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

Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Von

Dr. **Erich Schwartze**
(Frankfurt a. M.).

Mit Tafel XXXI—XXXIV.

Einleitung.

Seit Herold 1815 seine »Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet«, herausgegeben hat, sind im Laufe der Jahre eine große Anzahl von Arbeiten erschienen, die sich mit der Entwicklungsgeschichte der Insekten beschäftigen. Besonders während der letzten zwanzig Jahre ist die Litteratur auf diesem Gebiete mit immer steigender Schnelligkeit angewachsen, so dass heute die hierher gehörigen Abhandlungen bereits nach Hunderten zu zählen sind. Auch über die Entwicklung einzelner Organe und Organsysteme, z. B. des Genitalsystems, des Nervensystems, des Verdauungskanals etc. finden sich meist schon eine ganze Reihe von Arbeiten, die indess vielfach zu durchaus abweichenden Resultaten gelangen. Man muss in Folge dessen zugestehen, dass wir trotz der im Ganzen gewaltigen Menge von Beobachtungen und Untersuchungen, die wir in der Litteratur niedergelegt finden, doch über einzelne Vorgänge bei der Entwicklung der Insekten noch nicht völlig im Klaren sind.

Eine solche Frage, die von den verschiedenen Autoren in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden ist, bezieht sich auf die Entwicklung des Mitteldarmes. Drei Ansichten sind hierüber aufgestellt worden: nach der einen sollte das Epithel des Mitteldarmes von den Dotterzellen gebildet werden; nach der zweiten entsteht es aus einer vorderen und einer hinteren »Entodermanlage«, die sich vom »Entomesoderm« bald nach dessen Entstehung aus dem Ektoderm ab-

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

sondern; nach der dritten Meinung endlich ist der ganze Darmtrakt ektodermaler Natur. Die Anhänger der ersten Anschauung sind Dohrn (66, 76), Paul Mayer (76), Bobretzky (78), Balfour (80), Hertwig (81), Patten (84), Ayers (84), Will (88) und Tichomirowa (90, 92). Tichomiroff (79, 82) hat die erste und die zweite Bildungsart beobachtet, Graber (88, 89, 90, 91) an verschiedenartigen Objekten alle drei Arten. Im Übrigen sind für die zweite Art der Entwicklung eingetreten Hatschek (77), Grassi (84), Korotneff (85), Heider (89), Kowalewsky (71), Nusbaum (88), Cholodkowsky (85), Wheeler (89) und Ritter (90), und für die Entwicklung des Mitteldarmes aus ektodermalen Lamellen, die vom Vorder- und Enddarm auswachsen, Ganin (74), Witlaczil (84), Voeltzkow (89), Heymons (95, 96, 97, 98), Lécaillon (98) und Rabito (98). Doch haben von den Vertretern der letzten Anschauung die drei erstgenannten nur mehr oder weniger vage Vermuthungen geäußert, und unbestreitbar gebührt Heymons das Verdienst, zuerst den ektodermalen Ursprung des Mitteldarmes klar und genau bewiesen zu haben.

Mit der Art der Entwicklung des Mitteldarmes bei Lepidopteren soll sich die vorliegende Arbeit im Wesentlichen befassen; doch sollen auch einige andere Fragen, z. B. die Natur der ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei, die Bildung des Mesoderms und der Blutzellen, berührt werden; schließlich werde ich noch einige Bemerkungen über die Keimblätter im Allgemeinen anfügen.

Material und Konservirungsmethoden.

Zur Untersuchung der Darmentwicklung habe ich in der Hauptsache Eier von dem chinesischen Spinner Lasiocampa fasciatella Mén. var. excellens benutzt. Die Eier zeigen eine schön rothbraune mit hellerer Marmorirung untermischte Färbung; an jedem Pole liegt ein heller Fleck, in einem derselben in der Mitte ein kleineres dunkelbraunes Fleckchen, dessen Centrum die Mikropyle einnimmt. Der Dotter ist von grüner Farbe. Die Längsachse des Eies misst ca. 2,7 mm, seine größte Querachse ca. 2,2 mm. Für die Beobachtung der jüngsten Stadien habe ich außerdem Eier von Ocneria dispar L. angewendet, die bekanntermaßen in den sogenannten Schwämmen, d. h. haufenweise von der Afterwolle des Weibchens umkleidet, abgelegt werden. Diese Eier sind von einheitlicher hellerer oder dunklerer gelbbrauner Färbung und haben die Gestalt eines abgeplatteten Ellipsoides, dessen kurze Längsachse 1,0 mm, dessen längere Querachse 1,2 mm misst. Die Farbe des Dotters ist gelblich. Zur Vergleichung wurden außer-

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

dem einige Schnittserien von Embryonen von Porthesia chrysorrhoea L. und P. auriflua Fabr. so wie von Attacus cynthia Dru. und Pieris brassicae L. angefertigt.

Als Konservirungsflüssigkeiten kamen Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinsalpetersäure und koncentrirte Sublimatlösung kalt oder auf ca. 70° C. erwärmt zur Anwendung; im ersteren Falle wurden die Eier vorher mit 90° heißem Wasser abgetödtet, stets aber zuerst angestochen. Bei sehr alten Embryonen eignet sich erwärmter Sublimatalkohol am besten. Zur Färbung wurden Karminfarben, seltener Hämatoxylin benutzt. Für die Konservirung von Raupendärmen gebrauchte ich nach einer mir von Herrn Dr. Rengel freundlichst angegebenen Methode die sogenannte Hermann'sche Lösung (Platinchloridosmiumessigsäure) und Holzessig. Eine Färbung wird bei dieser Methode nicht mehr angewendet, da auch ohne diese die Kerne deutlich differenzirt erscheinen.

Einige Bemerkungen über die ersten Entwicklungsstadien bis zur Blastodermbildung.

Es ist bekannt, dass die Furchungszellen durch mitotische Theilung des befruchteten Eikernes entstehen. Ich habe nun bei den Eiern von Lasiocampa und Ocneria zwar diesen Vorgang nicht direkt beobachten können, wohl aber einige Stunden alte Stadien vorgefunden, bei denen nur einige wenige Furchungszellen im Centrum des Eies liegen, ein Umstand, der die Entstehung derselben durch Theilung der ersten Furchungszelle, d. h. der Zelle, die gebildet ist aus dem befruchteten Eikern und seinem Plasmahof, sehr wahrscheinlich macht. Dass es sich hierbei um wirkliche Zellen und nicht bloß, wie manche frühere Autoren annahmen, um isolirte Kerne handelt, die höchstens durch feine Protoplasmastränge mit einander zu einem Syncytium verbunden sein sollten, das folgt mit vollkommener Sicherheit daraus, dass stets um den stark gefärbten Kern herum ein schwächer gefärbter Plasmakörper deutlich wahrnehmbar ist. Der letztere ist von amöboider Gestalt, mit zahlreichen unregelmäßig gestalteten, aber stets spitz auslaufenden Fortsätzen versehen. Diesen Plasmaleib von sternförmiger Gestalt haben einzelne ältere Forscher zwar beobachtet, aber trotzdem diesen Gebilden nicht die Natur wirklicher Furchungszellen zuerkannt. Ich vermag aber den Unterschied zwischen einer Zelle und einem von Plasma umgebenen Zellkern nicht wohl einzusehen.

Wenn es soeben abgelehnt wurde, die Gesammtheit der Furchungs-

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

zellen als ein Syncytium anzusehen, so soll damit nicht gesagt sein, dass feine Plasmaverbindungen zwischen den Furchungszellen nicht vorhanden seien. Deren Existenz scheint mir im Gegentheil sogar vollkommen sicher, da der Dotter im Centrum, in dem die Zellen liegen, bedeutend stärker mit Plasma durchsetzt ist, als weiter außen. Während nämlich außen die Dotterschollen scharf kontourirt erscheinen, sind ihre Umrisse in der Nähe der Furchungszellen verschwommen, die Grenzen stellen sich nur als ein mehr oder weniger deutliches Netzwerk dar. Dieser Unterschied im Aussehen des Dotters ist besonders groß bei Ocneria; bei Lasiocampa tritt er weniger scharf hervor, ist aber auch hier deutlich zu erkennen.

Die Furchungszellen zeigen in diesem Stadium zum großen Theil sehr deutliche karyokinetische Figuren, in denen auch die achromatischen Spindeln gut erkennbar sind. — Da, wo die Dotterkugeln scharf kontourirt sind, zeigt es sich, dass ihre Gestalt kugelförmig ist, allerdings oft mit schwachen Abplattungen in Folge des gegenseitigen Druckes, und dass ihr Durchmesser zwischen 24 μ und 7 μ schwankt; am Rande des Eies werden sie noch kleiner, die äußersten erscheinen bei 70facher Vergrößerung noch fast punktförmig. Eine solche fein granulirte äußerste Dotterschicht hat auch Bobretzky (78) bei Porthesia und Pieris und Giardina (98) bei Mantis beobachtet. Eine äußere dotterfreie Plasmaschicht, ein Weismann'sches Keimhautblastem, ist entweder gar nicht oder höchstens als ganz feines Häutchen vorhanden. Auch hierin stimmen die Verhältnisse bei Mantis und bei Porthesia und Pieris nach den Untersuchungen der oben genannten Autoren mit den hier beschriebenen überein. Jedenfalls ist das Keimhautblastem an Masse so unbedeutend, dass es bei der Blastodermbildung durchaus keine so große Rolle spielen kann, wie Weismann und Andere ihm zugeschrieben haben. Bei Lepidopteren ist überhaupt, so viel ich weiß, niemals ein Blastem beobachtet worden.

Auf Querschnitten durch Eier von Ocneria dispar, die ungefähr 24 Stunden nach der Ablage konservirt sind, erhält man Bilder, die das Ansehen von Fig. 1 darbieten. Eine Anzahl der jetzt schon viel zahlreicheren Furchungszellen haben sich in eine außerordentlich regelmäßige Ellipse gestellt, die dem Umfange des Eies koncentrisch ist. Schnitte in verschiedener Richtung ergeben ganz ähnliche Bilder; man kann also hieraus den Schluss ziehen, dass im Raume diese Furchungszellen so gelagert sind, als ob sie an einer der Oberfläche des Eies ähnlichen und koncentrischen Fläche angeheftet wären. In diesen Zellen findet man zahlreiche karyokinetische Figuren, und

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

die Theilungen finden alle tangential zu der von den Zellen eingenommenen Fläche, also paratangential zur Oberfläche des Eies statt. Diese Zellen sind in eine Schicht von stärker protoplasmatischem Dotter eben so eingelagert, wie früher, als sich noch alle Zellen im Centrum befanden.

Nun liegen aber nicht sämmtliche Furchungszellen in dieser ellipsoidischen Fläche, vielmehr sind auch eine ganze Anzahl innerhalb derselben im Centrum des Eies in unregelmäßiger Vertheilung zurückgeblieben; in deren Umgebung sind aber die Dotterkugeln scharf von einander gesondert, eben so wie in der äußersten Schicht des Eies außerhalb von dem stärker protoplasmatischen Mantel. Auch habe ich an diesen Zellen nirgends mehr eine Karyokinese wahrnehmen können, wohl aber zeigen viele derselben einen Zerfall der Kernsubstanz in einzelne Chromatinbrocken, wie es Fig. 2 darstellt, in der eine der in Fig. 1 im Inneren liegenden Zellen (in Fig. 1 mit *z* bezeichnet) bei 1|20facher Vergrößerung wiedergegeben ist.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wandern nun die äußeren Zellen immer weiter nach außen, behalten aber ihre regelmäßige Stellung bei und vermehren sich durch fortgesetzte indirekte paratangentiale Theilungen. Immer ist die Schicht des Dotters, in der diese äußeren Furchungszellen liegen, stärker protoplasmatisch als der innen liegende Kern mit den zurückbleibenden Furchungszellen und als der äußere Mantel. Es scheint also, als ob die Zellen auf das im Ei ursprünglich gleichmäßig zwischen den Dotterkugeln vertheilte Protoplasma wie Attraktionscentren wirkten und dasselbe bei ihrer Wanderung mit nach der Peripherie zögen.

Die äußeren Furchungszellen erreichen die Peripherie des Eies zuerst am Äquator, zuletzt an den Polen. An der Oberfläche ordnen sich nun die Zellen unter fortgesetzten lebhaften Theilungen in tangentialer Richtung gleichmäßig neben einander an und bilden so das Blastoderm. Hierbei drängt sich mir die Ansicht auf, dass die Zellen des Blastoderms das im Dotter enthaltene Protoplasma, in dem sie vorher eingebettet lagen, resorbiren; denn in etwas späteren Stadien sind die Elemente des Dotters durchgehends scharf kontourirt, stärker protoplasmatische Stellen also nicht mehr vorhanden. Möglicherweise liegt also in der Fähigkeit der äußeren Furchungszellen, das im Dotter zerstreute Plasma aufzusammeln, ein Ersatz für das Fehlen des Keimhautblastems, dessen Plasma in anderen Fällen von den Furchungszellen resorbirt wird und so beim Aufbau des Blastoderms mithilft. Eine Rückwanderung von Blastodermzellen in den Dotter,

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

wie sie für verschiedene Formen festgestellt worden ist, habe ich hier nicht beobachten können.

Bei Lasiocampa verlaufen die ersten Entwicklungsstadien in durchaus analoger Weise, doch ist diese Form für die Beobachtung dieser frühen Stadien weniger günstig, weil, wie schon oben erwähnt, der Unterschied zwischen dem mit Plasma gefüllten und dem Plasma nicht enthaltenden Dotter bei Weitem nicht so scharf hervortritt wie bei Ocneria.

Aus dem Gesagten und aus Fig. 1 ergiebt sich ohne Weiteres, dass schon in außerordentlich früher Zeit eine Scheidung der Furchungszellen in zwei Gruppen erfolgt: Die einen wandern nach außen und bilden das Blastoderm, die anderen bleiben im Dotter liegen und vertheilen sich unregelmäßig in demselben. Diese letzteren sind die Dotterzellen des Eies und stellen als solche, wie weiter unten genauer ausgeführt werden soll, das Entoderm dar, dessen Elemente unmittelbar nach ihrer Trennung von den übrigen Zellen schon zu degeneriren beginnen. Denn wir haben in dem Zerfall der Kernsubstanz (Fig. 2) zweifellos eine Degenerationserscheinung vor uns, die in ihrem weiteren Verlaufe die Auflösung der Kernmembran, eine starke Vermehrung der einzelnen Chromatinbrocken und eine Vertheilung derselben durch den ganzen Plasmakörper der Zelle zur Folge hat, so dass dieser dann auf Schnitten gar nicht mehr sichtbar ist.

Bildung des unteren Keimblattes und der Blutzellen.

Über den Verlauf der Formirung des Keimstreifs und die Bildung der Embryonalhäute während des zweiten Entwicklungstages habe ich keine Untersuchungen angestellt. Es herrschen indess in diesem Punkte auch wohl kaum größere Meinungsverschiedenheiten unter den einzelnen Autoren; vielmehr kommen dieselben dahin überein, dass sich ein durch zwei seitliche Furchen begrenzter Theil des Blastoderms an der Ventralseite des Eies ins Innere einsenkt und allmählich durch eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Amnionfalten überwachsen wird, die schließlich in der Mittellinie verlöthen und so eine innere, dem Keimstreif an seiner äußeren, ventralen Seite anliegende Haut, das Amnion, abtrennen von der den ganzen Inhalt des Eies in sich einschließenden äußeren Embryonalhülle, der Serosa.

Betrachten wir zunächst einen eben fertig gebildeten Keimstreifen in einem zwei Tage alten Ei von Ocneria, von dem Fig. 3 einen Querschnitt durch das Vorderende wiedergiebt. Dass derselbe thatsächlich

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

sich erst ganz kurze Zeit vor der Konservirung vollkommen aus dem Zusammenhang mit dem übrigen Blastoderm, das jetzt die Serosa darstellt, gelöst hat, das ergiebt sich daraus, dass das Amnion (*a*) der Serosa (*s*) noch dicht anliegt. Später rückt der Keimstreif mit dem Amnion weiter ins Innere und wird so immers, indem Dotter zwischen Amnion und Serosa eindringt. Während der Bildung des Keimstreifs und der Embryonalhäute hat sich eine Differenzirung der ursprünglich gleichmäßig ungefähr kubischen Blastodermzellen vollzogen: Die Zellen des Keimstreifs haben sich erhöht und erscheinen nun cylindrisch, die Zellen der Embryonalhäute dagegen haben sich so stark abgeflacht, dass ihr Querschnitt fast nur noch linienförmig ist und nur an den Stellen, an denen die großen, linsenförmigen Kerne liegen, Verdickungen zeigt. Das Amnion liegt dem Keimstreif noch sehr dicht an, der Zwischenraum zwischen beiden, die Amnionhöhle (*ah*), ist in Folge dessen noch sehr eng, während sie sich in späteren Stadien bedeutend erweitert.

Der Keimstreif selbst ist noch in allen seinen Theilen streng einschichtig; die Zellwände verlaufen sämmtlich annähernd senkrecht zur Oberfläche desselben. Die Länge des Keimstreifs beträgt 0,8 mm, die Breite vorn 0,35 mm, hinten 0,2 mm. Seine Gestalt ist also noch scheibenförmig. Auf dem gezeichneten Querschnitt sind gegen 40 Zellen getroffen; weiter hinten ist die Zahl natürlich entsprechend der geringeren Breite am Hinterende geringer. Am Keimstreif und an der Serosa entlang zieht sich auch jetzt noch eine feinkörnige Dotterschicht, während weiter innen die Dotterkugeln die oben angegebenen Größenverhältnisse haben[1]. Im Dotter sieht man an einigen Stellen (Fig. 3 *sy*, in Fig. 4 stärker vergrößert) eigenthümliche Bildungen, die wohl den von Lécaillon (98) bei Lina beobachteten Dottersyncytien entsprechen: in einer sternförmigen Plasmamasse, deren Strahlen zwischen je zwei Dotterkugeln eindringen, liegen mehrere kugelförmige Kerne (in dem in Fig. 4 dargestellten Falle deren fünf), die offenbar durch amitotische Theilung des Kernes einer ursprünglich einkernigen Dotterzelle entstanden

[1] Um diese Differenz zu zeigen, habe ich in Fig. 4 die Dotterkugeln einzeln eingezeichnet; in den späteren Figuren ist der Dotter der Einfachheit halber nur durch homogene Gelbfärbung angegeben, was aber nicht so aufzufassen ist, als ob der Dotter wirklich homogen wäre; es sind dann nur größere und kleinere Kugeln regellos vertheilt. Auch die Gelbfärbung selbst ist nur schematisch, thatsächlich erscheint der Dotter auf Schnitten etwas von der zum Nachfärben gebrauchten Farbe gefärbt, bei Nachfärbung mit Boraxkarmin allein fast farblos.

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

sind. Da sich solche Syncytien in späteren Stadien nicht mehr finden, so liegt die Vermuthung nahe, dass einige Zeit nach dem Kernzerfall auch der Plasmakörper der Zelle sich in eben so viele Theile theilt, worauf sich die während der Theilung zusammengeballten Chromosomen wieder gleichmäßig im Plasma der Tochterzellen vertheilen.

