© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen.

Von

Dr. **Hubert Ludwig,**
Privatdocent und Assistent am zoologisch-zootomischen Institut in Göttingen.

Mit Tafel XXIX u. XXX.

Im Laufe des vergangenen Sommers untersuchte ich zunächst nur zum Zwecke meiner eigenen Belehrung die Entwicklungsgeschichte mehrerer unserer einheimischen Spinnenarten. Während meine Beobachtungen, insoweit sie die Zeit nach der Bildung der Keimhaut betreffen, meist nur bestätigten, was Claparède in seiner Utrechter Preisschrift[1]) bereits niedergelegt hat, lernte ich hingegen aus der Entstehungsgeschichte des Blastoderms Verhältnisse kennen, welche eine Mittheilung werth zu sein scheinen. Ich gebe diese Mittheilung als einen kleinen Beitrag zur Fortbildung unserer Kenntnisse der ersten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge. Ich werde zunächst die eigenen Beobachtungen darlegen, alsdann dieselben mit denjenigen anderer Forscher vergleichen und endlich auf einige allgemeinere Fragen das Augenmerk meiner Leser hinlenken.

Die Untersuchungen über die Bildungsgeschichte des Spinnenblastoderms wurden vorzüglich angestellt an Philodromus limbatus Koch. Diese Spinne aus der Familie der Laterigraden fand ich Ende Juni und Anfangs Juli häufig an Rosenstöcken, woselbst sie an der Unterseite der zusammengesponnenen Blätter ihre Eier in ein schützendes Gespinnst abgelegt hatte, über welchem die weibliche Spinne als Hüterin wachte. Ich fing die Spinnen mitsammt ihrem Neste und setzte sie in kleine Kästchen. Gewöhnlich hatten aber dann die Eier, auch wenn ich mich noch so eilig an ihre Untersuchung machte, die ersten

1) Ed. Claparède. Recherches sur l'évolution des araignées. Utrecht 1862. Aus: Natuurkundige Verhandelingen utgegeven door het provinciaal utrechtsch Genootschap van kunsten en wetenschappen. Deel I. 1862.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Stadien der Entwicklung schon durchlaufen; meist war das Blastoderm gebildet, häufig die junge Spinne in ihrer ersten Anlage erkennbar. Da bemerkte ich eines Morgens, dass eine Spinne, welcher ich am vorhergehenden Nachmittag ihren Eierhaufen hinweggenommen, während der Nacht auf's Neue Eier abgelegt hatte, und nun hatte ich das Mittel in der Hand, mir fast von jedem mitsammt dem Neste eingefangenen Philodromus-Weibchen frische Eier zu verschaffen: ich brauchte nur das Nest zu entfernen, um am nächsten Morgen frisch abgelegte Eier vorzufinden[1]. In solcher Weise gelang es, die Stadien, welche der Ausbildung der Keimhaut vorausgehen, zur Ansicht zu bekommen. Die Beobachtungen wurden in der Weise angestellt, dass die Eier aus dem Gespinnst vorsichtig herausgenommen und in geruchloses Knochenöl gebracht wurden. In diesem Medium setzten die Eier noch einige Stunden hindurch ihre Entwicklung fort, welche sich aber immer mehr verlangsamte, bis sie endlich durch die gehinderte Athmung mit dem Tode endete. Zur Sicherstellung der Resultate wurden neben den in Oel untersuchten Eiern stets frische, dem Neste entnommene zur Beobachtung gebracht.

Von Gestalt sind die Eier von Philodromus limbatus kugelrund und haben eine Grösse von 0,7 Mm. Sie sind zusammengesetzt aus dem Dotter und der umhüllenden Schale. Die letztere ist eine doppelte: eine innere, die Dotterhaut, welche von der Eizelle selbst noch während ihres Aufenthaltes im Eifollikel gebildet worden ist, und eine äussere, jener aufliegende, secundäre Hülle, welche von den Epithelzellen des Eileiters secernirt wird; noch weiter nach aussen sind die Eier bedeckt von den Kügelchen einer Kittsubstanz, welche bei den einzelnen Spinnenarten verschieden stark entwickelt ist und häufig dem Ei einen sammetartigen Ueberzug verleiht. Die secundäre Eihülle ist oft gänzlich übersehen worden, und es wurde dann dem Spinnenei nur eine einzige Hülle, die Dotterhaut, zugeschrieben. Betrachtet man indessen ein Stück der abgelösten Eischale an einem Faltenrande, so sind die beiden aufeinander liegenden Schichten, die Dotterhaut und die secundäre Eihülle, deutlich erkennbar. Jene erscheint structurlos, diese aber besteht aus kleinen (ca. 0,0006 Mm.), das Licht stark brechenden Kügelchen, welche in ziemlich gleichmässigem Abstande von einander der ganzen äusseren Oberfläche der Dotterhaut aufgelagert erscheinen. Sie werden durch eine nicht weiter differenzirte Substanz untereinander und an der Dotterhaut festgehalten, und es blieb mir zweifelhaft, ob die Kügelchen vielleicht der Ausdruck von Porencanälchen

1) Es ist bekannt, dass manche Spinnen nach einmaliger Begattung mehrere entwicklungsfähige Eiablagen folgen lassen können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



sind. Bei Betrachtung ganz frischer Eier erkennt man bei einer bestimmten Einstellung schon mit schwacher Vergrösserung eine feine, polygonale Felderung, welche sich über die ganze Oberfläche der Schale hinzieht. Nimmt man stärkere Vergrösserung zu Hülfe, so ergiebt sich, dass diese Felderung in der secundären Hüllschicht gelegen ist und einer besonderen Anordnung der glänzenden Kügelchen ihre Entstehung verdankt. Stellt man so ein, dass die Felderung recht deutlich zu Tage tritt, so sind die Felder selbst eingenommen von den glänzenden Kügelchen, die Begrenzungslinien der Felder aber kommen dadurch zu Stande, dass an den entsprechenden Stellen zwischen je zwei Feldern eine Kügelchenreihe fehlt (Fig. 13). Hebt man nunmehr den Tubus um ein Geringes, so werden die Kügelchen der Felder blasser, weniger scharf markirt; dagegen sieht man jetzt statt der hellen, kügelchenfreien Zwischenräume zwischen den Feldern eine deutlich hervortretende Reihe eben solcher Kügelchen (Fig. 14). Hebt man den Tubus noch mehr, so verschwinden die Kügelchen der Felder vollständig aus dem Sehfelde; die Kügelchenreihe aber, welche den bei der ersten Einstellung hellen Zwischenraum zweier Felder einnahm, wird blasser, ähnlich den Kügelchen der Felder bei der zweiten Einstellung (Fig. 15). Noch weitere Hebung des Tubus hat vollständiges Verschwinden der Kügelchen und damit der Eihülle überhaupt aus dem Sehfelde zur Folge. Daraus ergiebt sich, dass die Kügelchen in einer Weise angeordnet sein müssen, wie es Fig. 16 im Profil darstellt. Es liegt dort eines der Kügelchen der secundären Hülle in weiterem Abstande von der primären, durch die doppelte Linie angedeuteten Eihülle, und es ist dies eines von denjenigen Kügelchen, durch deren lineare Aneinanderordnung die polygonalen Umgrenzungen der Felder zu Stande kommen. Erklärlich wird diese Lagerungsweise der Kügelchen, wenn man sich der Art der Bildung der äusseren Eihülle erinnert. Ein jedes Feld stellt den Absonderungsbezirk einer Eileiterzelle dar; wo aber die Zellterritorien aneinanderstossen, hält die Ausscheidung der secundären Eihüllsubstanz nicht gleichen Schritt mit der Absonderung an dem übrigen Theil der peripherischen Zellwand. Betrachten wir die secundäre Eihülle als einen Abguss der Eileiterwandung auf die primäre Eihülle mit Hülfe eines von der Eileiterwand selbst gelieferten Secretes, so entsprechen die linearen Erhebungen auf diesem Abgusse Thälern der secernirenden Oberfläche, welche den gegenseitigen Grenzen der Zellterritorien entsprechen [1]. Warum ich über die Gestaltung der äusseren

