

Serosa- und Amnionbildung der Lepidopteren.

Von

Paul J. Holst Christensen.

(Histologisch-embryologisches Institut der Universität
Kopenhagen).

Es ist schon seit langem bekannt, dass der Insektenembryo — in gleicher Weise wie dies bei den amnioten Wirbeltieren der Fall ist — von schützenden Membranen, den sogenannten Embryonalhüllen, umgeben ist. Weitaus die meisten Insekten haben zwei solcher Embryonalhüllen, einzelne dagegen nur eine (aculeate Hymenopteren), ja bei einem Teil der Apterygoten und gewissen Ameisengattungen sollen sie überhaupt vollkommen fehlen. In Angleichung an die Beschreibung der höheren Wirbeltiere wird das innen liegende Häutchen Amnion genannt, während das äussere als Serosa bezeichnet wird.

Auch bei den Schmetterlingen finden sich durchweg 2 Embryonalhüllen, deren Entstehung bereits seit den Anfängen der Insektenembryologie Gegenstand eifriger Forschungen und zahlreicher Diskussionen gewesen ist. Trotzdem ist man noch längst nicht zu einer klaren und endgültigen Entscheidung dieser Frage gelangt. Es dürfte daher von nicht geringem theoretischen Interesse sein, eine Klärung dieses morphologisch so interessanten Problems herbeizuführen. In meiner Dissertation (Holst Christensen 1942) habe ich mich bereits mit dieser Frage beschäftigt. In der vorliegenden Abhandlung beabsichtige ich, die in meiner früheren Arbeit vertretenen Gesichtspunkte weiter zu vertiefen und zu begründen.

A. Entstehung der Serosa bei den Schmetterlingen.

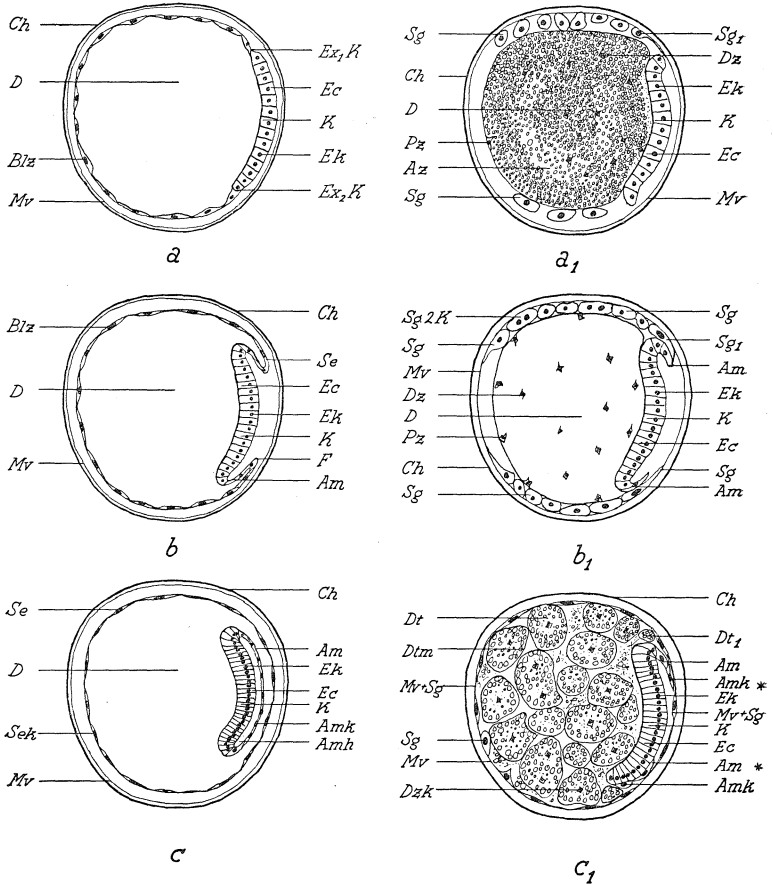
I. Die übliche Auffassung.

Vor einer Diskussion über die Bildung der Embryonalhüllen bei den Schmetterlingen dürfte es vielleicht zweckmässig sein, zur Orientierung einige Bemerkun-

gen über die Embryologie des Lepidoptereneies unmittelbar vor der Entstehung der Embryonalhüllen anzuführen. Zu diesem Zeitpunkt ist das Ei von einer Lage ziemlich grosser Zellen bedeckt, die von einer Auswanderung aus den Furchungszellen im Innern des Dotters stammen. Auf Grund dieses Zellenbelages, der das Ei wie eine Art „Haut“ umgibt, wird dieses Stadium Blastoderm-Stadium genannt. Es ist, wie in der Literatur mitgeteilt, leicht daran zu erkennen, dass das Ei ein charakteristisches, runzeliges Aussehen annimmt. Nach den Darstellungen in den Handbüchern (Korschelt und Heider 1890—93 und 1902—10, Berlese 1909, MacBride 1914, Imms 1930, Weber 1933 und Korschelt 1936) sowie im allgemeinen auch in den Abhandlungen über die Embryonalentwicklung der Schmetterlinge (Kowalevsky 1871, Dohrn 1876, Graber 1888, Sehl 1931, Saito 1937, u. a. m.) spielt sich der Vorgang folgendermassen ab:

Als Beispiel wählen wir ein Schmetterlingsei, das der Form nach dem Ei von *Orgyia antiqua* L. entspricht (Textabb. 1a). Aussen ist eine feste, sekundäre Eierschale, das Chorion (*Ch*), innen eine sehr feine, primäre Eierschale, die Dotterhaut oder Membrana vitellina (*Mv*); im Innern des Eies findet sich der Dotter (*D*), der 2 Arten von Zellen enthält, die Furchungszellen und die sogenannten „Vitellophagen“, deren Aufgabe darin besteht, den Dotter in der Weise umzubilden und zu bearbeiten, dass er von den den Embryo aufbauenden Zellen verwertet werden kann. Auf der Seite des Eies, die sich späterhin zur Bauchseite entwickelt, werden die Blastodermzellen in eine besondere Art von Zellen ausdifferenziert, die zuerst kubisch sind, dann jedoch zylindrisch werden. Die betreffenden Zellen (*Ec*) sind mit einem deutlich ausgebildeten, oft runden Kern (*Ek*) versehen; sie bilden eine zusammenhängende Platte, die sogenannte Keimscheibe (*K*) oder Ventralplatte.

Im Gegensatz hierzu entwickeln sich die anderen Blastodermzellen ausserhalb der Keimscheibe zu charakteristischen, flachen Zellen (*Blz*), die das sogenannte „extraembryonale Blastoderm“ (Ex_1K - Ex_2K) auf-



Textabb. 1. Schematische Darstellung der Bildung der Embryonalhüllen bei *Orgyia antiqua* L. *a*, *b* und *c* veranschaulichen die übliche Auffassung, *a*₁, *b*₁ und *c*₁ zeigen dagegen die neue. Bezüglich der Buchstaben am Ende der Striche s. S. 205—07 und 220—21. (Nach Holst Christensen 1942).

bauen. Auf der Grenze zwischen diesem Gebiet und der Keimscheibe (Textabb. 1*b*) entwickelt sich nun eine Doppelfalte (*F*), die nach und nach immer grösser wird. Dieses Grösserwerden ist zum Teil auf das Einsinken der Ventralplatte in den Dotter, zum Teil auf das Wachsen und die darauffolgende Streckung des extraembryonalen Feldes zurückzuführen. Das innere Blatt, das eine direkte Fortsetzung der Keimscheibenzellen ist, entwickelt sich zum Amnion (*Am*), das äussere Blatt in der Falte zur Serosa (*Se*). Infolge der weiteren Entwicklung dieser Faltenbildung über die Ventralplatte hinaus treffen die Spitzen schliesslich zusammen (Textabb. 1*c*), so dass die Keimscheibe von den beiden oben genannten Embryonalhüllen umgeben und vollkommen eingeschlossen wird.

