

Die Fälle, in denen es aber wirklich gelang, bibasale Stücke zu erzeugen, sind wohl morphologisch anders aufzufassen, als es in der Schrift des Herrn Dr. Loeb geschehen ist, und damit dürfte die ganze „Heteromorphose“ im Tierreich sich als ein Traum erweisen. Die Fragestellung wird aber auch eine andere. Sind die Vorgänge, welche Herr Dr. Loeb als Regenerationsercheinungen auffasst und eventuell für Heteromorphose erklären will, wirklich nur Regenerations- oder Fortpflanzungsercheinungen oder doch auf solche zurückzuführen? Ich entscheide mich für das letztere.

Dr. H. Trautzsch (Freienwalde a./O.).

## Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten\*).

Von V. Graber.

Wie in übersichtlicher Weise und auf Grund zahlreicher eigener Beobachtungen besonders Wielowiejski<sup>1)</sup> gezeigt hat, finden sich in der Leibeshöhle der meisten Insekten sehr mannigfache Gewebe beziehungsweise Zellen vor. Man unterscheidet da hauptsächlich 1) die eigentlichen Blutzellen oder Blutkörperchen, 2) den Fettkörper im engeren Sinn, der aber bekanntlich außer Fetttropfen vielfach u. a. auch harnsaure etc. Konkremente enthält, 3) die wegen ihrer oft weingelben Farbe von Wielowiejski als Oenocyten<sup>2)</sup> bezeichneten nach seiner Entdeckung meist in segmentalen Gruppen auftretenden Elemente und 4) endlich — von anderweitigen Gewebsbildungen sei hier abgesehen — die in der Nähe des Rückengefäßes vorkommenden Elemente, die sog. Perikardialzellen.

Alle diese zum Teil ein sehr differentes Aussehen darbietenden Zellen und Zellkomplexe wurden von Wielowiejski zunächst „nur im physiologischen Sinne“ d. i. im Hinblick auf ihre enge Beziehung zu dem durch das Blut vermittelten Stoffwechsel als „Blutgewebe“ zusammengefasst, ein Ausdruck, statt dessen ich, um doch die hochwichtige Stellung, welche in diesem ganzen großen Zellenverband der eigentliche Fettkörper einnimmt, anzudeuten, die Bezeichnung hämosteatisches Gewebe in Vorschlag bringe.

Intibetreff der physiologischen Seite des Blutgewebes sei hier kurz auf eine jüngst erschienene verdienstliche Arbeit von Verson und Bisson<sup>3)</sup> hingewiesen. Diese Forscher suchen es wahrscheinlich

\*) Dieser Aufsatz ist bei der Redaktion des Centralblatts eingelaufen, ehe derjenige des Herrn Carrière (in Nr. 4) ausgegeben war, was wir im Interesse des Herrn Verf. hiermit konstatieren.

1) H. Wielowiejski, Ueber das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 43. Bd., 1886.

2) Da der Wein zuweilen auch rot ist, würden Ausdrücke wie z. B. Kirro- oder Xantocyten wohl vorzuziehen sein.

3) E. Verson ed E. Bisson, Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. Pubblicazioni d. R. stazione bacologica di Padova, 1891.

zu machen, dass die nach meinen Erfahrungen wohl als typische Oenocyten zu betrachtenden „hypostigmatischen Zellen“ der Seidenraupe, Drüsen sind, welche unter eigentümlichen periodischen Veränderungen des Kerns und Plasmas ein hinsichtlich seiner chemischen Beschaffenheit nicht näher bekanntes Sekret in das Blut absondern<sup>1)</sup>.

Es liegen aber auch schon seit Langem Beobachtungen vor, denen zu Folge zwischen den früher erwähnten Geweben ein wirklicher, ich meine, ein genetischer Zusammenhang besteht. Unter anderen warf ich selbst — was neueren Forschern entgangen zu sein scheint — bereits im Jahre 1871 gestützt auf eine ziemlich ausgedehnte Untersuchung der Insekten-Blutkörperchen<sup>2)</sup>, die ich häufig mit Fetttröpfchen beladen fand (S. 14), die Frage auf „sind die von uns herkömmlicherweise als Blutkörperchen beschriebenen (Zell-) Formen nicht vielleicht als serumreiche oder fettarme Fettzellen aufzufassen“? und fügte u. a. noch die Bemerkung hinzu „Jedenfalls scheint mir zwischen den sogenannten Blutkörperchen und den Elementen des C. adiposum ein innigerer Zusammenhang zu bestehen, als man gewöhnlich anzunehmen beliebt“. Speziell hinsichtlich des genetischen Zusammenhanges zwischen den eigentlichen Blutkörperchen und den Elementen des Fettkörpers hat dann in jüngster Zeit C. Schäffer<sup>3)</sup> einige sehr beachtenswerte Beobachtungen mitgeteilt, die mir freilich noch nicht vollkommen beweiskräftig erscheinen. Unter anderem glaubt sich dieser Forscher überzeugt zu haben, dass bei der Raupe von *Hyponomeuta* Blutkörperchen einerseits vom Fettkörper und anderseits von der Tracheenmatrix sich ablösen.