1) Ich spreche mit Absicht von Zellterritorien, nicht von Zellen, da ich die epitheliale Auskleidung des Eileiters immer als eine Protoplasmalage mit eingelagerten Kernen, also als ein Cönepithel (Häckel) erkannte. Indessen will ich damit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Eihülle so eingehend geworden bin und an dieser Stelle mit Nachdruck hervorhebe, dass die beschriebene Felderung in ihr ihren Sitz hat, wird ersichtlich werden, wenn ich die Angaben Balbiani's zu besprechen habe. Ich fahre fort in der Beschreibung des von mir Beobachteten.

Der Dotter des Eies besteht aus einer feinkörnigen Grundsubstanz, die man in ihrer Hauptmasse als Protoplasma ansprechen darf, und zahlreichen darin eingelagerten Deutoplasmaportionen. Letztere sind von sehr verschiedener Grösse, meist kugeliger Gestalt, gelber Farbe, brechen das Licht stark, lassen aber keine bestimmte Anordnung im Innern des Dotters erkennen. Die kleinen Körnchen, welche in dem Protoplasma liegen und ihm das feinkörnige Ansehen verleihen, sind nach v. Wittich und Balbiani fettiger Natur, während jene grösseren gefärbten Kugeln aus einem eiweissartigen Stoffe bestehen. Das Keimbläschen, das, wie bei allen Spinneneiern, an den Eierstockseiern in mächtiger Entwicklung, von deutlich doppeltcontourirter Membran umgeben, erkennbar war, ist an dem abgelegten Eie nicht mehr aufzufinden; wenigstens gelang es mir niemals, an abgelegten Eiern, so frühzeitig ich sie auch untersuchte, eine Spur davon zu entdecken. Ueber die näheren Vorgänge bei seinem Hinschwinden habe ich keine Beobachtungen gemacht. Bezüglich des sogenannten Dotterkernes, jenes räthselhaften Gebildes, dessen Verständniss auch durch die neuesten Untersuchungen [1]) um nichts gefördert worden ist, habe ich hier keine Angaben zu machen, weil Philodromus limbatus keinen Dotterkern besitzt, was um so bemerkenswerther ist, als bei den in dieselbe Familie gehörigen Gattungen, Thomisus, Xysticus und Artamus, ein solcher vorkommt [2]).

Der erste Vorgang, den ich an den beschriebenen Eiern wahrnahm, bestand in einer Zusammenballung der deutoplasmatischen Elemente. Zwei, drei oder noch mehr Deutoplasmakugeln lagerten sich eng aneinander und vereinigten sich zu grösseren cylinderförmigen Gestalten, welche durch ihren ausgebuchteten Contour auf ihre Entstehung durch Zusammenfluss mehrerer Kugeln hindeuteten. Dieser Verschmelzungsprocess einzelner Deutoplasmaportionen miteinander fand sich nicht etwa nur in einem bestimmten Bezirke des Dotters, sondern er ging allenthalben in gleicher Weise vor sich, und nach Beendigung desselben lag in der hellen Grundsubstanz des Dotters das Deutoplasma nicht

keineswegs die Unmöglichkeit, mit Hülfe von Reagentien Zellgrenzen deutlich zu machen, behaupten.

1) Bertkau. Ueber den Generationsapparat der Araneiden. Arch. f. Naturgesch. 1875. p. 249.

2) Bertkau l. c. p. 250.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



mehr in Gestalt verschieden grosser Kugeln, sondern in Form unregelmässiger Cylinder, die ich als Deutoplasmasäulen bezeichnen will. Die Deutoplasmasäulen sind aber nicht mehr wie ihre Vorgänger, die Kugeln, regellos im Dotter zertheilt, sie haben vielmehr eine ganz bestimmte, sehr bemerkenswerthe Lagerung eingenommen. Man kann ihre Anordnung am Besten als eine radiäre bezeichnen, insofern sie alle mit dem einen Pole ihrer Längsachse nach dem Mittelpuncte der Dotterkugel, mit dem andern aber peripherisch gerichtet sind. Sie bilden also in ihrer Gesammtheit eine Rosette, welche in die helle Grundsubstanz der Dotterkugel eingelagert ist. Das Centrum der Rosette fällt mit dem Centrum der Dotterkugel zusammen. In der Fig. 2 ist die Deutoplasmarosette im optischen Durchschnitte abgebildet. Bezüglich der Beschaffenheit des Centrums derselben ist beachtenswerth, dass dasselbe nicht durch einen Zusammenfluss der inneren Enden der Deutoplasmasäulen gebildet wird, sondern dass die letzteren dort zusammengehalten werden durch eine dunklere, körnige Substanz. Wir sehen also nach dem Verschwinden des Keimbläschens im Spinneneie als Beginn der embryonalen Entwicklung Vorgänge sich abspielen, als deren Resultat eine centrale, dunkele, körnige Substanz erscheint, welche sich zu den aus einer Verschmelzung mehrerer Deutoplasmakugeln entstandenen Säulen als Richtungsmittelpunct verhält. Es erscheint gerechtfertigt, die Verschmelzung der Kugeln zu Säulen und die radiäre Anordnung der letzteren nicht einer activen Thätigkeit des Deutoplasma zuzuschreiben, sondern anzusehen als passive Erscheinungen desselben, hervorgerufen durch die activen Lebensvorgänge im Protoplasma der Eizelle, die centrale, dunkele, körnige Substanz aber, wie aus dem Folgenden erhellen wird, als den Vorläufer einer Kernbildung. Bei Betrachtung des Eies von der äusseren Oberfläche erkennt man in diesem Stadium die peripherischen Pole der Deutoplasmasäulen als verschieden grosse, stark lichtbrechende, unregelmässige Kreisfiguren, über welche in der äusseren Eihülle die oben beschriebenen Felder in der Weise hinziehen, dass sie in ihrer Lagerung keine bestimmte Beziehung zu jenen erkennen lassen.

