polbrennung etwas Gemeinsames: Es wird auf jeden Fall ein Teil des Kopfes, wenn nicht der ganze Kopf, gebildet und dazu ein Anhang, der nicht zum Kopfbereich selbst gehört, der aus ektodermalem oder mesentodermalem Gewebe besteht, aber trotz oft vorhandener Andeutung von Segmentierung nicht ohne weiteres mit

irgendeinem Körperabschnitt eines normalen Embryo in Vergleich gesetzt werden kann.

3. Kopf- und Thoraxbildungen mit Anhang. Ein Teil der Defekte hat mehr als nur „Kopf mit Anhang“ ausgebildet. Sie ähneln den eben beschriebenen Defekten in der Anordnung der Teile, zeigen sie aber besser ausgebildet. Sie unterscheiden sich von normalen Embryonen nur darin, daß ihnen mediane Teile (Bauchplatten) fehlen, oder daß der Anhang erst im Thoraxgebiet ansetzt.

Die Keime BB_{14} und BB_{15} , auf S. 707 schon erwähnt, sind Beispiele für solche Bildungen. Keim BB_{14} hat in den 12 Tagen bis zur Fixierung nur das

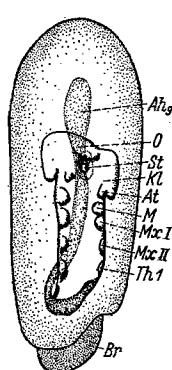


Abb. 38.

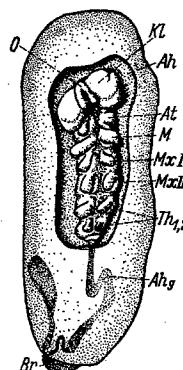


Abb. 39.

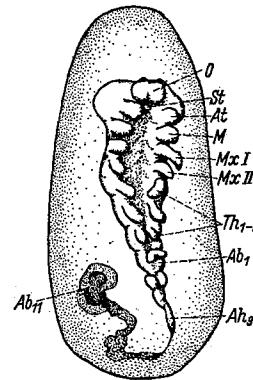


Abb. 40.

Abb. 38. Exp. BB_{14} , 7 $\frac{1}{2}$ Stunden, 11,1 %. 12 Tage nach dem Experiment: Kopf und zwei Thoraxsegmente in einem langen Anhang verlängert. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 39. Exp. BB_{15} , 7 $\frac{1}{2}$ Stunden, 11,3 %. 7 Tage nach dem Experiment: Kopf und zwei Thoraxsegmente mit Anhang. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 40. Exp. BB_{24} , 11 $\frac{1}{4}$ Stunden, 16,3 %. 5 Tage nach dem Experiment: Kopf-Thoraxkeim, vom 2. Thoraxsegment an allmählich verjüngt, Abdominalbeine sitzen ganz dicht beieinander, nach hinten wird der Anhang sehr dünn, erst das 11. Abdomensegment ist wieder breit entwickelt. Thionin. Vergr. 30mal.

Stadium des verlängerten Keimstreifs (IIIa) erreicht. Die Kopfextremitäten sind vollständig als kleine Höcker hintereinander angelegt (Abb. 38), das Stomodaeum ist ebenfalls ausgebildet. Im Thoraxgebiet haben sich nur das 1. und 2. Segment mit den Extremitätenknospen ausdifferenziert; von hier schließt sich in allmählichem Übergang ein vollkommen unsegmentierter Anhang an, der auffallend weit dorsalwärts herumgeschlagen und auch an seinem hinteren Ende deutlich verbreitert ist.

Keim BB_{15} (Abb. 39) hat schon in 7 Tagen das gleiche Entwicklungsstadium wie BB_{14} erreicht, auch haben sich die einzelnen Gliedmaßen deutlicher herausdifferenziert; der Kopf und das erste Thoraxsegment sind vollständig, dagegen verjüngt sich das 2. Thoraxsegment, so daß die Extremitätenknospen nahe aneinandergerückt sind. Der Übergang in den recht zarten (aus wenig Material bestehenden), leicht gewundenen und wiederum am Ende verbreiterten Anhang erfolgt unvermittelt.

Besonders charakteristisch für diese Defektreihe ist der Keim *BD₂₄* (Abb. 40) (Brennung im Alter von $11\frac{1}{4}$ Stunden): nach $6\frac{1}{4}$ Stunden wurde die tadellos abgekugelte Brennstelle gemessen, die Defekthöhe betrug 16,3%. Die Mesodermbildung, die gut beobachtet werden konnte, vollzog sich in genau der gleichen Weise wie in einem ungeschädigten Ei. Am 4. Tage waren die Teile des defekten Embryo zu erkennen. Das nach Fixierung am 5. Tage angefertigte Präparat ist in Abb. 40 dargestellt: Der Kopfbereich mit Antennen, Stomodaeum und Kiefern ist normal, ebenso das 1. Thoraxsegment, doch vom 2. Brustsegment an verjüngt sich der Keim derart, daß die Extremitäten nahe aneinanderrücken. Dem 1. Abdomensegment fehlt bereits die Bauchplatte fast ganz, die Abdominalbeine stehen auf einer gemeinsamen Basis. Das 2., 3. und 4. Abdomensegment sind nur noch durch Rudimente von Segmenten und als solche nur durch die leichte Eindellung gekennzeichnet. Von der dünnen Gewebespitze aus, in die das 4. Segment ausgezogen ist, läßt sich der Anschluß an die übrigen Segmente auf der Dorsalseite des Eies nur mit Mühe finden. Mit Ausnahme des 11. kann man sie kaum noch als Segmente bezeichnen, weil sie nicht mehr regelmäßig gestaltet sind. In derselben Weise wie die Bauchplatten verschwinden auch die entsprechenden inneren Teile; so ist die Ganglienkette nur bis zum 2. Brustsegment entwickelt.

Hier schließt sich das Experiment *Be₁₀* an. Im Alter von $26\frac{1}{4}$ Stunden wurden 13,8% fortgebrannt. Während der 20tägigen Entwicklung hielt ich den Embryo für einen Normalen. In Wirklichkeit bestand der Embryo, wie es sich am fixierten Präparat erwies, nur aus Kopf und Thorax (Entwicklungsstadium IVa). Auf der Dorsalseite des Eies lag ein großes zusammengeklumptes Gewebestück, das unvollkommen ausgebildete Abdomen des Embryo. Zu Beginn der Entwicklung haben die beiden jetzt getrennten Teile nach meiner Beobachtung noch zusammengehangen. Erst später trennten sie sich, wohl gleicherweise infolge Materialmangels an bestimmter Stelle, wie es auch nach der Darstellung Abb. 40 für den Keim *BD₂₄* zu entnehmen ist. Ähnliches liegt sicher auch bei dem Experiment *BD₁₈* (Abb. 33) vor.

Die Verteilung der Defekte (Abb. 28) gegenüber den Normalen, die bei kleineren Brennungen entstehen, und den noch zu beschreibenden „undifferenzierten“ Keimen, die nach größeren Brennungen gefunden werden, ist aus Abb. 49 b, III zu ersehen. Der Verlauf dieser Kurven wird in der Diskussion erörtert werden.

c) *Undifferenzierte Keime*. In allen Versuchsstadien vom Beginn der Entwicklung bis zur Wanderung der Keimanlage auf die Ventralseite des Eies (vgl. Abb. 3 und S. 702) bleiben die Eier nach starker Brennung (s. dazu Abb. 28) ohne Differenzierung. 3—8 Tage nach dem experimentellen Eingriff sind diese Keime immer noch lebensfähig. Nach der Lebendbeobachtung und der histologischen Untersuchung dieser

undifferenzierten Eier treten keine Zerfallserscheinungen im Restei auf; die Dotterstruktur wird in keiner Weise krankhaft abgeändert, sie ist die gleiche wie in normalen unbehandelten Eiern. Die Entwicklungsvorgänge werden mit dem Augenblick der Brennung nicht zum Stillstand gebracht, sondern laufen bis zu einem bestimmten Stadium ab, dessen Ausbildung wiederum von dem Zeitpunkt, in dem das Ei gebrannt wurde, abhängig ist.

Die Versuchsergebnisse gestatten die Einteilung in zwei Typen:
1. Keime ohne Blastodermbildung nach Brennung bis zur 14. Stunde und **2. Keime mit Blastodermbildung** nach Brennungen später als 14 Stunden. Selbstverständlich sind die Eier nach Eintritt des Entwicklungsstillstandes nicht mehr unbegrenzt lebensfähig. Im Durchschnitt tritt nach 4—5 Tagen — also nach einer Zeitspanne, in der andere Eier die Fähigkeit zur Bildung eines ganzen normalen bzw. eines Defektembryos auf jeden Fall verwirklicht haben — Dotterzerfall ein, der sich durch starkes Zusammenballen unter Bildung von Flüssigkeitsvakuolen kundgibt (in genau der gleichen Weise, wie es Abb. 26 für einen Defektkeim veranschaulicht).

