

## Zur Entwicklungsgeschichte von *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta)

O. LARINK

*Zoologisches Institut der Universität Kiel, Abteilung Embryologie, Kiel*

**ABSTRACT:** On the embryology of *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta). *Petrobius brevistylis* CARPENTER lives in the rocky supralittoral of the island Helgoland. Eggposition lasts from June to July, embryonic development one year. The superficial cleavage begins immediately after eggposition. Within a few days, a blastoderm is formed which gives rise to a cuticle consisting of different layers. At the rear tip of the egg a round germ disc develops and spreads out. The germ band gives rise to the primordia of antennae, mandibles, and maxillae – the first signs of segmentation. Most of the blastoderm differentiates into the serosa, while the amnion temporarily covers the ventral side of the embryo. When the serosa shrinks the amnion spreads out over the yolk surface. Details of the formation of the extremities of head, thorax, and abdomen are described. The hypopharynx arises rather late on the mandible segment. Neither lingua nor superlinguae are homologous to the extremities. At the first abdominal segment a pair of pleuropodia are formed, which disappear shortly before hatching. The germ band moves from the rear tip of the egg to the ventral part (blastokinesis), where it sinks into the yolk; parts of the yolk form an amniotic cavity. Mesoderm formation takes place by immigration of cells from a proliferation zone at the back of the germ band. The mesoderm lamella divides into several somites which form coelomic cavities entering into the extremities. Ten abdominal coelomic sacs are formed. The eleventh segment contains a solid mesodermal mass. In the head, a solid mesodermal mass occurs in the premandibular segment, and a pair of large coelomic sacs in the antenna segment. The labrum reveals an unpaired mesoderm. A pair of suboesophageal bodies are formed in the premandibular segment. The stomodaeum caves in early during development; at the end of the development it has a rectangular shape. The proctodaeum breaks through the unsegmented abdominal mesoderm and later on turns to the front; it has evidently a cuticular membrane separating it from the yolk. A front and a back tentorium are formed by paired invaginations on the mandible and labium segments; they do not fuse. The ventral nerve chain develops from large neuroblasts. The neuropile is situated at the dorsal side of the ganglions. Eleven abdominal ganglions are formed. During early developmental stages a median cord can clearly be recognized. The brain develops from 3 protocerebral lobes, the deutocerebrum, and the tritocerebrum. The prosocerebrum, the third protocerebral lobe, forms the pons cerebialis, the central body, and the corpora ventralia with the commissure.

### EINLEITUNG

Die Thysanuren bilden die Basisgruppe der Insekten und entsprechen mit einer Fülle von Merkmalen deren Urtyp: Facettenaugen, Maxillen mit langen Tastern, Styli an Thorakalbeinen und am Abdomen, Legeröhren und Geißelantennen mit

JOHNSTONSchem Organ (REMANE 1959). Während die Embryologie dieser interessanten Gruppe nur bei den Lepismatiden bekannt ist (HEYMONS 1897, SHAROV 1953, WOODLAND 1957 und UZEL 1898), gibt es für die Machiliden nur die kurze Arbeit von HEYMONS & HEYMONS (1905), die sich mit *Trigoniophthalmus* (= *Machilis*) *alternatus* beschäftigt, wobei im wesentlichen die Bildung der Embryonalhüllen berücksichtigt ist. Eine genaue Untersuchung der Machilidenembryologie war daher wünschenswert. Von besonderer Bedeutung war die Kopfbildung. Es zeigte sich aber, daß die Bildung des Mesoderms das interessanteste Ergebnis lieferte.

Im norddeutschen Gebiet kam als Untersuchungsobjekt die küstenbewohnende Gattung *Petrobius* in Frage, die auf Helgoland individuenreich mit der Art *P. brevistylis* vertreten ist (PACLT 1960). In der Art *Petrobius brevistylis* werden heute verschiedene „Arten“ zusammengefaßt, welche die Küsten der Nord- und Ostsee bewohnen (PALISSA 1964)<sup>1</sup>.

Die sehr lange Entwicklungszeit von einem Jahr hatte zur Folge, daß die späte Embryonalentwicklung nicht untersucht werden konnte. Es gelang nicht, eine genügende Anzahl von Eiern so lange am Leben zu erhalten. So konnte z. B. der Rückenschluß und damit die Herzbildung nicht verfolgt werden. Ferner war es nicht möglich, Angaben zur Entodermentwicklung zu machen.

Die Entwicklungsschwankungen sind selbst innerhalb eines Geleges extrem groß. So kann ein Embryo nach 25 Tagen weiterentwickelt sein als ein anderer nach 50 Tagen. Auch die Entwicklung einzelner Organe innerhalb der Stadien kann unterschiedlich sein.

## MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekt diente *Petrobius brevistylis* CARPENTER (1913). Die Tiere wurden auf Helgoland gefangen und in großen Petrischalen gehalten. Diese waren zum Teil mit Gips ausgegossen, bei anderen war der Boden mit Sand bedeckt. Sand oder Gips wurden mit destilliertem Wasser feucht gehalten. Die Ernährung mit bealigten Steinen oder Rindenstückchen (*Pleurococcus*-Überzug) gelang gut (vgl. LARINK 1968). In einem Kellerraum bei etwa 14° C und schwacher Langtagbeleuchtung hielten sich die Tiere sehr gut. Die Eier wurden unter die Steine abgelegt. Wenn sie sich nach etwa 14 Tagen dunkel gefärbt hatten, wurden sie in kleinen Plastiknäpfchen gesammelt, datiert und in Schalen mit feuchtem Sand aufbewahrt.

Um ein Schimmeln zu verhindern, wandte ich mit Erfolg das mycostatische Antibiotikum Moronal an (in einer Verdünnung von etwa 600 i. E./ml). Die Eier wurden für etwa 1 Minute in die Suspension getaucht und dann auf Filtrierpapier die Flüssigkeit weitgehend abgesaugt. Diese Behandlung wurde gegebenenfalls nach einiger Zeit wiederholt.

Die Fixierung erfolgte zum größten Teil mit Paratoluolsulfonsäure (PTSA) in einer Konzentration von 0,5 mol. Ein Teil wurde auch mit Brasil (alkohol. Bouin) fixiert. Die Fixierung erwies sich als recht schwierig. Wenn sich die Blastodermmembran

<sup>1</sup> Herr Dr. PALISSA hat die nochmalige Bestimmung einiger Helgoländer Exemplare vorgenommen, wofür ich ihm herzlich danke.

gebildet hat, dringen die Fixierungsmittel nicht mehr ein. Dreistündige PTSA-Behandlung hatte keinerlei Wirkung. Es wurde daher folgendes Verfahren angewandt: Die Eier wurden unter dem Binokular mit feinen Nadeln vom Chorion befreit und 10 Minuten in  $\text{ClO}_2$ -Wasser (ROMEIS Nr. 2303) gebleicht. Anschließend kamen sie gleich in die Fixierungsflüssigkeit. Das Pigment war dann aufgehellt, gelbbraun und durchscheinend. Da man nun die Lage des Keimstreifs bzw. des Embryo erkennen konnte, wurde das Ei an einer passenden Stelle angestochen. Jetzt konnte die Fixierungsflüssigkeit eindringen. Beim Anstechen war darauf zu achten, daß der Dotter und mit ihm der Embryo nicht aus dem Ei gequetscht wurde. Die Fixierungsdauer betrug bei PTSA  $\frac{3}{4}$  Std. Anschließend wurde in 90 % Alkohol ausgewaschen, die Objekte wurden in 70 % Alkohol aufbewahrt. Etwa vom Stadium G an wurden die Embryonen vor dem Einbetten aus der Blastodermmembran herauspräpariert. Zur besseren Orientierung wurden sie dann mit Säurefuchsin totalgefärbt. Geschnitten wurde anfangs mit Paraffin, später in Esterwax 1960 mit Cellosolve (Äthylenglycolmonoäthyläther) als Intermedium, aus 70 % Alkohol.

Die Esterwaxblöckchen wurden nach der Methode von WIGGELSWORTH (1959) mit selbst angeschliffenen Klingen geschnitten (durchschnittlich etwa  $6 \mu$  dick). Die Kernfärbungen erfolgten nach DELAFIELD und WEIGERT sowie mit Gallocyanin. Als Gegenfärbung diente Chromotrop 2 R oder eine Mischung aus Säurefuchsin, Luxol fast yellow und Phosphorwolframsäure. Gut bewährte sich auch Boraxcarmin mit Orange G – Anilinblau als Gegenfärbung.

Sämtliche Zeichnungen der Schnitte wurden mit einem Wild-Zeichentubus ausgeführt. Weil das Ektoderm von Anfang an sehr dick und vielschichtig ist, konnten die Totalpräparate nicht im Durchlicht untersucht werden. Sie wurden daher unter einem Binokular beobachtet und mit Hilfe eines Okularmikrometerrasters gezeichnet.

Bei den starken Vergrößerungen war es schwierig, die Objekte hell genug und doch kontrastreich zu beleuchten. Als günstig erwies es sich, die Embryonen in einem Glycerintropfen auf einem Hohlsliffobjektträger zu untersuchen. Bei geeigneter Beleuchtung mit einer Niedervoltlampe konnte man eine gewisse Linsenwirkung des Tropfens und reflektierte Strahlen zur Beleuchtung ausnutzen.

## EMBRYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

### Übersicht über die Stadien

Stadium A: Das Ei von der Ablage bis zur Befruchtung.

Stadium B: Superfizielle Furchung. Die Kerne wandern nach außen.

Stadium C: Das Blastoderm besteht zunächst aus großen, dicken Zellen, die sich ebenso wie die Kerne abflachen.

Stadium D: Am hinteren Eipol bildet sich die Keimscheibe. Die Blastodermmembran entsteht.

Stadium E: Die Mesodermbildung setzt ein, die Keimscheibe wird zweischichtig.

Stadium F: Verlängerung des Keimstreifs. Die ersten Coelome treten auf und die Extremitätenanlagen von Kopf und Thorax werden gebildet.

Stadium *G*: Der Embryo schiebt sich auf die Ventralseite, der Bereich der ersten Abdominalsegmente knickt ein, das Stomodaeum entsteht.

Stadium *H*: Der Embryo hat die Mitte der Ventralseite erreicht und sinkt in den Dotter. Das Abdomen wird weiter segmentiert, die Pleuropodien wölben sich vor, das Proctodaeum wird gebildet. Die Aufbiegung des Kopfes beginnt.

Stadium *J*: Die Dotterwülste schließen sich über dem Embryo. Der Kopf wird etwa rechtwinklig aufgebogen, die Blasen des vorderen Tentoriums schnüren sich ab.

Stadium *K*: Das Gehirn ist um mehr als  $90^\circ$  aufgebogen, im Neuropilem zeigt sich der Zentralkörper. Die Kopfkapsel ist weitgehend geschlossen. Das Abdomen ist völlig segmentiert, und die Augen bilden Pigment.

Stadium *L*: Das Gehirn ist völlig aufgebogen, die einzelnen Teile im Pilem deutlich differenziert. Die 11 abdominalen Ganglinien sind deutlich.

Stadium *M*: Die Seitenteile des Körpers umwachsen den Dotter. Histogenese der einzelnen Organe.

Stadium *N*: Der Rücken wird geschlossen und eine Larvalcuticula gebildet. Mit dem Ausschlüpfen endet die Embryonalentwicklung.

### Furchung und Blastodermbildung

Die Furchung ist superfiziell. Die ersten vorhandenen Stadien haben schon zahlreiche große Kerne. Das Plasma bildet sternförmige Ausläufer von faseriger Struktur. Schon jetzt beginnt die intravitelline Sonderung: Während die meisten Kerne an die Peripherie wandern, bleiben einige im Dotter zurück. Diese sind zunächst so groß wie die Kerne am Außenrand und liegen in einem deutlichen Plasmabereich. Später findet man nur noch kleine Kerne, die sich sehr käftig anfärben. Dotterzellen mit deutlichen Grenzen, wie sie z. B. SHAROV (1953, 1966) von *Lepisma* beschreibt, wurden nie beobachtet.

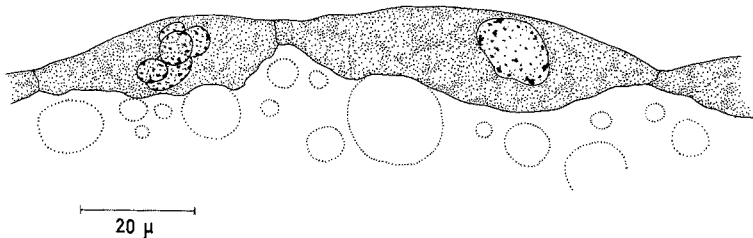


Abb. 1: Zwei junge Blastodermzellen im Schnitt (3 Tage, Stadium C). Der linke Kern in amitotischer (?) Teilung

Außen bildet sich das Blastoderm. Die einzelnen Zellen haben einen großen Plasmabereich. Dieser ist nach außen scharf abgegrenzt und etwas vorgewölbt. Nach innen springen die Zellen bauchig vor. Die Verbindung zur nächsten Zelle ist schmal (Abb. 1). Das Plasma ist von lockerem Bau mit vielen Vakuolen, die Kerne rundlich und recht groß, etwa 8 bis  $12\ \mu$  im Durchmesser.

Man findet anfangs noch zahlreiche Kernteilungen im Blastoderm, und zwar nicht nur an der Stelle, an der sich die Keimscheibe bilden könnte, sondern an der gesamten

Oberfläche. Dann erfolgt eine Abplattung der Blastodermzellen, die Plasmalage wird dünner, und die Kerne werden flach und scheibenförmig. Dabei verändern sie auch ihre Struktur, sie quellen auf und werden lockerer. Kernteilungen finden nicht mehr statt.

Während sich das Blastoderm bildet, findet man zahlreiche Kerne, die sich aufzuliedern scheinen. Etwa 4 bis 8 kugelige Teile von unterschiedlicher Größe liegen in einem Haufen zusammen. Möglicherweise handelt es sich hier um amitotische Teilungen. Da die „Haufenkerne“ nur auf diesem frühen Stadium zu finden und die späteren Dotterkerne alle sehr klein sind, besteht die Möglichkeit, daß sie aus den Blastodermzellen hervorgehen. IBRAHIM (1958) beschreibt ähnliche Vorgänge bei *Tachycines*. Er hält es für möglich, daß es sich um polyploide Kerne handelt, aus denen „sich ein Normalkern nach dem anderen unbemerkt herauslöst und selbständig macht“. Die entstehenden Vitellophagen gehören zum Entoderm: Sie bauen das Mitteldarmepithel mit auf.

### Die Blastodermmembran

Das reife Ei, welches sich noch im Ovidukt befindet, hat eine dicke Lage Periplasma. Es ist umgeben vom Chorion, bei dem man ein schmales Exochorion von ca.  $1 \mu$  und ein breites Endochorion von  $3 \mu$  Dicke unterscheiden kann (Abb. 2). Das Exochorion ist bräunlich, das Endochorion gelblich gefärbt. Wenn das Ei abgelegt wird, erhält es von außen zusätzlich eine durchsichtige Hülle, die klebrig und etwa  $1,5 \mu$  dick ist. Während der Furchung nimmt das Periplasma an Stärke ab, liegt aber dem Chorion noch dicht an. Wenn die Furchung beendet ist, scheidet das Blastoderm eine feine Membran ab. Der Eiinhalt kugelt sich ab und zieht sich vom Chorion zurück. Dies erkennt man besonders deutlich an den Spitzen des Eies. Es handelt sich offensichtlich um eine Kontraktion.

Die Membran verstärkt sich allmählich und bildet außen Zapfen (Abb. 2). Auf einem etwas älteren Stadium sind die Zapfenspitzen durch eine feine Membran verbunden, die sich lösen kann. Die Membran, welche die Zapfen trägt, wird etwa  $1 \mu$  dick. Sie lagert Pigment ein. Das Ei, das bei der Ablage die goldgelbe Farbe des Dotters hat, färbt sich daher dunkel. Nach 14 Tagen ist es braunschwarz.

In dieser Phase erkennt man bei manchen sehr langgestreckten Eiern, daß nicht der ganze Dotter nach der Furchung vom Blastoderm umgeben wurde, sondern Teile ausgesondert werden können. Neben dem abgekugelten, von der dunklen Hülle umgebenen Teil des Eies bleibt an einem Pol eine Dotterpartie ungenutzt zurück (Abb. 3). Nach und nach wird nun unter der ersten Schicht, die das Pigment enthält, eine weitere Schicht abgelagert. Bei dieser kann man einen äußeren Teil unterscheiden, der homogen ist, farblos und ca.  $3 \mu$  dick; später erscheint ein innerer Teil von gleicher Stärke, der schwach radiär strukturiert ist.

Der äußere Teil wird ebenso wie die Zapfen von Orange G angefärbt, ist also von feinerer Struktur als der innere, der von Anilinblau angefärbt wird. Im polarisierten Licht ist keine Struktur zu erkennen. Die Zapfen sind von recht unterschiedlicher Form und Größe. Zunächst sind sie klein und weit auseinanderstehend. Bei anderen Exemplaren stehen gleichförmig schlanke, mittelgroße sehr dicht zusammen, oder kurze, dicke Höcker sind in großem Abstand verteilt. Extreme Formen sind von kegelförmiger

Gestalt, sehr breit und im Inneren mit Hohlräumen oder sehr lang, bis zu  $8 \mu$ , mit mehreren knotigen Verdickungen. Die durchschnittliche Höhe beträgt etwa  $3 \mu$ .

Zwischen den größeren Zapfen findet man auch später noch immer sehr kleine Erhebungen. Am besten sind sie in der Aufsicht zu erkennen. Die dünne, äußere

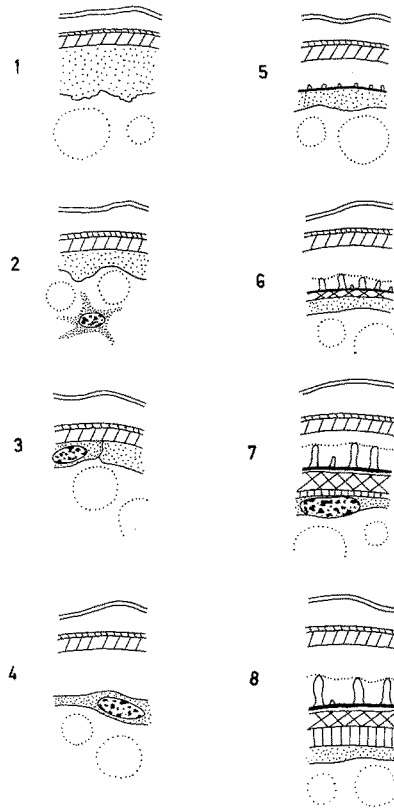


Abb. 2: Entwicklung der Eihüllen: (1) Soeben abgelegtes Ei, außen die gallertige Hülle, es folgt Exo- und Endochorion. Darunter ein sehr breiter Plasmabereich. (2) Während der Furchung verringert sich dieser Plasmabereich. (3) Bildung des Blastoderms. (4) Lösung vom Chorion. (5) Bildung der Blastodermmembran mit zunächst sehr kleinen Zapfen. (6) Die Zapfen vergrößern sich; die Spitzen sind durch eine feine Membran verbunden. (7) Die Blastodermmembran wächst in die Dicke. (8) Volle Ausbildung der Blastodermmembran

Schicht, welche pigmentiert ist und die Zapfen trägt, kann sich von der unteren dicken Lage lösen. Die ganze Blastodermmembran hat eine durchschnittliche Dicke von etwa  $10 \mu$ .