Was dann die genetische Beziehung zwischen den Elementen des vielgestaltigen Oenocytengewebes zu denen des eigentlichen Fettkörpers und zu den Blutkörperchen anlangt, worüber bisher, soweit ich orientiert bin, gar nichts Sicheres bekannt ist, so bin ich in der Lage hierüber ein Paar, wie ich glaube, nicht unwillkommene und unwichtige eigene Beobachtungen mitteilen zu können. Ich besitze zunächst Schnittpräparate von jungen *Stenobothrus*-Larven, die es, wie man sich aus der in Vorbereitung begriffenen ausführlichen Arbeit überzeugen wird, nicht unwahrscheinlich machen, dass hier die Elemente des eigentlichen zum Teil „retikulären“ Fettkörpers durch allmähliche Vakuolisierung der später noch näher zu erwähnenden

1) Diese Zellen zeigen u. a. in gewissen Perioden an ihrem Plasma eine radiäre von den Verf. mit der Sekretion in Zusammenhang gebrachte Streifung, die vielleicht von ähnlicher Art ist, wie sie Wielowiejski (s. o. S. 515) an den Oenocyten von *Chironomus* beschrieben hat.

2) V. Graber, Ueber die Blutkörperchen der Insekten, LXIV. Bd. Sitzungsberichte d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, I. Abt., 1871.

3) C. Schäffer, Beiträge zur Histologie der Insekten. (II. Ueber Blutbildungsherde bei Insektenlarven.) Spengel's zool. Jahrbücher, 3. Bd., Abteilung f. Anat. u. Ontogenie.

am Embryo zuerst auftretenden Oenocyten entstehen. Aehnliche Bilder sah ich ferner bei *Zygaena*, wo der Uebergang der Oenocythen in die Fettzellen aber weniger augenfällig ist.

Weiters habe ich bei älteren Embryonen von *Mantis* beobachtet, dass die innerhalb des Rückengefäßes und anderer Bluträume vorhandenen und demnach sicher als wahre Blutkörperchen zu deutenden Zellen ganz dasselbe auffallend stark gelb gefärbte, äußerst feinkörnige und dichte Plasma besitzen, wie es für die typischen Oenocyten charakteristisch ist und wurden von mir ähnliche gelbe Zellen seinerzeit auch im ventralen bzw. supraganglionalen Blutsinus fast reifer Muscidenkeime wahrgenommen <sup>1)</sup>.

Wenden wir uns nun zu unserm eigentlichen Gegenstand d. i. zur Frage nach der ersten beziehungsweise embryonalen Anlage des hämosteatischen Gewebes, wobei wir uns aber vorwiegend auf den eigentlichen Fettkörper und die Oenocyten beschränken, so tritt uns da, analog etwa wie hinsichtlich der Ableitung des Darmdrüsenblattes, und zwar nicht nur etwa in der älteren sondern auch noch in allerjüngster Zeit eine große Verschiedenheit der Angaben und Meinungen entgegen. Indem ich hinsichtlich der älteren Daten hier nur kurz erwähne, dass einige Forscher, jedoch ohne entsprechende Begründung, den Fettkörper von den Dotterzellen oder dem sogenannten primären Entoderm ableiteten, während ihn andere wieder — darunter auch Metschnikoff — im Mesoderm entstehen ließen, sei noch besonders hervorgehoben, dass in besonders klarer Weise zuerst Weismann <sup>2)</sup> den Fettkörper mit dem Ektoderm in Beziehung brachte, indem er bei den Embryonen der Musciden (S. 82) nachwies, „dass die Lappen des Fettkörpers ganz aus denselben kugligen Embryonalzellen wie die (bekanntlich aus Ektodermeinstülpungen hervorgehenden) Tracheenstränge bestehen“. Diese Angabe Weismann's verdient umso mehr Beachtung, als in neuester Zeit u. a. C. Schäffer (s. o.) bei der *Musca*-Larve beobachtete, dass ihr Fettkörper „wenigstens zum größten Teil“ von der Tracheenmatrix aus entsteht, und als ich selbst u. a. an den Embryonen von *Hydrophilus* auffallende und wohl mit der Fettkörperbildung zusammenhängende Zellwucherungen der aus den bekannten umfangreichen Tracheenlängsstämmen entspringenden Seitenäste sowohl an Schnitten als auch an isolierten Keimstreifen auffand <sup>3)</sup>.

1) Siehe meine Arbeit: vergl. Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. d. k. Akademie d. Wiss. in Wien. LVI. Bd. Fig. 32—40 *vh*.

2) A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.

3) C. Schäffer glaubt an Muscidenlarven u. a. auch beobachtet zu haben, dass unmittelbar von der integumentalen Zelllage (Hypodermis) aus einerseits Blutkörperchen und andererseits Fettkörperzellen entstehen und meint, dass vielleicht gewisse von Weismann bei der *Corthra*-Larve beobachtete zum Teil zapfenförmige Hypodermiswucherungen,

