

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren.

Von

Berthold Hatschek.

Hierzu Tafel VII—IX.

Vorliegende Untersuchung wurde im Herbst 1875 ausgeführt. Meine Angaben beziehen sich auf *Bombyx chrysothoea*, deren Eier durch Zerlegung in Schnittrihen untersucht wurden. Durch den eintretenden Mangel an Untersuchungsmaterial war ich verhindert, die Arbeit zum gewünschten Abschlusse zu bringen. Ich habe mich trotzdem zur Veröffentlichung meiner Resultate entschlossen, da mir dieselben einerseits nicht ohne Wichtigkeit zu sein scheinen, und ich auch andererseits eine Fortsetzung gerade dieser Untersuchung nicht mit Bestimmtheit voraussehen kann.

Wenn in unserer biologischen Wissenschaft die unabwiesliche Nothwendigkeit theoretischer Betrachtungen immer dringender sich geltend macht, so ist es umsomehr geboten, nicht nur während der Untersuchung selbst den wechselseitigen Einfluss von Beobachtung und Reflexion in den Grenzen zu halten, welche je nach der individuellen Begabung des Forschers, der Untersuchungsmethode und selbst dem Gegenstande der Forschung verschieden zu ziehen sind, sondern auch in der schriftlichen Mittheilung die Beobachtung, welche dem Ideale der Objectivität möglichst nahe kommen möge, zu trennen von den theoretischen Betrachtungen, die doch immer nur den Ausdruck des wandelbaren Standpunktes unserer Wissenschaft bilden. Ich habe mich bemüht, nach dem Vorbilde unseres verehrten Karl Ernst von Baer, Beobachtung und Reflexion in den zwei einander gegenübergestellten Abschnitten dieser Schrift, nicht nur dem Titel, sondern auch dem Wesen nach, auseinanderzuhalten.

I. Descriptiver Theil.

Die ersten Entwicklungsvorgänge im Insecteneie sind durch die bahnbrechenden Untersuchungen von Kowalevski¹⁾ in ihren wichtigsten Punkten bekannt geworden. Die Bildung des Blastoderms, der zwei primären Keimblätter und der Embryonalhüllen sind mit der beweisenden Klarheit der Querschnittmethode dargelegt worden, und unsere Kenntnisse hierüber weit über das Niveau der früheren phantasievollen Unklarheit erhoben. In Betreff der weiteren Entwicklungsstadien liessen aber auch die Untersuchungen Kowalevski's noch eine grosse Zahl von Fragen der späteren Forschung offen; und wenn ich auch, wie ich glaube, im Stande war, in vorliegender Untersuchung manchen Irrthum Kowalevski's zu widerlegen, so ist doch durch eine Reihe neuer Thatsachen die Anzahl der Fragestellungen — nicht nur in Betreff der Insectenentwicklung, sondern auch derjenigen der Crustaceen und Anneliden — nur noch vermehrt worden.

Die Entstehung der zwei primären Keimblätter ist von Kowalevski genau erforscht worden. In einem Embryo, an dessen Keimstreifen die Segmentirung eingetreten ist und die Extremitätenbildung begonnen hat, habe ich die drei secundären Keimblätter gefunden; ihre Entstehung aus den primären Keimblättern habe ich nicht beobachtet.

Die Untersuchung wurde von mir an sehr dürftigem Materiale ausgeführt. Nachdem ich an verschiedenen Insecteneiern versucht hatte, die Schnittmethode in Anwendung zu bringen, gelang es mir endlich, an Eiern von *Bombyx chrysaurea* befriedigende Resultate zu erzielen.

Die Eier wurden nach dem Vorgange Bobretzky's in Wasser etwas erwärmt, sodann einige Tage in Chromsäurelösung und schliesslich in Alcohol gehärtet. Dann wurde die Eischale entfernt, der Embryo in einer Mischung von Wachs und Oel eingeschmolzen, in eine continuirliche Reihe dünner Schnitte zerlegt;

¹⁾ Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de S. Pétersbourg, VII. Série. Tome XVI, Nr. 12, 1871.

die Schnitte wurden auf dem Objectträger einer Karminfärbung unterzogen und schliesslich in Damarlack aufbewahrt.

Als ich mit dieser Methode meine Untersuchung über die Entwicklung der Lepidopteren weiter ausdehnen wollte, konnte ich, der vorgeschrittenen Jahreszeit wegen, kein passendes Untersuchungsmaterial mehr erlangen.

Die ganze Arbeit trägt deshalb den Charakter eines Bruchstückes. Doch hoffe ich, dass aus dem Nachfolgenden ersichtlich werden wird, dass eine genauere Untersuchung einzelner weniger Stadien uns einen besseren Einblick in viele Fragen verschaffen kann, als die oberflächliche Untersuchung ganzer Reihen.

Ich will sogleich zur Beschreibung der untersuchten Stadien übergehen.

Stadium A.

Das jüngste von mir genauer untersuchte Stadium zeigt einen bereits segmentirten Keimstreifen, an dem eben Anlagen der Extremitäten auftreten. Ich muss dieses Stadium mit demjenigen identificiren, welches Kowalevski vom *Hydrophilus* auf Taf. VIII, Fig. 9 abgebildet hat, da es mit demselben in Bezug auf den äusseren Bau nahezu übereinstimmt, abgesehen von der verschiedenen Lagerung des Embryo im Eie.¹⁾

Der Keimstreifen ist aus drei Keimblättern zusammengesetzt, von denen das Entoderm, als eine Zellmasse von ganz geringer Ausdehnung, auf den vordersten Theil des Keimstreifens beschränkt ist.

Die einzelnen Segmente, mit Ausnahme des ersten und letzten, stimmen im Typus ihres Baues mit einander überein. Diejenigen Segmente, welche Extremitäten tragen, zeigen schon die erste Anlage derselben als Ausstülpungen der Leibeswand.

Wir wollen den Bau eines Leibessegmentes durch Anschauung der Querschnitte desselben kennen lernen.

Fig. 5, Taf. VII. stellt einen Querschnitt aus der Gegend des späteren Thorax dar, welcher zwischen zwei Extremitätenanlagen geführt ist. Wir erkennen an demselben zwei deutlich gesonderte Keimblätter, Ektoderm und Mesoderm. Das Entoderm ist, wie

¹⁾ In Bezug auf die Lagerungsverhältnisse des Embryo im Eie verweise ich auf die Darstellung Kowalevski's, die ich durchaus bestätigen kann. (K., l. c., p. 53.)

schon erwähnt wurde, auf den vordersten Theil des Embryo beschränkt.

Das Ektoderm besteht in den seitlichen Theilen des Keimstreifens aus epithelartig angeordneten Cylinderzellen, die sich direct in die platten Zellen der Embryonalhüllen fortsetzen.

In dem mittleren Theile des Keimstreifens zeigt das Ektoderm mehrfache Differenzirungen, die an und für sich geringfügig, erst bei Berücksichtigung der weiteren Entwicklungsstadien sich bedeutungsvoll erweisen, da sie die Bildung des Centralnervensystems einleiten. In der Medianlinie befindet sich eine seichte Furche, die zu beiden Seiten von niedrigen Wülsten begrenzt wird (Fig. 5 und 6). Ich werde diese Furche *Primitivfurche*, die Wülste *Primitivwülste* benennen. In den *Primitivwülsten* sondert sich das Ektoderm, welches sonst überall einschichtig ist, in zwei Zellenlagen, eine oberflächliche und eine tiefe, welche letztere in den *Primitivwülsten* zwei Zellstränge bildet, die wir als *Seitenstränge* bezeichnen werden.

Die *Seitenstränge* zeigen segmentweise Anschwellungen, wie aus der Vergleichung von Fig. 5 und 6, welche Schnitte aus verschiedenen Theilen desselben Segmentes darstellen, erhellt.

Das Mesoderm nimmt in Fig. 5 nur die seitlichen Theile des Keimstreifens ein und lässt die Mittellinie frei. Es zerfällt jederseits in zwei von einander zu unterscheidende Theile, einen medialen, der aus platten, unterhalb des Ektoderm ausgebreiteten Zellen besteht, und einem lateralen, dessen hohe Cylinderzellen epithelartig eine spaltförmige Höhle (h) umgeben.

Nicht alle Schnitte aber, die durch ein Segment des Embryo geführt werden, zeigen dieselben Verhältnisse; denn zwischen je zwei Körpersegmenten erhält man (bei continuirlicher Schnittreihe) mindestens einen Querschnitt, wo das mittlere Keimblatt eine zusammenhängende Lage von platten Zellen darstellt, die auch die Mittellinie bedecken und bis in die seitlichen Theile des Keimstreifens reichen (Fig. 7). Daraus ergibt sich, dass die Höhle h segmentweise auftritt — zwischen je zwei Segmenten unterbrochen ist.

Die Extremitätenanlagen erweisen sich als taschenförmige Aussackungen des Keimstreifens, die durch eine von hinten und aussen eindringende Falte von demselben abgegliedert werden, wie bei Betrachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte, Fig. 7, 8, 9, ersichtlich wird. An der Bildung derselben nehmen sowohl das Ektoderm als das Mesoderm Theil, und zwar von letzterem der

mediale einschichtige Theil, welcher sich auch als einschichtige Zelllage in die Extremitäten fortsetzt (Fig. 8). Die Extremität stellt eine aus zwei Keimblättern bestehende Röhre dar, deren Lumen mit dem Dotterraum in unmittelbarer Communication steht.

Ganz wie die übrigen Extremitäten verhält sich auch die Antenne (Fig. 2, 3, 4) in Bezug auf die Keimblätter und den Zusammenhang ihres Lumens mit dem Dotterraume, ebenso aber auch die paarig angelegte Oberlippe (Vorderkopf), von der jedoch in diesem Stadium nur erst die frühesten Spuren zu erkennen sind (Fig. 1, Ob.). — Das erste Körpersegment, oder Kopfsegment im engeren Sinne, übertrifft die anderen Segmente an Grösse um ein Bedeutendes und zeigt auch einen viel complicirteren Bau. Wir können an demselben einen medialen Theil unterscheiden, dem die Anlage der Oberlippe, der Antennen des Oesophagus und der Seitenstränge angehört — und die seitlichen Theile oder Kopflappen, welche den grössten Theil des Gehirns zu liefern bestimmt sind. — Fig. 4 stellt einen Schnitt aus dem hintersten Theile des ersten Segmentes dar. Dieser Schnitt ist von besonderer Wichtigkeit, da uns derselbe sämtliche drei Keimblätter zeigt. Rechterseits hat der Schnitt die Grenze des ersten und zweiten Segmentes getroffen; Kopflappen und Antenne sind hier nur angeschnitten, und wir erkennen den Uebergang des breiten ersten Segmentes in das viel schmalere darauffolgende. Man sieht in der Mittellinie als directe Fortsetzung der Primitivfurche die Oesophaguseinstülpung, die, hier noch eine seichte Rinne, sich nach vorne zu bedeutend vertieft (Fig. 2, vergl. Längsschnitt Fig. 10).

Zu beiden Seiten des Oesophagus finden wir die Fortsetzung der Primitivwülste (W, Fig. 2, 3, 4), weiter nach aussen die Antennen (Fig. 2, 3, 4), und endlich die Seitentheile des Kopfsegmentes bildend, die Kopflappen. — Fig. 1, ein Schnitt aus der Gegend vor der Oesophaguseinstülpung, zeigt eine mediane Furche, zu beiden Seiten derselben die erste Anlage der Oberlippe (Ob.) und noch weiter nach aussen die Primitivwülste (W.), hier wenig deutlich abgegrenzt.

Weiter nach vorne gehen die Primitivwülste ohne deutliche Grenze in die seitlich gelegenen Kopflappen über.

Das Mesoderm zeigt in dem Kopfsegmente mannigfache Abweichungen von dem Verhalten in anderen Segmenten. Es ist auf den medialen Theil des Kopfsegmentes beschränkt und fehlt in den Kopflappen. Jenen charakteristischen, eine Höhle ein-

schliessenden Lateraltheil des Mesoderms, den wir in den anderen Segmenten gefunden haben, vermissen wir hier gänzlich. Auf Fig. 3 sehen wir eine auffallende Mesodermanhäufung, die bestimmt ist, die Oesophagusmuskulatur zu liefern.

Am hinteren Ende des Embryo geht der Keimstreifen vermittelt einer Faltenbildung in die Embryonalhüllen über. Von dem später hier auftretenden Hinterdarm ist jetzt noch nichts zu bemerken.

Das hintere Ende des Keimstreifens ist überdies in zwei seitliche Fortsätze ausgezogen¹⁾, die weiterhin Erwähnung finden werden.

Stadium B.

Ich will nun zur Beschreibung der wichtigsten stattgehabten Veränderungen im nächsten von mir untersuchten Stadium übergehen.

