

Organismen resultieren, deren unglaublich komplizierte Struktur und deren unüberschbare Zahl von adaptiven Einrichtungen wir staunenden Auges bewundern. Dieses Staunen und diese Bewunderung wird aber keineswegs geringer, sondern steigert sich vielmehr zu höchster ästhetischer Befriedigung, wenn es immer mehr und mehr gelingt, in diesen scheinbar unlöslichen Verwickelungen die wahren kausalen Zusammenhänge zu entwirren; und ich möchte das Glücksgefühl jener Momente, in denen es mir beschieden war, meinen bescheidenen Teil zu dieser Entwirrung beizutragen, um keinen Preis mit den Freuden vertauschen, welche den Metaphysikern aus den unsicheren Schöpfungen ihrer Phantasie erblühen mögen. Diese Entwirrung wird, ich zweifle nicht daran, durch die unermüdliche Forschungsarbeit des Biologen und Physiologen immer größere und größere Fortschritte machen, weil die Naturforschung nicht, wie einer der eifrigsten Aposteln des Neovitalismus behauptet hat¹⁾, ihre Aufgabe darin erblicken kann, die Grenzen zwischen dem Erkennbaren und dem Nichterkennbaren festzustellen, sondern weil sie durch ihre Tätigkeit die Grenzen des Erkennbaren immer weiter hinausrückt.

*

Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Dr. F. Schwangart.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

(Schluss.)

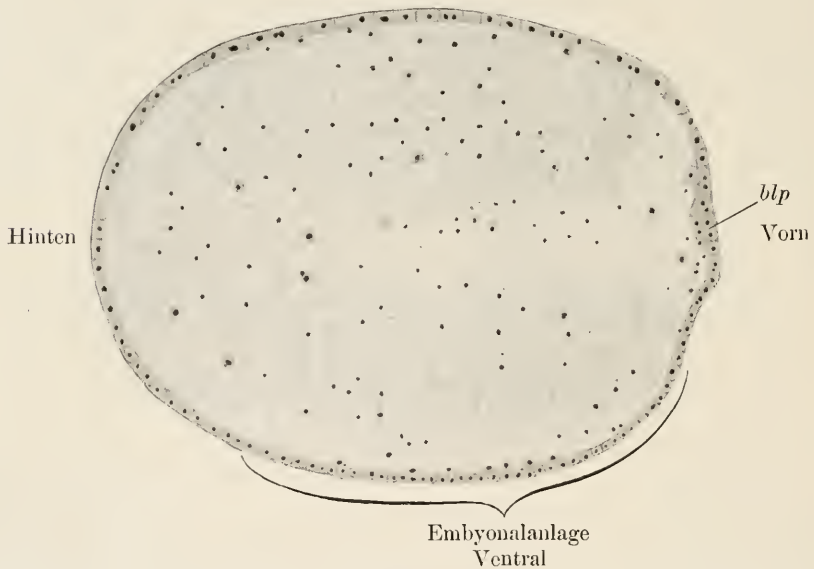
Der Bezirk, von dem aus die Dotterzellen einwandern, liegt bei *Endromis*, wie oben gezeigt worden ist, zum großen Teil auf der Dorsalfläche des Eies und dehnt sich von hier auf die Vorderfläche aus, ohne den vorderen Pol zu erreichen. Die Embryonalanlage, aus der sich später die „Entodermkeime“ und das Mesoderm entwickeln, wird dagegen auf der Ventralfläche gebildet; sie erreicht weder den vorderen noch den hinteren Pol. Die Gestaltveränderungen, denen sie später unterworfen ist, kommen für die Frage nach ihrer Lagebeziehung zur Ursprungsstelle der Dotterzellen nicht in Betracht; denn sie versinkt bald in den Dotter und löst sich dabei vollkommen von dem Rest des Blastoderms (der „Scrosa“). — Die Ursprungsstelle der Dotterzellen und das Zellmaterial, welches in die Bildung jenes später auftretenden Blastoporus eingeht, sind also in dem Stadium, in dem die Dotterzellen einwandern, eine beträchtliche Strecke voneinander entfernt.

Bei ihrer Differenzierung unterscheidet sich die Embryonal-

1) Reinke, Biol. Centralbl. 24. Bd., S. 600.

anlage vom Rest des Blastoderms histologisch nur durch die größere Zahl und die geringere Größe ihrer Zellen. Der Unterschied in der Zellenzahl wird sicherlich zum Teil dadurch hervorgerufen, dass von vornherein dem Embryonalbezirk etwas mehr Zellen zugeweiht werden und dass dort mehr Mitosen vorkommen als an anderen Stellen. Es kommt aber noch ein anderer Faktor in Betracht: Die Zellen des Blastoderms haben die Tendenz nach dem Embryonalbezirk hin zusammenzurücken¹⁾. Man kann sich davon auf Schnittserien verschiedener Stadien nach Vollendung der Blastodermbildung überzeugen: Die Dorsalseite bleibt trotzdem

Fig. 5.