Diese „Faltenbildungstheorie“, wie man sie nennen könnte (Holst Christensen 1942, S. 173), klingt äusserst einleuchtend und lässt auch, wie zugegeben werden muss, in bezug auf Klarheit und Anschaulichkeit nichts zu wünschen übrig. Daher ist es nicht weiter erstaunlich, dass sich diese Theorie bis zum heutigen Tage „siegreich“ in der Literatur gehalten hat, und dass sie ganz allgemein als Theorie der Entstehung der Embryonalhüllen bei den Insekten verwendet worden ist. Im Falle der Schmetterlinge geht die Faltenbildungstheorie auf den grossen russischen Embryologen Kowalevsky (1871) zurück, der sie auch auf andere Insekten angewandt hat. Wie bereits in meiner früheren Arbeit (1942) nachgewiesen, hat ein zweiter russischer Forscher, Bobretzky, einige Jahre später (1878) eine andere und meiner Meinung nach richtigere Erklärung für die Bildung der Embryonalhüllen bei den Lepidopteren gegeben. Seine Abhandlung sowie seine ausgezeichneten Beobachtungen und Ergebnisse scheinen jedoch seither leider in Vergessenheit geraten zu sein. Nach Bobretzky entstehen nämlich Amnion und Serosa nicht

durch die Bildung einer doppelblättrigen Falte, sondern jede Hülle entsteht für sich und unabhängig von der anderen. So sagt er ausdrücklich (l. c., S. 204): „Von Anfang an und bis zur vollständigen Schliessung dieser Falte konnte ich in derselben nur eine einzige Zellschicht¹⁾ unterscheiden“. Es handelt sich hier also um eine von einer einzigen Zellschicht gebildete Falte (Serosa, l. c., Abb. 10), die allmählich über ein teilweise unvollständiges Amnion wächst (l. c., Abb. 11).

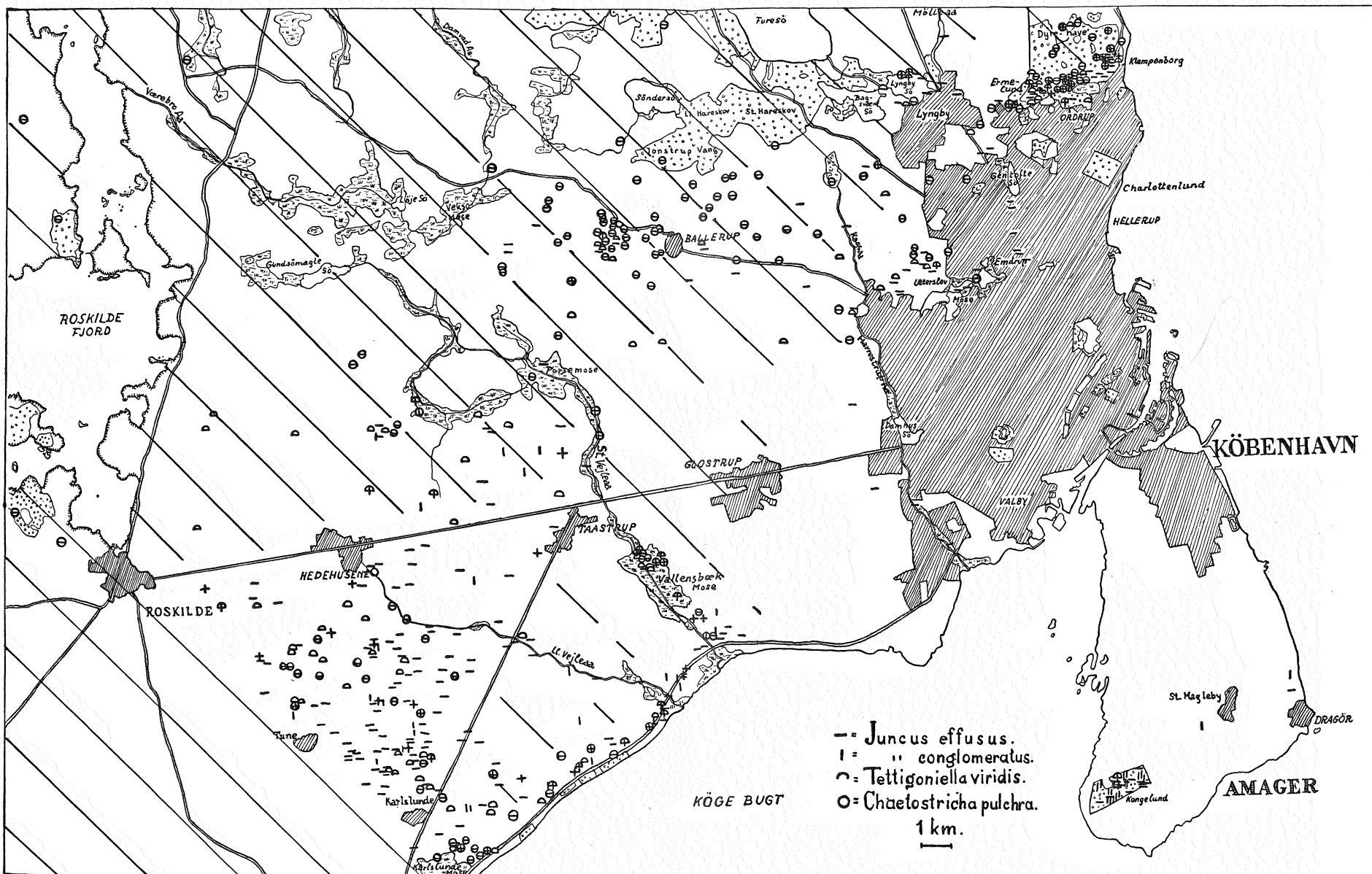
II. Die neue Auffassung.

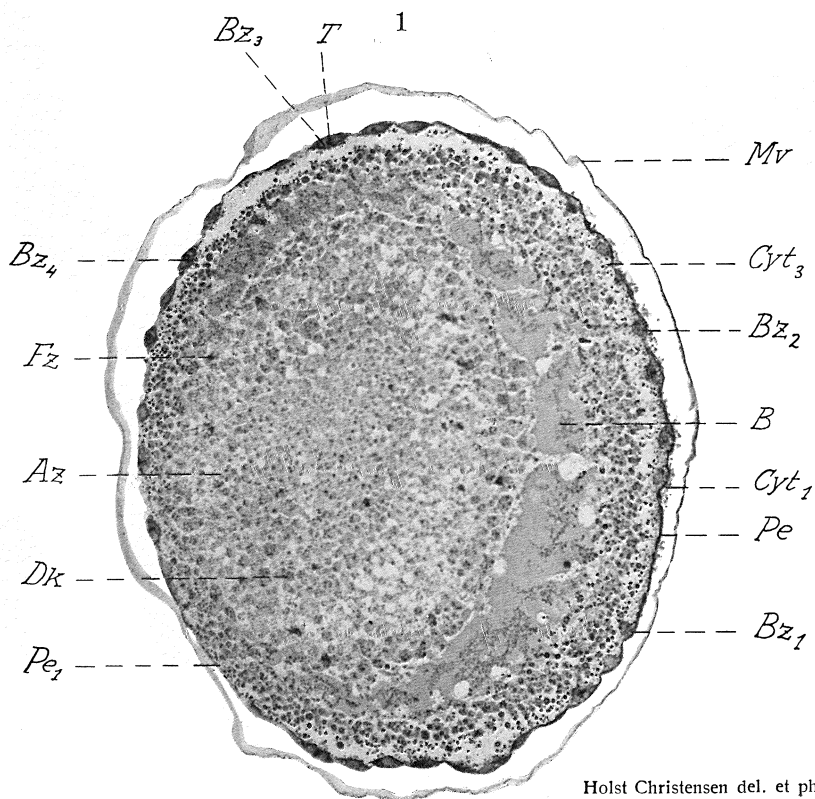
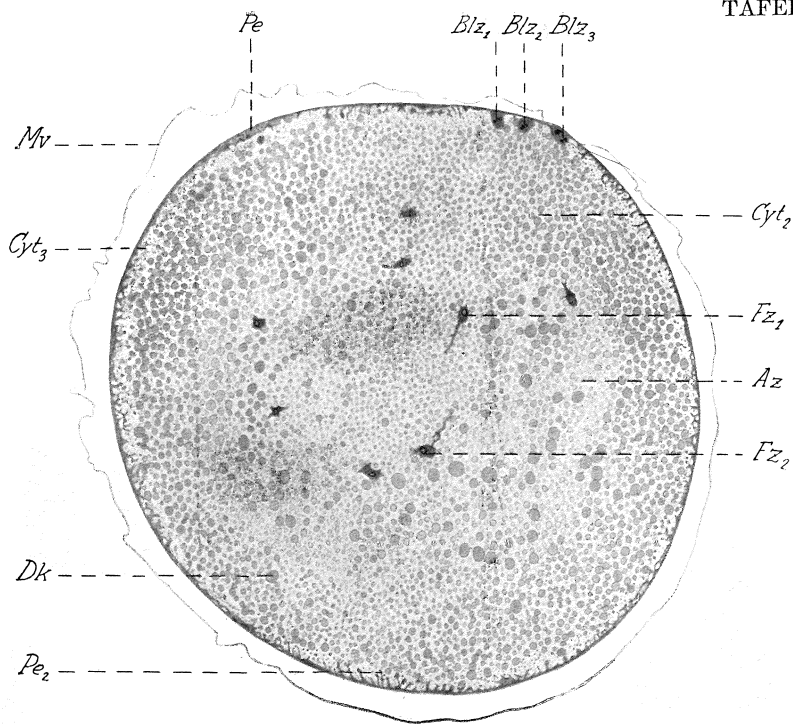
Meine Untersuchungen über die frühzeitige Entwicklung des Eies bei *Orgyia antiqua* (Holst Christensen 1942) haben zu dem Ergebnis geführt, dass ich Bobretzky entschieden beistimmen und seine Gesichtspunkte gegenüber der oben geschilderten, üblichen Auffassung von der Entstehung der Embryonalhüllen bei den Schmetterlingen als richtig ansehen muss. Dies wird mit voller Deutlichkeit aus den folgenden Erläuterungen hervorgehen.