Sehen wir zu, welche weiteren Vorgänge uns an den Eiern entgegentreten. Die Deutoplasmasäulen haben nach Verlauf von $2^1/_2$ Stunden ihre Gruppirung geändert und zwar so, dass die von ihnen gebildete Rosette sich in zwei gleich grosse Hälften gespalten hat. In einer jeder derselben sind wiederum, ähnlich wie in der ursprünglichen Rosette, die Deutoplasmasäulen radiär um ein Centrum angeordnet, mit dem Unterschiede jedoch, dass die beiden Theilrosetten nicht wie jene kugelförmig sind, sondern eine planconvexe Gestalt haben. Die beiden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


planen Flächen beider Theilrosetten sind einander zugekehrt und sind parallel der Theilungsebene der ursprünglichen Kugelrosette. In dem Centrum, wonach alle Deutoplasmasäulen je einer Theilrosette gerichtet sind, liegt eine körnige Substanz, welche in ihrer optischen Erscheinung vollständig übereinstimmt mit jener, welche das Centrum der Kugelrosette einnahm. Beide Centren der Theilrosetten liegen näher an der planen Seite derselben, als an der convexen. Lässt das nun schon vermuthen, dass die beiden Centren aus der Theilung des ersten Centrums der Kugelrosette entstanden sind, so wird diese Vermuthung zur grössten Wahrscheinlichkeit durch die Beobachtung, dass die beiden durch einen aus gleichfalls feinkörniger Substanz gebildeten Strang miteinander in Verbindung stehen. Weiterhin theilen sich nun wieder die beiden ersten Theilrosetten, so dass eine jede durch eine auf die frühere Theilungsebene senkrechte Ebene in zwei Hälften zerlegt wird. Diese Theilung folgt auf die erste nach Verlauf von 1—1 $^1/_2$ Stunden und tritt nicht genau gleichzeitig an beiden secundären Rosetten auf, sondern an der einen ein wenig später als an der andern; durch sie wird die Deutoplasmamasse des Eies in vier Rosetten zerlegt. In jeder der vier Theilrosetten finden sich dieselben Verhältnisse wie wir sie vorhin von den beiden ersten Theilstücken der ursprünglichen Kugelrosette kennen gelernt haben: die radiäre Stellung der Deutoplasmasäulen nach einem feinkörnigen Centrum, welches häufig einen Verbindungsstrang zu dem Schwestercentrum erkennen lässt. Die Gestalt der vier Theilrosetten hat sich aber noch weiter von der Kugelgestalt entfernt, insofern die innere, nach dem Centrum der Eikugel gerichtete Fläche nicht mehr plan, sondern concav geworden ist. Es bilden also jetzt die vier Theilrosetten einen aus vier voneinander getrennten Stücken bestehenden Kugelmantel, der concentrisch mit der Eikugel in der hellen Grundsubstanz derselben schwebt. In den nächsten Stunden schreitet die Theilung der Rosetten lebhaft vorwärts, aus den vier Theilrosetten werden acht, aus diesen sechzehn u. s. w. In Fig. 4 habe ich das Stadium abgebildet, in welchem acht, in Fig. 5 ein solches, in welchem vierundzwanzig Theilrosetten vorhanden sind. Gleichzeitig mit der fortschreitenden Theilung wird die Gestalt einer jeden Rosette immer mehr die einer Scheibe, welche so gebogen ist, dass ihre Convexität nach der Peripherie, ihre Concavität nach dem Mittelpuncte des Eies gerichtet ist. Immer aber liegt in ihr jene körnige Substanz, deren wir nun noch einige Worte widmen wollen. Dieselbe scheint aus einer hellen, blassen Grundsubstanz zu bestehen, die ich für Protoplasma halte, in welcher körnige Elemente eingelagert sind, die das Licht stark brechen und dadurch der ganzen Masse im durchfallenden Lichte ein dunkleres An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



sehen verleihen und, wie schon erwähnt, nach v. Wittich und Balbiani fettiger Natur sind. Von dieser centralen Substanz der Deutoplasmarosetten werden die Säulen einer jeden Rosette zusammengehalten. Es gehen von ihr deutlich erkennbare Ausläufer zwischen die eng aneinander liegenden Contouren der Deutoplasmasäulen hinein, und die letzteren selbst scheinen an ihrem centralen Ende von jener Substanz umfasst zu werden. In Fig. 9, 10 und 11 habe ich diese Verhältnisse getreu nach den Objecten darzustellen versucht. Die drei Figuren beziehen sich auf ein Stadium des Eies, in welchem im Ganzen acht Rosetten vorhanden waren. Fig. 9 stellt eine der acht Rosetten, welche sich soeben in zwei Theilrosetten getrennt hat, dar. Die centrale Substanz dringt, wie namentlich aus Fig. 10 erkennbar wird, zwischen die aneinander liegenden inneren Enden der Deutoplasmasäulen hinein. An noch günstigeren Stellen sieht man, wie das innere Ende einer Deutoplasmasäule umfasst wird von der centralen Substanz, welche sich, immer undeutlicher werdend, eine Strecke weit daran hinaufzieht (Fig. 11). Wie an einem kurzen, aus einem Ausläufer der centralen Substanz gebildeten Stiele hängt an ihr eine jede Deutoplasmasäule, und so erscheint der schon oben gebrauchte Ausdruck gerechtfertigt, dass die letzteren von jener zusammengehalten werden. In Fig. 9 u. 10 ist ferner der schon erwähnte Strang abgebildet, welcher die centrale Substanz zweier Theilrosetten miteinander verbindet. Derselbe findet sich immer nur kurze Zeit nach der Theilung einer Rosette zwischen den beiden Theilrosetten; späterhin verschwindet derselbe. Eine fernere hierhin gehörige Frage ist, ob in der centralen Substanz der Deutoplasmarosetten Kernbildungen auftreten. Ich konnte bei den Rosetten, insbesondere in den jüngeren Stadien, von der ersten Kugelrosette bis zur Ausbildung von circa 32 Theilrosetten nicht immer Kerne erkennen, aber wenn ich sie fand, so stellten sie helle, nicht ganz scharf umgrenzte, etwa 0,001—0,0012 Mm. grosse, runde Gebilde dar. Ueber ihre Entstehung gelang es mir nicht zu einer klaren Einsicht zu kommen. Einmal schien es mir als wenn sie durch Verschmelzung einer Anzahl kleiner, runder Gebilde entstünden. Ich sah die Centralmasse in diesem Falle ein schaumiges Aussehen zeigen, welches verschwand, sobald der Kern sichtbar wurde. Danach könnte man glauben, der Kern entstehe durch Verschmelzung der vacuolenähnlichen Gebilde, die das schaumartige Aussehen bedingten. Dem widerspricht indessen die undeutliche Umgrenzung des Kernes, während die Vacuolen scharf umrandet waren. Statt aber mich in weiteren Vermuthungen über die nicht genau beobachtete Bildung der Kerne zu ergehen, will ich lieber zu den Dotterrosetten selbst zurückkehren. Wenn ihre Zahl auf 32

