

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

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS
DIFFERENZIERUNGSZENTRUM IN DER EMBRYONAL-
ENTWICKLUNG DER HONIGBIENE.

Von

MARTIN SCHNETTER.

Mit 30 Textabbildungen (97 Einzelbildern).

(Eingegangen am 12. Juni 1934.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	114
II. Material und Methode	118
III. Perioden und Stadien der Normalentwicklung	123
IV. Das Differenzierungszentrum im strukturellen Bau des Eies	128
A. Die Primitivstruktur S. 128. — 1. Gestalt und Inhalt des frisch- abgelegten Eies S. 128. — 2. Statistische Untersuchungen über die Richtungsorganisation des frischabgelegten Eies S. 130.	
B. Die abgeleitete Struktur S. 136. — 1. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Keimanlage S. 136. — 2. Statistische Untersuchungen über die Richtungsorganisation während der 1. Entwicklungs- periode S. 145.	
V. Nachweis einer qualitativen Auszeichnung des Differenzierungszentrums in Gestalt einer spezifischen Affinität zu Thionin und deren Entstehung während der Furchung	154
VI. Beziehungen zwischen der Eistruktur und den allgemeinen Form- bildungsvorgängen der Kernverteilung und Kernvermehrung und die Be- deutung des strukturellen Differenzierungszentrums sowie des Richtungs- plasmas für diese Prozesse (Beobachtungen und Diskussion)	155
A. Kinematik der Kernverteilung.	155
B. Vitellophagenbildung	161
C. Synchronismus und Heterochronismus der Kernteilung	163
VII. Das Differenzierungszentrum im zeitlichen Verlauf des Entwick- lungsgeschehens	165
A. Übersicht über die Formbildungsvorgänge S. 165. — 1. Schichtenbau S. 165. — 2. Sonderung der Organsysteme S. 170. — 3. Histo- logische Differenzierung	173
B. Statistische Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf der Differenzierungsvorgänge	176
VIII. Übersicht über die wesentlichsten morphologischen Grundlagen des Diffe- renzierungszentrums	185
IX. Überblick über den Differenzierungsmodus anderer Insekten	189
X. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	193
Literaturverzeichnis	195

I. Einleitung.

Während der Untersuchung der Normalentwicklung des Bieneneies lenkt nichts so oft und so stark die Aufmerksamkeit auf sich als die Beobachtung, daß jede einzelne Phase des Entwicklungsgeschehens von

einer Stelle des Eies ihren Ausgang nimmt. Dieser Ausgangspunkt scheint für alle Phasen der gleiche zu sein und liegt im Gebiet des größten Eidurchmessers, etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ der Eilänge vom vorderen Pol entfernt.

Diese besondere Entwicklungsform ist mit Klarheit bisher nur von SEIDEL (1924) für *Pyrrhocoris* vermerkt worden. Er beschreibt diesen „besonderen Differenzierungsmodus“, der bei der Keimblätterbildung, Sondernung der Organsysteme und histologischen Differenzierung „einer Welle gleich, von einem Punkt des Embryo aus in alle anderen Regionen fortschreitet“ und findet das „Differenzierungszentrum“ in der Gegend des Thorax des prospektiven Embryo. Die gleiche Feststellung trifft SEIDEL (1929) für *Platynemis*. SEHL (1931) konnte dieselbe Erscheinung bei *Ephestia* beobachten. Im übrigen begegnet man in der Literatur nur spärlichen Hinweisen, wobei für die Insekten fast allgemein eine Entwicklungsrichtung von vorn nach hinten angegeben wird.

Hinzu kommt im Ei der Biene eine weitere wesentliche Beobachtung: Neben der gradweisen zeitlichen Abstufung des Differenzierungsvorganges ist eine quantitativ abgestufte Ausbildung bestimmter morphologischer Bestandteile des Eibaues vorhanden, und zwar liegt auch für sie das Maximum immer an ein und derselben Stelle. In der bisherigen Insektenliteratur ist diese Erscheinung nicht berührt worden, während die quantitative Verschiedenheit der Ventral- und Dorsalseite schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung war.

All diese Erscheinungen gewannen in dem Augenblick eine größere Bedeutung, als es sich herausstellte, daß die beiden ausgezeichneten Stellen des Eies, diejenige mit frühzeitiger Entwicklung und diejenige mit quantitativer Überlegenheit der Strukturteile, zusammenfielen. Der Nachweis, daß für die einzelnen Elemente der Struktur und ebenso für die einzelnen Phasen des Formbildungsgeschehens die Differenzierung den gleichen Richtungssinn aufweist und dem gleichen Ort eine besondere Auszeichnung verleiht, ist die Aufgabe dieser Arbeit. Zugleich soll aber versucht werden, eine Schilderung der Normalentwicklung zu geben, bei der die Zusammenhänge zwischen Eibau und Entwicklung in den Vordergrund treten.

Das Problem, das damit gestellt wird, ist *das Problem der Differenzierung*.

Differenzierung ist ein vielbenutzter Ausdruck und wird dabei oft gleich *Entwicklung* gesetzt, wobei an Vorgang und Ergebnis gedacht ist. Seiner engeren sprachlichen Bedeutung wird er besonders da gerecht, wo er die Ausbildung oder *Sondernung unterschiedlicher Teile* bezeichnet, z. B. wenn im Rahmen der Insektenentwicklung in einem gleichmäßigen Blastoderm sich die Keimanlage oder das untere Blatt „differenziert“ oder die Organanlagen sich „differenzieren“. Seine besondere Bedeutung jedoch gewann der Begriff erst in der Gegenüberstellung zu dem der Determinierung. In der älteren Literatur fanden die Ausdrücke Differenzierung und Determinierung oft Verwendung für ein und denselben Vorgang.

Eine scharfe Trennung fordert VON UBTSCHE (1923). SEIDEL nennt Determinierung „den Vorgang der Bestimmung der Keimbereiche für ihre Aufgaben“ und Differenzierung „den Vorgang der Ausgestaltung der determinierten Bezirke“. Legen wir mehr als auf die Scheidung der Begriffe Wert darauf, den positiven Ausdrucksinhalt des Wortes Differenzierung klar herauszulegen, so müssen wir feststellen: Der Begriff faßt in sich den Vorgang des unterschiedlich Werdens und sein Ergebnis das unterschiedlich Sein. *Differenzierung ist sichtbare Unterschiedsgestaltung.*

Diese Definition ist die hier notwendige allgemeinste, denn sie schließt in sich die sprachlich gebundene Bedeutung als Vorgang und Ergebnis, weiter die historisch gewordene und schließlich die durch neue Fragestellung bedingte. Ein Differenzierungszentrum ist dann der Ort, an dem sichtbare Unterschiedsgestaltung als Vorgang zeitlicher Aufeinanderfolge beginnt, als Zustand gradueller Abstufung ein Maximum aufweist. Wenn SEIDEL (1931) die Bezeichnung Differenzierungszentrum für ein Organisationszentrum bei *Platycnemis* beibehält, so will das sagen, daß (für den Vorgang des unterschiedlich Werdens) ein wenig vom Begriff „Determinierung“ zu ihm herübergenommen wird. Eine Vermischung kann dadurch vermieden werden, daß man *Determinierung* den *einzelnen Keimeteil*, *Differenzierung* das *Verhältnis mehrerer zueinander* betreffen läßt. Unter diesem Gesichtspunkt ergibt sich für das *Differenzierungszentrum neben der strukturellen und zeitlichen eine causale Fassung*: Es ist ein Zentrum, das unterschiedlich macht. Über diese letztere Bedeutung werden erst die Experimente einer gleichzeitig erscheinenden Arbeit Auskunft geben können.

Zur Methode der Untersuchung am Bienenei kann zunächst ganz allgemein gesagt werden, daß möglichst *alle strukturellen und zeitlichen Differenzierungen als Funktion der Eiachse* erfaßt werden sollen. Für diese Messungen ist das Bienenei deshalb so besonders geeignet, weil Lage und Größe des Embryo von vornherein im Ei genau fixiert sind und Rollungsbewegungen fehlen.

MARSHAL und DERNEHL (1906) sind in gewisser Weise zu einer ähnlichen Fragestellung, allerdings nur für einen einzigen Vorgang, gekommen, als sie in ihrer Arbeit über *Polistes* eine Zusammenstellung der Orte gaben, an denen die Furchungskerne in den Eiern verschiedener Insekten zuerst die Oberfläche erreichen. Wenn sie keine Gesetzmäßigkeit finden konnten, so lag dies an der Art ihrer Fragestellung, deren querschnittshafte Betrachtungsweise wichtige Faktoren wie z. B. die Form des Eies, Größe und Anordnung der Keimanlage ganz außer acht ließ. Hier hingegen wird das Ei einer Art als Ganzes betrachtet und erst nachträglich ein Vergleich mit Gesamtbildern anderer Insektenarten vorgenommen.

Bei der Untersuchung erwies es sich als praktisch, die vielen Einzelheiten unter bestimmte ordnende und zusammenfassende Gesichtspunkte einzugliedern, bei denen, vom allgemeinen zum besonderen fortschreitend, auch die chronologische Reihenfolge eingehalten werden kann.

Von den strukturellen Verschiedenheiten läßt sich ein Teil unter dem Namen *Primitivstruktur* zusammenfassen. Damit sind die den morphologischen Bau des frischabgelegten Eies darstellenden Elemente gemeint, deren Anordnung seine Richtungsorganisation ausmachen: Gestalt des Eies, Lage des Richtungsplasmas und des weiblichen Vorkernes, Ort der Kopulation, Verschiedenheiten in der Stärke des Keimhautblastems und die Verteilung von Plasma und Dotter im Eiinneren.

Die in der ersten Periode stattfindenden Umbildungen lassen ständig eine *abgeleitete Struktur* entstehen, die durch Angaben über Größe der Plasmahöfe und Stärke des Blastoderms, über die Dichte der Furchungs-

kerne und Blastodermzellen und schließlich über die Stärke des inneren Keimhautblastems in den verschiedenen Eigeieten einer quantitativen Beschreibung zugänglich ist.

Die Verbindung zu den zeitlichen Differenzierungserscheinungen ergibt sich aus der Betrachtung der *allgemeinen Formbildungsprozesse* wie Verteilung und Vermehrung der Furchungskerne, deren Beziehung zur Eistruktur kurz diskutiert werden soll.

Zeitliche Unterschiede sind dann für die *Organbildungsvorgänge* festzustellen. Zuerst solche, die noch auf der ganzen Eilänge stattfinden, also: Einsenkung des unteren Blattes, die segmentalen Organbildungen der Segmente, der Anhänge und der Tracheen. Schließlich erlauben noch Organe, deren Bildung von zwei Zentren aus vor sich geht, wie das Amnion, der Mitteldarm und die sich entsprechenden ektodermalen Darmteile (Stomodaeum und Proktodaeum) ein Urteil über die Differenzierungsrichtung.

Es darf nicht von vornherein angenommen werden, daß die für bestimmte Strukturen und Organe gefundenen Gesetzmäßigkeiten tatsächlich auch in allen Teilen des Organismus aufgedeckt werden können. HEIDER (1889) hat den Begriff der morphologischen Dignität eines Organs geschaffen und damit gemeint, daß Größe und Wert eines Organes einen gewissen Einfluß auf die Zeit seines Erscheinens haben können. Tatsächlich scheint sich eine derartige Beziehung in bestimmten Fällen aufweisen zu lassen. Wie weit sie die ursprünglichen Gesetzmäßigkeiten wirklich sekundär stört oder ganz verdeckt, kann nur in dem besonderen Einzelfall diskutiert werden.

Nach exakter Bestätigung all dieser Beobachtungen ließ sich für das Bienenei *ein morphologisch ausgeprägtes Differenzierungszentrum* konstatieren, das sich *im strukturellen Bau durch graduelle Abstufungen, im Entwicklungsverlauf durch zeitliche Aufeinanderfolge* innerhalb der Eigeiete offenbart.

Durch anschließende Zusammenstellung von allen irgendwie verwertbaren Angaben in der Literatur wurde weiterhin versucht, die Allgemeingültigkeit der getroffenen Feststellung zum mindesten auf morphologischem Gebiet auch bei den übrigen Insekten wahrscheinlich zu machen, und überdies wurde in einer gleichzeitig erscheinenden Arbeit (SCHNETTER 1934) die Frage nach dem physiologischen Wert dieses Zentrums einer experimentellen Analyse unterzogen.

Aus Gründen, die bei Behandlung der Methode näher ausgeführt werden (S. 121), ist es nicht möglich, an einem einzigen Ei von einer größeren Anzahl oder gar allen Differenzierungserscheinungen Messungen vorzunehmen. Die Genauigkeit der Ergebnisse, die an verschiedenen Eiern erhalten werden, erhärtet aus der Stetigkeit der Werte.

Eine weitere Fehlerquelle liegt in den zwar nur geringen Größenveränderungen und Verschiebungen des Keimes. Ausgleichsmaßnahmen werden an Ort und Stelle besprochen.

Da die Eier ungleich groß sind, werden alle Messungen, die zur Festlegung der Richtungsorganisation und des Differenzierungszentrums auf der Eilängsachse (Abszisse) dienen, zur besseren Vergleichsmöglichkeit auf eine Eilänge von 100 Teilstrichen umgerechnet („Prozentteilstrich“). Im übrigen ist 1 Teilstrich immer gleich 15μ . Für die Messungen der Strukturteile (Ordinate) wurden kleinere Maßstäbe gewählt, die jeweils angegeben sind.

Das Ei der Honigbiene ist schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Seine Entwicklung wurde von BÜTSCHLI (1870), KOWALEVSKY (1871), GRASSI (1884) und NELSON (1915) beschrieben. Die drei ersten Autoren konnten infolge der Unzulänglichkeit ihrer Untersuchungstechnik kein vollständig klares Bild geben. Die NELSONSche Arbeit ist sehr ausführlich und behandelt vor allem die späteren Stadien, wobei der histologische Bau besonders berücksichtigt wird. Mit einzelnen Problemen beschäftigen sich die Arbeiten von BLOCHMANN (1889) (Richtungskörperbildung), PETRUNKEWITSCH (1901 und 1903) (Schicksal der Richtungskörper), DICKEL (1903) (Entodermfragen) und NACHTSHEIM (1913) (Richtungskörperbildung im Drohnenei). Die letztere enthält eine genaue Darstellung der Eireifung.

Die Anregung zur Untersuchung des Bieneneies ging von Her. n Prof. SEIDEL aus.

II. Material und Methode.

Die notwendige Voraussetzung für diese Arbeit, jederzeit eine genügend große Anzahl Eier mit genauer Altersbestimmung zur Verfügung zu haben, stellt an die praktische Imkertätigkeit spezielle Anforderungen, über die zuerst berichtet werden soll.

In dem bekanntesten Beobachtungsstock nach von FRISCH (1923) läßt sich zwar die Königin beim Bestimmen der Zellen gut beobachten, jedoch ist es nur schwer möglich, die Eier bei der Ablage individuell zu zeichnen und sie vor allem bequem und ohne große Störung für das Volk dem Stock zu entnehmen. Die Waben wurden deshalb stark verkleinert und beweglich aufgehängt. In seiner neuen Form besteht der Stock (Abb. 1—4) aus einem Holzrahmen (96×82 cm) von geruchlosem Lindenholz. Vier senkrechte und zwei waagerechte Trennungsleisten (*TrL*) teilen ihn in 15 Wabenräume, die miteinander in Verbindung stehen. Abb. 2 gibt einen Grundriß, Abb. 3 einen senkrechten Schnitt mitten durch einen Wabenraum, Abb. 4 einen solchen auf der Höhe senkrechter Trennungsleisten. Die Wabenräume sind durch Doppelfenster (*DF*) nach außen abgeschlossen. Diese Fenster, schmale Holzrahmen, auf denen beiderseits je eine Glasscheibe aufgeklebt wird, passen genau in einen Falz der Wabenraumwände (*F*) und werden durch Vorreiber (*Vr*) festgehalten. Sie können mit Hilfe von Lederriemchen leicht herausgenommen werden. Die Wabenrähmchen hängen mit abnehmbaren Tragestreifen¹ in Nuten des äußeren Rahmens und der senkrechten Trennungsleisten. Die Zwischenräume der übereinander hängenden Waben betragen nur 10 mm, damit ein Verkitten bei geringerem Abstand oder ein Bauen von Zellen bei größerem vermieden wird. Aus demselben Grunde dürfen die Verbindungsspalten zwischen den Wabenräumen nicht zu weit sein (*VSp*), obwohl es in diesem Falle besser ist, den Zellenbau mit in Kauf zu nehmen, als durch zu viel Holz das Volk noch mehr auseinanderzureißen. Die Wabenrähmchen haben ein Maß von $20,5 \times 12,5 \times 2,5$ cm. Das Holz ist 6 mm stark. Die gesamte Wabenfläche beträgt ($15 \times 2 \times 20,5$ cm \times $12,5$ cm) etwa 8×10^3 qcm, entspricht also einem Drittel der Wabenfläche eines normalen Bienestockes, z. B. der „Gerstungsbeute“¹ mit 25×10^3 qcm und faßt deshalb auch nur kleine bis mittlere Völker. Da der Abstand der inneren Glasscheiben

¹ Bezugsquelle: Deutsche Bienenzucht-Zentrale E. Gerstung, Oßmannstedt i. Th.

40—45 mm beträgt und die Rähmchentiefe 25 mm, bleibt den Bienen theoretisch ein Bewegungsraum von 7,5—10 mm zwischen Wabe und Glasscheibe. Er ist allerdings praktisch fast stets größer, denn die Waben, zum mindesten die Brutwaben, füllen die Rähmchentiefe nicht ganz aus. Dieser Bewegungsraum mag zu gering erscheinen, aber ein größerer läßt zu dichte Besetzung der Zellen mit Bienen zu und erschwert dadurch eine sichere Beobachtung der Eiablage. Zwei abnehmbare Schutzdeckel mit Watteeinlage geben dem Stock den notwendigen Wärmeschutz (*Sch*). Der ganze Stock steht auf einem beweglichen schmalen Tisch (*T*). An einer Schmalseite führt ein kleines Flugloch in einen Laufgang (*LG*) von 50 × 50 mm lichter Weite, dessen Boden und Seiten aus Holz bestehen. Die Decke wird durch Glasscheiben gebildet, die in zwei Nuten liegen und sich verschieben lassen, um im Bedarfsfall Bienen in den Laufgang kehren zu können. Das Flugloch ist für den Transport des Stockes durch einen Schieber verschließbar. Der Laufgang führt etwas geneigt, um das Hineinlaufen von Regenwasser zu verhüten, zum Fenster des Arbeitsraumes und öffnet sich in einem Anflugstrichter.

Das Einsetzen eines Volkes (Schwarmes) in einen solchen Beobachtungsstock geschieht am leichtesten und schnellsten auf folgende Weise: Der Stock wird im Freien auf einen Tisch aufgestellt, der Schutzdeckel einer Seite geöffnet und sämtliche Fenster bis auf eines der untersten Reihe verhängt. Die Öffnung dieses einen wird bis auf einen 2—3 cm hohen Spalt mit Papier verschlossen und der Schwarm in unmittelbare Nähe gebracht. Einige vor diesen Spalt geschöpfte Bienen werden durch Dunkelheit und Wachsgeruch zur Einwanderung veranlaßt und so der Einzug des gesamten Schwarmes angeregt, der in der Folge meist sehr schnell vonstatten geht. Damit man die Königin später leichter auffindet, wird sie auf dem Thorax gezeichnet (VON FRISCH 1923). Die Fütterung des Volkes kann im Laufgang oder durch ein Loch im oberen Rahmen erfolgen.

Es ist selbstverständlich, daß ein solcher Bienenstock weitgehend die natürliche Lebenstätigkeit eines Volkes erschwert. Starke Volksentwicklung, regelmäßiges Erbauen von Drohnenzellen, Ansatz von Weiselzellen und Schwarmversuche zeigen jedoch, daß selbst unter diesen Umständen der normale Triebablauf nicht ganz gestört ist. Der große Energieverbrauch zur Herstellung der notwendigen Stockwärme, die dauernden Störungen und die ständige Wegnahme abgelegter Eier schwächen den Stock natürlich stark. Es ist deshalb notwendig, normale

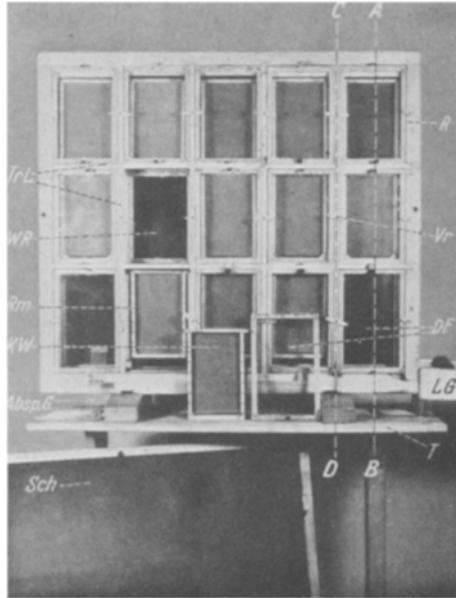


Abb. 1. Beobachtungsstock. *Absp.G* Absperrgitter, *DF* Doppelfenster, *KW* Koordinatenwabe, *LG* Laufgang, *R* Rahmen, *Rm* Rähmchen, *Sch* Schutzdeckel, *T* Tisch, *TrL* Trennungsleisten, *Vr* Vorreiber, *WR* Wabenraum, *WE* Watteeinlage. Der von FRISCHsche Beobachtungsstock enthält 6 große Waben, die nur in vertikaler Richtung durch eine Leiste getrennt sind, in horizontaler dagegen direkt aufeinander liegen.

Ergänzungsstöcke zu unterhalten, um jederzeit durch Zusatz von schlüpfender Brut, von Pollen- und Honigwaben die Lebenskraft des Stockes zu stärken. In Ermangelung eines so kleinen Rähmchenmaßes in der praktischen Imkerei hätte das zu zerstörendem Zerschneiden von Waben führen müssen. Nun lassen sich durch Zusammensetzen mehrerer solcher Beobachtungsrähmchen mittels U-förmiger Drahtklammern (Rähmchenvereinigungsclammern¹) zwei der gebräuchlichsten Rähmchenmaße herstellen: Aus 4 von ihnen (je 2 über- und nebeneinander) entsteht ein Ganzrähmchen, das in eine Thüringer oder Gerstung-Ständerbeute bequem eingehängt werden kann. Setzt man 3 nebeneinander, so läßt sich damit die ZANDER-Lagerbeute benutzen. In beiden Fällen hat man die Möglichkeit, jederzeit Waben gewünschten Inhaltes einem starken Volke zu entnehmen. Außerdem kann in diesen Bienenstöcken die Überwinterung der Beobachtungsvölker vorgenommen werden². Sie werden zu diesem Zwecke zu mehreren in einen Stock hinter bzw. neben ein starkes Volk umgehängt, um ihnen die notwendige Wärme zu gewährleisten. Das Umsetzen im Frühjahr erfolgt je nach der Witterung im April oder Anfang Mai. Die Einwinterung geschieht am besten Anfang September, nachdem die Versuchsvölker ihren Wintervorrat bereits eingeholt haben. Nachträgliche Fütterung ist durch Futterlöcher in der Decke des Überwinterungsstockes möglich. Die Überwinterung eines Volkes in einem Beobachtungsstocke wurde trotz der damit verbundenen Schwächung stets vorgenommen, um möglichst bald im Jahre Eier zu erhalten.

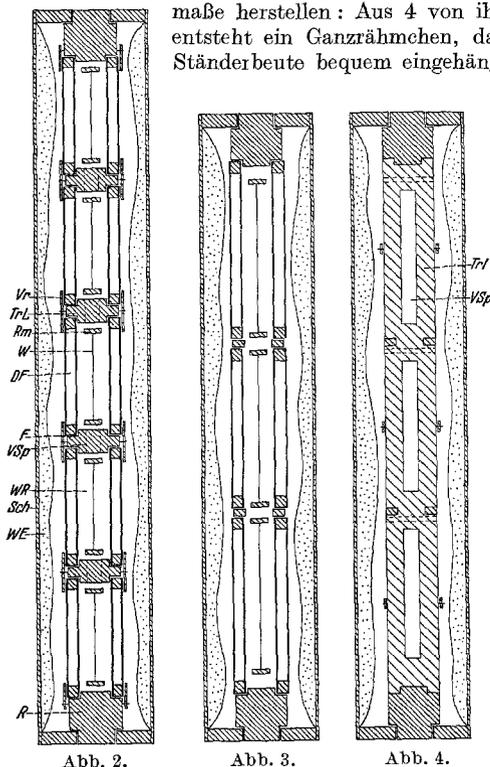


Abb. 2—4. 2 Grundriß, 3 senkrechter Schnitt durch einen Wabenraum (Linie *AB* in Abb. 1), 4 senkrechter Schnitt durch eine Trennleiste (Linie *CD*). $\frac{1}{4}$ nat. Größe. *F* Falz, *Rm* Rähmchen, *VSp* Verbindungspalt, *W* Wabe. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

Mai regelmäßig Eier entnehmen. Man erhält also eine etwa 4 Monate lange Arbeitsmöglichkeit (Mai bis September). Im Notfall kann man durch Reizfütterung und unter Opferung eines Volkes oder durch Neuanschaffung von Lüneburger Heidebienen, die als nackte Schwärme verschickt werden, die Untersuchungszeit auch noch bis Anfang Oktober ausdehnen.

Durch besonders starke Legetätigkeit zeichnen sich junge Nachschwarmköniginnen aus, die zur Schwarmzeit zusammen mit einem kleinen Volk leicht

¹ Bezugsquelle s. oben.

² Für solche Zwecke sind Beutenformen erforderlich, die vom Imker für Königinnenzucht benutzt werden und zur Unterbringung mehrerer kleiner Völker hinter- bzw. nebeneinander dienen.

zu beschaffen sind. Solche Völker können eine Zeitlang den Eibedarf für die Untersuchungen reichlich decken. Später werden sie nach Abfangen der Königin einem anderen Volke zur Verstärkung beigegeben.

Zur Gewinnung zeitbestimmter Eier werden nur Waben benutzt, die von den Bienen aus Mittelwänden frisch ausgezogen sind. Wegen ihres hellen, gelben Wachses gestatten sie eine leichtere Beobachtung der Königin beim Legen als die oftmals bebrüteten dunklen Waben, bei denen das hartgewordene Wachs und die Puppenhäuschen der geschlüpften Bienen ein leichtes Herausnehmen der Eier hindern. Eine solche Wabe hängt man möglichst mitten in das Brutnest, das meistens halbkreisförmig angelegt wird, wobei der ganze Stock gewissermaßen eine große Wabe darstellt. Der Königin werden nur eine oder zwei schon mit Brut besetzte Waben außer der eingehängten zur Verfügung gestellt, indem man sie durch Absperrgitter (*Absp.G*) von den übrigen trennt. Die Bienen „bereiten sie sofort vor“, und nach kurzer Zeit, meist nach 2—3 Stunden, wenigstens in den beiden Monaten Mai und Juni, beginnt die Königin mit der Eiablage, die während aller Tageszeiten beobachtet wird. Jedoch scheinen die Stunden von 0—6 Uhr morgens bevorzugt zu sein. Da durch Erschütterung bei der Entfernung der Schutzdeckel das ganze Volk erregt wird, ist es zweckmäßiger, zu Zeiten erwünschter Eiablage kleine Wolldecken vor die Doppelfenster als Wärmeschutz zu hängen, die man einzeln nach Bedarf fortnehmen kann. Sobald die Königin eine Zelle bestiftet, wird deren Lage innerhalb der Wabe koordinatenmäßig festgelegt und die Zeit notiert. Als Ordinate dient die Zahl der übereinanderliegenden Zellreihen, von denen jede 5. und 10. auf dem Rähmchen durch Farbstreifen markiert ist (*KW*). Das Zählen in der Abszissenrichtung wird dadurch erleichtert, daß man den zunächstliegenden Rähmchenrand als Ausgangspunkt nimmt und dann je nachdem eine positive oder negative Richtung angibt. Da die Königin meist 10 Sek. zur Ablage eines Eies braucht und während des Musterns der nächsten Zelle ihren Hinterleib noch in der eben bestifteten hält, hat man genügend Zeit zu einer sicheren Ablesung. Voraussetzung ist, daß die Waben regelmäßig gebaut sind, was eben bei solchen aus Mittelwänden ausgezogenen der Fall ist. Sind genügend Eier für eine Untersuchungsreihe vorhanden, so vertreibt man die Königin durch leichtes Klopfen an dem Glasfenster oder durch Einblasen von Rauch. Falls die Wabe im Stock bleiben soll, wird sie unter Absperrgitter gesetzt, da sich sonst infolge Mehrfachbestiften einer Zelle Irrtümer in der Altersbestimmung ergeben können. Es empfiehlt sich, die Wabe dem Stock zu entnehmen, da die Bienen bisweilen die Eier aus den Zellen entfernen. In einer feuchten Kammer bei 33—36° entwickeln sich die Eier auch außerhalb des Stockes. Von dort sind jederzeit die gewünschten Altersstadien bequem zu entnehmen. Um sie unbeschädigt zu erhalten, schneidet man sie mit einem sehr feinen Augenmesserchen zusammen mit etwas Wachs vom Boden der Zelle heraus (bei einiger Übung gelingt es auch ohne Wachs) und bringt sie zur Untersuchung in RINGER-LOCKE-Lösung bzw. in das Fixierungsmittel. Infolge der starken Reflexe sind außerhalb von Flüssigkeiten nur unzureichende Beobachtungen zu machen. Das Mißlingen der Aufzucht in irgendeiner Flüssigkeit bedingt die statistische Untersuchungsmethode, die am lebenden und am fixierten Ei vorgenommen wurde. Für die Untersuchungen dieser Arbeit wurden ausschließlich Eier aus Arbeiterinnenzellen benutzt.

Eier und Larven fixierte ich mit „PETRUNKEWITSCH“ (H₂O 300, Alk. abs. 200, Eisessig 90, Salpetersäure 10, Sublimat bis zur Sättigung) 6—12 Stunden und behandelte sie mit Lugol nach. Für Totalpräparate ergibt Färbung mit Thionin gute Bilder, vor allem übertrifft dieses Färbemittel alle anderen in der Darstellung von Furchungsstadien. Ich färbte 24 Stunden in wässriger Lösung (1 g Thionin in 10 ccm Alk. abs. auflösen, dazu 90 ccm H₂O). Differenziert wurde in 96%igem Alkohol. Um Schrumpfungen beim Übergang in Xylol zu vermeiden, führte ich mittels Senkmethode die Eier aus absolutem Alkohol in Xylol über und

bettete sie als Rollpräparate in Cedernöl ein, wobei dünne Glasfäden als Stütze dienen. Schnitte (quer 10 μ , längs 5 μ) färbte ich mit Hämatoxylin nach DELAFIELD oder HEIDENHAIN und Eosin.

Die Mikrophotographien des lebenden Eies sind unter dem Mikroskop (Leitz Okular 3, Objektiv 1, Tb. 170) hergestellt. Aufnahmen mit durchfallendem Licht ergeben Bilder von stark silhouettenhafter Wirkung. Lebenswahre Bilder mit plastischer Wirkung unter guter Zeichnung der Einzelheiten lassen sich durch eine Art von Dunkelfeldbeleuchtung erzielen. Dabei befinden sich Objekt und Lichtquelle in gleicher Höhe, die Lichtstrahlen streifen das Objekt (streifender Einfall). Furchungsbilder sind nur mit dieser Methode darzustellen.

Erklärung der Abkürzungen in den Abbildungen.

