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

meist die schon erwähnte paarige Anordnung zeigen und zuweilen durch eine schmale helle Linie verbunden sind. Sie finden sich in der hinteren Flügelhälfte, hauptsächlich in der 2. Unterrandzelle, der Discoidalzelle und den Hinterrandzellen. Form und Ausdehnung der Binden und Flecke sind etwas variabel. Stigma schwarzbraun, scharf. An den Queradern sowie an der Gabelung der 3. Längsader und an der Spitze der Discoidalzelle tritt eine fleckenartige, schwarzbraune Färbung auf. Schüppchen graubraun mit weißlichem Rand, Schwinger braun.

Beine braun mit hellen Schienenringen und teilweise hellen Tarsen. Hüftglieder, Schenkelringe und Schenkel einfarbig dunkelbraun; Schienen dunkelbraun mit je zwei hellen Ringen; Vordertarsen braun, 1. Glied mit schmaler heller Basis; an den Mittel- und Hinterbeinen ist der Metatarsus hell mit brauner Spitze, die übrigen Tarsenglieder braun mit breiter heller Basis, nur das letzte Glied fast einfarbig braun.

Körperlänge 10 mm.

Flügellänge 9 mm.

Moherro (Ost-Afrika) und Sansibar. ♂ unbekannt.

Berlin, Anfang April 1906.

4. Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica L.

Von Prof. Dr. Józef Nusbaum und Benedykt Fuliński, Hör. d. Phil., Lemberg.

(Mit 15 Figuren.)

eingeg. 10. April 1906.

Heymons[1] hat in den letzten Jahren nachzuweisen gesucht, daß in vielen Insektenordnungen, besonders aber bei den Orthopteren und Dermapteren, ein echtes Entoderm vollkommen fehlt, da hier das Epithel des ganzen Mitteldarmes aus dem Ectoderm der Stomo- und Proctodäumeinstülpung entstehen soll. Diese von ihm als ganz bewiesen betrachtete Tatsache hatte ihn zu sehr weitgehenden, allgemeinen Schlüssen geführt, welche die ganze Keimblätterlehre zu bedrohen schienen.

Die betreffenden embryonalen Verhältnisse bei den Derma- und Orthopteren scheinen für Heymons ganz unzweideutig zu sein. Er gibt an, daß im allgemeinen die erwähnten Verhältnisse bei den Derma- und Orthopteren, Coleopteren und Lepidopteren typisch hervortreten; obwohl er die Entwicklung des Mitteldarmepithels nur bei den zwei ersten Insektenordnungen ermittelt hat, und bei den andern erwähnten Insekten sich auf die Arbeiten andrer Forscher stützt, die

[1] R. Heymons, Die Embryonalentwicklung der Dermapteren u. Orthopteren. Jena 1895.

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

sich schon nach ihm und teilweise unter dem Einflusse seiner Schriften mit dieser Frage beschäftigt, aber nicht alle zugunsten der Heymonschen Anschauungen sprechende Resultate erhalten haben (z. B. bei den Lepidopteren Schwangart[2] und Hirschler[3]). Bei den apterygoten Insekten nimmt Heymons[4] ein echtes Entoderm an; von den Pterygoten stellen aber die Odonaten eine Ausnahme dar, indem hier nach den Untersuchungen von Frau Tschouproff-Heymons[5] der mittlere Teil des Darmes aus dem Entoderm, d. h. aus den Macro- und Micromeren des Dotters, der vordere aber und hintere Teil des Mitteldarmes von kleinen embryonalen Zellen gebildet wird, welche die ectodermalen Produkte des Stomodäums und Proctodäums darstellen.

In unserm Laboratorium in Lemberg hat vor einigen Jahren S. Czerski[6] eine Untersuchung über die Bildung des Mitteldarmes bei *Meloe* vorgenommen. Er hat eine besondere Zellenanordnung im Stomodäum und Proctodäum, und zwar in der dem Dotter zugewendeten Wand eines jeden derselben, wie dies z. B. die Fig. 5 und 6 seiner Arbeit zeigen, beobachtet und es als einen Vorgang angesehen, der mit dem Auswachsen der ectodermalen, epithelialen Lamellen innig zusammenhängt. Diese Lamellen, obwohl sehr kurz, hat Czerski deutlich gesehen (vgl. z. B. die Fig. 5 seiner Arbeit). Diese zwei Tatsachen waren festgestellt und führten den jungen Forscher zu einem Schlusse, daß eben diese Lamellen, die hier, obwohl kurz, aber gut differenziert sind, dem Epithel des ganzen Mitteldarmes den Anfang geben im Sinne der Heymonsschen Lehre, nach welcher diesen Lamellen bei den von ihm untersuchten Insekten eine solche Rolle zugeschrieben werden soll. Infolge des Mangels an Material von etwas weiter fortgeschrittenen Stadien konnte aber Czerski den weiteren Vorgang der Darmepithelbildung nicht Schritt für Schritt verfolgen, und die Rolle der von ihm gesehenen subösophagalen Zellenanhäufung, wie auch des medialen Blutzellenstranges (des sog. »Chordastranges« des inneren Blattes in den älteren Arbeiten Nusbaums) prüfen, so daß seine Arbeit in dieser Hinsicht noch eine Nachuntersuchung erfordert.

Kurz darauf wurde in unserm Laboratorium ein Studium[7] über

---

[2] Schwangart, F., Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.

[3] Hirschler, J., Embryol. Untersuch. an *Catocala nupta* L. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1906.

[4] Heymons R., Entw. Unters. an *Lepisma saccharina*. Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. LXII. 1897.

[5] Tschouproff, H., Über die Entw. d. Keimblätter bei d. Libellen. Zool. Anz. 1903.

[6] Czerski, St., Die Entwickl. der Mitteldarmanlage bei *Meloe violaceus*. Poln. Archiv biol. u. med. Wissensch. Bd. II. Lemberg 1904.

[7] l. c.

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

die Keimblätterbildung von Dr. J. Hirschler bei einigen Lepidopteren vorgenommen. Seine Präparate haben aber etwas ganz andres gezeigt. Es zeigte sich nämlich, im Gegensatze zu den Angaben von Schwartz, der gänzlich auf dem Heymonsschen Standpunkte steht, daß bei den Lepidopteren eine sehr ausgesprochene und selbständige Entodermanlage durch eine Art Einstülpung erscheint, wie es schon früher Schwangart gezeigt hat. Diese Tatsache hat uns bewogen, die ganze Frage der Mitteldarmepithelbildung bei den in dieser Hinsicht so typischen Orthopteren, an welchen Heymons selbst seine Beobachtungen angestellt und auf Grund der hier gewonnenen Resultate seine weitgehenden, stark revolutionären Ideen über die Keimblätter ausgesprochen hat, nochmals zu untersuchen, und obwohl bei einer einzigen Form, aber an einem sehr reichlichen Materiale. Wir wählten *Phyllodromia germanica* als Untersuchungsobjekt.