In einem um einen Tag älteren Stadium hat der Keimstreifen an Länge und besonders an Breite bedeutend zugenommen; seine Länge beträgt jetzt 0,9 mm, seine Breite vorn 0,55 mm, hinten 0,3 mm; ein Querschnitt (Fig. 5) trifft ungefähr die doppelte Anzahl von Zellen wie vorher. Diese stehen nicht mehr genau in einer Schicht, vielmehr sind an vielen Punkten einzelne Zellen von der Oberfläche abgedrängt und haben keilförmige Gestalt angenommen. Die Zwischenwände der Zellen stehen in Folge dessen jetzt theilweise schief zur Oberfläche des Keimstreifs. Immerhin ist die Einschichtigkeit an vielen anderen Punkten noch gewahrt. Das Amnion ist in Folge der Flächenvergrößerung des Keimstreifs aus einander gezogen worden; die Zahl seiner Kerne scheint sich nicht vermehrt zu haben; dieselben liegen jetzt weiter zerstreut, und der Plasmakörper der Amnionzellen ist noch flacher geworden als vorher. Der Keimstreif mit dem Amnion ist inzwischen in den Dotter eingesunken; die feinkörnige äußere Dotterschicht ist verschwunden, eben so die vielkernigen sternförmigen Dotterzellen; vielmehr haben die letzteren (*dz*) jetzt sämmtlich ihr typisches Aussehen angenommen.

Die Bildung des inneren Blattes, des Mesoderms, vollzieht sich bei Ocneria im Laufe des vierten und fünften Entwicklungstages durch deutliche Einsenkung des mittleren Theiles des Keimstreifs zu einem in der Mediane verlaufenden Rohre. Die Figg. 6, 7 und 8 veranschaulichen den Vorgang. Sie sind von verschiedenen Querschnitten derselben Serie genommen, Fig. 6 vom Vorderende, Fig. 7 aus der Mitte, Fig. 8 vom Hinterende des Keimstreifs. Die Figuren können aber auch in der umgekehrten Reihenfolge als Darstellungen von drei Stadien der Mesodermbildung an derselben Stelle des Keimstreifs aufgefasst werden, abgesehen von der verschiedenen Breite des Keimstreifs in seinen verschiedenen Theilen, die gerade bei der Vergleichung dieser drei Figuren sehr deutlich hervortritt. Die Einsenkung des Rohres erfolgt zuerst am Hinterende des Embryos und setzt sich allmählich weiter nach vorn fort. Zuerst zeigt dasselbe ein deutliches Lumen (Fig. 6), aber schon in diesem Stadium haben die Zellen die Tendenz sich seitlich auszubreiten; bald darauf ver-

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

löthen die Wände des Einstülpungsrohres mit einander, indem das Lumen desselben mit Zellen ausgefüllt wird (Fig. 7); es ist jedoch noch keine Grenze zwischen den Zellen des äußeren und des inneren Blattes vorhanden, vielmehr gehen die Zellen des einen ganz allmählich in die des anderen über. Die Mesodermmasse hat sich ein wenig mehr abgeflacht und seitlich ausgedehnt. Wieder etwas später endlich (Fig. 8) ist die Mesodermschicht noch flacher geworden, hat sich aber über einen großen Theil der Breite des Ektoderms nach den Seiten hinweggeschoben und ist von diesem hier durch eine scharfe Grenze getrennt; nur in der Mediane, wo die Einstülpung stattgefunden hatte, ist noch ein allmählicher Übergang der Zellen der beiden Keimblätter in einander wahrzunehmen[1]. Schließlich bildet sich auch hier eine scharfe Grenze zwischen dem oberen und dem unteren Blatte. Das Hinterende des Embryos hat dieses Stadium zu einer Zeit schon erreicht, in der das Vorderende noch ein deutliches Einstülpungsrohr zeigt. Der Process schreitet, wie schon erwähnt, von hinten nach vorn fort, aber nicht gleichmäßig; es bleibt vielmehr die Segmentmitte stets beträchtlich gegen die Segmentgrenzen zurück, so dass in diesen das Einstülpungsrohr schon verstrichen ist, während es in der Mitte der Segmente sich noch nach außen öffnet. Überhaupt scheint an den Segmentgrenzen die Einsenkung von vorn herein schwächer zu sein; sicher wird hier nur wenig Mesoderm gebildet, und dasselbe zieht sich sehr bald nach den Seiten zurück, eine Erscheinung, die später auch in der Segmentmitte stattfindet, so dass schließlich die ganze Medianlinie von Mesoderm entblößt ist.

Die Einschichtigkeit des Keimstreifs ist in dem abgebildeten Stadium vollständig verloren gegangen; die Zellgrenzen weichen im Ektoderm oft bedeutend von der zur Oberfläche des Embryos senkrechten Lage ab, sind aber hier überhaupt meist nur schlecht zu erkennen; besser gelingt das im Mesoderm, und hier laufen dieselben in den mehrschichtigen Theilen regellos bald in einer, bald in einer anderen Richtung. Die Länge des Embryos beträgt jetzt ca. 1,05 mm, seine Breite vorn 0,35 mm, hinten 0,25 mm. Die Länge steht also jetzt zur Breite in einem solchen Verhältnis, dass erst jetzt der Name Keimstreif wirklich berechtigt erscheint, während man in

[1] Hier und in allen folgenden Figuren ist das untere Blatt dunkler, das obere heller angegeben, was aber wieder bloß als schematisches Unterscheidungsmittel aufzufassen ist, nicht so, als ob thatsächlich das untere Blatt immer stärker gefärbt wäre als das obere.

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

früheren Stadien, wo der Embryo noch eine schildförmige Gestalt hat, wohl besser von einer Keimplatte oder Keimscheibe redet. — Der Dotter lässt in diesem Stadium andeutungsweise die sogenannte sekundäre Dotterfurchung erkennen, d. h. einen Zerfall in größere Haufen von Dotterkügelchen; aber die Erscheinung ist hier nur wenig deutlich ausgebildet, und ich habe eine gesetzmäßige Lagerung der Dotterzellen in den einzelnen Furchungshaufen nicht beobachten können, wie das z. B. bei Pieris in diesem Stadium sehr deutlich ausgeprägt ist, wo im Centrum eines jeden der scharf getrennten Ballen von Dotterkugeln ein annähernd rundlicher Dotterkern liegt. Später verlieren die Dotterkerne auch hier ihre Kugelform und gestalten sich unregelmäßig.

Mit dem eben beschriebenen Stadium schließen meine genaueren Untersuchungen an Ocneria ab. Ich gehe nun zu den Verhältnissen bei Lasiocampa fasciatella var. excellens über, an der ich die Hauptfrage meiner Arbeit, die Entwicklung des Darmes, untersucht habe. Lasiocampa verdient bei genauer Untersuchung der Entwicklung eines bestimmten Organsystems vor Ocneria desswegen den Vorzug als Untersuchungsmaterial, weil die Lasiocampa-Eier zu ihrer Entwicklung drei bis vier Monate gebrauchen, sich also alle Veränderungen viel allmählicher vollziehen, als bei den Ocneria-Eiern, die, obwohl sie ebenfalls überwintern, doch bereits nach kaum drei Wochen die fertige Raupe in sich enthalten.

Betrachten wir zunächst wie bei Ocneria die Vorgänge, die sich an dem eben fertig gebildeten Keimstreifen aus einem fünf Tage alten Ei vollziehen. Fig. 9 stellt bei schwacher Vergrößerung einen Querschnitt durch die vordere Partie eines solchen dar, der aber bereits in den Dotter versenkt ist. Die Seitenränder sind nach innen, d. h. dorsalwärts umgeschlagen; die Länge beträgt 0,80 mm, die Breite vorn 0,75 mm, hinten 0,50 mm. Die Zellen liegen zum größten Theile in einer Schicht, doch sind auch schon viele von der Oberfläche abgedrängt und in Folge dessen keilförmig, gegenüber der cylindrischen Gestalt der übrigen. Die schwach vergrößerte Fig. 9 macht freilich nicht den Eindruck einer einzigen Zellschicht; das rührt aber daher, dass die Kerne nicht, wie bei Ocneria in diesem Stadium, ungefähr in einer Ebene liegen, sondern bald weiter nach außen, bald weiter nach innen gerückt sind. Nur in so fern sind die Kerne regelmäßig angeordnet, als sie das innerste Drittel der Zellräume frei lassen. Nach innen trägt nämlich fast jede Zelle eine große Vacuole, die offenbar in Beziehung zu der Resorption

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

des Nahrungsdotters durch den Keimstreifen zu setzen ist. Wenn an einzelnen Stellen auch ganz dicht an der Innenfläche des Keimstreifs Kerne liegen, dann handelt es sich hier um besondere Verhältnisse, die weiter unten besprochen werden sollen. In der Mitte zeigt der Keimstreif eine hier noch ganz seichte, längsverlaufende Einsenkung (Fig. 9 *r*). Das Amnion liegt dem Embryo dicht an, eine Amnionhöhle ist also noch kaum vorhanden. Die Amnionzellen und eben so die der Serosa haben sich bereits vollkommen abgeflacht und zeigen den gleichen linienförmigen Querschnitt wie bei Oceneria. Der Durchmesser der linsenförmigen Kerne beträgt ca. 15 μ. Im Dotter sind größere und kleinere Dotterkugeln regellos vertheilt, doch liegen die von der Wölbung des Keimstreifs eingeschlossenen Dotterkugeln etwas dichter als die äußeren, und unter den letzteren erreichen einzelne einen Durchmesser von 12 μ, während der Durchmesser der inneren höchstens 10 μ beträgt. Auch liegen in diesem inneren Theile des Dotters mehr Dotterzellen. Diese haben, was ihren inneren Bau anbetrifft, bereits ihr typisches Aussehen gewonnen, sie erscheinen nur als ein Haufwerk von Chromatinbröckchen, wie es Fig. 10 in 1120facher Vergrößerung wiedergiebt. Die Gestalt der Dotterzellen ist indess hier noch nicht ganz unregelmäßig, wie später, sondern noch annähernd kugelförmig; ihr Durchmesser beträgt durchschnittlich ca. 20 μ, doch ist ihre Größe ziemlich variabel. Sie vermehren sich durch einfachen Zerfall.

Ein um einige Stunden älteres Stadium unterscheidet sich von dem eben beschriebenen nur durch seine etwas bedeutendere Größe; die Länge ist jetzt 0,85 mm, die Breite vorn 1,1 mm, hinten 0,65 mm. Die Breite hat also viel stärker zugenommen als die Länge und übertrifft diese jetzt erheblich. Außerdem aber hat sich die vorher ganz seichte mediane Längseinsenkung inzwischen zu einer deutlichen Rinne (Fig. 11 *r*) vertieft. Das Amnion ist dieser Vertiefung nicht gefolgt, sondern spannt sich jetzt membranartig über die Rinne hinweg von der einen Seite des Keimstreifs zur anderen. Bei einem ungefähr gleichaltrigen Embryo (Fig. 12), dessen Entwicklung aber schon etwas weiter fortgeschritten ist, haben sich die erwähnten Veränderungen stärker ausgeprägt; die Größe hat weiter zugenommen (Länge 0,95 mm, Breite vorn 1,25 mm, hinten 0,80 mm); die Zellen haben außerdem die Anordnung in eine Schicht jetzt fast überall verlassen, und der Keimstreif hat in Folge dessen auch an Dicke ein wenig zugenommen; dieselbe beträgt jetzt durchschnittlich 50 μ, gegen 40 μ im vorhergehenden Stadium. Die mediane Längsrinne (Fig. 12 *r*)

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

hat sich wiederum ganz bedeutend vertieft, und die dieselbe begrenzenden Zellen sind fast alle in karyokinetischer Theilung begriffen, haben also die Tendenz sich sehr lebhaft zu vermehren. Am Boden der Rinne liegen die Zellen noch in einer Schicht, was sich ohne Weiteres aus der starken Ausdehnung dieser Region bei der Vertiefung der Rinne erklärt. Karyokinetische Figuren zeigen sich übrigens reichlich in allen Partien des Keimstreifs vertheilt, da ja überall starkes Wachsthum vorliegt. — Auch hier ist eine sekundäre Dotterfurchung vorhanden, aber eben so wenig deutlich wie bei Ocneria.

Wie schon oben bei der Beschreibung des ersten Stadiums — und dasselbe gilt für die beiden folgenden — erwähnt wurde, lassen die Zellkerne im Allgemeinen die Innenfläche des Keimstreifs frei. Die Kerne, die man trotzdem von Strecke zu Strecke innen liegen findet, gehören solchen Zellen an, die aus dem Zellverbande des Keimstreifs in den Dotter auswandern. Fig. 13 stellt einen kleinen Theil des in Fig. 11 abgebildeten Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung dar. Man erkennt deutlich die annähernd einschichtige Lagerung der Zellen, deren jede an der Innenseite eine große Vacuole (*v*) trägt; manche haben außerdem noch einzelne kleinere Vacuolen. An mehreren Kernen sind karyokinetische Figuren erkennbar. In der Mitte der abgebildeten Schnittpartie liegt nun eine etwa birnförmig gestaltete Zelle am Innenrande des Keimstreifs, und zwar so, dass der verjüngte Theil der Zelle noch zwischen die normalen cylindrischen Zellen eingekeilt ist, der größere bauchige Theil mit dem Kern aber frei über die Oberfläche des Keimstreifs in den Dotter hervorragt (Fig. 13 p_1). Das Volumen dieser Zelle ist beträchtlich kleiner als das der normalen Keimstreifzellen, wesentlich wohl desshalb, weil die große Vacuole verschwunden ist und statt ihrer nur eine Anzahl kleiner rings um den Kern herum angeordnet sind. Dieser selbst zeigt hier noch ein normales Aussehen; doch ist er in anderen Fällen bei ganz eben so gelagerten und gestalteten Zellen bereits in mehrere unzusammenhängende unregelmäßig gestaltete Chromatinbrocken zerfallen. Außerdem liegen Zellen mit mehr oder weniger deutlichem Plasmakörper, in den solche Chromatinstückchen in wechselnder Zahl eingelagert sind, in diesen Stadien in reichlicher Menge nahe an der Innenseite des Keimstreifs im Dotter (Fig. 13 p_2). Es handelt sich hier also ohne Zweifel um eine Einwanderung von Zellen aus dem Keimstreif in den Dotter und gleichzeitig oder etwas später erfolgende Degeneration dieser Zellen. Heymons (95) hat denselben Vorgang

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

bei Forficula und verschiedenen Orthopteren beschrieben und die Zellen als Paracyten bezeichnet; auch Giardina (98) hat dieselben bei Mantis beobachtet. Ich schließe mich der Ansicht von Heymons vollkommen an, dass diese Zellen mit den »sekundären (kleinen) Dotterzellen« Cholodkowsky's (91), die nach Heymons' und meinen Untersuchungen nichts Anderes darstellen als die Blutzellen, und deren Einwanderung etwas später erfolgt, durchaus nicht identificirt werden dürfen. Eben so wenig kann ich die Behauptung als richtig gelten lassen, die Lécaillon gegenüber Heymons aufgestellt hat. Lécaillon (98) behauptet nämlich, dass es sich hier nicht um Zellen handelte, die zur sofortigen Degeneration bestimmt seien, sondern um eine Vermehrung der Dotterzellen durch diese aus dem Keimstreif auswandernden Zellen. Dass thatsächlich keine Umwandlung der Paracyten in Dotterzellen stattfindet, das geht mit Sicherheit daraus hervor, dass der Plasmakörper derselben allmählich immer mehr der Auflösung anheimfällt, dabei aber nicht wie bei den Dotterzellen eine Vermehrung des Chromatins eintritt, sondern die einzelnen Chromatinbröckchen einfach aus einander fallen und sich zwischen den Dotterkugeln zerstreuen. Man sieht solche einzelne Chromatinstückchen zahlreich im Dotter liegen; in einem nur wenig späteren Stadium sind sie aber schon spurlos verschwunden. Die Paracyten degeneriren also vollkommen und ausnahmslos.

Noch eine interessante Erscheinung ist in diesem Stadium wahrzunehmen, nämlich die direkte Kerntheilung in den Zellen der Serosa, die schon von mehreren Autoren beschrieben worden ist. Fig. 14 zeigt einen Tangentialschnitt durch den einen Pol desselben Eies, das den Embryo Fig. 12 enthielt. Die oberste Kuppe ist abgeschnitten und desshalb ist die Mitte des abgebildeten Schnittes von Dotter erfüllt. Wir sehen fast in allen vom Schnitte getroffenen Zellen zwei Kerne liegen, in einigen einen in der Mitte sich spaltenden Kern (Fig. 14 *am*). Die amitotische Theilung erzeugt also hier an den Kernen nicht die bekannte biskuitförmige Figur, sondern der linsenförmige Kern zerfällt einfach in zwei Halblinsen, die sich allmählich wieder zur ursprünglichen Gestalt abrunden. Die Zellen theilen sich später ebenfalls, denn in späteren Stadien besitzt jede Serosazelle nur einen Kern. Dass die Theilkerne in der Figur so verschieden groß erscheinen, liegt lediglich daran, dass sie in verschiedener Höhe geschnitten sind; ein Totalpräparat von einem Stückchen abgenommener Serosa zeigt, dass sämmtliche Theilkerne genau die gleiche Größe haben.

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

Gehen wir nun wieder zur Betrachtung der Bildung des inneren Blattes über, so zeigen uns Stadien, die einige Tage älter sind als das in Fig. 12 dargestellte, dass in dem größeren vorderen Theile des Keimstreifs am Boden der schon vorhin besprochenen Rinne sich die Zellen aus dem epithelartigen Verbande der Rinnenwand lösen und sich ihr massenhaft außen, d. h. nach der Innenseite des Eies hin, anlagern. Eine Grenze zwischen den so gebildeten Mesodermzellen und den Wandzellen der Rinne ist vorläufig durchaus noch nicht vorhanden; am Boden der Rinne ist in vielen Fällen indirekte Kerntheilung zu beobachten, hier findet also eine starke Zellwucherung statt. Allmählich schieben sich die so entstandenen Mesodermmassen mehr nach den Seiten hin und sind hier natürlich sofort scharf von dem äußeren Keimblatte getrennt. Die Figg. 15 und 16 zeigen diese Verhältnisse. Die Schnitte sind in etwas verschiedener Höhe geführt, der in Fig. 15 dargestellte etwas weiter vorn, an einer Stelle, an der sich der Kopf des Embryos bereits dorsal geschlossen hat, ein Vorgang, der ganz vorn also sehr früh erfolgt. In dieser dorsalen Kopfkappe, an der die Ansatzstelle des Amnions in der Figur deutlich hervortritt, liegt an der Ventralseite jederseits ebenfalls eine Mesodermschicht, hier aber scharf von dem darüberliegenden Ektoderm abgegrenzt. Diese Mesodermstreifen stehen in der vorderen Wölbung des Kopfes mit dem ventralen Mesoderm in Verbindung, sie stellen nur Ausläufer des letzteren dar, die bei dem dorsal- und etwas rückwärts gerichteten Wachsthum des vorderen Ektoderms bei der Bildung der Kopfkappe mitgewachsen sind. Fig. 16 stellt einen ein wenig weiter hinten liegenden Querschnitt durch einen anderen etwa gleichalterigen Keimstreif dar. Die Kopfkappe reicht nicht bis zu dieser Region, also erscheint der Keimstreif dorsal offen. Wir bemerken auch hier die mediane Ektodermrinne, deren Tiefe aber an dieser Stelle schon bedeutend reducirt ist, und den allmählichen Übergang der Zellen des äußeren in die des inneren Blattes am Boden der Rinne.

