

Nr. 1.

1909

Sitzungsbericht
der
Gesellschaft naturforschender Freunde
zu Berlin

vom 12. Januar 1909.

Vorsitzender: Herr W. DÖNITZ.

Herr R. WEISSENBERG sprach über biologische und morphologische Untersuchungen an endoparasitisch lebenden Hymenopterenlarven.

Herr TH. KNOTTNERUS-MEYER machte eine Mitteilung über eine Zwillingsg Geburt bei *Hamadryas arabicus*.

Zur Biologie und Morphologie endoparasitisch lebender
Hymenopterenlarven

(Braconiden und Ichneumoniden).

VON RICHARD WEISSENBERG

(Ass. a. anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin).

(Mit 8 Textfiguren).

Als ich vor einem Jahre die Ehre hatte, in der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin über Untersuchungen an *Apanteles glomeratus* (L.) REINH., dem so überaus häufigen Parasiten der Kohlweißlingsraupe zu berichten, war ich der Überzeugung, nicht über ein abgeschlossenes Thema zu sprechen und auch jetzt, nachdem inzwischen noch eine ganze Reihe anderer Formen zum Vergleich herangezogen werden konnten, möchte ich hervorheben, daß es sich nur um eine vorläufige Mitteilung handelt und daß ich hoffe, vieles noch weit genauer und an mehr Objekten untersuchen zu können, als es zur Zeit möglich gewesen ist. Vor einem Jahre wurde gezeigt¹⁾, daß die Schwanzblase, jenes kugelförmige Organ, das den Abschluß des Körperendes der *Apanteles*larven bildet, nicht, wie SEURAT²⁾ wollte, als letztes hypertrophisches Körpersegment aufzufassen ist, sondern daß vielmehr KULAGIN vollkommen im Recht

¹⁾ WEISSENBERG, R. Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingsraupe parasitisch lebenden Wespenlarve (*Apanteles glomeratus* (L.) REINH.) in: Sitzungsberichte d. Ges. Naturf. Freunde z. Berlin Nr. 1. Jahrgang 1908.

²⁾ SEURAT, L. G., 1899. Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages, in: Ann. Sc. nat. Zool. (8) Vol. 10.

war, als er sie bereits im Jahre 1892¹⁾ auf eine Ausstülpung des Enddarms zurückführte.

Verhältnisse, wie sie gewöhnlich der Enddarm von Hymenopterenlarven darbietet, sind in Fig. 1²⁾ abgebildet.

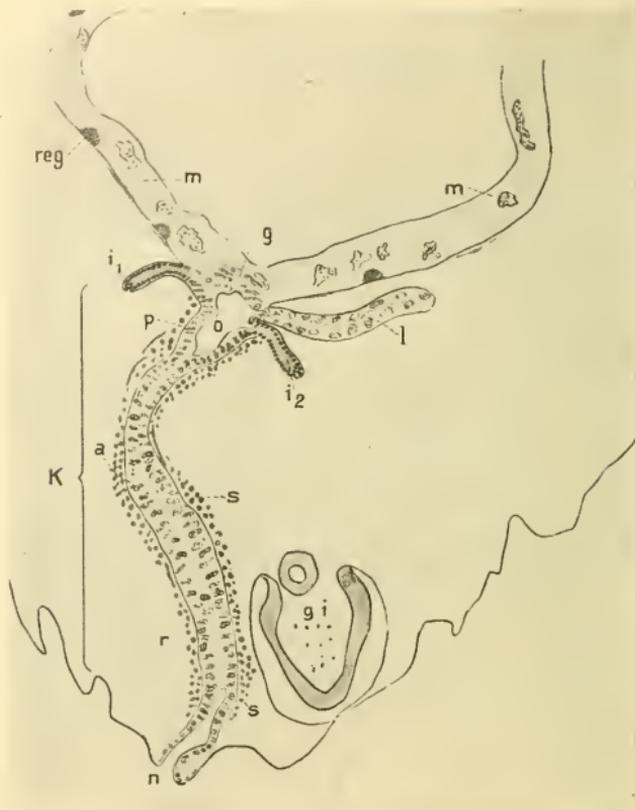


Fig. 1. Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer erwachsenen Larve von *Hemiteles fulvipes* GRAV.

m Mitteldarm, reg Imaginanzellen des Mitteldarms, g Polkappe des Enddarms, l ein larvales Malpighisches Gefäß, K kleinzelliger Enddarmbezirk mit zwei aus dem Imaginalring hervorsprossenden imaginalen Malpighischen Gefäßen i_1 und i_2 , dem Pylorusabschnitt p (dessen Lumen bei o getroffen ist), einem weiter analwärts folgenden schlauchförmigen Abschnitt (ohne Lumen, da im Schnitt nur tangential gestreift), an dem mit a die Region, in der es manchmal bei Hymenopterenlarven zur Ausbildung einer Enddarmampulle kommt, und mit r das Rektum bezeichnet ist. s meist zirkulär verlaufende Muskelfasern. n Analöffnung, gi Genitalimaginalscheibe, die Ventralseite markierend.

¹⁾ KULAGIN, NIC., 1892. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler (Vorläufige Mitteilung) in: Zool. Anz. Bd. 15.

²⁾ Die Textfiguren stellen Photographien von für den Vortrag gezeichneten Wandtafeln dar. Sie geben — leicht schematisiert — einzelne Schnitte oder

An den Mitteldarm *m*, der bei allen Hymenopterenlarven mit Ausnahme der Tentredineen blind geschlossen endigt, schließt sich ein langer, in mehrere Abschnitte gegliederter Enddarmschlauch an, dessen Lumen in Fig. 1 nur in der vordersten¹⁾ Partie getroffen ist. Am oralen Pole desselben (*g*) sieht man ein wenig ventralwärts von dem Ansatz des Mitteldarms ein larvales Malpighisches Gefäß *l* einmünden. Aus dem unmittelbar dahinter gelegenen „Imaginalring“ ist der Kranz der imaginalen Malpighischen Gefäße hervorgesprossen, von denen zwei (*i*₁ und *i*₂) im Schnitt getroffen sind. Der analwärts zunächst folgende, mit kleinen Epithelzellen und einer starken äußeren Schicht zirkulärer Muskelfasern ausgestattete Enddarmabschnitt *p*, dessen bei *o* getroffenes Lumen auch auf ganz median verlaufenden Schnitten sich nach hinten zu verjüngt, entspricht dem von französischen Autoren als Dünndarm (*intestin grêle*) bezeichneten Segment. Um Verwechslungen mit dem, wie es scheint, nicht homologen Dünndarm anderer Insekten vorzubeugen, ziehe ich es vor, diese trichterförmig gestaltete Enddarmpartie, namentlich mit Rücksicht auf ihre Rolle während der Metamorphose und im Imaginalstadium als Pylorusabschnitt zu bezeichnen. Die Wand der weiter analwärts folgenden Stücke des Enddarms ist in dem abgebildeten Schnitt nur tangential gestreift. An den Pylorusabschnitt schließt sich häufig eine von etwas größeren Epithelzellen ausgekleidete ampullenartige Erweiterung an, deren Wand durch Kontraktion der äußeren, meist ringförmig verlaufenden Muskelschicht bisweilen in Falten gelegt sein kann. Für diesen als Dickdarm (*intestin gros*) bezeichneten Abschnitt möchte ich vorläufig den indifferenten Namen Enddarmampulle wählen. Wäre eine solche Ampulle bei der Fig. 1 abgebildeten Wespenlarve entwickelt, so würde sie in ihrer Lage dem als *a* bezeichneten Enddarmstück entsprechen. Es besteht jedoch im vorliegenden Falle keine scharfe Abgrenzung dem letzten Enddarmabschnitt gegenüber, der, durch kleine Epithelzellen und eine sehr starke Lage zirkulär verlaufender Muskelfasern (*Sphincter ani*) charakterisiert, als Rektum (*r*) bezeichnet werden kann.

Die verschiedenen Unterabteilungen des Enddarms mußten aufgezählt werden, um einen Vergleich mit früheren Autoren zu er-

die Kombination auf einander folgender Schnitte einer Serie wieder. Mit dem Zeichenapparat angefertigt entsprechen sie in den Proportionen den Originalpräparaten. Die histologischen Einzelheiten konnten in der Reproduktion meist nicht wiedergegeben werden. Die Figuren dienen daher im Wesentlichen nur zur Illustration der topographischen Verhältnisse.

¹⁾ Die Ausdrücke „vorn“ und „hinten“ sind im Sinne von „oralwärts“ und „analwärts“ gebraucht.

möglichen. Ihre spezielle Unterscheidung ist indessen für die folgende Darstellung nicht von wesentlicher Bedeutung. Es genügt, wenn man sich vergegenwärtigt, daß der Hymenopterenenddarm in typischen Fällen aus einem langen, gegen den Mitteldarm blind geschlossenen Schlauch K besteht, der histologisch- von besonderen Differenzierungen, die im Ampullenteil eintreten können, abgesehen — im wesentlichen dasselbe Bild bietet, indem er von relativ zum Mitteldarm kleinen Epithelzellen ausgekleidet und mit einer äußeren Schicht hauptsächlich zirkulär verlaufender Muskelfasern versehen ist. Nur die am oralen Pol gelegene Zellkappe des Enddarms (g), die sich an die Wand des blind endigenden Mitteldarms anlegt, und die Einnündungen der larvalen Malpighischen Gefäße aufnimmt, hat eine wichtige Sonderstellung, insofern sie aus großen, den Elementen der larvalen Malpighischen Gefäße ähnlichen Zellen besteht, die den Übergang zu dem Epithel des Mitteldarms vermitteln.¹⁾ Der Grad ihrer Entwicklung scheint in Zusammenhang mit der Ausbildung der Malpighischen Gefäße zu stehn. Wenn diese wie im abgebildeten Falle nur relativ schwach entwickelt sind und ihre Wand aus nicht sehr großen Zellen besteht, so macht auch die „Polkappe“, wie ich kurz sagen möchte nur einen unscheinbaren Eindruck. Was nun die Grenze beider Teile der kurzen, großzelligen Polkappe (g) und des langen, kleinzelligen Enddarmschlauches betrifft, so ist dieselbe in typischen Fällen auf das schärfste durch die Malpighischen Gefäße markiert, insofern unmittelbar unter der Einnündung der großzelligen larvalen Malpighischen Gefäße höchstens durch eine ganz schmale Zone indifferenten Zellen getrennt der „Imaginalring“ folgt, aus dem der Kranz der imaginalen Malpighischen Gefäße hervorsproßt.