Der Einheitlichkeit halber und zwecks Erleichterung des Vergleiches will ich auch hier mit dem Blastodermstadium anfangen. Dieses wird beobachtet, wenn das Ei etwa 1 Tag alt ist²⁾. Wie aus dem Längsschnitt durch das Ei (Tafel I, Abb. 1) zu ersehen ist, setzt die Bildung des Blastoderms erst beim animalen Pol ein; oben rechts im Periplasma sieht man nämlich 3 deutliche Blastodermzellen (Blz_1 - Blz_3). Sie sind in Mitose fixiert und durch die Auswanderung aus den im Innern des Dotters liegenden, komETFörmigen Furchungszellen entstanden; mehrere solche Furchungszellen sind auf der Zeichnung zu sehen (Fz_1 und Fz_2). Eine Betrachtung des Querschnitts durch ein Ei etwa $1\frac{1}{2}$ Tage nach der Eiablage (Tafel I, Abb. 2) lehrt, dass nunmehr ein

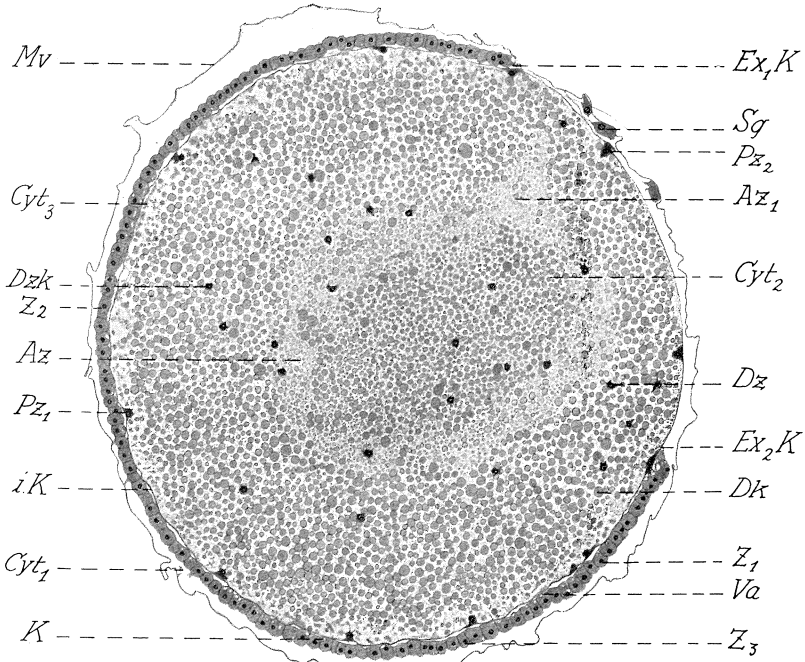
1) Von mir hervorgehoben.

2) Die Entwicklung ist im Freien vor sich gegangen.

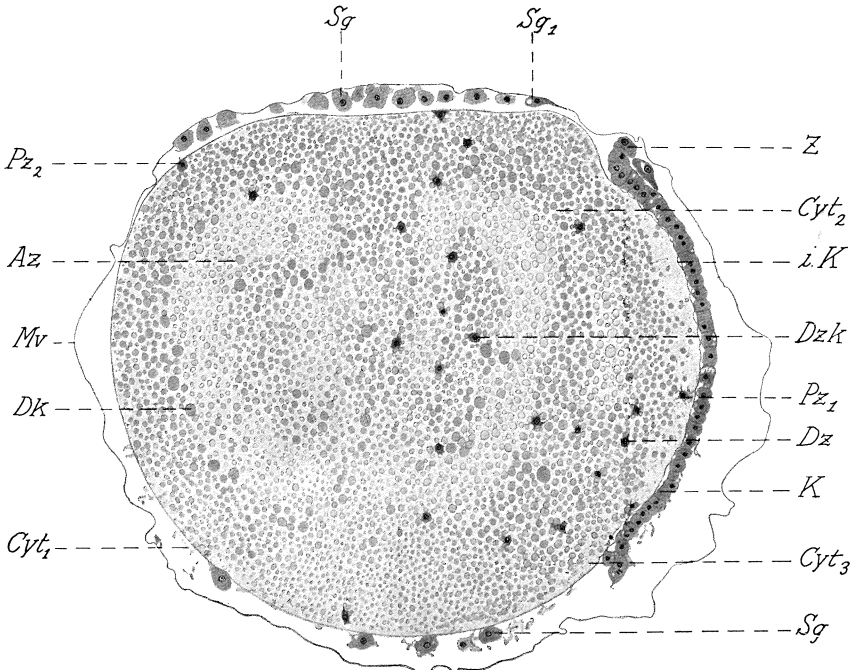




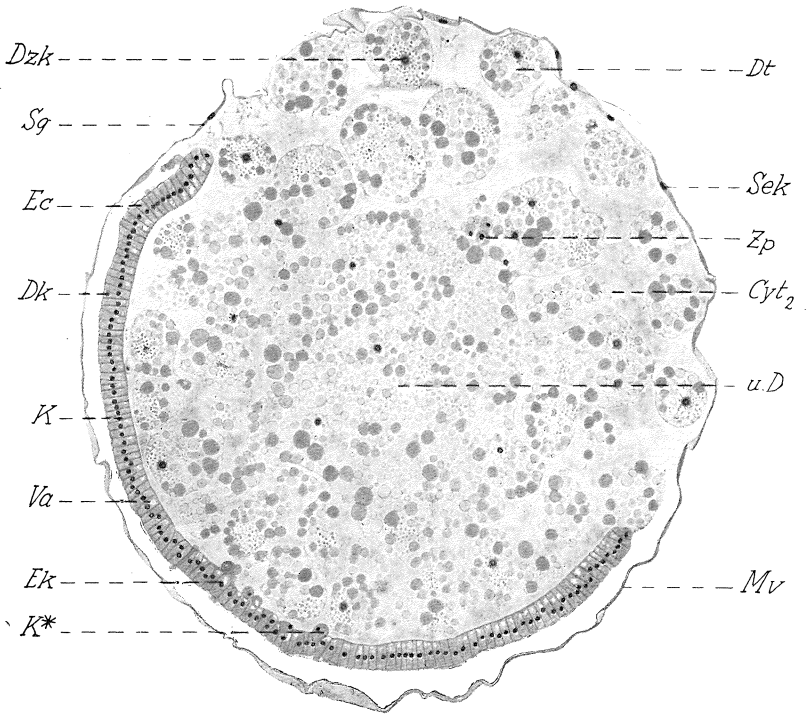
Holst Christensen del. et phot.