Das Verdienst wenigstens für einen Teil der hämosteatischen Gewebsgruppe und zwar für gewisse Oenocyten den unzweifelhaften Beweis erbracht zu haben, dass er ektodermatischen Ursprungs ist, muss Tichomirow<sup>1)</sup> zugeschrieben werden, und wenn dessen Entdeckung, wie sich zeigen wird, nicht bei allen spätern Forschern die entsprechende Anerkennung fand, so liegt es wohl in dem Umstand, dass die betreffende Hauptarbeit in russischer Sprache erschienen ist. Tichomirow fand am Embryo bezw. an der Raupe des Seidenspinners und zwar „zwischen den Stigmen und dem Nervensystem“ unter der Hautmatrix ein „besonderes Organ“, welches er anfangs für eine Art Fettkörper hielt, es jedoch mit Rücksicht auf seinen Bau und seine Entstehung für ein „Gebilde sui generis“, das er als „drüsenartigen Körper“ bezeichnete, halten zu müssen glaubte. Aus der ganzen Darstellung dieses Forschers, namentlich aus der Bemerkung, dass der drüsenartige Körper aus auffallend schnell sich vergrößernden und um die Stigmen sich herumlagernden Zellen mit sehr stark sich tingierenden Kern besteht, geht aber, wie ich in meiner ausführlichen Arbeit nachweisen werde, auf das unzweideutigste hervor, dass diese Zellkomplexe identisch sind einerseits mit den von Wielowiejski (s. o.) S. 533 bei mehreren Lepidopterenraupen beschriebenen „in der Nähe der abdominalen Stigmata“ befindlichen segmentalen Oenocytengruppen, und anderseits mit den schon oben erwähnten „cellule glandulari ipostigmatiche“, welche Verson und Bisson studiert haben. Bei der Identifizierung der erwähnten Bildungen stütze ich mich insbesondere auch auf meine eignen ausgedehnten Erfahrungen bei den Schmetterlingen und bei einigen anderen Insekten sowie auf die noch später zu erwähnende Darstellung Korotnef's bei *Gryllotalpa*. Was nun den Ursprung der in Rede stehenden önocytischen Elemente betrifft, so macht es Tichomirow ganz evident, dass er im Ektoderm beziehungsweise in der Matrix des Körperintegumentes liegt. Man kann nämlich nach ihm in analoger Weise wie bei der Entstehung des Bauchmarkes beobachten, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm sich nach innen drängen und gewissermaßen aus ihm „herausschlüpfen“. Auf diese Bildungsweise deutet insbesondere auch der von Tichomirow hervorgehobene und von Verson und Bisson bestätigte Umstand hin, dass die ektodermatische Grenzschichte an der Ursprungsstätte dieser Zellen mitunter auffallend dünn ist und eine die abgelösten Zellen umgebende nischenartige Höhlung bildet. Auch sieht man an den zugehörigen

die Weismann mit der Bildung der imaginalen Kutikularanhänge in Beziehung bringt, ähnlich zu denen wären. Ich muss jedoch auf Grund meiner Kenntnis der Muscidenembryologie offen gestehen, dass mir Schäffer's Angaben doch noch nicht überzeugend genug erscheinen.

1) A. Tichomirow, Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. Arbeiten des Laborat. d. zool. Museums in Moskau, 1882.

Abbildungen (Holzschnitt Fig. 47), dass die losgetrennten Oenocyten umso mehr an Größe zunehmen, je weiter sie sich vom Ursprungsherde d. i. von der Körperperipherie entfernen.

Enge an Tichomirof schließt sich dann die bereits erwähnte aber ganz kurze Darstellung Korotnef's<sup>1)</sup> bei *Gryllotalpa* an und gibt namentlich dessen Fig. 42 ein sehr anschauliches Bild einer zapfenartig in die Leibeshöhle vorspringenden Oenocyten-Anlage. Korotnef's Schilderung dieser Verhältnisse wird nur dadurch etwas verwirrt, dass er (S. 575 u. 576) diese Gebilde als Mesenchym ansieht und überhaupt das ganze Mesoderm auf das Ektoderm zurückführt.

Von weiteren Angaben über die Anlage der hämosteatischen Gewebe erwähne ich zunächst, dass nach Witlaczil<sup>2)</sup> bei den Aphiden „Längsmuskeln, Fettzellen und Herz nebeneinander“ aus der Mesoderm-schiehte hervorgehen sollte, während u. a. Cholodkowsky<sup>3)</sup> wieder den Fettkörper von *Blatta* aus den Dotterzellen entstehen lässt.

Auffallend erscheint es, dass auch Wielowiejski, dem doch Tichomirof's Arbeit genau bekannt sein musste, das Blutgewebe nicht vom Ektoderm ableitet. Er sagt hierüber nämlich: „Bevor meine embryologischen Untersuchungen vollständig abgeschlossen sind, will ich hier nur so viel andeutungsweise erwähnen, dass ich mich einer Zurückführung desselben auf das sogenannte sekundäre Entoderm (Tichomirof) ziemlich anschließe, besonders da ich selbst den direkten embryologischen Zusammenhang einzelner Teile dieses Organ-systems mit den Dotterballen konstatieren konnte“. Beiläufig möchte ich hier nur erwähnen, dass, soweit ich Tichomirof's Darstellung verstehe, Dotterballen und sekundäres Entoderm keineswegs identische Begriffe sind.

Etwas näher müssen wir auf die einschlägigen Angaben Wheeler's<sup>4)</sup> bei *Doryphora* eingehen. Dieser Forscher stellt auf Fig. 89 größtenteils in unmittelbarer Verbindung mit dem integumentalen Ektoderm ganz auffallend große Zellen dar, die er dem Fettkörper zu-rechnet. Unbekannt, wie es scheint, mit Tichomirof's und Korotnef's Arbeit, leitet er aber diese Riesenzellen nicht vom Ektoderm sondern vom Enteroderm ab, indem er u. a. (S. 362) behauptet, dass sie anfänglich mit den Darmdrüsenzellen verbunden seien und diesen mehr als den Mesodermzellen glichen. Nach dem zu urteilen, was ich

1) A. Korotnef, Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 41. Bd., 1885.

2) E. Witlaczil, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschrift für wiss. Zoologie, 40. Bd., 1884.

3) Cholodkowsky, Zur Embryologie der Hausschabe. VIII. Kongress russischer Naturforscher etc in Petersburg. Verh. Biolog. Centralblatt, 1890, Nr. 13 u. 14.