Eier, die vor dem 64-Kernstadium gebrannt wurden, bildeten in den meisten Fällen *kein Blastoderm*. Soweit Lebendbeobachtung überhaupt möglich war, verlief die Furchung keineswegs normal; sie kam noch vor Bildung einer Kernsphäre zum Stillstand. In einigen Fällen glaubte ich Kerne mit großen Höfen deutlich zu erkennen, die aber 1—2 Tage später nicht mehr aufzufinden waren; nach wie vor umhüllte ein tadellos aussehendes Keimhautblastem die Eier.

Aus Tabelle 10, Spalte 1 und 2, sind die Brennhöhen der undifferenzierten Eier aus den ersten beiden Versuchsstadien zu entnehmen. Sie haben bis auf vier Ausnahmen die Fähigkeit zu geordneter Furchung und Blastodermbildung verloren, obwohl nach den Feststellungen der Normalentwicklung (vgl. Tabelle 6) die ganze Anzahl der Kerne oder doch der größte Teil von ihnen dem Restei erhalten geblieben sein muß und sich hätte weiter furchen sollen. Eine Furchung war demnach an sich möglich, und doch kam sie sehr schnell zum Stillstand. Hier liegt allem Anschein nach eine physiologische Hemmung vor.

Die histologische Untersuchung von Kontrollbrennungen bestätigte die Lebendbeobachtung der Hauptexperimente und gab darüber Aufschluß, wie ausgeprägt und stark diese Hemmung war. Vorausgeschickt muß werden, daß die Kontrollbrennungen ebenso wie die anderen Experimente ausgeführt wurden und nur die Keime zum Vergleich herangezogen wurden, bei denen das tote Material gut isoliert war. Die Fixierung fand spätestens 4—5 Tage nach dem Experiment statt, um nicht den später auftretenden Zerfallserscheinungen zu begegnen. In Tabelle 10 sind auch die Fixierungskontrollen zusammengestellt. Die Schnittuntersuchung zeigte, daß in stärkerem Maße als die Lebendbeobachtungen ergeben hatten, auch zwischen 12 und 14 Stunden gebrannte Eier noch bis zur Blastodermbildung kommen können. Es offenbart sich auch hier wieder die zeitliche

Tabelle 10. Undifferenzierte Keime als Entwicklungsergebnis

Defekt- länge in %	I 3—8 Reifung. 1. und 2. Teilung Ergebnis				II 8—14 Bildung der Kernschar Ergebnis							
	der Experimente		der Fixierungs- kontrollen in den Std. 6—8		der Experimente		der Fixierungskontrollen					
	ohne	mit	ohne	mit	ohne	mit	ohne	mit	ohne	mit	ohne	mit
	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm	Blastoderm
6					1							
7	1		1		1							
8					1							
9												
10	2		1		2		1	1				
11	3				2							
12	3				1							
13	2		2		2	1						
14	2		1									
15	2		3									
16	2		1									
17	2		1		1		2					
18					2							
19					1		1	1				
20					2							
21					1							
22					1							
23	1				2		1		1			
24	1											
25	1				1							
26												
27					1		1					
28					1		1					
29												
30												
31												
32												
33												
34												
35												
36												
37												
38												
39												
40												
41												
42												
43												
Summe	22	—	10	—	19	4	7	2	5	5		

Variationsbreite der Entwicklungsvorgänge in den verschiedenen Eiern. In einer längeren Übergangszeit wurden beide Typen nebeneinander gefunden. Die mittlere Grenze haben wir bei 13 Stunden anzunehmen. Bei einem Teil der Eier aus diesen beiden Versuchsklassen müssen die von der Brennung nicht betroffenen Furchungskerne bald degeneriert

nach Brennung in verschiedenen Versuchsklassen.

III 14—18 Bildung der Kernsphäre Ergebnis				IV 18—22 Kern- einwanderung	V 22—26 Zell- vermehrung im Blastoderm	VI 26—31 Beginnende Wanderung der Keimanlage			
der Experimente		der Fixierungs- kontrollen		Ergebnis der Experimente alle mit Blastoderm- bildung	Ergebnis der Experimente alle mit Blastoderm- bildung	Ergebnis der Experimente alle mit Blastoderm- bildung			
		14.—18. Std.							
ohne	mit	ohne	mit						
Blastoderm				Blastoderm					
		1							
		1							
		1	2	1	1	1			
			2	1	1				
			2	1	1				
		3			1				
		2							
		1	1	1		2			
		1	1			1			
		2				2			
		1				2			
		1				1			
		1				1			
			1	1	1				
			1		1				
			1			1			
		1				1			
			1	1	2				
			1		2				
					1				
						1			
						2			
—	16	—	14	10	14	17			

sein, denn man findet wohl vereinzelt Kerentrümmer in den Plasmahöfen, aber keine intakten Kerne. Trotzdem hat in den Eiern Furchung stattgefunden, und zwar eine *Plasmafurchung*: Das Plasma des Reticulums hat sich zu Höfen gesammelt, die sich ihrerseits am Hinterpol des Restes häufen und vorne kaum zu finden sind; öfter bilden sie Ketten,

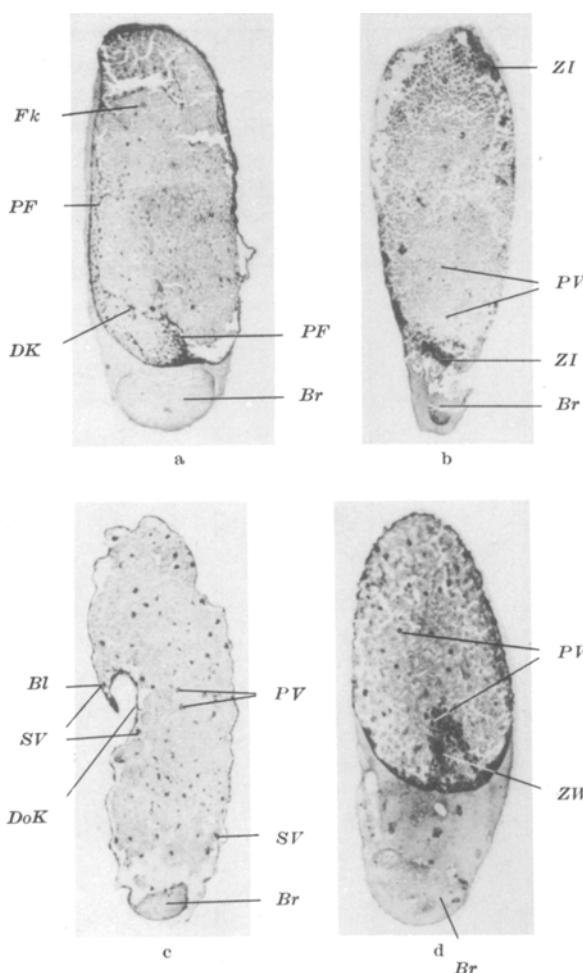


Abb. 41a—d. Entwicklungsgröße undifferenzierter Keime. Hämalaun Vergr. 35mal. a Kontrollbrennung *K Bg₁*, 13 Stunden, 27,1 %. Furchungskerne sind degeneriert. Plasmafurchung besonders am Hinterpol des Resteies deutlich. b Kontrollbrennung *K Bg_{ss}*, 8 Stunden, 16,1 %. Furchung führte nur zur teilweisen Besiedelung des Blastems, besonders deutlich am Hinterpol und rechts oben. c Kontrollbrennung *K Bg₄₁*, 13 Stunden, 11,7 %. Gute Dotterfurchung, ventral Dotterkontraktion. d Kontrollbrennung *K Bg_{ss}*, 14½ Stunden, 19,5 %. Dotterkontraktion am Hinterpol des Resteies und Zellwucherung ins Eiinnere.

zu ziehen vermochten. — Das Ei wurde 4 Tage nach dem Experiment fixiert. Wenn Restei und Brennstelle nicht mehr das richtige Verhältnis zueinander zeigen, so liegt das an dem ungleichmäßigen Verhalten

die besonders die Ventralseite begleiten und manchmal auch in beliebiger Richtung durch das Ei ziehen. Diese Höfe sind nicht so abgerundet wie die der Kerne im normal gefurchten Ei, sondern ausgesprochen sternförmig mit langen Ausläufern.

Ein typisches Beispiel dafür ist *K Bg₁* (Abb. 41a), im Alter von 13 Stunden gebrannt und mit der sehr großen Defektlänge von 27,1 %; die Wunde war gut verschlossen, die Brennstelle nach 4 Stunden einwandfrei isoliert. Nach weiteren 20 Stunden hatte es den Anschein, als ob Kerne an die Oberfläche kämen. Wie aber der histologische Befund ergab, handelte es sich nicht um normale Kerne, sondern um die eben beschriebenen Plasmahöfe, die besonders dicht an der Ventralseite entlang ziehen. Die Dotterstruktur ist in diesem unendifferenzierten Ei, wie aus der Abb. 41a hervorgeht, vollkommen normal. Im Gegensatz zu ungeschädigten Eiern ist ein — wenn auch dünnes — Reticulum deutlich vorhanden, da die kernlosen Plasmahöfe augenscheinlich nicht das ganze Netzplasma an sich

beider Teile während der Fixierung; die Brennstelle selbst schrumpft viel stärker zusammen als das übrige Eimaterial.

