

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven.

Von

Dr. R. Leuckart.

(Hierzu Taf. XII.)

Vor etwa anderthalb Jahren wurde uns durch eine Mittheilung der Petersburger Akademie die überraschende Kunde, dass der Kasaner Professor der Zoologie Nic. Wagner bei einer der Gattung *Cecidomyia* zugehörnden Fliegenlarve eine ungeschlechtliche Fortpflanzung beobachtet habe¹⁾, die im Herbst beginne, den Winter und Frühling über fort dauere und während dieser Zeit eine ganze Reihe von Larvengenerationen auf einander folgen lasse, bis sich die letzte derselben im Juni zu ausgebildeten und geschlechtsreifen Thieren entwickle. Die Fliegen sollten dann, wie gewöhnlich, nach vorausgegangener Paarung Eier legen und damit den eben geschilderten Entwickelungszyclus wieder einleiten.

Einige Monate später brachte uns die Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie einen ausführlichen, mit zahlreichen hübschen Abbildungen illustrirten Aufsatz über denselben Gegenstand²⁾, der schon zwei Jahre früher

1) K. E. von Baer. Bericht über eine neue von Prof. Wagner in Kasan an Dipteren beobachtete abweichende Propagationsform. *Bullet. Acad. St. Petersbourg* 1863. P. VI. p. 239. (Schon im Jahr 1861 hat Wagner übrigens eine kurze Notiz über seine Beobachtungen der in russischer Sprache herausgegebenen Zeitschrift der Kasaner Universität einverleibt, indessen ist diese meines Wissens im Auslande unbekannt geblieben.)

2) Bd. XIII. S. 512.

von Wagner der Redaction zur Veröffentlichung übersendet, von dieser aber zurückgehalten war, da die mitgetheilten Beobachtungen „fast unglaublich“ schienen. Doch das Unglaubliche hat sich vollkommen bewahrheitet; es hat sich sogar durch die bestätigenden Beobachtungen von Meinert in Kopenhagen ¹⁾ und von Pagenstecher in Heidelberg ²⁾ als wahrscheinlich herausgestellt, dass die von Wagner entdeckte Fortpflanzungsart unter den Cecidomyien weiter verbreitet ist und möglichenfalls sehr allgemein in dieser Fliegengruppe vorkommt.

Was ich in Folgendem mitzutheilen gedenke, ist nur geeignet, diese Vermuthung zu unterstützen, indem es sich dabei nämlich um einen neuen Fall der betreffenden Fortpflanzung handelt.

Die Larven, an der ich meine Beobachtungen machte, wurden von mir in den ersten Tagen des neuen Jahres in ziemlicher Menge unter der Rinde eines halb abgestorbenen pilzkranken Apfelbaumes gefunden. Sie glichen am meisten der von Pagenstecher in den Rübentrebern beobachteten Form, mit der sie namentlich in der Zweizahl der Stigmen und dem Spitzenbesatze der Bauchfläche übereinstimmten, doch glaube ich wegen der etwas beträchtlicheren Grösse und der durchweg viel schlankeren Leibesform meiner Larve, so wie wegen einiger anderen kleineren Abweichungen, dieselbe einstweilen als Repräsentanten einer besonderen Art in Anspruch nehmen zu dürfen.

Leider hat es mir bis jetzt noch nicht gelingen wollen, die ganze Entwicklungsgeschichte meiner Larve zu studiren. Fast alle meine Exemplare waren erst vor Kurzem aus der abgestorbenen Hülle ihrer Eltern (3 Mm.), die theils einzeln, theils auch nesterweise unter der Rinde beisammen lagen, herausgeschlüpft oder gar noch im Innern derselben eingeschlossen, obwohl sonst vollkommen ausgebildet. Die grössesten lebend von mir aufgefunde-

1) Ebendas. Bd. XIV. S. 392.

2) Ebendas. Bd. XIV. S. 400.

nen Individuen maassen etwa 2 Mm., ungefähr das Doppelte der Länge, die unsere Thiere beim Hervorbrechen aus der Hülse des abgestorbenen Mutterthieres besitzen. Diese grossen Individuen enthielten in ihrer Leibeshöhle ausser einer Anzahl kleiner Keime gewöhnlich 3—5 grössere länglich eiförmige Ballen bis zu etwa 0,38 Mm. Länge, allein diese Ballen erwiesen sich bei näherer Untersuchung sämmtlich als abgestorben und verändert. Ihr Inhalt war in eine körnige Substanz aufgelöst, die nach dem Centrum zu immer dunkler wurde und gewöhnlich ein oder auch mehrere grosse Fetttropfen, mitunter von sehr ansehnlichen Dimensionen in sich einschloss.

Was ich im Folgenden mitzutheilen gedenke, bezieht sich demnach weniger auf die Embryonalentwicklung der Cecidomyienlarven, deren Untersuchung ich für die bessere Jahreszeit mir vorbehalte, als zunächst vielmehr auf die Frage nach dem Ursprunge und der Natur der Keime, die im Innern der Leibeshöhle frei umhertreiben und zu neuen Larven werden. Die in dieser Hinsicht von mir angestellten Untersuchungen kann ich übrigens nicht mittheilen, ohne der Theilnahme zu gedenken, der ich mich dabei von Seiten der Herrn Cand. Mecznikoff aus Charkow zu erfreuen hatte. Die nachstehenden Blätter dürften vielleicht nur wenige Thatsachen enthalten, die dieser talentvolle junge Zoologe nicht gleichfalls beobachtet hätte und zu vertreten gewillt wäre.