Sagittalschnitt. Lage des Blastoporus bei Beginn der Sonderung der Embryonalanlage.

von Zellen bedeckt, da die Zellen dort während dieses Prozesses größer werden.

Nimmt nun das Zellmaterial an der Ursprungsstelle der Dotterzellen an dieser Bewegung nach der Ventralseite hin teil? Gewinnt es vielleicht dadurch Anschluss an das Vorderende der Embryonalanlage? Damit hätte es zugleich Anschluss an diejenige Region der Embryonalanlage gewonnen, wo sich später die als Blastoporus gedeutete „Entomesodermrinne“ öffnet; diese Rinne öffnet und schließt sich nämlich zu-

1) Die gleiche Tendenz hat Uzel bei *Campodea* und *Lepisma*, und — was besonders wichtig ist — Krower bei einem Pterygoten (*Entermes* sp.) festgestellt. H. Krower. Journ. of Morphol., vol. 16, 1901.

erst am Vorder-, zuletzt am Hinterende der Embryonalanlage. Es wäre damit ein Zusammenhang zwischen den beiden Einwucherungsstellen und eine Zusammengehörigkeit zwischen dem Material, welches aus beiden hervorgeht, höchst wahrscheinlich gemacht. — Die Eigentümlichkeit, dass die Gastrulation zeitlich in zwei Phasen verlief, fände dann in den Verhältnissen des Eies ihre Erklärung: Ein Ei, das derartig mit kompaktem, körnigem Dotter überladen ist, wäre nicht existenzfähig, wenn sich in ihm nicht frühzeitig Vitellophagen differenzierten; und zu dieser Tätigkeit wären Zellen des primären Entoblasts von vornherein berufen¹⁾. Daher die frühzeitige Einwucherung eines Teiles des Entoblasts. Die Einwucherung des anderen Teiles würde wieder durch besondere Umstände verzögert: Das Ei hat eine Reihe sekundär erworbener, tief greifender Veränderungen durchzumachen (Differenzierung der Embryonalanlage, Bildung der Embryonnhüllen, Versinken in den Dotter), bei denen es zu einer beträchtlichen Abnahme an embryonalem Zellenmaterial kommt und die eine gesteigerte Energie zum Ersatz des verloren gegangenen erfordern; erst wenn diese Prozesse erledigt sind und das Verlorene ersetzt ist, wendet der Embryo seine Energie dem Aufbau der Organanlagen zu. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es, glaube ich, nicht so unerklärlich, dass auch die Prozesse, die zur Bildung der Organanlagen führen (vor allem also die Einwucherung des organbildenden Teiles des Entoderms und des Mesoderms, die „zweite Phase der Gastrulation“) verspätet auftreten. Damit würde übereinstimmen, dass bei *Campodea*, bei der die Embryonnhüllen fehlen, die Entodermbildung noch kontinuierlich verläuft.

Es ist von vornherein nicht anzunehmen, dass die Ursprungsstelle der Dotterzellen von der allgemeinen Bewegung des Blastoderms nach dem Embryonalbezirk hin ausgeschlossen bleibt. — Die Untersuchung ergibt folgendes (vgl. Fig. 5): Die Stelle (*blp*) ist noch während der Differenzierung der Embryonalanlage kenntlich, und zwar daran, dass noch auf diesem Stadium — wie auf allen früheren während der Einwanderung der Dotterzellen — eine breite Straße von feinem, plasmatischem Dotter von ihr aus in das Innere des Eies hineinführt. Außerdem hat aber auch eine kleine Partie des Blastoderms an jener Stelle noch nicht den definitiven Charakter angenommen, durch den sie später dem übrigen Blastoderm vollkommen gleicht: Das Blastoderm ist hier noch nicht einschichtig; mehrere Zellen sind unregelmäßig übereinander gelagert; Zellgrenzen fehlen noch. Ihrer Lage nach — dicht über dem vorderen Eipol — entspricht die modifizierte Blastodermpartie

1) Diese Anschauung ist schon in der „Cöломtheorie“ von O. und R. Hertwig vertreten. Jena 1881.

nicht der Stelle, an welcher sich die ehemalige Lücke im Blastoderm zuletzt geschlossen hat. Diese Stelle lag ein gutes Stück weiter dorsal. Ich schließe aus diesem Befund darauf, dass das Zellmaterial an der Einwanderungsstelle der Dotterzellen der Bewegung nach der Ventralseite, die sich im Blastoderm allgemein geltend macht, gefolgt ist. Ein Anschluss dieses Materials an die Embryonalanlage ist dagegen bei *Endromis* nicht festzustellen. Kurze Zeit nach dem eben erwähnten Stadium setzt die Bildung der Embryonnhüllen ein. Es ist mir nicht gelungen, günstige Serien von Stadien zu erhalten, die in diesen kurzen Zeitraum einzuschalten sind.