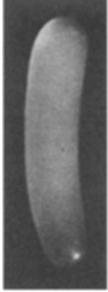
<i>A₁₋₁₀</i>	Abdomensegmente 1-10	<i>O</i>	Oberlippe
<i>Am</i>	Amnion	<i>Oen</i>	Oenocyten
<i>At</i>	Antenne	<i>OK</i>	Kerne, die an die Oberfläche kommen
<i>AZ</i>	Zellen des Hüllmaterials	<i>OSch</i>	Oberschlundganglion
<i>BasM</i>	Basalmembran	<i>Ov</i>	Ovar
<i>BIZ</i>	Blutzellen	<i>P</i>	Plasmareticulum
<i>BM</i>	Bauchmark	<i>PfK</i>	pilzförmiger Körper
<i>Cho</i>	Chorion	<i>Pla</i>	plasmaarmes Gebiet
<i>Coe</i>	Coelom	<i>Plr</i>	plasmareiches Gebiet
<i>d</i>	dorsal	<i>Pr</i>	Proktodaem
<i>DC</i>	Deutocerebrum	<i>PrC</i>	Protocerebrum
<i>dF</i>	differentielle Färbung	<i>r</i>	rechts
<i>dK</i>	degenerierende Kerne	<i>RMp</i>	Rand der Mittelplatte
<i>Do</i>	Dotter	<i>RP</i>	Richtungsplasma
<i>DoF</i>	Dotterfirst	<i>S</i>	Segment
<i>DS</i>	Dorsalsynectium	<i>Sc</i>	Synectium
<i>eK</i>	einwandernder Kern	<i>SF</i>	sichelförmiges Feld
<i>F</i>	Kugeln von fettartiger Zusammensetzung	<i>Sg</i>	Segmentgrenze
<i>FB</i>	Faltenbildung	<i>Sp</i>	Seitenplatte
<i>g</i>	Grenze der Färbung	<i>SpD</i>	Spinndrüse
<i>G_{12, 13}</i>	verschmolzenes 12. u. 13. Ganglion	<i>SpK</i>	Spermakern mit Plasmahof
<i>H</i>	Herz	<i>SR</i>	Segmentränder
<i>hMd</i>	hintere Mitteldarmanlage	<i>St</i>	Stomodaeum
<i>Ho</i>	Hohlräume	<i>Sti</i>	Stigma
<i>iKb</i>	inneres Keimhautblastem	<i>T_{1, 2}</i>	Anlage des Tentoriums 1, 2
<i>iRSp</i>	innerer Rand der Seitenplatte	<i>Th_{1, 2, 3}</i>	1., 2., 3. Thoraxsegment
<i>K</i>	Kiefersegment	<i>Tr</i>	Trachee
<i>Kb</i>	Keimhautblastem	<i>TrC</i>	Tritocerebrum
<i>KL</i>	Kopflappen	<i>TrL</i>	Tracheenlumen
<i>KLB</i>	Kopflappenbucht	<i>U</i>	Unterlippe
<i>Ko</i>	kometenförmiger Plasmahof	<i>UB</i>	unteres Blatt
<i>KstrR</i>	Keimstreifrand	<i>USch</i>	Unterschlundganglion
<i>l</i>	links	<i>v</i>	ventral
<i>M</i>	Mandibel	<i>vAmF</i>	vordere Amnionfalte
<i>Md</i>	Mitteldarm	<i>vMd</i>	vorderer Mitteldarm
<i>Mp</i>	Mittelplatte	<i>VKom</i>	Ventralkommissur
<i>MpG</i>	MALPIGHISCHE Gefäße	<i>W</i>	Welle
<i>Mx_{1, 2}</i>	1. u. 2. Maxille	<i>zHp</i>	zurückbleibendes Hofplasma
<i>Nb</i>	Neuroblasten	<i>ZS</i>	zentrale Plasmasäule

III. Perioden und Stadien der Normalentwicklung.

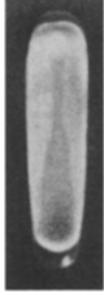
Zwanglos fügen sich die Entwicklungserscheinungen im Ei der Biene in die 4 großen Perioden ein, die im kontinuierlichen Strom der Entwicklung gleichsinniges Formbildungsgeschehen kennzeichnend zusammenfassen: Blastodermbildung, Schichtenbau, Sonderung der Organsysteme und histologische Differenzierung. C. E. v. BAERS (1828) Entwurf einer Scheidung von primärer, morphologischer und histologischer Sonderung liegt dieser Einteilung zugrunde, die auch WEISMANN (1863) und KOWALEVSKY (1871) bei ihren embryologischen Untersuchungen verwenden. HEIDER (1889) fügt die Keimblätterbildung als selbständige Periode ein. Von dieser bleibenden Einteilung machen CARRIÈRE (1890) für *Chalicodoma* und PHILIPTSCHENKO (1912) für *Isotoma* Gebrauch. SEIDEL (1924 und 1926) umgrenzt speziell für die Insektenentwicklung die Perioden genauer durch Aufstellung besonders markanter Stadien, wodurch die Begriffe Keimanlage, Keimstreif, vollendete Organsonderung und ähnliche innerhalb der Insektenentwicklung eine festbegründete Definition erhalten. In gleicher Weise verfährt SEHL (1931) für *Ephestia*.

Bei der Beschreibung ihrer Objekte führen HEIDER (1889, *Hydrophilus*), CARRIÈRE (1890, *Chalicodoma*), PHILIPTSCHENKO (1912, *Isotoma*), NELSON (1913, *Apis*) und manche anderen Autoren auch einzelne Stadien an, die sie allerdings nur mit der Abbindeungsnummer kennzeichnen. PHILIPTSCHENKO setzt sogar Buchstaben als Indices ein, um die fortschreitende Entwicklung an einzelnen bemerkenswerten Stadien zu erläutern, beginnt aber damit erst bei der Organsonderung. Falls all diesen Bezeichnungen ein vergleichender Wert für morphologische und entwicklungsphysiologische Fragestellungen zukommen soll, ist eine Festlegung im Anschluß an die 4 Perioden angebracht. Das soll bei der folgenden Schilderung der Normalentwicklung der Biene geschehen. Die 4 großen aufeinanderfolgenden Perioden werden durch römische Zahlen gekennzeichnet: *Blastodermbildung* I, *Schichtenbau* II, *Sonderung der Organsysteme* III und *histologische Differenzierung* IV. Für die Beschreibung sind markante Stadien ausgesucht, die für bestimmte Phasen innerhalb der einzelnen Perioden typisch sind. Diese Betrachtungsweise wird sich vor allem dann bewähren, wenn in den späteren Abschnitten der Arbeit causalen Zusammenhängen nachgegangen werden soll. Wegen des besonderen Nachdruckes, der auf die Untersuchung der I. Periode, von der Eiablage bis zur Ausbildung der Keimanlage, gelegt wird, kann man diese Periode I noch in die ja auch historisch berechtigten Abschnitte Eireifung IR, Furchung IF und Blastoderm IB unterteilen. Einzelne Entwicklungsschritte — *Phasen* — und die für sie charakteristischen Bilder — die *Stadien* — sind zur genaueren Unterscheidung durch kleine lateinische Buchstaben neben den römischen Zahlen gekennzeichnet.

Tabelle 1. Normentafel der

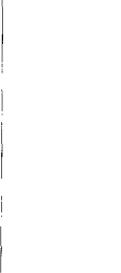
8. Abbildung einiger markanter Stadien durch Photographien des lebenden Keimes						
7. Symbole für Phasen und Stadien	IR	IFa	IFb	IFc	IBa	IBb
6. Verzeichnis der dafür vorhandenen Abbildungen	5, 6	8, 9 a, b, 16 a	9 c, d, 10, 16 b	11, 12, 16 c, 18	12 e, 13 a,	13 b
5. Namen für besonders markante Phasen und Stadien					Stadium des gleichmäßigen Blastoderms	
4. Kennzeichen am lebenden Ei für den jeweiligen Entwicklungszustand	Spermastrahlung	Kerne nur am Vorderpol	Elliptische Sphäre	Keulentörmige Sphäre	Einfache gleichmäßige Zellschicht	Zell-ventral sek. Keim-
3. Charakteristik der einzelnen Phasen der Entwicklung	Reifung und Befruchtung	Synchrone Zellvermehrung		Heterochrone Zellvermehrung		
		Ausbildung der Sphäre	Verteilung der Kerne auf die ganze Eilänge	Verteilung der Kerne auf den Querdurchmesser. Vitellophagen	Eigentliche Blastodermbildung	Verstärkung der ventralen Seite
2. Entwicklungsdauer der Perioden und Phasen in Stunden bei einer konstanten Temperatur von $34 \pm 1^\circ$	3½			10	12	20
1. Bezeichnung der aufeinanderfolgenden Perioden	<i>Blastodermbildung</i>					

Embryonalentwicklung der Honigbiene.

						
IBc	IBd	IIa	IIb	IIc	IId	IIe
13 c	22 a	20 u. 21 a, 27 a, b	20 u. 21 b, c, 22 b, 27 c, d	20 u. 21 d, 27 e, f, g	20 u. 21 e, 22 c	23 a
Stadium des differenzierten Blastoderms	Stadium der vollendeten Keimanlage				Stadium des vollendeten Keimstreifes	Stadium des verlängerten Keimstreifes
schicht stärker hautblastem		Konzentration des Keimmaterials auf die Ventralseite			Keimstreif löffelförmig	Keimstreif schiffchenförmig
Differenzierung der Zellelemente	Vorbereitung für Schichtenbau und Hüllenbildung	Einsenkung der Mittelplatte im vorderen Eidritzel. Beginn der Segmentierung	Erscheinen der vorderen Mitteldarmanlage und der vorderen Amnionfalte	Verschuß der Seitenplatten im vorderen Eidritzel. Erscheinen der hinteren Mitteldarmanlage	Vollendeter Verschuß der Seitenplatten. Erscheinen der hinteren Amnionfalte	Längenwachstum des Keimstreifes. Schluß des Amnions. Vollendung der Segmentierung
24	32	34	36	39	42	44

Schichtenbau

Tabelle 1

8. Abbildung einiger markanter Stadien durch Photographien des lebenden Keimes			
7. Symbole für Phasen und Stadien	IIIa	IIIb	IIIc
6. Verzeichnis der dafür vorhandenen Abbildungen	24 a, 29 a, b	22 d, 24 b, 29 c	23 b, 24 c, d, 29 d
5. Namen für besonders markante Phasen und Stadien			Stadium der vollendeten Organ-sonderung
4. Kennzeichen am lebenden Ei für den jeweiligen Entwicklungszustand	Verkürzung von Embryo und Dotter		
3. Charakteristik der einzelnen Phasen der Entwicklung	Segmentale Organ-sonderung	Bildung von Stomodaeum und Proktodaeum	Sonderung der mesodermalen Organe
2. Entwicklungsdauer der Perioden und Phasen in Stunden bei einer konstanten Temperatur von $34 \pm 1^\circ$	44	48	52
1. Bezeichnung der aufeinanderfolgenden Perioden	<i>Sonderung der Organsysteme</i>		

Die *Tabelle 1* vermittelt einen Überblick über die Entwicklung des Bieneneies in ihren Perioden und Phasen, die auf Grund der oben gezeigten Betrachtungsweise gewonnen werden. In den übereinanderliegenden Reihen gelangt folgendes zur Darstellung:

1. Bezeichnung der aufeinanderliegenden Perioden.
2. Entwicklungsdauer der Perioden und Phasen in Stunden bei einer konstanten Temperatur von $34^\circ \pm 1^\circ$.
3. Charakteristik der einzelnen Phasen der Entwicklung.

(Fortsetzung).

				
IVa	IVb	IVc	IVd	IVe
	24 e	25 a, b	25 c	25 d, 26
	Stadium des voll- endeten Rücken- schlusses	Stadium des fer- tigen Embryo	Stadium der vollendeten Ventral- krümmung	Stadium der Extremitäten- reduktion
Dotter drei Viertel vom Keimstreif bedeckt	Dotter völlig bedeckt	Segmentierung auch dorsal sehr deutlich	Ventral- krümmung	
Abscheidung der Hypodermis	Ektodermaler Rückenschluß	Reduktion der Antennen und Thoraxanhänge Mesodermaler Rückenschluß	Ventralkrüm- mung	Schlüpfen des Embryo
56	60	66	70	72
<i>Histologische Differenzierung</i>				

4. Kennzeichen am lebenden Ei für den jeweiligen Entwicklungs-
zustand.
5. Namen für besonders markante Phasen und Stadien.
6. Verzeichnis der dafür vorhandenen Abbildungen.
7. Symbole für Phasen und Stadien.
8. Abbildung einiger markanter Stadien durch Photographien des
lebenden Keimes.

IV. Das Differenzierungszentrum im strukturellen Bau des Eies.

A. Die Primitivstruktur.

1. Gestalt und Inhalt des frischabgelegten Eies.

Das Ei der Honigbiene ist langgestreckt zylinderförmig, mit fast kreisförmigem Querschnitt. Sein ganz charakteristisches Aussehen verdankt das Ei einer auffälligen Bilateralität, die durch verschiedene Form der beiden Pole, eine deutliche Krümmung der Eilängsachse und die Lage des größten Querdurchmessers in der Nähe eines Poles hervorgerufen wird. Dieser Pol, wie Abb. IR, Tabelle I zeigt, ist kugelhäubenförmig und mehr „breit“ als der andere „schmale“ Pol, dessen Oberfläche stumpfer erscheint. Infolge der Krümmung der Längsachse ist die eine Eiseite, von außen gesehen, deutlich konvex, die andere konkav.

Bei der Ablage geht der schmale Eipol voran und dient als Anheftungsstelle. Das Ei hängt dann am Grunde der Zelle in zuerst wagerechter Richtung, wobei die konvexe Seite nach oben zeigt. Am freien, breiten Pol befindet sich die Mikropyle. Das Ei besitzt somit eine ausgeprägte Polarität in Bau und Ablagestellung. Die Lage des künftigen Embryo ist darin während der ganzen Entwicklung genau fixiert. Das erlaubt uns, von nun an stets die konvexe Seite als die ventrale, die konkave als die dorsale zu bezeichnen. Ebenso entspricht der breite Pol dem Vorderende, der schmale dem Hinterende des Embryo.

Das Bienenei hat eine *Länge* von durchschnittlich 1,7 mm und einen größten Querdurchmesser im vorderen Drittel von etwa 0,39 mm. Diese Maße variieren in gewissem Grade schon innerhalb des Laiches einer Königin, obwohl dabei die Proportionen ungefähr gewahrt bleiben. Besonders starke Differenzen zeigen sich jedoch zwischen den Eiern der einzelnen Königinnen. Größere Unterschiede in der Länge oder in der Form, wie starke oder schwache Krümmung der Eilängsachse, große oder geringe Formverschiedenheiten der beiden Pole und wechselnde Lage des Querschnittmaximums können geradezu als Unterscheidungsmerkmale dienen. Die Tabelle 2 (S. 129) zeigt die Variation der Eilänge bei drei verschiedenen Königinnen, und zwar in ausgesuchten Beispielen von Königinnen mit einer mittleren, einer extrem geringen und einer extrem großen Eilänge. Sie wird dabei in Teilstrichen angegeben, ein Teilstrich entspricht 15 μ . Danach schwankt sie zwischen einem Minimum von 102 und einem Maximum von 126 Teilstrichen oder zwischen 1,53 und 1,89 mm. Der Eiquermesser beträgt 24—28 Teilstriche oder 0,36 bis 0,42 mm. Längs- und Querdurchmesser steht also im Verhältnis von mehr als 4 : 1.

Chorion und *Dotterhaut* umgeben das Ei. Das Chorion stellt eine dünne, ungemein elastische, farblose Hülle dar, die mit langgestreckt fünf- bis sechseckiger, wabenartiger Strukturzeichnung versehen ist.

Tabelle 2. Länge der Eier dreier Königinnen.

Bezeichnung der Königin	Anzahl der Eier mit einer Länge von Teilstrichen (1 Teilstrich = 15 μ)															Mittelwert in								
	102	105				110				115				120		125	Teilstrichen	mm						
S ₁																	120,6	1,81						
H ₂						1	3	7	3	2	6	1	1	4	2	5	9	3	2	1	1	1	114,3	1,71
K ₂	1	3	8	3	5	4	1	3	1	1													105,7	1,59

Außerdem sind unzählige feine Poren vorhanden. Flüssigkeiten können leicht eindringen, vor allem am hinteren Pol, wo das Chorion besonders dünn und durchlässig ist. Die sehr zarte, strukturlose Dotterhaut liegt dem Eiinhalt eng an und wird nur ab und zu auf Schnittpräparaten

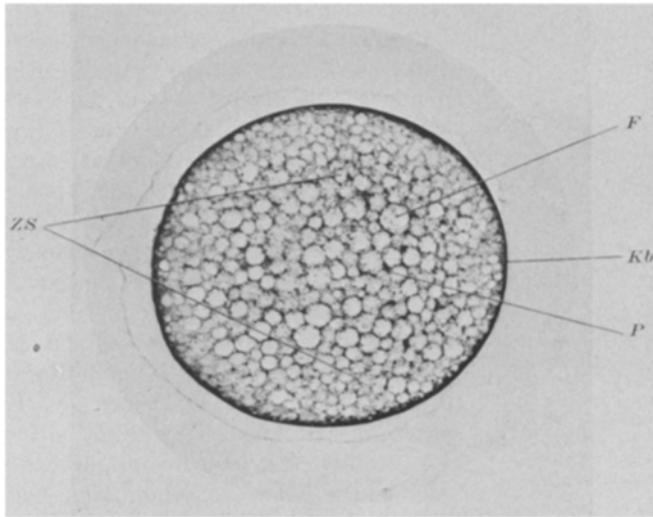


Abb. 5. Querschnitt durch ein frischabgelegtes Ei. Auf das dünne, gleichmäßige Keimhautblastem folgt eine plasmaarme Zone, im Innern ist eine plasmareiche Säule (ZS). Der fettige Inhalt der großen Kugeln und die Dotterkörperchen sind bei der technischen Behandlung verlorengegangen. Phot. 120/1.

sichtbar. Das Ei erscheint im durchfallenden Licht leicht safrangelb, im auffallenden elfenbeinfarbig. Der Eiinhalt ist von leichtflüssiger Zusammensetzung und quillt schon bei geringer Verletzung der Eihäute schnell heraus. Bei Beobachtung des lebenden Eies tritt an der Peripherie, in der Nähe der Pole kaum sichtbar, eine helle, äußerst schmale Randzone, das *Keimhautblastem*, hervor. Im Inneren sind *Fettkugeln* zu sehen, die nach der Oberfläche des Eies zu an Größe abnehmen. Dazwischen liegen zahlreiche kleine, stärker lichtbrechende *Dotterkugeln*.

Alle Hohlräume sind von dem leicht grünlich schimmernden *Plasma-*netz ausgefüllt.

Am Quer- oder Längsschnitt durch ein frischabgelegtes fixiertes Ei (Abb. 5 und 6) fallen vor allem kugelförmige Hohlräume (*F*) auf, deren fettiger Inhalt bei der Fixierung verlorengeht. Die kleineren, gleichmäßig durch das ganze Ei verteilten Dotterkörperchen dagegen werden intensiv durch das DELAFIELDSche Hämatoxylin gefärbt. Sie fehlen fast völlig in Eiern, die mit PETRUNKEWITSCH fixiert wurden, sind dafür aber bei säurefreier Fixierung in großer Anzahl vorhanden. In den Zwischenräumen gibt sich das weitmaschige Plasmanetz mit feinen amöbenförmigen Anhäufungen und dünnen Verbindungsfäden zu erkennen (*P*). Eine zentrale Säule (*ZS*) ist durch etwas stärkeren Plasmareichtum ausgezeichnet, während nach außen zu plasmaärmere Partien liegen. Erst nahe der Oberfläche werden die Fäden wieder stärker und verschmelzen mit der peripheren Plasmaschicht, dem Keimhautblastem (*Kb*). Die Stärke des Keimhautblastems ist recht gering, beträgt sie doch nur etwa $10\ \mu$, also etwa $\frac{1}{40}$ des Durchmessers. Im Querschnitt herrscht radiale Symmetrie bis auf eine ganz schwache Überlegenheit der ventralen Seite gegenüber der dorsalen. Im Längsschnitt dagegen zeigt sich eine starke axiale Asymmetrie, und zwar in der Weise, daß die Dicke des Keimhautblastems von einem Maximum auf der Höhe des größten Eiquerschnittes allmählich nach den beiden Polen hin abnimmt. Belege dafür

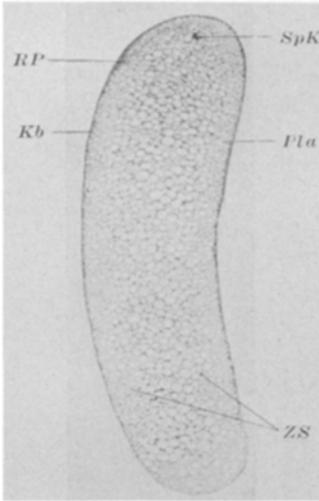


Abb. 6. Übersicht über die Plasma- und Dotterverteilung im frischabgelegten Ei (Längsschnitt). Phot. 36/1. Keimhautblastem und zentrale Plasmasäule sind im Gebiet des Querschnittmaximums am stärksten ausgebildet.

folgen im folgenden Kapitel. In der Nähe des vorderen Poles fällt auf der ventralen Mediane zumeist eine stärkere Plasmaansammlung auf, die keilförmig ins Eiinnere hineinragt (vgl. Abb. 6, *RP*). Ihre genaue Lage ist bei den einzelnen Eiern ziemlich verschieden. Es ist das Richtungsplasma, der Ort der Eireifung.

2. Statistische Untersuchungen über die Richtungsorganisation des frischabgelegten Eies.

Die *Gestalt* des Eies ist gekennzeichnet durch eine ausgesprochene *Polarität* und *Bilateralität*, für die folgende bestimmende Merkmale gelten: Starkes Überwiegen der Längsachse gegenüber den beiden anderen in einem Verhältnis von mehr als 4 : 1, Verschiedenheiten in der Form der beiden Pole, unterschiedliche Krümmung der dorsalen und ventralen

Eioberfläche und asymmetrische Lage des Querschnittmaximums in der Nähe des vorderen Poles. Diese *Richtungsorganisation* steht in fester Beziehung zu den Achsen des zukünftigen Embryo. Sie enthält aber auch andererseits als Ausdruck des besonderen Differenzierungsmodus die auffällige Hervorhebung eines Gebietes mit maximaler Querschnittsbreite. Eine Betrachtung der verschiedenen Abbildungen zeigt, daß diese Erscheinung bei den einzelnen Eiern stärker oder schwächer hervortritt.

Tabelle 3. Mittelwerte von Messungen über die Lage des Querschnittmaximums bei je 30 lebenden und 30 fixierten Eiern dreier verschiedener Königinnen.

I	Lebend				Fixiert				
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
	H ₂	K ₂	S ₁	Mittelwert	H ₂	K ₂	S ₁	Mittelwert	Gesamt-Mittelwert
1. Eilänge	114,3	105,7	120,6		97,4	97,1	106,2		
2. Maximaler Durchmesser	26,8	24,5	26,5		24,1	24,2	26,0		
3. Lage des Maximums in Teilstrichen	26,3	24,9	26,9		23,6	24,3	25,2		
4. Lage des Maximums in % Teilstrichen	23,1	23,6	22,2	23,0	24,2	25,0	23,8	24,5	23,8

In der Tabelle 3 sind für jeweils 30 lebende und fixierte Eier verschiedener Königinnen (Spalte II—IV bzw. VI—VIII) neben den Mittelwerten für die Eilänge (Zeile 1) und dem maximalen Durchmesser (Zeile 2) diejenigen für die Lage des Querschnittmaximums aufgezeichnet (Zeile 3 bis 4). Danach findet sich dieses kurz vor der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Viertel des Eies, etwa zwischen dem 22.—25. Teilstrich der zum Vergleich auf 100 Teilstriche umgerechneten Eilänge. Es wurden absichtlich neben lebenden Eiern auch fixierte gemessen, da bei den folgenden Untersuchungen beiderlei Material benutzt werden mußte. Der gefundene Unterschied von 0,8 Teilstrichen ist so gering, daß eine gesonderte Betrachtung nicht notwendig ist. Die beiden Querdurchmesser (Höhe und Breite) stimmen in diesem Bereiche zumeist überein. Trotz sehr verschiedener Länge der Eier bei den verschiedenen Königinnen (z. B. Zeile 1, Spalte II und III) liegt das Maximum relativ immer an der gleichen Stelle (Zeile 3—4, Spalte II—III).

Die sichtbaren Elemente des Eiinhaltes sind das Plasma, der Nahrungsdotter und der Eikern. Davon tritt das Plasma in drei Erscheinungsformen auf, dem Richtungsplasma, dem Keimhautblastem und dem Retikulum. Der Nahrungsdotter setzt sich aus großen Fettkugeln und kleineren Dotterkörperchen zusammen.

Die auffälligste Plasmadifferenzierung stellt das *Richtungsplasma* dar, eine starke Verdickung des Keimhautblastems in der ventralen Mittel-

linie nahe dem vorderen Pole, die keilförmig ins Eiinnere hineinragt (Abb. 6, *RP*). Nach Messungen an 50 Eiern ist bei einer durchschnittlichen Längenausdehnung von 4—5 Teilstrichen sein Vorkommen auf das Gebiet zwischen dem 1. und 17. Teilstrich, unter besonderer Bevorzugung der Gegend des 5.—10. Teilstriches beschränkt (vgl. Abb. 30, Kurve *IIa* und *b*).

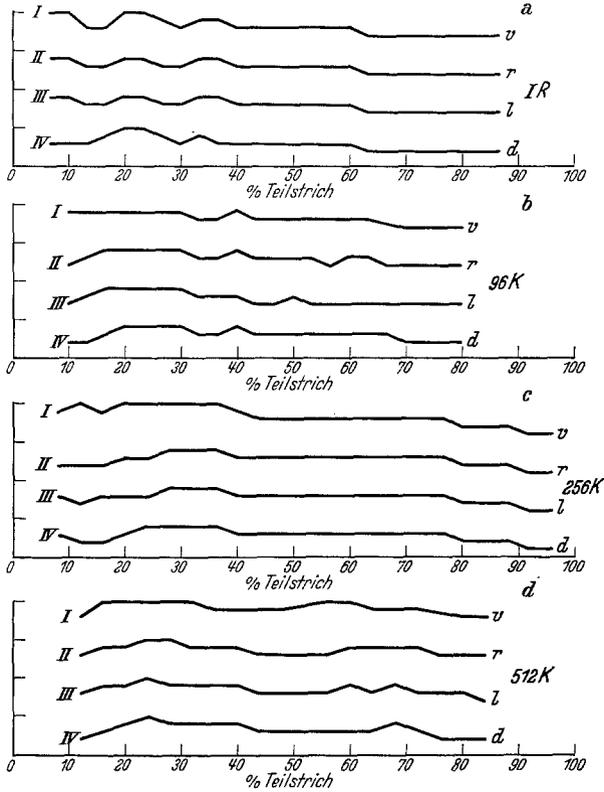


Abb. 7a-d. Graphische Darstellung der Stärke des Keimhautblastems. Abszisse: % Teilstrichzahl der Eilänge. Ordinate: Stärke des Blastems (Ordinateneinheit $12\ \mu$, jede Kurve zählt von eigenem Nullpunkt). *a* Stadium der Richtungkörperbildung (1% Teilstrich $15,5\ \mu$)¹, *b* 96-Kernstadium (1% Teilstrich $14,6\ \mu$), *c* 256-Kernstadium (1% Teilstrich $15,3\ \mu$), *d* 512-Kernstadium (1% Teilstrich $15,6\ \mu$). (Zahlenmaterial für diese und andere graphischen Darstellungen ist zur Raumersparnis nicht veröffentlicht.)

Die Stärke des *Keimhautblastems* wurde auf Querschnitten unter starker Vergrößerung (Okular 4, Objektiv 7, Tb. 170) gemessen und zwar auf jedem 5. (6.) Schnitt ventral, rechts, links und dorsal. Infolge der innigen Verbindung des Keimhautblastems mit dem Retikulum durch relativ kräftige Ausläufer und infolge von Dotter- und Fetteinschlüssen sind die Grenzen zwischen beiden unklar (vgl. Abb. 5 und 6). Trotzdem ließen sich deutliche Größenunterschiede feststellen. Bei der

¹ Daraus ergibt sich die Eilänge, hier $1,55\ \text{mm}$.

Untersuchung wurde an jeder Stelle die kompakte Schicht des Blastems nebeneinander mehrfach gemessen und aus diesen Messungen ein Durchschnittswert genommen. Die Ergebnisse solcher Messungen an einem frischgelegten Ei sowie an 3 verschiedenen Furchungsstadien ventral, dorsal und zu beiden Eiseiten sind in der Abb. 7 graphisch dargestellt. Die Betrachtung des Gemeinsamen in den 16 Kurven, in deren Ordinate die Breite des Blastems und in deren Abszisse die Zahl der Querschnitte abgetragen ist, ergibt eine allgemeine Gesetzmäßigkeit über die Stärke des Keimhautblastems in den verschiedenen Regionen. Vom vorderen Pol beginnend wächst sie bis zum ersten Viertel der Eilänge auf ein Maximum an und fällt danach allmählich bis zum hinteren Pol auf ein Minimum ab. Das Maximum erstreckt sich etwa zwischen dem 24. und 45. Querschnitt, es entspricht einem Gebiet vom 18.—30. Teilstrich der Eilänge. Die Mitte liegt bei dem 24. Teilstrich (vgl. Abb. 30, IV).

Bei genauerer Betrachtung einzelner Kurven zeigen sich mancherlei Schwankungen, deren Ursachen vor dem Vergleich der Kurven durch eine nähere Diskussion der Ergebnisse an dem ersten der Beispiele erörtert werden sollen. Die Abbildung 7a enthält die Werte von einem etwa $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Ablage fixierten Ei, das sich gerade bei der Richtungkörperbildung befindet. Die Messungen beginnen erst mit dem 10. Schnitt und schließen mit dem 130. von insgesamt 150 Schnitten. Die ersten und letzten lassen sich infolge der dort einsetzenden Wölbung und der dadurch bedingten schrägen Schnittführung sowie infolge von Schrumpfungen am hinteren Pol nicht verwenden. Daß die Meßwerte der ventralen Seite (Abb. 7a, Kurve I) sowie in geringerem Maße die der rechten und linken (II und III) in einer gewissen Höhe über dem Anfangsminimum der Dorsalseite (IV) liegen, kann auf die verstärkende Wirkung des Richtungsplasmas in seiner weiteren Umgebung zurückgeführt werden, obwohl es auffällig sichtbar nur vom 5. bis zum 9. Schnitt reicht. Vom 24. Querschnitt an (ungefähr 18. Teilstrich) beginnen die 4 Kurven den Anstieg zu ihrem Maximum, das sich bei allen gemeinsam vom 30.—35. Schnitt (20.—24. Teilstrich) erstreckt. Das nachträgliche auffällige starke Absinken, dem nochmals eine Erhebung folgt, geht parallel mit einer gleichen Verkleinerung im Eiquerschnitt und ist als Schrumpfungerscheinung zu erklären. Für den weiteren Verlauf der Kurven ist zu berücksichtigen, daß Zwischenwerte infolge der Kleinheit der Maße und der an sich schon schwierigen Mittelwertsetzung nicht benutzt wurden. Daher erscheint die in Wirklichkeit allmähliche Abnahme auf den Kurvenbildern etwas sprunghaft vom 80. zum 85. Querschnitt. Die Ergebnisse von den drei weiteren Eiern erfahren durch gleiche Ursachen ihre individuellen Variationen. Während die Kurven für das Keimhautblastem des 96- und 256-Kernstadiums nichts prinzipiell Neues bringen (das Ei des letzteren Stadiums ist ohne lokale Schrumpfungen und zeigt besonders schön das einheitliche Anwachsen des Keimhautblastems im Querschnittmaximum), ist für das 512-Kernstadium bemerkenswert, daß das Richtungsplasma inzwischen verstrichen und demgemäß keine anfängliche Verstärkung mehr zu finden ist.

Das Keimhautblastem im ganzen wird auf der Ventralseite etwas dicker, wie sich bei einem Vergleich der (nicht veröffentlichten) Gesamtwerte zeigt. Außerdem läßt sich vom Beginn der Furchung bis zum 512-Kernstadium eine schwache Verstärkung des ganzen Keimhautblastems im Mittel von 2,9 auf 3,7 Meßeinheiten feststellen. Dieser Tatbestand ist zu vergleichen mit den Beobachtungen SEHLS (1931), der

bei *Ephestia* im Verlauf der Furchung ein Anwachsen des Keimhautblastems auf das 2—2 $\frac{1}{2}$ -fache der ursprünglichen Dicke nachweisen konnte.

Abgesehen von diesen Veränderungen ist bei allen Kurven das Bild bezüglich der Lage des Maximums der Blastemstärke das gleiche. Ein Vergleich der Plasmapverteilung an den vier Eiseiten ergibt eine ganz schwache, fast nur in dem Gebiet der maximalen Stärke und nicht bei allen Eiern zum Ausdruck kommende Überlegenheit der ventralen Seite über die drei anderen, wie das Beispiel der Abb. 7 *c* und *d* zeigt.

Für die quantitative Verteilung des *Netzplasmas* läßt sich eine ähnliche Analyse wie für das Keimhautblastem nicht vornehmen. Man kann nur einen allgemeinen Überblick aus Totalpräparaten und Schnittbildern gewinnen. Auf Totalpräparaten (Abb. 16*a*) erscheint ein zentraler Teil, der in seinen Umrissen etwa der Form des Eies gleicht, besonders auffällig gefärbt (*ZS*). Schnittbilder zeigen (Abb. 5 und 6), daß dort die Plasmafäden besonders stark sind. Der Durchmesser dieser Zentralsäule beträgt $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ des jeweiligen Eidurchmessers. In ihrem Inneren bestehen aber noch quantitative Unterschiede in der Verteilung des Plasmas, insofern als dessen Menge an jeder Stelle der Eilängsachse der Stärke des Keimhautblastems proportional ist, wie durch Totalbilder und vor allem auch, um Täuschungen auszuschließen, durch Längsschnitte überzeugend dargetan werden kann (Abb. 6). Im Anschluß daran ergab sich die Möglichkeit, wenigstens das Gebiet maximaler Stärke des Retikulums zahlenmäßig zu umgrenzen durch Messung des Teiles, der die intensivste Färbung besitzt. In der Tabelle 4 sind die gefundenen Werte für Ausdehnung (Spalte II—III) und Mitte (Spalte IV—V) dieses Gebietes zusammengestellt, die an 8 Eiern (Spalte I) im Alter von 0—3 $\frac{1}{2}$ Stunden gewonnen wurden. Durchschnittlich erstreckt sich das Maximum der Färbung für die Eilänge 100 vom 10. bis

Tabelle 4. Messungen des Gebietes mit stärkstem Plasmaretikulum an 8 thioningefärbten Eiern im Stadium der Reifeteilung.

