

eine Schwärmerei ist; wenn das Organ nicht zu finden ist, so existiert dasselbe für uns nicht.

Der damaligen morphologischen Zeitrichtung gemäß sucht Geoffroy die Einheit nur in morphologischen Charakteren, nicht in den physiologischen; die Physiologie betrachtet er nur als einen Anhang der Morphologie. (Fortsetzung folgt.)

Das Insekten-Entoderm.

Ein Beitrag zur Keimblätterlehre.

Von Dr. K. Escherich, Straßburg i. Els.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit, betitelt „Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*“, spricht Paul Deegener¹⁾ unter anderem auch einiges über die Entstehung des Mitteldarmes. Seine Studien führten ihn zu dem Ergebnis, dass dieser Darmabschnitt bei dem genannten Käfer sich aus dem Ektoderm bilde und zwar in der Weise, dass von den Enden des Proctodaeums und Stomodaeums Lamellen oder Stränge hervorsprossen, die den Nahrungsdotter allmählich umwachsen. Damit setzt sich Deegener einerseits in Einklang mit R. Heymons, der bekanntlich das Gleiche von Orthopteren und Dermopteren behauptet²⁾. Andererseits aber gerät er in schroffen Gegensatz zu K. Heider³⁾, der gerade bei *Hydrophilus* ein deutliches Entoderm vorfand und auch die Entstehung des Mitteldarmes aus dieser Keimschichte verfolgen konnte. Die Uebereinstimmung Deegener's mit Heymons ist weniger zu verwundern, als die kurze und schnelle Art, mit der die grundlegende Arbeit Heider's, die auch heute noch als die beste Insektenembryologie zu gelten hat, abgethan wird. Auf 5 Seiten wird das äußerst schwierige Problem der Keimblätterbildung von *Hydrophilus* erledigt, ohne dass dabei irgendwie auf die Resultate der fünfjährigen, äußerst gewissenhaften und exakten Untersuchungen jenes Autors im einzelnen näher eingegangen wird.

Unser Erstaunen wird noch größer, wenn wir lesen, welche Ursachen Heider zu seinen schweren Irrtümern verleitet haben sollten. „Zu der Auffassung, sagt Deegener, dass das Mitteldarmepithel sich vom Mesoderm ableitet, ist Heider, glaube ich, dadurch gelangt, dass er sich zu sehr auf das Studium von Querschnitten verlegte, die, wie ich mich selbst überzeugen konnte, keine sichere Darlegung möglich machen, oder sie doch sehr erschweren“ (l. c. p. 135). Dieser Vorwurf ist aber gerade hier recht unangebracht; denn abgesehen davon,

1) Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 68, p. 113—168.

2) R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren, Jena 1895.

3) Heider, Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L., Jena 1889.

dass die Fehlerquelle bei Längsschnitten meist größer sein wird als bei Querschnitten (wenigstens bei langgestreckten Körpern), giebt es meiner Ansicht nach keine einwandsfreiere, mathematisch genauere Methode als die, die Heider angewandt, indem er sämtliche Schnitte einer lückenlosen Serie aufzeichnete und danach Rekonstruktionen herstellte und außerdem noch mehrfach Sagittalschnitte zur Kontrolle mit heranzog. Wird diese Methode, die allerdings sehr mühsam und zeitraubend ist, mit der nötigen Sorgfalt ausgeführt, so sind Fehler wohl gänzlich ausgeschlossen oder wenigstens auf ein Minimum reduziert.

Es wäre also vollkommen unberechtigt, Heider den Vorwurf einer mangel- und fehlerhaften Untersuchungsmethode zu machen; um so mehr haben wir dagegen Veranlassung, denselben gegen Herrn Deegener zu erheben. Denn dieser Autor hat, wie aus seiner Darstellung hervorgeht, das Studium der Querschnitte zu sehr vernachlässigt, und zweitens sich damit begnügt, einzelne, aus der Serie herausgegriffene Schnitte (meist Sagittalschnitte) zu berücksichtigen, also von obigen Serien-Rekonstruktionen Abstand genommen.

Was lehren uns nun die abgebildeten Sagittalschnitte Deegener's? Durchaus nicht viel neues; denn größtenteils ergeben sie sich ohne weiteres aus den Querschnitten Heider's. Nehmen wir z. B. gleich den ersten Schnitt Fig. 15 auf Tafel IX, so dürfte dieser ungefähr dem Stadium 7a Heider's und dessen Querschnitten Fig. 76, 77 u. s. w. entsprechen. Deegener bildet da die erste Anlage des Stomodaeums als schwache Ektodermeinstülpung ab und dieser dicht anliegend einen Haufen loser, runder Zellen, die als Mesodermanlage in Anspruch genommen werden. In Bezug auf die feineren histologischen Details lässt diese Figur, wie auch die folgenden, viel zu wünschen übrig und steht jedenfalls weit hinter derjenigen Heider's zurück. Auf dem ungefähr hierher gehörigen Querschnitt Fig. 76 des letzteren sind nun erstens die Zellen der dem Stomodaeum anliegenden Masse nicht so lose wie bei Deegener und meist von polygonaler Gestalt, und zweitens befindet sich jederseits der Mitte, dem Ektoderm anliegend, ein Streifen differenter Zellen. Nur diese letzteren stellen nach Heider die Mesodermanlage dar, während wir in der mittleren Partie des fraglichen Zellhaufens die vordere Entodermanlage zu erblicken hätten. Wie wir unten noch sehen werden, findet diese Auffassung Heider's durch meine Untersuchungen an den Musciden vollkommene Bestätigung. Herr Deegener hat von einer Differenzierung innerhalb des Zellhaufens nichts bemerkt, da er sich, wie es scheint, mit einem Median-schnitt begnügte, und da dieser nur die mittlere Region obiger Zellmasse traf. Der Haufen loser Zellen in Deegener's Fig. 15 stellt also wahrscheinlich nicht die Mesoderm-, sondern die Entodermanlage dar.

