

11203

Zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions
(*Androctonus ornatus*).

Von

B. Kowalevsky und **M. Schulgin**
in Odessa.

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt“.

Band VI. Nr. 17, ausgegeben am 1. November 1886.

Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*).

Von **A. Kowalevsky** und **M. Schulgin** in Odessa.

Das Untersuchungsmaterial, welches uns zur Verfügung stand, stammte zum Teil aus Südfrankreich und Italien (Schulgin), zum andern Teil aus Turkestan und dem Kaukasus (Kowalevsky).

Anfangs Juni sind in der Umgebung von Baku bei den Skorpionen die Eier im vollsten Gange der Entwicklung zu finden. Das Gleiche gilt für italienische Skorpione. Bemerkenswert ist die Erscheinung, dass bei den trächtigen Weibchen, die einen Winter über in Gefangenschaft gehalten wurden, die Embryonen bis zum nächsten Frühjahr in dem gleichen Stadium der Entwicklung blieben. Die Männchen fingen schon im Winter an zu sterben, die meisten Weibchen erst am Anfange des Aprils, und zwar ohne die Embryonen zu gebären. Doch die italienischen Weibchen, welche stets an der Sonne gestanden hatten und in jungen Stadien der Embryonalentwicklung waren, haben eine große Menge Junge geboren.

1) Ausbildung der Keimblätter.

Das jüngste von uns beobachtete Stadium stellte ein Ei mit einem vollständig ausgebildeten Blastoderm dar, das auf einem Pole des

Eies lag und aus einer Zellschicht bestand. So lange die Eier im Ovarium liegen d. h. in der Kapsel, die am Uterus hängt, sind sie noch nicht befruchtet; ihre Segmentation geht erst im Uterus vor sich.

Während der Ausbildung des Blastoderms sind weder Kerne noch Zellen im Dotter zu sehen; sie finden sich ausschließlich an einem Pole des Eies. Diese Erscheinung wird dadurch erklärt, dass am reifen Eie die Kerne mit ihrem Protoplasma, d. h. der Bildungsdotter, nur auf einer Seite des Eies zu finden sind.

Die ersten Spuren der Ausbildung der Keimblätter werden dadurch angezeigt, dass in der Mitte der untern Seite des Blastoderms ein Hügelchen nach und nach sich ausbildet. Nicht selten kann man konstatieren, dass mehrere Zellen von der obern Schicht nach innen getreten sind. Diese, wie man zu sagen pflegt, ausgekeilten Zellen können betrachtet werden als Entoderm. In der ganzen Masse der Zellen lagen die karyokinetischen Figuren der obern Zellen parallel dem Blastoderm, während die der untern Zellen unregelmäßig angeordnet waren, woraus folgt, dass die obern Zellen sich auf der Oberfläche des Eies vermehren und durch Einsinken die untere Schicht bilden. Diese aus zwei Schichten bestehende Keimscheibe besitzt ganz runde Form.

Die ersten Zeichen in der Veränderung der Keimscheibe bestehen in der Bildung der embryonalen Hüllen. Auf der Oberfläche der Keimscheibe bildet sich eine runde Rinne, welche die zentrale Masse in Form eines Hügelchens abgrenzt.

In dieser Rinne sammelt sich eine Eiweißflüssigkeit, die sich in dem Maße vermehrt, als der äußere Rand der Rinne heraufwächst.

Infolge des Wachstums des Randes bildet sich eine Falte, die nur eine einfache Duplikatur des obern Blattes darstellt. In die Duplikatur reichen aber hie und da die Zellen des untern Blattes hinein. Sie liegt unmittelbar auf der Dotterhaut und legt sich über die Keimscheibe, ganz ebenso, wie es bei Insekten und Wirbeltieren stattfindet. Die innern Ränder der Hülle treffen endlich zusammen und verwachsen bald vollständig miteinander.

Die innere Schicht der Embryonalhülle, deren Zellen mit kleinen Kernen versehen sind, geht direkt in das Entoderm über, während die obere Schicht mit großen Zellkernen in die Teile des obern Blattes übergeht, welche den Dotter außerhalb der Keimscheibe bedecken. Von diesen zwei Schichten ist die innere das eigentliche Amnion, die obere ist seröse Hülle. Zwischen den zwei Schichten kann man wenige mesodermale Zellen wahrnehmen. Nach der Ausbildung der Hüllen verlängert sich die Keimscheibe, welche bis jetzt rund war, etwas, und von der Zeit an fängt ein Unterschied zwischen ihren beiden Polen an bemerkbar zu sein. Ein Pol wird dicker und länger, der andere bleibt dünn aber breit. Der erste ist das künftige Postabdomen, der zweite der zukünftige Kopf.