4) Wm. M. Wheeler, The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journal of Morphol., Vol. III, 1889, Boston.

selbst bei der nahe verwandten *Lina* beobachtet habe<sup>1)</sup> und mit Rücksicht auf gewisse Bemerkungen Wheeler's z. B. die, dass die Körperwand an den betreffenden Stellen ausgehöhlt erscheint, unterliegt es aber keinem Zweifel, dass die besagten Zellen önoeytische Elemente sind und dass ihr Bildungsherd nicht im Entero-, sondern im Ektoderm zu suchen ist. Zugleich lehrt uns dieser Fall wieder, dass man bei der Beurteilung embryologischer Bilder und insbesondere einzelner Schnitte nicht vorsichtig genug sein kann.

Ich gebe nun zunächst eine gedrängte Schilderung der von mir über die Anlage des önoeytischen Gewebes bei *Stenobothrus* gemachten und sehr eingehenden Untersuchungen. Am in der ventralen Längslinie aufgeschnittenen, dann ausgebreiteten und entsprechend isolierten Hautmuskelschlauch eines reifen Embryos fallen einem die auf die stigmatragenden acht vordersten Abdominalsegmente beschränkten Oenocytengruppen, die sich mehr oder weniger bandförmig von den Stigmen gegen die Dorsalplatte hin ausdehnen, durch die auffallende Größe, den eckigen Umriss und die gelbliche Farbe ihrer durchwegs einkernigen Elemente sofort in die Augen. Auch sieht man medianwärts von den geschlossenen Verbänden der Oenocyten einzelne den Elementen der letzteren sonst vollkommen gleichende völlig isolierte Zellen, die, wie Querschnitte lehren, innerhalb des Perikardialraumes liegen, weshalb die von Wielowiejski für die Gewebe des genannten Dorsalsinus gebrauchte Bezeichnung „Perikardialzellen“ etwas zweideutig erscheint.

Was nun die Entwicklung der Oenocyten von *Stenobothrus* betrifft, aus denen, wie man sich erinnern wird, zum Teil wenigstens, der eigentliche Fettkörper hervorgeht, so konnte ich deren Abstammung vom Ektoderm Schritt für Schritt auf das Genaueste verfolgen. Die ersten Spuren fand ich in einem Stadium, wo die dorsalwärts gerichteten Divertikel der Mesodermsäcke noch ihr primitives in meiner letzten Arbeit<sup>2)</sup> beschriebenes Verhalten zeigen und wo in dem der Darmhöhle zugekehrten einschichtigen Epithel dieser Mesodermsäcke in Gestalt einzelner großer durch relativ chromatinarme Kerne ausgezeichneten Zellen die erste Anlage der Genitaldrüsen<sup>3)</sup> auf-

1) Eine freilich nur wenig bemerkbare Andeutung der *Lina*-Oenocyten und zwar in einem späteren Stadium, wo sie schon in der Leibeshöhle mitten unter dem somatischen Mesoderm liegen, findet man in Fig. 30 meiner Arbeit über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten (Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, LV. Bd., 1888) rechts neben der Marke *lh*.

2) V. Graber, Vergl. Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. d. k. Ak. d. Wiss. in Wien, 57. Bd., 1890.

3) Wie auf S. 40 meiner eben zitierten Arbeit angemerkt ist, hatte ich seinerzeit, als ich von den älteren Studien von *Stenobothrus* noch keine Schnittserien besaß, die bereits in meiner Keimhüllen- und dann in der Muscidenarbeit abgebildeten mesodermatischen Anlagen der Genitaldrüsen als Verdickungen des Darmfaserblattes gedeutet.

tritt. In diesem Stadium, wo noch keine Stigmeneinstülpungen sichtbar sind, bemerkt man — die Schilderung bezieht sich auf Querschnitte — im dicken Ektoderm der Seitenwandung des Embryos, und zwar an einer Stelle etwas ventralwärts von den künftigen Stigmen einige auffallend große Kerne (bezw. Zellen), die zum Teil noch genau in derselben Reihe wie die übrigen Kerne stehen und wie diese mit der Längsaxe ihres elliptischen Körpers senkrecht auf die Oberfläche gerichtet sind. An Schnitten durch etwas ältere Stadien befinden sich einzelne dieser Großkerne auch nach innerhalb des Ramens des Ektoderms, andere aber, noch größer als die ersteren, ragen bereits in das Mesoderm hinein und erscheinen, gleich dem sie umgebenden Plasmahof kugelförmig abgerundet. Noch später bilden die betreffenden Zellen, die nun alle fast dieselbe Größe und Form erlangt haben, einen knollenartigen Körper, der vom Ektoderm scharf abgegrenzt ist aber zum Teil immer noch in einer nischenartigen Aushöhlung des letzteren liegt, wobei die äußere Wand dieser Nische viel dünner als das umgebende Ektoderm ist. Bald darauf zeigt dann das Plasma dieser dicht gedrängten, in Fig. 1 (links) meiner Keimhüllen — sowie in Fig. 128 (g) meiner Muscidenabhandlung sichtbaren und zum Teil polyedrisch gestalteten Zellen mehr oder weniger jenen gelblichen Anbauch, wie er für die typischen Oenocyten bezeichnend ist.