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



gestiegen ist, berühren sie sich gegenseitig noch nicht, sondern schweben getrennt von einander in dem Eie, und zwar immer in der peripherischen Lage desselben, niemals in dem centralen Bezirke; dort erkennt man nichts als eine homogene, blasse Substanz von derselben Beschaffenheit, wie sie sich zwischen und nach aussen von den Rosetten findet.

Wenn nun die Deutoplasmarosetten sich noch weiterhin theilen, so kommen sie schliesslich in gegenseitige Berührung, und die nächste Folge davon ist, dass sie einen gegenseitigen Druck aufeinander ausüben; an ihren Begrenzungsflächen platten sie sich ab und besitzen jetzt eine unregelmässig polyedrische Gestalt. Hiermit geht gleichzeitig ein Vorgang Hand in Hand, zu welchem alles bis jetzt Beschriebene nur Einleitung oder Vorbereitung gewesen ist: die Ausbildung der einschichtigen Zellenblase des Blastoderms. Der bemerkenswertheste Schritt dazu besteht darin, dass sich in einer jeden Deutoplasmaportion, die wir jetzt besser als Deutoplasmascholle bezeichnen, da ja die Rosettengestalt geschwunden ist, der centrale, kernhaltige Theil sondert von den deutoplasmatischen Elementen. Schon weiter oben habe ich darauf hingewiesen, dass bei den Theilrosetten die centrale Substanz nicht mehr wie anfänglich in der Kugelrosette genau im Mittelpunct gelegen ist. Bei den ersten Theilrosetten liegt dieselbe etwas näher an der inneren concaven Seite als an der äusseren convexen. Bei den späteren Theilungen aber rückt sie in jeder Rosette immer mehr nach aussen an die convexe Fläche, bis sie endlich mit der Umwandlung der Rosetten in Schollen den Mittelpunct der äusseren Fläche derselben einnimmt. Es liegt alsdann aussen auf einer jeden Deutoplasmascholle die zu ihr gehörige, früher centrale, körnige Substanz mit dem in ihr eingeschlossenen Kerne. Es hat sich der Kern mit der ihn umgebenden Substanz aus dem Deutoplasma, von welchem er ursprünglich rings umgeben war, gewissermassen herausgearbeitet, und nunmehr, nachdem die Kerne mit dem sie umgebenden Protoplasma an die Aussenseite der Deutoplasmaportionen getreten sind, findet eine völlige Loslösung der letzteren von jenen statt. Es befreit sich in einem jeden Bezirke das Protoplasma mit seinem Kern von dem Deutoplasma und hält dasselbe nicht mehr mit Ausläufern zusammen. Auch sind in diesem Stadium die einzelnen Säulen einer jeden Rosette, resp. Scholle miteinander in einen Verschmelzungsprocess eingetreten, dessen Resultat darin besteht, dass aus jeder ursprünglich aus mehreren Säulen gebildeten Rosette ein einziger unregelmässig polyedrisch umgrenzter Klumpen wird. Jeder dieser Deutoplasmaklumpen unterscheidet sich von der vorhin Scholle genannten Form nur dadurch, dass in ihm die Entstehung durch Zusammenfluss mehrerer Säulen nicht mehr wie dort

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



durch die Ausbuchtungen des Contours erkennbar ist. Immerhin mag auch für diese Klumpen die Bezeichnung Deutoplasmascholle beibehalten werden. Ueber jeder Scholle liegt also die zugehörige, aber jetzt ganz von ihr abgelöste Protoplasmaportion mit ihrem Kerne und, wie wir gleich hinzufügen können, wir haben in jeder dieser letzteren eine noch nicht scharf begrenzte Zelle vor uns; in ihrer Gesammtheit bilden sie das Blastoderm. Es besteht in diesem Stadium das Ei aus drei Schichten, welche sich in folgender Weise von aussen nach innen unterscheiden lassen. Zu äusserst liegt, die Oberfläche der Eikugel bildend, eine Schicht, welche zusammengesetzt ist aus den noch nicht deutlich von einander abgegrenzten Protoplasmaportionen, deren jede einen Kern in sich einschliesst. Nach innen folgt eine Schicht, bestehend aus den seitlich dicht aneinander gelagerten Dotterschollen. Zu innerst endlich liegt eine den centralen Raum des Eies einnehmende homogene, helle Substanz. Weiterhin tritt in der äusseren Schicht eine lebhafte Vermehrung der Zellbezirke ein; es finden sich bald bedeutend mehr derselben, als die Zahl der Dotterschollen beträgt, und das anfänglich regelmässige Verhalten, dass über jeder Scholle ein einziger entsprechender Zellbezirk gelagert ist, hat aufgehört. Zum Theil ist schon die von der Fläche gesehene Fig. 6 in dieses Stadium eingetreten. Noch weiter aber ist Fig. 7 vorgeschritten. Dort sind die Bezirke der einzelnen Blastodermzellen deutlicher von einander abgegrenzt und zugleich hat sich die Eikugel an einer Seite abgeplattet und ist daselbst weiter von den Hüllen zurückgetreten. In dem dadurch entstandenen Zwischenraum befindet sich eine wasserklare, nicht weiter untersuchte Flüssigkeit. In Fig. 8 habe ich einen optischen Durchschnitt durch die vorige Figur gegeben, in welcher zunächst deutlich die drei Schichten zu sehen sind, welche sich im Ei nach der Losarbeitung des für die Bildung der Keimhaut bestimmten Protoplasma's von den deutoplasmatischen Bestandtheilen unterscheiden lassen. Auch ist dort erkennbar, dass die Blastodermzellen nach innen gegen die Deutoplasmaschollen hin keine deutliche Abgrenzung besitzen. Jede Blastodermzelle wölbt sich aussen ein wenig vor, und es bekommt dadurch der Randcontour der Eikugel ein feingewelltes Aussehen. Die aus den Deutoplasmaschollen gebildete Schicht sinkt nun allmälig zurück nach dem Mittelpunct des Eies, der dort befindliche von heller, klarer Substanz eingenommene Raum wird immer kleiner, hingegen der Abstand der Deutoplasmaschicht von dem Blastoderm grösser, namentlich an einer Stelle, welche vielleicht dieselbe ist, an welcher der Primitivkegel auftritt. Damit aber streife ich schon hinüber zu den auf die Ausbildung des Blastoderms folgenden entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen, die hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



