

Zur embryonalen Entwicklung der Musciden.

Von **A. Kowalevsky**,

Professor in Odessa.

Seit den klassischen Untersuchungen von Weismann¹⁾ über die Entwicklung der Musciden sind über diesen Gegenstand keine eingehenden Studien publiziert worden. Ich kenne nur eine Angabe von Graber²⁾, welcher die Sache aber nur nebenbei berührt. — Schon vor vielen Jahren stellte ich Untersuchungen an über die ersten Vorgänge im *Musca*-Ei und habe schon im Jahre 1873 die Teilung des Kernes in zwei, vier und mehrere Kerne beobachtet. Diese Präparate wurden auch damals meinen Zuhörern und Freunden demonstriert; jetzt, während meiner Forschungen über das Wesen der Metamorphose, ging ich auch an die Untersuchung der embryonalen Entwicklung, und die hier vorgelegten Resultate waren schon im Laufe des Jahres 1884 gewonnen.

Ungefähr eine Stunde, nachdem das Ei gelegt ist, beobachtet man die Teilung des Kernes in zwei, wobei die beiden neugebildeten Kerne noch ziemlich nahe am vordern zugespitzten Ende des Eies liegen. Bei den weiteren Teilungen rücken die Kerne immer mehr nach der Mitte des Eies, und wenn man dann ungefähr 8 Kerne zählt, so liegen dieselben ganz nahe um das Zentrum des Eies herum. Jeder Kern besitzt ein kleines Kernkörperchen und ist von außen von einem breiten Hofe reinen dotterfreien Protoplasmas umgeben. Wenn die Zahl dieser Kerne oder, genauer gesprochen, Zellen bedeutend gewachsen ist, begeben sich dieselben an die Peripherie des Eies, auf welcher während dieser Zeit eine ziemlich dicke Schicht der Keimhautblasten sich gebildet hat. Dieselbe entsteht, wie es Weismann besprochen hat, anfangs am vordern, später am hintern Pol des Eies, um später von beiden Polen auf die gesamte Dotterfläche sich auszubreiten. Die nach außen sich richtenden Zellen erreichen zuerst die Peripherie des Eies am hintern Pol; hier treten dieselben in die Keimhautblastenschicht, durchsetzen dieselbe und treten in den freien Raum hervor, welcher zwischen dem Ei und der Dotterhaut zu der Zeit besteht; ob zu diesen austretenden Zellen ein Teil der Keimhautblasten sich gesellt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen.

Nach der Bildung der Polzellen erreichen die andern im Innern des Dotters gelegenen Zellen auch die Peripherie des Eies, wobei dieselben anfangs am vordern Pol und später auf der gesamten Oberfläche des Eies hervortreten. Untersucht man diesen Vorgang an Längsschnitten, so sieht man, dass die Zellen, bevor sie die Keim-

1) Die Entwicklung der Dipteren im Ei und die Entwicklung von *Musca vomitoria* im Ei Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, 1863, S. 159.

2) Die Insekten. München, 1879.

hautblasten erreichen, den Typus sehr deutlicher kolbenförmiger Zellen haben, welche mit dem breiten abgerundeten Ende nach der Peripherie und mit dem ausgezogenen zugespitzten Ende nach innen gerichtet sind. Während dieser Wanderung geht ein reger Teilungsprozess vor, wobei man solche kolbenförmige Zellen in verschiedenen Stadien der Teilung sieht. Wenn dieselben die Keimhautblasten erreicht haben, verschmilzt das den Zellkörper bildende Plasma mit dem der Substanz bzw. auch dem Plasma der Keimhautblasten. Es entstehen in dieser Weise die Blastodermzellen, deren Plasma von zwei verschiedenen Teilen des Eies stammt. Ein Teil im Innern des Dottersammelt sich um die Kerne, ein anderer Teil wird aus Keimhautblasten genommen. Ein Teil der Kerne mit Plasma bleibt im Dotter zurück und bildet die so oft erwähnten Dotterzellen. Nachdem die Keimhaut angelegt ist, wachsen ihre Zellen in die Länge durch die Bildung der innern Keimhautblastenschicht, wie es schon genau von Weismann beschrieben ist. — Damit ist die Keimhaut fertig, und es beginnt die Bildung der Rinne.

Die Rinne bildet sich anfangs auf der Bauchseite des Eies, von seinem vordern Pol aus, zieht sich bis zum hintern Pol, überschreitet denselben, um noch auf ein Drittel der Rückenfläche sich fortzusetzen. Wo die Längsrinne sich früher gebildet hat, da beginnt sie sich auch früher zu schließen; die Schließung geht also vom vordersten Ende nach hinten zu, bzw. auch auf die Rückenseite. Die geschlossene Rinne bildet bekanntlich bei den meisten Insekten die Anlage des untern Blattes, aus welchem Meso- und Entoderm entstehen.