Während die Entstehung aller bisher besprochenen önoctischen und namentlich der in der Nähe der Stigmen auftretenden segmentalen Gebilde dieser Art von Geweben auf einer einfachen Wucherung und darauf folgenden Ablösung oder Delamination des integumentalen Stamm-Ektoderms beruht, habe ich im Laufe des letzten Jahres, wo ich mich hauptsächlich zum Zwecke des genaueren Studiums der embryonalen Abdominalanhänge neuerdings wieder mit *Hydrophilus* beschäftigte, zunächst bei diesem Insekt dann aber auch bei einigen anderen eine ganz neue bisher von Niemand beobachtete Bildungsweise des parastigmatischen<sup>1)</sup> Oenocyten-Gewebes kennen gelernt, nämlich durch Einstülpung oder Invagination des Ektoderms, eine Bildungsform, die aber, wie sich zeigen wird, von einer und vielleicht auch in der Umgebung der Invaginationsstelle stattfindenden Wucherung und Delamination begleitet wird.

Die einzige bisherige Angabe über diese Bildungen, die aber ein Stadium betreffen, in welchem das invaginierte Ektoderm-Areal wieder fast ganz glatt erscheint, verdanken wir C. Heider. Er sagt hierüber in seiner verdienstvollen Abhandlung über die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* (Jena, Fischer, 1889, S. 48—49)

1) Da, wie sich schon bisher gezeigt hat, das önoctische Gewebe auch bei den Schmetterlingen nicht eigentlich unter den Stigmen sondern in ihrer Umgebung entsteht, dürfte der von mir gebrauchte Ausdruck parastigmatisch angemessener als der von Verson und Bisson eingeführte Terminus hypostigmatisch sein.

Folgendes. „Fig. 134 gibt einen Querschnitt aus der hinteren Partie des 7. Abdominalsegmentes. Wir erkennen die abdominale Extremität als eine schwach markierte Vorwölbung zu den Seiten der Bauchganglienkeette. Zu den Seiten derselben finden wir einen mächtigen Ektodermwulst. Ueber die Bedeutung und das weitere Schicksal dieser Ektodermverdickung, welche der Lage nach der Seitenlinie der Larve entspricht, bin ich noch nicht völlig ins Klare gekommen. Wir finden sie in diesem und dem folgenden Stadium an sämtlichen Abdominalsegmenten wiederkehren und den Raum zwischen der Extremitätenanlage und den Tracheenstigmen einnehmen. Möglicherweise entsprechen sie nur späteren Muskelinsertionsstellen. Diese [?] Ektodermverdickungen wurden von Tichomirof für *Bombyx* beobachtet und als Drüsenkörper bezeichnet und werden auch von Korotnef für *Gryllotalpa* angegeben, ohne dass die betreffenden Autoren eine Deutung der erwähnten Anlagen hätten geben können“. — Bezüglich dieser Darlegung wäre zuerst zu bemerken, dass die erwähnten ventralwärts von den Stigmen befindlichen und von C. Heider nur am Querschnitt gezeichneten Ektodermwülste wohl nicht der Seitenlinie der Larve entsprechen, da die Seitenlinie bei den meisten Insekten (z. B. *Mantis*) gerade in die Stigmen fällt und speziell bei der *Hydrophilus*-Larve eher noch weiter dorsalwärts in der Linie gewisser fast tracheenkiemenartiger kurzer Anhänge liegt. Weiters wäre darauf hinzuweisen, dass es doch etwas bedenklich erscheint, wenn C. Heider die seiner Ansicht nach vielleicht als „Muskelinsertionsstellen“ aufzufassenden Wülste ohne weiteres mit den „Drüsenkörpern“ bei *Bombyx* identifiziert. Vor allem muss ich nun aber die Gründe hervorheben, warum ich in meiner bereits zitierten Abhandlung über den Keimstreif der Insekten (S. 76 u. 77) gegen die Homologisierung der in Rede stehenden Bildungen mit den parastigmatischen Oenocytengruppen von *Bombyx* mich aussprach und mit den von mir an isolierten Keimstreifen nachgewiesenen aber von Heider geleugneten Seitenlappen der Abdominalanhänge in Beziehung brachte. Ein Hauptgrund war zunächst der, dass C. Heider bezüglich der fraglichen Ektodermwülste angibt, dass sie auf allen Abdominalsegmenten vorkommen, während bekanntlich die segmentalen Oenocytenuwucherungen, so viel man bisher wenigstens weiß, nur den stigmatragenden Metameren zukommen, so dass also bei *Hydrophilus* die letzten drei Somiten, welche stigmenlos sind, voraussichtlich solcher entbehren dürften. Zweitens war ich damals gegen die erwähnte Vergleichung, weil alle Zellen der von Heider in Fig. 134, 136 u. 137 dargestellten nach innen vorspringenden Ektodermzapfen dieselbe Größe und Beschaffenheit wie die Elemente des übrigen Ektoderms zeigen, während die bisher bekannt gewordenen önoocytischen Wucherungen aus relativ sehr umfangreichen und meistens auch wenigstens in jüngeren Stadien aus ungleichgroßen



Elementen bestehen. Besonders ausschlaggebend war aber für mich seinerzeit der Umstand, das C. Heider im nächstfolgenden *Hydrophilus*-Stadium (12) auf keinem der einschlägigen abdominalen Schnitte (z. B. Fig. 158) irgend eine Andeutung der gewissen Wülste gibt. Dies schien mir nämlich insoferne gegen die önocytische Natur der Wülste zu sprechen, als die parastigmatischen Wucherungen bei andern Insekten (z. B. gerade auch bei *Bombyx*) nach ihrer Ablösung vom Ektoderm und nach ihrer Versenkung in das Mesoderm sich von den Elementen des letzteren als sehr distinktes Gewebe abheben.