Während der ganzen Zeit der Ausbildung der Embryonalhüllen teilen sich von dem untern mehrschichtigen Blatte mehrere Zellen ab und vertiefen sich in den Dotter hinein. Anfangs sind diese Zellen nicht in großer Menge vorhanden, aber mit der Zeit vermehrt sich ihre Zahl bedeutend. Sie sind immer zerstreut, hauptsächlich in der Nähe der Peripherie des Dotters. Der Kern dieser Zellen ist körnig, rund, groß; sie besitzen die Fähigkeit amöboide Bewegung auszuführen. In der Tiefe des Dotters verschwinden die scharfen Umrisse dieser Zellen. Sie umfließen die Dotterkugel, um sie in ihrem Plasma zu lösen. Wir nennen diese Zellen „Dotterzellen“, weil sie keinen Anteil an der Ausbildung der Gewebe nehmen, trotzdem dass sie aus der Keimscheibe entstehen.

Am Ende dieser Vorbereitungsperiode, die der Ausbildung des eigentlichen Embryos vorausgeht, besteht das Keimblatt aus einer obern oder ektodermalen, einer untern oder entomesodermalen Schicht und endlich breitet sich unter der letztern ein Komplex von zerstreuten Zellen aus, die schon Zeit genug hatten, um eine beträchtliche Menge von Dottermasse unter der Keimscheibe zu verflüssigen.

2) Ausbildung des Verdauungsapparates.

Das Verdauungsorgan wird gewöhnlich seiner morphologischen und physiologischen Bedeutung nach in drei Teile geteilt. Der vordere Teil (Mund und Schlund) stellt eine einfache Einstülpung der ektodermischen Schicht dar, wie es schon von Meeznikoff erkannt wurde. Diese Einstülpung zieht sich zwischen beiden Hirnlappen durch, hinter welchen sie mit dem mittlern Teile des Verdauungsapparates zusammenfließt. Die Muskelschicht dieser Abteilung wie der andern Teile des Darmes entsteht aus dem Mesoderm. Der Hintererdarm bildet sich analog durch Einstülpung des Ektoderms und zwar des vorletzten postabdominalen Ringes aus. Der übrige Teil des Verdauungstraktus bleibt für den Mitteldarm übrig.

Die Hauptrolle beim Baue des Verdauungsapparates spielt die Ausbildung des Entoderms, als desjenigen Elementes, von welchem der Mitteldarm gebildet wird. Nach Herausbildung der Keimscheibe trennt sich von der entomesodermischen Schicht eine dichte Reihe von Zellen ab, die dicht an den Dotter sich anlegen. Diese Schicht ist das eigentliche Entoderm. Seine Zellen besitzen ein glasartiges Aussehen, wahrscheinlich deswegen, weil sie etwas von der Dotterflüssigkeit in ihrem Protoplasma aufgenommen haben. Erst jetzt sind alle Schichten des Embryonalkörpers zur Ausbildung gekommen und unwachsen nun den Dotter mit verschiedener Geschwindigkeit. Die seröse Hülle wächst am schnellsten, nach dieser folgen das Ektoderm und zuletzt das Darmdrüsenblatt. Unter dem Einfluss des letztern verändert sich die peripherische Schicht des Dotters, wodurch eine

rindenartige Schicht zu stande kommt. Bei näherer Betrachtung der rindenartigen Schicht sehen wir, dass die entodermalen Zellen sich mit verflüssigtem Dotter anfüllen und eine lange zylindrische Form annehmen, deren Kerne in benachbarten Zellen auf verschiedener Höhe liegen, wie wir es immer im Zylinderepithel finden.

Diese Zellen wachsen schnell und bilden eine dicke Schicht um den Dotter; aber es sinken keine in den letztern hinein. Sogleich nachdem der Dotter, der keine Zellen enthält, vollständig von dem Entoderm umwachsen ist, fängt das Postabdomen an in Form eines Hügels sich auszubilden, der aus allen drei Blättern besteht. Die röhrenförmige Einstülpung des Entoderms zieht sich über das ganze Postabdomen bis zum vorletzten Segmente hin, wo sie mit der von außen eingestülpten Grube als Anfang des Afters zusammenstößt.