Nach der Darstellung Wagner's sollen die Keime („Embryonaltheile“ W.) aus dem Fettkörper der Larve hervorgehen, indem sich der Inhalt desselben, unter gleichzeitiger Veränderung des früheren Aussehens, portionenweise zusammenballt und nach Abscheidung der Umhüllungshaut in Form von rundlichen Ballen ablöst. Mitunter sieht man diese Ballen zu mehreren in einer gemeinschaftlichen Gruppe vereinigt. Sie haben Anfangs eine körnige Beschaffenheit, entwickeln aber ziemlich bald eine Anzahl von Zellen und erfüllen sich schliesslich, während die äussere Form sich allmählich streckt, und die Grösse immer mehr zunimmt, mit einer körnigen Dottermasse, die einer Furchung unterliegt und dann in ihrem

Innern den Embryo ausscheidet. Der letztere bleibt von einer Lage peripherischer Dottersubstanz umgeben und verweilt in seiner Hülle, bis er zur vollständigen Ausbildung gelangt ist.

Meinert theilt die Ansicht von der Entstehung der Keime aus dem Fettkörper und bemerkt zur Rechtfertigung derselben, dass letzterer, als Ueberrest des ursprünglichen Bildungstoffes, am Ende eben so gut zur Erzeugung einer neuen Brut, wie zur weiteren Entwicklung verwendet werden könnte.

Da Meinert übrigens, allem Anscheine nach, die hier vorliegende Frage nicht speziell geprüft hat — Meinert's Untersuchungen waren vorzugsweise auf die späteren Entwicklungszustände der Larven gerichtet — so können wir seiner Zustimmung kaum ein grösseres Gewicht beilegen, zumal Pagenstecher im Laufe seiner Darstellung mehrfach ausdrücklich hervorhebt, dass die jungen Keime („Eier“ P.) mit den Ballen des Fettkörpers keinerlei eigentliche Aehnlichkeit besässen und auch niemals damit zusammenhängen. Pagenstecher glaubt deshalb denn auch an die Existenz eines eigenen Keimstockes, obwohl er vergebens nach einem derartigen Gebilde suchte und sich in Betreff des Ursprungs der Keime auf blosse Vermuthungen beschränkt sah. Er gedenkt namentlich der Möglichkeit, dass sich dieselben von der subcuticularen Zellenlage (dem Weismann'schen Hypoderma) ablösen, und macht auf die starke Entwicklung aufmerksam, die diese Zellen in den letzten Körpersegmenten unserer Larve darbieten. Auch der Mastdarm sei unterhalb der Einmündung der Malpighischen Gefässe von einer Zellengruppe umgeben, die vielleicht gleichfalls als die Ursprungsstätte der Keime fungiren könne. Freilich, fügt derselbe hinzu, „bedarf das Alles noch weiterer controllirender Untersuchung.“

Ich habe nun, wie gesagt, diesem Punkte in Gemeinschaft mit Meeznikoff meine besondere Aufmerksamkeit zugewendet und freue mich, hier den Nachweis liefern zu können, dass die Cecidomyienlarven in der That,

wie Pagenstecher vermuthet hat, einen Keimstock besitzen.

Wenn man die aus der Hülse des mütterlichen Leibes eben hervorgekommenen Larven bei mässigem Drucke der mikroskopischen Untersuchung unterwirft, so erkennt man in der hinteren Hälfte des zehnten (mit Einschluss des Kopfes eilften) Körpersegments zwei helle rundliche Ballen, die zwischen den an dieser Stelle gewöhnlich ziemlich stark aus einander weichenden Strängen des Fettkörpers auf dem Rücken gelegen sind und einen Durchmesser von 0,034—0,04 Mm. besitzen (Fig. 1). Man entdeckt sie um so leichter, als sie fast unmittelbar unter der äusseren Körperhülle liegen und bei den Kontraktionen des Muskelapparates mit den benachbarten Organen in der Leibeshöhle auf- und abgeschoben werden. In der Regel sind beide Ballen ziemlich symmetrisch angeordnet und in gleicher Höhe angebracht, doch kommt es auch vor, dass der eine oder andere der Medianlinie mehr genähert ist oder etwas nach vorn rückt.

Zerreisst man den Larvenkörper, so überzeugt man sich alsbald, dass diese beide Ballen nicht, wie die späteren Keime, frei in der Leibeshöhle flottiren, sondern durch ein Paar längere oder kürzere dünne Bindegewebsstränge an zweien Malpighischen Gefässen befestigt sind. In der Regel ist die Anheftungstelle in unbedeutender Entfernung von den Insertionen der Gefässe, und zwar auf der einen Seite gewöhnlich etwas höher, als auf der andern. Mitunter sieht man davon nach hinten einen dünnen Faden abgehen.

Bei stärkerer Vergrösserung unterscheidet man (Fig. 2) an den Ballen eine structurlose zarte Umhüllungshaut und eine Anzahl heller bläschenartiger Zellen von 0,01—0,017 Mm., die in einem feinkörnigen blassen Protoplasma liegen und je nach ihrer Grösse einen oder mehrere (3—5) gleichfalls bläschenförmige Kerne (0,006 M.) in sich einschliessen.

