© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten.

Von

Dr. N. Bobretzky,
a. o. Professor an der Universität zu Kiew.

Mit Tafel XIV.

Ungeachtet einer ziemlich bedeutenden Anzahl von Untersuchungen, welche bis jetzt der Embryologie der Insecten gewidmet wurden, ist die Frage nach der Bildung des Blastoderms noch keineswegs erledigt. Die jetzt allgemein herrschende Ansicht hinsichtlich dieses Vorgangs rührt von den bekannten Untersuchungen Weismann's über die Entwicklung der Dipteren [1]) her. Nach Weismann, dessen Beobachtungen auch von manchen späteren Forschern bestätigt wurden, geht der Bildung des Blastoderms die Abscheidung einer hellen, durchsichtigen, fast homogenen Substanz, des sogenannten Keimhautblastems, an der Oberfläche des Eies voraus, welches als eine mehr oder weniger dicke oberflächliche Schicht das ganze Ei umgiebt und sich scharf von dem dunklen, undurchsichtigen, körnigen Dotter unterscheidet. In dem Blastem treten ziemlich gleichzeitig an der ganzen Peripherie des Eies Kerne auf, um welche herum das Blastem sich in einzelne, je einen Kern umschliessende, und an der Eioberfläche halbkugelig vorspringende Partien gruppirt. Mit der weiteren Theilung der Kerne und mit ihnen der Blastempartien grenzen sich diese letzteren von einander immer mehr ab und gestalten sich endlich zu Blastodermzellen.

Während in Bezug auf die Bildung der Blastodermzellen durch eine Theilung des Blastems in einzelne, je einen Kern einschliessende Partien die meisten Beobachter mit einander übereinstimmen, tritt ein sehr wichtiger Widerspruch hinsichtlich der Frage nach der Herkunft der Kerne selbst auf. Bekanntlich existiren darüber zwei grundverschiedene

[1]) Diese Zeitschrift. Bd. XIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ansichten. Weismann behauptet bei Musca und Chironomus eine allmälige, selbständige Entstehung der Kerne im Blastem beobachtet zu haben, so »dass sie Neubildungen, nicht Abkömmlinge des Keimbläschens sind«. Dieser Ansicht entschieden gegenüber steht Metschnikoff. Nach ihm[1]) entstehen die Kerne im Innern des Dotters durch fortgesetzte Theilung eines Kernes (des Keimbläschens), begeben sich an die Peripherie des Dotters und dort, vom Keimhautblastem umgeben, liefern sie die Blastodermzellen. Zu diesem Schlusse wurde Metschnikoff durch seine Beobachtungen der ersten Embryonalvorgänge bei Miastor und bei den Aphiden geführt. Im durchsichtigen Ei dieser Insecten fand er zuerst im Innern des Dotters zwei Kerne (die er als Derivate des Keimbläschens betrachtet), dann vier und später neun bis zehn Kerne, welche mit weiterer Vermehrung allmälig an die Peripherie des Dotters treten, um das Blastoderm zu bilden.

Obwohl nun aus theoretischen Gründen die von Metschnikoff angegebene Darstellung der Bildung des Blastoderms wohl als eine wahrscheinlichere anzusehen ist, so wurden doch seitdem keine neuen überzeugenden Thatsachen zur Stütze der Ansicht von Metschnikoff dargebracht, und die meisten späteren Forscher beschreiben die Bildung des Blastoderms nach dem Weismann'schen Schema. In seinen »Embryologischen Studien an Würmern und Arthropoden« macht A. Kowalevsky Angaben über die Bildung des Blastoderms nur für die Apis mellifica. Nach ihm[2]) treten bei Apis die Blastodermzellen, ohne die vorhergehende Abscheidung eines besonderen Blastems, als halbkugelige, aus Protoplasma und Kern bestehende Erhebungen anfangs am oberen Ende des Eies und dann allmälig an seiner ganzen Oberfläche auf. In gleicher Weise schildert auch Ganin[3]) frühe Stadien der Blastodermbildung bei Formica.

Eine eigenartige Ansicht hinsichtlich der Blastodermbildung bei den Insecten hat neuerdings A. Brandt in seiner grossen Arbeit »Ueber die Eiröhren und das Ei der Insecten«[4]) ausgesprochen. Aufeinanderfolgende Stadien der Blastodermbildung konnte Brandt nur an den sehr durchsichtigen und kleinen Eiern der Aphiden verfolgen. »Weder Keimbläschen, noch Keimfleck verschwinden im Eie vor dem Anfange der Embryonalentwicklung. Im Gegentheil vermehrt sich das Keimbläschen,

1) Embryologische Studien an Insecten. Diese Zeitschrift. Bd. XVI.

2) l. c. p. 45. Taf. XI, Fig. 1 und 2.

3) Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopterenembryonen. Mem. de l'Acad. de St. Petersbourg, VII Ser., T. XIV, No. 5, p. 2, Fig. 2.

4) Nachrichten der kaiserlichen Gesellschaft der Freunde der Naturkenntniss, Anthropologie und Ethnographie bei der Universität Moskau. Bd. XXII.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wie man es aus allmäligem Ersatze eines Keimbläschens zuerst durch zwei, dann durch eine mehr und mehr grosse Zahl von ganz demselben ähnlichen Elementen erschliessen muss. Anfangs haben die Abkömmlinge des Keimbläschens die Zeit, fast bis zur Grösse ihres Stammvaters heranzuwachsen; später aber nehmen sie, sich immer vermehrend, sehr allmälig in Grösse ab.« Indem sie nach und nach fast den ganzen Raum des Eies ausfüllen, sammeln sich dieselben besonders an der Peripherie, wo sie sich später dicht aneinander legen und so das Blastoderm bilden. »Dabei stellen die Abkömmlinge des Keimbläschens nicht nur die Keimkerne allein, sondern auch die ganzen Blastodermzellen dar. Das Protoplasma der Blastodermzellen entspricht dem Keimbläschen, ihre Kerne — dem Keimfleck.« Eine besondere Keimhautblastemschicht im Sinne Weismann's fehlt bei Aphis, wie auch bei anderen von A. Brandt mit Bezug auf die Blastodermbildung untersuchten Insecten (Phryganea, Agrion, Donacia). Bei diesen letzteren sah Brandt von der Vermehrung des Keimbläschens im Innern des Dotters nichts; er beobachtete nur das allmälige Hervortreten von runden Elementen aus der Tiefe des Dotters an die Peripherie und das Zusammenlegen derselben zu einem compacten Blastoderm. »Die sich an die Oberfläche des Dotters begebenden Elemente sind, ihren anatomischen und physischen Eigenschaften nach, genau eben solche junge Keimbläschen wie auch bei Aphis.« Auf Grund dieser Analogie hält sich Brandt für berechtigt, zu behaupten, dass das Blastoderm bei allen Insecten aus den Abkömmlingen des Keimbläschens entsteht[1]), und neuerdings hat er einen Versuch gemacht, auch für andere Thiere diese Ansicht gelten zu lassen[2]).

Nach diesen kurzen historischen Bemerkungen will ich nun meine eigenen Beobachtungen über die Blastodermbildung bei den Insecten auseinandersetzen.

Indem ich mich im Sommer 1877 mit der Embryologie der Insecten, besonders Lepidopteren, beschäftigte, gelang es mir bei zwei Lepidopterenarten die Blastodermbildung näher und genauer, wie es bis jetzt bei den Insecten überall der Fall war, zu verfolgen und dabei einige interessante Thatsachen, welche etwas mehr Licht auf diesen Vorgang werfen, wahrzunehmen. Die betreffenden Schmetterlinge sind Pieris crataegi und Porthesia chrysorrhoea. Beide Arten, besonders die erste, kamen dieses Jahr in sehr grosser Menge vor und ihre Eier waren an den Blättern der verschiedenen Obstbäume sehr häufig zu treffen. Da die Eier mit einem dicken, derben und undurchsichtigen Chorion versehen

1) l. c. p. 84—85.