Länge der Eier in Teilstrichen I	Farbmaximum			
	Ausdehnung		Mitte	
	in Teilstrichen II	in %-Teilstrichen III	in Teilstrichen IV	in %-Teilstrichen V
100	10—30	10—30	20	20
99	10—30	10—30	20	20
99	5—40	5—40	22,5	22,5
99	12—30	12—30	21	21
98	12—34	12—34	22	22
97	10—40	10—40	25	25
95	10—32	11—34	21	22,5
82	10—30	12—36	20	24
		10—34		22

34. Teilstrich, deckt sich also etwa mit dem des Keimhautblastems.

Auf diese zentrale Säule stärkeren Plasmagehaltenes folgt nach außen eine schmale, plasmaärmere Zone (Abb. 5, 6 und 16, *Pla*), in einer Breite von knapp $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Eiquerschnittes. Hier sind die Fäden des Netzes von einer auffallenden Zartheit. Der Übergang erfolgt ziemlich

plötzlich, ohne daß jedoch eine scharfe Grenze entsteht. Erst dicht unter der Oberfläche verstärken sich die Fäden wieder und münden als breite Stränge in das Keimhautblastem ein. Eine genaue Musterung dieser Zone in Schnittbildern und Totalpräparaten (vgl. Abb. 5, 6 und 16a) zeigt, daß bezüglich der Eilängsachse die quantitative Plasmaverteilung der in der zentralen Säule entspricht.

Von den *Dotterelementen* des Eies zeigen die kleinen, stark färbbaren Dotterkörperchen in Größe und Menge eine etwa gleichmäßige Verbreitung. Dagegen läßt sich für die Fettkugeln, die die Hauptmasse des Deutoplasmas ausmachen, bezüglich ihrer größenmäßigen Verteilung eine bestimmte Gesetzmäßigkeit feststellen. Einmal nimmt ihre Größe von außen nach innen zu (Abb. 5 und 6). Entlang der Längsachse ergab sich durch Zählung der Anzahl pro Flächeneinheit auf Querschnitten folgende Regel: Verringerung der Anzahl, d. h. Anwachsen der Größe der Fettkugeln bis etwa zum 40. Teilstrich. Danach nimmt die Zahl zu, d. h. es erfolgt ganz allmählich eine Abnahme der Größe. Eine Beziehung zur Plasmaverteilung ist auf Grund dieses Ergebnisses nicht festzustellen.

Der *Eikern* liegt bis zur Richtungkörperbildung im Richtungsplasma. Für seine Lage im Ei gelten demnach bis zu diesem Zeitpunkt die für das Richtungsplasma getroffenen Feststellungen (vgl. oben). Der weibliche Vorkern wandert nach seiner Ausbildung ins Einnere hinein. Seine Vereinigung mit einem der männlichen Vorkerne wurde an den verschiedensten Stellen des Eiquerschnittes zwischen Vorderpol und der Höhe des Richtungsplasmas etwa vom 3.—12. Teilstrich beobachtet, jedoch nie im Richtungsplasma selbst. Ebenso sind die männlichen Vorkerne im gleichen Gebiet völlig regellos verteilt. Die Lage des ersten Furchungskernes und damit der Ausgangspunkt der embryonalen Differenzierungsvorgänge zeigt also keine gesetzmäßige Bindung an einen genauer bestimmbareren Ort des Eies.

Zusammenfassend läßt sich für *die Organisation des frischabgelegten Eies* folgendes feststellen: Die Gestalt des Eies zeigt eine ausgesprochene Bilateralität, durch die Lage und Polarität der Achsen des zukünftigen Embryo fixiert sind. Noch nachdrücklicher und entscheidender verleiht aber die Verteilung des Plasmas und des Dotters der Primitivstruktur des Bieneneies ihr besonderes Gepräge: Im Gegensatz zu der heteropolen Anordnung dieser Elemente bei dem totalen und diskoidalen Furchungstypus ergibt sich hier für das Plasma ein besonderes Differenzierungsbild entlang der Eiachse, das durch den *Begriff eines strukturellen Differenzierungszentrums* im Querschnittmaximum am besten gekennzeichnet ist. Im Verlauf der Furchung wird das Richtungsplasma dem Keimhautblastem eingeordnet, so daß von diesem Zeitpunkt ab das Differenzierungszentrum den einzig ausgezeichneten Punkt bedeutet. Bezüglich des Eibaues im Querschnitt weisen das Keimhautblastem und das Retikulum

eine schwache Bilateralität auf, die in dem ersten Stadium durch die Lage des Richtungsplasmas am stärksten ausgeprägt ist und später durch eine etwas stärker werdende Überlegenheit der Ventralseite dargestellt wird. Gestalt und Plasmabestand besitzen eine kongruente bilaterale Richtungsorganisation. Die Fettkugeln des Deutoplasmas dagegen sind in einem eigenen, vom Differenzierungszentrum unabhängigen Verteilungsmodus angeordnet.

B. Die abgeleitete Struktur.

1. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Keimanlage.

IR. Eireifung und Befruchtung (0—3 $\frac{1}{2}$ Stunden, Tabelle 1).

Bei der Ablage befindet sich das Ei im Stadium der Richtungskörperbildung, die in dem danach benannten „Richtungs“plasma vor sich geht. Der weibliche Vorkern wandert, auf gleicher Höhe bleibend, ins Eiinnere und verschmilzt mit einem der Spermakerne, die bei ihrer Umwandlung zu Ruhekernen (gewöhnlich 3—7 in einem Ei) Plasma um sich gesammelt und eine starke Strahlung gebildet haben. Die Kopulation erfolgt meist dicht unter dem Richtungsplasma. Die drei Richtungskörper lösen sich bald danach im Richtungsplasma auf; dasselbe Schicksal erleiden die restlichen Spermakerne.

IF. Kinematik der Kernverteilung und morphologische Befunde im Einnieren während der Furchung (3 $\frac{1}{2}$ —10 Stunden, Tabelle 1).

Die kinematischen Vorgänge der Furchung lassen sich am lebenden Ei gut verfolgen und photographisch festhalten. Genauere Bilder ergeben sich aber erst aus Thioninpräparaten. Bei der folgenden Schilderung sollen die Einzelheiten an Übersichtszeichnungen solcher Präparate besprochen werden, zu denen Photographien lebender Eier als Belege dienen.

Die Furchung verläuft im allgemeinen *synchron* bis zu dem Augenblick, in dem die Kerne die Oberfläche des Eies erreichen. Dies geschieht gewöhnlich nach dem 10. Teilungsschritt, also im 1024-Kernstadium. Dann wird der synchrone Teilungsmodus von einem heterochronen abgelöst. Bis nach dem 7. Teilungsschritt, also bis zu 128 Kernen, läßt sich die Anzahl der Furchungskerne mit Sicherheit an Totalpräparaten feststellen. Höhere Kernzahlen erfordern die Anwendung der von SEIDEL (1929) angegebenen Sektorenmethode.

Unmittelbar nach der Kopulation der Vorkerne zum ersten Furchungskern beginnt die Furchung. Ausgangspunkt der Kernvermehrung ist der Ort der Kernverschmelzung, der einwärts vom Richtungsplasma liegt, ohne starre Bindung an eine bestimmte Stelle im Ei. Man findet den ersten Furchungskern oder seine beiden ersten Abkömmlinge zwischen dem 1. und 10. Teilstrich des etwa 100 Teilstriche langen Eies, meist der ventralen Eiseite genähert, oft jedoch auch weit asymmetrisch nach rechts oder links verlagert. Die durch die erste Furchungsteilung gebildeten zwei Kerne weichen nur sehr wenig auseinander (Abb. 8a, b),

$\frac{1}{10}$ des Eiquermessers werden kaum überschritten. Dasselbe ist bei dem nächsten Teilungsschritt der Fall. Die vier Kerne liegen etwa in einer Ebene bei fast quadratischer Anordnung (Abb. 8c, d). Die Abb. 9a zeigt als Beleg die Photographie eines lebenden Eies im 4-Kernstadium. Auf ihr sind ventral in der Nähe des vorderen Poles bei schräg einfallender Beleuchtung (vgl. S. 122) zwei helle Flecke sichtbar, die Plasmahöfe zweier Furchungskerne. Die beiden anderen liegen genau senkrecht unter ihnen, so daß auf der Abb. 9a ein 2-Kernstadium vorgetäuscht wird. Die Kerne des 8-Kernstadiums zeigen dann schon eine räumliche Anordnung (Abb. 8e, f, 9b). Ihr gegenseitiger Abstand ist noch ungefähr

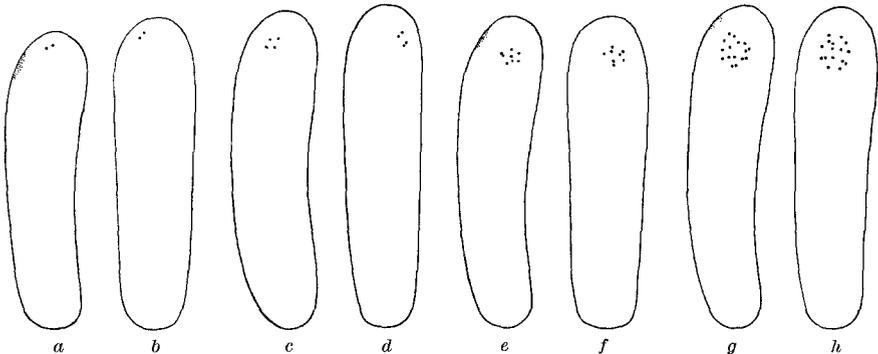


Abb. 8a-h. Optischer Längsschnitt durch das 2-16-Kernstadium, gezeichnet nach Thioninpräparaten. Zeichenapp. 28/1. Je eine Aufsicht und eine Seitenansicht desselben Eies. a-b 2-Kernstadium, c-d 4-Kernstadium, e-f 8-Kernstadium, g-h 16-Kernstadium. Die Kerne rücken aus einer zumeist sehr asymmetrischen Lage nach innen und hinten, sie bilden dabei allmählich eine Sphäre.

der gleiche geblieben. Dagegen ändern die Kerne insgesamt ihre Lage, sie rücken in mehr zentrale Partien des Eies und entfernen sich gleichzeitig vom vorderen Pol. Die 16 Kerne des nächsten Teilungsstadiums ordnen sich zu einer Kugelschale (Sphäre), deren Mittelpunkt etwa mit der Höhe des größten Eiquerschnittes zusammenfällt und im allgemeinen ein wenig asymmetrisch der ventralen Eiseite genähert ist (Abb. 8g, h). Der Durchmesser dieser Sphäre beträgt etwa $\frac{1}{3}$ des Eidurchmessers. Dabei hat der Abstand der vordersten Kerne vom vorderen Pol weiter zugenommen, ein Zeichen dafür, daß die Kerne insgesamt noch nach hinten gewandert sind.

Die Kernverteilung nimmt nun eine neue Form an. Die Sphäre beginnt sich in Richtung der Eilängsachse zu vergrößern, aus der Kugel wird ein Rotationsellipsoid. Die Kerne wandern während der nun folgenden 3 Teilungsschritte, also im 32-, 64- und 128-Kernstadium, in der Hauptsache parallel der Längsachse weiter, so daß sich die Länge der Sphäre von 10% (Abb. 8g, h) auf 85% (Abb. 10c) der gesamten Eilänge ausdehnt. Dabei ist festzustellen, daß diese Bewegung auch in Richtung auf den

vorderen Pol stattfindet, nur mit viel geringerer Geschwindigkeit als nach hinten. In derselben Zeit erweitert sich der Querdurchmesser der Sphäre nur von 30% auf 50%. Auffällig ist dabei, daß die schwache Querverteilung in der Gegend des größten Eidurchmessers noch am stärksten ausgeprägt ist. Die Photographien der Abb. 9c, d belegen diese Erscheinung am lebenden Ei. Sie zeigen die Vergrößerung der Sphäre im 32-Kernstadium (Abb. 9c). Eine genauere Orientierung über die Lage und Verteilung der Furchungskerne während dieser Phase geben die Übersichtszeichnungen Abb. 10a—c besonders im Vergleich mit

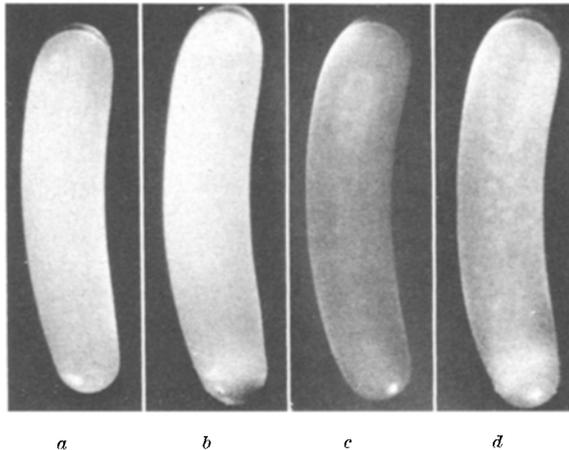


Abb. 9a—d. Furchungsbilder vom lebenden Ei. Phot. 30/1. Es treten die Plasmahöfe der Kerne hervor. a 4-Kernstadium. Die Kerne liegen ziemlich peripher, paarweise übereinander, so daß nur zwei deutlich werden, b 8-Kernstadium, Kerne genau zentral, c 32-Kernstadium, Sphäre liegt etwa symmetrisch zum größten Eiquerschnitt, d 64-Kernstadium, Sphäre hat Keulenform angenommen.

Abb. 8g, h. Dort liegen 16 Kerne in einer fast kugelschalenförmigen Anordnung, die in Abb. 10a einer elliptischen des 32-Kernstadiums gewichen ist. 64 Kerne erstrecken sich schon über die Hälfte der Eilänge (Abb. 10b). Im 128-Kernstadium hat die Wanderung in Richtung der Längsachse eine ungefähr symmetrische Verteilung der Kerne herbeigeführt. Die Sphäre weist ähnliche Proportionen wie das Ei selbst auf (Abb. 10c).

Nach der Ausbildung des 128-Kernstadiums tritt die Furchung in eine neue Phase. Der Kernverteilung in der Längsrichtung folgt *das Emporrücken der Kerne an die Oberfläche, die Verteilung auf den Querschnitt*. In den Abb. 11 und 12, vor allem 12a, der Photographie eines 256-Kernstadiums, kommt diese Wanderung in der Breite deutlich zum Ausdruck. Dabei fällt auf, daß dieser Vorgang nicht überall gleichzeitig anhebt, sondern daß wieder die Kerne auf der Höhe des größten Eiquerschnittes vorausziehen. Die Sphäre erhält dadurch eine ganz charakteristische

birn- bis keulenförmige Gestalt, die, abgesehen von gewissen individuellen Schwankungen, ein ungemein typisches Bild für die Furchungsweise des Bieneneies darbietet (vgl. Abb. 11a, b und 12a, b). Nach Erhöhung der Kernzahl auf 512 (Abb. 11b) haben sich auch die hinteren Teile der Sphäre erweitert, die vorderen jedoch ihren Vorsprung gehalten. Der größte Sphärendurchmesser fällt ständig mit dem größten Eidurchmesser zusammen, wie vor allem eine Musterung der dorsalen Sphärenränder in den Abb. 12a und b zeigt. Nach dem 10. Teilungsstrich hat sich

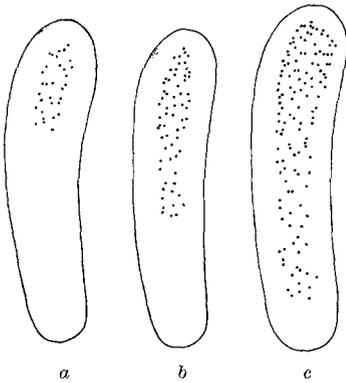


Abb. 10 a-c. Optische Längsschnitte durch das 32—128-Kernstadium, gezeichnet nach Thioninpräparaten. Zeichenapp. 23/1. a 32-Kernstadium, b 64-Kernstadium, c 128-Kernstadium. Die Sphäre vergrößert sich in Richtung der Längsachse unter nur geringer Verbreiterung auf den Querschnitt. Vom 128-Kernstadium an besitzt die Sphäre eine ähnliche Form wie das Ei.

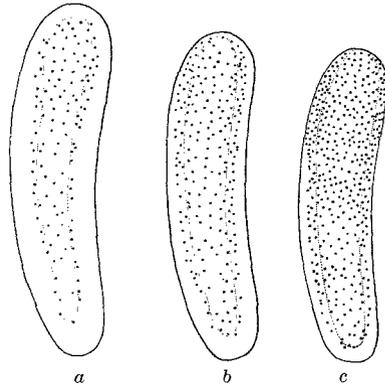


Abb. 11 a-c. Eine Seite von Eiern des 256 bis 1024-Kernstadiums, gezeichnet nach Thioninpräparaten. Zeichenapp. 23/1. $\frac{1}{4}$ des Kernbestandes ist durch eine feine Linie abgegrenzt. a 256-Kernstadium, b 512-Kernstadium, c 1024-Kernstadium. Die Kerne rücken nach der Oberfläche empor. Die Überlegenheit im Gebiete des Querschnittmaximums einerseits und der ventralen gegenüber der dorsalen Eiseite andererseits ist überall deutlich sichtbar.

die Sphäre so vergrößert, daß die Kerne den gesamten Eiraum bevölkern und in die Oberflächenschicht des Keimhautblastems eintreten. Entsprechend ihrem ständigen Vorsprung beginnen die Kerne, die auf der Höhe des größten Eiquerschnittes liegen, zuerst mit der Einwanderung.

Eine genaue Beobachtung der *Teilungsrichtung* auf Schnittbildern läßt erkennen, daß die *Spindeln* bei der Kernvermehrung bis zur Ausbildung des geschlossenen Blastoderms fast durchweg *in tangentialer Richtung* liegen, d. h. stets in die Fläche der Sphäre fallen. Ausnahmen machen die ersten 4 Furchungsteilungsschritte, bei denen die hintereinander folgenden Spindeln etwa aufeinander senkrecht stehen und die radialen Teilungen bei der Entstehung der Vitellophagen, über die am Ende des Abschnittes gesprochen wird. Wenn die Sphäre sich in die Länge streckt, fällt auf, daß die Kerne der hinteren Hälfte sich gerade in Richtung der Längsachse teilen und damit ihre Ausbreitungsbewegung unterstützen.

Während ihrer Wanderung durch das Ei nehmen die Kerne ständig aus dem Retikulum Plasma in ihre Höfe auf. Sobald sie in Sphärenform angeordnet sind, lassen sich deshalb an *verschiedenem Plasmagehalt* zwei Zonen unterscheiden. Innerhalb der Sphäre liegt ein fast plasmafreier, außerhalb ein plasmahaltiger Bezirk. So sind auf der Abb. 18 im 512-Kernstadium innerhalb der Sphäre nur noch ganz spärliche Reste plasmatischer Substanz vorhanden (*Pla*). In der äußeren Schicht dagegen hat sich der alte Plasmabestand unverändert erhalten (*Plr*). Ebenso verstärkt sich

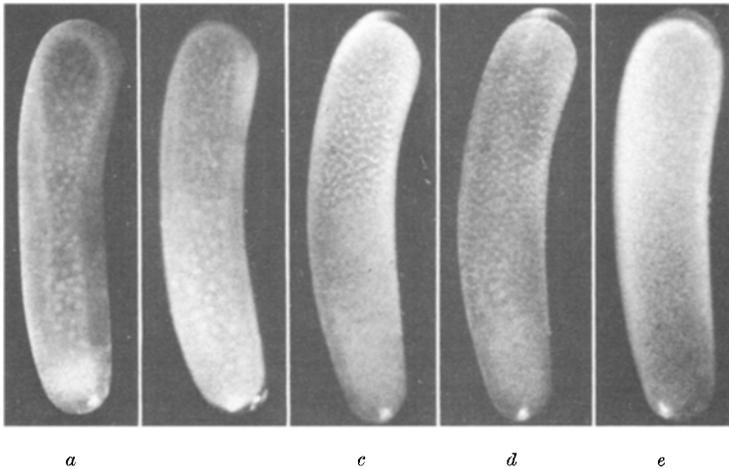


Abb. 12a–e. Furchungsbilder vom lebenden Ei. Phot. 30/1. *a* 256-Kernstadium. Hier tritt die Keulenform der Sphäre besonders schön hervor, ebenso die Überlegenheit der ventralen über die dorsale Seite. *b* 512-Kernstadium. Die Kerne liegen im Gebiete des größten Eiquerschnittes dicht unter der Oberfläche. *c* und *d* 1024-Kernstadium. Zwei Photographien desselben Eies mit 30 Min. Zeitunterschied. Sie zeigen das allmähliche Emporkommen der Kerne und die „Furchung“ an die Oberfläche. *e* Gleichmäßiges Blastoderm, 12 Stunden nach der Ablage. Kerne als dunkle Punkte zwischen hellem Plasma. Gleichförmigkeit sehr deutlich.

auch das Keimhautblastem nur sehr wenig gegenüber seiner ursprünglichen Dicke.

In Zeiten stärkerer Wanderungsgeschwindigkeit, also während der Längsverteilung bei den hinteren Kernen und während der Querverteilung bei sämtlichen Sphärenkernen, ziehen sich die sonst gleichmäßig amöbenförmigen Plasmahöfe der Furchungskerne stark in die Länge. Dabei liegt der Kern an dem Ende, das der Bewegung vorausgeht. Es kommt dadurch die charakteristische Kometenform der Furchungshöfe zustande (Abb. 18, *Ko*).

Sehr auffällig ist eine *differente Färbung* des Plasmas an Thioninpräparaten. Nach dem 5. Teilungsschritt färbt sich zuerst vor allem in den dorsalen und lateralen Randbezirken, später allerseits das gesamte Plasma, einschließlich des Keimhautblastems in Höhe des größten

Eiquerschnittes dunkler als die Umgebung, wie die Abb. 16 zeigt. Deutlich erstreckt sich die auffällige Färbung über das Gebiet des größten Ei- und Sphärenquerschnittes. Diese unterschiedliche Affinität des Plasmas oder seiner Einschlüsse zu Thionin ist bis zur Einwanderung der Kerne ins Blastoderm, jedoch nicht mehr in den folgenden Stadien, zu beobachten. Die Bedeutung dieser Farbauszeichnung gerade im Gebiete des größten Eiquermessers kann erst in späterem Zusammenhang (S. 154) ausführlich gewürdigt werden.

Der Vorgang der *Einwanderung* findet zwar im allgemeinen kurz nach dem 10. Teilungsschritt statt, kann aber auch während der Teilung oder bereits im 512-Kernstadium einsetzen. Er dauert etwa eine Stunde, und es gelang, ihn in verschiedenen Phasen durch zwei Photographien (Abb. 12c, d) desselben lebenden Eies festzuhalten, die etwa 30 Min. auseinanderliegen. Auf Abb. 12c sieht man, daß in einem Bereich von der Mitte des Eies bis nicht ganz zum vorderen Pole die Oberfläche eine zellige Struktur aufweist. Hervorgerufen wird diese von Furchen, die im Augenblick des Kerneintritts in das Keimhautblastem etwa konzentrisch um jeden Kern einschneiden. Die Furchen sind als helle, breite Gräben zwischen den Zellen deutlich sichtbar. 30 Min. später (Abb. 12d) hat sich der Vorgang bis auf den vorderen Pol und nach hinten bis auf $\frac{3}{4}$ der Eilänge ausgedehnt. Kurz danach ist die ganze Oberfläche erfaßt (Abb. 12e).

Wie oben bereits für die Wanderung der Kerne allgemein bemerkt wurde, geht auch beim Empортаuchen an die Oberfläche der Kern voran. Er rückt in das Keimhautblastem ein und läßt dabei einen großen Teil seines Hofplasmas zurück. Nur eine geringe Menge folgt dem Kern und mischt sich mit dem peripheren Plasma. Der zurückbleibende Teil, der sich durch dunklere Färbung vor dem Keimhautblastem auszeichnet, liegt in unregelmäßigen Haufen, die mit Fortsätzen ins Eiinnere hineinragen, unter den sich bildenden Blastodermzellen. Dieses zurückbleibende Hofplasma wird erst nach Ausbildung des geschlossenen Blastoderms allmählich in die Zellen aufgenommen (vgl. S. 143).

Zwei auffällige Besonderheiten in dem Furchungsverlauf habe ich bisher bei der Schilderung außer acht gelassen. *Die Kerne des größten Eiquerschnittes schreiten nicht nur in der Wanderung voran, sondern stehen in diesem Gebiet auch am dichtesten beieinander*, wie Abb. 11a, b, c und Abb. 12a, b, c, d überzeugend dartun. Außerdem lassen Abb. 11a, b, sowie Abb. 12a deutlich erkennen, daß die ventrale Seite der Sphäre der dorsalen gegenüber erhöhte Wanderungsgeschwindigkeit der Kerne aufweist. Trotz zahlreicher individueller Schwankungen sind diese beiden Erscheinungen regelmäßig zu beobachten.

Aus der geschlossenen Bewegungsform der Sphäre treten die *Vitellophagen* als frühzeitig differenzierte Furchungskerne heraus. Während des 7. Teilungsschrittes fallen 1 oder 2 Kerne auf, deren Spindeln nicht

tangential, sondern radial stehen. Entsprechend werden im 128-Kernstadium 1 oder 2 Kerne innerhalb der Sphäre gefunden, die durch ihre

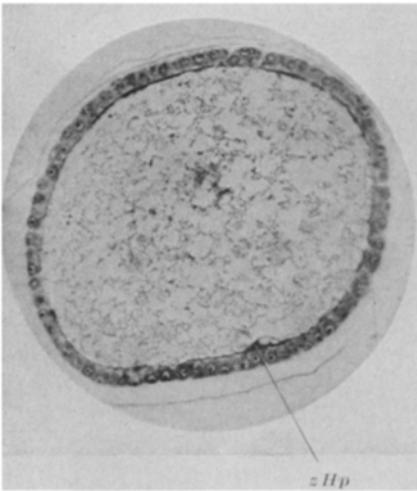


Abb. 13 a. Erklärung s. Abb. 13 c, S. 143.

asymmetrisch der Eiperipherie zugewandten Plasmahöfe eine einwärts gerichtete Bewegung erkennen lassen. Derselbe Vorgang spielt sich auch während der beiden nächsten Teilungsschritte ab. Auffallenderweise treten die Vitellophagen im allgemeinen zuerst im vorderen Drittel der Sphäre auf. Später wandern sie, außer an den Polen, an allen Orten der Kernsphäre ein. Über die Zahl der Vitellophagen läßt sich für die verschiedenen Furchungsstadien keine feste Regel angeben, da sie infolge der Vermehrung aus Teilung der vorhandenen und der unregelmäßigen Neuzuwan-

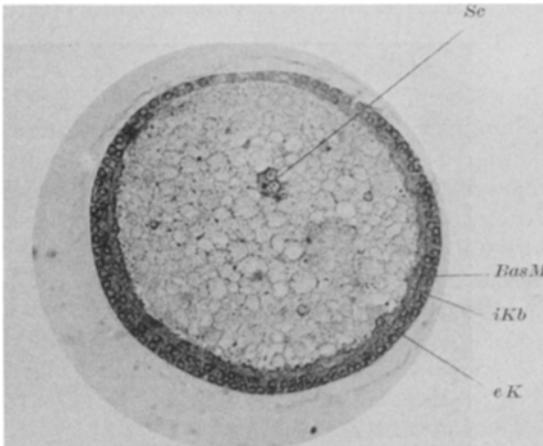


Abb. 13 b. Erklärung s. Abb. 13 c, S. 143.

derung großen Schwankungen unterworfen ist. Gewöhnlich lassen sich für das 128-Kernstadium 1 oder 2 Vitellophagen feststellen, für das 256-Kernstadium 2 bis 10, für das 512-Kernstadium 10—50. Wenn die Furchungskerne die Oberfläche erreichen, können etwa 100 Vitellophagen, also etwa $\frac{1}{10}$ des gesamten Kernbestandes, im Inneren angetroffen werden. Die Teilung der Vitellophagen verläuft nicht immer synchron mit der der Sphärenkerne.

Die kinematischen Erscheinungen während der Furchung verlaufen

in drei klar voneinander geschiedenen Phasen. In der 1. Phase, die den 1. bis 4. Teilungsschritt umfaßt, verteilen sich die Kerne ohne gerichtete Beziehung zur Eioberfläche, man kann sagen, rein nach mitotischen Gesetzen. Die Ebenen der drei ersten Teilungsschritte stehen dabei aufeinander

senkrecht. Die Kerne sind dann auf der Oberfläche eines räumlichen, fast kugeligen Gebildes angeordnet, das als Ganzes bis in die Gegend des größten Eiquerschnittes verlagert wird (*Phase IFa* der Tabelle 1). Während der 2. Phase, vom 4.—7. Teilungsschritt, liegt die Hauptrichtung der Kernbewegung *parallel zur Eilängsachse* (*Phase IFb* der Tabelle 1). In der letzten Phase rücken die Kerne *an die Oberfläche* (*Phase IFc* der Tabelle 1).

IB. Bildung der Keimanlage (10—32 Stunden, Tabelle 1).

Beim Eintritt in das Keimhautblastem teilen sich die Kerne zweimal hintereinander in tangentialer Richtung. Beide *Teilungsschritte* verlaufen nicht mehr synchron, sondern beginnen an der Stelle, an der die Furchungskerne zuerst die Oberfläche erreichen und pflanzen sich, *einer Welle gleich*, von dort nach vorn und hinten über das ganze Ei fort. Dabei beteiligen sich sämtliche Kerne. Nach dem 12. Teilungsschritt hat sich ein allseitig geschlossenes Blastoderm ausgebildet (Abb. 12e und 13a), in dessen verschiedenen Bezirken Zelldichte und Zellgröße

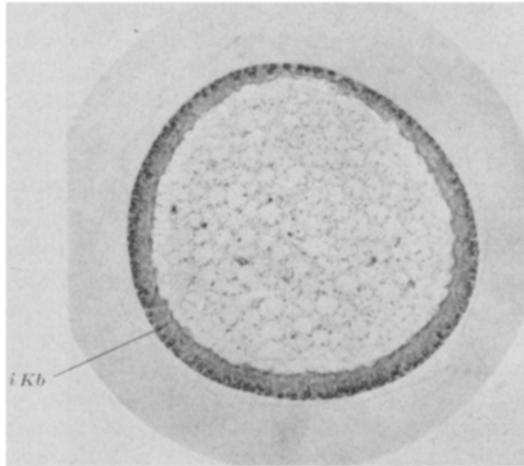


Abb. 13 c.

Abb. 13 a—c. Querschnitt der verschiedenen Blastodermstadien (Tabelle 1). Phot. 100/1. *a* Gleichmäßiges Blastoderm, 12 Stunden nach der Ablage. Zellen pflastersteinförmig, ohne Basalmembran, darunter vereinzelte Zellen des inneren Keimhautblastems. *b* Zweireihiges Blastoderm, 18 Stunden nach Ablage. Infolge schräger Teilungsrichtung Kerne in zwei Reihen. Basalmembran gebildet, darunter ein neugebildetes inneres Keimhautblastem vom Plasma der Zellen sichtbar verschieden, dorsal fehlend. Im Inneren Syncytien mit degenerierenden Kernen. *c* differenziertes Blastoderm, 24 Stunden nach der Ablage. Aufnahme des inneren Keimhautblastems in die Zellen nach Rückbildung der Basalmembran. Ausbildung langgestreckter prismatischer Zellen.

einander nicht gleich sind, entsprechend den früheren Feststellungen. Sie nehmen nach den Polen zu allmählich ab. Das Maximum liegt etwa im Gebiete des größten Eiquerschnittes. Ebenso stehen auf der Ventralseite die Zellen dichter und sind größer als auf der Dorsalseite. Die Zellen besitzen in diesem Stadium ein breites, pflastersteinförmiges Aussehen. Eine Basalmembran fehlt ihnen noch. Unter ihnen bleiben noch längere Zeit vereinzelte, auffällig dunkle Schollen des zurückgelassenen Hofplasmas liegen (*zHp*). Schließlich werden auch diese Reste des Hofplasmas aufgenommen und Zellgrenzen gegen den Dotter gebildet. Damit ist die Blastodermbildung vollendet.

Allmählich *rücken* die *Zellen* nach der Ventralseite *zusammen*, wodurch der Gegensatz zwischen ventral und dorsal schärfer wird, ohne daß die Dorsalseite je ganz von Zellen entblößt würde. Bei den mit etwa 16 Stunden neu einsetzenden *Zellteilungen* stellen sich die Spindeln schräg zur Oberfläche ein, so daß wenigstens in den ventralen und lateralen Teilen eine Zweischichtigkeit des Blastoderms vorgetäuscht wird. Die Zellen selbst greifen aber keilförmig ineinander, so daß nur eine zweireihige Anordnung der Kerne zustande kommt (Abb. 13b). In dieser Weise werden etwa 3 Teilungsschritte vollzogen, denen wohl sämtliche Zellen unterworfen sind. Wieder liegt der Beginn der Teilung in den Eibezirken, die schon bei den früheren Teilungsschritten vorangegangen sind.

