

(Aus dem Ungarischen Biologischen Forschungsinstitut Tihany und aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

EMBRYOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN KALOTERMES FLAVICOLLIS.*

Von LÁSZLÓ TÓTH (Tihany).

(Mit 7 Tafelfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

- I. Einleitung
- II. Das Ei
- III. Furchung — Invagination
- IV. Keimstreifen — Segmentierung — Blastokinese
- V. Organbildung
- VI. Bedingungen der Embryonalentwicklung
- Literatur

I. Einleitung.

Über die Embryologie der Termiten liegen nur drei Arbeiten vor. Die erste von KNOVER (1900), eigentlich die einzige spezielle Untersuchung, behandelt leider nur eine Art (*Eutermes Rippertii?*) und berücksichtigt die späte Entwicklung nicht mehr bzw. nur in schematischen Silhouettenbildern. HOLMGREN (1909) befaßt sich ausführlich mit der Segmentbildung des Termitenkopfes. STRINDBERG (1913) untersucht die Embryonalentwicklung bei *Eutermes rotundiceps* weitaus ausführlicher und betrachtet das Problem in seinen „embryologischen Studien an Insekten“ aus vergleichend embryologischen Gesichtspunkten.

* Diese Arbeit wurde mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Deutsch-Ungarischen Kulturabkommens gefertigt. Herrn Prof. Dr. W. GOETSCH, dem Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Breslau, der meine Forschungsarbeit in jeder Hinsicht mit Rat und Tat und besonders großem Interesse förderte, gilt mein aufrichtiger Dank.

Trotz der Gründlichkeit letzterer Arbeit erschien es aussichtsreich, Untersuchungen auch an anderen Termesarten zu unternehmen. Für diese Zwecke stand mir reichliches Material von *Kalotermes flavicollis* zur Verfügung.

II. Das Ei.

Man findet die Eier von *Kalotermes flavicollis* meistens in kleineren Gruppen angehäuft, 6—12 Stück zusammen. Sie werden immer wieder umgedreht und weitergeschleppt, so daß sie nie längere Zeit in einer Stellung verbleiben. Diese Tätigkeit wird von den älteren Larven ausgeübt und ist eine Art Brutpflege, wodurch die Eier immer in den günstigsten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen verbleiben.

Außerlich betrachtet (Fig. 1.) sind die Eier eher bohnen- als eiförmig, das heißt mit einer konkaven bzw. konvexen Seite. Auffallend ist auch der starke Größenunterschied, den die Eier untereinander aufweisen. Während die Länge eines frisch gelegten Eies nur rund 1 mm und die Breite bei der Eindellung 0,35 mm beträgt, wächst das Ei mit der fortschreitenden Embryonalentwicklung um ein Drittel in jeder Dimensionsrichtung, so daß schließlich die Länge durchschnittlich 1,5 mm, die Breite 0,5 mm erreicht. Dabei ist das eine Ende des Eies immer etwas dicker, hier setzt später die Entwicklung der Keimanlage ein und wird nach der Umrollung zum definitiven hinteren Pol, während die leicht eingedellte, konkave Seite nach der Umrollung zur definitiven Dorsalseite wird. Damit wäre eine Orientierung des Eies gegeben, wobei aber nicht vergessen werden darf, daß diese Verhältnisse erst nach der Umrollung zutreffen, vorher aber gerade umgekehrt liegen.

Die Eier sind seidig, hellgelb und prall. Von außen her sind sie von der chitin-ähnlichen, seidigen Hülle des Chorions umgeben. In heißem Alkohol oder in Fixiermitteln schrumpft der Eiinhalt zusammen, und das Chorion hebt sich deutlich ab, worauf es auch leicht zu entfernen ist. Es besteht aus zwei Schichten und ist außen regelmäßig 6-eckig gefeldert.

Das Ei von *Kalotermes flavicollis* ist wie das typische Insektenei dotterreich, wobei der Nahrungsdotter das Eioplasma mengenmäßig weit überwiegt. Letzteres bildet nur eine schmale Randzone: das Keimhautblastem welches von außen her mit einem zarten Häutchen der Dotterhaut abgegrenzt wird und ein äußerst feines inneres Netzwerk, in dessen Maschen der überaus reichliche Nahrungsdotter in Form von Eiweiß-, Glykogen- und Fett- bzw. Öltropfen eingelagert liegt.

III. Furchung-Invagination.

Die erste Kernteilung findet in der Mitte statt, anschließend setzen weitere Teilungen ein. Nur die ersten drei Furchungsteilungen laufen in nahezu gleicher Zeit ab, nachdem das 8-Zellstadium erreicht ist, tritt eine Verschie-

bung des Teilungsrythmusses ein. Gleich nach den ersten Teilungen wandern die meisten Kerne allmählich nach der Peripherie, nur einige verbleiben im Eininneren, um sich dort in primäre Dotterkerne zu verwandeln. Diese Dotterkerne schränken allmählich ihre Teilungsfähigkeit ein und nehmen den Charakter von Arbeitskernen an. Sie unterscheiden sich auch durch ihre größeren Ausmasse von den Furchungskernen, und dieser Größenunterschied wird später nur noch deutlicher.