2) Bemerkungen über die Eifurchung und die Betheiligung des Keimbläschens an derselben. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind, so konnte man an den frischen Eiern gar nichts sehen. Das Herausnehmen der Eier, ohne sie zu verletzen, aus ihren derben Hüllen war ebenso wenig erfolgreich. Also musste ich mich zu den künstlich erhärteten Eiern wenden. Nach dem von mir bei vielen anderen Fällen mit Erfolg angewandten Vorgange, habe ich die frischen Eier im Wasser etwas erwärmt und auf 16—20 Stunden in eine wässerige Lösung von Chromsäure (0,5 %) gelegt. Nach dieser Zeit liessen sich die Eier ziemlich leicht aus ihren Hüllen herausnehmen; sie wurden hernach auf einige Stunden in absoluten Alkohol gebracht, mit Carmin gefärbt und geschnitten.

Da die aufeinanderfolgenden Phasen der Blastodermbildung von mir nur bei Pieris crataegi Schritt für Schritt verfolgt wurden, so werde ich bei der nachfolgenden Beschreibung vorzüglich diese letztere Form ins Auge fassen.

Die länglich ovalen, an der Oberfläche der Blätter in grosser Zahl (bis 150) dicht neben einander sitzenden Eier der P. crataegi sind mit einem goldgelben, der Länge nach gerieften Chorion versehen, welches an dem oberen, etwas verdünnten Ende des Eies eine schöne, meistentheils sechsstrahlige Rosette zeigt. In einem jeden kuchenförmigen Haufen weisen die Eier stets beinahe denselben Grad der Entwicklung auf. Da ich niemals die Weibchen während des Ablegens der Eier traf, so konnte ich auf das Alter der Eier nur von dem Grade der Entwicklung derselben schliessen. Nach dem Erhärten stehen die Eier von ihrem Chorion ziemlich weit ab und haben eine länglich ovale Gestalt mit dem dicken unteren und etwas verdünnten oberen Ende, an welchem letzteren ich bei den jüngsten Eiern mehrmals eine kleine conische Spitze fand. Ausser dem Chorion war keine andere Eihaut wahrzunehmen.

Auf den Durchschnitten lassen die Eier eine dünne peripherische Schicht bemerken, welche sich aber ihrer Zusammensetzung nach nur wenig vom übrigen Dotter unterscheidet. In einer feinkörnigen Masse, welche als die bei der Zusammenziehung des Eies während der Erhärtung desselben an die Oberfläche heraustretende und dort geronnene Flüssigkeit aufzufassen ist, enthält diese Schicht ähnliche, nur viel kleinere Bläschen, aus welchen der übrige Dotter besteht. Bei Pieris hat die peripherische Schicht des Eies nur eine sehr geringe Dicke, und da dabei auch der Nahrungsdotter aus verhältnissmässig kleinen Bläschen zusammengesetzt ist, so tritt der Unterschied der peripherischen Schicht von dem centralen Dotter nicht scharf genug hervor; viel deutlicher tritt die peripherische Schicht an den, mit grobkörnigem Nahrungsdotter versehenen Eiern der Porthesia ins Auge. Diese letzteren Eier haben die Gestalt einer abgeplatteten Kugel, und auf dem Durchschnitte (Fig. 1)

sieht man eine dicke, etwas hellere peripherische Schicht, welche sich nicht scharf von dem dunklen centralen Dotter abgrenzt und aus den ganz ähnlichen, wie dieser, nur viel kleineren Elementen zusammengesetzt ist. Aus dem Gesagten ist es schon klar, dass die peripherische Schicht des Lepidoptereneies, ihren Eigenschaften nach, nicht als Blastem im Weismann'schen Sinne zu betrachten ist, und davon überzeugt uns das Verhalten derselben bei der Bildung des Blastoderms noch mehr.

Bevor die ersten Spuren des Blastoderms an der Oberfläche des Eies auftreten, findet man auf den Durchschnitten im Innern des Dotters eine Anzahl von kleinen Körperchen, welche dadurch besonders scharf ins Auge treten, dass sie sich mit Carmin intensiv färben, während der sie umgebende Dotter fast ganz ungefärbt bleibt. Die ganze Zahl solcher Körperchen im Ei ist verschieden und vermehrt sich mit der Entwicklung. Es gelang mir mehrmals, aus dem Ei eine vollständige Reihe von aufeinanderfolgenden Durchschnitten anzufertigen, und dann konnte ich die Zahl der gefärbten Körperchen im ganzen Ei bestimmen. Die geringste Zahl, welche ich dabei fand, war vier, häufiger aber acht bis zehn; jüngere Entwicklungsstadien habe ich nicht gesehen.

Was den Bau der oben erwähnten Körperchen betrifft, so haben sie eine unregelmässige Gestalt, bei nicht immer gleicher Grösse, und bestehen aus einer sehr feinkörnigen, fast homogenen Substanz, im Innern deren ich in einigen Fällen ein centrales, kernartiges Gebilde zu bemerken glaube. Obschon bei Porthesia, wegen der grobkörnigen Beschaffenheit des Dotters und seiner Fähigkeit, sich mit Carmin leicht zu färben, die genannten Körperchen unvergleichlich schwieriger zu sehen sind, ist mir solches doch gelungen; ich erhielt nämlich von Porthesia-Eiern Durchschnitte, welche die beste Ansicht über die Structurverhältnisse derselben liefern. Figur 1 stellt uns einen solchen Durchschnitt dar. Man sieht hier im Dotter, etwas excentrisch, zwei Körperchen, welche von einander auf eine ihrem Durchmesser beinahe gleiche Weite entfernt sind. Im Innern eines jeden derselben bemerkt man bei hinreichender Vergrösserung einen stark gefärbten, dunkelrothen, rundlichen Kern, welcher mit einem Hof von einer weniger intensiv gefärbten, feinkörnigen Substanz umgeben ist. Ihrem Aussehen nach unterscheidet sich diese letztere scharf von dem umgebenden Dotter, stellt strahlige Contoure dar, indem sie verschieden lange und breite Fortsätze in den Dotter entsendet, und zeigt sich dem Protoplasma ganz ähnlich. Die nähere Untersuchung überzeugt uns also, dass die bei den beiden Lepidopterenarten im Dotter vor der Blastodermbildung auftretenden Körperchen keine blossen Kerne, wie man es bis jetzt a priori

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

voraussetzen könnte, sondern echte, aus dem Protoplasma und Kern bestehende amöboide Zellen sind.

An einem anderen Schnitte der aus demselben Porthesiaei angefertigten Schnittreihe konnte ich noch zwei andere ganz ähnliche Zellen finden, welche nahe den vorherbeschriebenen, nur etwas tiefer im Dotter lagen. Die ganze Zahl solcher Elemente war also in diesem Ei nur vier, und in deren Umgebung hatte der Dotter eine etwas weniger grobkörnige Beschaffenheit als anderswo, und bildete auf dem Durchschnitte einen gleichsam helleren, centralen Hof, welcher mit der peripherischen Dotterschicht in Verbindung zu stehen schien.

