

Einige Betrachtungen über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden.

Von **Julius Wagner.**

(Aus dem zootomischen Laboratorium der kaiserl. Universität zu St. Petersburg.)

Beobachtungen über die Entwicklung der Milben und *Mysis* haben mich zu einigen allgemeinen Betrachtungen über die ersten Entwicklungsstadien der Arthropoden geführt; diese Betrachtungen will ich in dem vorliegenden Artikel mitteilen [15]. Die erste Frage, die meine Aufmerksamkeit auf sich zog, war die Frage über die Bedeutung der Entwicklungsweise der Keimblätter bei verschiedenen Arthropodengruppen und über die Bedeutung der Embryonalhüllen bei höheren Tracheaten für phylogenetische Betrachtungen, dann die Frage über die Bedeutung der Dotterzellen bei Arthropoden im Zusammenhange mit ihrem Vorkommen bei vielen Metazoen aus verschiedenen Tierklassen.

Gegenwärtig muss als sicher festgestellt angenommen werden, dass Unterschiede in der Furchungsart im hohen Grade auf Eigenschaften und relative Menge des Nahrungsdotters zurückgeführt werden können, und dass große Unterschiede bei einander nahe stehenden Formen beobachtet werden können. Schlussfolgerungen über die Verwandtschaft der Formen können nicht auf dem Segmentationstypus gegründet werden. Andererseits, die Eigenschaften und die Menge des Nahrungsmaterials, die auf die Art der Segmentierung einwirken, bleiben nicht ohne Einfluss auf einige Stadien der weiteren Entwicklung und zuerst auf den Charakter des Prozesses der Bildung der Keimblätter. Gewiss, hängt der Charakter ihrer Bildung nicht ausschließlich von der bezeichneten Ursache ab, ihre Bedeutung aber ist zweifellos und tritt, zum Beispiel bei Krebsen, mit ganz genügender Klarheit hervor, worauf Korschelt und Heider [10] aufmerksam gemacht haben. Deshalb scheint mir für die richtige Schätzung der Unterschiede in der Keimblätterbildung sich klar zu machen nötig zu sein, erstens, in welcher Richtung nämlich die Menge und die Qualität des Nahrungsmaterials den palingenetischen Prozess in diesem Falle stört, und zweitens, welcher Entwicklungstypus für jede Arthropodengruppe für primär gehalten werden kann. Dabei muss bemerkt werden, dass die primäre Art der Entwicklung der Keimblätter nur zeigen kann, dass das Ei nach dem Mangel an Dotter oder nach seinen Eigenschaften an das Vorfahren erinnert. Es scheint mir nämlich möglich zu sein, dass auf denjenigen Stadien, wo die Embryonalentwicklung nur aus Differenzierung zweier oder dreier Hauptarten von Zellen (der primären Keimblätter) besteht, im Falle einer sekundären Veränderung der Eigenschaften des Eies und einer sekundären Ähnlichkeit dieser Eigen-

schaften mit denjenigen des Vorfahren, die Entwicklung in derselben Richtung sich verändern muss.

Was die Richtung des Einflusses des Dotters auf den Charakter der Keimblätterbildung betrifft, so erscheint dieser Einfluss ziemlich bestimmt bei den Crustaceen; infolge der Beobachtungen an denselben kann man annehmen, dass je größer die ganze Menge des Nahrungsdotters ist, desto weniger die Invagination an der Keimblätterbildung teilnimmt, dass die Zellen des inneren Blattes vom Blastoderm durch Immigration entstehen und endlich, dass, wenn auf den ersten Stadien kein morphologischer Unterschied zwischen den Entoderm- und Mesodermzellen besteht, so sondern sich solche Zellen vom Blastoderm ab, in welchen Entoderm vom Mesoderm nicht unterschieden werden kann, d. h. Mesoentodermzellen. Sie können nur dann nicht von einander unterschieden werden, wenn das Differenzierungsgebiet der einen unmittelbar mit dem Differenzierungsgebiete der andern zusammenstößt. Jedenfalls kann die Art der Keimblätterbildung durch Migration bei Arthropoden im Allgemeinen und bei Crustaceen im besondern nicht für primär angenommen werden, so wie sie als solche überhaupt bei Metazoen nach den Ansichten Metschnikoff's [12] gehalten werden kann.

Bei den Anneliden-artigen Vorfahren der Arthropoden, deren Eier unzweifelhaft ziemlich arm an Dotter waren, hat sich schon die Bildung der Keimblätter durch Invagination in der Reihe von Generationen eingerichtet, wie es der Umstand zeigt, dass bei den einfachsten Formen von Anneliden und Crustaceen die Invagination sich bis jetzt noch in sehr reiner Form erhalten hat. Außerdem war bei den Vorfahren der Arthropoden der Unterschied zwischen Entoderm und Mesodermzellen schon klar durch den Umstand ausgedrückt, dass als erste die Zellen des invaginierten Blastulateiles, die alle zusammen eine in den Rändern unmittelbar in das Ektoderm übergehende Schicht bildeten, erschienen, indem die zweiten, die entweder gleichzeitig oder sogleich nach der Invagination des Entoderms entstanden, unabhängig von ihrer ersten Erscheinung (d. h. entweder in Form von primären Mesenchymzellen oder Cölomsäcke), an bestimmter Stelle (resp. Stellen) des Blastoporusrandes erschienen und sich von Anfang an dadurch, dass sie aus der gemeinsamen Zellschicht hervortreten, von Entodermzellen unterschieden. Wenn man z. B. sich vorstellt, dass die Invagination des Entodermblattes beim Flusskrebse nicht stattfindet, die Entodermzellen aber auf den ersten Stadien sich von den mesodermalen nicht unterschieden hätten, so würde der Vorgang der Keimblätterbildung, sozusagen, äußerlich sich wesentlich verändert haben: Die Entoderm- und Mesodermzellen hätten sich aus einer gemeinsamen meso-entodermalen Anhäufung, die durch Immigration der Zellen eines bestimmten Punktes der Eioberfläche entstanden war, entwickelt.