Sobald man die Untersuchungen auf eine grössere Menge von Larven ausdehnt und dabei namentlich auch solche Exemplare berücksichtigt, die ihre ursprüngliche

Wohnstätte bereits verlassen haben, wird man bald finden, dass diese Gebilde nicht überall dieselbe Beschaffenheit besitzen. Nicht bloss, dass sie allmählich wachsen und ihre Form in's Ovale verändern, man sieht auch weiter, dass sie sich bei einer gewissen Grösse (Länge = 0,067, Breite = 0,042 Mm.) mehrfach unregelmässig einschnüren und eine Gestalt annehmen, durch die (Fig. 3) man unwillkürlich an das Aussehen einer gelappten Embryonalniere erinnert wird. Die Lappen, die durch die Einschnürungen abgesetzt sind, ergeben sich (ibid.) bei näherer Untersuchung als die peripherischen Segmente von Ballen, die sich an ihrer Berührungsfläche abplatteln, sonst aber eine kuglige Form und einen Durchmesser von 0,02—0,025 Mm. besitzen.

Im Innern enthalten dieselben eine bald geringere, bald auch grössere Anzahl bläschenförmiger Kerne (von 0,007 Mm.), je nach ihrem Durchmesser. In den grössten Ballen zählt man bis gegen 16 und 20 solcher Kerne, und hier überzeugt man sich denn auch weiter davon, dass jeder derselben eine helle Belegschicht von mehr oder minder deutlicher Begrenzung trägt und dadurch zu dem Mittelpunkt einer selbstständigen Zelle geworden ist (ibid.).

Bei einer Vergleichung mit den früheren Bildungsstadien erscheint es unzweifelhaft, dass diese Ballen eine weitere Entwicklung der damals beschriebenen bläschenförmigen Zellen darstellen. Unter Verdrängung der ursprünglich vorhandenen Intercellularsubstanz sind diese Zellen allmählich herangewachsen und durch Brutbildung im Innern zu Mutterzellen geworden. Die ursprüngliche Zellenmembran persistirt unter der Form einer structurlosen Grenzhaut, die nur eine etwas derbere Beschaffenheit angenommen hat und nach wie vor noch von der gemeinschaftlichen Tunica propria überzogen ist.

Ich brauche wohl kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass die hier beschriebenen Organe nichts Anderes als die Keimstöcke unserer Larven sind. Die sichere Ueberzeugung von der Richtigkeit dieser Behauptung gewinnt man freilich erst durch das spätere Verhalten, wenn man sieht, dass sich die einzelnen Ballen derselben immer schärfer und selbstständiger gegen einander absetzen und

schliesslich (Fig. 4) sich loslösen, um dann in der Leibeshöhle ihre Embryonalentwicklung zu durchlaufen.

In der Regel fällt übrigens die Masse der Keimstöcke nicht auf einem Male in ihre Ballen auseinander, sondern allmählich, so dass man die Ueberreste mitunter noch in solchen Individuen antrifft, bei denen die freien Keime bereits zu ansehnlicher Grösse herangewachsen sind und schon eine Embryonalanlage erkennen lassen. Auf diese Weise erklärt sich denn auch die von den früheren Beobachtern hervorgehobene Thatsache, dass die Keime unserer Larven keineswegs immer auf gleicher Entwicklungsstufe angetroffen werden.

Die zur Ablösung reifen Ballen besitzen eine Grösse von ungefähr 0,028—0,03 Mm. Sie haben (ibid.) eine völlig kuglige Form und zeigen unter der structurlosen hellen und durchsichtigen Hüllhaut zweierlei Zellen von verschiedener Beschaffenheit. Die einen sind kleiner (0,0063 Mm.) und schärfer begränzt und zu einem Epithelium vereinigt, das in einfacher Schicht die Innenfläche der eben genannten Membran bekleidet, während die andern, die den Innenraum der Ballen erfüllen, eine viel bedeutendere Grösse besitzen und sich so wenig gegen einander absetzen, dass sie fast das Aussehen einer zusammenhängenden Protoplasmamasse darbieten, in die eine Anzahl bläschenförmiger Kerne (0,007 Mm.) eingelagert ist. Die Beschaffenheit dieser centralen Zellen erinnert an das Verhalten des primitiven Keimstockes, nur dass hier das Protoplasma weniger massenhaft ist und der das Licht stark brechenden kleinen Fettkörner entbehrt, die in mehr oder minder grosser Menge hofartig um die einzelnen Kerne abgelagert sind.

Die genetischen Beziehungen dieser reifen Keimballen zu den früheren Entwicklungszuständen sind leicht zu übersehen. Die Zellen, die wir in den letztern antrafen, sind, obwohl damals noch ohne alle Verschiedenheiten, durch allmähliche Differenzirung theils in Epithelzellen verwandelt, theils auch zu Gebilden geworden, die durch ihre histologische Natur zur Genüge kund thun, dass sie noch eine weitere Entwicklung zu durchlaufen haben.

Nach der Ablösung behalten die Keimballen übrigens noch eine Zeitlang die so eben beschriebene Beschaffenheit ¹⁾. Sie wachsen bis zu einem Durchmesser von 0,04 oder 0,045 Mm., ohne irgend welche Zeichen einer weiteren Entwicklung erkennen zu lassen (Fig. 5); es müsste denn sein, dass man die Vergrößerung der centralen Kerne (bis auf 0,01 und 0,014 Mm.) und das deutlichere Hervortreten eines bläschenförmigen hellen Kernkörpers als solche in Anspruch nehmen wollte.