Während in den rundlichen Eiern der Porthesia die protoplasmatischen Elemente im Dotter nicht weit von einander liegen, zeigen sie in den länglichen Pieriseiern auf den jungen Entwicklungsstadien eine eigenthümliche Anordnung. Regelmässig fand ich dieselben in zwei abgetrennte Gruppen zusammengehäuft, von denen eine nicht weit von dem verdünnten oberen Ende des Eies und die andere beinahe in der Mitte der unteren Eihälfte lag. So treffen die Längsschnitte des Eies bald den einen Haufen, bald den anderen, bald die beiden zugleich, und in einem jeden Haufen lässt ein und derselbe Längsschnitt nur ein (Fig. 2) oder zwei (Fig. 3) protoplasmatische Körperchen sehen. In der Querrichtung geschnitten, gab das Ei auf diesem Stadium gewöhnlich nicht mehr als zwei Schnitte mit den, sich mit einander durch Fortsätze verbindenden protoplasmatischen Körperchen, sowohl für den oberen (Fig. 4 *A*), als auch für den unteren (Fig. 4 *B*) Haufen, und zwischen beiden letzteren eine lange Serie von Querschnitten, auf welchen keine protoplasmatischen Körperchen zu finden waren.

Wenn man auch ein Bedenken in Bezug auf den morphologischen Werth der genannten Elemente trüge, so setzt die Untersuchung der etwas späteren Entwicklungsphasen, wann diese letzteren sich in der Menge stark vermehren, die Zellennatur derselben ganz ausser Zweifel. Auf den Durchschnitten solcher Stadien (Fig. 5, 6 u. w.) sieht man mitten im Dotter zerstreute röthliche Zellen von verschiedenartiger Gestalt, bald mit kurzen und breiten, bald mit langen fadenförmigen Fortsätzen, welche oft bis zur Verbindung mit diesen von benachbarten Zellen zu verfolgen sind. Der rundliche Kern lässt sich durch seine dunkelrothe Farbe leicht erkennen und ist mit einer Anhäufung des Protoplasma umgeben, welches in die Fortsätze ausläuft. Nebst den vollständigen Zellen trifft der Schnitt auch nur protoplasmatische Stränge allein, welche in der Mitte des Dotters leicht erkennbar sind. Die im Dotter zerstreuten, mit langen Fortsätzen versehenen Zellen stellen ein

© Biodiversity Heritage Library; http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bild dar, welches etwas an das reticuläre Bindegewebe erinnert, wobei der Nahrungsdotter die Rolle einer Grundsubstanz spielt.

Indem die Zellen, sich vermehrend, weiter und weiter im Dotter sich ausbreiten, nähern sich mehrere von ihnen der Peripherie des Dotters immer mehr und treten endlich an der Oberfläche desselben hervor. Bei Pieris verbreiten sich die Zellen anfangs nur in der oberen Eihälfte und erreichen die Dotteroberfläche zuerst an dem oberen oder Micropylende des Eies, wo sie als erste Blastodermzellen anfangs in sehr geringer Zahl auftreten. So sehen wir in Figur 6 an dem oberen Ende des Eies nur eine einzige Zelle, welche unmittelbar unter der Eioberfläche liegt. Mit dem Heransteigen der Zellen an die Oberfläche findet eine wichtige Veränderung in der äusseren Gestalt derselben statt: das Protoplasma zieht seine Fortsätze ein und häuft sich um den Kern herum zusammen, wodurch die Zellen etwas grösser als früher zu sein scheinen und ihre frühere sternförmige Gestalt in eine kugelige verändern. Indem sie mit ihrer inneren Hälfte theils im Dotter stecken, wölbt sich ihre äussere, freie Hälfte auf der Oberfläche des Dotters halbkugelig hervor. Kurz es erhalten jetzt die Zellen den bekannten Habitus der jungen Blastodermzellen.

Den wenigen, an dem oberen Ende des Eies zuerst auftretenden Blastodermzellen fügen sich immer neue hinzu, welche fortwährend aus dem Dotter an die Peripherie heraufsteigen, und so breitet sich das Blastoderm von dem oberen Ende des Eies an weiter und weiter an der Oberfläche desselben aus (Fig. 7 u. 8), bis es endlich das ganze Ei bedeckt (Fig. 9). In enger Verbindung mit dem Wachsthum des Blastoderms geht auch im Dotter die Vermehrung der sternförmigen amöboiden Zellen fort, welche sich aus der oberen Eihälfte immer weiter in die untere verbreiten. Die fortschreitende Ausbreitung derselben zeigt einen sehr regelmässigen Gang. Die am weitesten in die untere Eihälfte vorgerückten Zellen, welche gewöhnlich eine mehr oder weniger spindelförmige Gestalt haben, sind auf den Längsschnitten in einer bogenförmigen, zum unteren Ende des Eies hin convexen Linie gelagert, deren beide Enden sich den Rändern der Blastodermanlage unmittelbar anlegen (Fig. 7). Solcher Randbogen der Zellen rückt im Dotter mit der allmäligen Ausbreitung der Blastodermanlange immer näher zum unteren Ende des Eies vor, verkürzt sich dabei mehr und mehr an seinen beiden Enden, auf Kosten deren sich immer neue Blastodermzellen bilden (Fig. 8) und tritt endlich ganz an der Peripherie hervor, um die Blastodermschicht am unteren Eipole zu schliessen. Dieses regelmässige Vorrücken der Zellen im Dotter zum unteren Eiende und zur Peripherie hin zeigt uns klar, dass die Blastodermanlage in der That durch Hervortreten immer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

neuer Zellen aus dem Dotter und nicht durch Theilung der schon gebildeten Blastodermzellen, wie man es voraussetzen könnte, wächst. Der letztere Vorgang spielt eine wichtige Rolle hauptsächlich darin, dass die anfangs ziemlich weit von einander abgetrennten, grossen und stark an der Oberfläche des Eies vorgewölbten Blastodermzellen allmälig an Grösse abnehmen, sich dichter an einander anschliessen und eine zusammenhängende Schicht bilden.

Die Ungleichzeitigkeit in der Blastodermbildung an dem oberen und unteren Ende des Eies äussert sich bei Pieris mehrfach noch viel schärfer als wir es auf den oben angeführten Längsschnitten gesehen haben. So habe ich Längsschnitte, an welchen die Blastodermanlage nicht mehr als ein Drittel der Eioberfläche einnimmt und die Zellen im Dotter auch noch nicht in der ganzen oberen Eihälfte verbreitet sind. Auch nachdem das ganze Ei vom Blastoderm bedeckt ist, macht sich noch eine Zeit lang ein Unterschied in der Ausbildung der Blastodermzellen an dem oberen und unteren Eiende bemerklich und verwischt sich nur später nach und nach. So erscheint uns in der Figur 9 das Blastoderm an dem oberen Ende des Eies schon als eine glatte, zusammenhängende, kleinzellige Schicht, während es am unteren Ende noch aus grossen, von einander abgetrennten Zellen besteht.

Die an einem Ende des Eies beginnende und zu dem anderen allmälig vorschreitende Bildung des Blastoderms, wurde schon bei verschiedenen Insecten beobachtet, nämlich bei Apis von A. Kowalevsky, bei Formica von Ganin, bei Thrips von Oulianin[1]), bei Docophorus von O. Grimm[2]) und bei Phryganea von A. Brandt[3]). Obschon dieser Vorgang ziemlich weit bei den Insecten verbreitet zu sein scheint, hat er doch keine wichtige Bedeutung, da auch die einander nahe stehenden Insecten sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten. So fand ich, dass bei Porthesia die Blastodermzellen fast an der ganzen Oberfläche des Eies gleichzeitig auftreten (Fig. 16).

Mit der Bildung des Blastoderms nehmen die sich im Dotter befindenden Zellen an Menge keineswegs ab. Durch die Untersuchung der Schnitte ist es sehr leicht sich zu überzeugen, dass nur ein Theil der im Innern des Dotters befindlichen zelligen Elemente an die Oberfläche tritt und zur Bildung des Blastoderms verbraucht wird, während der andere,

1) Beobachtungen über die Entwicklung der Physapoden. Russische Nachrichten der kais. Gesell. d. Fr. d. Nat., Anthr. u. Ethn. bei der Universität Moskau Bd. X, p. 39. Taf. IX, Fig. 1.

2) Zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Mem. de l'Acad. de St. Petersb. VII. Ser. Taf. XXVII. No. 12, p. 3.

3) Loc. cit. p. 24. Taf. IX, Fig. 135.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vielleicht noch grössere Theil derselben auch nach der Ausbildung des Blastoderms im Dotter bleibt, sich noch durch Theilung zu vermehren fortfährt und später das Zerfallen des gesammten Nahrungsdotters in die sogenannten Dotterschollen oder Dotterballen bedingt.

Die schon nach der Bildung des Blastoderms erfolgende Zerklüftung des Nahrungsdotters in rundliche oder polygonale Stücke, die Dotterschollen oder Ballen, wurde bereits längst an Eiern von verschiedenen Insecten, Arachniden und Crustaceen beobachtet. Man hatte gewöhnlich angenommen, dass diese secundäre Zerklüftung des Dotters keinen morphologischen Werth habe und nur zum schnelleren Verbrauch und zur leichteren Auflösung des Dotters diene. Für die Crustaceen habe ich zuerst schon früher[1]) constatirt, dass die secundäre Zerklüftung des Dotters mit der Verbreitung der Darmdrüsenzellen im Dotter in Verbindung steht und von dieser unmittelbar abhängt. Was die Insecten betrifft, so wurden von A. Kowalevsky im Dotter der Apis mellifica sowohl als auch in den Dotterballen vieler anderen Insecten, besonders der Lepidopteren, die Kerne entdeckt, deren Abstammung nach seinem Vermuthen dieselbe wie die der Kerne des Blastoderms sein könnte. Bei Pterophorus pentadactylus hat A. Kowalevsky bemerkt, dass »die Bildung der Dotterballen dort beginnt, wo der Dotter mit den Zellen der Embryonalhülle unmittelbar in Berührung kommt« und von da an allmälig zum Centrum des Dotters geht. Da er ausserdem bemerkte, dass die Zellen der serösen Hülle sich mit Dotter füllen, so kam er zu dem Schlusse, dass die Entstehung der Dotterballen unmittelbar von den Zellen der serösen Hülle abhänge, obschon er »die Rolle, welche die letzteren dabei spielen, sich nicht erklären konnte«[2]).

Ich bin sehr erfreut die Beobachtungen unseres berühmten Embryologen im Wesentlichen bestätigen zu können. Es ist ganz richtig, dass die Zellen der serösen Hülle den Dotter mehr oder weniger einsaugen und dadurch, besonders an einigen Stellen, ziemlich dick werden; ebenso ist es richtig, dass die Dotterballen an der Peripherie des Dotters anfangs auftreten und die centrale Dottermasse nur etwas später in die Dotterballen zerfällt. Diese beiden Vorgänge haben aber mit einander keinen Zusammenhang und die Zellen der serösen Hülle spielen bei der Bildung der Dotterballen gar keine Rolle. Ich muss dabei gestehen, dass die von A. Kowalevsky vermuthungsweise gegebene Erklärung der Bildung der Dotterballen den beobachteten Thatsachen so nahe liegt, dass auch ich selbst, so lange als mir nur spätere Entwicklungsphasen mit ganz

1) Siehe meine Arbeiten über die Embryologie des Flusskrebses, Palaemon und Oniscus.

2) l. c. p. 54.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebildeten Dotterballen bekannt waren, die Ansicht von A. Kowalevsky als sehr wahrscheinlich hielt. Allein die Untersuchung der aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung setzte für mich ganz ausser Zweifel, dass die Zellen der serösen Hülle mit der Bildung der Dotterballen nichts zu thun haben und dass die im Dotter gebliebenen zellenartigen Elemente, welche also eine mit den Blastodermzellen gemeinsame Abstammung haben, als Bildungscentren der Dotterballen dienen.

Figur 10 stellt uns einen Längsschnitt des Eies auf dem Stadium dar, wo die ersten Spuren der Trennung des Blastoderms in die Anlagen des Keimstreifens und der Embryonalhüllen auftreten. Die Anlage des Keimstreifens zeichnet sich an der Oberfläche des Eies durch ihre verhältnissmässig hohen, im Durchschnitte beinahe cubischen Zellen aus, während der übrige, zur Bildung der serösen Hülle dienende Theil des Blastoderms aus den platten Zellen besteht. An der Grenze beider Theile beginnt eine ringförmige Falte (*f*) sich zu bilden, welche allmälig zur Abtrennung des Keimstreifens von dem Blastoderm führt. Von Anfang an und bis zur vollständigen Schliessung dieser Falte konnte ich in derselben nur eine einzige Zellenschicht unterscheiden. So sieht man in Figur 11 den Keimstreifen schon ganz von dem über demselben geschlossenen Blastoderm, welches bereits als seröse Hülle zu betrachten ist, abgetrennt und etwas in den Dotter eingesenkt. An seinen Rändern biegt sich der aus cylindrischen Zellen zusammengesetzte Keimstreifen (*k*) zur Eioberfläche um und setzt sich in die noch sehr unvollständige Anlage des Amnions fort, deren platte Zellen, indem sie sich immer verdünnen, der serösen Hülle dicht anschmiegen und bald aufhören. Auf diese Weise ist der mittlere Theil des Keimstreifens nur von einer dünnen Zellenschicht bedeckt, welche unmittelbar in die das ganze Ei umgebende seröse Hülle (*s*) übergeht, während man an den Rändern des Keimstreifens, zwischen demselben und der serösen Hülle noch eine kleine Amnionanlage (*a*) wahrnimmt. Wenn man nur solche Stadien mit der schon ganz geschlossenen serösen Hülle und dem unter derselben liegenden Keimstreifen, welche nur eine Spur der Amnionhülle an den Rändern sehen lässt, unter Augen hätte, so könnte man leicht zu dem Schlusse kommen, dass das ganze Blastoderm sich in die seröse Hülle umwandle und der Keimstreifen unabhängig von demselben entstehe. Wie es bekannt ist, bemühte sich Ganin eine ähnliche Ansicht für die Hymenopteren und Lepidopteren gelten zu lassen[1]. — Die Amnionanlage wächst aber schnell fort und schliesst sich bald über dem Keimstreifen, so dass etwas später zwischen der serösen Hülle (*s*) und dem

1) Embryonalhülle der Hym.- und Lepid.-Embryonen. p. 4, 14—15.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

noch derselben anliegenden Keimstreifen (*k*) schon überall eine aus sehr dünnen, im Durchschnitt spindelförmigen Zellen bestehende Amnionhülle (*a*) zu sehen ist (Fig. 12). Indessen krümmt sich der Keimstreifen an seinen Rändern zusammen und senkt sich, besonders mit seinen Rändern, in den Dotter immer mehr ein, während die jetzt schon ganz gebildeten Dotterballen zwischen die seröse Hülle und das Amnion allmälig dringen, so dass der Keimstreifen mit dem Amnion endlich ganz im Innern des Dotters zu liegen kommt (Fig. 13).