Bei dem starken Längenwachsthum, welches der Embryo in der Zeit zwischen dem zuletzt und dem vorher beschriebenen Stadium erfahren hat, ist die bekannte Einkrümmung mit der Bauchfläche nach außen erfolgt. Die mediane Rinne ist nach hinten ebenfalls länger geworden, erreicht aber nicht ganz das Ende des Keimstreifs. In dem letzten Sechstel desselben etwa tritt vielmehr die Mesodermbildung nach einem anderen Typus ein, den man als seitliche Überschiebung bezeichnet hat. Der mittlere Theil des Keimstreifs löst sich nämlich in zwei Längslinien von den Seitentheilen ab und senkt

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

sich etwas tiefer in den Dotter ein, während sich die Seitenflächen ventral allmählich über den Mitteltheil hinüber schieben und sich schließlich in der Mediane wieder vereinigen. Fig. 19 zeigt ein Stadium, in dem die Mittelplatte zwar schon seitlich vom Ektoderm überwachsen ist, aber um die Mediane noch mit einer ziemlich breiten Oberfläche frei liegt; in Fig. 20 dagegen, die einen Querschnitt durch einen anderen Keimstreif etwas weiter hinten darstellt, berührt das keilförmig gestaltete Mesoderm die Oberfläche nur noch mit einer einzigen Zelle. Fig. 21 endlich stellt dieselben Verhältnisse auf einem annähernd in der Mediane geführten Längsschnitte durch das Hinterende eines Embryos dar. Wir sehen, dass das Mesoderm in der Mediane noch in ziemlich großer Ausdehnung frei liegt, dass aber am hintersten Ende die Überschiebung bereits bis zur medianen Verwachsung der Seitenplatten gediehen ist. Weiter vorn ist die Mesodermbildung durch Einsenkung einer Rinne schon beendet, an den Segmentgrenzen hat das Mesoderm die Mediane bereits verlassen.

Abgesehen von diesem späteren Abschlusse der Mesodermbildung am Hinterende erfolgt dieselbe auch hier, wie bei Oceneria, von hinten nach vorn fortschreitend, und auch hier verstreicht die Ektodermrinne an den Segmentgrenzen schneller als in der Mitte der Segmente, und an den Grenzen wird nur wenig Mesoderm gebildet, das sich hier sehr bald von der Mediane zurückzieht und nur jederseits einen dünnen lateralen Streifen bildet. Diese Streifen verbinden die weit stärkeren lateralen Mesodermmassen, die in der Mitte des Längsverlaufes der Segmente liegen. Etwas später als an den Segmentgrenzen weicht auch in der Mitte der Segmente das Mesoderm von der Mediane zurück; die Gesammtmasse desselben ist also dann in zwei seitlichen Längssträngen mit segmentalen Verdickungen angeordnet. In diesen Verdickungen bildet sich allmählich ein mittlerer Hohlraum, um den die Zellen auf Querschnitten in einem Dreieck gelagert sind. Diese Hohlräume sind die Cölomsäckchen, die einige Zeit erhalten bleiben, später aber, wenn ihre Wände zur Bildung der verschiedenen mesodermalen Organe verbraucht werden, sich mit dem großen ventralen, zwischen Darm und Nervensystem liegenden Blutsinus, dem Epineuralsinus, vereinigen.

Gehen wir nun noch einmal zu dem Stadium der Mesodermbildung zurück. Dieselbe erreicht also am Vorderende des Keimstreifs am spätesten ihren Abschluss und ist außerdem hier von einer Intensität, wie an keiner anderen Stelle. Hier zeigt sich nun eine sehr auffällige Erscheinung. Während am Boden der Ektodermrinne noch fortwährend neues Mesoderm gebildet wird, löst sich an dem

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

First der hier zu einem mächtigen keilförmigen Haufen angewachsenen Mesodermmasse der Zusammenhang der Zellen und eine Menge von einzelnen Zellen oder kleinen Zellgruppen, die aber auch bald aus einander fallen, wandern in den Dotter aus. Fig. 15 zeigt bei *bl* dies Verhalten sehr deutlich; auch auf Fig. 16 ist es zu erkennen; eben so stellt der Sagittalschnitt in Fig. 17 diese Erscheinung dar. Derselbe ist nicht ganz median geführt und zeigt desshalb eine scharfe Grenze zwischen dem oberen und dem unteren Keimblatte, die aber in der Mediane hier natürlich eben so wenig vorhanden ist, wie sonst. Die auswandernden Zellen zerstreuen sich nun im Dotter, gehen aber nicht über den vom Keimstreifen überwölbten Theil desselben hinaus. Am zahlreichsten finden sie sich später in der Nähe der Körperwand des Embryos. Bei und nach der Auswanderung vergrößern sich die Zellen etwas und runden sich zu annähernd kugelförmiger Gestalt ab, zuerst oft noch mit einem oder mehreren langen, pseudopodienartigen Fortsätzen, die aber bald verschwinden. Der Körper der Zellen scheint bei der Vergrößerung nicht an Masse zuzunehmen, sondern es bilden sich in demselben zahlreiche oft sehr große Vacuolen, die den Zellen bei schwacher Vergrößerung eine ganz helle Farbe und ein netzartiges Aussehen verleihen, bei sehr starker Vergrößerung dagegen einen ähnlichen Eindruck machen, wie ein Haufen an einander hängender Seifenblasen, nur dass die Zwischenwände relativ viel dicker und die einzelnen Bläschen nicht so stark abgeplattet sind, sondern immer noch die Kugelform erkennen lassen. Fig. 18 stellt eine solche Zelle in 1120facher Vergrößerung dar; der Kern ist fast immer excentrisch, zuweilen einer Vacuole dicht angelagert. Der Durchmesser der Zellen beträgt 12—16 μ.

Was die Funktion dieser Zellen anbetrifft, so stellen sie, wie bereits Heymons (95) für Orthopteren und Forficula und Lécaillon (98) für verschiedene Chrysomeliden konstatirt haben, die Blutzellen dar. Bewiesen ist das dadurch, dass man diese Zellen von hier an durch alle Stadien hindurch verfolgen kann und sie schließlich massenhaft im Herzen und in den übrigen Blutbahnen liegen findet. Diese Bestimmung der Zellen schließt durchaus nicht aus, dass sich dieselben auch an der Auflösung des Dotters betheiligen; das ist sogar sehr wahrscheinlich, da sie durchaus das Aussehen haben, was resorbirenden Zellen im Allgemeinen zukommt. Man kann daher die Bezeichnung »sekundäre Dotterzellen«, die Cholodkowsky (91) diesen Zellen gegeben hat, wohl als richtig gelten lassen, aber dieser zweite Name für dieselbe Sache hat keinen rechten Zweck.

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

Während nun Heymons und Lécaillon bei den von ihnen untersuchten Formen eine Einwanderung von Blutzellen in den Dotter von der ganzen Medianlinie des Keimstreifs aus beobachtet haben, weise ich hier noch einmal ausdrücklich darauf hin, dass bei Lasiocampa diese Einwanderung beschränkt ist auf diejenige Stelle des Embryos, an der sich die Ektodermrinne vorn zuletzt schließt, d. h. auf einen sehr geringen Theil der ganzen Länge des Keimstreifs. Zwar bilden sich auch an weiter hinten liegenden Theilen segmentale Mesodermanhäufungen (vgl. Fig. 21), aber dieselben erreichen niemals die Mächtigkeit wie die vordere Mesodermmasse, und zeigen niemals eine Lockerung ihrer Zellen. Auch finden sich vor der Bildung der vorderen Mesodermanhäufung niemals Blutzellen im Dotter, und kurz nach ihrer Bildung liegen dieselben nur in unmittelbarer Nähe der Mesodermmasse, während sie sich später immer weiter nach hinten verbreiten. Auch in der Gestalt der Blutzellen zeigen sich bei den verschiedenen Formen beträchtliche Unterschiede; nach Lécaillon sind sie bei den Chrysomeliden zwar auch kugelförmig, aber er sagt ausdrücklich: »Le noyau, lui même sphérique, est au centre du protoplasma.« Bei den von Heymons untersuchten Formen haben dagegen die Blutzellen eine amöboide Gestalt und sind auch amöboid beweglich. Bei den von den genannten Autoren beschriebenen Formen erfolgt die Blutzellenbildung auch etwas später, nämlich erst nach dem Abschlusse der Mesodermbildung.

Ob thatsächlich, wie Schäffer (89), allerdings für entwickelte Raupen, angiebt, eine nachträgliche Vermehrung der Blutzellen durch Zellen, die aus dem mesodermalen Fettkörpergewebe auswandern, stattfindet, das vermag ich leider nicht zu entscheiden. Darin hat der genannte Autor jedenfalls recht, dass die Zellen des Fettkörpers nach ihrer Differenzirung von dem übrigen Mesoderm wegen ihres ebenfalls von großen Vacuolen erfüllten Plasmas mit den Blutzellen die allergrößte Ähnlichkeit haben, und da überdies das Fettkörpergewebe gegen die definitive Leibeshöhle ziemlich unregelmäßig begrenzt ist, habe ich mir kein Urtheil darüber bilden können, ob eine Auswanderung erfolgt oder nicht.

Wenn einzelne ältere Autoren, wie Tichomiroff (79) und Woodworth (89), behauptet haben, die Dotterzellen betheiligten sich an dem Aufbau des Mesoderms, dann rührt diese Auffassung, wie mir scheint, von einer falschen Deutung der Auswanderung der Blutzellen her, als ob nicht diese aus dem Mesoderm in den Dotter auswanderten, sondern sich im Gegentheil Dotterzellen an das Mesoderm anlegten.

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

Ungefähr gleichzeitig mit dem vollkommenen Schlusse der Ektodermrinne ist auch die Auswanderung der Blutzellen beendigt; die vordere Mesodermanhäufung hat sich verloren, so dass das Mesoderm hier jetzt keine stärkere Lage bildet als irgendwo anders. Die Länge des Keimstreifs hat in diesem Stadium ganz bedeutend zugenommen, sie beträgt jetzt 3 mm; auch die Dicke hat sich erheblich vergrößert; für dieselbe lässt sich aber jetzt keine bestimmte Zahl mehr angeben, da sie ganz verschieden ist, je nach der größeren oder geringeren Höhe oder dem gänzlichen Fehlen des Mesoderms an den verschiedenen Stellen. Beide Dimensionen haben aber auf Kosten der dritten zugenommen: Die Breite hat sich vorn auf 0,45, hinten auf 0,15 mm vermindert. Die Zellen sind jetzt in beiden Keimblättern ziemlich unregelmäßig gelagert. Die Amnionhöhle hat sich stark erweitert, die Kerne des Amnions liegen in Folge dessen noch weniger dicht als früher; an den Stellen, wo die Zellen um die Kerne herum verdickt sind, tragen sie oft hakenartige Fortsätze, die in den äußeren Dotter hervorragen (Fig. 15 *azf*, und in vielen der folgenden Figuren). Die Segmentirung ist schon einigermaßen zu erkennen, wenn auch noch nicht so deutlich, dass man die Segmente abzählen könnte. Auch die Extremitätenanlagen sind theilweise schon durch seichte Hervorstülpungen jederseits an der Ventralseite der Segmente angedeutet. Die Dotterzellen haben jetzt eine vollkommen unregelmäßige Gestalt und Größe angenommen; die Länge der größten habe ich zu 23 μ gemessen. Aus dem Mesoderm wandern hier und da einzelne Zellen aus, die eine Auflösung des Plasmakörpers und einen Zerfall der Kernsubstanz zeigen; wir haben es hier wiederum mit Paracyten zu thun, die im Dotter zu Grunde gehen. Dieselben sind aber jetzt bei Weitem nicht so zahlreich wie bei der Auswanderung aus dem noch einschichtigen Keimstreif. Immerhin ist hiermit die Angabe von Heymons (95) durchaus bestätigt, dass die Paracyten nicht an ein bestimmtes Keimblatt gebunden sind.

Die Bildung des Darmes.

a) Vorderdarm und vordere Mitteldarmanlage.

Bald nachdem die vordere Mesodermanhäufung sich abgeflacht hat, entsteht am vorderen, dorsalwärts umgeschlagenen Ende des Keimstreifs, noch vor der Stelle, die vordem die Mesodermanhäufung eingenommen hatte, eine seichte Vertiefung in der Mediane. Fig. 22 zeigt dieselbe im Längsschnitte bei *st*. Wir sehen, dass die höchste Kuppe der Vorwölbung vom Mesoderm entblößt ist und frei dem Dotter

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

anliegt. In dieser vorläufig noch ganz seichten Einstülpung haben wir die erste Anlage des Vorderdarmes oder Stomodäums zu erblicken. In diesem Stadium beginnt auch, besonders am Hinterende des Keimstreifs deutlich wahrnehmbar, die Bildung der Cölomsäckchen durch Auseinanderweichen des mehr dorsalen und mehr ventralen Theiles der Mesodermmasse jederseits in der Mitte der Segmente. Das Stomodäum nimmt an Größe sehr bald zu; das folgende, in Fig. 23 abgebildete Stadium zeigt, dass sich die Einstülpung bedeutend vertieft hat; sie hat das Mesoderm weit aus einander gedrängt und ist jetzt am Grunde nicht mehr einfach kuppelförmig gewölbt, sondern besitzt eine mehr oder weniger gerade abgeschnittene Endfläche. Die Zellen der Wand sind in lebhafter Theilung begriffen; die innersten Zellen, d. h. diejenigen, die am Boden der Einstülpung liegen, zeigen auf vielen Schnitten die Tendenz seitlich gerichtete Fortsätze (Fig. 23 *zf*) zu bilden. Diejenige Mesodermpartie, die dem Stomodäum an der hinteren Seite anliegt, hat inzwischen eine eigenthümliche Umwandlung erlitten; die Zellen haben sich etwas vergrößert, ihr Plasma ist heller geworden und erscheint äußerst feinkörnig und von vielen sehr kleinen Vacuolen durchsetzt. Diese Bildung wird als der Subösophagealkörper (Fig. 23 *su*) bezeichnet und dient nach der Angabe von Heymons (95) wahrscheinlich der exkretorischen Funktion. Er liegt während dieser und der nächsten Stadien der Basis des Stomodäums dicht an; diese erscheint also auf Querschnitten von einem Mesodermring umschlossen, der an der hinteren, später ventralen Seite von den Zellen des Subösophagealkörpers unterbrochen ist. An Länge vergrößert sich der Keimstreif in dieser Periode nicht wesentlich, doch nimmt die Masse desselben bedeutend zu. Die Cölomsäckchen sind jetzt überall gut entwickelt; die Extremitäten haben sich vergrößert, und es ist Mesoderm von den Cölomsäckchen aus in ihre Höhlung eingedrungen. Im Dotter sind Dotterzellen und Blutkörperchen unregelmäßig vertheilt, nur liegen die letzteren nahe an der Innenfläche des Keimstreifs in etwas größerer Zahl als weiter davon entfernt. Hier und da finden sich in dem Theile des Dotters, der vom Keimstreif überwölbt wird, Stellen, an denen die Dotterkugeln in Folge der Thätigkeit der im Dotter enthaltenen zelligen Elemente aufgelöst und zu einer Flüssigkeit verändert worden sind, die im geronnenen Zustande als eine sehr fein granulirte Masse erscheint. Wir haben es hier offenbar mit den ersten Spuren von Blutflüssigkeit zu thun, die in den späteren Stadien die ganze definitive Körperhöhle erfüllt.

Ein Medianschnitt durch das Vorderende eines um einige Tage

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

älteren Stadiums hat das Aussehen von Fig. 24. Das Stomodäum hat sich wieder erheblich vertieft, in der Mitte seines Längsverlaufes verengt sich das Lumen desselben, um sich aber am Boden wieder etwas zu erweitern. Die Endfläche zeigt auch jetzt an ihrem Außenrande noch die eigenthümlichen Zellfortsätze (Fig. 24 *zf*) wie in dem vorhergehenden Stadium; ich habe dieselben, als ich sie zuerst beobachtete, in Beziehung zu der Anlage des Mitteldarmes gesetzt; ein solcher Zusammenhang besteht aber, wie ich später gefunden habe, nicht, vielmehr glaube ich, dass die Entstehung dieser Zellfortsätze darauf zurückzuführen ist, dass die in den Dotter hineinwachsende Kuppe des Stomodäums zunächst, wenn die Einstülpung noch flach ist, an dem angrenzenden Mesoderm, beziehungsweise dem Subösophagealkörper, später, wenn die Einstülpung sich weiter vertieft hat, an dem Dotter eine bedeutende Reibung erfährt, die den äußeren Theil der Zellen zurückzuhalten sucht. Dieser Ansicht entspricht vollständig die Thatsache, dass die Fortsätze an dem vorderen, später dorsalen Theil des Randes der Endfläche stärker sind als an dem hinteren, später ventralen Theile. Denn da das Stomodäum nicht senkrecht zur Oberfläche des Keimstreifs an der betreffenden Stelle auswächst, sondern die Neigung hat sich ein wenig ventralwärts, d. h. nach dem Keimstreif hin zu krümmen, so muss natürlich das Wachsthum an der so konvex werdenden Rückenseite stärker sein als an der konkaven Bauchseite. Demgemäß wird auch der beim Wachsen von den reibenden Theilen ausgeübte Zug dorsal stärker sein als ventral. In Fig. 23 hat sich der dorsale Fortsatz etwas vorwärts in den Dotter hineingeschoben, auf vielen anderen Schnitten liegt derselbe aber dem Mesoderm dicht an und macht dann besser den Eindruck des Anhaftens. Dass eine solche Adhäsion des Mesoderms an der Dorsalseite wirklich besteht, dafür spricht noch deutlicher der Umstand, dass in der dorsalen Wand des Stomodäums, so weit derselben außen Mesoderm angelagert ist, die Zellgrenzen sämmtlich derartig schräg verlaufen, dass ihr inneres, dem Lumen der Einstülpung zugekehrtes Ende dem Hinterende des Stomodäums viel näher liegt, als ihr äußeres Ende. Es ist also der äußere Theil der Zellen, der nur Protoplasma enthält, in Folge der Adhäsion an das Mesoderm gegenüber dem inneren, den Kern enthaltenden Theil zurückgeblieben. Ziemlich in der Mitte der Endfläche, ein wenig mehr nach der Ventralseite hin sind außerdem in Fig. 24 zwei Zellen (*vml*) sichtbar, die sich etwas über die anderen erhoben haben und einen Vorsprung der Endfläche bilden. In diesen und den entsprechend liegenden Zellen,

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

im Ganzen nur in einigen wenigen Zellen, haben wir die erste Andeutung der vorderen Mitteldarmanlage zu erkennen. Der Subösophagealkörper hat an Größe etwas zugenommen, nicht aber an Zellenzahl, vielmehr haben sich die einzelnen Zellen vergrößert, sie enthalten jetzt deutlich sichtbare Vacuolen, die fast die Größe der Zellkerne erreichen. In Folge dessen ist der Subösophagealkörper jetzt noch etwas heller gefärbt als früher.