Haben die Keimballen nun aber die eben erwähnte Grösse erreicht, dann bemerkt man, dass sich einer der im Innern gelegenen 8—10 hellen Kerne mit einer starken Ansammlung grobkörniger Protoplasmamasse umgiebt und die peripherische Hülle des Ballens buckelförmig (Fig. 6) auftreibt. Anfangs nur von unbedeutender Grösse, wird dieser Buckel mit zunehmendem Wachstume der Körnermasse immer ansehnlicher, so dass der Ballen seine frühere Kugelgestalt verliert und allmählich eine Birn- und Eiform annimmt (Fig. 7, 8). Der Körnerhaufen, der im Innern des spitzen Poles gelegen ist und diesen vollständig ausfüllt, setzt sich dabei immer schärfer gegen den übrigen Inhalt des Keimballens ab und gestaltet sich allmählich zu einem selbstständigen Körper, dessen frühere Beziehungen ohne Kenntniss der Entwicklung kaum noch nachweisbar sein dürften.

Das Wachsthum dieses Körpers geht so rasch vor sich, dass derselbe in einem Keimballen von 0,077 Mm. Länge (0,042 Mm. Breite) schon 0,03 Mm. misst, also fast die Grösse des gesammten übrigen Inhaltes erreicht hat (Fig. 8), obwohl er noch kurz vorher (in Ballen von 0,06 Mm. Länge und 0,038 Mm. Breite, Fig. 7) kaum mehr

1) Zur Vergleichung ziehen wir hier Pagenstécher's Beschreibung der von ihm beobachteten jüngsten Keime an. „Sie bestehen,“ so sagt unser Verf., „aus einer peripherischen Schicht heller kleiner Kugeln, an denen weder Hüllen noch Kerne deutlich sind und einem von jenen umschlossenen Binnenraum, in dessen homogener Masse einige stark conturirte mehr eckige Fettkörnchen und blasenartige Vacuolen erscheinen.“

als die Hälfte dieses Durchmessers (0,018 Mm.) besass. Und diese Grössenzunahme ist um so auffallender, als sie nur von dem Wachstume der körnigen Belegmasse abhängt, indem der bläschenförmige Kern nach wie zuvor nicht mehr als 0,014 Mm. beträgt. Der letzte hat sich übrigens insofern etwas verändert, als das im Innern enthaltene Kernkörperchen kleiner geworden ist (bis zu 0,004 Mm.) und eine schärfere Begrenzung angenommen hat.

Obwohl die hier beschriebenen Vorgänge bei der dunklen und undurchsichtigen Beschaffenheit des Körnerhaufens die Aufmerksamkeit des Beobachters leicht auf sich ziehen, sind sie von den früheren Untersuchern doch so gut, wie vollständig übersehen¹⁾, eine Thatsache, die wir nur durch die Annahme erklärlich finden, dass das Interesse derselben mehr durch die späteren Schicksale der Keimballen, als durch deren erste Zustände in Anspruch genommen wurde.

Trotz der Vernachlässigung von Seiten der früheren Beobachter sind jene Vorgänge nun aber deshalb von grosser Bedeutung, weil sie über die Natur der Keimballen und die Beziehungen der hier vorliegenden Vermehrungsart zu der gewöhnlichen Fortpflanzung der Insekten ein unerwartetes Licht verbreiten.

Ein Jeder, der die Entwicklungsgeschichte des Insekteneies kennt oder die darüber vorliegenden Beobachtungen von Stein²⁾, mir³⁾, Lubbock⁴⁾, Claus⁵⁾ u. A.

1) Das Einzige, was darauf hindeutet, ist eine Abbildung bei Wagner, a. a. O. Tab. XXXVI. Fig. 25, die in der Erklärung auf „zwei anomal verwachsene Embryonaltheile“ gedeutet wird, von denen einer mit einer trüben Flüssigkeit gefüllt ist, während sich im hellen Inhalte des andern schon Zellen gebildet haben.

2) Vergl. Anat. und Physiol. der Insekten 1847. S. 46.

3) Art. Zeugung in Wagner's Handwörterb. Bd. IV. 1852. S. 802; zur Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen 1858; zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten 1858. S. 48.

4) On the ova and pseudova of Insekts, Linnaean Transact. 1859.

5) Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies, Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XIV. S. 42. 1864.

zu Rathe zieht, wird mir nämlich beistimmen, wenn ich behaupte, dass die Keimballen unserer Larven mit ihrem Inhalte genau die Verhältnisse eines sog. Keimfachs aus den Eiröhren der weiblichen Insekten wiederholen. Am angefälligsten ist solches vielleicht bei einer Vergleichung mit *Melophagus* ¹⁾, dessen Keimfächer nur durch einen dünnen Verbindungsstrang unter sich in Zusammenhang stehen und somit denn fast ebenso selbstständige Bildungen repräsentiren, wie die Keimballen unserer Cecidomyien.