Ich will noch einige Bemerkungen über die äussere Gestalt des Keimstreifens bei Pieris machen. Bei seinem ersten Auftreten, wenn er als ein Theil des Blastoderms noch ganz an der Eioberfläche liegt, hat der Keimstreifen eine längliche Form, wobei sein Längsdurchmesser bemerkenswerth quer zur Längsachse des Eies liegt. So nimmt er auf den Längsschnitten des Eies nicht mehr als ein Drittel der Länge des Eies ein, während auf den durch den Keimstreifen geführten Querschnitten des Eies derselbe beinahe drei Viertel der ganzen Eiperipherie bedeckt. Mit der Abtrennung von der serösen Hülle krümmt sich der Keimstreifen mit seinen Rändern immer mehr zusammen und erscheint als eine stark gebogene Platte, welche auf den Längsschnitten sowohl als auch auf den Querschnitten des Eies eine ähnliche Form und eine beinahe gleiche Grösse hat (Fig. 12, 13). Später wächst diese Platte in die Länge und nach der Längsachse des Eies immer mehr fort, während sie in der Breite fortwährend abnimmt, und krümmt sich bogenförmig, so dass ihr hinteres Ende nicht weit von dem vorderen zu liegen kommt. Auch nach der vollständigen Abtrennung des Keimstreifens von der serösen Hülle, besteht er eine Zeit lang noch aus einer Schicht von hohen cylindrischen Zellen, welche an seinen Rändern in die sehr dünnen Zellen des Amnions übergehen. Nur zur Zeit, da der Keimstreifen die Gestalt einer langen und ziemlich engen Platte mit den etwas breiteren beiden Enden (Fig. 15) annimmt, tritt an demselben eine längliche Furche (*r*) auf, welche in der von A. Kowalevsky beschriebenen Weise zur Bildung des zweiten Keimblattes, nämlich des Mesoderms, führt.

Wie es schon oben gesagt wurde, konnte ich beim Beginn der Embryonalentwicklung an den, von dem Chorion frei gelassenen Eiern keine andere Eihaut mehr unterscheiden. Nach der vollständigen Ausbildung des Blastoderms, zur Zeit, da dasselbe in den Keimstreifen und die seröse Hülle zu zerfallen beginnt, lässt sich aber an der ganzen Eioberfläche ein anfangs sehr feines, structurloses Häutchen bemerken, welches der äusseren Fläche des Blastoderms als eine Cuticula sehr dicht anliegt. Bei der weiteren Entwicklung nimmt es etwas an Dicke zu und wird viel deutlicher bemerkbar, wobei es immer der serösen Hülle unmittelbar

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anliegt und von derselben nur mit Mühe und auf kurze Strecken losgerissen werden kann. Solche structurlose Cuticularmembranen, welche in der Classe der Crustaceen sehr verbreitet sind, wurden bei den Insecten bis jetzt nur bei den Poduriden von Oulianin [1]) und bei Platygaster und anderen Pteromalinen von Metschnikoff [2]) nachgewiesen.

Kehren wir aber zu den im Dotter stattfindenden Veränderungen zurück. Nach dem Auftreten des Keimstreifens hebt sich die seröse Hülle an den erhärteten Eiern weit von dem sich zusammenziehenden Dotter ab, besonders an beiden Enden des Eies (Fig. 10). Im Innern des Dotters sind ziemlich gleichmässig die Zellen verbreitet, welche keine Fortsätze mehr, wie es früher der Fall war, zeigen. Vor Allem bemerkt man auf den Durchschnitten nur dunkelrothe, rundliche Kerne, welche von einem weniger deutlichen hellrothen Protoplasmahof umgeben sind. Bei weiterer Entwicklung zerfliesst, so zu sagen, solcher Protoplasmahof immer mehr in dem umgebenden Dotter und erscheint auf den Durchschnitten als ein röthlicher Fleck, welcher einen immer grösseren Bezirk des Dotters um den Kern einnimmt, bis endlich der einem jeden Kern gehörende Theil des Dotters sich von den benachbarten als ein Dotterballen ganz absondert. Die Dotterballen kommen zuerst an der Dotterperipherie zum Vorschein, wo ich bei Pieris oftmals auf dem betreffenden Stadium mehr oder weniger über die Dotteroberfläche hervorragende Wölbungen (Fig. 11) fand, welchen je ein Kern gehörte. Viel trefflicher sah ich solches bei Porthesia. Figur 17 stellt uns einen Durchschnitt des Porthesiaeies auf dem Stadium dar, wo die Dotterballen sich zu bilden beginnen. Die seröse Hülle reisst gewöhnlich bei dem Entfernen des Chorions mit demselben sehr leicht ab und ist deswegen hier nicht gezeichnet. Man unterscheidet nur den Keimstreifen mit einem sehr kleinen Theile der Amnionhülle und an der freien Oberfläche des Dotters sind die Dotterballen auf den verschiedenen Stufen der Absonderung zu sehen. Während einige von ihnen sich schon ganz von der ungetheilten Centralmasse des Dotters abgetrennt haben, sind andere mit derselben noch mehr oder weniger verbunden oder machen sich auch nur als Wölbungen der Oberfläche bemerkbar. Die Kerne in den Dotterballen sowohl als auch im Dotter vor dem Zerfallen desselben können bei Porthesia nur mit grösster Mühe bemerkt werden, obschon ich sie, wie es bereits oben besprochen wurde, in einigen Fällen ganz vertrefflich sah.

Die ganz ausgebildeten Dotterballen haben eine rundliche oder des gegenseitigen Druckes wegen polygonale Form und sind von einander

1) Nachrichten d. k. Gesell. d. Freunde d. Nat., Anthr. u. Ethn. bei der Univ. Moskau. Bd. XVI.

2) Diese Zeitschrift. Bd. XXIV. p. 278.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganz abgetrennt, so dass sie auf den Durchschnitten leicht herausfallen. Auf den gut gelungenen Schnitten lassen sie bei Pieris einen hellen, von den Dotterbläschen freien, rundlichen Centralraum sehen, im Innern dessen sich ein dunkelrother Kern, selten zwei, findet. Bei der starken Vergrösserung bemerkt man eine, den Kern umgebende, sehr dünne Protoplasmaschicht, von welcher äusserst feine, fadenförmige Fortsätze bis an die von Dotterbläschen ausgefüllte peripherische Schicht der Dotterkugel, wo sie sich verlieren, mehr oder weniger radiär auslaufen. Nicht selten findet man auch Theilungsstadien der Dotterballen, was uns hinlänglich zeigt, dass dieselben noch durch Theilung sich zu vermehren fortsetzen.

Ausser Pieris habe ich auch in den rundlichen Eiern eines für mich leider unbekannt gebliebenen Schmetterlinges, welchem der in Figur 18 dargestellte Schnitt gehört, grosse, auf den gefärbten Schnitten stark ins Auge tretende Kerne beobachtet, während dieselben bei Porthesia, wie es schon oben erwähnt wurde, nur mit grösster Mühe und in einigen glücklichen Fällen zu bemerken sind. Solche ungleiche Bemerkbarkeit der Dotterballenkerne ist in erster Linie, soweit meine nur auf drei Lepidopterenarten beschränkte Beobachtungen zu schliessen erlauben, von der Beschaffenheit des Nahrungsdotters abhängig, welcher bald aus gröberen, bald aus feineren Elementen besteht und sich bei verschiedenen Lepidopteren bald mehr, bald minder stark mit Carmin färbt. Der grobkörnige und sich mit Carmin stark färbende Dotter kann selbstverständlich die Kerne im Innern der Dotterballen leicht verdecken, wie es bei Porthesia in der That geschieht; vielleicht hat dabei auch eine bei verschiedenen Arten nicht ganz gleiche Eigenschaft der Kerne selbst einen Antheil. Mag es sein wie es wolle, so hat für uns die oben constatirte ungleiche Bemerkbarkeit der Dotterballenkerne eine ziemlich wichtige Bedeutung, indem wir uns auf diese Thatsache stützend einen Grund haben, auch bei anderen Insecten die Dotterballen, in denen Kerne mit den gewöhnlichen Untersuchungsmitteln noch nicht entdeckt werden konnten, als echte Zellen zu betrachten.

Alles oben Gesagte über die ersten Vorgänge der Embryonalentwicklung des Lepidoptereneies kann in folgenden Sätzen resumirt werden:

1) Vor dem Auftreten des Blastoderms findet im Dotter Vermehrung von geformten Elementen statt, welche aus Protoplasma mit Kern bestehen und den morphologischen Werth einer echten Zelle haben.