Vergleicht man nun mit den typischen Verhältnissen, wie sie u. a. bei Ameisen, Biene und Wespe übereinstimmend von verschiedenen Forschern gefunden wurden, das Bild, das die Schwanzblase von *Apanteles* darbietet (Fig. 2), so findet man das blinde Ende des Mitteldarms (m) nicht wie beim Typus der Hymenopteren im Innern des Körpers verbergen, sondern an der Oberfläche der Schwanzblase, und die larvalen Malpighischen Gefäße (l), die normaler Weise tief im Körperinnern ihr Sekret in den Enddarm

¹⁾ Die Epithelzellen des Mitteldarms sind meist dicht mit Fetttropfen erfüllt und ihr Plasma ist darum auf Haematoxylinpräparaten (nach Hiltze-Carnoy-fixation) von hellen Vakuolen durchsetzt. Die Zellen der Polkappe färben sich dagegen ebenso wie die der Malpighischen Gefäße im Plasma gleichmäßig intensiv mit Haematoxylin. Dieser Kontrast in der Struktur ist bei der Reproduktion der Figuren nicht zum Ausdruck gekommen.

ergießen, sie münden hier frei an der Oberfläche der Schwanzblasenkugel aus (ol), etwas ventralwärts vom Ansatz des Mitteldarms.

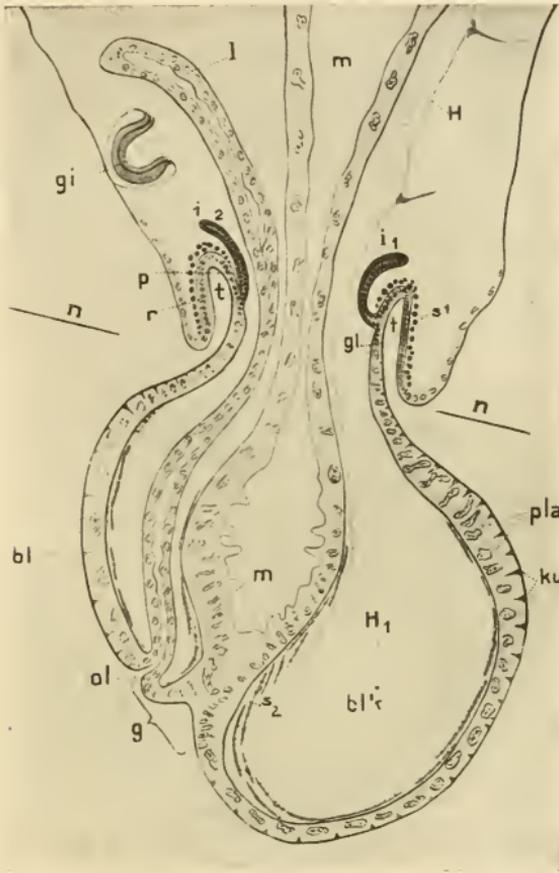


Fig. 2. Sagittalschnitt durch das hintere Körperende und die Schwanzblase einer Larve von *Apanteles glomeratus*.

m Mitteldarm, *p* Polkappe des Enddarms, *l* ein larvales Malpighisches Gefäß, *ol* Mündung desselben. *bl* Schwanzblase, *pla* Plasmafortsätze und *ku* Kutikularkappen der Schwanzblasenzellen. *n* Niveaulinie der Analöffnung, über die hinaus die Schwanzblase bruchsackartig hervorgetreten ist. *t* ringförmige Tasche (von dem nicht prolabierte kleinzelligen Enddarmabschnitt gebildet) mit der äußeren Wand *r*, der inneren umgeschlagenen Wand *p*. *i*₁ ein dorsales, *i*₂ ein ventrales imaginales Malpighisches Gefäß. *gl* schmale Übergangsschicht zwischen dem Imaginalring und die Schwanzblase eingeschaltet, *s*¹ zirkulär verlaufende Muskelfasern des kleinzelligen Enddarmabschnittes, *s*₂ Längsmuskelzüge, die vom Mitteldarm auf die innere Fläche der Schwanzblase ausstrahlen. *gi* Genitalimaginalscheibe. *H* Herz, dessen ventrale Wand als eine breite durch Muskelaktion bewegliche Platte *H*₁ in den mit Blut erfüllten Hohlraum *bl*' der Schwanzblase hineinreicht.

Diese Beobachtungen waren es vor allem, die KULAGIN seiner Zeit veranlaßten, die Schwanzblase als Ausstülpung des Enddarms zu deuten.

Im vorigen Jahre konnten nun die Befunde des russischen Forschers insofern ergänzt werden, als gezeigt wurde, daß bei *Apanteles* nicht der ganze Enddarm ausgestülpt wird, sondern sich zwischen Körpersegmenten und Schwanzblase eine ringförmige Tasche (t) ausgekleidet mit kleinen dicht gestellten Epithelzellen und einer äußeren Schicht zirkulärer Muskelfasern (s¹) versehen findet, die als letzter nicht prolabierter Enddarmschnitt aufzufassen ist. Eine Einfaltung in der Mitte desselben hat es bewirkt, daß nur der sich an die enorm dilatierte Analöffnung (n) unmittelbar anschließende Teil (r) die gewöhnliche Orientierung des Enddarms aufweist, der Rest dagegen nach innen umgeschlagen ist. Indem die großen Schwanzblasenzellen (bl) die Verlaufsrichtung des umgeschlagenen kleinzelligen Abschnittes fortsetzen, bilden sie eine die hintere Grenze des letzten Körpersegmentes (u) weit überragende Kugel. Die Schwanzblase ist somit im Gegensatz zu dem kleinzelligen Enddarmabschnitt als prolabierter Teil des Proktodaeums aufzufassen. Die Grenze des kleinzelligen Enddarmabschnittes und der großzelligen Schwanzblase ist dabei scharf durch den Kranz der hier hervorsprossenden imaginalen Malpighischen Gefäße (i) markiert.

Während ferner nach den bisherigen Darstellungen die Schwanzblase am Ende des endoparasitischen Lebens atrophieren sollte, war es vor einem Jahre möglich gewesen zu zeigen, daß sie in diesem Stadium nicht zu Grunde geht, sondern in das Körperinnere eingezogen und zu einem Hohl Schlauch eingestülpt wird, — ein Vorgang, durch den in Bezug auf Endigung des Mitteldarms und Einmündung der larvalen Malpighischen Gefäße Verhältnisse geschaffen werden, die den typischen entsprechen. Eine kurze Rekapitulation des früher ausführlicher geschilderten Retraktionsprozesses wird zur Erläuterung dienen. Da der Einziehungsprozeß durch die Kontraktion der vom Mitteldarm auf die innere Fläche der Schwanzblase ausstrahlenden Längsmuskelnzüge (s²) eingeleitet wird, so muß zunächst die Partie der Schwanzblasenoberfläche, an der der Mitteldarm blind endet und die larvalen Malpighischen Gefäße ausmünden, (die Polkappe g) grubenförmig vertieft werden. Hatte die ganze Schwanzblase vorher Kugelgestalt besessen, so nimmt sie nun immer mehr die Form eines Kraters an. Immer tiefer wird bei fortschreitender Retraktion der Schlund des Kraters, immer niedriger seine Umwallung, denn immer mehr

Schwanzblasenzellen werden ins Innere verlagert. Bald muß auch der Kranz der imaginalen Malpighischen Gefäße und das umgeschlagene Blatt des durch die kleinen Epithelzellen und den Besitz der Ringmuskulatur charakterisierten Enddarmabschnittes dem

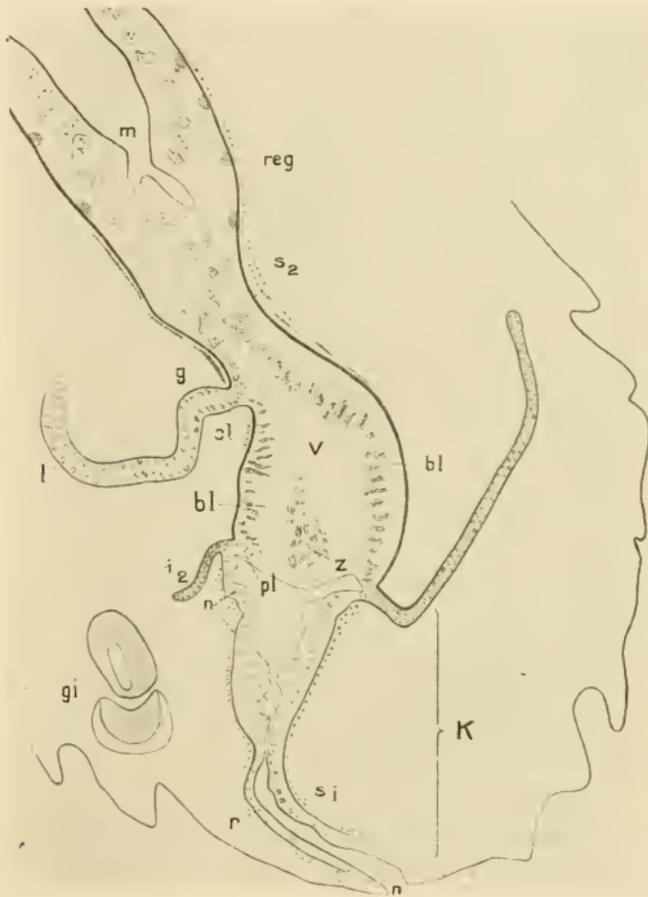


Fig. 3. Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer Kokonlarve von *Apanteles glomeratus*.

m Mitteldarm, reg Imaginalzellen des Mitteldarms. g Polkappe des Enddarms, l ein larvales Malpighisches Gefäß, ol Mündung desselben. bl Schwanzblasenabschnitt des Enddarms, dessen Lumen von einer mit Vakuolen durchsetzten Plasmamasse v ausgefüllt ist, z Seitenwand der Schwanzblase durch den Schnitt tangential gestreift. i₁ ein dorsales, i₂ ein ventrales imaginales Malpighisches Gefäß. pl schmale Übergangsschicht zwischen den Imaginalring und die Schwanzblase eingeschaltet. K kleinzelliger Enddarmabschnitt, aus dem Imaginalring, dem Pylorusabschnitt p (in der Figur irrtümlich mit n bezeichnet) und dem Rektum r bestehend, s¹ Muskelschicht des kleinzelligen Enddarmabschnittes, s² Längsmuskelzüge, die vom Mitteldarm auf den Schwanzblasenabschnitt ausstrahlen. gi Genitalimaginalscheibe. n Analöffnung.

oralwärts gerichteten Zug des Mitteldarms folgen. Indem schließlich die Umschlagsfalte des kleinzelligen Enddarmsabschnittes verstreicht, resultiert ein einheitlicher Enddarmack, an dessen oralem Pole der Mitteldarm ansetzt und der ein wenig weiter analwärts auf der Ventralseite die beiden larvalen Malpighischen Gefäße aufnimmt. Die vorher durch den Durchtritt des umgeschlagenen Enddarms und der mit ihm prolabierten Organe kolossal dilatierte Analöffnung wird nun durch Kontraktion der Ringmuskulatur im äußersten Teil des kleinzelligen Enddarmabschnittes sphinkterartig verschlossen¹⁾.