An der Stelle, an der sich die Keimscheibe bildet, findet man einen Fortsatz in das Ei hineinragen. Dieser durchstößt das Blastoderm. Wenn man das Pigment des Eies bleicht, so erkennt man von außen an dieser Stelle einen dunklen Punkt.

HEYMONS (1897) und SHAROV (1953) beschreiben bei *Lepisma* eine strukturlose Blastodermmembran und daran einen Chitinpfropf, welcher für einen Verschluss des Amnionporus sorgen soll. Dieser entspricht sicher dem Fortsatz unter dem Keimstreif.

Auch WOODLAND (1957) beschreibt „subchorionic cuticles“ bei *Thermobia*. Sie entstehen zunächst nur in der Region des Embryo, später unter dem gesamten Chorion. Am ausführlichsten hat SLIFER (1938) die Blastodermmembranen bei der Orthoptere *Melanoplus* untersucht und unterscheidet eine „yellow cuticula“ als äußere Schicht und innen eine „white cuticula“. Letztere wird vor dem Schlüpfen von einem Sekret der Pleuropodien aufgelöst. MILLER (1940) beschreibt die Bildung einer strukturlosen „sero-

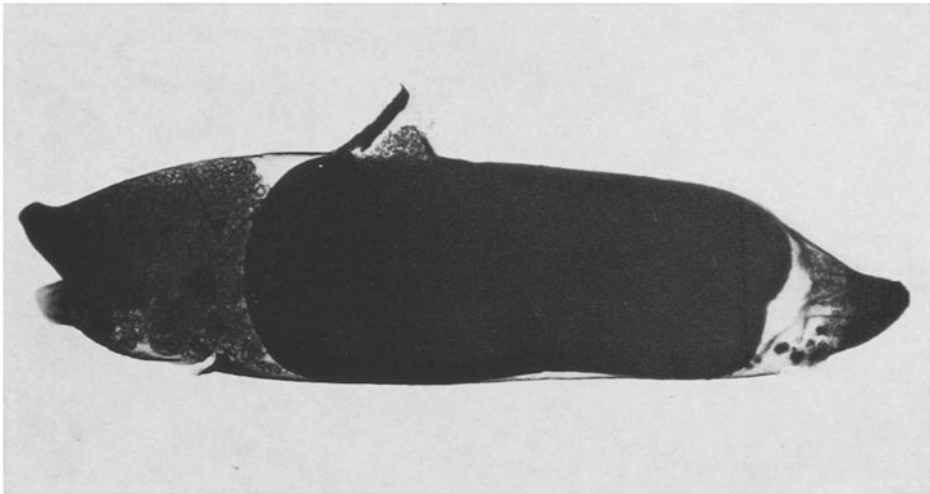


Abb. 3: Ei, etwa 2 Wochen alt. Auf der Oberseite die Anstichstelle für die Fixierung. Dunkel ist der Eibereich, der von der Blastodermmembran umgeben ist. Rechts und vor allem links ist Dotter innerhalb des Chorions zurückgeblieben

sal cuticle“ bei der Plecoptere *Pteronarcys*. Ein besonderes Areal der Serosa neben der Keimscheibe, der „grumulus“, bildet das „grumorium“, welches dem Blastodermfortsatz bei *Petrobius* entspricht. Eine „grumulus“-ähnliche Bildung fehlt dort allerdings. MILLER spricht den Verdacht aus, daß sich unter dem Namen „vitelline membrane“ anderer Autoren auch Blastodermmembranen verbergen.

Die Bildung dieser kräftigen Membranen bei *Petrobius* steht sicher im Zusammenhang mit der langen Embryonalentwicklung. Das Chorion ist bei den älteren Eiern meist aufgerissen und faltig, bietet also kaum noch Schutz gegen äußere Einflüsse.

### Bildung der Keimscheibe und des Keimstreifs

Den ersten Hinweis auf die Keimscheibe gibt eine sehr lockere Ansammlung von Kernen am hinteren Eipol<sup>2</sup> (Abb. 4). Die Kernansammlung ordnet sich. Die Zellen

<sup>2</sup> Die hier und weiter unten gebrauchten Bezeichnungen: hinten, unten usw. beziehen sich auf die Lage des Keimes im Ei. Das Ei besitzt eine ausgeprägte Längsachse, und der Bildungsort der Keimscheibe wird als hinterer Pol bezeichnet. Die Ventralseite wird durch die Lage des Embryo während des Stadiums *H* beschrieben (Abb. 17).

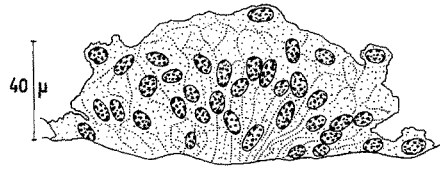


Abb. 4: Schnitt durch eine junge Keimscheibe (7 Tage, Stadium *D*), wenige Kerne, Plasma sehr locker

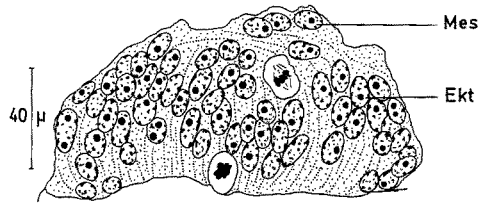


Abb. 5: Ältere Keimscheibe mit den ersten Mesodermzellen (9 Tage, Stadium *E*). Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm

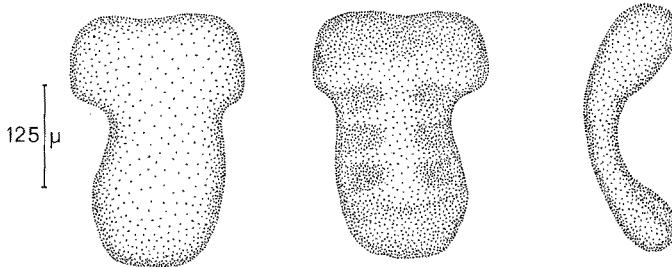


Abb. 6: Junger Keimstreif, deutlich gegliedert in Protocephalon und Protocorm (22 Tage, Stadium *E*). Von ventral und lateral ist noch keine Segmentierung zu erkennen. Von dorsal erblickt man die ersten Mesodermisomite

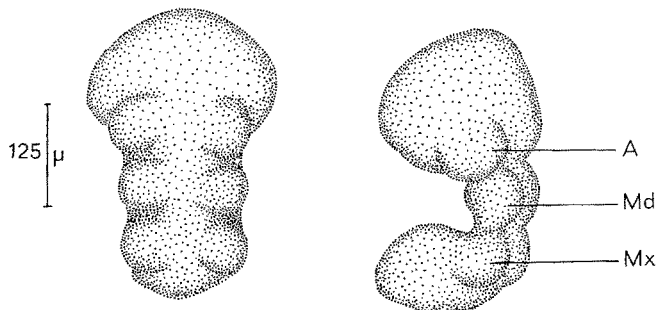


Abb. 7: Keimstreif (22 Tage, Stadium *F*): Die Knospen von Antenne (A), Mandibel (Md) und Maxille (Mx) sind deutlich ausgebildet



werden hoch und spindelförmig, die Kerne liegen zum Eizentrum hin angeordnet (Abb. 5). Sie sind wesentlich kleiner als die Kerne des Blastoderms, etwa  $10 \mu$  lang.

Die Keimscheibe ist zunächst völlig rund. Sie sinkt etwas in den Dotter ein, und das Blastoderm schließt sich unter ihr. Die Keimscheibe wird auf diese Weise von der Blastodermmembran getrennt. Wenn sich später der oben beschriebene Zapfen bildet, wird jedoch wieder ein Kontakt hergestellt. Die Keimscheibe vergrößert sich dann und wird stumpf dreieckig. Man kann die Kopflappen (Protocephalon) und einen hinteren Teil (Protocorm) unterscheiden (Abb. 6). Die Kopflappen schließen zunächst vorn fast gerade ab. Ihr Vorderrand und ebenso das Hinterende sind oft hochgewölbt. Eine Mundeinsenkung ist zunächst nicht zu erkennen. Bei einer weiteren Längsstreckung bilden sich die ersten Extremitätenknospen als kleine rundliche Höcker. Sie sind die ersten Anzeichen einer äußeren Segmentierung (Abb. 7).

### Embryonalhüllen

Bei den höheren Insekten bildet die Ausbildung der Keimhüllen einen wichtigen Teil der Embryonalentwicklung. Nach den Untersuchungen von HEYMONS & HEYMONS (1905) gibt es dabei eine phylogenetische Reihe, an deren Anfang die Machiliden stehen.

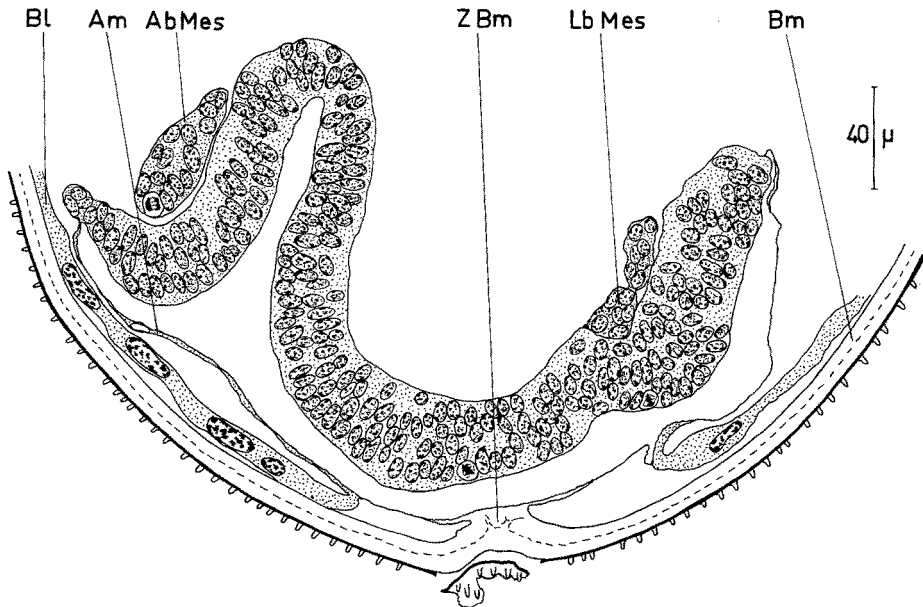


Abb. 8: Parasagittalschnitt durch einen jungen Embryo (25 Tage, Stadium G). Nur das unpaare Labralsmesoderm und das unsegmentierte abdominale Mesoderm sind getroffen. Die Blastodermmembran ist voll ausgebildet und zeigt den Blastodermfortsatz (ZBm). Darunter ist die Pigmentschicht losgelöst. Das Amnion hat sich gebildet und hängt mit dem Blastoderm (= Serosa) zusammen. Dort besteht auch eine Verbindung mit dem Blastodermfortsatz. AbMes = Abdominales Mesoderm, Am = Amnion, Bl = Blastoderm, Bm = Blastodermmembran, LbMes = Labralsmesoderm, ZBm = Fortsatz der Blastodermmembran

Sie fanden bei *Trigoniophthalmus* (= *Machilis*) *alternatus*, daß nahezu das gesamte Blastoderm in die „Proserosa“ übergeht. Durch Bildung und Wachstum des Embryo und der damit verbundenen Entstehung des „Proamnion“ wird die „Proserosa“ immer mehr reduziert, bis sie, schließlich ganz zusammengedrängt, zugrunde geht. Die Lage dieses Degenerationsbezirks soll der des Dorsalorgans anderer Insekten entsprechen. Ferner fanden HEYMONS & HEYMONS, daß der Embryo nicht vom Amnion umhüllt wird, sondern in eine einfache Falte hineinsinkt.

Diese Ergebnisse lassen sich nur zum Teil bestätigen. Wenn sich die Keimscheibe am hinteren Eipol gebildet hat, sinkt sie in den Dotter hinein. Das Blastoderm schließt sich unter ihr zusammen, und die Keimscheibe liegt jetzt auf dem Blastoderm (Abb. 25). An der Grenze bildet sich eine feine Membran, welche im Zusammenhang mit dem Fortsatz der Blastodermmembran steht. Wenn sich die Keimscheibe streckt und den Keimstreif bildet, sinkt er langsam in die Tiefe. Dann erkennt man, daß die feine Membran am oberen Seitenrand ansetzt (Abb. 8). Sie hängt aber auch am Blastoderm fest und zieht es mit fortschreitendem Wachstum auseinander. Das Blastoderm kann von diesem Zeitpunkt an als Serosa bezeichnet werden und ist den gleichnamigen Organen der Pterygoten sicher homolog. Die Verbindung mit dem Blastodermfortsatz reißt ab, wenn der Keimstreif seine Wanderung auf die Ventralseite beginnt (Abb. 9)

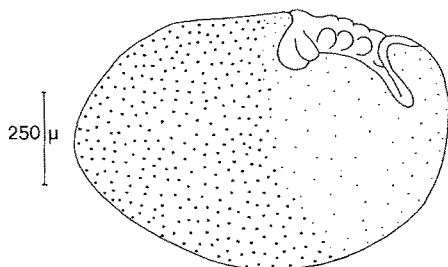


Abb. 9: Ei total, der Keimstreif liegt noch an der Oberfläche (28 Tage, Stadium G). Feinpunktiert = Amnion, grob punktiert = Serosa

Dort sinkt der Embryo in den Dotter und überzieht die vier Dotterwülste innerhalb und außerhalb der Höhlung mit der feinen, zelligen Membran. Ihre Homologie mit dem Amnion scheint gerechtfertigt, und es erübrigt sich daher auch der von HEYMONS geprägte Name „Proamnion“, ebenso wie „Proserosa“.

Das völlige und allseitige Einsinken zwischen die Dotterwülste (Abb. 23 und 24) ist der offenen Amnionhöhle von *Lepisma* ähnlich. *Petrobius* steht also in dieser Hinsicht zwischen *Trigoniophthalmus* und *Lepisma*.

Ein eigentliches Degenerationszentrum der Serosa ließ sich nicht mit Gewißheit ausmachen. Auch war bei den ältesten untersuchten Stadien noch immer eine Kappe des Dotters von der Serosa bedeckt.

## Äußere Entwicklungsvorgänge

*Ausformung der Kopfextremitäten*

Die ersten Anzeichen der Extremitäten sind kleine, flache Erhebungen an den Seiten des Keimstreifs. Sie gehören zur Antenne, Mandibel und Maxille (Abb. 7). Auf diesem frühen Stadium *F* ist keine Andeutung des Mundes zu beobachten. Dieser entsteht erst später zwischen den Antennenbasen. Vor dem Mund wölbt sich das Labrum auf, welches auf keinem Stadium eine Paarigkeit zeigt.

Die Labialanlage wird als nächstes deutlich (Abb. 10). Auch das Interkalarsegment tritt mit zwei flachen Höckern so früh hervor (Abb. 12). Die Antennen wachsen rasch in die Länge und ragen bis zum Mandibelsegment nach hinten. Die Kopfklappen nehmen an Größe zu und schieben sich seitlich vor; so entsteht eine mediane

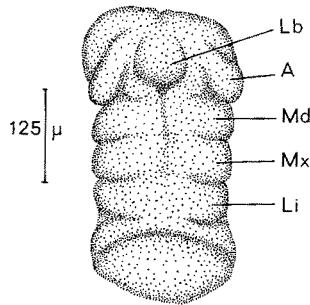


Abb. 10: Keimstreif mit beginnender Abdomeneinknickung (21 Tage, Stadium *F*.) Abkürzungen wie in Abbildung 12

Einkerbung. Das Hinterende des Keimstreifs kann schon in dieser frühen Phase beginnen umzuschlagen (Abb. 10). Es werden auch die Intersegmentalfurchen deutlich. Bei der weiteren Entwicklung beginnen sich die zuerst runden Extremitätenknospen zu verformen.

Die Antennen sind bei manchen Exemplaren von keulenförmiger Gestalt, bei anderen sehr schlank. Sie ragen schräg nach hinten. Die Mandibelanlage bleibt lange Zeit rund und nimmt nur etwas an Umfang zu. Maxille und Labium jedoch erweitern ihre Basen zur Mitte hin und formen bald durch eine Einschnürung einen flachen inneren und einen fingerförmigen äußeren Teil (Abb. 13). Das Labrum überragt jetzt die Einsenkung des Stomodaeums und verdeckt sie. Eine schwache mediane Rinne läuft von vorn nach hinten und deutet die Neurfurche an, durch welche die Ganglien getrennt sind. Diese werden als ganz flache Vorwölbungen am vorderen Innenrand der Mundgliedmaßen deutlich.

Während die Antennen weiter an Länge zunehmen, werden die Mandibeln stumpf kegelförmig und biegen median etwas ein. An Maxille und Labium ist lateral der Palpus differenziert (Abb. 13, 15), und auch die mittleren Abschnitte gliedern sich nochmals. Bei der Maxille entstehen daraus Galea und Lacinia, beim Labium die

ersten Loben. In der Seitenansicht zeigen sich auch schon die Coxen getrennt von den distalen Teilen der Gliedmaßen.