Oder nehmen wir einen anderen Schnitt Deegener's, z. B. dessen Fig. 17, die ich hier im Schema wiedergebe (Fig. 4). Wenn wir denselben auf die Heider'sche Einteilung beziehen, so müssen wir ihn dem Stadium 10 oder 11 zurechnen, oder noch besser zwischen diese beiden stellen. Die drei beigegebenen Querschnitt-Schemata (Fig. 1—3), die nach den Heider'schen Figuren 97, 99 und 124 entworfen sind, lassen dies ohne weiteres erkennen. Ein Vergleich dieser Querschnitte mit obigem Sagittalschnitt ergibt folgendes: der nach vorn gerichtete, der dorsalen (oder vorderen) Schlundwand aufsitzenden Fortsatz (*En*)

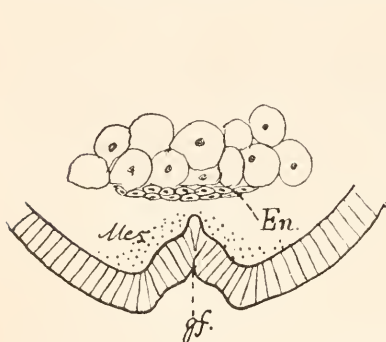


Fig. 1.

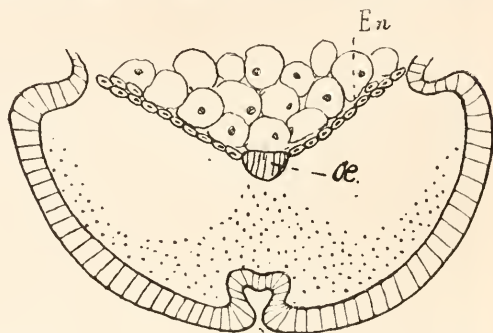


Fig. 3.

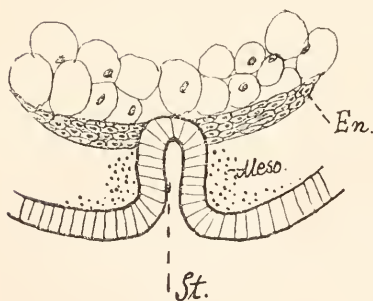


Fig. 2.

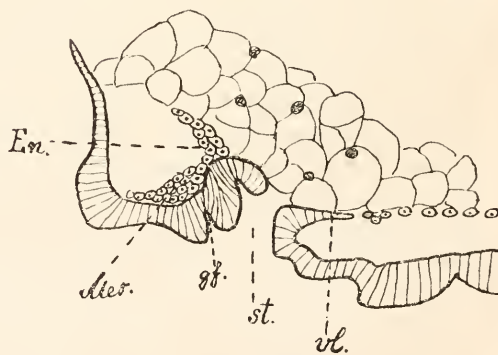


Fig. 4.

Fig. 1—3. Schematas nach den Heider'schen Querschnitten Fig. 97, 99 u. 124.

Fig. 4. Schema nach dem Deegener'schen Sagittalschnitt Fig. 17.

der Fig. 4 entspricht der queren Lamelle (*En*) der beiden Querschnitte Fig. 1 und 2 und stellt die Entodermanlage dar; die übrigen, der vorderen Schlundwand anliegenden Zellen der Fig. 4 (*Mes*) gehören dagegen, wie die Querschnitte lehren, dem Mesoderm an. Die hintere Schlundwand zeigt auf dem Sagittalschnitt ebenfalls einen Fortsatz, der nach hinten gerichtet ist und sich bezüglich der histologischen Beschaffenheit nicht von der ektodermalen Wand des Stomodaeums unterscheidet (Fig. 4 *vl.*). Derselbe entspricht der Zellmasse „*oe*“ auf

dem Querschnitt Fig. 3 und stellt also nichts anderes als das distale Ende des Stomodaeums (oder vielmehr der ventralen Wand desselben) dar. Diesem liegt beiderseits eine breite, aber dünne Entodermmlamelle an (s. Fig. 2, *En*), die sich bezüglich ihres histologischen Charakters deutlich von dem medianen Streifen unterscheidet.

Wie deutet aber Herr Deegener seinen Sagittalschnitt? Der vordere Fortsatz (*En*), den wir als Entodermanlage erkannt haben, ist weder im Text noch auf der Tafel besonders erwähnt und wird wohl stillschweigend als Mesoderm angenommen. Dagegen wird der ventrale (resp. hintere) Fortsatz, der sich als das Ende des Stomodaeums erwies, als Entodermanlage, die direkt aus dem Ektoderm hervorwächst, bezeichnet, während doch in Wirklichkeit die Entodermmlamellen erst lateral von diesem beginnen!

Auf diese Weise brachte es Deegener wirklich fertig, für *Hydrophilus* eine ektodermale Entstehung des Mitteldarms nachzuweisen und dadurch eine neue Bestätigung der Heymons'schen Ansicht zu erbringen. Im Interesse der letzteren wäre es aber jedenfalls besser gewesen, dass dieser Beweis ungedruckt geblieben wäre. Denn wenn man einen solchen nur durch Vernachlässigung der elementarsten Regeln wissenschaftlichen Arbeitens führen kann, so ist es eben kein Beweis mehr.

Es dürfte wohl überflüssig sein, mich noch länger bei der Arbeit Deegener's aufzuhalten; die wenigen Beispiele, die ich hier angeführt, zeigen schon zur Genüge, dass die Untersuchungen dieses Autors nicht einwandfrei und jedenfalls auch durchaus nicht geeignet sind, die Heider'schen Ergebnisse in Frage zu stellen. Letztere haben im Gegenteil neuerdings wieder in vieler Hinsicht eine Bestätigung erfahren, und zwar durch meine Untersuchungen über die Keimblätterbildung bei den Musciden¹⁾. Ich erlaube mir, darüber im folgenden, soweit es die Entodermbildung betrifft, wenigstens in aller Kürze zu referieren.

Wie bei den meisten bis jetzt studierten Insekten sind auch bei den Musciden die Entwicklungsvorgänge an den beiden Enden des Embryo andere als in dem dazwischen gelegenen mittleren Abschnitt. Dies rührt davon her, dass die Entodermbildung getrennt von den beiden Polen ausgeht, während die ganze mittlere Region lediglich der Mesodermbildung dient.