Mit der Schließung der Rinne ist auch die Bildung der Embryonalhüllen verbunden, welche in Form von zwei Falten, wie auch bei den andern Insekten, entstehen. Nur in einer Beziehung machen diese Embryonalhüllen der Musciden einen Unterschied von denen der andern Insekten, dass dieselben nur einen kleinen Teil des Keimstreifens bedecken, und namentlich nur denjenigen, welcher auf der Rückenseite liegt; der Teil des Keimstreifens, welcher auf der Bauchseite des Eies liegt, ist nie von Embryonalhüllen überzogen. Schon Graber¹⁾ hat dies richtig gesehen und in der Fig. 118 seines Werkes „Die Insekten“ auch abgebildet, aber er hat die Sache nicht eingehender gewürdigt.

Beim Zusammenziehen des Keimstreifens auf die Bauchseite, in den späteren Stadien der Entwicklung, wird diese Embryonalhüllenfalte ausgezogen, und die äußere Lamelle wird unmittelbar zur Haut der Rückenseite. Die Embryonalhüllen der Musciden sind also sehr wenig ausgebildet, sie bedecken nur einen kleinen Teil des Keimstreifens bzw. des Embryos, und gehen unmittelbar in die Haut der Larve über.

1) Graber, Die Insekten. Zweiter Teil, S. 403, Fig. 118. München 1879.

Abgesehen von den Embryonalhüllen besteht also der Keimstreifen in der 5.—6. Stunde der Entwicklung aus zwei Embryonalblättern: nämlich dem äußern, dem Ektoderm — und dem innern, dem Meso-Entoderm, welches letztere aus den Zellen der zusammengefallenen Wände der geschlossenen Rinne sich gebildet hat. — Im Innern, im Dotter, sind noch mehrere Kerne eingelagert, welche auch öfters den Dotter in gewisse Zellenterritorien teilen; diese Zellen aber, welche mancherseits für das Entoderm angesehen werden, haben mit diesem nichts zu schaffen, wie wir später sehen werden.

Die erste Erscheinung nach der Schließung der Rinne und deren Zerfall in eine gemeinschaftliche Anlage des Ento-Mesoderms ist die Spaltung dieser beiden Blätter. Diese Spaltung oder Teilung geht in folgender Weise vor sich. Am Kopfteil des Keimstreifens, nicht weit vom vordern Ende des Körpers, bildet sich eine Einstülpung des Ektoderms, welche die Anlage des Vorderdarms darstellt. Diese Einstülpung, soweit dieselbe nach innen wächst, verdrängt den vordern Teil des innern Blattes, welcher aufgehoben wird und in Form eines Uhrglases in den vordern Teil des Dotters eindringt. Dieser uhrglasförmige Teil des untern Blattes (Ento-Mesoderms), indem er von dem sich einsenkenden Vorderdarm aufgehoben wird, teilt sich vom primitiven untern Blatte und stellt jetzt eine selbständige Anlage, nämlich die vordere Hälfte des Entoderms dar. Ein ganz ähnlicher Vorgang vollzieht sich auch auf dem hintern Ende des Keimstreifens. Dort nämlich senkt sich auch der Hinterdarm ein und drängt einen Teil des primitiven untern Blattes vor. Diese vorgedrückte Partie teilt sich beim weitem Vordringen auch vom primitiven untern Blatte ab und bildet die hintere Anlage des Entoderms. — Das Entoderm besteht also zu dieser Zeit aus zwei uhrglasförmigen Anlagen, eine am vordern, die andere am hintern Ende des Keimstreifens. Mit ihren ausgewölbten Teilen sind diese Anlagen nach den respektiven Enden des Keimstreifens gerichtet und mit deren Rändern gegen einander. Von vorn und hinten umgeben dieselben den Dotter und wachsen gegenseitig einander zu, bis sie einander begegnen, verschmelzen und den Dotter vollständig einschließen. — Das gegenseitige Wachstum der uhrglasförmigen Anlagen des Entoderms geschieht aber nicht ganz gleichmäßig auf den Rändern der Anlage, sondern wie von vorn so auch von hinten treten von jeder Anlage zwei Auswüchse hervor, welche, dem Rande des Kernstreifens folgend, schneller wachsen und sich früher begegnen als die andern Teile des Entoderms¹⁾. — Die in den Dotter eingeschlossenen Zellen bleiben in

1) Diese Zellenstränge sind von mir in meinen Studien über *Hydrophilus* als erste Anlage des Entoderms beschrieben worden. Alle neueren Forscher haben dieselben gesehen, leiteten sie aber von den Dotterzellen ab (Hertwig, Cöломtheorie, Taf. II, Fig. 4 u. 5 En).