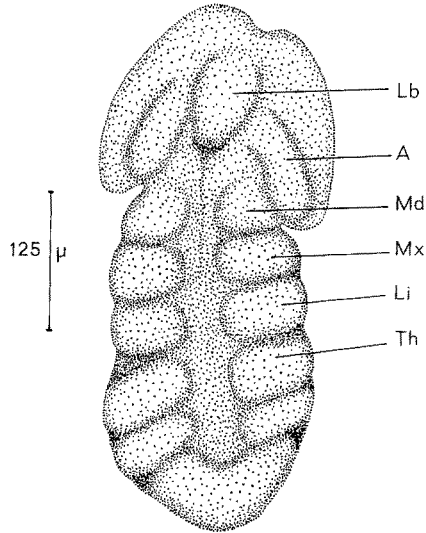


Abb. 11: Langgestreckter Keimstreif (31 Tage, Stadium G). Die ersten Thoraxextremitäten sind angelegt. Die Einknickung des Abdomen ist nur gering. Abkürzungen wie in Abbildung 12

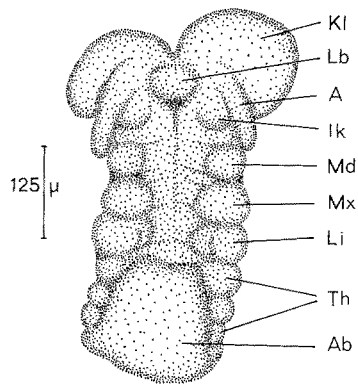


Abb. 12: Alter Keimstreif (16 Tage, Stadium G). Die Extremitätenanlagen bis zum Thorax sind deutlich erkennbar. Das Abdomen ist weit umgeschlagen. A = Antenne, Ab = Abdomen, Ik = Interkalarsegment, Kl = Kopflappen, Lb = Labrum, Li = Labium, Md = Mandibel, Mx = Maxille, Th = Thoraxextremitäten

Erst wenn die Entwicklung schon so weit fortgeschritten ist, im Stadium *H*, entsteht der Hypopharynx (Abb. 16). Über den Mandibelganglien und zur Maxille übergreifend, erhebt sich die Anlage der paarigen Superlinguae und dahinter die unpaare Lingua. Die Aufbiegung des Kopfes ist auf diesem Stadium schon weit fortgeschritten, und die Mundgliedmaßen sind dichter zusammengerückt.

Alle Teile sind jetzt deutlich zu unterscheiden. Die beiden Hälften des Labiums verschmelzen in der Medianen und bilden das Mentum. Bei der folgenden Größenzunahme, vor allem dem Längenwachstum der einzelnen Teile, werden die innen liegenden Strukturen: Mandibeln und Hypopharynx, eingeschlossen und verdeckt. Die

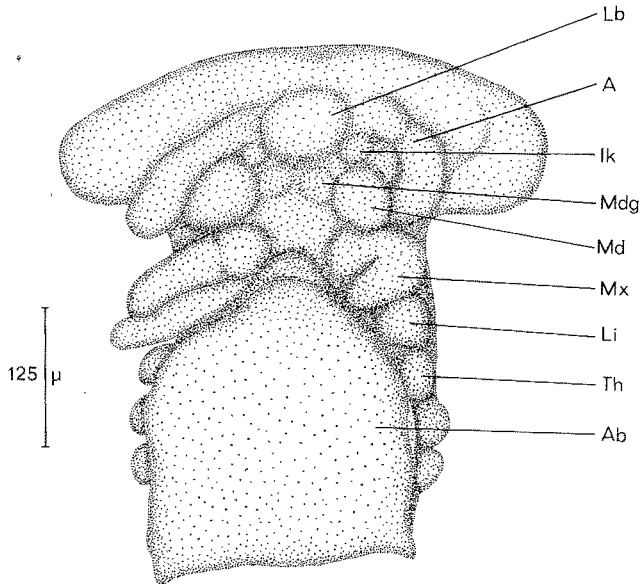


Abb. 13: Junger Embryo (33 Tage, frühes Stadium *H*). Das Labrum überwölbt die Mundöffnung, bei Maxille und Labium gliedert sich der Taster ab. Die drei Thoraxextremitäten sind schon recht groß, liegen aber vom Abdomen verdeckt. Das Mandibelganglion ist als Vorwölbung sichtbar. A = Antenne, Ab = Abdomen, Ik = Interkalarsegment, Lb = Labrum, Li = Labium, Md = Mandibel, Mdg = Mandibelganglion, Mx = Maxille, Th = Thoraxextremitäten

schwache Vorwölbung im Interkalarsegment ist schon vorher unter der Antennenbasis verschwunden. Im Schnitt sind aber die Ganglien deutlich. Nur an Schnitten kann man verfolgen, wie sich an den Mandibeln ein distaler Incisivteil und ein zur Mitte gerichteter Molarteil entwickeln, sie also die endgültige Gestalt während der embryonalen Entwicklung erreichen.

Der Hypopharynx wächst zu einem umfangreichen Organ aus. Auf der kräftigen Lingua liegen vorn die beiden Superlinguae. Die Entstehung zeigt deutlich, daß die Superlinguae keinen Extremitätencharakter besitzen, wie CHAUDONNERET (1950) ihn bei *Thermobia* zu finden glaubt. Die späte Anlage allein wäre kein Beweis, aber das völlige Fehlen segmentaler Strukturen, mit denen zusammen man auf ein evtl. stark reduziertes Metamer schließen könnte, zeigt dies deutlich. Als wichtiges Argument führt CHAUDONNERET (1950) ein vom Tritocerebrum getrenntes Ganglienpaar an, das auf dem Schlundring liegt und zu welchem die zweite Hinterschlundkommissur gehört. Die Entwicklung von *Petrobius* gibt darauf jedoch keinen Hinweis.

Auch BRITSCH (1963) verneint auf Grund seiner Untersuchungen am Machiliden-

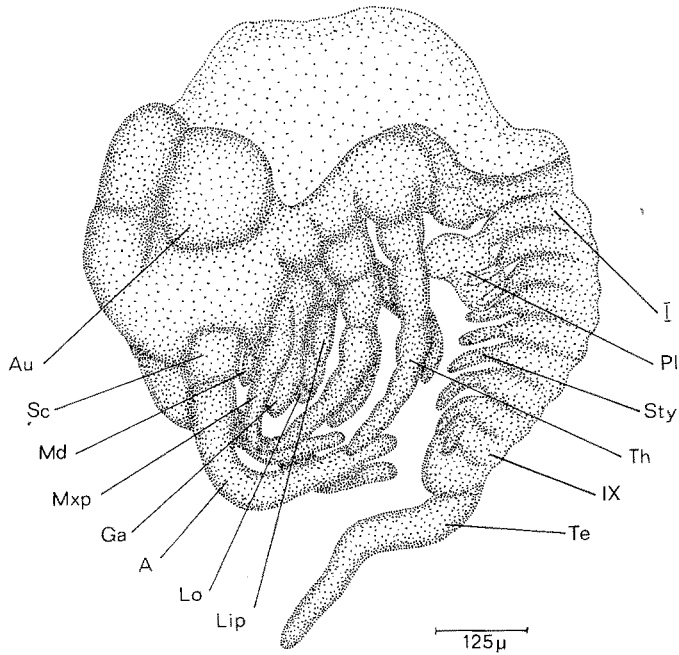


Abb. 14: Alter Embryo (415 Tage, Stadium *L*). Der Rücken ist noch nicht geschlossen. Die Augen sind groß und weit entwickelt, die Antennen in Scapus und Schaft differenziert. Die Thoraxextremitäten sind gegliedert in Coxa, Trochanter, Femur (perspektivisch verkürzt), Tibia und zweigliedrigen Tarsus (3. Thoraxextremität abgeschnitten). A = Antenne, Au = Augen, Ga = Galea, Lip = Labialpalpus, Lo = Labialloben, Md = Mandibel, Mxp = Maxillarpalpus, Pl = Pleuropodium, Sc = Scapus, Sty = Styli, Te = Terminalfilum, Th = Thoraxextremitäten, I und IX = Abdominalsegmente

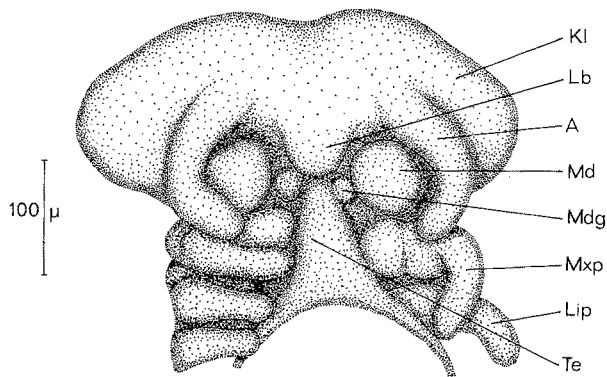


Abb. 15: Kopf eines Embryo (50 Tage, Stadium *H*). Links auch die erste Thoraxextremität. Das Terminalfilum ist kräftig ausgebildet. Die Maxille hat sich in Palpus sowie Galea- und Lacinia-Anlage gegliedert. A = Antenne, Kl = Kopflappen, Lb = Labrum, Lip = Labialpalpus, Md = Mandibel, Mdg = Mandibelganglion, Mxp = Maxillarpalpus, Te = Terminalfilum

kopf ein Superlingualsegment, schließt allerdings ein Vorhandensein bei primitiven Arthropoden nicht aus. Die Entstehung der Superlinguae entspricht der bei *Isotoma*, (PHILIPTSCHENKO 1912). Dort gibt es aber keine Lingua.

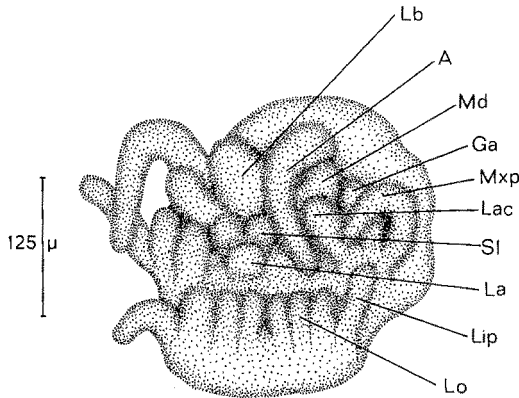


Abb. 16: Kopf eines älteren Embryo, bei dem der Hypopharynx angelegt ist (50 Tage, Stadium J). Paarig die Superlinguae, dahinter die Lingua. Die äußeren Labialloben werden nochmals geteilt. A = Antenne, Ga = Galea, La = Lingua, Lac = Lacinia, Lb = Labrum, Lip = Labialpalpus, Lo = Labialloben, Md = Mandibel, Mxp = Maxillarpalpus, SI = Superlinguae

Beim Ausschlüpfen liegen die Antennenbasen vor den großen Komplexaugen, dazwischen die paarigen Ocellen. Sie haben ungefähr Körperlänge erreicht. Das Labrum ist groß und zungenförmig (Abb. 16). Es ragt weit nach hinten. Die ursprünglich breite Basis der Maxillen ist sehr schmal geworden, so daß sie eine große Beweglichkeit erlangen. Der laufbeinähnliche Maxillarpalpus aus 7 Gliedern hat auch fast deren Größe. Das Labium besitzt 8 Loben und kurze, kräftige Palpen.

#### *Aufbiegung des Kopfes*

Bei der Bildung des Kopfes sind Proportionsänderungen und Lageverschiebungen von großer Bedeutung, vor allem eine Aufbiegung der anfänglich ebenen Kopfplatte.

Der junge kurze Keimstreif liegt in einer Ebene. Nur die Ränder der Kopflappen können sich schon früh aufwölben. Die einzelnen sich bildenden Extremitätenknospen liegen zunächst weit voneinander entfernt, besonders die Partner eines Segmentes sind weit voneinander getrennt. Die ganze Region zwischen Mund und Kopfhinterrand ist lang auseinandergezogen (Abb. 11), die Antennen liegen noch ventral. Das Verhältnis von Länge zu Breite beträgt etwa 1,3:1. Während nun die Antennen nach vorn wandern, breiten sich die Kopflappen seitlich aus. In der Region der Mundgliedmaßen verändern sich die Verhältnisse von Länge : Breite = 1,2 : 1 / 1 : 1 / 0,75 : 1 (Abb. 11 bis 13).

Mit fortschreitender Entwicklung wölben sich die Kopflappen von der Seite und von vorn her stärker auf. Schließlich erreicht der ursprüngliche Vorderrand auf der

Dorsalseite den Bereich des Labiums. Auch die Seiten haben sich mit aufgewölbt, und es bildet sich eine Kopfkapsel, die nur an der Hinterseite offen ist. Oben auf dem Kopf werden die Augen angelegt, die schon früh pigmentiert sind (Stadium *J*). Sie werden bald so groß, daß sie in der Medianen zusammentreffen (Abb. 14).

Die Antennen folgen dieser Aufwärtsbewegung nicht so rasch und entspringen zunächst noch auf der Unterseite. Erst nach und nach rücken sie bis unter die Augen. Die Mundwerkzeuge strecken sich schnauzenartig vor, der Kopf wird orthognath.

### *Thorax*

Wenn sich während des Stadiums *G* die Kopfgliedmaßen schon sehr deutlich ausgebildet haben und das Abdomen umgeschlagen ist, bilden sich die Extremitätenknospen des Thorax. Vom Abdomen verdeckt, wachsen sie rasch und schieben ihre

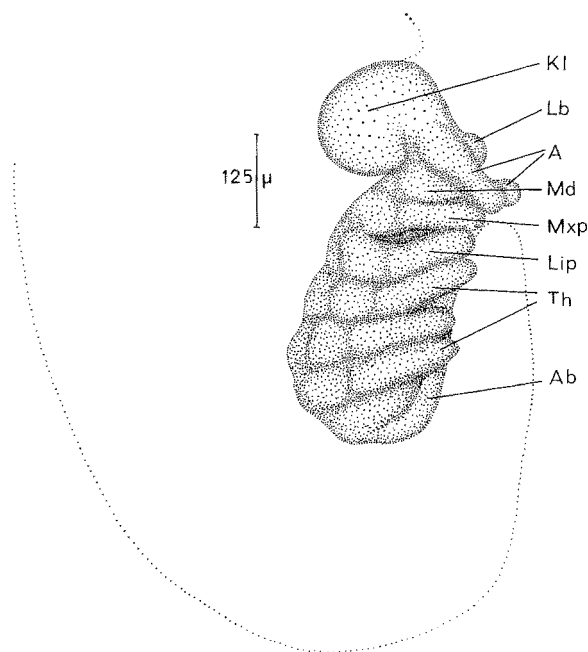


Abb. 17: Embryo von der Seite, die Lage im Ei zeigend (240 Tage, Stadium *H*). Der Kopf-lappen ist schon weit umgebogen. Maxillar- und Labialpalpus ähneln den Thoraxextremitäten sehr. A = Antenne, Ab = Abdomen, Kl = Kopflappen, Lb = Labrum, Lip = Labialpalpus, Md = Mandibel, Mxp = Maxillarpalpus, Th = Thoraxextremitäten

Spitzen seitlich an ihm vorbei (Abb. 12, 17). Bald haben sie die Größe des Maxillarpalpus erreicht. In der Seitenansicht sind jetzt die Segmentgrenzen zwischen den Beinen deutlich sichtbar. Es hat eine erste Gliederung in einen basalen Teil sowie zwei schwach getrennte distale Abschnitte stattgefunden.

Im weiteren Verlauf biegen die Beine nach vorn um. Die endgültige Gliederung



und Ausdifferenzierung vollzieht sich erst kurz vor dem Schlüpfen (Abb. 14). Die einzelnen Beinglieder sind recht gleichartig und von einheitlicher Länge (Abb. 14). Das ausgeschlüpfte erste Stadium, der „Pseudofetus“ (VERHOEFF 1911), besitzt nur zwei Tarsalglieder. Die charakteristischen Styli am 2. und 3. Beinpaar sind noch nicht ausgebildet. Im Bereich des Thorax schließt sich der Rücken am spätesten. Daher sind die lateralen Teile am wenigsten weit entwickelt.

#### *Äußere Entwicklung des Abdomens*

Das Abdomen von *Petrobius* bleibt in der Entwicklung stark hinter dem Vorderkörper zurück. Der hintere Rand des jungen Keimstreifens ist zunächst etwas wulstartig verdickt (Abb. 11). Wenn sich die Knospen der Mundgliedmaßen gebildet haben,

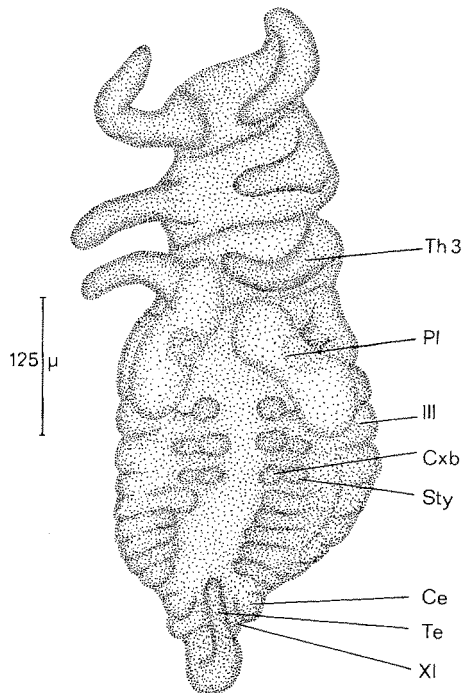


Abb. 18: Thorax und Abdomen eines älteren Embryo, auseinandergebogen (300 Tage, Stadium K). Die Pleuropodien sind sehr kräftig entwickelt. In hinteren Teil des Abdomen haben sich die Anlagen der Coxalbläschen und Styli noch nicht getrennt. Ce = Cerci, Cxb = Coxalbläschen, Pl = Pleuropodien, Sty = Styli, Te = Terminalfilum, Th 3 = 3. Thoraxextremität, III und XI = Abdominalsegmente

schlägt das Hinterende ventralwärts um. Der Rand bildet einen Wulst. Mit zunehmendem Alter erscheinen nun die Thoraxextremitäten, welche jedoch vom umgeschlagenen Abdomen fast völlig verdeckt werden. Die Umbiegungsstelle liegt hinter dem Thorax, im Bereich des ersten Abdominalsegmentes. Die Segmentierung zeigt sich

zuerst in diesem Segment und erfaßt dann sukzessive die folgende Körperpartie. Zunächst erkennt man schwache Querrippen, die sich paarweise vorwölben. Sie teilen sich durch eine flache Einbuchtung in einen medianen und einen lateralen Teil; diese Teile sind etwa gleich groß (Abb. 18).

Mit zunehmendem Alter wird der mediane Abschnitt zu einem rundlichen Wulst und später zu einem fast birnenförmigen Anhang. Der laterale Teil gestaltet sich zu einem fingerförmigen Fortsatz (Abb. 19). Bei dem medianen Abschnitt handelt es sich

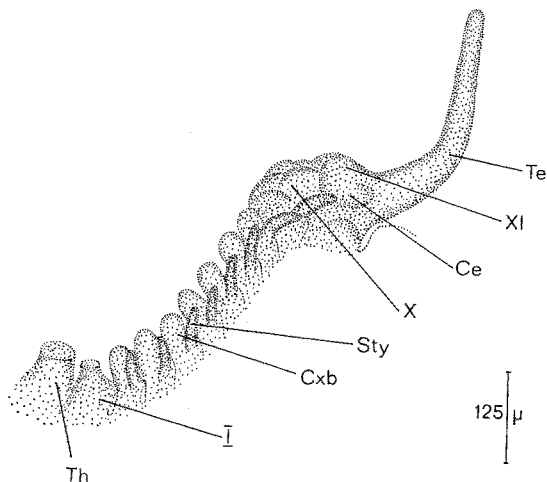


Abb. 19: Abdomen eines alten Embryo von der Seite (400 Tage, Stadium L). Die 3. Thoraxextremität und das Pleuropodium sind abgeschnitten. Coxalbläschen und Styli sind vom II. bis IX. Abdominalsegment ausgebildet. Das X. Segment ist frei von Anhängen, das XI. trägt die Cerci und bildet das Terminalfilum. Ce = Cerci, Cxb = Coxalbläschen, Sty = Styli, Te = Terminalfilum, Th = 3. Thoraxextremität (abgeschnitten), I, X und XI = Abdominalsegmente

um die Bildung des Ventralbläschens, beim äußeren um den Stylus. Die schlüpfenden Larven von *Petrobius* haben nur ein Paar Ventralsäcke pro Segment. An den Seiten prägen sich die Intersegmentalfurchen aus. Am ersten Abdominalsegment kommen die Pleuropodien zur Ausbildung.