Prof. Cholodkovski, der sich um die *Phyllodromia*-Embryologie von allen bisherigen Forschern am meisten verdient gemacht hat, fixierte die angeschnittenen Kokone entweder in der Perenyi'schen Flüssigkeit oder in der Wasserlösung des Jodes mit Jodkalium bei gleichzeitiger Erwärmung des Gemisches bis zum Sieden. Die einzelnen Eier wurden aus den Kokonen mit den Nadeln herauspräpariert. Wir benutzten eine viel einfachere und bessere Methode. Nach dem Anschneiden der Kokone längs der Raphe und nach der Wegnahme der harten Kokonkapsel fixierten wir den ganzen zusammenhängenden Eierkomplex in einem Gemische von Sublimat conc. und 3 % NO_3H à pari, was sich als ein sehr gutes Fixierungsmittel für dieses Objekt erwiesen hat. Nach einer sehr graduellen Überführung durch Alkohole von steigender Stärke haben wir endlich den Eierkomplex in Paraffin überführt, wobei es sich zeigte, daß sich das Objekt ausgezeichnet schneiden ließ. Somit haben wir immer auf einmal Schnitte von etwa 30—44 gut orientierten Eier erhalten, die entweder ganz desselben Alters waren, oder kleine, vielfach sehr wünschenswerte Differenzen in den Entwicklungsstadien zeigten. Wir konnten auch dieselben Eierkomplexe teils in sagittaler, teils in querer Richtung zerlegen. Da das Material äußerst reich war, erhielten wir eine ungeheure Menge von schönen Präparaten, die uns ermöglicht haben Schritt für Schritt den Entwicklungsgang zu verfolgen. Zur Färbung benutzten wir mit bestem Erfolg Eisenhämatoxylin nach Heidenhain mit nachträglicher Tinktion der Präparate mit Orange.

Wir müssen bemerken, daß die Lösung der Frage nach der Herkunft des Mitteldarmepithels bei *Phyllodromia* eine sehr schwierige ist. Sie erfordert eine ganz vorzügliche Fixierung der Gewebe und einen sehr großen Reichtum an Beobachtungsmaterial, d. h. an verschieden-

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

sten Übergangsstadien. Ohne diese Bedingungen ist es äußerst leicht, irrtümlich die betreffenden Verhältnisse zu deuten.

Die Entwicklung des Mitteldarmes bei *Phyllodromia* wurde hauptsächlich von drei Forschern untersucht:

1) Von Wheeler[8], der zu keinem bestimmten Resultate gelangen konnte, und meinte, daß die Mitteldarmepithelanlage hier wahrscheinlich so entstehe, wie bei den Musciden nach A. O. Kowalewski (was im Jahre 1886 auch J. Nusbaum[9] für *Periplaneta orientalis* angenommen hat.

2) Von Cholodkovski[10], der anfangs behauptet hat, daß die Epithelschicht des Mitteldarmes der ganzen Länge des Körpers nach von den Somitenwandungen abgespalten wird, später aber, in der ausführlichen, russischen Arbeit (1891) zum Schlusse gelangt ist, daß das Mitteldarmepithel von einer vorderen und hinteren Anlage (im Sinne Kowalewskis) des inneren Blattes (Entomesoderm, primäres Entoderm nach Nusbaum) entsteht.

3) Von Heymons, der die Beobachtungen von Cholodkovski als irrtümlich erklärt und sowohl bei *Phyllodromia* wie auch bei einigen andern Orthopteren und Dermapteren das ganze Mitteldarmepithel aus den vorderen und hinteren Epithellamellen ableitet, welche Produkte des Ectoderms des Stomo- bzw. Proctodäums darstellen sollen.

Wenn wir die Fig. 1 ansehen, ein Stadium, in welchem schon das Vorderdarmlumen mit dem Mitteldarme kommuniziert, so erhalten wir den Eindruck, als ob die Heymonssche Annahme ganz richtig wäre. An diesem Sagittalschnitte sehen wir nämlich, daß das Epithel des Stomodäums an der Ventralseite in eine epitheliale Lamelle übergeht, welche weiter in eine mehr abgeplattete Zellenschicht des Darmwandepithels direkt sich verlängert, der die splanchnische Mesodermschicht dicht anliegt. Dorsal ist nur eine kleine Lamelle entwickelt, oberhalb welcher einige saftige »Blutzellen« im Dotter liegen. Die Kerne in der Epithellamelle haben aber selbst noch in diesem Stadium einen etwas andern histologischen Charakter, als im eigentlichen Stomodäalepithel: sie sind etwas mehr abgerundet und feinkörniger, als die mehr länglich-ovalen Kerne dieses letzteren.

Die betreffenden Verhältnisse erscheinen aber schon viel verwickelter, wenn wir ein etwas jüngeres Stadium, Fig. 2, einer näheren

---

[8] Wheeler, W. M., The embryology of *Blatta germ.* u. *Doryphora.* Journ. of Morphol. v. III. 1889.

[9] Nusbaum, J., The embryon. developp. of the cockroach, in Miall's u. Denny's The structure an life history of the cockroach. London 1886.

[10] Cholodkovski, N. A., Über die Bild. d. Entoderms bei *Blatta germ.* Zool. Anz. 1888, auch 1890, und Embrionalnoje razwitie prussaka (*Phyllodromia germanica*) mit 6 Tafeln. St. Petersburg 1891.

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

Analyse unterziehen. Hier ist das Lumen des Stomodäums noch abgeschlossen; die dem Dotter zugewendete Wand des Stomodäums bildet eine Art Kuppel, die aus einer Schicht sehr stark abgeplatteter Zellen besteht. Von der Seite des Dotters sieht man in dieser Schicht einzelne, ähnliche abgeplattete Zellen, die, wie wir bald sehen werden, Reste einer echten Entodermalwand darstellen, welche hier zugrunde geht, um die Kommunikation mit dem Stomodäallumen herzustellen. Die Heymonsche Epithellamelle ist hier an der Ventralseite sehr schön entwickelt und besteht aus einer Schicht saftiger Zellen mit rundlichen Kernen. Bei einem etwas schlecht fixierten Materiale könnte es scheinen, als ob diese epitheliale Lamelle eine direkte Verlängerung der Stomo-

Fig. 1. Ein Teil des Sagittalschnittes durch das Stomodäum eines *Phyllodromia*-Embryos. Oc. 2. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß (mit Cam. gez.). *st*, Stomodäum; *m*, Mesoderm; *en*, Entoderm; *b*, Blutzellen; *d*, Dotterzelle.

däalwand darstelle. Tatsächlich ist es aber ganz anders; sie stellt ein echtes Entoderm dar. Man sieht am fein fixierten Material eine distincte Grenze zwischen beiden Bildungen; die entodermale Lamelle liegt nur sehr innig der Basis der Stomodäalkuppel an und umgibt sie ein wenig von der Seite des Dotters. An der Dorsalseite existiert noch keine solche epitheliale Lamelle; nur einzelne, saftige »Blutzellen« liegen hier im Dotter und bilden auch eine lose Begrenzung desselben von der Dorsalseite, was auch in Fig. 1 zu sehen ist.