Gleichzeitig mit dieser Zellvermehrung sammelt sich unter dem Blastoderm *eine neue geschlossene Plasmaschicht* an (vgl. Abb. 13b, *iKb*), deren allmähliches Entstehen an einzelnen Eiern in zunehmendem Ausbildungsgrad verfolgt werden kann. Sie bleibt während dieses Stadiums durch die basalen Zellgrenzen vom Blastoderm getrennt. Auf Querschnitten, die mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin behandelt sind, unterscheidet sie sich auffällig vom Plasma der Zellen. Sie zeigt im Gegensatz zu dessen faserigem Aufbau eine äußerst feinkörnige Struktur und ist weniger stark gefärbt. Mit Ausnahme der dorsalen Mediane und der beiden Pole bildet sich diese Schicht in allen Eiteilen aus, ihre Stärke ist jedoch nicht überall die gleiche. Wie für die Höhe der Zellen liegt auch hierfür ein Maximum etwa im Gebiete des größten Eiquerschnittes. Die Beobachtungen weisen darauf hin, daß diese Schicht durch einen Plasmazustrom aus dem Eiinneren entsteht. Die direkte Feststellung eines Vorrückens größerer Plasmamengen in die peripheren Dotterteile ist nicht möglich. Doch erscheinen in diesem Stadium die Fäden zwischen den Fettkugeln wieder etwas stärker, was auf eine Plasmaanreicherung im Eiinneren hinweist. Diese Plasmabildung entspricht nach Art ihrer Entstehung und Anordnung dem von WEISMANN (1862) für *Musca* geprägten Ausdruck des *inneren Keimhautblastems*.

In diesem Stadium wandern einzelne Kerne durch die Basalmembran nach innen (*eK*) und ersetzen die primären Vitellophagen, die sich inzwischen unter auffälliger Syncytienbildung aufzulösen begonnen haben (*Sc*).

Nach Abschluß der Teilungsschritte ordnen sich die Kerne allmählich wieder zu einer einreihigen Schicht an der äußeren Oberfläche der Zellen an. Die basalen Zellgrenzen verschwinden, und die starke *Schicht des inneren Keimhautblastems wird in die Zellen aufgenommen*. Jedoch kann man die beiden Teile des Plasmas noch deutlich unterscheiden (Abb. 13c). Infolge der erhöhten Zellenzahl und der Aufnahme des inneren Keimhautblastems erscheinen die Zellen vor allem ventral-lateral langgestreckt prismatisch. An der Dorsalseite liegt ein flaches Plattenepithel ohne ein inneres Keimhautblastem, das ebenso an den Polen fehlt.

Wenn die Schicht des inneren Keimhautblastems völlig in die Zellen aufgenommen ist, bilden sich die basalen Zellgrenzen aus. Das ganze Blastoderm zeigt dann in dem Stadium der vollendeten Keimanlage sechs differente Bezirke, die sich streifenförmig über die Eilänge erstrecken. Sie können nach ihrer morphologischen Differenzierung und prospektiven Bedeutung am besten auf einem Querschnitt eines etwas älteren Stadiums (Abb. 22a) folgendermaßen unterschieden werden: Ventral liegt ein unpaarer Bezirk enggedrängter, säulenförmiger Zellen, durch zwei als Vertiefungen erscheinende Längsrinnen abgegrenzt von zwei Zellstreifen, die sich nur durch etwas größere Höhe ihrer Zellen von dem mittleren unterscheiden. Diese als Mittelplatte (*Mp*) und Seitenplatte (*Sp*) zu bezeichnenden Keimbezirke stellen das eigentliche embryonale Blastoderm, die Keimanlage, dar. Die unpaare Mittelplatte, die etwa $\frac{1}{6}$ des Eiumfanges einnimmt, bildet später das untere Blatt, die beiden Seitenplatten umfassen je etwa $\frac{1}{3}$ des Eiumfanges und liefern das obere Blatt. Dorsal schließen sich jederseits zwei schmale Zonen ungleichförmig dreieckiger Zellen an (*AZ*). Aus ihnen bildet sich die Embryonalhülle. Endlich ist zwischen diesen Partien ein schmales, dünnes Band, das nur wenige Zellen enthält, der Dorsalstreifen („dorsalstrip“, NELSON 1915) sichtbar. Er findet weder beim Aufbau des Embryo noch bei der Hüllbildung Verwendung.

Mit der Sonderung des Blastoderms in einen embryonalen und extra-embryonalen Teil ist die erste große Entwicklungsperiode (vgl. Tabelle 1) in dem Stadium der vollendeten Keimanlage beendet.

2. Statistische Untersuchungen über die Richtungsorganisation während der 1. Entwicklungsperiode.

Die Formbildungsvorgänge der 1. Entwicklungsperiode (Tabelle 1), bestehend aus Vermehrung und Ausbreitung der Kerne, Verlagerung von Plasma sowie Zellbildung und -differenzierung, sind vor den späteren Organbildungsvorgängen dadurch ausgezeichnet, daß sie über die ganze Eilänge und auf dem ganzen Eiquerschnitt in prinzipiell gleicher Weise verlaufen. Die zeitlichen Unterschiede, die sich dabei zeigen, sollen erst in einem späteren Abschnitt behandelt werden. In jedem Augenblick der Entwicklung sind aber vor allem gleichbleibend bestimmte strukturelle Differenzen im Eibau vorhanden, die in der Plasmaverteilung und der Anordnung der Furchungs- und Blastodermzellen in den verschiedenen Eigenbüten ständig zum Ausdruck kommen. Diese abgeleitete Struktur zeigt ebenfalls eine bestimmte Richtungsorganisation, deren statistischer Nachweis in diesem Abschnitt erbracht und deren Beziehung zur Primitivstruktur im einzelnen nachgewiesen werden soll.

Die Verteilung des Plasmabestandes im Keimhautblastem erfährt während der Dauer der Furchung keine wesentliche Veränderung. Das Richtungsplasma löst sich auf. Durch den Zufluß aus dem Richtungsplasma und vielleicht auch aus dem Retikulum verstärkt sich das

Keimhautblastem ein wenig, insbesondere auf der Ventralseite. Im übrigen ändert sich an dem Differenzierungsmodus nichts, wie oben bereits an Hand der Abb. 7 abgeleitet wurde.

Das *Plasma des Retikulum*s wird von den Furchungskernen als Hofplasma aufgenommen und allmählich aus dem Eiinneren an die Oberfläche verlagert. In dem von den Kernen durchwanderten Gebiet bleibt zwischen den Dotter- und Fettkugeln nur eine ganz unbedeutende Menge Plasma in Form feinsten Fäden zurück (Abb. 18). Seine Ansammlung in den Höfen ermöglicht es jetzt, zu einem genaueren Bild seiner Verteilung im Eiinneren zu gelangen.

Die *Größe der Furchungsplasmahöfe* schwankt im allgemeinen zwischen dem 2- und 16fachen Betrag des Ruhekernvolumens. Sie wurde unter einem Okularraster durch Zählung der ausgefüllten Felder¹ zum Vergleich gemessen. Für die gefundenen Größenunterschiede lassen sich mehrere Ursachen feststellen. Einmal verkleinert jeder Teilungsschritt die Plasmahöfe auf die Hälfte. In der folgenden Ruhepause des Kernes wird diese Verminderung durch Neuaufnahme je nach dem erreichten Furchungsstadium mehr oder weniger wieder ausgeglichen. Bis zum 64- oder 128-Kernstadium wächst laut den Angaben der Spalte I—III in Tabelle 5 die Maximalgröße der Höfe von 1 auf 4,5 wahrscheinlich als Folge der Einwanderung der Kerne in die besonders plasmareichen Gebiete (vgl. S. 134). Von dieser Zeit an nehmen die Höfe mit jedem folgenden Teilungsschritt allmählich bis auf 2 ab. Die Kerne durchwandern jetzt bei ihrem Emporrücken plasmaärmere Gebiete.

Tabelle 5. Messungen über die relativen Größenänderungen der Plasmahöfe während der Furchung.

Furchungsstadien I	Maximalgrößen der Furchungsplasmahöfe im Gebiete des größten Eiquerschnittes ¹								Mittel III
	II								
2/4	1	1							1
4	2	2							2
8	2,5	2,5	2,5	2	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5
16	3	3	3	3	3	3	4	3	3
32	4	3,5	4	3,5	4,5	4	4	4	4
64/128	4,5	4	4,5	4,5	4	4,5	4	4	4,3
96	4	6	4,5	5	6	4,5	4,5	4	4,8
128	4	4	4	5	4	4,5	4	4	4,2
256	3,5	3	3	3,5	3,5	3	3,5	3	3,5
512	2,5	2,5	2	2,5	3	2	2,5	2,5	2,5
1024	2	2	2,5	2	2	2	2	2	2

Neben solchen zeitlich bedingten Unterschieden in der absoluten Größe finden sich auch solche für ihre relative Größe in den verschiedenen Eigeieten, etwa von Beginn der Längsausdehnung der Sphäre im 32-Kernstadium bis zum Eintritt der Kerne ins Keimhautblastem. An den beiden Polen der Sphäre liegen die kleinsten Höfe, die größten im Gebiet zwischen

¹ Flächeneinheit = 144 μ^2 .

größtem Eiquerschnitt und Eimitte (Tabelle 6, Spalte III—VII). In ein und demselben Ei konnten Plasmahöfe gefunden werden, bei denen der größte den kleinsten um das 10fache an Flächengröße (Schnittbilder) übertraf. Der bisher gefundene Differenzierungsmodus wird durch diese Werte scheinbar etwas durchbrochen. Das Maximum liegt hier für alle Eier zusammen beim 36. Teilstrich (Zeile 8, Spalte VII). Für eine genaue Darstellung der Plasmaverteilung muß jedoch auch die Kernzahl in den verschiedenen Eiteilen berücksichtigt werden. Wenn man diese, für den Bereich von 6 Querschnitten (4 Teilstrichen) als Durchschnitt erhaltene Hofgröße mit der in gleichen Bezirken gefundenen Gesamtkernzahl¹ multipliziert (Spalte VII und VIII), wird man ein wirklich vergleichbares Maß für den Plasmareichtum der verschiedenen Eiteile erhalten (Spalte IX). Danach liegt das Maximum beim 24. Teilstrich (Zeile 5, Spalte IX) und nimmt mit geringen Schwankungen allmählich nach beiden Polen ab. Es bleibt also die ursprüngliche quantitative Verteilung des Plasmas bezüglich der Eilängsachse auch im Eünnern während der Furchung dieselbe wie zu Beginn (vgl. Abb. 30, VIII).

Mit dem Eintritt der Kerne ins Keimhautblastem ist der gesamte Plasmabestand bis auf die feinen Fäden zwischen den Fettkugeln an

Tabelle 6. Größe der Plasmahöfe in 4 verschiedenen Furchungsstadien nach Mittelwerten für je 6 Querschnitte. Flächenmessungen mittels Okularraster.

% - Teilstrich	Schnitt	Größe ² der Plasmahöfe bei einer Kernzahl von					Gesamtkernzahl ¹	Maß der vergleichbaren Plasmamenge
		96	128	256	512	Zusammen		
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
8	12	3,5	3,5	2,5	2	11,5	33	382
12	18	4	3,5	3,5	2,5	13,5	66	891
16	24	4,5	3	4	2,5	14	63	882
20	30	4	3,5	4	3	14,5	85	1233
24	36	6	4	3,5	3	16,5	88	1452
28	42	5,5	4,5	4	3	17	79	1343
32	48	6	3,5	3,5	3,5	16,5	78	1287
36	54	6	4,5	4	4	18,5	57	1055
40	60	5,5	4,5	3,5	3	16,5	52	858
44	66	5	4,5	3,5	2,5	15,5	53	822
48	72	4,5	5	3,5	2,5	15,5	43	667
52	78	4,5	4	3,5	2,5	14,5	41	636
56	84	5	3,5	4	2,5	16	43	678
60	90	4,5	3,5	3,5	3	14,5	53	769
64	96	4	3,5	2,5	2	12	45	540
68	102	3,5	3	2,5	2	11	26	286
72	108	2,5	3,5	3	2	11	30	330
76	114	3	3	2	2	10	39	390
80	120	2,5	2,5	2	2	10	24	240
84	126				2		20	

¹ Vgl. Abb. 14 und 30, XI.

² Vgl. Fußnote S. 146.

die Eioberfläche verlagert. Die Ausbildung der Zellen ändert seine Verteilung nicht. Daher besitzt das *frischgebildete Blastoderm* trotz der Gleichförmigkeit seiner Elemente ähnliche Stärkeunterschiede in den einzelnen Eiteilen wie das Keimhautblastem. Die Abb. 30, Kurve IXa, sowie die Werte der Tabelle 7a in Spalte III—VI geben Stärkemessungen des Blastoderms an Querschnitten in verschiedenen Regionen (Spalte I, II), eines 12 Stunden alten Eies (vgl. Abb. 13a) wieder. Sie zeigen ein Maximum zwischen dem 30.—42. Schnitt (21.—30. Teilstrich) und eine schwache Überlegenheit der ventralen gegenüber der dorsalen Eiseite, die gemäß dem Mittelwert der Tabelle 7a prozentual etwa der des Keimhautblastems entspricht. Während der nun folgenden Ausbildung der Keimanlage werden durch Zellvermehrung, -differenzierung und -verschiebung in der Hauptsache die Gegensätze zwischen den ventralen und dorsalen Blastodermportionen verschärft. Die Unterschiede entlang der Eilängsachse bleiben dabei bestehen, sie werden ebenfalls in ihren Ausmaßen durch Aufnahme des inneren Keimhautblastems (18—24 Stunden nach der Ablage, vgl. S. 144 und weiter unten) verstärkt. Ein Vergleich der Werte der Tabelle 7a, b und c sowie der Kurven IX a, b und c in Abb. 30, bei denen

Tabelle 7a. Messungen über die Stärke des neugebildeten Blastoderms (12 Stunden) in den verschiedenen Eiteilen (nach Querschnitten).

% - Teilstriche (14,4 μ) ¹	Schnitt II	Stärke des Blastoderms ²			
		ventral III	rechts IV	links V	dorsal VI
8	12	11	10	10	9
13	18	10	9	9	8
17	24	10	10	10	9
21	30	11	10	10	10
25	36	11	10	10	9
30	42	10	10	10	9
34	48	10	10	10	9
37	54	10	9	9	9
41	60	10	9	9	9
46	66	9	9	9	8
50	72	9	10	9	8
54	78	9	9	9	8
58	84	9	8	9	9
63	90	8	8	8	8
67	96	8	8	8	8
71	102	8	8	8	7
76	108	8	8	7	7
80	114	7	7	7	7
84	120	7	7	7	7
Mittelwert zwischen Teilstrich 13 und 84		9,1	8,8	8,7	8,3
Gesamtmittelwert		8,7			

¹ S. Fußnote S. 132.

² Meßeinheit = 2,4 μ .

auf der Abszisse die Querschnittszahlen, auf der Ordinate die Blastodermstärke zweier Eier angegeben sind, bestätigt diese Angabe für drei der markantesten Blastodermstadien (Querschnitte auf Abb. 13a, c und 22a). Deutlich hebt sich der Gipfel der mittleren Kurve (Abb. 30, Kurve IX b, 24stündiges Blastoderm) stärker hervor als in der unteren (Abb. 30, Kurve IX a, 12stündiges Blastoderm).

Mit der Fertigstellung der *Keimanlage* machen sich noch weitere Veränderungen bemerkbar. Die Seitenteile des Blastoderms verstärken sich und differenzieren sich so zu den Seitenplatten (vgl. Tabelle 7c, Spalte IV und V

sowie Abb. 22a), die das Material für das obere Blatt liefern. Gleichzeitig zeigen die Messungen, und das ist von größter Wichtigkeit für alle weiteren Untersuchungen, eine Verschiebung des Maximums nach hinten. Seine Mitte liegt nicht mehr um den 24. Teilstrich (Tab. 7a und b, Zeile 5 sowie Abb. 30, Kurve IXa und b), sondern in der Region des 28. Teilstreiches (Tab. 7c, Zeile 5 sowie Abb. 30, Kurve IXc). Im Zusammenhang damit kann beobachtet werden, daß sich die gesamte Keimanlage etwas verkürzt. Dieser Vorgang ist vor allem an den Polen, an den Enden der Keimanlage, zu verfolgen. Er setzt sich nach längerer Zeit bis zur Einsenkung des Mesoderms fort. Dadurch fällt nach der Fertigstellung der Keimanlage die Mitte des Differenzierungszentrums nicht mehr in das Gebiet des Querschnittmaximums.

In der Erscheinung des inneren Keimhautblastems zur Zeit des zweireihigen Blastoderms (17—20 Stunden, vgl. Abb. 13b) treffen wir, gleichgültig wie auch die Substanzbildung erfolgen sollte, erstmalig auf eine nicht schon in der Primitivstruktur gegebene Anordnung des Plasmas. Um so bedeutungsvoller ist die Tatsache, daß auch bei ihm ein entsprechender Verteilungsmodus festgestellt werden kann. An den Polen und auf der Dorsalseite fehlend wächst es, wie die Spalten III—V der Tabelle 8 zeigen, allmählich bis zu einem Maximum in dem Gebiet um den 24.—48. Querschnitt (Spalte II), oder 16.—32. Teilstrich (Spalte I) an. Nach seiner Aufnahme in die Zellen kann man die beiden Plasmasorten noch deutlich unterscheiden (Abb. 13c, iKb). Auch die Verteilung auf dem Querschnitt ist nicht gleichmäßig, denn es werden nur die Teile des Blastoderms von der Plasmaschicht unterlagert, die die Keimanlage und die Embryonalhülle liefern (vgl. Abb. 13b, iKb und die Mittelwerte der einzelnen Partien in Tabelle 7a

Tabelle 7b. Messungen über die Stärke des differenzierten Blastoderms (24 Stunden) in den verschiedenen Eiteilen (nach Querschnitten).

% - Teilstriche (16,3 μ) I	Schnitt II	Stärke des Blastoderms ¹			
		ventral III	rechts IV	links V	dorsal VI
7	12	17	15	16	5
11	18	17	13	15	4
14	24	17	15	15	7
18	30	19	16	15	7
22	36	19	17	17	8
25	42	19	16	17	7
29	48	19	17	17	8
32	54	18	16	16	8
36	60	16	15	15	7
40	66	15	15	15	7
43	72	15	13	15	7
47	78	13	13	13	7
50	84	13	13	13	7
54	90	13	13	13	7
58	96	13	13	13	7
61	102	13	13	13	7
65	108	13	13	13	7
68	114	13	13	13	7
72	120	13	13	13	5
76	126	12	12	12	5
79	132				
83	138				
Mittelwert zwischen Teilstrich 7 und 76		15,4	14,7	14,9	6,7
Gesamtmittelwert		12,9			

¹ S. Fußnote S. 148.

und b). Ein dorsaler, medianer Streifen mit besonders dünnem Zell-epithel bleibt, wie die Pole, völlig frei davon.

Die Gesetzmäßigkeit in der Verteilung des Plasmabestandes während der 1. Entwicklungsperiode findet in der zahlenmäßigen Verbreitung der Furchungskerne und Blastodermzellen eine Parallele. Vom 16. bis 128. Kernstadium streckt sich die Sphäre in die Länge. Dabei verteilen sich

Tabelle 7c. Messungen über die Stärke des Blastoderms der Keimanlage bei beginnender Mesodermbildung (32 Stunden) in den verschiedenen Eiteilen (nach Querschnitten).

%.-Teilstriche (14,9 μ) I	Schnitt II	Stärke des Blastoderms ¹			
		ventral III	rechts IV	links V	dorsal VI
12	18	15	13	16	5
16	24	16	17	17	7
20	30	16	17	17	10
24	36	17	20	20	10
28	42	19	20	20	8
32	48	16	19	20	7
36	54	16	19	19	5
40	60	17	17	17	5
44	66	16	15	15	7
48	72	15	15	15	7
52	78	15	13	13	7
56	84	15	13	13	8
60	90	15	13	13	3
64	96	15	13	13	3
68	102	13	13	13	3
72	108	13	13	13	3
76	114	13	13	13	4
80	120	13	12	12	5
84	126	12	12	12	5
88	132	12	12	12	5
92	138	9	9	9	9
Mittelwert zwischen Teilstrich 12 und 92		14,8	14,9	14,9	6
Gesamtmittelwert		12,7			

erwies sich als notwendig, um die in den stark und schwach besiedelten Teilen in gleicher Weise vorhandene Variation der Kerndichte nach Möglichkeit auszuschalten. Immerhin wird auch bei Anwendung dieser Methode eine im Verlauf der Furchung eintretende geringe Verschiebung des Maximums der Kerndichte nach hinten recht deutlich. Den hier nicht veröffentlichten Einzelergebnissen ist zu entnehmen, daß das Maximum in den jüngeren Furchungsstadien etwa beim 20. Teilstrich liegt. Erst bei den älteren fällt es dann mit dem Gebiet des größten *Equerschnittes* zusammen (Kurve IV und V). Welchen Faktoren dieser geordnete Verteilungsmodus der Furchungskerne zuzu-

¹ S. Fußnote S. 148.

die Kerne aber nicht gleichmäßig in alle Abschnitte der Sphäre, sondern bleiben im Ausgangsgebiet dieser Bewegung in größerer Anzahl zurück (vgl. dazu die Abb. 10). An einem Ei mit 64 Zwillingen, also gerade beim Abschluß der Längsverteilung, ist diese Regel durch Feststellung der Kernzahl für gleich große Eigeiete (Abb. 14, Kurve I) bereits zu erkennen und läßt sich dann in immer mehr deutlich ausgeprägter Form bei allen folgenden Furchungsstadien bestätigen (Kurve II—V). Bei der graphischen Darstellung dieses Tatbestandes (Abb. 14) sind die für ein Gebiet von jeweils 12 Querschnitten (Abszisse) gefundenen Kernzahlen als Ordinate säulenförmig eingetragen.

Diese Zusammenfassung

schreiben ist, wird erst in einem späteren Kapitel (S. 155) besprochen werden.

Auffällig und aus dem Rahmen der eben beschriebenen Beobachtungen herausfallend ist ein fast regelmäßiges Ansteigen der Kerndichte in dem Gebiet zwischen dem 80. und 100. Querschnitt (etwa 54.—66. Teilstrich), vor allem an jüngeren Stadien (Kurve I—III). In manchen Totalpräparaten, besonders der 32-, 64- und 128-Kernstadien, zuweilen sogar noch der 256-Kernstadien, macht sich diese Erscheinung durch eine *Anordnung der Kerne in zwei Gruppen* bemerkbar, wobei allerdings für deren Größenverhältnis und Lagebeziehungen keine feste Gesetzmäßigkeit zu bestehen scheint. So konnte bei einem 32-Kernstadium eine Gruppierung in 20 und 12, bei 64 Paarlingen eine solche in 49 und 15 (bzw. 46 und 18) gefunden werden. Nach dem 8. Teilungsschritt ist diese Unterteilung nicht oder kaum mehr zu beobachten.

Da beim Einrücken der Kerne in das Keimhautblastem und bei der Ausbildung des Blastoderms keinerlei Verschiebungen der Zellelemente in Richtung der Längsachse stattfinden und keine lokalisierten Zellteilungen vorkommen (vgl. S. 143), sind für die *Zelldichte des Blastoderms* ähnliche Beobachtungen wie für die Kernverteilung während der Furchung zu erwarten. Zur Feststellung der Zellenzahl wurden auf jedem 6. Querschnitt sämtliche angeschnittenen Zellkerne gezählt, die bei verschiedener Höheneinstellung mittels der Mikrometerschraube sichtbar werden. Diese Methode gestattet gegenüber der bei der Zählung der Sphärenkerne angewandten Betrachtung eines bestimmten Eigebietes größere Meßgenauigkeit, eindeutige Lokalisation der Werte und vor allem die Darstellung der wirklichen Zelldichte. Durch Untersuchung benachbarter und dazwischenliegender Schnitte wurde die störende Wirkung zufälliger Schrumpfungen oder Verletzungen nach Möglichkeit ausgeschaltet und

Tabelle 8. Messungen über die Stärke des inneren Keimhautblastems nach seiner Ausbildung im zweireihigen Blastoderm (18 Stunden).

% -Teilstriche (12,6 μ)	Schnitt	Stärke des inneren Keimhautblastems ¹			
		ventral	rechts	links	zusammen
I	II	III	IV	V	VI
8	12	5	2	0	7
12	18	5	4	4	13
16	24	5,5	6	6	17,5
20	30	5,5	5	7	17,5
24	36	7	5,5	7	19,5
28	42	6	5	7	18
32	48	6	5	6	17
36	54	5	5	5	15
40	60	5	4	5	14
44	66	5	3	5	13
48	72	4,5	3	4,5	12
52	78	4	4	4	12
56	84	4	3,5	4	11,5
60	90	3	4	3,5	10,5
64	96	3	3	3	9
68	102	2,5	2	2,5	7
72	108	3	2	3	8
76	114	2	2,5	2	6,5
80	120	1	2	1	4
84	126	1	1	1	3

¹ S. Fußnote S. 148.

der kontinuierliche Verlauf der Werte sichergestellt. Schließlich ließ sich der Einfluß der Querschnittgröße durch Division durch den jeweiligen Durchmesser ausschalten und ein wirkliches Maß für die

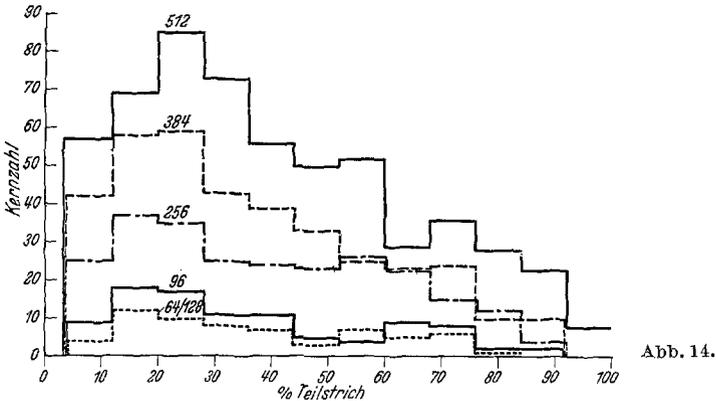
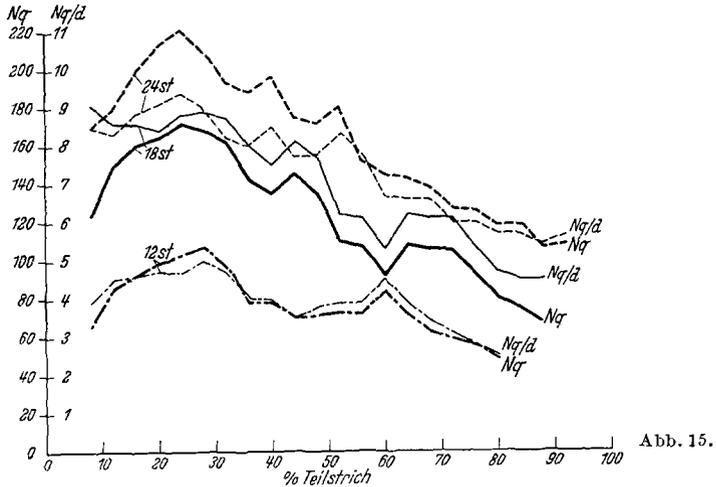


Abb. 14. Graphische Darstellung der zahlenmäßigen Verteilung der Furchungskerne in älteren Furchungsstadien. Für je 12 Querschnitte ist die Anzahl der Kerne durch die Höhe einer Säule angegeben. 64/128-Kernstadium (1 Teilstrich 15,4 μ). 96-Kernstadium (1 Teilstrich 14,6 μ). 256-Kernstadium (1 Teilstrich 15,3 μ). 384-Kernstadium (1 Teilstrich 14,6 μ). 512-Kernstadium (1 Teilstrich 15,6 μ).

Abb. 15. Graphische Darstellung der Zellenzahl (Nq) und Zelldichte (Nq/d) (Ordinate) pro Querschnitt (Abszisse) für die drei Blastodermstadien. 12st, gleichmäßiges Blastoderm (1 Teilstrich 14,4 μ). 18st, zweireihiges Blastoderm (1 Teilstrich 13,3 μ). 24st, differenziertes Blastoderm (1 Teilstrich 16,3 μ).

Zelldichte gewinnen. Die Untersuchung wurde am gleichmäßigen (12 Stunden), zweireihigen (18 Stunden) und differenzierten Blastoderm (24 Stunden) vorgenommen. In der Abb. 15 sind je die absolute Zellenzahl und die Zelldichte auf verschiedenen Querschnitten für diese drei

Blastodermstadien in entsprechender Weise wie für die früheren Kurven übereinander graphisch dargestellt. Der allgemeine Verlauf der Kurven zeigt wieder das bisher gefundene Differenzierungsbild. Etwa zwischen dem 30. und 45. Querschnitt (20.—30. Teilstrich) findet sich ein auffälliges Maximum, während nach den Polen zu die Werte abnehmen. Vor allem bestätigt sich nach der Berechnung der Zelldichte, und das gewinnt rückwirkend auch Beweiskraft für die Feststellung der Furchungskernzahlen, daß nicht der größere Ei-(Sphären-)querschnitt unmittelbare Ursache für eine größere Zellen-(Kern-)zahl ist. Die höheren Werte der Zelldichte an den Enden einiger Kurven entstehen als Folge schräger Schnittführung an den Polen, durch die mehr Zellen getroffen werden.

Ein Vergleich zwischen der ventralen und dorsalen Eiseite ergab folgendes Bild. Kurz nach der Ausbildung des Blastoderms (12 Stunden nach der Ablage) ist eine schwache Überlegenheit der Ventralseite fast nur in dem Gebiet des größten Querschnittes vorhanden. Sie verstärkt sich in den beiden folgenden Stadien, so daß im Alter von 24 Stunden die beiden Eiseiten sich hinsichtlich ihrer Zelldichte wie 3 : 2 verhalten.

Eine *gemeinsame Betrachtung der Plasma- und Kernverteilung* am Ende der ersten Entwicklungsperiode zeigt im ganzen eine *übereinstimmende Proportionalität* in allen Teilen des Eies. In dem Gebiet des größten Eiquerschnittes (20.—30. Teilstrich, S. 131) liegt ein Maximum des Plasmabestandes (20.—30. Teilstrich, S. 132f.), das auch nach Ausbildung der Furchungs- bzw. Blastodermzellen am gleichen Ort vorhanden ist und dabei durch die Masse des Hofplasmas (S. 147) bzw. durch die Höhe der Zellen (24. Teilstrich, S. 148f.) zum Ausdruck kommt. Das gleiche gilt für das innere Keimhautblastem (S. 151). Dem entspricht ein Maximum der Kerndichte während der älteren Furchungs- und sämtlicher Blastodermstadien (20.—30. Teilstrich, S. 152). *Das für die Primitivstruktur abgeleitete strukturelle Differenzierungszentrum hat sich demnach trotz der Umformung durch die Verteilung der Furchungskernhöfe und ihre Einwanderung ins Keimhautblastem und durch die Zusammenballung des Retikulums zum sekundären Keimhautblastem und seine Verschiebung an die Eioberfläche mit aller Deutlichkeit während der 1. Entwicklungsperiode erhalten.* Als wichtig und für die weitere Betrachtung aufschlußreich muß die Tatsache herausgehoben werden, daß auch das Maximum der Kerndichte während der jüngeren Furchungsstadien ein wenig nach vorn verschoben ist, wenn es sich auch noch in den Grenzen der Maße für das Differenzierungszentrum hält (20. Teilstrich, S. 150). Allmählich rückt es dann ins Gebiet des Querschnittmaximums.

Die geringe Zunahme der Kern- und Zelldichte auf dem 80. bis 100. Querschnitt (etwa 54.—66. Teilstrich) bei allen Furchungs- und Blastodermstadien sowie das Auftreten eines schwach ausgeprägten dritten Gipfels in der Höhe des 60. Querschnittes (des 40. Teilstriches im

18stündigen Blastoderm) ändern zwar im allgemeinen den Verteilungsmodus nicht, stellen aber gerade infolge ihrer bisher gefundenen Regelmäßigkeit so eigentümliche Erscheinungen dar, daß eine nochmalige Erwähnung notwendig erscheint. Im voraus ist festzustellen, daß erst nach größter Erweiterung des Beobachtungsmaterials Schlußfolgerungen zu ziehen sind. Es wäre dann vielleicht möglich, diese Erscheinung mit anderen bisher dem Schema schwer einzuordnenden Tatsachen, z. B. der Verteilung der Fettkugeln im Ei, in Zusammenhang zu bringen, und hierin einen Hinweis zu erblicken, daß außer dem Differenzierungszentrum noch weitere ausgezeichnete Orte, wie das Richtungsplasma, sich im Ei befinden und für den Differenzierungsprozeß von Bedeutung sind.

V. Nachweis einer qualitativen Auszeichnung des Differenzierungszentrums in Gestalt einer spezifischen Affinität zu Thionin und deren Entstehung während der Furchung.

Neben den bisher betrachteten quantitativen Merkmalen des Differenzierungszentrums lenkt eine andere Beobachtung die Aufmerksamkeit auf sich, die auf eine qualitative Auszeichnung dieses Gebietes hinweist.