Während die folgenden Segmente schon den oben geschilderten Entwicklungsverlauf durchgemacht haben, sind die hintersten Segmente noch weit zurückgeblieben. Inzwischen hat sich am Ende das Terminalfilum herausgebildet und ragt als runder Fortsatz bis zwischen die Mundgliedmaßen (Abb. 15).

Am 9. Segment entstehen noch ein medianer Wulst und ein fingerförmiger Fortsatz. Das 10. Segment zeigt nur ein Paar ganz flacher Höcker. Am 11. aber entwickeln sich seitlich Buckel, die später zu Zapfen auswachsen. Beide sind durch eine nach vorn ausgebuchtete Mulde getrennt. Am Hinterende dieser Bucht, also hinter dem 11. Segment, an der Basis des Terminalfilums, mündet der After (Abb. 18). Um ihn bilden sich später die Lamina subanalis und supraanalis. Erst bei sehr alten Embryonen beginnt sich der Rücken zu schließen. Das Verwachsen der Körperseiten verläuft von hinten nach vorn. Dabei wird Dotter mit eingeschlossen. Die Tergite und Sternite

werden erst ganz kurz vor dem Schlüpfen voll ausgebildet. Relativ spät, wenn der Rücken erst zum Teil geschlossen ist, kommt es zur Bildung der Cuticula. Danach entwickeln die Styli, Cerci und das Terminalfilum ihre endgültige Gestalt.

### Die Pleuropodien

Die Pleuropodien sind Bildungen des ersten Abdominalsegmentes. Sie entstehen schon früh, wenn eine Segmentierung nur im vorderen Abdomenteil vorhanden ist (Stadium *H*).

Zunächst bildet sich eine Extremitätenknospe wie an den folgenden Segmenten. Aber schon bald kann man in der Spitze histologische Besonderheiten feststellen (Abb. 20). Die Kerne färben sich nicht so stark an, wie die an der Basis liegenden. Sie werden groß und langgestreckt, und es erfolgt auch eine Anordnung in der Längsrichtung. Die Kerngröße beträgt etwa  $5 \times 17 \mu$ , später etwa  $8 \times 12 \mu$ . Es wird auch eine deutliche Basalmembran gebildet, die den Spitzenteil von der Basis abtrennt.

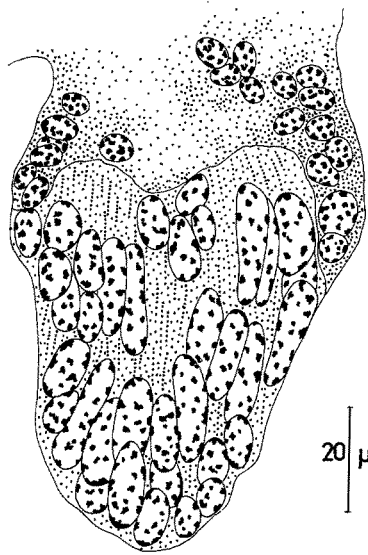


Abb. 20: Längsschnitt durch ein junges Pleuropodium (66 Tage, Stadium *H*)

Nun erfolgt eine Vergrößerung und Aufblähung. Im Endstadium ist eine große, sackförmige, zweilappige Blase entstanden, die auf einem kurzen Stiel sitzt. Die größte Länge des Sackes beträgt etwa  $180 \mu$  (Abb. 14, 21). Die Zellen sind groß, drüsig und bilden eine einschichtige Wand. Im Inneren der Blase findet man Reste von sehr lockerem mesodermalem Gewebe.

Die Pleuropodien bleiben bestehen, bis sich der Rücken geschlossen hat. Dann, wenige Tage vor dem Ausschlüpfen, verschwinden sie plötzlich.

*Lepisma saccherina* bildet ebenfalls Pleuropodien aus (HEYMONS 1897), doch sind

diese relativ klein, bleiben kompakt und bilden keine Blasen. Nach HEYMONS & HEYMONS (1905) findet man bei *Trigoniophthalmus* (= *Machilis*) im Pleuropodium amitotisch Kernteilungen.

Über die Bedeutung und Funktion der Pleuropodien gibt es verschiedene Ansichten. SLIFER (1937) fand, daß die Pleuropodien bei *Melanoplus* ein Sekret bilden, welches die dort sehr dicke Blastodermcuticula aufzulösen vermag. Dies geschieht wenige Tage vor dem Schlüpfen. Diese Funktion ist auch für *Petrobius* sehr gut denkbar. Möglich ist auch eine zweite Deutung, die HEYMONS & HEYMONS (1905) geben: Mit der beginnenden Rückbildung der Serosa werden die Pleuropodien gebildet. „Die bläschenförmigen dünnwandigen Lateralorgane sind im Inneren nunmehr mit der zur

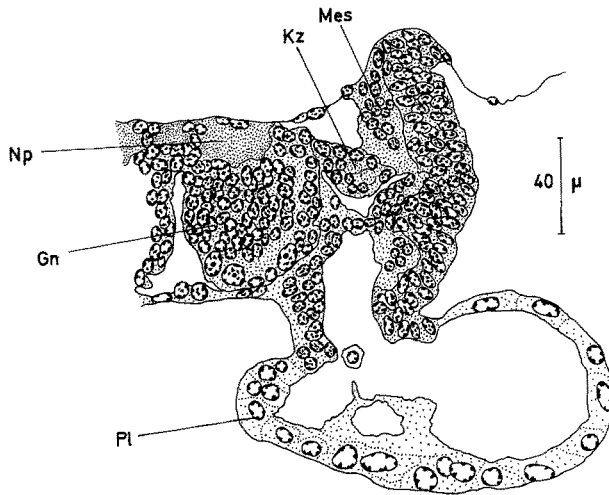


Abb. 21: 1. Abdominalsegment im Querschnitt (38 Tage, spätes Stadium J). Ganglion und Mittelstreif sind weit entwickelt, das Pleuropodium (Pl) groß und blasenförmig. Im Mesoderm liegt eine Gonadenanlage (Kz). Gn Ganglion, Kz = Keimzellen, Mes = Mesoderm, Np = Neuropilem, Pl = Pleuropodium

Entwicklung kommenden Blutflüssigkeit gefüllt, und sie funktionieren wohl zweifellos als Respirationsorgane.“ Sie homologisieren die Pleuropodien sodann mit den Coxalbläschen und schreiben, sie seien im ersten Abdominalsegment bei den geschlüpften Tieren nicht zu finden, weil sie embryonal „verbraucht“ worden seien. Dies trifft jedoch nicht zu: Der adulte *Petrobius* hat am ersten Abdominalsegment auch ein Paar, an den nächsten allerdings zwei Paar Bläschen. Andere Machiliden haben stets nur ein Paar Ventralsäcke pro Segment. Es fehlt jedoch am ersten Abdominalsegment der Stylus.

Bei *Thermobia* findet man nach WOODLAND (1957) ein anderes Verhalten, als HEYMONS (1897) angibt. Das Pleuropodium wird tassenförmig. Während des Blastokinestadiums wird es in den Körper eingezogen und scheidet dabei ein Sekret aus. Wenn der Rücken geschlossen ist und die Cuticula des ersten Stadiums abgeschieden wird, löst es die „Subchorioncuticula“ auf. Dies geschieht nach Zweidrittel der Entwicklungszeit, also recht früh, und bestätigt das Ergebnis von SLIFER (1937, 1938).

ROONWAL (1937) unterscheidet zwei Arten von Pleuropodien: Evaginierte und invaginierte. Zu ersteren gehören die Pleuropodien von *Petrobius* und *Melanoplus*, die zweite Art wird von *Lepisma* vertreten.

### Blastokinese

Die Keimscheibe liegt an der Oberfläche des Dotters. Mit der Ausbildung des Keimstreifs und seiner Vergrößerung breitet sich dieser zunächst auch an der Oberfläche aus. Wenn dann das Abdomen nach vorn umbiegt, wird die so entstehende Falte in den Dotter hineingedrückt. Für dieses Stadium ist ein fingerförmiger Dotterfortsatz

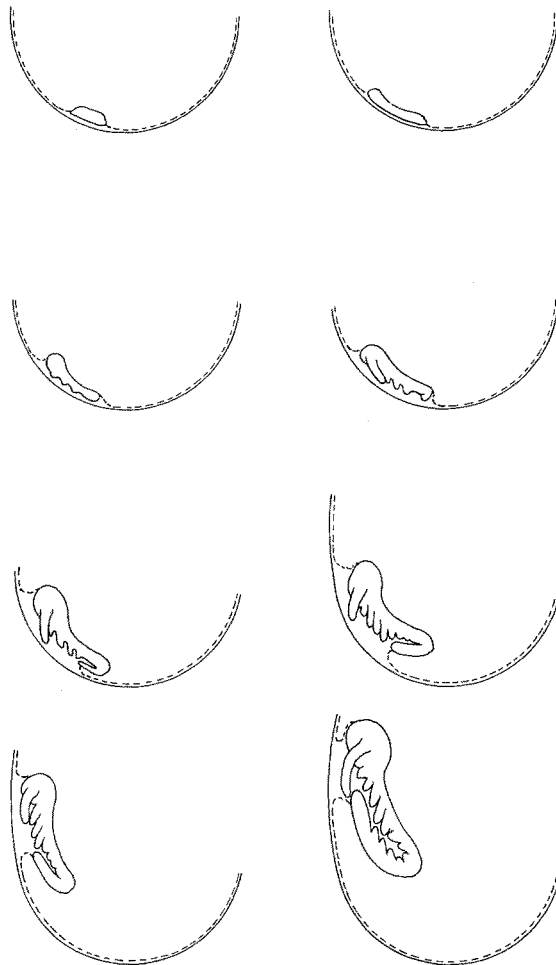


Abb. 22: Blastokinese. Serie von Sagittalschnitten durch den hinteren Keimbereich, zeigt schematisch Bildung und Lage der Keimscheibe, des Keimstreifs und des Embryo

typisch, der am kaudalen Ende liegt und sich von hinten über den Embryo schiebt (Abb. 22). Bevor der Embryo in den Dotter einsinkt, weicht er nach vorn aus. Er gelangt auf die Ventralseite des Keimes. Während sich die Abdominalanhänge bilden, sinkt er mit dem Hinterende in den Dotter ein (Abb. 22) und nicht – wie HEYMONS & HEYMONS (1905) angeben – mit dem Kopf voran. Der Kopf liegt noch außen auf dem

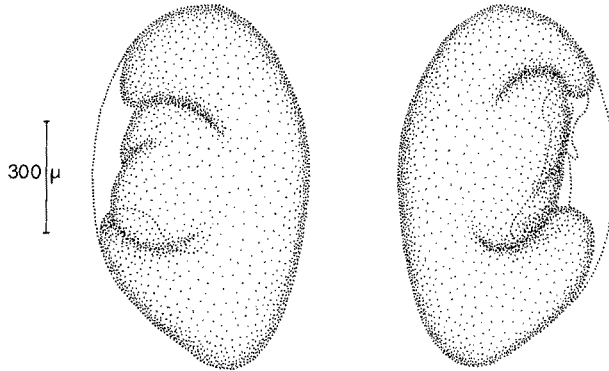


Abb. 23: Dottergestalt während des Einsinkens des Embryo, rechts dessen Kontur (26 Tage, frühes Stadium J)

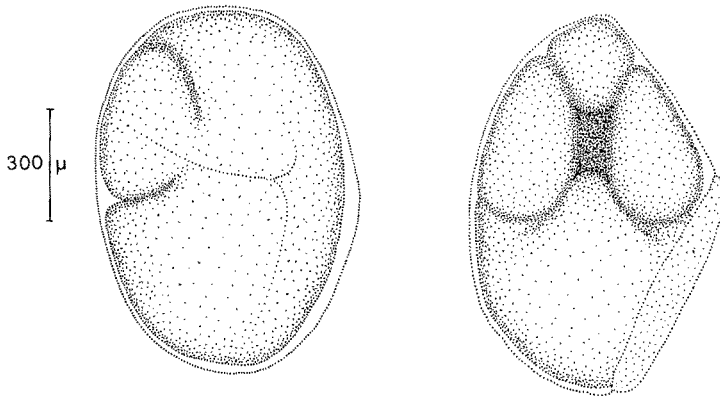


Abb. 24: Die Seiten- und Ventralansicht zeigt die Form der Dotterwülste (138 Tage, spätes Stadium J). Der Embryo ist völlig in den Dotter eingesunken

Dotter (Abb. 17). Schließlich versinkt der Embryo ganz zwischen vier großen Wülsten, die sich über ihm fast schließen können (Abb. 23, 24). Er liegt also nicht in einer einfachen Falte, wie es HEYMONS & HEYMONS (1905) beschreiben. Vor allem reichen die Seiten des Embryo nicht bis an die Oberfläche des Eies, sondern der Embryo liegt tief eingesenkt. Während dieser Bewegung verkleinert sich die Serosa mit ihren sehr großen Kernen und wird auf einen apikalen Teil des Eies beschränkt. Diese Rückbildung erfolgt zeitlich vor dem Einsinken in den Dotter. Die Serosa liegt also nicht im Bereich

des Embryo. Die embryonalen Zellen gehen über in die sehr feine Haut des Amnion und diese in die Serosazellen.

Die Blastokinese ist bei anderen Insekten sehr viel ausgeprägter. Bei *Lepisma* ist es ein komplizierter Umrollungsprozeß, der den Embryo wieder an die Oberfläche des Dotters bringt. Bei der rückläufigen Bewegung, der Katatrepsis, wird das Amnion zurückgebildet.

## Mesodermentwicklung

### *Ablösung und Segmentierung des Mesoderms*

Die junge Keimscheibe besteht zunächst aus einer lockeren Ansammlung von Kernen. Diese richten sich so aus, daß die Längsachsen der meisten Kerne senkrecht zur Oberfläche stehen. Nur an der Innenseite findet man einige Kerne, die quer liegen (Abb. 5). Es läßt sich dabei nicht entscheiden, ob sie nach innen gewandert sind, oder ob sie am Anfang getrennt entstehen. Zwischen den Schichten bildet sich eine Basalmembran aus. Die zunächst runde Keimscheibe streckt sich bald in die Länge. Die oft

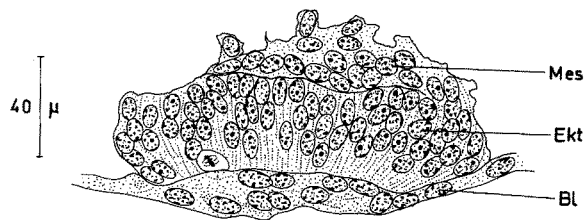


Abb. 25: Die Keimscheibe liegt dem Blastoderm dicht an (9 Tage, Stadium *E*). Am späteren Hinterende wandert Mesoderm ein. Bl = Blastoderm, Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm

hohe, stumpfkegelförmige Mesodermschicht (Abb. 25) breitet sich dabei aus, aber nicht über die gesamte Fläche. Das Vorderende bleibt frei von Mesoderm (Abb. 27). Am Hinterende ist es stärker ausgebildet und erstreckt sich bis zum Hinterrand. Hier befindet sich eine Mesodermproliferationszone. Die Basalmembran ist aufgelöst, und Zellen wandern nach oben und weiter nach vorn. So entsteht am Hinterende dauernd neues Mesodermmaterial (Abb. 28). Der verdickte kaudale Bereich ist auch an Keimstreifpräparaten deutlich zu erkennen (Abb. 6).

Der Verlängerung des Keimstreifs folgt noch eine Zeitlang eine Ausbreitung des Mesoderms. Dann jedoch beginnt seine Zergliederung. Zunächst tritt ein Längsspalt auf, und es entstehen Mesodermstreifen, die vorn mit einer schmalen und hinten mit einer breiten Brücke zusammenhängen. Die Streifen zerfallen von vorn her in einzelne Somite (Abb. 27). In ihnen bildet sich das Coelom aus.

Die Bildung des Mesoderms am hinteren Körperpol erfolgt noch lange Zeit hindurch. Erst wenn das Abdomen schon weit eingeschlagen und der Thorax segmentiert ist, also während des Stadiums *H*, wird sie beendet. Man findet dann einen großen Mesodermblock über dem Abdomen liegen (Abb. 8). Er gliedert sich nach und nach von vorn her. Am Hinterende wird er vom Proctodaeum durchbrochen.