Woher stammt nun dieses Entoderm? An einem jungen Keimstreifen, an welchem noch keine Extremitätenanlagen vorhanden sind, und die Amnionhöhle noch nicht verschlossen ist, findet man in der-

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

jenigen Gegend, wo etwas später das Stomodäum hervortritt, eine kleine, oftmals sehr unbedeutende, rundliche, kurz existierende (da sie nur an verhältnismäßig kleiner Anzahl von Keimstreifen zu finden ist) Vorwölbung. Sie ist vorn und hinten durch eine tiefere Querfurche abgegrenzt; seitlich, wie die Querschnitte zeigen, ist sie von den seitlichen Amnionfalten begrenzt.

Längs des ganzen Keimstreifens findet man in diesem Stadium teils ein schon ausgebildetes, inneres Blatt unter dem Ectoderm, teils noch in statu nascendi, indem einzelne Zellen des äußeren Keimblattes keilförmig nach innen vordringen. In der erwähnten kleinen Verwölbung geht ebenfalls eine Zellenproduktion des inneren Blattes vor sich, und zwar eine viel energischere, als in andern Teilen des Keimstreifens. Die

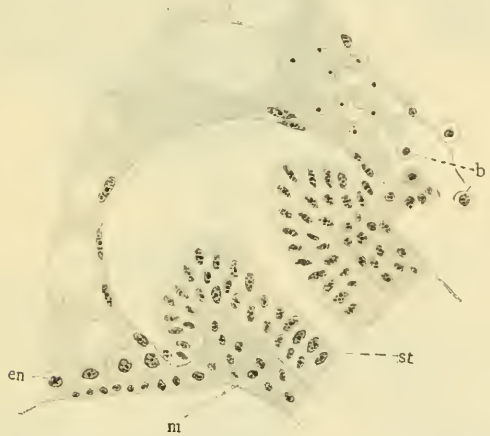

Fig. 2. Dasselbe (wie Fig. 1), aber aus einem etwas jüngeren Entwicklungsstadium. Die Bezeichnung wie oben.

sich hier ansammelnden Zellen bilden in den mehr lateralen Partien dieser Gegend Mesoderm, in der centralen Partie, eine unpaare, größere Anhäufung, die noch eine längere Zeit mit der äußeren Wand der Vorwölbung zusammenhängt und neues Zellenmaterial von derselben bekommt. Diese Anhäufung des inneren Blattes ist die vorderste und ansehnlichste Anlage des Entoderms, obwohl sie in dem ersten Stadium ihrer Erscheinung noch nicht ganz deutlich von den lateral liegenden Teilen des inneren Blattes, d. h. vom Mesoderm differenziert ist; die vollständige Differenzierung tritt erst etwas später hervor, schon nach dem Erscheinen der Extremitätenanlagen. An Querschnitten durch den Keimstreifen desselben Stadiums, nach hinten von der erwähnten Vor-

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

wölbung, sieht man eine seichte mediane Rinne — die Anlage der Nervenrinne, wobei das untere Blatt sowohl in den lateralen Partien des Keimstreifens, wie auch in der Medianlinie oberhalb dieser Rinne zu sehen ist. Das betreffende, wie auch die jüngeren Stadien überzeugen uns, daß das untere Blatt hier sowohl lateral, wie auch in der Medianlinie in situ entsteht; in der Medianlinie bildet es die Anlage des medianen Zellenstranges, welchen einer von uns schon vor Jahren als »Chordastrang« bei *Meloe* und bei *Periplaneta* bezeichnet hat, und

Fig. 3.

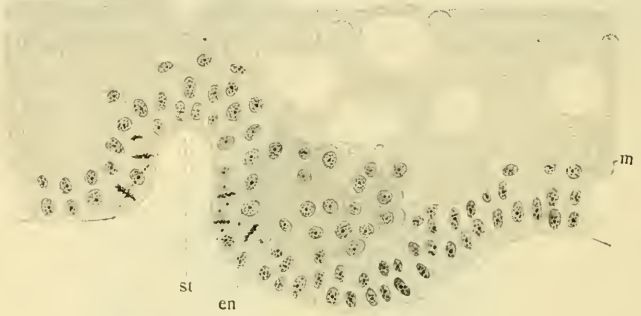

Fig. 4.

Fig. 3 u. 4. Teile der Sagittalschnitte (Fig. 4 medial, Fig. 3 mehr lateral) durch einen sehr jungen *Phyllodromia*-Embryo. Oc. 4. S. E. Zeiß (mit Cam. gez.) *st*, Stomodäum; *en*, Entoderm; *m*, Mesoderm; *d*, Dotterkerne.

welchen auch Heymons bei allen von ihm untersuchten Orthopteren deutlich gesehen, abgebildet und ihn als einen mesodermalen, aus saftigen Zellen bestehenden Längsstrang, der den »Blutzellen« den Anfang gibt, beschrieben hat.

Wir werden von vornherein bemerken, daß die Elemente dieses Stranges samt denjenigen der vorderen, unpaaren Anlage des Entoderms, in bezug auf ihre weitere embryonale Rolle

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

ein zusammenhängendes Ganze bilden, und zwar sowohl Zellenmaterial für die Bildung des Mitteldarmepithels, wie auch für die Bildung der Blutzellen liefern.

Der Durchsichtigkeit der Darstellung halber werden wir zuerst die weiteren Veränderungen der vorderen Entodermanlage beschreiben.

