

Zeitschrift: Acta Tropica
Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band: 17 (1960)
Heft: 3

Artikel: Zur Embryonalentwicklung der Termiten
Autor: Striebel, Heini
Kapitel: Spezieller Teil
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-310878>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 30.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

SPEZIELLER TEIL.

1. Äußere Charakterisierung der einzelnen Stadien von *Kaloterme flavicollis* und *Zootermopsis nevadensis*.

a) Das Ei.

Definitionen:

- Vorderpol = derjenige Pol, in welchen bei der endgültigen Lage der Kopf des Embryos zu liegen kommt.
(In den Abbildungen stets oben.)
- Hinterpol = derjenige Pol, in welchem schlußendlich das Abdomenende des Embryos liegt.
(In den Abbildungen stets unten.)
- Ventralseite = diejenige Seite, auf welcher das Bauchmark primordial angelegt wird (KRAUSE 1958), entspricht der concaven Seite, wo später nach der Umlagerung auch die Ventralseite der Larve liegt.

Auf den Abbildungen werden die Eier bzw. die Embryonen, sofern nicht anders vermerkt, durchwegs von der linken Seite her gesehen dargestellt, wobei die Ventralseite nach links gerichtet ist (KRAUSE, 1939). Der Hinterpol entspricht 0%, der Vorderpol 100% der Eilänge.

Kaloterme flavicollis.

Das Ei von *Kaloterme* ist relativ schlank und bohnenförmig. Es weist zu Beginn der Entwicklung eine Länge von 1,22 mm und einen Durchmesser von 0,42 mm auf. Im Laufe der Zeit wächst die Länge auf 1,47 mm und die Dicke auf 0,55 mm an. Diese Maxima verringern sich bis zum Schlüpfen wiederum um ein wenig. Nähere Angaben darüber finden sich im Abschnitt über die Volumenvergrößerung der Termiteneier (S. 251).

Die Hülle ist undurchsichtig und zeigt eine feine, polygonale Felderung, welche, wie viele andere embryonale Eigenheiten, an diejenige von *Blatta germanica* (WHEELER, 1889) erinnert. Die gesamte Oberfläche besitzt einen wachsartigen, wasserabstoßenden Überzug. Im auffallenden Lichte ist sie leicht irisierend. Bei 10% der Eilänge liegen auf der Dorsalseite 14-26 Mikropylen, welche in einer geraden bis leicht bogenförmigen Reihe hufeisenartig angeordnet sind (Abb. 2). Ihre Anzahl ist nicht wie bei *Rhodnius* (TUFT, 1950) eine Funktion des Alters der eierlegenden Weibchen, sondern variiert bei der gleichen Termitenkönigin, bzw. demselben Geschlechtstier im Laufe der Zeit vollkommen regellos. Bei 90% der Länge liegt eine spaltförmige, durchsichtige und unstrukturierte Stelle des Chorions, die bis zum Vorderpol reichen kann. Sie verbreitert sich während des Anschwellens der Eier und läßt

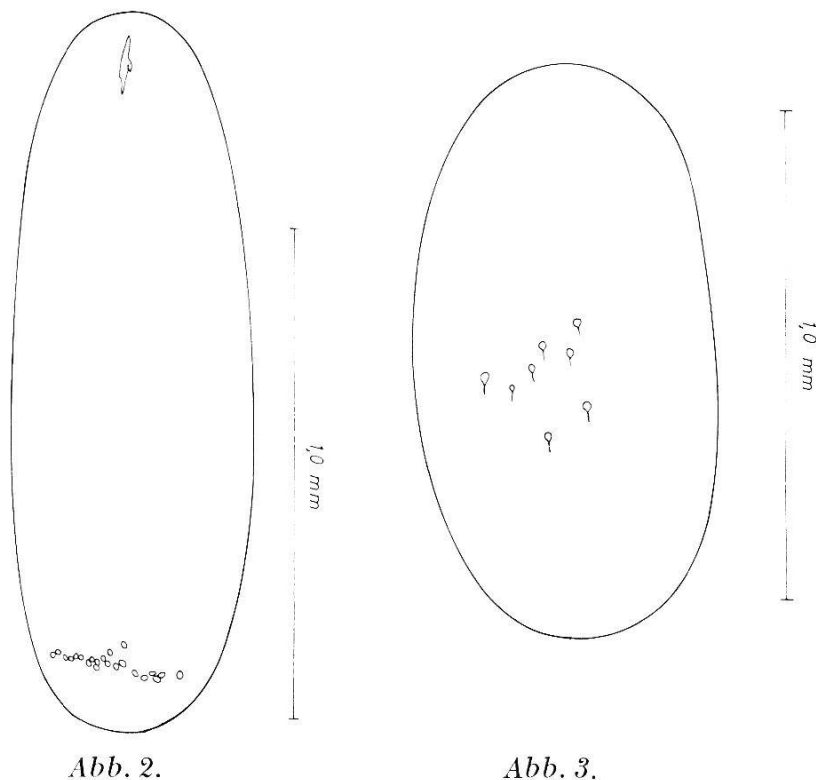


Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 2. Dorsalansicht des Eies von *Kalotermea flavicollis*. Oben: Fensterartiges Feld am Vorderpol, das einen Ri im Endochorion darstellt und durch welches mglicherweise ein erhhter Gasaustausch stattfindet. Unten: Hinterpol mit zahlreichen Mikropysten.

Abb. 3. Dorsalansicht des Eies von *Zootermopsis nevadensis* mit zahlreichen, regellos verteilten Mikropysten.

auch ohne Paraffinl den darunterliegenden Dotter erkennen. Wir vermuten, da in dieser Zone ein erhhter Gasaustausch stattfindet, weil sich nmlich unter l an ihrer Grenzflche feine Blasen ansammeln. Wahrscheinlich ist dies auch die Stelle, an der das Chorion beim Schlpfen zuerst reißt.

Der Dotter besteht aus Kugeln von wechselnder Gre und leuchtet im Dunkelfeld hell auf. Dazwischen liegen lige Trpfchen verteilt. Die gesamte Masse ist leicht opak und wird mit fortschreitender Entwicklung durchscheinender.

Zootermopsis nevadensis.

Das Ei dieser Art ist weniger schlank und etwas kleiner als dasjenige von *Kalotermea flavicollis*, von nieren- bis leicht hantelfrmiger Gestalt. Der Vorderpol ist etwas stumpfer als der hintere. Am ersten Tag mit es 1,16 mm in der Lnge und 0,47 mm in der Breite. Diese Mae nehmen bis zum Ende der Entwicklung auf 1,38 mm, resp. 0,62 mm fr den Durchmesser zu. Die Hlle ist vollkommen durchsichtig und weist ebenfalls eine polygonale Fel-

derung auf. Ihre Oberfläche ist leicht klebrig und weniger wasserabstoßend als diejenige von *Kaloterme*s.

Auch hier schwankt die Mikropylenanzahl beträchtlich und liegt zwischen 8 und 15. Ihre Anordnung, ebenfalls auf der Dorsalseite, ist bei den einzelnen Eiern außerordentlich verschiedenartig. Bei sämtlichen untersuchten Exemplaren war nur eine Fläche zwischen 75⁰/₁₀₀ und 100⁰/₁₀₀ der Eilänge mikropylenfrei; die übrige aber war regellos von ihnen bedeckt, wobei die Gänge der Mikropylen alle nach hinten gerichtet waren (Abb. 3).

Das Eiinnere zeigt ähnliche Struktur wie bei *Kaloterme*s. Die Dottermasse ist aber hier von Anfang an viel durchscheinender.

b) Stadium A und B: Bildung von Blastoderm und Keimanlage.

Stadium A umfaßt die ersten Kernteilungen bis zum Erscheinen der Energiden auf der Dotteroberfläche. Da diese im Vitelloplasma, welches opak ist, nicht sichtbar sind, können sie am lebenden Ei nicht beobachtet werden. Über dieses erste Stadium wird deshalb später im histologischen Teil (S. 215) berichtet, da es sich als notwendig erwies, die Verhältnisse aus lückenlosen Schnittserien zu rekonstruieren.

Mit Hilfe des Zeitrafferfilmes aber gelang es, die Bewegungsvorgänge der gesamten Eimasse, welche gleichzeitig mit der Wanderung der Kerne ablaufen, etwas zu klären. Im Zusammenhang mit rhythmischen Kontraktionen des Dotter-Entoplasma-Systems wandern die Kerne gegen die Oberfläche. Besonders deutlich sind diese Bewegungen an den beiden Eipolen. Man erkennt dort, wie einzelne Kügelchen der Eisubstanz periodisch ins Innere versinken und darauf wieder sichtbar werden. Nach MAHR (1957) soll diese Bewegungserscheinung durch das zentrale Plasmareticulum verursacht werden.

Die ersten Furchungsenergiden erscheinen an der Stelle der späteren Keimanlage an der Oberfläche, womit das Stadium A am 4. Tage seinen Abschluß findet. Dieser Zeitpunkt läßt sich im Film an veränderten Dotterbewegungen erkennen. Die rhythmischen Kontraktionen der Eimasse gehen über in ein regelloses Hin- und Herwogen der äußersten Dotterschicht, durch welches der Dotter von den beiden Eipolen retrahiert wird. Durch eine periphere Dotterströmung, welche auf der Ventralseite bei 20⁰/₁₀₀ der Eilänge einsetzt und sich um den hintern Eipol herum nach der Dorsalseite erstreckt, werden die Furchungskerne zur späteren Keimanlage vereinigt, wobei sie gleichsam wie durch ein Fließband auf der Rückenseite zwischen 0⁰/₁₀₀ und 13⁰/₁₀₀ der Eilänge am 6. Tage zusammengeschoben werden. Bei *Gryllus domesticus* scheint dieser

Vorgang etwas anders zu verlaufen, indem das Keimanlagematerial auf Dorsal- und Ventralseite von vorn nach hinten transportiert wird (MAHR 1957). In beiden Fällen jedenfalls ist eine periphere Dotterströmung für die Bildung der Keimanlage verantwortlich.

c) *Stadium C: Differenzierung der Keimscheibe und Bildung der Vitellophagen.*

Während dieser Vorgänge sind äußerlich keine Veränderungen feststellbar. Die Differenzierung der Keimscheibe und die Bildung der Vitellophagen sollen im histologischen Teil näher behandelt werden (S. 218).

d) *Stadium D: Amnionfaltung.*

Bei *Kalotermes* beginnt die Amnionbildung am 8. Tage. Dabei falten sich der hintere und der seitliche Rand der Keimscheibe um und wachsen nach vorn, bzw. gegen die Mitte hin zusammen. Am Schluß vereinigt sich der hinterste Punkt der umgelegten Keimscheibe mit deren vorderstem Rand. Auf diese Weise entsteht eine Hohlkugel, welche im optischen Schnitt als Ring erscheint. Diese Vorgänge sind mit dem 9. Tage abgeschlossen, in welchem Zeitpunkt sich die Keimblase über eine Eilänge von 100% erstreckt.

Die Amnionfaltung spielt sich bei *Zootermopsis* gleichartig ab. Sie ist aber bei 26° C bereits 4 Tage nach der Eiablage abgeschlossen.

Im Gegensatz zu den meisten übrigen hemimetabolen Insekten zeigen die Termiteneier keine Einrollung des Keimes in den Dotter hinein. Die Faltung des Amnions erfolgt ausschließlich an der Oberfläche und ohne jegliche Bewegung des Keimes. Ähnliche Verhältnisse finden sich unter den hemimetabolen Insekten nach unserem Wissen nur noch bei der Ordnung der Blattaria (CHOLOD-KOWSKY 1891 und WHEELER 1889) und der Dermapteren (WEBER 1954).

e) *Stadium E: Verschiebung und Längenwachstum des Keimes. Kalotermes flavicollis.*

Die Keimblase beginnt langsam zum Hinterpol zu wandern und nimmt während dieser Zeit an Umfang zu. Amniale und embryonale Wand sind noch von gleicher Dicke, eine Unterscheidung von Vorder- und Hinterpol läßt sich in diesem Stadium noch nicht erkennen. Am Ende des 12. Tages wächst der Keim in die Länge und bedeckt am 15. Tag die Ventralseite auf einer Länge von 0% bis 15%. Das Amnion ist nunmehr nur noch eine dünne Zellschicht,

welche am lebenden Ei kaum mehr in Erscheinung tritt (Abb. 4a). Das dem Hinterpol zugekehrte Ende des Keimstreifs hat sich verbreitert und läßt jetzt deutlich zwei Kopflappen erkennen.

Zootermopsis nevadensis.

Das Auswachsen des Keimes erfolgt hier ohne vorherige Verschiebung vom Entstehungsort aus. Am 8. Tag bedeckt er über den Eihinterpol gewölbt die Dotteroberfläche. Die Kopflappen liegen auf der Rückenseite des Eies. Der Keim zeigt damit eine wesentlich stärkere Dorsalkrümmung als derjenige von *Kalotermes* (Abb. 5a). Möglicherweise stellt diese Lage des Keimes den Normalfall der Termitenentwicklung dar, zeigen doch die Abbildungen von KNOWER (1900) Tafel 32 und von HOLMGREN (1909) Fig. 14 dieselben Verhältnisse, während bei *Kalotermes* die Verschiebung der Keimblase von ihrem Entstehungsort zum Hinterpol, oder sogar um diesen herum auf die Ventralseite, wohl einen Sonderfall darstellt.

f) *Stadium F: Segmentierung des Keimstreifs, Einstülpung des Stomodäums.*

Kalotermes flavicollis.

Mit dem weitem Längenwachstum des Keimes setzt von den Kopflappen ausgehend und nach hinten fortschreitend dessen Segmentierung ein. Am 17. Tag lassen sich bereits die ersten vier Metamere deutlich erkennen. Die Kopflappen sind nun in präantennales und antennales Segment aufgeteilt, wobei der vorderste unpaare Höcker das Acron bildet. Der dritte, zu beiden Seiten deutlich vom übrigen Keim abgesetzte Abschnitt stellt das Mandibularsegment dar. Der daran anschließende Teil zeigt noch keine Gliederung. Auf dem zwischen Antennal- und Mandibularsegment eingeschobenen Interkalarmetamer beginnt sich das Stomodäum als leichte Grube einzusenken. Bis zum 21. Tage gliedern sich der Reihe nach die zwei Maxillar- und die drei Thorakalsegmente ab. Die stomodäale Grube hat sich weiter vertieft. Der Keim bedeckt nun die Ventralseite des Eies von 0⁰/₀—60⁰/₀ der Länge, wobei der segmentierte Teil bis 45⁰/₀ reicht und der restliche Teil das ungliederte Abdomen darstellt (Abb. 4b).

Zootermopsis nevadensis.

Der Keim von *Zootermopsis* beginnt sich, in gleicher Weise wie bei *Kalotermes* beschrieben, anfangs des 9. Tages zu metamerisieren (Abb. 5b) und zeigt am Ende des 10. Tages in der Kopf- und

Thoraxregion die vollständige Gliederung. Auf dem Antennalsegment werden bereits die Knospen der Anhänge als kleine Erhebungen sichtbar (Abb. 5c, d).

g) *Stadium G: Segmentierung des Abdomens, Caudalkrümmung, Einstülpung des Proctodäums.*

Kaloterme flavicollis.

Am 22. Tag gliedert sich das erste Abdominalsegment ab, worauf bis zum 23. Tage die nächsten drei folgen. Der nicht metamerisierte Teil des Abdomens beginnt nun dorsalwärts einzuknicken, womit die ventrale Caudalkrümmung zustande kommt. Dadurch taucht der ganze ungegliederte Teil des Hinterleibes leicht in das Eiinnere ein. Der bisher rein superficielle Keim zeigt damit — erstmals in seiner Entwicklung — andeutungsweise die Tendenz, in den Dotter einzudringen.

Diese Bewegung darf aber nicht als Einrollbewegung gewertet oder mit dieser verglichen werden, denn bei den invaginierten Keimtypen (KRAUSE 1939) erfolgt diese in einem viel früheren Stadium, wo meist noch keine Segmente abgegliedert sind. Zudem ist eine Folge der Einrollung die Amnionbildung, welche ja bei den Termiten auf dem vorliegenden Stadium bereits vor sich gegangen ist.

Nach vollzogener Caudalkrümmung wird das 5. Abdominalsegment sichtbar, worauf sich am 24. Tag der Enddarm vorerst als flache Grube am hinteren Rande des ungeklappten Schwanzteiles bemerkbar macht (Abb. 4c). Die restlichen Metamere werden nun abgegliedert, wobei das 6. Abdominalsegment genau vor und das 7. direkt hinter die Faltungsstelle der Caudalkrümmung zu liegen kommen. Das Proctodäum vertieft sich während dieser Vorgänge weiter und erreicht bald das vierthinterste Metamer.

Am 25. Tag ist der Keimstreif vollständig gegliedert und weist fünf von außen deutlich erkennbare Kopfsegmente auf, deren Anhänge bereits gut ausgebildet sind. Labrum und Antennen heben sich klar vom Keim ab. Die Mandibeln zeigen kugelförmige Gestalt. 1. und 2. Maxillenpaar sind langgestreckt und zeigen an ihrer Innenseite zwei kleine, blasenähnliche Knospen, welche bereits die spätere Gabelung dieser Mundgliedmaßen in drei Äste andeuten. Die Extremitäten der drei Thoraxsegmente sind etwas länger als diejenigen der beiden davor liegenden Kopfsegmente und sind schon leicht gekrümmt. Das 1.—6. Abdominalsegment trägt Extremitätenknospen, deren Größe von vorn nach hinten abnimmt, während die vier hintersten Metamere noch keine Beinanlagen tragen (Abb. 4d).

Bis zum 30. Tage ändert der Embryo seine äußere Gestalt nur noch unwesentlich. Die äußersten Äste des 1. und 2. Maxillenpaares haben sich verlängert und caudalwärts gebogen. Dadurch wird in der Profilansicht der mittlere Ast, welcher sich vergrößert hat, deutlich sichtbar, während der dritte immer noch als Knospe an der Basis der Maxillen liegt. Die Beine der drei Thoraxsegmente sind kaum merklich in die Länge gewachsen. Sämtliche Abdominalmetamere tragen nun paarige Extremitätenknospen, wobei die des 1. Hinterleibsegmentes sich deutlich vergrößert haben. Der Enddarm ragt über die Umfaltungsstelle der Caudalkrümmung in den Dotter hinein. Der Keimstreif bedeckt in diesem Stadium nahezu die ganze Ventralseite des Eies von 0%—85% der Länge (Abb. 4d).

Zootermopsis nevadensis.

Für *Zootermopsis* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Kalotermes flavicollis*. Das erste Abdominalsegment gliedert sich zu Beginn des 11. Tages ab, worauf während der folgenden 24 Stunden die nächsten drei Metamere entstehen und die erste Knickung der Caudalkrümmung auftritt (Abb. 5e). Ende des 14. Tages macht sich eine erste Vertiefung des Proctodäums am hinteren Rande des — nun schon recht langen — ungeklappten Abdomenteiles bemerkbar. Die Extremitätenknospen der vordersten vier Hinterleibssegmente heben sich sehr deutlich vom Keimstreif ab, wobei sie am ersten bereits zu kleinen Anhängen ausgewachsen sind (Abb. 5f). Diese Differenzierungen der Extremitätenanlagen an den Abdominalmetameren erfolgen hier relativ früher als bei *Kalotermes flavicollis*, wo sie erst am vollständig segmentierten Keime auftreten.

Anfangs des 14. Tages ist der Embryo gänzlich gegliedert. Die Antennen sind nach hinten gebogen und reichen bis zu den Man-

Abb. 4. Entwicklung und Umlagerungen des Keimstreifs von *Kalotermes flavicollis*. a) 15. Tag: Junger, noch unsegmentierter Keimstreif auf der Eiventralseite; b) 22. Tag: Der Keim läßt deutlich Kopf- und Thoraxsegmente erkennen und steht kurz vor der Caudalkrümmung; c) 24. Tag: Durch die Caudalkrümmung versinkt das Abdomen teilweise im Dotter; d) 29. Tag: Der Keim ist vollständig metamer; Maxillen deutlich gegabelt; e) 31. Tag: Amnion und Serosa sind zerrissen, Beginn der Umrollung; f) Etwa 5 Stunden später als Abb. e). Der Keim liegt nun nahezu ganz auf der Eidorsalseite; g) 32. Tag: Trotz der Umrollung bleibt die Caudalkrümmung erhalten; h) 34. Tag: Rotation des Embryos von 180° um die Eilängsachse; i) 35. Tag: Der Embryo hat nun seine definitive Orientierung im Ei erlangt; j) 38. Tag: Der Keim beginnt den Dotter dorsalwärts zu umwachsen; k) 40. Tag: Kurz vor dem Rückenschluß. Dorsalorgan fast vollständig rückgebildet. Exkretstoffe als zahlreiche helle Inseln über den ganzen Keim verteilt; l) 54. Tag: Schlüpfbereiter Embryo eng im Ei zusammengedrängt. Vergrößerung ca. 40×.