Diese Erscheinung besteht in einer *differentiellen Färbung*, die bei Eiern im 32-Kernstadium nach Behandlung mit Thionin auftritt. Bei seitlicher Betrachtung zeigt sie sich am dorsalen Eirande auf der Höhe des Querschnittmaximums in einem halbkreisförmigen Bezirk (Abb. 16*b*), der wie das Richtungsplasma und die zentrale Säule des Retikulums durch starke Konzentration der Färbung und darüber hinaus durch einen besonders frischen Farbton gekennzeichnet ist. In der dorsalen Mediane ist die Erscheinung am stärksten ausgeprägt, während sie in den lateralen Gebieten allmählich an Deutlichkeit verliert. Sie kann aber bei Betrachtung in ventraler oder dorsaler Ansicht in Form einer schmalen Zone an den beiden Seiten wahrgenommen werden. Der Übergang in den allgemeinen Farbton erfolgt fast unmerklich, nur nach vorn bildet sich eine ziemlich scharfe Grenze (*g*). Im Gegensatz zum Richtungsplasma und der zentralen Säule des Retikulums haben wir es hier nicht mit einer besonderen Anreicherung des Plasmas zu tun, wie sich auf Querschnittbildern feststellen läßt. Auch zeichnen sich nach Behandlung mit DELAFIELDSchem oder HEIDENHAINschem Hämatoxylin diese Teile nicht besonders vor den anderen aus.

Das Auftreten dieser differentiellen Färbung erfolgt im 32-Kernstadium, und zwar in einem Gebiete zwischen dem 10. und 40. Teilstrich. Vorher sind nicht einmal Spuren davon wahrzunehmen (Abb. 16*a*). Bis zur Ausbildung des Blastoderms ist die Erscheinung bei der Mehrzahl der Eier in stärkerer oder schwächerer Form zu beobachten. Sie dehnt sich allmählich auch in die ventralen Gebiete aus, so daß das Ei schließlich von einem Gürtel umgeben ist (Abb. 16*c*). Jedoch bleibt die Dorsal-

seite des Eies stets intensiver gefärbt. Eine Ausbreitung in Richtung der Längsachse läßt sich dagegen nur in geringem Maße feststellen.

Eine gleichartige differentielle Färbung zeigt sich an späteren Stadien in solchen Gebieten, in denen auffällige Entwicklungsprozesse stattfinden. So z. B. in den Blastodermbezirken, wo Kernteilungen stattfinden, weiter bei der Mesodermbildung entlang den Trennungslinien zwischen Mittel- und Seitenplatten und schließlich besonders deutlich noch bei der Segmentierung in den Segmentstreifen. Sie tritt neben diesen Vorgängen gewissermaßen als Begleiterscheinung auf, wobei die gesteigerte Affinität zu Thionin auf chemische Änderungen im Zellplasma hinweist. Nun fehlt jedoch eine ähnliche Verknüpfung für die besprochene Plasmafärbung während der Zeit vom 32-Kernstadium bis zur Fertigstellung des Blastoderms.

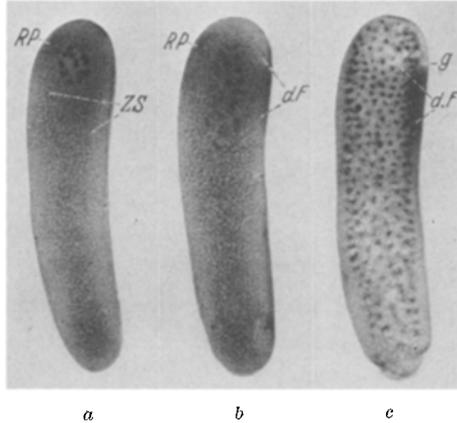


Abb. 16 a-c. Auftreten und Ausbreitung der differentiellen Färbung. Nach Thioninpräparat. Phot. 30/1. a 16-Kernstadium, ohne differentielle Färbung, b 32-Kernstadium, Auftreten auf der dorsalen Eiseite, c 512-Kernstadium, gürtelförmige Ausbreitung.

Dabei sind besonders bemerkenswert die Erstausbildung der Färbung auf der Dorsalseite, ihre spätere Ausdehnung auf die Ventralseite und ihre auffällig scharfe Begrenzung. Eine gewisse Parallele findet sich in der Beobachtung, daß die Einwanderung der ersten Vitellophagen gerade zumeist von der Dorsalseite dieses Eigebietes aus erfolgt (vgl. S. 142), während im übrigen ja eine Bevorzugung der ventralen gegenüber der dorsalen Eiseite besteht.

VI. Beziehungen zwischen der Eistruktur und den allgemeinen Formbildungsvorgängen der Kernverteilung und Kernvermehrung und die Bedeutung des strukturellen Differenzierungszentrums sowie des Richtungsplasmas für diese Prozesse.

Beobachtungen und Diskussion.

A. Kinematik der Kernverteilung.

Die besondere *Ausbreitungsbewegung der Kerne* während der Furchung würde, wenn man den Kernen eine autonome Fähigkeit für diese ausgesprochene Mosaikarbeit zuerkennen wollte, einer Erklärung erhebliche Schwierigkeiten in den Weg stellen. Betrachtet man sie jedoch *im Zusammenhang mit der Primitivstruktur* des Eies, so wird man eine bis ins

einzelne gehende Beziehung feststellen. Auch ohne eigens dazu angestellte Experimente kann man im Rahmen einer Arbeitshypothese die Verteilung des Plasmas als eine Ursache des spezialisierten Furchungstypus betrachten, weil die Furchungskerne, abweichend von ihrem Verhalten bei anderen Insekten, z. B. *Platycnemis*, im Ei gewissermaßen auf vorgezeichneten Wegen wandern.

Die Lage der Kerne während der ersten drei Furchungsstadien ist noch abhängig von dem Ort, an dem die Kopulation der Vorkerne stattfindet (vgl. S. 136). Wie sich das Richtungsplasma selbst nach Auswanderung des Eikernes innerhalb des Keimhautblastems wahrscheinlich in Richtung auf das Differenzierungszentrum hin auflöst, so bleibt auch der

Tabelle 9. Durchschnittlicher Abstand der Sphäre vom vorderen Pol in den verschiedenen Furchungsstadien. Messungen in Teilstrichen nach 100 Totalpräparaten.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Kernzahl des Furchungsstadiums	2	4	8	16	32	64	128	256	512
%-Teilstrich	5	5,7	5,8	7,2	6,9	6,7	5,6	4,1	1,8

Kopulationsort der Kerne für den weiteren Verlauf der Furchung nicht von Bedeutung. Vielmehr setzen sich die Kerne alsbald in Bewegung und rücken aus ihrer zumeist asymmetrischen Lage in die zentralen Eiteile hinein. Gleichzeitig entfernen sie sich etwas vom vorderen Pol, wie aus dem durchschnittlichen Abstand des vordersten Kernes vom Pol für die ersten Furchungsstadien festgestellt werden kann. Dieser wächst, wie aus dem Vergleich der Spalten II—V der Tabelle 9 hervorgeht, von 5 Teilstrichen im 2-Kernstadium auf 7,2 Teilstriche im 16-Kernstadium (vgl. Abb. 8a—h). Das bedeutet, daß nicht nur Kerne nach hinten abgegeben werden, sondern daß sie als Ganzes diese Bewegung vollziehen. Auf diesem Wege wird von 16 Kernen eine Sphäre gebildet, deren Form nach mitotischen Gesetzen entsteht. Folgen doch während der ersten vier Furchungsschritte die Kerne der SACHSSchen Teilungsregel, die besagt, daß die Richtung jeder Teilung stets senkrecht zur vorhergehenden ist. Sie ordnen sich infolge ihrer Abstoßungstendenz (vgl. SEIDEL 1932) in einer Kugelschale an. Wenn sich die Sphäre während der nächsten drei Teilungsschritte, vom 16.—128. Kernstadium, in die Länge streckt (vgl. Abb. 10a, b und c), folgen die Kerne bei ihrer Wanderung ständig der zentralen Plasmasäule, in der zwischen großen Fettkugeln die Fäden des Retikulums besonders stark entwickelt sind (vgl. den Querschnitt Abb. 5 und das Totalpräparat Abb. 16). Die Bindung der Kerne an die Oberfläche dieser Säule ist eine so feste, daß nach Abschluß der Längsverteilung die Umrise der Sphäre genau mit jener

zusammenfallen. Ein Vergleich der Abb. 16a, die die Plasmaverteilung im ungefurchten Ei recht gut darstellt, mit den Abbildungen der Normalentwicklung, z. B. Abb. 10c, zeigt das in überzeugender Weise. Den Kernen ist somit in dieser Phase ihrer Verteilung der Weg durch die Anordnung des Plasmas genau vorgeschrieben.

In einer Diskussion der vorgetragenen Erscheinungen wäre etwa auf folgendes hinzuweisen: Die Wanderung der Kerne in die zentrale Säule des Retikulums und weiter dahin, wo diese den reichsten Plasmabestand aufweist, wo das Keimhautblastem von maximaler Stärke ist und wo das Querschnittmaximum liegt, statt sich nach allen Seiten auszubreiten, nötigt zur Annahme bestimmter Faktoren, die sie in diese Richtung führen. Diese könnten in dem festgestellten quantitativen Gefälle des Plasmabestandes (vgl. S. 134) oder in einer qualitativen Differenzierung, vielleicht auch in beiden, zu suchen sein. Für die zweite Auffassung würde die allerdings erst nachträglich sichtbar werdende differentielle Färbung dieses Gebietes einen Hinweis bieten. Die Kerne würden danach der Richtung des Gefälles folgen, bis sie das Zentrum der Plasmakonzentration erreicht haben. Aber auch an eine rein mechanische Deutung wäre zu denken: Die sich bildende Sphäre könnte das Bestreben zeigen, sich symmetrisch in die Richtung der größten Eisdurchmesser (längs und quer) zu stellen, um den Druckverhältnissen des Eihaltens zu folgen. Die asymmetrisch der Ventralseite des Eies genäherte Sphäre würde auf Druckdifferenzen an der konvexen und konkaven Seite hinweisen.

Darüber hinaus fordert die Verlängerung der Sphäre in der zentralen Säule des Retikulums die Annahme besonderer Faktoren: Einerseits könnte die plötzliche Verminderung des Plasmas im Retikulum außerhalb dieser Säule (vgl. Abb. 5 und 16a) im Sinne der Eioberfläche bei *Platycnemis* wirken und der Abstoßungstendenz der „Sphären“ (Spindelpolstrahlungen bei Mitosen, vgl. CHAMBERS 1917) einen Widerstand bieten, so daß sich die Kernsphäre notwendigerweise verlängern muß, anstatt sich mit ihrer Fläche dem Chorion zu nähern. Andererseits gebietet die Einschiechtigkeit der Sphäre, noch nach weiteren Faktoren zur Erklärung dieser Gesetzmäßigkeit zu suchen. Ich möchte dazu auf die verschiedene Dichte von Deuto- und Hofplasma sowie auf die enge Verbindung der Einzelglieder des Syncytiums hinweisen. Der Zusammenhalt könnte demzufolge als die Wirkung einer Oberflächenspannung betrachtet werden.

Erinnern wir uns in diesem Zusammenhang an die Feststellungen des vorigen Kapitels, daß die Kerndichte in der Sphäre verschieden ist und im Differenzierungszentrum ein Maximum besitzt. Offenbar hat sich die allgemeine Abstoßungstendenz der Kerne hier nicht auswirken können. Die Kerne vermögen sich (bei synchroner Kernteilung!) im Gebiete des reichsten Plasmabestandes und der maximalen Dicke des

Keimhautblastems in größerer Dichte als in den übrigen Bezirken zu halten. Die dadurch *verstärkte Abstoßungstendenz der Kerne* könnte neben

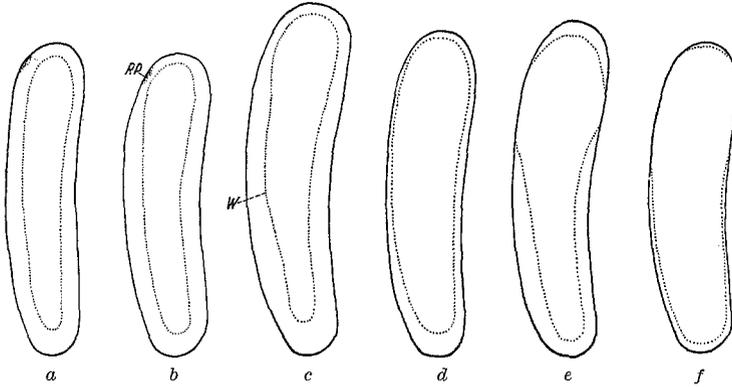


Abb. 17a-f. Ausbreitung der Kernsphäre und ihr Emporrücken an die Oberfläche. Umrißzeichnungen nach Thioninpräparat. Zeichenapp. 28/1. a-b 256-Kernstadium, c-d 512-Kernstadium, e-f 1024-Kernstadium.

der Lage des Eikerns und der Form der zentralen Plasmasäule das zeitliche Voranschreiten der Entwicklungsvorgänge im Differenzierungszentrum bedingen, welches bei den folgenden Betrachtungen (S. 165) in den Vordergrund tritt. Damit wäre eine *lückenlose Ableitung der Zeitfolge der Differenzierungsvorgänge aus der räumlichen Anordnung der Eistruktur* gegeben.

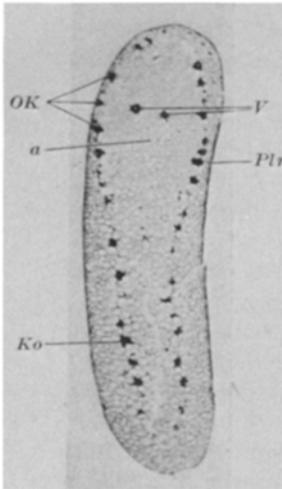


Abb. 18. Längsschnitt durch ein 512-Kernstadium. Phot. 36/1. Starke Unterschiede im Abstand der Sphäre von der Oberfläche.

Kurz vor dem 8. Teilungsschritt beginnt das Emporrücken der Kerne an die Oberfläche, die sie dann im allgemeinen nach dem 10. Teilungsschritte erreichen. Eine Anzahl von Eiern dieser Stadien sind in der Abb. 17 in Umrißzeichnungen dargestellt, die typische Erscheinungen aus einem zahlreicheren Beobachtungsmaterial über die Sphärenform in verschiedenen Entwicklungsstufen zeigen sollen. Ich verweise außerdem auf die entsprechenden Abbildungen, die bei der Behandlung der Normalentwicklung (Abb. 11 und 12) gebracht werden und unter denen vor allem die Photographie eines 256-Kernstadiums (Abb. 12a) ein anschauliches Bild dieser Erscheinung gab. Auf ihr wird der allerdings in diesem Ausmaße nicht immer anzutreffende starke Vorsprung der Sphärenteile im Querschnittmaximum und die Überlegenheit der ventralen Seite

deutlich. Für einen genaueren Vergleich mit den strukturellen Differenzen wurden verschiedenerlei Messungen an zahlreichen Eiern vor-

genommen, die in den aufeinanderfolgenden Reihen (Spalte I—II) der Tabelle 10 verzeichnet sind. Die größte Ausdehnung besitzt die Sphäre durchschnittlich in den Gebieten vom 11.—31. Teilstrich (Spalte III) mit einem Maximum beim 19. Teilstrich (IV). Damit stimmt die Lage des Ortes, an dem die Kerne der Oberfläche auf der dorsalen Eiseite am nächsten sind, im Mittel beim 21. Teilstrich (VI) ungefähr überein.

Tabelle 10. Messungen über die Form der Kernsphäre und ihre Entfernungen von der Eioberfläche an Totalpräparaten älterer Furchungsstadien (%-Teilstriche).

	Stadium I	Lage des größten Eierquerschnittes II	Größte Ausdehnung der Sphäre bei %-Teilstrichen		Stelle größter Annäherung an die Oberfläche		Lage des Richtungsplasmas VII	% Teilstrich = μ
			Gebiet III	Maximum IV	v V	d VI		
1	256	25	5—30	11	11	22		15,0
2	256	23	10—31	16	9	21	5—8	14,4
3	256	24	16—36	24	23	24	3—7	16,9
4	256	23	12—33	21	16	21		14,3
5	256	22	10—30	12	12	20		14,7
6	256	24	7—30	11	8	19	6—10	15,0
7	256	22	20—30	25	7	25	5—10	14,3
8	256	24	10—13	19	12	16		14,7
9	256	23	10—30	20	13	20	7—11	14,6
10	256	23	10—30	18	10	20	5—10	14,6
11	512	23	10—30	15	14	19		14,3
12	512	25	10—35	22	15	20		14,9
13	512	22	12—28	21	17	21		15,0
14	512	25	15—35	25	6	28		15,7
15	512	23	10—35	21	21	21		14,6
16	512	24	10—35	24	15	20		15,0
17	1024	24			18—25 ¹	— ¹		14,7
18	1024	25			15—30 ¹			15,0
19	1024	24			10—40 ¹	20—30 ¹		15,4
20	1024	22			5—40 ¹	10—30 ¹		14,4
21	1024	23			0—50 ¹	0—40 ¹		15,0
Im Mittel			11—31	19	13	21		

Auf der Ventralseite (V) liegt diese Stelle nach dem vorderen Pol zu verschoben durchschnittlich bei dem 13. Teilstrich. Die Beobachtung zeigt nun, daß in den Fällen extrem weiter Verlagerung nach vorn, bis zum 10., 9., 8., 7. Teilstrich (Spalte V, Zeile 2, 6, 7, 10), noch ein Richtungsplasma im Ei ausgebildet ist (VII). Ein Beispiel für dieses Zusammentreffen gibt Abb. 17b.

Beim Eintritt der Kerne in das Keimhautblastem zeigen sich die gleichen zeitlichen Differenzen. Auf dem Längsschnitt (Abb. 18) bemerkt man, daß gerade drei Furchungskerne der ventralen Eiseite in der Gegend des größten Ei- und Sphärendurchmessers die periphere Plasmaschicht

¹ Kerne an der Oberfläche.

erreichen. Auf der entsprechenden Höhe der gegenüberliegenden Dorsal-
 seite sind sie noch ein beträchtliches Stück von der Oberfläche entfernt.
 Sonst liegen sie überall mit einem nach den Polen hin zunehmenden
 Abstand tiefer im Dotter. Der größte Sphärendurchmesser fällt hier
 etwa mit dem größten Eiquerschnitt zusammen. Die Umrißzeichnungen
 der Abb. 17 *e* und *f* zeigen zwei Bilder vom Verlauf der Einwanderung.
 Das erste dieser Eier (*a*) bietet ein seltenes Beispiel, in dem der vordere
 Pol besonders spät von den Kernen erreicht wird, daneben ein anderes,
 bei dem auffallend geringe Unterschiede in den verschiedenen Eige-
 bieten bestehen. Stets sind aber auf der ventralen Seite schon größere Ober-
 flächenbezirke erreicht als auf der dorsalen. Eine zahlenmäßige Zu-
 sammenstellung der verschiedenen Größe von ventralen und dorsalen
 Gebieten, die bei einzelnen Eiern zuerst von Kernen erreicht werden,
 fügen die Aufzeichnungen der Tabelle 10 über ältere Keime (Zeile 17—21,
 Spalte V und VI) an. Ein bis zu 15 Teilstrichen breites Gebiet kann danach
 auf der ventralen Seite von den Kernen erreicht werden, bevor diese
 an die dorsale Eioberfläche gelangen.

Zusammenfassend läßt sich über den Vorgang des Emporrückens der
 Kerne an die Oberfläche folgendes sagen: Anfangend etwas vor dem
 Gebiet des größten Eiquerschnittes schreitet er allmählich nach vorn
 und hinten fort, wobei die ventrale Seite den lateralen und dorsalen immer
 um einen gewissen Vorsprung voraus ist. Diese Unterschiede im Längs-
 und Querschnitt lassen sich auf unterschiedliche Ausbildung der pri-
 mären und abgeleiteten Eistruktur zurückführen und erhalten sich bis
 zum Abschluß des Furchungsprozesses.

Während nun das Keimhautblastem trotz aller individuellen Schwan-
 kungen bei einzelnen Eiern eine mehr oder weniger stetige Änderung
 seiner Stärke von Region zu Region aufweist, zeigen sich in der Umriß-
 form der Sphäre ziemlich plötzliche Veränderungen an einer oder zwei
 Stellen (Abb. 17 *c, W*). Sie rufen den Eindruck hervor, als ob das An-
 setzen der Kerne zur Wanderung nach der Oberfläche einer Welle gleich
 von dem Gebiet maximaler Querschnittgröße aus sich in die anderen
 Eiteile fortpflanzt.

Es bleibt noch eine *Diskussion der Faktoren*, denen die verschiedene
 Differenzierungsgeschwindigkeit der einzelnen Sphärenteile zuzuschreiben
 wäre. Ob für die Wanderung den Kernen selbst eine entscheidende Rolle
 zugesprochen werden muß oder ob im Sinne der Ausführungen SEHLS
 (1931) zentrifugale Plasmaströmungen dafür verantwortlich zu machen
 sind, soll hier nicht entschieden werden. Während der Furchung
 ließ sich zwar eine geringe Verstärkung des Keimhautblastems fest-
 stellen (im Mittel von 2,95 auf 3,7 Teilstriche, Abb. 7). Es muß aber da-
 bei als fraglich angesehen werden, ob dieser Zustrom aus der zentralen
 Plasmasäule stammt. Denn diese Zunahme des Keimhautblastems kann
 erst nach Beginn der Querverteilung konstatiert werden. Außerdem weist

das genaue Zusammenfallen des Sphärenumrisses mit den Grenzen der zentralen Säule nach Abschluß der Längsverteilung auf eine gewisse Ruhe und Geschlossenheit dieses Plasmateiles hin. Auf der anderen Seite kann die gerichtete Bewegung der Kerne nicht allein auf die Abstoßungskräfte der Spindelpolstrahlungen zurückgeführt werden. In jedem Falle bleibt der Einfluß des Oberflächenplasmas für die Geschwindigkeit der Bewegung bedeutsam und es wäre nur zu diskutieren, ob dieser Einfluß allein der Quantität des jeweiligen Oberflächenplasmas proportional ist oder ob qualitative Verschiedenheiten diese Unterschiede bedingen.

Für die erste Ansicht spricht die allgemeine Form der Sphäre, das Zusammentreffen ihres größten Durchmessers mit der Maximalstärke des Keimhautblastems, ferner das Voranschreiten der Ventralseite in Übereinstimmung mit der Überlegenheit über seitliche und dorsale, vordere und hintere Teile, d. h. der zeitliche Differenzierungsmodus der Kernverteilung in der Querrichtung ließe sich auf den strukturellen des Oberflächenplasmas zurückführen. Das Richtungsplasma würde gemäß seiner Masse gewissermaßen nur „störend“ wirken. Die zeitlichen Differenzierungsunterschiede wären als Ausdruck eines Massenwirkungsgesetzes anzusehen.

Zugunsten der Auffassung einer qualitativen Verschiedenheit in der Wirkung von Richtungsplasma und Blastemplasma kann z. B. der Gegensatz zwischen kontinuierlicher Plasmaverteilung und diskontinuierlicher Abnahme des Sphärendurchmessers (vgl. Abb. 17c, W) angeführt werden. Diese „Welle“ könnte auf Grund eines im Keimhautblastem sich fort-pflanzenden Impulses zustande kommend gedacht werden, auf den die Furchungskerne mit ihrer Wanderungsbewegung antworten. Die Lokalisation dieser „impulswirkenden Qualitäten“ in das strukturelle Differenzierungszentrum stößt nun insofern auf Schwierigkeiten, als ja auf der Ventralseite des Eies zumeist weiter vorn liegende Teile bei der Bewegung vorangehen (vgl. Tabelle 10, Spalte V). So liegt die Annahme nahe, daß dem Richtungsplasma spezifische Qualitäten zukommen, auf Grund derer mit seinem Einfluß auf die zentrifugale Bewegung der Sphäre gerechnet werden könnte. Aus der Reihenfolge, mit der die Wanderung der Sphärenkerne anhebt, könnte dann auf die Richtung geschlossen werden, in der sich vermutlich das Richtungsplasma nach seiner Auflösung mit den einzelnen Teilen des Keimhautblastems vermischt. Bei einer derartigen Analyse der Wirkung des Richtungsplasmas bliebe als offene Frage die nach der Beteiligung des Differenzierungszentrums an diesen Prozessen. Es gibt bisher noch kein Experiment, das das Vorhandensein von Reaktionen zwischen diesen beiden Orten belegt.

B. Vitellophagenbildung.

Anschließend muß noch eine Besonderheit der Insektenfurchung behandelt werden, derzufolge auch den Furchungskernen selbst eine

nicht unbedeutende Rolle beim Zustandekommen des gesamten Verteilungsmodus zugeschrieben werden muß. Bei der *Bildung der Vitellophagen* kann man beobachten, daß einige Kerne aus der Sphäre *ausbrechen*. Sie sind imstande, entgegen der geschlossenen Wanderungsrichtung der Sphäre eine *selbständige Bewegung* auszuführen. Wie die Umstimmung der betreffenden Kerne vonstatten geht, dafür fehlt bisher jeder Anhaltspunkt. In der Abb. 19a sind auf 9 übereinanderliegenden Linien die Kerne eingezeichnet, die auf Querschnitten von 4 Eiern im 128-Kernstadium und 5 im 256-Kernstadium durch ihre Lage der

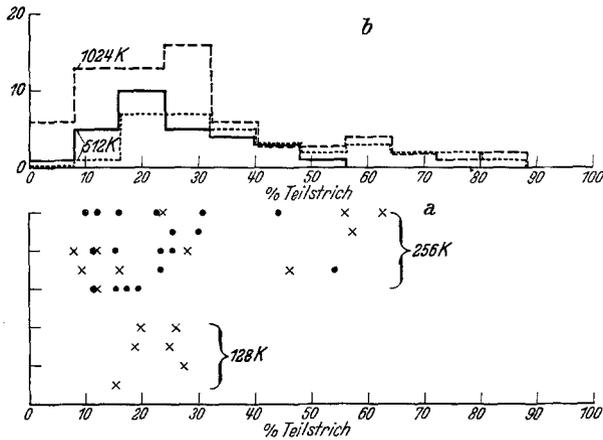


Abb. 19a und b. Vitellophagenbildung. Nach Ergebnissen von Totalpräparaten und Schnitten. a Lage der ersten Vitellophagen in vier 128- und fünf 256-Kernstadien. b Anzahl der Vitellophagen pro 12 Querschnitte im 512- und 1024-Kernstadium (x auswandernd, • im Inneren angetroffen).

Sphäre deutlich als Vitellophagen erkannt werden konnten. Kerne, die gerade bei der Auswanderung begriffen sind, werden durch ein Kreuz dargestellt, solche, die sich schon im Inneren befinden, durch einen ausgefüllten Kreis. Die zuerst auftretenden Vitellophagen liegen zwischen dem 23. und 43. Querschnitt (15.—26. Teilstrich). Nach dem 8. Teilungsschritt (256 Kerne) erscheinen einige etwa in der Eimitte, doch erfolgt in dem bevorzugten Gebiet auch weiterhin noch eine Ausbildung neuer.

Bei dem nächsten Teilungsschritt beteiligen sich dann auch weiter hinten liegende Eiteile. Ihre Zahl ergibt sich überall aus den im Inneren sich teilenden und den während der beiden nächsten Teilungsschritte noch hinzukommenden Vitellophagen. Es bleibt aber auch für die Dauer der Anwesenheit dieser primären Vitellophagen (vgl. S. 144) eine starke zahlenmäßige Überlegenheit der Eiteile bestehen, in denen sie zuerst auftreten. In der Abb. 19b ist ihre Anzahl für ein Gebiet von je 12 Querschnitten dargestellt. Das Maximum findet sich zwischen dem 24. und 48. Querschnitt (18.—36. Teilstrich).

Wir können also feststellen, daß diese Umstimmung bzw. die ihr folgende Einwanderung in ganz bestimmten Eiteilen beginnt, die innerhalb der Grenzen des Differenzierungszentrums liegen. Das Übergreifen des Prozesses in andere Gebiete sowie die quantitative Verteilung der Vitellophagen ist ebenso dem allgemeinen Differenzierungsmodus unterworfen.

Die nach dem 7. und 8. Teilungsschritt beobachtete Einwanderung, also die Erstausbildung von Vitellophagen, ließ sich nur auf der dorsalen Eiseite feststellen. Erst vom 9. und 10. Teilungsschritt ab zeigten sich auch in den lateralen und ventralen Sphärenteilen radialgerichtete Spindeln. Während also der Differenzierungsmodus der Vitellophagen in Richtung der Eilängsachse mit dem allgemeinen übereinstimmt, verhält er sich wahrscheinlich bezüglich des Eiquerschnittes gerade umgekehrt, d. h. wir haben eine Bevorzugung der dorsalen Eiseite gegenüber der ventralen. Zu dieser Erscheinung steht die Ausbildung der differentiellen Färbung nach dem 5. Teilungsschritt in merkwürdiger Parallele. Allerdings ist es infolge der zeitlichen Verschiedenheit im Auftreten dieser beiden Prozesse schwierig, eine sinngemäße Verknüpfung zu erkennen.

C. Synchronismus und Heterochronismus der Kernteilung.

NACHTSHEIM (1913) schreibt in seinen „Cytologischen Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene“ auf S. 201: „Da im Furchungsstadium die Teilung der Blastomeren meist an dem vorderen Pol beginnt und gegen den hinteren Pol zu allmählich fortschreitet, findet man in einem Ei, das bereits eine größere Zahl Furchungskerne besitzt, meist alle möglichen Teilungsstadien“. Diese Ausführungen NACHTSHEIMs, der ein großes Material untersucht hat, zeigen, daß für den Verlauf der Zellteilung im Bienenei keine absolut feste Gesetzmäßigkeit oder Regel existiert. Meine Beobachtungen über diese Frage erstrecken sich auf etwa 100 Eier im Furchungsstadium, die im Totalpräparat und zum Teil auf Quer- und Längsschnitten untersucht wurden. Die Kernzahlen, die dabei festgestellt wurden, waren vor allem bis zum 7. Teilungsschritt durchweg Potenzen der Zahl 2. Erst nach Ausbildung der Vitellophagen beginnen die Ergebnisse sich nicht mehr genau in diese Reihe einzufügen. In den meisten Fällen konnte der unregelmäßige Teilungsmodus der Vitellophagen als die störende Ursache erkannt werden. Für diese wurden sämtliche Phasen der Kernteilung ohne eine geregelte Anordnung im Ei beobachtet, während die Sphärenkerne durchweg im Ruhestadium verweilten. Andererseits ließ sich aber auch in den verschiedenen Eiern nicht immer für alle Sphärenkerne die gleiche Situation feststellen. Etwa die Hälfte der untersuchten Eier zeigte einen Synchronismus der Kernteilung, bei dem sich sämtliche Spindeln in der gleichen Phase befanden. In anderen Eiern waren wohl alle Kerne in Teilung begriffen, jedoch mit Unterschieden in dem Teilungsstadium. Diese Phasen-

unterschiede umfaßten in einigen Fällen die ganze Zeit der Rekonstruktion des Ruhekernes.

Bei der Untersuchung der Frage, nach welcher Regel diese verschiedenen Phasen im Ei angeordnet sind, zeigt sich, daß alle Beispiele zwischen einer gesetzmäßigen und einer völlig unbestimmten Verteilung aufgefunden werden können. Im allgemeinen überwiegen aber die Fälle, in denen der Start zur Zellteilung von dem im vorderen Pol der Sphäre liegenden Kern zuerst vollzogen ist und demzufolge nach dem hinteren Pol zu eine immer stärker werdende Verzögerung beobachtet wird. Andere Eier, deren Kerne noch in der Nähe des vorderen Poles, etwa zwischen dem 10. und 30. Querschnitt (7.—20. Teilstrich), liegen, weisen für ihre Spindeln ein umgekehrtes Bild auf. Hier hinken die weiter vorn liegenden Kerne in ihrer Phase etwas nach. Manche Eier, vor allem solche mit höherer Kernzahl, zeigen im allgemeinen völlig gleiche Teilungsstadien, nur an den beiden Polen ist bisweilen bei einigen Kernen eine gewisse Verzögerung zu konstatieren. Gänzliche Regellosigkeit findet sich nur bei sehr wenigen Eiern. Schließlich ist festzustellen, daß bisher zwischen Ruhekernen der Sphäre nie einzelne sich teilende Kerne beobachtet wurden.

Ganz allgemein reicht dieser teilweise vorhandene Heterochronismus nicht dazu aus, eine Überschneidung der Generationen der Kerne herbeizuführen. Wenn ich in der Normalentwicklung die Kernteilung während der Furchungsstadien synchron nannte, so war dieser Begriff auf den Teilungsschritt bezogen. Es ist während dieser Stadien nur ein Heterochronismus der Phasen vorhanden. Die Teilungsschritte selbst erfassen jeden Kern, wenn auch nicht immer zu gleicher Zeit.