Nach diesen Ausführungen wird es nicht überraschen, daß in einem etwas älteren Stadium, bei einer Larve, die die Raupe bereits verlassen und sich einen Kokon gesponnen hat, sich die Schwanzblasenzellen tief im Innern des Körpers finden, wie es auf Figur 3 (bei bl) dargestellt ist. Deutlich haben an ihnen nun schon regressive Prozesse eingesetzt. So kleiden sie kein freies Lumen mehr aus. Vielmehr ist dasselbe von einer mit Vakuolen durchsetzten Plasmanasse erfüllt, in die die Schwanzblasenzellen so dicht gedrängt hereinragen, daß der abgebildete Vertikalschnitt, obwohl er fast median geführt wurde, auch Zellen der Seitenwand (bei z) tangential gestreift hat. Das im Schnitt getroffene larvale Malpighische Gefäß l, das (bei ol) am oralen Pole des von den Schwanzblasenzellen gebildeten Enddarmabschnittes in diesen einmündet, zeigt gleichfalls kein deutliches Lumen mehr. Dafür sind die imaginalen Malpighischen Gefäße (i) um so kräftiger entwickelt — das ist namentlich an dem dorsalen (i¹⁾) gut zu sehen, das in seiner ganzen Länge im Schnitt getroffen wurde — und auch der kleinzellige mit Ringmuskulatur ausgestattete Enddarmabschnitt zeigt sich nun mächtiger entfaltet.

Es ist deshalb wichtig, gerade das Stadium der Kokonlarve einer genauen Betrachtung zu unterziehen, weil durch seinen Vergleich einerseits mit den Endoparasitenstadien andererseits mit den Verhältnissen bei freilebenden Hymenopterenlarven am deutlichsten erkannt werden kann, was in Anpassung an das endoparasitische Leben über die Norm hinaus entwickelt, was in seiner Ausbildung gehemmt gewesen. Es scheint nämlich hier eine allgemeine Regel zu sein, daß die Metamorphose des Darmes erst dann einsetzt, wenn derselbe nach Möglichkeit die Gestalt angenommen hat, die er sonst bei freilebenden Hymenopterenlarven besitzt — eine Erscheinung, die wohl damit zusammenhängt, daß bei diesen Tieren

¹⁾ Eine Microphotographie dieses Stadiums war in Fig. 7 der vorjährigen Veröffentlichung abgebildet.

eben nur das Larvenstadium endoparasitisch, die Imago aber freilebend ist und darum als Vorstufe für den ganz anders gestalteten imaginalen Enddarm stets ein larvaler dienen muß, der möglichst dem einer freilebenden Larve entspricht¹⁾. Um den Bauplan des Enddarms einer endoparasitischen Larve möglichst dem „Typus“ des Hymenopterenenddarms zu nähern, sind aber offensichtlich zwei Prozesse notwendig. Es muß das, was im Endoparasitenstadium über die Norm hinaus entwickelt war, reduziert werden, das aber, was dort in seiner Ausbildung gehemmt war, zur vollen Entfaltung auswachsen. Das Kokonlarvenstadium aber ist grade dasjenige, in dem der Prozeß der Entfaltung bereits vollendet, von den ungewöhnlich entwickelten Teilen aber noch genug vorhanden ist, um sie identifizieren zu können. Es ist somit wie kein anderes Stadium zu einem diesbezüglichen Vergleich mit dem Typus der Hymenopteren geeignet.

Stellt man somit Fig. 1 und Fig. 3 neben einander, so ergibt sich ohne weiteres, daß die kleinzelligen Enddarmteile beider Abbildungen (K), die oralwärts mit dem durch das Hervorsprossen der imaginalen Malpighischen Gefäße (i) markierten Imaginalring beginnen, einander gut entsprechen. Auch der orale Pol des Enddarms (g), an dem der Mitteldarm blind endet und ventral die larvalen Malpighischen Gefäße (l) einmünden, bietet bei *Apanteles* keine Besonderheiten. Während aber bisher wohl von allen Untersuchern für Biene, Wespe und Ameise übereinstimmend gefunden wurde, daß die imaginalen Malpighischen Gefäße unmittelbar hinter den larvalen hervorsprossen²⁾, so wie es auch in Fig. 1 dargestellt ist, zeigt sich bei *Apanteles* die Einmündungsstelle (ol) der larvalen Malpighischen Gefäße von dem Kranz der imaginalen

¹⁾ Bei *Apanteles* erscheint diese Beziehung noch nicht so sehr ausgeprägt, da hier von den Differenzierungen der kleinzelligen Enddarmanlage im wesentlichen die Rektalpartie (r) und der Pylorusabschnitt (p) hervortritt und man einwenden könnte, daß solche durch Muskelkontraktion verschließbare Enddarmabschnitte auch für das Stadium der frei lebenden Kokonlarve an sich notwendig seien. Wenn man aber wie bei den später zu betrachtenden Formen *Macrocentrus* und *Limneria* sieht, daß für das im Sommer nur kurze Durchgangsstadium der Kokonlarve außer dem Rektum und der Pyloruspartie auch eine larvale Ampulle ausgebildet wird, so lassen sich diese Vorgänge, wie mir scheint, kaum anders als mit Rücksicht auf die Metamorphose erklären.

²⁾ Es sei hier nur auf die Arbeiten von KARAWAIEW, 1898: Die nach-embryonale Entwicklung von *Lasius flavus* in: Z. f. wiss. Zool. Bd. 64 (c. f. Taf. X Fig. 17) verwiesen, ferner auf ANGLAS 1901: Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille in: Bull. scient. France Belg. Bd. 34 (c. f. Taf. XIX Fig. 10), RENGEL, 1903: Über den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren in: Z. f. wiss. Zool. Bd. 75 (c. f. Taf. XX, Fig. 4 *Vespa germ.*), PÉREZ, 1903: Contribution à l'étude des métamorphoses in: Bull. scient. France Belg. Bd. 37 (c. f. Tafel X, Fig. 6 *Formica rufa*).

durch eine ausgedehnte Zellenlage (bl) getrennt, die zusammen mit den histologisch nicht differenzierten Zellen der Polkappe den größten Teil des endoparasitischen Larvenlebens hindurch als Schwanzblase ausgestülpt war.

Für die Physiologie derselben konnten im vorigen Jahre eine Anzahl Anhaltspunkte gegeben werden. Da bei den *Apanteles*-Larven während des Lebens im Innern der Raupe, abgesehen von dem letzten Stadium, die Tracheen nicht mit Luft gefüllt sind, so erschien es wahrscheinlich, daß sie als Blutkieme funktioniere, da sie stets prall mit Körperflüssigkeit gefüllt ist, nur eine einzige Zellenlage hier Raupen- und Wespenblut trennt, und das Herz (H) aus ihr wie aus einer Vorkammer schöpft. War somit einiges von der Morphologie und Physiologie dieses merkwürdigen Organs der *Apanteles*-Larven aufgeklärt, so gab doch der Umstand, daß hier grade ein Teil des Enddarms als Blutkieme ausgestülpt war, der sich abgesehen von der kurzen Polkappe in dem bisher bekannten Typus des Hymenopterenenddarms überhaupt nicht vorgesehen fand, unserem Arbeitsobjekt eine isolierte Stellung.

Somit auf vergleichend anatomische Untersuchungen hingewiesen, verdanke ich inzwischen erzielte Fortschritte namentlich dem Auffinden einer anderen, gleichfalls im Larvenstadium gesellig endoparasitisch lebenden Braconide, die zu der Gattung *Macrocentrus* CURT. gehört. Es handelt sich um einen Parasiten einer sehr großen Mikrolepidopterenraupe (*Eurhypara urticata* L.) die zwischen zusammengesponnenen Brennesselblättern lebt. Wenn man bedenkt, wie viel an *Apanteles glomeratus*, dessen Kokons in jedem Herbst in den Vororten Berlins sich in großer Menge an Zäunen und Bäumen finden, noch unbekannt war, einem so häufigen Tiere, daß die erste Beschreibung bereits im Jahre 1623¹⁾ gegeben wurde, so wird es nicht wunderbar erscheinen, daß die *Macrocentrus*-Larve, deren Kokons sich nur an beschränkten Stellen im Walde finden und auch dort nicht frei zu Tage treten, sondern der Biologie des Wirtes entsprechend zwischen zusammengesponnenen Brennesselblättern liegen, sich bisher der Beachtung entzogen hat. Bezüglich der Art kann ich zur Zeit nur sagen, daß dieselbe dem *Macr. cingulatus* REINH. der Sammlung des Berliner Zoologischen Museums zu entsprechen scheint, daß diese Spezies sich aber nur

¹⁾ In dem 1907 erschienenen Handbuch von SCHMIEDERNECHT: die Hymenopteren Mitteleuropas findet sich folgende Angabe: „Der erste Autor, der eine Notiz über das merkwürdige Leben der Schlupfwespen bringt, ist ALDROVANDUS. Er beschreibt in seinem 1623 erschienenen Werke das allbekannte Vorkommen der Mikrogastertönchen an den Kohlweißlingsraupen.“

in der REINHARDTSCHE Originalsammlung als solche bezeichnet findet, dagegen eine Beschreibung in der Literatur bisher nicht entdeckt werden konnte. Die Raupen der Sommergeneration von *Eurhypara urticata*, die im Juli ausgewachsen sind, zeigten sich in einem sehr großen Prozentsatz von *Macrocentrus* befallen. Wohl an 50 Parasitenlarven erfüllen dicht gedrängt eine Raupe. Die Einzelkokons der Wespen sind durch eine gemeinsame äußere Seiden-

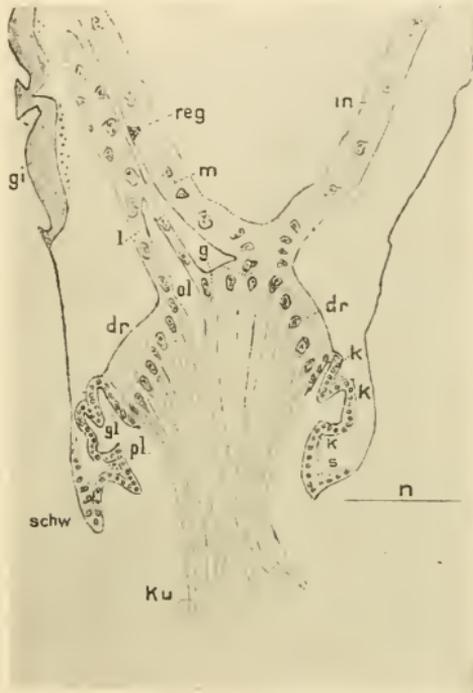


Fig. 4.