demselben liegen und dienen wahrscheinlich dazu, den Dotter aufzulösen und zu verflüssigen. Auch nachdem der Dotter ganz von dem Entoderm umgeben ist, findet man noch die Dotterzellen darin liegen und selbst zu größeren Gruppen sich zusammendrängen. — Bei dieser Umwachsung des Dotters durch das Entoderm ist noch ein Punkt zu beachten, dass nämlich die Einstülpung des Vorder- und Hinterdarms nicht unmittelbar an den Eipolen vorgeht, sondern in gewisser Entfernung von denselben, so dass also der eingestülpte Teil des primitiven untern Blattes nicht den äußersten vordern und den äußersten hintern Teil des Dotters umschließt, sondern in den Dotter sich einsenkt und eine Partie desselben (äußerster vorderer und äußerster hinterer Teil des Dotters) von der zentralen Masse des Dotters trennt. — Dieser, wenn auch kleine Teil des Dotters, wird also nicht von dem Entoderm umschlossen, und kommt demnach zwischen Darm und Körperwand zu liegen. Diese kleinen Partien des Dotters werden von den hineinwachsenden Zellen des Mesoderms dicht durchsetzt und verschmelzen vollständig mit den Mesodermzellen.

Der ganze übrige Teil des primitiven untern Blattes bzw. sein ganzer mittlerer Teil liefert das Mesoderm. Dieses zerfällt dabei in zwei Teile: erstens in zwei Stränge von Zellen, welche längs der wachsenden Ausläufer des Entoderms liegen und das Darmmuskelblatt liefern; der übrige bei weitem umfangreichere Teil des Mesoderms zweitens liefert alle andern vom Mesoderm stammenden Gebilde des Körpers.

Wenn wir jetzt versuchen, diese Bildung des Ento- und Mesoderms bei den Musciden mit der Bildung dieser Blätter bei andern Tieren zu vergleichen, so sehen wir erstens, dass hier auch eine Art sehr in die Länge ausgezogener Gastrula entsteht, und dass aus dem eingestülpten Teil das Ento- und Mesoderm sich bildet. Also in diesen allgemeinen Zügen finden wir eine Uebereinstimmung. Es scheint mir aber, dass die Parallele noch weiter gezogen werden kann. Namentlich wenn wir der Bildung des Ento-Mesoderms bei *Sagitta* uns erinnern, so finden wir bei derselben, dass der eingestülpte Teil des Blastoderms in drei parallele Säcke zerfällt, von denen der mittlere das Entoderm liefert, die seitlichen aber das Mesoderm. Bei den Musciden entsteht auch eine solche Einstülpung wie bei *Sagitta*, und auch der mittlere Teil — allerdings nur an beiden Enden vorhanden — liefert das Entoderm, die seitlichen Teile liefern das Mesoderm: also ähnlich dem, was wir bei der *Sagitta* beobachten. — Um die Aehnlichkeit weiter zu führen, kann vorausgesetzt werden, dass bei der so in die Länge gezogenen Gastrula der Insekten der mittlere, das Entoderm liefernde Sack so ausgezogen ist, dass er in der Mitte ganz verschwindet und nur an seinem vordern und hintern Ende bestehen bleibt. Bei dieser Auffassung wird es von selbst schon folgen, dass die sich schließende Rinne fast auf ihrer ganzen Länge nur das Mesoderm liefert.

Jetzt bleibt noch die Frage übrig: wie verhalten sich die Flächen der Gastrula zu den Flächen des sich bildenden Entoderms. Bei der *Sagitta* wird die äußere Oberfläche der Blastula nach der Einstülpung zur innern Oberfläche des Darmkanals, d. h. die Seiten der Zellen, welche bei der Blastula nach außen gerichtet waren, werden im Darmkanal nach seinem Lumen gerichtet. Bei den Insekten kann dasselbe auch vorausgesetzt werden. Wenn wir uns die eingestülpte Rinne vorstellen, so sind deren Oberflächen ganz ähnlich gelagert wie bei der Gastrula; wenn wir weiter die Bildung der beiden Entodermanlagen dem mittlern Sacke der *Sagitta* vergleichen, so bleibt die Lagerung der Zellenflächen noch ganz dieselbe. Wenn wir dann voraussetzen, dass der mittlere Sack durch die weite Ausbreitung und durch das Eindringen der Masse des Dotters gewissermaßen in seinen vordern und hintern Teil zersprengt ist, so kommt der Dotter ins Innere des hypothetischen Sackes, und die Zellen, die den Dotter bedecken, werden zu dem Dotter in derselben Beziehung stehen, wie bei der *Sagitta* zu der eingestülpten Fläche. — Dass das auch wahrscheinlich so ist, beweist die Bildung der Gastrula bei dem Flusskrebse und bei andern Dekapoden. Es entsteht bei denselben, wenn wir die Untersuchungen von Bobretsky ¹⁾ zugrunde legen, eine wahre Archigastrula; durch die Entodermzellen dieser Gastrula wird der Dotter gewissermaßen filtriert und kommt von außen, also aus dem Blastocöl, in das Lumen des Darmkanales. — Bei den Insekten entsteht anstatt dieses Filtrierens bezw. Absorbierens und der darauffolgenden Ausscheidung des Dotters ein breiter Riss oder Zersprengung des mittlern Sackes, und der Dotter kommt in dieselbe Lage und Beziehung zu den eingestülpten Zellen wie bei den Dekapoden. — Man kann sich dabei allerdings verschiedene Möglichkeiten denken; ohne den Riss des mittlern Sackes kann ein einfaches Absorbieren des Dotters von den Zellen angenommen werden; das Wesentliche ist, dass die Bildung des Entoderms der Insekten auf dieselbe Art vorgeht wie bei den höheren Crustaceen bezw. Dekapoden und also auf eine einfache Gastrulabildung zurückgeführt werden kann.