Die Seitenstränge haben bedeutend an Dicke zugenommen und sich vom übrigen Ektoderm losgelöst (Fig. 11 und 12); die Primitivfurchung hat sich so sehr vertieft, dass ihre Wandungen jetzt einen faltenförmig eingestülpten Strang mit spaltförmigem Lumen darstellen, welcher zwischen den beiden Seitensträngen gelegen ist (M, Fig. 11 und 12). Wir wollen ihn als Mittelstrang bezeichnen. — Die Seitenstränge sowohl, als auch der Mittelstrang repräsentiren die erste Anlage des Centralnervensystems. Das Nervensystem lässt auf diesem Stadium noch nicht die charakteristische Gliederung der Bauchganglienreihe erkennen. Es wird repräsentirt durch einen continuirlich alle Segmente durchsetzenden Bauchstrang, der sich vergleichen lässt einem in Einstülpung begriffenen Medullarrohre mit verdickten Seitentheilen, die hier freilich abweichend von dem Verhalten der Wirbelthiere eine gewisse Selbstständigkeit erlangt haben (Seitenstränge).

Dem Mittelstrange wird vorn durch die Oesophaguseinstülpung eine Grenze gesetzt. Die Seitenstränge erstrecken sich aber bis in den vorderen Theil des ersten Segmentes, wo sie mit dem seitlichen Anlagen des Gehirns in Verbindung stehen, welche als Verdickungen der Kopflappen entstehend, jetzt noch ziemlich flächenhafte Ausbreitung zeigen, und sich auch noch nicht von den oberflächlichen Ektodermzellen losgelöst haben.

¹⁾ Vergl. Kowalevski, l. c., Entw. d. Lepidopteren, Fig. 8.

Als wichtige Veränderungen sind in diesem Stadium noch zu nennen: Entwicklung der Tracheenanlagen und des Hinterdarmes, bedeutendes Wachsthum der Oesophaguseinstülpung, Ausbildung der Oberlippe und Auftreten einer Knickung des Kopfsegmentes in der Gegend der Oberlippe, wodurch diese, jetzt schon von bedeutender Grösse, als sogenannter Vorderkopf an das vorderste Ende des Körpers zu liegen kommt.

Diese Veränderungen werden bei Besprechung des nächsten Stadiums eingehender berücksichtigt werden.

Stadium C.

Dieses Stadium zeigt beim Vergleiche mit dem vorher beschriebenen bedeutende Fortschritte und Veränderungen, die freilich erst bei genauerer Untersuchung erkannt werden.

Was zunächst das Nervensystem betrifft, so ist dasselbe in seiner Differenzirung weiter vorgeschritten. Am Bauchstrange ist die Gliederung in Ganglien und Längscommissuren eingeleitet

Wenn wir einen Querschnitt betrachten, der durch eine Ganglienanlage geführt ist (Fig. 3, Taf. VIII und Fig. 1, Taf. IX), sehen wir, dass der Mittelstrang mit den Seitensträngen verschmolzen und seine Verbindung mit dem Ektoderm gelöst ist. Das spaltförmige Einstülpungslumen ist an den Ganglienanlagen der vorderen Segmente noch deutlich zu erkennen. Zuweilen zeigen die dasselbe begrenzenden Zellen noch eine epithelartige Anordnung (Fig. 13 Taf. VIII).

An solchen Stellen, wo die Längscommissuren der Ganglienkette entstehen (Fig. 2 Taf. VIII und Fig. 2, Taf. IX), ist das Bild, welches uns ein Querschnitt darbietet, ein wesentlich verschiedenes. Wir sehen, wie hier der Mittelstrang mit dem Epithel der Oberfläche in Zusammenhang bleibt und nur die Seitenstränge in die Bildung des Nervensystems eingehen, um die Längscommissuren zu bilden. Ueberdies verliert der Mittelstrang an diesen Stellen sein Lumen, indem dasselbe durch Höherwerden der Zellen des Bodens der Einstülpung gleichsam verdrängt wird. Auf diese Weise bildete sich nun zwischen je zwei Ganglien eine zapfenförmige Fortsetzung des oberflächlichen Epithels, durch welche die Continuität im mittleren Theile des Bauchstranges unterbrochen ist. (Vergl. Längsschnitt Fig. 6, Taf. IX.)

Die so gebildeten Längscommissuren sind noch ganz kurz und die Ganglien liegen demnach sehr dicht beieinander.

Die histologische Differenzirung des Nervensystems ist schon erkennbar und in den vorderen Segmenten des Bauchstrangs etwas weiter vorgeschritten als in den hinteren. Die Zellen des Nervensystems, insbesondere die der Seitenstränge, zeigen schon eine feinkörnige Beschaffenheit, die ihre Bestimmung zu Ganglienzellen erkennen lässt; ihre Kerne, in welchen man meist deutlich das Kernkörperchen unterscheidet, sind rund, im Gegensatz zu den länglichen Kernen der übrigen Ectodermgebilde.

Auch ein Faserverlauf im Nervensystem wird bereits sichtbar. So ist namentlich ein longitudinaler Faserstrang jederseits an den Seitensträngen auf allen Schnitten, besonders deutlich der vorderen Segmente zu erkennen (lf. Taf. VIII, Fig. 2, 3, 4, Taf. IX, Fig. 1, 2). An manchen Querschnitten der Ganglienanlagen trifft man ausserdem noch einen queren Faserverlauf, der von einem Seitenstrang in den andern übergeht, den Mittelstrang oberhalb des noch persistirenden Einstülpungsspaltcs durchsetzend (Fig. 3, Taf. VIII). Das Auftreten der Faserung in massigen, scharf abgegrenzten Fasersträngen scheint der Anschauung günstig zu sein, dass die Nervenfasern durch fibrillären Zerfall von Zellen entstehen.

In Betreff der Differenzirung des Bauchstranges zur Ganglienkette mögen hier noch folgende Bemerkungen Platz finden. In dem zweiten Segmente, dem Segmente der Mandibeln, tritt der ganzen Länge nach eine Ritzebildung des Mittelstranges ein. Auf diese Weise entstehen hier 2 Längscommissuren, welche die spätere Schlundcommissur bilden (Fig. 2, Taf. VIII).

Das dritte und vierte Segment (Segmente der ersten und zweiten Maxille) liefern das untere Schlundganglion. Allerdings tritt zwischen diesen beiden Segmenten anfänglich die oben beschriebene interganglionäre Zapfenbildung ein. (welche die Bildung von Längscommissuren einleitet); doch der Zapfen wird hier schliesslich noch in die Bildung des Nervensystems einbezogen, indem er eine im Verhältniss zu den anderen Theilen des unteren Schlundganglion verspätete Loslösung vom Epithel erfährt (Fig. 4, Tafel VIII).

Die Entwicklung des Nervensystems bleibt in den hinteren Segmenten etwas zurück; während in den vorderen Segmenten die beschriebene Differenzirung des Bauchstranges zur Ganglien-

kette schon eingetreten ist, besteht derselbe in den hinteren Segmenten noch immer aus den 3 ursprünglichen Strängen. Nur zeichnen sich, im Vergleich zum Stad. B, die Seitenstränge durch auffallende segmentweise Anschwellungen aus, während am Mittelstrang, der noch mit dem oberflächlichen Exoderm im Zusammenhange steht, das Einstülpungslumen verschwunden ist.

Die Kopflappen, oder Seitenplatten, waren, wie wir sie im Stadium A. kennen lernten, von einer einfachen Schichte hoher Cylinderzellen gebildet. Bald aber beginnt eine rege Zellvermehrung in diesen Zellen, so dass die Kopflappen schon im Stadium B mächtig verdickt und geschichtet erscheinen. Sie bestehen jetzt aus einer oberflächlichen Lage epithelartig angeordneter Zellen und einer tieferen, mehrfachen Schicht unregelmässig polygonaler Zellen. Die letzteren bilden den grössten Theil der Anlage des Gehirns, sind aber einstweilen nur unvollständig von der äusseren Zellenlage abgetrennt. — Zu gleicher Zeit tritt eine Umbiegung des Kopfsegmentes in der Gegend des vorderen Mundrandes auf, indem die vordere Hälfte des Segmentes gegen die Rückenfläche sich krümmt, so dass die den Mund begrenzende Oberlippe (Vorderkopf) an das Vorderende des Körpers emporrückt (vergl. Fig. 13, Taf. VII). Im Stadium C hat sich die Umbiegung bis zur Knickung gesteigert, wodurch der vordere Theil des Keimstreifens bereits in die Ebene des Rückens zu liegen kommt (Fig. 6 und 9, Taf. IX). Zugleich biegen sich die Kopflappen auch von den Seiten her zusammen, so dass das Kopfsegment jetzt schmaler ist, als in dem frühen Stadium A (vergl. Fig. 4, Taf. VII mit Holzschnitt Fig. 2).

Von allen diesen Biegungen wurden die Kopflappen mit betroffen, und es ist dadurch das von denselben abgesonderte Gehirn, das noch im Stadium B eine mehr flächenhafte Ausbreitung zeigte, zu einer compacten Masse zusammengeballt worden.

Genauere Einsicht in die durch die eben beschriebenen Vorgänge bedingten Gestaltungsverhältnisse gewähren uns die Querschnitte des Kopfsegmentes. An dem Querschnitte (Holzschnitt, Fig. 2), welcher mitten durch die Anlage des oberen Schlundganglion geführt ist, sehen wir, dass dieses aus zwei vollkommen von einander getrennten Hälften besteht. In die Bildung derselben gehen jederseits drei wesentlich von einander verschiedene Theile ein; wir unterscheiden einen Kopflappentheil (K) der durch Verdickung der Kopflappen entstanden ist, und einen Seitenstrangtheil (S), welcher sich direct in die Seitenstränge der nachfolgenden

Segmente fortsetzt und von den Zellen des Primitivwulstes (der Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. VII) abstammt.

Zwischen dem Seitenstrangtheil und dem Kopflappentheil des Gehirns eingeschoben findet sich eine dritte Zellgruppe. Diese ist nichts Anderes als eine vom Ectoderm her eingestülpte und dann abgelöste Falte. Diese Falte ist im Zusammenhang mit den oben beschriebenen Biegungen und Knickungen des Kopfsegmentes entstanden und lässt sich zurückführen auf die Grenzfalte (f. Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. VII) zwischen Kopflappen und Mitteltheil des Segmentes im Stadium A. — Diese Ectodermfalte geht in die Bildung des Nervensystems mit ein, indem sich ihre Zellen in Ganglienzellen verwandeln.

Wir sehen ferner an diesem Querschnitte, dass die Medianlinie des Keimstreifens zweimal getroffen ist, auf der ventralen Seite die Mundöffnung, auf der dorsalen eine tiefe Furche zwischen den beiden Hälften des Gehirns darstellend.

Auch auf dem Schnitte (Holzschn., Fig. 1), welcher durch das vorderste Ende des Embryo, an der Umbiegungsstelle des Keimstreifens geführt ist, erkennen wir die vollkommene Trennung der beiden Gehirnhälften, ebenso auf einem Schnitte aus der Gegend hinter der Mundöffnung (Fig. 1, Tafel VIII). An letzterem sehen wir den Seitenstrangtheil, von dem Kopflappentheile durch Elemente des mittleren Keimblattes getrennt, den vordersten Theil der Schlundcommissur repräsentiren. Der Kopflappentheil des Gehirns zeigt noch deutlich die Spuren der Zusammenrollung, denn die Spalte *sp* wird von den früher dem Dotter zugekehrten Flächen des Gehirns begrenzt.

Die Trennung des Gehirns in zwei vollkommen von einander gesonderte Seitenhälften persistirt noch bis in die spätesten Stadien der Embryonalentwicklung.

Die segmentweise auftretenden Einstülpungen, welche die Anlagen des Tracheensystems repräsentiren, treten nicht nur in den Segmenten des Thorax und des Abdomen auf, wie bisher angenommen wurde, sondern auch in den drei Segmenten der Mundtheile.

Die Entstehungsweise der Tracheen am Thorax und Abdomens stimmt mit dem von Kowalevski bei *Hydrophilus*¹⁾ und dem von Kowalevski¹⁾ und Bütschli²⁾ bei der Biene beobachteten Modus

¹⁾ Kowalevski, l. c.

²⁾ Bütschli, Entwicklungsgeschichte der Biene, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XX.