Wir haben gesagt, daß die erwähnte Vorwölbung des Keimstreifens durch eine vordere und hintere Querfurche begrenzt ist. Nun betonen wir, daß die beiden Furchen sehr bald verschwinden, und daß die vordere derjenigen Stelle entspricht, wo bald in der Mitte eine Stomodäaleinstülpung hervortritt, so daß infolgedessen die Vorwölbung direkt hinter dieser letzteren zu liegen kommt. Ehe die Vorwölbung verschwindet, kann man eine Zeitlang einen Winkel zwischen der Basis der Hinterwand der Stomodäaleinstülpung und der vorderen Wand der Vorwölbung unterscheiden, und in diesem Winkel, an der Übergangsstelle bleibt noch eine längere Zeit die Entodermzellenanhäufung mit dem äußeren Blatte

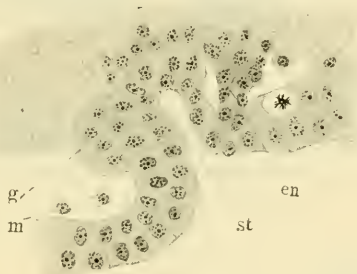

Fig. 5. Ein Teil des Sagittalschnittes durch das Stomodäum eines etwas älteren *Phyllodromia*-Embryos als in Fig. 3, 4. Oc. 2. S. E. Zeiß (mit Cam. gez.). *st*, Stomodäum; *g*, Anlage des sympathischen Ganglions *en*, Entoderm; *m*, Mesoderm.

des Keimstreifens im Zusammenhange, und es wandern hier noch immer neue Zellen von diesem Blatte in die erwähnte Anhäufung hinein (Fig. 3, 4 *en*).

Eine solche Anhäufung von Entodermzellen, die direkt hinter dem Stomodäum liegt, hat Cholodkovski in Fig. 47 seiner russischen Arbeit ganz richtig abgebildet, von Heymons wurde aber nichts davon bemerkt.

Die weiteren Veränderungen dieser Anhäufung bestehen darin, daß ein ansehnlicher Teil ihrer Zellen der vorderen und oberen Wand (Fig. 5) des Stomodäums dicht anliegt, um mit dieser letzteren später innig zusammenzuwachsen; ein übrig gebliebener Teil der Zellen dieser Anhäufung zerfällt aber sehr bald hinter dem Stomodäum in zwei Häufchen, die die Subösophagealkörper bilden, von welchen sehr bald viele saftige rundliche Zellen sich abtrennen und die Blutzellen liefern. Die

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

übriggebliebenen Zellen der beiden Häufchen unterliegen einer reichlichen Vaculiosation und sind selbst in sehr späten Entwicklungsstadien als allmählich zugrunde gehende paarige Subösophagalkörper und in noch späteren Stadien infolge eines innigen Zusammenwachsens derselben, ein unpaarer, allmählich verschwindender Subösophagalkörper zu sehen. Die Subösophagalkörper stellen also Reste der nicht zur Mitteldarm- und Blutzellenbildung verbrauchten, vordersten Entodermanlage dar. Ganz analoge Resultate hat

Fig. 6.

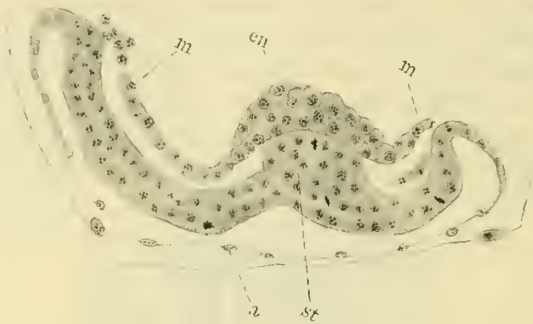

Fig. 6—9. Querschnitte durch den Keimstreifen eines älteren *Phyllodromia*-Embryos als in Fig. 5. Oc. 4. S. E. Zeiß (mit Cam. gez.). *st*, Stomodäalwand; *en*, Entoderm; *m*, Mesoderm; *a*, Amnion.

Fig. 7.

Dr. J. Hirschler in unserm Laboratorium bei einigen Lepidopteren erhalten.

In Fig. 5 sieht man an einem Sagittalschnitt die hinter dem Stomodäum liegende und mit dem äußeren Blatt noch zusammenhängende Entodermanlage, von welcher schon eine Anzahl Zellen nach hinten und oben übergetreten ist und der oberen gegen den Dotter gerichteten Wand des Stomodäums dicht anliegt.

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

In Fig. 6, 7, 8 sehen wir Querschnitte durch den Keimstreifen eines um ein wenig älteren Stadiums, und zwar in Fig. 6 einen Querschnitt durch die hintere Wand des Stomodäums (an Präparaten derselben Serie mehr nach vorn sieht man das Stomodäum samt dem Lumen desselben durchgeschnitten), wobei eine sehr distinkte Grenze zwischen demselben und der Entodermanhäufung zu sehen ist; lateralwärts liegt das Mesoderm. In Fig. 7 (weiter nach hinten) ist das Entoderm im Be-

Fig. 8.

griff sich in zwei laterale Hälften zu teilen, und noch weiter nach hinten besteht schon die Anlage aus zwei getrennten Hälften — Anlagen der künftigen Subösophagalkörper: seitlich von denselben liegt das Mesoderm (Fig. 8). An einem Querschnitte derselben Serie, aber etwas weiter nach hinten, sieht man in der Medianlinie (Fig. 9) eine Anhäufung von

Fig. 9.

saftigen Zellen des unteren Blattes, die sich hier, wie erwähnt, in situ vom äußeren Blatte abtrennen und die Anlage des medianen Stranges, des »Blutzellen-Stranges« (Heymons), oder des ehemals von Nusbaum sog. Chordastranges bilden. Sehr interessant sind die weiteren Veränderungen an dem dem Dotter zugewendeten Ende des Stomodäums, welche zum festeren Zusammenwachsen desselben mit der epithelialen Mitteldarmwandanlage dienen und die vielen Mißverständnisse und Irrtümer in der Deutung der betreffenden Verhältnisse verursacht haben.

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

Die vordere Entodermanlage an dem blinden Ende des Stomodäums besteht anfangs aus mehreren Zellenlagen (Fig. 5 und 6), was auch der Fig. 40, 41 Taf. V in der Arbeit von Heymons (bei *Forficula*) entspricht. Der hochverdiente Forscher hat aber die Grenze zwischen Entoderm und der ectodermalen Wand des Stomodäums nicht bemerkt, wahrscheinlich infolge einer durch die Reagenzien verursachten Kontraktion der Gewebe. Dies war die Ursache, weshalb Heymons die entodermale Zellenanhäufung als Produkt des Ectoderms des Stomodäums gedeutet hat.