Die Seitentheile des Kopfes, die etwas weiter nach vorn reichen, als der mittlere Theil, haben sich inzwischen stark vergrößert, ihr Rand ist deutlich gelappt, ihre Zellkerne zeigen zumeist in einem äußerst feinen Chromatinnetz suspendirt ein einziges großes Kernkörperchen. Diese Seitenlappen des Kopfes, in denen das Mesoderm nicht bis zum Außenrande reicht, stellen die Anlage des Gehirns dar.

Betrachten wir endlich das Stomodäum in demjenigen Stadium, von dem Fig. 25 einen Medianschnitt, Fig. 26 einen etwas mehr lateralen Sagittalschnitt aus derselben Serie wiedergiebt. Eine erhebliche Vertiefung des Stomodäums hat nicht mehr stattgefunden, das Lumen desselben hat sich aber am Grunde zu einer geräumigen Höhlung erweitert, wodurch die Endfläche sich zu einer dünnen, an den meisten Stellen nur aus einer Zellschicht bestehenden Membran ausgezogen hat. Etwas ventralwärts von dem Mittelpunkte der Endfläche, die wir von jetzt an mit Heymons (95) als vordere Grenzlamelle (*vgl*) bezeichnen wollen, d. h. genau an der Stelle, wo im vorhergehenden Stadium die hervortretenden Zellen lagen, entspringt jetzt jederseits eine deutliche einschichtige Lamelle von Zellen (Fig. 25 *vml*). Vorläufig sind diese Lamellen noch ganz kurz; auf dem gezeichneten Schnitte liegen erst drei Zellen in einer Reihe; sie verlängern sich aber ziemlich schnell und gehen immer weiter nach den Seiten, bis sie der dorsalen Wand der Cölomsäckchen dicht anliegen. Die Lamellen sind zunächst sehr schmal; an der Basis zeigt der Querschnitt eine Anzahl von etwa 20 Zellen neben einander, die dann nicht mehr nur eine Schicht bilden, sondern unregelmäßig gelagert sind. Je weiter man nach hinten geht, um so kleiner wird die Zahl der von einem Querschnitte getroffenen Zellen. Die hintersten Enden der beiden Lamellen stellen nur noch zwei Fäden aus einzelnen hinter einander liegenden Zellen dar.

In dem hier gezeichneten Stadium ist eine mittlere ventrale Verbindung der beiden Lamellen nur in so fern vorhanden, als die vordere Grenzlamelle in der Medianlinie ventral von ihrem Mittelpunkt eine Verdickung (Fig. 26 *vg*) zeigt, in der die Zellen nicht wie sonst überall einschichtig gelagert sind. Etwas später wächst auch diese Ver-

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

dickung allmählich, in ihren seitlichen Theilen beginnend, nach hinten aus, doch nicht so, dass dadurch nun etwa eine neue Lamelle gebildet würde; es werden vielmehr nur die beiden vorhandenen ventral verbreitert und ihre Ränder einander von vorn nach hinten fortschreitend genähert. Wie viel bei dieser Vergrößerung auf ein nach hinten gerichtetes Wachsthum von den Zellen von der Verdickung der Grenzlamelle aus, und wie viel auf ein medianwärts gerichtetes Breitenwachsthum der vorhandenen Mitteldarmlamellen zu rechnen ist, das wird sich kaum entscheiden lassen. Jedenfalls wirken beide Faktoren dahin zusammen, dass schließlich auf der Ventralseite der vorderen Grenzlamelle ein etwa drittelkreisförmiger Wall entsteht, der in der Mitte am niedrigsten ist und sich seitlich allmählich erhöht, um an seinen Enden durch die beiden seitlichen Lamellen wie durch Eckpfeiler, die seine Höhe um das Vielfache übertreffen, begrenzt zu werden. Etwas später, nachdem an der Basis die ventrale Verbindung bereits eingetreten ist, verbreitern sich die Lamellen aber auch an ihrer dorsalwärts und nach außen gerichteten Seite, zunächst ebenfalls an der Basis, und zwar so lange, bis die beiderseitigen Verbreiterungen, wieder unter Mithilfe von Zellen, die von der Grenzlamelle nach hinten auswachsen, immer dem von dem ventralen Zellenwall begonnenen Kreise folgend, sich in der dorsalen Mediane erreicht haben. Wenn das geschehen ist, dann erhebt sich also auf der vorderen Grenzlamelle ein vollkommener Ringwall, der ventral jederseits in eine lange Seitenlamelle ausläuft; in den beiden von der Mediane geschnittenen Punkten des Walles liegen seine beiden Höhenminima, von denen aber das an der Dorsalseite viel niedriger ist als das ventrale.

Betrachten wir noch einmal die Figg. 25 und 26, so zeigt es sich, dass sich im Ektoderm eine deutliche Sonderung der Zellen vollzogen hat, die andeutungsweise an einzelnen Stellen auch schon in Fig. 24 vorhanden war. Um die Mediane verläuft ein zusammenhängender Zellenstrang, der scharf von den übrigen Ektodermzellen, die weiter ventral in den Segmentwülsten oder weiter nach der Seite liegen, getrennt ist. Es handelt sich hier um die Anlage des Nervensystems (Figg. 25, 26 *n*), in dem bereits die Ganglien als deutlich abgegrenzte rundliche Zellmassen mit ziemlich schwach gefärbten Kernen sichtbar sind (Fig. 26 *ga*).

Die Figg. 27 und 28 stellen Querschnitte durch das Vorderende eines etwas weiter entwickelten Keimstreifs dar; in Fig. 27 ist das Stomodäum noch getroffen. Der Schnitt ist so geführt, dass rechts noch das Hinterende der Mandibel durchschnitten ist, links dagegen

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

der Anfang der Ausstülpung der ersten Maxille. Der Schnitt geht also links ein wenig schräg nach hinten. Dementsprechend ist die Mesodermmasse links stärker als rechts; links ist nur noch die hintere Begrenzung des Kopflappens zu sehen, rechts dagegen trifft der Schnitt noch Gehirnzellen (*g*), deren weniger dicht als sonst im Ektoderm gelagerte Zellkerne hier sehr deutlich das oben erwähnte Aussehen zeigen, dass sie nämlich nur ein großes Kernkörperchen enthalten. Der Durchschnitt durch den Ösophagus zeigt dessen dorsoventral zusammengedrückten Querschnitt und lateral sehr deutlich die auswachsenden Lamellen (*vml*). Die Zellen des Stomodäums sind meist radiär gestellt; nur da, wo die Lamellen auswachsen, verliert sich diese Anordnung. Der Subösophagealkörper liegt dem Stomodäum ventral dicht an, ist aber von demselben leicht durch die helle Farbe seiner Zellen zu unterscheiden. Derselbe steht jetzt in keiner Verbindung mehr mit dem Ektoderm, das die Körperwand bildet; das Stomodäum hat ihn bei seinem Wachsthum mitgenommen, so dass er jetzt auch weiter hinten liegt als vorher.

Fig. 28 ist von einem Schnitte derselben Serie genommen, der ca. 50 μ hinter dem eben beschriebenen liegt und natürlich die gleiche Schiefe hat wie dieser. Seine rechte Seite liegt jetzt etwa in der Höhe, in der bei dem vorigen Schnitte die linke lag; seine linke Seite trifft die Mitte des ersten Maxillarsegmentes. Das Mesoderm, das wieder links stärker entwickelt ist, füllt die Extremitätenhöhlen vollkommen aus. Vom Gehirn ist keine Spur mehr zu sehen, wohl aber links und rechts von der medianen Furche, der »Primitivrinne« (*pri*) des Nervensystems, die nichts mit der bei der Mesodermbildung vorhandenen Rinne zu thun hat, die Querschnitte von Längskommissuren (*n*), die sich wiederum von dem übrigen Ektoderm durch ihre matte Kernfärbung und die Deutlichkeit der Zellgrenzen scharf unterscheiden. Die rechte Mitteldarmlamelle, die dicht an ihrer Basis geschnitten ist, zeigt auf dem Querschnitte noch 16 Zellkerne, die linke dagegen, die weiter hinten getroffen ist, nur noch deren fünf. Beiderseits aber liegen die Lamellen (*vml*) nahe an der dorsolateralen Kante der Mesodermstreifen und lassen sich nach hinten in dieser Schnittserie bis in die Mitte des zweiten Thorakalsegmentes verfolgen.

b) Enddarm und hintere Mitteldarmanlage.

Am Hinterende des Embryos bildet sich ungefähr zu derselben Zeit oder doch nur ganz wenig früher, als vorn die Anlage des Stomodäums entsteht, ebenfalls eine solche Einstülpung, die indessen von

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

vorn herein viel breiter und umfangreicher angelegt wird als diejenige am Vorderende. In dieser hinteren Einstülpung, die übrigens dem Hinterende des Embryos sehr viel näher liegt als die vordere dem Vorderende, haben wir die Anlage des Enddarmes oder Proctodäums zu erblicken. Dieselbe durchbricht, genau wie wir es am Stomodäum gesehen haben, die Mesodermschicht und ist in Folge dessen etwas später an ihrer Basis von einem Mesodermring umgeben, der zunächst in der ventralen Mediane am stärksten entwickelt ist und nach der Dorsalseite hin immer dünner wird, um schließlich in der dorsalen Mediane bis auf ganz wenige oder nur eine einzige Zelle reducirt zu sein. Eine Unterbrechung wie beim Stomodäum erleidet der Ring aber an keiner Stelle. Obwohl fast gleichzeitig mit dem Stomodäum angelegt, hat doch das Proctodäum schon in der Zeit, wo das Stomodäum noch das Ansehen von Fig. 23 zeigt, dasjenige Stadium erreicht, in dem es in seiner Entwicklung der des Stomodäums in den Figg. 25 und 26 entspricht. Diese Entwicklungsstufe zeigen die Figg. 29 und 30. Sie sind aus derselben Schnittserie abgezeichnet, wie Fig. 23; Fig. 29 stellt einen Schnitt durch das Hinterende des Keimstreifs annähernd in der Mediane dar, Fig. 30 einen Parallelschnitt, der ungefähr um 40 μ weiter nach der Seite hin abgenommen ist. Der Medianschnitt zeigt nichts besonders Bemerkenswerthes; wir sehen die größere Breite des Proctodäums (*pr*) im Verhältnis zum Stomodäum und seine Lage ganz am Hinterende des Embryos. Die Kuppe seiner Einstülpung, die hintere Grenzlamelle (*hgl*), besitzt nirgends eine besonders differenzirte Stelle, eine Verdickung oder dergleichen, ist aber im Ganzen eben so dick wie die übrigen Wandtheile. Der Mesodermring an der Basis des Enddarmes erscheint hier von dem weiter vorn liegenden Mesodermstrang, der die Mediane in diesem Stadium noch bedeckt, vollkommen getrennt; aber diese Trennung ist wohl nur durch die Präparation künstlich herbeigeführt worden; die Ränder erscheinen nicht glatt, sondern wie zerrissen.

Der weiter seitlich geführte Schnitt trifft die Seitenwand des Proctodäums und außerdem eine deutliche, von der Kuppe ausgehende ektodermale Zelllamelle, die eine der beiden hinteren Mitteldarmlamellen (*hml*), die hier noch genau einschichtig ist, und auf dem hier getroffenen Längsschnitte vier Zellen enthält. Auch an der dorsalen Seite sehen wir eine Hervorragung, die aber noch nicht zu einer wirklichen Lamelle ausgewachsen ist. Das weitere Wachsthum der hinteren Mitteldarmanlage vollzieht sich in durchaus analoger Weise wie bei der vorderen. Auch hier wachsen die beiden seitlichen ventralen Lamel-

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

len zuerst ziemlich schnell in die Länge, nehmen dann an der Basis zunächst nach innen hin an Breite zu und nähern sich einander so bis zur Berührung und Verwachsung in der Mediane, und wachsen dann auch an der Außenseite dorsalwärts, um sich schließlich auch in der dorsalen Mittellinie zu vereinigen. Wiederum wirken bei diesem Wachsthum auch die Zellen der hinteren Grenzlamelle (*hgl*) mit. Der ventrale Theil des Mesodermringes steht hier in Verbindung mit dem weiter nach vorn folgenden Mesoderm; der dorsale Querschnitt desselben weist nur drei Zellen auf, also noch weniger als in Fig. 29. Dieser Umstand erklärt sich wohl aus einer geringen Schiefe der Schnitte gegen die Symmetrieebene. In der Nähe der Kuppe des Proctodäums zeigt seine Wand eine von Kernen fast vollständig freie Stelle mit zwei kleinen Löchern. Wir haben es also hier mit einer seitlichen Ausbauchung (*vM*) des Proctodäums zu thun, die an zwei Stellen etwas tiefer geht. Bei anderen Schnittserien von fast gleichalterigen Stadien zeigen sich an der kernfreien Stelle drei solche Ausbauchungen; es scheint also, als ob eine derselben eine ganz kurze Zeit nach den beiden anderen angelegt würde. Diese drei seitlichen Ausstülpungen an jeder Seite des Proctodäums sind die Exkretionsorgane, die Malpighi'schen Gefäße. Dass von denselben zwei Paare etwas früher angelegt werden, als das dritte, scheint mir bemerkenswerth als eine gewisse Rekapitulation des Verhaltens niederer Insekten, die großentheils überhaupt nur zwei Paare von Vasa Malpighii besitzen. Die Gefäße sitzen zunächst knospenförmig an jeder Seite des Darmes zu dreien an, verlängern sich aber sehr bald beträchtlich nach hinten. Sie besitzen, wie dies schon von mehreren Autoren übereinstimmend konstatirt worden ist, von vorn herein ein deutliches Lumen. Ein gemeinsames Basalstück — »tronc basilaire« Cholodkowsky's (85) — ist hier vorläufig nicht vorhanden, wenn man nicht die außerordentlich seichte Hervorwölbung des Proctodäums, in welche die Vasa Malpighii jederseits einmünden, als ein solches auffassen will; das scheint mir aber nicht thunlich. Auch ist keines der drei Gefäße etwa eine Abzweigung eines anderen, sondern alle drei sind vorerst vollkommen gleich geordnet. Auf ihr späteres Verhalten komme ich weiter unten noch einmal zurück.

Ein Stadium, in dem die Malpighi'schen Gefäße schon eine beträchtliche Länge erreicht haben, stellt der in Fig. 31 abgebildete Querschnitt dar. Dieser liegt 0,2 mm vor dem Hinterende des Embryos, ein wenig vor der Mitte des Proctodäums. In dem letzteren liegen die Zellen mehrschichtig, die Längsachse der Kerne ist radiär

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

gestellt, das Lumen hat bereits die für Lepidopteren typische Gestalt eines regelmäßigen sechsstrahligen Sternes angenommen. Das ganze Proctodäum ist bis an die Außenseite der hinteren Mitteldarmlamellen ringsum von einem Mesodermmantel umschlossen, der durch nachträgliches Auswachsen des mesodermalen Ringes um die Basis des Proctodäums entstanden ist. Die Anordnung der Zellen dieses Mesodermmantels ist vorläufig eine ganz regellose; an manchen Stellen liegen sie in einer, meistens aber in mehreren Schichten. Jederseits vom Proctodäum liegen drei Vasa Malpighii (*vM*); der Querschnitt ihres Lumens ist kreisrund und sehr klein im Verhältnis zur Dicke der Wand. Die Zellen, deren auf einem Querschnitte ca. 15 getroffen sind, stehen überall in einer Schicht, die Längsachse ihrer Kerne verläuft radiär. Auch an den Malpighi'schen Gefäßen ist das Mesoderm entlang gewachsen, aber nicht in Gestalt eines geschlossenen Mantels, sondern nur in einzelnen Strängen, die auch nicht überall dem Gefäße dicht anliegen.

Weiter vorn, am inneren Ende des Proctodäums, plattet sich dasselbe dorsoventral ab; die hintere Grenzlamelle ist nicht von Mesoderm bekleidet. Fig. 32 giebt einen Schnitt wieder, der derselben Serie entstammt, wie der in Fig. 31 abgebildete, aber etwa 0,1 mm weiter nach vorn liegt. Der etwas schief von rechts vorn nach links hinten geführte Schnitt zeigt auf der linken Seite noch einen beträchtlichen Theil der hinteren Grenzlamelle; rechts ist dagegen nur noch die eine hintere Mitteldarmlamelle getroffen. Bei dem Auswachsen dieser Lamellen macht sich nun ein bemerkenswerther Unterschied gegen das Verhalten derselben am Vorderdarm geltend. Hier wuchs, wie wir sahen, nur die ektodermale Lamelle aus. Anders beim Enddarm. In dem oben an den Sagittalschnitten beschriebenen Stadium ist die auswachsende Lamelle noch sehr kurz und besteht nur aus Ektodermzellen; das Mesoderm umgiebt nur die Basis des Enddarmes ringförmig. Dieser Mesodermring wächst nun aber sehr schnell zu dem im letzten Stadium vorhandenen Mesodermmantel aus, so schnell, dass dieser bereits die Basis der Mitteldarmlamellen erreicht hat, wenn diese selbst noch ziemlich kurz sind. Nun wächst jederseits ein Mesodermstreifen an der nach außen und ventralwärts gerichteten Seite der betreffenden ektodermalen hinteren Mitteldarmlamelle entlang, bis das Vorderende derselben erreicht ist, und dann mit dieser in gleicher Geschwindigkeit weiter. In dem hier abgebildeten Stadium lässt sich die Ektodermlamelle bis in die Mitte des Abdomens verfolgen. Da sie aber an ihrem Vorderende der dorsolateralen Kante des seitlichen

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

Mesodermstreifs dicht anliegt, so lässt sich hier nicht mehr entscheiden, ob etwa auch hier noch das unmittelbar anliegende Mesoderm von der mesodermalen Hülle des Enddarmes abstammt, oder ob dasselbe stets ein Theil des seitlichen Mesodermstranges gewesen ist. Wahrscheinlich geht das Mesoderm des einen Ursprungs ganz allmählich in das des anderen über.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die übrige Organisation des Embryos in diesem Stadium, welches etwas weiter fortgeschritten ist, als dasjenige, dem die Figg. 25 und 26 entnommen sind. Das Amnion ist besonders an den Enden des Keimstreifs weit aufwärts gewachsen und bildet so einen provisorischen Rückenverschluss, der freilich um die Mediane eine weit nach vorn und hinten sich erstreckende Öffnung besitzt, die in der Mitte am breitesten ist. An den Enden der so einigermaßen abgegrenzten Körperhöhle ist jetzt die Blutflüssigkeit den Dotterkugeln gegenüber stark im Übergewicht; dementsprechend sind auch die Dotterkerne spärlich geworden, die Blutzellen dagegen haben sich stark vermehrt. Hier und da, z. B. in Fig. 32 bl_1, habe ich zwei Kerne in einer Blutzelle gefunden, doch an keiner Stelle mitotische Theilungsfiguren. Es wäre aber nicht berechtigt, daraus den Schluss ziehen zu wollen, dass eine Karyokinese hier nicht vorkäme; vielleicht vollzieht sich dieselbe zu bestimmter Zeit gleichzeitig in sehr vielen Blutzellen. Denn ich möchte die Amitose bei diesen Zellen, die wenigstens während des Embryonalzustandes nicht funktionslos werden, nicht für das Normale halten. Vielleicht findet überhaupt keine Theilung der Blutzellen statt. Am Hinterende findet sich nur ventral vom Proctodäum noch eine größere Menge von Dotterkugeln; in der Mitte des Keimstreifs haben dieselben bereits einer großen ventralen Blutlakune, dem Epineuralsinus, Platz gemacht, doch ist noch keine deutliche Grenze zwischen Blut- und Dotterraum vorhanden.