Die Furchungskerne, die die Peripherie erreichen, senken sich in das Keimhautblastem ein und bilden gemeinsam das Blastoderm, welches bei Kalotermes recht spärlich Kerne enthält.

Nur an dem dickeren Eiende, also am definitiven hinteren Pol, wird die Ansammlung der Kerne dichter (Fig. 2.), wo dann durch ihre immer stärkere Konzentration schließlich eine runde, tellerförmige Keimanlage entsteht. Die Ausbildung der Keimanlage beschränkt sich übrigens nur auf das hintere Ende des Eies, so daß das Ei von Kalotermes zu den „Kleinkeimigen“ gerechnet werden muß.

Die Kerne der Keimanlage liegen zuerst noch ungeordnet, sie sind annähernd rund, mit einem Nucleolus und einer Anzahl zerstreuten, kleineren Chromatinschollen versehen. Später aber richten sich die Kerne epithelartig aus und ihre Gestalt wird mehr oval. Kern-Größe und -Gestalt sind übrigens vorläufig noch mit den anderen Blastodermzellen weitgehend übereinstimmend. Die Ausbildung der Keimanlage geschieht nicht allein durch die Teilungstätigkeit ihrer Zellen, denn diese bleibt in dem ganzen Blastoderm, nahezu gleichmäßig, sondern auch durch aktive Zuwanderung einiger Blastodermkerne aus den naheliegenden Eiregionen.

Kaum ist die Konzentration der Zellen der Keimanlage beendet, so setzt eine Einstülpung der Keimanlage (Invagination) ein, auf welche die Bildung der Embryonalhüllen (Serosa und Amnion) folgt. Gleichzeitig aber läuft noch ein Prozeß ab, nämlich die Entstehung der Keimblätter aus der bisher noch einheitlichen Keimanlage.

Bei der Einstülpung hebt sich die Keimanlage plötzlich von dem Chorion ab, an dem sie sich bis dahin eng anschmiegte bzw. durch feine Plasmaausläufer mit ihm verbunden war. Diese reißen nun ab und hängen als feinste Zotten an dem eingebeulten Keimepithel. (Fig. 3.) Die Kräfte, die die Einstülpung hervorrufen sind unbekannt, es muß aber jedenfalls am hinteren Eipol ein Druckunterschied auftreten, der durch die Einstülpung ausgeglichen wird. Ob dabei der während der Ausbildung der Keimanlage an dieser Stelle bemerkbare, verstärkte Verbrauch an Dottermaterial eine Rolle spielt, kann nicht entschieden werden.

Die entstandene Öffnung wird aber bald geschlossen, indem die Ränder sich entgegenwachsen und schließlich miteinander verschmelzen. Es sei nur noch erwähnt, daß bei der Schließung eine Richtung stärker ausgeprägt ist, da der Rand der konkaven Eiseite schneller wächst. Zunächst also verschmelzen die Ränder des Keimepithels. Dadurch entsteht eine völlig geschlossene

Höhle: die Amnionhöhle. (Fig. 4.) Da die Ränder der Keimanlage dünner waren als die Mitte, so kommt nun dieser dünnere, einreihige Epithelteil dem Chorion zugekehrt zu liegen und wird als Amnion bezeichnet.

Das an den Rändern der Keimanlage sich angrenzende Blastoderm wächst aber seinerseits ebenfalls zusammen und bildet zwischen Amnion und Chorion eine dünne Haut, die Serosa, die also aus dem Keimhautblastem hervorging. Sie bildet unter dem Chorion eine dünne, embryonale Hülle und umgibt das gesamte Eimaterial, Keim und Dotter. Ihre Zellen sind große, stark abgeplattete, polygonale Pflasterzellen (Fig. 5.) mit ebenfalls platten, ovalen Kernen, die sich nicht mehr teilen und morphologisch als Arbeitskerne zu bezeichnen sind.

Fast gleichzeitig mit der Einstülpung der Keimanlage macht sich in ihrem der Eimitte zugekehrten Teil eine allmähliche Absonderung einiger Zellen nach dem Dotter zu bemerkbar. Nach der Ausbildung der Embryonalhüllen, also nach beendeter Schließung der Amnionhöhle, wird dieser Prozeß nur noch deutlicher. Man kann nun zwei Keimschichten unterscheiden. Die eine, die Amnionhöhle begrenzende Epithelschicht, ist das Keimectoderm, welches, wie schon bekannt, direkt in das Amnion (Hüllenectoderm) übergeht, und aus dem später die Ausbildung der Organe ectodermaler Herkunft hervorgeht.

In der Mitte des Keimectoderms, nach dem Dotter zugekehrt, liegen nun die bereits, wie nach einer Art von Delamination abgesonderte Zellen, die das sogenannte „untere Blatt“ oder richtiger Entomesoderm bilden. Letztere Bezeichnung trifft nur solange zu, bis sich von ihm die Mitteldarmanlage als einzige entodermale Organanlage abtrennt. Dies erfolgt während der nun einsetzenden Wachstumsperiode des Keimstreifens.