2) Ein Theil solcher Elemente tritt allmälig aus dem Dotter an die Eioberfläche heraus und stellt das Blastoderm dar, woran keine besondere Blastemschicht Antheil nimmt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3) Ein anderer Theil derselben bleibt auch nach der Bildung des Blastoderms im Dotter stehen und verursacht später das Zerfallen des letzteren in die sogenannten Dotterschollen oder -Ballen, welche als echte Zellen zu betrachten sind.

Die ersten zwei von diesen Sätzen treffen ganz mit den oben erwähnten Anschauungen von A. Brandt über die Bildung des Blastoderms bei den Insecten zusammen. Ich stimme mit A. Brandt vollkommen überein, dass die aus dem Dotter an die Eioberfläche heraustretenden Elemente echte Zellen sind, obschon ich darin selbstverständlich noch gar keinen Grund sehe, dieselben als Abkömmlinge des Keimbläschens allein zu betrachten. Es ist vor Allem hervorzuheben, dass die Ansicht über die Bildung des Blastoderms durch Theilung des Keimbläschens bei Brandt zuerst als eine nothwendige Forderung seiner allgemeinen Auffassung des Keimbläschens als einer echten Zelle erschien, einer Auffassung, zu welcher Brandt durch seine Untersuchungen der Eibildungsprocesse bei den Insecten geführt wurde, und welche er auch durch einige Beobachtungen über die Blastodermbildung zu stützen sich bemühte. Ich werde hier nur diese letzteren besprechen. Wie man es aus dem oben beigefügten Citate von A. Brandt sieht, besteht der Hauptbeweisgrund, welchen A. Brandt für seine Ansicht über die Abstammung des gesammten Blastoderms von dem Keimbläschen führt, darin, dass die an die Oberfläche des Dotters heraustretenden Elemente, seinen Beobachtungen nach, den jungen Keimbläschen ganz ähnlich sind. In seinen Figuren zeichnet A. Brandt diese Elemente stets, auch zur Zeit wenn dieselben bei Aphis noch ganz im Dotter liegen, als helle, rundliche, scharf contourirte Bläschen mit einem dunklen amöboiden Kern im Innern. In dieser Beziehung stehen meine Beobachtungen zu den Angaben von A. Brandt ganz im Gegensatz. Wie wir es oben gesehen haben, zeigen die sich im Ei vermehrenden Elemente, so lange sie sich noch im Innern des Dotters finden, eine unregelmässige, meistens sternförmige, äussere Gestalt mit einem rundlichen Kern. Indem ich hier diese Differenzen zwischen mir und A. Brandt zu erklären nicht versuche, kann ich dabei nicht umhin darauf hinzuweisen, dass A. Brandt die amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens zu sehr benutzt, um verschiedenartige Vorgänge zu erklären. Die neuerdings erschienenen Arbeiten von Auerbach, Fol, Strassburger, Bütschli, O. Hertwig und anderer haben uns mit einigen sehr wichtigen Vorgängen bekannt gemacht, welche im Ei vor und während der Eifurchung stattfinden. Alle diese Erscheinungen, welche so regelmässig vor sich gehen, dass sie von verschiedenen Beobachtern unabhängig von einander im Wesentlichen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

übereinstimmend beschrieben wurden, nimmt A. Brandt[1]) keinen Anstand auf die amöboiden Bewegungen des Kerns herabzuführen, als ob ganz unregelmässige, man kann sagen, zufällige Veränderungen in der äusseren Gestalt des Kerns uns eine Erklärung jener Vorgänge geben könnten. Indem er immer nur auf die amöboide Beweglichkeit des Kernes ausschliesslich drängt, verliert A. Brandt unbemerklich fast jedes Unterscheidungsmerkmal für einzelne Bestandtheile der Zelle, d. h. Protoplasma, Kern und Kernkörperchen, und bekommt somit die grösste Freiheit, dieselben seiner Ansicht nach zu deuten. So zeichnet er uns in seinen Tafeln, wo er so freigebig amöboide Veränderungen des Kerns illustrirt, in der amöboiden Gestalt bald den Kern, bald das Kernkörperchen, bald den Keimfleck, bald das Keimbläschen, welches seiner Ansicht nach eine echte Zelle ist. Die Theorie von Proto- und Deutoplasma van Beneden's verwerfend, nimmt er keinen Anstand auch den sogenannten Bildungsdotter als das Keimbläschen im amöboiden Zustand zu betrachten.

Die so eben ausgesprochenen Erwägungen erlauben mir nicht, den von A. Brandt zur Stütze seiner Ansicht über die Blastodermbildung geführten Gründen eine Beweiskraft beizugeben. Mit der grössten Mehrzahl der Forscher in Uebereinstimmung, betrachte ich das Keimbläschen als den Kern der Eizelle, von welchem nur Kerne von künftigen Embryonalzellen abstammen können.

Um eine klare Einsicht in die beschriebenen Vorgänge der Embryonalentwicklung der Lepidopteren zu erhalten, muss man sich zu den anderen Arthropodenclassen, Arachniden und Crustaceen, wenden. Die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen, wie es unlängst von Hubert Ludwig[2]) beschrieben wurde, zeigt in mancher Hinsicht eine grosse Uebereinstimmung mit dem, was wir oben bei den Lepidopteren gesehen haben. So beobachtete Hubert Ludwig in dem sich entwickelnden Ei des Philodromus limbatus eine allmälige, sich durch Theilung vollziehende Vermehrung von protoplasmatischen Elementen, welche[3]) eine sternförmige mit Ausläufern versehene Gestalt und einen rundlichen Kern im Innern haben und den von mir im Lepidopterenei gefundenen Elementen sehr ähnlich erscheinen. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur darin, dass bei Philodromus um solche protoplasmatische Elemente herum

1) Ueber die Eifurchung der Ascaris nigrovenosa. Diese Zeitschrift Bd. XXVIII. p. 366—384. Taf. XX—XXI. — Bemerkungen über die Eifurchung und Betheiligung des Keimbläschens an derselben. Ibidem, p. 587—606. Taf. XXVII.

2) Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Insecten. Diese Zeitschrift Bd. XXVI. p. 470. Taf. XXIX—XXX.

3) Siehe Taf. XXX, Fig. 9 und 10.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die sogenannten Deutoplasmasäulen sich regelmässig, in Gestalt einer Rosette anordnen. Anfangs stellt das ganze Ei nur eine Kugelrosette dar, in deren Centrum eine dunkle körnige Substanz (Protoplasma) liegt; diese Rosette theilt sich in zwei, vier u. s. w. Theilrosetten, wobei auch die centrale protoplasmatische Substanz sich theilt, so dass eine jede Rosette den centralen Protoplasmahof erhält, in welchem ein Kern sich bemerkbar macht. Die mit dem Kern versehenen Protoplasmahöfe »arbeiten sich aus den während ihrer Theilung immer mehr peripherisch gerückten Rosetten heraus, lagern sich oberflächlich« und, indem sie sich von den Deutoplasmaportionen völlig ablösen, bilden sie das Blastoderm.

Wenn wir nur eine eigenartige Anordnung von Deutoplasmaelementen im Ei des Philodromus bei Seite lassen, so geht die Blastodermbildung bei den Spinnen im Wesentlichen ganz ähnlich vor sich, wie bei den Insecten nach meinen Beobachtungen: es findet im Ei jener sowohl als auch dieser eine Vermehrung von Formelementen statt, welche, aus Protoplasma und Kern bestehend, den morphologischen Werth einer echten Zelle haben und, indem dieselben aus dem Dotter an die Oberfläche hervortreten, geben sie dem Blastoderm den Ursprung. Der Umstand, dass die Blastodermzellen bei Pieris nicht gleichzeitig an der ganzen Eioberfläche auftreten, stellt nur einen unbedeutenden Unterschied dar.