Auf solche Weise kann nicht für Crustaceen die Bildung der Keimblätter durch Immigration aus dem Blastoderm der entodermalen und mesodermalen, noch weniger aber mesoentodermalen Zellen, für primär gehalten werden. Die Sache verhält sich anders bei den andern Arthropodenklassen.

Was die höheren Tracheaten, nämlich Insekten, anbetrifft, so stellt die Entscheidung der Frage für sie ebenso keine Schwierigkeiten vor. Auf Grund der gegenwärtigen Ansichten über die Entstehung der Insekten von terricolen Myriapoden-artigen Arthropoden kann man annehmen, dass bei ihren Vorfahren das junge Tier schon ziemlich entwickelt und nämlich nicht weniger entwickelt als in der Gegenwart, das Ei verließ. Dies wird durch Vergleich der Larven der *Insecta ametabola* und *Insecta metabola*, von welchen die ersten (wenn man sie nur Larven nennen kann) auf den ersten Stadien eine höhere Organisationsstufe als die zweiten vorstellen, bewiesen. Da nun aber die Insekten mit vollkommener Verwandlung, sehr wahrscheinlich, als höchste Glieder der ganzen Gruppe erscheinen, so können wir die Schlussfolgerung machen, dass, was für Ursachen dieser Erscheinung auch nicht wären, — die Insekten die Tendenz zu einer Vereinfachung des Larventypus (resp. zu einer Komplikation der Metamorphose) besitzen. Diese Tendenz zeigt sich, wie in der Richtung der Vereinfachung des Baues und der unvollständigen Entwicklung einiger Organe, die beim *Imago* entwickelt sind, so auch im Vorhandensein einiger Merkmale, die die Larven den Myriapoden-artigen Vorfahren der ganzen Gruppe ähnlich machen, obgleich diese Merkmale vielleicht nur wegen ihrer Einfachheit mit den Vorfahren gemeinsam sind (so z. B. Gleichartigkeit der Segmentierung des Körpers und Nichtvorkommen der sichtbaren Einteilung in abdominale und thorakale Segmente, Vereinfachung des Typus der Brustfüße, Ersatz der zusammengesetzten Augen durch die einfachen, Verkleinerung der Zahl der Malpighi'schen Gefäße und, überhaupt, Vereinfachung in dem ganzen Darmkanal u. s. w.). Wenn die Anfangsphasen der Embryonalentwicklung der gegenwärtigen Insekten nicht ganz auf ebendieselbe Weise wie bei ihren Vorfahren vorgehen, so konnten sie sich jedenfalls nicht sehr verändert haben, die Inkubationsbedingungen blieben eben dieselben. Von diesem Gesichtspunkte aus ist die große Gleichartigkeit in den ersten Entwicklungsphasen der Insekteneier [Segmentation, Bildung des Keimstreifens und der Embryonalhüllen¹⁾] verständlich. Man kann deshalb annehmen, dass der primäre Typus der Anfangsphasen der Entwicklung der Insekten dem Typus, welcher gegenwärtig beobachtet wird, ähnlich war: nach der centroleithalen Furchung, an welcher der Dotter nicht teil-

1) Die Beobachtungen von Uljanin [14] über die Entwicklung der Poduren müssen, wie es Korschelt und Heider bemerken, von neuen Forschern bestätigt werden.

nahm, und nach der Bildung des Blastoderms durch gleichmäßiges Austreten der Furchungszellen auf die Oberfläche des Eies folgte eine rinnenartige schwach ausgedrückte Invagination eines kleinen Teiles der oberflächlichen Zellen und Differenzierung in einem oder zwei Punkten der Umgebung des invaginierten Entoderms einer kleinen Anzahl der ersten Zellen des mittleren Blattes.

Wir werden uns bei den Myriapoden, deren phylogenetische Einheit zweifelhaft ist und die jedenfalls wenig untersucht worden sind, nicht aufhalten und werden nun die Gruppe der Arachnoideen besprechen.

Die Entscheidung der vorgelegten Frage stellt inbezug auf sie eine gewisse Schwierigkeit dar, da wir infolge verschiedener Ansichten über ihr Verhalten zu andern Arthropoden als Ausgangspunkt unserer Betrachtung eine bestimmte Meinung über ihre Entstehung von der einen oder andern Formen nicht annehmen können. Im Gegenteil: die Hypothese von dem primären Typus der Blastodermbildung und der Differenzierung der Keimblätter muss in diesem Falle selbst zur Entscheidung der Frage von der näheren Verwandtschaft der Arachnoideen beitragen, d. h., anders gesagt, das, was bei der Betrachtung vorhergehender Gruppen (Crustaceen und höherer Tracheaten) als Folge der angenommenen Ansicht angesehen werden konnte, muss jetzt unabhängig von dieser oder jener Ansicht gefunden werden. Man kann glauben, dass Skorpionen als älteste Vertreter der Arachnoideen erscheinen, aber die Thatsachen der Anfangsphasen ihrer Embryonalentwicklung können infolge eines sekundären Inkubationscharakters nur eine negative Bedeutung haben. Ich meine, wir werden uns nicht irren, wenn wir deshalb annehmen, dass die partielle superfizielle diskoidale Furchung, die Keimblätterbildung in Form der Differenzierung durch Immigration der Zellen der gemeinsamen mehrschichtigen meso-entodermalen Anlage und die Bildung der Embryonalhüllen — den gemeinsamen Vorfahren der Arachnoideen nicht eigen waren. Eine am meisten primäre Entwicklungsart bei den Arachnoideen würde, sozusagen, die mittlere Art zwischen dem, was bei den *Araneina*, und dem, was bei den *Acarina* beobachtet wird, vorstellen: nach der totalen regelmäßigen Furchung und dem Blastulastadium differenzierten sich die Furchungszellen vom Nahrungsdotter, indem sie auf seiner Oberfläche das Blastoderm bildeten; die Entodermbildung geschah durch eine schwach ausgedrückte Invagination der in dieser Richtung differenzierten Blastodermzellen; das Mesoderm entwickelte sich aus zwei Zellengruppen, die unterhalb des Blastoderms auf den Rändern des Blastoporus migrierten. Der letzte hatte im Gegensatz zur Primitivrinne der Insekten die runde Form.