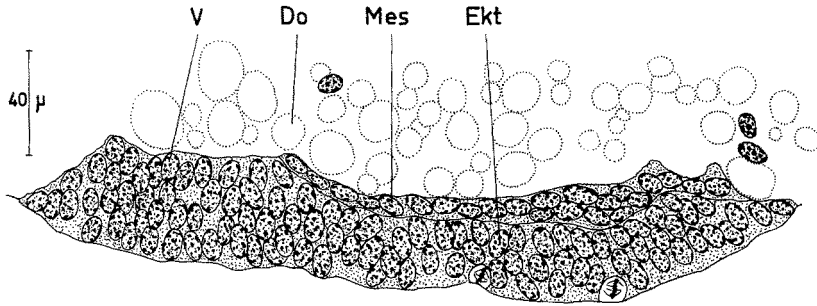


Abb. 26: Keimstreif im Sagittalschnitt (77 Tage, frühes Stadium *F*). Eine dünne Mesoderm-lage erstreckt sich vom Hinterende nach vorn, erreicht aber die Spitze nicht. Do = Dotter, Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm, V = Vorderende

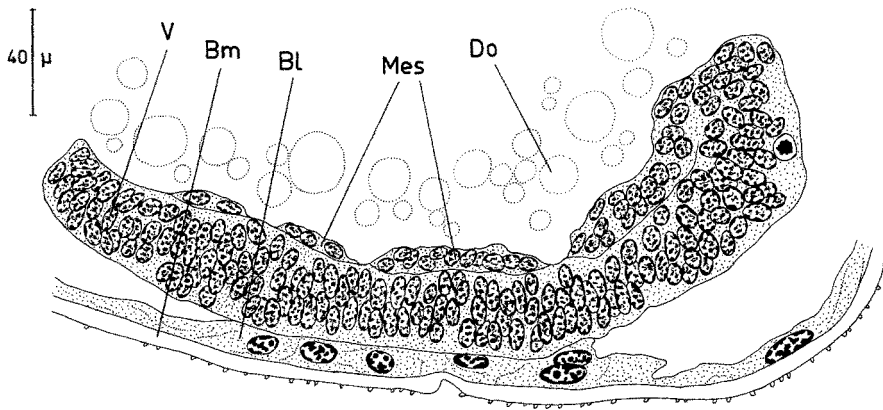


Abb. 27: Sagittalschnitt durch einen älteren Keimstreif (22 Tage, Stadium *F*). Mesoderm bildet sich am Hinterende. Vorn sind schon Somite entstanden, die Spitze bleibt ohne Mesoderm. Bl = Blastoderm, Bm = Blastodermmembran, Do = Dotter, Mes = Mesoderm, V = Vorderende

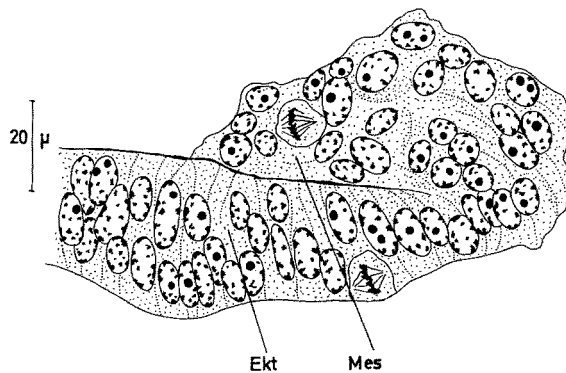


Abb. 28: Hinterende eines Keimstreifs im Sagittalschnitt (20 Tage, Stadium *F*). Deutlich erkennt man, wie Mesoderm nach oben wandert. Die Basalmembran ist hinten aufgelöst. Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm



Die geschilderte Art der Mesodermablösung ist für die Insekten ungewöhnlich. Weit verbreitet ist die Immigration aus einer medianen Längsfurche = Primitivrinne. Aber auch Invagination oder seitliche Überwachsung der langen medianen Partie kommen vor. Im Extremfall wandern Zellen aus der gesamten Keimanlage nach innen (*Carausius*).

Bei *Lepismen* liegen etwas widersprüchliche Angaben vor. WOODLAND (1957) fand einen Mesodermkonus, der bei der Längsstreckung verschwindet. Weiteres Mesoderm wird in der Körpermitte gebildet („Proliferation continues midventrally“). HEYMONS (1897) beschreibt ein Eindringen von Mesodermzellen im mittleren und hinteren Abschnitt der Keimscheibe. Er führt diese begrenzte Zone auf die geringe Größe der Embryonalanlage zurück. SHAROV (1953, 1966) gibt eine Proliferationszone an und beruft sich dabei auf HEYMONS (1897). Eine seiner Darstellungen entspricht ganz der Abbildung 26.

Die Crustaceen besitzen naupliales und Sprossungsmesoderm, die sich getrennt entwickeln. Eine Proliferationszone am Hinterende in der Blastoporusregion – bei den Malakostaken als Teloblasten – gliedert Mesodermbänder bzw. Somite ab.

Bei den Insekten ist eine Unterscheidung von larvalem und Sprossungsmesoderm nicht möglich. Das Mesoderm entsteht bei den Pterygota in einer Primitivrinne, die der Blastoporusregion entspricht. Diese ist hier also sehr lang gestreckt. Das Mesoderm gelangt zusammen mit dem Entoderm als mesentodermale Masse ins Innere (SIEWING 1965).

Bei den „Apterygota“ muß man die Thysanuren, die ja den Pterygota nahestehen, von den übrigen Gruppen trennen. *Isotoma* bildet das „untere Blatt“ durch multipolare Immigration (PHILIPTSCHENKO 1912), eine Primitivrinne wird nicht ausgebildet. Innerhalb der Thysanuren nimmt *Petrobius* anscheinend die extremste Stellung ein mit seiner räumlich äußerst begrenzten Proliferationszone am Hinterende. Die Zellen in dieser Region sind keinem Keimblatt zuzuordnen und müssen als pluripotent bezeichnet werden (SIEWING 1965). An Hand der weiteren Entwicklung läßt sich nur der ektodermale und der mesodermale Anteil weiter verfolgen.

Folgt man den Angaben WOODLANDS (1957), so nimmt *Thermobia* eine Zwischenstellung ein und leitet zu den Pterygota über. Dies stützt die Entwicklungstendenz, die MANTON (1949) u. a. für die Insekten erkannt haben und die in einer Ausbreitung der Mesodermbildungszone besteht.

### *Bildung des Coeloms*

Die Somite, die durch die Zergliederung der Mesodermstreifen entstehen, sind zunächst flach. Sie nehmen jedoch bald an Umfang zu, und in ihnen bildet sich ein Spaltraum. So entstehen die ersten Coelomhöhlen (Abb. 29). Sie sind im Segment der Mandibeln klein, bei Maxille und Labium groß (Abb. 32). Im vorderen unpaaren Mesodermbereich findet man zunächst nur eine Verdickung. Dann erscheinen etwa gleichzeitig Coelomhöhlen im Antennenmesoderm und im ersten Thoraxsegment.

Kurz nachdem die ersten Coelomhöhlen sichtbar werden, wölben sich die Extremitätenknospen vor. Das Coelom drängt nach und kleidet sie aus, so daß jetzt große

umschlossene Hohlräume entstehen. Diese haben Ausbuchtungen und Fortsätze, die einander berühren. In Abbildung 30a ist das Maxillencoelom in seiner größten Ausdehnung getroffen. Der Schnitt in Abb. 30b ist etwa  $20 \mu$  weiter hinten geführt und zeigt den vorderen, ganz flachen Teil des Labialcoeloms.

Es besteht eine Ähnlichkeit zwischen diesen Bildern und Darstellungen ROONWALS (1937). Dieser schildert jedoch eine Bildung des Coeloms durch seitliches Überwachsen.

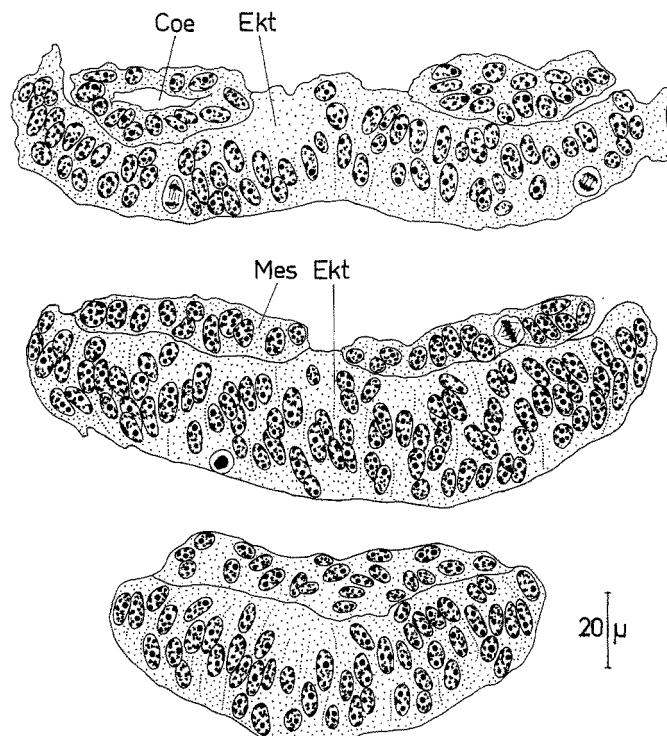


Abb. 29: Querschnittserie durch einen Keimstreif (14 Tage, Stadium F). Am Vorderende ist schon Coelom gebildet. Im Mittelteil ist die Mesoderm lamelle erst median aufgespalten, am Hinterende noch ungeteilt und dicker als in der Mitte. Coe = Coelom, Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm

Dieser Entstehungsmodus trifft auf verschiedene Insekten zu (*Locusta*, *Blattella*, *Euterme*s, *Sialis*, *Diacrisia* u. a.), wie sich auch für den oben geschilderten Fall weitere Beispiele anführen lassen (*Gryllus*, *Carausius*, *Hydrophilus*, *Formica* u. a.) (JOHANNSEN & BUTT 1941). Die Coelomhöhlen sind bei *Petrobius* aber eindeutig vorhanden, bevor eine Extremitätenknospe entsteht.

Mit dem Wachsen der Extremitäten dehnt sich auch das Coelom weiter aus. Besonders groß wird es in den Thoraxsegmenten. Dort entspricht es in Form und Ausdehnung dem Bild, welches sich bei anderen Insekten zeigt. Man findet in jedem Coelom mehrere Aussackungen, eine dorso-rostrale, eine dorso-anale, eine tiefe ventrale und eine kurze, spitze mediane.

Im Abdomen werden im 1. bis 9. Segment große Coelomhöhlen gebildet, die denen des Thorax völlig gleichen. Im sagittalen Schnitt sind sie von dreieckiger Gestalt. Anders ist das 10. abdominale Coelom geformt. Es zieht sich schlauchförmig seitlich am Proctodaeum entlang. Im 11. Segment wird zwar kein Coelom gebildet, aber es ist ein recht großer Mesodermblock vorhanden, der das Proctodaeum umfaßt,

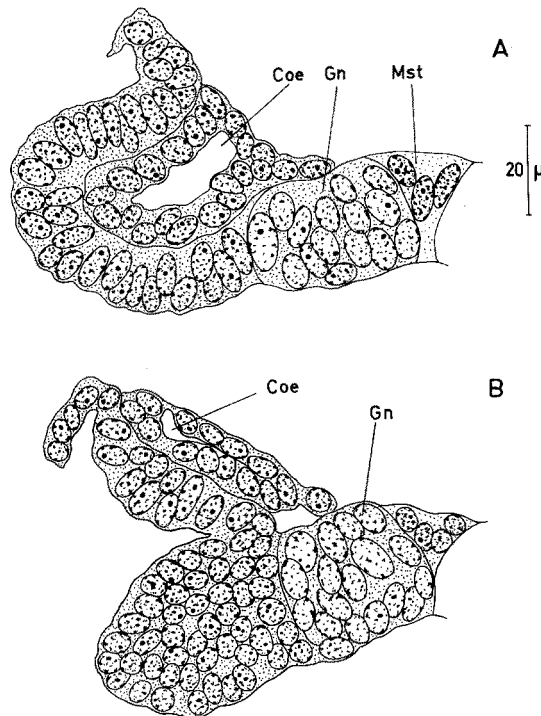


Abb. 30: Querschnitte durch das Maxillensegment und den Übergang zum Labium (27 Tage, Stadium G). (A) Ein großes Coelom füllt die Extremitätenknospe der Maxille aus. Ganglionanlage mit hellen, Mittelstreif mit dunkleren Kernen. (B) Etwa 20  $\mu$  weiter hinten greift der vordere Ast des Labialcoeloms an der Seite vor. Die Maxillenknospe erscheint noch im Anschnitt. Coe = Coelom, Gn = Ganglion, Mst = Mittelstreifen

ins Terminalfilum zieht und die Analklappen versorgt. Coelome im 11. Abdominalsegment fehlen auch bei *Lepisma*, werden aber z. B. für *Blatta* und *Locusta* angegeben.

Alle Coelomhöhlen existieren nur einige Zeit. Sie lösen sich von vorn her wieder auf. In einer dichten Masse füllt das Mesoderm die Extremitäten und den Raum zwischen Seitenwand und Ganglion. Im Thoraxcoelom beobachtet man Zellstränge, die sich aus der Coelomwand lösen. Es entsteht das für Insekten typische Mixocoel.

#### Mesoderm des Kopfes

Im vorderen Abschnitt des Keimstreifens bleibt ein sehr flacher Mesodermabschnitt zurück, der median nicht geteilt ist. Aus ihm gehen Präantennen-, Antennen- und Inter-

kalarmesoderm hervor. Anfangs recht klein, dehnt sich dieser Mesodermbezirk später aus. Dies gilt besonders für das Antennenmesoderm. Wenn sich das Stomodaeum ein-senkt, findet man links und rechts zwei kleine Antennencoelome. Dahinter im Inter-kalarbereich liegen zwei solide, kleine Zellhaufen. Das Stomodaeum drückt den mitt-

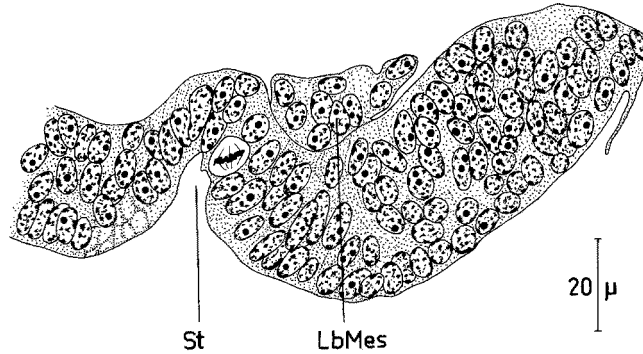


Abb. 31: Vorderende eines Embryo, medianer Sagittalschnitt (25 Tage, Stadium G). Vor der Stomodaeumeinsenkung labrales Mesoderm. LbMes = labrales Mesoderm, St = Stomodaeum

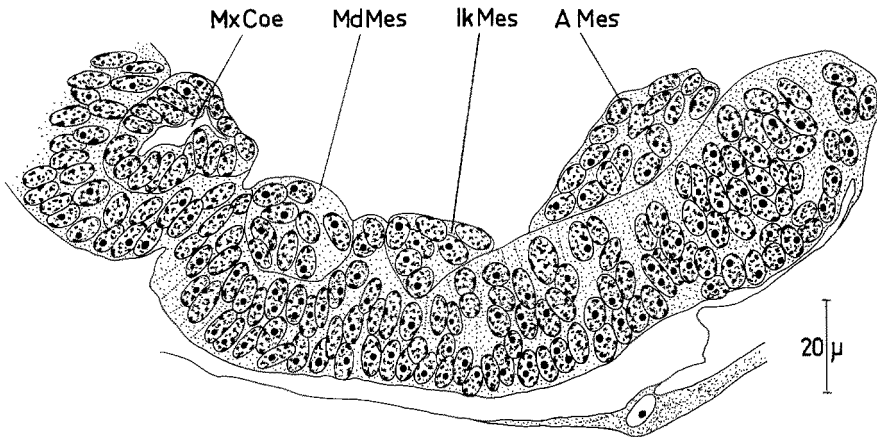


Abb. 32: Derselbe Embryo wie in Abbildung 31, weiter seitlich das Mesoderm von der Antenne bis zur Maxille. AMes = Antennenmesoderm, IkMes = Interkalarmesoderm, MdMes = Mandibelmesoderm, MxCoe = Maxillencoelom

leren Mesodermbereich nach vorn und ventral. Er gelangt so in das vorwachsende Labrum. Alle Mesodermbezirke sind nicht isoliert voneinander, sondern hängen zusammen.

Das Interkalarmesoderm bleibt immer klein und ist später nicht mehr genau zu identifizieren. Das labrale-präantennale Mesoderm bildet einen kompakten Strang im Labrum. Nicht einmal Andeutungen von Coelomhöhlen sind darin zu beobachten. Das anfänglich kleine Antennencoelom aber wird sehr umfangreich. In der Antenne selbst

findet man zwar nur eine solide Zellmasse bzw. später einzelne Stränge, aber über der Gehirnanlage liegt ein Paar großer, zartwandiger Höhlen. Gegen Ende des Stadiums *H* haben sie ihre größte Ausdehnung. Mit beginnender Aufbiegung des Kopfes und der Bildung des Gehirns löst sich die Wand auf. Die Teile von links und rechts treffen sich in der Mitte und verschmelzen miteinander, so daß median über dem Stomodaeum eine Scheidewand gebildet wird. Starke Stränge ziehen von hier zu den Antennen und versorgen diese mit Muskulatur. Ein weiteres Paar zieht von den dorsalen Spitzen der Tentorien nach oben, läuft zwischen Lobus 2 und Lobus 3 hindurch und setzt an der Kopfkapsel an. Es handelt sich dabei um die Anlage von Sehnen, die das Tentorium im Kopf fest verankern. Ähnliche Sehnen ziehen auch nach den Seiten. Sie alle bilden den mesodermalen Teil des Tentoriums. Der wichtigste Abschnitt geht aus dem Mandibelmesoderm hervor und verbindet die beiden Mandibelmuskeln sowie die beiden Teile des Tentoriums (vgl. HOLMGREN 1920).

Obwohl die Entwicklung nicht bis zum Ende verfolgt werden konnte, scheint es doch, daß auch das Neurilemm aus dem Antennenmesoderm hervorgeht. Das Labralmesoderm bildet naturgemäß die Muskulatur des Labrum und in deren Fortsetzung auch die Stomodaealmuskulatur. Möglicherweise trägt zu letzterer auch das Interkalarmesoderm bei. Die Frage nach einem selbständigen präantennalen Somiten läßt sich an Hand der Ergebnisse nicht beantworten.

#### *Der Suboesophagealkörper*

Der Suboesophagealkörper entsteht paarig im Interkalarsegment, etwas seitlich vor der vorderen TentoriumEinstülpung aus Mesodermmaterial. Man bemerkt ihn zum erstenmal, wenn der Embryo im Stadium *H* in den Dotter einsinkt (Abb. 35).

Das ganze Organ besteht aus wenigen Zellen von charakteristischem Aussehen: helles, vakuoläres Plasma und wenig anfärbbare Kerne. Häufig findet man dotterartige Einschlüsse.

Zur Zeit der größten Ausdehnung sind die Zellen stark angeschwollen. Die beiden Teile nähern sich ventral einander, verschmelzen aber nie. Es tritt auch kein Hohlraum zwischen den Zellen auf. Die Hauptmasse liegt jetzt seitlich hinter dem Tentorium und übertrifft dieses weit an Größe. Nun ist auch ein räumlicher Kontakt zum Dotter gegeben.

Wenn das Gehirn ganz aufgebogen ist, wird der Suboesophagealkörper zurückgebildet. Bei den ältesten Stadien liegen zwei kleine Zellkomplexe neben dem Tentorium (Abb. 43). Bei den ausgeschlüpften Tieren sind sie verschwunden.

Erstmals wurde ein Suboesophagealkörper von WHEELER (1893) beschrieben, danach von anderen Autoren bei verschiedenen Insektengruppen. Die Mehrzahl gibt eine Entstehung aus dem Mesoderm des Interkalarsegmentes an. Aber auch eine entodermale Herkunft (z. B. SCHWANGART 1904) oder eine Zugehörigkeit zum Mandibelsegment (ROONWAL 1937) werden angegeben.