Im Körper des Embryos selbst haben sich ebenfalls manche Veränderungen vollzogen. Die nach innen gerichteten Theile des Mesoderms sind heller geworden, die Zellen haben sich vergrößert und sind von zahlreichen Vacuolen durchsetzt; sie bilden das Fettkörpergewebe (*fk*), dessen Entstehung von vorn nach hinten fortschreitet; der Schnitt in Fig. 32 hat dies Stadium bereits erreicht, nicht aber der weiter hinten liegende in Fig. 31. Andere weiter ventral gelegene Theile des Mesoderms haben sich zu Muskeln (*mu*) umgewandelt; hier liegen die Kerne etwas weniger dicht und haben sich in der Richtung des Längsverlaufes des betreffenden Muskels verlängert; die Zellgrenzen sind nicht deutlich erkennbar. Von dem übrigen Ektoderm sondert sich in diesem

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

Stadium das Nervensystem, ebenfalls von vorn nach hinten fortschreitend, vollständig ab; in Fig. 32 liegen die Querschnitte der Längskommissuren (*n*) frei zu beiden Seiten des mittleren Ektodermzapfens (*ez*), in Fig. 31 dagegen noch im übrigen Ektoderm eingebettet. Die Zellen des Nervensystems sind noch überall deutlich gesondert; sie sind sehr hell gefärbt.

Als Einstülpungen des Ektoderms jederseits etwa in der Mitte der Thorakal- und Abdominalsegmente entstehen die Tracheen. Dieselben stellen dünne Röhren mit engem Lumen dar, die von ihren Mündungen, den Stigmen, etwas nach innen und vorn verlaufen, sich aber bald verzweigen. In Fig. 31 ist rechts bei *tr* eine Trachee schief geschnitten, in Fig. 32 links eine solche dicht an einer Verzweigung. Die Zellen sind hell, ohne scharfe Grenze. In den ersten acht Abdominalsegmenten bildet sich jederseits noch eine zweite Einstülpung etwas weiter hinten und innen als die Stigmen. Hierdurch werden rundliche Zellhaufen vom übrigen Ektoderm getrennt, deren Zellen sich allmählich hell färben, scharf von einander abgrenzen und bedeutend vergrößern. Es sind dies die von Wielowiejsky so benannten und von zahlreichen Autoren beobachteten Önocyten (Figg. 31 u. 32 rechts, *oe*).

c) Abschluss der Mitteldarmbildung und Umbildung der Wand des Mitteldarmes bis zum definitiven Bau bei der erwachsenen Raupe.

Die vorhin beschriebenen Mitteldarmlamellen, von denen auf jeder Körperseite je eine vordere und eine hintere vorhanden ist, wachsen nun im weiteren Verlaufe der Entwicklung auf einander zu, bis sie sich jederseits in der Mitte, d. h. in der Gegend des zweiten oder dritten Abdominalsegmentes treffen. Hier verwachsen sie so innig, dass eine Trennung des vorderen von dem hinteren Theile nachher nicht mehr möglich ist. Gleichzeitig legt sich auch an die Vorderhälften der beiden nun zusammenhängenden Lamellen eine Mesodermschicht, die von dem dorsolateralen Rande der seitlichen Mesodermstreifen herstammt, dicht an, so dass schließlich die beiden ektodermalen Bänder in ihrer ganzen Länge an der Außenseite von je einem schmalen, aber ziemlich dicken Mesodermstreifen begleitet werden. Die Ektodermlamellen wachsen nun an ihrer nach innen gewendeten Kante besonders vorn und hinten immer weiter nach der Mediane zu, den schon oben bei der Beschreibung der vorderen Mitteldarmanlage dargestellten Process weiter verfolgend. So bleibt in der ventralen Begrenzung des Mitteldarmlumens bald nur noch ein etwa ovales Loch offen, das sich durch allseitiges Wachsthum der Ränder, beson-

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

ders aber von vorn und hinten her mehr und mehr verkleinert und endlich vollständig verschwindet, zuletzt in der Höhe des zweiten Abdominalsegments.

Ganz ähnlich verlaufen die Vorgänge bei der Bildung der dorsalen Mitteldarmwand. Die Lamellen wachsen nicht nur nach innen, sondern auch an der Außenseite, und auch hier an der Basis am intensivsten, so dass auch hier schließlich noch eine langgestreckte Öffnung um die Mediane herum zurückbleibt. Da nun die ursprünglichen Lamellen nicht genau lateral, sondern etwas ventral lagen, so ist es natürlich, dass die an der Dorsalseite zu überwachsende Fläche eine viel größere ist als die ventrale, dass daher ventral der Schluss der Darmwand viel früher eintritt als dorsal. Außerdem scheint das dorsalwärts gerichtete Wachsthum auch an sich langsamer zu erfolgen. Wenigstens bleibt eine mittlere dorsale Öffnung in der Darmwand so lange bestehen, bis der gesammte noch außerhalb des Amnions gelegene Dotter durch den sogenannten Rückennabel, d. h. diejenige Öffnung, die das Amnion bei seinem von allen Seiten dorsalwärts gerichteten Wachsthum noch gelassen hat, in den Darm aufgenommen ist.

Das Mesoderm, das den ursprünglichen Mitteldarmlamellen anliegt, wächst nicht mit derselben Geschwindigkeit nach den Seiten wie das ektodermale Darmepithel; in Folge davon sind dessen jüngere Theile stets frei von einer Mesodermbekleidung. Fig. 33 stellt ein Stadium dar, in dem die mediane Verwachsung der Lamellen an der Ventralseite schon ziemlich weit gediehen, an der Dorsalseite dagegen erst dicht an der Ansatzstelle der Lamellen am Vorder- und Enddarm vorhanden ist und die Mesodermbekleidung die Mediane noch an keiner Stelle erreicht hat. Der Schnitt verläuft annähernd in der Mediane, doch nicht ganz genau, da die Pedes spurii (*psp*) der einen Seite im dritten bis sechsten Abdominalsegment angeschnitten sind. Wir sehen die langen ventralen und die kurzen dorsalen Mitteldarmlamellen; besonders die hintere dorsale Lamelle bildet erst einen unbedeutenden Vorsprung an der hinteren Grenzlamelle. Die hier getroffenen Theile der Begrenzung des Mitteldarmes sind fast überall einschichtig, entsprechend ihrer erst kürzlich erfolgten Entstehung. Der Dotter hat sich aus der definitiven Leibeshöhle vollständig zurückgezogen, auch ventral vom Proctodäum bleibt keine Spur von Dotter in der Leibeshöhle liegen, wie das für manche Formen in diesem und sogar in noch späteren Stadien beschrieben worden ist; wohl aber findet sich hier eine starke Anhäufung von Blutzellen, die also anscheinend schon vorher die früher (Fig. 31) hier gelegenen

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

Dotterpartikeln resorbirt haben. Der Dotter ist auch da, wo die Mitteldarmbegrenzung noch fehlt, scharf von der Leibeshöhle getrennt; nur durch den Rückennabel (Fig. 33 *rna*) hängt derselbe noch mit dem äußeren Dotter zusammen. Hier ist auch die einzige Stelle, wo noch Blutzellen im Dotter liegen. Aus dem Raume, der später zum Darmlumen wird, haben sie sich sämmtlich zurückgezogen, liegen indess zahlreich unmittelbar an der Grenze der Leibeshöhle gegen den Dotter an den Stellen, wo das Darmepithel noch gar nicht oder erst seit kürzester Zeit vorhanden ist. Es sind das jedenfalls die aus dem Dotter zuletzt ausgewanderten Blutzellen. Eine Degeneration von Blutzellen im Dotter habe ich an keiner Stelle bemerken können; ich fand allerdings an späteren Stadien, bei denen der Darm vollständig geschlossen war, im Dotter eine Erscheinung, die ich zuerst als Degeneration von Blutzellen auffasste, die sich aber bei genauerer Untersuchung als etwas ganz Anderes herausstellte. Es lagen nämlich an einzelnen Stellen stark gefärbte Kernstücke inmitten einer vacuoligen Masse, wodurch der Eindruck einer etwas in Auflösung begriffenen Blutzelle täuschend nachgeahmt wurde. Es handelte sich aber thatsächlich um Dotterkerne, deren Chromatin sich zusammengeballt hatte, und in deren Umgebung der schon größtentheils zu einer homogenen Masse zusammengeflossene Dotter eine blasige Beschaffenheit angenommen hatte. Ich glaube also bestimmt behaupten zu dürfen, dass eine Einschließung von Blutzellen in den Mitteldarm, die dann natürlich die Auflösung dieser Zellen zur Folge hätte, thatsächlich nicht stattfindet. — Außer an den oben bezeichneten Stellen liegen Blutzellen in reichlicher Menge an der ganzen Leibeswand und an den Wänden von Stomodäum und Proctodäum vertheilt.

Diese beiden Darmabschnitte haben sich noch etwas verlängert, das Stomodäum reicht jetzt bis ins zweite Thorakalsegment, das Proctodäum bis ins sechste Abdominalsegment. Die vordere Grenzlamelle hat sich noch mehr verdünnt, so dass ihre Kerne jetzt ähnlich wie im Amnion deutliche Hervorragungen nach beiden Seiten bilden, und überwölbt in flacher Glockenform das Vorderende des Stomodäums. Die Verdünnung der Grenzlamelle hat gleichzeitig zur Folge, dass der Kreis, in dem die Mitteldarmwand ihr aufsitzt, sich erweitert hat. Die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm und entsprechend diejenige zwischen Mittel- und Enddarm besteht auch hier, wie es bei zahlreichen anderen Formen beobachtet worden ist, nur aus dieser einen Grenzlamelle, wie ich hier in Übereinstimmung mit Verson (97) noch einmal ausdrücklich konstatire, der seinerseits schon den Angaben

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

von Selvatico (81) für Bombyciden überhaupt und von Tichomiroff (82) für Bombyx mori entgegengetreten ist, nach denen der Mitteldarm ein allerseits durch eigene Wand abgeschlossener Blindsack sein sollte, die Grenzlamellen also vorn so gut wie hinten aus zwei Schichten bestehen sollten.

Die Mesodermmasse, die in früheren Stadien (s. z. B. Fig. 25) dorsal vom Stomodäum lag, hat sich allmählich auch nach hinten verlängert, sie reicht jetzt in der dorsalen Mediane bis zu der Stelle, an der das ektodermale Vorderdarmepithel sich ziemlich plötzlich verdünnt, um kurz dahinter in die Grenzlamelle überzugehen. Je weiter nun das Mesoderm nach hinten gewachsen ist, um so stärker hat es sich auch seitlich verbreitert, so dass es auf Querschnitten durch das Stomodäum immer weiter ventralwärts reicht, je weiter nach hinten der Schnitt gelegen ist; ganz am hintersten Ende treffen die beiden seitlichen Verbreiterungen in der ventralen Mediane wieder zusammen, so dass hier ein vollständiger Mesodermring das Stomodäum umgiebt; im Übrigen ist aber die ventrale Mediane desselben noch frei von Mesoderm. Schon etwas vorher haben sich in der dorsalen Mediane des Stomodäums von seinem Lumen aus in dem ektodermalen Epithel drei Einstülpungen gebildet, deren vorderste etwa in der Mitte der Länge des Stomodäums liegt. Dieselben schnüren sich bald von dem übrigen Ektoderm ab, und wandern etwas dorsalwärts in das Mesoderm ein, wo sie sich mit einander verbinden und so die also ebenfalls rein ektodermale Anlage des Schlundnervensystems (Fig. 33 *sn*) darstellen. Ventral vom Vorderdarm, in der Nähe seines inneren Endes liegt der Subösophagealkörper, jetzt nicht mehr dem Darme dicht angelagert, sondern in einiger Entfernung davon. Seine Zellen zeigen bereits Spuren beginnender Auflösung, die allmählich immer weiter fortschreitet. Bei der jungen Raupe habe ich ihn nicht mehr wahrgenommen.

Was den Enddarm anbetrifft, so ist seine Wand ringsum von einem an keiner Stelle durchbrochenen Mesodermmantel bekleidet, der aber weniger dick ist, als die dorsale Mesodermlage am Vorderdarm. Ungefähr in der Mitte ist das Lumen des Enddarmes verengt; die von hier aus nach innen gelegene Hälfte zeigt im Querschnitt die charakteristische sechsstrahlige Figur; in der äußeren Hälfte ist diese dagegen nicht mehr vorhanden, vielmehr stellt sie jetzt eine geräumige Höhlung mit ziemlich glatten Wänden dar. Die hintere Grenzlamelle hat sich nicht nennenswerth verdünnt.

Betrachten wir die Mitteldarmlamellen weiter seitlich, an einer Stelle, wo das Mesoderm bereits vorhanden ist, bei stärkerer Vergröße-

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

rung, so finden wir dieselbe so zusammengesetzt, wie das Fig. 34 im Längsschnitte zeigt. Dem Dotter, der, wie schon oben ausgeführt, nur noch Dotterzellen enthält, zunächst liegt das ektodermale Darmepithel (*de*), dessen Zellen unregelmäßig bald in einer, bald in mehreren Schichten gelagert sind. Außen davon liegt das Mesoderm, aus dem die Muscularis entsteht. Die beiden Theile derselben sind bereits deutlich zu erkennen: innen befindet sich eine einzelne Zellenschicht, deren längliche Kerne an den meisten Stellen in einer Linie liegen und mit der Längsachse radiär gestellt sind. Hieraus geht die Ringmuskulatur (*rm*) hervor. Außerhalb dieser Schicht liegt eine dickere Mesodermlage, deren Zellen unregelmäßig und mehrschichtig angeordnet sind: aus diesen Zellen entsteht später die Längsmuskulatur (*lm*). Von Strecke zu Strecke legen sich von hinten kommende Tracheen beiderseits dem Darme an; Fig. 34 zeigt eine solche bei *tr* kurz vor einer Gabelung schräg durchschnitten. — Die gleiche Sonderung in zwei Schichten zeigt auch die Mesodermbekleidung des Vorderdarmes; am Enddarm ist dieselbe nicht so deutlich ausgeprägt; bei genauerer Betrachtung findet man, dass hier von der ohnehin schon dünnen Mesodermschicht auf die äußere Lage, die spätere Längsmuskulatur, nur der allerkleinste Theil entfällt.

Auch die allgemeine Organisation des Embryos hat inzwischen bedeutende Fortschritte gemacht; die Seitenwände des Körpers haben sich dorsalwärts bereits stark erhöht; das Nervensystem (*n*) hat sich vollkommen von dem übrigen Ektoderm, das nun die Epidermis bildet, losgelöst; in den Ganglien haben sich die Ganglienzellen (*gz*), welche die äußere Rinde und einen dorsoventralen mittleren Pfeiler bilden, gesondert von den den übrigen Raum der Ganglien einnehmenden Nervenfibrillen. Auch die Önocyten haben sich schärfer von der Epidermis abgetrennt und vergrößert, sie erreichen nach innen vordringend das Fettkörpergewebe. An die Mitteldarmlamellen haben sich im fünften Abdominalsegment seitlich zwei rundliche Körper angelegt, welche die Anlage des Genitalsystems darstellen. Diejenige Stelle an jeder Seite des Enddarmes, an der die Vasa Malpighii aufsitzen, hat sich nun nachträglich etwas weiter ausgestülpt, so dass nun allerdings ein gemeinsames Basalstück für alle drei Vasa jeder Seite vorhanden ist; auch scheint es mir, als ob von diesem Basalstück sich ein Gefäß ein wenig unterhalb der Trennung der beiden anderen abzweigte; es wäre also auch hier der von Cholodkowsky (85) bei verschiedenen Formen beobachtete »tronc secondaire«, d. h. ein Stück zwischen der Trennungsstelle des ersten Gefäßes vom Basalstück und

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

der Theilung der beiden anderen, vorhanden, wenn auch nur sehr kurz. Aber ich weise noch einmal darauf hin, dass dieser Bau hier erst in einem späteren Stadium entsteht und nicht den primitiven Zustand darstellt. Desswegen kann ich mich der Ansicht von Cholodkowsky nicht anschließen, dass die Mehrzahl von Vasa Malpighii phylogenetisch immer durch Verzweigung des ursprünglich einzigen Gefäßes auf jeder Seite entstanden sei; vielmehr scheint mir die Annahme eben so gerechtfertigt, dass neben dem ersten und unabhängig davon auch ein zweites und ein drittes jederseits entstanden sein könne. Leider habe ich in Folge von Mangel an Material nicht feststellen können, welchen Bau der Exkretionsapparat an der erwachsenen Raupe von Lasiocampa fasciatella besitzt, und ob hier wirklich ein tronc secondaire vorhanden ist oder nicht.

Die Mundtheile und die Thorakalfüße besitzen eine deutliche Gliederung; die Extremitätenanlagen am ersten, zweiten und siebenten bis neunten Abdominalsegment haben sich vollkommen zurückgebildet, an den übrigen, d. h. am dritten bis sechsten und zehnten Abdominalsegment haben sich die Pedes spurii der Raupe entwickelt. Am zweiten Maxillarsegment münden die inzwischen gebildeten paarigen Spinn- und Speicheldrüsen aus, jene nahe der Mediane, diese weiter seitwärts. Die Spinndrüsen sind dünne Schläuche mit sehr engem Lumen und reichen bis ins vierte Abdominalsegment; die Speicheldrüsen dagegen sind viel weiter, reichen aber nur bis ins erste Thorakalsegment.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird allmählich sämmtlicher Dotter, der noch außerhalb des Embryos zwischen Amnion und Serosa liegt, durch den Rückennabel in die Mitteldarmhöhle übergeführt und hier theils durch die Thätigkeit der Dotterzellen, theils aber, besonders in etwas späteren Stadien, durch die verdauende Einwirkung der Darmwand gelöst. Während dieser Einwanderung des Dotters in den Darm schließt sich dieser an der Ventralseite vollständig und nach Vollendung derselben auch an der Dorsalseite. Gleichzeitig obliterirt der Rückennabel, indem die Ränder der Amnionfalten in der Mitte verlöthen und die äußere Schicht sich von der inneren abtrennt. Die äußere umhüllt dann eben so wie die Serosa und dieser ziemlich nahe anliegend den ganzen Embryo; die innere bildet den provisorischen Verschluss des mittleren Theiles des Rückens, der noch nicht von der Wand des Keimstreifs selbst überwachsen ist. Sehr bald findet aber auch hier der definitive Abschluss des Rückens statt. In dieser Zeit ändert der Embryo auch seine Lage derartig, dass nun die Bauchfläche konkav, die Rückenfläche konvex gekrümmt wird.