Auf solche Weise muss man, wenn meine Folgerungen über den primären Typus der ersten Entwicklungsstadien der drei genannten Arthropodengruppen richtig sind, annehmen, dass die Arachnoideen

in dieser Hinsicht mehr an Crustaceen, als Insekten erinnern. Einen bedeutenden Unterschied der Arachnoideen von den letztgenannten bildet das scharf ausgedrückte Blastulastadium und die Form des Blastoporus. Die in die Länge ausgezogene Form des Blastoporus wurde von Myriapoden-artigen Vorfahren vererbt. Es ist zu bedauern, dass der Mangel an Beobachtungen über die Entwicklung der Myriapoden die Frage von der Anfangsart der Furchung und der Keimblätterbildung in dieser Arthropodengruppe nicht entscheiden lässt.

Wenn der Zweifel, welcher von Korschelt und Heider über die Beobachtungen von Zograff [18] und Heathcote [5] ausgesprochen wurde, durch neue Forscher gerechtfertigt werden wird, so muss für Myriapoden als charakteristischer und in derselben Zeit primärer Typus der Segmentation und der Keimblätterbildung ebenderselbe Typus wie für Insekten, angenommen werden, nur mit dem Unterschiede, dass die Segmentation bei Myriapoden durch den Zerfall des Nahrungsdotters in Pyramiden begleitet wurde, die Segmentationshöhle aber nicht ausgedrückt war. Auf ebendieselbe Weise musste die erste Entwicklung bei den gemeinsamen Vorfahren der Myriapoden vor sich gehen: die totale Eifurchung, das Blastulastadium mit schwach ausgedrücktem oder ganz unentwickeltem Blastocöl, die rinnenartige Invagination des Entoderms, das Verschließen des Blastoporus in seinem mittleren Teile. Der Unterschied von den Crustaceen besteht in der Form des Blastoporus und muss, scheint mir, auf die Form des Blastoporus bei den Anneliden-artigen Vorfahren der Myriapoden zurückgeführt werden. Myriapoden und Insekten stammen von den Formen mit ausgezogenem Blastoporus, Crustaceen und Arachnoideen von Formen mit runden.

Durch die Entwicklung der Keimblätter unterscheiden sich die Milben in Einzelheiten von allen drei untersuchten Arachnoideenklassen (Skorpionen, Phalangiden und Araneinen); im Ganzen erinnert der Vorgang mehr an die Araneinen, unterscheidet sich aber dadurch, dass bei den Milben die gemeinsame meso-entodermale Anlage sich nicht bildet, oder, anders gesagt, die mesodermalen Elemente unterscheiden sich von den entodermalen schon bei ihrem ersten Auftreten — wie an Habitus, so auch in ihrer Lage.

Auf Grund der oben angeführten Betrachtungen halte ich diesen letzten Typus als primär für die Arachnoideen, obgleich der Unterschied zwischen den beiden, wie gezeigt war, keine große Bedeutung hat. Nach dem Verhältnis der Dotterzellen zu den Zellen des eigentlichen Entoderms weichen die Milben, im Gegenteil, weiter, als die Araneinen, ab, wenn das nur richtig ist, dass in dem Dotter der Araneinen nach dem Austreten des Blastoderms keine Zellen, die in Dotterzellen sich verwandeln werden, bleiben, wie es aus den Beobachtungen von Morin [13] und Kischinonye [9] folgt.

Die Dotterzellen sind veränderte Entodermzellen; die Veränderung erfolgt durch die große Masse des Nahrungsmaterials. Für Beurteilung ihrer phylogenetischen Entwicklung ist es wichtig, die Frage von ihrem primären Vorkommen bei den Arachnoideen zu entscheiden. Was die Crustaceen anbetrifft, so kann man fast überzeugt darin sein, dass ihre Dotterzellen, als ein besonderer Typus der Vitellophagen innerhalb der Crustaceenklasse entstanden und den gemeinsamen Vorfahren nicht eigen waren; dasselbe muss von Myriapoden und Insekten gesagt werden. Es fragt sich jetzt, ob die Dotterzellen der Arachnoideen ebenso eine selbständige Entstehung vorstellen? Dass ihre Dotterzellen einen gemeinsamen Ursprung mit den Dotterzellen anderer Tracheaten haben, ist sehr schwer anzunehmen, weil in diesem Falle die Verwandlung der Dotterzellen in das Epithel des Mitteldarmes, das bei Araneinen beschrieben worden ist¹⁾, sehr schwer zu erklären ist, da schon bei den Myriapoden-artigen Vorfahren, die reichlichen Dotter besaßen, eine so bedeutende physiologische und morphologische Differenzierung der Dotterzellen sich ausbilden müsste, dass der Uebergang in die noch wenig differenzierten echten Entodermzellen oder eine sekundäre Aneignung embryonaler Eigenschaften für sie schon unmöglich waren. Ebenso ist bei der Annäherung der Arachnoideen an die Crustaceen die Entstehung ihrer Dotterzellen aus den Vitellophagen der Krebse schwer zu erklären, da bei den Vorfahren der Arachnoideen alle Entodermzellen, welche sich zeitweise in den Dotter versenkten, nachher zum Epithelium des Mitteldarms wurden, wie es sich bis jetzt z. B. bei *Theridion* und *Pholcus* (Morin l. c., vergl. die Entwicklung von *Palaeomon* nach Bobretzky [1]). Folglich musste auch im gegebenen Falle die primäre Differenzierung und weitere Entwicklung der Dotterzellen bei den Arachnoideen ganz selbständig vor sich gehen. Bei der ferneren Entwicklung begann einerseits eine immer frühere Absonderung der Entodermzellen, welche im Stande waren den Dotter zu verzehren, andererseits bildeten sich allmählich spezifische Vitellophagen oder echte Dotterzellen, welche schon unfähig waren ein Mitteldarmepithelium zu bilden. Vielleicht stehen beide Erscheinungen nicht im kausalen Zusammenhange und die frühe Absonderung der dotterverschlingenden Entodermzellen ruft nicht ihre enge Spezialisierung hervor, ebensowenig wie die Aussonderung von speziellen Vitellophagen nicht die Ursache ihres frühen Auftretens ist. Theoretisch ist eine solche Abhängigkeit sehr wahrscheinlich; es könnte scheinen, dass die Zellen, welche sich so früh cönogetisch absondern — vielleicht selbst vor der Keimblätterbildung, die sich absondern mit dem besonderen Zwecke der Absorbierung (Verdünnung?) des Dotters —, dass diese Zellen sich spezialisieren müssen und nicht mehr im Stande