Erst beim Eintritt der Kerne in das Keimhautblastem und während der Zellbildung finden zwei Teilungsschritte statt, bei denen der Heterochronismus so weit gediehen ist, daß eine Überschneidung der Generationen eintritt. Wenn die Kerne die Oberfläche erreichen, beginnen sie sich sogleich oder kurz danach zu teilen. Wie eine Welle pflanzt sich dieser Teilungsvorgang allmählich auf alle anderen Kerne nach vorn und hinten fort. Da die zeitlichen Unterschiede im Teilungsrhythmus für die einzelnen Eiteile ziemlich groß sind, liegen eine Zeitlang Ruhekern n-ter und $n+1$ -ter Generation in einem Ei. Doch folgt schließlich wieder ein Ausgleich, denn auch bei diesen Mitosen beteiligen sich alle Kerne. Einige Zeit danach, wenn bereits alle Kerne an der Oberfläche liegen, erfolgt ein neuer Teilungsschritt, der, in gleicher Weise im Differenzierungszentrum beginnend, sich über das Ei mit einem leichten Vorsprung auf der ventralen Eiseite ausbreitet. Dabei grenzen stets kontinuierlich aufeinanderfolgende Phasen in der Richtung des geschilderten Differenzierungsverlaufes aneinander.

Betrachtet man nach dieser Feststellung noch einmal das Bild, das sich für den Teilungsverlauf der noch innerhalb des Dotters befind-

lichen Furchungskerne ergab, so läßt sich dabei, wenn auch nur angedeutet und verwischt, eine ähnliche Situation erkennen.

Die Sphärenkerne im Eiinneren zeigen in der syncytialen Verbundenheit ihres Plasmas sowie in ihrer einheitlichen Wanderungsbewegung ihre morphologische und physiologische Zusammengehörigkeit. Nur in der Größe ihres Plasmahofes und im Abstand vom Differenzierungszentrum sind Verschiedenheiten vorhanden, deren Wirkung in dem Phasenheterochronismus bestehen könnte. Die gleichen Unterschiede gelten für die Zellen des sich ausbildenden Blastoderms, wenn auch hier die Zellgrenzen die Einzelglieder mehr isolieren. Es liegt nahe, anzunehmen, daß der *Heterochronismus ihrer Teilung durch den Zeitpunkt ihres Eintrittes im Keimhautblastem bedingt* ist. Jedoch zeigt sich, daß die Kerne, die die Oberfläche noch nicht erreicht haben, in den hinteren Eigeieten sich kontinuierlich in die Reihenfolge der Phasen eingliedern. Damit muß auch hier wie bei den Fällen heterochroner Furchungskernteilung entweder eine Wirkung der quantitativen Plasmaverteilung oder eines Impulses vom Differenzierungszentrum aus angenommen werden, wobei also der Abstand von diesem Gebiet die zeitlichen Unterschiede bedingt. Ob man dabei die Wirkung mitogenetischer Strahlen als auslösende Ursache dazwischen schalten will, kann bei der hier zu behandelnden Frage völlig offengelassen werden. Wesentlich bleibt, daß sich die *Gültigkeit des allgemeinen Differenzierungsmodus mit Wahrscheinlichkeit bei dem zeitweilig auftretenden Phasenheterochronismus der Furchungskerne und mit Bestimmtheit bei dem regelmäßigen Teilungsheterochronismus der Blastodermzellen* feststellen läßt.

VII. Das Differenzierungszentrum im zeitlichen Verlauf des Entwicklungsgeschehens.

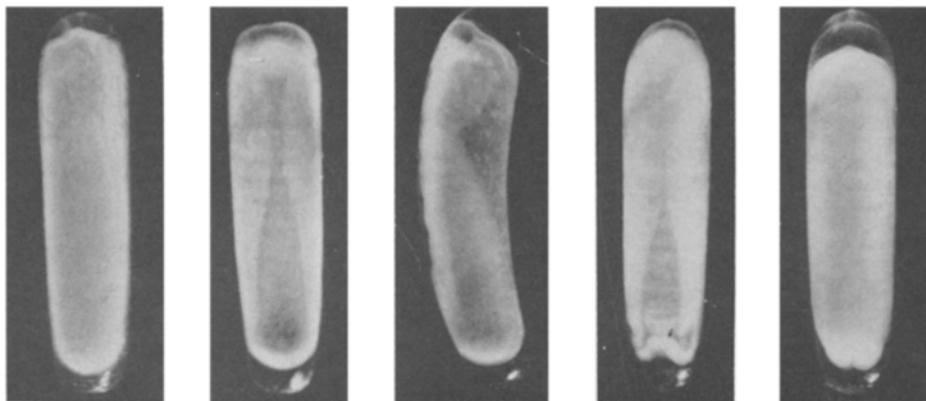
A. Übersicht über die Formbildungsvorgänge.

1. Schichtenbau (32—44 Stunden, Periode II der Tabelle I).

Die Entwicklungserscheinungen während der zweiten Periode bestehen vor allem in einer allgemeinen, sich fast gleichmäßig über die ganze Eilänge erstreckenden *Trennung* und *Verlagerung* bereits *vorzeichneter Keimbezirke*.

Bei der Beobachtung am lebenden Ei zeigen sich folgende Entwicklungsvorgänge: Abb. 20 (21)*a* stellt ein Ei dar im Alter von 32 Stunden in Ventralansicht. Im vorderen Eidrittel sind zwei feine Furchen sichtbar, die nach den Polen zu divergieren und deren Querschnittsbild etwa dem der bereits besprochenen Abb. 22*a* entspricht. Sie verlaufen symmetrisch zur Mittellinie und grenzen die Mittelplatte (*Mp*) von den Seitenplatten (*Sp*) ab. Kurz darauf beginnen die Seitenplatten sich über die allmählich einsinkende Mittelplatte herüberzuschieben, während sich gleichzeitig die Furchen über das ganze Ei ausbreiten. Auf der Abb. 20(21)*b*

läßt sich feststellen, daß die Ränder der Mittelplatte (*RMp*) schon weit unter die Seitenplatten geraten sind. Kurze Zeit nachdem die Furchen



a

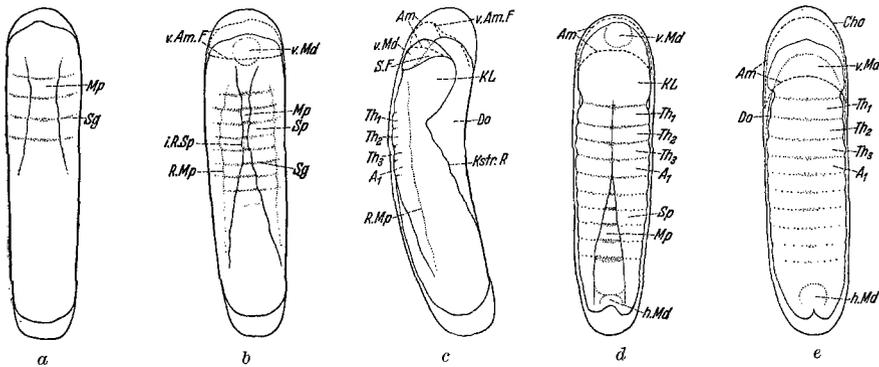
b

c

d

e

Abb. 20.



a

b

c

d

e

Abb. 21.

Abb. 20a-e und 21a-e. Schichtenbau und Hüllenbildung am lebenden Ei. 20 Phot. 30/1. 21 erklärende Übersichtszeichnungen. 28/1. a Stadium IIa Ventralansicht. Erstes Auftreten der Furchen und Segmente im Gebiet der größten Zelldichte und -stärke. Die vordere Amnionfalte wölbt sich empor. b Stadium IIb Ventralansicht. Einsenkung der Mittelplatte hat begonnen, Segmente vermehrt. Vordere Mitteldarmanlage als kreisförmiger Wulst sichtbar. c Stadium IIb Lateralansicht. Konzentration des Keimstreifens auf die Ventralseite, dabei Kopfklappen sichtbar. Vordere Amnionfalte typisch ausgeprägt. d Stadium IIc Ventralansicht. Beginnender Verschluss der Seitenplatten. Auftreten der hinteren Mitteldarmanlage. e Stadium IIId Ventralansicht. Vollendeter Verschluss der Seitenplatten. Am hinteren Pol noch Naht sichtbar.

den hinteren Eipol erreicht haben, treffen sich die Seitenplatten an der gleichen Stelle, wo die Furchen zuerst erscheinen und beginnen zu verschmelzen. Eine feine Naht zeigt die Verlötung auf Abb. 20(21)d noch an. In der hinteren Eihälfte klaffen die Seitenplatten weit auseinander und

schließen sich erst allmählich. Den Abschluß dieser Bewegung zeigt Abb. 20(21)*e*: Die vereinigten Seitenplatten, das obere Blatt, bedecken vollständig die Mittelplatte, das untere Blatt. Am hinteren Pol erinnert ein schmaler Spalt an den Vorgang der Verlötung.

Schnitte bestätigen die Beobachtung, daß die Bildung des unteren Blattes bei der Biene durch Reißen des Blastoderms (Abb. 22*a*), durch Einsenkung eines so umgrenzten Bezirkes und dessen Überwachsung durch zwei Seitenplatten erfolgt. Durch ein anfängliches Mitgehen der Seitenplatteninnenränder wird der Prozeß einer Einfaltung vorgetäuscht (Abb. 22*b*, besonders rechts), der aber bald rückgängig gemacht wird, so daß die Seitenplattenränder über dem einschichtigen unteren Blatt frei zur Vereinigung streben (Abb. 22*c*).

Am vorderen und am hinteren Pol lassen die Furchen je ein Feld frei, in dem keine Trennung in Seitenplatten und Mittelplatten stattfindet. Am lebenden Ei kann man zu Beginn der Mesodermbildung in Seitenansicht am vorderen Ende der Keimanlage einen schmalen, durch besondere Dicke und Lichtbrechung auffallenden Zellbezirk beobachten, der an der Ventralseite am breitesten ist und von dort aus nach beiden Seiten schmaler werdend wie die Enden einer polumfassenden Sichel ausläuft. Dieses sichelförmige Feld, das von früheren Untersuchern nicht erwähnt wurde und erst bei der Lebendbeobachtung und am Totalpräparat durch die differente Thioninfärbung auffällt, ist auf Abb. 20(21)*c* an dem Vorderende eines 36 Stunden alten, lebenden Eies in Seitenansicht zur Hälfte sichtbar (*SF*). Es bildet den Abschluß des embryonalen Blastoderms gegen die Amnionzellen und stellt die erste Differenzierung des Keimbezirkes dar, aus dem sich die *vordere Mitteldarmanlage* entwickelt. Sie erscheint als eine kreisrunde Zellverdickung am Vorderende des Keimstreifes (Abb. 20[21]*b*, *vMd*). Ihre Entstehung verdankt sie einem starken Wucherungsvorgang bei gleichzeitigem Zusammenrücken der seitlichen Teile, wie Thioninfärbungen aufeinanderfolgender Stadien belegen. Die hintere Mitteldarmanlage erscheint etwa 6 Stunden später. Sie fehlt entsprechend auf der Abb. 20(21)*b*, *c*, findet sich erst auf Abb. 20(21)*d*, *hMd*. Ihre Ausbildung vollzieht sich auf die gleiche Weise wie vorn, doch ist sie etwas kleiner. Der Mitteldarm entsteht also bei der Biene aus dem vordersten und hintersten Material des Keimstreifes. Entsprechend dem späteren Längenwachstum des gesamten Keimstreifes werden die beiden Mitteldarmanlagen über die beiden Pole hinweg nach der dorsalen Seite verlagert. Ihr weiteres Schicksal wird bei der Besprechung der nächsten Periode behandelt werden.

Die *Hüllenbildung* vollzieht sich bei der Biene in einigen interessanten, vom Normalen abweichenden Vorgängen. Sie nimmt ihren Ausgang von den beiden oben (S. 145) erwähnten schmalen, dem Dorsalstreifen anliegenden Zonen (Abb. 22*a*, *AZ*). Ähnlich wie bei der Mitteldarmbildung wird die Hüllenanlage zuerst am vorderen Pol und etwa 6 Stunden

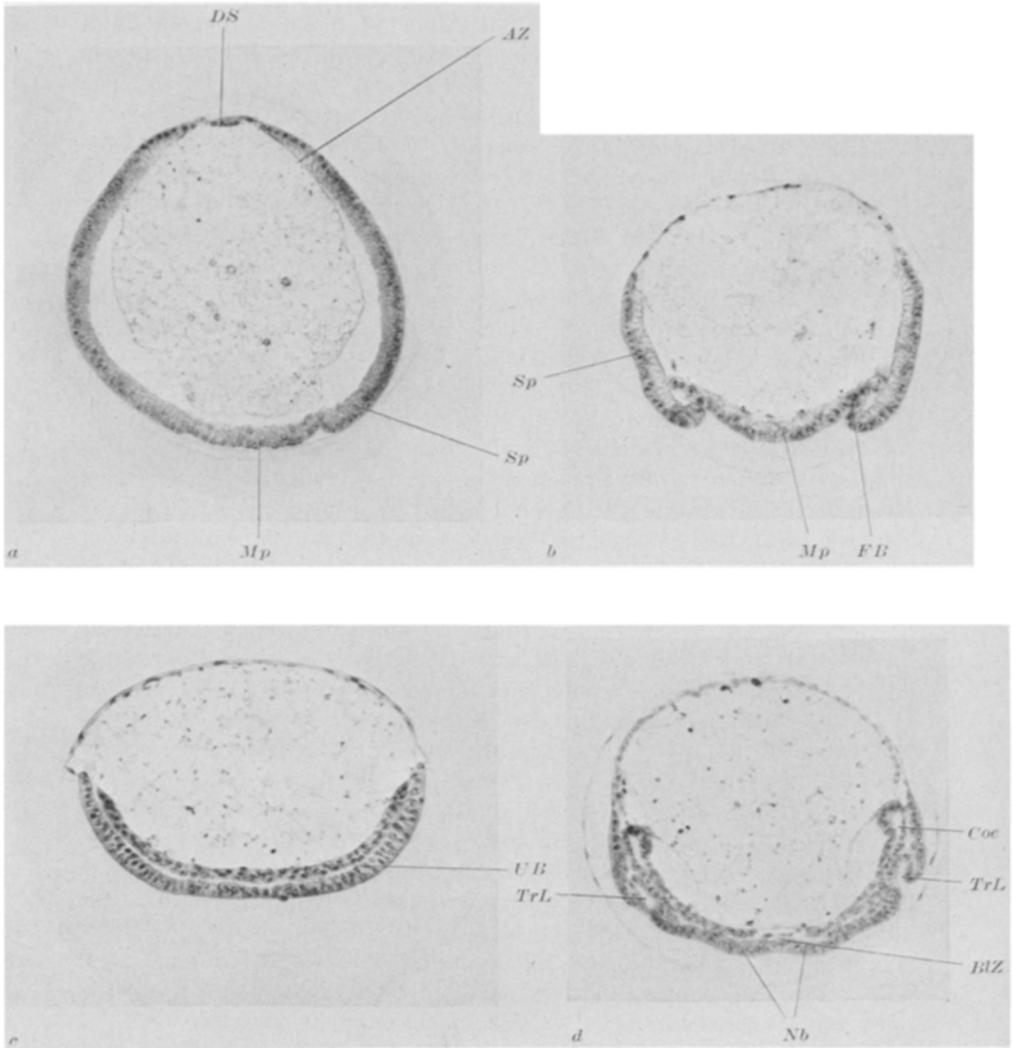


Abb. 22a—d. Querschnitte, die Bildung und Differenzierung des unteren Blattes zeigend. Phot. 100/1. *a* Fertige Keimanlage 32 Stunden nach Ablage. Zeigt schon Sonderung in Mittel- und Seitenplatten, letztere mit etwas höheren Zellen, daran anschließend dreieckige Amnionzellen, deren Basis plasmafrei. In der dorsalen Mediane ein dünnes Syncytium. *b* Stadium IIb. Über der einsinkenden Mittelplatte rücken die Seitenplatten zusammen, wobei sich die Innenränder der Seitenplatten zuerst mit umschlagen (scheinbare Faltenbildung). *c* Stadium IIc. Vollendeter Keimstreif: zweischichtig. *d* Stadium IIIb. Zeigt Bildung des Coeloms, der Tracheen und des Bauchmarks.

später auch am hinteren sichtbar. Für eine genauere Betrachtung kann ich mich auf die Schilderung der vorderen Anlage beschränken. Zuerst hat es den Anschein (Abb. 20[21]b und c, *vAmF*), als ob sich am

vorderen Pol eine Falte anlegen will entsprechend der Hüllenbildung der meisten *Pterygoten*. Nach kurzer Zeit reißt die Verbindung zum embryonalen Material durch und das freie Ende schiebt sich allmählich über den Keimstreif. Dieser Vorgang des Reißens und Überschiebens setzt sich auf alle Ränder der beiden streifenförmigen Anlagen fort, so daß sich die Hülle sowohl über den Keimstreif als auch über den dünnen Dorsalstreifen schiebt. Derselbe Prozeß setzt sich vom hinteren Pol aus nach vorn fort und entsprechend dem Zeitunterschied findet der Verschluß etwa im hinteren Drittel auf der Ventralseite statt. Die Hülle besteht dann aus ganz dünnen, spindelförmigen Zellen und steht am vorderen und hinteren Pol weit von dem sich verkürzenden Keimstreif ab (Abb. 23a).

Der überwachsene *Dorsalstreifen* erfährt keine sichtbare Verwendung in dem morphologischen Entwicklungsgeschehen. Er wird, nachdem er in der Nähe des vorderen Poles zu auffälliger Syncytienbildung geschritten ist, in den Dotter eingesenkt und resorbiert. Seine Bedeutung und die der Syncytienbildung, die Gegenstand mehrfacher Untersuchung war und zu verschiedenen Namen Anlaß gegeben hat („Richtungskernmasse“, PETRUNKEWITSCH 1903, „Dotterpfropf“, DICKEL 1904 und „Cephalodorsal Body“, NELSON 1915), ist wohl nur im Zusammenhang mit der Frage nach dem morphologischen Wert der Embryonalhülle bei der Biene klarzustellen. Wenn wir Amnion definieren als Hülle, die den Keimstreif bedeckt, stellen Dorsalstreif und Syncytium offenbar Rudimente der bei der Biene fehlenden Serosa dar, die ja auch bei den anderen Insekten im allgemeinen nach dem Rückenschluß in ein „Dorsalorgan“ übergeht und mit diesem der Degeneration anheimfällt.

Die *Segmentierung* findet bei der Biene recht frühzeitig statt. Zugleich mit der Ausbildung der Furchen und der beginnenden Überlagerung erscheint zwischen diesen das Blastoderm durch feine Unterschiede der Lichtbrechung in mehrere quere Felder geteilt (Abb. 20[21]a, *Sg*). Diese Felderung wird allmählich deutlicher und breitet sich über den ganzen Keim aus. Vor allem ist es nach Abb. 20(21)b die Mittelplatte (*Mp*), bei der die Segmentierung (*Sg*) am schärfsten zum Ausdruck kommt. Die Segmente treten augenscheinlich da zuerst auf, wo die die Mittelplatte begrenzenden Furchen einander am stärksten genähert sind. Ihre prospektive Bedeutung ist schwer feststellbar, zumal sie im Stadium ihrer Ausbildung (Abb. 20[21]a, *Sg*) weit größere Areale umfassen als später (Abb. 20[21]c und d, *Th*). Jedenfalls handelt es sich um die Thorakalsegmente und um ein oder zwei hintere Kiefersegmente. Näheres findet sich darüber in einem späteren Kapitel (S. 182).

Nach der Vollendung des Schichtenbaues erfolgt ein Längenwachstum des Keimstreifes, durch das seine beiden Enden von den Polen des Eies auf die Dorsalseite herüber verschoben werden und ein charakteristisches Schiffchenstadium ausgebildet wird (Abb. 23a).

2. *Sonderung der Organsysteme (44—56 Stunden, Periode III der Tabelle 1).*

Die Vorgänge der Organsonderung gliedern sich zeitlich im allgemeinen in drei Phasen: Zuerst erfolgt die Ausbildung der segmental angelegten Organe, also vor allem der Extremitäten, der Stigmen und des Nervensystems. Daran schließt sich die Entstehung der ektodermalen Darm-

abschnitte, des Stomodaeums und des Proktodaeums. Zuletzt erscheinen die Anlagen der mesodermalen Organe. Im ganzen verkürzt sich der Keimstreif in der Richtung der Längsachse, so daß seine Enden nach Schluß dieser Periode genau auf die Pole zu liegen kommen.

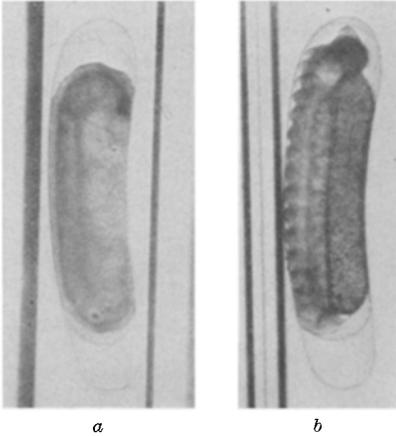


Abb. 23a und b. Abschlußstadien der II. und III. Entwicklungsperiode. Phot. 30/1. a Stadium des verlängerten Keimstreifs (IIc). b Stadium der vollendeten Organsonderung (IIIc).

Auf dem schiffchenförmigen Keimstreif erscheinen als erste Organdifferenzierungen kurz hintereinander die Anlagen der Kiefer- und Thoraxextremitäten als seitliche Wülste. Die des Kiefers (Abb. 24a, M , Mx_1 , Mx_2) treten stärker hervor, zumal die des Thorax ($Th_{1,2,3}$) in der Embryonalentwicklung nur eine schwache und

vorübergehende Ausbildung erfahren. Zuletzt werden die Antennenanlagen sichtbar, die im Zusammenhang mit dem zweiten Hirnsegment (DC) entstehen, sich aber später davon abgliedern und in die Nachbarschaft der Mandibeln geraten. Alle Segmentanhänge kommen während der Embryonalentwicklung nicht über das Stadium einer niedrigen, halbkugeligen Emporwölbung hinaus. Etwa gleichzeitig mit den Extremitäten wächst am vorderen Pol eine unpaare mediane Ektodermverdickung empor, die Oberlippe, die sich allmählich in die Länge streckt und nach der Ventralseite neigt (Abb. 24a—e, O).

Durch die Lage der Extremitäten wird mit Sicherheit die bisher nicht feststellbare prospektive Bedeutung der Segmente erkenntlich. Danach gehören alle Segmente hinter der Stelle, an der der Keimstreif vorn nach dorsal umbiegt, zum Rumpf, während die früher als Kopflappen bezeichneten Teile (Abb. 20[21] KL) die gemeinsame Anlage des primären Kopfes einschließlich der Kieferregion enthalten. Im primären Kopf werden als Ektodermverdickungen, ungleich groß, die Anlagen der drei Hirnsegmente sichtbar, Protocerebrum (Abb. 24, PrC), Deutocerebrum (DC) und Tritocerebrum (TrC). Davon ist das vorderste das größte, es schließt beiderseits halbkreisförmig den Keimstreif von vorn ab.

Das zweite hat die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks, dessen Spitze, die Anlage der Antenne (*At*), nach median und hinten zeigt. Zwei noch mehr median gelegene, kleine kegelförmige Erhebungen bilden das dritte Kopfsegment. Die beiden vorderen Hirnsegmente verschmelzen bald miteinander, während die paarigen Anschwellungen des 3. Segmentes noch längere Zeit antennenartig hervorragen, sich schließlich aber auch mit den anderen gemeinsam zum Oberschlundganglion vereinigen (Abb. 24c). Unterschlundganglion und Bauchmark entwickeln sich unter Ausbildung einer schwachen Längsrinne und zweier Längswülste, die sich segmental zu den Ganglien verdicken (Abb. 24e).

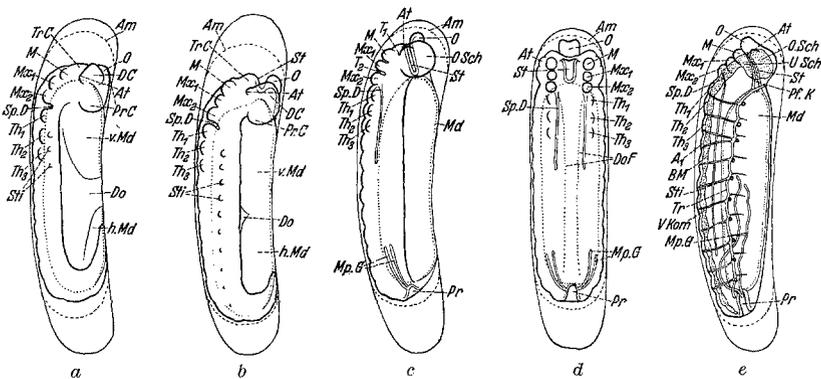


Abb. 24a—e. Übersicht über Organsonderung und Rückenschluß. Zeichenapp. 28/1. a Bildung der segmentalen Organe (Stadium IIIa). b Ausbildung des Stomodaeums (Stadium IIIb). c—d Vollendete Organsonderung (Stadium IIIc), e Lateralansicht, d Ventralansicht. e Ektodermaler Rückenschluß (Stadium IVa).

An der Basis der zweiten Maxillen auf der Grenze zum Thorax entsteht beiderseits als kleine sackförmige Einstülpung des Ektoderms die Anlage der Spinnrüse (*SpD*). Sie wächst zu einem langen schlauchförmigen Organ nach hinten aus, das schließlich in gerader Linie bis ins 9. Körpersegment reicht. In ähnlicher Weise werden nahe dem Rande des Keimstreifes als große herz- bis kreisförmige Einsenkungen des Ektoderms die Stigmen angelegt. In der Abb. 24a sind drei von ihnen vorhanden (*Sti*), die zum 2. und 3. Thorax- und zum 1. Abdominalsegment gehören. Dem 1. Thoraxsegment fehlt eine solche Anlage, während die übrigen Abdominalstigmen in der Reihenfolge von vorn nach hinten allmählich auftreten (Abb. 24b). Die Gesamtzahl beträgt 10, 2 im Thorax und 8 im Abdomen, die während der ganzen Embryonalentwicklung bestehen bleiben. Diese als Stigmen bezeichneten ektodermalen Einstülpungen stellen die gemeinsame Anlage des gesamten Tracheensystems dar. Im Stadium der vollendeten Organsonderung sind sie bis auf einen schmalen Schlitz geschlossen. Ihre sackartigen Vertiefungen haben sich inzwischen an der Basis erweitert und eine Streckung nach

vorn und hinten erfahren, bis sie mit den entsprechenden Bildungen der benachbarten Anlagen verschmolzen sind. In der Abb. 22*d* (Querschnitt durch ein Ei im Stadium III*b*) gelangt infolge etwas schiefer Schnittführung die Bildungsweise deutlich zum Ausdruck (*TrL*). Rechts sieht man die große bogenförmige Ektodermeinstülpung, die ein ziemlich weites Lumen besitzt. Links ist die Öffnung nach außen gerade nicht getroffen, der Schnitt zeigt hier die Erweiterung des Lumens in Richtung der Längsachse. Aus der paarweisen Verschmelzung aller dieser basalen Aussackungen resultiert jederseits ein Tracheenhauptstamm. Als letzte ektodermale Organsonderung erscheint die Anlage des Kopfskeletes (Abb. 24*c*). An der Basis der Antennen, sowie zwischen Mandibeln und Maxillen und ebenso zwischen ersten und zweiten Maxillen, zeigen sich schwache Einstülpungen des Ektoderms, die, wie bei der Entstehung der Spindrüse, von den Rändern der betreffenden Extremitäten nach innen verlaufen. Die vordere (T_1) und die hintere (T_2) dieser Einstülpungen wachsen schräg einwärts und treffen sich später zwischen Stomodaeum und Unterschlundganglion, wo sie als X-förmiger Körper das Tentorium, das Endoskelet des Kopfes, bilden. Dagegen wird die mittlere Anlage zu einer plattenartigen Ektodermverdickung, an der sich der große Beugemuskel der Mandibeln ansetzt.

Die Bildung der ektodermalen Darmteile beginnt etwa zu der Zeit, in der die letzten Stigmen deutlich geworden sind. Dann erscheint hinter der Oberlippe als schwache, kegelförmige Einstülpung das Stomodaeum (Abb. 24*b*, *St*). Seine Weiterentwicklung verläuft von jetzt an gleichmäßig mit der Oberlippe. Je weiter diese emporwächst, desto mehr stülpt sich das Stomodaeum ein. Diese beiden an sich ähnlichen, nur in entgegengesetzter Richtung wirkenden Prozesse sind in Wahrheit ganz verschiedener Natur. Die Vergrößerung der Oberlippe erfolgt durch Auswachsen einer starken Ektodermverdickung (vgl. Abb. 24*b* und *c*). Die Verlängerung des Stomodaeums dagegen wird durch ein allmähliches Hereinziehen des hinter der Einstülpungsstelle bzw. hinter der Oberlippe gelegenen Materials erreicht. Dabei verschwindet das Feld zwischen Oberlippe und Mandibeln und die letzteren geraten in unmittelbare Nachbarschaft der Antennen (Abb. 24*c*, *At*).

Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich bei der 6 Stunden später erfolgenden Bildung des Proktodaeums ab (auf der Abb. 24*b* noch nicht sichtbar, vgl. Abb. 24*c*). Der Beginn der Einstülpung liegt hier fast am Ende des Keimstreifs. Allmählich werden dann weiter vorn gelegene Teile eingezogen.

Beide Vorgänge beruhen also auf einer Einstülpung bereitliegenden Keimmaterials. Sie haben zur Folge, daß die ursprünglich dorsal gelegenen Anlagen über die Pole hinweg etwas auf die Ventralseite verschoben werden (vgl. Abb. 23*a* und *b*). Die starke Verkürzung des

Keimstreifs während dieser Periode ist damit im wesentlichen diesen Einstülpungsvorgängen zuzuschreiben.

Noch ehe das Proktodaeum sichtbar wird, erscheinen auf dem nach dorsal umgeschlagenen Hinterende des Keimstreifes zwei paarige, sackartige Vertiefungen, die zusammen mit dem Proktodaeum eingestülpt werden. Sie wachsen währenddessen stark in die Länge und bilden beiderseits zwei Schläuche aus, die mit einer gemeinsamen Öffnung rechts und links in den Enddarm münden, die MALPIGHISCHEN Gefäße (Abb. 24c und d, *MpG*).

Die beiden Mitteldarmanlagen, die bei ihrer Ausbildung unter die Enden des Keimstreifes zu liegen kamen (Abb. 20 und 21, *Md*), wachsen zungenförmig auf der Dorsalseite des Eies aufeinander zu (Abb. 24a und b). Gleichzeitig breiten sie sich seitlich aus. Sie verschmelzen schließlich an einer Stelle, die dem hinteren Pole genähert ist und bedecken dann genau die dorsale Hälfte des Eies (Abb. 24c).

Als Abschluß der Periode der Organsonderung zeigt sich ein äußerst charakteristisches Stadium, das in der Abb. 23b dargestellt ist (*Stadium der vollendeten Organsonderung*, IIIc der Tabelle 1). Der ekto- und mesodermale Keimstreif bedeckt genau die ventrale Hälfte des Dotters, dessen dorsale Seite vom Mitteldarmgewebe nach außen abgeschlossen wird.

3. Histologische Differenzierung (56—72 Stunden, Periode IV der Tabelle 1).

Der Keimstreif, der bisher gerade die ventrale Hälfte des Dotters umfaßte (Abb. 23b), wächst mit seinen Rändern allmählich auf die dorsale Eiseite herüber. Dabei geht der ektodermale Rückenschluß dem mesodermalen voran, so daß eine kurze Zeit die Hypodermis direkt dem Mitteldarm aufliegt (Abb. 24e, *Stadium des vollendeten ektodermalen Rückenschlusses*, IV b der Tabelle 1). In umgekehrter Richtung umwächst das Mitteldarmgewebe den Dotter, bis es sich auf der Ventralseite schließt und ein geschlossenes Darmlumen ausgebildet hat.

Während der Umwachsung gliedert sich der Kopf immer mehr vom Rumpfe ab, und die Segmente treten schärfer hervor. Da sich jetzt die Hypodermis abscheidet, werden im ganzen Keim die einzelnen Teile des Nervensystems zum erstenmal deutlich sichtbar. Das aus den drei primären Kopfsegmenten gebildete Oberschlundganglion (*OSchl*), das durch Verschmelzung der drei Kiefersegmente entstandene Unterschlundganglion (*USchl*) und das aus 13 Ganglienpaaren bestehende Bauchmark (*BM*). Sie alle heben sich in seitlicher Ansicht gut von der Hypodermis ab, während bei der Aufsicht (Abb. 25b) die Strickleiterform des letzteren sichtbar wird. Stomodaeum (*St*) und Proktodaeum (*Pr*) folgen dem sich langsam zurückziehenden Dotter und vergrößern sich dabei. Zugleich nimmt ihre Längsachse eine leichte, für beide im gleichen Sinne verlaufende Krümmung an. Sie bleiben beide vorläufig noch blind gegen den Dotter geschlossen. Am Grund des Vorderdarmes beginnt sich das Lumen

allmählich kugelförmig zu erweitern und die Bildung eines besonderen Organes vorzubereiten (Abb. 24e, *PfK*). Vom Proktodaeum aus wachsen die MALPIGHISCHEN Gefäße (*MpG*) weiter nach vorn und winden sich zugleich schlangenförmig auf.