In beiden Fällen haben wir es mit einer structurlosen *Membrana propria* zu thun, die ausser einer Epithellage im Innern noch zweierlei verschiedene Zellenbildungen einschliesst. Die eine dieser Zellenformen ist nur in einfacher Anzahl vorhanden, und an dem einen ursprünglich spitzeren Pole des Keimfaches gelegen. Es ist das spätere Ei, das aus einem an Grösse immer mehr zunehmenden Körnerballen besteht und einen bläschenförmigen Kern, das sog. Keimbläschen, enthält, während die andern Zellen, die mit ihrem gleichfalls bläschenförmigen Kerne und ihrem oft unvollständig abgesetzten Protoplasma den ganzen übrigen Innenraum des Faches erfüllen und bei der Abscheidung des Dotters eine Rolle spielen, als sog. Dotterbildungszellen bezeichnet zu werden pflegen ²⁾.

Die Uebereinstimmung der Keimballen mit einem Eifache ist so vollständig, dass sie nicht bloss für die späteren Zustände, sondern auch für die Entwicklung gilt, wie namentlich aus den genauen Untersuchungen von *Claus*, die ich vollständig bestätigen kann, zur Genüge hervorgeht. Ei, Dotterbildungszellen, Epithelzellen — das Alles entwickelt sich in den Eifächern genau auf dieselbe Weise, wie es oben für die Keimballen beschrieben wurde, durch Differenzirung aus einer ursprünglich ganz gleichartigen Zellenmasse. Selbst in zeitlicher Hin-

1) *Leuckart*, Fortpflanzung der Pupiparen. Tal. I. Fig. 6, 7.

2) *Weismann* ist ganz bestimmt im Irrthum, wenn er bei *Musca* den Unterschied zwischen Ei und Dotterbildungszellen leugnet und den ganzen Inhalt des Keimfaches mit seinen vielen Kernen direkt in das Ei übergehen lässt. Die Entwicklung der Dipteren. S. 208.

sicht bieten diese Vorgänge bei beiden Gebilden genau die gleichen Verhältnisse.

Die Keimballen der Cecidomyienlarven sind also weder „Embryonaltheile“ (Wagner), noch „Eier“ (Pagenstecher), sondern Keimfächer, die nach dem Typus der Eibildung in ihrem Innern einen Fortpflanzungskörper erzeugen.

Es ist sicherlich der beste Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung, wenn wir durch Untersuchung der spätern Entwicklungszustände auf direktem Wege die Ueberzeugung gewinnen, dass der Embryo aus demjenigen Theile des Keimfaches hervorgeht, den wir auf Grund seiner morphologischen Beziehungen so eben als Fortpflanzungskörper in Anspruch genommen haben.

Und diese Ueberzeugung muss sich einem Jeden aufdrängen, der nur ein Mal Gelegenheit hat, die ersten Vorgänge der Embryonalentwicklung bei unseren Thieren zu beobachten.

Meinen Erfahrungen zufolge beginnen diese Vorgänge in Keimfächern von etwa 0,12 Mm. Länge und 0,05 Mm. Breite, und zwar damit, dass sich der Oberfläche des Körnerballens, ganz ebenso, wie die Dotteroberfläche des befruchteten Eies ¹⁾, mit einer Keimhaut umgiebt (Fig. 9 u. 10).

Der Körnerhaufen oder Dotter, wie wir denselben hiernach mit vollem Rechte nennen dürfen, hat um diese Zeit etwa zwei Drittheile des Keimfaches durchwachsen und dasselbe dermaassen aufgetrieben, dass das frühere spitze Polende, welches den Dotterhaufen enthält, jetzt das dickere geworden ist. Das entgegengesetzte vordere

1) Vergl. Weismann a. a. O. Taf. XII. Fig. 2. (Auf die hier angezogene Analogie bezieht sich auch vielleicht die Aeusserung, die der Berichterstatter der Petersburger Akademie, C. E. v. Baer, der Annahme Wagner's über den Ursprung der Cecidomyienkeime aus dem Fettkörper entgegensetzt: „die Massen, welche sich zu den Tochterlarven entwickeln, möchte ich doch lieber Dottermassen nennen. Sie gleichen sehr den Dottermassen anderer Dipteren, namentlich denen von Chironomus nach Dr. Weismann.“

Ende wird von den Dotterbildungszellen ausgefüllt, die nach wie vor in ganzer Menge persistiren, aber ihr früheres Protoplasma fast vollständig verloren haben, und somit denn wesentlich auf die (zwischen 0,01—0,019 Mm. messenden) hellen Kerne, die jetzt sämmtlich ein grosses, aber nur wenig deutliches Kernkörperchen erkennen lassen, reducirt sind (Fig. 9).

Nach der Analogie mit der Eibildung hätte man vielleicht erwarten können, dass die Embryonalentwicklung erst dann beginnen würde, wenn die Dottermasse das ganze Keimfach durchwachsen hat, und die Dotterbildungszellen bis auf einen kleinen Ueberrest (das Stein'sche Corpus luteum) geschwunden sind. Aber unsere Keime verhalten sich insofern anders, als sie schon vor Abschluss ihrer individuellen Entwicklung die Ausscheidung des Embryo beginnen, ganz wie das auch von den sog. Keimkörnern der Aphiden bekannt ist. Auch noch in anderer Beziehung findet sich zwischen diesen beiden ungeschlechtlichen Fortpflanzungskörpern eine Uebereinstimmung, insofern es nämlich bei ihnen niemals zu der Bildung eines sog. Chorions kommt, der Dotter also ohne jene Hülle bleibt, die in den eigentlichen Insekteneiern eine so auffallende und eigenthümliche Entwicklung hat.