nicht zu erörtern sind. Betrachten wir schliesslich nur noch das Blastoderm selbst in diesem Stadium. Es besteht dasselbe aus einer einschichtigen Zellenblase. Die Zellen sind zusammengesetzt aus einem runden 0,012 Mm. grossen Kern und dem diesen umgebenden Protoplasmakörper, der von der Fläche gesehen einen Durchmesser von 0,035—0,04 Mm. hat. In dem letzteren liegen, besonders in der Umgebung des Kernes, die zahlreichen uns von der centralen Substanz der Rosetten her bekannten stark lichtbrechenden Körnchen, welche gegen den Rand der Zelle allmälig an Menge abnehmen. Die einzelnen Zellen sind zart, aber doch scharf abgegrenzt von einander und haben eine polyedrische, meist sechseckige Gestalt. Nicht selten findet man solche mit länglichen oder bisquitförmigen Kernen, offenbar Stadien der Theilung, Fig. 12. Endlich will ich nicht unerwähnt lassen, dass an der einen Halbkugel des Eies die Ausbildung des Blastoderms etwas schneller vorwärts schreitet als an der anderen, es grenzen sich daselbst die Zellen desselben frühzeitiger scharf von einander ab und vermehren sich lebhafter.

Damit bin ich zu Ende gekommen mit der Darstellung meiner auf die Bildungsgeschichte des Spinnenblastoderms bezüglichen Untersuchungsergebnisse. Fassen wir nun das Gesagte nochmals kurz zusammen: das Keimbläschen verschwindet; die Deutoplasmakugeln ballen sich zu Säulen zusammen, welche sich um eine centrale protoplasmatische Substanz radiär gruppiren und von ihr zusammengehalten werden; diese Rosette theilt sich in zwei, vier u. s. w. Theilrosetten; in der centralen Substanz der Rosetten entstehen Kerne; die Kerne mit dem sie umgebenden Protoplasma arbeiten sich aus den während ihrer Theilung immer mehr peripherisch gerückten Rosetten heraus, lagern sich oberflächlich und bilden durch gegenseitige Aneinanderlagerung und Abgrenzung die Blastodermblase; die zu Schollen gewordenen Deutoplasmaportionen sinken zurück in das Innere des Eies.

Wenden wir uns nun zu den hierher gehörigen Angaben Anderer und beginnen wir mit den Beobachtungen desjenigen Forschers, der gerade dem Spinnenei zur Zeit seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat. v. Wittich hat in seiner Abhandlung [1]: »Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstocke; die ersten Vorgänge in demselben nach seinem Verlassen des Mutterkörpers«, »Dotterschollen« oder »Dotterkugeln«, oder wie er sie auch nennt »Eiweisskugeln« aus den Eiern verschiedener Spinnenarten beschrieben, welche identisch sind mit den oben Deutoplas-

1) Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissensch. Medicin. 1849. p. 113—150. Taf. III.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



makugeln genannten Gebilden. Den Namen Eiweisskugeln hat er gewählt, weil er durch chemische Untersuchung zu dem Resultat gekommen ist, dass sie ihrer Hauptmasse nach aus einem eiweissartigen Stoffe bestehen. Er spricht weiterhin von einer Zusammenballung dieser Eiweisskugeln zu kugeligen Haufen, betont aber dabei, dass diese »Kugelhaufen durchaus nichts zu thun haben mit der Furchung des Eies, d. h. mit der Einleitung zur Zellenbildung«, und er begründet diese Behauptung mit den Worten: »denn nirgends sehen wir sie in später auftretende Zellen übergehen«. Aus dem oben Mitgetheilten geht aber hervor, dass unsere Deutoplasmarosetten und die daraus entstehenden Deutoplasmaschollen (die Wittich'schen »Kugelhaufen« gehören offenbar hierhin) allerdings nicht aufgenommen werden von den späteren Zellen des Blastoderms, dennoch aber, wenn auch nur in passiver Weise, an der Zellenbildung des Eies betheiligt sind. Fassen wir nämlich den ganzen Vorgang der Blastodermbildung unter der herkömmlichen, wenn auch hier, wie in so vielen Fällen, höchst unpassenden Bezeichnung des Furchungsprocesses zusammen, so finden wir in diesem Furchungsvorgang des Spinneneies im Vergleich zu demjenigen anderer Eier den bemerkenswerthen Unterschied, dass die einzelnen Furchungskugeln nicht scharf von einander abgegrenzt erscheinen. Erst verhältnissmässig sehr spät, wenn die Keimblase bereits angelegt, also der eigentliche Furchungsprocess beendet ist, treten zwischen den einzelnen Zellen erkennbare Grenzen auf. In den vorhergehenden Stadien jedoch, von der ersten Theilung an, sind die einzelnen Furchungskugeln nicht durch sichtbare Contouren begrenzt, sondern sie bekunden ihre Individualität nur dadurch, dass in einer jeden die deutoplasmatischen Elemente nach einem Centrum, in welchem sich ein Kern bildet, gerichtet sind. Wir können diesen eigenthümlichen Furchungsprocess auch so umschreiben, dass wir sagen: Es bildet sich in der Dotterkugel nach dem Schwunde des Keimbläschens ein Centrum für die des Näheren in ihrer Wesenheit noch unbekannten Lebensvorgänge; die letzteren haben ihren activen Träger in der protoplasmatischen Grundsubstanz der Eizelle, und ihre radiäre Richtung wird erkennbar durch die Gruppirung, welche in passiver Weise die deutoplasmatischen Bestandtheile annehmen. Nun theilt sich, weshalb ist gleichfalls unbekannt, dieses eine Centrum, das wir den Functionsmittelpunct nennen könnten, in zwei Theile, und damit ist eine entsprechende Umlagerung des Deutoplasmas verbunden. Vielleicht schon in diesen frühen Stadien, sicher aber später, bildet sich in jedem Functionsmittelpunct ein Kern. Wie weit sich aber der Bezirk, auf welchen ein jedes der Theilcentren seine Wirkung erstreckt, ausbreitet und wo zwei benachbarte Bezirke ihre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Grenze haben, das wird nicht deutlich erkennbar. Vom Furchungsprocess anderer Thiere wissen wir, dass die Furchungskugeln keine Membran haben, sondern nur durch eine festere Randschicht begrenzt sind — hier aber haben wir den noch weiter gehenden Fall vor uns, dass die Furchungskugeln gar nicht in optisch erkennbarer Weise von einander abgegrenzt sind, und wir können hier wie bei vielen sogenannten Zellfusionen nicht von Zellen im eigentlichen Sinne, sondern nur von Zellbezirken sprechen. Wenn wir diese Auffassung den beobachteten Thatsachen zu Grunde legen, dann haben wir in der Blastodermbildung der Spinnen das Resultat eines allerdings in merkwürdiger Weise modificirten totalen Furchungsprocesses vor uns; die Modification liegt in der unvollkommenen Individualisirung der Furchungskugeln. Hierbei will ich aber, indem ich das Wort unvollkommen niederschreibe, nicht unterlassen zu bemerken, dass sich dasselbe nur auf die optische Erkennbarkeit bezieht; ob nicht dennoch in Bezug auf die chemisch-physikalischen Vorgänge die Individualisirung auch dieser Furchungskugeln eine vollkommne genannt werden muss, wissen wir einstweilen noch nicht. v. Wittich hat die Centren der Rosetten, sowie diese selbst in den frühesten Stadien nicht gesehen, und nach ihm ist deshalb der Furchungsprocess des Spinneneies ein nur auf die Oberfläche des Eies beschränkter; erst dann erkannte er die Zellbezirke, als sie sich bereits ganz befreit hatten von dem Deutoplasma und an die äussere Peripherie der Eikugel getreten waren, und daher erklärt sich denn auch seine oben angeführte Behauptung, dass die »Kugelhaufen« (unsere Deutoplasmaschollen) nichts zu thun haben mit der Furchung der Eier. Bemerkt sei hier noch, dass v. Wittich die Blastodermzellen (seine Furchungskugeln) ziemlich genau beschreibt, und er bezeichnet die dunklen Körnchen, welche in das Protoplasma derselben, insbesondere in der Umgebung des Kernes eingelagert sind, als Fettmoleküle auf Grund chemischer Reactionen, namentlich Aether-Zusatz.