Bald wird aber die erwähnte, vordere Mitteldarmepithelanlage ein-

Fig. 10. Ein Sagittalschnitt durch das blinde Ende des Stomodäums eines *Phyllodromia*-Embryos. Oc. 4. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß (mit Cam. gez.). *st*, Stomodäum; *l*, zungenförmige Lamelle; *m*, Mesoderm; *en*, Entoderm.

schichtig, und gleichzeitig verändert sich die Richtung der Längsachsen der ovalen Kerne in der dem Dotter zugewendeten Wand des Stomodäums, was zuerst Czerski bei *Meloe* ganz richtig beschrieben hat. Diese Anordnungsweise der Kerne sieht man in Fig. 10 und 11. Infolge dieses ungleichmäßigen Wachstums bildet sich in der Mitte der dem Dotter zugewendeten Stomodäalwand eine ansehnliche Vertiefung, in welche die Zellen des Entoderms, oder wie wir es von nun an bezeichnen können, der Entodermlamelle eindringen und hier fest mit

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

der ectodermalen Stomodäalwand verwachsen. Außerdem bildet sich eine zungenförmige Verlängerung der Stomodäalwand unterhalb der Entodermlamelle, welche ebenfalls mit dieser letzteren innig zusammenwächst, welche aber weiter sich nicht vergrößert und überhaupt nichts mit der Bildung der eigentlichen epithelialen Mitteldarmwand zu tun hat, später auch nicht mehr zu sehen ist, also lediglich eine provisorische Bildung darstellt. Diese kleine Lamelle haben sowohl Heymons, wie

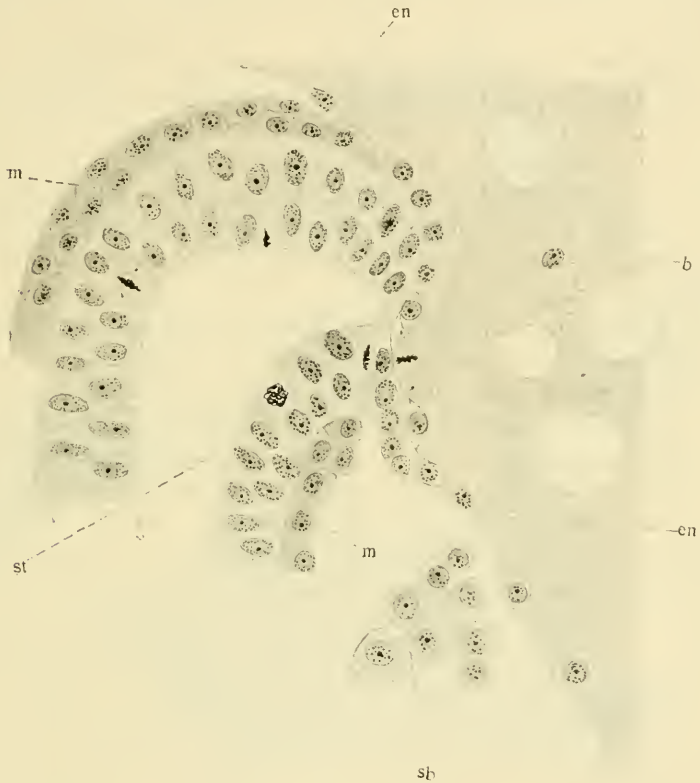

Fig. 11. Dasselbe (wie Fig. 10), aber von einem etwas älteren Embryo. Oc. 2. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. Mit Cam. gez.). *b*, Blutzellen; *st*, Stomodäum; *en*, Entoderm; *m*, Mesoderm; *sb*, Subösophagalkörper.

auch Czerski und manche andre Forscher gesehen und irrtümlicherweise als den ersten Anfang der wahren Mitteldarmepithelwand gedeutet.

In Fig. 10 sieht man die erwähnte Vertiefung und die zungenähnliche Verlängerung des Stomodäums; die Entodermlamelle ist hier noch nicht mit der Stomodäalwand verwachsen. In Fig. 11 ist sie schon innig zusammengewachsen, und zwar sowohl mit dem Boden der Vertiefung, wie auch mit der zungenähnlichen Verlängerung des Stomodäums und

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

verbreitet sich schon weit über die Dotteroberfläche sowohl ventral und nach hinten, wie auch nach vorn und dorsalwärts von dem blinden Ende des Stomodäums; die Grenze zwischen der ectodermalen Stomadäalwand der Entodermlamelle und dem splanchnischen Mesodermblatte ist sehr distinkt.

Wir sehen also, daß in einem gewissen Entwicklungsstadium die dem Dotter zugewendete Wand des Stomodäums aus zwei Zellenlagen besteht: einer ectodermalen und einer entodermalen, die miteinander innig zusammenhängen. Auch später, wenn diese Wand schon sehr dünn ist und aus weit voneinander entfernten, abgeplatteten Zellen besteht, lassen sich zwei Lagen dieser abgeplatteten Elemente unterscheiden, was wir auch in Fig. 2 gesehen haben. Die Zellen der inneren (entodermalen) Lage unterliegen hier einer Lockerung und verschwinden etwas früher als die der äußeren (ectodermalen). Die entodermale Epithellamelle besteht zuerst aus rundlichen, saftigen, den »Blutzellen« ähnlichen Elementen, die noch nicht in eine Schicht von epithelialem Charakter angeordnet sind.

Erst allmählich ordnen sie sich epithelartig an, und zwar zuerst in der nächsten Nachbarschaft des Stomodäums ventral vom Dotter, während sie weiter nach hinten voneinander entfernt, noch eine längere Zeit rundlich oder rundlich oval, verdünnt an beiden Enden bleiben. Im allgemeinen schreitet das Wachstum dieser entodermalen Epithellamelle in den lateralen Teilen schneller fort, als in der Medianlinie der ventralen Seite des Dotters, was schon andre Forscher richtig beobachtet haben (zuerst Kowalewski). Längs der ventralen Mittellinie bleibt deshalb eine gewisse Zeit eine Spalte übrig, wo der Dotter offen ist und wo sich der wachsenden entodermalen Epithelwand eine Anzahl einzelner »Blutzellen« zugesellt, die somit zur Bildung der Mitteldarmwand beitragen. Diese »Blutzellen« sind Produkte: 1) desjenigen Teiles der vorderen Entodermanlage, welcher nicht zur Bildung des mit dem Stomodäum zusammenwachsenden Mitteldarmwandabschnittes und der beiden definitiven Subösophagalkörper verbraucht wird, und 2) des längs der Medianlinie aus dem inneren Blatte (Entomesoderm, primäres Entoderm, wie dieses Blatt der Insekten J. Nusbaum noch vor Jahren genannt hat) in situ sich differenzierenden Zellenstranges, den zuerst J. Nusbaum und später Heymons bei den Insekten beobachtet und welchen der erstere als »Chordastrang«, der letztere als aus »Blutzellen« bestehenden Strang bezeichnet haben.