Ob dem Auftreten der Keimhaut bei unseren Cecidomyienlarven die Ausscheidung einer structurlosen Belegschicht vorausgeht, wie dies Weismann für die Eier von Chironomus und andern Dipteren nachgewiesen hat, muss ich aus Mangel eines hinreichenden Beobachtungsmaterials unentschieden lassen. Ich kann auch nicht sagen, auf welche Weise sonst etwa die Keimhaut sich bildet; dass sie aber existirt und, wie in den echten Eiern, die Reihe der embryonalen Entwicklungsvorgänge einleitet, darüber kann nicht der geringste Zweifel obwalten.

Die Zellen, welche diese Keimhaut zusammensetzen, liegen in einer dichten Schicht neben einander und haben, wie bei Chironomus, ein äusserst starkes Brechungsvermögen, so dass es schwer hält, einen Kern im Innern wahrzunehmen. Am hinteren Pole sind die Zellen am grössten (0,007 Mm.), vielleicht doppelt so gross, als am

entgegengesetzten vordern Ende des Dotters, ein Unterschied, der sich natürlich auch in der Dicke der Keimhaut geltend macht, und das um so mehr, als es den Anschein hat, als wenn die hinteren Zellen in doppelter Schicht über einander lägen (Fig. 9).

In etwas grösseren Keimfächern (0,14 Mm. Länge, 0,056 Mm. Breite) ist an dem jetzt 0,11 Mm. messenden Dotter dieser Unterschied verloren gegangen. Vorn und hinten haben die Zellen (Fig. 10) genau dieselbe langgestreckte Form und gleiche Grösse, doch ist die Keimhaut am hintern Dottersegmente auch hier anscheinend von zwei über einander liegenden Zellschichten gebildet ¹⁾.

Die Dotterbildungszellen sind auf drei oder vier bläschenförmige Gebilde am vordern Pole des Dotters reducirt, wie denn auch die Form des Keimfaches insofern einige Veränderung darbietet, als der Querschnitt des vordern Segmentes dem hintern gegenüber nur noch wenig zurücksteht (ibid). Den Epithelbelag des Keimfaches sah ich auf diesem Entwicklungsstadium beständig in eine einfache Körnerlage verwandelt. Ob dieses Verhalten ein normales ist, muss ich dahin gestellt sein lassen, doch könnte vielleicht der Umstand, dass die späteren Entwicklungsstadien meiner Larven sämtlich abgestorben und in eine homogene Körnermasse verwandelt waren, damit im Zusammenhange stehen. Eine solche Vermuthung liegt mir um so näher, als ich vor einiger Zeit bei einer sterilen Bienenkönigin die Beobachtung machte, dass die Eier in der hinteren Hälfte des Ovariums, wo das Epithel der Eifächer eine ganz ähnliche Veränderung erlitten hatte, zerfielen und sich schliesslich in kleine Bröckelchen auflösten, statt sich weiter zu entwickeln.

In einzelnen Fällen schien die Zerstörung des Inhaltes übrigens erst auf einer spätern Entwicklungspe-

1) Die Fig. 31. Tab. XXXVI der Wagner'schen Abhandlung glaube ich gleichfalls auf ein Fach mit Keimhaut beziehen zu dürfen, nur hat es den Anschein, als wenn die Dotterbildungszellen hier schon völlig geschwunden wären.

riode eingetreten zu sein, wie nicht bloss die beträchtlichere Grösse, sondern weiter auch der Umstand bewies, dass der Keim hier auf der einen Langseite einen hellen Streifen zeigte, den ich um so lieber als einen Ueberrest des Primitivstreifens in Anspruch nehmen möchte, als er bisweilen einen mehrfach gewellten Verlauf hatte, als wenn bereits eine Gliederung im sog. Ursegmente stattgefunden hätte. Es waren Stadien, die der Fig. 33 der Wagner'schen Abhandlung entsprechen möchten.

Wenn Wagner hervorhebt, dass der Embryo sich nicht in der Peripherie, sondern in der Tiefe des Dotters entwickle, so ist das ohne Zweifel ein Irrthum, der vielleicht nur durch die unvollständige Analyse der im Innern des Keimfaches gelegenen Theile herbeigeführt wurde. Was Wagner peripherischen Dotter nennt, ist vermuthlich nichts Anderes als das Epithelium des Keimfaches oder die daraus hervorgehende Körnerlage, deren wir in der Peripherie der Keimhaut oben gedachten. Auch die von Wagner Fig. 82 abgebildete „Furchung“ gehört offenbar dieser Epithellage an und könnte möglicher Weise darauf hindeuten, dass die Zellen derselben, wie oben vermuthet, im Normalzustande weit länger persistirten, als ich bei meinen Exemplaren beobachtete.