Über die Funktion dieses embryonalen Organs gibt es nur Vermutungen. Meine Beobachtungen lassen keine Entscheidung dieser Frage zu.

## Die Gonaden

Bei manchen Exemplaren finden sich, zuerst während des Stadiums *H*, im dorsalen Teil des 2. und 3. Thoraxcoeloms und im 1. abdominalen Coelom ein oder zwei große, helle Kerne (Abb. 39). Sie liegen in einer größeren Plasmamasse und sind von kleinen, dunklen Kernen umgeben. Bei anderen Exemplaren liegen sie auch in weiteren Abdominalsegmenten. Es muß sich hierbei um die Urgeschlechtszellen handeln. Über ihre Herkunft läßt sich nichts sagen. Beim Männchen findet man drei Paar Hoden im hinteren Thorax und vorderen Abdomen. Dies entspricht der Lage der Urgeschlechtszellen im ersten Fall. Das Weibchen hat 7 Paar Ovariolen, die im Abdomen liegen.

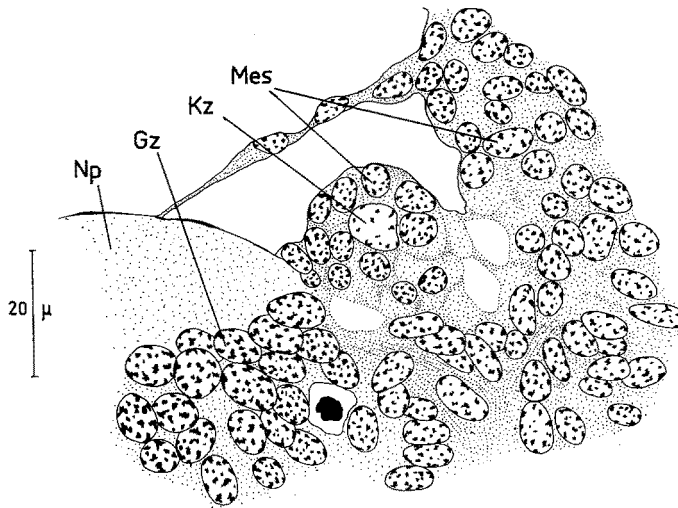


Abb. 33: Teil eines Querschnittes durch das I. Abdominalsegment mit der Gonadenanlage (38 Tage, Stadium *J*). Gz = Ganglionzellen, Kz = Keimzellen, Mes = Mesoderm, Np = Neuropilem

Wenn sich im Stadium *J* das Coelom auflöst, findet man die hellen Kerne am dorsalen Seitenrand, manchmal in einem Restcoelom; später wandern sie etwas nach unten und liegen dann, von einigen Zellen umgeben, neben dem Ganglion (Abb. 33).

## Bildungen des Ektoderms

### *Das Stomodaeum*

Wenn sich im Stadium *G* das Labrum vorzuwölben beginnt, findet man dahinter eine Einsenkung (Abb. 31). Sie ist bald schräg nach vorn gerichtet. Das Ektoderm, welches sich nach innen vorwölbt, drückt dabei eine Mesodermpartie nach vorn. Parallel mit der weiteren Einsenkung und Vertiefung des Vorderdarmes geht die Vorwölbung der

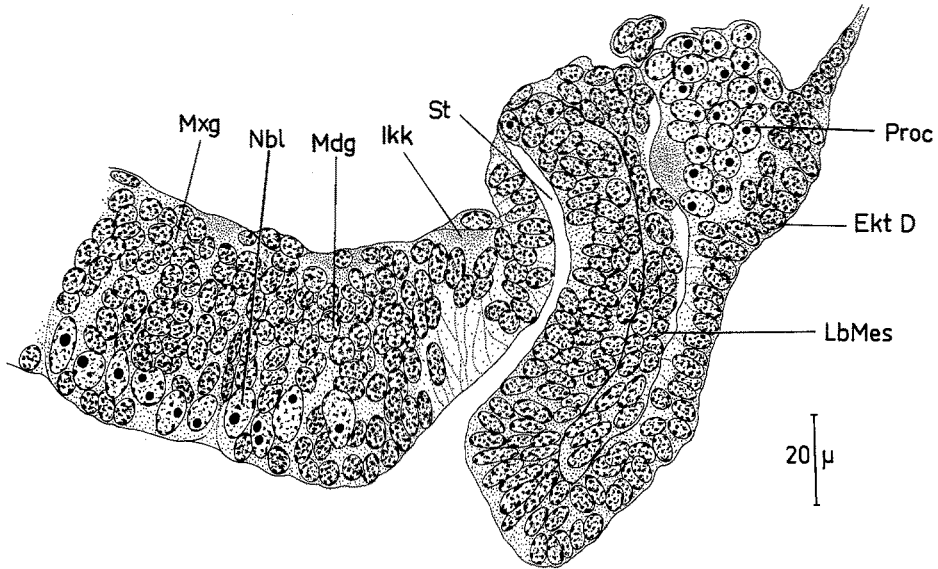


Abb. 34: Medianer Sagittalschnitt (38 Tage, Stadium *H*). Im Labrum viel Mesoderm, davor die Anlage des Protocerebrum mit dem ersten Neuropilem. Große, helle Neuroblasten bilden die Ganglinienzellen im Mandibel- und Maxillensegment, die Kommissuren sind im Entstehen begriffen. EktD = Dermatogenes Ektoderm, Ikk = Hinterschlundkommissur, LbMes = labrales Mesoderm, Mdg = Mandibulganglien, Mxg = Maxillenganglion, Nbl = Neuroblasten, Proc = Protocerebrum, St = Stomodaeum

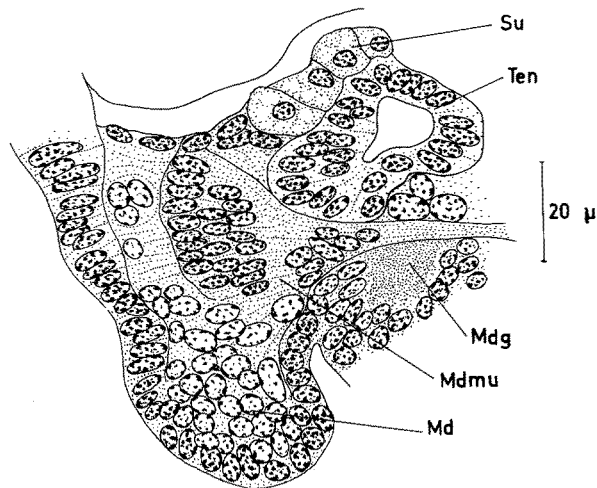


Abb. 35: Querschnitt durch das Mandibelsegment (90 Tage, Stadium *J*). Die Tentoriumanlage hat sich von der Oberfläche abgeschnürt, darunter bildet sich der Mandibelmuskel. Neben dem Tentorium liegt der Suboesophagealkörper. Md = Mandibel, Mdg = Pilem des Mandibulganglion, Mdmu = Mandibelmuskel, Su = Suboesophagealkörper, Ten = Tentorium

Oberlippe. Diese schiebt sich über die Mundöffnung und verlängert so das Stomodaeum, welches einen langen gebogenen Gang bildet. Das Ektoderm der Vorderwand ist sehr viel dicker ausgebildet als das der Hinterwand (Abb. 34). Im Querschnitt zeigt sich ein sichelförmiges Lumen, die offene Seite der Sichel ist nach dorsal gerichtet. Der äußere Umriss ist rund.

Mit der Aufbiegung des Kopfes geht eine Aufwärtsbewegung des Stomodaeum konform. Dadurch läuft es später vorn steil nach oben, biegt dann scharf um und zieht fast gerade nach hinten (Abb. 46). Das Lumen ist nun auch nicht mehr sichelförmig, sondern eckig. Bemerkenswert ist, daß der Durchmesser des Vorderarmes verhältnismäßig sehr klein ist und auch von einem frühen Stadium an nicht mehr zunimmt.

Das Ende des Vorderdarms wird nicht, wie beim Enddarm, durch eine Membran gegen den Dotter abgegrenzt, sondern durch eine zellige Lamelle.

### Das Proctodaeum

Das Proctodaeum senkt sich erst einige Zeit nach der Bildung des Stomodaeum ein (Stadium *H*). Das Abdomen ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht segmentiert. Ein Ektodermpropf schiebt sich dicht vor dem Hinterende ins Innere, und an der Oberfläche bildet sich zunächst eine flache Grube. Das Mesoderm, das als einheitliche Zellmasse

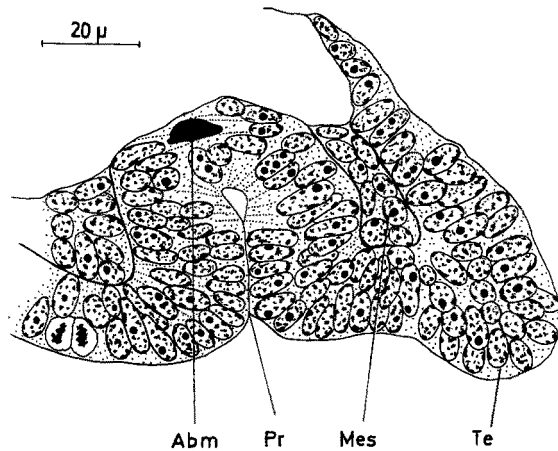


Abb. 36: Bildung des Proctodaeum (Sagittalschnitt), welches das Mesoderm durchbricht (29 Tage, Stadium *H*). Zum Dotter hin bildet sich eine Abschlussmembran. Abm = Abschlussmembran, Mes = Mesoderm, Pr = Proctodaeum, Te = Terminalfilum

im Abdomen liegt, wird durchbrochen (Abb. 36). An der Stelle, an welcher das Ektoderm mit dem Dotter in Berührung kommt, bildet sich schon bald eine Membran aus, die sich mit Plasmafarbstoff intensiv anfärbt. Nach und nach wird die Einstülpung tiefer, und sie ändert auch ihre Richtung. Durch eine Umbiegung dicht vor der Mündung verläuft die Längsachse des Proctodaeum schließlich parallel zur Längsachse des Ab-



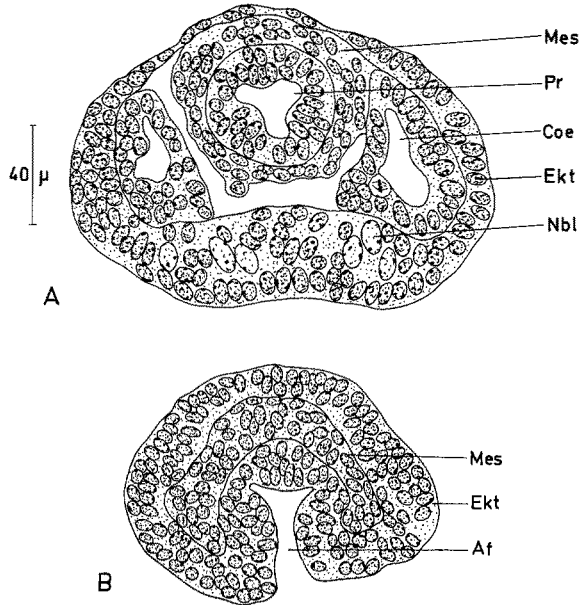


Abb. 37: Querschnitt durch das Proctodaeum (52 Tage, Stadium K). (A) Querschnitt durch das IX. Abdominalsegment mit Coelom, beginnender Ganglienbildung und Proctodaeum. (B) Schnitt durch das XI. Segment mit Afteröffnung. Af = After, Coe = Coelom, Ekt = Ektoderm, Mes = Mesoderm, Nbl = Neuroblasten, Pr = Proctodaeum

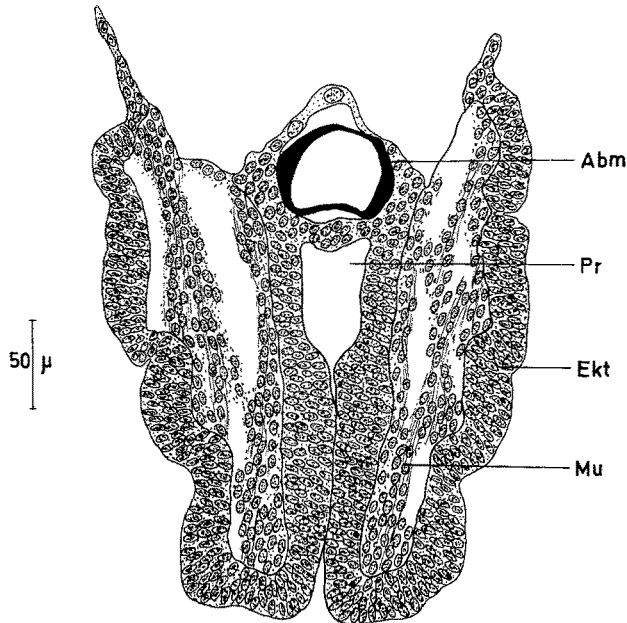


Abb. 38: Frontalschnitt durch das Proctodaeum (274 Tage, Stadium L). Die Abschlußmembran ist sehr kräftig entwickelt, davor aber noch eine zellige Lamelle. Die Muskulatur um den Enddarm differenziert sich. Abm = Abschlußmembran, Ekt = Ektoderm, Mu = Muskulatur, Pr = Lumen des Proctodaeum

domens. Bei älteren Stadien bildet nur die erwähnte Membran den Abschluß nach innen. Die Zellen sind in dieser Region auseinandergewichen.

Das Lumen des Enddarms hat einen dreieckigen Querschnitt (Abb. 37). Um den Enddarm bildet das Mesoderm eine Hülle, welche Muskulatur liefert (Abb. 38). Dies Mesoderm gehört zum 11. Segment, es bildet auch die mesodermalen Teile der Analklappen, der Cerci und des Terminalfilums. Die Ausdifferenzierung des Proctodaeum erfolgt erst spät, ebenso die Bildung der Malpighischen Gefäße.

### *Das Tentorium*

Es besteht aus zwei paarigen Teilen, die sich unabhängig voneinander bilden: dem vorderen und dem hinteren Tentorium. Im Gegensatz zu anderen Insekten verschmelzen diese Teile nicht miteinander.

Gegen Ende des Stadiums *H* findet man eine ektodermale Blase (Abb. 35), die sich vorn an der Innenseite der Mandibelbasis einsenkt. Während sie tiefer sinkt, behält sie ihre Verbindung nach außen bei (Abb. 45). Zunächst ist ein schmaler Porus offen, später schließt sich dieser und es bleibt ein solider Zellstrang bestehen.

Das Bläschen streckt sich in die Länge. Dabei wird es seitlich flachgedrückt und bekommt einen nach vorn gerichteten Fortsatz. Die Seitenansicht zeigt eine dreieckige Gestalt. Über eine bindegewebige Brücke werden die beiden Teile nun miteinander verbunden (Abb. 43). Sie liegen dann hinter bzw. unter dem Stomodaeum, die oberen Teile überragen dieses seitlich.

Die spätere Entwicklung konnte leider nicht direkt verfolgt werden, aber ein Vergleich mit jungen Tieren ergibt, daß das Lumen nie völlig verschwindet. Nach innen wird eine kräftige Cuticula abgeschieden, die auch embryonal als feine Membran zu sehen ist. Noch während die Blasen groß und rundlich sind, ordnet sich das Muskelgewebe um sie herum an. Das vordere Tentorium dient besonders als Ansatzpunkt für die Kaumusculatur. Mesodermale Sehnen befestigen es an der Kopfkapsel.

Das hintere Tentorium entsteht viel später als das vordere. Seitlich an der Vorderseite des Labiums bilden sich tiefe Falten, die nach innen dringen. Es sind nie runde Säckchen wie vorn, sondern schlauchförmige Gebilde. Sie verlaufen zunächst schräg nach oben, verdrehen sich aber und treffen schließlich in der Horizontalen zusammen. So entsteht eine Platte, die über dem Unterschlundganglion liegt. Über ihr zieht der Vorderdarm entlang (Abb. 46).

Ein ähnlicher Bildungsmodus wie dieser liegt bei einer Reihe weiterer Insekten vor. Abweichungen ergeben sich gegenüber ROONWAL (1937), der die Einstülpungen vor und hinter den Mandibeln fand. Angaben über die Tentoriumentwicklung bei *Lepisma* gibt es nicht.

### *Das Bauchmark*

Gegen Ende des Stadiums *F* beginnt die Bildung des Nervensystems. Im mehrschichtigen Ektoderm entstehen zwei Zellstreifen mit größeren Kernen und ordnen sich symmetrisch zur Längsachse an. Von außen erkennt man die schwache Einsenkung einer

Neuralfurche. Schon früh differenziert sich ein Mittelstreifen. Dieser liegt keilförmig zwischen den beiden Ganglienanlagen, welche ihn im weiteren Verlauf nach oben drücken (Abb. 30).

Die Grenze zum Mittelstreifen ist bei jungen Stadien stets deutlich, der Übergang ins seitliche Ektoderm häufig unscharf. Eine Differenzierung des dermatogenen Ektoderms erfolgt erst später. Seine Kerne sind recht klein, und ihre Längsachsen liegen parallel zur Oberfläche.

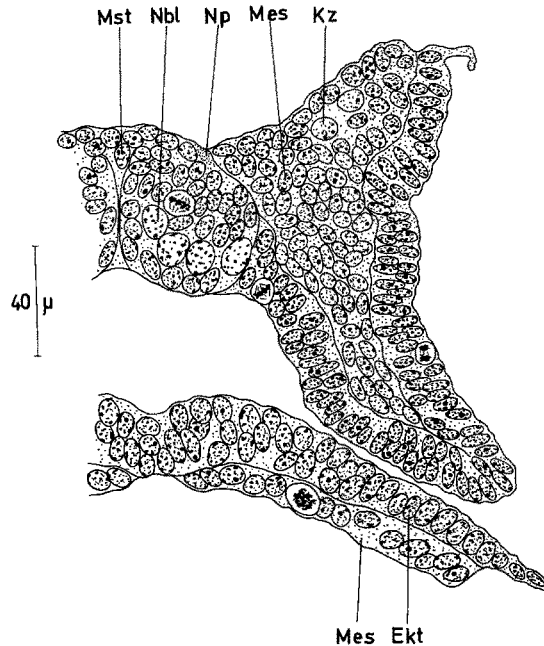


Abb. 39: Querschnitt durch das 3. Thoraxsegment und das umgeschlagene Abdomen (32 Tage, Stadium J). Im Ganglion sind die großen Neuroblasten, die dermatogenen und die Ganglienzellen zu unterscheiden. Das Neuropilem bildet sich. In der Extremität liegt viel Mesoderm, über dem Abdomen nur eine dünne Lage. Ekt = Ektoderm, Kz = Keimzellen, Mes = Mesoderm, Mst = Mittelstreifen, Nbl = Neuroblasten, Np = Neuropilem

Wenn die Neuroblasten auftreten, unterscheiden sie sich durch ihre helle Färbung und später auch durch ihre Größe von 10 bis 12  $\mu$  Länge. Sie bilden nach innen zu Ganglienzellen, die in Reihen übereinanderstehen (Abb. 34). Ihre Kerne sind dunkel gefärbt. Im Querschnitt zeigen sich 4 bis 5 Neuroblasten nebeneinander (Abb. 39), im Längsschnitt 6 bis 8 in einem Ganglion. Die Längsachsen der Teilungsspindeln stehen senkrecht zur Oberfläche. Die Neuroblasten lassen sich noch lange Zeit nachweisen. Eine Degeneration (ROONWAL 1937) wurde nicht beobachtet. Möglicherweise wandeln sie sich zu Ganglienzellen um, wenn sie ihre Teilungstätigkeit beendet haben. Auf einigen Schnitten findet man auch Teilungen der Ganglienkerne.