1) Ich bin ganz mit Korschelt und Heider einverstanden, dass alle solche Fälle bei Insekten sehr zweifelhaft sind.

sind sich in ein Mitteldarmepithel zu verwandeln. Einer solchen Annahme aber widerspricht vorläufig die Entwicklungsgeschichte des *Limulus* (Kingsley [8]).

Ein Beispiel einer weiter fortgeschrittenen Differenzierung der Dotterzellen der Arachnoideen bietet der Skorpion, bei welchem sich die Dotterzellen zwar nach der Keimblätterbildung (Mesoentoderm) absondern (Kowalewski und Schulgin [11] S. 44), aber schon gar keinen Anteil an der Bildung des Embryos nehmen. Die Milben gehen noch einen Schritt weiter: die Vitellophagen differenzieren sich vor der Keimblätterbildung — unmittelbar aus dem Blastoderm. Den äußersten Typus bilden endlich die Phalangiden (Faussek [3]), bei welchen schon die Produkte der Segmentation des Eies direkt in ein Blastoderm und Dotterzellen zerfallen¹⁾.

Dies scheint mir der Weg zu sein, auf welchem die Entwicklung der Dotterzellen bei den Arachnoideen, bei vollständig selbständiger Entstehung dieser Zellenart in der genannten Tierklasse, vor sich ging; es war ein anderer als bei den Krebsen (vergl. Korschelt und Heider l. c. S. 344 ff.).

Wie ich schon erwähnte, haben die ersten Entwicklungsphasen des Skorpions, wie ich glaube, ihren anfänglichen Charakter verändert. Als Zeichen eines eönogetischen Charakters muss man beim Skorpione die oberflächliche diskoidale Furchung, die allgemeine mesoentoderme Anlage, die Bildung von Embryonalhüllen und wahrscheinlich einige andere Eigentümlichkeiten ansehen. Die Bedeutung der zweiten Eigenheit wurde oben besprochen; was aber die Entstehung der diskoidalen Furchung betrifft, so bieten sich hier zwei Anschauungen: einerseits schieue es bequem die diskoidale Segmentation des Skorpions aus dem Typus der Segmentation von *Limulus* herzuleiten, allein mit einer solchen Anschauung ist der primäre Charakter der Segmentation bei den Araneinen nicht zu verbinden, so dass nur die zweite Ansicht übrig bleibt; wenn man, wie es oben geschah, für die Araneiden ungefähr den Typus der Segmentation als primär ansehen würde, welchen man bei den Araneinen beobachtet (Morin [13]) und welchen der allgemeine Stammvater aller Spinnentiere besaß, so muss man die selbständige Entstehung einer diskoidalen Segmentation beim Skorpion annehmen. Diese Ansicht wird dadurch bekräftigt, dass man schon unter den verschiedenen Araneinen die nötigen Uebergangsstadien antrifft: nach den Beobachtungen desselben Autors — Morin — geschieht die Zusammenziehung der Blastodermzellen bei *Pholcus* in ver-

1) Obgleich Faussek die Frage über die Degeneration selbst eines Teiles der Dotterzellen nicht endgiltig löst, so scheint mir doch aus theoretischen Gründen eine solche Degeneration nicht nur unzweifelhaft, sondern überhaupt die Teilnahme der fragmentierten Vitellophagen von Phalangiden bei der Ausbildung des Embryokörpers höchst unwahrscheinlich.

hältnismäßig geringem Maße, bei *Theridion* verliert ein Teil der Eioberfläche ihre Zellendecke. Dieser Unterschied lässt sich nur dadurch erklären, dass bei *Theridion* die Zusammenziehung des Blastoderms in das Gebiet der Embryonalverdickung früher vor sich geht, als seine Zellen Zeit hatten sich in genügender Zahl zu vermehren. So haben wir also bei *Theridion* das Bestreben zur Beschleunigung der Zusammenziehung der Zellen; ein solches Bestreben kann dazu führen, dass die Zusammenziehung der Zellen in einen Punkt der Eioberfläche noch während des Austritts der Blastodermzellen vor sich geht, d. h. wir bekommen den Typus eines einseitigen Austritts der Segmentationszellen — *Limulus*. Die oben angeführte Betrachtung basiert darauf, dass die primären Entwicklungsphasen der Araneinen einen ursprünglicheren Charakter tragen und dass wir gar keine Ursachen haben, die angeführten Entwicklungsstadien als eönogetisch anzusehen; da ja die Abstammung der Araneiden von einem allgemeinen Stammvater allgemein anerkannt ist, so muss man zugestehen, dass auch der Skorpion einstens eine Segmentation nach dem Typus der Araneinen durchmachte.