IV. Keimstreifen-Segmentierung-Blastokinese.

In der Periode der Keimblätterbildung ist die Form des Keimes eiförmig-oval und wächst sich von nun an in Längsrichtung zu einem Keimstreifen aus. Dabei wird die Amnionhöhle zu einem immer enger werdenden mit Amnionflüssigkeit gefüllten Spaltraum. Während seines Längswachstums dehnt sich der Keimstreifen zunächst auf beiden Eiseiten etwas aus. Infolge der rasch aufeinanderfolgenden Zellteilungen werden seine Kerne, aber auch die Amnionkerne, immer kleiner, während die Serosakerne, besonders aber die Dotterkerne, durch ihre Größe auffallen.

Bei der Weiterentwicklung des Keimstreifens wird dann seine Lage an dem etwas dickeren Ende, und zwar an der konvexen Eiseite, fixiert, es entwickelt sich daraus der Kopfteil. Das andere sich leicht verjüngende Ende wächst dagegen, an der Serosa entlangleitend, immer weiter nach der Eindellungsstelle des Eies zu. Hand in Hand damit verlängert sich natürlich auch das Amnion, während es gleichzeitig, ähnlich der Serosa, zu einer dünnen, einschichtigen Embryonalhülle wird. Seine Zellen stellen dann ihre Teilungs-

tätigkeit ebenfalls ein. Der Keimstreifen selbst besteht auch während seiner Streckung zuerst noch aus zwei Lagen, Ectoderm und Entomesoderm. Sie sind voneinander nunmehr scharf getrennt und unterscheiden sich auch dadurch, daß das Ectoderm eine festgefügte Epithelschicht darstellt, die Entomesodermzellen dagegen ein lockeres Gefüge bilden und die Enden des Keimstreifens nicht erreichen. Bald aber sondert sich auch das Entoderm als ein dünner dem Dotter zugekehrter Zellstrang ab. Seine Zellen sind langgestreckt und bilden nach der Umrollung ein einschichtiges Epithel um das Dotter.

Wie schon erwähnt, kennzeichnet sich das Kopfende, also der der konvexen Eiseite anliegende Teil des Keimstreifens, schon frühzeitig durch einen etwas größeren Umfang. Nun setzt sich, als erster Schritt der Segmentierung, dieser Teil des Keimstreifens als Kopflappen ab und bildet seine zwei seitlichen Ausbuchtungen. Anschließend daran beginnt die Segmentierung und Extremitätenbildung und in fortschreitender Reihe entstehen: Kopfsegmente und erstes Thorakalsegment, zweites und drittes Thorakalsegment (mit ihren Extremitätenanlagen), die ersten fünf Abdominalsegmente und schließlich die übrigen Abdominalsegmente.

Die Extremitätenanlagen erscheinen zunächst als flache, paarige Ectodermausstülpungen, nehmen aber an Länge schnell zu und verbleiben dann eine Zeitlang in diesem Zustand, ihre Versorgung mit den dazugehörigen Muskeln, Nerven, Tracheen usw. erfolgt erst später.

Mit der Ausbildung der Segmente und der Extremitäten erfuhrt das Embryo eine bedeutende Größenzunahme und beansprucht die Hälfte des Eiraumes. Es liegt aber noch nicht in seiner definitiven Lage, sondern „steht auf dem Kopf“. (Fig. 6.) Das heißt, der Kopfteil, der später das vordere Eiende einnehmen sollte, liegt am hinteren Eipol, andererseits liegt das Embryo mit seiner ventralen Seite, also mit den Beinen, zuerst noch nach der konkaven Eiseite zugekehrt, um später sich mit dem ventralen Teil zur konvexen Eiseite zu wenden.

Um die richtige und endgültige Lage zu erreichen, muß das Embryo Bewegungen ausführen (Blastokinese), oder wie man es auch bezeichnet, „umrollen“. Es ist eigentlich eher ein langsames Gleiten, wobei das Embryo mit dem Kopf nach oben zu stößt und, das Dotter vor sich drängend, an der konvexen Eiseite entlang gleitet.

Bei der Umrollung wird die gesamte Dottermenge umgelagert und nach der konkaven Eiseite hin zusammengedrängt. Auch die Embryonalhüllen — Serosa und Amnion — werden stark in Mitleidenschaft gezogen. Sie zerreißen, und ihre zusammengeballten Zellen gelangen in die Dottermasse, wo sie mit den Dotterkernen zusammen allmählich degenerieren, um später durch die Mitteldarmzellen verdaut zu werden. Gleichzeitig mit dem Verschwinden der Embryonalhüllen bildet sich aus dem Ectoderm die dorsale Körperdecke.

Nach beendeter Umrollung kann die Lage des Embryos als definitiv bezeichnet werden, die dorsale Eiseite ist also gleichzeitig die Dorsalseite des

Embryos, der obere Eipol dem Kopfende des Embryos gleich usw. Diese Lage bleibt dann endgültig bis zum Schlüpfen aufrecht erhalten, eine weitere Bewegung des Embryos setzt nicht mehr ein.