Der anfangs einfache Mitteldarm differenziert sich verhältnismäßig spät in eine röhrenförmige Abteilung, oder den eigentlichen Mitteldarm, und in die Lappen der Leber. Der Mitteldarm wird zuerst vorn und hinten fertig ausgebildet. In seinem mittlern Teile entwickelt sich dann zuerst der Boden, später die seitlichen und obern Wände. Der ganze Dotter wird von Leberzellen umwachsen, deren Komplex in mehrere Lappen geteilt ist.

3) Mesoderm und Gefäßsystem.

Das Mesoderm kann erst dann als vollständig ausgebildet betrachtet werden, wenn vom untern entomesodermalen Blatte das Entoderm sich abgetrennt hat. Das Mesoderm verbleibt länger als die andern Blätter unter der Keimscheibe und wächst am spätesten über den Rücken des Embryos. Die Zahl der mesodermalen Segmente entspricht derjenigen des Körpers, und dabei existiert ein präorales Segment, das eine Kavität enthält, wie die andern mesodermalen Segmente des Körpers. Das äußere Blatt eines jeden mesodermalen Segmentes, das somatische oder Muskelblatt, ist bedeutend dicker als das splanchnische, das Darmfaserblatt. Diese beiden Blätter gehen auf der Peripherie des Segmentes ineinander über und verbreiten sich weiter auf die Ränder des Körpers als ein kompaktes Blatt, das noch nicht in Schichten gespalten ist.

In der Zeit, wo das Darmdrüsenblatt sich zusammenschließt, wachsen die Seitenränder des Mesoderms zwischen Ento- und Ektoderm auf den Rücken hinauf. Diese Schicht der peripherischen Zellen ist noch nicht in zwei Blättchen gespalten und bietet in manchen Beziehungen besonderes Interesse. Die Randzellen der einfachen Schicht trennen sich von der übrigen Schicht ab, die näher am Rücken liegenden werden mehr rund, saftig, endlich kugelrund und durchsichtig, mit einem Kern versehen, kurz, sie erinnern an

junge Eier. Wir meinen behaupten zu dürfen, dass die genannten Zellen dadurch aus mesodermalen Zellen entstanden sind, dass die letztern mit dem Vorrücken zwischen zwei Schichten Eiweiß verschlucken, welches inzwischen von entodermalen Zellen verflüssigt ist. Diese Zellen streben sich gegen die Rückenseite zu bewegen und werden als primäre Blutkörperchen betrachtet. Die genannten Zellen, die eigentlich weder zum obern (Hautmuskel-), noch zum untern (Darmfaser-) Blatte gehören, verbreiten sich auf der Rückenseite des Embryos, wo die Blätter noch nicht miteinander in Berührung gekommen sind. Hier erfüllen sie eine lange breite Spalte längs des Rückens des Embryos, die vorn und hinten etwas enger als in der Mitte ist. Diese Spalte, wie gesagt zwischen Ento- und Ektoderm liegend, verbreitert sich, deswegen kann sie verglichen werden mit der Furchungshöhle der Tiere, deren Eier vollständige Furchung erleiden. Der Raum, in welchem die primären Blutkörperchen liegen, erleidet eine Verengung infolge der Ausdehnung der seitlichen mesodermalen Blättchen. Diese Blättchen nähern sich dann weiter einander und wachsen endlich zusammen, und zwar zuerst auf der Rückenseite, während sie gegen das Entoderm noch lange offen bleiben. Nach der Verwachsung wird ein paariges Blättchen gebildet, das die Rolle des Mesokardiums spielt, des jetzt schon ausgebildeten Herzens, das noch mit dem mesodermalen Blättchen zusammenhängt.

Das fertige Herz besteht jetzt aus zwei Schichten: die innere oder das Endothel, und die äußere oder die Muskelschicht, die beide aber ausschließlich vom Mesoderm ihren Ursprung nehmen. Noch vor dem Zusammentreten der beiden mesodermalen Blättchen behufs Ausbildung des Herzens kann man die zarten flachen Zellen, die später das Endothel des Herzens bilden, unterscheiden von den mehr saftigen Zellen, welche die Anlage der Muskelscheide des Herzens sind. Während der Ausbildung des letztern bilden sich auch die Herzspalten, durch welche das Lumen des Herzens mit dem umgebenden Raum in Verbindung steht. Die Flügelmuskeln des Herzens entstehen ebenfalls aus dem Mesoderm. Das Wenige, das wir über das Perikardium beobachtet haben, besteht darin, dass um das fertige Herz, besonders auf seiner Rückenseite, eine Anhäufung von großen, oft zweikernigen Zellen stattfindet. Diese Anhäufung hat das Aussehen von blasigem Bindegewebe, aus welchem um das Herz eine Membran sich bildet, die das ganze Herz mit den Muskeln zusammen in ihren Raum aufnimmt.