Was die Bildung von Embryonalhüllen beim Skorpione betrifft, so lenkt ihre Auffindung beim Skorpione, dem ältesten Repräsentanten der Araneiden, auf den Gedanken der Annäherung der Arachnoiden an jene Arthropoden, welche gleichfalls diese Eigentümlichkeit aufweisen. Darum halte ich es nicht für unnütz, meiner Idee über die Bedeutung dieser Eigentümlichkeit Ausdruck zu geben. Die Embryonalhüllen waren dem allgemeinen Stammvater der Insekten unstreitig eigen, aber nicht dem der Arachnoideen. Dem Vorhandensein und den Eigentümlichkeiten der Embryonalhüllen kann ich unmöglich eine endgiltige Rolle in der Frage über die phylogenetischen Beziehungen größerer Arthropodengruppen einräumen, da ich die Möglichkeit einer selbständigen Entstehung derselben in den einzelnen Gruppen klar sehe. Unstreitig bilden die Embryonalhüllen der höheren Wirbeltiere und der Insekten analoge und nicht homologe Bildungen. Dasselbe, glaube ich, kann man auch von den Embryonalhüllen des Skorpions sagen. In meiner russischen Arbeit ([15] S. 43) hatte ich Gelegenheit meine Ansicht über ihre physiologische Bedeutung während der embryonalen Entwicklung auszusprechen; jetzt erlaube ich mir eine Erklärung ihrer selbständigen Entstehung bei verschiedenen Gruppen der Metazoen vorzulegen, eine Erklärung, welche im engsten Zusammenhange mit der Ansicht über ihre phylogenetische Entwicklung steht. Wie schon erwähnt [15], zwingt die unproportionell große Masse von Nährmaterial bei verhältnismäßig geringem Bestandteile von plastischem Stoffe den Embryo in den ersten Entwicklungsstadien sich auf der Eioberfläche abzusondern, und deswegen entsteht eine morphologische Differenzierung der peripherischen Elemente in Deck- und

Keimelemente. Die Differenzierung befestigt sich in der Reihe der Nachkommen in solchem Maße, dass die Deckelemente spezifischen Charakter und Eigentümlichkeiten annehmen und ihre Bildung oder vielmehr die Absonderung von Keimelementen cönogetisch in die ersten Phasen der ontogenetischen Entwicklung übertragen wird und noch vor der Bildung der Keimblätter vor sich geht. So differenziert sich das Blastoderm vor allem in zwei Arten von Zellen: in Deckzellen (Vitellocyten) und Keimzellen (Embryocyten). Die letzten bilden einen kleinen Discus oder Streifen auf der Eioberfläche und geben allen drei Keimblättern den Anfang. Die ersten nehmen gar keinen Anteil an der Bildung des Embryos und werden bei endgiltiger Umwachsung des Dotters von den Körperwänden des Embryos mechanisch auf die Rückenseite gedrängt, wo sie wahrscheinlich einfach vernichtet werden und nicht in den Bestandteil der Rückenwand eintreten. So ging die Sache wahrscheinlich bei den Urformen der Insekten vor sich. Bei den Phalangiden und Spinnen ist auch heute noch die Absonderung der Deckelemente von den Keimelementen noch nicht so weit vorgeschritten, aber bei den letzten ist sie schon ziemlich deutlich ausgeprägt. Bei den Milben tritt sie noch klarer hervor, aber jedenfalls ist der Prozess der Umwachsung des Dotters durch Embryocyten und die Schließung des Rückens des Embryos von mir noch nicht genügend untersucht worden, um endgiltig zu entscheiden, ob die Vitellocyten bei den Milben irgend eine Rolle in der Bildung der Körperwände nehmen. Unstreitig sind alle übrigen Derivate des Ektoderms Derivate des Keimstreifens oder Discus. Da die Anhäufung von Nährmaterial bei verschiedenen Tiergruppen selbständig vor sich gehen kann und da der Prozess der Differenzierung der Vitellocyten und Embryocyten nach meiner Meinung eine Folge eines großen Vorrates an Nährmaterial ist, so kann eine solche Differenzierung selbständig bei verschiedenen Gruppen auftreten. Mir scheint, dass die Bildung von Embryonalhüllen in gewissen Bedingungen eine notwendige Folge einer solchen genügend vorgeschrittenen Differenzierung des Blastoderms ist.

Kennel hat ganz richtig, wie Will [17] bemerkt, auf die Notwendigkeit hingewiesen, die Bildung von Embryonalhüllen durch Einstülpung des Keimstreifens als primären Typus aufzufassen, andererseits scheint mir aber die Theorie von Graber und Will [4, 17], welche auch von Korschelt und Heider für die Erklärung der Entstehung der Embryonalhüllen angenommen worden ist, ungenügend. Sie ist für die Insekten vollständig verwendbar, wo wir von den Myriopoden, als den Insekten nahe stehenden Formen ausgehen können, erklärt uns aber weder die Entstehung der Embryonalhüllen bei den höheren Wirbeltieren und beim Skorpione, noch analoge Fakta in der Ontogenie anderer Tiere. Wie bekannt, beobachten wir in der Entwicklungsgeschichte einiger Metazoa Erscheinungen, welche