Im Prinzip stimmen die Entwicklungsvorgänge an den beiden Polen miteinander überein, wenn auch das Hinterende einige Abweichungen gegenüber dem Vorderende zeigt. Diese erweisen sich aber als ganz unwesentlich und lassen sich leicht darauf zurückführen,

1) Escherich, K., Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nov. Acta Leop. Carol. Bd. LXXVII, 1900, p. 301—367, Taf. XII—XIV.

dass das Hinterende mehrfache Wanderungen während des Embryonallebens durchmacht, indem es zuerst auf der Rückenfläche des Eies weit nach vorne bis nahe an die Scheitellappen rückt, um später wieder an seinen alten Platz am hinteren Eipol zurückzukehren. Es ist daher am Vorderende die Entwicklung reiner erhalten und infolgedessen auch übersichtlicher und leichter verständlich als am Hinterende. Ich beziehe mich daher im folgenden hauptsächlich auf die Vorgänge am vorderen Pol.

Nachdem das Blastoderm gebildet, entsteht am vorderen Eipol in der ventralen Medianlinie eine ziemlich tiefe Einstülpung (s. Fig. 5a *En*); nach kurzem Verlaufe gesellen sich zu dieser noch zwei laterale, ebenfalls tiefe Falten. Querschnitte durch diese Region zeigen also ventral drei Einstülpungen, von denen die beiden lateralen als Divertikel der mittleren aufzufassen sind (s. Fig. 5b). Während nun die letztere schon in kurzer Entfernung vom vorderen Eipol endigt, vereinigen sich die Lateralfalten und gehen ohne Rest in das unpaare Mesodermrohr der mittleren Region über. Sie stellen also einen Teil der Mesodermanlage dar; die mediane Falte dagegen ist, wie wir gleich sehen werden, die vordere Anlage des Entoderms¹⁾. Wir haben also in diesem Stadium bei den Musciden in der That ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei *Sagitta*, worauf ja bekanntlich schon Bütschli²⁾ und Kowalewsky³⁾ hingewiesen haben.

Der Urdarm oder vielmehr das vordere Urdarmfragment — so müssen wir die mediane Einstülpung bezeichnen — verliert in späteren Stadien sein Lumen, indem die Zellen seiner Wände sich stark vermehren und gleichzeitig an Umfang zunehmen. Es entsteht so aus dem Gastrocoel eine voluminöse, solide Zellmasse, die als vorderer Entodermkeim bezeichnet wird (s. Fig. 6a), — Die Mesoderm-Divertikel behalten ihren ursprünglichen Charakter noch bei und begrenzen jetzt beiderseits den Entodermkeim als zwei parallele Säcke, deren Lumen allerdings nur noch als schmaler Spalt kenntlich ist (s. Fig. 6b). Diese paarigen Mesodermanlagen sowohl wie der unpaare Entodermkeim rücken nun von der Oberfläche ab, nach innen (Fig. 6b), und indem sich dann das Ektoderm über dem Blastoporus

1) Graber hat die 3 Falten richtig beobachtet, aber ihre Bedeutung nicht erkannt. Er hielt nämlich dieselben für einander vollkommen gleichwertig und wurde dadurch verleitet, den Begriff der „lateralen Gastrulation“ aufzustellen. Ich habe in meiner oben citierten Arbeit die Irrtümer, die Graber zu dieser Anschauung verführten, eingehend erörtert und begnüge mich deshalb hier damit, auf diesen Abschnitt hinzuweisen.

2) Bütschli, O., Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von *Musca*. Morph. Jahrb., Bd. 14.

3) Kowalewsky, A., Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl., 1886, Bd. 6.

schließt, werden die beiden inneren Keimschichten von der äußeren abgeschnürt. Dadurch ist also die Trennung der drei Keimblätter vollzogen.

Jetzt erst stülpt sich das Ektoderm zum Stomodaeum ein und schiebt nun den ihm eng anliegenden Entodermkeim vor sich her. Anfangs ist zwischen letzterem und dem Boden des Schlundes eine scharfe Grenze sichtbar (s. Fig. 7a); allmählich aber wird diese undeutlich und verschwindet schließlich ganz, so dass die Wand des Stomodaeums direkt in den Entodermkeim überzugehen scheint. Gleichzeitig mit dieser innigen Vereinigung ordnen sich die Zellen des letzteren

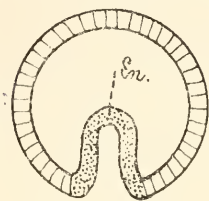


Fig. 5a

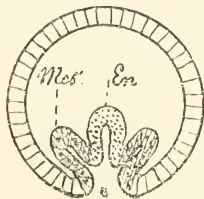


Fig. 5b



Fig. 6a

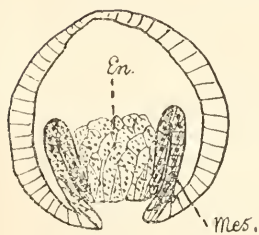


Fig. 6b

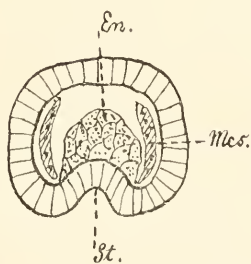


Fig. 7a

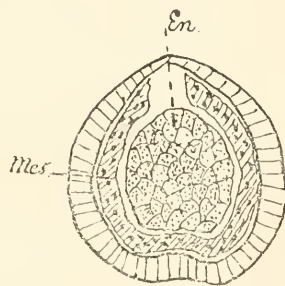


Fig. 7b

Fig. 5—7. Schematische Darstellung der Keimblätterbildung von *Musca*.
 En = Entoderm, Mes = Mesoderm, St = Stomodaeum.

in zwei laterale Stränge, die beiderseits, dem Mesoderm anliegend, nach hinten ziehen.

Am hinteren Ende des Embryos haben sich unterdessen ganz ähnliche Vorgänge abgespielt und als Resultat derselben sehen wir jetzt auch hier eine ektodermale Einstülpung, das Proctodaeum, das allerdings schon viel tiefer ins Innere eindringt als das Stomodaeum und diesem anliegend den Entodermkeim, von dem zwei laterale Stränge nach hinten ziehen. Indem nun die beiden vorderen und hinteren Entodermstränge in die Länge wachsen, stoßen sie mit ihren freien Enden zusammen und vereinigen sich miteinander, so dass der ganze Embryo jetzt jederseits von einem Entodermstrang durchzogen wird.