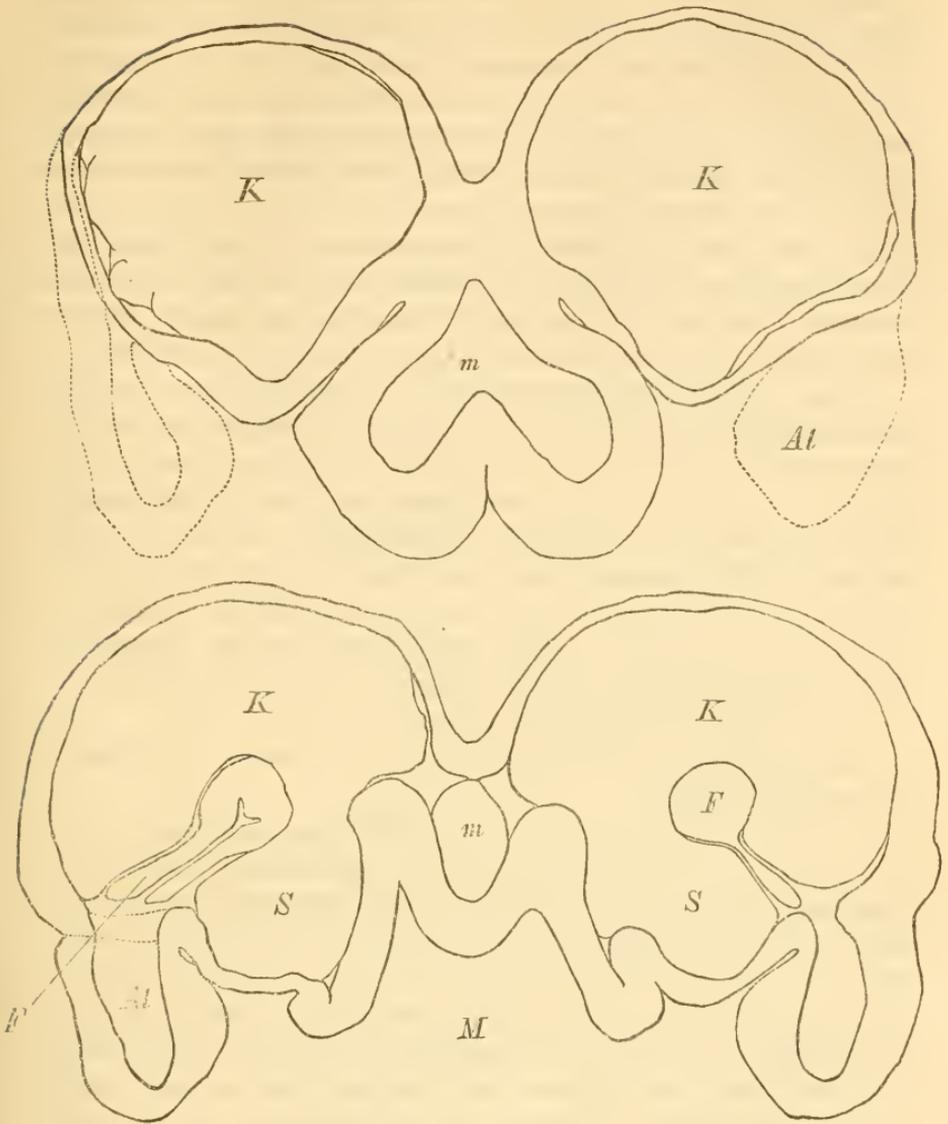


Fig. 1. Fig. 2.

Querschnitt von demselben Embryo, wie die auf Taf. II abgebildeten.

Fig. 1. Querschnitt aus dem vordersten Theile des Kopfsegmentes. ⁴⁵⁰/₁.

K, Gehirn. Ob, Oberlippe. At, Antenne (hier nur angeschnitten).

Fig. 2. Querschnitt durch die Mitte des Kopfsegmentes. ⁴⁵⁰/₁.

K, Kopflappentheil	} des Gehirns
S, Seitenstrangtheil	
F, accessorische, eingestülpte Falte	
M, Mundöffnung	
m, Mesodermmasse.	

vollkommen überein. Sie bilden sich als drüsenähnliche Einstülpungen des Ektoderms. Als solche werden sie schon im Stadium B gefunden. Anfänglich einfache Cylinder, beginnen die Einstülpungen später unterhalb des Ektoderms sich flächenhaft auszubreiten (Fig. 2, Taf. IX), so dass sie einander entgegenwachsen und schliesslich zur Bildung der seitlichen Längsstämme des Tracheensystems zusammentreten. An den Körpersegmenten, welche die erste und zweite Maxille tragen, ist das Verhältniss ihrer Form abweichend, da die Tracheenanlagen hier in innigster Beziehung zu den Extremitäten stehen, indem sie aus Faltenbildungen an der äusseren Seite der Extremitäten entstehen.

Fig. 3 und 4, Taf. VIII, und Fig. 1 Taf. IX zeigen uns drei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Tracheenanlage des Segmentes der ersten Maxille. Wir sehen auf Fig. 3 das vordere bereits in der Abschnürung begriffene Ende der Tracheenfalte, auf Fig. 4 sehen wir die Tracheenfalte noch durch eine solide Zellbrücke im Zusammenhang mit dem Epithel, auf (Fig. 1, Taf. IX) sehen wir den hintersten Theil der Tracheenfalte, wo sie durch eine Oeffnung nach aussen communicirt. Diese Oeffnung stellt uns eine embryonale Stigmenöffnung dar, die freilich an dieser Stelle später verschwindet.

Ganz ähnlich verhält sich die Tracheenanlage im Segmente der zweiten Maxille.

Wieder anders gestaltet sich die Tracheeneinstülpung an dem Mandibelsegmente, indem dieselbe hier (im Stad. C) eine taschenförmige Einstülpung darstellt, welche nicht an der äusseren, sondern mehr an der hinteren Seite der Extremität gelegen ist (Taf. VIII, Fig. 2, vergl. Tafelerklärung), und deren ziemlich parallele Wände in die Ebene des Querschnittes fallen. Diese Einstülpung bildet später den vorderen Abschluss der seitlichen Längsstämme.

Die Spinndrüsen werden im Stadium C schon als ziemlich lange, röhrenförmige Einstülpungen gefunden, die von dem Unterlippensegmente bis in die mittleren Segmente des Abdomen reichen. Die Einstülpungsstelle ist am vorderen inneren Winkel der zweiten Maxille, also am vierten Körpersegmente gelegen. Wir sehen auf dem Querschnitte (Taf. IX, Fig. 5, vergl. Tafelerkl.) an der inneren Seite der Extremität die SpinndrüsenEinstülpung, an der äusseren Seite die faltenförmige Tracheenanlage.

Die Speicheldrüsen finden sich als ganz kurze Röhren von etwas bedeutenderem Durchmesser als die Spinndrüsen; sie stülpen sich im Segmente der Mandibeln, und zwar an ganz genau ent-

sprechender Stelle ein, wie die Spinndrüsen, das ist am vorderen inneren Rande der zugehörigen Extremität. Die Speicheldrüsen sind daher nicht als Differenzirungen des Vorderdarmes, sondern als Hautdrüsen im engeren Sinne aufzufassen.

Der Darmkanal in seinen drei genetisch von einander verschiedenen Theilen ist in der Entwicklung vorgeschritten.

Der Oesophagus (Vorderdarm) entstand als eine Einstülpung des Ektoderms. Wir haben ihn im Stadium A als eine seichte, zwischen den Antennen gelegene Vertiefung des Kopfsegmentes kennen gelernt. Im Stadium B hat sich der Oesophagus bedeutend vertieft und zeigt eine abgeplattete Form, dadurch dass seine vordere und hintere Wand sich einander bedeutend angenähert haben. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst der Oesophagus bedeutend in die Länge, indem er sich zugleich nach hinten krümmt; sein Querschnitt wird nun rundlich, sein Lumen zeigt sonderbare Complicationen. Zugleich entsteht eine Differenzirung seines hinteren Endes. Dieses zeigt sich zuerst von hinten her abgeplattet und tellerförmig verbreitert. Die Ränder dieses verbreiterten Hinterendes schlagen sich sodann faltenartig nach vorne, während der mittlere Theil desselben, welcher das blinde Ende des Oesophagus darstellt, sich membranartig verdünnt, indem seine Zellen sich bedeutend abplatteten und dadurch den Durchbruch des Oesophagus gegen den Mitteldarm vorbereiten (vergl. Längsschn. Fig. 6, Taf. IX, Querschnitte 1, 2, 3, 4, Taf. VIII u. 1, Taf. IX).

Die Zellmasse, die wir im Stadium A als Entoderm bezeichneten, repräsentirt die Anlage des Mitteldarms. Im Stadium B sind die früher kleinen und durch gegenseitigen Druck polygonalen Zellen durch Aufnahme von Nahrung aus dem Dotter, wie man annehmen muss, mächtig aufgebläht. Sie sind noch immer auf das Kopfsegment beschränkt, wo sie der Wand des Oesophagus anliegen. Im Stadium C hat sich sowohl der Charakter, als auch der Verbreitungsbezirk dieser Zellen geändert. Zum grossen Theil sehen wir sie freilich noch als grosse Zellen mit zahlreichen Fetttröpfchen im Innern der ventralen Seite des Oesophagus anliegen, mit welcher sie aber schon in die nächsten Segmente gerückt sind. (EZ auf Taf. VIII u. IX.) Zugleich finden wir aber etwas kleinere Zellen von unregelmässigen Umrissen mit äusserst durchsichtigem Protoplasma (ez, Taf. VIII u. IX); aber auch alle Uebergänge von einer Zellart zur anderen, so dass die kleineren Zellen für Abkömmlinge der grossen gehalten werden müssen. Sowohl

ihrem Aussehen als auch ihrer zusammenhanglosen Verbreitung nach halte ich die kleineren Zellen für amöboid; sie werden in grösster Menge im vorderen Theil des Embryo in der Nähe der grossen Entodermzellen gefunden, nach hinten werden sie immer spärlicher, kommen aber noch, dem Keimstreifen entlang, bis in die Gegend des Hinterdarms vor. Diese amöboiden Entodermzellen haben die grösste Aehnlichkeit mit den später die ganze Leibeshöhle und das Herz erfüllenden Blutzellen. In dem vorderen Theile des Embryo beginnen sich die Zellen des Entoderms zuerst dort, wo der Oesophagus endet, zur Bildung des Mitteldarmes aneinanderzureihen.

An dieser Stelle habe ich noch eines Gebildes zu gedenken, das aller Wahrscheinlichkeit nach von Zellen des Entoderms gebildet ist. Im Stadium C findet sich nämlich zu jeder Seite des Keimstreifens eine mächtige, röhrenförmige Drüse, mit spaltförmigem Lumen, die am hinteren Ende des Oesophagus befestigt ist — (sie scheint an ihrer Anheftungsstelle sich in denselben zu öffnen) — und sich nach hinten über die Mitte des Abdomen hinaus bis in die Gegend des Hinterdarms erstreckt. Die Beschaffenheit ihrer Zellen nach halte ich die Drüse für ein Entodermgebilde. Wir sehen sie auf dem Querschnitte Fig. 1 u. 2, Taf. IX; ihr Verhältniss zum Oesophagus lässt sich auf dem Frontalschnitte Fig. 8, Taf. IX und dem Sagittalschnitte Fig. 6 b, Taf. IX erkennen. Ueber den späteren Verbleib dieses provisorischen Gebildes habe ich nichts Sicheres gefunden; die Drüse scheint in wenig älteren Stadien schon rückgebildet zu werden, da ihr Lumen von hinten her allmählich schwindet, und ihre Zellen die regelmässige Anordnung verlieren. Vielleicht betheiligen sich dieselben am Aufbau des Mitteldarmes.

Der Hinterdarm entsteht als eine Einstülpung des Ektoderm am hinteren Ende des Keimstreifens; diese Einstülpung ist von Anfang an mit einer continuirlichen Zellenlage des Mesoderm versehen. Im Stadium B ist der Hinterdarm eine kurze, runde Röhre, mit vorderem kuppelförmig geschlossenem Ende.

Im Stadium C zeigt der Hinterdarm mancherlei Veränderungen. Seine Lumen bildet jetzt eine regelmässig sechseckige Figur; auch hat er an Länge bedeutend zugenommen. Die wichtigste Veränderung aber ist die Bildung der Malpighi'schen Drüsen, die als Ausstülpungen des Hinterdarms ihren Ursprung nehmen.¹⁾

¹⁾ Die Malpighi'schen Drüsen wurden von Bütschli (l. c.) mit Bestimm-

Wir finden im Stadium C schon 6 Malpighi'sche Drüsen, jederseits drei, die nach hinten zurückgebogen, rings um den Hinterdarm auf dem Querschnitte sich zeigen (M, Fig. 3 und 4 Taf. IX). Die drei Malpighi'schen Drüsen jeder Seite münden durch ein gemeinschaftliches Anfangsstück in das blinde Ende des Hinterdarmes. Die Art dieser Einmündung zeigt uns ein Querschnitt aus dem vordersten Ende des Hinterdarms (Fig. 7, Taf. IX).

Das mittlere Keimblatt hat im Stadium B zwar an Volumen zugenommen, zeigt aber noch immer dieselben Formverhältnisse, wie im Stadium A; die Höhle h ist nur noch klaffender und deutlicher geworden und es haben sich die Höhlen der benachbarten Segmente durch ihre Vergrößerung einander angenähert.

Im Stadium C sind schon bedeutend veränderte Verhältnisse des Mesoderms eingetreten. Die Zellen des Mesoderms sind überall vermehrt und verkleinert; sie sind nirgends mehr plattenartig angeordnet, sondern bilden mehr massige Zellanhäufungen, die schon wieder in differente Zellgruppen zu zerfallen scheinen. Die für die früheren Stadien so charakteristische Höhle h ist fast vollständig geschwunden. Nur auf manchen Schnitten des Abdomen habe ich noch Spuren derselben angetroffen (Fig. 2, Taf. IX). Auch die Höhle der Extremitäten ist rückgebildet, indem das Mesoderm auch in diesen eine massige Anordnung zeigt und hier und da einen Zerfall in Zellgruppen erkennen lässt.

Die Spinnrüsen und die grossen Entodermrüsen liegen im Stadium C noch frei nach innen vom Mesoderm in der Dotterhöhle (Fig. 2, Taf. IX); ebenso die Malpighi'schen Drüsen zwischen der Mesodermmasse der Segmente und dem Mesoderm des Hinterdarmes.