Meine Ergebnisse an *Endromis* werden in diesem Punkte durch Beobachtungen an anderen Objekten einigermaßen ergänzt:

1. Bei *Apis mellifica* hat O. Dickel eine Lücke im Blastoderm gefunden, die ihrer Lage nach der Öffnung entspricht, mit welcher bei *Endromis* die Differenzierung der Dotterzellen zusammenhängt. Dieser Lücke ist lange Zeit eine Ansammlung von Dotterzellen angelagert und diese Zellen verschwinden erst, wenn sich in ihrer Nähe der „vordere Entodermkeim“ angelegt und die „Entomesodermrinne“ geöffnet hat. Dickel ist der Ansicht, dass sich die Dotterzellen dem Entodermkeim anschließen, doch fehlten ihm die nötigen Entwicklungsstadien, um diese Ansicht durch Beobachtung zu prüfen. — Wie schon erwähnt worden ist, findet man auch bei *Endromis*, nach Verschluss der Öffnung im Blastoderm an der entsprechenden Stelle eine solche Ansammlung von Dotterzellen. Diese Zellen sind höchst wahrscheinlich von dem Rande der Öffnung aus entstanden. Sie zerstreuen sich bei *Endromis* lange Zeit vor der Anlage der Entodermkeime im Dotter. Im Stadium von Fig. 5 ist die Ansammlung schon verschwunden.

2. Noack betont, dass bei *Calliphora* die Öffnung, von der aus die Dotterzellen einwandern, an der Stelle liegt, an der sich später die hintere Entodermanlage differenziert.

3. Bei *Aphis* setzt sich nach Will die Öffnung am Hinterende, von der aus die Dotterzellen entstehen, nach vorne zu unmittelbar in die Mesodermrinne fort. Wenn bei den Aphiden nicht besondere Ernährungsverhältnisse vorlägen, so hätte man gerade diesem Falle entscheidende Bedeutung beigelegt. Ich glaube, dass er durch die vorstehenden ergänzenden Resultate an Bedeutung wesentlich gewinnt.

Jedenfalls ergibt sich aus den zitierten Fällen die bedeutsame Tatsache, dass bei dotterärmeren Eiern die Ursprungsstelle der Dotterzellen sich mit einem der sekundär auftretenden Entodermkeime deckt oder bis zum Auftreten dieser Keime persistiert, während bei dem dotterreicheren Ei von *Endromis* eine weitere räumliche und zeitliche Trennung zwischen den beiden Phasen der „Gastrulation“ eintritt.

Hier muss kurz auf eine weitere Schwierigkeit für die Lösung der Frage hingewiesen werden. Es ist schon bei der Aufzählung der zuletzt besprochenen Fälle aufgefallen, dass bei *Calliphora* und *Aphis* die Ursprungsstelle der Dotterzellen am hinteren Ende gelegen ist, nicht am vorderen, wie bei den vorher genannten Objekten. Es liegt nahe zu vermuten, dass hier die, für die pterygoten Insekten charakteristische, spätere Lokalisierung des Entoderms an entgegengesetzten Enden der Embryonalanlage schon auf dem Stadium der Dotterzellenbildung in die Erscheinung tritt.

In der Entwicklung von *Endromis* finden sich noch mehr Momente, die für die genetische Zusammengehörigkeit der Dotterzellen und des „sekundären“ Entoderms sprechen. Sie sind zum Teil in einer früheren Arbeit behandelt und sollen hier nur kurz Erwähnung finden:

1. Schon während der Bildung des Blastoderms schließen sich Zellen aus dem Innern an die Zone von künftigen Blastodermzellen an. Dem entspricht das häufig beobachtete Auftreten von Übergängen zwischen Zellen der einschichtigen Embryonalanlage und Dotterzellen.

2. Der vordere und in geringerem Grade auch der hintere sekundäre Entodermkeim sind durch Übergangsstadien aller Abstufungen mit dem Zellmaterial des Dotters verbunden.

3. Beim Aufbau des Mitteldarmepithels schließen sich Zellen vom Typus des sekundären Entoderms, Übergänge von diesen zu typischen Dotterzellen und typische Dotterzellen selbst in regelloser Mischung an die Anlagen des Darmdrüsenblattes an.

Zum Beweise für die Richtigkeit der Ansicht, dass Dotterzellen und sekundäre Entodermkeime zusammen den primären Entoblast der pterygoten Insekten bilden, halte ich es nicht für erforderlich, dass die Dotterzellen am Aufbau des Embryo teilnehmen. Es wäre im Gegenteil sehr verständlich, wenn sie, nachdem sie während eines großen Teils der Embryonalzeit als verdauende Zellen sich erschöpft haben, in den postembryonal funktionierenden Darm nicht aufgenommen würden und zu Grunde gingen. Bei Formen, welche sehr viele Dotterzellen besitzen (z. B. *Endromis*), ist ihre Teilnahme am Aufbau des Darmes allerdings wahrscheinlich —, auch ohne die Beobachtungen, welche direkt zugunsten einer solchen Teilnahme sprechen. Die Dotterzellen sind in diesem Fall den Zellen der sekundären Entodermkeime an Zahl so sehr überlegen, dass (eine Zusammengehörigkeit beider Zellarten vorausgesetzt) mit den Dotterzellen der weitaus größte Teil des Entoblasts zugrunde ginge. Es scheint überhaupt, den Abbildungen der Autoren nach, dass Dotterzellen und sekundäre Entodermzellen einander bei den verschiedenen Formen annähernd an Zahl er-