Das Hauptgewicht der Claparède'schen Arbeit[1]) liegt auf denjenigen embryonalen Vorgängen, welche nach der Ausbildung der Keimhaut folgen; die vorausliegenden Stadien aber hat er weniger genau untersucht. Er betrachtet die Fertigstellung des Blastoderms als das Resultat einer oberflächlichen Furchung (also ähnlich wie v. Wittich). Die ersten darauf hinzielenden Erscheinungen, welche ihm wahrzunehmen gelang, war das Auftreten der Kerne der Blastodermzellen in der peripheren Randschicht der Eikugel, und er fasst seine Ansicht über die Blastodermbildung zusammen in den Worten:

1) Claparède l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



»La segmentation est ici restreinte à une partie seulement du vitellus, savoir une mince couche périphérique de la surface toute entière. De même que dans une segmentation proprement dite, les nucléus agissent ici comme centres d'attraction; seulement l'action des centres n'est pas capable de se faire sentir au delà d'une couche fort mince. Elle ne pénètre pas dans le profondeur«. Dass diese Ansicht Claparède's mit dem wahren Sachverhalt nicht vereinbar ist, erklärt sich aus dem Obigen von selbst. Claparède hat die jüngsten Vorgänge in der Bildungsgeschichte des Blastoderms, namentlich die Bildung der ersten Kugelrosette, sowie alle darauf folgenden Stadien bis zur Losarbeitung der werdenden Blastodermzellen von dem Deutoplasma, nicht gesehen; sei es, dass er die Eier nicht zeitig genug untersucht oder dass die von ihm benutzte Art (Pholcus opilionides) für die Beobachtung dieser Verhältnisse weniger günstig sich erweist.

Eine sehr ausführliche Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge im Spinnenei hat in neuester Zeit Balbiani [1]) gegeben, mit welcher ich jedoch in vielen wichtigen Puncten keineswegs übereinstimmen kann. Die hauptsächlichsten dieser Differenzpuncte sind folgende. Balbiani unterscheidet in dem frisch abgelegten Spinnenei (seine Angaben beziehen sich insbesondere auf Tegenaria domestica und Agelena labyrinthica) eine periphere »Keimschicht« oder den »Keim« von der centralen Dottermasse. Von jener allein soll die zur Herstellung einer Keimblase führende Zellbildung ausgehen, in der Weise, dass der Keim zunächst oberflächlich in einzelne Bezirke, die er »Keimfelder« (champs germinatifs) nennt, zerfällt und dann unter den Keimfeldern, aber noch in dem Keim, Kerne auftreten, welche auf jene anziehend wirken, eine gruppenweise Vereinigung derselben verursachen und so die ersten Blastodermzellen bilden. Jene oberflächliche Zerlegung des Keimes in einzelne Felder habe nicht die Bedeutung einer Zellbildung, sondern sei nur die Einleitung zu einer solchen. Zunächst muss ich die Trennung der protoplasmatischen und deutoplasmatischen Bestandtheile des Eies in zwei concentrisch sich umlagernde Schichten bestreiten, und wie aus den mitgetheilten Thatsachen hervorgeht, eine bis in das Centrum des Eies eindringende Mischung beider Substanzen im Beginn der Entwicklung behaupten. Ferner existirt, so weit meine Untersuchungen reichen, eine Zerlegung der Keimschicht in Keimfelder nicht, sondern die polygonalen Contouren, welche Balbiani in jene Schicht verlegt, sind in Wirklichkeit in der äusseren, der secundären Eihülle gelagert und sind oben ausführlich beschrieben worden. Balbiani beschreibt die

1) Balbiani, Mémoire sur le développement des aranéides. Annales des sciences naturelles. 5. sér. Zool. T, XVIII. 1873. Art. 1. av. 15 pl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