Das Mesoderm des Oesophagus, welches von der paarigen Zellmasse im Stadium A (Fig. 3, Taf. VII) abstammt, bildet im Stadium C eine unpaare Auflagerung seiner dorsalen Fläche (Fig. 2, Taf. VIII). Im Inneren derselben kann man einen abge-

heit für Ausstülpungen des Hinterdarmes erklärt. Diese Entstehung wurde neuerdings von Dohrn (Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXV) für die Insecten bestätigt und von Metschnikoff bei den Myriopoden nachgewiesen (Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXIV u. XXV). Die Angabe Kowalevski's, dass die Malpighi'schen Drüsen als Ausstülpungen des Mitteldarmes entstehen (bei *Hydrophilus*), ist als irrtümlich anzusehen. — Mit dieser Entstehung stimmt auch das Verhalten der Malpighi'schen Drüsen bei den Insectenlarven mit blindgeschlossenem Mitteldarm (*Apis*, *Ichneumon*, *Melophagus*, *Myrmeleon* u. a.)

grenzten Zellstrang erkennen, dessen Bedeutung mir unbekannt ist (Fig. 1, 2, 3, Taf. VIII).

Die Mesodermzellen, die den Hinterdarm überziehen, bildeten im Stadium B eine einfache epithelartige Schichte. Jetzt (Stad. C) zeigen sie schon, mehrfach geschichtet, die concentrische Anordnung der späteren Ringmuskulatur; sie setzen sich nicht auf die Malpighi'schen Drüsen fort.

Es bleibt mir noch übrig, einige Bemerkungen über die Segmentirung des Embryo hinzuzufügen. Wir unterscheiden ein Kopfsegment (im engeren Sinne), welches die Mundöffnung und die Antennen trägt, und 16 weitere Segmente, durch welche die Anlage des Centralnervensystems sich erstreckt. Von diesen 16 tragen die 14 vorderen Segmente Tracheeneinstülpungen; an den zwei letzten Segmenten entstehen keine Tracheenanlagen.

Vom letzten Segmente gliedert sich überdies noch ein Endstück ab (Aftersegment), welches aber den anderen Segmenten nicht gleichwerthig ist, weil sich die Anlage des Nervensystems nicht in dasselbe hinein erstreckt; es zeichnet sich durch zwei endständige, zu den Seiten des Afters mehr ventral gelegene Fortsätze aus (Fig. 4, Taf. IX).

Der Schluss des Rückens beginnt zuerst am hinteren Ende des Embryo. Im Stadium C hat er sich ungefähr auf drei Segmente erstreckt.

Ich habe die Dotterelemente in der bisherigen Beschreibung unerwähnt gelassen. In dem Stadium A und B liegt der Dotter dicht an dem Keimstreifen, während er im Stadium C von demselben zurückgezogen ist, so dass die nächste Umgebung des Keimstreifens frei von Dotterelementen ist; die Stelle derselben scheint von einer durch die Härtungsreagentien geronnenen Flüssigkeit eingenommen zu sein. Nur in dem Abschnitte zwischen Oesophagus und Hinterdarm liegen 3 Reihen Dotterballen, welche von der übrigen Dottermasse abgetrennt sind und später in den Mitteldarm eingeschlossen werden.

Ueber die Natur der Dotterballen und Dotterelemente will ich mich nicht näher aussprechen, da ich die Fragen, die sich mir während der Untersuchung aufdrängten, an dem vorhandenen Materiale nicht zu lösen vermochte.

II. Theoretische Betrachtungen.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden, Crustaceen und Tracheaten werden uns — auch wenn wir die übrigen Organisationsverhältnisse ausser Acht lassen — durch die Betrachtung des Nervensystems allein als unzweifelhaft nahe erscheinen.

Die Homologie der Bauchganglienkeite in diesen drei Klassen muss unserer jetzigen Kenntniss gemäss festgehalten werden, und sie muss, wie ich glaube, jeder Speculation über den genetischen Zusammenhang der drei betreffenden Thierklassen als Grundsatz gelten.

Eine genealogische Theorie, welche gegen dieses Princip verstösst, scheint mir, mit den Thatsachen im Widerspruche stehend, unhaltbar zu sein.

Die Naupliustheorie von Fritz Müller¹⁾ verstösst in ihren Consequenzen gegen dieses Princip. Die Naupliusform, die uns nach diesem Forscher die Urform der Crustaceen vorstellen soll, kann keine Bauchganglienkeite besessen haben; es müsste sich diese demnach bei den Crustaceen erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung (bei Entstehung der Segmente) gebildet haben.²⁾

Da wir nicht annehmen können, dass die Anneliden von Crustaceen abstammen, so wäre nach der Naupliustheorie die Ganglienkeite der Crustaceen unabhängig von derjenigen der Anneliden entstanden, daher derselben nicht homolog (in dem strengen Sinne der Homophylie).

Da wir aber an der Homologie der Ganglienketten festhalten, müssen wir uns die Stammform der Crustaceen aus den Anneliden hervorgegangen denken. Zweifellos hatte die Stammform der jetzt lebenden Crustaceen die Naupliusform als ontogenetisches Stadium zu durchlaufen. Von dieser Stammform hat sich sodann der Nauplius als ontogenetisches Stadium auf die jetzt lebenden Crustaceen vererbt.³⁾

) Fritz Müller, Für Darwin, Leipzig 1864.

²⁾ Vergl. Dohrn, Geschichte des Krebsstammes, Jen. Z. f. N., Bd. VII.

³⁾ Dohrn, der in seiner Schrift „über die Stammesgeschichte der Krebse“ sich der Naupliustheorie angeschlossen hat, lässt in seiner Ausführung sämt-

Die Abstammung der Tracheaten von Crustaceen scheint mir aus so vielen Gründen als die wahrscheinlichste, dass die Einwände, die neuerdings gegen den monophyletischen Ursprung der Arthropoden geltend gemacht wurden, dagegen kaum erheblich in's Gewicht fallen.

Wenn schon die typische Uebereinstimmung des Baues der Tracheaten und Crustaceen ihre nahe Verwandtschaft wahrscheinlich macht, und manche Organisationsverhältnisse, wie das zusammengesetzte Auge, der zweiästige Bau der Maxillen bei den Insecten, kaum anders als durch die Annahme eines monophyletischen Ursprungs erklärt werden können, so wächst die Anzahl der Beweisgründe noch bedeutend, wenn wir die Entwicklungsgeschichte zu Rathe ziehen. Besonders die Entwicklung der höheren Crustaceen zeigt auffallende Uebereinstimmung mit derjenigen der Insecten. Die superficiale Furchung, die charakteristische Art der Keimstreifenbildung, die übereinstimmende Entwicklung der Extremitäten bieten die ersten Vergleichspunkte. Mit der Weiterentwicklung des Embryo und der weiteren Differenzirung des Arthropodentypus mehren sich die Beziehungen. Das Auftreten der Kopflappen ist hier von grösster Wichtigkeit. Vorder- und Hinterdarm zeigen in beiden Klassen während der embryonalen Entwicklung überraschende Aehnlichkeit; das späte Zusammentreten der Elemente des Entoderms zur Bildung des Mitteldarmes ist sowohl den Crustaceen, wie den Insecten eigenthümlich (doch lassen sich hiermit schon die Verhältnisse bei *Euaxes* und anderen Anneliden vergleichen). Dabei dürfte auch vielleicht auf die embryonale Entodermdrüse der Lepidopteren aufmerksam gemacht werden, die ich der Leber der Crustaceen für homolog halte, mit welcher sie auch in ihrem frühen Auftreten (dem Mitteldarm gegenüber) übereinstimmt.¹⁾

Das abgegliederte Endstück des letzten Segmentes bei dem Insectenembryo ist in zwei ventrale Fortsätze ausgezogen. Das frühe Auftreten und die Lagerungsverhältnisse dieser Anhänge berechtigen uns, sie den Furcalanhängen der Crustaceen zu vergleichen.

liche bekannte Crustaceen von Phyllopoden abstammen. Die hypothetische Ahnenreihe vom Nauplius bis zu den Phyllopoden erweist sich als überflüssig, wenn man die phyllopodenähnliche Stammform der Crustaceen direct von den Anneliden ableitet.

¹⁾ Vergl. Bobretzky, Entwicklung des *Oniscus murarius*, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXIV.

Die Extremitäten der Arthropoden gehören sämtlich der ventralen Seite an. Auch die Antennen entstehen an der ventralen Seite und rücken erst durch secundäre Vorgänge auf die Rückenfläche.¹⁾

Bei eingehender Vergleichung der Extremitäten der Crustaceen und Tracheaten ergeben sich Schwierigkeiten, die ich in Nachfolgendem erörtern will.

Die weitgehendste und auffallendste Veränderung hat unter den als Mundtheile verwendeten Extremitäten die Mandibel erlangt. Ihr morphologisches Verhalten ist in der ganzen Gruppe der Arthropoden ein so übereinstimmendes, dass sie mit Recht schon durch den Namen als homolog bezeichnet wird. — Nun finden wir aber vor der Mandibel bei den Crustaceen 2 Antennen, während den Tracheaten²⁾ nur eine zukommt. — Wenn wir nach einem festen morphologischen Anhaltspunkt bei Vergleichung der Antennen suchen, so werden wir ihn am besten in der Entwicklungsgeschichte finden.

Sowohl die Antenne der Insecten, als auch die erste Antenne der Crustaceen entwickelt sich am Embryo genau zu den Seiten der Oesophaguseinstülpung. Wir können demnach dieselben als die Extremitäten des Mundsegmentes für einander homolog halten.³⁾

Schwieriger ist es, die Bedeutung der zweiten Antenne der Crustaceen und ihr Fehlen bei den Tracheaten zu erklären. Wir sehen am Embryo der Krebse (Rathke), nachdem die erste Antenne und die Mandibel angelegt ist, dazwischen die Anlage der zweiten Antenne auftreten.⁴⁾ Es ist denkbar, dass das Körpersegment, welchem diese Extremität angehört, durch eine Knospung des ersten oder Mundsegmentes entstanden sei. Der Ausfall der zweiten Antenne bei den Tracheaten wäre vielleicht durch eine Rückbildung dieses Knospungsprocesses zu erklären.

Bei den Arachnoiden ist auch die Extremität des Mundseg-

¹⁾ Strenggenommen könnten die Flügel der Insecten dorsale Extremitäten genannt werden, doch glaube ich, dass diese Ausdrucksweise besser vermieden wird, da sie eine Uebereinstimmung mit den uralten ventralen Extremitäten andeutet, welche durch Fritz Müller (Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. IX) in klarer Weise widerlegt wurde.

²⁾ Die abweichenden Verhältnisse der Arachnoiden wollen wir weiter unten berücksichtigen.

³⁾ Die spätere Lageveränderung des äusseren Mundes kommt hier nicht in Betracht.

⁴⁾ Rathke, Entw. d. Flusskrebsses, Leipzig 1829.

menten verloren gegangen, wie es die Entwicklungsgeschichte klar beweist. Man hat freilich die Kieferfühler der Arachnoiden mit den Antennen parallelisiren wollen und gegen die Homologisirung derselben mit den Mandibeln der anderen Tracheaten die Innervation vom oberen Schlundganglion geltend gemacht. Wie wenig dieser Umstand aber beweist, ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, die uns zeigt, dass die Mandibeln der Insecten an einem Segmente entstehen, dessen Nervenanlage zur Schlundcommissur wird. So gut nun aber die Ursprungsstelle des Mandibelnerven bei den Insecten in das Ganglion des nächst folgenden Segmentes (unteres Schlundganglion) verlegt wurde, eben so gut kann sie auch bei den modificirten Gestaltungsverhältnissen der Arachnoiden in das vorhergehende gerückt sein.

Vielleicht wird sich beim Peripatus, dem wahrscheinlich ursprünglichsten der jetzt lebenden Tracheaten, eine von Moseley ¹⁾ jüngst beschriebene Bildung als Rudiment der zweiten Antenne erweisen, ich meine die secundär entstehende Extremität, die später in die Bildung des Mundringes mit eingeht. Moseley deutete sie als Mandibel. Doch scheint mir, dass die darauffolgende Extremität, die in den Mundring eingeschlossen wird, ihrem Bau und ihrer Lage nach für die Mandibel gehalten werden muss. Moseley deutete diese als erste Maxille. Die darauffolgende Extremität wollte er mit Rücksicht auf die an ihrer Basis mündende Drüse dem Kieferfuss der Scolopendern und zugleich der zweiten Maxille der Insecten vergleichen. Doch ist schon die Voraussetzung unrichtig, da doch der Kieferfuss der Scolopendern nicht der zweiten Maxille der Insecten, sondern dem ersten Beinpaare derselben homolog ist. Ueberdies wird durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen, dass die Speicheldrüsen, die an der Basis der Mandibeln sich einstülpen, und die Spinndrüsen, die an der entsprechenden Stelle der zweiten Maxille bei der Raupe entstehen, als homodynamische Organe zu betrachten sind, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei denjenigen Insecten, welche 3 Paar Speicheldrüsen besitzen, auch an der ersten Maxille sich gleichwerthige Drüsen entwickeln. ²⁾

¹⁾ Moseley, On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 164. pt. 2, 1874.

²⁾ In ähnlicher Weise münden auch die Schalendrüsen des *Argulus*; Claus, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXV.