gänzen¹⁾. Schließlich bleiben aber noch jene merkwürdigen Formen übrig, bei denen die Dotterzellen zugrunde gehen und das Darmepithel vom Ektoderm der Proctodæum- und Stomodæumeinstülpung gebildet werden soll. Auch diese Angaben sind nicht einfach als irrtümlich von der Hand zu weisen²⁾. Es handelt sich hier um Formen mit besonders dotterreichen Eiern, und es wäre wohl denkbar, dass hier der gesamte Entoblast für die Bildung von Dotterzellen verwendet und verbraucht, und dass eine Regeneration vom Ektoderm aus bewerkstelligt würde. Dagegen glaube ich auf Grund der vorstehenden Erörterungen die Ansicht aussprechen zu dürfen, dass man diese Bildungsweise als eine sekundär erworbene betrachten müsste, und dass keine Ursache vorläge, auf Grund dieser Fälle die Lehre von der Homologie der primären Keimblätter bei den Insekten zu verwerfen.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, dass die Darmbildung bei den höheren Wirbeltieren in mehr als einer Hinsicht Ähnlichkeit mit der bei den pterygoten Insekten hat. Auf den für beide Gruppen gemeinsamen Gegensatz von „Embolie“ und „Delamination“ habe ich schon hingewiesen. Außerdem ist in beiden Fällen ein seiner Entstehung nach zeitlich und räumlich getrenntes „primäres“ und „sekundäres Entoderm“ vorhanden. Da in beiden Fällen auch der gleiche umgestaltende Faktor — der reichliche Nahrungsdotter — auftritt, darf man wohl erwarten, dass die Entscheidung bei beiden Gruppen im gleichen Sinne ausfallen wird.

1) Eine Anschauung, welche mit der hier vertretenen übereinstimmt, hat Brauer für die Arachniden geltend gemacht. Er sagt: „Wenn man die Darmbildung der anderen Arachniden vergleicht mit derjenigen des Skorpions, so fällt als wichtigster Unterschied auf, dass die Wandung des Darmes durch Umwachsung des Entoderms gebildet wird, während bei den übrigen die Entodermzellen durch den Dotter sich zerstreuen und erst sehr spät zu einem Epithel sich anordnen. Diese verschiedene Bildungsweise dürfte sehr wahrscheinlich mit der verschiedenen Ernährungsweise der Embryonen ihren Grund haben, indem die einen Eier abgelegt werden und ihre Nahrungsmasse mit enthalten, der Skorpion dagegen im mütterlichen Körper sich entwickelt und ihm hier während der ganzen Entwicklung Nahrung zugeführt wird.“ Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions II. Z. wiss. Zool. Bd. 59, 1895.

2) Schwartze's Befunden an *Lasiocampa* (Z. wissensch. Zool. Bd. 66, 1899) und Toyama's an *Bombyx mori* gegenüber (On the Embryologie of the Silkworm, Bull. of the College of Agricult. Tokyo 1902—1903. Vol. V) habe ich an *Endromis* nachweisen können, dass die Anlagen des Mitteldarmepithels am Grunde der ektodermalen Darmabschnitte nicht vom Ektoderm sondern vom „unteren Blatte“ herstammen. In gleicher Weise wurde schon früher für *Calliphora* die Sachlage durch Escherich (l. c.) richtig gestellt. Danach besteht allerdings große Wahrscheinlichkeit, dass auch bei den übrigen Formen mit „ektodermalem“ Mitteldarm die fraglichen Zellkomplexe falsch gedeutet worden sind.

II. Der Ursprung der Geschlechtszellen.

Schon frühzeitig wurde von Metschnikoff¹⁾ für das Ei von *Cecidomya* behauptet, dass hier die Zellen der Genitalanlage auf eine einzige Zelle zurückzuführen seien, die vor der Ausbildung des Blastoderms deutlich von den übrigen Zellen unterschieden sei. Diese Zelle liege am Hinterende des Eies. Aus ihr entstünden zunächst die (schon von Robin²⁾ entdeckten), „Polzellen“, welche eine Zeit lang dem Blastoderm außen aufliegen. Später gelangten diese Polzellen unter das Blastoderm; sie würden schließlich vom Mesoderm unwachsen und in die Genitalanlage umgewandelt. Die Angaben Metschnikoffs wurden in den meisten Punkten von Balbiani³⁾ und Ritter⁴⁾ für das Ei von *Chironomus*, von Noack⁵⁾ für *Calliphora* bestätigt. Ähnliche Verhältnisse ergaben sich für die Aphiden. Doch ist es keinem Autor nach Metschnikoff wieder geglückt, die Herkunft der Polzellen von einer einzigen, bestimmt differenzierten Zelle nachzuweisen. — Den gegenwärtigen Anschauungen über das Verhalten der Geschlechtszellen zum somatischen Zellmaterial und den neueren Erfahrungen an andern Tiergruppen gegenüber hat die Ansicht, dass auch bei den Insekten die Genitalanlage frühzeitig zur Sonderung kommt, nichts befremdendes. Noch vor wenigen Jahren aber führte das Bestreben, die Geschlechtszellen, wie alle andern Gewebsarten, von einem bestimmten Keimblatt abzuleiten, zu Zweifeln an der Tragweite der genannten Befunde. Dazu kam