Andere Eier dieser Versuchsgruppe schreiten in der Entwicklung ein Stück weiter fort, insofern, als die von der Brennung nicht getroffenen Furchungskerne sich teilen, nach der Oberfläche wandern, in das Blastem eintreten und hier unter fortgesetzter Vermehrung an verschiedenen Stellen *Zellwucherungen* verursachen, wie sie sonst nur bei stärkster Vitellophagenabsonderung im Keimanlagegebiet auftreten. Charakteristischerweise fehlt aber in diesem Entwicklungszustand ein geschlossener Zellverband: Zellinseln liegen ziemlich unregelmäßig auf der Eioberfläche verteilt, und zwar, was das Bemerkenswerteste dabei ist, im Keimanlagegebiet häufiger als dorsal und am Vorderpol. Primäre Vitellophagen bleiben im Eiinnern zurück, entsprechend der Entwicklung im normalen Ei. Das Reticulum ist in diesen Fällen vollständig aufgebraucht.

Beispiel für diese Art der Entwicklung ist *KBg₈₃* (Abb. 41 b); der Keim wurde mit 8 Stunden gebrannt, die Defekthöhe betrug 16,1%. Nach 4tägiger Entwicklung wurde am lebenden Keim nur der Ausfall der Blastodermbildung festgestellt. Erst die Schnittuntersuchung gab die völlige Aufklärung über den Entwicklungsgrad des Eies: Teilweise Besiedelung des Blastems und Wucherung zu Zellklumpen, besonders am Hinterpol und ventral. Auch hier ist der Dotter von normaler Struktur. Rechts oben in der Abb. 41 b ist deutlich eine große Zellinsel sichtbar.

Die erst von der 14. Entwicklungsstunde an, also nach dem 64 Kernstadium, gebrannten Eier, bei denen die Furchung zu Ende geführt und in allen Fällen Blastoderm gebildet wird, verhalten sich folgendermaßen:

Keim *BE₁*, mit 14 $\frac{3}{4}$ Stunden gebrannt, zeigte 38 Stunden nach dem Experiment einen geschlossenen Zellverband und eine schön ausgebildete Vitellophagensphäre (Abb. 42). Sie liegt im Restei genau so wie in einem normalen Ei, ist vom Hinterpol mehr entfernt als vom Vorderpol und der Dorsalseite genähert; doch auch diesem Ei fehlen die Potenzen, die die Ausbildung eines Embryo bewirken. Eine Weiterentwicklung über dies Stadium hinaus war nicht festzustellen; am 4. Tage trat Dotterzerfall ein.

Einige der Versuchskeime entwickelten sich über das eben beschriebene Stadium noch hinaus. Mit Herstellung des geschlossenen Zellverbandes beginnt im ungeschädigten Ei die Absonderung der sekundären Vitellophagen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung bei dem Vorgang der Dotterkontraktion und Bildung der Primitivrinne von Bedeutung sind

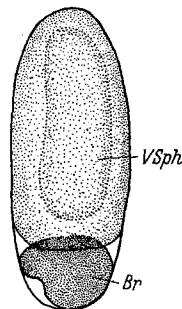


Abb. 42. Exp. *BE₁*, 14 $\frac{3}{4}$ Stunden, 21,9 %. 9 $\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Experiment: Undifferenzierter Keim mit primärer Vitellophagensphäre. Der Keim starb nach 3 Tagen, ohne sich weiter entwickelt zu haben. Zeichnung nach dem Leben. Vergr. 25mal.

(vgl. S. 715f.). Obwohl infolge des Experimentes die Ausbildung eines Embryo unterbleibt, zeigen diese Eier doch — ebenso wie das normale Ei — den Vorgang der *Dotterkontraktion*, und zwar in auffallend starkem Maße. Sie ist hier nicht, wie im normalen Fall, nur am Hinterpol sichtbar, sondern vor allen Dingen an der Stelle, wo eigentlich der Keimstreif liegen sollte; darüber hinaus kann sie aber noch an anderen Stellen erfolgen, besonders am Vorderpol, oft auch auf der Dorsalseite des Eies.

Von den auf Abb. 43 zusammengestellten Eiern, die verschiedene Form der Dotterkontraktion zeigen, sind die Eier a und b während des Einwanderns der Kerne ins Keimhautblastem gebrannt worden. Die Kontraktion trat am 3. bzw. 4. Tage nach dem Experiment auf, also zu einer Zeit, in der bei anderen Fällen spätestens embryonales Gewebe

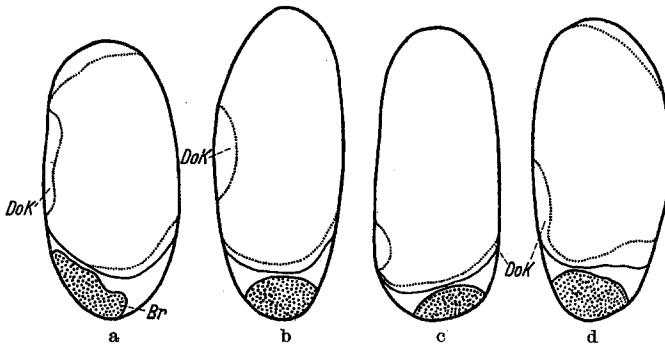


Abb. 43a—d. Verschiedene Formen der Dotterkontraktion undifferenzierter Keime. Zeichnung nach dem Leben. Vergr. 25mal. Die punktierten Linien geben die Form des Resteies nach vollzogener Dotterkontraktion an. a *BH* 6, 18 Stunden, 19,1 %, gezeichnet 3 Tage nach dem Experiment, nach 4 Tagen tot. b *BH* 7, 18 Stunden, 14,1 %, gezeichnet 4 Tage nach dem Experiment, nach 5 Tagen tot. c *Be*₁₀, 22 $\frac{1}{4}$ Stunden, 11,1 %, gezeichnet 3 Tage nach dem Experiment, nach 5 Tagen tot. d *Be*₂₄, 26 Stunden, 19,3 %, gezeichnet 2 Tage nach dem Experiment, nach 4 Tagen tot.

sichtbar wird. 24 Stunden später waren beide Eier tot. Abb. 43c und d stammen von Eiern, die im Blastodermstadium gebrannt wurden: hier entspricht die Lage der Dotterkontraktion dem Ort der ersten Abfaltungsvorgänge (Primitivdelle).

Die Kontrollexperimente zu diesen Versuchen zwischen der 14. und der 18. Entwicklungsstunde unterstreichen und bestätigen die Beobachtung an den lebenden Keimen voll und ganz. Alle histologisch untersuchten Keime hatten Blastoderm und eine Vitellophagensphäre gebildet, wie die Abb. 41c vom Ei *KBg*₄₁ veranschaulicht. Dem Ei wurde mit 13 Stunden ein Defekt von 11,7 % gesetzt; nach 22 Stunden war der Zellverband um das ganze Restei geschlossen. Die nahe Beührung des Blastoderms mit dem abgetöteten Material ist durch die Fixierung künstlich hervorgerufen. Während der 4tägigen Entwicklungszeit waren beide Teile tadellos voneinander isoliert. Die im Leben am letzten Tage beobachtete Dotterkontraktion ist auf der Abbildung sehr

deutlich; sekundäre Vitellophagen sind in geringer Zahl gebildet worden, während sie bei *KBg₆₈* (Abb. 41 d) so zahlreich wie in einem normalen Ei sind. Die Brennung dieses Eies erfolgte im Alter von $14\frac{1}{4}$ Stunden; 19,5% der Eilänge wurden abgetötet. Bemerkenswert ist die während der 5tägigen Entwicklung sehr ausgiebig erfolgte Kontraktion am Hinterpol des Resteies. Gerade an dieser Stelle wies die mikroskopische Untersuchung eine sehr dichte Zelllage und einen ins Eiinnere stark eingewachsenen Zellstrang auf, in dessen Umgebung der Dotter verflüssigt ist. — Diese ungerichtete Zellwucherung steht zu keinem Geschehen in der Normalentwicklung in Beziehung. Trotz der dichten Lage der Zellen und trotz der außerordentlichen Entwicklung von sekundären Vitellophagen wird ein Keimstreif nicht formiert. Dieser „undifferenzierte“ Keim zeigt die größtmögliche Entwicklung, zu der die Keime nach diesen Experimenten überhaupt fähig sind.

Brennungen an über 30 Stunden alten Eiern ergeben nur noch in ganz vereinzelten Fällen undifferenzierte Keime. Zu diesem Zeitpunkt ist die Keimanlage schon im Wandern begriffen; wenn nur Teile von ihr ungeschädigt bleiben, setzen diese ihre Entwicklungstendenz durch.