in gewisser Hinsicht an die Bildung von Embryonalhüllen erinnern; in manchen Fällen ist diese Aehnlichkeit so groß, dass schon öfters von verschiedenen Autoren auf dieselbe hingewiesen worden ist, allein eine allgemeine Erklärung für alle diese Erscheinungen existiert nicht [16]. Von dem Gedanken ausgehend, dass die Hauptursache der Entstehung ähnlicher Erscheinungen nur eine gleiche sein kann, müssen wir in einem speziellen Falle, wie demjenigen der Bildung von Embryonalhüllen bei den Insekten, vor allem mit dieser Ursache rechnen. Den Embryonalhüllen der Arthropoden und der höheren Wirbeltiere ähnliche Bildungen haben wir z. B. in der Entwicklung des Pilidium (und der Desor'schen Larve), des Pluteus der Spatangiden, der Cestoden u. s. w. Ueberall finden wir dieselben Grundstriche: der Körper des künftigen Embryos entwickelt sich aus einer besonderen Verdickung der Oberfläche der Larve, aus einer besonderen imaginalen Platte, welche ins Innere der Larve invaginiert. Der Unterschied besteht darin, dass in einigen Fällen der ganze Körper des zukünftigen Tieres sich aus einer solchen imaginalen Platte bildet, in anderen nur das Ektoderm und seine Derivate; dieser Unterschied lässt sich darauf zurückführen, dass in den letzten Fällen die Absonderung des inneren Blattes noch vor der Bildung der Imaginalplatte vor sich geht, in den übrigen nach der Bildung derselben. In allen Fällen aber bleibt die Grundursache der Bildung der Imaginalplatte ein und dieselbe: die Deckzellen des Larvenstadiums haben sich infolge dieser oder jener Bedingungen so spezialisiert, dass sie sich nicht in Zellen mit embryonalerem Charakter umbilden können, welche den Grund für dieses oder jenes Organ legen könnten. In jenen Fällen, in welchen die Imaginalplatten sich auf dem Körper der frei lebenden Larve bilden, konnte der Prozess in folgender Weise vor sich gehen: in der Zeit der Ausbildung sekundärer Eigentümlichkeiten der Larve veränderten sich natürlich vor allem die Eigenschaften ihres Ektoderms oder genauer genommen ihres Mantels, da auf denselben hauptsächlich die äußeren Faktoren einwirkten, welche in einer Reihe von Nachkommen die sekundären Eigentümlichkeiten verursachten. Aber gleich wie sich allmählich die Eigenschaften der Zellendecke der Larven veränderten und spezialisierten, so ging auch die Absonderung solcher Zellen vor sich, deren Existenz die weitere Entwicklung der äußern Schicht und der Decke des erwachsenen Tieres möglich machen könnte. In den Fällen, in welchen in der Decke der Larve keine solche schwach differenzierte Zellen zurückbleiben, deren Teilungsprodukte auf diese oder jene Weise einen Grund für die Bildung der Decke und einiger ektodermaler Organe des erwachsenen Tieres legen könnten, wird die Larvendecke abgeworfen. In jenen Fällen aber, wo kein Hindernis der Ausscheidung solcher schwächer entwickelter Elemente vorliegt, bilden diese letzten eine

Imaginalplatte. Und so ist die Bildung der Imaginalplatte eine cöno-genetische Erscheinung, hervorgerufen durch den sekundären spezifischen Charakter der Deckzellen auf der übrigen Oberfläche der Larve oder des Eies: darin besteht eben die Aehnlichkeit in der Bildung der Embryonalstreifen der Arthropoden und der Wirbeltiere und der Bildung der Imaginalplatten bei vielen anderen Metazoen. Da die Differenzierung der Deckelemente unter verschiedenen Einflüssen steht, so bemerkt man auch im speziellen Falle der Bildung der Imaginalplatten bei verschiedenen Tiergruppen einen ziemlich großen Unterschied; dieses aber verhindert durchaus nicht für alle diese Erscheinungen eine Ursache zu suchen. Eine andere Aehnlichkeit besteht darin, dass sowohl die Imaginalplatte (resp. die Embryonalstreifen) vieler Arthropoden und Wirbeltiere, als auch die Imaginalplatten vieler anderer Metazoa invaginieren. Die Invagination kann, wie es weiter unten gezeigt werden soll, gerade durch die starke Differenzierung verschiedener Zellen hervorgerufen werden. Ich bin mit Will und Korschelt und Heider einverstanden, dass bei den Arthropoden anfänglich eine Versenkung des Embryonalstreifes ohne Bildung von Hüllen vor sich ging, d. h. wenn auch eine Falte entstand, so verwuchs sie nicht über der Oberfläche des Embryonalstreifes; sondern der Charakter der Versenkung war nach meiner Ansicht ein anderer: das war keine Einbiegung des Keimstreifens auf die Bauchseite, aber gerade eine Einsenkung desselben, eine Einsenkung, wie sie in reinerer Form in den Imaginalplatten einiger Metazoen beobachtet wird. In dieser Hinsicht ist es interessant auf zwei Modifikationen bei den Seeigeln hinzuweisen: in einem Falle wird die Einsenkung durch die Bildung von Embryonalhüllen abgeschlossen (*Spatangidae*), im anderen kommt es nicht so weit: über der versenkten Imaginalplatte bleibt eine Oeffnung, ein echtes Amnion bildet sich nicht. Dieser Fall hat nach meiner Meinung einen primäreren Charakter. Der Prozess der Faltenbildung ging, einmal begonnen, in derselben Richtung weiter und führte zur Bildung von Embryonalhüllen, diese Erscheinung aber wurde in verschiedenen Gruppen des Tierreichs erblich konstant.

Wenn es wahr ist, dass die Versenkung des Embryonalstreifes oder der Imaginalplatten, welches der erste Schritt der Bildung einer Falte ist, von der scharfen Differenzierung der Deckzellen in zwei Arten abhing, von welchen jedenfalls eine Art sich einerseits spezialisierte und nicht in eine andere übergehen konnte, wenn somit die Versenkung einer Zellenart die unumgängliche Folge einer solchen Differenzierung ist, so sind wir im Rechte dasselbe in allen ähnlichen Fällen zu erwarten. Diesen Gedanken kann man in folgender Weise formulieren: wenn in einer Zellschicht, welche einen Epithelial-

charakter trägt¹⁾, eine Differenzierung zweier Zellenarten vor sich geht, so müssen in der phylogenetischen Entwicklung die einen Zellen invaginieren, einerlei — ob sie in eine Gruppe vereint oder einzeln zerstreut sind. Oder anders gesagt kann eine Epithelialschicht nicht aus zwei oder mehreren Zellenarten bestehen; wenn wir bei jetzt lebenden Tieren einen scheinbaren Widerspruch auffinden, so ist dies nur deswegen der Fall, dass wir ein Anfangsstadium des Prozesses haben. Um den letzten Gedanken klarer wiederzugeben, verweise ich z. B. auf das Schicksal der epithelialen Muskelzellen der Hydroiden, welche im Ektoderm der Hydranten in einer Fläche mit allen anderen Arten von ektodermalen Epithelialzellen liegen. Eine solche Lage sollte, wie es scheint, dem oben angeführten Satze widersprechen; aber schon die Brüder Hertwig [6] wiesen darauf hin, wie man in einer Reihe von Hydromedusenformen eine allmähliche Umbildung der Epithelial-Muskelzellen in Subepithelialzellen verfolgen kann. Unstreitig waren die ektodermalen Epithelialmuskelzellen dem allgemeinen Stammvater der Cölenteraten eigen; erhalten haben sie sich nur bei den Hydroiden, aber bei der weiteren phylogenetischen Entwicklung und bei denselben Formen mussten sie unters Epithelium immigrieren, wie dieses schon bei der *Tubularia* und einigen anderen Hydranten geschah.