äussere Eihülle allerdings auch und erwähnt dort an ihr eine feine Punctirung, die aber kein Relief bilde. Diese Punctirung ist identisch mit den oben beschriebenen Kügelchen der secundären Eihülle, und dort ist auch der ausführliche Beweis geführt, dass sie ein Relief bilden in Gestalt vorspringender Saumlinien polygonaler Felder. Diese Felder liegen keineswegs in der äussersten Schicht der Eikugel, sondern in der Hülle des Eies, und die für das ganze Thierreich völlig vereinzelt und unvermittelt dastehende Balbiani'sche Behauptung von einer vor der Zellbildung im Ei auftretenden oberflächlichen Felderung ist zurückzuführen auf jenen über den Ort der Felderung gemachten Beobachtungsfehler. Die Deutoplasmaschollen hat Balbiani auch gesehen, sowie ihr Lagerungsverhältniss zu den jungen Blastodermzellen in seiner Fig. 40 ganz richtig abgebildet. Die jüngeren Stadien jedoch, wie sie unseren Figuren 2—5 entsprechen, scheinen ihm gleichfalls gänzlich entgangen zu sein. Aber gerade sie sind es, die das Verständniss der Sache ermöglichen. Weiterhin hat Balbiani mit jenen durch unzureichende Beobachtungen falschen Ansichten seine Meinung von der Bedeutung des »Dotterkerns« der Milne-Edwards'schen »vésicule embryogène« in Verbindung gebracht. Indessen, so lange es Spinnen giebt, bei denen sich kein Dotterkern nachweisen lässt, scheint mir die Behauptung haltlos, dass dieses Gebilde es sei, welches eine Scheidung in den »Bildungsdotter oder Keim« und den »Nahrungsdotter« veranlasse. Balbiani geht stets noch von der heute wohl kaum mehr festzuhaltenden Anschauung aus, dass vor der Zellvermehrung des Eies eine Scheidung in die beiden Hauptbestandtheile: das Protoplasma, la partie germinatire, und das Deutoplasma, la partie nutritive, eintreten müsse, und will sogar überall für diesen Process wenn möglich ein besonderes Organ finden, so bei den Spinnen in dem »Dotterkern«, den er deshalb auch mit Milne-Edwards »la vésicule embryogène« nennt.

Endlich habe ich noch einer Abhandlung von Salensky[1]) zu gedenken, welche mir jedoch wegen ihrer Abfassung in russischer Sprache nicht zugänglich ist. Ich kenne dieselbe nur aus dem Hoyer'schen Referate in Hofmann und Schwalbe's Jahresberichten, und entnehme daraus, dass auch Salensky an den von ihm untersuchten Arten eine Reihe der beschriebenen Verhältnisse, nicht aber die allerersten Stadien wahrgenommen hat und den ganzen Vorgang der Blastodermbildung als »freie Zellbildung« auffasst.

Es scheint mir nun von allgemeinerem Interesse zu sein, dass nach

1) W. Salensky, Entwicklungsgeschichte der Araneen. Aufzeichnungen (sapisky) der Kieffer Gesellschaft der Naturforscher. Bd. II. Hft. 1. Kieff 1871. p. 1—72. 3 Taf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



den mitgetheilten Thatsachen die Blastodermbildung der Spinnen, welche bisher immer als eine oberflächliche Furchung oder eine in der peripheren Schicht des Eies auftretende »freie Zellbildung« aufgefasst wurde, sich als eine allerdings modificirte sogenannte totale Furchung erweist, und es schliesst sich daran unmittelbar die Frage, ob wir nicht auch bei den übrigen Arthropoden[1]), bei denen eine oberflächliche Zellvermehrung beschrieben worden ist, in Wirklichkeit einen totalen Furchungsprocess vor uns haben, der nur durch die grossen Mengen die Einsicht erschwerender deutoplasmatischer Elemente noch weniger erkennbar wird als bei Philodromus. In einer seiner neuerdings publicirten Schriften[2]) hat Haeckel den Versuch gemacht, alle die verschiedenartigen Formen, in welchen sich die Zellvermehrung des thierischen Eies einleitet und vollendet, und die er als totale, inaequale, discoidale und superficiale Furchung unterscheidet, auf eine derselben und zwar auf die totale zurückzuführen. Die obigen Beobachtungen, durch welche die bisher stets als eine superficiale angesehene Zellvermehrung des Spinneneies zurückgeführt wird auf die totale, stehen ganz im Einklang mit jenen Bestrebungen Haeckel's. Es wäre mir ferner sehr erwünscht gewesen, wenn mein Object mir einen grösseren Einblick in die näheren Vorgänge der Kernbildung mit Bezug auf die neuerdings lebhaft erörterten Fragen (vergl. die Arbeiten von Fol, Bütschli, Auerbach und anderen) gestattet hätte. Die radiäre Richtung der Deutoplasmaelemente in den einzelnen Zellbezirken und das Auftreten der Kerne in dem Centrum dieser Radiärstellung, sowie auch die strangartigen Verbindungen zwischen zwei eben getrennten Centren deuten darauf hin, dass auch bei der Zellvermehrung im Spinnenei Vorgänge da sind, wie sie durch jene neueren Untersuchungen als weit verbreitet erkannt worden sind. Da meine Beobachtungen jedoch in Bezug auf diese delicaten Fragen unzureichend sind, so unterlasse ich es, weiter darauf einzugehen und begnüge mich mit diesem Hinweis.

Göttingen, 24. Januar 1876.

1) Ich erinnere hier insbesondere an die Weismann'schen Untersuchungen: Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864. p. 4 sqq. p. 90 sqq.

2) E. Häckel, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. IX. 1875.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Erklärung der Abbildungen.

## Taf. XXIX.

Sämmtliche Abbildungen sind von Philodromus limbatus Koch.

Fig. 1. Frisch abgelegtes Ei von der Oberfläche gesehen, um die polygonale Felderung der secundären Hülle zu zeigen. Unter den Hüllen sieht man die verschieden grossen, zum Theil schon zusammengeballten Deutoplasmakugeln.

Fig. 2. Ein Ei mit der deutoplasmatischen Kugelrosette im optischen Querschnitt.

Fig. 3 mit zwei, Fig. 4 mit vier, Fig. 5 mit zwölf Theilrosetten der dem Beschauer zugekehrten Halbkugel. Fig. 3 u. 4 bei etwas vertiefter Einstellung, Fig. 5 von der Fläche.

Fig. 6. Die polyedrischen Deutoplasmaportionen, von denen im Allgemeinen je eine einer über ihr gelegenen Blastodermzelle entspricht; Flächenansicht.

## Taf. XXX.

Fig. 7. Die Eikugel hat sich an einer Seite abgeplattet und von den Hüllen zurückgezogen. Das Blastoderm ist fertig gebildet; Flächenansicht.

Fig. 8. Optischer Querschnitt durch Fig. 7. Die Deutoplasmaportionen bilden nach innen vom Blastoderm einen geschlossenen Kugelmantel um den centralen hellen Raum des Eies.

Fig. 9. Eine von acht Theilrosetten, die sich soeben in zwei kleinere getheilt hat.