Alle zuletzt beschriebenen Experimente und Kontrollen, die *nach Ausbildung der Kernschar zu Beginn der Besiedelung des ganzen Eiraumes* gemacht sind, haben das gleiche Ergebnis: Wenn auch nach Ausschaltung eines relativ großen Bereiches am Eihinterende die erste Differenzierung der Keimanlage unterbleibt, so erfolgt dennoch *in jedem Falle Beendigung der Furchung, Bildung eines geschlossenen Blastoderms und der primären Vitellophagensphäre*. In gewisser Weise vollzieht sich auch die *Dotterkontraktion*.

Es entsteht nun die Frage: Treten diese Eier, die zur Entwicklung eines Keimes nicht fähig waren, von gewisser Defekthöhe an auf, oder liegen sie regellos verteilt unter defekten und normalen Embryonen? Wie ein Blick auf die Abb. 28 zeigt, überschneiden sich zwar in den einzelnen Versuchsklassen die Brennbereiche, in denen undifferenzierte Eier und Defekte vorkommen, aber die Undifferenzierten treten im Mittel bei deutlich größeren Brennlängen auf als die Keime, die Embryomaterial entwickeln.

Die Kurve (entsprechend den Ausführungen auf S. 724), in deren Höhe das Verhältnis der Undifferenzierten zu den Differenzierten 1:1 ist, oberhalb der der Prozentsatz der Keime ohne embryonale Entwicklung ständig zunimmt (Abb. 49a, II), lässt ablesen, daß mit zunehmendem Alter der Brenndefekt immer größer gesetzt werden muß, um die Entwicklung eines Embryo zu unterbinden. Die Bedeutung dieser Tatsache wird am Schluß der Arbeit diskutiert werden, wenn die Veränderungen der Reaktionen während der Entwicklung zu den morphologischen Ergebnissen in Beziehung gesetzt werden sollen.

d) Abdomendefekte der Versuchsklasse 35—40. In dieser letzten Versuchsklasse häufen sich die Defektbildungen schon bei einer Brennhöhe

von 20,6 bzw. 19,8 Teilstrichen (Abb. 28) im Gegensatz zur vorhergehenden Klasse 31—35, in der es fast nur normale Embryonen gab. Die nunmehr auftretenden reinen Abdomendefekte sind grundsätzlich anderer Art als die früher beschriebenen, denn sie schneiden mit einem mittleren Abdomensegment plötzlich ab und haben niemals die Form eines Anhanges. Die Anzahl der gebildeten Abdomensegmente hängt im ganzen gesehen von der Brennlänge ab. Im einzelnen reagieren die Individuen oft sehr verschieden (vgl. auch Abb. 33). Bei sehr großen Defekten fallen natürlich auch Thorax- und vereinzelt auch Kopfsegmente aus. Häufig sind

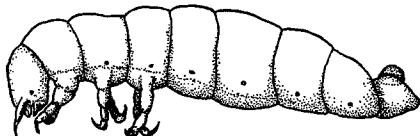


Abb. 44. Exp. *Bi*₂, 34 Stunden, 18,5 %. 13 Tage nach dem Experiment geschlüpft. Embryo mit 4 normalen Abdomensegmenten und 2 Kümmergliedern. Vergr. 30mal.

die beiden letzten der gebildeten Segmente nicht vollständig, sondern Kümmerbildung.

Keim *Bi*₂ (Abb. 44) entwickelte sich bei einer Defekthöhe von 18,5% im Laufe von nur 13 Tagen zu einem schlupffähigen Embryo mit

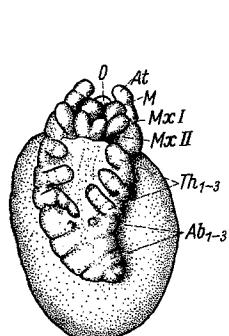


Abb. 45.

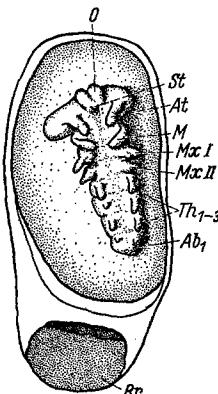


Abb. 46.

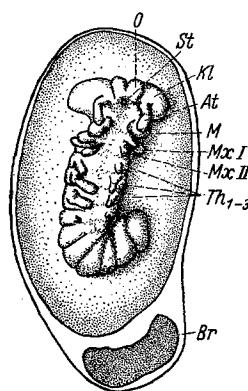


Abb. 47.

Abb. 45. Exp. *Bg*₁, 39 Stunden, 31,8 %. Nach 10 Tagen Embryo mit drei normalen und zwei verkümmerten Abdomensegmenten. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 46. Exp. *BH*₁, 35 Stunden, 25 %. $\frac{1}{2}$ Tage nach dem Experiment noch flächige Anordnung der Gliedmaßen. Embryo mit einem normalen und einem verkümmerten Abdomensegment. Thionin. Vergr. 30mal.

Abb. 47. *BI* 18, 35 $\frac{1}{4}$ Stunden, 26,7 %. 3 Tage nach dem Experiment: Embryo mit rechts 7 und links 3 Abdomensegmenten. Thionin. Vergr. 30mal.

4 vollkommen und 2 unvollständig gestalteten Abdomensegmenten; der After fehlte, Extremitäten und Kopfgliedmaßen waren beweglich, auch pigmentierte sich die kleine Larve innerhalb einer Woche wie eine normale vollkommen aus. In der 2. Woche ging das Tierchen ein, da es keine Nahrung zu sich nahm.

Keim *Bg*₁ entwickelte trotz der großen Brennhöhe von 31,8% drei normale und zwei verkümmerte Abdomensegmente. Auch dieser Embryo hatte in der verhältnismäßig kurzen Zeit von 10 Tagen das Stadium IVa (Tabelle 1 und Abb. 45) erreicht. Es ist allgemein charakteristisch für diese letzte Versuchsklasse, daß eine Entwicklungsverlangsamung — wie in früheren Versuchsklassen — kaum stattthat.

So erreichte auch der Keim *BH*₁₇, bei einer Brennhöhe von 25% das in der Abb. 46 wiedergegebene Stadium schon nach 2½ Tagen.

Eine wichtige Ergänzung gibt die Beschreibung zweier Schrägbrennungen: *BI*₁₈ und *BI*₁₉.

Keim *BI*₁₈ wurde im Alter von 35¼ Stunden gebrannt; die dunkle Grenzlinie zwischen totem und lebendem Material stand nicht senkrecht zur Eilängsachse, sondern war stark geneigt. Auf der Seite ihrer größten Ausdehnung erreichte die Brennung eine Höhe von 26,7%. Entsprechend bildete der Keim auf der einen Seite 7, auf der anderen nur 3 Abdomensegmente voll aus, und krümmte sich gleichzeitig nach der defekten Seite (Abb. 47). — Bei dem Keim *BI*₁₉ ist die rechte Seite stärker geschädigt worden als die linke: er hat rechts 4, links 8 Abdomensegmente.

Tabelle 11. Schnürungen der Versuchsklasse 35—40.

Nr.	Alter in Std.	Lage der Schnur bei Teilstrich (von hinten gemessen)	Entwicklungsergebnis	
			vor der Schnur	hinter der Schnur
S 15 ₃	36	24	Ein ganz normaler Embryo hat sich in 6 Tagen vor der Schnur entwickelt (Stadium IVa der Normalentwicklung)	Während dreier Tage gut abgekügelt, mit schöner Dotterfurchung, dann allmählicher Zerfall
S 13 ₂ (s. Abb. 48)	34	46	In 9 Tagen Stadium IIIc der Normalentwicklung erreicht: Kopfkapsel mit Antennen, Oberlippe und Mandibeln	1. und 2. Maxillenpaar 3 Thoraxsegmente 9 Abdomensegmente
S 15 ₅	36	63	In 6 Tagen Stadium IIIc der Normalentwicklung erreicht: Kopfkapsel mit Antennen, Oberlippe und Mandibeln	1. und 2. Maxillenpaar 3 Thoraxsegmente 9 Abdomensegmente
S 15 ₄	36	67	In 6 Tagen Stadium IVa der Normalentwicklung erreicht: Kopfkapsel mit Antennen, Oberlippe, Mandibeln und 1. Maxillenpaar	2. Maxillenpaar 3 Thoraxsegmente 9 Abdomensegmente
S 17 d	34	70	In 4 Tagen Stadium IIIc der Normalentwicklung erreicht: Kleine Kopfkapsel mit Antennen und Oberlippe	Mandibelsegment 1. und 2. Maxillenpaar 3 Thoraxsegmente 9 Abdomensegmente

Die Ergebnisse der Versuchsklasse 35—40 werden bestätigt und vervollständigt durch eine Reihe von Schnürungen, über die Tabelle 11 eine Übersicht gibt.