Diese beiden Stränge verbreitern sich sowohl nach der Dorsal- wie der Ventralseite und umwachsen so allmählich den Dotter, um sich schließlich auf der Bauch- und Rückenseite längs der Mittellinie zum definitiven Mitteldarm zusammenzuschließen.

Wir konnten also die Entstehung des Mitteldarms von der ersten Anlage an Schritt für Schritt verfolgen und kamen dabei zu dem Resultat, dass 1. bei den Musciden sich sehr frühzeitig ein Entoderm anlegt, dass 2. dieses Entoderm ein Abkömmling des Blastoderms ist und dass 3. die Differenzierung der beiden primären Keimblätter durch eine typische Invaginationsgastrula eingeleitet wird. Die Entodermbildung der Musciden hat demnach durchaus nichts außergewöhnliches, sondern lässt sich sehr gut einem der verschiedenen aufgestellten Gastrulations-schemata unterordnen. Und zwar lässt sich, wenn wir auch die Art der Mesodermbildung (Divertikel des Urdarms) berücksichtigen, leicht erkennen, dass die Keimblätterbildung der Musciden manche übereinstimmende Momente mit den entsprechenden Vorgängen bei gewissen



Fig. 8.

Fig. 8. Blastoporus von *Peripatus capensis* (älteres Stadium).

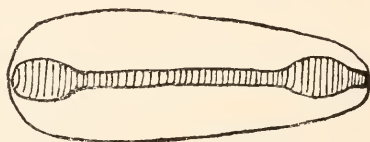


Fig. 9.

Fig. 9. Blastoporus von *Musca* (jüngstes Stadium).

Würmern und vor allem, worauf oben schon hingewiesen wurde, bei *Sagitta* aufweist. Hier wie dort entstehen durch zwei aufeinanderfolgende Invaginationsprozesse drei Säcke, von denen der mittlere die Entoderm- und die beiden lateralen die Mesodermanlage darstellen.

Doch darf man auf der anderen Seite nicht vergessen, dass die Entwicklung der Musciden, wie überhaupt aller Insekten, einige Eigenheiten (langer, rinnenförmiger Blastoporus, getrennte Entodermkeime etc.) besitzt, durch welche die Insekten eine gewisse Sonderstellung einzunehmen scheinen. Allerdings dürfen jene Besonderheiten in ihrer Bedeutung auch nicht überschätzt werden, so lange sie sich auf ursprüngliche typische Verhältnisse zurückführen und als Modifikationen solcher erklären lassen. Um darüber Klarheit zu erlangen, wird es notwendig sein, die Entwicklung einer ursprünglichen Tracheaten-Form, etwa von *Peripatus capensis*, zum Vergleich mit heranzuziehen. Bei dem genannten *Peripatus* erscheint der Blastoporus zuerst annähernd rund; später streckt er sich in die Länge zu einer schmalen Rinne. Während nun dieselbe an den beiden Polen offen bleibt, nähern sich ihre Ränder

in der mittleren Region bis zum völligen Verschluss. Die beiden Öffnungen bleiben erhalten und geben in Verbindung mit Ektoderm-einstülpungen dem Mund und After den Ursprung.

Haben wir da nicht eine ganz ähnliche hantelförmige Figur des Blastoporus, die bei den Musciden gleich von Anfang an besteht (s. Fig. 8 u. 9)? Wir haben meines Erachtens hier einen überaus klaren Fall von abgekürzter Entwicklung. Während *Peripatus* eine ganze Anzahl Stadien durchlaufen muss, um zu dem hantelförmigen Blastoporus zu gelangen, überspringt *Musca* alle die ersteren und geht gleich direkt auf das Ziel los.

Bezüglich der Bildung des Mitteldarmes von *Peripatus capensis* herrscht noch keine volle Klarheit; doch scheint derselbe aus den sogen. Dotterzellen, d. s. Zellen, die vom Blastoderm in den Dotter eingewandert sind, zu entstehen, indem diese an die Oberfläche des Dotters rücken und sich hier zu einem geschlossenen Epithel anordnen, welches am vorderen und hinteren Pol, wo der Blastoporus noch vorhanden ist, in das Ektoderm übergeht.

Bei den Musciden geht die Entodermbildung nach einem anderen Typus vor sich, jedoch sind die Unterschiede durchaus nicht wesentlicher Natur. Die Differenz zwischen beiden besteht lediglich darin, dass bei *Peripatus* die durch die Gastrulation entstandenen Entodermzellen ihren Verband aufgeben und einzeln in den Dotter wandern, um erst an der Oberfläche desselben wieder zusammenzutreten, während bei den Musciden die Entodermzellen zunächst ihren epithelialen Zusammenhang beibehalten.

Nehmen wir nun an, dass der Urdarm der Musciden, entsprechend dem langgestreckten Blastoporus, den ganzen Embryo durchziehen würde, so drängt sich uns die Frage auf, wie der Nahrungsdotter in diesen, nunmehr nach innen vollkommen geschlossenen Entodermsack gelangen könne. Und da gibt es zwei Möglichkeiten: entweder wird der Nahrungsdotter durch die Wand des Urdarms durchfiltriert (wie bei *Astacus*), oder diese bekommt eine Lücke, durch die der Dotter in die Darmhöhle einwandern kann. Letztere Art der Dotteraufnahme finden wir bei den Musciden sowie überhaupt bei den meisten Insekten. Jedoch ist hier die Lückenbildung nicht mehr ein sekundärer Vorgang, der etwa einen anfangs intakten Urdarm trifft, sondern der Urdarm legt sich gleich von vornherein mit einer großen Lücke an, indem sich nur seine beiden Enden ausbilden, die sich erst später unter Aufnahme des Dotters zum geschlossenen Darm vereinigen.