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

Während dieser Vorgänge haben sich die seitlichen Theile der Mitteldarmwand allmählich immer mehr von den Körperseiten nach der Mitte hin zurückgezogen, so dass die breite sackförmige Gestalt des Mitteldarmes in eine mehr cylindrische mit kreisrundem Querschnitte übergeht, der sogar eine Zeit lang kleiner ist als der des Vorder- oder Enddarmes. Allmählich umwächst nun auch das Mesoderm lückenlos den ganzen Darmtrakt; am spätesten wird natürlich die dorsale Mediane des Mitteldarmes vom Mesoderm bedeckt, weil dasselbe beim Wachsthum bis an diese Stelle den weitesten Weg zurückzulegen hat. Es scheint nun, als ob dieses Wachsthum nur zum Theil auf wirklicher Vermehrung der Masse des Mesoderms beruhe, zum anderen Theile dagegen auf einer bloßen Ausbreitung des dicken Mesodermstranges, der den ursprünglichen Mitteldarmlamellen aufgelagert war, über die ganze Oberfläche des Darmes. Die Mesodermschichten, Ring- wie Längsmuskulatur, sind nämlich um so dünner, je älter das betreffende Stadium ist. Besonders die Längsmuskulatur nimmt an Mächtigkeit allmählich ganz außerordentlich stark ab. Genau der entgegengesetzte Vorgang tritt bei dem Epithel des Mitteldarmes ein. Dieses besaß früher nur etwa den dritten bis vierten Theil der Mächtigkeit, die die gesammte Muskulatur aufwies; später nimmt das Epithel an Dicke fortwährend zu; die Kerne liegen zunächst überall mehrschichtig. Fig. 35 stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Mitteldarm auf dieser Entwicklungsstufe dar. Wir erkennen die beiden dünnen Muskelschichten; in der äußeren sind die Kerne kleiner und zahlreicher, außerdem stärker gefärbt als in der inneren. Im Epithel liegen zahlreiche Kerne in unregelmäßiger Vertheilung, die Zellgrenzen sind nicht deutlich erkennbar. An der Innenseite sieht man hier und da kleine Vacuolen. Der Dotter enthält noch Dotterkerne und Dotterkugeln.

Das Stomodäum hat in dieser Periode schon so ziemlich sein definitives Aussehen angenommen. Das Epithel hat sich im Gegensatz zu dem des Mitteldarmes sehr stark verdünnt, es stellt jetzt ein einschichtiges Cylinderepithel von geringer Höhe mit runden, nicht sehr eng gelagerten Kernen dar. Die Muscularis hat sich noch stärker verdünnt als beim Mitteldarm; die Ringmuskelschicht erscheint als äußerst dünne Membran, in der nur an ganz vereinzelten Stellen noch Kerne aufzufinden sind; die Längsmuskelschicht ist nicht mehr zusammenhängend, sondern hat sich in einzelne Längsmuskelzüge aufgelöst, die aber so außerordentlich fein und so spärlich vertreten sind, dass es Mühe macht, sie überhaupt aufzufinden. Abgesehen von dieser

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

Strukturveränderung erfährt das Stomodäum auch noch ein weiteres Längenwachsthum, indem sich das Hinterende desselben unter gleichzeitiger Verengerung seines Lumens in das Vorderende des Mitteldarmes einsenkt. So entsteht ein rüsselförmiger Fortsatz, der in den Mitteldarm hineinragt und zunächst noch von der vorderen Grenzlamelle verschlossen wird. Die Muscularis des Enddarmes gewinnt um diese Zeit genau das gleiche Aussehen wie die des Vorderdarmes; das Epithel des Enddarmes dagegen hat sich wohl ein wenig verflacht, sonst aber noch nicht wesentlich verändert.

Was die Entwicklung der übrigen Organe anbetrifft, so fallen besonders zwei Neubildungen auf, nämlich das Herz und die Haarbildungszellen oder Trichoblasten. Das erstere liegt in der dorsalen Mediane und besteht auf jedem Querschnitte aus zwei schmal halbmondförmigen Zellen, die mit ihren spitzen Enden in der Mittellinie zusammenstoßen und an der breitesten Stelle, also lateral den Kern tragen. Vorläufig ist das Lumen des Herzens noch sehr eng, Blutzellen sind noch nicht in demselben vorhanden. — Die Trichoblasten sind aus Epidermiszellen entstanden und liegen in Gruppen, deren jedes Segment vier enthält, zwei an den Seiten und zwei am Rücken rechts und links von der Mediane. Fig. 36 stellt eine seitliche Trichoblastengruppe dar. Die Trichoblasten zeichnen sich durch ihre verhältnismäßig riesige Größe aus; sie erreichen einen längsten Durchmesser von fast 100 μ, die rundlich oder unregelmäßig gestalteten Kerne einen solchen von 30 μ; ihr Chromatingerüst ist äußerst fein. Ganz ähnliche Trichoblasten habe ich auch bei Porthesia chrysorrhoea und P. auriflua gefunden. Oft liegen die Trichoblasten direkt an der Oberfläche, ragen zuweilen sogar ein wenig über dieselbe hervor. In anderen Fällen liegt eine Ansammlung von Zellen der Epidermis über ihnen. Letztere ist an den meisten anderen Stellen einschichtig geworden, ihre Kerne stehen mit der Längsrichtung radial. Nächst den Trichoblasten sind die Önocyten die größten Zellen des Embryos; sie haben sich ebenfalls vergrößert und können jetzt einen Durchmesser von 18 μ erreichen. Sie liegen zwar noch in Gruppen, aber nicht mehr so dicht gedrängt, wie früher.

Nachdem der Mitteldarm ein bestimmtes Minimum von Dicke erreicht hat, erweitert sich sein Lumen wieder beträchtlich; der Durchmesser des Querschnittes wächst bis auf 430 μ, während er in dem in Fig. 35 abgebildeten Stadium nur 180 μ betrug. Die Struktur der Darmwand nach dieser Erweiterung stellt der Querschnitt in Fig. 37 dar. Die Zellen des Darmepithels haben an Höhe noch weiter zuge-

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

nommen, sie messen jetzt ca. 25 μ und liegen, abgesehen von einzelnen Zellen besonderer Art, in einer Schicht. Die rundlichen Kerne liegen ungefähr in der Mitte der Zellen, nach innen von denselben zeigen viele Zellen eine große Vacuole. Hier und da liegen an der Basis der normalen Darmepithelzellen noch andere Zellen von keilförmiger Gestalt, die das Lumen des Darmes nicht erreichen. Es sind dies die sogenannten Kryptenzellen (Fig. 37 *cr*), die im Darm der Raupe die Regeneration des Darmepithels bewirken. Die Ringmuskulatur hat sich noch weiter verdünnt, Kerne sind in derselben nur noch an ganz vereinzelten Stellen wahrnehmbar; die Längsmuskulatur ist jetzt auch hier in eine Anzahl von Längsmuskelzügen zerfallen, die ebenfalls sehr dünn sind, aber viel zahlreicher als am Vorder- und Enddarm.

Der Vorderdarm hat sich nicht mehr merklich verändert; nur sein rüsselförmiger Fortsatz ist noch etwas länger geworden, und die Grenzlamelle hat sich aufgelöst. Zuerst ist das Ende des Vorderdarmfortsatzes noch durch einen Protoplasmapfropfen verschlossen, bald verschwindet aber auch dieser und es tritt ein Theil der Dottermasse, die nun zu einer durchaus homogenen Flüssigkeit geworden ist, und deren Dotterkerne sich aufgelöst haben, in den Vorderdarm über. Im Enddarm hat sich das Epithel nun eben so verdünnt, wie im Vorderdarm; an die Stelle der sechs ins Lumen hineinragenden Leisten sind eben so viele Längsfalten getreten, die septenartig fast bis zur Mittellinie des Darmes vorspringen. Zwischen je zweien dieser großen Falten finden sich noch zwei nur etwa halb so tiefe. Am Hinterende des Enddarmes bleibt die weite Höhlung erhalten. Jetzt ist auch die hintere Grenzlamelle verschwunden. Die Innenwände von Vorder- und Enddarm sind bereits dünn chitinisirt, eben so wie die gesammte Epidermis. Das Chitin erscheint auf Schnitten als eine Schicht von äußerst feinen radiär gestellten Stäbchen von gelber Färbung und starkem Lichtbrechungsvermögen. Die Trichoblasten haben lange Chitinborsten erzeugt, die an der Basis von einem Chitinwall scheidenartig umgeben sind, haben aber selber dabei an Größe bedeutend abgenommen. Das Herz hat sich mittlerweile erweitert und enthält jetzt zahlreiche Blutzellen. Die Körpermaße eines solchen Embryos, der ziemlich fertig ist zum Auskriechen, sind 2,8 mm Länge, 0,9 mm Breite und 0,6 mm dorsoventrale Dicke.

Bei der eben ausgeschlüpften Raupe, die noch kein Futter zu sich genommen hat, hat sich das Mitteldarmepithel abermals etwas erhöht, seine Höhe beträgt jetzt ca. 50 μ. Die Kerne liegen, wie vorher, in halber Höhe, nach innen von denselben enthält jede Zelle jetzt

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

eine Anzahl großer Vacuolen; einzelne kleinere liegen auch in der äußeren Hälfte der Zelle. Die Kerne haben sich etwas vergrößert. Die Kryptenzellen haben die frühere Lage beibehalten und ihre Kerne sind nicht gewachsen. Der Mitteldarm stellt zu dieser Zeit noch ein ziemlich glattes Rohr dar.

Im Verlaufe der larvalen Entwicklungsperiode wächst der Mitteldarm natürlich in demselben Verhältnis wie der gesammte Körper. Die Darmepithelzellen sind verschieden hoch; die Kerne liegen stets in der Nähe der Basis; der mehr oder weniger hohe weiter innen gelegene Theil der Zellen enthält zahlreiche große Vacuolen, deren einzelne aber auch zwischen den Kernen und noch weiter nach außen liegen; an der Basis der Epithelzellen finden sich hier und da Kryptenzellen, deren Kerne kleiner sind als die der eigentlichen Epithelzellen. Umhüllt wird der gesammte Mitteldarm von einer geschlossenen, zwar dünnen, aber doch überall deutlich erkennbaren Ringmuskelschicht, der außen die einzelnen Längsmuskelstränge anliegen. Dieselben haben an Dicke wieder etwas zugenommen, ihr Querschnitt stellt eine Ellipse dar, deren Längsachse tangential zur Darmwand gerichtet ist. An einzelnen Stellen liegen in ihrem Centrum feine Hohlräume. Hier und da sieht man auf Schnitten äußerst feine hautartige Stränge zwischen je zwei Längsmuskeln. Die Gesammtheit dieser Stränge stellt wahrscheinlich ein bindegewebiges Netz dar, welches den Darm umgiebt. Ein solches ist für verschiedene Formen beobachtet worden. Sicherlich bilden aber diese Stränge keine geschlossene Membrana propria um den Darm, wie eine solche in einzelnen Fällen, z. B. von Rengel bei Hydrophilus gefunden worden ist. Einzelne derartige Stränge sind mir auch auf Querschnitten durch den Mitteldarm einer Raupe von Gastropacha Neustria aufgefallen. Bei dieser Art behält der Mitteldarm auch bei der erwachsenen Raupe die einfache Cylinderform bei; bei Lasiocampa dagegen legt sich die Darmwand im Laufe des Wachsthums der Raupe in zahlreiche unregelmäßige Längs- und Querfalten, die dazu dienen, die verdauende Oberfläche zu vergrößern.

Zusammenfassung.

Fassen wir nun die Resultate der Beobachtungen noch einmal kurz zusammen, so erhalten wir folgende Sätze:

1) Die Dotterzellen sondern sich bereits vor der Blastodermbildung von den übrigen Zellen ab; dieselben bleiben sämmtlich im Inneren des Dotters liegen und erhalten keinen Zuwachs durch Zellen, die aus dem Blastoderm in den Dotter zurückwandern.

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

2) Aus dem einschichtigen Keimstreif und später aus dem Mesoderm wandern einzelne Zellen, die Paracyten, in den Dotter aus, werden aber nicht zu Dotterzellen, sondern gehen sofort zu Grunde. Die Paracyten lassen sich keinem bestimmten Keimblatte zurechnen.

3) Die Bildung des Mesoderms ist bei Lepidopteren nicht an ein bestimmtes Schema gebunden, sondern erfolgt bald durch Einsenkung eines Rohres, bald durch Zellwucherung vom Boden einer Rinne aus, bald durch seitliche Überschiebung; es kommen sogar in den verschiedenen Körperregionen desselben Embryos verschiedene Formen der Mesodermbildung vor.

4) Die Blutzellen bilden sich bei Lasiocampa noch während der Mesodermbildung durch Auswanderung von Zellen aus einer vorderen medianen Mesodermanhäufung in den Dotter. Ob eine nachträgliche Vermehrung der Blutzellen durch umgewandelte Zellen aus dem Fettkörpergewebe stattfindet, konnte ich nicht feststellen.

5) Vorder- und Enddarm entstehen als Ektodermeinstülpungen, das Mitteldarmepithel aus seitlichen Zelllamellen, die von den blinden Enden des Vorder- und Enddarmes aus auf einander zuwachsen, bis sie sich jederseits in der Mitte treffen, und sich dann in Folge starken Breitenwachsthums erst ventral, dann dorsal in der Mediane vereinigen. Der Mitteldarm ist also, abgesehen von der mesodermalen Muscularis, wie Vorder- und Enddarm rein ektodermaler Natur.

Einige Bemerkungen über die Keimblätter der Insekten.

Durch die Untersuchungen mehrerer älterer Embryologen, unter denen besonders Kowalewsky zu nennen ist, hat sich ergeben, dass bei zahlreichen Thierformen aus den verschiedensten Metazoenstämmen sich zwei Zellschichten, die beiden primären Keimblätter, nämlich Ektoderm und Entoderm, sehr frühzeitig von einander trennen, und zwar in der Regel dadurch, dass sich an der Hohlkugel oder Blastula, die der Embryo in einem gewissen Stadium darstellt, ein Theil der Zellwand ins Innere einstülpt und so zum Entoderm wird. Das so entstandene Stadium wurde als Gastrula bezeichnet, und man glaubte, dass alle Metazoen dies Stadium durchlaufen müssten, und dass aus dem gleichen Keimblatt auch stets die gleichen Organe hervorgingen, dass also die primären Keimblätter bei allen Metazoen homolog seien. Diese Theorie von der Homologie der Keimblätter ist später auch auf das dritte Keimblatt, welches sich zwischen die beiden primären nachträglich einschiebt, übertragen worden; auch dieses, das Mesoderm, sollte im ganzen Thierreiche homolog sein. Diese Erweiterung

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

der Theorie hat aber von vorn herein heftigen Widerspruch erfahren, die Theorie von der Homologie der beiden primären Keimblätter wurde dagegen ganz allgemein angenommen. Von ihr ausgehend stellte Haeckel (77) den unter dem Namen der Gasträatheorie bekannt gewordenen Satz auf, dass alle Metazoen auf eine der Gastrula entsprechende gemeinsame Urform zurückzuführen seien, die er als Gasträa bezeichnete. Diese Theorie war eine Konsequenz aus dem biogenetischen Grundgesetz, nach dem die Ontogenie eine verkürzte Wiederholung der Phylogenie ist.

Auch die Gasträatheorie gewann allgemeine Verbreitung und würde auch sicherlich für die Kenntnis der Descendenz der Metazoen von der größten Bedeutung sein, wenn ihre beiden Voraussetzungen wirklich zutreffend wären, wenn nämlich thatsächlich immer ein Gastrulastadium durchlaufen würde, und wenn außerdem die primären Keimblätter immer homolog wären, d. h. immer die gleichen Organe aus sich entstehen ließen. Beide Annahmen haben sich aber namentlich dadurch, dass die Entwicklung der Insekten besser bekannt wurde, als unzutreffend erwiesen.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, waren mehrere ältere Autoren der Ansicht, dass sich der Mitteldarm der Insekten aus Dotterzellen zusammensetzte. Diese wurden demgemäß in Übereinstimmung mit der Keimblättertheorie als das Entoderm aufgefasst und man glaubte, dass sich dasselbe durch einen mehr oder weniger stark modificirten Gastrulationsprocess vom Ektoderm trenne. Bald darauf wurde aber die Beobachtung gemacht, dass sich bei einzelnen Insekten das innere Blatt durch Invagination eines medianen Rohres bildet, und dieser Process wurde nun von Haeckel (77) als die eigentliche Gastrulation aufgefasst, eine Anschauung, die sich zu bestätigen schien, als andere Autoren, wie Grassi (84), Kowalewsky (71), Heider (89) u. A. konstatirten, dass sich das Mitteldarmepithel nicht aus den Dotterzellen bildet, sondern, wie sie annahmen, aus je einer vorderen und einer hinteren Entodermanlage, die dem blinden Ende des Vorder- bezw. des Enddarmes aufgelagert sei. Bedenklich war nur, dass das Mesoderm hier bei Weitem die größte Menge des eingestülpten Zellmaterials darstellt, und dass sich überhaupt nur an den beiden Enden der Gastrulationsrinne etwas Entoderm bilden sollte. Kowalewsky suchte diese Erscheinung so zu erklären, dass bei der großen Länge des Gastrulamundes der Entodermstreifen in der Mitte zerrissen sei, und dass desshalb hier die ursprünglich lateralen Theile der Invaginationsrinne, die, ähnlich wie bei Sagitta, das Mesoderm lieferten, sich in

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

der Mediane vereinigt hätten. Nun war es die Frage, wie man die Dotterzellen unterbringen sollte. Als Entoderm konnte man dieselben nicht mehr auffassen, da sie sich nicht an der Darmbildung betheiligten; einem anderen Keimblatte waren sie erst recht nicht zuzurechnen, es blieb also nichts Anderes übrig, als sie als Zellen sui generis anzusehen, die unabhängig von den Keimblättern seien. Ganz außer Acht gelassen wurde der Umstand, dass sich das untere Blatt gar nicht immer, sondern, wie sich später herausgestellt hat, nur in ziemlich seltenen Fällen als eine wirkliche rohrförmige Einstülpung anlegt, und dass sogar nicht eine Spur von einer Rinne vorhanden zu sein braucht, wie das schon Korotneff (85) für Gryllotalpa konstatirt hat. Eine eben solche Mesodermbildung durch bloße Ablösung der unteren Zellschicht haben später Heymons bei Phyllodromia und wieder bei Gryllotalpa und Lécaillon (98) bei Agelastica alni in der Körpermitte beobachtet.