1. Dass bei den zuerst untersuchten Objekten parthenogenetische und pädogenetische Fortpflanzungsweise vorlag, die eine beschleunigte Entwicklung der Geschlechtszellen sekundär veranlassen konnte,

2. dass inzwischen eine Anzahl von Befunden an anderen Insekten bekannt wurde, bei denen die Geschlechtszellen erst in den Wandungen der Cölomsäckchen sichtbar wurden.

Entscheidend waren die Untersuchungen von Heymons⁶⁾ an Dermapteren und Orthopteren. Nachdem Heymons zuerst selbst bei *Phyllodromia* einen Ursprung der Geschlechtszellen aus dem Mesoderm des II. bis VII. Abdominalsegmentes angenommen hatte, fand er:

1. Dass bei *Forficula* diese Zellen auf eine Zellgruppe zurückzuführen seien, welche schon vor der Bildung des Mesoderms am

1) Z. wiss. Zool., Bd. 16, 1866.

2) Compt. rend. Tome LIV und Journ. de la physiologie de Brown-Séguard. Tome V, 1862.

3) Compt. rend. Ac. Sc. Paris, Tome 95, 1882 und Revueil Zool. Suisse. Tome II, 1885.

4) Z. wiss. Zool., Bd. 50, 1890.

5) l. c.

6) l. c.

Hinterende der Embryonalanlage unter dem Blastoderm zu unterscheiden war,

2. dass bei den Orthopteren — und zwar bei einander nahe verwandten Formen — die Geschlechtszellen nach der Bildung des Mesoderms bald aus dem Ektoderm, bald aus dem Mesoderm zu stammen schienen; in jedem Falle aber war ihr erstes Auftreten an die Erscheinung einer Einsenkung im Ektoderm, der „Genitalgrube“, gebunden.

Heymons zog aus diesen Befunden den Schluss, dass die Geschlechtszellen höchst wahrscheinlich auch bei den Orthopteren aus keinem bestimmten Keimblatt herzuleiten seien. Es sei nur bei manchen Formen nicht möglich, sie vor der Bildung der Keimblätter histologisch vom Blastoderm zu unterscheiden.

Die neuesten Arbeiten, welche die Geschlechtszellen bei Insekten eingehend behandeln, sind die von Petrunkevitch¹⁾. Der Verfasser gelangt zu dem Resultat, dass im Drohneei die Urgeschlechtszellen vom „Richtungskopulationskern“ (d. h. einem durch Kopulation der Richtungskörper entstandenen Kern) abstammen, „im befruchteten Bienenei dagegen aus Mesodermzellen entstehen, die in die Mesodermröhren von der Bauchseite her einwandern.“ Auch Petrunkevitch nimmt an, dass die Trennung der Geschlechtszellen vom somatischen Material im befruchteten Ei früher eintritt als sie mikroskopisch zu beobachten ist.

Eine Angabe, welche der gleichen Vermutung Raum gibt, ist auch schon über die Geschlechtszellen eines Lepidopteren gemacht worden. Woodworth²⁾ sagt in einer kurzen Mitteilung über die Entwicklung von *Euranessa antiopa*: „The generation organs thus appear to be produced by an infolding of the ectoderm, or possibly of the blastoderm before the ectoderm is produced.“ Er fügt aber hinzu: „But from a portion, which is later to become ectoderm.“ Er leitet also die Geschlechtszellen doch wohl von einem bestimmten Keimblatt ab, und zwar, im Gegensatz zu den anderen Autoren, vom Ektoderm. Toyama³⁾ dagegen gibt an, dass sich bei *Bombyx* die Geschlechtszellen erst im Mesoderm differenzieren und zwar im somatischen Mesoblast. Er will diese Zellen nicht nur in allen Abdominalsegmenten, mit Ausnahme des Analsegments, sondern — in einem Fall — auch im Mesothorax gefunden haben.

Die erste Andeutung einer gesonderten Geschlechtszellenanlage ist bei *Endromis* in einer sehr frühen Entwicklungsperiode bemerkbar. Das Alter des Eies seit der Ablage beträgt etwa 25 Stunden; die Blastodermbildung ist seit 2—4 Stunden beendet; bis zur Bil-

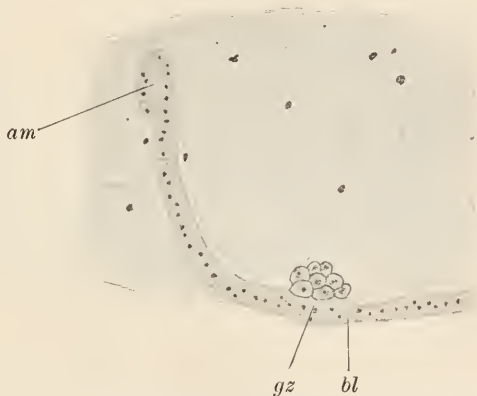
1) Zool. Jahrb., Bd. 14, 1900 und Bd. 17, 1902.