Fig. 10. Centraltheil einer Theilrosette mit Kern, Verbindungsstrang und Fortsetzung der centralen Substanz auf die inneren Enden der Deutoplasmasäulen.

Fig. 11. Deutoplasmasäule, an ihrem inneren Ende umfasst von einer stielförmigen Fortsetzung der centralen Substanz der Rosette.

Fig. 12. Zwei Zellen des Blastoderms.

Fig. 13—15. Trennungsstelle dreier Felder der secundären Eihülle; Fig. 13 bei tiefer, Fig. 14 bei mittlerer, Fig. 15 bei hoher Einstellung. Immers.

Fig. 16. Schematischer Querschnitt durch die Eihüllen, quer zur Trennungslinie zwei Felder, um die Anordnung der Kügelchen der secundären Eihülle auf der Dotterhaut zu zeigen.

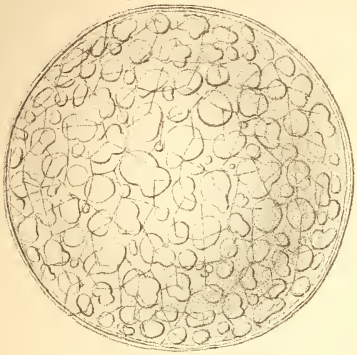
Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

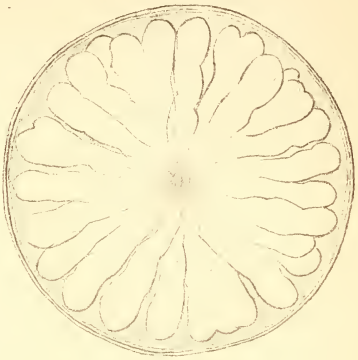
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



1.

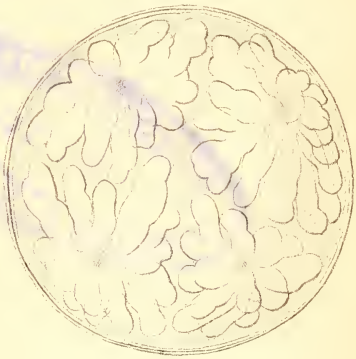


2.



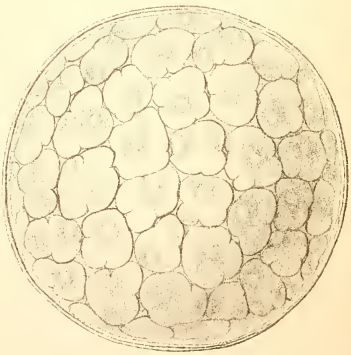
3.

4.



5.

6.



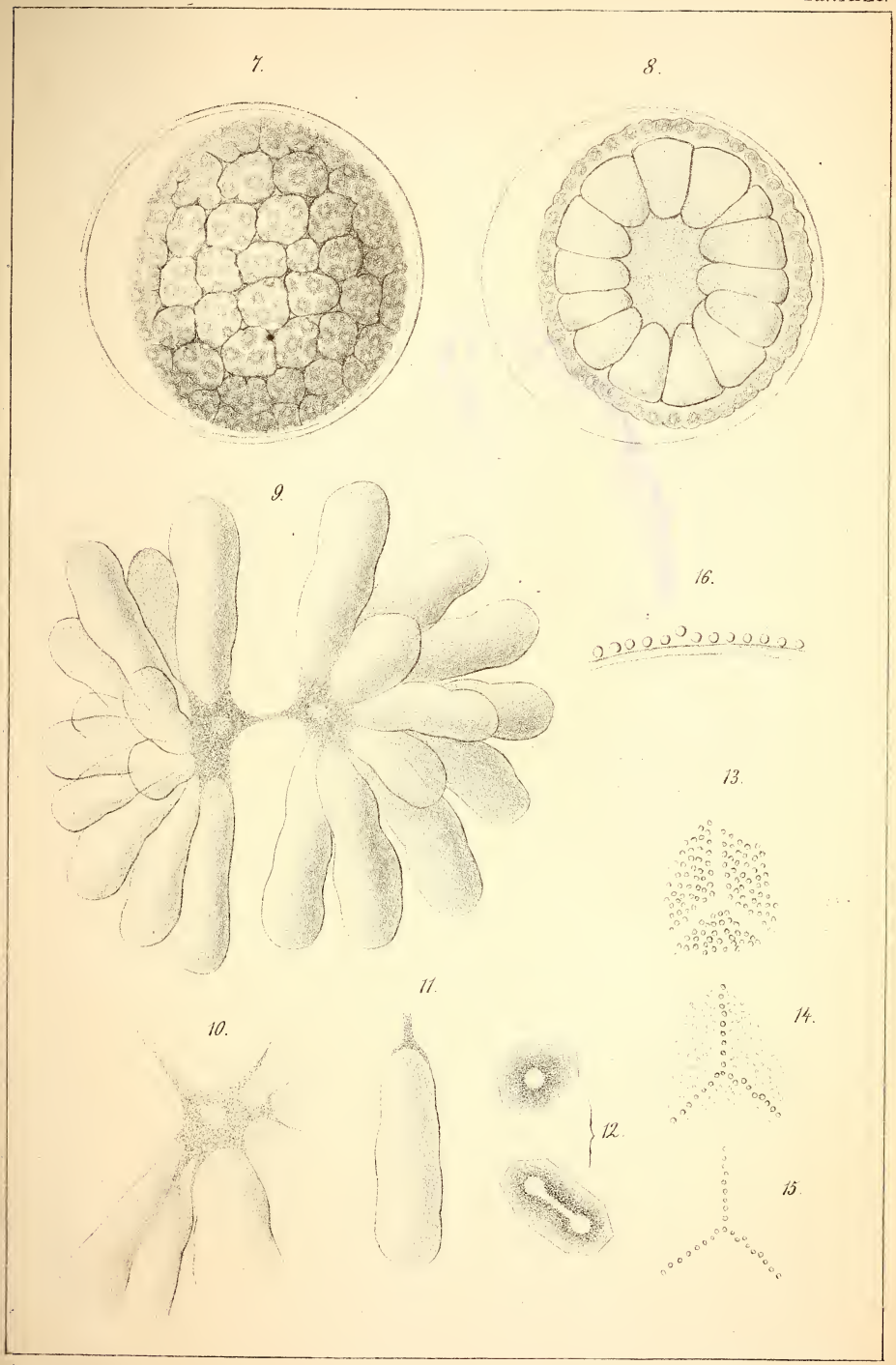
Ludwig, del. Lith. Anst. v. J. S. Bach, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

BALFOUR LIBRARY
MAR 90
CAMBRIDGE

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at






Ludwig, del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Ludwig Hubert

Artikel/Article: Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen 470-484