4) *Ausbildung des Nervensystems.*

Die ersten Spuren des Nervensystems erscheinen in der Zeit, wo die Kopfglieder anfangen bemerkbar zu sein. Das Nervensystem erscheint als eine Verdickung des Ektoderms, die in der Mitte der

Bauchseite vom Kopfe aus nach unten sich hinzieht. Entsprechend der Teilung des Körpers in Segmente wird auch der Nervenstrang geteilt. An jedem Ring beobachten wir zwei Erhebungen, von welchen eine peripherisch liegt, die andere der Mittellinie sich nähert. Jene bildet sich später zu Gliedmaßen aus, letztere zu einem Segment des Nervenstranges. Aus solchen Erhebungen auf den Segmenten setzt sich das ganze Nervensystem zusammen.

Anfangs ist das Nervensystem nichts Anderes als eine einfache Anhäufung der ektodermalen Zellen, aber in der Zeit, wo die ersten Spuren von Kopfgliedern deutlich werden, beginnt eine schnelle Vermehrung der ektodermalen Zellen, zuerst auf den Kopfsegmenten, später auf den andern. Die Vermehrung geschieht dadurch, dass in jedem Segmente eine Wucherung der ektodermalen Zellen eintritt, und zwar auf jedem Körpersegmente an 10 bis 12, auf dem Kopfsegmente an 15 bis 20 gesonderten Stellen, welche das Aussehen von Gruben haben. Auf dem Querschnitte erscheinen diese Gruben als einfache hohle Räume, die bald verschwinden wegen des Zusammenwachsens der sie auskleidenden Zellen, welche letztere bald so hoch anwachsen, dass sie die ganze Dicke des Stranges bilden. Es liegt auf der Hand, dass eine solche Art der Vermehrung der Zellen einen großen Vorzug hat gegenüber einer einfachen Ausbreitung der Zellen auf der Oberfläche. Denn grade durch diese Gruben vergrößert sich die Masse des Nervenstranges in demselben Verhältnis, wie es z. B. bei Vermehrung der Zellen im Dünndarme stattfindet. Diese Art des Wachstums des Nervensystems bei Skorpionen wurde schon von Herrn Korotneff bemerkt und uns von ihm mitgeteilt. Nachdem dann der Nervenstrang einigermaßen ausgebildet ist, fängt auch die Faser-substanz sich auszubilden an, und erst jetzt trennen sich die Ganglien von dem Ektoderm los.

Die Entwicklung des Kopfhirnes unterscheidet sich von der Entwicklung der übrigen Teile dadurch, dass an seinem Entwicklungsgange eine accessorische Falte Anteil nimmt. Diese Falte wurde schon von Meeznikoff für die Skorpione und von Balfour für die Spinnen angegeben. Sie bildet sich unabhängig von den genannten Gruben, die für das ganze System eigentümlich sind, dadurch, dass die nervöse Kopfplatte eine paarige halbkreisförmige Einsenkung bekommt, welche letztere die ganze vordere Peripherie der Kopflappen vertieft. Die Einsenkung wird bald von einer Erhebung eingerahmt, und zwar so, dass deren vordere Wand eine über die Einsenkung gegen den Mund hin wachsende Falte gibt. Die eingesunkenen Teile der Kopflappen bilden zwei Hirnblasen — eine linke und eine rechte — die mit der Peripherie durch je eine Spalte in Verbindung stehen. Die Spalten sind von den Falten bedeckt, welche aber bald mit dem Rande der eingesunkenen Teile zusammenwachsen, und dann sehen wir die beiden Blasen vollständig bedeckt; ihre obere Wände sind