Bevor wir unseren Satz näher betrachten, wollen wir auf der möglichen Ursache verweilen, welche die angeführten Störungen in der Zellenlage hervorruft. Man kann von dem Gedanken ausgehen, dass die gleichen Zellen eines einheitlichen Epithels als so zu sagen organisierte zusammengesetzte Moleküle erscheinen, welche sich in einer gewissen gleichen Wechselwirkung befinden. Wir wissen nicht, worin diese Wechselwirkung besteht, aber gerade durch dieselbe können wir einige Eigentümlichkeiten im Leben dieser Zellen erklären, welche die Eigenschaft des Epithels bestimmen. Wenn wir uns vorstellen, dass einige Zellen infolge verschiedener Einflüsse ihren Charakter verändern, so muss die Wechselwirkung mit den umliegenden Zellen sich gleichfalls ändern; das Resultat einer solchen Veränderung ist, dass die Zelle, in andere Verhältnisse mit ihren Nachbarn gestellt, aufhört sich in einer Fläche mit den übrigen ihr ungleichen zu halten. Man kann annehmen, dass zwischen jeden zwei Zellen, welche in enge Berührung treten, dieselben Verhältnisse obwalten wie zwischen zwei benachbarten Teilchen eines physikalischen Körpers. Die Zellen eines einheitlichen Epithels können untereinander ungefähr in solchen Verhältnissen stehen wie die Teilchen in flüssigen oder halbflüssigen Häuten. Auf einen solchen Vergleich führt die scharfsinnige Untersuchung von Dreyer [2]. Die veränderten Zellen erscheinen wie Fremdkörper in der Haut, welche aus einheitlichen Elementen gebildet

1) Im gegebenen Falle verstehe ich unter „Epithelium“ nur eine aus einer Schichte bestehenden Zellenbildung.

ist, und werden aus derselben hinausgestoßen. Die in einer Richtung fortgehende Differenzierung führt zuletzt dazu, dass eine Zellenart aus der allgemeinen Schichte scheidet.

Von diesem Standpunkte aus kann man die so sehr verschiedenen Fälle von Migration der einzelnen Zellen und Invagination von Zellengruppen betrachten. Die einfachsten Beispiele bieten: die Entwicklung von Geschlechtsprodukten bei *Volvox*, die Immigration von veränderten Zellen bei *Protospongia*. Ebenfalls haben wir diese Erscheinung bei der Betrachtung einer Reihe von phylogenetischen Stadien bei den Metazoen. Wie in den angeführten Beispielen, so auch in der phylogenetischen Entwicklung bestehen immer zwei Stadien: das Stadium, in welchem irgend welche Elemente in dieser oder jener Schichte sich differenzierten, aber dieselbe noch nicht verlassen haben, und das Stadium, wo diese Elemente etwa eine subepitheliale Schichte bilden. Wir haben ein ähnliches Beispiel in der Entwicklung des Muskelgewebes bei den Medusen gesehen; ein ähnliches Beispiel bietet die Entwicklung des Nervensystems, der einzelnen Sinnesorgane u. s. w. Von diesem Standpunkte haben die Keimblätter der Metazoen gleichfalls in ihrer phylogenetischen Entwicklung das erste Stadium durchgemacht; die Wände der primären Blastula bestanden nicht aus einer Zellenart, sondern aus zweien, aus den Zellen der beiden primären Blätter, welche durch ihre Eigenschaften untereinander verschieden waren; erst nach der Differenzierung folgte die Migration ins Innere der Blastula zur Bildung des Hypoblast. Wenn wir jetzt bei verschiedenen Metazoen eine Blastula und sogar Gastrula scheinbar aus ganz gleichen Zellen gebildet antreffen, so kann erstens der Unterschied zwischen den Zellen in der Struktur des Plasmas bestehen und anderen für uns unmerklichen Eigentümlichkeiten, zweitens — und hauptsächlich — kann die sichtliche Zeldifferenzierung cönogenetisch in die spätesten Stadien der embryonalen Entwicklung versetzt werden. Auf eine solche Versetzung weist, wie es mir scheint, der Umstand hin, dass die Absonderung dieser oder jener Art von Zellelementen in der embryonalen Entwicklung der heutigen Metazoen vor dem Beginne ihrer Funktion vor sich geht, eine Erscheinung von unstreitbar cönogenetischem Charakter.

Also bestand der allgemeine Gang der phylogenetischen Entwicklung der Zellelemente der Metazoen nach meiner Meinung in Folgendem: verschiedene Faktoren wirkten auf die Zellschichte und riefen in derselben eine Differenzierung hervor, diese Differenzierung störte die früheren Verhältnisse unter den Zellen, welche eine einheitliche Zellenlage verursachte, die einheitliche Zellenlage wurde gestört, wobei in dem Falle, wenn sich einzelne zerstreute Zellen differenzierten und aus der allgemeinen Schichte entfernten, eine solche Störung die Form einer Zellenimmigration annahm; wenn sich aber