Wir haben schon erwähnt, daß, nachdem ein Teil der vorderen Entodermanlage mit dem Stomodäum verwachsen ist, der übrig gebliebene Teil, in welchem die Zellenvermehrung noch weiter fortschreitet, sich in zwei paarige Zellenhäufchen differenziert. Von diesen letzteren trennen

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

sich nun, wie erwähnt, viele einzelne Zellen ab, die eine gewisse Zeit vermittels feiner Plasmafortsätze mit dem Häufchen verbunden sind, weshalb sie bald nach dem Abtrennen eine birnförmige Gestalt haben (Fig. 12); nachher aber runden sie sich ab, werden saftig und verwandeln sich in die bekannten, charakteristischen »Blutzellen«. Nachdem sich eine Anzahl »Blutzellen« auf diese Weise abgetrennt haben, unterliegen die übrig gebliebenen Elemente eines jeden Häufchens einer starken

Fig. 12. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch einen *Phyllodromia*-Embryo. (Oc. 2. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß. mit Cam. gez.). *b*, Blutzellen; *sb*, Subösophagalkörper; *en*, Entoderm; *n*, Nervensystem; *d*, Dotterkern.

Vacuolisation und bilden, wie erwähnt, die beiden subösophagalen Körper.

Sowohl die aus dieser Quelle stammenden »Blutzellen« wie auch diejenigen, welche aus der Lockerung des medianen Stranges entstanden sind, tragen zur Bildung der Mitteldarmwand bei. Wir behaupten deshalb, daß alle diese Bildungen überhaupt Entoderm darstellen, welches

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

dreierlei Gebilde liefert: 1) die epitheliale Mitteldarmwand 2) »Blutzellen« und 3) subösophagalen Körper.

Die »Blutzellen« entwickeln sich also nicht aus dem Mesoderm, wie Heymons angibt, sondern aus demjenigen Teile des inneren Blattes (des primären Entoderms), welcher dem späteren sekundären Entoderm entspricht.

Was bedeuten nun die anfangs paarigen, später zu einem unpaaren Organ verschmelzenden und endlich spurlos zugrunde gehenden Subösophagalkörper? Bei den Crustaceen spielen bei der Entwicklung des Mitteldarmes die paarigen Anlagen der Leber eine äußerst wichtige Rolle, bei den Isopoden, z. B. nach J. Nusbaums[11] Untersuchungen, bilden sich aus dem Entoderm vor allem die großen Leberschläuche, die anfangs ein Paar seitlich gelegener, scheibenförmiger Zellenhäufchen bilden, wobei nur derjenige kleine Teil des eigentlichen Mitteldarm-

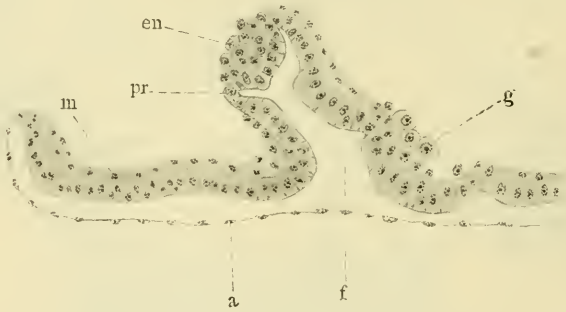

Fig. 13. Ein Teil eines Sagittalschnittes durch den Keimstreifen eines *Phyllodromia*-Embryos im Stadium der Bildung der hinteren Falte des Keimstreifens. Oc. 4. S. C. Zeiß (mit Cam. gez.). *f*, Falte; *a*. Amnion; *g*, Genitalzellen; *en*, Entoderm; *m*, Mesoderm; *pr*. Proctodäum.

rohres, wo die enormen Leberschläuche münden, gleicherweise aus dem Entoderm entsteht, der übrige aber, weit größere Abschnitt des Rohres durch Stomo- und Proctodäum gebildet wird. Obwohl bei den luftatmenden Arthropoden keine Lebersäcke existieren, waren sie jedoch sehr wahrscheinlich bei den phylogenetisch weit entfernten Ahnen beider Gruppen der Arthropoden vorhanden, wie sie jetzt z. B. bei den phylogenetisch so primitiven Rotatorien in Form zweier großen Drüsen am Anfangsteile des Mitteldarmes vorhanden sind. Wir meinen deshalb, daß die subösophagalen Körper phylogenetisch vielleicht als Reste der großen, paarigen Mitteldarmdrüsen, die den jetzt lebenden luftatmenden Arthropoden fehlen, zu deuten sind, da sie gleich diesen letzteren im

[11] J. Nusbaum, Materyaly do embryogenii i histogenii równonogów (Isopoda), mit 7 Tafeln. Abhandl. d. Akad. Wiss. Krakau Bd. 25. 1832.

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

innigen genetischen Zusammenhange mit der Darmepithelanlage entstehen.

Daß die »Blutzellen« zum Aufbau der Mitteldarmwand beitragen, darüber haben wir uns auf das Sicherste überzeugt; um dies zu konstatieren, muß man aber ein sehr reichliches und sehr gut konserviertes Material besitzen. Ein Teil der »Blutzellen«, die man sehr leicht durch ihren charakteristischen Habitus (rundliche, helle, saftige Zellen mit rundlichen, großen Kernen) von allen andern Elementen unterscheiden kann, wandert zuerst hinter dem Stomodäum dorsalwärts, dringt hier teilweise in die peripherische, in kleine Körner zerfallene Schicht des Dotters hinein und trägt zur epithelialen Begrenzung des Dotters in dieser Gegend (vgl. die Fig. 1 und 2) bei.

Was die aus dem Zerfalle des medianen Entodermstranges (Blutzellenstranges) entstehenden freien »Blutzellen« hinter dem Stomodäum anbelangt, so legen sich einzelne von diesen Zellen längs der medianen Ventrallinie dem Dotter dicht an, oder dringen selbst in die peripherischen Schichten desselben zwischen die Dotterschollen hinein und tragen gleicherweise zur epithelialen Begrenzung des Dotters in dieser Gegend bei. In Fig. 12 sieht man, wie sich die einzelnen Blutzellen von dem subösophagalen Körper abtrennen; manche haben noch eine birnförmige Gestalt, andre sind schon abgerundet und dem Dotter angeschmiegt. Außerdem sehen wir hier, wie manche Blutzellen der ventralen Wand der äußeren Oberfläche des Dotters dicht angeschmiegt sind, andre schon etwas verlängert erscheinen und die ventrale Umgrenzung des Dotters bilden, noch andre sind tiefer zwischen die benachbarten, großen Dotterschollen eingedrungen. Solche Bilder haben wir in der Medianlinie, oberhalb des »Blutzellenstranges« oft gesehen, und zwar im Stadium, wo noch keine mesodermale Darmschicht entwickelt und wo seitwärts die epitheliale, aus weit voneinander entfernten Zellen bestehende Mitteldarmepithelwand schon vorhanden war.