So unvollständig meine Beobachtungen über die späteren Schicksale der Cecidomyienkeime nun übrigens auch sein mögen, so lassen sie doch so viel vermuthen, dass die Vorgänge der Embryonalbildung in allen wesentlichen Punkten mit den gewöhnlichen Erscheinungen der Entwicklung in einem befruchteten Ei übereinstimmen, ganz wie das auch (von Huxley) für die Aphiden nachgewiesen wurde.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyien schliesst sich überhaupt nach den vorstehenden Untersuchungen in unverkennbarer Weise an die bei den Aphiden schon seit lange (seit de Geer und Réaumur) bekannten Erscheinungen an. Nur darin findet sich ein Unterschied, als sich die Keimfächer der Cecidomyienlarven von dem Keimstocke lösen und als isolirte Massen frei in der Leibeshöhle umhertreiben, während sie bei

den Aphiden in einer beständigen Verbindung bleiben und einen Apparat zusammensetzen, der durch Gestalt und Anordnung die Verhältnisse der weiblichen Organe wiederholt.

Dass der Keimstock der Cecidomyienlarven übrigens gleichfalls ein Analogon der Geschlechtsdrüse darstellt, dürfte wohl um so weniger bezweifelt werden können, als wir es genau an derselben Stelle finden, wo wir die erste Anlage dieser Gebilde vermuthen dürfen, und es in einer Form sehen, die den Geschlechtsdrüsen anfangs ganz allgemein bei den Insekten zukommt. Der nach hinten laufende Anhangsfaden ist offenbar als rudimentärer Ausführungsgang zu betrachten.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven zeigt hiernach nicht bloss eine grosse Uebereinstimmung mit der gleichen Fortpflanzung der Aphiden, sondern tritt auch der geschlechtlichen Fortpflanzung weit näher, als es früher den Anschein hatte. Der Keimstock der viviparen Larven ist gewissermassen eine zweite Form des Geschlechtsapparates, wie denn auch die Fortpflanzungskörper derselben den Eiern in Betreff der allgemeinen morphologischen Verhältnisse so vollständig entsprechen, dass man sie mit einem gewissen Rechte -- wie das Claus neuerdings bei den Aphiden auch wirklich gethan hat -- als eine zweite Eiform betrachten könnte. Allem Anscheine nach sind auch die Larven der geschlechtsreifen Cecidomyien bei der ersten Anlage der Genitalien von den früheren Zuständen der viviparen Larven so wenig verschieden, dass man vermuthen sollte, es möchte das Schicksal der eben genannten Organe und damit auch das der zugehörigen Thiere hier, ebenso, wie bei den Aphiden, durch gewisse äussere Verhältnisse bestimmt werden, es möchte mit andern Worten von gewissen äussern Verhältnissen (Ernährung u. s. w.) abhängen, ob die Larve zu einem Geschlechtsthier oder zu einem viviparen Individuum sich entwickle.

Trotz aller Geneigtheit, die morphologischen Beziehungen der Fortpflanzungskörper in den losen Keimfächern der Cecidomyien mit den Eiern anzuerkennen, mag

ich mich übrigens nicht entschliessen, dieselben geradezu als Eier zu bezeichnen und die Fortpflanzung der Cecidomyienlarven dadurch zu einer Parthenogenese zu stemmeln. So wenig die Larvenformen eines Thieres den ausgebildeten Geschöpfen gleichstehen und als solche betrachtet werden können, so wenig dürfen wir auch die Benennung „Eier“ auf Gebilde übertragen, die nur die ersten Entwicklungszustände mit den Eiern gemein haben. Die Existenz eines Eies setzt in allen Fällen eine geschlechtliche Reife voraus, aber unsere Larven sind — viel mehr und auffallender als die viviparen Aphiden — schon durch ihre Entwicklungsform als unreife Thiere gekennzeichnet und nach dem Zustande ihrer Genitalien (resp. deren Umwandlung in Keimstöcke) als geschlechtlich indifferent oder vielmehr geschlechtslos zu bezeichnen.

Ein Ei muss, nach der gewöhnlichen Auffassung der Verhältnisse durch seinen Bau zum Wenigsten die Möglichkeit der Befruchtung darbieten — wo diese Möglichkeit absolut fehlt, da handelt es sich eben um kein Ei, sondern vielmehr um einen ungeschlechtlichen Fortpflanzungskörper.

Bisher pflegten wir die frei im mütterlichen Leibe entstehenden Gebilde dieser Art, im Gegensatze zu den Eiern, als Keimkörner oder Sporen zu bezeichnen; will man diese Benennung als zu allgemein und morphologisch farblos für unseren Fall (wie für die Aphiden) nicht anwenden, so dürfte sich vielleicht der Name Pseudovum empfehlen, ein Name, der von Huxley freilich eigentlich in anderer, aber kaum zu rechtfertigender Weise (für die spontan sich entwickelnden wahren Eier) Verwendung gefunden hat.

Ich brauche nach dem Voranstehenden kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass ich in der Fortpflanzungsgeschichte der Cecidomyien einen Fall von Generationswechsel sehe, der sich auf das Engste namentlich an den Generationswechsel der Aphiden anschliesst, von den gewöhnlichen Formen dieser Fortpflanzungsart mit larvenartigen Ammen aber dadurch sich unterscheidet, dass die Geschlechtsthierc nicht gleich Anfangs ihre

spätere Form besitzen, sondern diese erst durch eine nachträgliche Metamorphose annehmen. Der Generationswechsel der Distomen bietet uns übrigens schon eine Annäherung an diese Verhältnisse, insofern ja auch hier das neugeborne Geschlechtsthier (*Cercaria*) ein Geschöpf repräsentirt, das erst nach gewissen Umwandlungen zu der definitiven Form heranreift.

Giessen, Mitte Januar 1865.

Z u s a t z.