Wie wir also oben in der langgestreckten Anlage des Blastoporus eine abgekürzte Entwicklung erkannten, so trifft dies noch mehr für die bipolare Entodermanlage zu, was eine Aufstellung der Stadien, die nach unserer Meinung zu der getrennten Entoderm-

bildung führten, deutlich zur Anschauung bringt. Wir nahmen folgende Entwicklungsvorgänge an:

1. Anlage eines runden Blastoporus;
2. a) Streckung des Blastoporus zu einer langen Rinne,
b) Streckung des Urdarms zu einem langen Sack;
3. a) Näherung der Blastoporusränder in der mittleren Region (Hantelform des Blastoporus).
b) Zerreißung des Urdarmes in der mittleren Region.

Während die Stadien 1 und 2a bei *Peripatus* noch vorkommen, werden diese von den Insekten überschlagen und die Entwicklung der letzteren beginnt gleich mit Stadium 3.

Ob die primäre Ursache der Zerreißung, wie Kowalewsky annimmt, in der starken Längsdehnung des Embryos zu suchen ist, brauchen wir hier nicht näher zu untersuchen; uns kam es vor allem darauf an, den Zusammenhang zwischen der Urdarmruptur und der Dotteraufnahme zu betonen.

Betrachten wir nun die übrigen pterygoten Insekten von diesem Gesichtspunkt aus, so ist bis jetzt fast überall eine bipolare Entstehung des Entoderms festgestellt worden. Wenn auch in der Art der Entstehung bei den verschiedenen Insekten mehrfach Abweichungen vorkommen, so sind diese Differenzen insgesamt doch nur ganz unwesentlich und lassen sich ohne Schwierigkeit auf die für die Musciden geschilderten Vorgänge zurückführen. Der Hauptunterschied besteht darin, dass bei gewissen Insekten an Stelle der Invagination die Immigration treten kann. Wenn wir die Litteratur durchblättern, so finden wir alle möglichen Uebergänge zwischen diesen beiden Formen. Während bei den Coleopteren nach Heider¹⁾ und Wheeler²⁾ ein Gastrocoel aufzutreten scheint, finden wir bei *Apis* an denselben Stellen, wo dort die Einstülpung stattfand, solide Zellwucherungen; jedoch erinnert auch hier noch eine zeitweilig auftretende seichte Längsrinne an eine Invagination. Bei einem anderen nahe verwandten Insekt, *Chalicodoma muraria*, ist nach Carrière³⁾ auch diese Rinne verschwunden, und wir sehen hier an den beiden Polen zwei vollkommen ebene, annähernd runde Felder, in deren Bereich die Gastrulation ohne jede Einstülpung, lediglich durch Wucherung vor sich geht. Sind diese beiden Wucherungsfelder, nachdem die zwischen ihnen liegenden Mesodermfurchen sich zusammengeschlossen, nicht vollkommen vergleichbar mit den beiden erhalten gebliebenen Blastoporusöffnungen von *Peripatus*? Hier wie dort senkt

1) l. c.

2) Wheeler, W. M., The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. Morph. Bost. 1889, V. 3.

3) Carrière und Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene. Nov. Acta Leopold, 1897, Bd. LXIX.

sich doch an diesen Stellen das Ektoderm zur Bildung von Mund und After ein.

Ich meine, die Verhältnisse liegen gerade bei *Chalicodoma* so klar, dass wir kaum eine andere und einfachere Deutung zulassen können, besonders nachdem wir die ganz ähnlichen Vorgänge bei den Musciden verstehen gelernt haben. Trotzdem aber wurden von R. Heymons, in dem Bestreben, seine Theorie von der ektodermalen Abkunft des Mitteldarms zu stützen, die Resultate Carrière's in einer durchaus anderen Weise ausgelegt. Genannter Autor sagt (l. c. p. 118) darüber: „Der Mitteldarm entsteht bei *Chalicodoma* aus dem zum Ektoderm werdenden Blastoderm, und zwar aus einer Partie desselben, welche später als Stomo- und Proktodaeum sich ins Innere einsenkt. Es leuchtet ohne weiteres ein, dass der Mitteldarm von *Chalicodoma* damit also auch, gerade wie bei den Orthopteren, vom stomodäalen und proctodäalen Ektoderm abgeleitet werden kann, nur hat sich bei *Chalicodoma* das letztere, wenn die Mitteldarmanlagen abgesondert werden, noch nicht in Vorder- und Enddarm selbst umgestaltet.“

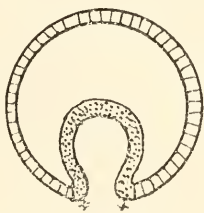


Fig. 10.

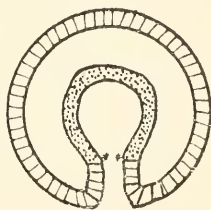


Fig. 11.

Was heißt denn das: „Der Mitteldarm entsteht aus dem zum Ektoderm werdenden Blastoderm?“ Wodurch wird denn das Blastoderm zum Ektoderm? Doch nur durch die Gastrulation. Und wie will ferner Heymons die durch Wucherung aus dem Blastoderm entstandenen Zellmassen nennen? Wie anders als Entoderm? Wie können endlich die Mitteldarmanlagen vom stomodäalen Ektoderm abgesondert werden, wenn ein Stomodaeum überhaupt noch gar nicht existiert?

Wollten wir aus dieser hier entwickelten Ansicht von Heymons weitere Konsequenzen ziehen, so müssten wir gar vielen Tieren das Entoderm absprechen. Denn es ist eine weit verbreitete Erscheinung in der Entwicklungsgeschichte, dass gerade an der Stelle, an welcher — sei es durch Wucherung oder durch Invagination — die Differenzierung des Blastoderms in Ekto- und Entoderm stattgefunden, also im Bereich des Blastoporus, der Mund entsteht und zwar durch nachträgliche Einsenkung des Ektoderms; dadurch wird natürlich der Blastoporus und der Urdarm nach innen versenkt und jener stellt jetzt die Pforte zwischen Schlund und Mitteldarm dar (s. Fig. 10

und 11). Setzen wir nun an Stelle des hohlen Urdarms den oben beschriebenen Entodermkeim, so verstehen wir die Verhältnisse, wie wir sie bei den bisher besprochenen Insekten angetroffen haben, ohne weiteres. Der Schlund mündet jetzt natürlich nicht mehr in eine Gastralhöhle, sondern ist zuerst verschlossen durch die ihm fest-anliegende Entodermmasse (s. Fig. 13).