Bisher haben wir noch nichts über die hintere Anlage der Mitteldarmepithelwand gesagt. Aus dem inneren Blatte (Entomesoderm, primäres Entoderm) differenziert sich hier ebenfalls eine Zellengruppe, die in der Mittellinie gelagert ist und somit als eine Verlängerung des medianen Entodermstranges aufgefaßt werden kann (s. Schema Fig. 15 *h.e*). Dieselbe erscheint etwas später als die vordere Entodermanlage und ist schwächer entwickelt als diese letztere. Am hinteren Ende des Keimstreifens erscheint in einem verhältnismäßig frühen Stadium, wo noch keine Extremitätenanlagen vorhanden sind, bald hinter der Heymonschen Geschlechtsgrube eine tiefe Einfaltung des Keimstreifens (Fig. 13 *f*), welche ein Anfangsstadium der ventralen Krümmung des hintersten Abschnittes des Keimstreifens darstellt. An

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

der hinteren Wand dieser Einfaltung erscheint nun eine Einstülpung des Ectoderms in der Richtung nach hinten — Anlage des Proctodäums, und in nächster Nachbarschaft mit dieser letzteren, vor derselben (Fig. 13) erscheint eine lokale energische Zellenproliferation seitens des äußeren Blattes, welche zur Bildung der hinteren Anlage des Entoderms führt, wobei zu beiden Seiten desselben Mesodermelemente von diesem Blatte produziert werden.

Die weiteren Veränderungen dieser Anlage bestehen darin, daß ein Teil der Zellen in Blutzellen übergeht, ein andrer Teil das blinde, dem Dotter zugekehrte Ende des Proctodäums als eine Zellenschicht umgibt und mit der Wand des letzteren verwächst. Diese Schicht breitet sich in der Richtung nach hinten, oben und vorn (wo sie schneller in den lateralen Partien als medial wächst) aus, umgibt den

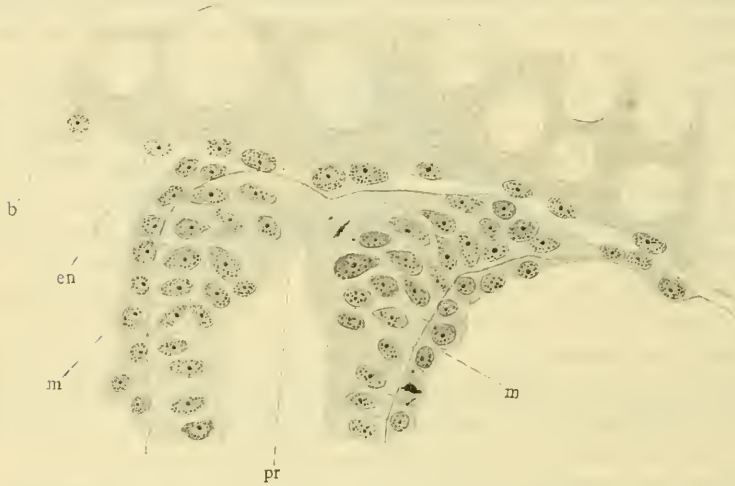

Fig. 14. Ein Sagittalschnitt durch das blinde Ende des Proctodäums eines *Phyllodromia*-Embryos. Oc. 2. S. hom. Imm. $^1/_{12}$ Zeiß mit Cam. gez.). *b*, Blutzellen; *m*, Mesoderm; *en*, Entoderm; *pr*, Proctodäum.

Dotter und liefert einen Teil der epithelialen Begrenzung des Dotters, d. i. des Mitteldarmepithels.

Das Verhalten des Proctodäums ist demjenigen des Stomodäums sehr ähnlich. Auch hier bildet sich eine mediane Vertiefung, wo das Entodermblatt mit der ectodermalen Wand des Proctodäums inniger zusammenwächst, und auch hier bildet das Ectoderm des blinden Proctodäumendes eine ventrale, zungenähnliche, provisorische Verlängerung nach hinten, die lediglich zur festeren Verbindung mit dem Entoderm dient (Fig. 14).

Aus dem Obengesagten geht also hervor, daß aus dem unteren Blatte, das wir als primäres Entoderm nennen und welches ohne Ein-

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

stülpung aus dem äußeren Blatte des Keimstreifens durch Zellproliferation und keilförmige Immigration einzelner Zellen entsteht, folgende Anlagen sich differenzieren: 1) Eine vordere, unpaare Zellenanhäufung, die am längsten mit dem äußeren Keimblatte zusammenhängt und teils den vorderen Abschnitt des Mitteldarmepithels, teils Blutzellen und die später zugrundegehenden paarigen Subösophagalkörper liefert; 2) eine schwächer entwickelte, hintere, unpaare, entodermale Anlage, die teils dem hinteren Teile des Mitteldarmepithels, teils den Blutzellen den Anfang gibt; 3) einen medianen, unpaaren, längs der Medianlinie verlaufenden, entodermalen Zellenstrang, dessen Elemente hauptsächlich den Blutzellen den Anfang geben, teilweise

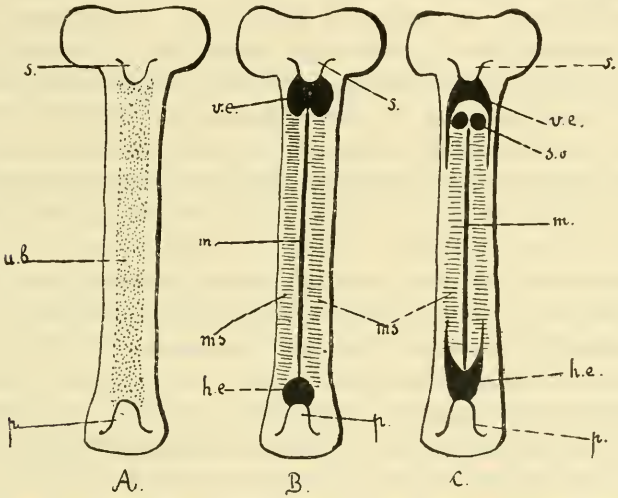

Fig. 15. Schema zur Erläuterung der Differenzierungsweise aus dem unteren Blatte (*u.b*, in A) der vorderen (*v.e*) und hinteren (*h.e*) Entodermlage neben Stomodäum (*s*) und Proctodäum (*p*), des mittleren Stranges (*m*) und des Mesoderms (*ms*); *s.o*, Subösophagalkörper.

aber auch zur entodermalen Begrenzung des Mitteldarmes längs der ventralen Medianlinie beitragen; 4) seitliche, paarige, mesodermale Zellenstränge, die die cölomatischen Mesodermsomiten liefern (vgl. d. Schema Fig. 15).