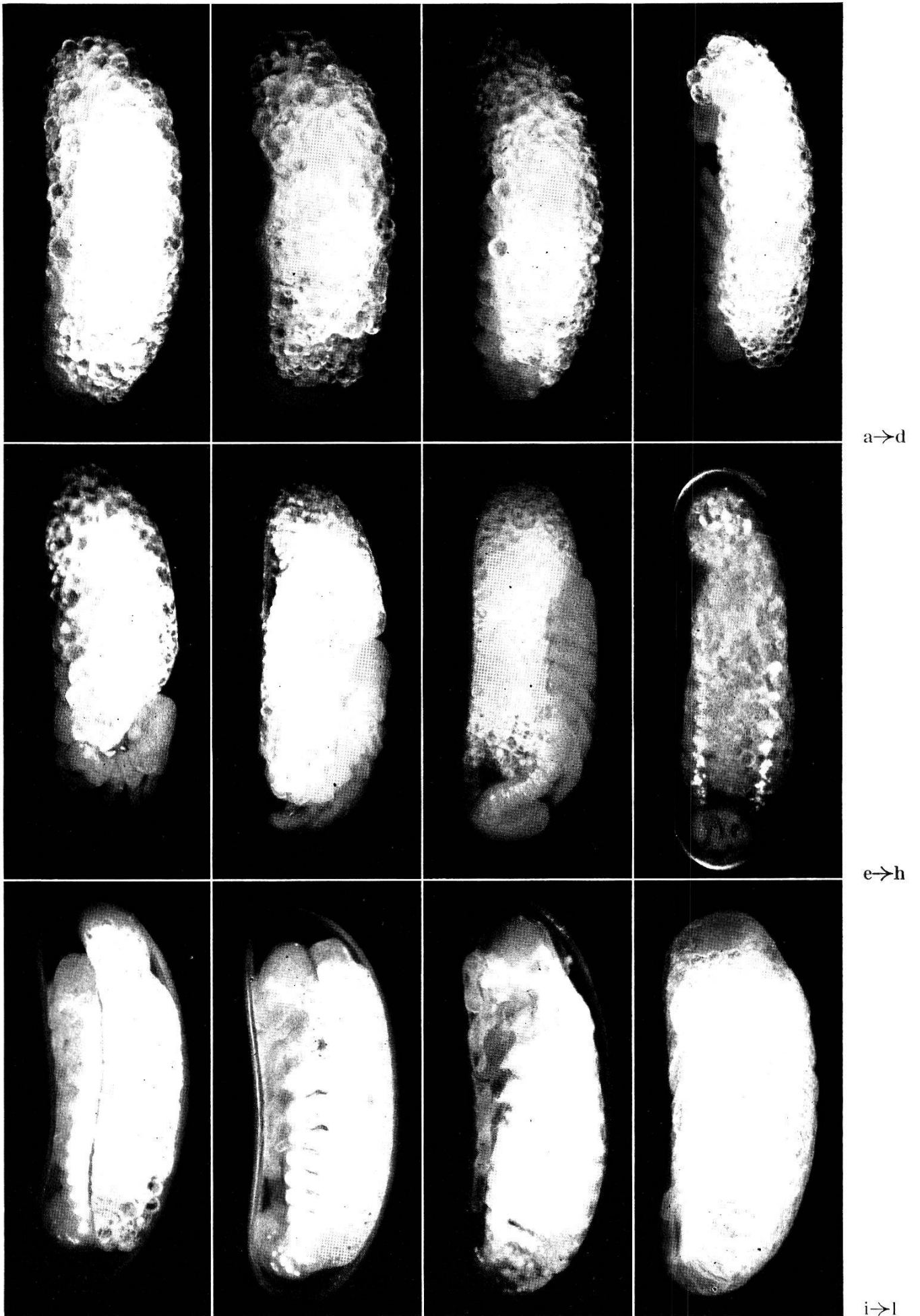


Abb. 4.

dibeln. Die Mundgliedmaßen zeigen ähnliche Gestalt wie bei *Kalotermes*, während die Extremitäten der Thoraxregion etwas länger sind. Die Anhänge des 1. Abdominalsegmentes haben sich zu länglichen extremitätenartigen Fortsätzen differenziert. Zugleich aber sind die Gliedmaßenknospen des 2.—4. Segmentes wieder etwas rückgebildet worden, während sie an den letzten fünf erst jetzt deutlich erkennbar werden. Der Enddarm erreicht nahezu die doppelte Länge des umgelegten Hinterleibsteiles. Der Keim liegt nun S-förmig an Hinterpol und Ventralseite des Eies angeschmiegt (Abb. 5f).

h) *Stadium H: «Ausrollung» des Keimes.*

Die erste Phase der Keimumlagerung ist, ihrem Bewegungsablauf nach, der Ausrollung des invaginierten oder immersen Typs sehr ähnlich (z. B. *Platycnemis*, *Tachycines* u. a.). Am 31. Tag gleitet der Embryo von *Kalotermes* mit dem Kopf zum Hinterpol und langsam um diesen herum, bis 19 Stunden später die Mandibeln bei 0% der Eilänge liegen. Dies hat zur Folge, daß der Keim gegen das Chorion gepreßt wird, wodurch sich die einzelnen Extremitäten dem Körper eng anschmiegen. Es hat den Anschein, als wolle sich der Embryo gegen das Amnion stemmen. Vermutlich ist dieser Vorgang die Ursache für das Sprengen der Embryonalhüllen, wobei offenbar auch die den ganzen Eiinhalt umgebende Serosa zerrissen wird (Abb. 4e). Anschließend gleitet der ganze Keimstreif innert acht Stunden über den Hinterpol um den Dotter herum auf die Dorsalseite, wobei die Caudalkrümmung erhalten bleibt (Abb. 4f, g). Der kleinere Teil des zersprengten Amnions schrumpft vor dem Kopf zusammen, während der größere im Verlaufe der Umrollung handschuhfingerartig umgestülpt und hinter dem Embryo nachgezogen wird. Die Serosa staucht sich schließlich vor dem vorwärtsgleitenden Keim zum Dorsalorgan zusammen. Damit ist die erste Phase der Keimbewegungen abgeschlossen. Bei *Zootermopsis* sind diese Vorgänge vollkommen gleichartig, doch laufen sie am 15. Tage ab (Abb. 5h). Beim Embryo von *Kalotermes* sind nun die Extremitätenknospen des 1. Abdominalsegments ebenfalls zu längeren Anhängen ausgewachsen (Abb. 4f).

i) *Stadium I: Rotation des Keimes.*

Nach vollendeter Umrollung beginnt sich das Dotter-Entoplasma-System in der Gegend des hintern Randes des Dorsalorganes rhythmisch zu kontrahieren. Diese Bewegungen beschränken sich vorerst nur auf diese Stelle und sind noch schwach. Mit der

Zeit verstärken sie sich aber und laufen wellenartig durch den Dotter zum Hinterpol. Zuerst entsteht längs des hintern Randes des Dorsalorganes eine tiefe Ringfurche, worauf sich der Dotter weiter hinten zu kontrahieren beginnt und vorne sich wieder ausdehnt. So erfolgen diese Bewegungen wechselweise und periodisch. Nach MAHR (1957) soll bei *Gryllus domesticus* das zentrale Plasmareticulum für diese Kontraktionen verantwortlich sein: sie werden dort ungestört fortgesetzt, auch wenn die Keimanlage durch Schnürungen unterbunden wurde. Bei den Termiten hingegen dürften diese Bewegungen nicht allein auf das zentrale Plasmareticulum zurückzuführen sein, da es ja hier, wie erwähnt, spärlich ausgebildet ist. Da zudem die Kontraktionen am hintern Rande des Dorsalorganes weitaus am stärksten sind, muß man annehmen, daß auch dieses an jenem Mechanismus mitbeteiligt ist. Sicherlich handelt es sich hierbei nicht um Wachstumsbewegungen, sondern um Kontraktionen im eigentlichen Sinne, denn sie erfolgen periodisch und in einem relativ raschen Rhythmus. Zwischen der einen maximalen Einschnürung am hintern Rande des Dorsalorganes bis zur nächsten verstreichen rund 50 Minuten. Verglichen mit der langsamen Gesamtentwicklung ist dies also ein relativ rascher Vorgang.

Bis zum 34. Tage nehmen die Dotter-Entoplasma-Kontraktionen die Form peristaltischer Bewegungen an. Es können nun drei Zentren maximaler Einschnürung beobachtet werden, die sich periodisch von vorn nach hinten fortlaufend kontrahieren. Damit wird die Rotation ausgelöst, bei welcher der Keim von der konvexen Seite her am Chorion entlang auf die konkave gleitet. Er führt eine Drehung von 180° um die Dottermasse herum durch, wobei die Rotationsachse mit der Eilängsachse zusammenfällt (Abb. 4g, h). Der Keim nimmt jetzt wieder die ventrale Lage ein. Der Kopf liegt im Eivorderpol und das Abdomenende in dem mit Mikropylen bedeckten Eihinterpol. Bei *Zootermopsis* läuft diese 2. Phase der Keimumlagerung vollkommen gleichartig am 19. Tag ab (Abb. 5i, k). Die Dotterkontraktionen erfolgen hier ungefähr im gleichen Rhythmus wie bei *Kaloterme*s und zeigen auch denselben Mechanismus.

k) *Stadium K: Rückbildung des Dorsalorganes, Rückenschluß.*

*Kaloterme*s *flavicollis*.

Nach Abschluß der Keimumlagerungen beginnt sich das Dorsalorgan zurückzubilden. Der von diesem umschlossene Kopfdotter wird dabei langsam resorbiert. Dieser Vorgang läßt sich sehr gut am lebenden Ei verfolgen. Am Ende des 34. Tages ist das Rück-

kenorgan noch vollkommen von Dotterkugeln ausgefüllt und relativ dünnwandig. 24 Stunden später aber zeigt sich in seinem Innern am vorderen Rand eine bereits dotterfreie Zone (Abb. 4i). Mit der Resorption des Inhaltes beginnt das Dorsalorgan zusammenzuschrumpfen, wobei sich seine Wandung stark verdickt (Abb. 4j). Am Ende des 40. Tages ist es nur noch als kleine Zellansammlung über dem Oberschlundganglion zu erkennen (Abb. 4k), und in den folgenden Stunden verschwindet es gänzlich. Der restliche Dotter ist während dieser Vorgänge feinscholliger geworden (Abb. 4j).

Am 35. Tag werden im vordersten Teil des Kopfes die Umrisse des Cerebral- und im Labrum diejenigen des Frontalganglions deutlich sichtbar, da an diesen Stellen die Körperdecke sehr durchscheinend ist. Oberhalb der Mandibeln, der Maxillen und der Beine beginnen sich erste Ansammlungen des Fettkörpers zu bilden, welche im Dunkelfeld aufleuchten. Auch die Abdominalsegmente zeigen helle Inseln von Fettzellen. In der Thorax- und Hinterleibsregion sind diese streng metamer geordnet (Abb. 4j, k). Da sie den Ganglien seitlich anliegen, sind diese nicht zu erkennen. Mit dem Ektoderm umwächst nun der Fettkörper den Dotter dorsalwärts. Dieser bleibt dabei segmental gegliedert, so daß sich auf Thorax und Abdomen helle Streifen abheben. Am 40. Tag treffen die beiden seitlichen Keimränder dorsal aufeinander, wodurch der Rückenschluß erfolgt. Auf der gesamten Oberfläche des Hinterleibes verteilt entstehen jetzt kleine dunkle Flecken. Bei diesen soll es sich nach GRASSÉ 1949 um Exkrete handeln, ohne daß aber bisher Harnsäure oder Harnstoff chemisch nachgewiesen worden wäre. Mit fortschreitender Entwicklung vergrößern sich diese Inseln und lassen kristalline Struktur erkennen, was die Vermutung bestärkt, daß es sich hier tatsächlich um Exkretstoffe handelt (Abb. 4 l). Die Antennen reichen jetzt bis zum Prothorax und liegen zwischen den Mundgliedmaßen eingebettet. Das zweite Maxil-

Abb. 5. Entwicklung und Umlagerungen des Keimstreifs von *Zootermopsis nevadensis*. a) 8 Tage alter Keimstreif über den Ei-Hinterpol gewölbt. b) Nach 9 Tagen haben sich drei Kopfsegmente abgegliedert; c) Am 10. Tag ist der Keim bis zum 1. Abdominalsegment metamerisiert, das Stomodäum beginnt sich einzusenken; d) Zu Beginn des 12. Tages werden das Labrum und die ersten Extremitäten sichtbar; e) Ende des 12. Tages beginnt sich das Abdomenende nach der Eidorsalseite einzukrümmen; f) Am 14. Tag senkt sich das Proctodäum als vorerst seichte Grube ein. Der Keim liegt S-förmig der Eiventralseite an; g) Ventralansicht eines 16tägigen Keimes. Gabelung der Maxillen! h) Das Dorsalorgan ist im Verlaufe der Umrollung entstanden. Das Proctodäum reicht über den Keim hinaus in den Dotter; i) Keim während der Rotation von 180° um die Eilängsachse. Maxillen deutlich dreizipflig; j) Gleiches Stadium wie i), jedoch Ventralansicht. Segmentaler Fettkörper bereits vorhanden; k) Rückenschluß vollendet, Caudalkrümmung jedoch noch nicht rückgebildet. Vergrößerung ca. 35×.

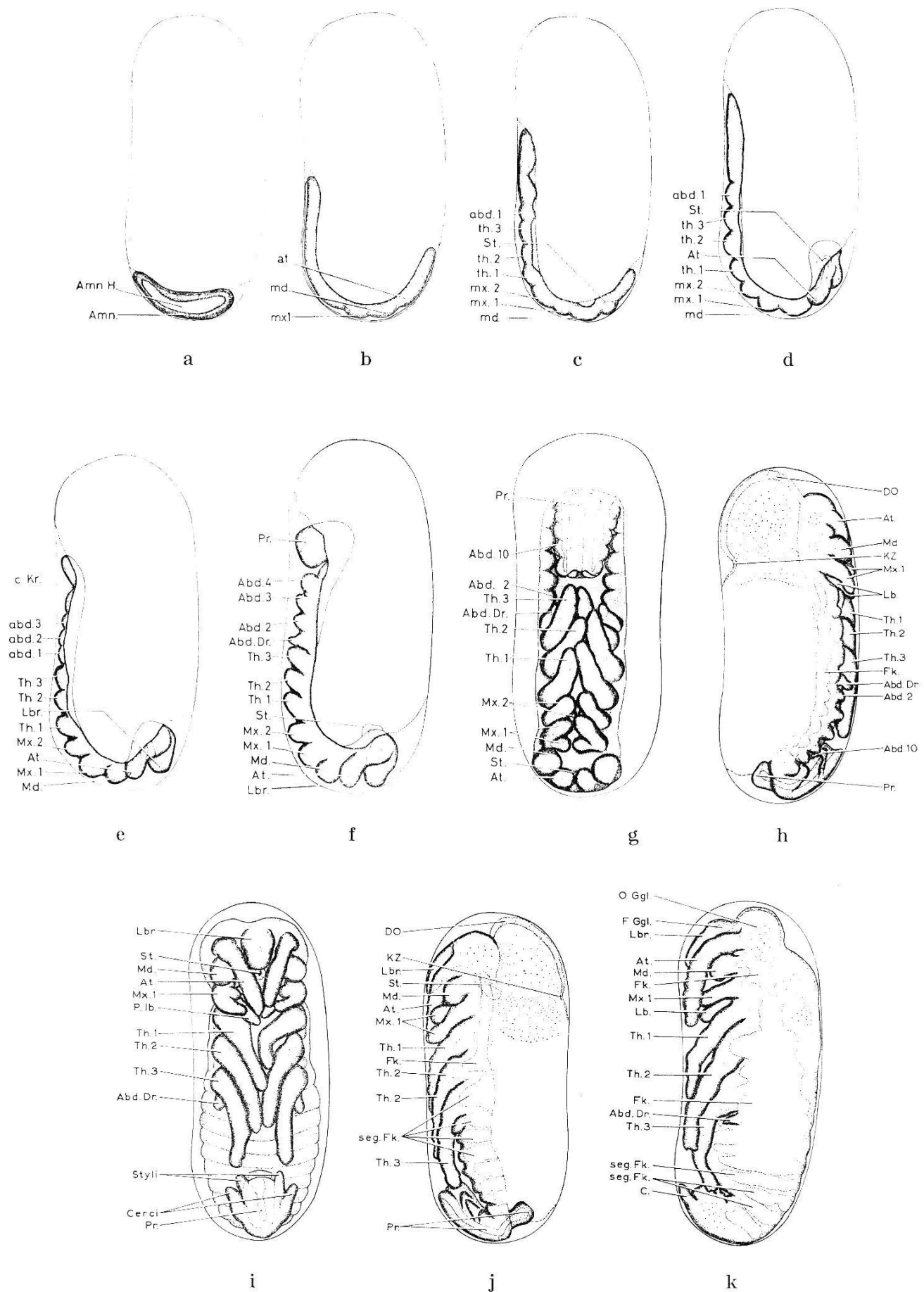


Abb. 5.

lenpaar hat sich gegen die Mitte zu und nach vorne verschoben; es liegt nun median zwischen dem ersten Maxillenpaar. Die drei Beinpaare sind bereits in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus gegliedert. Am 1. Abdominalsegment beginnt sich das rudimentäre Extremitätenpaar zurückzubilden. Der ganze Hinterleib hat sich verkürzt, so daß nur noch sein 10. Segment, welches die Anlagen der Cerci trägt, umgeklappt bleibt.

Bei *Zootermopsis* bildet sich das Dorsalorgan bis zum 23. Tag zurück, worauf in den nächsten 24 Stunden der Rückenschluß erfolgt, welcher sich in derselben Weise wie bei *Kalotermes flavicollis* vollzieht (Abb. 5k). Auch die Gliedmaßen sind vollkommen gleichartig ausgebildet.

Damit hat der Termitenembryo seine endgültige Körpergestalt erreicht. Am Rücken läßt sich der median liegende Herzschauch an seinen Kontraktionen erkennen.

1) *Stadium L: Erhöhte Beweglichkeit des Embryos, Differenzierung der Gliedmaßen, Schlüpfakt.*

Nach dem Rückenschluß vereinigen sich die segmentalen Inseln des Fettkörpers und erfüllen so die gesamte Leibeshöhle. Der Embryo zeigt von Tag zu Tag vermehrte Eigenbeweglichkeit unter der Eihülle. Äußerlich verändert sich bis zum Schlüpfen nur noch wenig. Die Antennen gliedern sich in kugelige Segmente und nehmen damit moniliforme Gestalt an. Die vorerst blasenförmigen Mandibeln werden zu Tetraedern. Der äußerste Ast der 1. Maxille differenziert sich zum Maxillarpalpus, während die beiden innern zu Galea und Lacinia werden. Das nach median verschobene 2. Maxillenpaar verschmilzt an seiner Basis zum Praementum des Labiums. Der äußere Ast gliedert sich in die einzelnen Abschnitte des Labialpalpus; die zwei innern liefern Glossen und Paraglossen. Die Tarsen der Beine lassen jetzt die beiden Endklauen erkennen, welche bis zum Schlüpfen leicht chitiniert und gelbbraun werden. Der gesamte übrige Embryo von *Kalotermes* bleibt sonst unpigmentiert. Der Anhang des 1. Abdominalsegmentes hat sich völlig rückgebildet.

Bei *Zootermopsis* entsteht am hintern Rand eines jeden Tergites ein Kranz von Borsten. Diese werden am letzten Tag vor dem Schlüpfakt stark gelbbraun pigmentiert. Selbst die Beine und Mundgliedmaßen sind von solchen chitinierten Borsten bedeckt. Mit Ausnahme der distalen Teile von Mandibel und Maxille sind dies aber die einzigen chitinierten und damit gelblich bis bräunlich gefärbten Stellen des Embryos von *Zootermopsis*.

Allmählich setzen im Kopf Kontraktionen der mächtig entwik-

kelten Dorsoventralmuskulatur ein. Durch diese in der Folge immer stärker werdenden Bewegungen stülpt sich der Stirnteil periodisch ein und aus. Dadurch wird bei *Kaloterme*s am 54., bei *Zootermopsis* am 28. Tag der Schlüpfakt eingeleitet. Diese immer wiederkehrenden Kontraktionen und Dilatationen des Kopfes provozieren am Eivorderpol ein Zerreißen des Chorions. Bei *Kaloterme*s reißt die Hülle an der Stelle des erwähnten fensterartigen Feldes. Durch die entstandene Öffnung quillt vorerst nur ein Teil des Kopfes blasenartig hervor. Durch vermehrte Eigenbewegung des Embryos wird sie in der Folge stark erweitert, und in den nächsten 2 Stunden befreit sich die Larve vollends.

II. Histologische Untersuchungen der Stadien A—L von *Kaloterme*s *flavicollis*.

a) Das Ei.

Die Eihülle zerfällt bei *Kaloterme*s *flavicollis* in zwei Schichten, in eine äußere, das $1,2\ \mu$ dicke Exochorion, und in eine innere, das Endochorion, von $1,3\ \mu$ Dicke. Das Exochorion ist optisch homogen und, abgesehen von den kleinen Dellen der Mikropylen, ohne jegliche Struktur und von bräunlich-gelber Farbe (Abb. 6).

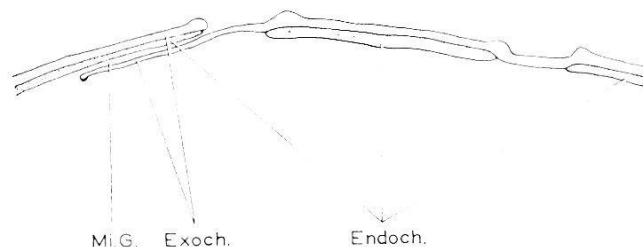


Abb. 6. Längsschnitt durch das Chorion von *Kaloterme*s. Rechts Mikropyle etwas seitlich getroffen, links Medianschnitt durch die Mikropyle und den Mikropylengang.

Diese glasklare Schicht ist vollkommen durchsichtig. Das Endochorion ist von feinsten, nur mit stärksten Vergrößerungen wirklich erkennbaren Strukturen durchsetzt. Sie erscheinen mit Öl-immersionen betrachtet als aus kleinsten, dunklen Granulae zusammengesetzte Figuren, zwischen welchen körnchenfreie Zonen liegen, die netzartig die ganze Eioberfläche bedecken und so die oben erwähnte Felderung hervorrufen. Möglicherweise handelt es sich bei diesen als dunkle Pünktchen erscheinenden Granulae um feinste, von Luft erfüllte Poren, welche über das gesamte Endochorion verteilt sind. Jedenfalls verursachen diese die optische Inhomogenität, wodurch das Licht dispersiert und damit das Chorion undurchsichtig wird. Bringt man das Ei in Paraffinöl, so

kann man verfolgen, wie dieses die Eihülle von vorn nach hinten langsam fortschreitend allmählich durchsichtig macht. Das bereits erwähnte fensterartige und strukturlose Feld am Vorderpol erweist sich im Schnitt als ein Riß im Endochorion; wahrscheinlich dringt das Öl hier via Exochorion unter das Endochorion ein und macht die Eihülle optisch homogen. Es scheint übrigens, daß durch dieses aus reinem Exochorion bestehende Fenster auch ein vermehrter Gasaustausch zwischen Keim und Außenwelt möglich ist, denn bei einem unter Paraffinöl lebenden Ei sammeln sich hier feine Luftblasen an.