Bütschli¹⁾ hielt die Spindrüsen den Tracheenanlagen der hinteren Segmente für homolog; doch ist diese Ansicht gewiss dadurch wiederlegt, dass ich auch an denjenigen Segmenten, an denen die Drüsen sich entwickeln, Tracheeneinstülpungen gefunden habe und zwar an der äusseren Seite der Extremität, — wie in den anderen Segmenten — während die Drüsenöffnung an der inneren Seite sich befindet. (Fig. 5, Taf. IX).

Ihrer allgemeinen Bedeutung nach sind die Tracheen, wie es auch die Entwicklungsgeschichte wahrscheinlich macht, auf Oberflächenvergrösserung respiratorischer Hautstellen zurückzuführen, die, den Verhältnissen der Luftathmung gemäss, als Einstülpungen in das Innere des Körpers verlegt wurden. Die Annahme eines Functionswechsels von Hautdrüsen (Moseley) scheint mir gezwungen und überflüssig.

Uebrigens hat die Theorie des Tracheensystems durch die Entdeckung Moseley's eine unerwartete Wendung genommen, derzufolge bei *Peripatus* ein Tracheensystem vorkommen soll, das aus einer grossen Anzahl von Büscheln besteht, die durch eine eben so grosse Anzahl von Stigmenöffnungen ziemlich regellos an der Körperoberfläche ausmünden. Sollte sich diese Angabe bestätigen, dann müssen wir natürlich in Uebereinstimmung mit Moseley die bestimmte Gruppierung der Stigmenöffnungen und Hauptstämme und sogar die regelmässige Anordnung der Tracheeneinstülpungen am Embryo der Insecten für secundäre Differenzierungen halten.

Von diesem Gesichtspunkte müssen denn auch die Tracheenfalten, die bei den Lepidopteren an den beiden Segmenten der Maxillen entstehen, als secundäre Bildungen aufgefasst werden, obwohl ich anfangs geneigt war, sie für die ursprüngliche Form der Tracheenanlage zu halten.

Nachdem ich im Vorangehenden meine Ansicht über den genetischen Zusammenhang der Anneliden, Crustaceen und Tracheaten dargelegt habe, mag es erlaubt sein, von diesem Standpunkte aus die Verhältnisse des Mesoderms und der Leibeshöhle, so wie die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems in Betrachtung zu ziehen.

¹⁾ Entwicklungsgeschichte der Bienc, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XX.

Die Uebereinstimmung der frühen Formverhältnisse des mittleren Keimblattes der Arthropoden mit denen der Anneliden ist schon von Metschnikoff erkannt worden. Metschnikoff äussert sich:

„Bei Strongylosoma und wahrscheinlich bei den Chilognathen“
 „(vielleicht auch bei Chilopoden) überhaupt theilt sich ein Theil“
 „des zweiten Blattes in mehrere „urwirbelartige Segmente,““
 „deren embryologische Bedeutung unverkennbar ist. Solche Körper“
 „fand ich zuerst bei Scorpio (unter den Anneliden wurden sie“
 „nachher von Kowalevski bei mehreren Oligochaeten nachge-“
 „wiesen); später konnte ich sie bei den Araneiden, Phalangiden,“
 „bei Mysis und einigen anderen Crustaceen beobachten. In seinem“
 „neueren Werke beschreibt Kowalevski eine Spaltung des“
 „zweiten Blattes, die er aber für etwas ganz Anderes hält, indem“
 „er bei den von ihm untersuchten Insecten (Hydrophilus, Apis)“
 „keine urwirbelartigen Segmente nachweisen konnte. Ich kann“
 „auf Grund eigener Beobachtungen angeben, dass diese Bestand-“
 „theile des zweiten Blattes bei mehreren Insecten, z. B. bei“
 „Pteromalinen, fehlen; indessen habe ich die „urwirbelartigen“
 „Körper“ ganz deutlich bei den Termitenembryonen gesehen,“
 „so dass die Existenz dieser provisorischen Gebilde in der Klasse“
 „der Insecten ausser Zweifel gestellt werden muss.“¹⁾

Neuerdings hat Metschnikoff auch bei den Chilopoden dieselben Anlagen nachgewiesen.

Während die Höhlen der „urwirbelartigen Segmente“ bei den Anneliden in der segmentirten Leibeshöhle persistiren, repräsentiren sie bei den Arthropoden nur einen Theil der definitiven Leibeshöhle. Ueber die Umbildung dieser embryonalen Anlagen bei den Arthropoden verdanken wir Metschnikoff wichtige Angaben.

Bei den Lepidopteren tritt nun nach meiner Beobachtung eine sehr frühzeitige Rückbildung der segmentirten Leibeshöhle ein. Dabei muss ich jedoch eine Abweichung meiner Darstellung von derjenigen Metschnikoff's hervorheben. Metschnikoff stellt die Höhlen der Extremitätenanlagen als Fortsetzungen der Höhlen der urwirbelartigen Segmente dar. Die von mir bei den Insecten beschriebenen Verhältnisse stimmen hiermit nicht überein. Ich glaube, dass diese Differenz auf einen Irrthum Metschnikoff's zurückzuführen sein wird, der sich durch den

¹⁾ Metschnikoff, Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXIV, p. 277.

Mangel der Schnittmethode bei seinen Untersuchungen erklären würde.

Die Vorgänge der Entwicklung des Nervensystems, die ich bei den Lepidopteren schilderte, sind nicht etwa auf diese kleine Gruppe beschränkt, wie man vielleicht glauben könnte, wenn man die bisherigen Angaben über die Entwicklung des Nervensystems der Insecten zu Rathe zieht. So hätte es z. B. nach der Darstellung, die Kowalevski von *Apis mellifica* ¹⁾ gegeben hat, den Anschein, als wenn bei den Hymenoptern keine Spur einer Ektoderm-Einstülpung vorhanden sei; doch habe ich mich gerade hier vom Gegentheil überzeugen können, indem mir mein Freund, Herr Stud. Reichenbach, Präparate von Embryonen der *Vespa vulgaris* vorgelegt hat, nach denen sich die Bildung des Centralnervensystems hier ebenso verhält, wie ich sie bei den Schmetterlingen gefunden habe, die Uebereinstimmung ist so vollständig, dass die Seitenstränge, der eingestülpte Mittelstrang und die Differenzirung der Ganglienketten gerade so wie bei den Lepidopteren auftreten. Bei *Hydrophilus* kann man selbst an den Zeichnungen Kowalevski's ähnliche Verhältnisse erkennen.

Es hat sogar den Anschein, als wenn wesentlich dieselbe Entstehungsweise sämmtlichen Arthropoden zukomme; die Querschnitte des embryonalen Bauchstrangs höherer Crustaceen ²⁾ zeigen wenigstens so ähnliche Umrissformen und auch in Bezug auf die Lage der ersten Längsfaserstränge (feinkörnige Substanz, Bobretzky) so übereinstimmendes Verhalten mit den Insecten, dass auch für sie die gleiche Entwicklung des Bauchstranges sehr wahrscheinlich wird.

Für die Anneliden können wir aus den vorliegenden Beobachtungen Kowalevski's allerdings keinen sicheren Schluss ziehen; allein immerhin ist das Auftreten einer Primitivfurche und die anfangs aus zwei getrennten Strängen bestehende Anlage des Bauchmarks bedeutsam. An einer Zeichnung Kowalevski's ist auch auf einem späteren Stadium eine Dreitheilung des Bauchstranges zu erkennen (Mittelstrang, Seitenstränge), (c c Taf. VII, Fig. 27). Wenn man dann weiter auch den vollkommen homo-

¹⁾ Kowalevski, l. c.

²⁾ Bobretzky, Beiträge zur Embryologie der Arthropoden, Kiew 1873 (Russisch und deshalb mir mit Ausnahme der Tafelerklärung unbenutzbar geblieben); und Ders., zur Embryologie des *Oniscus murarius*, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXIV.

logen Bau der Bauchganglienkeite der Anneliden und derjenigen der Arthropoden in Betracht zieht, dann dürfte, wie ich glaube, wohl zulässig sein, auch hier auf die gleiche Entstehungsweise zu schliessen.

Diese Voraussetzungen, die hoffentlich bald durch Beobachtungen bestätigt sein werden, liegen der nachfolgenden theoretischen Betrachtung zu Grunde.

Dass unsere bisherigen morphologischen Anschauungen vom Centralnervensystem der Arthropoden durch die Entwicklungsgeschichte nicht bestätigt werden, bedarf nach voranstehenden Beobachtungen keines weiteren Nachweises. Die neuen Erkenntnisse zwingen zu einer neuen Auffassung. Ich will es versuchen, eine theoretische Erklärung dieser Entwicklungsvorgänge im Sinne der Descendenzlehre zu geben. Ich gebe die nachfolgenden Betrachtungen mit dem vollen Bewusstsein, dass sie — wie dies ja bei der geringen Erfahrungsbasis, die unsere jetzigen ontogenetischen Kenntnisse darbieten, nicht anders möglich ist — durchaus hypothetischer Natur, trotzdem aber, wie ich glaube, es verdienen, den bisherigen Anschauungen gegenübergestellt zu werden.

Die erste Anlage des Nervensystems ist, wie früher nachgewiesen wurde, von zwei in der ganzen Länge des schon gegliederten Embryo auftretenden Strängen gebildet. — Wir können uns diesem Stadium entsprechend eine Stammform der Articulaten vorstellen, ein bilaterales, gegliedertes Thier, das mit zwei durch die ganze Länge des Körpers verlaufenden Strängen des Centralnervensystems versehen ist. Die Stränge sind zu beiden Seiten der Mittellinie gelegen und charakterisiren die Körperseite, der sie angehören, als Neuralseite. Die Mundöffnung liegt auf der Neuralseite. — Eine vor dem Munde gelegene Commissur zwischen den beiden Seitensträngen ist anzunehmen.¹⁾

Wir könnten uns diese Urform der Articulaten, deren sonstige Organisationsverhältnisse wir hier unberücksichtigt lassen, vielleicht von einer Nemertinen-ähnlichen Form abgeleitet denken.

In dem nächsten ontogenetischen Stadium kommt zu den ursprünglichen Seitensträngen durch Einstülpung vom Ektoderm noch ein mittlerer Theil hinzu, der nach vorne bis zur Mundöffnung reicht (Mittelstrang). Das Centralnervensystem stellt in diesem Stadium ein Medullarrohr mit seitlich verdickten Theilen (den

¹⁾ Die Commissur zwischen den beiden Gehirnhälften tritt erst sehr spät bei den Insecten auf (vielleicht nach Art peripherischer Nerven).

Ur-Theilen oder Seitensträngen) dar; das Medullarrohr reicht bis zur Mundöffnung, die Seitenstränge setzen sich darüber hinaus bis in den vordersten Theil des Keimstreifens fort.

Diesem ontogenetischen Stadium vollkommen entsprechend finden wir das Central-Nervensystem der Sipunculiden, deren Bauchstrang sogar einen Centralcanal einschliesst.

Die Sipunculiden stehen demnach in Bezug auf den Bau ihres Nervensystems der Stammform der Articulaten am nächsten.

Zugleich mit dem Mittelstrang tritt ontogenetisch der secundäre Gehirntheil paarig in den Seitentheilen des vorderen Körperendes auf, wie ein solcher schon bei Anneliden vorzukommen scheint.¹⁾

Aus dem continuirlichen Bauchstrange bildete sich dann durch weitere Differenzirung die Bauchganglienkeite der Anneliden. Indem der Mittelstrang sich auf segmentweise Anschwellungen beschränkt, während die dazwischenliegenden Theile desselben rückgebildet wurden, entstand die charakteristische Gliederung des Bauchstranges in Ganglien und Längscommissuren. Schlundcommissuren und secundäres Gehirn vervollständigen das Schema des Centralnervensystems der Articulaten.

Was das Nervensystem der hoch entwickelten tubicolen Anneliden betrifft, deren Ganglienkeite ein Auseinanderweichen der seitlichen Stränge des Nervensystems zeigt, so glaube ich, dass dieses Verhalten als eine secundäre Differenzirung anzusehen sei.

Bei den Hirudineen, deren Abstammung von den Scoleinen mir bei Berücksichtigung von *Branchiodella* kaum zweifelhaft erscheint, zeigt das Centralnervensystem die gleichen Verhältnisse. Charakteristisch für die Hirudineen ist ein aus mehreren Ganglien des Bauchstranges hervorgegangenes unteres Schlundganglion und Schwanzganglion.

Malacodella muss meiner Ansicht nach aus der Gruppe der Hirudineen und wahrscheinlich der Anneliden überhaupt ausgeschieden werden.

Das Nervensystem der Arthropoden wiederholt die typischen Verhältnisse der Anneliden. — Diejenigen Formen, welche die complicirte Metamorphose der niederen Crustaceen aufgegeben haben, Malacostraceen (mit wenigen Ausnahmen) und Tracheaten, die einen grossen Nahrungsdotter besitzen und demgemäss ver-

¹⁾ Man müsste aber einen Unterschied machen zwischen einem secundären Gehirn und etwaigen Anschwellungen des primären Gehirns.

änderte Embryonalentwicklung zeigen, zeichnen sich durch mächtige embryonale Entwicklung der seitlichen Theile des vordersten Segmentes aus (Kopflappen), welche den secundären Gehirntheil liefern.

Wir wollen nun das Nervensystem der Tracheaten specieller in Betracht ziehen.

Das Nervensystem des Peripatus kann von unserem Standpunkte aus nur als eine vom allgemeinen Typus der Articulaten abgeleitete Form aufgefasst werden.