V. Organbildung.

Darmkanal. Der Darm wird aus drei sich jeweils selbständig entwickelnden Abschnitten, Vorder-, Mittel- und Hinterdarm, gebildet. Die erste Anlage des Vorderdarmes (Stomodaeum) macht sich bald nach der Bildung der ersten Segmentplatten als eine flache Ectodermeinstülpung an der Dorsalseite des Kopflappensegmentes bemerkbar. Diese Anlage wird zwar beim Wachstum des Embryos immer deutlicher, eine wesentliche Differenzierung setzt aber erst nach der Umrollung ein, indem aus ihr Pharynx, Oesophagus, Kropf, Kaumagen und Valvula cardiaca entstehen. (Fig. 7.)

Kropf und Kaumagen sind embryonal sehr voluminös und bilden einen dünnwandigen, leeren Sack, in welchem nach der Geburt die erste Nahrung in Form von einer beträchtlichen Menge Hinterdarmflüssigkeit der Nestgenossen aufgenommen wird. Die Valvula cardiaca hängt tief in das noch mit Dotter gefüllte Mitteldarmlumen hinein.

Der Mitteldarm ist das einzige Insektenorgan von ectodermaler Herkunft. Die Entstehung seiner ersten Anlage fällt also mit der Absonderung der Entodermzellen vom unteren Blatt zusammen. Sie bleiben dann als eine einreihige, unsegmentierte Zellschicht oberhalb des Mesoderms eine zeitlang unverändert liegen. Erst nach beendeter Umrollung umwachsen ihre Zellen die Dottermenge und, indem ihre Ränder in der dorsalen Mittellinie miteinander sich vereinen, entsteht um den Dotter herum eine geschlossene Mitteldarmepithelwand. Um diese, nach außen zu, bildet sich, wiederum aus mesodermalen Zellen, die Darmmuskelschicht, während an der Innenseite sich die Dotterkerne ansammeln, wo sie degenerieren und später verdaut werden. Auch die eingeschlossene Dottermenge wird immer geringer, und die Wand des Mitteldarmes zieht sich fortschreitend zusammen. Aber erst nach der Geburt erhält der Mitteldarm sein endgültiges Aussehen.

Der Hinterdarm (Proctodaeum) ist ähnlich dem Vorderdarm eine ectodermale Einstülpung, die aber etwas später, erst kurz vor der Umrollung, gebildet wird. Während und nach der Umrollung tritt ein ausgeprägtes Längswachstum ein, was dann nach beendeter Umrollung zur Bildung von Windungen führt. Gleichzeitig setzt sich auch eine Differenzierung ein, und es entstehen fünf blasenförmige Abschnitte. Am deutlichsten ist der letzte zu erkennen, der zur Analblase wird. Die innere, ectodermale Epithelschicht des Hinterdarmes ist, ebenso wie bei dem Vorder- und Mitteldarm, von außen von einer mesodermalen Zellenlage umgeben, die die Hinterdarmmuskulatur zu bilden berufen ist. (Fig. 7.)

Malpighische Gefäße. Erst nach beendeter Umrollung zeigen sich die ersten Anlagen der Malpighischen Gefäße als vier kleine Ausstül-

pungen des Hinterdarmepithels. Sie entstehen am Pylorusteil, also unmittelbar unterhalb der Stelle, wo Mittel- und Hinterdarm aufeinanderstossen. Sie wachsen bald bedeutend in der Länge aus und bilden zahlreiche Krümmungen. In ihrer Mitte entsteht ein enges Lumen, umgeben von größeren ectodermalen Zellen, die von außen her von kleineren mesodermalen Zellen bedeckt werden.

Speicheldrüse. Sie entsteht als eine paarige ectodermale Einstülpung an dem zweiten Maxillarsegment. Diese wachsen nach der Umrollung stark heran und bilden mehrere Loben in der unmittelbaren Nähe der Speiseröhre. Die beiden Mündungen nähern sich später und werden zum Schluß durch ein gemeinsames, ebenfalls ectodermales Mündungsstück zusammengefaßt.

Nervensystem. Die erste Anlage des Nervensystems entsteht gleichzeitig mit dem Beginn der Segmentierung. Sie bildet sich aus dem Ectoderm durch Verdickung zu einem Doppelstrang, in der Mitte die Neuralrinne freilassend. Nach deutlicher Abhebung von den übrigen, die Körperdecke bildenden Ectodermzellen, entsteht dann durch die caudalwärts fortschreitenden Segmentbildungen eine strickleiter-förmige Ganglienkeite. Die vordersten dieser Ganglien verschmelzen sofort zu einem einheitlichen supraösophagealen Gehirn (Cerebralganglion).

Auch die hinteren drei Kopfganglien (Maxillar-, Mandibular- und Labialsegment) erfahren während und nach der Umrollung eine starke Konzentration und bilden schließlich gemeinsam das Unterschlundganglion (Suboesophagalganglion). Die zwei mächtigen Kopfganglienmassen stehen durch die starken beiderseitigen Connectiven miteinander in Verbindung. Durch die von den beiden Ganglien und den Connectiven umschlossene Öffnung dringt dann der Oesophagus durch.