Durch diese Experimente läßt sich besser als durch die Brennung zeigen, daß die gleichen Gesetzmäßigkeiten für die Ausbildung der Defekte in dieser Versuchsklasse 35—40, die für das hintere Keimende gefunden wurden, auch für die vorderen Teile gelten. Die Schnur schneidet fast ohne Verlust die Keimanlage durch und läßt vorne und hinten die Keimstreifteile sich ganz entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung ausbilden. Nur bei Abschnürung hinterer Teile bis etwa zu Prozent-Teilstrich 24 kann der vor der Schnur verbliebene Restteil noch zum Ganzen regulieren. Hier müssen neue Versuche einsetzen, um die Entwicklungsgrundlagen genau festzulegen.

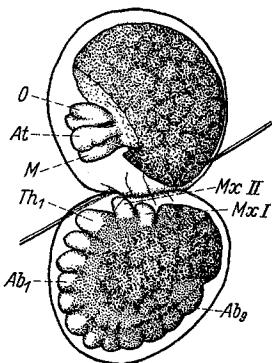


Abb. 48. Exp. S 13, 34 Stunden. Schnürung bei Teilstrich 46. Nach 9 Tagen vor der Schnur Kopfkapsel mit Antennen, Oberlippe und Mandibeln. Hinter der Schnur 1. und 2. Maxillenpaar, 3 Thoraxsegmente. Zeichnung nach dem Leben. Vergr. 30mal.

Bei einer Überschau über die Versuchsergebnisse der Brennungen am Hinterpol, wie sie in Abb. 28 zusammengestellt wurden, heben sich von vornherein zwei entscheidende Tatsachen heraus:

Erstens, das Grenzgebiet zwischen den Versuchsklassen 3—8 bis 26—31 einerseits und 35—40 andererseits ist zugleich eine *Grenze für zwei verschiedene Versuchsergebnisse*. In den ersten 6 Gruppen entstehen neben normalen ganzen Embryonen Defektkeime verschiedenen Ausmaßes und zugleich solche, die nicht über das Blastodermstadium hinauskommen; in der letzten Klasse fehlen die undifferenzierten Keime, und zugleich sind die Defekte selbst von denen früherer Stadien dadurch unterschieden, daß hier immer nur kaudale Teile des Abdomens fehlen, annähernd je nach der Brennhöhe größere oder kleinere, während die Defekte der Klassen 3—8 bis 26—31 große Mannigfaltigkeit aufweisen und sehr häufig mediane Teile des Keimstreifs betreffen.

Zweitens entstehen gerade in diesem Grenzgebiet *innerhalb der Klasse 31—35 selbst nach sehr starken Brennungen bis mindestens zu einer Brennhöhe von 30 Teilstrichen normale Ganzes*. Die Regulation erfolgt hier nach Ausschaltung so großer Eiteile, wie weder vorher noch später, was auch statistisch in der Kurve zum Ausdruck kommt, die die Grenze von normalen zu defekten und undifferenzierten Keimen darstellt, d. h. die diejenige Brennhöhe angibt, unterhalb der im allgemeinen ganze Keime erwartet werden können (Abb. 49a, I).

C. Diskussion.

Bei einer Überschau über die Versuchsergebnisse der Brennungen am Hinterpol, wie sie in Abb. 28 zusammengestellt wurden, heben sich von vornherein zwei entscheidende Tatsachen heraus:

Erstens, das Grenzgebiet zwischen den Versuchsklassen 3—8 bis 26—31 einerseits und 35—40 andererseits ist zugleich eine *Grenze für zwei verschiedene Versuchsergebnisse*. In den ersten 6 Gruppen entstehen neben normalen

Die Versuchsklasse 31—35 betrifft die letzte Phase der Bewegung der Keimanlage vom hinteren Pol nach vorn (Abb. 3). Das Vorderende verschiebt sich etwa von Teilstrich 50—64, um dann dort bis zur Ausbildung des vollendeten Keimstreifs zu verharren. Gemessen an dieser Ausdehnung der Keimanlage kann trotz Abtötung der ganzen hinteren Hälfte sich das Keimvorderende noch zu einem vollständigen Ganzen umbilden. Hier erscheint *morphologisch und physiologisch ein Wendepunkt im Entwicklungsgeschehen*.

Die Fähigkeit zu so starker Regulation während dieses Zeitpunktes der Entstehung der vollendeten Keimanlage muß gerade bei der Diskussion der Defektbildungen entscheidende Berücksichtigung finden.

Versucht man die experimentellen Ergebnisse der ersten Klassen 3—8 bis 26—31 ordnend zusammenzufassen, so ergibt sich zunächst folgende Reihenfolge: Bei kleineren Brennungen überwiegen *Ganzbildungen* (○), bei den größten jeden Stadiums *undifferenzierte Keime* (●) und bei Brennungen in den dazwischenliegenden Bezirken treten neben diesen Ergebnissen *Defektkeime auf*. Wie sich bei der kurvenmäßigen Darstellung herausstellt, laufen die Grenzen nicht genau parallel (Abb. 49a, I und II). Aus Abb. 28 läßt sich schließen, daß die Defekte mit zunehmender Entwicklungszeit auf immer größerem Raum entstehen. Immerhin sind auch sie in einigermaßen bestimmter Reihenfolge angeordnet: Bei größeren Brennungen entstehen mehr Kopfkeime — d. h. solche, die nur den Kopf ausdifferenziert haben (●) und allenfalls einen undifferenzierten Anhang besitzen —, bei kleineren, öfter Kopf-Thoraxkeime — Embryonen mit mehr oder weniger ausdifferenziertem Thorax ○. Mittelwertberechnungen über die Lage von Kopfkeimen und Kopf-Thoraxkeimen liegen sinngemäß übereinander. Alle Grenzen sind sehr fließend, aber es läßt sich *dennoch* nicht übersehen, daß die verschiedenen Ergebnisse in der entsprechenden Weise geordnet werden können, und daß sie offenbar der *Ausdruck einer vielleicht individuell sehr unterschiedlichen, aber doch allgemein feststellbaren Faktorenanordnung im Ei* sind.

Wenn nach Brennungen bis an den Vorderrand der abgegrenzten Räume sich keine Keimanlage ausbildet, so müssen durch die Brennung die wesentlichen Faktoren zur Bildung dieser Keimanlage entfernt sein. Auf der Abb. 49a werden durch die Kurve II für die verschiedenen Entwicklungsstadien die beiden Räume voneinander getrennt, in deren vorde-rem die Keime nach Abtötung des hinteren nicht über das Furchungs- bzw. Blastodermstadium hinauskommen. Dieser Raum nimmt zuerst (3—8) 17,3 Teilstriche ein, d. h. er umgreift das Gebiet, das sich auf Abb. 4 durch das starke Polreticulum, vermehrt um das bereits in den Dotter hineinragende Grenzgebiet besonders starker Plasmaansammlung auszeichnet. Es ist die gleiche Region, in der später nach dem Stadium der vollendeten Keimanlage die Primitivdelle entsteht. Bis zur vollendeten Keimanlage (31—35) ist das ganze hintere Drittel des Eies unabhängig

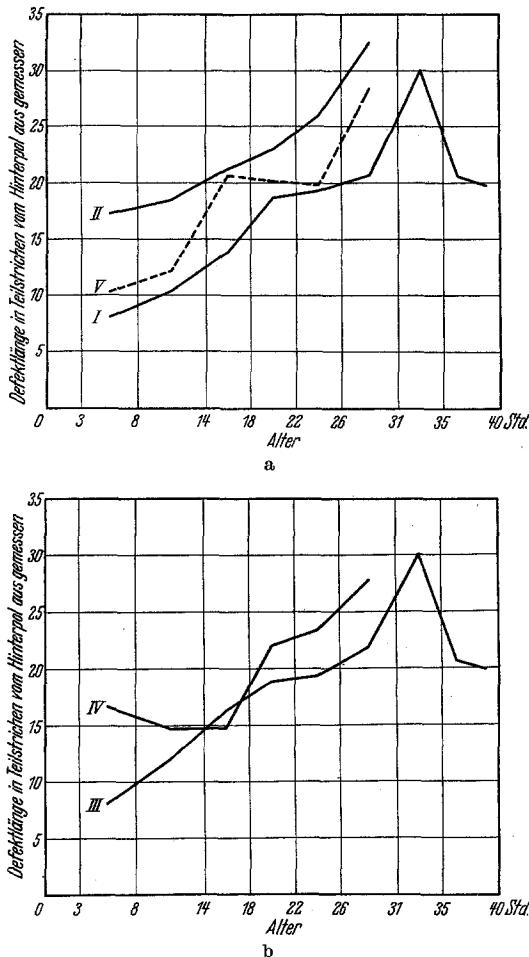


Abb. 49a und b. Graphische Darstellung der experimentellen Ergebnisse auf Grund von Mittelwertberechnungen (vgl. S. 724f.). Abszisse: Alter zur Zeit des Experiments; Ordinate: Defekthöhe in Prozenten der Eilänge (Teilstichen) vom Hinterpol aus gemessen. a I zieht die Grenze zwischen normalen Keimen einerseits und defekten und undifferenzierten andererseits. Jeder Punkt der Kurve bezeichnet die Brennhöhe unter und oberhalb welcher der prozentuale Anteil der beiden Ergebnisse gleich ist. a II Die Kurve scheidet Undifferenzierte gegen Defekte und Normale; oberhalb der Kurve undifferenzierte Keime, unterhalb der Kurve solche mit embryonalen Bildungen. a V Grenze zwischen undifferenzierten und normalen Keimen; im Raum oberhalb der Kurve fast ausschließlich Undifferenzierte, unterhalb der Kurve Normale. b III Grenze zwischen defekten und normalen Embryonen. b IV Grenze zwischen undifferenzierten und defekten Keimen.