Auch leitet Heider (S. 60) gleich Carrière und Witlaczil den Fettkörper ausdrücklich vom Mesoderm ab.

Auf Grund der mir gegenwärtig vorliegenden Schnitte muss ich nun aber auch erklären, dass ich mich seinerzeit bei der Deutung des einschlägigen Flächenbildes (Studien am Keimstreif Fig. 42 $la_1a$ — $la_4a$ ) insoferne irrte, als, wie sich gleich herausstellen wird, die betreffenden in toto zuerst von mir dargestellten „Verdickungen“ zwar nicht ganz aber dem Hauptteil nach nicht auf die mit der Stammhypodermis verschmolzenen lateralen Lappen der Abdominalanhänge, sondern tatsächlich auf önocytische innere Ektodermwucherungen zu beziehen sind <sup>1)</sup>.

1) Hier möchte ich über das Ergebnis meiner neuesten hauptsächlich an Längsschnitten gemachten Studien über die Abdominalanhänge von *Hydrophilus* vorläufig nur Folgendes kurz erwähnen.

Die vordersten oder protoabdominalen Anhänge (Wheeler's Bezeichnung Pleuro- oder Adenopodia ist wohl nicht ganz passend) sind in gewissen Stadien, wie ich dies längst behauptet habe, entschieden zweilappig und entwickelt sich nur der mediane Lappen zu einer großkernigen, etwas konkaven Scheibe, die zuletzt ohne sich aber einzustülpen oder abzufallen, vom umgebenden kleinkernigen Ektoderm überzogen wird. Im ersten Stadium der Zweilappigkeit der Protoabdominalanhänge ist an den übrigen Hinterleibssegmenten bloß der Heider unbekannt gebliebene Laterallappen deutlich entwickelt, der sich in dem Grade rückbildet, als der Medianlappen stärker hervortritt. Später, nach dem Hüllenriss, verschwindet aber wieder der letztere und treten nun, aber fast am früheren Ort, neue und stärker entwickelte Seitenlappen auf. Gegen das Ende des Eilebens verschwinden aber auch diese sekundären Seitenlappen wieder und sprossen — es handelt sich hier um ein merkwürdiges Alternieren — neue und mehr griffelförmige Medianlappen hervor, die den primären Mediananhängen wohl homostich jedoch nicht ganz homolog zu sein scheinen.

Erwähnt sei bei diesem Anlass zunächst noch erstens, dass eine Art schwacher Segmentierung der Protoabdominalanhänge (in zwei Glieder) zuerst von J. Nusbaum bei *Meloë* nachgewiesen wurde — bei *Mantis* ist sie aber viel stärker — und zweitens, dass bei *Mantis* nur der basale Teil der stets kleinkernig bleibenden Protoabdominalanhänge sich einstülpt, während der Distalteil sich abschnürt und abfällt.

In Wheeler's letzter hochinteressanter Schrift über die in Rede stehenden Anhänge (Transact. Wisconsin Acad., 1890) ist mir eine auf meine einschlägigen *Melolontha*-Studien (Polypodie der Insektenembryonen. Morphol.

Ich gebe nun eine kurze Schilderung der wichtigsten von mir gemachten einschlägigen Beobachtungen, indem ich hinsichtlich des Details wieder auf die ausführliche Arbeit verweise.

Mit Rücksicht auf Wheeler's Darstellung, der beim *Doryphora*-Embryo allen 11 Abdominalsegmenten (er unterscheidet übrigens gegen alle bisherige Erfahrung noch ein 12., nämlich das von ihm als Kaudalplatte bezeichnete Analsegment) ein Stigmenpaar zuschreibt, ist vor Allem zu betonen, dass sowohl bei *Hydrophilus* als auch — wie auf Fig. 30 meiner vergl. Studien über den Keimstreif zu sehen ist — bei der mit *Doryphora* nahe verwandten *Lina* ausschließlich nur die acht vordersten Abdominalsegmente Stigmen besitzen, während an den letzten drei Ringen auch an Längs- und Querschnitten und zwar in keinem Stadium irgend eine Spur von den Stigmen homologen Einstülpungen zu sehen ist, es wäre denn, dass man im Sinne Gegenbaur's die gegenwärtig aber nur auf das Analsegment beschränkten Anlagen der drei Paare von Malpighi'schen Gefäßen als solche ansähe<sup>1)</sup>.

In einem gewissen Stadium nun, das ungefähr der Fig. 10b C. Heider's entspricht, bemerkt man und zwar an dem von den Jahrbuch, 1887) bezügliche Stelle aufgefallen. „This is notable — heißt es S. 114,2 — the case in *Melolontha*, the pleuropodia of which are so gilllike that Graber figures an Isopod side by side with the insect embryo for the sake of comparison“.

Sollte vielleicht Wheeler einen der von mir abgebildeten Maikäferembryonen für einen Isopoden angesehen haben? Jedenfalls ist Wheeler's Ausdrucksweise, soweit ich das Englische verstehe, etwas zweideutig; denn ich habe bloß im Text die Protoabdominalanhänge von *Melolontha* hinsichtlich ihrer Form und Größe mit den Deckplatten der Isopoden verglichen. — Ferner ist es mir unklar geblieben, warum Wheeler in dieser Arbeit meine in der Polypodiarbeit niedergelegten Beobachtungen bei *Hydrophilus* und *Gryllotalpa* unerwähnt läßt.