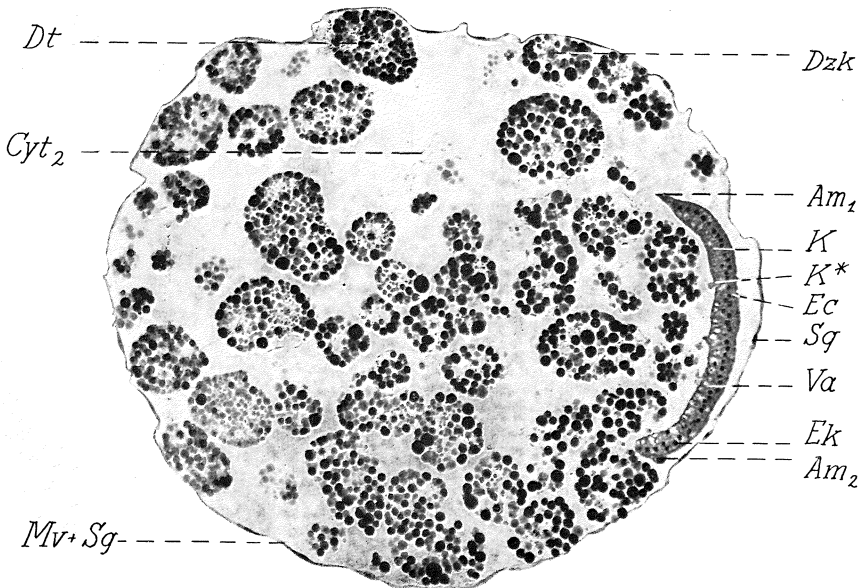
3



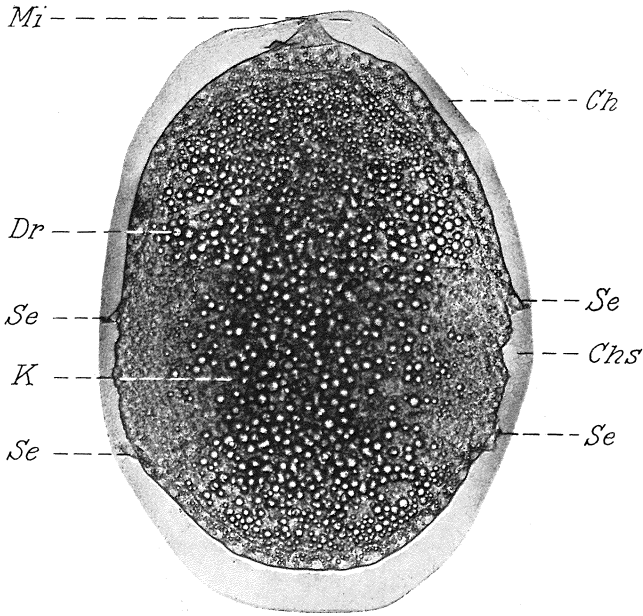
4



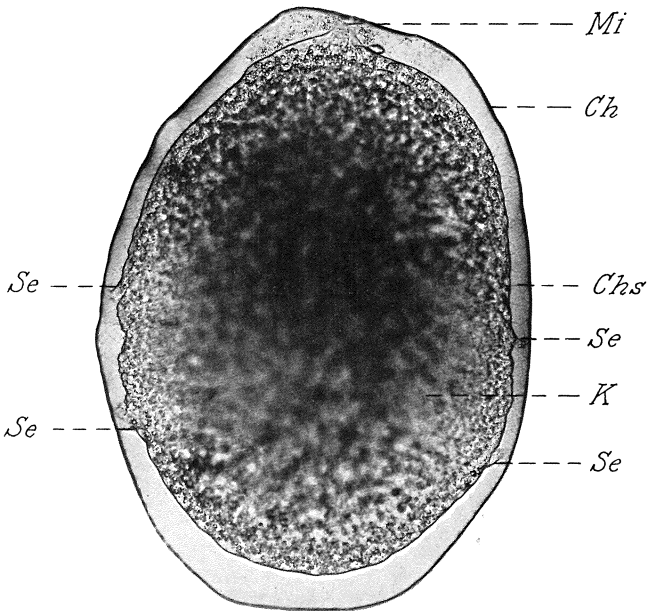
5



6

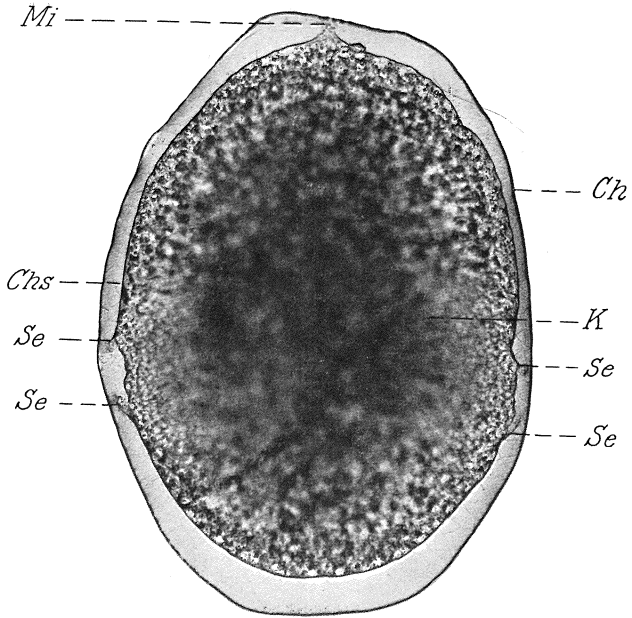


7

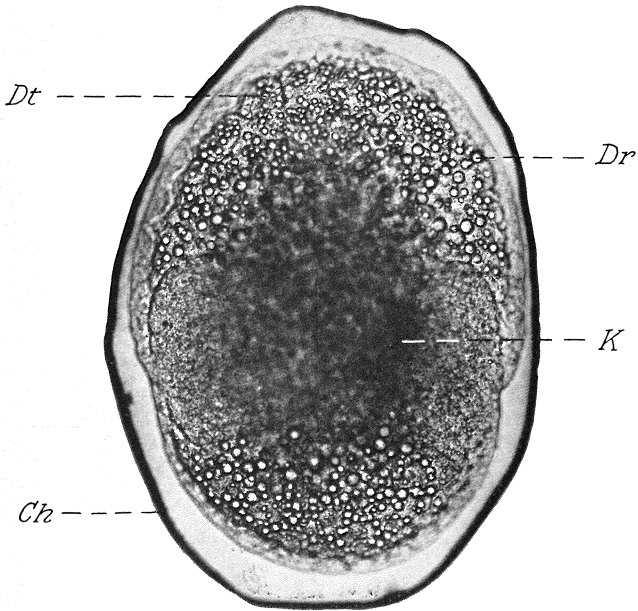


8

Holst Christensen phot.



9



10

Holst Christensen phot.

beträchtlicher Teil der Peripherie von einer Kette ziemlich grosser Blastodermzellen (Bz_1 - Bz_4) bedeckt ist, von denen auch viele in Mitose vorkommen (so z. B. Bz_3 , T). Der Querschnitt durch etwa 2 Tage alte Eier zeigt (Tafel II, Abb. 3) eine so erhebliche Zunahme der Anzahl von Blastodermzellen, dass die ganze Peripherie mit Ausnahme eines Viertels (Ex_1K - Ex_2K) von einer zusammenhängenden Zellplatte bedeckt ist, d. h. die Anlage zur Ventralplatte ist jetzt gebildet. Ein noch instruktiveres Bild ergibt der Längsschnitt durch ein etwa 2 Tage altes Ei (Tafel II, Abb. 4); hier tritt der Unterschied zwischen der Keimscheibe und dem extraembryonalen Bereich deutlicher zutage. Auf der rechten Seite des Eies sieht man die Ventralplatte (K), die teils aus kubischen, teils aus zylindrischen und rechtwinkligen Zellen besteht. Im extraembryonalen Bereich oben und unten auf dem Ei bemerkt man dagegen einige charakteristische, grosse Zellen (Sg und Sg_1), die viel grösser sind als jene, welche die Keimscheibe aufbauen. Die betreffenden Zellen habe ich „die serosagenen Zellen“ genannt (Holst Christensen 1942, S. 88), da ich glaube, unumstössliche Beweise dafür gefunden zu haben, dass gerade sie für die Bildung der Serosa verantwortlich sind. Im folgenden will ich genauer belegen, wie ich zu diesem Ergebnis gekommen bin; ich darf jedoch gleichzeitig auf meine früheren Ausführungen (l. c., S. 164—167) verweisen.