Im Gegensatz zu *Kaloterme*s ist das Chorion bei *Zootermopsis* nicht in zwei nahezu gleich dicke Schichten geteilt. Die äußere ist mit $0,7\ \mu$ wesentlich dünner als die innere. Sie unterscheidet sich von dieser nur durch ihre dunklere Färbung. Das Endochorion ist hellgelb und wie das Exochorion vollkommen strukturlos. Seine Dicke beträgt $2,5\ \mu$. Die gesamte Eihülle ist damit wesentlich stärker entwickelt als bei *Kaloterme*s. Als weiterer Unterschied fällt die Durchsichtigkeit des Chorions bei *Zootermopsis* auf. Es scheint, daß die Beschaffenheit der Eihülle je nach der Lebensweise der betreffenden Termitenart mehr oder weniger gut gegen Wasserverlust schützt. So weist z. B. das Endochorion bei *Cryptoterme*s *brevi*s, einer andern Trockenholztermite, eine ähnliche granulöse Struktur auf wie dasjenige von *Kaloterme*s, während das Ei von *Reticuliterme*s *lucifugus*, einer ausgesprochen feuchtigkeitsliebenden Art (ERNST 1957), demjenigen von *Zootermopsis* sehr ähnlich, ebenfalls vollkommen durchsichtig ist. Tatsächlich ertragen die Eier von *Kaloterme*s Trockenheit besser als diejenigen von *Zootermopsis*. Dies zeigte sich vor allem beim Wägen, indem es unmöglich war, in ungesättigter Luft das Gewicht der rasch schrumpfenden Eier von *Zootermopsis* einwandfrei zu ermitteln. Ähnliches gilt laut BUCHLI (1958) auch für *Reticuliterme*s *lucifugus*. Dagegen wiesen die gegen Wasserverlust besser geschützten Eier von *Kaloterme*s *flavicollis* selbst nach mehreren Stunden keine Gewichtsabnahme auf. Erst nach Tagen beginnen sie bei 50—60% rel. Luftfeuchtigkeit zu schrumpfen.

Die Mikropylen sind von relativ einfachem Bau und bestehen aus Eindellungen des Exochorions, das an dieser Stelle etwas dicker ist. Der Rand dieser Vertiefung zeigt zudem eine wulstartige Verdickung, wodurch ein kraterähnliches Gebilde von rund $10\ \mu$ Durchmesser entsteht, dem auf der Innenseite kein Endochorion anliegt. Vom hintern Rand dieses kleinen Kraters führt ein $15\ \mu$ langer und kaum $1\ \mu$ weiter Kanal zwischen Exo- und Endochorion nach der Dotteroberfläche (Abb. 6).

Der Dotter ist im fixierten Ei meist zu einer kompakten Masse

verschmolzen, die nur von einzelnen Bläschen durchsetzt ist, welche von den zwischen den Dotterkugeln eingestreuten Öltröpfchen herrühren, die beim Fixieren herausgelöst worden sind. Die Dottermasse wird durch das Heidenhain'sche Haematoxylin sehr stark angefärbt, so daß sie braunschwarz und vollkommen undurchsichtig wird. Das Delafield'sche Haematoxylin hingegen wird vom Dotter nicht sehr stark aufgenommen und läßt ihn relativ hell erscheinen. Er wird dabei leicht kobaltblau. Aus diesen Gründen erwies sich die zweite Färbung für die Darstellung der ersten Kernteilungen im Ei als wesentlich günstiger.

Wie bereits WEBER 1954 erwähnt, sind die Eier der Termiten außerordentlich plasmaarm. Ein eigentliches Keimhautblastem oder Periplasma fehlt gänzlich. Auch ein zentrales, zusammenhängendes Plasmareticulum läßt sich am fixierten Objekt nicht feststellen. Das einzige, deutlich erkennbare Plasma findet sich als Hof um den Eikern angeordnet. Dieser liegt in der Mitte des Eiquerschnittes, etwas näher bei der Dorsalseite zwischen 45 und 50% der Eilänge. Senkrecht unter diesem finden sich bei frisch abgelegten Eiern auf der Ventralseite zwei Polkörperchen, welche nach rund einem Tag verschwinden. Auf Grund der Schnittbilder, die wir bei Eiern erhielten, welche unmittelbar nach beobachteter Ablage fixiert werden konnten, können wir die Angaben und Darstellungen von KNOWER (1900) (Fig. 2 auf Tafel 29) durchaus bestätigen. Da die Vereinigung des männlichen und weiblichen Pronucleus in solchen Fällen stets schon beendet war, muß angenommen werden, daß sich die Reduktions- und Befruchtungsvorgänge noch im Mutterleib kurz vor der Ablage des Eies abspielen.

b) Stadium A: Erste Kernteilungen.

Bei *Kaloterme*s dauert es volle 24 Stunden, bis sich der Eikern zum erstenmal teilt. Schnittserien durch eintägige Eier zeigen diesen in Anaphase. Danach folgen die nächsten Teilungsschritte in relativ kurzen Zeitabschnitten. Dieses langsame Einsetzen der Kernteilungen nach der Eiablage, gefolgt von einem raschern Teilungsrhythmus, ist auch bei *Platycnemis* (SEIDEL 1929) bekannt. Im Gegensatz dazu erfolgen die einzelnen Teilungsschritte bei andern Insekten, z. B. bei *Gryllus* (KANELLIS 1952) von Anfang an in vollkommen gleichförmigem Rhythmus. Zwischen den einzelnen Furchungen verstreichen hier bis zum 64-Kern-Stadium je 2½ Stunden, worauf die Energiden die Oberfläche erreichen. Nach 1½ Tagen finden sich im Ei von *Kaloterme*s 8 Kerne, welche schon über ein großes Eivolumen verteilt liegen. 6 Kerne entfallen dabei auf die hintere Eihälfte, während nur 2 vor der Eimitte liegen

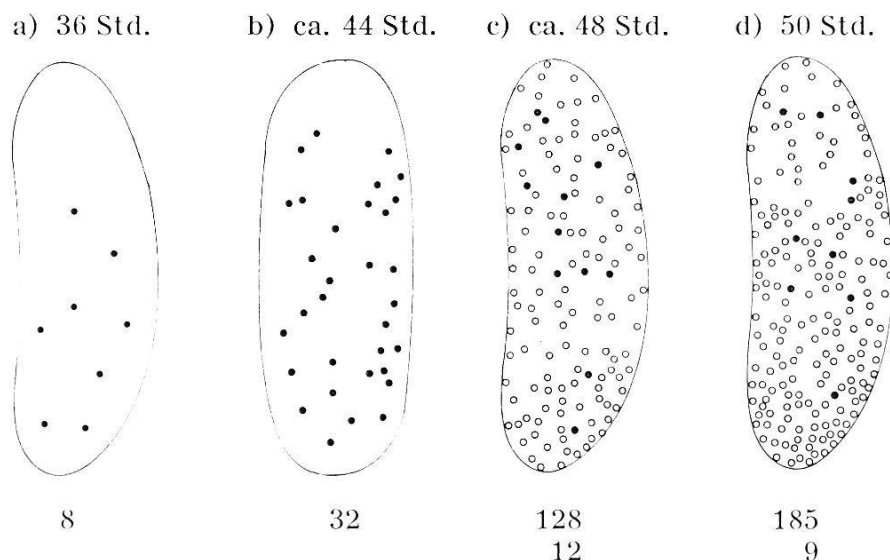


Abb. 7. Verteilung der Furchungskerne im optischen Schnitt. Die Kerne im Dotterinnern sind durch schwarze Punkte, diejenigen, welche die Dotteroberfläche bereits erreicht haben, durch Ringe markiert.

(Abb. 7a). Besonders auffallend ist die strenge Synchronie der Mitosen. So zeigt eine komplette Schnittserie durch ein Ei dieses Stadiums sämtliche 8 Furchungskerne in Anaphase. Es folgt dann rasch das 16- und 32-Kernstadium (Abb. 7 b), und schon 11 Stunden später (d. h. 47 Stunden nach der Eiablage) sind bereits 64 Kerne vorhanden, welche nunmehr sehr nahe an der Dotteroberfläche liegen. Von nun an erfolgen die Teilungen heterochron: 2 Tage alte Eier zeigen in ihrem hintern Teil mehrere Mitosen, während in den vordern zwei Dritteln nur Ruhekerne vorhanden sind. Dies hat zur Folge, daß in der Nähe des Hinterpols die ersten Energiden an der Oberfläche genau in der Mitte der späteren Keimanlage erscheinen. Mit dem 128-Kern-Stadium wird die Bildung des Blastoderms eingeleitet.

c) *Stadium B: Bildung von Blastoderm und Keimanlage.*

Zu Beginn des vierten Tages der Entwicklung ist der 7. Teilungsschritt abgeschlossen. Die einzelnen Kerne sind nur noch spärlich von Plasma umgeben. 116 Energiden haben die Dotteroberfläche, welche — wie bereits erwähnt — von keinem Keimhautblastem bedeckt ist, erreicht, während die restlichen 12 im Eiinnern zurückbleiben (Abb. 7c). Die Verteilung der Kerne ist auch in diesem Stadium ungleichmäßig; sie liegen am Hinterpol dichter beisammen als am Vorderpol. Früher als bei andern hemimetabolen Insekten kann hier eine Kernkonzentration in der Gegend der zukünftigen Keimanlage beobachtet werden. Sie ist aber nicht die Folge einer superficiellen Zusammenscharung, sondern vielmehr einer erhöhten Zuwanderung der Energiden aus dem

Dotter. Mit dem folgenden 8. Teilungsschritt wird diese Kernansammlung gegen Ende des 4. Tages noch deutlicher (Abb. 7d). Im Eiinnern finden sich nur noch 9 Energiden, die sich vorerst von den übrigen morphologisch in keiner Weise unterscheiden lassen. Von diesen werden keine weitem mehr an die Oberfläche wandern, aber ihre Anzahl wird sich durch weitere Teilungen noch auf ca. 15 erhöhen (vgl. S. 219). Im Verlaufe des 5. Tages wird eine Formwandlung der Furchungskerne bemerkbar, indem sich diese scheibenförmig abflachen. Der umgebende Plasmahof dehnt sich ebenfalls flächenmäßig aus. In der Gegend der präsumptiven Keimanlage bleiben die Kerne kugelig, ihr Volumen nimmt um ein Geringes zu, ebenso dasjenige des umgebenden Plasmas. Gleichzeitig werden die einzelnen Energiden von ventral her um den Hinterpol herum nach dorsal und auf der Dorsalseite von vorn gegen hinten fließbandartig zur eigentlichen Keimanlage zusammengeschoben. Die einzelnen Kerne treten nun auf der Rückenseite zwischen 0—13% der Eilänge mit ihrem Hofplasma in gegenseitigen Kontakt, so daß am 6. Tag vorerst ein zusammenhängendes Syncytium entsteht, das noch keine zellige Struktur erkennen läßt. Noch während dieser Zusammenscharung wird die Keimanlage schon von vereinzelt Energiden unterlagert.

Es scheint, daß die Keimscheibe ihre Entstehung peripheren Dotterströmungen verdankt. Sicher aber wird sie nicht wie bei *Chrysopa perla* (BOCK 1939) durch Differenzierung der Blastodermzellen gebildet, die infolge Verkleinerung ihrer Grundfläche zur Keimanlage zusammenrücken, denn bei den Termiten ist im Zeitpunkt der Entstehung des Keimes noch gar kein zusammenhängendes Blastoderm vorhanden. In diesem Punkt weichen die Termiten übrigens auch von *Platycnemis pennipes* (SEIDEL 1934), *Gryllus domesticus* (KRAUSE 1939, KANELIS 1952 und MAHR 1957) und andern hemimetabolen Insekten ab, indem alle diese Formen zu diesem Zeitpunkt schon ein ausgeprägtes, wenn auch noch nicht zellularisiertes Blastoderm aufweisen, dessen Kerne durch Kontraktionen des Dotter-Entoplasma-Systems zur Keimanlage zusammengeschart werden. Wenn auch die Termiten ihre Keimanlage schon vor dem Bestehen eines Blastoderms ausbilden, so ist doch der Bewegungsablauf, der zur Keimanlage führt, demjenigen der übrigen Formen ähnlich, denn auch hier funktioniert der Dotter, bzw. das Dotter-Entoplasma-System, als Fließband, welches die Kerne am vorbestimmten Ort zusammenhäuft. Besonders auffallend ist bei den Termiten in der Umgebung der Keimanlage die Strukturveränderung des Dotters, der während der Zusammenscharung der Kerne an der Oberfläche in kleine Partikel aufgeteilt wird. Unter der Mitte der Keimscheibe entsteht eine ähnliche

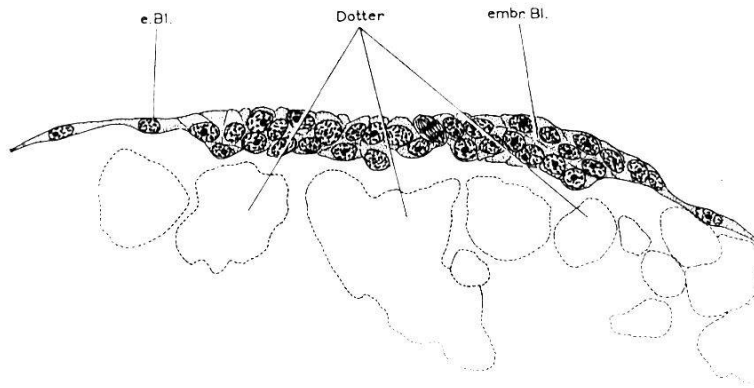


Abb. 8. Sagittalschnitt durch die zweischichtige Keimanlage von *Kalotermea*.

granulierte und zentripetal gerichtete Dotterregion. Diese Veränderungen dürften mit den Strömungen im Eiinnern zusammenhängen.

Im Verlauf des 7. Tages beginnt sich die Keimscheibe deutlich zu zellularisieren (Abb. 8). Sie ist nun aus zwei Lagen aufgebaut und zeigt viele tangential gerichtete Mitosen. Im extraembryonalen Blastoderm haben sich die Kerne stärker abgeflacht und durch ebenfalls tangentielle Teilungen weiter vermehrt. Die wenigen Kerne, welche den Keim bei seiner Bildung unterlagert haben, unterscheiden sich nun von den übrigen. Sie sind wesentlich vergrößert und immer noch von spärlichem Plasma umgeben. In ihrem Zentrum findet sich ein heller, chromatinfreier Hof, an dessen Rand ein relativ großer Nucleolus liegt. An diesen Veränderungen werden sie als zukünftige Vitellophagen erkennbar. Die im Dotter zurückgebliebenen Kerne zeigen noch keine Strukturveränderungen.

d) *Stadium C: Differenzierung der Keimscheibe und Bildung der Vitellophagen.*

Die Keimscheibe beginnt sich bei *Kalotermea* anfangs des 8. Tages zu differenzieren. Durch Epibolie entsteht das untere Blatt, welches später Meso- und Entoderm liefert. Im Zentrum der Keimscheibe senkt sich dotterwärts die sog. Mittelplatte ein, wodurch eine kleine Vertiefung entsteht. In Analogie zur Primitivrinne bei langen und halblangen Keimen kann sie als Primitivgrube bezeichnet werden (Abb. 9). Diese kraterartige Mulde wird im folgenden von den peripheren Keimteilen, welche den Seitenplatten entsprechen, überwachsen. Mit dem Verschluss der Primitivgrube ist die Bildung des untern Blattes abgeschlossen. Der Keim besteht nunmehr aus zwei Blättern: aus einem oberen, dem Ektoderm, und einem untern, dem Mesentoderm, welches vorerst eine ungerichtete Zellansammlung darstellt (Abb. 9).

Während der Einsenkung der Mittelplatte beginnen sich von deren Rändern einzelne Zellen aus dem Verband zu lösen (Abb. 9). Sie fallen durch ihre besondere Struktur auf. Ihre Kerne unterscheiden sich von den übrigen durch einen vergrößerten Durchmesser. In ihrem Innern ist ein runder, heller Hof vorhanden, in welchem exzentrisch ein großer Nucleolus liegt. In ihrer Form gleichen diese vom untern Blatt losgelösten Zellen vollkommen jenen, welche die Keimscheibe während ihrer Entstehung unterlagerten. Sie werden ebenfalls zu Vitellophagen umgewandelt (Abb. 10).

Die Kerne im extraembryonalen Bezirk haben sich weiter vermehrt und abgeflacht (Abb. 10). Sie erscheinen nun in der Auf-

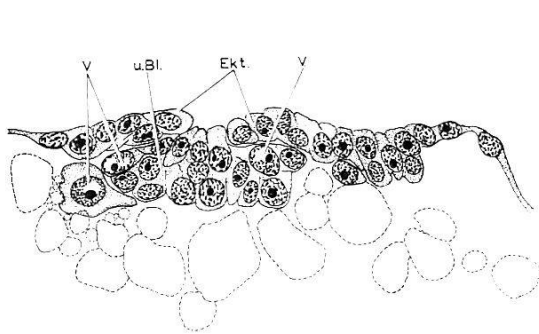


Abb. 9.

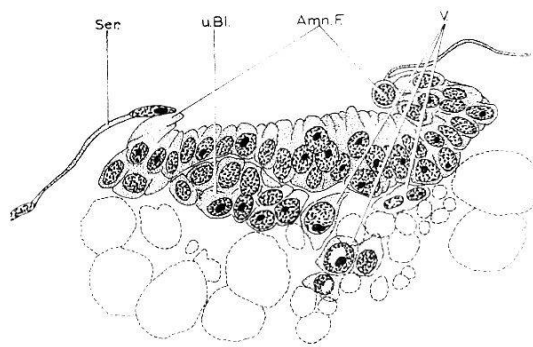


Abb. 10.

Abb. 9. Sagittalschnitt durch einen 8tägigen Keim von *Kalotermea* während der Bildung des untern Blattes.

Abb. 10. Etwas älterer Keim als in Abb. 9, jedoch Querschnitt. Bereits zahlreiche Vitellophagen haben sich vom untern Blatt gelöst. Erste seitliche Umfaltung des zukünftigen Amnions.

sicht als kreisrunde Scheiben und sind wesentlich heller als die embryonalen Kerne, weil hier die Chromatinpartikelchen über eine viel größere Fläche und dadurch viel lockerer verteilt liegen. In diesem Stadium darf erstmals von einem eigentlichen Blastoderm gesprochen werden, da jetzt der gesamte Dotter von einem zusammenhängenden Syncytium umgeben ist, in welchem vorerst noch keine Zellgrenzen erkennbar sind. Einzelne, von Plasmahöfen umgebene Kerne lösen sich aus diesem Syncytium und sinken in den Dotter ab. Da sie dieselbe Struktur aufweisen wie diejenigen Zellen, welche sich vom untern Blatt loslösten, können sie als zukünftige Vitellophagen identifiziert werden. Die im Dotter zurückgebliebenen Furchungskerne zeigen immer noch keine Formwandlung. Ihre Anzahl ist gering und beträgt ungefähr 15. Das spätere Schicksal dieser Kerne ist unklar, und es konnte nicht festgestellt werden, ob sie sich ebenfalls zu Vitellophagen entwickeln; sie werden als primäre Dotterzellen bezeichnet. Die eigentlichen Vitellophagen bilden sich nach erfolgter Gestaltung

von Blastoderm und Keimanlage aus einzelnen Zellen, die in die Tiefe abwandern, zuerst in die äußern Dotterschichten, später in den zentralen Eiraum. Sie entsprechen den sekundären Vitellophagen bei *Chrysopa* (Bock 1939). Während dieser Zeit nehmen sie die definitive Vitellophagengestalt an, indem sich ihr Kern vergrößert und seine runde, regelmäßige Form verliert. Wie das umgebende Plasma wird er amöboid. Die Zelle bildet lange, zwischen den Dotterpartikelchen liegende Ausläufer von netzartiger Struktur. Der Kern enthält nun meist mehrere große Nucleoli. Neben den Vitellophagen finden sich am 15. Tag immer noch die eben erwähnten kleinen, primären Dotterzellen, deren Anzahl sich nicht mehr erhöht hat. Wahrscheinlich degenerieren sie im Verlaufe der weitem Entwicklung vollständig.

e) *Stadium D: Amnionfaltung.*

Am 9. Tag faltet sich der hintere Keimrand bei *Kaloterme flavicollis* um (Abb. 12). In dieser Region finden sich während dieses Vorganges zahlreiche Mitosen. Gleichzeitig biegen sich auch die seitlichen Ränder um, so daß eine Ringfalte entsteht (Abb. 10 und 11). Der hintere Teil schiebt sich immer mehr über den Keim, dessen oberes Blatt über dem Mesentoderm vorerst noch aus einer Zellschicht besteht (Abb. 10). Sie wird aber noch vor dem endgültigen Verschluß der Amnionhöhle verdoppelt (Abb. 11 und 12). Mit den Keimrändern ist das sich zur Serosa wandelnde extraembryonale Blastoderm verwachsen und wird durch deren Umfaltung über den Keim gezogen. Am Ende des 9. Tages verwachsen die seitlich umgeklappten Teile mit dem von hinten her nach vorn geschobenen Keimrand, wodurch ein beutelähnliches Ge-

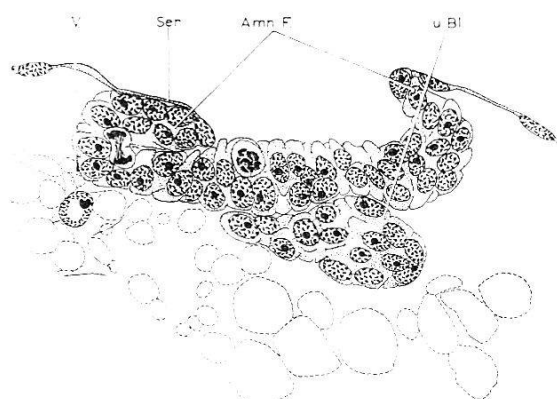


Abb. 11.

