

# Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden.

Von

Ludwig Schröder in Karlsruhe.

---

Hierzu eine Tafel und zwei Abbildungen im Text.

---

Vorliegende Arbeit versucht, eine Darstellung der Entwicklung des männlichen Genitalapparates, sowie dessen anatomischer Be-  
schriftenheit bei einigen Scolytiden zu geben.

Die Anregung hierzu verdanke ich der Arbeit Escherich's „Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleop-  
teren (1894)“.

Seit längerer Zeit habe ich mich damit beschäftigt, die inneren Geschlechtsorgane der männlichen Käfer zu studieren. Ich habe unter diesem Gesichtspunkte verschiedene Familien und innerhalb dieser wieder einander nahe stehende Arten untersucht und war überrascht durch die mir entgegen tretende Vielgestaltigkeit: So fand ich bei den Melanosomata einen kurzen, kräftigen ductus ejaculatorius, zwei lange schlauchförmige und daneben zwei kurze, gekrümmte Anhangdrüsen und zwei kugelige Hoden mit ziemlich glatter Oberfläche.

Bei den von mir untersuchten Silpha-Arten bemerkte ich einen sehr langen Ductus ejaculatorius, vier lange, schlauchförmige Anhang-  
drüsen und länglich runde Hoden, die aus vielen Blindschläuchen bestanden und daher ein Aussehen bekamen, wie wenn sie mit vielen Bläschen bedeckt wären.

Bei *Necrophorus* waren zwei der langen, schlauchförmigen Anhang-  
drüsen verschwunden, und an deren Stelle zeigten sich zwei kurze, zierliche, kolbenförmige Organe und daneben zwei kleine, traubige Gebilde. Die Enden der Blindenschläuche dieser hier kugelförmigen Hoden waren schon wesentlich grösser.

Wieder ein anderes Bild boten die inneren Genitalapparate der Staphylinen. Hier zeigten die länglichen, rötlichen Hoden nicht mehr eine mit Bläschen bedeckte Aussenseite, sondern dieselbe war glatt, nur in grösseren Abständen eingeschnürt. Die langen schlauchförmigen Anhangdrüsen waren bei den Staphylinen

## 80 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

ganz verschwunden, an deren Stelle traten vier der zierlichen, kolbenförmigen Gebilde, welche den bei *Necrophorus* beobachteten sehr ähnlich sind. Ebenso mannigfaltig, vielleicht noch bedeutend vielgestaltiger ist der äussere Genitalapparat der Coleopteren gebaut.

Diese Vielgestaltigkeit hat wohl jeden Autor, der sich mit diesem Gebiete beschäftigte, überrascht, und dieser Umstand brachte es auch mit sich, dass die ersten Forscher, welche das Genitalsystem der Coleopteren zum Gegenstand ihrer Untersuchungen wählten, diese vielartigen Formen beschrieben und klassifizierten, gemäss der damals herrschenden descriptiven und systematisierenden Richtung. Ungünstig beeinflusst wurden diese Untersuchungen in mehreren Fällen durch die Neigung der vergleichenden Anatomen aller Zeiten, Einrichtungen, die vom Menschen her bekannt, bei niederen Tieren wiederfinden zu wollen.

Beide Richtungen in der Behandlung der Genitalorgane der Insekten finden wir zuerst durch Hegetschweiler (1822) vertreten.

Im Jahre 1828 giebt uns Strauss-Dürkheim in seinem grossen Werke „*Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés*“ eine eingehende Beschreibung des inneren und des äusseren Genitalorganes vom Maikäfer. Er schildert die Hoden nach Grösse und Form, bezeichnet genau ihre Lage, und ebenso-exact behandelt er die *vasa deferentia*, den *Ductus ejaculatorius* und den äusseren Genitalapparat. Auch die Vielgestaltigkeit der inneren männlichen Genitalapparate ist ihm aufgefallen und besonders hebt er hervor, dass der Ausführgang unpaar angelegt sei; in dem unpaaren *Ductus ejaculatorius* und *Penis* glaubt er ein gemeinsames Merkmal der Insekten, dagegen in der paarigen Anlage der inneren und äusseren Genitalorgane ein gemeinsames Merkmal der Crustaceen gefunden zu haben.