Die Untersuchung des Querschnitts durch etwa 3 Tage alte Eier (Tafel III, Abb. 5) zeigt unmittelbar, dass in bezug auf die Keimscheibe etwas Neues vor sich gegangen ist: sie ist nicht nur kürzer geworden und füllt jetzt nicht mehr als die Hälfte der Eiperipherie aus, sondern sie ist auch von einem deutlich sichtbaren Häutchen umgeben, das sich bei genauerer Untersuchung als Serosa herausstellt. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass es sich hier um eine Serosa von nicht

ganz gewöhnlichem Aussehen handelt; denn nur der von der Keimscheibe abgewandt liegende Teil des Häutchens gleicht einer wirklichen Serosa, der übrige Teil ist dagegen einer Dotterhaut ähnlich: die Membran ist hier strukturlos und frei von Zellen. Wie kann nun dieser, anscheinend widersprechende Sachverhalt gedeutet werden? Bei der Untersuchung vieler Schnittserien von Eiern gleichen und annähernd gleichen Alters habe ich folgendes festgestellt (Textabb. 1a₁-c₁): Die oben besprochenen, serosagenen Zellen (a₁, Sg) verändern während der Entwicklung ihre Form, indem sie sich allmählich abplatteln und in dem Zwischenraum zwischen der Eioberfläche und der Dotterhaut (b₁, Sg) ausbreiten. Gleichzeitig lagern sich immer mehr Zellen auf der Dotterhaut ab, wodurch eine Membran entsteht (c₁, Mv+Sg), die von der Membrana vitellina + den serosagenen Zellen gebildet wird. Da diese anfänglich durch eine Ausdifferenzierung der Blastodermzellen im extraembryonalen Bereich entstanden sind, ist es klar, dass sie nicht auch in dem Teil vorhanden sein können, in dem sich die Keimscheibe ausdifferenziert hat. Man sieht daher keine serosagenen Zellen vor der Keimscheibe unmittelbar nach der Bildung der Serosa. Es dauert aber nicht lange, bis sich diese Zellen über die Keimscheibe hinschieben, wodurch auch diese mit „echter“ Serosa bedeckt wird. Bereits wenn das *Orgyia*-Ei etwa 4 Tage alt ist, finden sich nicht wenige serosagene Zellen in dem Teil der Serosa, der gerade vor der Keimscheibe liegt. Etwa 5 Tage nach der Eiablage erscheint die Serosa als selbständige Hülle; sie spaltet sich nämlich an vielen Stellen der Eiperipherie von der aussen liegenden Dotterhülle ab.

Aus dem oben Gesagten geht also deutlich hervor, 1. dass die äussere Embryonalhülle, die Serosa, zuerst entsteht, und 2. dass die Serosa durch Abplattung und Ausbreitung der serosagenen Zellen gebildet wird (Holst

Christensen 1942, Textabb. 7*a-e*), welche damit eine einzelne Zellschicht bilden, die sich allmählich über die Keimscheibe hinschiebt. Es ist hier also nicht von einer gleichzeitigen Bildung von Amnion und Serosa durch die Entwicklung einer Doppelfalte mit 2 „Zellblättern“ die Rede (s. Textabb. 1*a-c*).

Es war sehr schwer, in der Literatur Parallelen zu der oben geschilderten Bildung der Serosa bei *Orgyia antiqua* zu finden. Wie bereits früher hervorgehoben (1942, S. 172—174), haben jedoch verschiedene Verfasser in ihren Arbeiten mehr oder weniger deutlich eine auf der gleichen Linie liegende Erklärung versucht, so z. B. Bobretzky (1878), Huie (1918) und Eastham (1927). Am deutlichsten ist eine derartige Auffassung vielleicht in Johannsens ausgezeichneten Arbeit (1929) über die Embryologie von *Diacrisia virginica* Fabr. zum Ausdruck gekommen. Johannsen hat nicht nur einige grosse, oft mehrkernige, am animalen und am vegetativen Pol des Eies vorkommende Blastodermzellen beschrieben und abgebildet, sondern auch gesehen, wie diese Zellen später zu einer „Zellplatte“ zusammenfliessen, die über die Keimscheibe wächst und sie wie eine Serosa bedeckt (vgl. l. c. S. 498 und Tafel 2, Abb. 8 und 9).

Wie früher erwähnt, sind noch keine Embryonalhüllen gebildet, wenn das *Orgyia*-Ei etwa 2 Tage alt ist; nichtsdestoweniger ist bei 3 Tage alten Eiern die Keimscheibe bereits von einer deutlichen Serosa umgeben. Mit anderen Worten, die äussere Embryonalhülle muss sich im Laufe etwa eines Tages entwickelt haben. Genauer kann ich jedoch über das Tempo dieses Vorganges bei dem *Orgyia*-Ei nicht angeben; an Hand meiner Schnittserien möchte ich aber annehmen, dass die Bildung der Serosa in noch viel kürzerer Zeit vor sich gegangen sein kann. Es steht auf alle Fälle fest, dass bei den Eiern gewisser Nachtschmetterlinge die Serosa im Laufe ganz weniger Stunden über die Keimscheibe

wachsen und sich vollkommen ausbilden kann. Als Beleg hierfür dienen die Tafeln IV und V, Abb. 7—10; es sind dies Mikrophotographien des Eies von *Cochlidion limacodes* Hufn., dessen Embryologie vom Verfasser untersucht und in einer noch unveröffentlichten Arbeit behandelt worden ist.

Bei den Eiern dieses Nachtschmetterlings begegnen wir dem höchst eigentümlichen Umstand, dass sie mit besonders durchsichtigen Schalen versehen sind, die sie zu einem idealen Untersuchungsobjekt für in vivo-Studien machen. So ist es z. B. möglich, die lebenden Eier direkt als eine Art „Lichtbilder“ zu verwenden, die auf eine photographische Platte projiziert und fixiert werden können. Die Abbildungen repräsentieren Mikrophotographien von *Cochlidion*-Eiern, die mit dem Edinger'schen Projektionsapparat bei einer etwa 70fachen Vergrößerung aufgenommen worden sind. Auf Tafel IV, Abb. 7 ist schwach zu sehen, wie die Keimscheibe (*K*) oder Ventralplatte als breites Band mit abgerundeten Enden quer über das Ei verläuft. Auf jeder Seite, ein Stückchen von oben und unten entfernt, ragt ein kleiner Zipfel (*Se*) hervor (Tafel IV, Abb. 7 und 8); dieser besteht aus Serosazellen, und man kann nunmehr beobachten, wie sich im Laufe der Entwicklung diese Zipfel über die Keimscheibe hinschieben (Tafel V, Abb. 9) und sie zuletzt vollkommen umschliessen (Tafel V, Abb. 10). Ein *Cochlidion*-Ei, über dessen eines Drittel der Keimscheibe sich die Zipfel von oben und unten gelegt hatten, wurde so im Laufe von etwa 39 Minuten umschlossen. Daraus muss man also folgern, dass die Bildung der Serosa höchstens 2 Stunden gedauert haben kann, was als ausserordentlich kurz zu bezeichnen ist. Es ist daher auch nicht weiter erstaunlich, dass es mir trotz eifrigen Bemühens nie gelungen ist, dieses „Zipfelstadium“ bei *Orgyia antiqua* zu beobachten. Man darf ja schliesslich auch nicht vergessen, dass das Ei von *Orgyia antiqua*

von einer sehr harten, undurchsichtigen Schale umgeben ist, die jede Beobachtung des Eiinhaltes am lebenden Ei unmöglich macht. Es müsste also geradezu als ein Glückstreffer betrachtet werden, wenn es gelänge, das *Orygia*-Ei in diesem charakteristischen Stadium zu fixieren.

B. Bildung des Amnions bei den Schmetterlingen.

Nach der Besprechung der Bildung der Serosa kommen wir nunmehr zum nächsten Punkt der Diskussion: Wie entsteht die innere Embryonalhülle, das Amnion?