nach Ausschaltung des hinteren Eifeldes unterbleiben. Beide Quellen weisen uns darauf hin, daß *in diesem vermeintlich einheitlichen Vorgang*

von den hier lokalisierten Faktoren geworden: d. h. bis zur Vorverlagerung des Vorderendes der Keimanlage läuft innerhalb des Gebietes der ersten präsumptiven Keimanlage, das durch periphere Reticulumansammlung und durch relativ starkmaschiges Reticulum innerhalb des Dotters gekennzeichnet ist, ein bestimmter Vorgang ab. Den Einwand, daß das Auftreten von normalen Embryonen trotz großer Brennungen in späteren Stadien von einer allgemeinen Empfindlichkeitsänderung des Eies abhängt, entkräften die Vorderpoltrennungen. Abb. 29 zeigt, wie bei verschiedenen großer Abtötung in allen untersuchten Stadien das Ei gleichmäßig reagiert.

Verschiedene Möglichkeiten stehen uns zur Verfügung, um die Bedeutung des Vorganges im hinteren Eidrittel festzustellen. Die genaue Kenntnis der normalerweise gleichzeitig ablauenden morphologischen Differenzierungen kann einen ersten Hinweis geben. Genaueres läßt sich aus Beobachtungen darüber schließen, welche Entwicklungsprozesse

mehrere verschiedene eingeschlossen sind. Je nachdem, ob die Polregion früher oder später ausgeschaltet wird, kann das Ei seine Entwicklung bis zu bestimmten Furchungsstadien oder bis zur Bildung eines Blastodermverbandes und zur Absonderung von Vitellophagen fortsetzen.

Die fernere histologische Analyse hat neben den strukturellen Änderungen an den „undifferenzierten Keimen“ außerdem festzustellen, ob die Kernsphäre ursprünglich gleichmäßig oder verschiedenartig ist, ob im Dotter dieser Keime das granulierte Plasma an bestimmter Stelle reicher vorhanden ist, ob seine Wanderung ins Keimhautblastem genau wie in normalen Keimen erfolgt, ob das Keimhautblastem im Bereich der präsumptiven Keimanlage die Affinität zu Hämalaun zeigt oder nicht. Auch der Ablauf der Kerneinwanderung wird genau zu untersuchen sein.

Wenn bereits vor der Klärung all dieser Einzelheiten versucht wird, das in der Kurve II, Abb. 49a zum Ausdruck kommende Geschehen am hinteren Eiende in seine einzelnen Elemente aufzulösen, so führt diese Analyse fast zwangsläufig zu einem Vergleich mit ähnlichen, bei *Platycnemis* von SEIDEL (1931, 1932) genau analysierten Reaktionsfolgen, dessen Möglichkeit unter allem Vorbehalt hier angedeutet sei: Wird die Wirkung des 17,3 Teilstriche sich erstreckenden Polfeldes bei *Tenebrio* unterbunden, überschreitet zuerst die Furchung nicht das Stadium der Kernschar. Es muß zu dieser Zeit eine *Zustandsänderung des Eies* eingeleitet werden, die die Wanderung der Kerne zur Oberfläche möglich macht, diese Wirkung kann man physiologisch vielleicht mit der des *Bildungszentrums* vergleichen. Möglicherweise wird sie dadurch ausgelöst, daß die Furchungskerne in den ersten Schritten ihrer Wanderung mit den Faktoren des Polfeldes in Berührung kommen. Demnach wäre die Furchung im *Tenebrio*-Ei nicht autonom. Während im *Platycnemis*-Ei das Bildungszentrum ausgeschaltet werden kann, ohne große Bezirke der präsumptiven Keimanlage zu treffen, gehen bei *Tenebrio* nach den morphologischen Untersuchungen zugleich mit der Entfernung der für die Bildung von Blastoderm und Vitellophagensphäre wichtigen Faktoren sehr große Teile der präsumptiven Keimanlage verloren.

So läßt sich mit den bisherigen Methoden nur die Wirkung des ablaufenden Vorgangs kennzeichnen, das zugrunde liegende Zentrum jedoch nicht klar abgrenzen.

Und das um so mehr, als nach dem 64—128-Kernstadium ohne das Pofeld wohl Blastoderm und die Sphäre der Vitellophagen gebildet werden, auch eine Dotterkontraktion abläuft, aber weitere Faktoren fehlen, die eine Keimanlage entstehen lassen könnten. Wie auf Abb. 3 zu verfolgen ist, geht die Richtung der Wirkungskurve des Polfeldes zu dieser Zeit etwa derjenigen parallel, in der die Einwanderung der Kerne ins Blastem morphologisch feststellbar ist, d. h. die Keimanlage fehlt als ganze, wenn zugleich das *Differenzierungszentrum* ausgeschaltet ist, das sich nach den Feststellungen auf S. 701 zwischen den Teilstrichen 12 und 26 befindet.

Bevor die Zentren genau lokalisiert sind, bleibt bei diesem Vergleich die Erkenntnis wesentlich, daß ähnliche Vorstellungen über die Reaktionsfolgen der Frühentwicklung, wie sie am *Platycnemis*-Ei erarbeitet wurden, auch für das *Tenebrio*-Ei gültig bleiben, falls man die Verschiedenheiten der Eistruktur genügend berücksichtigt. Vorbehaltlich genauerer Analyse gilt die Feststellung, daß ursprünglich vom Polfeld und später von dem Raum, der nach den morphologischen Untersuchungen als Differenzierungszentrum bezeichnet wurde, bestimmte verschiedenartige Wirkungen ausgehen, ohne die die Bildung und Differenzierung der Keimanlage unmöglich sind.

Das endgültige Entwicklungsergebnis, das wir nach Ausschaltversuchen dieses Raumes auf der Abb. 28 ablesen, muß sich aus dem oben schon erwähnten Grunde von dem bei *Platycnemis* beobachteten unterscheiden, weil das Bildungszentrum von *Platycnemis* außerhalb, das Polfeld von *Tenebrio* jedoch — wenn wir Abb. 10 heranziehen — innerhalb des Bereiches der präsumptiven Keimanlage liegt.

Nach einer Polbrennung, die das Zentrum nicht trifft, wird bei *Platycnemis* immer ein normaler ganzer Keim entstehen. Defekte werden nur auftreten, wenn die Brennung in den Bereich der präsumptiven Keimanlage eingreift, wie es etwa bei größeren Polbrennungen in spätem Blastodermstadium geschieht, die nach der Wirkung des Bildungszentrums angebracht werden (vgl. SEIDEL 1929 b, Abb. 47—58). In diesen Fällen hängt der Charakter des Entwicklungsendergebnisses von anderen Faktoren außerhalb denen des Bildungszentrums ab — z. B. vom Differenzierungszentrum —, denn das Bildungszentrum entscheidet nur über die Alternative: Keimanlage oder nicht, aber nicht über die weitere: Ganzbildung oder Defekt. Daher sind im folgenden die Gründe zu untersuchen, die verständlich machen, weshalb in den einzelnen Fällen Defekte oder nicht Defekte auftreten, und weshalb die Defekte gerade den vorliegenden besonderen Charakter aufweisen. Die präsumptive Keimanlage ist in den verschiedenen Entwicklungsstadien durch verschiedene Strukturen vorgezeichnet. Entsprechend Abb. 4 findet sich ein verstärktes dotterfreies Reticulum außerhalb des Keimhautblastems in der gleichen Anordnung, in der später die Kerne der Sphäre mehr als in anderen Eiteilen einander genähert sind. Sie zeichnen gewissermaßen vor der Einwanderung ins periphere Plasma die Keimanlage vor. So erstreckt sich diese präsumptive Keimanlage ventral von der hinteren Drittelfgrenze in breiter die Eiseiten umfassender Fläche über den Pol bis etwa zum Teilstreich 15.