Dabei sind wieder zwei Möglichkeiten zu unterscheiden: entweder setzt sich das Ektoderm auf den Boden der Stomodaeum-Einstülpung fort, so dass diese also aus Ekto- und Entoderm gebildet wird (s. Fig. 14); oder der Boden entbehrt des Ektoderms und der Verschluss geschieht dann lediglich durch einen Entodermpfropf (Fig. 13). — Ersteres tritt dann ein, wenn das Ektoderm sich vor dem Einstülpungs-akt bereits über dem Blastoporus geschlossen hat; letzteres dagegen dann, wenn der Blastoporus offen geblieben ist. Zwischen diesen beiden Formen kommen jedenfalls auch Uebergänge vor, z. B. derart, dass nur der centrale Teil des Bodens des Ektoderms entbehrt, oder dass das Entoderm nur auf einer Seite vorhanden ist u. s. w. Kommt nun noch dazu, dass der Entodermkeim sehr klein bleibt und nicht



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

dicker ist als die Wand des Stomodaeums, so kann es leicht den Anschein gewinnen, als sei hier gar kein Entoderm vorhanden, und als wüchse der Mitteldarm direkt aus dem ektodermalen Schlund hervor.

In diesem Irrtum befangen, hat R. Heymons, wie oben bereits erwähnt, dem Mitteldarm der Dermapteren und Orthopteren tatsächlich ektodermale Abkunft zugeschrieben. Bei diesen Insekten sieht man nämlich in älteren Stadien Stomodaeum und Proktodaeum als einfache Einstülpungen, die gegen den Dotter verschlossen sind, ohne auffallende Zellanlagerungen zu zeigen. Der Boden, durch den der Abschluss hergestellt wird, zeigt vielmehr ein ähnliches Aussehen wie die Seitenwände. Daraus schließt Heymons ohne weiteres, dass ersterer auch derselben Abkunft sein müsse wie letztere, dass also die ganze Einstülpung lediglich aus ektodermalen Elementen bestehe. Dieser Schluss ist meiner Ansicht nach absolut nicht notwendig und auch nicht genügend begründet; denn nach den Abbildungen zu schließen, hat Heymons die feinsten histologischen Details — Zellgrenzen z. B. vermisse ich auf den meisten Figuren — zu wenig berücksichtigt, um schwach differenzierte Partien, die etwa im Boden der Stomodaeum-Einstülpung eingebettet oder ihm

angelagert sind, zu erkennen. In einigen Fällen kann man aber selbst an diesen Abbildungen ganz deutlich sehen, dass der Boden von den Seitenwänden histologisch verschieden ist. Ich verweise nur auf die Fig. 42, die einen Sagittalschnitt durch einen jungen Embryo von *Forficula* darstellt; dort ist der Grund des Proktodaeums doch unzweifelhaft mehrschichtig und scheint, nach der Stellung der Kerne zu urteilen, aus einem Haufen polygonaler Zellen zu bestehen, während die Seitenwände ein einschichtiges regelmäßiges Epithel zeigen. Also ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Musca*, mit dem einzigen Unterschied, dass der Entodermkeim von *Forficula* nicht so stark entfaltet ist wie dort.

Aber noch auf einen anderen Punkt möchte ich aufmerksam machen. Bei manchen Orthopteren scheint nach Heymons die „untere Schichte“ oder das „Mesoderm“ an den beiden Polen bedeutend mächtiger entwickelt als in der mittleren Region des Keimstreifens. Erinnert dies nicht sehr an die Entodermkeime von *Chalicodoma* oder *Apis*? Heymons spricht sich über die Bedeutung der bipolaren Mesodermverdickungen nicht näher aus, was um so auffallender ist, als die später hier auftretenden Stomodaeum- und Proktodaeum-Einstülpungen an ihrer Kuppe meistens des Mesoderms ganz entbehren sollen. Was ist also aus den fraglichen Zellmassen geworden? Wo sind sie hingekommen? Zweifellos haben sie sich an der Bildung des Bodens jener Einstülpungen beteiligt; es bleibt uns kaum eine andere Annahme offen.

Heymons legt ferner großes Gewicht darauf, dass die Zellen des Bodens des Stomodaeums, von dem aus der Mitteldarm durch Wucherung hervorgehen soll, mit den die Wand des Stomodaeums bildenden Zellen in engstem Zusammenhang stehen. Aber mit Unrecht, denn auch bei den Musciden fand ich in älteren Stadien den Entodermkeim so innig mit dem Stomodaeum verschmolzen, dass man glauben könnte, ersterer ginge allmählich aus letzterem hervor. Jüngere Stadien belehrten uns aber, dass die beiden zuerst unabhängig von einander angelegt werden und erst sekundär mit einander verschmelzen. Bei den Orthopteren scheint eben die Verschmelzung schon viel früher stattzufinden als bei *Musca*. So können wir also auch hierin keinen zwingenden Beweis für die ektodermale Abkunft des Mitteldarmes der Orthopteren erblicken.

Heymons bleibt aber nicht bei den Dermapteren und Orthopteren stehen, sondern vertritt gleich die Ansicht, dass überhaupt bei allen pterygoten Insekten „der Mitteldarm ektodermaler Natur ist und weiter, dass er in allen Fällen aus dem Ektoderm vom Stomodaeum und Proktodaeum hervorgeht“ (l. c. p. 119). Wie Heymons dazu kommt, gleich einen solch großen Schritt zu machen, ist nicht recht verständlich; denn die Angaben der früheren Autoren sind keines-

wegs derart, dass sie dazu zwingen würden. Wenn wir die Resultate von Ganin¹⁾ und Witlaczil²⁾, auf die selbst Heymons kein Gewicht legt, unberücksichtigt lassen, so sprechen vor Heymons nur Graber³⁾ und Voeltzkow⁴⁾ für eine ektodermale Abstammung des Mitteldarms. Was nun Graber's Angaben über die Musciden betrifft, so beruhen diese, wie ich nachweisen konnte, größtenteils auf schweren Irrtümern; ebenso stellte sich Voeltzkow's Ansicht betr. des Musciden-darms als irrig heraus. Wir dürfen deshalb auch annehmen, dass den Resultaten dieser beiden Autoren bei anderen Insekten (*Melolontha*, *Stenobothrus* etc.) ähnliche Irrtümer zu Grunde liegen; wenigstens sind wir berechtigt, denselben skeptisch gegenüberzustehen und in ihnen keinen strikten Beweis für das Fehlen eines Entoderms zu erblicken.