Da ich im Abschnitt über die Bildung der Serosa bei den Schmetterlingen (s. S. 207) die übliche Auffassung über die Bildung des Amnions geschildert habe, und da ich ausserdem bereits früher diese Frage an Hand der Literatur eingehend besprochen habe (Holst Christensen 1942, S. 167—174), will ich hier gleich zur Beschreibung der Amnionbildung bei *Orygia antiqua* übergehen. Der Längsschnitt durch ein etwa 2 Tage altes *Orygia*-Ei (Tafel II, Abb. 4) zeigt, wie sich die Keimscheibe oben umbiegt. Besonders auffallend ist dies bei der mit *Z* bezeichneten Keimscheibenzelle. Die erste deutliche Spur einer Amnionanlage findet sich also bereits in dem 2 Tage alten Ei. Etwa 3 Tage nach der Eiablage wird die Anlage zur Amnionbildung ausgeprägter: jetzt kann beobachtet werden (am besten an dem Längsschnitt), wie sich die Endzelle in der Keimscheibe auf die Aussenseite schiebt und die Ventralplatte dadurch so deckt wie der Fingernagel einen Finger. Es ist charakteristisch, dass in dem 3 Tage alten Ei die Amnionbildung erst im Werden begriffen ist, und dass sie selbständig im Innern einer bereits vorhandenen Serosa vor sich geht. Etwa 4 Tage nach der Eiablage ist die Amnionbildung deutlicher; dann rückt die Randpartie der Keimscheibe auf die Aussenseite der Ventralplatte. Gleichzeitig beginnt die Keimscheibe sich in den Dotter einzusenken, wodurch dieser die Möglichkeit be-

kommt, in den Zwischenraum zwischen der Aussenseite der Ventralplatte und der Serosa einzudringen. Diese Krümmung der Keimscheibe nach innen geht nicht nur von Seite zu Seite (also in der Aequatorialebene) vor sich, sondern auch oben und unten. Letzteres kommt sehr anschaulich in dem Längsschnitt durch das Ei (Tafel III, Abb. 6) zum Ausdruck. Auf der gleichen Abbildung ist zu sehen, wie das Amnion (Am_1 und Am_2) selbständig innerhalb der Serosa weiterwächst, und dass die Wachstumsrichtung oben und unten auf der Keimscheibe nicht die gleiche zu sein braucht. So geht aus der Abbildung hervor, dass das Amnion unten (Am_2) auf die bereits beschriebene Weise gebildet wird, während es oben (Am_1) dadurch zu entstehen scheint, dass die Amnionzellen eine am Ende in die Höhe stehende „Zellverbrämung“ bilden, die sich später umbiegt und der Aussenseite der Keimscheibe entlang läuft oder sich über diese legt. Mit dem allmählichen Fortschreiten der Entwicklung dringt immer mehr Dottermasse vor die Aussenseite der Keimscheibe, und wenn das *Orgyia*-Ei etwa 5 Tage alt ist, ist die Ventralplatte in der Regel vollständig „eingetaucht“, d. h. von allen Seiten vom Dotter umgeben. Gleichzeitig mit dieser Immersion schreitet die Amnionbildung rasch vorwärts, wodurch das „Amnionfenster“, d. h. der nicht bedeckte Teil der Keimscheibe, immer kleiner wird, so dass die Ventralplatte schliesslich vollkommen eingeschlossen ist. Bei der Untersuchung mehrerer *Orgyia*-Eier etwa 5 Tage nach der Eiablage zeigt es sich, dass einige Eier noch ein grösseres oder kleineres Fenster im Amnion haben, während das Amnion bei anderen Eiern bereits ganz eingeschlossen ist. Die Zellen und Kerne sind im Amnion etwas kleiner als in der Serosa. Aus der obigen Beschreibung geht also klar hervor, 1. dass das Amnion durch starke Zellenbildung von der Randpartie der Keimscheibe entsteht, 2. dass Wachstum und Schliessung des

Amnions als selbständige Prozesse innerhalb einer bereits existierenden Serosa vor sich gehen.

C. Diskussion und Schlussbemerkungen.

Wie in meiner Dissertation hervorgehoben (S. 171), haben die bei *Orgyia* festgestellten Tatsachen meinen Glauben an die Richtigkeit der üblichen Auffassung von der Bildung der Embryonalhüllen bei den Schmetterlingen aufs ernsthafteste erschüttert. Auch eine gründliche Durchsicht der vorhandenen Literatur ergibt alsbald, dass eine skeptische Einstellung gegenüber der Faltenbildungstheorie durchaus am Platze ist. Es zeigt sich nämlich, dass mehrere Verfasser in ihren Arbeiten verschiedene Beobachtungen mitteilen, die zusammen absolut für die hier geschilderte „Ueberschiebungstheorie“ sprechen. So wurde bereits angeführt, das Bobretzky (1878) gesehen hat, dass die Serosa als einzelne, selbständige Zellschicht über das Amnion hinwächst. Weiter hat er auch deutliche, polare Unterschiede im Aussehen der Blastodermzellen festgestellt (Holst Christensen 1942, S. 172), was sicher dahin gedeutet werden darf, dass die an den Polen beobachteten, grossen Blastodermzellen „serosagene Zellen“ gewesen sind. Wie in meiner früheren Arbeit mitgeteilt (1942, S. 173—174), haben ferner Huie (1918) und Eastham (1927) ähnliche Beobachtungen gemacht; nach ihren Illustrationen zu urteilen, haben beide Verfasser die serosagenen Zellen gesehen, ohne sich jedoch selbst über ihre Bedeutung im klaren zu sein. (Beachte die grossen eingezeichneten Blastodermzellen mit 2 Kernen!). Anlässlich der Bildung der Serosa besprechen und zeigen beide Verfasser, wie sich die äussere Embryonalhülle vom Rand der Keimscheibe her über die Ventralplatte schiebt. Eastham hat die Bildung von Serosa und Amnion bei *Pieris rapae* L. besonders eingehend geschildert. Er betont, dass bei dieser Form zu einem frühen Zeitpunkt der Entwicklung

eine Art Determination in bezug auf die Blastodermzellen, die sich zur Ventralplatte entwickeln, und jene, die sich zum extraembryonalen Blastoderm ausbilden, stattfindet. An der Stelle, an der beide Arten von Zellen zusammentreffen, treten lebhaftere Zellteilungen ein, die ein starkes Wachstum nicht nur der extraembryonalen Zellen des Blastoderms, sondern auch der Keimscheibenzellen mit sich führen. Da die Berührungsstelle ausserdem die Form zusammengelegter Keile hat, deren Spitzen nebeneinander liegen („in a wedge-like manner“, s. Tafel 36, Abb. 31), werden die erstgenannten Zellen, die Serosa, automatisch auf „pseudopodienartige“ Weise die Keimscheibe überwachsen, die wiederum selbst infolge ihres Wachstums allmählich immer tiefer in den Dotter einsinkt. Trotz der Immersion bleibt aber die Verbindung mit der Serosa rundherum bestehen, und aus den umgebogenen Teilen der Keimscheibe entwickelt sich später das Amnion. In diesem Punkte schliesst sich Eastham also zweifelsohne der Faltenbildungstheorie an, wenn er auch annimmt, dass der Vorgang durch eine Ueberschiebung einsetzt, da ja die Zellen der Keimscheibe und des extraembryonalen Blastoderms in einer ganz besonderen Anordnung „zusammengefaltet“ sind. In bezug auf die weitere Entwicklung der Serosa nimmt er dagegen ganz entschieden für die Ueberschiebungstheorie Partei und sagt ausdrücklich, dass die Amnionzellen in ihrem Wachstum nicht mit den Serosazellen Schritt halten können, die wie eine einzige Zellschicht weiterwachsen. Diese Beobachtung entspricht vollständig der bereits 1878 von Bobretzky gemachten, welche auf S. 208 der vorliegenden Arbeit angeführt ist. Das Wachstum der Serosazellen ist am Vorderrand der Keimscheibe entlang besonders stark, wodurch eine kräftige Amnion-Hauptfalte entsteht, die späterhin durch 2 Lateralfalten und eine Schwanzfalte ergänzt wird. Diese Schwanzfalte beginnt sich indessen

erst dann auszudifferenzieren, wenn die Hauptfalte etwa ein Drittel der Ventralplatte bedeckt. Nach Eastham geht das weitere Wachstum des Amnions zum Teil durch die zunehmende Immersion der Keimscheibe und zum Teil durch die gradweise Formveränderung der Keimscheibe während ihrer Entwicklung vor sich. In diesem Punkt teile ich Easthams Auffassung nicht, da ich auf Grund meiner Erfahrungen mit der Eientwicklung bei *Orgyia antiqua* weiss, dass die Schliessung des Amnions sehr wohl als selbständiger, von einer gleichzeitig vor sich gehenden Serosabildung ganz unabhängiger Prozess verlaufen kann. Etwas ähnliches gibt Johannsen (1929) in seiner Arbeit an, und ich kann mich daher nicht Saito (1937) anschliessen, der diese Beobachtung als Fehldeutung der Schnitte kennzeichnet, die durch die Tendenz des äusserst dünnen Amnionhäutchens, mit der Serosa zusammenzukleben, verursacht ist (Holst Christensen 1942, S. 174). Dass Johannsen Anhänger der Ueberschiebungstheorie ist, wurde bereits erwähnt (vgl. S. 211); wie Eastham schildert er eingehend den oben besprochenen Berührungspunkt im Blastoderm zwischen den Zellen, die sich zur Serosa entwickeln und jenen, welche zur Keimscheibe werden.