Die Oberlippe (*O*) neigt sich immer mehr nach vorn und nimmt dabei die Mundöffnung mit auf die Ventralseite. Sie ragt dann nicht mehr aus dem Keim heraus. Alle Anhänge setzen ihr Wachstum fort und erreichen, das betrifft besonders Antennen (*At*) und Thoraxextremitäten (*Th*_{1, 2, 3}), auf dem in Abb. 24e dargestellten Stadium die

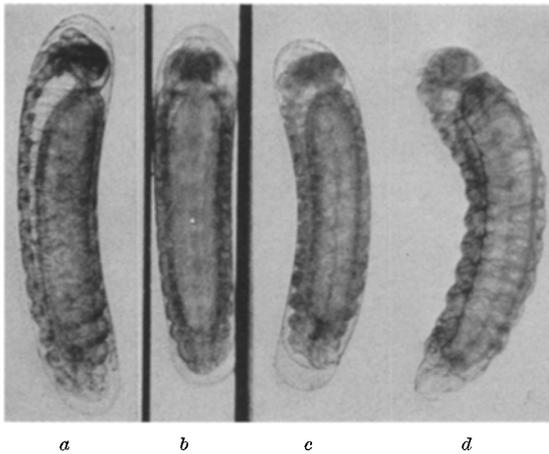


Abb. 25a–d. Lebendbilder vom fertigen Embryo, die die Ventralkrümmung und die Hüllensprengung darstellen. Phot. 30/1. Am Amnion. *a* (Stadium IVc) Fertiger Embryo in Lateralansicht. Mesodermaler Rückenschluß vollendet. *b* Dasselbe Stadium in Ventralansicht. *c* (Stadium IVd) die Ventralkrümmung vollzogen. *d* (Stadium IVe) Geschlüpfter Embryo, die Larve.

höchste Stufe ihrer embryonalen Ausbildung. Außer den Antennen legen sie sich aber gleichzeitig eng an den Keim an, so daß sie nicht mehr so stark wie früher hervortreten. Die zweiten Maxillen erfahren eine wesentliche Lageverschiebung. Sie, die bisher in einer Reihe mit den übrigen Kieferanhängen und den Thoraxbeinen standen, rücken nach innen und vorn (*Mx*₂), so daß auf der Abb. 24e ihr Vorderrand von den ersten Maxillen (*Mx*₁) verdeckt wird. Die an ihrer Basis liegende Spinndrüsenmündung (*SpD*) nehmen sie bei ihrer Wanderung mit. Bei ihrer Einwärts- und Vorwärtsbewegung stoßen sie zuerst mit ihrer Basis aneinander und führen die beiden Spinndrüsenmündungen zusammen, schließlich verschmelzen sie vollständig. Die Schläuche der Drüse verlängern sich allmählich bis ins 9. Segment und erreichen damit ihre größte Längenausdehnung. Im Tracheensystem haben sich die zwei Längsstämme vorn über dem Stomodaeum auf der Grenze zwischen Kopf und Thorax

auf der Dorsalseite vereinigt, ebenso hinten unter dem ventralen Rand des Proktodaeums. Bei der Ausbildung der Längsstämme durch Streckung der Tracheeneinstülpungen nach vorn und hinten waren auch Aussackungen in ventraler und dorsaler Richtung entstanden. Davon vereinigen sich die ersteren auf der Ventralseite zwischen Hypodermis und Bauchmark in jedem stigmenführenden Segment zu den Ventralkommissuren (*VKom*). Aus den letzteren entwickeln sich Tracheenverästelungen auf der Dorsalseite des Embryo. Die Stigmen selbst (*Sti*) erhalten eine typische Form, ihre schmale, runde Öffnung wird von einem breiten Ringwall umgeben.

Nach Abschluß der geschilderten Vorgänge (Abb. 25a und b, Stadium des fertigen Embryo, IVc der Tabelle 1) erfolgen noch zwei mechanische Vorgänge, deren erster die Ventralkrümmung des Embryo ist. Der während der ganzen Entwicklungsdauer gemäß der Eiform ventral konvexe Keim streckt sich allmählich bis zur Geraden und krümmt sich schließlich in eine ventrokonkave Lage (Abb. 25c, Stadium der Ventralkrümmung, IVd der Tabelle 1). Der Embryo vollzieht diese Bewegung zumeist so langsam, daß dabei das Amnion in der größten Anzahl der beobachteten Fälle unverletzt gefunden wird. Nach kurzer Zeit setzen dann heftige Muskelkontraktionen ein, durch die zuerst das Amnion und endlich auch das Chorion gesprengt werden (Abb. 25d).

Der geschlüpfte Embryo (Abb. 25d und 26) ist stark nach ventral eingekrümmt und besitzt eine wurmförmige Gestalt von kreisrundem Querschnitt. Am Kopfende ist er stumpf abgerundet, am Hinterende zugespitzt. Kopf und Rumpf sowie die einzelnen Segmente sind deutlich voneinander abgesetzt. Im übrigen hebt sich nichts irgendwie auffällig hervor. Die Oberlippe (*O*), ganz dem Profil des Körpers eingeschlossen, zeigt genau nach ventral. Die Mundöffnung vor ihr verengt sich bald zu dem schmalen Lumen des Stomodaeums (*St*), das langgestreckt im Bogen zum Mitteldarm hinführt. An seinem Grunde hat sich das Lumen stark erweitert und eine ringförmige Wucherung gebildet. Durch dieses pilzhutförmige Organ (*PfK*) öffnet sich das Stomodaeum in den Mitteldarm. Das gleichfalls stark in die Länge gestreckte Proktodaeum (*Pr*) bildet kein solches Organ aus. Es bleibt im Gegenteil auch bei der frischgeschlüpfen Larve

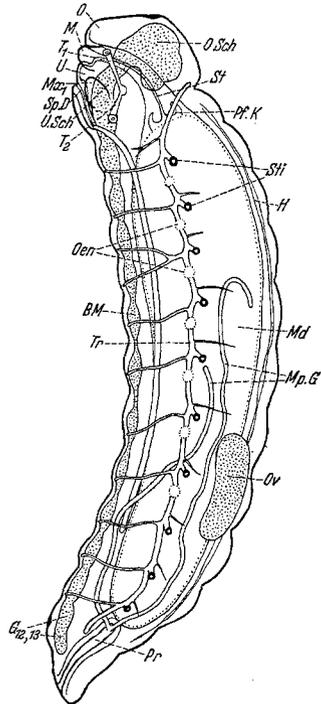


Abb. 26. Frischgeschlüpfte Bienenlarve. Nach Thioninpräparat. Zeichenapp. 60/1.

blind gegen den Dotter geschlossen. Die MALPIGHISCHEN Gefäße (*MpG*) haben ihr Wachstum noch weiter fortgesetzt und reichen, sich schlingenartig überkreuzend, bis weit in die vorderen Segmente.

Am Oberschlundganglion (*OSchl*) hat sich die Ausprägung einer ganz charakteristischen Form vollzogen (vgl. auch Abb. 25a). Seine Entstehung aus den drei Kiefersegmenten läßt das Unterschlundganglion (*USchl*) auch auf dieser Entwicklungsstufe noch durch schwache Einschnürungen erkennen. In den Segmenten des Rumpfes sind gemäß der Anlage je ein Paar Ganglienknotten vorhanden, abgesehen vom 12. und 13. Segment, deren beide Ganglienpaare miteinander verschmolzen sind ($G_{12, 13}$). Die Antennen und die Thoraxextremitäten, die bis zu dem in Abb. 24e dargestellten Stadium des ektodermalen Rückenschlusses eine ständige Größenzunahme erfuhren, sind seitdem allmählich rückgebildet worden und werden in dem geschlüpften Embryo nur noch durch schwache Hypodermisverdickungen (Imaginalscheiben) vertreten. Dagegen bleiben die Anhänge der Kiefersegmente erhalten. Sie haben indessen eine gewisse Gestaltsänderung erfahren. Mandibeln (*M*) und erste Maxillen (Mx_1) sind von ihrer ursprünglichen halbkugelig bis halb elliptischen Form zu einer langgestreckten konischen übergegangen. Die Mandibeln liegen zu beiden Seiten der Mundöffnung, kurz hinter ihnen die etwas kleineren ersten Maxillen, schräg nach vorn zeigend. Die zweiten Maxillen sind völlig miteinander verschmolzen und bilden, etwa bis auf die Höhe der ersten rückend, die Unterlippe (*U*) des Embryo. Sie tragen auf sich die nunmehr einheitliche Mündung der Spinndrüsen (*SpD*). Dieser kurze gemeinsame Stamm teilt sich an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf in die ursprünglichen zwei Schläuche. Das aus den ektodermalen Einstülpungen an der Basis der Mundgliedmaßen hervorgegangene Kopfskelet der Larve, das Tentorium (*T*), liegt in der Form eines Doppelypsilonrohres zwischen Unterschlundganglion und Stomodaeum. Das Tracheensystem ist infolge seiner Chitinisierung und der eingedrungenen Luft bis in seine kleinsten Verästelungen sichtbar (Abb. 25d). Auch der Kopf ist durch Auswachsen einiger Zweige vom Hauptstamm nach vorn mit einer Reihe von Tracheen versorgt. Zwischen den Stigmen (*Sti*) erscheinen jetzt an der Larve Wucherungen von segmentalen, mit jenem in einer Reihe liegenden Zellhaufen, die Oenocyten (*Oen*). Das Herz tritt als dünner, segmentalverstärkter Schlauch dicht unter der dorsalen Hypodermis hervor (*H*). Die Ovale (*Ov*) liegen dicht neben der dorsalen Mediane in dem Gebiet vom 7. bis zum 9. Rumpfsegment.

B. Statistische Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf der Differenzierungsvorgänge.

Bei der Betrachtung der elementaren Entwicklungsvorgänge während der ersten Periode, der Zellvermehrung und -verteilung, die in allen Eiteilen in prinzipiell gleicher Weise verlaufen, konnten zeitliche Diffe-

renzierungsunterschiede außer im Längsschnitt auch im Querschnitt festgestellt werden. Die letzteren standen im Zusammenhang mit der einseitigen Ausbildung embryonalen Ektoderms. Nach Fertigstellung dieser ventralen Keimanlage kann die Aufmerksamkeit auf den Eilängsschnitt beschränkt werden, da jetzt nur noch in dieser Richtung einheitliche Formbildungsvorgänge stattfinden, deren Differenzierungsmodus zu beobachten ist. Aber auch bei diesen Prozessen beteiligen sich nicht alle Teile oder wenigstens nicht mehr alle in prinzipiell gleicher Weise. Infolgedessen gestaltet sich die Untersuchung schwieriger, und die Ergebnisse fallen nicht, wie bisher, so eindeutig und klar aus. Außerdem machen die Änderungen in der Längsausdehnung des Keimstreifes während des Schichtenbaues (eine Verkürzung mit nachfolgender Streckung über die Pole, vgl. dazu Abb. 20c und 23a) und während der Organ-sonderung (nochmalige Verkürzung Abb. 23b) es unmöglich, den für den Ausgangsort einer bestimmten Entwicklungsphase gefundenen Meßwert mit dem einer anderen Phase zu vergleichen. Jedoch wird dieser Mangel in der Methode durch die zu dieser Zeit erkennbar werdende prospektive Bedeutung der einzelnen Eiteile behoben.

Die *Bildung des unteren Blattes* (vgl. S. 165) ist der letzte Formbildungsvorgang, der noch kontinuierlich und in prinzipiell gleicher Weise über den größten Teil der Eilänge erfolgt. Nur in den Polgebieten, in denen die Mitteldarmanlagen entstehen, unterbleibt er. Sein Ablauf ist daher denkbar geeignet, den Differenzierungsmodus klarzustellen. Eine Reihe aufeinanderfolgender Stadien ist zur genaueren Erläuterung des Vorganges nach Totalpräparaten gezeichnet worden (Abb. 27). Als Belege am lebenden Ei können die in dem Kapitel über die Normalentwicklung gebrachten Abbildungen dienen (Abb. 20 und 21).

Die die Mittelplatte von den Seitenplatten trennenden Furchen (Risse im Zellverband) werden, wenn sie auftreten, stets schon in einer gewissen Ausdehnung angetroffen, die etwa der Länge in Abb. 27a entspricht. Trotzdem besteht die Möglichkeit, daß dieser Vorgang an einem ganz bestimmten Punkte beginnt, dessen Beobachtung aus rein zufälligen oder technischen Gründen noch nicht geglückt ist. An 8 Eiern, in denen die von den Furchen eingeschlossene Mittelplatte noch eine annähernd disymmetrische Form besaß, entsprechend den Beispielen in Abb. 20a und 27a, b, so daß eine gleichweite Ausbreitung des Prozesses nach vorn und nach hinten angenommen werden konnte, wurde neben der Ausdehnung dieses Feldes die genaue Lage seiner Mitte festgestellt. Wie aus der Tabelle 11 a hervorgeht, fällt sie etwa zwischen den 26. und 30., also durchschnittlich auf den 28. Teilstrich (Spalte II). Diese Stelle dürfte als der Ausgangspunkt der Mesodermbildung zu bezeichnen sein. Die Verschiebung nach dem hinteren Pol zu, gegenüber dem früher für das strukturelle Differenzierungszentrum im Ei gefundenen 24. Teilstrich ist, wie schon bei der Behandlung der Blastodermstärke erwähnt

wurde (vgl. S. 149), einer Verkürzung des Keimmaterials zuzuschreiben, die schon bei der Ausbildung der Keimanlage begann (vgl. Tabelle 7 b und c). Beim Fortschreiten der Mesodermbildung erhalten sich die zeit-

Tabelle 11 a. Lage der Mesodermfurchen und der ersten Segmente im Augenblick ihres Erscheinens. Messungen nach Totalpräparaten in %-Teilstrichen.

	Lage der			Seg- ment- zahl	% Teilstrich = μ
	Mesodermfurchen		Seg- mente		
	Aus- dehnung	Mitte			
	I	II	III	IV	
1	16—36	26			14,3
2	15—45	30			15,0
3	14—46	28	26—32	1	14,4
4	11—47	27	27—33	1	14,3
5	12—45	29	21—36	2	14,1
6	12—45	27	14—38	3	14,7
7	12—48	28	16—42	3	14,4
8	10—48	28	12—45	6	13,8
	Mittelwert	28			

lichen Unterschiede in den einzelnen Eiteilen (vgl. Abb. 27), und man hat während der Annäherung der Seitenplatten (Tabelle 11 b, Spalte I und II) sowie bei ihrem Verschluss (Tabelle 11 c, Spalte I) noch einmal Gelegenheit, die Lage für das Zentrum dieses zeitlich abgestuften Differenzierungsvorganges zahlenmäßig zu bestätigen.

Dabei möchte ich besonders darauf hinweisen, daß sowohl beim Auftreten der Furchen wie beim Verschluss der Seitenplatten

das Fortschreiten des betreffenden Vorganges auch in der Richtung nach vorn in den Zahlen deutlich zum Ausdruck kommt (Tabelle 11 a, Spalte I: Fortschreiten der Furchen vom 16. auf den 10. Teilstrich, und Tabelle 11 c,

Tabelle 11 b. Lage der Eiteile, in denen sich die Mesodermfurchen am stärksten genähert haben und Lage der Kiefer- und Thoraxsegmente. Messungen in %-Teilstrichen nach Totalpräparaten.

	Stärkste Annäherung der Mesodermfurchen bei %-Teilstrichen		Grenze zwischen Kopf-lappen und Keimstreif	Lage der Segmente des		% Teilstrich = μ	
	Gebiet I	Maxim. II		III	Kiefers Thorax		
					IV		V
1	11—44	27	28	8—22	24—45	13,5	
2	24—34	30	29	13—27	28—45	13,4	
3	20—40	28	29	15—27	28—43	13,0	
4	22—44	29	29	14—26	27—43	13,5	
5	20—40	28	28	14—28	29—44	13,1	
	Mittelwert	28,6					

Spalte I: Fortschreiten des Verschlusses vom 20. Teilstrich bis an die vordere Mitteldarmanlage heran etwa bis zum 10. Teilstrich). Noch klarer gibt darüber die Betrachtung der Abb. 27 Aufschluß, durch die gleichzeitig eine immer weitere Verschiebung der Teile mit maximaler

Annäherung im Rahmen einer Verlagerung des ganzen Zentrums nach hinten offenbar wird.

Zusammenfassend läßt sich für die *Bildung des unteren Blattes* feststellen, daß sie in völliger Übereinstimmung mit dem bisher gefundenen

Tabelle 11c. Lage der Eiteile, in denen sich die Mesodermfurchen gerade geschlossen haben und Lage der Kiefer- und Thoraxsegmente.

	Verschluß der Mesodermfurchen bei %-Teilstrichen I	Grenze zwischen Kopflappen und Keimstreif II	Lage der Segmente des		% Teilstrich = μ
			Kiefers III	Thorax IV	
1	20—40	30	— 27	28—41	14,6
2	18—40	29	— 26	27—40	12,7
3	16—46	26	— 26	27—41	13,2
4	10—48	26	— 25	26—43	13,7
5	10—50	28	— 26	26—39	13,0
6	10—50	29	— 25	27—42	13,1

Differenzierungsmodus in Richtung der Eilängsachse vor sich geht. Die Verschiebung des Ausgangspunktes der Differenzierung nach hinten wird durch die Bewegung des ganzen Keimmaterials im Verhältnis zum Eiganzen erklärt. *Das Differenzierungszentrum gehört bereits seit dem*

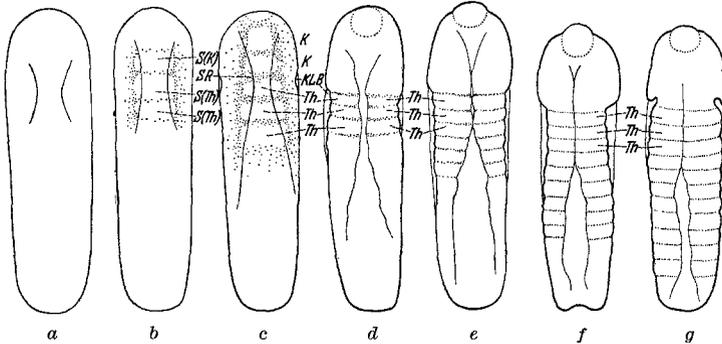


Abb. 27a—g. Übersichtszeichnungen, die die allmähliche Bildung des unteren Blattes und der Segmente darstellen. Nach Thioninpräparaten Zeichenapp. 28/1.

Stadium der vollendeten Keimanlage nicht mehr der ganzen Eistruktur, sondern der Struktur der Keimanlage an. Die Verhältnisse der Eistruktur gaben den Teilen des Differenzierungszentrums bei der Bildung des Blastoderms durch ursprüngliche Stärke des Keimhautblastems, Größe und Dichte der einwandernden Plasmahöfe, ihre frühzeitige zentrifugale Wanderung und frühzeitigen Beginn der Teilungen einen Vorsprung. Das Vorgehen dieser Teile bei allen folgenden Differenzierungsprozessen muß als dessen logische Folge erscheinen, auch wenn der Keimstreif als Ganzes im Ei seine Lage ändert.

An dieser Stelle ist einer eigentümlichen *Reaktion des Dotters* zu gedenken, die zur Zeit des Schichtenbaues in einer gesetzmäßigen Verknüpfung mit der morphologischen Umbildung stattfindet und die die innige Verbindung von Keimmaterial und Dotter dartut.

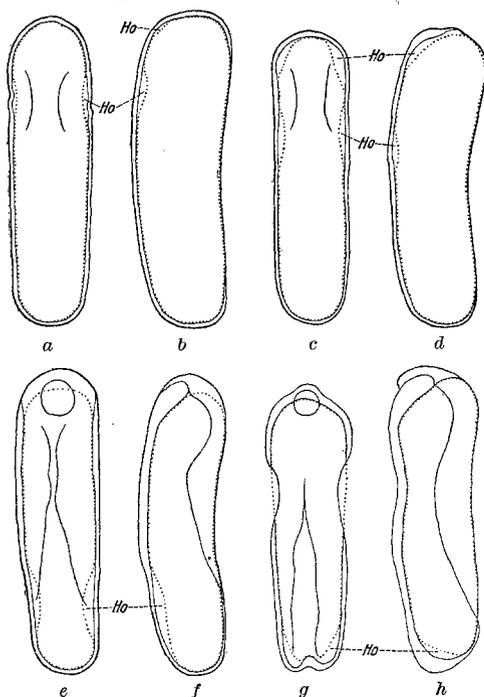


Abb. 28a-h. Konzentration des Dotters im abgestimmten Verhältnis zum Schichtenbau. 4 Stadien in Ansicht von ventral und seitlich. Nach Thioninpräparat. Zeichenapp. 28/1. Bevor die Mesodermfurchen einschneiden und die Mitteldarmanlagen einzuwuchern beginnen, zieht sich an den betreffenden Stellen der Dotter zurück (schrumpft). Nur am fixierten Ei beobachtet. a, b Auftreten der Riese im Blastoderm. c, d Erstes Einsinken der Mittelplatte. e, f Keim zu $\frac{1}{2}$ zweischichtig, vordere Mitteldarmanlage gebildet. g, h Mesodermfurchen am hinteren Pol. Hintere Mitteldarmanlage in Ausbildung.

da gerade in diesen Stadien die Eier bei der Fixierung sehr leicht schrumpfen. Nun geben aber neuere Untersuchungsergebnisse SEIDEL'S (1934) an *Platynemis* Anlaß, dem Dotter eine gewisse Bedeutung bei dem Formbildungsgeschehen zuzuerkennen. Einer genaueren Beobachtung erschlossen sich dann auch bei der Biene die genannten Zusammenhänge.

Die Tatsache, daß dabei die Konzentration des Dotters dem Einsinken der Mittelplatte und der Einwucherung der Mitteldarmanlagen vorausgeht, scheidet die Annahme einer mechanischen Druckwirkung von seiten des darüberliegenden

Wenn die Furchen, die die Mittelplatte in der Keimanlage abgrenzen, im ersten Drittel des Eies entstehen, läßt sich in diesem Gebiet an fixierten Eiern eine eigentümliche Konzentration des Dotters beobachten (Abb. 28a und b, Ho). Ventral und lateral ist er tailenförmig eingeschnürt. Mit dem Vorrücken der Furchen in andere Eiteile verschiebt sich diese Erscheinung stets an die Stelle, in der sich die Trennung von Mittel- und Seitenplatten gerade zu vollziehen beginnt (Abb. 28c-h). Auch an den Polen zeigen sich mit einer entsprechenden zeitlichen Abstufung zwischen dem vorderen (Abb. 28b und c, Ho) und dem hinteren (g und h, Ho) Pol Hohlräume unter der Keimanlage, die durch Zurückweichen des Dotters bedingt sind, noch ehe sich dort die betreffende Mitteldarmanlage ausbildet. Lange Zeit wurde die Regelmäßigkeit der Erscheinung und ihre Verknüpfung mit den Materialbewegungen des Schichtenbaues übersehen,

Keimmaterials aus. Dagegen spricht auch die Ausbreitung dieser Konzentration in die lateralen Dotterpartien (Abb. 28a, c, e, g) unter die Seitenplatten, die sich ja nicht nach innen, sondern nach median über die Mittelplatte verschieben. Daher ist eine besondere Empfindlichkeit des Dotters gegenüber dem Fixierungsmittel in den Eiteilen festzustellen, die gerade zu morphologischen Umbildungen schreiten. Sie äußert sich in einer Zurückziehung des Dotters vom Keimmaterial und unterscheidet sich von den häufigen Schrumpfungen nur durch ihre gesetzmäßige Verknüpfung mit morphologischen Prozessen. Es wäre aber noch die Annahme möglich, daß diese lokalisierten Schrumpfungen durch das schnellere Eindringen des Fixierungsmittels an jenen Stellen infolge der Risse im Keimmaterial verursacht würden. Jedoch bietet sich dann keine Erklärung für das Einsinken des Dotters an den Polen, da dort eine geschlossene Zellschicht vorhanden ist.

Ihre Bedeutung könnte in einer Erleichterung, vielleicht auch in einer Anregung der Verlagerung des Keimmaterials oder in beiden gesehen werden. Ob allerdings diese Reaktion des Dotters eine im Anfang selbständige oder eine Folge von Einwirkungen, die vom aufliegenden Keimmaterial ausgehen, darstellt, läßt sich nach diesen Beobachtungen nicht sicher entscheiden. Für die zweite Annahme spricht die Unempfindlichkeit auf der Dorsalseite (vgl. Abb. 28), auf der nur eine dünne, extraembryonale Zellschicht liegt, für die erste Annahme die Empfindlichkeit in den lateralen Teilen, in denen sie nicht „notwendig“ ist. Der zeitliche Ablauf der Reaktion entlang der Eiachse folgt entsprechend ihrer Verknüpfung mit dem Schichtenbau dem allgemeinen Differenzierungsmodus.

Die *Segmentierung* ist aufs engste verknüpft mit der Bildung des unteren Blattes. Kurz nachdem die Furchen erschienen sind, werden in dem von ihnen umgrenzten Feld am lebenden Ei bei schrägem Lichteinfall mehrere ganz feine Querstreifen als erste Andeutung der Segmentgrenzen sichtbar (Abb. 20a, Sg). Wenn die Seitenplatten sich dann ein wenig über die Mittelplatte geschoben haben, bilden sich schon klarer umrissene helle Areale aus (Abb. 20b). Am Totalpräparat (Abb. 27, S) erscheinen diese besonders stark gefärbten, etwa rechteckigen Gebiete in der Mittelplatte, die durch hellere schmale Zonen getrennt werden. Vor allem treten sie in den schon überlagerten Teilen scharf hervor, da sich dort die Seitenränder der Mittelplatte segmental einbuchten (SR). Die prospektive Bedeutung dieser Segmente festzustellen ist bei Anwendung der statistischen Untersuchungsmethode nicht ohne weiteres möglich. Hinzu kommen noch einige weitere, durch andere Gründe bedingte Schwierigkeiten: Einmal schwankt Lage und Zahl der Segmente bei Eiern, die durch gleichlange Mesodermfurchen sich als zu demselben Entwicklungsstadium gehörend erweisen. Vor allem ist aber die Ausdehnung der Segmentfelder im Augenblick ihres Entstehens über das Doppelte größer als zur Zeit ihrer festen Ausbildung, wie ein Vergleich der Abb. 27b mit d—g am Totalpräparat oder auch der Abb. 20a mit d am lebenden Ei zeigt. Die damit verknüpfte Lageverschiebung vereiteln einen rein statistischen Vergleich an den verschiedenen Stadien.

Die Fragestellung, welche Segmente des Embryo zuerst erscheinen, ist aber für die Lokalisation des Differenzierungszentrums im Embryo und darüber hinaus für verschiedene weitere Fragestellungen von größter Bedeutung. Deshalb wird der Versuch gemacht werden, im Zusammenhang mit dem Studium der Mesodermbildung eine Lösung der Frage zu erreichen. In der Tabelle 11a sind außer den schon besprochenen Messungen über die Lage der Furchen auch die Ausdehnung der Segmente (Spalte III) und ihre Anzahl (Spalte IV) verzeichnet. Unter den beobachteten Eiern befinden sich zwei, an denen erst ein einziges Segment sichtbar ist (Zeile 3—4). In dem einen Fall (Zeile 3) reicht es vom 26. bis 32. Teilstrich, in dem anderen (Zeile 4) vom 27.—33. Das Vorderende liegt somit in beiden Fällen ziemlich genau dort, wo die Mesodermfurchen den geringsten Abstand voneinander haben (Spalte II, Mitte). Dann schreitet die Segmentierung allmählich nach vorn und nach hinten weiter (Zeile 5—8). So beweist ein Vergleich dieser Zahlen mit den für den Verlauf der Mesodermfurchen gefundenen: *dieser Differenzierungsprozeß beginnt in demselben Zentrum wie die Mesodermbildung und wie alle vorhergehenden Entwicklungsphasen und nimmt einen genau gleichen Verlauf*. In überzeugender Weise wird das von den Photographien lebender Eier (Abb. 20a—e) belegt und kann im einzelnen auf den nach Totalpräparaten hergestellten Abb. 27b—g verfolgt werden.

Eine *Identifizierung der Segmente* wird in dem Augenblick möglich, in dem im Laufe der Konzentration des Keimstreifes auf die Ventralseite die Kopflappen sich durch eine scharfe Einbuchtung (Abb. 27c, *KL B*) sichtbar vom übrigen Keimstreif sondern. Sie stellen ja, wie schon im vorigen Abschnitt ausgeführt wurde, die primäre Anlage des Kopfes und des Kiefers dar. Dadurch werden die hinter der Kopflappenbucht liegenden Segmente als Thoraxsegmente kenntlich (Abb. 27c—g, *Th_{1, 2, 3}*). Vor ihnen sind die des Kiefers festzustellen (*K*). Von den primären Kopfsegmenten ist zu dieser Zeit noch nichts zu bemerken. Dort, wo sie nach Fertigstellung des Keimstreifes entstehen werden, findet jetzt gerade die Sonderung der Mitteldarmanlage statt. Infolge ihres spezialisierten Baues sind sie auch von der Betrachtung auszuschalten.

An den Eiern der Abb. 27 läßt sich erkennen, daß dort, wo die Furchen sich am nächsten stehen und wo sie sich zu schließen anschicken, der Thorax anfängt. An einem größeren Material ist durch Vergleich der Messungen in Spalte IV und V mit II der Tabelle 11b und in Spalte III und IV mit I der Tabelle 11c die Regelmäßigkeit dieses Zusammentreffens zu ersehen. *Das erste* in diesem Gebiete zu beobachtende *Segment* ist daher als erstes *Thoraxsegment* zu zählen (Tabelle 11a, Spalte III und IV, Zeile 3 und 4). Da man unmittelbar darauf auch die hinteren Kiefersegmente auftreten sieht, so wären in dem Ei in Abb. 27b das letzte Kiefer- und die ersten beiden Thoraxsegmente ausgebildet.

Die Segmentierung des Kiefers verschwindet nach Schluß der Mesodermfurchen eine Zeitlang (vg. Abb. 27c mit d) und ist auch späterhin (vgl. Abb. 23a) nie so deutlich ausgeprägt wie im Thorax. Daher wäre noch die Frage zu prüfen, ob hier vielleicht nur ein Ausdruck der morphologischen Dignität (S. 117) beider Organkreise anstatt eines gerichteten Differenzierungsverlaufes vorliege. Ich möchte diese Annahme ablehnen auf Grund des engen Zusammenhanges des Segmentierungsvorganges mit der Mesodermbildung. Beginnt doch die Segmentierung stets zuerst in der Mittelplatte und äußert sich nach der Überlagerung in der starken Einbuchtung ihrer Ränder (Abb. 27c, SR und Abb. 20b). Das davorliegende Material ist aber zu dieser Zeit noch im festen Verband mit dem übrigen Blastoderm, so daß ihm gewissermaßen rein „mechanisch“ die Möglichkeit zu dieser Differenzierung noch nicht gegeben ist.

Für die Untersuchung der *Differenzierungsrichtung bei den Organbildungsprozessen* kann nun darauf verzichtet werden, das jeweils gefundene Ausgangsgebiet durch Messungen festzulegen. Ihnen würde ja infolge der Lageänderungen des Keimstreifes keine vergleichende Bedeutung zukommen. Der nach dem Erscheinen der Segmente zutage tretende Anlageplan gestattet eine Lokalisation im Embryo und damit eine Prüfung der Frage, ob das für die bisherigen Entwicklungsphasen etwa im Gebiet des ersten Thoraxsegmentes gefundene zeitliche Differenzierungszentrum auch bei der Organbildung festzustellen ist.

Die wertvollste Auskunft werden dabei *Organe mit segmentaler Anordnung* im Embryo geben, da ein frühzeitiges Erscheinen einzelner von ihnen auf irgendwelche Bevorzugung vor den anderen hindeutet.

Zuerst sei die Entstehung der *Tracheen* besprochen, die, wie auf S. 171 ausgeführt wurde, als 10 paarige Ektodermeinstülpungen vom 2.—11. Rumpfsegment zu beobachten sind. In der Abb. 29 sind einige aufeinanderfolgende Stadien nach Totalpräparaten dargestellt. Als erstes wird am verlängerten Keimstreif die vorderste Tracheenanlage (*Sti₁*) an der Grenze zwischen dem 1. und 2. Thoraxsegment sichtbar (Abb. 29a). Noch früher als sie ist die vor ihr zwischen dem 1. Thorax- und 3. Kiefersegment liegende Einstülpung der Spinndrüse (*SpD*) erschienen, doch möchte ich wegen der fraglichen Homologie dieser Organe mit einer Tracheenanlage diese Tatsache nicht als beweisend für die Fragestellung heranziehen. Es folgen nun allmählich immer mehr Tracheenanlagen (Abb. 29b, *Sti*), bis schließlich zu einer Zeit, wo das Stomodaeum (*St*) sichtbar wird, alle 10 vorhanden sind (Abb. 29c, *Sti*). Wir können also

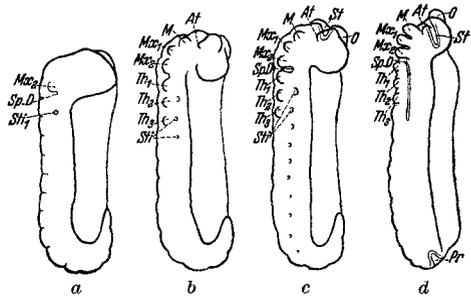


Abb. 29 a—d.