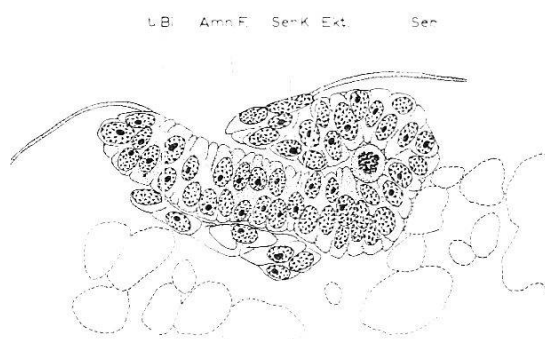


Abb. 12.

Abb. 11. Das Ektoderm über dem untern Blatt ist nun zweischichtig. Der Querschnitt zeigt bereits große seitliche Amnionfalten.

Abb. 12. Sagittalschnitt durch einen kurz vor dem Amnionverschluß stehenden Keim.

bilde entsteht, das vorne noch eine kleine Öffnung trägt. Diese wird kurz darauf ebenfalls geschlossen. Darüber schließt sich die Serosa gleichzeitig. Es scheint, daß sie mit dem Keim verwachsen bleibt.

Damit ist zu Beginn des 10. Tages die Amnionfaltung bei *Kaloterme flavicollis* abgeschlossen. Wie bereits weiter oben erwähnt, ist sie nicht durch Einrollung erfolgt. Das Amnion ist embryonaler Herkunft und baut sich aus zwei Zellagen auf. Infolge der Umklappung hat sich der Keim nahezu um die Hälfte verkürzt und stellt nun eine Hohlkugel dar. Das untere Blatt läßt bereits eine gewisse Ausrichtung der Zellen erkennen und baut drei Lagen auf (Abb. 13).

f) *Stadium E: Verschiebung und Längenwachstum des Keimes.*

Die Keimblase von *Kaloterme flavicollis* beginnt sich am 10. Tag zu verschieben. Bei einzelnen Eiern gleitet sie in den folgenden Tagen um den Hinterpol herum auf die Ventralseite, bei andern Eiern nur bis zum Hinterpol. Die gleiche Bewegung zeigt auch der Keim von *Tachycines* vor seiner Einrollung in den Dotter (KRAUSE 1938). Bei den Termiten unterbleibt aber, wie bereits erwähnt, die Einrollung und bei den meisten Arten auch die Wanderung der Keimblase, welche bis jetzt erst bei *Kaloterme* beobachtet wurde.

In ihrer weiteren Entwicklung wächst die Keimkugel vorerst allseitig. Die Mitosen erfolgen nach allen Richtungen, so daß die embryonale Blase ihre Gestalt beibehält und einzig ihren Durchmesser vergrößert. Amniale und embryonale Wand zeigen immer noch dieselbe Dicke. Die Zellen des oberen Blattes, d. h. des Ektoderms, haben sich verschmälert und bilden ein Palisadenepithel. Ihre Kerne sind nun eiförmig bis langgezogen elliptisch. Das untere Blatt, das Mesentoderm, hat sich ebenfalls vergrößert und bedeckt die ganze dotterseitige Hälfte der Keimblase. Am 12. Tage wird eine Ausrichtung der Mitosen deutlich. Sie treten in der embryonalen Wand viel häufiger auf als in der amnialen. Im oberen Blatt erfolgen nun die Kernteilungen tangentiell zur Keimoberfläche und parallel zur Eilängsachse. Damit setzt ein ausgeprägtes Längenwachstum des Embryos ein. Die ebenfalls zahlreichen Mitosen im unteren Blatt, dessen Zellen ein lockeres Gefüge bilden, gehen nach allen Richtungen. Infolge der wenig zahlreichen Kernteilungen im Amnion wird dieses über der zukünftigen Kopfreion dünner und besteht schließlich nur noch aus einer Zellschicht. Durch die Streckung des Keimes wird die Amnionhöhle flacher, so daß nur noch ein schmaler Raum zwischen embryonaler und

Abb. 13.

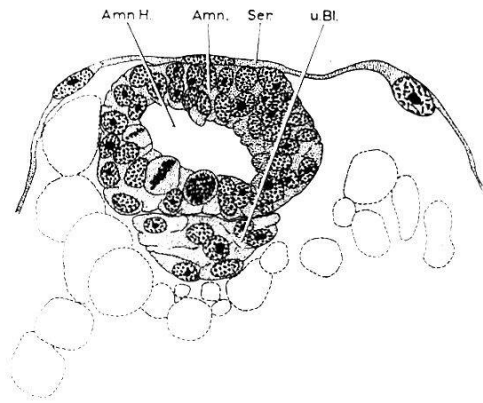


Abb. 14.

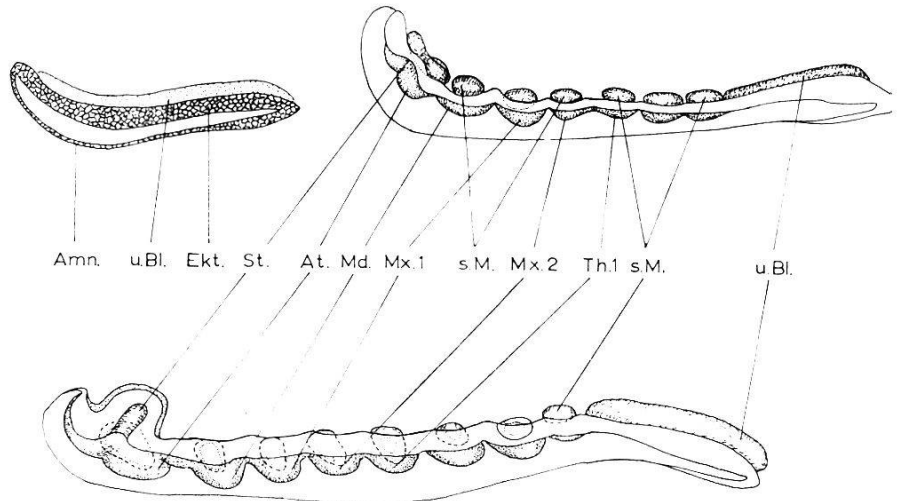


Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 13. Sagittalschnitt durch eine 10 Tage alte Keimblase von *Kalotermes*. Die Zellen des untern Blattes lassen bereits eine Anordnung in drei Schichten erkennen.

Die Abbildungen 8—13 wurden mit einem Wild'schen Projektions- und Zeichenspiegel angefertigt. Vergrößerung durchwegs 300 \times .

Abb. 14. Sagittalschnitt durch einen 17tägigen Keim von *Kalotermes*. Der vordere Teil des Amnions hat sich bereits merklich verschmälert. Vergrößerung ca. 70 \times .

Abb. 15. Der 20 Tage alte Keim zeigt noch keine Coelomsäckchen. Das Mesoderm ist aber bereits zum Teil segmental und paarig angeordnet.

Abb. 16. Am 22. Tage enthalten Kopf- und Thoraxsegmente bei *Kalotermes* wohl ausgebildete Coelomsäckchen.

amniotischer Wand bleibt (Abb. 14). In der Serosa werden zwischen den einzelnen Kernen Zellgrenzen sichtbar. Der Keim erstreckt sich nun auf der Eiventralseite über 0—15% der Eilänge.

g) *Stadium F: Segmentierung des Keimstreifs, Einsenkung des Stomodäums, Differenzierung des Mesentoderms.*

Der dem Hinterpol anliegende Keimteil hat sich etwas verbreitert und läßt so die zukünftige Kopfregion deutlich erkennen. Sie wächst beidseitig lappenförmig aus, während der Keimstreif weiter in die Länge wächst. Zu Beginn des 17. Tages setzt bei *Kalotermes* die Segmentierung des bereits recht langen Keimstreifs ein. Vorne am Keim wird ein unpaarer Höcker, das Acron, abgegliedert. Durch die Mitte der Kopflappen verläuft eine seichte Querfurche und unterteilt sie in präantennales und antennales Segment. Seitlich deutlich abgesetzt folgt anschließend das Mandibularmetamer, dessen hintere Abgrenzung durch laterale Einschnitte markiert ist. Diese sind indessen median durch eine seichte Furche

miteinander verbunden, so daß hier die Segmentgrenze nicht deutlich wird. Das nächstfolgende 1. Maxillensegment ist caudal noch wenig vom übrigen Keimstreif abgegliedert. Zwischen dem Antennal- und dem Mandibularmetamer beginnt sich das Stomodäum einzusenken (Abb. 15). Dieses gehört dem 3. Kopfmetamer, dem sog. Interkalarsegment an, welches median liegt und nicht bis zu den seitlichen Keimrändern reicht. Es läßt sich nur mit Hilfe von Rekonstruktionen aus Schnittserien nachweisen.

Im Ektoderm der segmentierten Keimregion finden sich nur noch wenig Zellteilungen. Im hintern Teil dagegen sind sie noch sehr häufig. Das Amnion zeigt hier die ursprüngliche Dicke und besteht aus zwei Zellagen, die große runde Kerne enthalten. Gegen die Kopfregion zu werden sie allmählich kleiner, und die doppelschichtige Hülle geht in eine einschichtige über, so daß die ersten vier Segmente nur von einem außerordentlich feinen Häutchen bedeckt sind. Das Amnion besteht hier aus einem dünnen Plattenepithel mit großflächigen Zellen und kleinen Kernen.

Das untere Blatt beginnt sich in der segmentierten Gegend in Meso- und Entoderm zu sondern. Damit wird sowohl das Differenzierungsgefälle in der Längsachse, wie es von SEIDEL (1924) erstmals an *Pyrrhocoris* nachgewiesen wurde, als auch eine Raumzeitordnung in der Differenzierung des Querschnittes (BOCK 1939) deutlich. Im präantennalen und antennalen Segment sondern sich wenige Entodermzellen vom Mesoderm, welches sich hier nicht segmental anordnet und einen zusammenhängenden Zellkomplex bildet (Abb. 15). Gleichzeitig setzt sich das untere Blatt im Mandibularmetamer von vorne ab und sondert sich beidseitig von medial nach lateral fortschreitend in Meso- und Entoderm. Seine dem Dotter anliegende Zellschicht verbleibt in der Mitte des Keimes als Entoderm, während die darunterliegenden Zellen sich median trennen und nach beiden Seiten hin verschoben werden. Diese paarigen, lateral gelagerten Zellgruppen zeigen vorerst noch keine bestimmte Anordnung und stellen das Mesoderm dar. Im ersten Maxillensegment ist das untere Blatt vom restlichen Teil ebenfalls schon abgegliedert, hingegen hat es sich noch nicht in die beiden Keimblätter gesondert.

Folgende Vorgänge laufen während der weiteren Entwicklung in allen Segmenten identisch ab. Vorerst wird im Ektoderm ein Einschnitt sichtbar, worauf kurze Zeit nachher ein entsprechender Teil des unteren Blattes abgegliedert wird. Dieser sondert sich anschließend in median angeordnetes Entoderm und lateral gelegenes Mesoderm (Abb. 19). Noch während der Differenzierung des unteren Blattes werden die Mitosen im Ektoderm wieder häufiger (Abb. 19). Durch diese erhöhte Teilungstätigkeit entstehen

bis zur vollendeten Mesodermsonderung die Extremitätenknospen als vorerst kleine Erhebungen (Abb. 20). Bis zum 21. Tage entstehen auf diese Weise sämtliche Kopf- und Thoracalsegmente (Abb. 16).

Mit der Entstehung der Segmente beginnt die Serosa eine Cuticula auszuschcheiden. Am 16. Tag erscheint sie als dünne Membran, die sich mit Delafield'schem Hämatoxylin grau-blau, mit Heidenhain'schem blau-schwarz anfärbt. Sie ist vollkommen strukturlos und wird bis zum 20. Tag stärker ausgebildet (Abb. 20), so daß sie nahezu dieselbe Dicke wie das Chorion erreicht. Wahrscheinlich besitzt diese Cuticula die gleichen Eigenschaften wie die von den sog. Hydropylen-Zellen im Ei von *Melanoplus* ausgeschiedene Membran (SLIFER 1938, 1949 und 1950). Diese steuert durch die Regulierung des Wasserhaushaltes im Eiinnern die Diapause. Nach vollendeter Ausbildung dieser Hydropylencuticula setzt bei *Melanoplus* die Wasseraufnahme in das Ei ein. Dasselbe ist bei *Kalotermes flavicollis* der Fall, wo das Ei zwischen dem 18. und 20. Tag sehr rasch anschwillt. (Für weitere Einzelheiten dieser Wasseraufnahme s. Abschnitt über das Größenwachstum der Eier (S. 251). In beiden Fällen dürfte es sich um eine semipermeable Membran handeln, welche bei *Melanoplus* von speziellen Serosazellen, bei *Kalotermes flavicollis* hingegen von der gesamten Serosa ausgeschieden wird.

h) *Stadium G früh: Segmentierung des Abdomens, Caudalkrümmung, Einstülpung des Proctodäums, Coelombildung, Sonderung der Neuroblasten.*

Mit der Ausbildung der Antennenknospen beginnt sich der Mesodermzellhaufen in den drei ersten Kopfsegmenten zu ordnen. Über der ektodermalen Einstülpung des Stomodäums formen die Mesodermzellen ein dünnes Epithel (Abb. 17 Mes.). Der lateral und rostral des Stomodäums liegende Mesodermrest bildet am 22. Tag paarige Coelomsäckchen aus, welche in die Mulde der ektodermalen Antennenknospen zu liegen kommen. Im präantennalen Segment verbleiben nur wenige Mesodermzellen, welche hier kein eigentliches Coelom ausbilden. Damit fehlt in diesem Segment ein wichtiges Merkmal des echten Metamers. Es ist auch im Interkalarsegment, welches nur noch aus dem Stomodäum besteht, nicht vorhanden. Der Mesodermanteil dieses Metamers formt einen dünnen einschichtigen Mantel um das Ektoderm des Vorderdarmes. Dieser liegt ihm eng an und wächst mit dem Stomodäum in die Länge. In den folgenden sechs Segmenten sondern sich die Coelomepithelien nahezu gleichzeitig. Zu Beginn des 23. Tages sind

die paarigen, lateralen Mesodermhaufen bis zum 1. Abdominalsegment geordnet.

Die Trennung in viscerales und somatisches Blatt ist bis zum 3. Thoraxmetamer fortgeschritten. Obwohl die Differenzierung des Mesentoderms in der vordern Keimregion früher einsetzt als im Thorax, werden die ersten sieben Paare von Coelomsäckchen gleichzeitig vollendet. Die rostral zeitlich weit auseinanderliegenden einzelnen Gestaltungstendenzen des Metamers folgen sich nach caudal fortschreitend in kürzer werdenden Intervallen, so daß die letzten Abdominalsegmente mit ihrem Coelom gleichzeitig zu entstehen scheinen. Während die Vorgänge der Gliederung des Ektoderms und des untern Blattes, seine Differenzierung in Mesoderm und Entoderm und die Coelombildung im Mandibularsegment noch deutlich voneinander getrennt ablaufen, erfolgen diese Vorgänge in den hintern Abdominalsegmenten beinahe gleichzeitig und sich gegenseitig überlagernd.

Noch vor der Entstehung des 5. Abdominalmetamers senkt sich der unsegmentierte Teil des Keimstreifs in der Mitte gegen den Dotter ein. Durch diese Caudalkrümmung wird die hintere Keimregion S-förmig gebogen. Darauf bildet sich das 5. Abdominalsegment und dessen Coelom (Abb. 17). Gleichzeitig wächst die unseg-

Abb. 17.

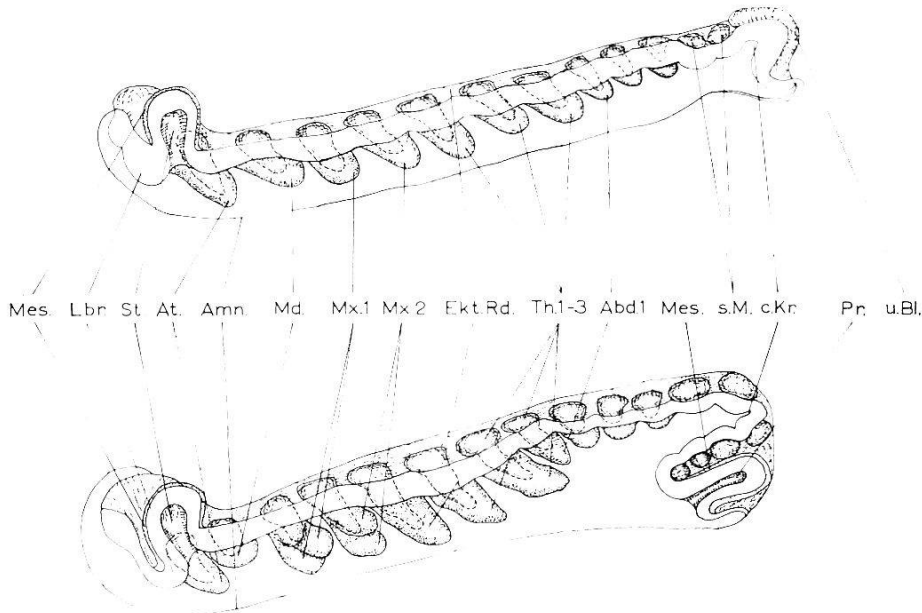


Abb. 18.

Abb. 17. Stadium der einsetzenden Caudalkrümmung. Die Coelomepithelien reichen bis in die Extremitäten hinein.

Abb. 18. Fertig segmentierter Keim. Coelom bis ins 10. Abdominalsegment ausgebildet. Amnion über dem gesamten Keim nur noch ein feines Häutchen.

Die Abbildungen 15—18 sind Rekonstruktionen der rechten Keimhälfte von *Kaloterмес*. Das angeschnittene Ektoderm ist weiß gelassen. Die Umrisse der Höhlungen der Coelomsäckchen sind punktiert eingezeichnet. Vergr. ca. 70×.

mentierte Abdominalregion weiter in die Länge, worauf im Ektoderm des Hinterpols eine muldenartige Vertiefung sichtbar wird. Diese wächst sehr bald zur deutlichen Einstülpung des Proctodäums aus. Gegen den Dotter zu wird sie vom untern Blatt bedeckt und umhüllt. Am 26. Tag zeigt der Keim seine vollständige Gliederung (Abb. 18 und 21). Die zehn Abdominalsegmente sind nun deutlich erkennbar. Jedes enthält ein Paar Coelomsäckchen. Ihre Gestalt ist in den letzten zwei Abdominalmetameren weniger klar ausgebildet (Abb. 18 und 21). Viscerales und somatisches Blatt sind nur durch einen kleinen Zwischenraum voneinander getrennt. Der Enddarm reicht nun bis zum Coelom des 7. Abdominalsegmentes (Abb. 18). Sein Ektoderm ist von einem einschichtigen Mesodermmantel umhüllt.

Der Sonderung der Coelomepithelien in den einzelnen Segmenten folgt die Bildung der Neuroblasten. Auch diese Differenzierung des Ektoderms setzt im Keime rostral ein und schreitet caudalwärts über die einzelnen Metamere fort. In diesen selbst aber beginnt sie median und breitet sich lateral aus. Mitte des 22. Tages vergrößern sich im Präantennal- und darauf im Antennalsegment einzelne Kerne des Ektoderms, welches sich aus vier Schichten zusammensetzt. Sie liegen beidseitig eines ektodermalen Zwischenstreifens von 2—3 Zellen Breite, sind etwas rundlicher als die restlichen Kerne und gehören der innersten Ektodermschicht an. Durch diese Veränderungen kennzeichnen sie sich als Neuroblastenkerne. Der Zwischenstreifen besteht aus hohen und schmalen Zellen und zeigt keine Formwandlungen, während sich lateral davon immer weitere Zellen zu Neuroblasten differenzieren. Dieser Vorgang schreitet nach der Seite und nach den äußeren Ektodermschichten fort (Abb. 22). Nur die periphere bleibt als dermatogene Schicht unverändert, während die innern drei neurogen werden. Mit der Entstehung der Neuroblasten wird das ganze Gewebe aufgelockert, und zwischen den Zellen entstehen Zwischenräume. Die einzelnen Kerne werden in ihrem Innern weniger stark färbbar, da sich die meisten Chromatingranulae randwärts verlagern. Damit wird das gesamte neurogene Gewebe heller und deutlich vom restlichen Ektoderm unterscheidbar. Ein dunklerer medianer Zwischenstreifen liegt nun in hellern Zellregionen eingebettet (Abb. 22 Ekt. Zwi. Str.).

Durch diese Vorgänge wird an der Oberfläche in der Mitte des Segmentes die Neuralrinne sichtbar. Da sich die Neuroblasten vergrößern und zum Teil auch vermehren, wölbt sich die dermatogene Schicht des Ektoderms beidseitig des Zwischenstreifens zu Neuralwülsten empor. Dieser aber bleibt in der Tiefe, wodurch eine mediane Neuralrinne entsteht. Bis Ende des 23. Tages schrei-

ten diese Differenzierungsprozesse des Ektoderms bis zum 3. Thoracalsegment fort, so daß sich nun die Neuralrinne bis hierher erstreckt.

Noch bevor sich diese Vorgänge im Abdomen abzuzeichnen beginnen, macht sich rostral eine neue Gestaltungstendenz bemerkbar. Das vorerst noch zusammenhängende neurogene Gewebe des Präantennal- und Antennalsegmentes sondert sich in der Längsachse. Es entstehen dadurch voneinander getrennte Neuroblastengruppen, welche aber noch dem Zwischenstreifen und der dermatogenen Schicht des Ektoderms anliegen. Mit der weiteren Entwicklung trennen sie sich aber im präantennalen Metamer vollständig vom übrigen Ektoderm und bilden so im Kopfsegment paarige Ganglienanlagen aus. Damit ist auch das dritte wichtige Merkmal eines echten Metamers vorhanden. Die Neuroblasten sondern sich hier vor ihrer Umwandlung in Ganglienzellen und vor der Ausbildung der Fasermasse vom restlichen Ektoderm. In allen übrigen Segmenten aber trennen sie sich vom Ektoderm erst nach der Faserbildung.