Schon früher erhob sich nun von verschiedenen Seiten Widerspruch gegen die erwähnte Auffassung der Entstehung des Mitteldarmes aus den beiden Entodermmassen am Vorder- und Enddarm; vielmehr entstehe der Mitteldarm thatsächlich durch Wucherung von den ektodermalen Epithelien von Vorder- und Enddarm. Heymons (95) hat den ektodermalen Ursprung des Mitteldarmepithels zuerst genau bewiesen, und zwar für Blattiden, Grylliden und Dermapteren, später (97b) auch für Phasmiden. Zu dem gleichen Ergebnisse ist Lécaillon (98) bei Chrysomeliden und Rabito (98) bei Mantis gelangt, und meine Untersuchungen haben für Lasiocampa mit Sicherheit dasselbe Resultat ergeben; auch glaube ich aus dem Aussehen einiger Schnittserien von anderen Lepidopteren den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Verhältnisse bei allen Lepidopteren eben so liegen. Es ist wenigstens anzunehmen, dass durch weitere Untersuchungen, besonders auch an Mikrolepidopteren, diese Annahme noch bestätigt wird.

Man könnte nun sagen, man bezeichne jetzt die vom Vorder- und Enddarm auswachsenden Lamellen einfach als Entoderm, weil dieselben eben das Mitteldarmepithel bilden. Eine solche Bezeichnung würde allerdings dem von Braem (95) formulirten Begriffe des Keimblattes entsprechen, sofern man letzteres eben in rein physiologischem Sinne aufgefasst wissen will.

Es bedarf wohl kaum der Erwähnung, dass dieses »Entoderm« dann aber jedenfalls bei den Insekten nicht durch eine Gastrulationserscheinung irgend welcher Art und ähnlich dem der anderen Thiere entsteht, denn die Lamellenbildung ist der Gastrulation so unähnlich

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

wie möglich. Deutet man dagegen die Keimblätter der Insekten im herkömmlichen Sinne, so ist das Mitteldarmepithel thatsächlich rein ektodermaler Natur, der ganze Embryo wird also aus dem Ektoderm und dem von ihm abstammenden Mesoderm gebildet; das Entoderm nimmt an seinem Aufbau keinen Antheil.

Vorhanden ist dasselbe aber trotzdem. Es ist das Verdienst von Heymons, zuerst mit Sicherheit festgestellt zu haben, dass die Dotterzellen das wahre Entoderm darstellen. In diesem Punkte stimmt also die moderne Anschauung mit der jener älteren Autoren überein, die das Entoderm ebenfalls in den Dotterzellen erblickten, allerdings nur desshalb, weil diese ihrer Meinung nach das Mitteldarmepithel zu bilden hätten. Schon in seiner Arbeit über die Embryonalentwicklung der Orthopteren und Dermapteren (95) hatte Heymons die Meinung ausgesprochen, dass die Dotterzellen das Entoderm der Insekten darstellten. Bestätigt wurde diese Meinung durch die späteren Untersuchungen desselben Forschers an Campodea (97 c) und Lepisma (97 a). An diesen Objekten ergab sich nämlich das interessante Verhalten, dass sich hier das Mitteldarmepithel wirklich aus den Dotterzellen bildet. Bei Campodea werden alle Dotterzellen zu Darmepithelzellen, bei Lepisma geht ein Theil zu Grunde; ähnlich verhalten sich die Odonaten, die Heymons (96) ebenfalls untersucht hat. Auch nach Lécaillon (98) hat man die Dotterzellen als Entoderm aufzufassen. Die Odonaten und Lepisma bilden den Übergang von Campodea zu den bisher untersuchten höheren Insekten, bei denen das Entoderm während der Embryonalzeit vollständig zu Grunde geht. Aber die Reduktion desselben geht noch weiter. Nach Will (88) ist bei den Aphiden die Zahl der Dotterzellen gering, so dass das Entoderm hier auf einige wenige Zellen beschränkt ist. Der extremste Fall endlich liegt bei parasitischen Hymenopteren vor. Hier ist nach den Untersuchungen von Koulaguine (92) in gewissen Fällen gar kein Dotter und dem entsprechend keine Dotterzellen, mithin kein Entoderm mehr vorhanden.

Es giebt hiernach Thiere, bei denen das innere Keimblatt resp. die aus ihm in der Regel hervorgehenden Gewebe während der gesammten postembryonalen Lebensdauer fehlen, oder bei denen sogar das Entoderm niemals, nicht einmal mehr in der Embryonalzeit vorhanden ist. In derartigen Fällen pflegt also bei den Insekten das primäre äußere Keimblatt die Funktionen zu übernehmen, die für gewöhnlich dem hier fehlenden inneren Blatte eigen sind. Hiermit zeigt sich, dass ein bestimmter physiologischer Charakter den Keimblättern

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

jedenfalls nicht innewohnt, dass vielmehr die Leistungen des Entoderms sehr wohl von indifferenten, d. h. noch nicht in bestimmter Richtung specialisirten Ektodermzellen übernommen werden können. Ließ sich ein solches Verhalten bisher für die Insekten mit Sicherheit nachweisen, so ist wohl auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung Ähnliches vielleicht auch bei anderen Metazoen bereits eingetreten sein kann.

Wenn die Keimblätter an bestimmten physiologischen Merkmalen nicht zu unterscheiden sind, so ist, wie besonders schon von Braem (95) hervorgehoben wurde, es fast noch schwerer, durchgreifende morphologische Charaktere auf Grund ihrer Lage oder Bildungsweise für dieselben aufzufinden. Schon bei den Insekten kann die Bildung des Entoderms (der Dotterzellen) in der verschiedenartigsten Weise verlaufen, jedenfalls in der Regel sogar in einer Weise, die sich mit dem üblichen Schema einer Gastrulation nicht gut in Einklang bringen lässt. Auch bei anderen Thieren pflegt bekanntlich die Bildung und Differenzirung der ersten Embryonalschichten auf dem verschiedenartigsten Wege zu erfolgen, so dass es wohl kaum möglich ist diese Vorgänge stets auf ein gemeinsames Grundschema zurückzuführen.

Aus diesen Gründen kann ich auch die Annahme noch nicht für erwiesen halten, dass eine vollkommene Homologie der Keimblätter im ganzen Thierreiche existirt, und es scheint mir die Bedeutung, welche gerade die Keimblätter für die Phylogenie der Metazoen besitzen sollen, vielfach überschätzt worden zu sein.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Regierungsrath Prof. Dr. F. E. Schulze für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes im zoologischen Institute der Universität Berlin, sowie Herrn Dr. Heymons für die Anregung und freundliche Förderung durch Rath und That meinen ergebensten und herzlichsten Dank auszusprechen.

Berlin, im Mai 1899.

Litteraturverzeichnis.

Ayers (84), On the development of Oecanthus niveus and its parasite Teleas. Mem. Boston Soc. nat. Hist. Vol. III. No. 7. 1884.

Balfour (80), Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Bobretzky (78), Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

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

Braem (95), Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.

Cholodkowsky (85), Sur la morphologie de l'appareil urinaire des lépidoptères. Archives de Biologie. Tome VI. 1885.

Cholodkowsky (91), Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7.) Tome XXXVIII. No. 5. 1891.

Dohrn (66), Zur Embryologie der Arthropoden. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 54. Berlin 1866.

Dohrn (76), Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI, 1. Heft. 1876.

Ganin (74), Über das Darmdrüsenblatt der Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte. Bd. I. 1884. (Russisch.)

Giardina (98), Primi stadi embrionali della Mantis religiosa. Monit. Zool. Ital Anno 8. No. 12. 1898.

Graber (88), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung bei Insekten. Denkschr. Akad. d. Wiss. Bd. LV. Wien 1888.

Graber (89), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Bd. LVI. Wien 1889.

Graber (90), Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Ebenda. Bd. LVII. Wien 1890.

Graber (91), Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Ebenda. Bd. LVIII. Wien 1891.

Grassi (84), Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. (3.) Vol. XVIII. 1884.

Haeckel (77), Studien zur Gasträatheorie. Jena 1877.

Hatschek (77), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

Heider (89), Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.

Herold (15), Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch u. physiologisch bearbeitet. Kassel und Marburg 1815.

O. u. R. Hertwig (81), Die Cölomtheorie. Jena 1881.

Heymons (95), Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

Heymons (96), Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. d. Wiss. Berlin. Anhang. 1896.

Heymons (97 a), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Bd. LXII, 4. Heft. 1897.

Heymons (97 b), Über die Organisation und Entwicklung von Bacillus Rossii Fabr. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin. 1897.

Heymons (97 c), Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1897.

Heymons (98), Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1898.

Korotneff (85), Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1888.

Korschelt-Heider (92), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1892.

Koulaguine (92), Notice pour servir à l'histoire du développement des hyménoptères parasites. Congrès international de Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.

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

Kulagin (98), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.

Kowalewsky (71), Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. (7.) Bd. XVI. Nr. 12. 1871.

Lécaillon (98), Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

Mayer (76), Über die Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.

Nusbaum (88), Die Entwicklung der Keimblätter bei Meloë proscarabaeus Marsham. Biol. Centralbl. Bd. VIII. Nr. 15. 1888.

Patten (84), The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

Rabito (98), Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

Ritter (90), Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Diese Zeitschr. Bd. L, 3. Heft. 1890.

Schäffer (89), Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1889.

Selvatico (81), Sullo sviluppo embrionale dei Bombicini. Boll. Bachicoltura. Anno 8. 1881.

Tichomiroff (79), Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. 1879. Nr. 20.

Tichomiroff (82), Zur Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. 1882. (Russisch.)

Tichomirowa (90), Zur Embryologie von Chrysopa. VIII. russ. Naturf.-Vers. St. Petersburg. 1890. Ref. im Biol. Centralbl. Bd. X. Nr. 13, 14. 1890.

Tichomirowa (92), Sur l'histoire du développement de Chrysopa perla. Congr. intern. d. Zool. 2. Session à Moscou. Part. I. 1892.

Verson (97), La evoluzione del tubo intestinale nel filugello. Padova 1897.

Voeltzkow (89 a), Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

Voeltzkow (89 b), Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

Wheeler (89), The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morphology. Vol. III. No. 2. 1889.

Will (88), Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.

Witlaczil (84), Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL, 4. Heft. 1884.

Woodworth (89), Studies on the embryological development of Euvanessa Antiopa. In: The Butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to New-England. Cambridge 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

a, Amnion;
ah, Amnionhöhle;
am, Serosakerne in amitotischer Theilung;
azf, Amnionzellen mit Fortsätzen;

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

bl, Blutzellen;
bl$_1$, Blutzellen mit zwei Kernen;
cr, Cryptenzellen;
de, Darmepithel;
dz, Dotterzellen;
ec, Ektoderm;
ez, Ektodermzapfen;
fk, Fettkörper;
hgl, hintere Grenzlamelle;
hml, hintere Mitteldarmlamelle;
g, Gehirn;
ga, Ganglien;
gz, Ganglienzellen;
lm, Längsmuskulatur;
m, Mesoderm;
mand, Mandibel;
max$_1$, erste Maxille;
mu, Muskeln;
n, Nerven;
oe, Önocyten;
p$_1$, Paracyten vor dem Kernzerfall;
p$_2$, Paracyten nach dem Kernzerfall;
pr, Proctodäum;
pri, Primitivrinne des Nervensystems;
psp, Pedes spurii;
r, Rinne, die bei der Mesodermbildung auftritt;
rm, Ringmuskulatur;
rna, Rückennabel;
s, Serosa;
sn, Schlundnervensystem;
st, Stomodäum;
su, Subösophagealkörper;
sy, Dottersyncytien;
tr, Tracheen;
v, Vacuolen;
vg, mediane Verdickung der vorderen Grenzlamelle;
vgl, vordere Grenzlamelle;
vM, Vasa Malpighii;
vml, vordere Mitteldarmlamelle;
zf, Zellfortsätze am Rand der vorderen Grenzlamelle.

Tafel XXXI—XXXIV.

Der Dotter ist durch gelbe Farbe, das Ektoderm durch hellere, das Mesoderm durch dunklere graue Farbe angedeutet. Besonders differenzirte Gewebe sind je nach ihrem Aussehen im mikroskopischen Bilde heller oder dunkler angegeben.

Die Figg. 1—8 beziehen sich auf Ocneria dispar.

Fig. 1. Querschnitt durch ein ganz junges Ei vor der Blastodermbildung. Die späteren Blastodermzellen sind bereits von den späteren Dotterzellen gesondert. Vergr. 70.

Fig. 2. Die in Fig. 1 mit *z* bezeichnete innere Zelle stark vergrößert. Die Chromatinsubstanz des Kernes ist zerfallen. Vergr. 1120.

Fig. 3. Querschnitt durch einen ganz jungen einschichtigen Keimstreifen, dessen Amnion der Serosa noch dicht anliegt. Vergr. 190.

Fig. 4. Das in Fig. 3 mit *sy* bezeichnete Dottersyncytium stark vergrößert. Der Plasmakörper enthält fünf Kerne. Vergr. 725.

Fig. 5. Querschnitt durch einen etwas älteren, aber auch noch einschichtigen Keimstreifen. Vergr. 190.

Fig. 6. Querschnitt durch das Vorderende eines Keimstreifs während der Mesodermbildung. Das Mesodermrohr zeigt ein deutliches Lumen. Verg. 190.

Fig. 7. Querschnitt durch denselben Keimstreifen etwas weiter hinten. Das Lumen der Mesodermeinstülpung ist verschwunden. Vergr. 190.

Fig. 8. Querschnitt durch denselben Keimstreifen noch weiter hinten. Das Mesoderm liegt dem Ektoderm hier bereits flach an. Vergr. 190.

Die übrigen Figg. 9—37 beziehen sich auf Lasiocampa fasciatella, var. excellens.

Fig. 9. Querschnitt durch einen ganz jungen Keimstreifen, der noch kein Mesoderm besitzt. In der Mitte zeigt er eine seichte Einsenkung *r*. Vergr. 45.

Fig. 10. Einzelne Dotterzelle. Vergr. 1120.

Fig. 11. Querschnitt durch einen etwas älteren Keimstreifen. Die mediane Rinne hat sich vertieft. Vergr. 45.

Fig. 12. Querschnitt durch einen noch etwas weiter entwickelten Keimstreifen. Die mediane Rinne ist noch tiefer geworden. Vergr. 45.

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

Fig. 13. Theil des in Fig. 11 dargestellten Schnittes stärker vergrößert. Eine Paracyte mit noch intaktem Kerne (p_1) ist in der Auswanderung begriffen, eine andere (p_2) liegt frei im Dotter, ihr Kern ist zerfallen. Vergr. 435.

Fig. 14. Tangentialschnitt durch die Serosa mit mehreren Kernen in amitotischer Theilung (*am*). Vergr. 190.

Fig. 15. Querschnitt durch das vordere, dorsal schon geschlossene Ende eines Keimstreifs während der Bildung des Mesoderms und der Blutzellen. Vergr. 190.

Fig. 16. Querschnitt ein wenig weiter hinten; er zeigt die gleichen Erscheinungen wie der vorige, nur schwächer, und ist dorsal offen. Vergr. 190.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Keimstreifs im gleichen Stadium, zeigt die Bildung der Blutzellen sehr deutlich. Vergr. 295.

Fig. 18. Einzelne Blutzelle. Vergr. 1120.

Fig. 19. Querschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs im gleichen Alter. Die Mesodermbildung erfolgt hier durch Überschiebung. Vergr. 190.

Fig. 20. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Keimstreifs. Nur eine Mesodermzelle berührt noch die Oberfläche. Vergr. 190.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs von etwa gleichem Alter. Das Mesoderm berührt die Oberfläche in einer ziemlich langen Strecke. Vergr. 190.

Figg. 22—26 stellen Sagittalschnitte durch die Anlage des Stomodäums dar. Vergr. 190.

Fig. 22. Erste Anlage des Stomodäums (*st*).

Fig. 23. Dieselbe vertieft mit seitlichen Zellfortsätzen (*zf*).

Fig. 24. Dieselbe weiter verlängert. An der Kuppe treten einzelne Zellen (*vml*) hervor.

Fig. 25. Seitlicher Schnitt mit deutlicher Mitteldarmlamelle (*vml*).

Fig. 26. Medianschnitt aus derselben Serie mit ventraler Verdickung (*vg*) der Grenzlamelle (*vgl*).

Fig. 27. Querschnitt durch das Vorderende in etwas höherem Alter. An den Seiten des Stomodäums wachsen die Mitteldarmlamellen (*vml*) aus. Vergr. 190.

Fig. 28. Querschnitt aus derselben Serie etwas weiter hinten. Die Mitteldarmlamellen sind quer getroffen. Vergr. 190.

Fig. 29. Medianschnitt durch das Hinterende eines Keimstreifs mit der Anlage des Proctodäums (*pr*). Vergr. 190.

Fig. 30. Etwas weiter seitlich gelegener Sagittalschnitt aus derselben Serie. Getroffen ist die Wand des Proctodäums mit der hinteren Mitteldarmlamelle (*hml*) und den Anlagen der beiden ersten Vasa Malpighii (*vM*). Vergr. 190.

Fig. 31. Querschnitt durch das Hinterende eines etwas älteren Keimstreifs. Das Lumen des Enddarmes zeigt einen sechseckigen Querschnitt; seitlich liegen jederseits drei Vasa Malpighii (*vM*); das übrige Körpergewebe hat sich mannigfaltig differenzirt. Vergr. 190.

Fig. 32. Querschnitt aus derselben Serie etwas weiter vorn; links ist noch ein Theil der Kuppe des Proctodäums, rechts nur die hintere Mitteldarmlamelle (*hml*) mit ihrer Mesodermbekleidung sichtbar. Vergr. 190.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch einen älteren Keimstreifen. Die Mitteldarmlamellen haben sich besonders ventral stark verlängert, der Dotterraum ist scharf gegen die Leibeshöhle abgegrenzt und hängt nur durch den Rückennabel (*rna*) noch mit dem äußeren Dotter zusammen. Vergr. 70.

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

Fig. 34. Lateraler Längsschnitt durch die Mitteldarmwand im gleichen Stadium. Die Mesodermbekleidung des Darmepithels (*de*) ist in Ring- (*rm*) und Längsmuskulatur (*lm*) zerfallen. *tr* Tracheenast. Vergr. 190.