Sagittalschnitt durch das Schwanzende von *Macrocentrus* (halb erwachsene endoparasitische Larve).

m Mitteldarm, reg Imaginalzellen des Mitteldarmes. g Polkappe des Enddarms
 dr große Drüsenzellen, die Plasmafortsätze pl in lange Kutikularscheidungen (Ku)
 hineinsenden, welche zu einem Bündel vereinigt über das Niveau der Analo-
 öffnung n fort in das Raupenblut hineinragen l das eine der beiden larvalen
 Malpighischen Gefäße, dessen Lumen ol nur im untersten Abschnitt getroffen
 ist. Eine freie Ausmündung des Malpighischen Gefäßes ist auf keinem Schnitt
 der Serie zu erkennen (vgl. Anmerkung S. 13). K kleinzelliger Enddarmab-
 schnitt mit äußerer Muskelschicht s. gl schmale Übergangszone zwischen den
 groß- und den kleinzelligen Enddarmabschnitt eingeschaltet. gi Genitalimaginal-
 scheibe. schw ventraler Schwanzfortsatz.

hülle zu einem kugelförmigen Gespinst von brauner Farbe vereinigt. Regelmäßig ließen sich noch in ihm die chitinigen Überreste der *Eurhyppara* nachweisen. Die schon nach zwei bis drei Wochen ausschlüpfenden Wespen machen in ihrem schlanken Bau, ihren langen Antennen, Beinen und ihrem weithin vorstehenden Legestachel bei geringer Körpermasse einen ungemein grazilen und leichten Eindruck. Auch zeigten sie weit weniger als andere Hymenopteren die Eigentümlichkeit, an der Lichtseite ihres Gefängnisses hin und herzulaufen, vielmehr brachten sie die kurze Zeit, die sie in der Gefangenschaft am Leben blieben, meist frei im Glase schwebend zu. Die beträchtliche Länge des Legestachels scheint darauf hinzudeuten, daß die *Eurhyppara*raupe durch die Blätter hindurch vom Stich des *Macrocentrus* getroffen wird.

Das Bild, das das Schwanzende endoparasitischer Stadien von *Macrocentrus* bietet, ist auf Fig. 4 dargestellt.

An die Analöffnung schließt sich ein kurzer mehrfach gefalteter Enddarmabschnitt (K) an, der sich mit seinem kleinen an embryonales Gewebe erinnernden Epithelzellen und seiner äußeren Schicht cirkulärer Muskelfasern (s) gut mit der ringförmigen Tasche, die sich bei den *Apanteles*larven an derselben Stelle findet, vergleichen läßt. Auf diesen Enddarmbezirk folgt oralwärts eine Lage besonders gestalteter großer, drüsiger Zellen (dr), deren basale Abschnitte, die den Kern enthalten, sich zu dem Gesamtbilde eines flachen Kelches vereinigen lassen, an dessen oralwärts gerichteten Grunde der Mitteldarm blind endigt, und (ein wenig ventralwärts) zwei große larvale Malpighische Gefäße ansetzen. Der seiner äußeren Begrenzung nach kelchförmige Enddarmabschnitt enthält nun aber kein Lumen, sondern dieses ist von einem Büschel langer kutikularer Fortsätze (Ku) ausgefüllt, die sich auf den großen Drüsenzellen erheben und über das Niveau der (durch den Übergang des letzten Körpersegmentes in den kleinzelligen Enddarmabschnitt markierten) Analöffnung (n) fort weit in das Raupenblut hineinragen. Wie bei den Chitindrüsenhaaren die Matrixzelle einen protoplasmatischen Fortsatz in das Haar hineinschiebt, so senden hier die großen Drüsenelemente des Enddarms lange, kegelförmige Plasmafortsätze (pl) in die Kutikularbildungen hinein, die ihnen wie Kappen aufsitzen, und wohl am besten als Kutikularscheiden bezeichnet werden können. Annähernd pyramidenförmig zeigen sie auf dem Querschnitt polygonale Gestalt und berühren sich untereinander mit den benachbarten Flächen so innig, daß sie wie verkittet erscheinen. Im Ganzen erhält man somit den Eindruck eines

kompakten, solide gebauten Organes, das sich aus einzelnen Zellterritorien zusammensetzt¹⁾.

Hat nun diese seltsame Enddarmbildung der *Macrocentrus*-larve etwas mit der Schwanzblase von *Apanteles glomeratus* zu tun? Auf diese Frage muß in erster Linie das Stadium der Kokonlarve von *Macrocentrus* Auskunft geben. Ein diesbezüglicher Schnitt ist in Fig. 5 abgebildet.

Ein Vergleich mit dem entsprechenden Stadium von *Apanteles* (Fig. 3) ergibt sofort eine auffällige Ähnlichkeit. Die großen Drüsenzellen von *Macrocentrus* (dr), die ihre Kutikularscheiden verloren haben, zeigen sich genau so wie die Schwanzblasenzellen von *Apanteles* in das Innere des Körpers verlagert. Der durch die kleinen Epithelzellen und die äußere Ringmuskelschicht charakterisierte letzte Enddarmabschnitt (K) ist wie die entsprechend gebaute ringförmige Tasche von *Apanteles* bedeutend in die Länge gewachsen und hat sich hier sogar deutlich in mehrere Abschnitte gegliedert, die vollkommen der Pyloruspartie, der Ampulle und dem Rektum eines typischen Hymenopterenenddarms entsprechen (p, a und r). Was aber für die Frage der Homologisierung der Befunde beider Braconiden das wesentlichste ist: an der Grenze des groß- und des kleinzelligen Bezirkes, nur durch eine schmale Übergangszone (pl) von den großen Drüsenzellen getrennt, sind genau wie bei *Apanteles* die imaginalen Malpighischen Gefäße i hervorgesprossen. Somit entsprechen vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus betrachtet die großen Drüsenzellen von *Macrocentrus* vollkommen den Schwanzblasenzellen von *Apanteles*. Genau dieselben Enddarmstücke, die dort ausgestülpt waren — die Polkappe und ein an sie sich kontinuierlich anschließender Zellengürtel, der zwischen die Einmündung der larvalen Malpighischen Gefäße und die Ursprungsstelle der imaginalen eingeschaltet ist —, sind im Endoparasitenstadium von *Macrocentrus* zu den seltsam gestalteten Drüsenzellen differenziert. Im Kokonlarvenstadium gleichen sie nach Verlust ihrer Kutikularscheiden völlig den Schwanzblasenzellen von *Apanteles*. Wie an jenen so haben auch an ihnen nur regressive Prozesse eingesetzt (Zerfall des Plasmas, Auftreten von Vakuolen). In beiden Fällen werden sie im Laufe der Metamorphose später völlig aus dem Enddarm ausgeschaltet.

¹⁾ Besonders beachtenswert ist es, daß auch die Zellen am oralen Pol des Enddarms, die sich dem blinden Ende des Mitteldarms anlagern und die Mündungen der larvalen Malpighischen Gefäße begrenzen, die Elemente der Polkappe (g) also, gleichfalls diese Differenzierungen zeigen und somit lange Kutikularfortsätze tragen. Man erhält geradezu den Eindruck, daß die Malpighischen Gefäße nicht frei ausmünden, sondern wie durch einen Pfropf verschlossen sind.

In den Endoparasitenstadien scheint freilich die Entwicklung der beiden offensichtlich homologen Organe recht verschiedene Wege eingeschlagen zu haben. Hier bei *Macrocentrus* findet sich ein kompakt gebautes, solides Organ, dort bei *Apanteles* eine dünn-

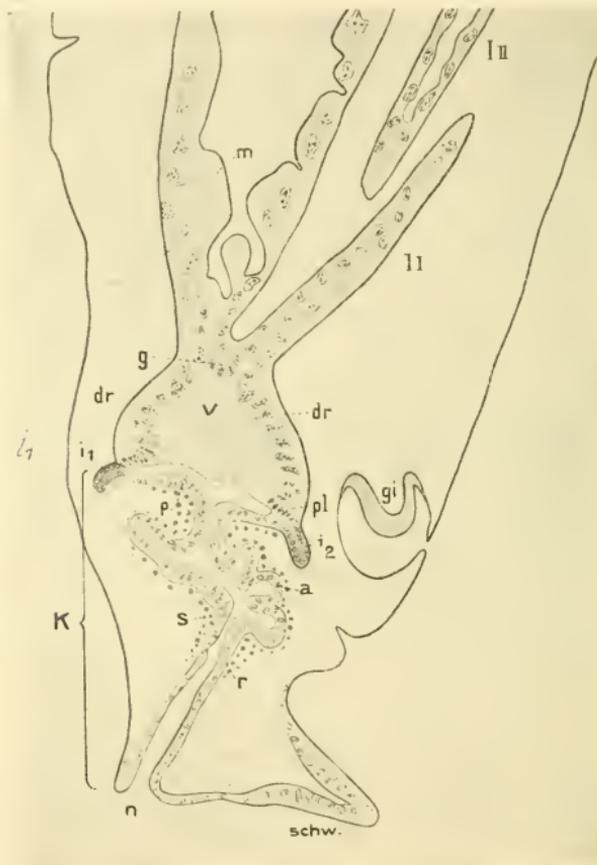


Fig. 5.

Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer Kokonlarve von *Macrocentrus*.

m Mitteldarm, g Polkappe des Enddarms, dr großzelliger Enddarmabschnitt, dessen Lumen von der von Vakuolen durchsetzten Plasmamasse der großen Drüsenzellen ausgefüllt ist (v). l_I und l_{II} die beiden larvalen Malpighischen Gefäße (von l_{II} ist das Lumen, aber nicht der Ansatz an den Enddarm getroffen). K kleinzelliger Enddarmabschnitt gegliedert 1) in den Imaginabring mit den Sprossen der imaginalen Malpighischen Gefäße (i₁ und i₂), 2) in die Pyloruspartie p, 3) die Ampulle a und 4) das Rektum r; s äußere Muskelschicht. pl schmale Übergangszone zwischen den groß- und den kleinzelligen Enddarmabschnitt eingeschaltet. gi Genitalimaginalscheibe. schw ventraler Schwanzfortsatz. n Analöffnung.

wandige ausgestülpte Blase, die gerade, weil sie eine mit Blut gefüllte Hohlkugel darstellt, als Blutkieme gedeutet werden konnte. Ohne weiteres ist es klar, daß das Enddarmorgan von *Macrocentrus* unmöglich als Blutkieme funktionieren kann. Wie atmen dann aber die *Macrocentrus*-Larven? SEURAT, der für die Schwanzblase eine besondere Atemfunktion nicht anerkannte, hatte betont, die gesamte Körperhaut sei bei *Apanteles* auch ohne funktionierende Tracheen ein ausreichendes Organ für die Diffusion der Atemgase. Wenn also etwa die *Macrocentrus*-Larven ohne eine Schwanzblase nur mit Hautatmung auskamen, so sprach dies für SEURATS Ansicht, und die Deutung des fraglichen Organs als Blutkieme war erschüttert. Da ist es denn von besonderem Interesse, daß die Verhältnisse nicht so liegen, sondern sich schon bei den jüngsten untersuchten *Macrocentrus*-Stadien lufteerfüllte, also funktionierende Tracheen fanden. Gerade in dieser Tatsache scheint mir ein klarer indirekter Beweis zu liegen, daß die Deutung der Schwanzblase bei *Apanteles* als Blutkieme richtig ist, denn es ist kein Grund oder Anhalt dafür zu erblicken, warum die Haut von *Apanteles* durchlässiger sein sollte als die Körperbedeckung von *Macrocentrus*.

Ist es somit plausibel, warum *Macrocentrus* das fragliche Organ nicht wie *Apanteles* als hohle Blase vorgestülpt zeigt, und abstrahiert man bei *Apanteles* von den sich aus der Anpassung an eine Funktion als Blutkieme ergebenden Unterschieden, so ist ein Vergleich des Enddarmorgans auch für das Endoparasitenstadium bei beiden Braconiden gut durchzuführen. Denn Drüsenzellen, deren Plasmafortsätze von Kutikularscheiden umgeben sind, lassen sich nur kleiner wie bei *Macrocentrus* auch bei *Apanteles* auffinden. Unter den gleichen Fixationsbedingungen (Fig. 2) zeigen nämlich auch die Schwanzblasenzellen plasmatische Fortsätze, (pla), die in Kutikularklappen (ku) hineinreichen, und dementsprechend weist auch die Oberflächenansicht der Schwanzblase das gleiche, schön regelmäßige Mosaik polygonaler Felder auf wie ein Querschnitt durch das Enddarmorgan von *Macrocentrus*. Noch frappanter aber wird die Ähnlichkeit, wenn man junge Entwicklungsstadien von *Apanteles* zum Vergleich heranzieht. Am Ende der Embryonalperiode besitzt nämlich hier der Enddarm noch keine ausgestülpte Hohlkugel, sondern die „Schwanzblasenzellen“ haben noch dieselbe Lage wie die großen Drüsenzellen von *Macrocentrus*. Auch kleiden sie ebenso wenig wie diese das Lumen einer Proktodaeum-Grube aus. Dasselbe ist vielmehr von einer über die Analöffnung hinausragenden Kutikularmasse ausgefüllt, in die die Schwanzblasenzellen Plasmafortsätze hinsenden. Im Ganzen ergibt sich für die *Apanteles*-

Embryonen ein Bild, bei dem man eher an eine Fortentwicklung im Sinne von *Macrocentrus* als von *Apanteles* denken würde.

Aus den angeführten Argumenten glaube ich schließen zu dürfen, daß die besonderen Enddarmorgane von *Macrocentrus* und *Apanteles* einander entsprechen und daß dabei die Verhältnisse bei *Macrocentrus* als die primitiveren aufzufassen sind, die bei *Apanteles* sekundär durch Ausstülpfen und Umwandlung des Organs in eine Blutkieme kompliziert wurden. Welches nun aber die ursprüngliche Bedeutung des Enddarmorgans ist, möchte ich erst dann diskutieren, wenn noch eine andere endoparasitische Wespe zum Vergleich herangezogen ist, die im Gegensatz zu den beiden ersten nicht zur Gruppe der Braconiden, sondern der Ichneumoniden gehört.

Es handelt sich um einen Parasiten der Kohlmotte *Plutella cruciferarum* ZLL., der als zu der Ophioninengattung *Limmeria* HOLMGR. gehörig bestimmt wurde, während die Spezies bisher nicht ermittelt werden konnte. Die Ichneumonidenlarve, die die Microlepidopterenraupe in der Einzahl bewohnt, wurde zufällig entdeckt als in einem Teil der locker gewebten Kokons, in denen *Plutella* sich an den Kohlblättern zur Verpuppung einspinn, eines Tages nicht mehr die Raupe lag oder an ihre Stelle die Schmetterlingspuppe getreten war, sondern sich dafür ein zweiter, dichter gesponnener Kokon von grauer Farbe fand. Das im Innern des Schmetterlingskokons liegende Gespinnst war das Werk der *Limmeria*larve, die zu dieser Zeit die Raupe aufgezehrt und verlassen hatte.

Das Bild des Schwanzendes des Endoparasitenstadiums von *Limmeria* ist in Fig. 6, das der Kokonlarve in Fig. 7 dargestellt. Der Befund, der sich bei der Untersuchung von *Limmeria* ergibt, kann von vornherein kurz dahin charakterisiert werden, daß er im wesentlichen ganz dem von *Macrocentrus* entspricht, wenn man nur von den bei dieser Form durch die Entwicklung der Plasmafortsätze und Kutikularscheiden an den großen Drüsenzellen bedingten Komplikationen, also von der Ausfüllung des Lumens der großzelligen Enddarmpartie absieht.

Im Endoparasitenstadium (Fig. 6) führt nämlich wiederum eine weite, nicht durch Kontraktion der Muskulatur sphinkterartig verschlossene Analöffnung (n) in einen kurzen gefalteten Enddarmabschnitt (K), der mit relativ kleinen Epithelzellen ausgekleidet und der Anlage einer äußeren Muskelschicht (s) versehen, durchaus an den ähnlich gestalteten und entsprechend gelagerten kleinzelligen Enddarmteil von *Macrocentrus* sowie an die ringförmige Tasche von *Apanteles* erinnert. Wieder folgt nach dem Mitteldarm (m) zu ein

von sehr großen drüsigen Zellen (dr) ausgekleideter Bezirk, an dessen oralem Pole der Mitteldarm blind endet und (ein wenig ventralwärts) zwei große larvale Malpighische Gefäße (I_I und I_{II}) einmünden. Der großzellige Abschnitt ist aber weder wie bei *Apanteles* prolabiert, noch tragen seine Elemente wie bei *Macrocentrus* bis in das Blut der Raupe hineinragende Kutikularfortsätze, sondern die großen

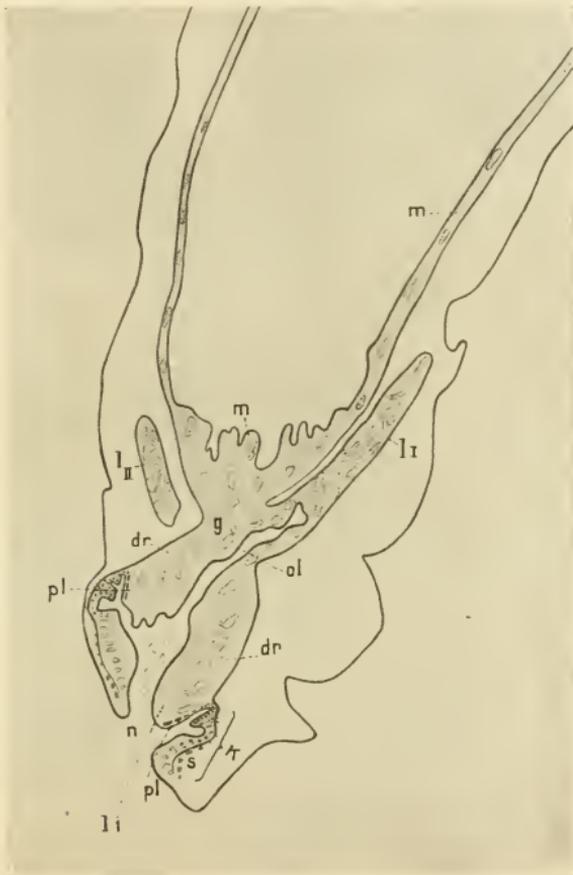


Fig. 6. Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer *Linnerialarve* (junges Endoparasitenstadium).

m Mitteldarm. g Polkappe des Enddarms; I_I und I_{II} larvale Malpighische Gefäße (nur von I_I ist die Einmündung ol in den Enddarm getroffen); dr Enddarmabschnitt von großen Drüsenzellen gebildet, die denen der Polkappe und der larvalen Malpighischen Gefäße entsprechen, gegen den kleinzelligen Enddarmabschnitt mit einem lippenartigen Wulst li vorspringend. K kleinzelliger Enddarmabschnitt, s äußere Ringmuskelschicht. pl schmale Zone abgeplatteter Elemente zwischen den groß- und den kleinzelligen Enddarmabschnitt eingeschaltet. n Analöffnung.