Mit der Abgliederung des letzten Abdominalsegmentes hat der Keim seine Körpergrundgestalt erreicht (Abb. 18 und 21). In seiner Längsachse ist er vollständig segmentiert. Sowohl von median nach lateral als auch von innen nach außen haben sich mit der Differenzierung des obern und untern Blattes in einzelne Keimblätter die Organanlagen in ihrer allgemeinsten Form gesondert.

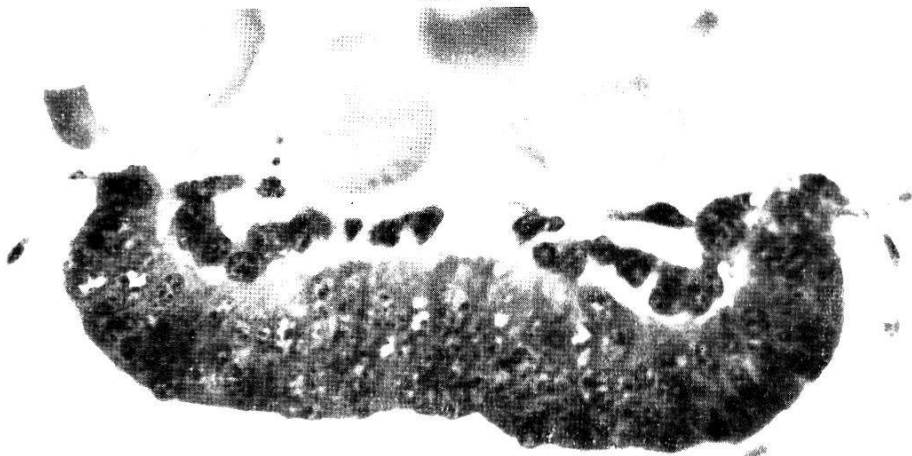
Zur Ausbildung der Körpergrundgestalt führen folgende in jedem einzelnen Segment nacheinander ablaufende Vorgänge, welche zuerst im Präantennal- und zuletzt im hintersten Abdominalsegment in Erscheinung treten.

1. Gliederung des obern Blattes in der Längsachse durch Unterteilung in einzelne Abschnitte.
2. Ablrennung entsprechender Abschnitte im untern Blatt.
3. Ausrichtung der vorerst ungeordneten Zellhaufen des untern Blattes in drei Schichten.
4. Vermehrte Mitosen im Bereiche der zukünftigen Extremitätenanlage bilden deren paarige ektodermale Knospen aus.
5. Durch die Verschiebung nach beiden Seiten der zwei äußern Zellschichten des untern Blattes bleibt dessen innerste als median gelagertes Entoderm zurück. Die lateralen Zellhaufen stellen das Mesoderm dar.
6. Sonderung des Mesoderms in viscerales und somatisches Blatt und damit Ausbildung des Coeloms.

19



20



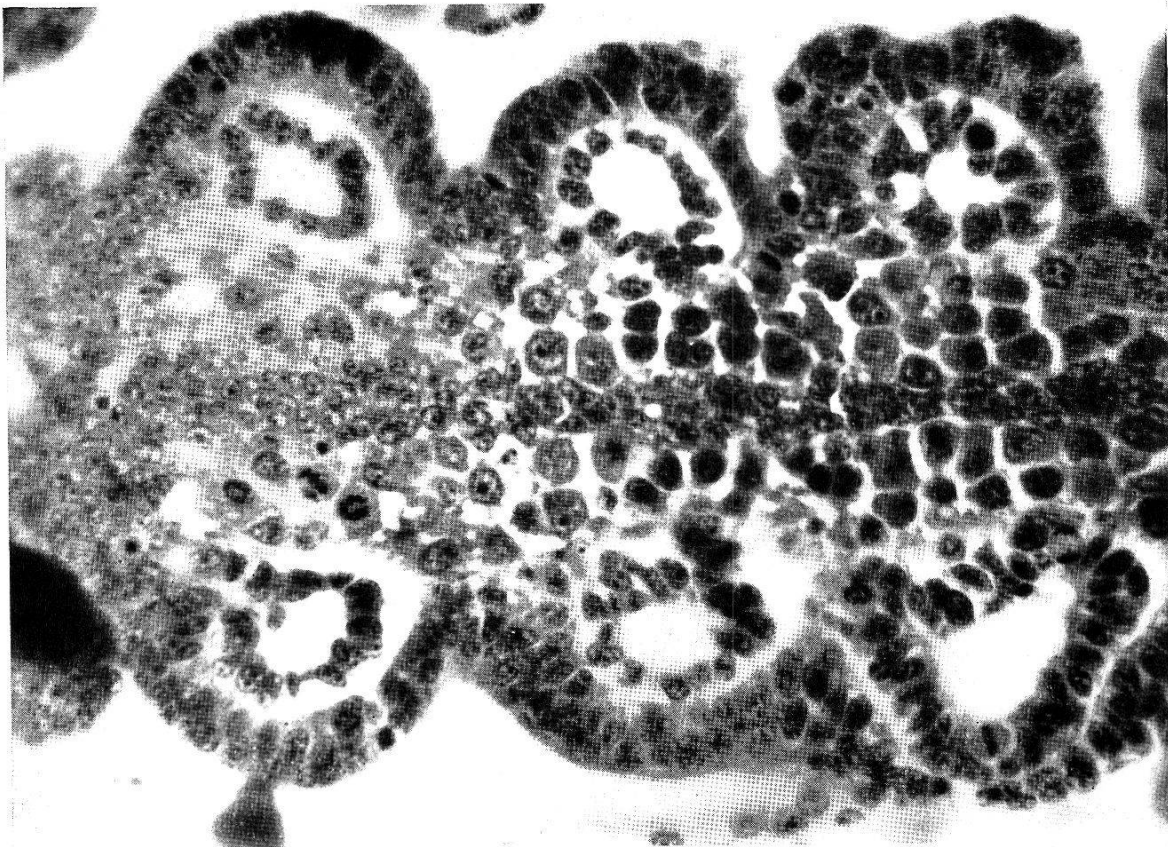
21



Abb. 19. Querschnitt durch das 1. Abdominalsegment eines 22tägigen Embryos. Das Mesoderm steht im Begriffe, nach beiden Seiten verlagert zu werden. Vergr. 1000×.

Abb. 20. Querschnitt durch das 1. Maxillarsegment am 22. Tage. Ausbildung der Coelomepithelien. Zellen des Amnions stark abgeflacht. Vergr. 500×.

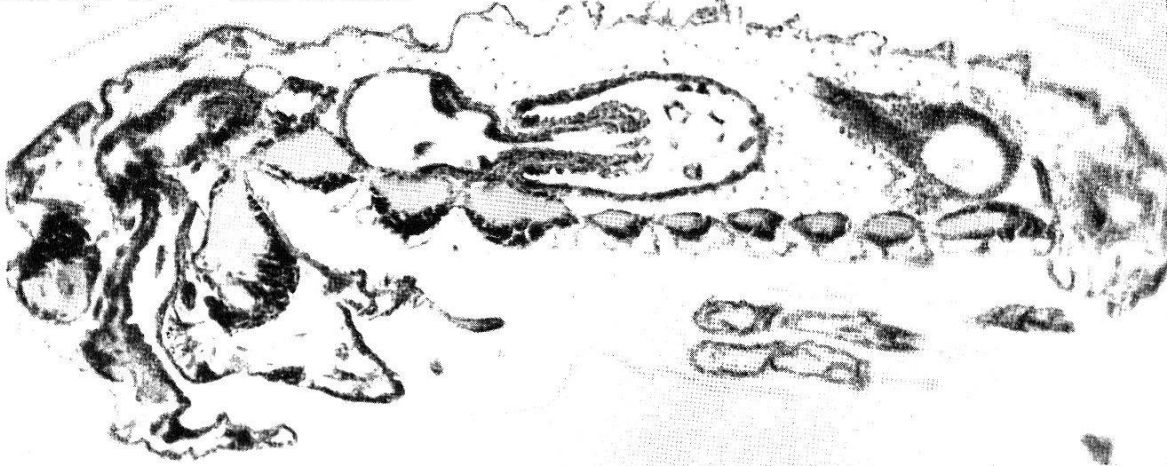
Abb. 21. Para-Sagittalschnitt durch den vollständig segmentierten Keim von *Kaloterme*s. Im umgeklappten Abdomenteil sind die Coelomepithelien deutlich erkennbar. Vergr. 80×.



22



23



24

Abb. 22. Frontalschnitt durch das erste Maxillar- bis erstes Thoracalsegment. In der Mitte ist besonders der zwischen zahlreichen Neuroblasten liegende unveränderte ectodermale Zwischenstreifen zu beachten. Vergr. 500 \times .

Abb. 23. Sagittalschnitt durch einen 23 Tage alten Keim. Links Vorderpol mit dem noch dünnen Epithel des Dorsalorganes. Ganglien noch streng metamer. Verg. 80 \times .

Abb. 24. Sagittalschnitt durch einen Embryo kurz vor dem Schlüpfen. Die Metamerie des Nervensystems ist nun teilweise verwischt. Das letzte Abdominalganglion setzt sich aus den ursprünglich getrennten Ganglien des 7. bis 10. Abdominalmetamers zusammen. Vergr. 80 \times .

7. Differenzierung der innern drei Zellschichten des Ektoderms zwischen den beiden Extremitätenknospen in Neuroblasten.
8. Anordnung dieser Neuroblasten in segmentale Gruppen.

i) *Stadium G spät: Differenzierung des Entoderms, der Coelomepithelien und des Nervensystems.*

Nach der Differenzierung des unteren Blattes verbindet das Entoderm während nur kurzer Zeit die lateralen Mesodermgruppen als einschichtiges Epithel (Abb. 19). Durch das weitere Größenwachstum des Embryos wird es sehr bald in einzelne Zellen aufgelöst, da diese sich, im Gegensatz zu denjenigen der übrigen Keimblätter, nicht vermehren. Im fertig segmentierten Embryo finden sich daher nur wenige kleine Entodermzellen, welche der Innenfläche der Ganglienzellen anliegen. Ihr größerer Teil schmiegt sich dem Mesoderm an der Stelle an, wo sich somatisches und viscerales Blatt gegen die Keimmitte zu vereinigen. Hier finden sich besonders in der hinteren Hälfte eines jeden Segmentes Gruppen von Entodermzellen. Die median gelegenen lösen sich früher als die lateralen vom Ektoderm los und finden sich vom 29. Tage an als spindelförmige Blutbildungszellen im Epineuralsinus. Dieser ist, infolge der Dotterresorption durch die Vitellophagen, zwischen Keim und Dotter entstanden. Die segmentalen Entodermzellen, welche den Coelomsäckchen und dem Ektoderm anliegen, vereinigen sich noch vor der «Ausrollung» zur paarigen Mitteldarmanlage. Diese bildet ein dünnes Epithel beidseitig des Epineuralsinus zwischen dem Dotter und den visceralen Blättern der einzelnen Segmente.

Mit dem Auswachsen der Extremitäten verlängert sich auch das Coelom durch Vergrößerung des somatischen Blattes. Dieses liegt dem Ektoderm eng an und reicht bis in die äußersten Spitzen der Anhänge. Dieser Teil des somatischen Blattes wird im folgenden als distaler Anteil, der dem visceralen Blatte anliegende als proximaler Anteil bezeichnet. Während das Coelom sich mit der Extremität verlängert, beginnen sich seine Epithelien zu differenzieren. Zu Beginn des 26. Tages setzt median im visceralen Blatt des Antennalsegmentes die Sonderung von rundlich hellen Zellen ein. Sie unterscheiden sich von den übrigen vorerst durch die veränderte Gestalt ihrer Kerne. Sie erscheinen feiner granuliert als die des übrigen visceralen Blattes. Da sich das Plasma dieser Zellen zu vermehren beginnt und eine schwammige Struktur annimmt, können sie als zukünftige Fettzellen identifiziert werden. Gleichzeitig werden im distalen Teil des somatischen Blattes keilförmige Muskelbildungszellen abgegliedert. Durch diese Vorgänge

werden die Epithelien nicht so früh wie bei *Chrysopa* (BOCK 1939) aufgelöst, sondern umgeben weiterhin ein abgeschlossenes Coelom.

Die Umwandlung in Muskelbildungszellen schreitet im somatischen Blatt nun auch nach den proximalen Teilen fort. Distal beginnen sie sich zu verlängern und sich zu einzelnen Gruppen zu sondern. Dadurch wird das somatische Blatt in der äußersten Spitze der Extremität in Zellkomplexe aufgelöst. Das viscerele Blatt hingegen bleibt vorerst noch ein zusammenhängendes Epithel. Lateral der Region, welche Fettzellen bildet, liegt es der entodermalen Mitteldarmanlage an. Hier gliedert es vom 29. Tage an spindelförmige Zellen ab, welche sich an der Außenfläche des Entoderms zu einem zusammenhängenden Gewebe vereinigen. Damit wird die paarige Mitteldarmanlage zweischichtig und besteht nun aus einem entodermalen und einem mesodermalen Teil, welcher später die Muskulatur des Mitteldarmes aufbaut.

Bis zur «Ausrollung» wird das somatische Blatt in den Antennen, den Mandibeln und den beiden Maxillenpaaren distal zu Zellkomplexen aufgelöst, während die zweischichtige Mitteldarmanlage die Enden des Stomodäums und des Proctodäums miteinander verbindet. In den Segmenten des Thorax und des Abdomens ist noch ein geschlossenes Coelom vorhanden.

Durch Teilungen entstehen aus den Neuroblasten kleine Ganglienzellen. Diese Umwandlung macht sich Mitte des 26. Tages zuerst bei den inneren Neuroblasten des Präantennal- und Antennalsegmentes bemerkbar. Gleichzeitig wird der ektodermale Zwischenstreifen gänzlich von der dermatogenen Schicht des Ektoderms losgelöst und zwischen den seitlichen Ganglienmassen keilförmig gegen den Epineuralsinus zusammengedrängt. Mit dieser Formwandlung beginnen die Ganglienzellen Fasern zu bilden. Aber auch auf den Zellen des Zwischenstreifens, welche sich lateral ausbreiten, entstehen solche. Bis zur «Ausrollung» sondern die Ganglienzellen große Fasermassen nach innen ab. Die Kommissuren der Ganglien aber liefern die Abkömmlinge des ektodermalen Zwischenstreifens. Vom 26. Tag bis zum 31. Tag schreitet die Differenzierung der ersten Fasern vom Präantennal- bis zum hintersten Abdominalsegment fort. Die Ganglien bleiben aber noch vorerst, mit Ausnahme der vordersten, mit dem dermatogenen Ektoderm in Verbindung.

Als weiteres ektodermales Organ bilden sich die Stigmen. Deren erste Vertiefung macht sich am 28. Tag am lateralen Rand der Extremität des Mesothorax bemerkbar. Sie entsteht direkt oberhalb der Ansatzstelle des Beines. Das letzte Stigmenpaar senkt sich am 30. Tag oberhalb der Anhangsknospen des 8. Abdominalsegmentes ein.

k) *Stadium H: «Ausrollung», Beseitigung der Embryonalhüllen und Bildung des Dorsalorganes.*

Wie bereits oben erwähnt wurde, sind «Ausrollung» und Bildung des Dorsalorganes aufs engste miteinander verknüpft. Mögen diese Vorgänge am lebenden Ei als aktive Bewegungen des Embryos erscheinen, so zeigen die histologischen Untersuchungen, daß sich der Keim dabei vermutlich völlig passiv verhält. Die einzelnen Bewegungsabläufe lassen sich dabei ohne weiteres durch Veränderungen einzelner extraembryonaler Zellgruppen erklären.

Vor der Verwachsungsstelle des Amnions mit der Serosa, welche über den Antennenenden liegt, beginnen sich die Zellen des Amnions und vor allem der Serosa zu kontrahieren. Dadurch werden die Embryonalhüllen verengt. Da der flüssige Eihalt aber nicht komprimierbar ist, entsteht ein starker tangentieller Zug im Amnion und in der Serosa. Deren hinter der Verwachsungsstelle gelegene Teile werden dabei vorerst elastisch gedehnt, wodurch sich der Keim nur wenig gegen den Eihinterpol schiebt. Gleichzeitig strafft sich das Amnion über dem Keim noch mehr. Die Extremitäten des Embryos werden dadurch ganz an den Keim angepreßt. Die Serosazellen in der hintern Eiregion kontrahieren sich immer mehr, bis die Elastizität der Keimhüllen überschritten wird und Amnion und Serosa hinter ihrer Verlötnungsstelle ungefähr über den Mandibeln des Embryos zerreißen. Eine ringförmige Zone des Eiquerschnittes, welche an die Reißstelle anschließt, zeigt nun stark kontrahierte und damit verdickte Serosazellen. Ihre ursprünglich scheibenförmigen Kerne sind von unregelmäßiger Form und liegen viel näher beieinander. Gegen den Eivorderpol zu werden die Abstände der einzelnen Kerne größer und ihre Gestalt flacher, so daß in der vordern Eihälfte noch unveränderte Serosazellen vorhanden sind.

Während der Ausrollung kontrahieren sich nun von hinten nach vorn fortschreitend immer mehr Serosazellen rings um den Eiquerschnitt herum. Die Serosa selbst schrumpft dadurch gegen den Vorderpol zusammen. Da der Keim aber mit dieser verbunden ist, wird er hinter ihr hergezogen. Er gleitet dabei auf der Dotteroberfläche um den Hinterpol herum nach der Dorsalseite des Eies (Abb. 23). Gleichzeitig wird das hinter der Reißstelle liegende Amnion handschuhfingerartig umgestülpt und bildet eine Dotterumhüllung auf der Ventralseite des Eies und damit einen provisorischen Rückenschluß des Embryos.

Nach vollendeter «Ausrollung» sind die meisten Serosazellen stark kontrahiert. Ihr Plasma ist von grobwabiger Struktur, und die Kerne zeigen oft unregelmäßige Gestalt. Der Durchmesser der

einzelnen Zellen übertrifft aber ihre Dicke um ein Mehrfaches, womit hier immer noch ein Plattenepithel besteht. Nur wenige Zellen der Serosa am Vorderpol sind vorerst verändert worden. Diese werden aber später ebenfalls kontrahiert und umgewandelt. Die Serosa bedeckt nun nur noch $\frac{2}{5}$ der gesamten Dotteroberfläche.

Die Extremitätenknospen des 1. Abdominalsegmentes sind während der Ausrollung zu kleinen Anhängen ausgewachsen. Gleichzeitig aber haben sich jene der übrigen Hinterleibsmetamere zurückgebildet. Im Gegensatz zu den andern Extremitäten enthalten die Anhänge des 1. Abdominalsegmentes kein Coelom. In ihrem Innern aber bilden sich Zellen von drüsiger Struktur. Deren Aufgabe ist jedoch unbekannt, und es konnte auch keine Ausscheidung eines Sekretes festgestellt werden.

l) *Stadium I: Rotation des Keimes um 180° , Differenzierung der Zellen des Dorsalorganes.*

Wie weiter oben dargelegt wurde, leiten starke, rhythmische Kontraktionen des Dotter-Entoplasma-Systems die zweite Phase der Keimumlagerung ein. Dabei kontrahieren sich die einzelnen Serosazellen noch stärker und werden bis zur vollendeten Rotation des Keimes um 180° zu hohen, schmalen Palisadenzellen umgewandelt. Die Serosa schrumpft deshalb auf ca. $\frac{1}{10}$ ihrer ursprünglichen Fläche zum Dorsalorgan zusammen.

Der Embryo hat nun seine endgültige Orientierung im Ei. Bis zum Schlüpfen wird diese Lage beibehalten. Der Kopf liegt dem Vorderpol, das Abdomenende dem Hinterpol an. Die Beine sind gegen die ventrale, concave Eiseite gerichtet. Dorsal des Keimes ist noch viel Dotter vorhanden, der in der Kopfregion von einem dicken, einschichtigen Epithel, welches aus den dicht zusammengedrängten Palisadenzellen des Dorsalorganes besteht, umhüllt wird. Dahinter bedeckt das ehemalige Amnion als sehr dünnes, ebenfalls einschichtiges Häutchen den Dotter. Dessen Zellen haben ihre Gestalt während der Keimumlagerungen weitgehend beibehalten und können ohne weiteres an ihrer Form als Amnionzellen erkannt werden.

m) *Stadium K früh: Entstehung der Malpighi'schen Gefäße, Sonderung der Cardioblasten, Bildung von Ober- und Unterschlundganglion, seitliche Umwachsung des Dotters.*

Während der äußerlich stark in Erscheinung tretenden Vorgänge der Keimumlagerungen wandelt sich der Embryo in seinem Innern kaum. Haben dessen Verschiebungen im Ei vor allem Ver-

änderungen in der Struktur der Embryonalhüllen, im besonderen der Serosa, zur Folge, so behält der Keim selbst seine ursprüngliche Form bei und ist Ende des 34. Tages, nach vollendeter Umlagerung, einem Embryo des 30. Tages durchaus ähnlich. Nur Vorder- und Hinterdarm haben sich geringfügig verlängert und berühren nun mit ihren blinden Enden die Mitteldarmanlage. Mit Ausnahme des Dorsalorganes ist die histologische Differenzierung nicht weiter fortgeschritten. Erst mit der Bildung der Malpighischen Gefäße setzt zu Beginn des 35. Tages wiederum eine Organsonderung ein. Sie entstehen nahe dem blinden Ende des Proctodäums, als vorerst vier kleine Knospen des ektodermalen Hinterdarmes. Diese kurzen Ausstülpungen sind sehr englumig und bestehen aus einem ringförmig angeordneten, einschichtigen Epithel, welches sich etwas dunkler anfärbt als die übrigen Gewebe. Bis zum Rückenschluß am 41. Tage wachsen sie zu langen, schlauchartigen Gefäßen aus.