Die einzelnen Ganglien liegen dicht neben- und hintereinander. Sie sind auf Querschnitten nicht zu trennen. Im Frontalschnitt zeigen sie ihre fast quadratische Form. Die Ganglien der Mundgliedmaßen stehen oft rundlich vor (Abb. 13).

Das Neuropilem bildet sich in einer flachen Grube in der Mitte der dorsalen Ganglienfläche. Es wächst rasch, breitet sich aus und schickt Ausläufer nach vorn und hinten; so bilden sich die Konnektive. Andere Fasern greifen auf die entgegengesetzte Seite über und formen die Kommissuren. Es ist jedoch nicht nur ein einziges Kommissurenbündel in einem Segment vorhanden, sondern 4 Faserzüge verbinden die Ganglien eines Segments.

Als bemerkenswert für alle Thysanuren ist aus der Adultanatomie bekannt, daß das Neuropilem auf der Dorsalseite nicht von Ganglienzellen bedeckt ist.

In jedem Körpersegment findet man ein paar Ganglien. Im Mandibel-, Maxillen- und Labralsegment verschmelzen sie später zu einem einheitlichen Unterschlundganglion.

Es folgen die drei Thoraxganglien, die starke Seitenzweige in die Extremitäten senden. Die Ganglien des Abdomens entstehen mit fortschreitender Segmentierung. Die 9 ersten sind deutlich abgesetzt, das 10. und 11. stark verschmolzen. Eine Untergliederung des Neuropilems und eine ventrale Trennungsfurche der Kernbezirke zeigen jedoch die getrennte Anlage. Während der weiteren Entwicklung verschmelzen die Ganglien 10 und 11 völlig miteinander und dann mit dem davorliegenden neunten. Beim ausgeschlüpften Tier haben sich die drei noch mit dem 8. Ganglion vereinigt, welches somit recht groß geworden ist.

Das Neurilemm des ventralen Nervenstranges wird sich, wie im Gehirn, wahrscheinlich auch aus Mesoderm bilden. In der Literatur findet man die verschiedensten Beobachtungen.

Unklarheit besteht über das Schicksal des Mittelstreifens. BADEN (1937) hat den „median cord“ speziell untersucht und glaubt, daß seine Zellen später degenerieren. Von einem solchen Vorgang war bei *Petrobius* nichts zu entdecken. Obwohl keine Neuroblasten im Mittelstreifen zu beobachten waren (ROONWAL 1937), scheint es mir, daß der Mittelstreif ganz mit dem Ganglion verschmilzt und an der Neuropilembildung beteiligt ist. Gleiches meinen auch TIEGS & MURRAY (1938) von *Calandra* und WOODLAND (1957) von *Thermobia*. Bei *Lepisma* entsteht nach HEYMONS (1897) aus dem Mittelstreif ein „dunkler Streifen“, der beim geschlüpften Tier deutlich sichtbar ist (der unpaare mediane Nerv?). Die Entwicklung des Bauchmarks erfolgt bei den anderen Insekten auf sehr ähnliche Weise. 11 abdominale Ganglien sind vielfach angelegt. Das Pilem liegt im Inneren der Ganglien. Bei *Lepisma* kommt es früh zur Ausbildung von Kommissuren, die Bildung der Konnektive findet jedoch erst während der postembryonalen Entwicklung statt (WOODLAND 1957, HEYMONS 1897). Zwischen einigen Ganglien werden keine Konnektive gebildet.

### Gehirnentwicklung

Die Gehirnentwicklung beginnt mit einer Verdickung des Ektoderms im Bereich der Kopflappen. Zunächst läßt sich dort keine Gliederung feststellen. Aber während die ersten Extremitätenknospen hervortreten, differenzieren sich Verdickungen heraus: die Gehirnloben. Man findet anfangs zwei Paar. Außen kommt etwas später noch ein weiterer Lobus dazu. Nach der Bezeichnungweise von VIALLANES (1891) ist dies der

Lobus 1. Es folgt nach innen Lobus 2 und 3. Diese drei Paar Gehirnloben bilden das „Protocerebrum“ (Abb. 40). Deuto- und Tritocerebrum entstehen getrennt davon. Die Bildung der Protocerebralloben erfolgt nicht über Ventralgruben, wie es z. B. von *Carausius* (SCHOLL 1964) bekannt ist.

Die weitere Entwicklung ist durch die Aufbiegung des Gehirns gekennzeichnet, die eine völlige Verlagerung der einzelnen Teile bewirkt. Abbildung 40 zeigt einen

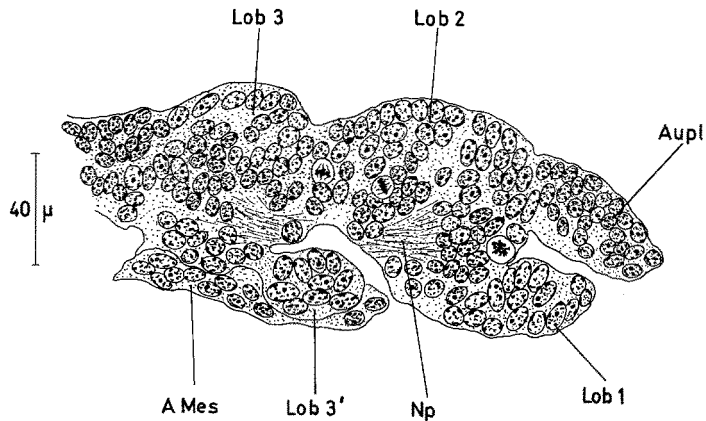


Abb. 40: Querschnitt durch den Kopf (38 Tage, frühes Stadium *H*). 3 Gehirnloben in einer Reihe, unter Lobus 1 die Augenplatte. Lobus 3' hat sich schon losgelöst. Das Neuropilem ist schwach entwickelt. Lob 1, 2, 3, 3' = Gehirnloben, AMes = Antennenmesoderm, Aupl = Augenplatte, Np = Neuropilem

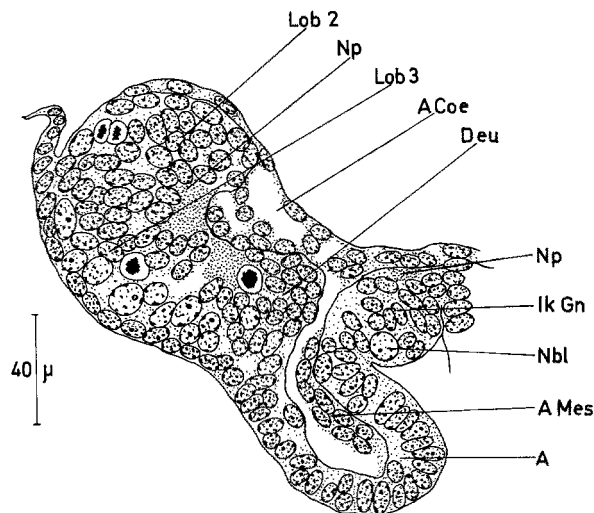


Abb. 41: Sagittalschnitt durch den Kopf (36 Tage, Stadium *H*). Getroffen ist die Antenne und dahinter das Interkalarganglion. A = Antenne, AMes = Antennenmesoderm, ACoe = Antennencoelom, Deu = Deutocerebrum, IkGn = Interkalarganglion, Lob 2, 3 = Gehirnloben, Nbl = Neuroblasten, Np = Neuropilem

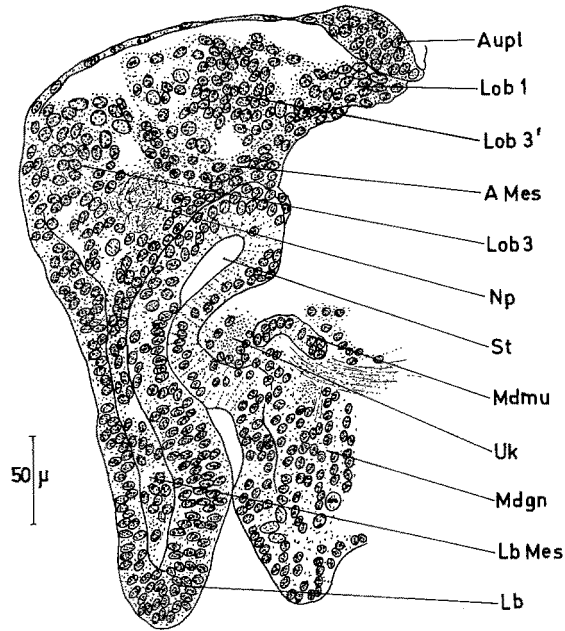


Abb. 42: Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf (46 Tage, Stadium J). Das Stomodaeum ist weit eingestülpt und das Labrum breit vorgezogen. Antennen- und Labralmesoderm sind deutlich zu trennen. AMes = Antennenmesoderm, Aupl = Augenplatte, Lb = Labrum, LbMes = Labralmesoderm, Lob 1, 3, 3' = Gehirnloben, Mdgn = Mandibelganglion, Mdmu = Mandibelmuskel, Np = Neuropilem, St = Stomodaeum, Uk = Hinterschlundkommissur

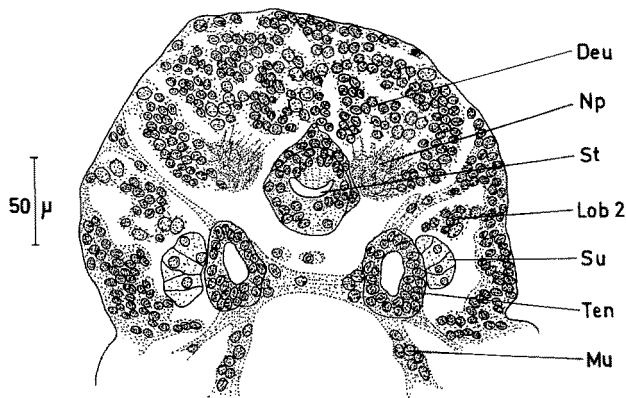


Abb. 43: Frontalschnitt durch den Kopf (52 Tage, Stadium J). Das Deutocerebrum ist in seiner größten Ausdehnung getroffen, der Lobus 2 im untersten Teil noch gerade angeschnitten. Um das Tentorium bilden sich Muskeln und Sehnen, der Suboesophagealkörper ist schwach entwickelt. Deu = Deutocerebrum, Lob 2 = Gehirnlobus, Mu = Muskeln, Np = Neuropilem, St = Stomodaeum, Su = Suboesophagealkörper, Ten = Tentorium

Querschnitt, auf dem das Gehirn noch flach ausgebreitet ist. Die drei Loben sind nebeneinander aufgereiht. Der Lobus 1 hängt am Lobus 2, ohne Zusammenhang mit der Augenplatte. Aus letzterer gehen später die großen Komplexaugen hervor. Innerhalb der Loben 2 und 3 beginnt die Differenzierung des Neuropilems. Vom ursprünglich einheitlichen Lobus 3 trennt sich innen ein Zellkomplex unvollkommen ab, der Lobus 3'; vorn bleibt jedoch immer eine Verbindung erhalten. Bei der Aufbiegung bleibt Lobus 3 in seiner ursprünglichen Lage. Sein Anhang, Lobus 3', rutscht nach oben und durch die seitliche Aufwärtsbewegung auch nach innen. Die beiden Teile stoßen schließlich in der Mitte zusammen. Seitlich und dahinter (morphologisch davor) schließt sich der Lobus 2 an. Stets mit ihm im Zusammenhang bleibt Lobus 1. Da er

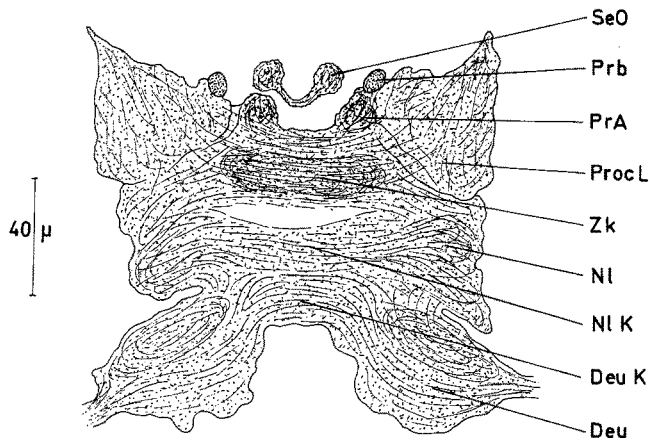


Abb. 44: Frontalschnitt durch Neuropilem eines aufgebogenen Gehirns (274 Tage, Stadium L). Deu = Deutocerebrum, DeuK = Deutocerebralkommissur, NI = Nebenlappen, NIK = Nebenlappenkommissur, PrA = primäres Assoziationszentrum, Prb = Protocerebrallücken, Procl = Protocerebrallappen, SeO = Sehmassen der Ocellen, Zk = Zentralkörper

den lateralen, hinteren Teil des Kopflappens einnahm, bildet er zunächst die hinteren Seitenteile des Gehirns, schließt sich aber endlich dorsal zusammen und bildet so den hinteren, paarigen Gehirnteil unter den Augen. Auch das Deutocerebrum wird mit aufgebogen. Seine Ganglien liegen links und rechts vor dem Stomodaeum und gehen nach hinten ohne deutliche Grenze in das Tritocerebrum über, welches durch die doppelte Hinterschlundkommissur gekennzeichnet ist (Abb. 41, 43).

Die einzelnen Gehirnteile verschmelzen mit fortschreitender Entwicklung und lassen sich, je nach Schnittebene, nicht immer deutlich trennen. Durch die Anordnung von Muskeln und Sehnen ist jedoch eine Rekonstruktion des Entwicklungsverlaufes auch bei älteren Stadien möglich.

Obwohl keine Spezialfärbungen vorgenommen wurden, ließ sich die Bildung des Neuropilems und die Zuordnung zu den einzelnen Loben recht gut beobachten. Das Neuropilem der beiden Seiten tritt sehr früh miteinander in Verbindung. Ebenso gewinnt es bald Anschluß an das Deutocerebrum und weiter über das Tritocerebrum zu den zunächst getrennten Ganglien von Mandibel, Maxille und Labium. Auf etwas

älteren Frontalschnitten findet man, daß in diese Querverbindung auch Fasern des Deutocerebrums eingehen (Abb. 44). Die Faserzüge verstärken sich, und bald kann man deutliche Bahnen erkennen. Die noch kleinen Protocerebrallöben stehen unter-

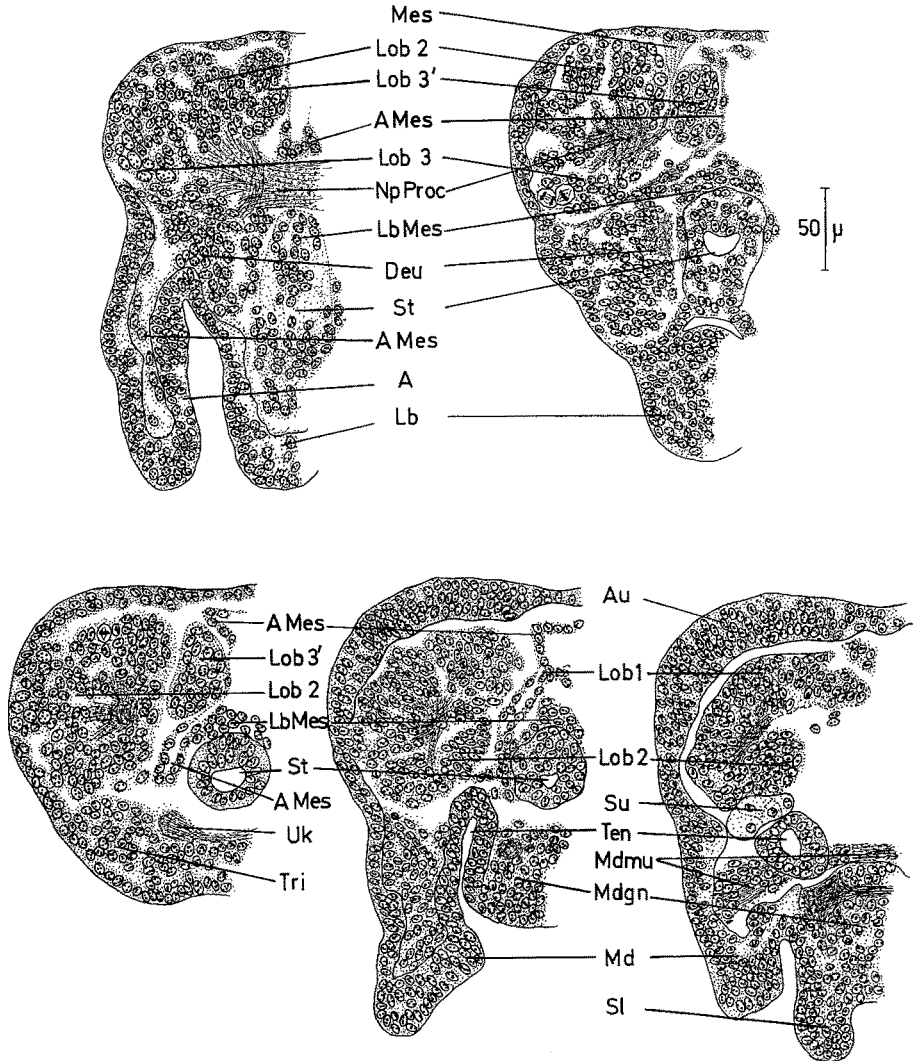


Abb. 45: Fortlaufende Serie halbirter Frontalschnitte von links oben nach rechts unten durch den Kopf von vorn nach hinten (52 Tage, frühes Stadium J). Zuerst ist die Antenne getroffen, das Stomodaeum flach angeschnitten, Lobus 2 und 3 mit kräftigem Neuropilem. Dann tritt Lobus 3 zurück. Das Antennenmesoderm zieht nach dorsal und zur Antennenbasis. A = Antenne, AMes = Antennenmesoderm, Au = Auge, Deu = Deutocerebrum, Lb = Labrum, LbMes = Labralmesoderm, Lob 1,2,3,3' = Gehirnloben, Md = Mandibel, Mdgn = Mandibलगanglion, Mdmu = Mandibelmuskel, Mes = Mesoderm, NpProc = Neuropilem des Protocerebrum, Sl = Superlinguae, St = Stomodaeum, Su = Suboesophagealkörper, Ten = Tentorium, Tri = Tritocerebrum, Uk = Hinterschlundkommissur



einander in Verbindung und haben sehr deutliche Bahnen nach rückwärts zum Deutocerebrum. Dessen Kommissur verstärkt sich am Unter-(= Hinter-)rand des Neuropilems. In dessen mittlerem Bereich formiert sich der Zentralkörper. Auf älteren Stadien ist er vom hinteren Bereich deutlich durch eine Spalte in der Fasermasse getrennt. Links und rechts dahinter findet man die Nebenlappen (= Ventralkörper) mit