Zellen von *Limneria* kleiden ein Lumen aus, das in seiner Orientierung sich nicht von dem Lumen eines typisch gelagerten Enddarmes unterscheidet. Es ist eng und unregelmäßig, da die mäch-

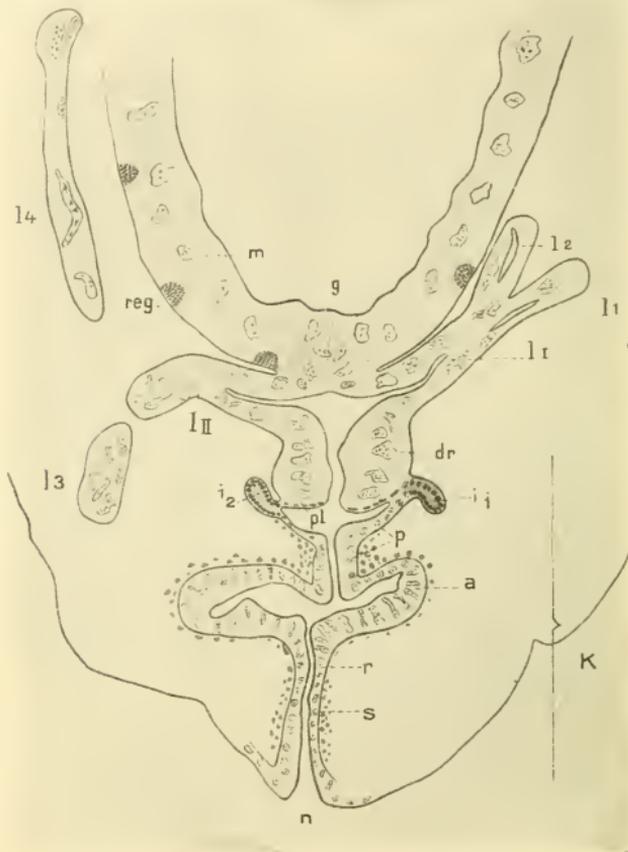


Fig. 7.

Horizontalschnitt durch das Schwanzende einer Kokonlarve von *Limneria*.

m Mitteldarm, reg Imaginalzellen des Mitteldarmes. g Polkappe des Enddarmes, dr Enddarmabschnitt von großen Drüsenzellen gebildet, die denen der Polkappe und der larvalen Malpighischen Gefäße entsprechen: l_1 rechtes larvales Malpighisches Gefäß aus der Vereinigung der beiden nur im untersten Abschnitt getroffenen Endröhren l_1 und l_2 entstehend, l_{II} linkes larvales Malpighisches Gefäß, zu dem die nur tangential angeschnittenen Endröhren l_3 und l_4 gehören. K kleinzelliger Enddarmabschnitt gliedert 1) in den Imaginalring mit den Sprossen der imaginalen Malpighischen Gefäße (i_1 und i_2) 2) in die Pyloruspartie p 3) die Ampulle a und 4) das Rektum r; s äußere Muskelschicht. pl Zone abgeplatteter Elemente zwischen den groß- und kleinzelligen Enddarmabschnitt eingeschaltet. n Analöffnung.

tigen Drüsenzellen mit breiten pseudopodienartigen Fortsätzen in dasselbe hineinragen.

Daß es sich bei den großen Drüsenzellen von *Limneria* in der Tat um ein Homologon der Enddarmorgane von *Apanteles* und *Macrocentrus* handelt, lehrt die Betrachtung der Kokonlarve (Fig. 7) aufs deutlichste.

Denn wie bei den Braconiden zeigen sich nun die großen Zellen in das Körperinnere verlagert durch das Auswachsen der im Endoparasitenstadium noch in ihrer Entfaltung gehemmten kleinzelligen Enddarmpartie (K), die sich jetzt ganz wie bei *Macrocentrus* in Rektum, Ampulle und Pylorusabschnitt gegliedert hat. Wiederum ist der orale Rand der Pyloruspartie als Imaginalring durch das Hervorsproießen der imaginalen Malpighischen Gefäße (i) charakterisiert, die fast unmittelbar analwärts von den großen Drüsenzellen, nur durch eine schmale Zone abgeplatteter Elemente (pl) von ihnen getrennt, zur Entwicklung kommen.

Besonders auffällig ist nun bei *Limneria*, daß hier im Endoparasiten- wie im Kokonlarvenstadium ein kontinuierlicher Übergang von den großen Drüsenelementen nicht nur zu den Zellen der Polkappe sondern auch zu denen der larvalen Malpighischen Gefäße statt hat. Auch ist hervorzuheben, daß die großen Zellen in ihrem histologischen Bau völlig den etwas kleineren der mächtig entfalteten larvalen Malpighischen Gefäße entsprechen, so daß eine Abgrenzung beider Abschnitte im Sagittalschnitt (Fig. 6) nur durch die infolge der Abnahme der Zellgröße bedingte Kaliberänderung ermöglicht wird. Sekrettropfen, die sich im Lumen des großzelligen Abschnittes finden, deuten dabei auf lebhaftes Drüsen-tätigkeit hin.

Im Gegensatz zu dem ganz allmählichen Übergang in die Malpighischen Gefäße fällt besonders die prägnante morphologische Abgrenzung des großzelligen Enddarmbezirkes gegen den kleinzelligen auf, die durch das lippenartige Vorspringen des unteren Randes des großzelligen Abschnittes bedingt wird. Abgesehen von der plötzlichen Erweiterung des Enddarmlumens an der Übergangsstelle markiert sich die Grenze beider Abschnitte noch dadurch aufschärfste, daß unmittelbar auf die großen Drüsenzellen, die kaudale Fläche ihres lippenartigen Vorsprunges (li) überziehend, eine schmale Lage ganz abgeplatteter kleiner Elemente (pl) mit sehr chromatinreichen platten Kernen folgt, die an der Lippenbasis in Zellen mit rundlichen, weniger dicht gebauten Kernen, den Imaginalring, übergeht.

Durch die somit ganz prägnante kaudale Abgrenzung des großzelligen Enddarmbezirkes und den andererseits ganz kontinuierlichen Übergang desselben in die großen larvalen Malpighischen Gefäße am oralen Pole wird es bedingt, daß man namentlich bei Betrachtung eines Horizontalschnittes, wie es von der Kokonlarve in Fig. 7 dargestellt ist, den Eindruck erhalten kann, als hätten sich bei *Limneria* die beiden larvalen Malpighischen Gefäße (l_1 und l_{11}), die hier jederseits nur die kurze Vereinigung zweier langausgezogener Endröhren (l_1 und l_2 resp. l_3 und l_4) darstellen, noch weiter zu einem unpaaren Endabschnitt zusammengeschlossen.

Indessen wären, um zu erklären, wieso der unpaare großzellige Abschnitt als ein Zellengürtel in die Enddarmwand eingeschaltet ist, wenn man ihn tatsächlich von den entwickelten Malpighischen Gefäßen ableiten wollte, komplizierte Umformungen anzunehmen, für die in dem histologischen Befunde kein Anhalt gegeben ist. Eine solche Ableitung liegt auch um so ferner, als ja die Polkappe des Enddarms, wie schon oben hervorgehoben aus Zellen gebildet ist, die denen der larvalen Malpighischen Gefäße sehr nahe stehen. Es genügt die Annahme eines Vorwachsens der Polkappe über das Mündungsgebiet der larvalen Malpighischen Gefäße hinaus um den Befund bei *Limneria* zu erhalten.

Auf die Ähnlichkeit der Zellen am oralen Pole des Enddarms mit den Elementen der larvalen Malpighischen Gefäße hat auch PÉREZ 1903 bei Ameisenlarven aufmerksam gemacht. Diese ist hier eine so bedeutende, daß PÉREZ gleichfalls dazu geführt wird, die Polkappemit einer Vereinigung der larvalen Malpighischen Gefäße zu vergleichen. So bemerkt er u. a.¹⁾ von denselben: „Ce sont des tubes relativement courts et trapus, débouchant dans l'intestin postérieur à l'endroit même où l'intestin grêle vient s'accoler par son extrémité aveugle, contre la paroi postérieure du ventricule chylifique. On pourrait même dire que c'est la réunion de leurs extrémités proximales qui ferme l'intestin grêle, car les cellules du fond de ce coecum diffèrent totalement des cellules épithéliales de l'intestin proprement dit, et rappellent au contraire avec une taille moindre, les cellules constitutives des vaisseaux malpighiens (Pl. X Fig. 11—12).“

Somit geneigt, den Befund bei *Limneria* in dem Sinne zu deuten, daß hier übereinstimmend mit der mächtigen Entfaltung der larvalen Malpighischen Gefäße auch die Zellen der Polkappe

¹⁾ PÉREZ, C.: Contribution à l'étude des Métamorphoses in: Bull. scientif. France Belg. Bd. 37, 1903, pag. 239.

ihre Ähnlichkeit mit den Elementen der Malpighischen Gefäße besonders markant zeigen, werde ich bei *Limmeria* dazu geführt, den den Enddarmorganen von *Macrocentrus* und *Apanteles* homologen großzelligen Enddarmabschnitt von der Polkappe herzuleiten. Es genügt lediglich ein analwärts gerichtetes Vorwachsen derselben über das Mündungsgebiet der larvalen Malpighischen Gefäße hinaus, um die einfachen Verhältnisse von *Limmeria* zu erhalten.

Gerade bei dieser Form ist nun, wie mir scheint, in dem histologischen Befund sogar ein direkter Beweis für das tatsächliche Bestehen dieses zu postulierenden Wachstumsprozesses zu erblicken. Denn bei Betrachtung des lippenartigen Wulstes (Fig. 6 li), in dem wie oben geschildert, die großen Drüsenzellen gegen die kleinzellige Enddarmpartie vorspringen und hier hart an eine schmale Zone ganz abgeplatteter Elemente (pl) grenzen, die als dünne Schicht die kaudale Fläche des Ringwulstes überziehen, gewinnt man geradezu den Eindruck, als hätte der großzellige Abschnitt analwärts vorwachsend die angrenzende kleinzellige Enddarmwand eine Strecke weit umgeschlagen und ihre Elemente durch sein Vordrängen abgeplattet.¹⁾

Von dem einfachen *Limmeria*-Typus würden die Verhältnisse bei den beiden Braconiden sich durch besondere Differenzierungen, die an den Zellen der Polkappe eintreten, herleiten, zu denen sich bei *Apanteles* noch eine sekundäre Ausstülpung des ganzen Organs gesellt. Durch die Zurückführung auf die Zellen der Polkappe aber, auf Gewebe also, das den Elementen der larvalen Malpighischen Gefäße nahe steht, weisen alle 3 beschriebenen Enddarmorgane in letzter Linie auf den Exkretionsapparat zurück.