Alle Tracheaten zeichnen sich durch eine am Embryo auftretende, durch die Entwicklungsvorgänge des Gehirns bedingte Scheitelkrümmung aus, wodurch der Mund, nur von der Oberlippe überragt, an das Vorderende des Körpers rückt.

Beim Scorpion ist diese Scheitelkrümmung von Metschnikoff beschrieben¹⁾ und an den bildlichen Darstellungen anderer Tracheatenembryonen meist nachzuweisen.

Die seitlichen Einstülpungen des Ektoderm, die bei den Insecten an der Bildung des Gehirns theilnehmen (Fig. 2, Taf. VIII), entstehen als Faltungen des Keimstreifens, die durch die mächtige Entwicklung des Gehirns bedingt sind. Ich halte sie für das Resultat einer jüngeren embryonalen Anpassung.

Die Schlundcommissur der Insecten entsteht aus demjenigen Theile der Seitenstränge, der dem postoralen Segment und dem hintersten Theile des oralen angehört. Dasselbe Verhalten möchte ich allen Tracheaten zuschreiben, da ihre Embryonen äusserlich eine grosse Uebereinstimmung im Baue der vorderen Segmente zeigen.

Das untere Schlundganglion entsteht durch Verschmelzung der beiden Ganglien der Maxillensegmente. Die Verschmelzung dieser beiden Ganglien scheint durch eine sehr alte Vererbung den Insecten überkommen zu sein, wie man aus einer merkwürdigen embryonalen Anpassung ersehen kann, welche bei der schon in einem frühen Stadium der Entwicklung erfolgenden Verschmelzung sich bemerkbar macht.

Der zwischen den beiden constituirenden Ganglien gebildete interganglionäre Zapfen des Mittelstranges wird nämlich in die Masse des unteren Schlundganglion mit aufgenommen. Die Verschmelzung des unteren Schlundganglion hat hierdurch eine höhere morphologische Bedeutung erlangt, als die anderen postembryonalen

¹⁾ Metschnikoff, Embryologie des Scorpions, Zeitschr. f. w. Z., Bd. XXI.

Verschmelzungen von Ganglien, zwischen welchen schon einzelne Theile des Mittelstranges fehlen.

Bei den mannigfach complicirten Erscheinungen, die uns die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems bei den Insecten darbietet, ist es von um so grösserer Wichtigkeit für die Theorie der Histiogenese, dass das Centralnervensystem in allen seinen Theilen vom äusseren Keimblatte abstammt.

Ich bin weiterhin geneigt anzunehmen, dass von derselben Stammform, der Urform der Articulaten, deren Nervensystem wir noch in der Gruppe der Sipunculiden annähernd erhalten finden, sich nach der einen Seite die Anneliden entwickelt haben, deren Bauchganglienreihe sich durch Anpassung an die langgestreckte Form und hervorragende Gliederung des Körpers entwickelte, während nach einer anderen Richtung die Chordonier und als deren Nachkommen die Wirbelthiere sich abgezweigt haben.

Schon mehrfach hat man in älterer und neuerer Zeit den Versuch gemacht, das Centralnervensystem der Anneliden mit dem der Wirbelthiere zu vergleichen und ihre Homologie nachzuweisen.

So hat unter Anderen Leydig, der treffliche Kenner des Nervensystems der Anneliden und Arthropoden, auf Grund vergleichend anatomischer Betrachtung nicht bloss im Allgemeinen das centrale Nervensystem der Arthropoden dem der Wirbelthiere für homolog erklärt, sondern auch weiter die Vermuthung geäußert, dass das obere und untere Schlundganglion in seiner Gesamtheit als dem vom Schlunde durchbohrten Gehirn der Wirbelthiere an die Seite zu setzen sei. Er kommt dabei, zu einer Zeit, wo die Idee verzweigter Stammbäume noch nicht geläufig war, zu dem sonderbaren Satze: „Als hervorgegangen aus den Arthropoden oder als umgewandelte Arthropoden sind die Wirbelthiere, die höchststehende Form“ der Jetztwelt zu betrachten“. ¹⁾

Ebenso hat Semper ²⁾ auf der Basis seiner Urnierentheorie „das gegliederte Bauchmark der Anneliden dem Rückenmark und Gehirn der Wirbelthiere identificirt“, indem er die Ganglienreihe für die ursprüngliche Bildung hält.

Schliesslich hat Dohrn ³⁾ diese Idee in seiner Schrift „über den Ursprung der Wirbelthiere“ verfochten.

Dohrn hat hervorgehoben, dass der Mund der Wirbelthiere,

¹⁾ Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers, Tübingen 1864, p. 114.

²⁾ Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen in: Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, Bd. II, 1. Heft.

³⁾ Dohrn, Der Ursprung der Wirbelthiere etc., Leipzig 1875.

auf der abneuralen Seite gelegen, auf eine umgewandelte Kiemenspalte zurückzuführen sei. Er kommt consequent zu dem Schlusse, dass die Wirbelthiere, bevor dieser Mund in Function getreten, einen anderen Mund gehabt haben müssten, der homolog dem Munde der Anneliden das Centralnervensystem durchbohrend auf der Neuralseite sich öffnete. Ich schliesse mich dieser Anschauung Dohrn's an, wenn ich es auch für unzulässig halte, die Spuren dieser alten Oesophaguseinstülpung in der Fossa rhomboidalis constatiren zu wollen. Abgesehen davon, dass zu diesem kaum durch Gründe gestützten Vergleiche die Umkehrung des Stammbaumes von den Selachiern bis zu den Chordoniern nöthig wird, ist zu beachten, dass der Mund der Articulaten dem ersten Segmente angehört, während die Fossa rhomboidalis gewiss viel weiter nach hinten liegt.

Es ist also nicht der Mangel einer Schlundcommissur bei den Wirbelthieren zu betonen, sondern der Mangel einer auf der neuralen Seite gelegenen Mundöffnung; denn es ist leicht zu begreifen, dass nach Rückbildung des ursprünglichen Oesophagus die früher durch denselben auseinandergehaltenen Seitenstränge sich zum vorderen Abschlusse des Medullarrohrs vereinigen.

Von den genannten Forschern wurde das centrale Nervensystem der Wirbelthiere von dem der Anneliden abgeleitet. Die Entwicklungsgeschichte lehrt jedoch, dass dies nicht zulässig ist; vielmehr sind beide auf dieselbe Stammform zurückzuführen.

Das Nervensystem der Anneliden entstand durch weiter differenzirte Gliederung und Hinzutreten einer secundären Gehirnmasse, das der Wirbelthiere ist dem ursprünglichen Typus viel ähnlicher geblieben und es ist die auffallendste Veränderung desselben auf Rückbildung der ursprünglichen Mundöffnung zurückzuführen.

Denjenigen Autoren gegenüber, die sich gegen jede Vergleichung des Keimstreifens der Articulaten mit dem der Wirbelthiere ausgesprochen haben ¹⁾, mag Folgendes geltend gemacht werden.

Bei denjenigen Thieren, deren Eier einer partiellen oder sehr ungleichmässigen Furchung unterliegen, sind in Folge der nothwendig gewordenen Umwachsung des Nahrungsdotters Entwicklungsvorgänge herbeigeführt, die uns, wie mir scheint, eine

¹⁾ Am weitesten ist hierin Götte gegangen (Entw. d. Unke), dessen Ausführungen zu einer ganz interessanten Axenverwirrung führen.

genauere Einsicht in manche Verhältnisse gestatten, als die ursprünglicheren an den total gefurchten Eiern.

Vergleichen wir z. B. die Entwicklungsgeschichte von *Salmo* nach His¹⁾ und von *Euaxes* (Kowalevski l. c.) Bei beiden erfolgt die Vereinigung der Keimwülste (Schluss des Gastrulamundes) in einer Linie, die der Mittellinie der späteren Neuralseite entspricht. Es lässt sich hieraus, wie ich glaube, die homologe Lagerung des Bauchstranges und des Medullarrohres erschliessen.

Wenn sich die hier aufgestellten Hypothesen bewahrheiten sollten, worüber die entwicklungsgeschichtliche Forschung der nächsten Zeit entscheiden wird, so wäre eine grosse Gruppe bisher in unserem System auseinandergelhaltener Formen monophyletisch erklärt, jene Gruppe nämlich, die aus den Anneliden, Arthropoden und Wirbelthieren sich zusammensetzt, und sich charakterisiren lässt als bilaterale, gegliederte Thiere mit Coelom, Blutgefässsystem und continuirlich durch alle Segmente sich erstreckender Anlage des Centralnervensystems. Sie zeigen ferner ihre Zusammengehörigkeit durch die Uebereinstimmung ihrer segmentalen Harnorgane, welche Semper zuerst bei den Wirbelthieren als homolog denen der Anneliden gedeutet hat.

Am Schlusse dieser Betrachtungen fühle ich mich gedrängt, meinem verehrten Lehrer dem Herrn Professor Leuckart, für die vielfache Anregung, den Rath und die Unterstützung, die er mir während meines Aufenthaltes in Leipzig und in Bezug auf vorliegende Arbeit gewährte, öffentlich meinen Dank auszusprechen.

¹⁾ His in Zeitschr. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. I., 1. Heft, 1875.

Nachtrag.

Durch eine Untersuchung über die Entwicklung des Centralnervensystems bei *Lumbricus*, — die um 9 Monate später angestellt als vorliegende, dennoch dieser in der Veröffentlichung vorgegangen ist ¹⁾ — habe ich meine hier ausgesprochenen Vermuthungen in Betreff der Entwicklung des Bauchstranges der Anneliden bestätigt gefunden. — Die Bildung des oberen Schlundganglion bei den Insecten wurde mir aber erst durch die Erkenntniss der äusserst einfachen Verhältnisse bei *Lumbricus* verständlich.

Der älteste Theil des Nervensystems ist bei diesem das obere Schlundganglion, welches aus einer vor dem Munde gelegenen Scheitelplatte besteht. Diese setzt sich später erst nach hinten in die Seitenstränge fort. — Morphologisch ist also dem oberen Schlundganglion der Anneliden derjenige Theil des oberen Schlundganglion der Insecten zu vergleichen, den ich Seitenstrangtheil benannt habe. Den Insecten fehlt aber lange Zeit die mittlere Verbindungsbrücke des oberen Schlundganglions; doch muss diese Trennung in Hinblick auf die einfachen Verhältnisse der Anneliden als ein secundäres Verhältniss aufgefasst werden.

Der secundäre Gehirntheil, der bei den Insecten aus den Kopflappen seinen Ursprung nimmt, fehlt dem *Lumbricus* gänzlich, und wie er (bei den Insecten) ontogenetisch spät erscheint, trat er wahrscheinlich auch phylogenetisch erst zugleich mit der Entwicklung der grossen zusammengesetzten Augen der Arthro-

¹⁾ B. Hatschek, Beitr. zur Morph. und Entw. der Anneliden, Sitzungsber. der Acad. d. Wiss., Wien 1876.

poden auf.¹⁾ Meine frühere Anschauung, dass ein secundäres Gehirn schon den Anneliden zukomme, die ich mir durch Betrachtung der complicirteren anatomischen Verhältnisse mancher Anneliden gebildet hatte, halte ich jetzt für irrhümlich.

¹⁾ Man vergleiche die ontogenetischen Vorgänge bei Branchipus, wie sie Claus beschrieben hat. (Entwickl. v. Branchipus st. u. Apus caneriformis. Göttingen 1872.)

Tafelerklärung.

Die Figuren sind sämtlich mit Camera lucida gezeichnet.

Taf. VII.

Die Dotterelemente sind auf diesen Figuren nicht berücksichtigt; die Dottermasse wurde durch einen gelben Farbenton bezeichnet.
ee Ectoderm, m Mesoderm, en Entoderm.

Stadium A. Fig. 1—10.

Fig. 1—9 sind Querschnitte von ein und demselben Embryo.

Fig. 1—4. Querschnitte durch das Kopfsegment.

W, Primitivwulst

f, Grenzfurche zwischen Mitteltheil des Kopfsegmentes und den Kopfklappen

At, Antenne

Oe, Oesophaguseinstülpung.

Fig. 1. Querschnitt aus der Gegend dicht vor dem Oesophagus. $450/1$.

Ob, Oberlippe.

Fig. 2. Querschnitt durch das Kopfsegment, der die vorderste, tiefste Stelle des Oesophagus getroffen hat. $450/1$.

Fig. 3. Querschnitt durch das Kopfsegment etwas weiter nach hinten (dieser Schnitt ist im Verhältniss zu den vorhergehenden spiegelbildlich zu nehmen). $450/1$.

Fig. 4. Querschnitt durch den hintersten Theil des Kopfklappen, der rechts nur angeschnitten erscheint. $450/1$.

en, Entoderm.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Segment des Thorax. $450/1$.

Fig. 6. Querschnitt durch dasselbe Segment $450/1$.

Fig. 7, 8, 9. Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch ein Segment des Thorax, um die Anlage der Extremitäten und die Verhältnisse des mittleren Keimblattes zu zeigen. $150/1$.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Medianlinie des Kopfsegmentes eines Embryo von ungefähr demselben Stadium. $150/1$.

oe, Oesophagus.

Stadium B. Fig. 11—13.