Nimmt man einmal an, daß dieser Form die endgültigen Grenzen der Keimanlage entsprechen, und vergegenwärtigt man sich, was jeweils bei Polbrennungen verschiedener Höhe aus dieser Keimanlage herausgeschnitten wird, so kommt man im Prinzip zu Restkeimen, die in der Gestalt durchaus den tatsächlich erhaltenen Entwicklungsend-

ergebnissen entsprechen. Da das Hinterende der präsumptiven Keimanlage dem Pol mehr genähert ist als das Vorderende, wird dieses früher entfernt werden müssen als jenes. Und übereinstimmend sind alle Defektkeime am Abdomen unvollendet. Indem ferner die Mediane der präsumptiven Keimanlage ihren Weg über den Hinterpol nimmt und die Seitenränder fast quer zur Längsachse verlaufen (Abb. 10b), werden bei Polbrennungen sehr häufig mediane Teile aus der Keimanlage herausgeschnitten werden, und zwar entsprechend der Lage von Hinter- und Vorderende mehr hintere als vordere. Tatsächlich sind gerade solche Embryonen verwirklicht, denen stufenweise mehr und mehr vom Hinterende aus gewissermaßen median ein Keil aus dem Gewebe geschnitten ist, und deren Seitenränder sich in den Medianen zusammengefügt haben. So finden wir in einer fast lückenlosen Reihe Keime verwirklicht, deren Abdomen nur noch angedeutet segmentiert ist, deren Thorakalbeine hinten ganz nahe beieinander stehen, weiter vorne sich immer mehr voneinander entfernen (Abb. 40), ferner solche, bei denen nur noch die äußersten Seitenteile des Thorax sich zu einem undifferenzierten Anhang zusammengefügt haben (Abb. 39), bis zu solchen, bei denen dieser Anhang anscheinend nur noch Mesoderm ist, kürzer und kürzer wird und an einem bereits auch verjüngten Kieferteil ansetzt (Abb. 37, 35). Schließlich fehlt der Anhang ganz, und allein der Kopf wird ganz (Abb. 32) oder auch nur in Teilen (Abb. 33, 34) ausgebildet.

Für alle diese Fälle unterstützen die Asymmetrien von rechts zu links, die hin und wieder zur Beobachtung kamen (Abb. 36), die Ansicht, daß diese Entwicklungsergebnisse durch bestimmte an der präsumptiven Keimanlage direkt angebrachte Ausschaltungen bedingt sind.

Dennoch kann die Bindung zwischen Keimanlage und Entwicklungsendergebnis keine unmittelbare sein. Zwar lassen sich gewisse allgemeine Grenzen angeben (vgl. Abb. 49b), welche im Mittel den Raum der Defekte gegen den der Normalen und den der Undifferenzierten abgrenzen. Auch sind, wie schon betont wurde, innerhalb dieses Raumes die Kopfkeime und Kopf-Thoraxkeime im Mittel übereinander angeordnet. Aber in der Variationsbreite überlagern sich diejenigen Brennhöhen, bei denen Defekte, und die, bei denen Normale entstehen, sehr stark (Abb. 28). Auch kann im Einzelfalle bei einer bestimmten Brennung etwa nur ein Kopfsegment, bei einer viel größeren ein vollständiger Kopf entstehen. In Zeichnungen konnte öfter festgehalten werden, daß Größe des Keimstreifs und des wirklich ausgebildete Embryos einander nicht entsprachen (Abb. 33). Bis zum Stadium 22—26 einschließlich ändert, soweit sich bisher feststellen läßt, die Keimanlage ihre ursprüngliche Lage nicht. Dennoch treten bei immer größerer Ausschaltung Ganzbildung auf. Mit fortschreitender Entwicklung ist es immer kleineren Resteichern möglich, einen vollständigen Embryo zu bilden. Im ganzen gesehen (Abb. 28), zeigt die Streuung der Defekte, daß der Umfang der Ausschaltung der

präsumptiven Keimanlage für das Endergebnis wesentlich sein kann. Bisher ist es noch sehr schwer zu entscheiden, worauf im einzelnen in den ersten Stadien die Verhinderung der Regulierung zum Ganzen zurückzuführen ist. Außerdem befinden sich offenbar, wie aus der Beschreibung der Abb. 33 hervorgeht, unter den Defekten auch solche bei denen die Entwicklungshemmung erst in relativ später Zeit eingesetzt hat. So läßt sich ebensowenig wie aus den Beschreibungen der Defekte nach Polbrennungen bei *Platycnemis* (SEIDEL 1929 b, S. 417—425) hier aus der Größe des Defekts irgendein Schluß auf den Charakter der Entwicklungsvorgänge ziehen.

Während zu Beginn der Furchung im Durchschnitt sämtliche Resteier, denen nur eine Polkappe von 8,1 Teilstrichen genommen ist, defekt werden, dürfen nach der Einwanderung der Kerne ins Keimhautblastem bereits ungefähr 18,7 Teilstriche, das ist etwa die Hälfte des präsumptiven Anlagebezirkes, fehlen (Abb. 49a, I), ohne daß die Entwicklung zum Ganzen verhindert wird. Und wenn weiterhin, wie schon oben festgestellt wurde, mit einsetzender Bewegung die Keimanlage auf Poldefekte fast unbegrenzt regulieren kann, ja besonders in diesem Zeitabschnitt 31—35 die beschriebenen Defekte zugunsten von Ganzbildungen fast völlig wegfallen, so tritt klar heraus: Das nicht mehr unmittelbar ans Ei gebundene Keimanlagegewebe an sich hat eine Regulationsfähigkeit gewonnen, die offenbar während der Ruhe der Keimanlage sich nicht immer äußern konnte, oder mindestens im vorliegenden Experiment nicht zu erzielen war. So dürfte wohl die *Regulationshemmung in früheren Stadien, in welchen die verschiedenen oben beschriebenen Reaktionen ablaufen, in der starren Bindung der Keimanlage an das Dottersystem gesucht werden müssen* (vgl. SEIDEL 1935).

Wiederum treten nach dem Höhepunkt der Regulationsfähigkeit (Brennhöhe im Verhältnis zur Eilänge) im Stadium der vollendeten Keimanlage (35 Stunden) schon bei geringeren Brennungen Abdominaldefekte auf (Abb. 28). Die Regulationsfähigkeit ist mit der angewendeten Methode nicht mehr nachzuweisen, oder die Differenzierung — was die Schnürungen zu beweisen scheinen — hat tatsächlich so große Fortschritte gemacht, daß nun zwangsläufig Defekte entstehen müssen. Für letzteres spricht auch die besondere Art dieser Defekte: Der Abfall der Kurve I, Abb. 49a in der Klasse 35—40 zeigt, wie dieser Differenzierungsfortschritt innerhalb der Keimanlage vom morphologischen Differenzierungszentrum — vom Thorax aus nach hinten — gerichtet zu sein scheint.

In dem Stadium, in dem die starre Bindung aufgehoben ist (von 26 Stunden an), gleicht die Regulationsfähigkeit in ihrem Ausmaß der von *Platycnemis* und ist größer als bei der Biene. Dennoch gehört *Tenebrio* dem *Eitypus* nach in die Reihe der nichtregulativen Formen,

weil das Ei durch die besondere Anordnung seiner Struktur ein Gepräge erhalten hat, das am Anfang der Entwicklung die Regulationsfähigkeit stark einschränkt.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Am frisch abgelegten Ei von *Tenebrio molitor* ist in der Mehrzahl der Fälle der Hinterpol durch seinen geringen Dottergehalt und reichliche Einlagerung grober Granula als „helles Polfeld“, das ventral weiter nach vorn reicht als dorsal, deutlich ausgezeichnet.

Die Eireifung findet etwa auf der hinteren Drittelpartie in einer besonderen Plasmaanhäufung statt (Richtungsplasma). In der gleichen Höhe, aber in der Polachse des Eies, geht die Befruchtung vor sich.

Bis zum 64-Kernstadium (Kernschar) verteilen sich die Furchungskerne gleichmäßig um die hintere Drittelpartie: Mit 512 Kernen hat das Ei eine deutliche Kernsphäre ausgebildet, wobei das hintere Eidrittel allein etwa die Hälfte der Kerne enthält, durch deren Anordnung Lage und Form der späteren Keimanlage vorgezeichnet ist. Durch Färbung mit Hämalaun läßt sich auch im Keimhautblastem in Übereinstimmung mit der Kernverteilung die präsumptive Keimanlage bereits vor der Einwanderung der Kerne sichtbar machen. Sie umgreift den Hinterpol helmförmig und reicht ventral weiter nach vorn als dorsal.

Nach der Einwanderung der Kerne ins Blastem und Herstellung des Zellverbandes ist die Keimanlage durch die dichte Lage kleinerer Zellen vom extraembryonalen Bezirk unterschieden.

Vom Stadium der Kernsphäre an bleiben einige Furchungskerne als (primäre) Vitellophagen zurück: Sie ordnen sich unter Vermehrung zu einer Sphäre an, die entsprechend der ursprünglich stärksten Dotteranhäufung vorn und dorsal der Eioberfläche näher liegt als hinten und ventral. Aus dem Blastoderm wandern „sekundäre“ Vitellophagen in steigender Zahl in den Dotter zurück und verflüssigen ihn. Besonders rege vollzieht sich dieser Vorgang im Gebiet der Keimanlage, die inzwischen ganz auf die Ventraleite gewandert ist; die Mittellinie der Keimanlage weist hierbei die stärkste Vitellophagenabsonderung auf, so daß die weiteren Bewegungs- und Abfaltungsprozesse auf einer geschmeidigen Unterlage vor sich gehen können.