Den oben beschriebenen Modus der Blastodermbildung bei den Spinnen betrachtet Hubert Ludwig mit vollem Grund als »eine allerdings modificirte sogenannte totale Furchung« und stellt dabei die Frage, »ob wir nicht auch bei den übrigen Arthropoden, bei denen eine oberflächliche Zellvermehrung beschrieben worden ist, in Wirklichkeit einen totalen Furchungsprocess vor uns haben, der nur durch die grossen Mengen die Einsicht erschwerender deutoplasmatischer Elemente noch weniger erkennbar wird als bei Philodromus«. Die obigen Beobachtungen erlauben mir auf diese Frage bejahend zu antworten. Allerdings weicht die Furchung des Lepidoptereneies, im Vergleich mit derselben bei den Spinnen, noch mehr von dem echten, typischen totalen Furchungsprocess ab: wenn auch bei den Spinnen das Ei sich in Wirklichkeit in einzelne Furchungsballen nicht theilt, so machen sich wenigstens diese letzteren im Ei von Philodromus limbatus, Dank einer regelmässigen Anordnung von Deutoplasmaelementen um protoplasmatische Centra herum, deutlich bemerkbar. Bei den Lepidopteren zieht aber allmälige Theilung von protoplasmatischen Centren im Ei anfangs keine bemerkbare Veränderung in der Anordnung von Deutoplasmaelementen nach sich, welche letzteren nur viel später, schon nach der vollständigen Herausbildung des Blastoderms, sich in die sogenannten Dotterballen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gruppiren. Wenn man also nur die allmälige Theilung von protoplasmatischen Centren im Ei der Lepidopteren ins Auge fasst, so kann dieser Vorgang in einem gewissen Sinne als eine totale Furchung betrachtet werden; andererseits stellt aber das dabei ganz indifferente Verhältniss von Deutoplasma des Eies ein so charakteristisches und dermassen wichtiges Merkmal dar, dass in diesem Falle der Name »totale Furchung« anzuwenden ein Ausdehnen des letzteren Terminus über die Grenzen seines eigentlichen Sinnes wäre. In seiner bekannten Schrift »Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere« bezeichnet Haeckel die bei den Insecten und Arachniden verbreitete Furchungsform als eine oberflächliche oder superficiale Eifurchung. Die obigen Beobachtungen, welche übrigens mit den Bestrebungen Haeckel's eine oberflächliche Furchung auf die totale zurückzuführen ganz im Einklang sind, zeigen uns hinreichend, dass der vorgeschlagene Terminus in unserem Falle keineswegs treffend ist. Es scheint mir viel treffender, denselben Vorgang als eine segmentatio intravitellina zu bezeichnen, welche neben der totalen (segmentatio vitellina) und discoidalen (segmentatio extravitellina) Eifurchung eine specielle, ganz charakteristische, obschon durch eine Reihe von vermittelnden Zwischenformen mit der totalen Eifurchung verbundene Form der Segmentation bildet.

Die Furchungsprocesse der Crustaceen geben uns einen vortrefflichen Ausgangspunkt an die Hand, um die betreffenden Vorgänge bei den Spinnen und Insecten zu erklären. Es ist vor Allem hervorzuheben, dass allmäliges Heranrücken von protoplasmatischen, mit Kern versehenen Centren an die Peripherie des Eies und ihr schliessliches Hervortreten an die Eioberfläche zur Bildung des Blastoderms sich schon bei der totalen Furchung der Decapoden deutlich äussert, bei welcher auch mehrere protoplasmatische Centren im Ei entstehen können, bevor das Ei wirklich sich zu theilen beginnt. So erhält das Ei des Eupagurus Pridauxii, nach Paul Mayer's[1]) Beobachtungen, nach einander eins, zwei, vier und acht Kerne, denen ebenso viele Protoplasmahöfe zugehören; darauf erfolgt die Theilung des Eies in zwei, vier und acht Theile. Bei weiterer Furchung treten die je einen Kern einschliessenden Protoplasmahöfe an die Peripherie immer mehr hervor und, indem sie sich schliesslich vollständig vom Deutoplasma trennen, bilden sie das Blastoderm. Das angeführte Beispiel ist für uns besonders lehrreich: wenn auch weitere Vermehrung der Protoplasmahöfe nicht eine Theilung des ganzen Eies zur Folge hätte, wie es in der That bis ans Auftreten von acht

1) Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. p. 188—267. Taf. XIII—XV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at.

Kernen mit ihren Protoplasmahöfen der Fall ist, so würden wir eine Furchungsform erhalten, welche der von mir bei den Lepidopteren beobachteten im Wesentlichen ganz ähnlich ist.

Der Furchungsprocess des Lepidoptereneies stellt uns also eine besondere Modification der totalen Furchung dar, die sich durch das indifferente Verhalten des Deutoplasma auszeichnet, welches dabei keinen Antheil nimmt und, um so zu sagen, nur eine Mitte für die Vermehrung von protoplasmatischen Elementen vorstellt. Indem er sich an die totale Furchung der Crustaceen und Spinnen eng anschliesst, unterscheidet er sich von derselben durch eine sehr wichtige Eigenthümlichkeit. Bei diesen letzteren Thieren erscheint als Endproduct der Furchung das Blastoderm in Form einer hohlen einschichtigen Zellenblase (Blastosphaera), welche den gesammten, keine Zellelemente einschliessenden Nahrungsdotter umgiebt; bei den Insecten werden, wie wir es gesehen haben, nicht alle protoplasmatischen Elemente zur Bildung des Blastoderms verbraucht, sondern es bleiben mehrere von ihnen immer im Dotter und haben später das Zerfallen des letzteren in die Dotterballen zur Folge. Da bei der Bildung der Dotterballen eine active Rolle den im Dotter gebliebenen Zellen zukommt, welche eine mit den Blastodermzellen gemeinsame Abstammung haben, so muss man diesen Vorgang als eine, wenn auch sehr verspätete Beendigung des Furchungsprocesses betrachten. Als ein Endproduct der Furchung entsteht also bei den Lepidopteren nicht nur die äussere Blastodermschicht, sondern auch ein innerer Haufen von grossen, dicht einander anliegenden Dotterzellen (Dotterballen); oder, um die gegenwärtige embryologische Terminologie zu gebrauchen, am Ende des Furchungsprocesses erhalten wir schon zwei besondere, sich von einander scharf unterscheidende Keimblätter, das Ectoderm und das Entoderm. Obschon mir bis jetzt das spätere Schicksal der Dotterballen bei der Entwicklung des Embryo umständlich zu verfolgen nicht gelang, nehme ich keinen Anstand, nachdem ihre Abstammung aufgeklärt ist, die gesammte Masse von Dotterballen als Entoderm zu betrachten. Eine solche Ansicht wurde schon früher von Paul Mayer[1]) aus theoretischen Gründen vermuthungsweise ausgesprochen. Dass das Blastoderm eigentlich dem Ectoderm entspricht, daran kann man nicht zweifeln. Was aber das Mesoderm betrifft, so geht seine Bildung bei allen von mir in dieser Hinsicht untersuchten Insecten (zwei Schmetterlinge, Pyrrhocoris, Hydrophilus) in der von A. Kowalevsky zuerst beschriebenen Weise vor sich. Bei den beiden

1) Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jenaische Zeitschrift. Bd. X. p. 164—165.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von mir beobachteten Lepidopterenarten beginnt die Bildung des Mesoderms verhältnissmässig sehr spät, schon nachdem die Embryonalhüllen sich vollständig ausgebildet haben und der Keimstreifen mit dem Amnion sich von der serösen Hülle abgetrennt hat. Die erste Anlage des Mesoderms tritt dann in Form einer seichten, länglichen Rinne (Fig. 15 *r*) auf, deren Bodenzellen, sich vermehrend, sich vom Keimstreifen abtrennen, unter demselben seitwärts verschieben und das Mesoderm bilden (Fig. 18 *m*). Man kann nicht umhin zu bemerken, dass die Bildung des Mesoderms bei den Insecten in derselben Weise stattfindet, wie es nach Kölliker's [1]) Angaben auch bei den höheren Wirbelthieren der Fall ist, und dass die oben erwähnte Rinne der Insecten, ihren Verhältnissen nach, die grösste Analogie mit der Primitivrinne der Wirbelthiere zeigt. Nach der vollständigen Abtrennung des Mesoderms von dem Ectoderm, häufen sich die Mesodermzellen hauptsächlich zu beiden Seiten der Längsachse des Keimstreifens in Form zweier Stränge an, welche sich sehr früh, noch bevor an der Oberfläche des Keimstreifens die ersten Spuren von Segmenten zur Ansicht kommen, der Länge nach in urwirbelartige Abschnitte theilen.