An das Unterschlundganglion folgen die drei Thorakal- und die elf Abdominalganglien. Das erste Abdominalganglion verschmilzt aber mit dem letzten Thorakalganglion, und ebenfalls vereinigen sich die hintersten vier Abdominalganglien miteinander, so daß zum Schluß nur noch sechs Abdominalganglien übrigbleiben.

Trachealsystem. Nach beendeter Umrollung erscheinen die Tracheenanlagen als kurze ectodermale Einstülpungen, segmental angeordnet, paarweise an dem oberen vorderen Rande der Pleura. Sie verharren in einem primitiv-embryonalen Zustand und erreichen erst postembryonal ihre volle Entfaltung. Tracheen am Kopf und am letzten Thoracalsegment fehlen sie werden nur an den ersten zwei Thoracal- und an den acht vorderen Abdominalsegmenten angelegt. Somit beträgt ihre Zahl im ganzen zehn.

Oenocyten. Sie treten mit den Tracheenanlagen gleichzeitig und gleicherorts auf. Ihre Zellen sind aus der abdominalen Epithelschicht versenkte und vergrößerte Ectodermzellen, die die Tracheenanlagen umgeben.

Fettkörper. Aus der mesodermalen Wandung der Leibeshöhle sich

abschnürende Zellen nehmen Reservestoffe in sich auf und werden zu Fettzellen, die dann größere zusammenhängende Lappen bilden.

Rückengefäß. Das Rückengefäß ist mesodermalen Ursprungs und bildet sich aus den embryonalen Zellen (Cardioblasten), die sich an den lateralen Seiten der Coelomsäckchen ansammeln. Während des Wachstums der Coelomsäckchen werden diese Zellen dann in die dorsale Mittellinie zusammengedrängt, wo sie schließlich durch Verwachsen ihrer beiderseitigen langen, rinnenförmigen Anlagen ein einheitliches röhrenförmiges Rückengefäß bilden. In seiner Wand entwickelt sich eine quergestreifte Muskulatur, durch deren pulsierende Tätigkeit das Blut in ständiger Zirkulation gehalten wird.

Blut. Die embryonalen Hohlräume sind von einer Körperflüssigkeit erfüllt, diese fließt dann später zusammen und wird in dem offenen Blutgefäßsystem nunmehr als Blutflüssigkeit bezeichnet. Die in ihr flottierenden Blutzellen sondern sich wahrscheinlich von dem embryonalen Entoderm schon frühzeitig ab, vermehren sich dann durch Teilungen, um die nötigen Mengenverhältnisse zur Blutflüssigkeit zu erreichen, die sie dann auch weiterhin auf diesem Wege beibehalten.

Geschlechtsorgane. Die Genitalanlagen machen sich zuerst als kleine Verdickungen in der visceralen Wand der ersten acht abdominalen Coelomsäckchen bemerkbar, von denen die vier hinteren in ihrer Mitte einige größere Zellen aufweisen. Letztere stellen die Geschlechtszellen dar, während die übrigen die epitheliale Hülle der Geschlechtsdrüsen aufbauen. Es darf wohl als ein primitives Merkmal gelten, daß auch die ersten abdominalen Coelomsäckchen beim Aufbau der Genitalorgane teilnehmen.

Während der späteren embryonalen Entwicklung konzentrieren sich die anfangs segmental angeordneten Anlagen der Geschlechtsdrüsen, rücken immer mehr in dorsaler Richtung und so erreichen nach dem beendeten Rückenschluß die nunmehr paarigen Gonaden ihre definitive Lage. Von ihnen aus ziehen nach hinten zu paarige Ausführgänge (Gonoducte), die ebenfalls aus den medianen Teilen der visceralen Wände der Coelomsäckchen entstehen. Es sind dies solide, sehr schmale Stränge, die weder eine Gabelung noch irgendeine ampullenartige Endung aufweisen. Auch dieser Umstand dürfte als ein primitives Merkmal gedeutet werden.

VI. Bedingungen der Embryonalentwicklung.

Es wurde schon erwähnt, daß die Eier von *Kalotermes flavicollis* von den älteren Larven des Nestes herumgeschleppt und betreut werden. Sie bringen die Eier auch sofort in Sicherheit, wenn das Nest irgendwie gestört wird. Der Hauptzweck der Betreuung der Eier ist aber offensichtlich ein möglichst günstiges Zusammenwirken der Umweltfaktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit und Gasaustausch, zu gewähren. Je mehr diese Faktoren sich dem Optimum nähern, umso schneller und sicherer läuft die Embryonalent-

wicklung ab. Immerhin beträgt die Zeit der Entwicklung von der Eiablage bis zum Schlüpfen unter optimalen Bedingungen auch noch rund drei Wochen.