Zu Beginn des Schichtenbaues kontrahiert sich das Dottersystem; es entsteht Raum für den zu bildenden Embryo. Der Schichtenbau selbst wird durch Abgabe primärer Mesentodermzellen am Hinterende der Keimanlage eingeleitet; darauf folgt die Bildung einer Primitivdelle, aus der von hinten nach vorn fortschreitend die Primitivrinne ihren Ursprung nimmt. Gleichzeitig erfolgt die Amnionbildung unter Verkürzung des Keimstreifs zu dem in dieser Phase festliegenden Vorderende hin.

Durch Beobachtung der Kerneinwanderung in das Keimhautblastem ließ sich etwa zwischen Teilstrich 12 und 26 ein Differenzierungszentrum nachweisen. Dieses Zentrum liegt in frühem Stadium etwa am gleichen Ort, an dem in der Keimanlage der Thorax entsteht. Die verschiedenen Differenzierungsvorgänge, wie Segmentierung und Organsonderung, beginnen hier, um sich jeweils nach vorn und hinten fortzusetzen. Nach Vorwanderung der Keimanlage befindet sich das Keimhinterende am gleichen Ort des Eies, an dem ursprünglich das Differenzierungszentrum lag. Indem dort die Bildung der Primitivdelle stattfindet, erhält das Mesoderm in bezug auf die Keimanlage eine Differenzierungsrichtung von hinten nach vorn.

Nach Abtrennung verschieden großer Polbezirke waren die Entwicklungsergebnisse folgende:

Vorderpolbrennungen trafen niemals den Bereich der Keimanlage. Es gab in jedem Fall normale Embryonen.

Hinterpolbrennungen, die stets das Keimanlagegebiet treffen mußten, hatten folgendes Ergebnis: Es entstanden

1. normale Embryonen nach geringen Defekten bis zur Höhe der Kurve I, Abb. 49a,

2. Teilembryonen verschiedener Art bei mittleren Defekten, entsprechend der Abb. 49b. (Da die Keimanlage noch bis zur 31. Entwicklungsstunde den Hinterpol umgreift, entfernt das Experiment vornehmlich mediane Teile des Keimanlagegebietes. Dadurch entstehen häufig außer Köpfen und Kopffragmenten Teilembryonen mit stark verjüngten Anhangsbildungen),

3. undifferenzierte Keime bei großen Defekten (Abb. 49a, II). (Experimente bis zur 14. Stunde ließen kein Blastoderm mehr entstehen, an älteren Eiern vollzog sich dagegen noch die Dotterkontraktion, ohne daß eine Keimanlage entstand),

4. Abdomendefekte nach Brennungen im Alter von über 35 Stunden (die Keimanlage liegt ventral, ohne den Hinterpol zu umgreifen). Eine wohl vom Thoraxgebiet ausgehende Differenzierung läßt in den folgenden Stunden die Regulationsfähigkeit erheblich absinken.

In den jüngsten Eiern führt ein Defekt von höchstens 8 Teilstrichen zur Bildung normaler Embryonen. Später bis zum Alter von 35 Stunden, steigt die Regulationsfähigkeit stark an; es entstehen normale Embryonen noch bei Defekten bis zu durchschnittlich 30 Teilstrichen. In gleicher Weise läßt sich eine Verschiebung der oberen Grenze embryonaler Mindestbildungen von 17,3 Teilstrichen auf 32,4 (bei 26—31 Stunden) feststellen. Dieses auffällige Verhalten konnte unter der Annahme einer allmählich wachsenden Unabhängigkeit des Keimanlagegebiets vom Dottersystem erklärt werden.

Die experimentellen Ergebnisse lassen auf die Anwesenheit eines Zentrums im Polfeld des *Tenebrio*-Eies schließen, durch das etwa zur

Zeit des 64-Kernstadiums eine Strukturänderung des Eisystems hervorgerufen und die Wanderung der Furchungskerne an die Eioberfläche, die Formierung des Blastoderms und die Abscheidung sekundärer Vitellophagen zur Einleitung einer Dotterkontraktion möglich gemacht werden. Ein solches Zentrum wäre hier allerdings nicht außerhalb, wie das Bildungszentrum von *Platycnemis*, sondern innerhalb des Keimanlagegebiets selbst zu suchen. Es konnte nicht ausgeschaltet werden, ohne zugleich auch die präsumptive Keimanlage anzugreifen.

Eine Polbrennung, die nach dem 64-Kernstadium die Region des Differenzierungszentrums entfernt, hindert zugleich die Entstehung der gesamten Keimanlage aus dem Blastoderm.

Nachtrag.

Nach Abschluß der Arbeit wurden mir F. REITHS Untersuchungen „Über die Determination der Keimesanlage bei Insekten (Ausschaltversuche am Ei des Rüsselkäfers *Sitona lineata*)“¹ bekannt. Die Arbeit wurde jedoch zum Vergleich mit *Tenebrio* nicht mehr herangezogen, da REITH seinen mehr allgemein gehaltenen Angaben kein auf Messungen beruhendes Zahlenmaterial beigegeben hat.

Schriftenverzeichnis.

- Blunck, H.: Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. Z. Zool. 111 (1914). — Buchner, P.: Vergleichende Eistudien, I. Arch. mikrosk. Anat. 91 (1918). — Studien an intrazellulären Symbionten. Die symbiotischen Einrichtungen der Rüsselkäfer. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 26 (1933). — Hecht, O.: Embryonalentwicklung und Symbiose von *Camponotus ligniperda*. Z. Zool. 122 (1924). — Hegner, R. W.: Effects of removing the germ-cell determinants from the eggs of some Chrysomelid-Beetles. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 16 (1908). — Experiments with Chrysomelids-Beetles, III. The effects of killing parts of the eggs of *Leptinotarsa decemlineata*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 20 (1911). — Heider, K.: Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena 1889. — Henking, H.: Untersuchungen über die ersten Entwicklungs-vorgänge in den Eiern der Insekten, 3. Spezielles und Allgemeines. Z. Zool. 54 (1892). — Heymons, R.: Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895. — Hirschler, J.: Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L. Z. Zool. 92 (1909). — Embryogenese der Insekten. Schröders Handbuch der Entomologie. Jena 1928. Hier auch ausführlicher Schriftennachweis für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Insekten. — Koch, A.: Die Symbiose von *Oryzaephilus surinamensis*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 23 (1931). — Korschelt, E.: Der Gelbrand, Bd. 2. Leipzig 1924. — Korschelt, E. u. K. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902. — Krause, G.: Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Zwillings-, Doppel- und Mehrfachbildungen. Arch. Entw.mechan. 132 (1934). — Megusar, F.: Einfluß abnormer Gravitationswirkung auf die Embryonalentwicklung bei *Hydrophilus aterrimus*. Arch. Entw.mechan. 22 (1906). — Nusbaum, J.: Die Entwicklung der Keimblätter

¹ REITH, F.: Z. Zool. 147 (1935).

bei *Meloe proscarabaeus* Marsham. Biol. Zbl. 8 (1888). — Zur Frage der Segmentation des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biol. Zbl. 9 (1889). — Nusbaum, J. u. Fulinski: Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia (Blatta) germanica* L. Zool. Anz. 30 (1906). — Mansour, K.: Preliminary studies on the Bacterial Cell-mass (Accessory Cell-mass) of *Calandra oryzae* (Linn.): The Rice Weevil. Quart. J. microsc. Sci. 79 (1930). — Pauli, M. E.: Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von *Calliphora erythrocephala* und *Musca domestica*. Z. Zool. 129 (1927). — Reith, F.: Die Entwicklung des *Musca*-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche. Z. Zool. 126 (1925). — Versuche über die Determination der Keimesanlage bei *Camponotus ligniperda*. Z. Zool. 139 (1931). — Saling, Th.: Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* L. Z. Zool. 86 (1907). — Scheinert, W.: Symbiose und Embryonalentwicklung bei Rüsselkäfern. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 27 (1933). — Schleip, W.: Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren. Baur und Hartmanns Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 3. Berlin 1927. — Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig 1929. — Sehnetter, M.: Morphologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 29 (1934a). — Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Arch. Entw.mechan. 132 (1934 b). — Sehl, A.: Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte *Ephestia Kuehniella* Zell. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 20 (1931). — Seidel, F.: Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrhocoris apterus*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 1 (1924). — Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten, I—III. Biol. Zbl. 46 (1926); 48 (1928); 49 (1929a). — Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle *Platycnemis pennipes*, I—V. Arch. Entw.mechan. 119 (1929 b). — Die Reaktionsfolge im Determinationsgeschehen des Libellenkeimes. Verh. dtsch. zool. Ges. 1931. — Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums. Arch. Entw.mechan. 126 (1932). — Das Differenzierungszentrum im Libellenkeim, I. Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation. Arch. Entw.mechan. 131 (1934). — Strindberg, H.: Embryologische Studien an Insekten. Z. Zool. 106 (1913). — Wiemann, H. L.: The pole disc of *Chrysomelid* eggs. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 18 (1910). — Wheeler, W. M.: The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. J. Morph. a. Physiol. 3 (1890).