In neuerer Zeit, nach dem Erscheinen der Heymons'schen Arbeit, wurden allerdings noch einige Arbeiten publiziert, die für die ektodermale Entstehung des Mitteldarms eintreten: nämlich von E. Schwartz⁵⁾ Lecaillon⁶⁾, Rabito⁷⁾ und P. Deegener⁸⁾. Doch gilt für sie großenteils das oben über die Heymons'schen Untersuchungen Gesagte. Alle bleiben uns die Antwort schuldig, was aus den bipolaren verdickten Partien der unteren Schichte wird. Besonders bei den Lepidopteren scheinen diese nach den Schwartz'schen Abbildungen mächtig entwickelt zu sein und erinnern dadurch sehr an die Musciden. Lecaillon's Untersuchungen an Chrysomeliden stehen die Resultate W. M. Wheeler's über *Doryphora*, die ganz für meine Anschauung sprechen, gegenüber, und über den Wert von Deegener's Arbeit habe ich mich Eingangs schon ausgesprochen; einwandfreie Bestätigungen der Heymons'schen Theorie liegen jedenfalls auch in den neueren Arbeiten nicht vor.

Was nun die übrigen insektenembryologischen Autoren betrifft, so nehmen diese alle übereinstimmend bei Insekten ein Entoderm an, und zwar lassen sie es, soweit sie nicht in den Dotterzellen das innere

1) Ganin, Ueber das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte, Bd. I, 1884.

2) Witlaczil, E., Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. w. Zool., 1884, Bd. 40.

3) Graber, V., Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschrift Akad. Wiss. Wien, 1889.

4) Voeltzkow, A., Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arb. Zool. Institut Würzburg, 1889, Bd. 9.

5) Schwartz, E., Zur Kenntnis der Darmentwicklung der Lepidopteren. Zeitschr. f. w. Zool., 1899, Bd. LXVI.

6) Lecaillon, Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

7) Rabito, Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Natur. Sicil. Nuova serie, Bd. II, 1898.

8) l. c.

Blatt erblicken, bipolar entstehen, ganz ähnlich, wie ich es bei den Musciden fand. Heymons versucht zwar auch diese Angaben in seinem Sinne zu deuten und in sein Schema hineinzuzwängen; doch würde es nur eine Wiederholung des oben Gesagten bedeuten, wollte ich näher darauf eingehen und nachweisen, wie wenig berechtigt diese Auslegung ist. Außerdem habe ich ja oben schon einen Fall in dieser Hinsicht (*Chalicodoma*) erörtert.

Heymons geht aber noch weiter: er will nicht nur seine auf Grund der Studien an Orthopteren gebildete Anschauung auf alle pterygoten Insekten übertragen, sondern zieht auch die sich daraus ergebenden schwerwiegenden Konsequenzen für die Keimblätterlehre. Damit „dass der Körper der Insekten im ausgebildeten Zustande allein aus Ektoderm und Mesoderm besteht, ohne dass es möglich wäre, irgend einen Bestandteil mit dem Entoderm (dem primären inneren Blatte) anderer Arten zu homologisieren, dürfte schon die Unzulänglichkeit der Keimblättertheorie zur Genüge sich dokumentieren. Denn man wird unmöglich den beiden primären Blättern eine grundlegende Bedeutung ferner noch zuschreiben können, wenn es Metazoen giebt, welche sehr wohl ohne eines dieser beiden Blätter zu existieren vermögen“ (l. c. p. 129). Da ich aber im vorhergehenden gezeigt habe, dass die Prämisse, von welcher Heymons ausgegangen, nicht zutreffend ist, so gilt dies natürlich auch für die Schlussfolgerung. Auch K. Heider¹⁾ hat sich schon vor einigen Jahren in seiner dankenswerten zusammenfassenden Uebersicht über die Keimblätterlehre gegen obigen Satz gewandt und die Ueberzeugung ausgesprochen, dass die vorliegenden Thatsachen aus der Insektenembryologie keineswegs zu dieser Auffassung zwingen, zumal doch Heymons bei *Lepisma*, einem sehr ursprünglichen Insekt, ein Entoderm nachgewiesen habe, ebenso er selbst bei *Hydrophilus*, Wheeler bei *Doryphora* u. s. w.; und da ferner „kaum anzunehmen sei, dass bei den verschiedenen Insektenformen der Mitteldarm in fundamental verschiedener Weise angelegt werde“. Später auf der Zoologenversammlung in Graz hat K. Heider²⁾ nochmals dieser Ueberzeugung Ausdruck gegeben und betont, dass die Embryologie der Insekten nicht mehr ein Material darstelle, das „in einem für die Keimblätterlehre ungünstigen Sinne zur Verwendung kommen könnte“.

Aber abgesehen davon, selbst wenn wir keinen anderen Ausweg hätten und thatsächlich eine ektodermale Abstammung des Mitteldarms bei einigen Insekten anzunehmen gezwungen wären, so brauchten wir nicht gleich die Homologie der Keimblätter überhaupt zu leugnen und die Keimblätterlehre abzusetzen. Wir könnten in diesem Falle die Mitteldarmbildung als Regenerationserscheinung auffassen,

1) K. Heider, Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. 1897.

2) Verhandlg. d. Deutsch. zool. Ges., 1900, p. 134.

und Regeneration kümmert sich bekanntlich sehr wenig um embryonale Gesetze, sondern nimmt sich das notwendige Material von überall her, wo solches zu haben ist. Es treten ja auch bei anderen Tieren, wahrscheinlich infolge von Anpassung an stark veränderte äußere Verhältnisse, solche Erscheinungen in der Embryonalentwicklung auf, die wir nur als Regeneration verstehen können. Ich erinnere nur z. B. an die äußerst merkwürdige Entwicklung der Süßwasserpolyeladen.