von den genannten Falten gebildet. Nach der Verwachsung der Falten mit den Rändern der Blasen verschwinden erstere nicht, sondern am Platze der Verwachsung bildet sich eine Erhebung, deren Wachstum mehr und mehr vorschreitet. Daraus entsteht eine neue Falte über dem schon vollständig ausgebildeten Hirn. In solcher Weise werden zwei Taschen gebildet, die gegen die Mundöffnung, d. h. in der Richtung der Extremitäten, geöffnet sind. Diese Falten oder, besser zu sagen, diese Taschen bestehen aus der obern Wand und dem Boden. Der Boden ist gebildet von einer dünnen Schicht des Ektoderms, von welcher das nervöse Kopfblatt schon abgetrennt ist. Die obere Wand oder die Decke dieser Seitentaschen, also die eigentliche Falte, besteht, wie es auf dem Längsschnitte scheint, aus einer einfachen Falte des Ektoderms, deren untere Wand der Tasche zugekehrt ist; letztere ist dick und besteht aus der gleichen Verdickung des Ektoderms, wie die Kopflappen selbst; die obere Schicht der Falte ist dasselbe Ektoderm wie auf dem ganzen Kopflappen. Diese Taschen sind die ersten Spuren der Mittelaugen des Skorpions, auf deren weitere Entwicklung wir zurückkommen, nachdem wir die Beschreibung der Ausbildung des zentralen Nervensystems beendet haben werden.

Das Kopfganglion bildet sich, wie gesagt, durch Einsenkung der Nervenplatte, wobei zu bemerken ist, dass im vertieften Teile gleiche grubenähnliche Vertiefungen wie auf der ganzen Oberfläche der andern Segmente sich finden. Die Fasersubstanz bildet sich etwas später und wie es scheint, ist eben in dem Raume der Blasen der Platz, von welchem dieselbe ihren Ursprung nimmt.

Die Ganglien der Maxillen fließen, wie schon Mecznikoff gesehen hat, mit den Kopfganglien zusammen.

Was die Augen betrifft, so geht die Ausbildung der Mittelaugen ganz anders vor sich, als die der Seitenaugen. Die Mittelaugen werden von der gleichen Falte gebildet, welche am Baue der Kopflappen Anteil nimmt, nur mit dem Unterschiede, dass für den Bau des Hirns die tiefen Teile der Falte verwendet werden, während die Augen Derivate der peripherischen Teile derselben Falte sind. Wir haben diese Falten entstehen sehen als zwei Seitentaschen auf dem Kopfe. Auf der Mitte des Kopfes nähern sich die zwei Falten einander über der obern Lippe und verwachsen mit der Zeit vollständig miteinander. Die eigentlichen Augen bilden sich erst dann, wenn die Falten zusammengewachsen sind, dadurch, dass auf jeder Hälfte der Falte auf deren innerer Seite eine runde Platte sich abhebt, auf deren unterem verdicktem Teile Pigment aufgelagert wird.

Die Seitenaugen entwickeln sich unabhängig von den Mittelaugen, und bei ihrer Ausbildung nimmt die Vertiefung der obern Schicht der Kopfplatte Anteil. Die Einzelheiten dieses Vorganges sind von uns noch nicht bearbeitet.

Der Verschiedenheit in der Ausbildung der Augen entspricht der

Bau der fertigen Augen, wie Ray-Lankester gefunden hat. Wie aus der Beschreibung der Entwicklung folgt, haben die Mittelaugen ihren Ursprung aus der gleichen Primitivplatte, wie das Kopfhirn. Für die andern Organe des Embryos müssen erwähnt werden die Anwesenheit der Coxaldrüsen und Ausführungsgänge der Genitaldrüsen. Die erste Stufe, in welcher die Coxaldrüse von uns gefunden wurde, fällt in die Zeit, in welcher die Bauchkette des Nervensystems schon vom Ektoderm abgeschieden war. Da erschien sie als paariges Rohr, dessen Ausmündung an der Basis des zweiten Paares (?) der Füße sich befindet, und dessen inneres Ende schon bis an den vordern Leberlappen heranreichte. Bei spätern Stadien werden die Windungen sehr zahlreich und bilden eine Masse Schleifen.

Die Ausführungsgänge werden von zwei Ausgangsstellen aus gebildet. Ein Teil, das innere Rohr, scheint vom Splanchnoblast seinen Ursprung zu nehmen in Form eines Trichters, der mit seiner breiten Oeffnung in die Körperhöhle sich öffnet und mit dem engen Ende gegen die Peripherie gerichtet ist. Hier nähert sich die früher schon erscheinende Einstülpung der äußern Haut, welche den äußern Teil der Genitalgänge bildet. Dem innern Rohr legen sich die Zellpolster auf, die wahrscheinlich die ersten Spuren der Genitaldrüsen vorstellen.

Die Ausbildung der Lungensäcke wurde zuerst ziemlich spät beobachtet, als einfache Einstülpung in einen an Blutelementen reichen Raum.