die Differenzierung auf eine ganze Zellengruppe erstreckte, so hatte sie die Form einer Invagination. Auf diesem Wege ging die Entwicklung der Keimblätter, auf ihm die Bildung der Organe aus denselben (z. B. der verschiedenen Drüsen vor sich). Ein prinzipieller Unterschied zwischen der phylogenetischen Entwicklung des Organs und der Embryonalblätter kann nicht existieren, da die Keimblätter nach dem gelungenen Vergleiche von Häckel zu gleicher Zeit die primären Organe der Metazoen sind. In der funktionellen und morphologischen Differenzierung der Zellelemente besteht nach meiner Meinung die Ursache des Internierens der Organe in einer Geschlechtsreihe. Durch diese Differenzierung glaube ich lässt sich nicht nur die Entstehung der Embryonalhüllen erklären, sondern überhaupt aller ähnlicher Bildungen (die invaginierenden Immaginalplatten bei allen Typen der Metazoen). Der Prozess der Versenkung des Embryonalstreifens führt zur Bildung von Embryonalhüllen; die Bildung von Embryonalhüllen andererseits wurde konstant als eine vorteilhafte Eigentümlichkeit in den ersten Phasen der embryonalen Entwicklung und veränderte nachher einigermaßen ihren Charakter: die Bildung von Hüllen durch Versenkung ging in eine Bildung von Hüllen durch Umwachsung über. Was das Abwerfen der Embryonalhüllen betrifft, so kann es als eine Folge schnellen Wachstums des Embryonalstreifens angesehen werden, während die Zellen der Embryonalhüllen sich nicht, oder nur sehr unbedeutend vermehren. Dieses Wachstum ist durch die schnelle Aufnahme von Nährmaterial, durch die Embryocyten und ihre schnelle Vermehrung verursacht. Der primäre Typus der Abwerfung der Embryonalhüllen ist derjenige, bei welchem eine gleichzeitige Zerreißung des Amnions und der Serosa und ihre Zusammenziehung auf die Rückenseite des Embryos nach Maß der Umwachsung des Dotters durch den Embryo vor sich geht: so ging die Zusammenziehung vor sich, als die Falten der Embryonalhüllen noch nicht über dem Embryonalstreifen verwachsen, d. h. als noch keine vollständig ausgebildete Embryonalhüllen im eigentlichen Sinne des Wortes existierten (vergl. Korschelt und Heider l. c. S. 800—806).

Die citierten Schriften.

- [1] Bobretzky, N. Zur Embryologie der Arthropoden (Russisch). Зап. Кіевск. Общ. Ест., T. III, 1873.
- [2] Dreyer, F. Ziele und Wege biologischer Forschung. Jena 1892.
- [3] Faussek, V. Studien zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Phalangiiden (Russisch). Тр. С.-Иерепд. Общ. Ест., T. XXII, Arbeiten aus dem zool. Labor. der k. Univ. zu St. Petersburg, Nr. 3.
- [4] Graber, V. Die Insekten, II. Teil. München 1879.
- [5] Heathcote, F. G. The early development of *Julus terrestris*. Quart. Journ. of M. Sc., Vol. XXVI, 1886.
- [6] Hertwig, O. und R. Der Organismus der Medusen. Jena 1878.
- [7] Kennel, J. v. Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. VII—VIII, 1885—1888.

- [8] Kingsley, J. S. The Embryology of *Limulus*, Part II. Journal of Morphology, Vol. VIII, 1893.
- [9] Kischinouye, K. On the development of *Araneina*. Journ. of the coll. of Sc. Imper. Univ. Japan, Vol. IV, 1, 1890.
- [10] Korschelt E. und Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena. 2. Heft, 1891.
- [11] Kowalewsky A. und Schulgin M. Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*). Biol. Centralbl., 6. Bd., 1886—87.
- [12] Metschnikoff, E. Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
- [13] Morin, J. Studien über die Entwicklung der Spinnen (Russisch). Зап. НОВОРОСС. ОДН. ЕСТ., T. XIII, 1888.
- [14] Uljanin, W. Beobachtungen über die Entwicklung der Poduren (Russisch). Зб. НМНЕР. ОДН. Ж. ЕСТ., T. XVI, 1875.
- [15] Wagner, J. Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* Bir. (Russisch). Arbeiten aus dem zootom. Laborat. der k. Univ. zu St. Petersburg, Nr. 5, 1894.
- [16] Wheller, W. M. A contribution to Insect Embryology. Journal of Morphology, Vol. VIII, 1, 1893.
- [17] Will, L. Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. etc., III. Bd., 1889
- [18] Zograff, N. Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von *Geophilus ferrugineus* L. K. und *G. protimus* L. K. (Russisch). Зб. НМНЕР. ОДН. Ж. ЕСТ., T. XLIII, 1883.

Neuere physiologisch-chemische Untersuchungen über die Zelle.

Von **R. H. Chittenden.**

(Schluss.)

Die ursprünglich als Nuklein bezeichnete Substanz, zuerst von Hoppe-Seyler und Miescher als hauptsächlichster Bestandteil des Kerns der Eiterkörperchen nachgewiesen, wurde von einer Reihe von Forschern aus verschiedenem kernreichen oder kernsubstanzreichen Material dargestellt. Miescher stellte es dar aus den Spermatozoen verschiedener Tiere, Geoghegan aus dem Gehirn, Hoppe-Seyler aus Hefezellen, Plósz aus der Leber, und v. Jaksch aus dem menschlichen Gehirn. Aber die erhaltenen Produkte waren, trotz Uebereinstimmung in gewissen Punkten, doch einander in vielen Beziehungen unähnlich. Alle ähnelten einander durch den auffallend hohen Gehalt an Phosphor, aber die bei der Analyse gefundenen Mengen von Phosphor schwankten zwischen 1,8 und 9,5%. Weiter unterschieden sich die verschiedenen Produkte durch den Grad der Löslichkeit in Alkalien, in welchen die einen sehr leicht, die andern nur schwer löslich waren. Diese markanten Unterschiede sah man natürlich als Beweis dafür an, dass das sogenannte Nuklein keine chemische Einheit sei, vielmehr eine nicht konstante Mischung von organischen Phosphorverbindungen und Proteinstoffen; aber jetzt wissen wir, dank den mühevollen Arbeiten von Kossel u. A., dass es eine Gruppe sehr nahe verwandten von Körpern, „Nukleine“, gibt, welche in der Natur überall verbreitet sind, wo immer Zellelemente sich finden; die den Hauptbestandteil des Zellkerns ausmachen, aber auch in gewissen Substanzen, wie Milch und Eidotter, die jungen, sich entwickelnden Tieren als Nahrung dienen,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Wagner-Jauregg Julius

Artikel/Article: [Einige Betrachtungen über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden. 361-375](#)