1) Bedenklich erscheint mir in Wheeler's Darstellung der *Doryphora*-Embryologie besonders die Behauptung, dass die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen am 11. Hinterleibssomit ausmünden sollten. — Sehr auffallende Behauptungen über die Stigmenanlagen stellt übrigens auch J. Carrière — die Entwicklung der Mauerbiene im Ei. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890 — auf, indem u. a. die metagnathale Mündung der Spinndrüsen durch eine Verschiebung der prothorakalen Stigmen nach vorne entstehen soll. Bei den Schmetterlingsraupen sind doch außer der Spinndrüsenmündung auch noch Prothorakalstigmen vorhanden! Zudem sieht man in Fig. 135 u 137 meiner Studien am Keimstreif, bei einem andern Hymenopteron, nämlich bei *Hylotoma* auf das deutlichste, dass die paarigen Anlagen der Spinndrüsenmündung am Metagnathalsegmente selbst entstehen und bei den Musciden (vergl. meine Figur 25—27) scheint es ähnlich zu sein. Unter anderem dürfte J. Carrière auch mit der Angabe, dass die Hymenopteren überhaupt (!) nur eine Keimhülle, bezw. kein Amnion oder Entoptygma haben ziemlich allein stehen, da bekanntlich in neuerer Zeit auch Grassi der Biene eine doppelte Hülle zuschreibt und ich selbst auch bei *Hylotoma* ein Amnion fand.

Ei- und Keimhüllen befreiten Ei zunächst schon mit der Lupe fast unmittelbar hinter jedem abdominalen Stigma ein kleines kreisrundes scharf umschriebenes C. Heider entgangenes Grübchen, das wie ein zweites Stigma aussieht. Eine überaus lehrreiche Uebersicht über diese Gebilde geben dann die freilich nur mit größter Mühe herzustellenden isolierten Keimstreifen. Die gewissen metastigmatischen Grübchen erscheinen hier bei durchfallendem Licht als helle kreisrunde Flecken, die, ähmlich den Stigmen selbst, von einem dunkeln Rahmen umgeben werden, der aber weniger wulstig als der Stigmenrand erscheint. An den meisten meiner Präparate erscheinen die hellen beziehungsweise invaginierten Stellen kleiner als die der Stigmen; an einzelnen, wahrscheinlich relativ jüngeren Stadien angehörig, sind sie größer als diese. Eine sehr deutliche Darstellung dieser metastigmatischen neben den Anhängen liegenden Grübchen, welche Heider auffallenderweise ganz unberücksichtigt ließ, gab ich bereits in meiner Polypodienarbeit Fig. 4  $tr_2-tr_4$ ; irrtümlicherweise zeichnete ich solche aber auch am Metathorakalsegment und deutete sie fälschlich als Ausdruck der Tracheenanlagen. In der That erhält man auch eine ganz richtige Vorstellung über diese Gebilde nur an guten Sagittalschnitten und der Umstand, dass Heider, wie man aus seinen Tafeln schließen muss, seinerzeit gleich mir vorwiegend nur Querschnitte studierte, erklärt es, dass uns beiden dieses interessante Verhalten verborgen blieb. Auf einem derartigen Schnitt zeigt nun die Ektodermplatte eine Reihe eigentümlicher Einkerbungen. Von diesen entsprechen zunächst die seichtesten und einen spitzen Winkel bildenden Vertiefungen den Grenzen der aufeinanderfolgenden Segmente. Zwischen je zwei solchen Kerben sieht man nun abermals je zwei Einstülpungen. Von den letzteren entspricht die tiefere, welche etwas vor der Mitte des Segmentes sich öffnet, der Stigmen — bzw. der Tracheenanlage. Ihr Umriss gleicht ungefähr dem eines fersenlosen menschlichen Fußes, wobei die Spitze dieser unsymmetrischen Taschen, aus der der Tracheenlängsstamm hervorgeht, nach vorne gewendet ist und eine relativ sehr dünne Wandung besitzt. Was dann die uns hier besonders interessierende zweite oder die metastigmatische Einstülpung betrifft, so zeigt sie die Form eines kurzen rundlichen Sackes, dessen Lumen an meinen Schnitten ziemlich klein ist und dessen Bodenwand im Gegensatz zur stigmatischen Tracheenanlage mindestens so dick und stellenweise sogar etwas dicker als die übrigen nicht eingestülpten Teile der Ektodermplatte erscheint. An der Wand und insbesondere im Bodenteil der Einstülpung findet nun bald eine sehr lebhaftete Zellenvermehrung statt, so dass diese invaginierten Gebilde an Schnitten nur wenig älterer Stadien sich als nahezu massive Zapfen darstellen, an denen nur noch kurze Zeit äußerlich eine kleine Höhlung sichtbar ist. Bezüglich einer noch späteren Phase ungefähr dem Stadium Fig. 11 Heider's entsprechend, wo die

trachealen Taschen sich auch nach hinten verlängern und am Sagittalschnitt durch die sich verengenden Stigmen die Figur eines mit Ferse versehenen Fußes zeigen, ist hervorzuheben, dass inzwischen auch unmittelbar vor den Abdominalstigmen eine innere solide Ektodermwucherung entsteht, die in vieler Hinsicht und namentlich insoferne den parastigmatischen Oenocyten-Anlagen anderer Insekten, z. B. von *Bombyx* und *Stenobothrus* gleicht, dass das integumentale Ektoderm über ihr eine dünnwandige wohl auf einen Delaminationsprozess hindeutende Kuppe bildet. Auch erscheinen etwas ventralwärts vom Stigma die Zellen von beiderlei Anlagen d. i. der pro- und metastigmatischen mit einander verschmolzen. Im Gegensatz zu den oben beschriebenen parastigmatischen Ektodermwucherungen wäre noch zu bemerken, dass ihre Zellen in diesen Stadien noch alle dieselbe Größe und Form besitzen, sich aber doch schon namentlich durch ihren etwas größeren Umfang und die in Kürze schwer zu beschreibende Beschaffenheit ihres stets kugelrunden Kernes sowohl von den Elementen der ektodermalen Mutterlage als des Mesoderms etwas unterscheiden und gilt dies auch vom späteren Heider'schen Stadium 12, wo Heider bekanntlich dieses Gewebe gar nicht mehr zur Darstellung bringt.