Ehe nun weiter diskutiert werden kann, welche Bedeutung im Speziellen wohl diesen Einrichtungen zukommt, deren Ausbildung bei drei unter sehr ähnlichen Bedingungen endoparasitisch lebenden Wespenlarven aus den Familien der Braconiden und Ichneumoniden festgestellt wurde, ist es notwendig, zu ermitteln, ob vielleicht überhaupt den Hymenopteren dieser Gruppen im allgemeinen solche Enddarmorgane zukommen. Ist doch bisher nur wenig von Braconiden und Ichneumoniden histologisch untersucht worden. Da unter den entomophagen Hymenopteren namentlich ein Gegensatz zwischen

¹⁾ Vielleicht würde in dieser schmalen Zone von abgeplatteten Zellen mit chromatinreichen Kernen ebenso wie in der schmalen Zellenlage, die sich auch bei *Apanteles* und *Macrocentrus* als Übergangsschicht zwischen den Imaginalring und den kaudalen Rand des großzelligen Abschnittes einschiebt, die nicht besonders differenzierte kurze Zellenbrücke zu erblicken sein, die in „typischen“ Fällen die Einmündung der larvalen und imaginalen Malpighischen Gefäße trennen kann.

Ekto- und Endoparasiten aufgestellt worden ist, mußte es besonders von Interesse sein, festzustellen, wie sich ektoparasitische Ichneumoniden und Braconiden verhalten.

Von der ersten Gruppe stand mir ein geeignetes Material in *Hemiteles fulvipes* GRAV., einer Pimpline, zur Verfügung, die die Kokons von *Apanteles glomeratus* ansticht, um — ein Parasit zweiten Grades — an die Braconidenlarve ihr Ei zu legen. Der Enddarm, der nicht im Innern ihres Opfers lebenden, sondern dasselbe von

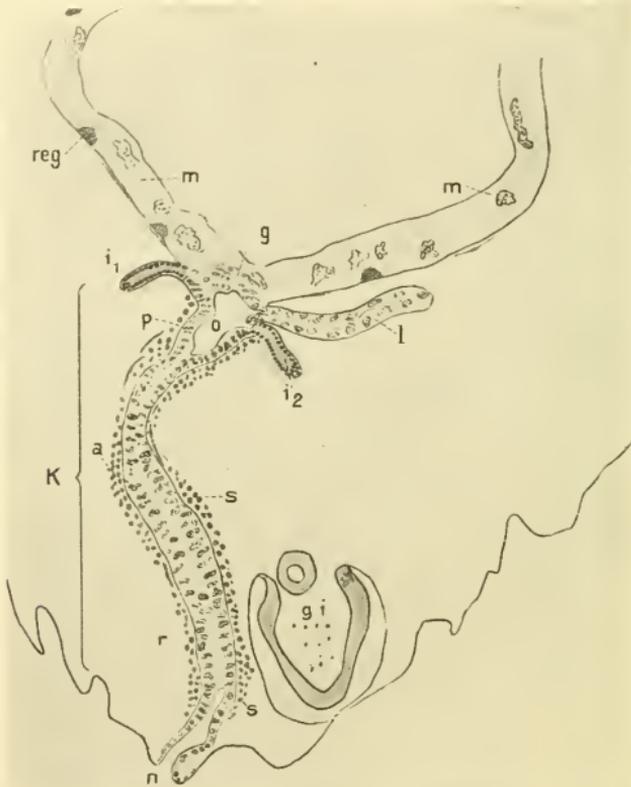


Fig. 8.

Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer erwachsenen Larve von *Hemiteles fulvipes*. GRAV.

m Mitteldarm, reg Imaginalzellen des Mitteldarms, g Polkappe des Enddarms, l ein larvales Malpighisches Gefäß, K kleinzelliger Enddarmbezirk mit zwei aus dem Imaginalring hervorsprossenden imaginalen Malpighischen Gefäßen i_1 und i_2 , dem Pylorusabschnitt p (dessen Lumen bei o getroffen ist) und dem hier nicht deutlich in Enddarmampulle a und Rektum r gesonderten letzten Abschnitt, dessen Wand im Schnitt nur tangential gestreift ist; s äußere Muskelschicht. n Analöffnung, gi Genitalimaginalscheibe.

außen aussaugenden Ichneumonide ist in Fig. 8 abgebildet. Nichts findet sich hier von den bei den endoparasitischen Formen beobachteten Abweichungen vom Typus.

Vielmehr konnte dieselbe Figur schon, da sie in den hier interessierenden Punkten völlig den an Ameisen und Bienen festgestellten Tatsachen entspricht, oben zur Darstellung eines typisch gebauten Hymenopterenenddarms herangezogen werden. Unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der larvalen Malpighischen Gefäße nämlich sprossen hier die imaginalen hervor. Auch ist bei *Hemiteles* selbst bei jungen Larven nichts von einer Hemmung in der Ausbildung des kleinzelligen Enddarmabschnittes zu bemerken, sondern von vornherein stellt das Proktodaeum einen tiefen Hohl-schlauch dar.

Ektoparasitische Braconiden habe ich bisher nicht selbst untersuchen können. Doch ist gerade die Form, die durch die Arbeit von SEURAT am genauesten von allen Entomophagenlarven sogar bezüglich der Metamorphose bekannt ist, der *Doryktes gallicus* RH. eine Braconide, deren Larve ektoparasitisch an Bockkäferlarven (*Callidium sanguineum*) lebt. Sowohl aus SEURATS Abbildungen wie aus seiner Beschreibung geht nun mit aller Bestimmtheit hervor, daß hier die Verhältnisse ganz entsprechend wie bei *Hemiteles* liegen, d. h. insbesondere daß die imaginalen Malpighischen Gefäße unmittelbar hinter der Einmündung der larvalen zur Entwicklung kommen.

Durch das somit von den Befunden an den Braconiden *Apanteles* und *Macrocentrus* und der gleichfalls als Larve endoparasitisch lebenden Ichneumonide *Limmeria* gänzlich abweichende Verhalten von ektoparasitischen Ichneumoniden und Braconiden scheint mir bewiesen zu sein, daß die geschilderten Enddarmorgane Konvergenz-erscheinungen darstellen, die in den beiden Wespengruppen unabhängig von einander in Anpassung an endoparasitische Lebensweise entstanden sind.

Aber ich glaube noch weiter zeigen zu können, daß unter den durch das endoparasitische Leben gegebenen Momenten als maßgebender Faktor nicht das Leben in einem flüssigen Medium in Betracht kommt (im Gegensatz zu den Ektoparasiten, die nur mit dem Kopfteil sich in das Innere ihres Opfers hineinbohren) sondern vielmehr das Leben in einem lebenden Organismus. Diejenigen Endoparasiten nämlich, die nicht in einem lebenden Wirte, sondern in der faulig zersetzten Körperflüssigkeit von toten Schmetterlingspuppen hausen, zeigen, wie ich mich in zwei Fällen überzeugen konnte, ein identisches Verhalten mit den Ektoparasiten, d. h.

keine Abweichung von dem typischen Bau des Hymenopterenenddarms.

Gleichzeitig ergibt sich dabei, daß die bisher übliche Unterscheidung zwischen ekto- und endoparasitischen Hymenopterenlarven hier nicht ausreicht, sondern es im vorliegenden Falle wesentlicher ist, „biophage“ und „nekrophage“ Entomophagenlarven zu unterscheiden. Auf die Bedeutung und weite Verbreitung der Nekrophagie namentlich unter den ektoparasitischen Formen, an welche sich die nekrophagen Endoparasiten aufs engste anschließen, hoffe ich an anderer Stelle ausführlicher zurückkommen zu können. Hier möchte ich mich auf die Betrachtung der biophagen Endoparasiten aus den Familien der Ichneumoniden und Braconiden beschränken. Für drei Vertreter dieser Gruppe wurde die Ausbildung besonderer Enddarmorgane festgestellt. Es fragt sich nun, wie weit sich die Befunde verallgemeinern lassen.

Gewissermaßen als Stichprobe wurde die Untersuchung einer unter entsprechenden Bedingungen einzeln in der Raupe von *Orygia antiqua* L. schmarotzenden Entomophagenlarve vorgenommen, die, obwohl es bisher nicht gelang, die Imago zu züchten, doch durch den eigentümlichen Kokon scharf charakterisiert ist, der, wie mir scheint, ein interessantes Beispiel von Mimikry darstellt. Der relativ große Kokon, der auf dem Blatt, auf dem die *Orygiaraupe* saß, festgesponnen wird, gleicht nämlich in seiner weißen Farbe, die von einigen ganz unregelmäßigen schwarzbraunen Zeichnungen durchzogen wird, aufs Täuschendste dem Excrement eines Vogels. Die Entomophagenlarve, die die erwachsene Raupe verläßt, nachdem dieselbe bis dahin einen ganz gesunden Eindruck gemacht hat, zeigt nun im Bau des Enddarms Verhältnisse, die sich eng an die von *Limneria* anschließen.

Trotz dieser Bestätigung obiger Befunde glaube ich indessen nicht, daß dieselben etwa für alle biophagen Endoparasiten aus der Gruppe der Ichneumoniden und Braconiden Geltung haben werden. Bilden doch die bisher untersuchten Formen in dieser großen Abteilung nur eine Untergruppe, die durch ihre besondere Lebensweise scharf charakterisiert ist. Wesentlich unterscheiden sie sich nämlich von jenen Entomophagen, die nach Art mancher Tachinen gewissermaßen die befallene Raupe einfach als eine gegebene Nahrungsmenge betrachten, die sie rücksichtslos nach Raubtierweise auffressen. Diese Formen können, indem sie so oft schon die Jugendstadien ihrer Opfer töten, für Forst und Landwirtschaft sehr nützlich werden. *Ajanteles*, *Macrocentrus*, *Limneria* und der *Orygiaraupen*-Parasit stehen aber auch in einem wesentlichen Gegensatz