Wie aus dem vorliegenden Bericht hervorgeht, scheint also vieles dafür zu sprechen, dass die Bildung von Serosa und Amnion bei den Schmetterlingen nicht auf die im allgemeinen in den Handbüchern beschriebene Weise vor sich geht. Es muss vielmehr angenommen werden, dass die Bildung der Embryonalhüllen nach der Ueberschiebungstheorie vor sich geht, und zwar auf folgende Weise:

In einem frühen Stadium der Entwicklung des Blastoderms werden zwei Arten von Zellen ausdifferenziert, nämlich Keimscheibenzellen und die sich zur Serosa entwickelnden Zellen, d. h. die sogenannten serosagenen Zellen. Diese

platten sich ab und strecken sich, wodurch sie über die Keimscheibe hin wachsen und die äussere Embryonalhülle oder Serosa bilden. Unabhängig von diesem Prozess entsteht innen das Amnion als Randbildung der Keimscheibe. Die Schliessung des Amnions scheint erst vor sich zu gehen, wenn die Dottermasse vollständig in den Raum zwischen innerer und äusserer Embryonalhülle eingedrungen ist.

Künftige Untersuchungen — sowohl an Makro- wie an Mikrolepidopteren — werden sicher weitere Beweise dafür erbringen, dass die Ueberschiebungstheorie tragkräftig ist, während die Faltenbildungstheorie als unhaltbar aufgegeben werden muss.

Literaturverzeichnis.

Ein ausführlicheres Verzeichnis findet sich in Holst Christensen (1942).

Berlese, A., (1909), *Gli Insetti*, Vol. 1. Milano.

Bobretzky, N., (1878), Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. *Z. wiss. Zool.*, Vol. 31.

Christensen, P. J. Holst, (1932), Om Sporsansen hos en Nat-sommerfugle-Han (*Orgyia antiqua* Linné). *Naturens Verden*, Vol. 16.

— (1937), Zur Histologie und Embryologie der überwinterten Eier von *Orgyia antiqua* Linné. *Zool. Jb. Anat.*, Vol. 62, 1936—37 (Heft 4, 1937).

— (1942), Embryologische und zytologische Studien über die erste und frühe Eientwicklung bei *Orgyia antiqua* Linné (Fam. *Lymantriidae*, *Lepidoptera*). *Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.* Bd. 106.

Dohrn, A., (1876), Notizen zur Kenntnis der Insectenentwicklung. *Z. wiss. Zool.*, Vol. 26.

Eastham, L. E. S., (1927), A Contribution to the Embryology of *Pieris rapae*. *Quart. J. microsc. Sci.*, New Ser., Vol. 71, 1928 (No. 283, December 1927).

— (1930), The Formation of Germ Layers in Insects. *Biol. Rev.* Cambridge, Vol. 5.

- Eastham, L. E. S. (1930), The Embryology of *Pieris rapæ* — Organogeny. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Vol. 219, 1931 (462, 1930).
- Ganin, M., (1869), Über die Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopteren-Embryonen. Mém. Ac. Sci. St. Pétersb. VII. Sér., Vol. 14, 1870 (No. 5, 1869).
- Graber, V., (1888), Über die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insecten. Morphol. Jb., Vol. 14.
- (1888), Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, Vol. 55, Abt. 2.
- (1889), Vergleichende Studien über die Embryologie der Insecten und insbesondere der Musciden. Ibid., Vol. 56, Abt. 2.
- (1890), Vergleichende Studien am Keimstreif der Insecten. Ibid., Vol. 57, Abt. 2.
- Hatschek, B., (1877), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jena. Z. Naturw., Vol. 11.
- Hirschler, J., (1906), Embryologische Untersuchungen an *Catocala nupta* L. Bull. de l'Acad. des Sci. de Cracovie, Classe des sciences mathématiques et naturelles. (Décembre, 1905).
- (1907), Spostrzezenia nad rozwojem zarodkowym motyli. Achium naukowe, Dzila II, Vol. I, Zesz. 3.
- Huie, L. H., (1918), The Formation of the Germ-Band in the Egg of the Holly Tortrix Moth, *Eudemis nevana* (Hb.). Proc. R. Soc. Edinb., Vol. 38, 1919 (Part II, No. 15, 1918).
- Imms, A. D., (1930), A General Textbook of Entomology. 2. Ed. London.
- Johannsen, O. A., (1929), Some Phases in the Embryonic Development of *Diacrisia virginica* Fabr. (*Lepidoptera*). J. Morphol., Vol. 48, No. 2, December.
- Korschelt, E. u. K. Heider, (1890—93), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena.
- (1902—10), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena.
- (1936), Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Neu bearbeitet von E. Korschelt. Vol. 2. Jena.
- Kowalevsky, A., (1871), Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. Sci. St. Pétersb., Ser. VII, Vol. 16.
- MacBride, E. W., (1914), Text-Book of Embryology. Vol. I. Invertebrata. London.
- Metschnikoff, E., (1866), Embryologische Studien an Insecten. Z. wiss. Zool. Vol. 16.

- Saito, S., (1934), A Study on the Development of the Tusser Worm, *Antheraea pernyi* Guér. J. Facult. Agric. Hokkaido. Imp. Univ., Vol. 33, Pt. 4, June.
- (1937), On the Development of the Tusser, *Antheraea pernyi* Guérin-Meneville, with Special Reference to the Comparative Embryology of Insects. J. Facult. Agric. Hokkaido Imp. Univ., Vol. 40, Pt. 2, November.
- Schwangart, F., (1904), Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Z. wiss. Zool., Vol. 76.
- Schwartz, E., (1899), Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Ibid., Vol. 66.
- Sehl, A., (1931), Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* Zell. Z. Morphol. Ökol., Vol. 20.
- Weber, H., (1933), Lehrbuch der Entomologie. Jena.

Tafelerklärung.

Alle Zeichnungen der Schnittpräparate (vgl. Tafel I, Abb. 1 sowie die Tafeln II und III, Abb. 3—5) sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat und dem Zeichentisch von Zeiss hergestellt, und zwar in der Regel in Objekttischhöhe. Die Mikrophotographien (vgl. Tafel I, Abb. 2, Tafel III, Abb. 6 sowie die Tafeln IV und V, Abb. 7—10) wurden mit dem Edingerschen Projektionsapparat aufgenommen; zu den Aufnahmen wurden ausschliesslich feinkörnige „Silber-Eosin-Platten“ von Perutz verwendet. Die angegebenen Vergrößerungen beziehen sich immer auf die Vergrößerungen nach der Reproduktion.