Die neuesten Fortschritte der Embryologie überzeugen uns immer mehr, dass man nur mit grösster Umsicht von einzelnen wenigen untersuchten Thierformen einer systematischen Gruppe auf die ganze Gruppe schliessen kann. Ungeachtet dessen würde ich kaum einen Anstand nehmen, die hier dargelegten Ergebnisse hinsichtlich der Bildung des Blastoderms bei einigen Lepidopteren auf alle andere Insecten auszudehnen, wenn mir dabei nicht ein grosses Hinderniss, welches nur durch nachfolgende Untersuchungen beseitigt werden kann, im Wege stände. Es handelt sich um das Weismann'sche »Blastem«, welches sich mit der oben dargelegten Deutung des Furchungsprocesses keineswegs in Einklang bringen lässt. A. Brandt läugnet die Existenz des Blastems, als einer besonderen Bildungsschicht, vollständig ab; meinerseits habe ich dasselbe bis jetzt ebenfalls niemals gesehen, wenn nur die oben beschriebene peripherische Dotterschicht, welche aber keine Rolle in der Bildung des Blastoderms spielt, nicht als Blastem zu betrachten ist. Ich muss aber gestehen, dass meine Beobachtungen über die Blastodermbildung sich ausser den genannten Lepidopteren nur auf zwei Insectenarten, Pyrrhocoris und Hydrophilus, beschränken. Bei diesem letzteren treten auf dem der Bildung des Blastoderms unmittelbar vorhergehenden Stadium an den gefärbten Schnitten (Fig. 19) dicht unter der

1) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage. Erste Hälfte. Leipzig 1876.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dotteroberfläche grosse rundliche Körper scharf ins Auge, welche von einander auf eine ihrem Durchmesser beinahe gleiche Weite entfernt sind und sich von dem umgebenden Dotter durch ihr sehr feinkörniges, fast homogenes Aussehen sowohl als auch durch ihre Fähigkeit sich mit Carmin stark zu färben, unterscheiden. Ihre Contouren sind uneben, mit kurzen, in den Dotter eindringenden Fortsätzen; in einigen Fällen glaube ich im Innern jener Körper einen rundlichen Kern gesehen zu haben. Da auch in den jungen Blastodermzellen die Kerne gewöhnlich schwer zu bemerken sind, so kann ich nicht zweifeln, dass wir es hier mit den aus dem Dotter an die Oberfläche hervortretenden zellenartigen Protoplasmaelementen zu thun haben. Ganz ähnliche Bilder habe ich auch bei Pyrrhocoris beobachtet. Man muss also annehmen, dass auch bei diesen Insecten die Bildung des Blastoderms ähnlich wie bei den Lepidopteren vor sich geht. Dass mir es nicht gelang, bei Pyrrhocoris und Hydrophilus zellenartige Elemente im Innern des Dotters zu finden, beweist gegen meine Ansicht nichts, da auch bei den Lepidopteren, wie es oben mehrmals erwähnt wurde, dieselben nicht bei allen Arten leicht zu sehen sind. Weder bei Hydrophilus, noch bei Pyrrhocoris habe ich etwas beobachtet, was als Blastem betrachtet werden kann. Die Beschränktheit meiner eigenen Beobachtungen einerseits und übereinstimmende Zeugnisse so vieler competenten Forscher andererseits erlauben mir nicht die Existenz des Blastems entschieden zu verwerfen; jedenfalls fordert die Frage hinsichtlich des Blastems unumgänglich neue und umständlichere Untersuchungen.

Kiew, im Mai 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Figur 1, 16, 17 und 18 sind bei der Vergrösserung des Ocul. Nr. 2 und Syst. Nr. 5 eines Hartnack'schen Mikroskops gezeichnet; alle übrigen mit Ocul. Nr. 2 und Syst. Nr. 4.

Fig. 1. Ein Schnitt durch das Ei der Porthesia chrysorrhoea vor dem Auftreten des Blastoderms.

Fig. 2. Ein Längsschnitt durch das Ei der Pieris crataegi mit zwei, weit von einander entfernten Haufen von protoplasmatischen Körperchen im Dotter. Man sieht in jedem Haufen nur ein Körperchen.

Fig. 3. Ein anderer Längsschnitt desselben Stadiums, mit zwei Körperchen in jedem Haufen.

Fig. 4. Querschnitte desselben Stadiums: *A*, durch den oberen und *B*, durch den unteren Haufen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 5. Längsschnitt durch das Ei auf dem etwas späteren Stadium.

Fig. 6. Man sieht am oberen Ende des Eies eine Blastodermzelle.

Fig. 7. Ein Längsschnitt durch das Ei, dessen oberes Ende schon von den Blastodermzellen bedeckt ist.

Fig. 8. Ein noch späteres Stadium.

Fig. 9. Ein Längsschnitt durch das Ei mit dem schon ganz geschlossenen Blastoderm.

Fig. 10. Ein Längsschnitt durch das Ei mit eben auftretendem Keimstreifen; *f*, die den Keimstreifen von dem übrigen Blastoderm abgrenzende Falte.

Fig. 11. Längsschnitt durch ein mehr entwickeltes Ei. *k*, Keimstreifen; *s*, seröse Hülle; *a*, noch sehr unvollständige Amnionanlage. Die Dotterballen beginnen sich zu bilden.

Fig. 12. Ein Längsschnitt durch das Ei bald nach dem Zerfallen des Dotters in die Dotterballen. Das Amnion (*a*) hat sich schon über dem Keimstreifen (*k*) geschlossen, liegt aber der serösen Hülle (*s*) noch dicht an.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Ei auf dem etwas späteren Stadium.

Fig. 14. Umriss des gerade gebogenen Keimstreifens, zur Zeit seines ersten Auftretens.

Fig. 15. Derselbe auf dem Stadium, wo die Primitivrinne (*r*) zum Vorschein kommt. *v*, vorderes, *h*, hinteres Ende des Keimstreifens.

Fig. 16. Schnitt durch das Ei der Porthesia mit eben auftretenden Blastodermzellen.

Fig. 17. Schnitt durch das Ei der Porthesia auf dem Stadium, wo die Dotterballen sich zu bilden beginnen. *k*, Keimstreifen; *a*, Amnion; die seröse Hülle mit dem grössten Theile des Amnion ist hier nicht dargestellt.

Fig. 18. Schnitt durch das Ei eines unbekannten Schmetterlings, zur Zeit der Bildung des Mesoderms (*m*); *r*, Primitivrinne; *a*, Amnion. Die Zellen der serösen Hülle (*s*) sind stark von Dotterkörnchen gefüllt.

Fig. 19. Schnitt durch das Ei des Hydrophilus unmittelbar vor dem Auftreten des Blastoderms.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: 31

Autor(en)/Author(s): Bobretzky N.

Artikel/Article: Ueber die Bildung im Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten 195-215