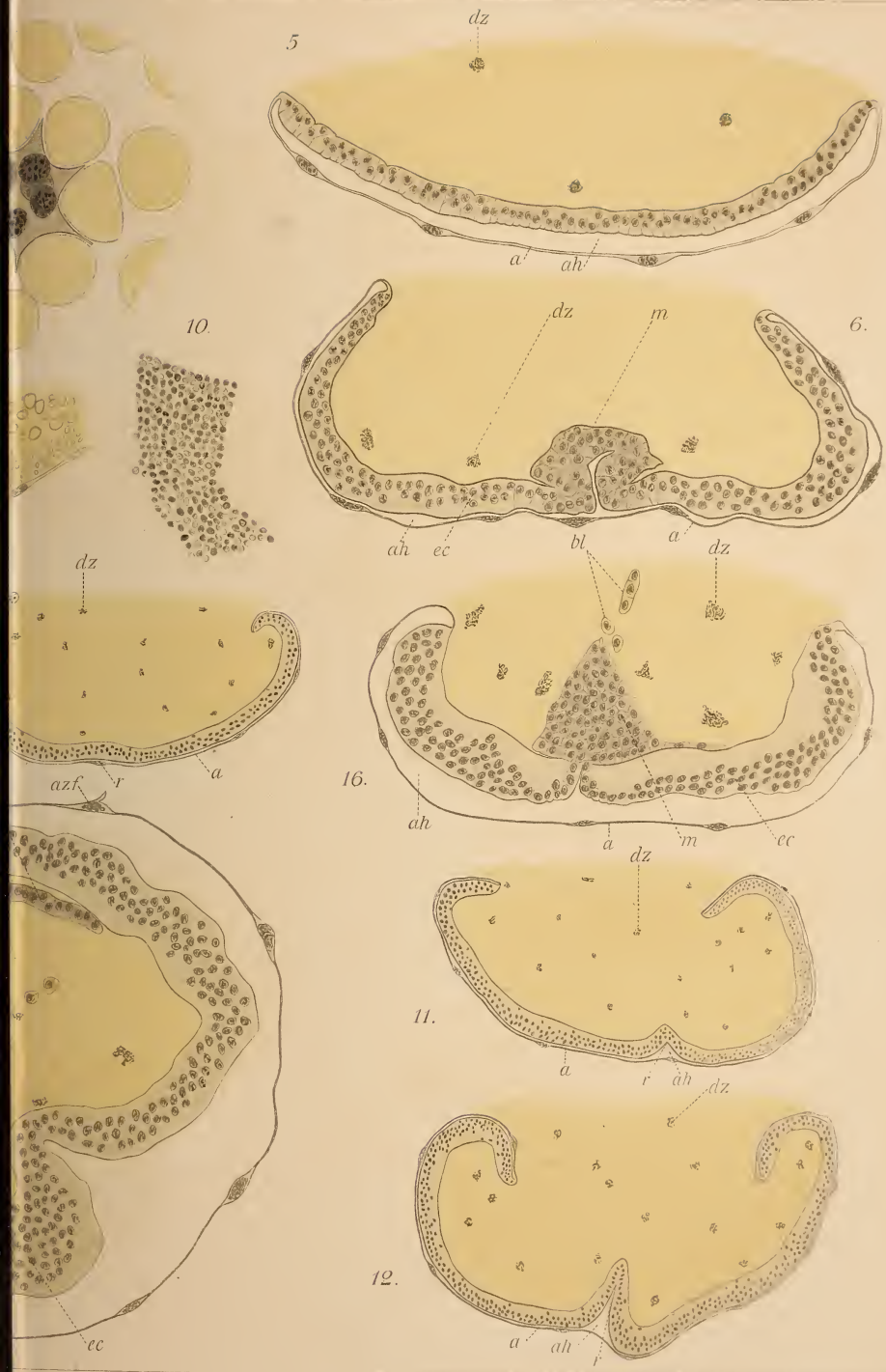
Fig. 35. Querschnitt durch die geschlossene Mitteldarmwand; das Darmepithel hat sich erhöht, die Muskelschichten sind dünn geworden. Vergr. 435.

Fig. 36. Gruppe von Trichoblasten. Vergr. 190.

Fig. 37. Querschnitt durch die Mitteldarmwand eines zum Auskriechen fertigen Embryos. Die Darmepithelzellen (*de*) liegen einschichtig, abgesehen von den an ihrer Basis liegenden Kryptenzellen (*cr*). Die Ringmuskulatur hat sich weiter verdünnt, die Längsmuskulatur ist in einzelne Stränge zerfallen. Vergr. 435.

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

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

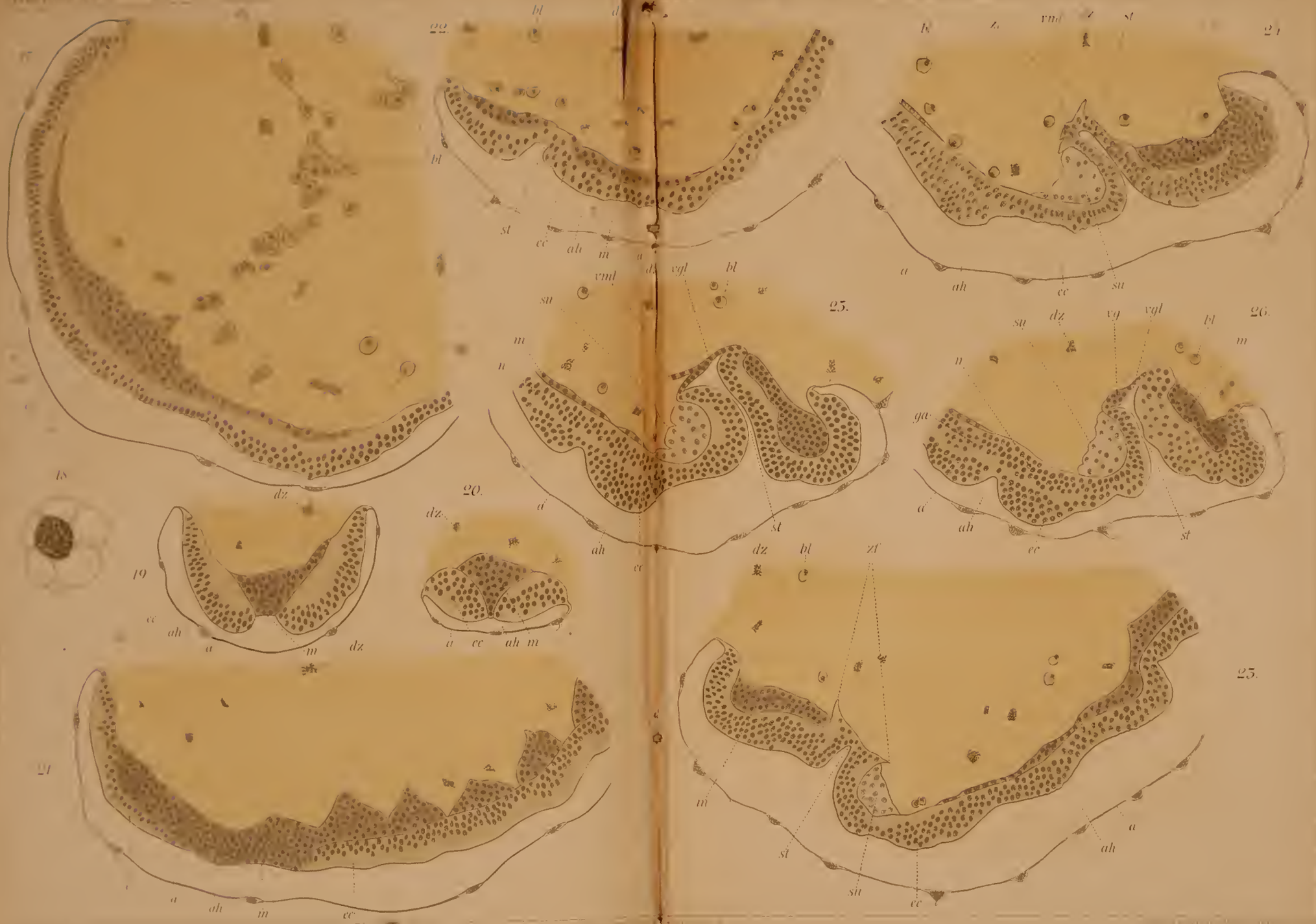


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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

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

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

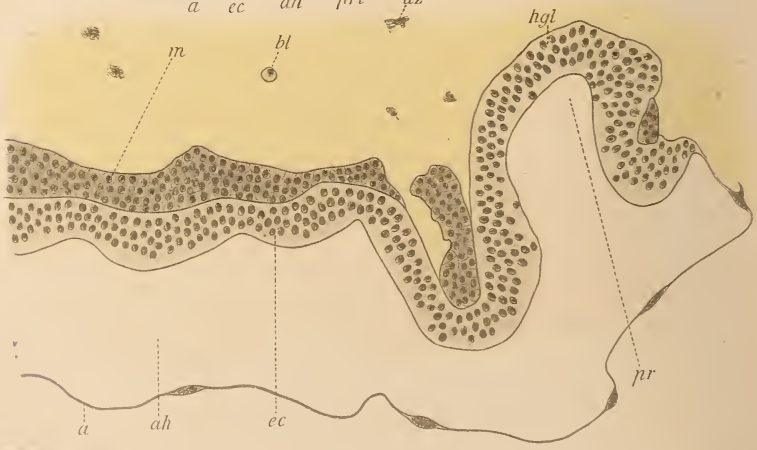


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

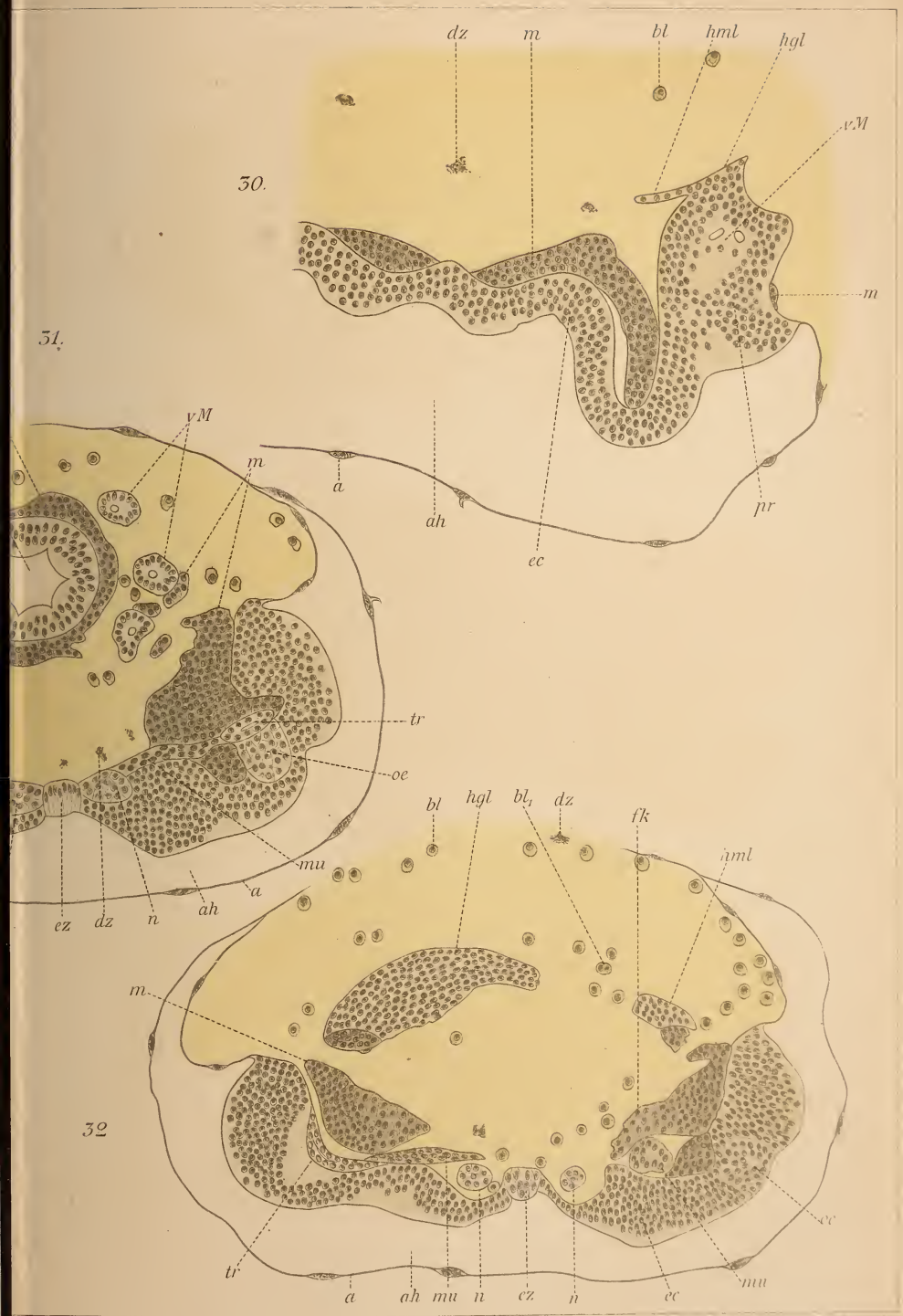
27.

28.

29.



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



Leipzig

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

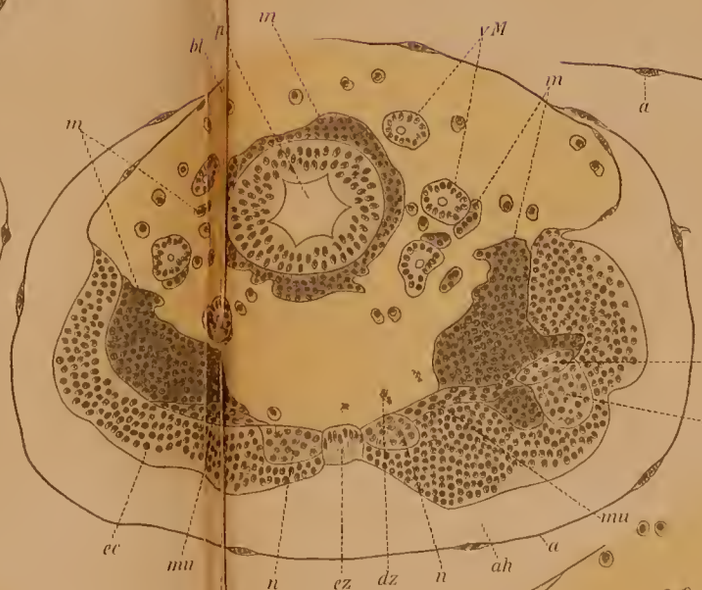
27.

28.

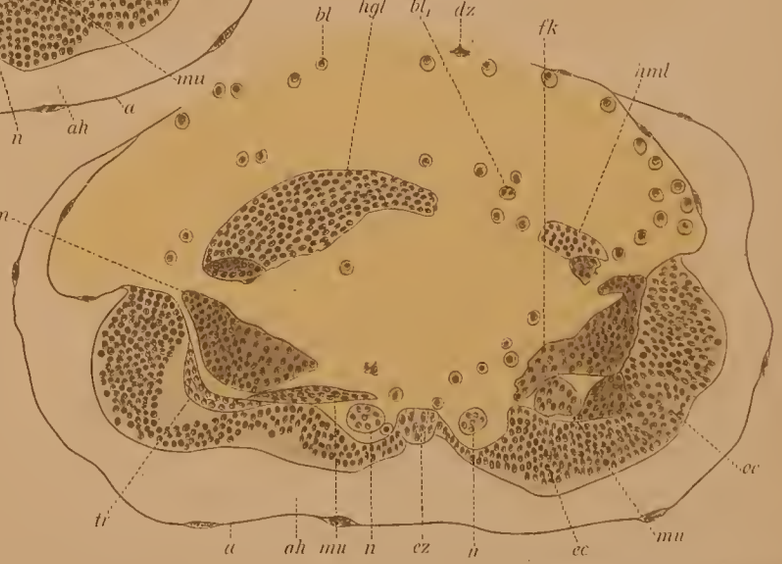
29.

30.

31.

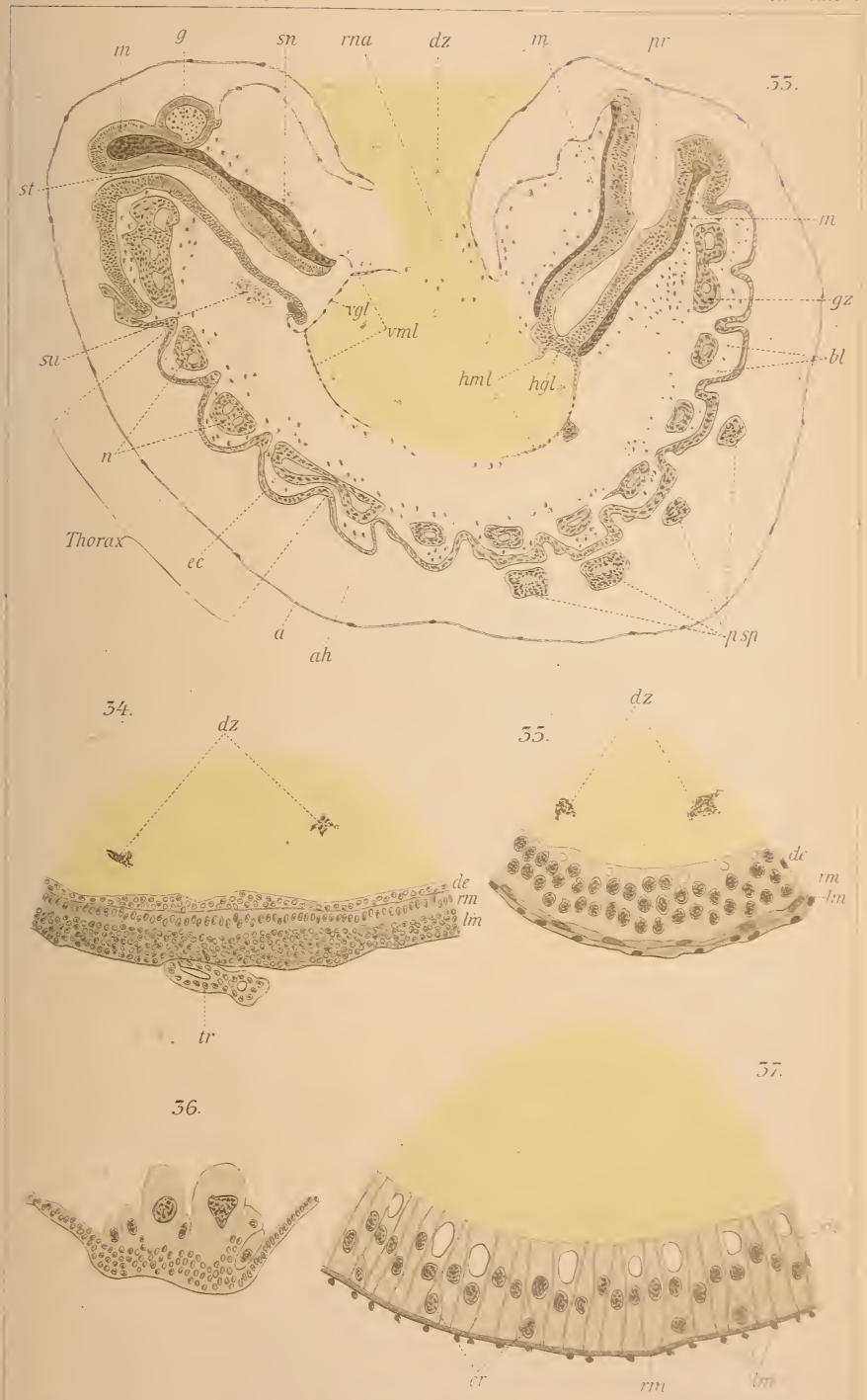


32.



Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 66

Autor(en)/Author(s): Schwartze Erich

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. 450-496