Am lateralsten und zugleich am dorsalsten Rand des Keimes, an dem das äußerste Ektoderm mit dem äußersten Teil des visceralen Blattes zusammenstößt, sondern sich aus diesem nach dem 35. Tag die Cardioblasten. Diese Zellen unterscheiden sich von den übrigen durch ihren etwas größeren Kern und dessen hellere Färbung. Damit sind die wichtigsten Organe entweder bereits in ihrer definitiven Gestalt oder doch als Anlage im Embryo vorhanden. Trotz der mannigfaltigen Differenzierungsprozesse, die der Keim bis zu diesem Stadium durchlaufen hat, bleibt eine strenge Metamerie erhalten. Die Zugehörigkeit der einzelnen Gewebe zu den verschiedenen Keimblättern ist deutlich erkennbar. Der Embryo zeigt somit im wesentlichen immer noch die Anordnung der Körpergrundgestalt. Selbst das Nervensystem, das in seiner Entwicklung bereits weit fortgeschritten ist, steht mit dem übrigen Ektoderm in Verbindung und ist in einzelne, den Segmenten entsprechende Abschnitte aufgeteilt. Die einzige Ausnahme bildet hier die Mitteldarmanlage, die keine Metamerie mehr erkennen läßt und deren ento- und mesodermaler Anteil zu einer Einheit vereinigt sind.

Kurz vor und während der seitlichen Umwachsung des Dotters werden diese Verhältnisse zum Teil aufgegeben, zum andern Teil aber bleiben sie weiterhin erhalten. Mit der Resorption des Dotters im Innern des Dorsalorganes und dessen nachfolgender Rückbildung entsteht aus den ersten sechs Segmenten die Kopfkapsel. Dieser Vorgang widerspiegelt sich äußerlich in der starken Verkürzung der vor dem Thorax gelegenen Region des Embryos und der Verschiebung des zweiten Maxillenpaares nach median und nach vorne zwischen die ersten Maxillen. Gleichzeitig erfährt das

Nervensystem des Kopfes seine endgültige Ausgestaltung. Die Ganglien des Präantennal- und des Antennalsegmentes vereinigen sich zum großen Komplex des Oberschlundganglions (Abb. 24), das in seinem Innern eine zusammenhängende Fasermasse ausbildet. Die Ganglien der drei Kiefersegmente verschmelzen zum vorerst langgezogenen Unterschlundganglion, welches später kugelförmig wird (Abb. 24).

Das viscerele Blatt, welches nunmehr nur noch aus wenigen undifferenzierten Zellen besteht, die zwischen Cardioblasten einerseits und Fettkörper, bzw. Mitteldarmanlage anderseits, liegen, bleibt weiterhin segmental geordnet. Gleichzeitig mit dem dorsalen Wachstum des Ektoderms gliedert es weitere Fettzellen ab. Der Fettkörper wird daher den Dotter streng metamer umfassend aufgebaut, was auch am lebenden Keim an der hellen Streifung des Abdomens erkennbar ist. Die paarige Mitteldarmanlage verwächst median zu einem geschlossenen, einheitlichen Epithel, das nun die gesamte ventrale Dotteroberfläche bedeckt. Ihre lateralen Ränder breiten sich nach den Seiten und dorsalwärts aus und beginnen zusammen mit den äußern Keimteilen den gesamten Dotter zu umfassen.

Mit der vollständigen Resorption des Dotters im Innern des Dorsalorganes schrumpft dieses zusammen, womit am 38. Tag seine endgültige Rückbildung einsetzt. Die grobwabige Struktur der einzelnen Zellen verschwindet. Anschließend werden die Zellgrenzen aufgelöst, und es entsteht ein homogener, halbkugeligter Plasmakomplex mit zahlreichen, peripher gelagerten Kernen. Diese verlieren ihre regelmäßige, eiförmige Gestalt und schrumpfen zu eckigen und kantigen Gebilden zusammen. Bald werden auch die feinen Chromatinstrukturen des Kernes aufgelöst. Wohl bleiben vorerst die Umrisse der Nuclei noch erhalten, doch in ihrem Innern bilden sich große, stark färbbare Tropfen von Chromatin, die regellos verteilt und von verschiedener Größe sind. Mit dem Rückenschluß wird überhaupt jegliche Struktur des Dorsalorganes aufgelöst. An dieses erinnern nun nur noch einige chromatinhaltige Partikelchen, die im Keiminnern eingeschlossen werden.

n) *Stadium K spät: Rückenschluß, Bildung des Herzschauches, endgültige Ausgestaltung des Darmkanals und des Nervensystems, Entwicklung der Muskulatur.*

Bis zum 40. Tag umwachsen die Keimränder den Dotter vollständig und vereinigen sich auf dessen dorsaler Oberseite. Damit ist der Rückenschluß vollzogen, und der Embryo gleicht nun in seinem Äußern der schlüpfenden Larve. Er unterscheidet sich von

dieser nur noch durch das umgeklappte Abdomenenende. Durch den Rückenschluß werden die peripher und paarig angelegten Cardioblastengruppen in der Medianen der Dorsalseite miteinander verschmolzen. Diese nun zusammenhängende Zellgruppe liefert den Herzschnlauch. Er entsteht am 41. Tag als häutiges, im Abdomen erweitertes Rohr. Bereits am folgenden Tag können bei lebenden Embryonen die ersten Herzkontraktionen beobachtet werden. Deshalb wird das Herz an jenen viel deutlicher sichtbar als an histologischen Schnitten.

Bis zum Schlüpfen erfahren die meisten Organe ihre definitive Ausgestaltung. So wird das Suboesophagealganglion weiter verkürzt und verdickt (Abb. 24). Es wandelt sich auf diese Weise bis Ende des 42. Tages zu einem beinahe kugelförmigen Nervenknotten. An diesem ist die Gliederung in die ursprünglichen drei Ganglienpaare vollständig verschwunden. Selbst die Fasermasse verliert ihre Gruppierung in drei Teile. Nur die abgehenden Nervenpaare der Mandibeln und der beiden Maxillen lassen noch die Herkunft des Unterschlundganglions erkennen. Am 43. Tag vereinigen sich die Ganglienpaare des Metathorax und des ersten Abdominalsegmentes. Auch hier verschmelzen diese zu einem vollkommen neuen, im hintersten Thoraxsegment gelegenen Nervenknotten, der keineswegs mehr die ursprüngliche Gliederung erkennen läßt. Ende des 43. Tages beginnt sich das umgefaltete Abdomenenende zu verkürzen, was seine Streckung zur Folge hat. Damit wandelt sich auch das Nervensystem der von diesem Vorgang erfaßten vier hintersten Segmente. Zuerst erfolgt der Zusammenschluß der Ganglienpaare des 9. und 10. Abdominalmetamers. Mit diesem neu entstandenen Knoten verschmelzen am folgenden Tag auch noch die Ganglien des 7. und 8. Hinterleibsegmentes. Das hinterste Ganglienpaar der schlüpfreifen Larve entsteht somit durch die Vereinigung der vier letzten Abdominalganglien.

Lange vor der Vollendung der embryonalen Entwicklung erlangt das Nervensystem seine definitive Ausgestaltung (vgl. Abb. 24). Der 45 Tage alte Keim zeigt folgenden Aufbau. In der Kopfkapsel liegt ein mächtiges Supraoesophagealganglion, bestehend aus dem sehr großen Protocerebrum, hervorgegangen aus den Neuroblasten des Präantennalsegmentes und des davor gelegenen Ektoderms, und den kleinern Deuto- und Tritocerebrum, welche beiderseits den Oesophag umfassen und aus dem Ektoderm des Antennal- und Interkalarsegmentes entstanden sind. Das Tritocerebrum geht über in die dicken Schlundkonnektiven, welche ihrerseits in das ebenfalls stark entwickelte Suboesophagealganglion von nahezu kugelförmiger Gestalt einmünden. An dieses schließen die drei thoracalen Ganglienpaare an. Deren hinterstes

ist etwas länger als die beiden vordern, da es aus den Ganglienpaaren des Metathorax und des 1. Abdominalsegmentes hervorgegangen ist. Der Hinterleib enthält sechs Ganglienpaare, wobei das hinterste die übrigen an Größe um das Doppelte übertrifft. Es sind dies die Abdominalganglien 2—6 und die zu einem Komplex vereinigten Knoten 7—10. Dem Pharynx, bzw. Oesophag, liegen dorsal zwei weitere kleine und unpaare Ganglien an. Das erste, das Frontalganglion, liegt nahe der Mundöffnung und ist etwas größer als das zweite, das Hypocerebralganglion, welches weiter oben am Oesophag liegt. Beide sind aus dem Ektoderm des Vorderdarmes entstanden. Mit seiner endgültigen Ausgestaltung löst sich das Nervensystem von der Hypodermis.

Die Definitiventwicklung des Darmtractus ist nach dem Rückenschluß vorerst durch starkes Längenwachstum von Stomodäum und Proctodäum gekennzeichnet. Der Vorderdarm wächst weit in den von Mitteldarmepithel umschlossenen Dotter hinein. Dadurch wird der Mitteldarm eingestülpt und umhüllt so, einer Doppelmanschette gleich, einen Teil des Vorderdarmes (Abb. 24). Dessen blindes Ende wandelt sich in ein feines Epithel um, das als dünne Membran das Stomodäum gegen den Mitteldarm abschließt. Jenes reicht nun bis zur Mitte des Metathorax. Während das Stomodäum weiterhin ein gestrecktes Rohr bleibt, beginnt sich das Proctodäum als Folge seines Längenwachstums in Schleifen zu legen. Sein blindes Ende wird ebenfalls zur dünnen Abschlußmembran gegen den Mitteldarm. Am 43. Tag wird sowohl im Vorder- als auch im Hinterdarm die erste Längsfaltung des inneren Epithels sichtbar. Gleichzeitig erweitert sich der mittlere Teil des Stomodäums zum zukünftigen Kropf und bleibt ohne Falten. Dessen gleichzeitige vergrößert die hinterste Partie des Proctodäums ihren Querschnitt und wird zum Rectum. Der übrige Hinterdarm vermehrt bis zum Schlüpfen seine zahlreichen Windungen und bildet das Colon aus. Der Mitteldarm erfährt nur kleine Veränderungen und dürfte wohl postembryonal seine endgültige Differenzierung erfahren. Mit fortschreitender Dotterresorption verengert sich sein Querschnitt unter gleichzeitiger Verdickung der ihn aufbauenden Epithelien. Bei der schlüpfenden Larve aber finden sich immer noch Dotterreste im Innern dieses wenig entwickelten Organes. Dazwischen liegen zahlreiche Vitellophagen, welche sämtliche Stadien der Auflösung zeigen. Sie werden vermutlich vom Mitteldarmepithel resorbiert.

Die ersten Gruppierungen von Muskelbildungszellen werden schon vor dem Rückenschluß sichtbar. Im Kopf werden sie hauptsächlich zu dorsoventralen Bündeln geordnet. Daneben findet sich im übrigen Keim zu diesem Zeitpunkt bereits die erste ventrale

Längsmuskulatur. Sie ist zwar noch spärlich und liegt beidseits der Ganglienkette. Diese ersten Muskelbündel werden zwischen der vordern und der hintern Grenze je eines Metamers ausgebildet. Nach dem 40. Tag entstehen aber über den segmental angeordneten Bündeln längere Muskelzüge. In der Kopfkapsel entwickelt sich die Dorsoventralmuskulatur weiter und füllt bis zu ihrer endgültigen Ausgestaltung am 45. Tag beinahe das gesamte Innere des Kopfes aus. Mit dem Rückenschluß setzt auch die weitere Gruppierung der Dorsoventralmuskulatur in Thorax und Abdomen ein. An den Segmentgrenzen werden lateral Bündelpaare angelegt, welche sich von unten nach oben durch das Körperinnere hinziehen. Ein weiteres entsteht in der Mitte eines jeden Metamers. Von der dorsalen Längsmuskulatur entstehen wiederum die sich nur über ein Segment erstreckenden Bündel zuerst, und zwar am Ende des 41. Tages. Bereits am 42. Tag wird relativ früh die erste Querstreifung der Skelettmuskulatur erkennbar. Kurze Zeit später wird am lebenden Embryo durch seine Eigenbewegungen deren Funktionsfähigkeit augenfällig. Von der Eingeweidemuskulatur wird die des Pharynx zuerst gebildet. Schon am 43. Tag verbinden zahlreiche radiale Muskelbündel diesen mit der Kopfkapsel und dem Tentorium. Die Eigenbeweglichkeit des Embryos erhöht sich in den folgenden Tagen zusehends, bis am 54. Tag der Schlüpfakt erfolgt.

III. Übersicht über den Ablauf der Embryonalentwicklungen bei 26° C.

a) Zeittafel für *Kalotermes flavicollis*.

- 0 Stunden: Eikern, umgeben von Hofplasma, liegt in der Mitte des frischgelegten Eies. Auf der Ventralseite bei 50% der Eilänge zwei Polkörperchen.
- 24 Stunden: Teilung von Eikern und Hofplasma in zwei Furchungsenergiden.
- 36 Stunden: 8 Kernstadium, 6 Energiden in der hinteren Eihälfte und nur 2 in der vordern.
- 47 Stunden: 64 Energiden nahe der Dotteroberfläche über ganzes Ei verteilt. Synchrone Teilungen werden nun heterochron.
- 48 Stunden: Im hintern Eidrittel zahlreiche Kernspindeln, im übrigen Ei nur Ruhekerne.
- 72 Stunden: 7. Teilungsschritt vollendet; 116 Energiden haben die Dotteroberfläche erreicht, 12 sind im Eiinnern

zurückgeblieben. Bereits mehr Kerne am Hinterpol als am Vorderpol.

96 Stunden: 8. Teilungsschritt abgeschlossen, im Eiinnern noch 9 Energiden, die sich von den übrigen morphologisch nicht unterscheiden.

6. Tag: Keimanlage als zusammenhängendes Syncytium auf Eidorsalseite zwischen 0 und 13⁰/₁₀₀ der Eilänge gebildet. Extraembryonale Energiden stehen noch nicht miteinander in Verbindung.

7. Tag: Erste Zellstrukturen in der Keimanlage. Zellen des extraembryonalen Blastoderms deutlich flacher als diejenigen des Keimstreifs. Erste Vitellophagen haben Keimscheibe unterlagert.

8. Tag: Entstehung des untern Blattes durch Epibolie. Dieses gliedert von seinem Rand weitere Vitellophagen ab. Bildung eines zusammenhängenden extraembryonalen Blastoderms.

9. Tag: Amnionfaltung, Stadium der kugelförmigen Keimblase.

10.—12. Tag: Verschiebung der Keimblase zum Hinterpol oder sogar um diesen herum auf Eiventralseite; allseitige Vergrößerung ihres Durchmessers.

13.—15. Tag: Auswachsen der Keimblase zum Keimstreif, welcher sich nun von 0—15⁰/₁₀₀ der Eilänge erstreckt.

16. Tag: Beginnende Segmentierung des Keimstreifs.

17. Tag: Präantennal-, Antennal-, Intercalar- und Mandibularsegment sind abgegliedert; Einsenkung des Stomodäums.

21. Tag: Kopf- und Thoraxregion in 9 Segmente metamerisiert. Keim bedeckt Eiventralseite zwischen 0 und 60⁰/₁₀₀ der Länge. Hinterstes Viertel des Keimes ist unsegmentiert.

22. Tag: Abgliederung des 1. Abdominalsegmentes. Bildung des Coeloms im Antennalsegment. Erste Sonderung von Neuroblasten im Präantennal- und Antennalmetamer.

23. Tag: 4 Abdominalsegmente, beginnende Caudalkrümmung im ungegliederten Abdomenende, wodurch dieses in den Dotter eindringt. Mesoderm bis zum 1. Abdominalmetamer segmentiert.

24. Tag: 5 Abdominalmetamere, Einsenkung des Proctodäums im umgeklappten Teil des Hinterleibes.

25. Tag: Keimstreif vollständig metamer. Proctodäum reicht bis zum 6. Abdominalsegment. Anhänge von Kopf

- und Thorax schon beträchtlich lang und gut ausgebildet. Innenseiten der 1. und 2. Maxillen tragen je zwei blasenartige Knospen. Extremitätenanlagen bis zum 6. Abdominalsegment.
26. Tag: Erste Differenzierung von Fettzellen aus dem visceralen und von Myoblasten aus dem somatischen Blatt des Antennalsegmentes. Erstes Auswachsen der Neuronen, Entstehung der Fasersubstanz im Nervensystem.
28. Tag: Beginnende Sonderung von Blutbildungszellen aus dem Entoderm. Laterale Teile des visceralen Blattes gliedern Zellen der spätern Mitteldarmmuskulatur ab.
30. Tag: Deutliche Dreiteiligkeit der zwei Maxillenpaare, deren mittlerer Ast schon relativ lang und nach hinten gebogen ist. Erste Stigmen schon tief im Ektoderm eingesenkt.
31. Tag: «Ausrollung»; Keim gleitet auf Dotteroberfläche um Hinterpol auf Eidorsalseite. Serosa schrumpft zum Dorsalorgan zusammen. Provisorischer Rückenschluß durch das Amnion.
- 32.—34. Tag: Starke rhythmische Kontraktionen des Dorsalorganes, dessen flache Zellen sich in ein Palisadenepithel umwandeln.
34. Tag: Rotation des Embryos um 180° um die Eilängsachse. Dieser hat nun seine endgültige Lage im Ei, welche bis zum Schlüpfen beibehalten wird.
35. Tag: Anlage der Malpighi'schen Gefäße als vier Knospen des ektodermalen Anteils am blinden Ende des Proctodäums. Sonderung der Cardioblasten am lateralen Rand des visceralen Blattes. Seitliche Umwachsung des Dotters.
38. Tag: Beginn der endgültigen Rückbildung des Dorsalorganes.
40. Tag: Rückenschluß.
41. Tag: Ausbildung des Herzschlauches.
42. Tag: Erste Herzkontraktionen werden am lebenden Embryo sichtbar. Ober- und Unterschlundganglion zeigen ihre definitive Gestalt und sind zu einem einheitlichen Komplex vereinigt. In der Skelettmuskulatur wird Querstreifung sichtbar.
43. Tag: Verschmelzung der Ganglienpaare des Metathorax und des 1. Abdominalsegmentes. Beginnende Ver-

kürzung und Streckung des Hinterleibsendes. Erste Längsfalten im Vorder- und Hinterdarm.

- 44. Tag: Die letzten vier Ganglienpaare des Abdomens verschmelzen zu einem großen, einheitlichen Nervenknoten.
- 48. Tag: Endgültige Ausgestaltung der Anhänge der Kiefersegmente ist abgeschlossen. Erhöhte Eigenbeweglichkeit des Embryos.
- 54. Tag: Schlüpfen der Larve.

b) Zeittafel für Zootermopsis nevadensis.

- 2½ Tage: Keimanlage.
- 3½ Tage: Bildung des untern Blattes.
 - 4. Tag: Amnionfaltung vollendet, Stadium der Keimblase.
 - 8. Tag: Keimstreif noch unsegmentiert über den Eihinterpol gewölbt.
 - 9. Tag: Beginn der Segmentierung des Keimstreifes.
 - 10. Tag: Kopf- und Thoraxregion vollständig metamerisiert. Antennenknospen sichtbar. Einsenkung des Stomodäums.
 - 11. Tag: Abgliederung des 1. Abdominalsegmentes.
 - 12. Tag: 4 Abdominalsegmente, Caudalkrümmung, Einsenkung des Proctodäums.
 - 14. Tag: Keimstreif vollständig segmentiert.
 - 15. Tag: «Ausrollung», Bildung des Dorsalorganes.
 - 18. Tag: Rotation des Keimes von 180° um die Eilängsachse.
 - 23. Tag: Dorsalorgan vollständig zurückgebildet.
 - 24. Tag: Rückenschluß.
 - 25. Tag: Erste Kontraktionen des Herzschauches werden sichtbar. Beginnende Eigenbeweglichkeit.
 - 27. Tag: Die ganze Oberfläche des Embryos ist mit großen braunen Borsten bedeckt. Tarsenklauen sind ebenfalls pigmentiert.
 - 28. Tag: Schlüpfen der Larve.

IV. Diverse Beobachtungen und ergänzende Feststellungen zur Termiten-Embryologie.

a) Temperaturabhängigkeit der Entwicklung.

Zur Abklärung der Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung dienten Eier von *Zootermopsis nevadensis*. Die Gründe für deren Wahl und ihre Bevorzugung gegenüber der an sich

schon nur in Gruppen haltbaren (s. S. 198) *Kalotermes flavicollis* sind verschiedenartig. So dürfte *Zootermopsis* eher den Normalfall der Termitenentwicklung darstellen. Die Untersuchungen von KNOWER (1900), HOLMGREN (1909) und STRINDBERG (1913) an drei weiteren Termitenarten der Familie *Eutermes* (Nasutitermitinae) zeigen nämlich analoge Entwicklungsvorgänge und ähnliche Lageverhältnisse des Embryos im Eiinnern wie *Zootermopsis*, nur daß die Rotation des Keimes von 180° um die Eilängsachse nicht beschrieben wird. *Zootermopsis* hat im Gegensatz zu *Kalotermes* den Vorteil, daß sie sich in vitro aufziehen läßt. Zudem ist das Chorion vollkommen durchsichtig und erlaubt eine tägliche, wenn nötig sogar eine ununterbrochene Beobachtung unter Wasser, ohne jegliche Beeinträchtigung des Eiinhaltes. So ist es möglich, immer dieselben Eier in ihrer Entwicklung von der Ablage bis zum Schlüpfen zu verfolgen. Dies ist wichtig, weil so individuelle zeitliche Differenzen innerhalb der einzelnen Stadien festgestellt und gewisse Fehlschlüsse vermieden werden können. Ein weiterer Grund zur Wahl von *Zootermopsis* liegt in der relativ weiten geographischen Verbreitung, welche diese Art in der neuen Welt aufweist. Sie reicht vom 30° — 50° Breitengrad und im Norden bis zu einer Höhe von 1500 m ü. M. (CASTLE 1946), während sich das natürliche Vorkommen von *Kalotermes flavicollis* nur auf die Küstengebiete des Mittelmeeres mit ihrem gemäßigten Klima beschränkt. So war im vornherein bei der an beträchtliche klimatische Schwankungen angepaßten *Zootermopsis* eine große Temperaturmarge zu erwarten, in welcher noch Embryonalentwicklung möglich ist. Nicht zuletzt aber gab ihre gegenüber *Kalotermes* bedeutend größere Fruchtbarkeit den Ausschlag zu ihrer Verwendung für diese Versuche.