Aus dem Nest entfernte Eier (also ohne Pflege der Nestgenossen), aber sonst ebenfalls unter optimalen Bedingungen, entwickeln sich etwas, höchstens aber um einige Tage langsamer, auch dann, wenn sie täglich sorgfältig umgedreht werden. Außerdem gehen ungefähr ein Fünftel dieser Eier zugrunde, ehe sie schlüpfreif werden. Ob auch bei Nest-eiern ähnlich hohe Verluste auftreten, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Sicher ist nur, daß auch hier manche Eier zugrunde gehen.

Das Optimum der Eientwicklung liegt bei rund 30° C. Allerdings scheint es, daß bei etwas geringerer Temperatur ($25-26^{\circ}$ C.) weniger Verluste eintreten. Andererseits entwickeln sich die Eier auch noch bei $34-36^{\circ}$ C, wenn sich auch dabei schon stärkere Verluste zeigen.

Bedingung für eine normale Entwicklung ist ein sehr hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luftumgebung. Das Optimum liegt bei gesättigter oder nahezu gesättigter Luftfeuchtigkeit. Gegenüber einer länger andauernden Verminderung der Luftfeuchtigkeit sind die Eier sehr empfindlich.

Die starke Empfindlichkeit gegenüber der Luftfeuchtigkeit spricht von vornherein für eine Notwendigkeit der Wasseraufnahme aus der Luft. Dies läßt sich aber auch aus der schon besprochenen Volumenzunahme der Eier während der Entwicklung herleiten. Man könnte natürlich dabei einwenden, daß dies auf das Beleben von seiten der Nestgenossen zurückzuführen sei. Da aber die Volumvergrößerung auch bei isolierten Eiern regelmäßig eintritt, muß man die Aufnahme von Luftfeuchtigkeit als eine unbedingte Notwendigkeit betrachten.

Das Chorion des Eies ist porös und gasdurchlässig, folglich ermöglicht es das Durchdringen der gasförmigen Wasserdämpfe. Die erste aktive Arbeit bei der Wasseraufnahme wird also wahrscheinlich die unter dem Chorion liegende dünne embryonale Hülle, die Serosa, leisten. Betrachten wir nun ihre Zellen, (Fig. 5.), so ist unverkennbar, daß sie ausgesprochene Arbeitskerne aufweisen. Leider ist aber über die physiologische Tätigkeit der embryonalen Hüllen der Insekten wie auch über den Mechanismus der Wasseraufnahme nichts bekannt, so bleibt es völlig hypothetisch, welche Rolle dabei die Serosazellen spielen.

Es ist weiterhin bekannt, daß bei der Entwicklung des Insekteneies ein lebhafter Gasaustausch stattfindet, indem die entstandene Kohlensäure aus dem Ei entweicht und Sauerstoff aus der umgebenden Luft aufgenommen wird. Diese embryonale Atmung ist eine Hautatmung, die sich an der Oberfläche abspielt. Da das Chorion eine leblose, völlig gasdurchlässige Hülle ist, stellt wiederum die Serosa die erste lebende „Haut“ dar, die bei dem Gasaustausch aktiv beteiligt werden kann.

EMBRYOLOGIAI VIZSGÁLATOK A KALOTERMES FLAVICOLLIS-ON

Írta: DR. TÓTH LÁSZLÓ (Tihany).

(1 táblán 7 ábrával.)

Pete. A kezdetben 1 mm. hosszú és 0,55 mm. széles *Kalotermes flavicollis* pete az embryonális fejlődés folyamán megnövekszik és végül is 1,5 mm. hossz és 0,5 mm. szélességgel, kikelés előtt eléri legnagyobb kiterjedését (1. ábra). Egyik vége (végleges hátulsó pólus) valamivel vastagabb, egyik oldala pedig veseszerű bemélyedése következtében konkav (végleges háti oldal). Kívülről selymes fényű, sárgás színű, feszes burok, a „chorion“ takarja. Belsejében nagy tömegű szik van felhalmozva, fehérje-, glikogén-, zsír-, illetőleg olaj-csöppök alakjában.

Barázdáló-dó-osztódás. Az első magosztódás a pete közepén zajlik le. A második és harmadik osztódás még teljesen synchron, a továbbiakban az egyidejűség mindinkább eltolódik. A magvak nagyrésze a periphéria vékony plazmazónájába süllyed be és kialakul a blastoderma-stádium. A hátulsó pólusnál nagyobb számú sejtmag embryo-kezdeménnyé tömörül (2. ábra).

Invaginatio. A kezdemény a hátulsó pólus közepénél hirtelen elválik a choriontól, amelyhez eddig szorosán hozzásímult és betűródik a szikbe (3. ábra). A szélek gyors összenövése következtében a blastoderma és az embryokezdemény elkülönül egymástól. A blastoderma nagy, lapos polygonális sejtszeleivel (5. ábra) a chorion alatt minden oldalról körülveszi a sziket és a kezdeményt egyaránt és a továbbiakban mint embryo-burok (serosa) működik. A kezdemény pereme is összenő, aminek következtében egy zárt üreg (amnion-üreg) keletkezik (4. ábra). Az üreg és serosa közötti sejtek mindjobban ellapulnak és végül egy újabb embryo-burok: amnion keletkezik belőlük, míg a kezdemény szik felőli vastagabb része két rétegre különül, ezek az amnion üreg felőli ektoderma és a szik felőli ento-mezoderma („untere Blatt“). A kezdemény hosszirányú megnyúlása közben végül is az eddig közös ento-mezoderma is elemeire bomolva, befejeződik a csíralemezek képződése.