zu einer zweiten Gruppe von Entomophagen, die einzeln in Raupen in der Weise leben, daß diese noch kurz vor der Verpuppung die Parasiten an Körpermasse bei weitem übertreffen — ein Missverhältnis in der Größe, das dadurch ausgeglichen werden kann, daß hier der Parasit in die Puppe des Wirtes übergeht, die mit den in ihr aufgespeicherten Reservestoffen somit seine Hauptnahrungsquelle bildet. Von der ersten Gruppe unterscheiden sich die hier untersuchten Arten nämlich dadurch, daß sie nicht nur darauf angewiesen sind, daß ihr Wirt lebt, sondern auch quasi wie ein gesundes Tier weiterlebt, Nahrung in sich aufnimmt, dieselbe in Körpersäfte und die Reservestoffe der Fettzellen überführt und bis zum Ende der Raupenperiode zur normalen Größe heranwächst. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber der zweiten Gruppe dagegen ist darin zu erblicken, daß bei *Apanteles*, *Macrocentrus*, *Limmeria* usw. die Stoffwechselfvorgänge ungleich lebhafter verlaufen müssen, insofern hier die Gesamtmasse der Parasiten bereits am Ende der Wachstumsperiode des Wirtes fast der Körpermasse einer gesunden erwachsenen Raupe gleichkommt. Bei *Apanteles*, wo bereits in die kleinen, 4 mm langen, erst vor kurzem aus dem Ei geschlüpften *Pieris*raupen die zahlreichen Parasiteneier gelegt werden, und die Braconidenlarven schon nach wenigen Tagen ihre Embryonalentwicklung vollendet haben, hält das Wachstum der Parasiten annähernd gleichen Schritt mit dem des Wirtes, wobei nur das Blut und die Fettzellen die Nahrung der *Apanteles*larven bilden. Die *Pieris*raupe wird, wenn sie herangewachsen sich von der Futterpflanze entfernt, um sich zu verpuppen, von den Braconidenlarven verlassen. Sie kann dann noch einige Tage leben, ist aber nicht mehr im Stande, sich zu verpuppen, weil ihr die Reservestoffe fehlen, und sie stirbt an Erschöpfung. Bei *Macrocentrus* und *Limmeria* scheint es dagegen so zu sein, daß in dem letzten Stadium der Raupe, wenn diese die Nahrungsaufnahme und Bildung der Reservestoffe eingestellt hat, und die Parasiten somit kein Interesse mehr an dem Befinden ihres Wirtes haben, auch die bis dahin sorgfältig geschonten unmittelbar lebenswichtigen Organe aufgefressen werden. Bis zu diesem Zeitpunkt aber haben auch die *Macrocentrus* und *Limmeria*larven nach dem Grundsatz „leben und leben lassen“ gehandelt, und es ist offensichtlich, welchen Vorteil sie daraus zogen.

Also nur auf eine biologisch scharf charakterisierte Untergruppe der biophagen Endoparasiten aus der Abteilung der Ichneumoniden und Braconiden beziehen sich die erhobenen morphologischen Befunde. Läßt sich nun aus den speziellen Bedingungen, unter denen gerade diese Tiere leben, etwas auf die Bedeutung und Funktion

der seltsamen Enddarmorgane schließen? Ich möchte das, bis mir weit genauere Untersuchungen möglich gewesen sind, hier nur mit aller Reserve versuchen. In dem einfachsten Falle, bei *Limmeria*, wurde gezeigt, daß das Enddarmorgan offenbar in naher Beziehung zum Exkretionsapparat steht. Man könnte nun vielleicht daran denken, daß bei dem für diese Gruppe charakteristischen lebhaften Stoffwechsel hier der Exkretionsapparat zunächst eine Oberflächenvergrößerung erfahren habe, und das gleichzeitig durch Hemmung der Entwicklung des analwärts folgenden Enddarmabschnittes die Stoffabgabe erleichtert worden sei. Bei den social lebenden Formen, wo die Zahl der Parasitenlarven eine so große ist, daß sie dicht gedrängt im Körper des Wirtes liegen, könnte man dann vermuten, sei zu der quantitativ verschiedenen Exkretion auch eine qualitativ differente gekommen. Denn von der Überlegung ausgehend, daß Stoffwechselprodukte im allgemeinen giftig wirken, würde man es verständlich finden, wenn hier Einrichtungen getroffen wären, um weder die Raupe vorzeitig noch sich selbst gegenseitig zu schädigen.

Bei *Apanteles* wäre anzunehmen, ist dann ganz sekundär durch die Ausstülpung zu der exkretorischen die Atemfunktion hinzugekommen. Daß beide Aufgaben von demselben Organ erfüllt werden sollen, verliert das Überraschende bei der Erwägung, daß man auch dann, wenn die Schwanzblase nur als Blutkieme betrachtet wird, annehmen muß, daß ihre Zellen nicht nur den Sauerstoff aus dem Raupenblut aufnehmen, sondern auch die Kohlensäure aus dem Wespenblut abscheiden müssen.

Von vergleichend morphologischen Gesichtspunkten aus werde ich somit dazu geführt, die im vorigen Jahre von der Funktion der Schwanzblase gegebene Deutung dahin zu erweitern, daß dieselbe nicht nur als Atmungsorgan aufzufassen ist, sondern auch im Sinne der Malpighischen Gefäße funktioniert. Es sei hier daran erinnert, daß bezüglich der exkretorischen Funktion KULAGIN auf Grund von Injektionsexperimenten zu einem entsprechenden Standpunkt gelangt war.

Wenn man nun der Schwanzblase von *Apanteles* eine doppelte Funktion vindiziert, so wird auch eine Tatsache verständlich, betreffs deren ich mich gegenüber meiner vorjährigen Darstellung berichtigen muß. Meine Untersuchungen, die damals nur an fixiertem Material ausgeführt wurden, schienen mir zu ergeben, daß bei *Apanteles* unmittelbar nachdem die Tracheen in der letzten Periode des endoparasitischen Lebens sich mit Luft füllen, auch die Schwanzblase eingezogen wird. An lebendem Material habe ich mich nun in diesem Sommer davon überzeugt, daß eine längere Frist hindurch,

manchmal zwei Tage lang, die *Apanteles*-larven schon luftgefüllte Tracheen, aber noch eine unverminderte Schwanzblase besitzen. Diese zunächst paradox erscheinende Tatsache wird, wenn man neben der Atemfunktion eine exkretorische Tätigkeit der Schwanzblase annimmt, bei der kümmerlichen Ausbildung der larvalen Malpighischen Gefäße ohne weiteres verständlich.

Denn darauf möchte ich schließlich noch besonders aufmerksam machen. Während die Enddarmorgane von *Limmeria*, *Macrocentrus* und *Apanteles* eine aufsteigende Reihe bilden, verhalten sich die larvalen Malpighischen Gefäße gerade umgekehrt. Bei *Limmeria* sind sie mächtig entfaltet und der großzelligen Enddarmpartie koordiniert, mit ihr, wie es scheint, zu gemeinsamer Funktion vereinigt. Bei *Macrocentrus* sind die großen Drüsenzellen des Enddarms in weitgehender Weise differenziert, die larvalen Malpighischen Gefäße erreichen zwar noch eine ziemlich beträchtliche Größe, doch erscheint ihre Ausmündung durch die Kutikularbildungen des Enddarmorgans verlegt. Bei *Apanteles* schließlich, wo letzteres seine höchste Ausbildung erreicht, stellen die Malpighischen Gefäße nur noch dünne Schläuche mit relativ zu den Elementen von *Limmeria* winzigen Zellen dar.

Ist die hier vertretene Ansicht richtig, so ist in den geschilderten Enddarmorganen ursprünglich ein Exkretionsapparat zu erblicken, der zunächst neben den larvalen Malpighischen Gefäßen funktioniert, sie aber dann in der Funktion ablöst. Bezüglich des Aufeinanderfolgens verschiedener Exkretionssysteme, die im Grunde genommen demselben Mutterboden entstammen, scheinen sich mir einige Vergleichspunkte in dem Verhalten von Vorniere, Urnieren und Nachnieren bei den Vertebraten zu ergeben. —

Betreffs der Schwanzfortsätze, die sich bei verschiedenen endoparasitischen Hymenopteren namentlich Ophioninenlarven (*Anomalon*) finden und von verschiedenen Autoren mit der Schwanzblase der Microgastriden verglichen wurden, kann ich nach den diesjährigen Untersuchungen, obwohl es bisher nicht möglich war, Material von dem besonders markanten Fall von *Anomalon* zu erhalten, doch schon aussagen, daß dieselben keineswegs auf Enddarmbildungen zurückzuführen sind. Sie stellen einen ventralen Fortsatz des letzten Körpersegmentes unabhängig von dem Enddarm dar, der dorsalwärts an ihrer Basis ausmündet. Von besonderem Interesse scheint mir in diesem Zusammenhang zu sein, daß sich ein solcher Fortsatz auch bei den Larven der Braconide *Macrocentrus* findet und hier ventral neben dem beschriebenen dorsal gelegenen End-

darmorgan entwickelt aufs klarste erkennen läßt, daß es sich nicht etwa um homologe Bildungen handeln kann. Der kegelförmige Schwanzfortsatz, der bei den *Macrocentrus*larven relativ kurz ist, ist in Figur 4 und 5 (bei schw) abgebildet.

Studien über das Artproblem.

1. Mitteilung.

Über das Variieren der Hummeln. I. Teil.

Von OSKAR VOGT.

Übersicht des Inhalts:

1. Konstante und variable Eigenschaften.
2. Extremere Variabilität des weiblichen Geschlechts.
3. Die Färbungsvariationen.
 - a. Beispiele extremer Variabilität und großer Konstanz.
 - b. Eigenschaften der Färbungsvariabilität.
 - α. Art der Variabilität.
 - β. Enge Begrenzung und gesetzmäßige Richtung derselben.
 - c. Beziehung der Farbvariationen zum Milieu.
 - α. Tatsächliche Befunde
 1. Regionale Differenzierung.
 2. Regionale Konvergenz.
 3. Regionale Gradation.
 - β. Wesen dieser Beziehung.
4. Die Variationen in den Haardimensionen.
 - a. Beispiele ihrer systematischen Bedeutung.
 - b. Beispiele ihrer weiten Verbreitung.
 - c. Beziehung derselben zum Milieu.
 - α. Tatsächliche Befunde.
 - β. Wesen dieser Sippen Beziehung.
5. Verhältnis der durch das Variieren des Haarkleids geschaffenen Sippen zum Artbegriff.
 - a. LINNÉ's physiologischer Artbegriff.
 - b. Artbildung und Selektion.
 - c. Unmöglichkeit einer morphologischen Definierung des Artbegriffs.

Seit mehr als zwanzig Jahren sammle ich Hummeln und zwar vornehmlich mit dem Zweck, mir ein eigenes Urteil über das Artproblem zu bilden. Ist doch dieses Problem, das man ja auch als das Problem von der Entstehung und der Fixierung neuer Eigenschaften formulieren kann, auch für denjenigen von weitgehender Bedeutung, der wie ich seine Hauptaufgabe in der Erforschung eines einzelnen Organes sieht. Daß ich die Hummeln zu diesem Studium auserkoren habe, brauche ich nicht zu bedauern. Denn sowohl die eigentlichen Hummeln, die Gattung *Bombus*, wie auch die bei ihnen als Gäste lebenden Schmarotzerhummeln, die Gattung *Psithyrus*, gehören zu den relativ wenigen Insektengattungen,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1909](#)

Autor(en)/Author(s): Weissenberg Richard

Artikel/Article: [Zur Biologie und Morphologie endoparasitisch lebender Hymenopterenlarven 1-28](#)