Was nun die weitere Entwicklung dieser teils invaginierten teils delaminierten Ektodermzellen nach ihrer völligen Ablösung betrifft, so ist deren Erforschung eine sehr schwierige. Ich beschränke mich hier auf die kurze Darstellung des Befundes im Stadium, wo das Rückenrohr schon fast das engste Kaliber erhalten, aber noch kein Rückengefäß gebildet ist. Hier findet man nun in der Umgebung der stigmatischen Seitentracheen dreierlei Zellformen: 1) Elemente mit einem randständigen Kern, wie man ihn oft an echten Fettzellen antrifft, und stark vakuolisiertem Plasma, 2) kugelige feinkörnige Zellen von mäßig großem Umfang und mit einem zentralen Nukleus, der im Wesentlichen mit dem der primären parastigmatischen Zellen übereinstimmt und endlich 3) mäßig große Zellen mit öocytischem gelblichem Plasma. Letztere Elemente sind im Gegensatz zu den ersteren, welche größere zusammenhängende Massen bilden, nur sehr spärlich vertreten und erscheinen ganz lose. Ob aber alle diese drei Gewebsformen auch thatsächlich Differenzierungsprodukte des parastigmatischen Ektoderms sind, das muss ich vorläufig leider unentschieden lassen. Mit der Muskelinsertion haben jedoch diese Bildungen absolut Nichts zu schaffen.

Ganz ähnliche lateralwärts von den Ventralanhängen liegende metastigmatische Ektodermsäckchen wie bei *Hydrophilus* beobachtete ich bisher u. a. auch an 14 Tage alten isolierten Keimstreifen von *Melolontha*, bei dem man schon vor dem Hüllenriss innerhalb der Leibeshöhle zum Teil wahrhaft kolossale und schon mit einer Lupe wahrnehmbare, bräunlich gefärbte

kugelige Oenocyten findet. Weniger sicher bin ich über das einschlägige Verhalten von *Lina*. An einigen isolierten Keimstreifen von 4 Tage alten Eiern, wo die abdominalen Stigmen als lange schmale Querspalten erscheinen, sehe ich unmittelbar hinter ihnen d. i. in der Mitte der Segmente eine zum Stigmenschlitz parallele und letzterem ähnliche Furche, so dass beide zusammen den Eindruck eines Doppelstigmas machen. Da ich aber die einschlägigen Stadien noch nicht geschritten habe, bin ich außer Stand anzugeben, ob die auch bei diesem Insekt vorkommenden embryonalen Oenocyten auf diese Bildungen zurückzuführen sind. — Erwähnt sei noch, dass meiner Ansicht nach die etwaige Annahme, dass die metastigmatischen Ektodermeinsackungen als modifizierte bezw. invaginierte Abdominalanhänge aufzufassen seien, höchst unwahrscheinlich ist und zwar hauptsächlich aus dem Grund, weil nach meiner Erfahrung an den hintersten stigmenlosen Segmenten, wo man zum Teil sowohl bei *Hydrophilus* als bei *Melolontha* deutliche Extremitätenstummel beobachtet, solche Einstülpungen nicht vorkommen<sup>1)</sup>.

Czernowitz den 21. Februar 1891.

Bemerkungen zu J. Carrière's Aufsatz „die Drüsen am ersten Hinterleibsringe der Insektenembryonen“<sup>2)</sup>.

Von V. Graber.

Da es den Lesern dieses Blattes doch zu viel werden könnte, fort und fort von den in der Aufschrift bezeichneten Organen zu hören und eine wirkliche Förderung in der Erkenntnis dieser gewiss sehr interessanten aber auch, wie ich wiederholt andeutete, äußerst schwierigen Frage durch derartige nicht entsprechend durch Abbildungen erläuterte Artikel auch kaum zu erwarten ist, so will ich mich hier, indem ich die geehrten Fachgenossen zugleich auf meine letzte größere Arbeit „vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten“<sup>3)</sup> sowie auf eine eben in Vorbereitung begriffene zum Teil denselben Gegenstand behandelnde Schrift verweise, nur auf einige wenige Bemerkungen beschränken.

1) Dass sich aber nicht bloß die protoabdominalen sondern auch die hinteren Abdominalanhänge invaginieren können, hat zuerst J. Nusbaum bei *Meloë* nachgewiesen. Hier möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass wohl die zuerst von Wheeler entdeckten invaginierten Protoabdominalgebilde bei *Cicada* und *Zaitha*, falls sie den eigentlichen Anhängen überhaupt homotop bezw. homolog sind, wahrscheinlich sogar ontogenetisch von ursprünglich evaginierten Gebilden abzuleiten sind.

2) Dieses Blatt, 1891, Nr. 4.

3) Denkschriften der kais. Akademie in Wien, 1890.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Graber Veit (=Vitus)

Artikel/Article: [Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. 212-224](#)