Testszelvények kialakulása. A kezdemény hosszirányú növekedése a pete konkav oldalán, a bemélyedés felé halad, míg a kezdemény másik vége helyben marad és megvastagszik. Ebből alakul ki a fejrész, a hátulsó pólus közelében. A fejlebeny után, caudális irányban haladva, fokozatosan megjelennek a szelvények és a hozzátartozó függelékek kezdeményei a következő sorrendben: a fej és első torszelvény, második és harmadik torszelvény, első öt potrohszelvény, végül a többi potrohszelvény (6. ábra).

Blastokinesis. Az embryo fejlődésének első felében, a pete konkav oldalán, fejjel a hátulsó pólushoz rögzítve növekszik (6. ábra). Miután a pete fele hosszát túlhaladta, megkezdődik eddigi helyzetének megváltoztatása. Fejjel előre, a pete falához símulva, lassan felcsúszik az elülső pólus felé, úgy hogy végül is a fejrész eléri az elülső pólust, a lábak a (konvex) ventralis oldalra, az utolsó potrohszelvény pedig a hátulsó pólushoz kerül. Ezzel az embryo végleges helyzetébe jut. (7. ábra). Egyidejűleg megkezdődik a kültakaró háti részének és az entodermális középbélnek a kialakulása, a még meglevő szik körül.

Bélcsatorna. Három egymástól függetlenül keletkező részből alakul ki. Az előbél (stomodaeum) kezdeménye már közvetlenül az első szelvénylemezek keletkezése után megjelenik, mint egyszerű ektodermális betűrődés, dorzálisan a fejlebeny mögött. Lényeges differenciálódása csak a blastokinesis után indul meg (7. ábra). A középbél (venter) epitheliuma az entodermából keletkezik a blastokinesis befejeződése után, oly módon, hogy sejtjei a még meglevő sziktömeget körülövik, majd a dorzális középvonalban összeforrnak. Az utóbél (proctodaeum) ismét ektodermális betűrődés alakjában jelenik meg, közvetlenül a blastokinesis megindulása előtt, további differenciálódása pedig a blastokinesis befejeződése után gyors ütemben halad (7. ábra). A bélcsatorna epitheliumát kívülről egész hosszában mesodermális sejtek veszik körül, ezekből fejlődik ki a bél izomrétege.

Malpighi-edények. Számuk négy. Az utóbéllel majdnem egyidőben keletkeznek, annak közvetlenül a középbéllel határos részén, mint kezdetben tömör, apró kitűrődések. Később finom üregű tömlővé nyúlnak meg és belső ektodermális sejtjeiket kisebb mezodermális sejtek veszik körül.

Nyálmirigy. Kezdeménye a második maxilláris szelvényen jelenik meg, mint páros ektodermális betűrődés. A blastokinesis után indul meg erőteljes növekedése.

Idegrendszer. A testszelvényekkel egyidejűleg indul meg az idegrendszer kialakulása is az ektodermából. Fejlődése fokozatosan halad caudális irányban és végül kötélhágcsó alakú ganglionláncot eredményez. Több ganglion összeolvadása után végül is agy, garatalatti dúc, három tor- és hat potroh-dúc marad meg és alkotja az idegrendszert.

Lélekzési rendszer. A tracheakezdemények szelvényenkénti, páros ektoderma-betűrődései a blastokinesis után keletkeznek, de végleges kialakulásuk már postembryonálisan megy végbe. Számuk 10 pár: a két első tor és a nyolc első potroh szelvényen.

Keringési rendszer. A háti-edény vagy szív mezodermális eredetű és a coeloma-zsákocskák két oldalán megjelenő embryonális sejtekből (cardioblast) alakul, oly módon, hogy ezek egy-egy vályút képezve a háti középvonalba tolódnak és ott összenőve egy egységes cső alakú edényt alkotnak.

Ivarszervek. Az ivarszerv kezdeményei az első nyolc potrohszelvény coeloma-zsákocskáinak viscerális falán jelentkeznek, apró kis dudorok alakjában. Ezek közül a hátulsók közepében levő nagyobb sejtekből lesznek maguk az ivarsejtek, míg a többiek az ivarmirigyek epithelium falát építik ki. Primitív jellegnek tekinthető, hogy az első potrohszelvények coeloma-zsákocskái is résztvesznek az ivarszervek felépítésében, valamint az is, hogy a kivezető utakhoz semmiféle mellékkészülék nem járul.