2) In: The butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New-England Cambridge, Mass., 1889. Zitiert nach R. Heymons l. c. 1895.

3) l. c.

dung des Mesoderms vergehen noch 30—40 Stunden. Auf diesem Stadium bemerkt man im hintersten Viertel — aber nicht am Hinterende, wie bei Dermapteren und Orthopteren — der Embryonalanlage einen Bezirk im Blastoderm, wo die Zellen zwei-, stellenweise auch dreischichtig gelagert sind. Die Zellenlage, welche der Oberfläche des Eies zugewendet ist, gleicht dem übrigen Blastoderm, die tiefer gelegenen Zellen sind größer und dotterreicher; ihre Kerne sind ärmer an Chromatin und enthalten einen oder zwei stark färbbare Nucleolen. Es sind das Kennzeichen, wie sie Heymons für die Geschlechtszellen angegeben hat. Doch treten diese Kennzeichen auf dem beschriebenen Stadium noch nicht so deutlich hervor, wie wenige Stunden später. Im gleichen Maße wie nun Geschlechtszellen und Blastodermzellen histologisch immer mehr verschieden werden, tritt eine immer weitergehende Trennung zwischen beiden ein. Die Geschlechtszellen lösen sich innerhalb weniger Stunden vollständig vom Blastoderm und bilden unter ihm einen lockeren Zellhaufen. Die Blastodermzellen geraten während der Loslösung etwas in Unordnung, schließen sich aber über dem Haufen der Geschlechtszellen wieder streng epithelial zusammen (Fig. 6). Eine „Genitalgrube“, die während dieses Vorganges zu erwarten war, habe ich bei *Endromis* nicht gefunden. Dagegen erscheint eine solche bei *Sphinx pinastri* und, weniger deutlich, bei Zygaenen. Bei diesen Formen sind die Geschlechtszellen ebenfalls lange Zeit vor Entstehung des Mesoderms zu erkennen; dieses Verhalten gilt also wohl für alle Lepidopteren. — Das Auftreten einer Genitalgrube im einschichtigen Blastoderm des Lepidoptereiees bestätigt die Ansicht von Heymons, nach der bei den Orthopteren diese Grube ein Zeichen von der Unabhängigkeit der Geschlechtszellen vom Mesoderm ist, obwohl sie dort erst nach der Anlage des Mesoderms erscheint.

Fig. 6.



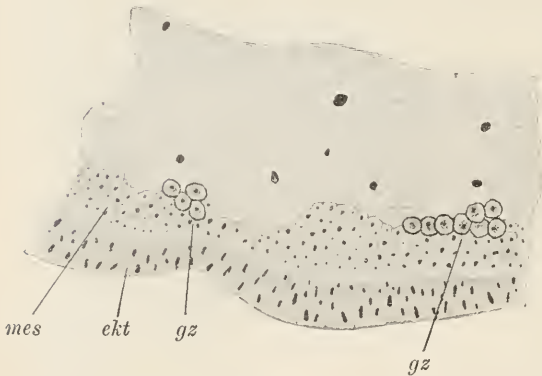
Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Embryo bei Beginn der Dotterfurchung.
am = Amnion. *gz* = Geschlechtszellen.

Ich will hier eine Bildung nicht übergehen, die mit der Genitalgrube auf Schnitten verwechselt werden könnte und die, meines Wissens, noch bei keinem Insekt bemerkt worden ist: Wenn die beiden Enden des Embryo in den Dotter versinken, bildet sich

von jedem Ende aus eine mediane Längsrinne. Diese Rinnen erreichen besonders nach den Enden zu eine bedeutende Tiefe; sie übertreffen darin weit die viel später auftretende „Entomesodermrinne“. Sie verstreichen, wenn der Embryo in den Dotter versunken ist; wenn die Bildung der Entomesodermrinne einsetzt, ist nur am Vorderende noch eine Spur von der vorderen „Versenkungsrinne“ übrig. Die Geschlechtszellen kommen eine Zeit lang an den Grund der hinteren Versenkungsrinne zu liegen. Die beiden Rinnen, die sich kielartig in den Dotter einkeilen, spielen wohl eine wichtige Rolle beim Versinken des Embryo in den Dotter.

Wenige Stunden vor Beginn der Mesodermbildung wird eine Verlagerung der Geschlechtszellen bemerkbar, die meiner Ansicht

Fig. 7.



Sagittalschnitt durch zwei Segmente mit Geschlechtszellen (*gz*).

ekt = Ektoderm. *mes* = Mesoderm.

nach auf aktive Bewegungen der Zellen zurückzuführen ist: Sie verlieren nämlich auf diesem Stadium zeitweilig ihre rundliche Gestalt und spitzen sich nach einer Richtung zu, in der Art amöboider Zellen. Die Verlagerung hängt wohl mit der künftigen Verteilung der Geschlechtszellen auf die Mesodermsegmente zusammen. Sie führt dazu, dass der Haufen der Geschlechtszellen sich auflöst und in mehrere hinter einander gelagerte Zellgruppen zerfällt.