Die Temperaturen, bei denen die Eier aufgezogen wurden, variierten zwischen $19^\circ \pm 1^\circ \text{C}$ und $30^\circ \pm 1^\circ \text{C}$. Das Temperaturmaximum, welches eine normale Eientwicklung gerade noch ermöglicht, liegt ungefähr bei 30°C , wobei aber bereits 60% der Eier unentwickelt bleiben oder in sehr frühen Stadien absterben. Bei einer Steigerung der Temperatur auf $31^\circ \pm 1^\circ \text{C}$ unterblieb in den Eiern jegliche Keimbildung. Das Temperaturminimum der Embryonalentwicklung konnte nicht ermittelt werden, da es aus technischen Gründen nicht möglich war, $19^\circ \pm 1^\circ \text{C}$ zu unterschreiten. Immerhin dürfte diese Temperatur nahe beim Minimum liegen, ergab sie doch nur noch bei rund 50% der Eier eine normale Keimentwicklung, bei den übrigen unterblieb sie oder wurde sehr früh abgebrochen. Das Entwicklungsoptimum dürfte zwischen 23° und 26°C liegen, da bei diesen Temperaturen nahezu alle Eier schlüpften. Die Ergebnisse über die Untersuchung der

TABELLE I.

Temperaturabhängigkeit der Embryonalentwicklung von *Zootermopsis nevadensis*. Sämtliche Zeitangaben in Tagen.

Erreichtes Entwicklungs-Stadium	bei Temperaturen:				
	$19^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$	$23^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$	$26^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$	$30^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$	
Keimanlage gebildet nach	3,5	3	2,5	2,5	Tagen
Unteres Blatt vorhanden nach	5	4	3,5	3,5	Tagen
Amnionfaltung, Keim- blase nach	6,5	4,5	4	4	Tagen
Keimstreif doppelt so lang wie Keimblase nach	11	8,5	7,5	7	Tagen
Beginnende Caudalkrümmung nach	16	13	12	10,5	Tagen
Fertig segmentiert nach	18,5	15	13	11,5	Tagen
Ausrollung nach	21,5	18	16	14	Tagen
Dorsalorgan in seiner stärksten Ausbildung nach	23	19	17	15	Tagen
Rückenschluß nach	27	23	21	18,5	Tagen
Schlüpfen nach	40,5	32	28,5	26,5	Tagen

Temperaturabhängigkeit der Entwicklung sind in Tabelle I zusammengestellt. Sämtliche Angaben fußen auf Durchschnittswerten, die an mindestens 30 verschiedenen in vitro aufgezogenen Embryonen gewonnen wurden.

Die Embryonalentwicklung von *Zootermopsis nevadensis* ist, verglichen mit andern Termitenarten der gemäßigten Zone, außerordentlich kurz. So erstreckt sich diese für *Kaloterme flavicollis*, wie erwähnt, über 54 Tage bei 26° C ¹ (vgl. S. 241 und GEIGY und STRIEBEL 1959); für *Kaloterme minor* über 60—70 Tage bei 21° C ; für *Zootermopsis angusticollis* über 44—88 Tage, im Mittel 56 Tage; für *Reticulitermes hesperus* über 30—90 Tage, im Mittel 56 Tage, und für *Reticulitermes lucifugus* über ungefähr dieselbe Zeitspanne (alle Angaben n. GRASSÉ 1949), während CASTLE 1946 für *Zootermopsis nevadensis* 48—60, im Mittel 54 Tage angibt. Dies stimmt mit unsern Beobachtungen keineswegs überein, dauert es doch für diese Art bis zum Schlüpfen bei $19^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{ C}$

¹ Sie variiert übrigens für diese Art bei 26° C zwischen 51 und 60 Tagen und ist bedeutend länger als dies TOTH 1943 angibt; dieser Autor spricht von drei Wochen, bei einem angeblichen Temperaturoptimum von 30° C .

TABELLE II.

Zeitlicher Vergleich der Embryonalentwicklung von *Kaloterme flavicollis* und *Zootermopsis nevadensis*.

Stadium:	<i>Kaloterme</i>		<i>Zootermopsis</i>	
	Tage	%	Tage	%
Keimanlage	5	9,3	2,5	8,3
Bildung des untern Blattes	7	13	3,5	12,3
Keimstreif doppelt so lang wie Keimblase	15	27,8	7,5	26,3
Beginn der Caudalkrümmung	23	42,5	12	42
Fertig segmentiert	26	48	13	45,6
Ausrollung	31	57,3	16	56
Rotation um 180°	34	63	17	59,5
Rückenschluß	40	74	21	73,5
Schlüpfen	54	100	28,5	100

im Mittel 40,5 Tage und bei $30^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C nur 26,5 Tage. Eine so kurze Entwicklungsdauer ist nur noch bei der tropischen Termitenart *Coptotermes formosanus* mit 24—32 Tagen bekannt (GRASSÉ 1949). Leider fehlen hier Angaben über die Temperatur; sie dürfte aber bei $26\text{—}30^{\circ}$ C liegen.

Die beiden untersuchten Termitenarten *Zootermopsis nevadensis* und *Kaloterme flavicollis* stellen somit in bezug auf die Dauer ihrer Embryonalentwicklung zwei Extreme dar, 28,5 und 54 Tage bei 26° C.

Diese beträchtlichen zeitlichen Differenzen veranlassen uns zu einer Gegenüberstellung von *Kaloterme* und *Zootermopsis*, wobei abzuklären ist, ob nur einzelne Stadien verschieden rasch durchlaufen werden, oder ob sich der Unterschied über den ganzen Entwicklungsprozeß erstreckt. Dies zeigt Tab. II, deren erste Kolonne das betreffende Stadium charakterisiert, während die zweite und vierte Kolonne den absoluten Zeitbedarf in Tagen, die dritte und fünfte die Gesamtdauer in Prozenten wiedergeben. Aus diesem Vergleich geht hervor, daß sich die Embryogenese bei beiden Arten, trotz kleiner morphologischer Unterschiede, im gleichen Gesamtrhythmus abwickelt, wobei bei *Zootermopsis* jedes einzelne Stadium nahezu doppelt so rasch durchlaufen wird als bei *Kaloterme*. Auch gewisse Besonderheiten im Entwicklungsgang der

einen oder andern Art ändern nichts an dieser Tatsache, so z. B. hat die Verschiebung der Keimblase, welche bei *Kalotermes* nach der Amnionfaltung erfolgt und bei *Zootermopsis* nicht vorhanden ist, keine Verzögerung der Entwicklung zur Folge.

b) *Charakterisierung des Eityps der Termiten.*

Die Embryonalentwicklung der Termiten weist in extremer Form manche Merkmale auf, die nach WEBER (1954) für den hemimetabolen Eityp zutreffen; gewisse derselben fehlen allerdings gänzlich oder sind nur schwach ausgebildet.

Das außerordentlich plasmaarme Ei zeigt keine wahrnehmbaren besonderen Plasmastrukturen. Es zeichnet sich durch großen Dotterreichtum aus. Das *Furchungszentrum*, welches mit der Lage des befruchteten Eikerns identisch ist, liegt nahezu in der Mitte des Eiquerschnittes bei 50% der Eilänge. Die Vorkeimanlage macht sich in der Region des Hinterpols durch vermehrte Zuwanderung der Furchungsenergiden frühzeitig bemerkbar, doch ist sie nicht besonders ausgeprägt und auch nicht paarig angelegt, wie dies dem hemimetabolen Typ entsprechen würde (Abb. 25). Die Kernansammlung am Hinterpol wird durch periphere Dotterströmungen zwischen 0 und 13% der Eilänge zur Keimanlage zusammengeschart. Sie sondert sich durch Epibolie in ein unteres und oberes Blatt, in das Ekto- und das Mesentoderm. Die Stelle dieser Gestaltungstendenz liegt bei 8% der Eilänge und markiert die Lage des Differenzierungszentrums (SEIDEL 1934, SCHNETTER 1934). Im späteren Keimstreif entfällt es auf dessen vorderste Region.

Durch Umfaltung des hintern Randes der Keimscheibe auf der Dotteroberfläche entsteht das Amnion. Der Keim läßt eine eigentliche Einrollung, wie sie sonst für die Hemimetabolen typisch ist, vermissen und bleibt superficiell gelagert. Die so entstandene kugelige Keimblase läßt vorerst keine vornhinten Polarität erkennen. Diese wird erst mit dem Auswachsen zum Keimstreif sichtbar, der vorne zwei Kopflappen ausbildet. Die Embryonalentwicklung der Termiten repräsentiert somit unter den hemimetabolen Insekten eine spezielle Form des extremen Kurzkeimtyps. Dieser ergänzt sich allmählich durch Längenwachstum, wobei eine ausgeprägte Segmentbildungszone fehlt. Nach Erreichen einer gewissen Länge gliedern sich im vordern Teil des Keimstreifs die Kopfsegmente ab. Hierauf wächst der nicht metamerisierte, relativ lange hintere Teil weiter, wonach die nächsten Segmente des Thorax und Abdomens entstehen. Bis zur endgültigen Gliederung zur Körpergrundgestalt besteht der Keim aus einem segmentierten vordern und einem nicht metameren, relativ langen hintern Teil.

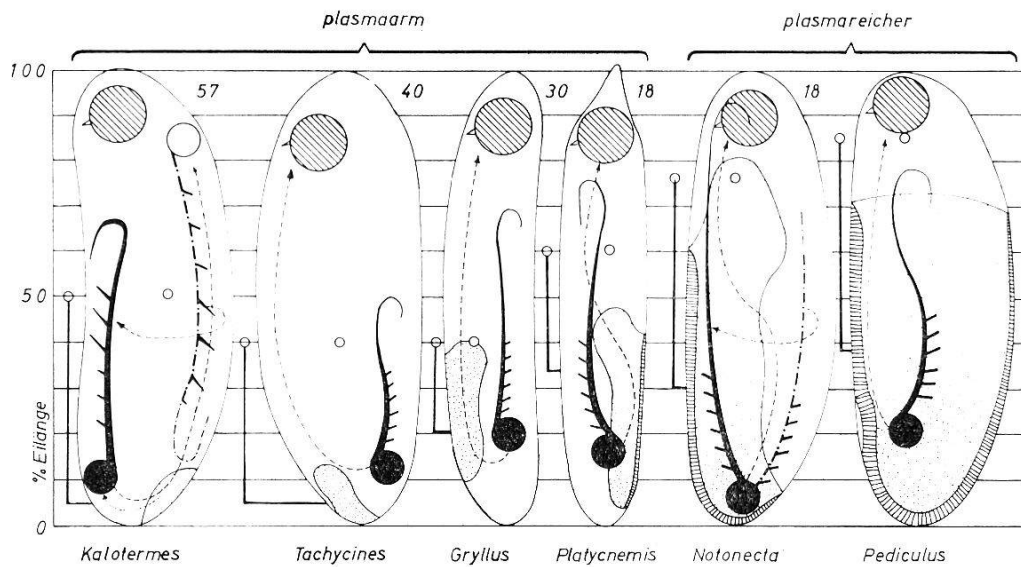
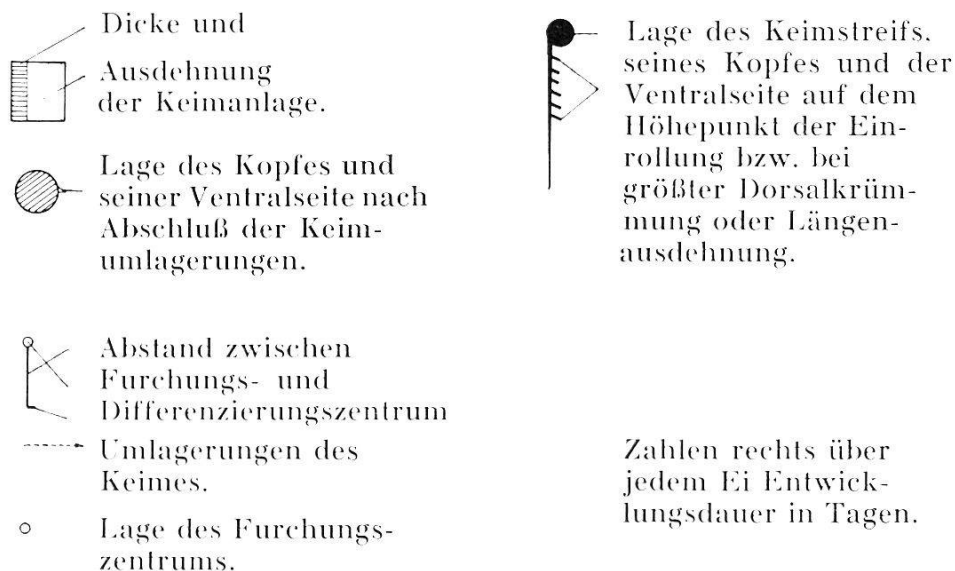


Abb. 25. Schematische Darstellung einiger hemimetaboler Eitypen (verändert und ergänzt nach WEBER, 1954).



Trotz fehlender Einrollung, die wiederum für den Kurzkeim typisch wäre, führt der Embryo im Eiinnern Umlagerungen aus, welche in zwei Phasen zerfallen. Deren erste entspricht der Ausrollung des invaginierten oder immersen Typs, während die zweite eine Rotation von 180° um die Eilängsachse darstellt.

c) *Versuch einer Einordnung des Termitenkeimes unter die Eitypen der übrigen hemimetabolen Insekten.*

Die Einordnung des Termitenkeimes unter die Eitypen der Hemimetabolen, wie sie im Schema von WEBER 1954 Fig. 21 dargestellt werden, bietet mancherlei Schwierigkeiten (Abb. 25). Eine erste besteht in der speziellen Art der Amnionfaltung, welche bei

den Termiten sehr früh und vollkommen an der Dotteroberfläche abläuft. Dadurch entsteht eine superficielle, unpolare Keimblase mit einem mehrschichtigen Amnion. Diese erinnert stark an den ebenfalls unpolaren, aber mehr scheibenförmigen Keim der Plekopteren, welcher jedoch in den Dotter invaginiert. Normalerweise finden sich oberflächlich gelagerte Embryonen nur bei den holometabolen Langkeimen und nur zur Ausnahme auch bei den hemimetabolen Ordnungen der Blattaria (*Blatta germanica* CHOLODKOWSKY 1891 und WHEELER 1889) und der Dermapteren (*Forficula* HEYMONS 1893). Aber auch bei diesen handelt es sich um lange bis sehr lange (*Forficula*) Kopf-Rumpf-Keime ohne ausgeprägte Umlagerungen. Daneben finden sich aber auch bei den Blattarien invaginierte Keimtypen (z. B. *Periplaneta orientalis* HEYMONS 1895 und 1905). Die superficielle Lage des Keimes ist also nicht ein gemeinsames Merkmal der Überordnung der Blattoiden, sondern kommt nur bei den Isopteren und einzelnen Schabenarten vor. Ob dies auch für die Mantiden zutrifft, läßt sich an Hand der Arbeit von GIARDINA 1897 nicht feststellen. Der Termitenembryo ist somit unseres Wissens der einzige Kurzkeimtyp, der keine Einrollung oder Einsenkung in den Dotter zeigt.

Auch die Segmentierung des Termitenkeimes entspricht keineswegs dem Normalfall der Insektenentwicklung. Während im allgemeinen, selbst beim extremen Kurzkeim von *Tachycines* (KRAUSE 1938), die ersten Segmentgrenzen zwischen Labial- und erstem Thoraxmetamer schon sehr früh sichtbar werden, wächst die Keimblase der Isopteren vorerst zu einem mittellangen Keimstreif aus, an dessen vorderem Ende die Kopflappen entstehen. Erst danach setzt die Segmentierung ein, wobei zuvorderst als erste Metamere das Präantennal- und das Antennalsegment abgegliedert werden, worauf die übrigen Kopf-, Thorax- und Abdominalsegmente der Reihe nach und caudalwärts fortschreitend gebildet werden. Bei *Blatta germanica* dürften diese Vorgänge, nach der Arbeit von CHOLODKOWSKY zu schließen, gleichartig ablaufen. Ob diese besondere Art und Weise der Segmentierung für die ganze Überordnung der Blattoiden zutrifft, kann nicht beurteilt werden, da entsprechende genaue Untersuchungen bis zur Zeit noch fehlen.

Trotz den erwähnten gemeinsamen Zügen der Blattoidenentwicklung ist diese Gruppe in bezug auf ihre Embryogenese doch sehr uneinheitlich. Neben Kurzkeimen (Termiten) umfaßt sie auch halblange Keime wie die der Schaben. Auch die Lage des Embryos und dessen Umlagerungen variieren stark innerhalb der gesamten Überordnung. Sie enthält Arten, bei welchen der Keim bereits zu Beginn der Entwicklung seine definitive Orientierung im Ei innehat (*Blatta germanica*), bei andern findet eine einfache

Ausrollung statt (*Periplaneta orientalis*), während die Termiten die kompliziertesten Keimbewegungen zeigen.

Zur phylogenetischen Einordnung des Termiten-Eityps bieten sich zwei Möglichkeiten. Die erste stellt ihn vor denjenigen von *Tachycines*, wobei dies durch folgende Tatsachen gerechtfertigt wird. Das Ei der Termiten ist außerordentlich plasmaarm, wodurch auch die geringe Dicke der Keimanlage bedingt ist. Abb. 25 zeigt, wie der Plasmagehalt und damit auch die Dicke der Keimanlage von *Tachycines* über *Platycnemis* bis zu *Pediculus* zunimmt und damit die Verbindung hergestellt wird zu den plasmareichen Eiern der Holometabolen mit sehr dicken Keimanlagen. Die Verschiebung der Keimblase bei *Kaloterme flavicollis* kann als Auftakt zu einer Einrollbewegung gedeutet werden, welche aber dann unterbleibt. Der Eityp von *Tachycines* entspricht einer weiteren Stufe, bei welcher der Keim ebenfalls auf der Dotteroberfläche nach hinten gleitet, anschließend aber eine typische Einrollbewegung durchführt unter gleichzeitigem Verschluß der Amnionhöhle. Dieser letztere wie auch die Verwirklichung der Keimanlage erfolgt bei den Termiten relativ sehr früh. Tab. III zeigt, wie der Zeitaufwand für den Amnionschluß von *Kaloterme* bis *Platycnemis* zunimmt. Der kürzeste Keim vollendet diesen zuerst, während er beim relativ langen von *Platycnemis* am spätesten erfolgt. Das untere Blatt invaginiert mit Ausnahme von *Gryllus* bei allen aufgeführten Keimtypen etwa gleichzeitig, weshalb dieser Vorgang kein brauchbares Merkmal für die Einordnung der Keimtypen bildet. Bei *Zootermopsis* und wahrscheinlich bei allen höheren Termitenarten fehlt die Verschiebung der Keimblase. Dies dürfte eine Sekundärerscheinung sein, und *Kaloterme* würde den ursprünglicheren Typ darstellen.

Einen weiteren Hinweis auf die extreme Stellung der Keime von *Kaloterme* und *Zootermopsis* innerhalb der Kurzkeimtypen liefert der relativ große Zeitaufwand bis zur Vollendung der Körpergrundgestalt. Diese ist beim längeren Keim früher abgeschlossen als beim kurzen, der vorerst selbst den Großteil des embryonalen Materials durch Zellvermehrung aufbauen muß, während dieses z. B. beim Keim von *Platycnemis* nach der Sonderung in embryonales und extraembryonales Blastoderm schon zum Teil vorhanden ist und eine große Zellansammlung bildet. Je kleiner die Keimanlage ist, um so länger dauert es, bis der Embryo vollständig segmentiert ist (Tab. III). Daß bei den Termiten aber eine relativ sehr viel längere Zeit bis zur Ausbildung der Körpergrundgestalt verstreicht, mag auch noch mit der besonderen Art der Segmentierung zusammenhängen. Im Normalfall werden von einer Region, welche zwischen erstem Thoracal- und dem Labialsegment liegt,

TABELLE III.

Zeitlicher Vergleich einzelner Stadien verschiedener hemimetaboler Eitypen. Jede 1. Kolonne des betr. Eityps gibt die Dauer in Tagen an bis das entsprechende Stadium erreicht ist. Die 2. Kolonne gibt den Anteil jedes Stadiums an der Gesamtentwicklung in % an.

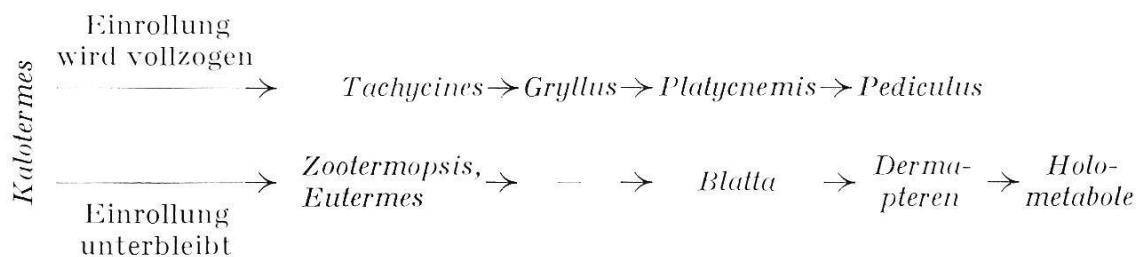
Stadium	<i>Kaloterмес</i>		<i>Tachycines</i> n. KRAUSE		<i>Gryllus</i> n. KRAUSE und KANELIS		<i>Platynemis</i> n. SEIDEL	
	absolute Dauer	in %	absolute Dauer	in %	absolute Dauer	in %	absolute Dauer	in %
2 Kerne	1,1	2,1			0,1	0,33	0,375	1,8
8 Kerne	1,5	2,77			0,2	0,66	0,5	2,4
64 Kerne					0,7	2,33		
128 Kerne	2,5	4,6	2	5	0,8	2,7	1,4	6,7
Keimanlage	5	9,25	4	10	2,1	7,0	2,5	11,9
Unteres Blatt gebildet	7	13	5	12,5	2,9	9,7	2,75	13,1
Amnion geschlossen	8,5	15,7	7	17,5			4,4	21
Fertig segmentiert	26	48	10	25	5,5	18,5	4,5	21,5
Ausrollung	31	57,5	14	35	11	36,5	10	47,5
Dorsalorgan	34	63	18	45	12	40	11	52,5
Rückenschluß	40	72	24	60	16	53,3	17	81
Schlüpfen	54	100	40	100	30	100	21	100

die Metamere nach zwei Seiten hin fortschreitend abgegliedert. Bei den Termiten aber werden als erste das Präantennal- und das Antennalsegment und darnach der Reihe nach die folgenden gebildet. Die Metamerisierung vollzieht sich hier nur in einer Richtung von vorn nach hinten fortschreitend.