Für alle Abbildungen gelten die folgenden Bezeichnungen:

<i>Am, Am₁, Am₂</i>	Amnion	<i>Cyt₃</i>	„perivitellines“
<i>Amh</i>	Amnionhöhle		Zytoplasma
<i>Amk</i>	Amnionkern	<i>D</i>	Dotter
<i>Az</i>	„Auflösungszone“	<i>Dk</i>	Dotterkörper
<i>Az₁</i>	stielförmiger Teil der Auflösungs- zone	<i>Dr</i>	fettartiger Tropfen
		<i>Dt, Dt₁</i>	Dotterterritorium
<i>B</i>	„Gürtel“ in der Dottermasse	<i>Dtm</i>	Membran um ein Dotterterritorium
<i>Blz, Blz₁-Blz₃</i>	Blastodermzellen	<i>Dz</i>	Dotterzelle
<i>Bz₁-Bz₄</i>	Blastodermzellen	<i>Dzk</i>	Dotterkern
<i>Ch</i>	Chorion	<i>Ec</i>	Ektodermzelle
<i>Chs</i>	Chorionskulptur	<i>EK</i>	Ektodermkern
<i>Cyt₁</i>	„submembranöses“ Zytoplasma	<i>Ex₁K, Ex₂K</i>	extraembryonales Blastoderm
<i>Cyt₂</i>	„intervitellines“ Zytoplasma	<i>F</i>	von Amnion und Serosa gebildete Falte

<i>Fz, Fz₁-Fz₂</i>	Furchungszellen	<i>Sek</i>	Serosakern
<i>i.K</i>	inneres Keimhaut- blastem	<i>Sg, Sg₁</i> <i>Sg.2K</i>	serosagene Zellen zweikernige sero- sagene Zelle
<i>K</i>	Keimscheibe	<i>T</i>	Teilungsspindel
<i>K*</i>	Teil der Keim- scheibe mit deut- licher Zellaus- wanderung	<i>u.D</i>	einer Blastoderm- zelle ungefurchter Dot- ter
<i>Mi</i>	Eingang zu einem Mikropylkanal	<i>Va</i>	Vakuole
<i>Mv</i>	Dotterhaut	<i>Z, Z₁-Z₃</i>	verschiedene For- men von Keim- scheibenzellen
<i>Mv+Sg</i>	Dotterhaut + sero- sagene Zellen	<i>Zp</i>	dotterverarbeitende Zelle
<i>Pe, Pe₁, Pe₂</i>	Periplasma		
<i>Pz, Pz₁, Pz₂</i>	Peripheriezellen		
<i>Se</i>	Serosa		

Tafel I.

- Abb. 1. Längsschnitt durch ein 1 Tag altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 128fach. (Eisentrionyhämatein-Eosin. Xylol-Dammar). (Nach Holst Christensen 1942).
- 2. Querschnitt (Mikrophotographie) durch ein 1½ Tage altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 120fach. (Hämatoxylin-Orange. Xylol-Dammar). (Nach Holst Christensen 1942).

Tafel II.

- Abb. 3. Querschnitt durch ein 2 Tage altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 128fach. (Eisentrionyhämatein-Eosin. Xylol-Dammar). (Nach Holst Christensen 1942).
- 4. Längsschnitt durch ein 2 Tage altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 128fach. (Eisentrionyhämatein-Eosin. Xylol-Dammar). (Nach Holst Christensen 1942).

Tafel III.

- Abb. 5. Querschnitt durch ein 3 Tage altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 128fach. (Eisentrionyhämatein-Orange. Xylol-Dammar). (Nach Holst Christensen 1942).
- 6. Längsschnitt (Mikrophotographie) durch ein 4 Tage altes Ei von *Orgyia antiqua* L. Vergrößerung 118fach. (Eisentrionyhämatein-Orange. Xylol-Dammar). Man sieht, dass die Amnionbildung (*Am₁* und *Am₂*) erst im Anfangsstadium ist und als selbständiger Prozess innerhalb einer bereits bestehenden Serosa (*Mv+Sg*) vor sich geht. (Nach Holst Christensen 1942).

Tafel IV.

Abb. 7. Mikrophotographie eines etwa $\frac{1}{2}$ Tag alten, lebenden Eies von *Cochlidion limacodes* Hufn. Vergrößerung etwa 70-fach. Man sieht die ovale Form des Eies und eine Andeutung der Chorionskulptur (*Chs*) auf der rechten Seite. Oben ist unter der Eierschale eine vulkanähnliche Erhöhung des Zytoplasmas sichtbar, gerade darüber einige kleine Löcher (*Mi*), die Eingänge zu den Mikropylkanälen. Quer über das Ei verläuft als schwach sichtbarer, breiter Bandstreifen die Keimscheibe (*K*), durch welche man auch einen grossen Teil der zahlreichen öl- oder fettartigen Tropfen (*Dr*) unterscheidet, aus denen die Nährmasse des Eies besteht. Auf der linken und auf der rechten Seite springen je 2 Zipfel (*Se*) hervor, die über die Keimscheibe auf einander zu wachsen. Die Zipfelchen bezeichnen den Rand der äusseren Embryonalhülle, Serosa, der von oben bereits ein gutes Stück über die Keimscheibe herabgeglitten ist.

Abb. 8. Das gleiche Ei wie auf Abb. 7, etwas später und von der entgegengesetzten Seite aufgenommen. Vergrößerung etwa 70fach. Die 4 Serosazipfel haben sich einander weiter genähert. (Beachte die Chorionskulptur (*Chs*) auf der rechten Seite des Eies!)

Tafel V.

Abb. 9. Das gleiche Ei wie auf Abb. 7, noch später und von der selben Seite wie auf Abb. 8 aufgenommen. Vergrößerung etwa 70fach. Nunmehr sind die 4 Serosazipfel sehr dicht zusammengedrückt.

— 10. Das gleiche Ei wie auf Abb. 7, von derselben Seite wie auf Abb. 8 aufgenommen, unmittelbar nachdem sich die Zipfel getroffen haben, d. h. die Serosa ist jetzt gebildet. Vergrößerung etwa 70fach. Man sieht die Seiten der Keimscheibe (*K*) wie zwei gebogene Linien ein Stück innerhalb der lateralen Umriss des Eihälftes. Oben bemerkt man, dass die „sekundäre Furchung“ der Dottermasse in „Dotterterritorien“ (*Dt*) gerade einsetzt, und dass der Prozess in zentripetaler Richtung fortschreitet.

Dansk Oversigt.

Sommerfuglefosteret er som bekendt dækket af 2 beskyttende Embryonallhinder, inderst af Amnion og yderst af Serosa. Ifølge den gængse Opfattelse — saaledes som den skildres i Haandbogs-litteraturen samt i mange Afhandlinger vedrørende Sommerfuglernes Embryologi — opstaar de 2 Fosterhinder samtidig ved en Dobbeltfoldsdannelse langs Kimskivens Rand (Tekstfig. 1 *a-c* og *a₁-c₁*). Paa Grundlag af en Undersøgelse af Ægudviklingen hos 2 Natsommerfugle: *Orygia antiqua* L. og *Cochlidion limacodes* Hufn. paavises det nu, at denne Teori („Folddannelsesteorien“) er uforenelig med de iagttagne Kendsgerninger. Hos *Orygia antiqua* uddifferentieres allerede i Blastodermstadiet 2 Slags Celler: Kimskivecellerne og de saakaldte „serosagene Celler“, der viser sig som store, ofte tokernede Celler ved Æggets animale og vegetative Pol (Tavle II, Fig. 4). Ved en Affladning og derpaa følgende Udbredning af de serosagene Celler op ad den uden for liggende Blommehinde, dannes først Æggets yderste Fosterhinde eller Serosa, idet disse Celler efterhaanden skyder sig hen over Kimskiven og til sidst omvokser den fuldstændigt. Denne Overskydningsproces („Overskydningsteorien“) foregaar ret hurtigt og kan direkte iagttages paa det levende *Cochlidion*-Æg (Tavle IV og V). Amnion derimod opstaar senere og udvikler sig paa Bekostning af livlige Celledelinger fra Kimskivens Rand (Tavle III, Fig. 6), men inden for en allerede eksisterende Serosa. Først naar *Orygia*-Ægget er ca. 5 Dage gammelt, lukker Amnion til, men saa er ogsaa Kimskiven helt nedsunket (immergeret) i Blommen. Paa Grundlag af de ovenfor anførte Resultater og efter en Diskussion af Litteraturen mener Forfatteren sig derfor berettiget til at slutte, at „Folddannelsesteorien“ ikke kan anvendes som Forklaring paa Embryonallhindedannelsen hos de to undersøgte Sommerfuglearter og som Følge heraf rimeligvis heller ikke i al Almindelighed hos Sommerfuglene, men det kan derimod meget vel den nævnte „Overskydningsteori“.