Beim Vordringen des Mesoderms werden diese Zellgruppen zunächst in den Dotter vorgeschoben. Bald aber bildet sich an den Stellen, wo das Mesoderm auf die Geschlechtszellen getroffen ist, eine mediane Vertiefung im Mesoderm, welche sie aufnimmt. Auf dem nun folgenden Stadium hält es bei *Endromis* oft schwer die Geschlechtszellen im Mesoderm zu unterscheiden, da die Mesodermzellen in der ersten Zeit nach ihrer Einwucherung sehr groß und ihnen ähnlich sind. Bei *Zygaena* dagegen, bei der die Geschlechtszellen verhältnismäßig größer sind als bei *Endromis*, sind sie auch auf diesem Stadium deutlich im Mesoderm zu unterscheiden. Bald werden auch bei *Endromis* die Mesodermzellen infolge lebhafter Teilung kleiner und die Geschlechtszellen werden wieder deutlich. Da das Mesoderm bei *Endromis* von Anfang an segmental anschwillt, so läßt sich gleich nach der Einwanderung der Geschlechtszellen

beurteilen, welchen Segmenten sie zugeteilt sind. Es ist dies das IV.—VI. Abdominalsegment. Im Stadium von Fig. 7 liegen die Geschlechtszellen noch in der Mediane der Segmente. Cölome sind hier noch nicht gebildet.

Wenn das Mesoderm in der früher¹⁾ von mir beschriebenen Weise die Mediane verläßt und sich nach den Seiten vorschiebt, folgen ihm die Geschlechtszellen; sie rücken in der Mitte auseinander und der eine Teil von ihnen kommt in die linken, der andere in die rechten Mesodermanhäufungen der Segmente zu liegen, in die sie eingewandert waren. Wenn sich dann in diesen Anhäufungen die Cölome gebildet haben, bleiben die Geschlechtszellen jederseits median von den Cölomen liegen; eine Einlagerung in die visceralen Wandungen der Cölome, wie sie für Orthopteren, Coleopteren und Hymenopteren beschrieben ist, kommt bei *Endromis* nicht zustande. Dem Grade der Entwicklung ihrer Cölomsäckchen nach nehmen also die Lepidopteren unter den Insekten, welche darauf untersucht worden sind, die dritte Stelle ein, zwischen den Hymenopteren und Coleopteren einerseits, bei denen die Cölome mäßig reduziert, und den Musciden andererseits, bei denen sie völlig unterdrückt sind.

Weiter habe ich das Schicksal der Geschlechtszellen noch nicht verfolgt. Ein Zweifel an der Natur der beschriebenen Zellen ist indessen durch ihre Lagebeziehungen auf den zuletzt geschilderten Stadien und durch ihre histologische Beschaffenheit ausgeschlossen.

III. Die Bildung der Embryonalhüllen.

Bei den meisten bisher untersuchten Insektenembryonen entstehen die Embryonalhüllen durch einen Faltungsprozess an der Grenze zwischen der Embryonalanlage und dem Reste des Blastoderms (dem „Serosateil“). Die „Amnionfalten“ wachsen von allen Seiten her über die Ventralfläche der Embryonalanlage hinweg, treffen schließlich zusammen und verschmelzen. Es tritt dann eine Trennung zwischen äußerer und innerer Faltenlage ein; die äußere wird zur Serosa, die innere zum Amnion.

Es sind jedoch aus verschiedenen Insektenordnungen einige Fälle bekannt geworden, in denen das innere Blatt der Faltenbildung (das Amnionblatt) überall oder an einzelnen Stellen im Wachstum zurückbleiben soll (Hymenopteren, Aphiden, *Oecauthus*); dadurch käme eine verfrühte Trennung zwischen Amnion- und Serosablatt zustande.

Die Lepidopteren gelten als ein typischer Fall der zuerst erwähnten regelmäßigen Bildungsweise der Embryonalhüllen, obgleich

1) Z. wiss. Zool. Bd. 76, 1904.

schon Bobretzky¹⁾ die Angabe gemacht hat, dass der Embryo von *Pieris* eine Zeit lang nur von einer zelligen Hülle bedeckt sei. Bobretzky's Abbildung entspricht genau den Verhältnissen, die ich bei *Endromis* und *Zygaena* gefunden habe.