Übersichtszeichnungen, die die Reihenfolge in der Entwicklung der segmentalen Organe, sowie der ektodermalen Darmteile darstellen.

Nach Thioninpräparaten. Zeichenapp. 28/1.

für die Tracheenbildung feststellen, daß die Differenzierung wenigstens in der Richtung vom Thorax nach hinten fortschreitet.

Von den *Anhängen der Segmente* werden die des Kiefers am frühesten sichtbar, und zwar ließ sich bei einer genaueren Musterung zahlreicher Totalpräparate feststellen, daß dabei die zweiten Maxillen vor den ersten und diese wieder vor den Mandibeln erscheinen. An einem Ei war deutlich sogar nur die zweite Maxille sichtbar (Abb. 29a, Mx_2). Die Unterschiede der zeitlichen Aufeinanderfolge sind allerdings nur ganz gering, lassen sich aber an der Größe der Anlagen, d. h. daran, wie weit sie sich aus dem übrigen Keimmaterial herausheben, erkennen (Abb. 29b, M , Mx_1 , Mx_2). Und doch ist das Größenverhältnis ihrer embryonalen Ausbildung gerade umgekehrt (vgl. Abb. 29d), so daß hier eine Differenzierung entsprechend der morphologischen Dignität nicht zu konstatieren ist. Unmittelbar nach dem Deutlichwerden der Kieferextremitäten treten auch die Thoraxanhänge hervor, und zwar in umgekehrter Reihenfolge. Als erstes Paar sind (Abb. 29b, Th_1) am stärksten hervorragend die Anhänge des vorderen Thoraxsegmentes zu erkennen, bald folgen die anderen Paare. Für die ganze Dauer ihres Vorhandenseins während der Embryonalentwicklung bestehen zwischen ihnen die Größenunterschiede: $Th_1 > Th_2 > Th_3$. Den Abdominalsegmenten fehlen Anhänge. Da die Thoraxextremitäten während der Embryonalentwicklung nur eine ganz schwache Ausbildung im Vergleich zu denen des Kiefers erfahren und sich am Ende dieser Zeit sogar wieder rückbilden, wäre in ihrer Verzögerung gegenüber dem Kiefer ein deutlicher Ausdruck der morphologischen Dignität eines Organes zu beobachten. Die entsprechenden Segmente waren ja in umgekehrter Reihenfolge, Thoraxsegment vor Kiefersegment, entstanden.

Die Antennen als Anhänge des zweiten primären Kopfsegmentes bilden sich ebenfalls kurz nach Erscheinen der Kieferanhänge aus (*At*).

Zusammenhängend läßt sich für die Entwicklung der Segmentanhänge folgendes sagen: Die Differenzierung erfolgt im Kiefer von den zweiten Maxillen aus nach vorn, im Thorax vom 1. Segment aus nach hinten. Der Vorsprung, den der Kiefer vor dem Thorax zeigt, läßt sich wahrscheinlich als Folge der verschiedenen embryonalen Ausbildung erklären und widerspricht nicht der über die allgemeine Differenzierungsrichtung vorgetragenen Auffassung.

Schließlich ergibt sich die Möglichkeit, daß auch die *Entstehung der in Zweizahl vorhandenen, homologen Organanlagen* zur Klärung unserer Fragestellung beizutragen imstande ist.

Die *Hüllenbildung* ist, wie auf S. 167 geschildert wurde, bei der Biene wie bei den meisten Insekten ein kontinuierlicher und ein gleichartig entlang der ganzen Keimanlage verlaufender Prozeß. Seine Besonderheit, die Entstehung von zwei Zentren aus, erhält er dadurch,

daß das Schwergewicht seiner zeitlichen und quantitativen Ausbildung auf die beiden Pole verlagert worden ist. (Das Vorhandensein einer einzigen Hülle ist für die Feststellung ohne Bedeutung.) Und diese beiden Pole verhalten sich untereinander zeitlich so, wie sie es im Rahmen einer einheitlichen Ausbildung auf der ganzen Eilänge entsprechend dem allgemeinen Differenzierungsmodus tun würden. Am vorderen Pol beginnt die Überwachsung der Hülle etwa 4—6 Stunden früher als am hinteren (vgl. Abb. 20 und 21*b—e*, *vAmF*).

Ein ähnliches Bild zeigt sich bei der *Entwicklung der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage*. Hier sind es zwei homologe, völlig voneinander getrennte Zellpartien, genau an den beiden Enden der Keimanlage, an denen eine starke Zellwucherung einsetzt. Das Ergebnis dieses Vorganges und die spätere Verwendung des Materials ist in den beiden Fällen absolut gleichartig. Und doch erfolgt die Differenzierung mit einem zeitlichen Unterschied von etwa 4—6 Stunden und damit entsprechend der näheren oder weiteren Entfernung der Anlagen vom Differenzierungszentrum (vgl. Abb. 20 und 21*b, c* und *d, v* und *hMd*).

Als letztes Beispiel zweier in verschiedenen Eiteilen liegender, sich entsprechender Organe ist die Entwicklung der beiden *ektodermalen Darmteile*, des *Stomodaeums* und des *Proktodaeums*, zu betrachten. Trotzdem ihre spätere Ausbildung gewisse Verschiedenheiten aufweist, sie also keine gleiche „morphologische Dignität“ besitzen, gibt die Gleichartigkeit ihrer Entstehung und der bei ihnen feststellbare Zeitunterschied zwischen der vorderen und hinteren Anlage (etwa 4—6 Stunden) Anlaß, eine Abhängigkeit vom allgemeinen Differenzierungsmodus anzunehmen. In der Abb. 29 sind zwei Eier von verschiedenem Alter dargestellt, bei denen der Ausbildungsgrad des Stomodaeums (*St*) im ersten (*c*) dem des Proktodaeums (*Pr*) im zweiten entspricht (*d*).

Wir können also für die Entwicklung der drei paarigen Organanlagen feststellen, daß sie in ähnlicher Weise wie die kontinuierlichen, auf der ganzen Eilänge stattfindenden Entwicklungsvorgänge eine der allgemeinen Differenzierungsrichtung entsprechende Ausbildung erfahren.

VIII. Übersicht über die wesentlichsten morphologischen Grundlagen des Differenzierungszentrums.

Um das zahlreich vorliegende Beobachtungsmaterial in einer einheitlichen, bildhaften Weise vorzuführen und dadurch eine zusammenfassende Betrachtung zu ermöglichen, sind in der Abb. 30 die Hauptergebnisse etwa in der Reihenfolge des Entwicklungsverlaufes übereinander graphisch dargestellt. *Die Verschiedenheiten der Strukturelemente und des zeitlichen Entwicklungsgeschehens sind als Funktion der Eilängsachse* (Abszisse mit %-Teilstrich als Einheit) entweder durch

die Höhen der Ordinaten zum Ausdruck gebracht, oder es ist ihr Ausdehnungsbereich durch die Eintragung einer entsprechend langen Strecke angezeigt. Die Werte der Ordinate stellen keine absoluten dar, da

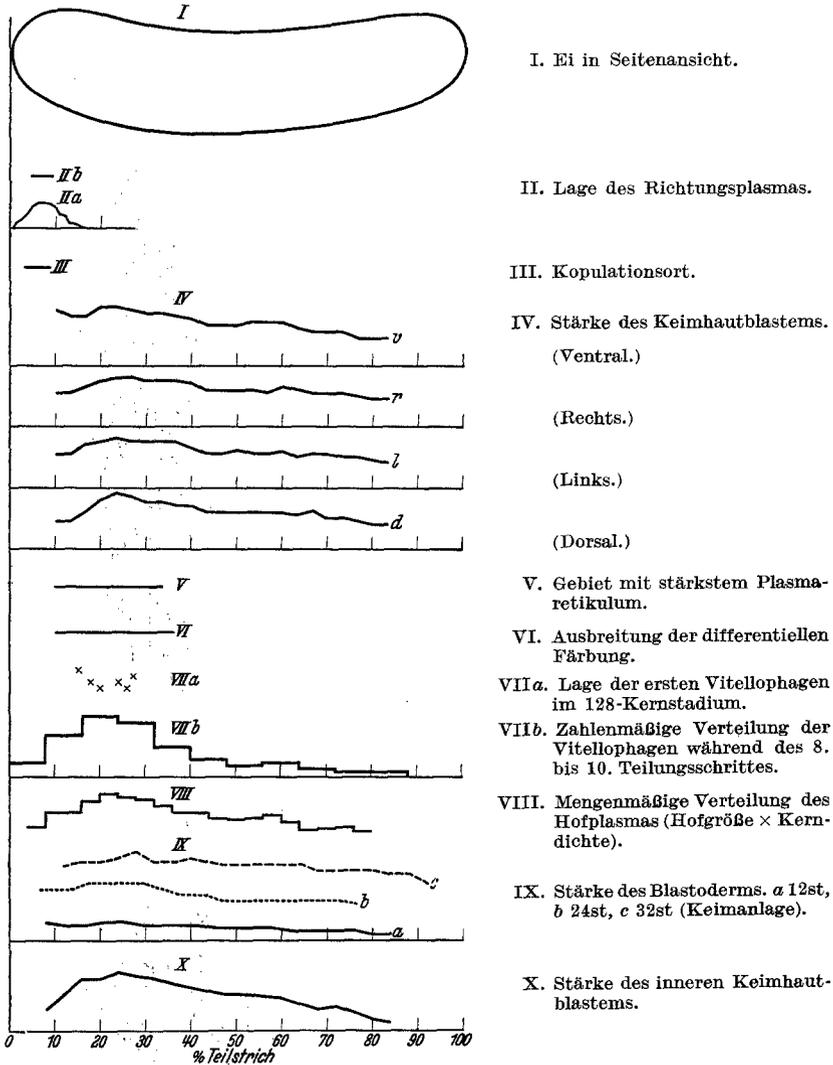
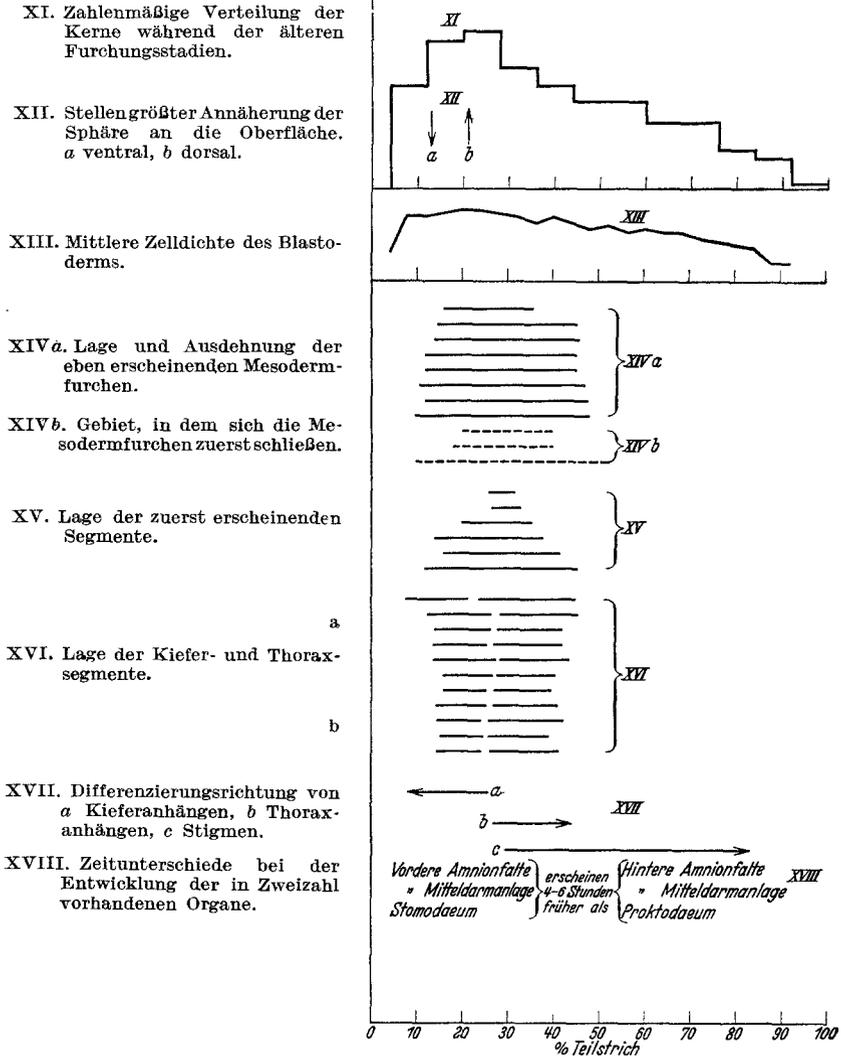


Abb. 30. Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse morphologischer Untersuchungen

keine gemeinsame Einheit für diese Koordinate gewählt wurde. Sie sollen hier nur den allgemeinen Verlauf, Richtung des Gefälles und Lage des Maximums kennzeichnen. (Man vergleiche mit den Einzeldarstellungen und Tabellen.)

Im Gegensatz zu den meisten bisherigen Darstellungen sind hier nicht Einzelmessungen, sondern zusammenfassend die Ergebnisse von mehreren Eiern aufgezeichnet.



über das Differenzierungszentrum bei der Honigbiene (Erklärung im Text S. 187 f.).

I. Gestalt des Eies in Ansicht von der Seite.

Die Stelle maximalen Durchmessers liegt nach Messungen an 120 Eiern zweier verschiedener Königinnen im Mittel bei %-Teilstrich 23,8 (vgl. Tabelle 3, S. 131).

II. *Verbreitung des Richtungsplasmas* und damit die *Lage des weiblichen Vorkernes*. Nach Beobachtungen an 50 Eiern ist bei einer durchschnittlichen Ausdehnung über 5 Teilstriche (durch die Strecke über der Kurve angedeutet) die prozentuale Häufigkeit seines Vorkommens auf der Höhe eines bestimmten Querschnittes durch die Ordinate angegeben. Es wird in dem Gebiet zwischen dem 1. und 17. Teilstrich auf der ventralen Eiseite angetroffen (IIa). Besonders häufig liegt es zwischen dem 5. und 10. Teilstrich (IIb) (vgl. S. 131).

III. Ausdehnung des Gebietes, in dem die *Kopulation der Vorkerne* beobachtet wurde. Die Kerne vereinigen sich nach Messungen an 7 Eiern zwischen dem 3. und 14. Teilstrich dicht unter dem Richtungsplasma (S. 136).

IV. *Stärke des Keimhautblastems* ventral (*v*), rechts (*r*), links (*l*), dorsal (*d*). Summe der Werte aus den vier in Abb. 7 aufgeführten Eiern. Das Gebiet mit stärkstem Keimhautblastem befindet sich zwischen dem 18. und 40. Teilstrich mit einem Maximum etwa bei dem 23. bis 24. Teilstrich. Ventral (*v*) ist der Einfluß des Richtungsplasmas am Beginn der Kurve festzustellen. Es besteht eine leichte Überlegenheit der ventralen Eiseite gegenüber den anderen (S. 132).

V. Gebiet mit stärkstem *Plasmaretikulum* (vgl. Tabelle 4, S. 134, und Abb. 16). Bei 8 Eiern wird eine durchschnittliche Ausdehnung vom 10.—34. Teilstrich gemessen.

VI. Ausdehnung der *differenziellen Färbung* (vgl. Abb. 16b und c). Ihre Ausbildung erfolgt im 32-Kernstadium dorsal zwischen dem 10. und 40. Teilstrich. Später breitet sie sich auch auf die ventrale Eiseite aus.

VII. *Auftreten und Verteilung der Vitellophagen* (vgl. Abb. 19).

a) Lage der ersten Vitellophagen. In 4 Eiern des 128-Kernstadiums wurden von dorsal einwandernde Vitellophagen zwischen dem 15. und 27. Teilstrich gefunden.

b) Zahlenmäßige Verteilung der Vitellophagen während des 8.—10. Teilungsschrittes. Dazu sind die betreffenden Einzelwerte aus Abb. 19a und b zusammengefaßt. Das Ergebnis entspricht dem allgemeinen Differenzierungsmodus mit einem Maximum zwischen dem 18. und 36. Teilstrich.

VIII. Übersicht über die *mengenmäßige Verteilung des Hofplasmas* in älteren Furchungsstadien. Werte gewonnen für 4 Teilstriche (6 Querschnitte) als Produkt aus durchschnittlicher Hofgröße \times Kernzahl (vgl. Tabelle 6, Spalte VII—IX) für 4 Eier. Danach liegt ein auffälliges Maximum beim 24. Teilstrich.

IX. *Stärke des Blastoderms* für drei Stadien 12, 24 und 32 Stunden nach der Eiablage (vgl. Tabelle 7). Das Maximum verschiebt sich am Ende der I. Periode vom 24. auf den 28. Teilstrich infolge einer beginnenden Verkürzung der Keimanlage. *Das Differenzierungszentrum gehört danach der Keimanlage, nicht mehr dem Eiganzen an.*

X. *Stärke des inneren Keimhautblastems*. Gewonnen aus den Werten für ventral, rechts und links im 18stündigen Blastoderm (vgl. Tabelle 8, Spalte III—VI). Das Maximum liegt beim 24. Teilstrich.

XI. *Furchungskernzahl* für je 8 Teilstriche. Gesamtzahl aus den vier in Abb. 14 dargestellten Eiern. Das Maximum liegt im Gebiet zwischen dem 20. und 28. Teilstrich.

XII. *Stelle größter Annäherung der Sphäre an die Oberfläche.* Das Mittel aus 16 Eiern im 128-512-Kernstadium (vgl. Tabelle 10) liegt an der Ventralseite (↓) auf dem 13., an der Dorsalseite (↑) auf dem 21. Teilstrich.

XIII. *Mittlere Zelldichte im Blastoderm.* Aus den drei in Abb. 15 dargestellten Eiern des 12, 18 und 24 Stunden alten Blastodermstadiums. Das Maximum liegt zwischen dem 20. und 24. Teilstrich.

XIV. a) *Ausdehnung der eben auftretenden Mesodermfurchen* (vgl. Tabelle 11 a). Sie gruppieren sich im Durchschnitt um den 28. Teilstrich.

b) *Gebiet, in dem der Verschluß der Mesodermfurchen begonnen hat.* (vgl. Tabelle 11 c). Im Mittel beginnt der Verschluß bei dem 28. Teilstrich.

XV. *Ausdehnung der Segmentierung.* Bei 2 Eiern, in denen ein einziges Segment ausgebildet ist, liegt dieses zwischen dem 26. und 32. Teilstrich. Die Segmentierung schreitet dann nach vorn und hinten gleichmäßig fort (vgl. Tabelle 11 a).

XVI. a) und b) *Lage der Kiefer- und Thoraxsegmente zur Zeit ihrer erstmaligen sicheren Identifizierung* (vgl. Tabelle 11 b und c). In XVI b ist die vordere Grenze der Kiefersegmente nicht mehr festzustellen, da die Segmentierung dort zurückgegangen ist. Die Grenze zwischen Thorax und Kiefer liegt etwa auf dem 26. und 27. Teilstrich. *Damit fällt der Mittelpunkt des Differenzierungszentrums in den vorderen Teil des 1. Thoraxsegmentes.*

XVII. Hier ist ohne Beziehung auf das Koordinatensystem die *Richtung der Differenzierung für die Anhänge (a, b) und für die Stigmen (c)* angegeben. Die Kieferanhänge erscheinen kurz vor denen des Thorax (Ausdruck morphologischer Dignität?). Die des Kiefers von hinten nach vorn, die des Thorax umgekehrt. Die Stigmen erscheinen in der Reihenfolge von vorn nach hinten (vgl. S. 183).

XVIII. Zeitliche Unterschiede bei der Entwicklung in Zweizahl vorhandener Organe (Hüllbildung, Anlage des Mitteldarmes, ektodermale Darmteile). Die vordere Anlage entsteht jeweils etwa 4—6 Stunden früher als die hintere (vgl. S. 184).

IX. Überblick über den Differenzierungsmodus anderer Insekten.

Der strukturell-determinative Entwicklungstypus des Bieneneies ist gekennzeichnet durch ein räumlich und zeitlich in Erscheinung tretendes Differenzierungszentrum. Man kann fragen, wie weit dieser Differenzierungsmodus für die Insekten allgemein zutrifft. Charakterisiert er auch die anderen Arten mit determinativer Entwicklungsform? Findet er sich überhaupt bei solchen Arten, deren Entwicklung nicht determinativ verläuft? Die außer den in der Einleitung genannten Arbeiten überaus spärlichen Angaben in der Literatur, die zumeist nur den Abbildungen

entnommen werden können, reichen immerhin aus, eine Antwort auf diese Fragen geben zu können.

Die Ergebnisse der Literaturdurchsicht sind für eine kurze und übersichtliche Darstellung in Tabellenform zusammengefaßt (Tabelle 12). Darin werden alle Insekten (I) aufgeführt, für die seitens ihrer Untersucher (II) irgendwelche für unsere Fragestellung verwertbaren Angaben vorliegen. In den Spalten III—X werden Aussagen gemacht über den Differenzierungsmodus der Primitivstruktur (III), der abgeleiteten Struktur (IV), der Kernverteilung (V), der Kernteilung (VI), der Mesodermbildung (VII), der Segmente (VIII), der segmentalen Organe (IX) und der in Zweizahl vorhandenen Organe (X).

Die Aussagen beschränken sich darauf, für die strukturellen Merkmale (offensichtliche) Gleichartigkeit = \circ oder Nichtgleichartigkeit = \triangle , für die Entwicklungsvorgänge Gleichzeitigkeit = \circ oder Nichtgleichzeitigkeit = \triangle anzugeben. Tritt ein Differenzierungszentrum wie bei der Biene zutage, so wird das besonders vermerkt = \boxplus . Für die in Zweizahl vorhandenen Organe wird festgestellt, ob der vordere ($A > P$) oder der hintere Pol ($P > A$) in der Differenzierung vorangeht.

In Ergänzung zur Tabelle 12 seien einige wesentliche Befunde noch besonders aufgeführt.

Apterygoten: Plasmareichtum. Zum Teil totale Furchung. Erst bei Organsonderung zeitliches Differenzierungszentrum.

Odonaten: Autonome Kernverteilung. Zeitliches Differenzierungszentrum vom Beginn der Kernzusammenscharung.

Orthopteren: Vielgestaltige Gruppe. Zum Teil strukturelle Ungleichheiten, aber nicht nach Art der Biene. Zeitliches Differenzierungszentrum mit Beginn der Organsonderung.

Neuropteren und *Rhynchoten* (*Heteropteren*): Gleichartiger Eibau.

Homopteren dagegen mit differenziertem Eibau. Zeitliches Differenzierungszentrum erst (?) bei Organsonderung (*Pyrrhocoris* bei Schichtenbau).

Coleopteren: Angaben über Primitivstruktur fehlen, jedoch Bientypus wahrscheinlich. Kernsphäre, die die Oberfläche zuerst im Thoraxgebiet erreicht. Zellteilungen im Blastoderm von dieser Stelle wellenförmig nach vorn und hinten. Weiterhin zeitliches Differenzierungszentrum.

Lepidopteren: Starkes Keimhautblastem mit Verschiedenheiten. Sphäre, die an bestimmten Stellen die Oberfläche zuerst erreicht. Dort zeitliches Differenzierungszentrum.

Hymenopteren: Bientypus. Bei Ameisen darüber hinaus spezielle Differenzierungen im Keimhautblastem.

Dipteren: Strukturelles oder zeitliches Differenzierungszentrum kaum ersichtlich. Frühzeitige Organsonderung.

Als Ergebnis der eigenen Untersuchung an der Biene und der Literaturdurchsicht läßt sich für die Entwicklung der Insekten feststellen, daß für die Organsonderung ganz allgemein das Gebiet zwischen Kiefer und

Thorax ein zeitliches Differenzierungszentrum darstellt. Bei den *Hymenopteren*, *Lepidopteren* und *Coleopteren* (mit bestimmten Ausnahmen z. B. parasitische *Hymenopteren*) gilt diese zeitliche Differenzierungsform auch für die Bildung des unteren Blattes und zeigt sich weiterhin mehr oder weniger noch im strukturellen Bau der Eier ausgeprägt, so daß bei ihnen von einem Differenzierungszentrum gesprochen werden kann, das gleich dem der Biene strukturell und zeitlich gekennzeichnet ist. Die Eier dieser Insekten werden zum determinativen Entwicklungstypus gezählt (vgl. SEIDEL 1924). Wir können sie im Gegensatz zu solchen, die ebenfalls dem strukturell-determinativen Entwicklungstypus angehören (*Musciden*, *Blattiden* und ähnliche), aber diese Eigenschaft in anderer Weise dokumentieren, zusammenfassend als Vertreter des Bienentypus bezeichnen, da bei der Biene die kennzeichnenden Eigenschaften wahrscheinlich am schärfsten ausgebildet sind und sich bisher am klarsten herausstellen ließen.

Der geschilderte Differenzierungsmodus kann andererseits für die Insekten als in höherem Grade typisch betrachtet werden als z. B. das Merkmal der superfiziellen Furchung, für das es ja einige Ausnahmen gibt (totale Furchung einiger *Collembolen* und parasitischen *Hymenopteren*). In der Tat ist diese Eigenschaft auch geeignet, ihre Entwicklungsweise gegenüber derjenigen von *Arthropodengruppen*, die ebenfalls oder wenigstens teilweise superfiziell furchen, zu charakterisieren, wie der *Krebse* und der *Myriopoden*, bei denen die Differenzierung im vordersten Teil des Keimstreifs mit den Antennen beginnt.

X. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Eine übersichtliche Darstellung der statistischen Ergebnisse zur Ableitung des Differenzierungsmodus im Bienenei und zur Erkenntnis des Differenzierungszentrums findet sich in Kapitel VIII (Abb. 30).

Das bilateralsymmetrisch geformte Ei der Biene besitzt bei der Ablage eine ausgeprägte *Richtungsorganisation*, die durch einen besonderen Differenzierungsmodus der Strukturelemente bedingt ist:

Die Menge des Plasmas im Keimhautblastem und Retikulum nimmt von den Polen aus bis zu einem Maximum im Gebiet des größten Querschnittes zu (*strukturelles Differenzierungszentrum* beim 24. Teilstrich). Die ventrale Eiseite ist der dorsalen etwas überlegen. Eine zentrale Säule des Retikulums zeigt im Zusammenhang mit besonderer Größe der Fettkugeln einen stärkeren Plasmagehalt. Abweichend von der allgemeinen Anordnung liegt das Richtungsplasma, der Ort der Eireifung, ventral median in der Nähe des vorderen Poles. In innigem Zusammenhang mit diesem Eibau vollzieht sich die *Kinematik der Kernverteilung*. Es können 3 Phasen unterschieden werden:

1. Autonome Kernverteilung (1—16-Kernstadium). Die Kerne folgen der SACHSSchen Teilungsregel und ordnen sich allmählich zu einer Kugel-

schale an. Insgesamt bewegen sie sich etwas vom vorderen Pol weg (Wirkung des ansteigenden Gefalles oder einer Kraft?).

2. Verteilung in der Längsrichtung (16—128-Kernstadium) auf das Gebiet der zentralen Plasmasäule unter Aufnahme des Netzplasmas, das forthin innerhalb der Sphäre fast fehlt. (Mögliche Ursache: Abstoßungstendenz der Kernspindel, Widerstand an der Grenze der zentralen Plasmasäule, Wirkung der Kerne aufeinander, Geschlossenheit der Sphäre im Sinne einer Oberflächenspannung.)

3. Wanderung an die Oberfläche (128—1024-Kernstadium) ev. unter Teilnahme schwacher zentrifugaler Plasmaströme. Die Geschwindigkeit des Emporrückens ist etwa proportional der Stärke des Keimhautblastems (Birnen- oder Keulenform der Sphäre). Störung durch Richtungsplasma und „Wellenbildung“ der Sphäre lassen Impulswirkung vermuten, die vom Differenzierungszentrum oder vom Richtungsplasma ausgehend gedacht werden kann, wobei letzteres sein qualitativ ungleiches Plasma ins Keimhautblastem auflöst.

Die *Vitellogenbildung* geschieht durch Einwanderung entgegen der allgemeinen Sphärenbewegung. Die Zeit des Auftretens und die Häufigkeit der Vitellogen in den verschiedenen Eigeieten entspricht dem allgemeinen Differenzierungsmodus.

Während der *Furchung* herrscht im allgemeinen *Synchronismus* der Kernteilungen, der sich allerdings bis zu starkem Phasenheterochronismus abändern kann. Doch bleibt der Synchronismus des Teilungsschrittes bestehen. Beim Eintritt ins Blastem erfolgen zwei Teilungsschritte, deren starker Phasenheterochronismus dem Differenzierungsmodus unterliegt.

Zur Zeit des 32-Kernstadiums tritt eine *differentielle Plasmafärbung in dem dorsalen Teil des Differenzierungszentrums* am Thioninpräparat auf, die sich allmählich auch in die ventralen Teile dieses Querschnittes ausdehnt und auf eine qualitative Auszeichnung des Gebietes hinweist.

Durch die Konzentration des Netzplasmas und Keimhautblastemplasmas, sowie durch Ausbildung der stärksten Kerndichte im Differenzierungszentrum während der Furchung erhalten alle Entwicklungsvorgänge an dieser Stelle einen zeitlichen Vorsprung: *Ablösung des strukturellen Differenzierungszentrums durch ein zeitliches*: Im Blastoderm erhalten sich die quantitativen Unterschiede entlang der Eilängsachse (Blastodermstärke, Zelldichte). Der Gegensatz zwischen Ventral- und Dorsalseite wird bei der Aufnahme des inneren Keimhautblastems entscheidend zugunsten der ersteren verstärkt. Gleichzeitig erfolgt eine Konzentration der Zellen auf dieser Seite. Damit gibt sich die Keimanlage zu erkennen.

Das Differenzierungszentrum gehört in diesem Stadium nicht mehr der ganzen Eistruktur, sondern der Struktur der Keimanlage an. Infolge der Verkürzung der Keimanlage rückt das strukturelle Differenzierungszentrum um 4 Teilstriche nach hinten, etwa bis zum 28. Teilstrich.

Bei der Mesodermbildung und der zugleich mit ihr stattfindenden Segmentierung geht die Region des bis dahin strukturell bestimmten Differenzierungszentrums auch in der Entwicklungszeit anderen Eiteilen voraus und erhält damit seine zweite Bedeutung, die für die zeitliche Abfolge der Differenzierung. Zugleich wird es durch Sichtbarwerden der prospektiven Bedeutung der Segmente möglich, das Differenzierungszentrum etwa in dem Gebiet zwischen 1. Thorax- und 3. Kiefersegment des Embryo zu lokalisieren. Alle weitere Organsonderung, sowohl der segmentalen Organe (Anhänge, Stigmen) als auch der in Zweizahl vorhandenen (Hülle, Mitteldarm, ektodermale Darmteile), folgt nun dem vorgezeichneten Differenzierungsmodus.

Durch Zusammenstellen von Angaben aus der Literatur kann gezeigt werden, daß das zeitliche Differenzierungszentrum für die Embryonalentwicklung der Insekten ein charakteristisches Kennzeichen darstellt. Bei den Hymenopteren und wahrscheinlich bei den Lepidopteren und Coleopteren prägt sich das Differenzierungszentrum auch in dem strukturellen Bau des Eies aus.

Literaturverzeichnis.

Bütschli, O.: Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. Zool. **20** (1870). — **Chambers, R.:** Microdissection Studies. II. The cell aster; a reversible gelation phenomenon. J. of exper. Zool. **23** (1917). — **Frisch, K. von:** Die Sprache der Bienen. Zool. Jb., Abt. Zool. **40** (1923). — **Gerstung:** Der Bien und seine Zucht. Berlin: Fritz Pfennigsdorff. — **Grassi, B.:** Studi sugli artropodi. Intorno allo sviluppo del'Api nell'uovo. Atti Accad. Gioen. **49** (1884). — **Krause, G.:** Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Zwilling-, Doppel- und Mehrfachbildungen. Arch. Entw.mechan. (Im Druck). — **Nachtsheim, H.:** Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. exper. Zellforsch. **11** (1913). — **Nelson, J. A.:** The Embryology of the Honey Bee. Pinceton 1915. — **Schleip:** Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig 1929. — **Schnetter, M.:** Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Arch. Entw.mechan. **131** (1934). — **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 *Pyrrhocoris apterus*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1** (1924). — Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. I. Biol. Zbl. **46** (1926). — Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle *Platycnemis pennipes*. I.—V. Arch. Entw.mechan. **119** (1929). — Die Reaktionsfolge im Determinationsgeschehen des Libellenkeimes. Verh. dtsh. 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 Libellenei. I. Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation. Arch. Entw.mechan. **131** (1934). — **Ubisch, L. von:** Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswertung. Arch. Entw.mechan. **52** (1922).

Ausführlicher Literaturnachweis für entwicklungsgeschichtliche Arbeiten an Insekten s. **Korschelt, E. u. K. Heider:** Lehrbuch der vergleichenden Embryologie. **Hirschler, J.:** Embryogenese der Insekten im Handbuch der Entomologie, Bd. 1 (Schröder).