Seitdem das Voranstehende niedergeschrieben wurde, sind die viviparen *Cecidomyien*larven unausgesetzt von uns weiter beobachtet worden. Die in das warme Zimmer übertragenen Larven gedeihen vortrefflich, wachsen und erzeugen Keime, deren Entwicklung in normaler Weise abläuft, während sie im Freien, wie oben beschrieben ist, nach wie vor durch Verfettung zu Grunde gehen. In unserem Klima dürfte demnach denn auch wohl die Fortpflanzung der Larven für gewöhnlich durch den Winter unterbrochen werden, aber alsbald beginnen, wenn das warme Wetter anhebt.

Das jetzt in reicher Fülle zur Beobachtung (auch der späteren Entwicklungsstadien) uns vorliegende Material hat uns allmählich eine ziemlich vollständige Einsicht in die embryonale Entwicklung des Pseudovum gestattet, wie der nachfolgende Aufsatz des Herrn *Mecznikoff*, dem ich das Material für die (ursprünglich mir selbst vorbehaltene) weitere Untersuchung überlassen habe, zeigen wird. Ich will daraus nur das Eine anticipiren, dass die von mir oben als Ueberreste der Dotterbildungszellen in Anspruch genommenen grossen Ballen, die dem embryonalen Dotter (mit Blastoderma) aufliegen, sich als sog. Polzellen ergeben haben, welche dem hinteren Ende des Keimfaches angehören und nach der interessanten Entdeckung des Herrn *Mecznikoff*, die ich vollständig bestätigen kann, schliesslich in die Keimstöcke

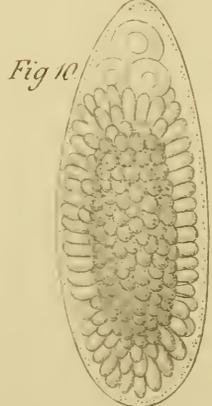
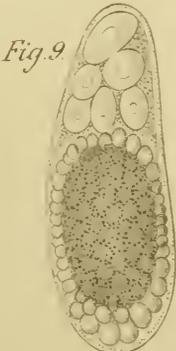
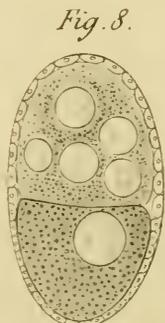
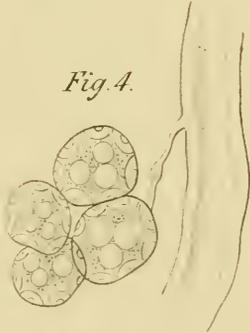
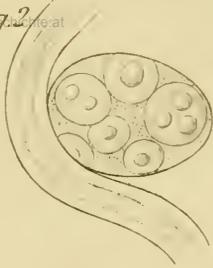
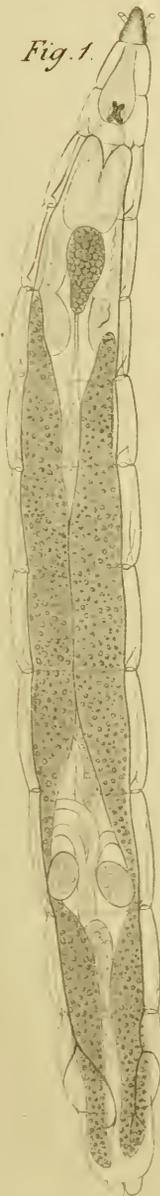
der jungen Larve eingehen. Die Dotterbildungszellen sind auf den von mir früher allein beobachteten Stadien mit ausgebildetem Blastoderma bereits verschwunden, aber noch vorhanden, wenn die Bildung des letztern anhebt. Der Irrthum wäre vermieden worden, wenn mir früher die ersten Vorgänge der Embryonalentwicklung zu Gesicht gekommen wären. Auf die Auffassung der Verhältnisse im Ganzen hat derselbe übrigens keinen Einfluss gehabt; ich würde in dieser Beziehung heute nur Wort für Wort wiederholen können, wie ich es damals niederschrieb.

Zur Charakteristik der Larve mag hier noch angeführt werden, dass dieselbe nur in den früheren Lebensphasen zwei Stigmen hat, später aber eine grössere Anzahl (5 Paare) bekommt. In diesem späteren Zustande ist auch die Körnelung der Bauchschiene etwas abweichend, und das erste Körpersegment mit dem zweiten verwachsen, so dass die Uebereinstimmung der Sprösslinge mit der Mutter keineswegs, wenigstens nicht bei der Giessener Larve, so vollständig erscheint, wie das von den früheren Beobachtern und auch noch neuerlich von v. Siebold, der inzwischen von Meinert eine Anzahl Larven zur Untersuchung erhielt ¹⁾, behauptet ist.

Die Art, der die Larve angehört, wird sich erst später bestimmen lassen, wenn die Geschlechtsthiere vorliegen werden. Einstweilen lässt sich nur so viel sagen, dass sie von der Wagner'schen Art (mit der nach den Angaben v. Siebold's auch die Art von Meinert identisch sein soll) verschieden ist.

1) Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. XV. S. 115.

landeskun... Obersteir... download www.o... .at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1865

Band/Volume: [31-1](#)

Autor(en)/Author(s): Leuckart Rudolf Karl Georg Friedrich

Artikel/Article: [Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven. 286-303](#)