Bei diesen Formen tritt gleich beim Ansatz zur Faltenbildung, dicht am Rande der Embryonalanlage eine Trennung zwischen Amnion- und Serosablatt ein. Die Serosa überwächst schnell die Embryonalanlage, das Amnion folgt langsamer nach. Seine Zellen gleichen anfangs denen der Embryonalanlage und unterscheiden sich deutlich von den Serosazellen. Diese Beobachtung ist schon an mehreren Objekten gemacht worden und hat schon ältere Autoren veranlaßt, das Amnion von der Embryonalanlage herzuleiten und genetisch in Gegensatz zur Serosa zu bringen. Am meisten fallen hier die Ergebnisse ins Gewicht, welche Knower²⁾ an *Entermes* erhalten hat. Bei diesem Objekt, bei dem der Zusammenhang zwischen Amnion und Serosa von normaler Dauer ist, verwandelt sich ein Teil des Blastoderms, der vorher nicht nur histologisch, sondern auch durch seine Lage zum Embryonalbezirk gehörte, durch nachträgliche Lageveränderung (Umschlag) in das Amnion. Es ist daher zu vermuten, dass die histologische Übereinstimmung zwischen Serosablatt und außerembryonalem Blastoderm einerseits, und Amnion und Embryonalanlage andererseits auch bei den Lepidopteren einem ursprünglichen genetischen Unterschied entspricht, nicht einem Unterschied, der erst durch die beschleunigte Trennung der beiden Blätter erworben wurde.

In der frühzeitigen Trennung selbst ist dagegen mit Wahrscheinlichkeit eine Neuerwerbung zu erblicken, die mit dem Ursprung der Embryonalhüllen nicht zusammenhängt. Bei *Lepisma*, dem primitivsten Insekt mit immenser Embryonalanlage und mit Embryonalhüllen, ist typische Faltenbildung und lange dauernder Zusammenhang zwischen Amnion und Serosafalte festgestellt worden. Am meisten Wahrscheinlichkeit hat daher wohl die Annahme, dass bei manchen immensen Embryonen der besonders kompakte Dotter während des Versinkens der Embryonalanlage einen so starken Gegendruck ausübt, dass die Randpartien des Embryo mit der Anlage des Amnion vom übrigen Blastoderm losgetrennt werden; so findet der eingeengte Dotter einen Ausweg nach der Ventralseite des Embryo und der Embryo kann inners werden. Bei dieser Annahme erscheint es nur natürlich, daß der Dotter gerade an jener Stelle durchbricht, wo Epithelien von verschiedener Beschaffenheit und Herkunft aneinander grenzen und wo die beginnende Faltenbildung die Zellen dehnt und sie weniger widerstandsfähig macht.

1) Z. wiss. Zool. I. c.

2) Knower, I. c.

Bei *Zygaena* bleibt die Ähnlichkeit zwischen den Zellen der Embryonalanlage und denen des Amnion länger erhalten als bei *Endromis*. Bei letzterem Objekte werden die Amnionzellen bald groß und blasig (vgl. Fig. 6 *am*); sie sind dann perlschnurartige aneinander gereiht. Später dehnen sie sich stark in die Länge und nehmen ihre definitive spindelförmige Gestalt an. Das Amnion schließt sich vollkommen über der Ventralseite des Embryo.

Da nach diesen Befunden über die Amnionbildung aus drei Familien der Makrolepidopteren das gleiche Resultat vorliegt, darf man annehmen, dass die beschriebene Bildungsweise in dieser Gruppe allgemein verbreitet ist.

Untersuchungen über die Ursachen der Unfruchtbarkeit von Zebroïden (Hybriden von Pferden und Zebra).

Von E. Iwanoff.

Die Unfruchtbarkeit der männlichen Hybriden von Pferd und Esel ist und wird auch noch jetzt als eine zweifellose Tatsache anerkannt (Ewart DLXXXIX). Er schreibt jedoch: I had some hope that this hybrid would be fertile, for in its breeding it agreed with a hybrid (referred to by Darwin and others) which is said to have had offspring when mated with a pony. In the Gleanings from the Knowsley Menagerie there is a figure (lux 2) of this triple hybrid and at p. 73 it is described as follows: „the offspring of a mule (the produce of a male ass and zebra) with a bay mare pony. Iron grey with a short narrow cross-band on withers; very faint indications of stripes on the sides, and more distinct dark stripes on outside of the hocks and knees; tail bushy from the base like a horse, head heary, mane brown and grey. This animal used to draw a small cart. It stands eight hands high. Darwin, writing in the seventies, says of this cross „Many years ago I saw in the Zoological Gardens a curious triple hybrid from a bay mare by a hybrid from a male ass and a female zebra“. Was nun die Fruchtbarkeit dieses männlichen Maultiers anbetrifft, so erwähnt Ewart nichts zugunsten der Richtigkeit dieser Tatsache und bezieht sich nur auf die Autorität und die Vorsicht von Darwin. Hinsichtlich der weiblichen Maulesel und Maultiere sind Hinweise vorhanden, dass dieselben durch Kreuzung mit einem Hengst oder Esel Nachkommenschaft geben können. Sowohl in dem ersten als auch in dem zweiten Fall lässt jedoch die Beobachtungsweise sowie die Richtigkeit der mitgeteilten Tatsachen vieles zu wünschen übrig (I—LXXXVII). Hinsichtlich der Fortpflanzungsorgane der Maultiere und Maulesel sind nur die Beobachtungen einiger Physiologen bekannt, laut welchen die Spermatozoiden bei

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Schwangart F.

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. 777-789](#)