Betrachten wir nun die Heymons'schen Befunde an Dermapteren und Orthopteren von diesem Gesichtspunkt aus, so würden sie weiter nichts darstellen als interessante Kuriositäten oder Anormalitäten der Entwicklungsgeschichte, die hervorgerufen wurden durch ganz spezielle Anpassungen. Irgend welcher Wert für die Beurteilung allgemeiner Fragen würde diesen dann selbstverständlich nicht zukommen.

Wie oben dargelegt, brauchen wir aber gar nicht Zuflucht zur Regeneration zu nehmen, sondern wir kommen auch ohne Annahme einer solchen recht wohl aus.

Fassen wir nun die Resultate der bisherigen insektenembryologischen Forschung nochmals kurz zusammen, so ergibt sich, dass die Keimblätterbildung der Insekten von derjenigen der übrigen Tiere keineswegs prinzipiell verschieden ist, sondern vielmehr ganz nach dem allgemein giltigen Schema verläuft. Die Differenzierung der beiden primären Keimblätter geschieht entweder durch Invagination oder durch Immigration. Verlieren die Entodermzellen ihren Zusammenhang und wandern von ihrer Ursprungsstelle weg in den Dotter, so entsteht der Mitteldarm durch Zusammentreten dieser „Dotterzellen“ auf der Oberfläche des Dotters, ein Vorgang, wie er bei *Lepisma* und auch bei einigen pterygoten Insekten beobachtet wurde (Aphiden, Phryganiden). Bleiben dagegen die durch die Gastrulation an den beiden Polen gebildeten Entodermzellen in Zusammenhang, so entsteht die Mitteldarmwand durch Wucherung von den beiden Entodermkeimen her. Einzig und allein in dieser bipolaren Anlage des Entoderms ist eine Eigentümlichkeit der Insektenentwicklung zu erblicken. Diese lässt sich aber unschwer als eine spezielle Anpassung an die Form der Eier und Menge des Nahrungsdotters erklären.

Zum Schluss noch folgendes: Die äußeren Bedingungen, unter denen sich die Insekteneier entwickeln, sind bekanntlich enorm verschieden, so dass a priori auch nicht anzunehmen ist, dass die Entwicklung bei allen Insekten genau in gleicher Weise verlaufen sollte. Und wie die genannten äußeren Bedingungen bei niederen Insekten komplizierterer Art sein können als bei höheren, so trifft dies naturgemäß auch für die Entwicklung zu, die sich den äußeren Verhältnissen einigermaßen anzupassen hat. Wenn z. B. die einen Eier nur einige Stunden zur Entwicklung brauchen dürfen, anderen dagegen

mehrere Wochen zur Verfügung stehen, so wird dieser Unterschied sich auch irgendwie in der Art der Entwicklungsvorgänge äußern. Ganz Ähnliches haben wir auch bei den Crustaceen, bei denen ja die Entodermbildung ebenfalls nach verschiedenen Typen vor sich geht.

Es ist daher auch durchaus nicht unerklärlich, wenn bei den hochentwickelten Musciden scheinbar ursprünglichere Verhältnisse bezüglich der Entodermbildung obwalten als bei den niederstehenden Dermapteren und Orthopteren.

Ich glaube, darauf zum Schluss noch hinweisen zu müssen, da man sicherlich gerade diesen Punkt als Argument gegen meine hier entwickelte Auffassung vom Insekten-Entoderm verwerten wird.

Strassburg i. Els., 14. Februar 1901.

[49]

Zum planktonischen Vorkommen des Moschuspilzes.

Von Dr. Otto Zacharias (Plön).

In verschiedenen größeren und kleineren Seebecken der Umgebung von Plön habe ich die eigentümlich verzweigten Mycelien des Moschuspilzes (*Cucurbitaria aquaeductuum* Ludw.) als einen ziemlich häufigen Planktonbestandteil vorgefunden und dies seinerzeit durch eine kurze Notiz bekannt gemacht. Namentlich war das Vorkommen dieses Pilzes in den kälteren Monaten zu konstatieren. Es handelt sich dabei um starre, vorn spitz auslaufende Fäden, die auch septiert und gewöhnlich zu vierten in der Weise miteinander verbunden sind, dass sie je zu zweien divergierend von den beiden Enden eines Mittelstückes ausgehen, welches 40—50 μ lang ist und aus lauter zylindrischen Zellen besteht. An einem mir gerade vorliegenden Präparate sind diese 4 divergenten Fäden ungleich lang und besitzen die Maße von 208, 428, 560 und 590 μ . Die längsten, welche ich überhaupt angetroffen habe, gingen nicht über 640 μ hinaus. Gelegentlich findet man auch Mycelien, welche nur aus 3 solchen Fäden (Hyphen) bestehen, die wie Radien von einem Punkte ausstrahlen und Winkel von 120° miteinander bilden. Die vorher beschriebene Weise des Zusammenhanges kommt aber bei weitem häufiger vor. Offenbar liegt in der gespreizten Anordnung der Fäden dieser Mycelien eine gewisse Ähnlichkeit mit solchen Algen, welche Schwebborsten besitzen. Insbesondere erinnern die Moschuspilzmycelien in ihrem Gesamthabitus an die bekannte limnetische *Bacillariacee* *Attheya Zachariasii* Brun.

Ich habe diese auffälligen, schwebenden Mycelien schon seit einer Reihe von Jahren beobachtet und ihr Vorkommen im Plankton des Gr. und Kl. Plöner Sees konstatiert, wo sie namentlich in den Monaten November und Dezember angetroffen werden. Außerdem begegneten sie mir noch im Kleinen Madebröckensee und Kleinen Ugleisee, sowie im Schmark- und Schierensee. Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass sie sich auch noch in vielen anderen Seen (z. B. pommerschen, westpreussischen etc.) vorfinden werden, sobald die Aufmerksamkeit der Beobachter sich spezieller darauf richtet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Escherich Karl Leopold

Artikel/Article: [Das Insekten-Entoderm. Ein Beitrag zur Keimblätterlehre. 416-431](#)