Die eben geschilderte Besonderheit sowie der Umstand, daß Termitenkeime superficielle Keime sind, eröffnet noch eine zweite Möglichkeit der phylogenetischen Einordnung dieses Eityps, die wir hier als Arbeitshypothese erwähnen möchten.

Wir beziehen in diesem Fall auch die Entwicklung von *Blatta germanica* mit ein. Dann ergeben sich, wie das untenstehende Schema zeigt, zwei parallele Entwicklungsreihen. Die eine umfaßt sämtliche eingerollte Keimtypen von den kurzen, wie *Tachycines* und *Gryllus*, bis zu den langen von *Notonecta* und *Pediculus*. Die zweite Reihe wird durch die rein superficiellen Keime gebildet und führt von den extremen Kurztypen der bisher untersuchten Ter-

miten *Zootermopsis* und *Eutermes* über den halblangen von *Blatta* zum Langkeim der Dermapteren. Wenn wir diese Serie betrachten, so erscheint es logischer, unter Preisgabe der WEBER'schen Ordnung hier nun direkt die Holometabolen anzugliedern, die mit ihren superficiellen Langkeimen die zweite Reihe nach den Dermapteren besser fortsetzen, als die erste im Anschluß an *Pediculus* oder *Notonecta*. *Kaloterme*s nimmt als ursprüngliche Form eine Zwischenstellung zwischen *Tachycines* und den übrigen Termiten ein, wenn wir annehmen, daß die Verschiebung der Keimblase einen Auftakt zur Einrollung darstellt, der bei *Zootermopsis* und *Eutermes* sekundär verlorengegangen ist. Es ergeben sich in diesen beiden Reihen nun eine Anzahl von Entsprechungen, die auf der Keimlänge beruhen: So lassen sich *Zootermopsis* und *Eutermes* mit *Tachycines* parallelisieren, der halblange *Blatta*-keim mit *Platynemis* und der Langkeim der Dermapteren mit demjenigen von *Pediculus*. Die Parallele für *Gryllus* würde noch ausstehen.



Wir sind uns bewußt, daß beiden Ordnungsversuchen Mängel anhaften. Beim ersten wird lediglich *Kaloterme*s eingeordnet, während *Zootermopsis* und *Eutermes* unberücksichtigt bleiben. Außerdem ist die Angliederung der *Holometabolen* am Schluß der Reihe wenig einleuchtend. Beim zweiten Versuch erscheint die ganze Reihenfolge logischer und vollständiger, indem auch die übrigen Termitenkeime ihren Platz finden, dagegen fehlt das zu *Gryllus* passende Glied eines mittellangen superficiellen Keimes. Der Entscheid für den einen oder andern Vorschlag würde vermutlich erleichtert, wenn mehr über die Entwicklungsgänge der Blattoiden bekannt wäre.

d) Volumenvergrößerung der Termiteneier im Laufe der Entwicklung.

Die Zunahme des Ei-Volumens im Verlauf der Entwicklung wurde schon bei verschiedenen Insektenarten untersucht. Sie erstreckt sich bei manchen nicht über die ganze Dauer der Entwicklung, sondern erfolgt sehr rasch während einer bestimmten Zeitspanne. So ist das Wachstum bei Eiern von *Platynemis* am An-

fang sehr gering, wird aber während der Segmentbildung und vor allem kurz vor der Umrollung sehr deutlich (SEIDEL 1929). Es soll mit einer Veränderung der Konstitution des Dotters zusammenhängen. Das Ei von *Platycnemis* verlängert sich während seiner ganzen Entwicklung um 10⁰/₀ und wird rund 15⁰/₀ dicker. Ähnliche Verhältnisse ließen sich bei *Melanoplus*-Arten feststellen. Bei *Melanoplus bivittatus* nimmt das Eigewicht während der sog. Anatrepsis (Phase vor der Einrollung) im Durchschnitt um 2,28 mg zu, während der Katatrepsis (Phase nach den Keimumlagerungen) hingegen nur um 0,3 mg (SALT 1949 a, b). Genau gegensätzliches Verhalten hat BODINE 1929 bei Eiern von *Melanoplus differentialis* festgestellt, welche während der Anatrepsis nur um 0,7 mg, hingegen während der Katatrepsis um 3,2 mg an Gewicht zunehmen.

Auffallend ist bei den erwähnten Insektenarten das rasche Anschwellen des Eies innerhalb eines bestimmten Intervalles. Das Volumen nimmt nahezu sprunghaft zu und verändert sich anschließend kaum mehr. Für *Melanoplus differentialis* hat SLIFER 1938, 1949 und 1950 nachgewiesen, daß die Volumenzunahme des Eies, verursacht durch Wasseraufnahme, von bestimmten Organen, den Hydropylen, abhängt. Mit der vollen Ausbildung einer besonderen Cuticula, welche von eigens dazu umgebildeten Serosazellen ausgeschieden wird, setzt die Wasseraufnahme ein. Diese wird später unterbunden, da die Hydropylen durch eine Wachsschicht wieder verschlossen werden, und damit anschließend die Diapause eingeleitet. Durch das Auflösen des Wachses wird sie später wieder aufgehoben, und der Embryo setzt dank erneuter Wasseraufnahme seine Entwicklung fort. Das Hydropylenhäutchen besteht aus zwei Schichten. Die äußere ist mit der Cuticula identisch, welche das ganze Ei umhüllt und eine senkrecht zur Oberfläche stehende Striation aufweist. Die innere, nur im Bereich der Hydropylen vorhandene Schicht ist hingegen strukturlos und wird kurz vor dem Schlüpfen aufgelöst, während die äußere erhalten bleibt.

Auf ähnliche Weise nun vollzieht sich die Volumenzunahme der Eier bei *Kaloterme flavicollis*. Wie bereits weiter oben erwähnt wurde, scheidet die Serosa ebenfalls eine Cuticula aus, welche bis zum 18. Tag ihre endgültige Ausgestaltung erfährt. Sie übertrifft dann an Dicke diejenige des Chorions und ist völlig frei von Strukturen und mit Hämatoxylin gut färbbar. Funktionell dürfte sie der inneren Schicht der Hydropylen-Cuticula von *Melanoplus* entsprechen. Denn mit ihrer endgültigen Ausbildung schwillt das Ei von *Kaloterme* beinahe schlagartig an (vgl. Abb. 26 u. 27). Diese Volumenzunahme erfolgt noch viel rascher als bei *Melanoplus*, was mit der Tatsache zusammenhängen mag, daß bei

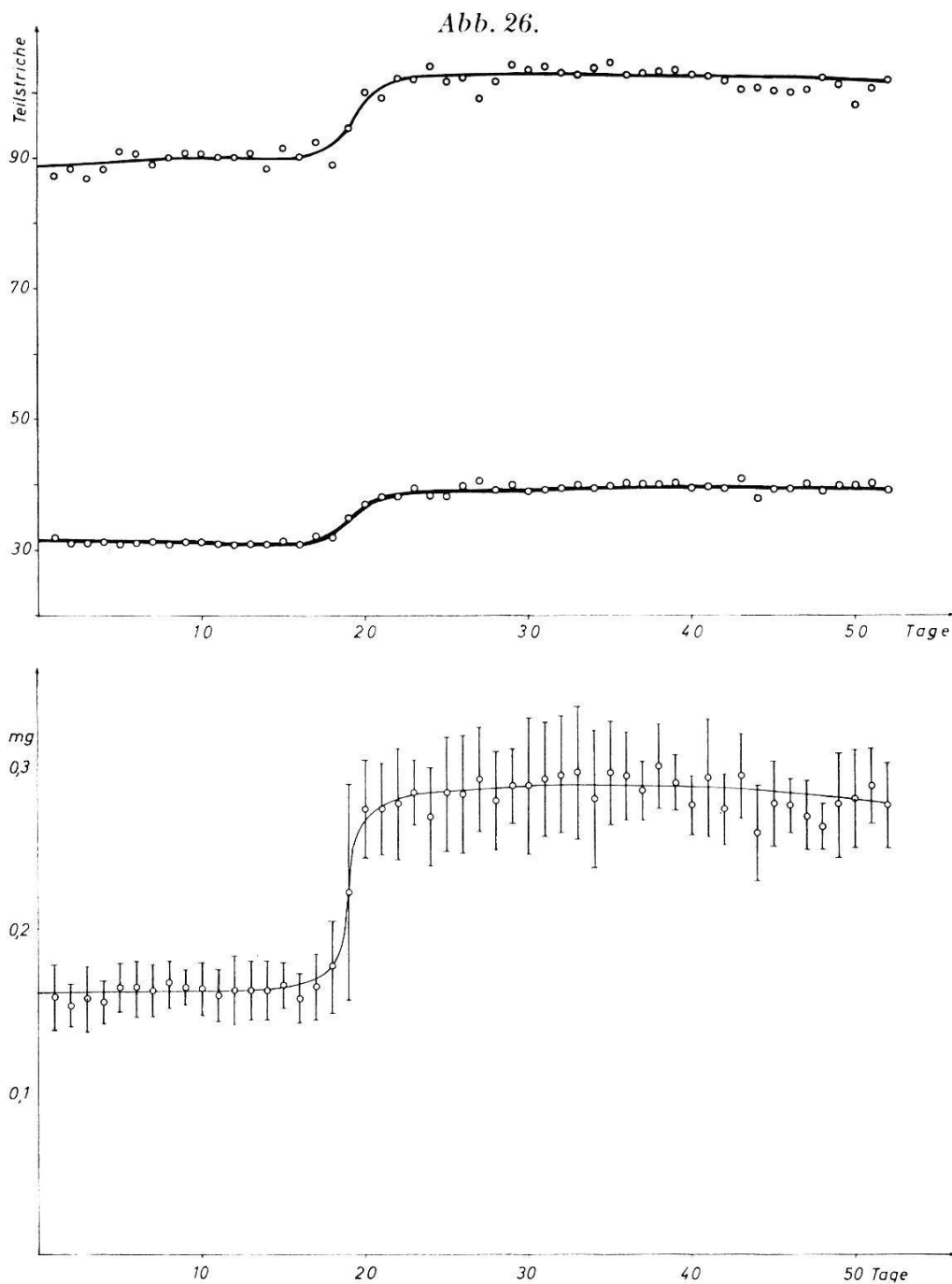


Abb. 27.

Abb. 26. Dicken- und Längenzunahme des Eies von *Kaloterpes* in Funktion der Zeit.

Abb. 27. Gewichtszunahme des Eies von *Kaloterpes* im Verlaufe seiner Entwicklung.

diesen nur eine kleine, auf die Hydropylen beschränkte Fläche Wasser aufnehmen kann, während bei *Kaloterpes* wahrscheinlich die ganze Eioberfläche eine solche Fähigkeit besitzt. Vermutlich erfolgt die Wasseraufnahme osmotisch, wobei die von der Serosa ausgeschiedene Cuticula die semipermeable Membran darstellt. Nach dem Erreichen ihrer Funktionstüchtigkeit am 18. Tag schwillt das Ei so lange an, bis ein Gleichgewicht zwischen dem osmoti-

schen Innendruck des Eiinhaltes und dem Wanddruck des Chorios erreicht ist. Dieses wird relativ rasch hergestellt und kaum mehr verändert, erreicht doch das Ei bereits am 20. Tag seine maximale Größe, welche bis zum Schlüpfen beinahe konstant bleibt (Abb. 26 und 27). Der Verlauf der Kurven entspricht nicht ganz der Wirklichkeit. Die plötzliche Volumenzunahme erfolgt bei einem einzelnen Ei noch rascher vom einen auf den andern Tag. Da es sich aber bei den einzelnen Kurvenpunkten um Mittelwerte aus mehr als zehn Einzelwerten handelt und die Eier in ihrer Entwicklung individuelle Differenzen aufweisen, ergibt sich eine Volumenzunahme zwischen dem 18. und dem 20. Tag. Tatsächlich schwellen aber einzelne Eier zwischen dem 18. und dem 19., andere aber erst zwischen dem 19. und 20. Tag an. Entsprechend ist auch die Schwankungsbreite der Einzelwerte zum Mittelwert, welche nach der Formel (s. S. 199) berechnet und in Abb. 27 für jeden einzelnen Kurvenpunkt eingezeichnet wurde, am 19. Tag weitaus am größten, da es sich hier nicht nur um individuelle, schon von Anfang an vorhandene Volumenunterschiede handelt, sondern auch noch um solche, welche durch die verschieden weit fortgeschrittene Embryonalentwicklung der einzelnen Eier gleichen Alters verursacht werden. Nach dem 20. Tage wird aber die Wasseraufnahme nicht unterbunden, wie dies nach den Kurven der Abb. 26 u. 27 scheinen mag, da das osmotische Gleichgewicht weiter erhalten bleibt und das Ei in dem Maße Wasser aufnimmt, wie dieses im Embryo verbraucht wird. Bringt man nämlich Eier nach dem 20. Tag unter Paraffinöl, womit jegliche Wasseraufnahme praktisch verhindert wird, so beginnen sie zu schrumpfen, während der Embryo noch einige Zeit am Leben bleibt und sich weiterentwickelt. Allerdings neigt er dann zu Zwergwuchs, was vor allem bei älteren Keimen nach dem Rückenschluß sehr gut beobachtet werden kann. Das Abdomen wird bei solchen Embryonen sehr schmal und niedrig und füllt dann nur etwa die halbe hintere Eihälfte aus.

Die Schnitte zeigen, wie kurz vor dem Schlüpfen die semipermeable Cuticula sichtbar dünner und wahrscheinlich ganz aufgelöst wird, wie das Hydropylenhäutchen von *Melanoplus*.

Einen weiteren Hinweis dafür, daß es sich bei der Volumenzunahme der Termiteneier um ein Anschwellen infolge aktiver Wasseraufnahme handelt, gibt das spez. Gewicht der Eier und dessen Veränderungen im Laufe der Entwicklung. Dieses läßt sich auf einfache Weise mit Hilfe eines Glycerin-Wasser-Gemisches bestimmen. Die Eier werden in dieses eingetaucht und dann das Mischungsverhältnis so lange verändert, bis sie in der Flüssigkeit in halber Höhe schweben und weder sinken noch aufsteigen. Dabei

ist auf eine gute Durchmischung zu achten, damit das Wasser nicht von Glycerin unterschichtet wird und dadurch die Resultate verfälscht würden. Zur Vermeidung von Oberflächenspannungen zwischen Flüssigkeitsspiegel und Eirand muß dem mit Wasser verdünnten Glycerin ein Netzmittel beigelegt werden, welches ein Schwimmen der Eier infolge Oberflächenspannung verhindert. Sobald das geeignete Mischungsverhältnis, bei welchem die Eier schweben, erreicht ist, werden 10 cm³ der Flüssigkeit, die noch solche enthält, gewogen und so das spez. Gewicht bestimmt. Es muß der Temperatur der Wasser-Glycerin-Mischung keine Beachtung geschenkt werden, denn solange die Eier während des Wägens am gleichen Ort bleiben und weder absinken noch aufsteigen, bleibt auch das spez. Gewicht der Flüssigkeit konstant und entspricht demjenigen der darin schwebenden Eier. Frisch abgelegte Eier von *Kaloterme*s weisen ein spez. Gewicht von 1,079 g/cm³ auf. Es verändert sich im Laufe der Entwicklung nur unwesentlich und beträgt nach dem 20. Tag ungefähr 1,04 g/cm³. Trotz der Gewichtszunahme auf nahezu das Doppelte während der Volumenvergrößerung des Eies bleibt dessen spez. Gewicht annähernd konstant. Der aufgenommene Stoff, welcher die Schwellung verursacht, muß also ein spez. Gewicht von rund 1 g/cm³ haben und dürfte in der Tat Wasser sein. Da sich aber das Gewicht des Eies verdoppelt und dessen spez. Gewicht sich nur unwesentlich verändert, wird auch das Eivolumen verdoppelt. Bei *Reticulitermes hesperus* wird dieses nach PICKENS (1946) sogar im Laufe der Entwicklung verdreifacht.

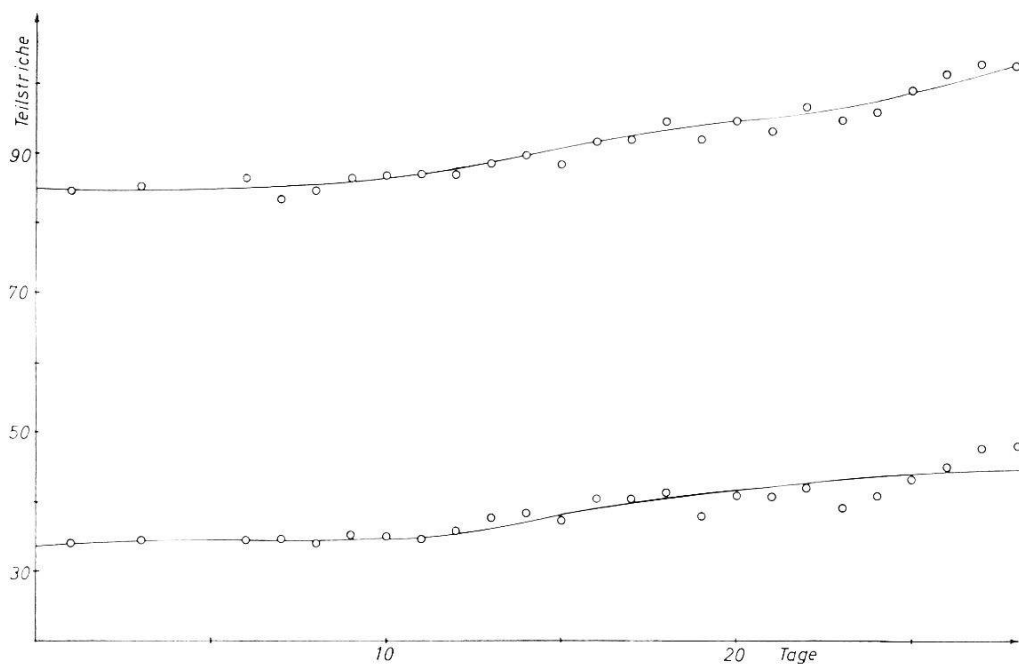


Abb. 28. Dicken- und Längenzunahme des Eies von *Zootermopsis* im Verlaufe seiner Entwicklung.

TABELLE IV.
Eiwachstum bei *Zootermopsis* und *Kaloterme*s.

	frischgelegtes Ei		Maximales Eivolumen		Zunahme in %	
	Länge	Durchmesser	Länge	Durchmesser	Länge	Durchmesser
<i>Zootermopsis</i>	85	34	103	48	20,3%	41,2%
<i>Kaloterme</i> s	87	31	102	40	17,3%	29%

Das Ei von *Zootermopsis* zeigt im Gegensatz zu *Kaloterme*s eine über die ganze Zeit der Embryogenese verteilte Größenzunahme (Abb 28). Über seine Volumenzunahme können keine genauen Angaben gemacht werden, da es unmöglich war, die Eier dieser Art zu wägen. Sie sind außerordentlich empfindlich gegenüber Austrocknung und schrumpfen relativ rasch, so daß ihr Gewicht während des Wägens in ungesättigter Luftfeuchtigkeit fortwährend abnimmt. So mußten die Untersuchungen auf Längen- und Dickenmessungen beschränkt bleiben, welche immerhin aber einen Vergleich mit *Kaloterme*s zulassen. Das Ei von *Zootermopsis* schwillt etwas mehr an als dasjenige von *Kaloterme*s. Seine Länge nimmt von 85 auf 103 Teilstriche, um 20,3% zu, gegenüber 17,3% von 87 auf 102 Teilstriche bei *Kaloterme*s. Entsprechend verändert sich der Eidurchmesser bei *Zootermopsis* um 41,2% von 34 auf 48 und bei *Kaloterme*s nur um 29% von 31 auf 40 Teilstriche (vgl. Tab. IV). Das Ei von *Zootermopsis* vergrößert sein Volumen während seiner Entwicklung wesentlich stärker als dasjenige von *Kaloterme*s und mag es etwa verdreifachen. Es wächst aber doch nicht so stark wie dasjenige von *Reticulitermes lucifugus*, welches in der Länge um 51,3% und im Durchmesser um 69% zunimmt (BUCHLI 1958). Es vergrößert sich von Tag zu Tag und zeigt nicht ein sprunghaftes Anschwellen wie das Ei von *Kaloterme*s.

Literatur.

- BATHELLIER, J. (1924). Sur le développement de l'*Eutermes matangensis*. — C. R. Acad. Sci. Paris 179, 483-485.
- BOCK, E. (1939). Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei *Chrysopa perla*. — Z. Morph. Oekol. Tiere 35, 615-702.
- BODINE, J. H. (1929). Factors influencing the rate of respiratory metabolism of a developing egg. — Physiol. Zoöl. 2, 459-482.
- BUCHLI, H. (1958). L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites européens du genre *Reticulitermes*. — Ann. Sci. nat., Zool., 11e série, 20, 263-429.
- CASTLE, GORDON B. (1946). The damp-wood termites of western U.S.A., Genus *Zootermopsis*. pp. 273-290 in: Termites and termite control, ed. by KOFOID. 2nd edition — Berkeley.
- CHOLODKOWSKY, N. (1891). Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia (Blatta) germanica*. — C. R. Acad. Sci. St. Petersburg 38, 1-121.