Auch von andern Seiten besitzen wir Angaben, dass das Entoderm von einer Gruppe von Zellen abstammt, welche gar nichts mit den Dotterzellen zu schaffen haben. Hatschek ²⁾ in seinen Beiträgen zur Entwicklung der Lepidopteren, Seite 7, sagt folgendes: „Der Keimstreifen ist aus drei Keimblättern zusammengesetzt, von denen das Entoderm, als eine Zellmasse von ganz geringer Ausdehnung, auf den vordersten Teil des Keimstreifens beschränkt ist“. Seine

1) Zur Entwicklung des Flusskrebse (Russisch), in den Schriften der Naturforscher-Gesellschaft zu Kieff 1872.

2) Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Inauguraldissertation. Naumburg 1877.

Abbildung Fig. 4 Taf. 1 erläutert das eben Gesagte. — Meine Angaben differieren nur insoweit von denen Hatschek's, dass ich zwei Entodermplatten finde, die vordere und die hintere, und deren Abstammung von den vorderen und hinteren Enden der geschlossenen Rinne ableite.

Die Brüder Hertwig¹⁾ in ihrer „Cöломtheorie“ versuchen auch die Vorgänge der Insektenentwicklung auf die Entwicklung der *Sagitta* zurückzuführen, machen aber dabei einen großen Fehler, indem sie die Dotterzellen mit den Entodermzellen identifizieren, die Rinne, also die Gastrula-Einstülpung, als aus einer solider Zellenplatte bestehend annehmen. „Die Gastrula-Einstülpung ist nämlich solid“ sagen die Brüder Hertwig (S. 70). Diese Angabe ist aber für viele Insekten ganz unrichtig; beim *Hydrophilus*, den meisten Käfern, der Fliege führt die Einstülpung zur Bildung eines regelmäßigen und ganz geschlossenen Rohres, welches seine selbständigen Wandungen hat, ganz unabhängig von den Dotterzellen.

Die Entwicklung des Kopfganglions hat in der Beziehung ein gewisses Interesse, dass hier zwei Einstülpungen des verdickten Ektoderms entstehen, welche die beiden Hälften des Kopfganglions liefern. Diese Beobachtung wurde auch von Hatschek in seinem oben zitierten Werke gemacht, und ganz unrichtig von andern Forschern gelehrt.

Der Entstehung der Imaginalscheiben widmete ich auch meine Aufmerksamkeit, konnte aber die Sache nicht ganz aufklären. Ich gelangte indess zu dem Resultate, dass dieselben nicht aus der Zellwand der Tracheen entstehen, sondern dass die schon gebildeten jungen Imaginalscheibchen mit den Tracheen und Nerven verschmelzen.

Ueber die Natur der normalen Atemreize und den Ort ihrer Wirkung.

Von N. Zuntz und J. Geppert.

Man betrachtet heute allgemein den Gasgehalt des arteriellen Blutes als den Regulator der Atembewegungen, und es bestehen nur noch insofern Kontroversen, als die einen Autoren dem wechselnden Sauerstoffgehalt, die andern den Schwankungen der Kohlensäure den größern Einfluss zuschreiben. Auch darüber herrscht kaum ein Zweifel, dass die Blutgase die nervösen Zentralapparate der Atmung direkt erregen. Ein einfacher Versuch zeigt, dass diese Erklärung nicht genügt. Wenn man einem auf Ziehen dressierten Hunde unter Ausschluss jeglicher sensibler Erregung arterielles Blut, das eine Mal

1) Osc. und Rich. Hertwig, Die Cöломtheorie, S. 70.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1886-1887

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Kowalevsky A.

Artikel/Article: [Zur embryonalen Entwicklung der Musciden 49-54](#)