Hier seien noch einige Litteraturangaben erwähnt. Graber[12] hat teilweise ganz richtig beobachtet, daß der Subösophagalkörper mit der vorderen Entodermanlage im innigen Zusammenhange entsteht. Bei *Mantis* hat er einen dem subösophagalen Körper entsprechenden Zellenhaufen in Fig. 145 und 146 (Taf. XII) abgebildet

[12] Graber, V., Vgl. Studien am Keimstreifen d. Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1890.

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

und als die vordere Entodermanlage gedeutet. Und bei *Stenobothrus* sah Graber[13], daß mit der Hinterwand des Stomodäums ein Zellenhaufen zusammenhängt, »dessen Elemente sich vor den übrigen schon durch ihre Größe und ihre kugelige Form auszeichnen«; ganz dieselben Verhältnisse haben auch wir bei *Phyllodromia* beobachtet. Daß der von Graber dargestellte Zellenhaufen hinter dem Stomodäum (bei *Mantis*), welcher aus rundlichen, sehr saftigen Zellen besteht, ganz genau dem Subösophagalkörper entspricht, das hat schon Heymons richtig hervorgehoben; dieses Gebilde wurde aber von Graber als die vordere Anlage des sekundären Entoderms (»vorderer Drüsenblattkeim«) bezeichnet, was eben ganz richtig ist, da dieser Zellenhaufen, wie wir es bei *Phyllodromia* gezeigt haben, sowohl den vordersten Teil der Mitteldarmepithelwand, wie auch die eigentlichen subösophagalen Körper liefert, welche Graber jedoch nicht bemerkt hat. Was den Blutzellenstrang anbetrifft, so hat denselben überhaupt bei den Insekten J. Nusbaum[14] zum erstenmal bei *Meloe proscarabaeus* Marsh. beschrieben und als »Chordastrang« bezeichnet. In seiner polnischen Arbeit über die Entwicklung dieses Insektes beschreibt er diesen Strang als Produkt des inneren Blattes (primären Entoderms) und als ein aus rundlichen, saftigen Zellen bestehendes Gebilde, welches oberhalb der Nervensystemanlage verläuft und vorn und hinten, besonders aber vorn, stark verbreitert ist und innig mit dem blinden Ende des Stomodäums zusammenhängt, wobei der Verfasser behauptet, daß dieses vordere, verbreiterte Ende des Stranges sicherlich am Aufbau der Mitteldarmepithelwand Anteil nimmt. Auch Heymons hat bei *Forficula* und andern von ihm untersuchten Insekten ähnliches gesehen, aber diese Verhältnisse anders gedeutet. Denn er sagt z. B., daß bei *Forficula* der vorderste Abschnitt des Blutzellenstranges bis in das Vorkiefersegment (wo der Subösophagalkörper erscheint) reicht, wo sich »seine Zellen an den hinteren Rand des dort befindlichen Stomodäums anschließen«. Das ist eben der Zusammenhang des medianen, entodermalen Stranges mit der vorderen, dem Stomodäum sich innig anschließenden Anlage des Entoderms (vordere Mitteldarmepithelanlage). »Hinten reichen die Blutzellen bis zur vorderen Wand des Proctodäums« (Heymons), was eben dem Zusammenhange des mittleren Stranges mit der hinteren entodermalen Zellenanhäufung entspricht, wie wir bei *Phyllodromia* konstatiert haben. Die vordere und hintere (stomo- und proctodäale) Entodermanlage und den

[13] Graber, Beitr. z. vergl. Embryol. d. Insekten. Ibid. 1891.

[14] J. Nusbaum, Przyczynek do embryologii *Meloe proscarabaeus* Marscham. S. 106 u. 7 Tafeln. Lemberg 1891.

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

mittleren, engen, entodermalen Zellenstrang müssen wir als ein genetisch zusammenhängendes Ganze betrachten.

Daß die von dem medianen Zellenstrange sich abtrennenden Zellen nicht bloß Blutzellen bilden, sondern teilweise auch zur ventralen Begrenzung des Dotters (zur Bildung der Darmepithelwand) beitragen, hat Heymons wahrscheinlich gesehen, aber die Bedeutung dieser Tatsache nicht anerkannt. Er sagt nämlich, daß bei *Periplaneta* die »Blutzellen zum Teil in die oberflächlichen Partien des Nahrungsdotters eintreten« und zeichnet in Fig. 66 (Taf. VIII) seiner »Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren« eine Blutzelle (*bl*) sehr tief im Dotter liegend! Er äußert sich auch etwas unsicher in dieser Hinsicht: »Eher könnte höchstens bei *Periplaneta* daran gedacht werden, daß einzelne Blutzellen, welche sich zum Teil der Dotterfläche anlagert (und auch — wie aus Heymons eignen Worten resultiert — teilweise in den Dotter eingedrungen sind) hatten, in die (Mitteldarm-) Epithellamellen übergingen und zu deren Vergrößerung beitragen. Dies ist aber unwahrscheinlich.« Der aprioristische Standpunkt Heymons ließ ihm dieses nicht annehmen.

Manche theoretischen Betrachtungen werden wir in unsrer ausführlichen polnischen Arbeit erörtern, hier wollen wir nur betonen, daß die von uns bei *Phyllodromia* konstatierte Entstehungsweise des sekundären Entoderms beim Vergleiche mit denjenigen Insekten, bei welchen das innere Blatt (Entomesoderm) durch Einstülpung entsteht, sich leicht auf das Hertwigsche Schema der Differenzierung des primären Entoderms in das sekundäre und in die cölomatischen Mesodermanlagen zurückführen läßt. Interessant ist auch, unsrer Meinung nach, der von uns konstatierte, sehr innige genetische Zusammenhang zwischen dem primären Entoderm und den Blutzellen, der an die phylogenetisch uralten Gastrovascularverhältnisse erinnert.

5. Planctonforschung und Darwinismus[1].

Von Dr. Otto Zacharias (Plön).

eingeg. 25. April 1906.

Bekanntlich ist es Prof. V. Hensen gewesen, der zu allererst die Frage nach dem Stoffwechsel im Meere aufgeworfen und sich bemüht hat, die Rolle des Planctons in der natürlichen Ökonomie des ozeanischen Lebensgetriebes festzustellen[2]. Im Anschluß an seine hierauf bezüg-

[1] Die diesem Aufsatze zugrunde liegenden Tatsachen publiziere ich demnächst in einer besonderen Abhandlung mit dem Titel: »Über Periodizität, Variation und Verbreitung verschiedener Planctonorganismen in südlichen Meeren«. Arch. f. Hydrobiologie und Planctonkunde, IV. Hft. I. Bd. 1906.

[2] V. Hensen, Über die Bestimmung des Planctons. V. Bericht der Kommission zur Untersuch. der deutschen Meere. 1887.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Nusbuam Jozef, Fulinski B.

Artikel/Article: Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyliodromia (Blatta) germanica L. 362-381