- Fig. 11. Querschnitt durch ein Segment des Thorax. Die Extremität ist voll getroffen. ⁴⁵⁰/₁.
F, S, h, wie oben.
M, Mittelstrang.
- Fig. 12. Querschnitt durch ein Segment des Abdomen von demselben Embryo. ⁴⁵⁰/₁.
- Fig. 13. Sagittalschnitt durch die Medianebene des Kopfsegmentes, ungefähr desselben Stadiums. F, Boden der Primitivfurche. ¹⁵⁰/₁.

Stadium C. Taf. VIII, Fig. 1—6; Taf. IX, Fig. 1, 3 u. 4 stellen sämtlich Querschnitte ein und desselben Embryo dar.

Taf. VIII.

- Fig. 1. Querschnitt aus dem hintersten Theile des Kopfsegmentes. ⁴⁵⁰/₁.
sp, Spalte im Kopflappentheile des Gehirns
S, Schlundcommissur
oe, Oesophagus
md, Rand der Mandibel angeschnitten
ez, amöboide Entodermzellen.
- Fig. 2. Querschnitt aus dem hinteren Theile des Mandibel-Segmentes. ⁴⁵⁰/₁.
Die Mandibeln sind nur angeschnitten.
tr, vorderste Tracheeneinstülpung; auf der rechten Seite ist die vordere, auf der linken die hintere Wand der taschenförmigen Tracheeneinstülpung getroffen.
Ez u. ez Entodermzellen, lf Längsfaserstrang im Nervensystem, tr Trachee, md, oe wie früher.
- Fig. 3 u. 4, sowie auch Fig. 1 auf Taf. IX sind Querschnitte aus dem Segment der ersten Maxille.
- Fig. 3. Querschnitt aus dem vorderen Theile des Segmentes. ⁴⁵⁰/₁.
tr, hintere Wand der ersten Tracheenanlage
tr₂, vorderster Theil der zweiten Tracheenanlage
oe, Oesophagus
Foe, Endfalte des Oesophagus
moe, Mesodermmasse, die dem Oesophagus angehört
mx, Maxille hier nur angeschnitten.
- Fig. 4. Querschnitt aus dem hintersten Theile desselben Segmentes. ⁴⁵⁰/₁.
Die erste Maxille ist hier voll getroffen. Bezeichnungen wie früher.

Taf. IX.

- Fig. 1. Querschnitt aus dem hintersten Theile desselben Segmentes. ⁴⁵⁰/₁.
Da die Grenze der Segmente nicht parallel dem Querschnitte fällt, so gehört der mittlere Theil des Schnittes (Nervensystem) schon dem folgenden Segmente an.
mx, erste Maxille, hier noch angeschnitten

- oe, membranartiges blindes Ende des Oesophagus
 L, provisorische Entodermdrüse (Leber)
 lf, Längsfaserstrang im Nervensystem.
- Fig. 2. Querschnitt aus dem vorderen Theile des ersten Abdominalsegmentes. ^{450/1}.
 L, provisorische Entodermdrüse
 Sp, Spinndrüse
 tr, Tracheeneinstülpung
 P₃, Querschnitt durch die Extremität des vorhergehenden Segmentes, die hier hinüberraagt
 D, Dotterballen, lf, wie früher.
- Fig. 3. Querschnitt aus dem vorderen Theile des letzten Segmentes. ^{450/1}.
 r, Hinterdarm
 Mdr, Malpighi'sche Drüsen.
- Fig. 4. Querschnitt aus dem hintersten Theile des letzten Segmentes. ^{450/1}.
 Bezeichnungen wie in Fig. 3.
- Fig. 5. Querschnitt aus dem Segmente der zweiten Maxille, Einstülpungsstelle der Spinndrüse. ^{450/1}.
 Sp, Spinndrüse, die sich nach hinten umbiegt und deshalb auch quer getroffen ist
 tr, Tracheenanlage
 Mx, zweite Maxille.
- Fig. 6 a. Sagittalschnitt durch die Medianlinie des vorderen Theiles eines Embryo von ungefähr demselben Stadium (etwas jünger). ^{150/1}.
 Ob, Oberlippe, streng genommen ausserhalb der Medianlinie liegend
 z, interganglionäre Zapfen
 G, Ganglion der Bauchganglienreihe.
- Fig. 6 b. Dieselbe Figur mit Einzeichnung der Extremitäten der Leber und Spinndrüsen nach den Parallelschnitten. ^{150/1}.
- Fig. 7. Querschnitt durch das vorderste Ende des Hinterdarmes, um die Einmündung der Malpighi'schen Drüsen zu zeigen. Dieser Schnitt ist ein wenig schief geführt, so dass er rechts eine mehr nach vorn gelegene Stelle des Hinterdarms getroffen hat. Rechts ist deshalb nur eine Malpighi'sche Drüse getroffen, während links drei zu sehen sind, wodurch uns die Lagerungsverhältnisse um so klarer werden. ^{450/1}.
 m, Mesoderm. v, Ventralseite.
- Fig. 8. Frontalschnitt des vorderen Körpertheils, um das Verhältniss der provisorischen Drüse (L) zum Oesophagus zu zeigen. ^{150/1}.
- Fig. 9. Ansicht des Kopfsegmentes von der Rückenseite (diese Figur stimmt vollkommen mit der von Bütschli, Entwickl. d. Biene, Taf. XXVI, Fig. 23). ^{150/1}.
 At, Antenne der rechten Seite, sichtbar, weil die Ansicht etwas schief genommen wurde
 Ob, Oberlippe
 Oe, Oesophagus
 G, Kopflappen mit Gehirn.

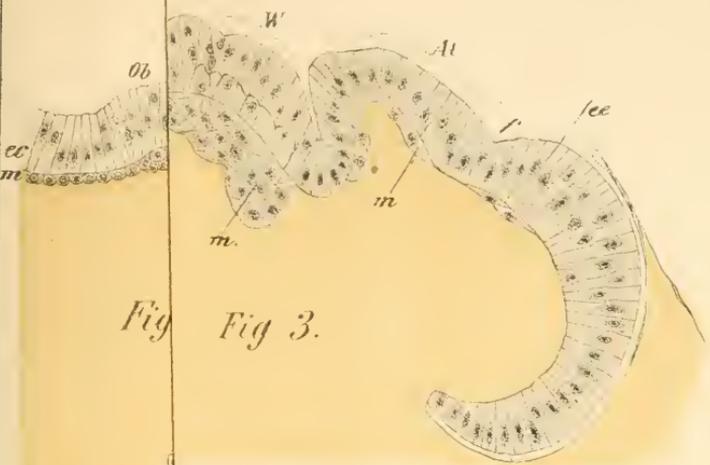


Fig. 3.

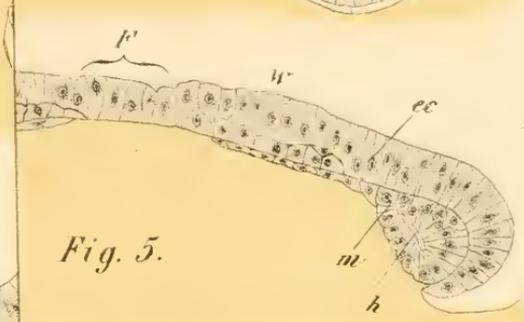


Fig. 5.

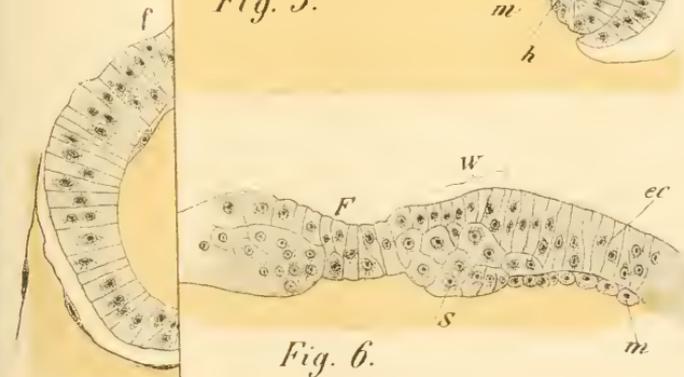


Fig. 6.

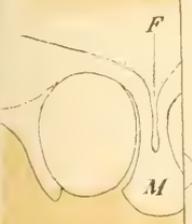


Fig. 1.

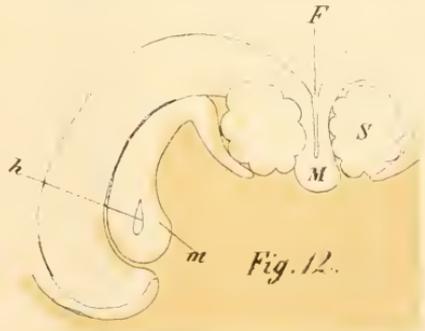


Fig. 12.





Fig. 1.

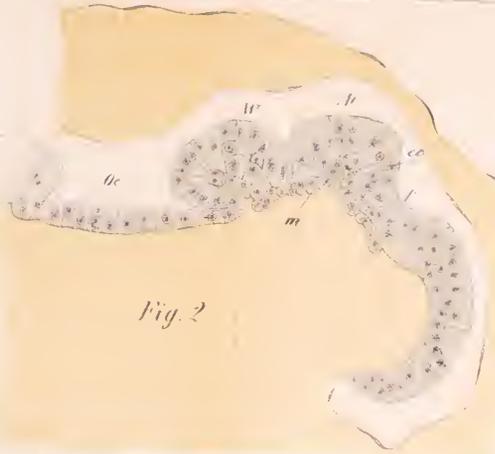


Fig. 2.

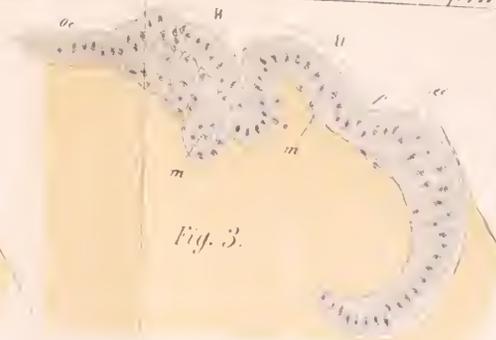


Fig. 3.

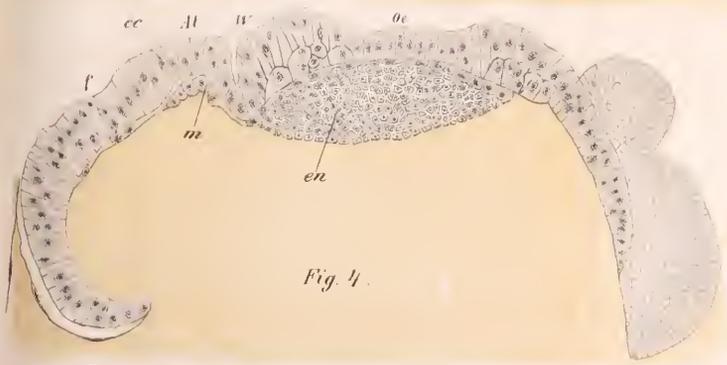


Fig. 4.

Fig. 10.

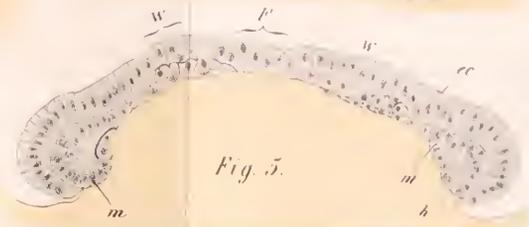


Fig. 5.



Fig. 13.



Fig. 6.

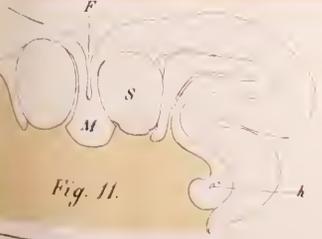


Fig. 11.



Fig. 7.



Fig. 8.

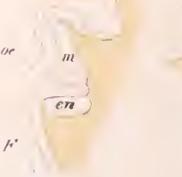


Fig. 9.

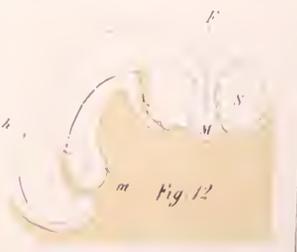


Fig. 12.