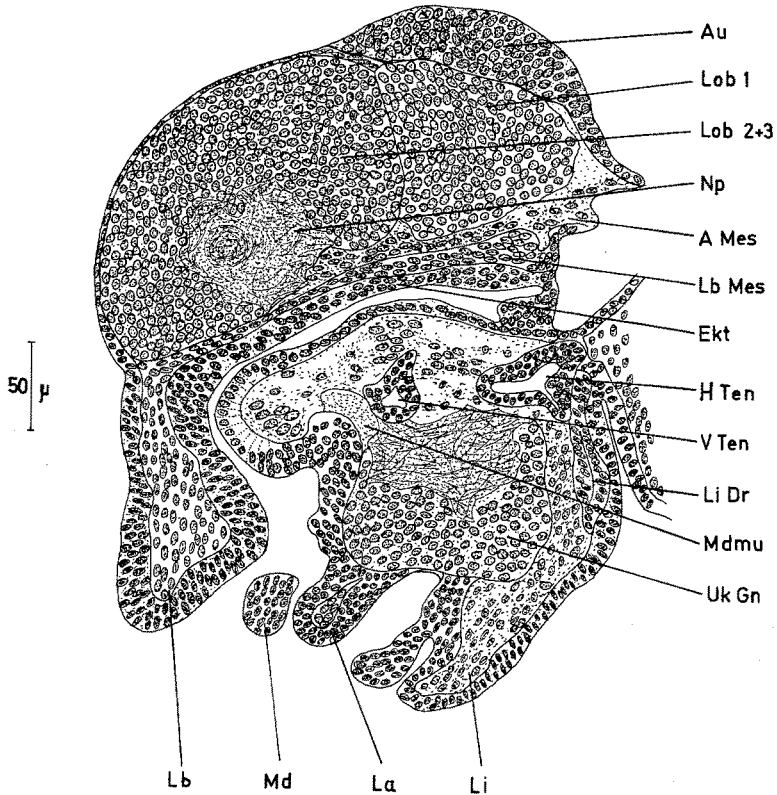


Abb. 46: Medianer Sagittalschnitt durch einen ganz aufgebogenen Kopf (189 Tage, Stadium L). Au = Augen, AMes = Antennenmesoderm, Ekt = Ektoderm des Stomodaeum, HTen = hinteres Tentorium, La = Lingua, Lb = Labrum, LbMes = Labralmesoderm, Li = Labium, LiDr = Labialdrüse, Lob 1, 2, 3 = Gehirnloben, Md = Mandibel, Mdmu = Mandibelmuskel, Np = Neuropilem, UkGn = Unterschlundganglion, VTen = vorderes Tentorium

einer kräftigen Kommissur. Die Ganglienkerne zu all diesen Bildungen liegen im Lobus 3. Der Anhang 3' bildet vorn bzw. oben die Protocerebralbrücke sowie die kleinen Sehmassen der Ocellen und das wichtige primäre Assoziationszentrum (HANSTRÖM 1940) (= Ocellarglomeruli).

Aus dem Lobus 2 geht die Medulla terminalis (= Protocerebralloben) und damit auch die optische Kommissur hervor. Lobus 1 bildet die optischen Ganglien aus und die Fasermasse von Lamina ganglionaris und Medulla externa und interna. Erst wenn diese sich zu differenzieren beginnen, ist das Gehirnvolumen so stark angewachsen, daß der Lobus 1 gegen die Augenplatte gedrückt wird, und so ein Kontakt hergestellt wird.

Woher die Verbindungsfasern zwischen Auge und Lamina kommen, ließ sich nicht feststellen.

Corpora pedunculata sind bei den Machiliden nicht ausgebildet. SATIJA (1957) möchte allerdings Teile oder die gesamten Protocerebralloben damit homologisieren.

Das Deutocerebrum besitzt an der Antennenbasis eine kräftige Glomerulusmasse, welche deutlich zweigeteilt ist (dorsaler und ventraler Lappen des sensiblen Antennen-zentrums nach HANSTRÖM 1940).

Bei den theoretischen Erörterungen über den Kopfbau der Arthropoden und speziell der Insekten spielt das Gehirn eine wichtige Rolle. Für die Malakostraken ist das Problem nach den Arbeiten WEYGOLDS (1958) und SCHOLLS (1963) hinreichend geklärt (Zusammenfassung bei SEWING 1963). Für die Insekten ist in Hinblick auf diese Arbeiten *Carausius* untersucht worden (SCHOLL 1964). Die Stellung des Trito- und Deutocerebrum ist geklärt. Offene Fragen bleiben jedoch für das Protocerebrum, insbesondere dessen Gliederung in Proso- und Archicerebrum, und die Zugehörigkeit des Prosocerebrum zum Präantennensegment bestehen.

Allgemein verbreitet bei den Insekten ist die Anlage des Protocerebrum aus Loben. Es sind 3 (VIALLANES 1891, BADEN 1936, ROONWAL 1937) oder auch 4 Loben (STRINDBERG 1913, SCHOLL 1964) auf jeder Körperseite beobachtet worden. In allen Fällen bildet das 1. (äußere) Lobenpaar die Sehmassen und gehört mit den Augen eindeutig zum Acron. Bei *Carausius* bilden Lobus 2 und 3 die Protocerebrallappen und die Corpora pedunculata. Diesen beiden Loben entspricht bei *Petrobius* der Lobus 2. Das Vorhandensein nur eines Lobus hängt möglicherweise mit dem Fehlen der Corpora pedunculata zusammen. Lobus 4 bildet bei *Carausius* die charakteristischen Strukturen: Protocerebralbrücke, Zentralkörper und Nebenlappen. Diese Ergebnisse lassen sich durch die Befunde an *Petrobius* bestätigen. Der homologe Lobus 3 und der davon abgegliederte Teil 3' bilden die gleichen Strukturen (Abb. 44). SCHOLL (1964) hat auf Grund der Übereinstimmung mit den Malakostraken eine Homologie gut begründet und er hält Lobus 4 für den Repräsentanten des Präantennenganglions.

Aus dem Lobus 3' gehen neben den eben genannten Strukturen auch die von HANSTRÖM (1940) so stark bewerteten primären Assoziationszentren (Ocellarglomeruli) hervor. Sie verbinden Augen und Ocellen. Ebenfalls werden die Sehmassen der Ocellen aus Lobus 3' gebildet. Diese Strukturen gehören somit ebenfalls (wie die Naupliusaugen) zum Präantennenganglion. Nach WEBER (1952) gehören wenigstens die Nebenlappen mit ihrer Kommissur zum Präantennensegment. Aber TIEGS (1940), der bei *Hanseniella* sehr deutliche, getrennt entstehende Präantennenganglien fand, bemerkt ausdrücklich, daß die Ventralorgane nicht in Verbindung mit ihnen stehen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. *Petrobius brevistylis* CARPENTER lebt an Felsküsten im Supralitoral, in Deutschland auf Helgoland. Die Eiablage erfolgt im Juni und Juli. Die Embryonalentwicklung dauert etwa 1 Jahr.
2. Die superfizielle Furchung setzt sofort ein. Es entsteht in wenigen Tagen ein Blastoderm. Dieses scheidet eine Blastodermmembran ab, an der verschiedene Schichten zu unterscheiden sind.

3. Am hinteren Eipol bildet sich eine runde Keimscheibe, die sich bald in die Länge streckt. Es entsteht der Keimstreif, an dem als erste Zeichen der äußeren Segmentierung die Knospen von Antenne, Mandibel und Maxille gebildet werden.
4. Danach kommt es zur Ausbildung von Embryonalhäuten. Das Blastoderm geht zu einem großen Teil in die Serosa über, während das Amnion den Embryo eine Zeitlang ventral umhüllt. Wenn sich die Serosa zurückzieht, breitet sich das Amnion auf der Dotteroberfläche aus.
5. Die Ausformung der Extremitäten an Kopf, Thorax und Abdomen wird geschildert. Der Hypopharynx entsteht über dem Mandibelsegment. Weder die unpaare Lingua, noch die paarige Superlinguae sind Extremitäten homolog. Am 1. Abdominalsegment bilden sich große Pleuropodien, die bis kurz vor dem Schlüpfen persistieren.
6. Von der frühen Lage am hinteren Eipol wandert der Keimstreif zur Mitte der Ventralseite (Blastokinese). Dort sinkt er in den Dotter ein und wird von Dotterwülsten völlig verdeckt. Es bildet sich auf diese Weise eine Art Amnionhöhle.
7. Die Mesodermablösung erfolgt durch Einwanderung von Zellen aus einer Sprossungszone am Hinterende des Keimstreifs. Die Mesoderm lamelle zerfällt in einzelne Somite, in denen durch Spaltraumbildung Coelome entstehen, die in die Extremitäten eindringen. Es werden 10 abdominale Coelome gebildet, aber auch das 11. Segment enthält Mesoderm. Im Kopf findet man solides Mesoderm im Interkalarsegment, ein Paar große Coelome im Antennensegment und unpaares Mesoderm im Labrum. Im Interkalarmesoderm bilden sich die paarigen Suboesophagealkörper. Gonadenanlagen liegen im Coelom des 2. und 3. Thoraxsegmentes und in den ersten Abdominalsegmenten.
8. Der Vorderdarm senkt sich früh ein, er ist bei schlupffreien Embryonen rechtwinklig gebogen. Der Enddarm durchbricht das noch unsegmentierte abdominale Mesoderm und biegt später nach vorn um. Er besitzt eine nichtzellige Abschlußmembran zum Dotter hin.
9. Es wird ein vorderes und hinteres Tentorium aus paarigen Einstülpungen im Mandibel- bzw. Labialsegment gebildet. Die Anlagen verschmelzen nicht miteinander.
10. Das Bauchmark entwickelt sich aus Neuroblasten. Das Neuropilem liegt an der dorsalen Seite der Ganglien. Es werden 11 abdominale Ganglien angelegt. Bei frühen Stadien zeigt sich ein eindeutiger Mittelstreif.
11. Das Gehirn entwickelt sich aus 3 Protocerebrallöben (1. Lobus = Lobus opticus, 1. + 2. Lobus = Archicerebrum, 3. Lobus = Prosocerebrum), dem Deuto- und dem Tritocerebrum. Das Prosocerebrum (Lobus 3 + 3') bildet Protocerebralbrücke, Zentralkörper und Nebenlappen mit der Kommissur.

*Danksagung.* Herrn Prof. Dr. R. STEWING danke ich für das Thema und für vielfältige Anregungen und Hilfe bei der Durchführung der Arbeit. Dem Direktor des Zoologischen Institutes Kiel, Prof. Dr. A. REMANE, danke ich für einen Arbeitsplatz und seinem Nachfolger, Prof. Dr. R. SCHUSTER, für finanzielle Unterstützung. Prof. Dr. O. KINNE und seinen Mitarbeitern bin ich dankbar für die guten Arbeitsmöglichkeiten an der Biologischen Anstalt Helgoland. Die Aufenthalte auf Helgoland wurden durch Beihilfen der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

## ZITIERTE LITERATUR

- BADEN, V., 1936. Embryology of the nervous system in the grasshopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera). *J. Morph.* **60**, 159–190.
- 1937. Origin and fate of the median cord in the grasshopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera). *J. Morph.* **63**, 219–227.
- BITSCH, J., 1963. Morphologie céphalique de *Machilis* (Thysanura, Insecta). *Annl. Sci. nat. (Zool. Biol. anim.)* **12**, 501–706.
- CARPENTER, G. H., 1913. The Irish species of *Petrobius*. *Ir. Nat.* **22**, 228–233.
- CHAUDONNERET, J., 1950. La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (PACKARD) (Insecte aptérygote Thysanoure). *Annl. Sci. nat. (Zool. Biol. anim.)* **11**, 145–302.
- HANSTRÖM, B., 1940. Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.* **18**, 1–266.
- HEYMONS, R., 1897. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccherina*. *Z. wiss. Zool.* **62**, 583–631.
- & HEYMONS, H., 1905. Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. *Verh. dt. zool. Ges.* **15**, 123–135.
- HIRSCHLER, J., 1928. Embryogenese der Insekten. *Handb. Ent.* **1**, 570–824.
- HOLMGREN, N., 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.* **56**, 1–303.
- 1920. Vergleichendes über den Kopfbau der Crustaceen und Hexapoden. *Ark. Zool.* **13**, 1–59.
- IBRAHIM, M. M., 1958. Grundzüge der Organbildung im Embryo von *Tachycines* (Insecta, Saltatoria). *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog. Tiere)* **76**, 541–594.
- JOHANNSEN, O. A. & BUTT, F. H., 1941. Embryology of insects and myriapods. McGraw-Hill, New York, 462 pp.
- LARINK, O., 1968. Zur Biologie des küstenbewohnenden Machiliden *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 124–129.
- MANTON, S. M., 1949. Studies on the Onychophora. VII. The early embryonic stages of *Peripatopsis* and some general considerations concerning the morphology and phylogeny of the arthropoda. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* **233**, 483–580.
- MILLER, A., 1940. Embryonic membranes, yolk cells and morphogenesis of the stonefly *Pteronarcys proteus* NEWMANN. *Ann. ent. Soc. Am.* **33**, 437–477.
- PAULT, J., 1956. Biologie der primär flügellosen Insekten. G. Fischer, Jena, 258 pp.
- 1960. Felsenspringer (Ins. Thysanura) des Senckenberg Museums. *Senckenberg biol.* **41**, 325–332.
- PALISSA, A., 1964. Apterygota. In: Die Tierwelt Mitteleuropas. Hrsg. von P. Brohmer, P. Ehrmann & G. Ulmer. Quelle & Meyer, (Leipzig) Heidelberg, Bd. 4 (Lfg. 1a), 350–407.
- PHILIPTSCHENKO, J., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea*. *Nic. Z. wiss. Zool.* **103**, 519–660.
- REMANE, A., 1959. Geschichte der Tiere. In: Die Evolution der Organismen. Hrsg. von G. Heberer. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart, **1**, 340–424.
- ROMEIS, B., 1948. Mikroskopische Technik. Oldenbourg, München, 695 pp.
- ROONWAL, M. L., 1936. Studies on the embryology of the African migratory locust: *Locusta migratoria migratorioides*. I. The early development, with a new theory of multiphased gastrulation among insects. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* **226**, 391–421.
- 1937. Studies on the embryology of the African migratory locust: *Locusta migratoria migratorioides*. II. Organogeny. *Phil. Trans. R. Soc. (B)* **227**, 175–244.
- 1939. Some recent advances in insect embryology, with a complete bibliography of the subject. *J. R. Asiat. Soc. Beng. (Sci.)* **4**, 17–105.
- SATIJA, R. C., 1957. A histological study of the brain, optic lobes and thoracic nerve cord of *Petrobius brevistylis*, with special reference to the descending nervous pathway. *Res. Bull. Panjab Univ. Sci.* **131**, 493–510.

- SCHOLL, G., 1963. Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedii* KRÖGER) *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog. Tiere)* **80**, 500–554.
- 1964. Die Kopfentwicklung von *Carausius* (= *Dixippus*) *morosus*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **28**, 580–596.
- SCHWANGART, F., 1904. Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. *Z. wiss. Zool.* **76**, 167–212.
- SHAROV, A. G., 1953. Die Entwicklung der Thysanuren im Zusammenhang mit dem Problem der Phylogenie der Insekten. [Russ.] *Trud̄y Inst. Morf. Zhivot.* **8**, 63–127.
- 1966. Basic arthropodan stock; with special references to insects. Pergamon Press, Oxford, 271 pp.
- SIEWING, R., 1963. Zum Problem der Arthropodenkopfssegmentierung. *Zool. Anz.* **170**, 429–468.
- 1965. Zur Frage der Homologie ontogenetischer Prozesse und Strukturen. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **28**, 51–95.
- SLIFER, E. H., 1937. The origin and fate of the membranes surrounding the grasshopper egg, together with some experiments on the source of the hatching enzyme. *Q. Jl microsc. Sci.* **79**, 493–507.
- 1938. A cytological study of the pleuropodia of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, Acrididae) which furnishes new evidence that they produce the hatching enzyme. *J. Morph.* **63**, 181–205.
- STRINDBERG, H., 1913. Embryologische Studien an Insekten. *Z. wiss. Zool.* **106**.
- TIEGS, O. W., 1940. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Q. Jl microsc. Sci.* **82**, 1–225.
- & MURRAY, F. V., 1937. The embryonic development of *Calandra oryzae*. *Q. Jl microsc. Sci.* **80**, 195–284.
- UZEL, J., 1898. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Friedländer, Berlin, 58 pp.
- VERHOEFF, K. W., 1910. Über die Felsenspringer, Machiloidea. III. Die Entwicklungsstufen. *Zool. Anz.* **36**, 385–399.
- 1911. . . . V. Die schuppenlosen Entwicklungsstufen und die Orthomorphose. *Zool. Anz.* **38**, 254–263.
- VIALLANES, H., 1891. Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (*Mantis religiosa*). *Annl. Sci. nat.* **11**, 238–328.
- WEBER, H., 1952. Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. *Fortschr. Zool.* **9**, 18–231.
- WEYGOLD, P., 1959. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex* L. *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog. Tiere)* **77**, 51–110.
- WIGGELSWORTH, V. B., 1959. A simple method for cutting sections in the 0,5 to 1  $\mu$  range, and for sections of chitin. *Q. Jl microsc. Sci.* **100**, 315–320.
- WOODLAND, J. T., 1957. A contribution to our knowledge of *Lepismatid* development. *J. Morph.* **101**, 523–577.

Anschrift des Autors: Dr. O. LARINK  
Zoologisches Institut  
der Technischen Universität  
33 Braunschweig  
Pockelsstr. 10a