Az embryonális fejlődés külső tényezői. A *Kalotermes flavicollis* fészekben kisebb, 6—12 darabból álló csoportokban találjuk a petéket. A fészek idősebb lárvái gondosan forgatják és a legkisebb zavarásra nyugodtabb helyre cipelik őket. A gondoskodás főcélja nyilvánvalóan az, hogy a fejlődéshez a legkedvezőbb külső hatásokat: hőmérséklet, nedveség, gázcsere stb. biztosítsák. Mennél inkább megközelítik ezek a tényezők az optimumot, annál gyorsabb és biztosabb a fejlődés menete, amely ez esetben körülbelül három hetet tesz ki.

A fészekből eltávolított peték, fészektársaik gondozása híján, de egyébként azonos és optimális külső hatások esetében, néhány nappal későbbben kelnek ki, még akkor is, ha naponként gondosan forgatjuk őket, egyötöd részük pedig tönkre megy még mielőtt kikelhetne. Nem sikerült pontosan megállapítani, hogy a fészekben gondozott petéknél milyen arányúak a veszteségek, annyi azonban bizonyos, hogy veszteségek itt is vannak.

A fejlődés számára a 30° C. körüli hőmérséklet a legelőnyösebb. Igaz, hogy 25—26° C.-nál a veszteség talán valamivel kevesebb, dacára, hogy a fejlődés menete valamivel lassúbb, ezzel szemben 34—36° C.-nál gyorsabb a fejlődés, a veszteség viszont emelkedik.

Igen fontos feltétele a fejlődésnek a környező levegő magas páratartalma. A fejlődés legelőnyösebb páratelt, vagy a párateltséget megközelítő levegő nedvességnél. A levegő páratartalmának csökkenése a fejlődést megakasztja, huzamosabb hiánya pedig az embryo elpusztulását eredményezi.

A levegő páratartalma iránti nagyfokú érzékenységből, de még inkább a pete térfogatának erőteljes megnövekedéséből az embryonális fejlődés folyamán, a levegő párájának felvételére következtethetünk. Lehetne ugyan ezt a peték gondozás közben történő megnyalogatásával is magyarázni, viszont ezt megcáfolja az a tény, hogy az izolált peték is hasonló mértékben megnövekednek. Ez a levegő párájának felvételét világosan igazolja.

A pete külső chorion burka élettelen, finoman likacsos és gázáteresztő. Ennek következtében a vízgőz is akadálytalanul áthaladhat rajta, valamint a széndioxid-oxygen cserét is lehetővé teszi. Az első élő burok, amelynek sejtei ebben a folyamatban aktív munkát végezhetnek a serosa. A serosa-sejtek (5. ábra) valóban tipikus dolgozó sejtek képét mutatják. Sajnos azt, hogy szerepük miben áll és hogy hogyan működnek, nem ismerjük.

LITERATUR. — IRODALOM.

- HOLMGREN, N.: „Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen.“ Kungl. Svenska Vet. Akad. Handlingar 44. 1909.
- KNOWER, H. M.: „The development of a Termite“ (a preliminary abstract). Johns Hopkins Univ. circ. 15. 1896.
- KNOWER, H. M.: „The embryology of a Termite“ (Eutermes Rippertii?). Journ. of Morph. 16. 1900.
- STRINDBERG, H.: „Embryologische Studien an Insekten.“ Z. f. wiss. Zool. 106, 1913.
- TÓTH, L.: „Embryonalentwicklung der Termiten.“ Goetsch: Handb. d. Termitenkunde. (in Vorbereitung).

TAFELERKLÄRUNG. — TÁBLAMAGYARÁZAT.

1. Eier von *Kaloterme flavicollis*. (Photo., Vergr. 20 x).
Mit der fortschreitenden Embryonalentwicklung wachsen die Eier um rund ein Drittel in jeder Richtung.
Kaloterme flavicollis peték. (Photo., nagyítás 20 x).
 2. Keimanlage am hinteren Eipol, vor der Invagination. (Photo., Vergr. 380 x). Embryokezdemény a tojás hátulsó polusánál, invaginatio előtt. (Photo., nagyítás 380 x).
 3. Invagination. (Photo., Vergr. 380 x).
Invaginatio. (Photo., nagyítás 380 x).
 4. Invagination beendet, Amnion und Serosa gebildet, Amnionhöhle geschlossen. (Photo., Vergr. 380 x).
Az invaginatio befejeződött, az amnion-üreg zárt, amnion és serosa megalakult. (Photo., nagyítás 380 x).
 5. Serosa, Flächenschnitt, Arbeitskerne! (Photo., Vergr. 380 x).
Serosa, érintőleges metszet, dolgozó sejttypus! (Photo., nagyítás 380 x).
 6. Segmentierung, Anlagen der Extremitäten und des Vorderdarmes. (Photo., Vergr. 110 x).
Testszelvények, lábak és előbél kezdeményei. (Photo., nagyítás 110 x).
 7. Embryo nach der Umrollung, in endgültiger Lage. Um den Dotter herum ist die Mitteldarmepithelwand schon geschlossen. (Photo., Vergr. 110 x).
Embryo a blastokinesis után, végleges helyzetében. A középbél epitheliuma teljesen körülzárta a sziket. (Photo., nagyítás 110 x).
-