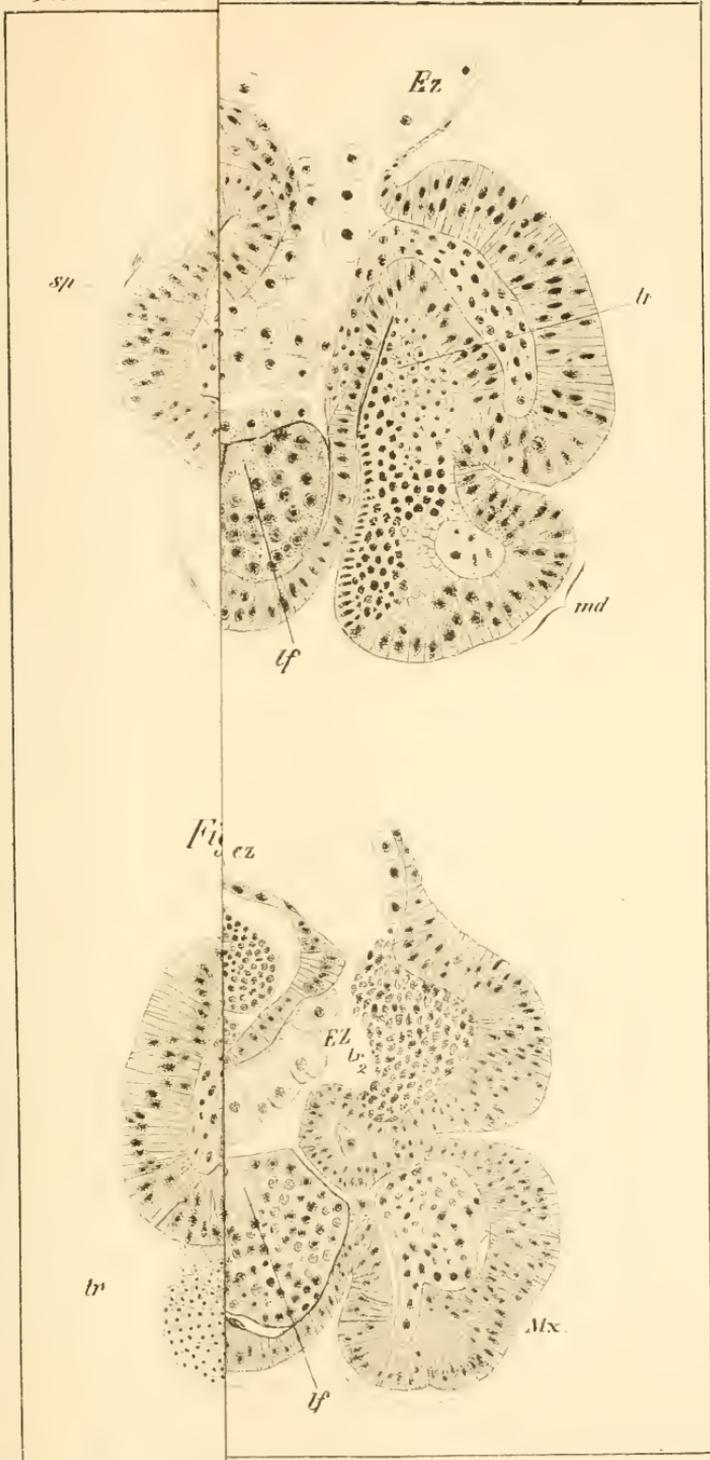


Fig. 1.

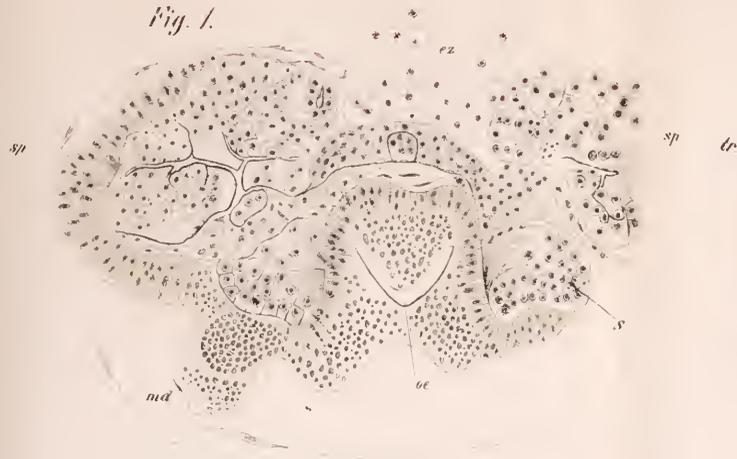


Fig. 2.

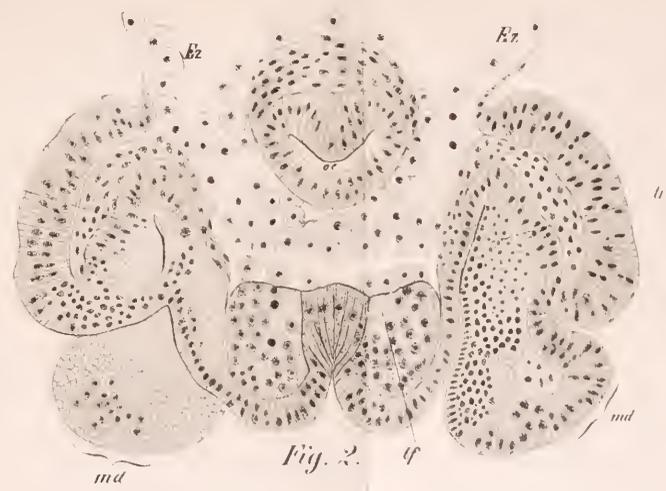


Fig. 3.

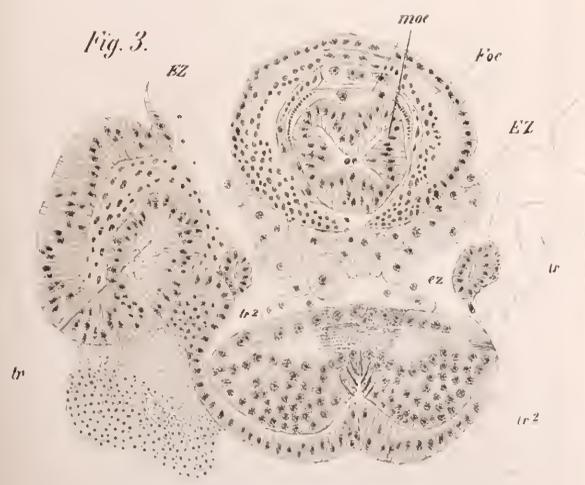
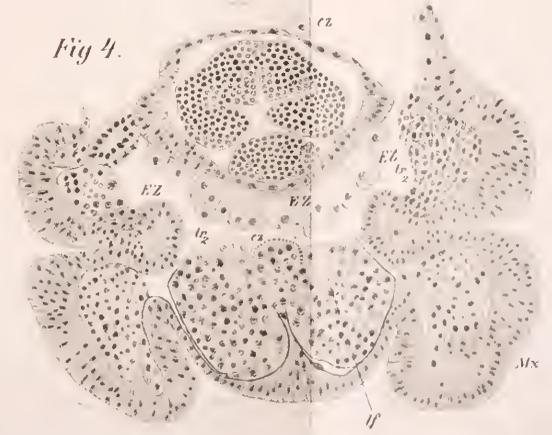
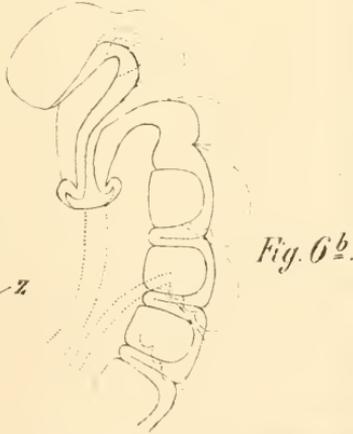
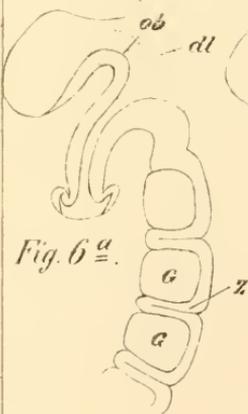
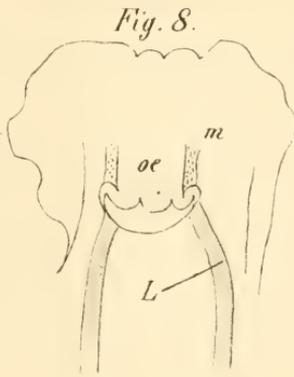
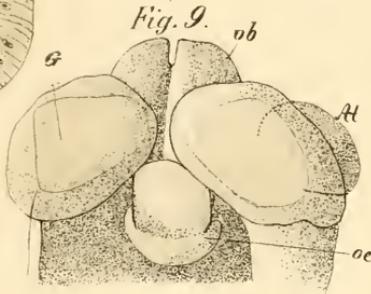
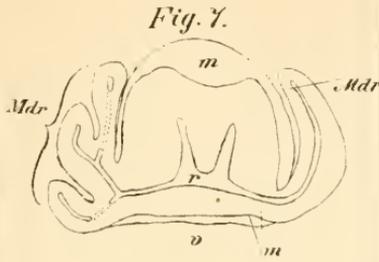
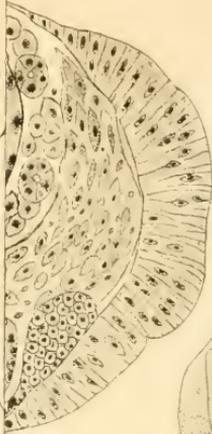


Fig 4.









SPARTAN™

File Folder

SP111

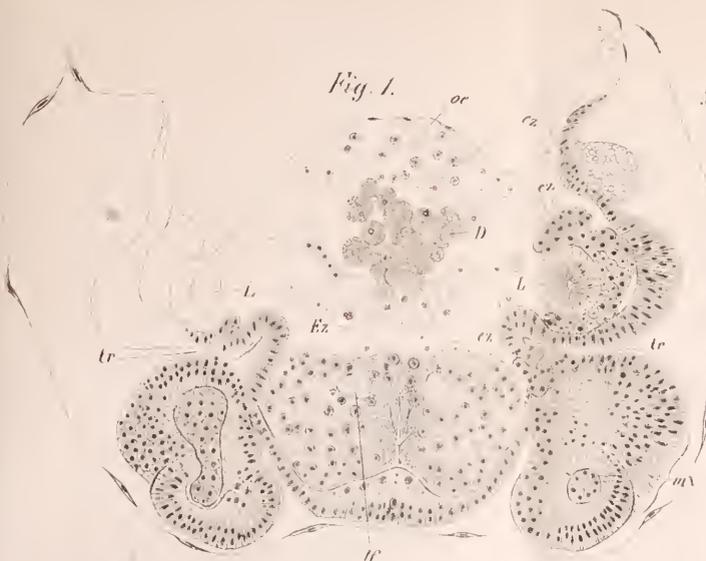


Fig. 1.

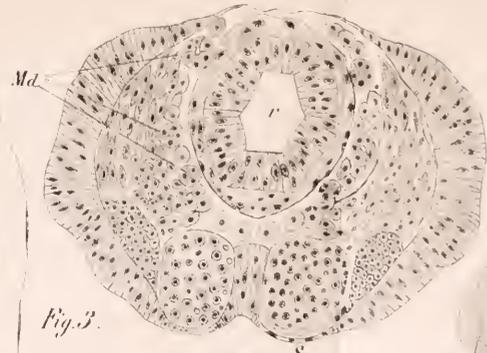


Fig. 2.



Fig. 7.

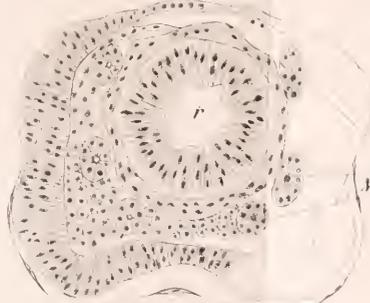


Fig. 3.

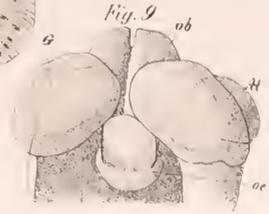


Fig. 9.

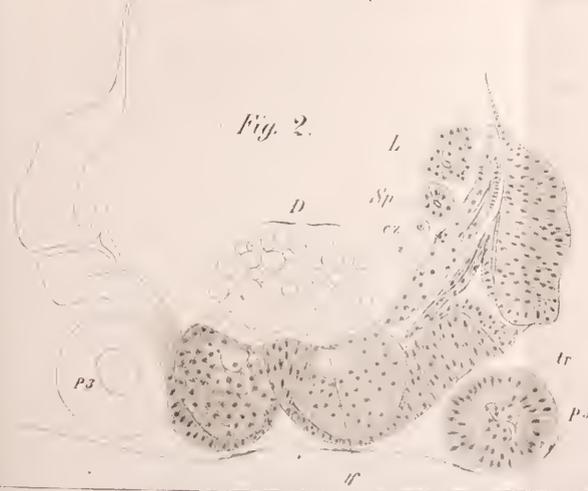


Fig. 2.

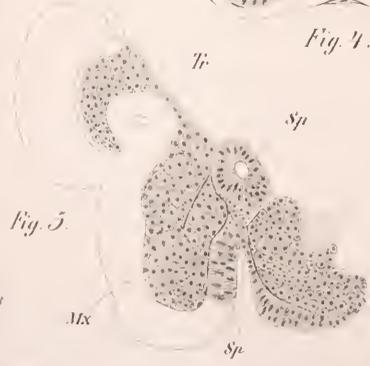


Fig. 5.

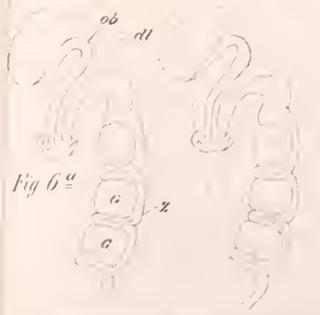


Fig. 6^a.



Fig. 6^b.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: [NF_4](#)

Autor(en)/Author(s): Hatschek Berthold

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. 115-148](#)