In demselben Jahre (1828) erschien die Arbeit von Suckow „*Geschlechtsorgane der Insecten*.“ Er versucht die verschiedenartigen inneren Genitalorgane in ein System zu bringen. Seine Arbeit ist in hohem Grade beeinflusst von der Neigung, Einrichtungen, die von den Säugetieren her bekannt, bei den Insekten wiederfinden zu wollen. So schreibt Suckow, er sei von der bisherigen Benennung einzelner Organe abgewichen, weil er sie nach ihren Funktionen genauer untersucht hätte und auf solche Weise die Vergleichung dieser Teile mit denen der höheren Tiere mehr übereinstimmte. Nur um diese Analogie aufrecht zu erhalten, bezeichnet Suckow die Schleimdrüsen als Harngefässe und bleibt auch bei diesem Irrtum, obgleich er ihre Funktion richtig beschreibt, nämlich, dass sie eine Flüssigkeit absondern, die sich mit dem Samen mengt und bei der Begattung entleert, dass sie nach der Begattungsperiode erschlaffen, sich zusammenfalten und gleichsam schwinden. Einige Andeutungen macht schon Suckow über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei der Larve und der Puppe, jedoch sind dieselben belanglos.

Ein weiterer Autor, welcher sich in eingehender und gediegenster Weise mit den Untersuchungen über das männliche Genitalorgan der Käfer befasste, ist Dufour. (1825) Derselbe hat eine grosse Anzahl, über 100 Käfer, der verschiedensten Familien in Bezug auf ihre Genitalapparate untersucht, diese eingehend beschrieben und ausserordentlich genau gezeichnet, so dass beim Nachprüfen seiner Zeichnungen, trotz unserer heute so vervollkommeneten Hilfsmittel, kaum ein Irrtum nachgewiesen werden kann. Schon ein flüchtiges Durchblättern dieser exact ausgeführten Abbildungen giebt ein deutliches Bild von der merkwürdigen Mannigfaltigkeit dieser Organe.

Nach diesem stellte (1832) Burmeister in seinem sehr gediegenen Handbuche der Entomologie ein ähnliches System auf. Er legte demselben die äussere Form der Hoden zu Grunde, nahm aber auf den inneren Bau kaum Rücksicht. Er teilt die Hoden ein in: I. Einfache, II. Getrennte; letztere teilt er wieder ein in: A. Einfache gefässartige, B. Zusammengesetzte gefässartige, C. Zusammengesetzte Bläschenhoden, D. Knopfförmige Hoden, jede dieser Abteilungen wieder in 3—5 Unterabteilungen, ein Beweis, in wieviel Formen der eine Teil des Geschlechtsapparates auftritt. Die allgemeinen Gesichtspunkte, welche Burmeister angibt, sind jedoch äusserst wertvoll. Mich interessierte namentlich der Umstand, dass dieser Autor schon die Bildung des Genitalorganes in der Larve und in der Puppe verfolgt hat. So beschreibt er das Verschmelzen zweier Hoden, die im Larvenstadium angelegt sind, wie folgt:

### I. Einfacher Hoden.

Die in der Jugend getrennten, länglichen Hoden treten im Verlauf der Entwicklung immer enger aneinander und gehen endlich, während des Puppenzustandes, in einen einzigen, kugelrunden Hoden über, dessen frühere Getrenntheit noch ein Ring auf der Oberfläche andeutet. Jede der durch diesen Ring getrennten Hemisphären hat einen eignen Ausführungsgang, welche sich erst später vereinen. Solche Bildung der Hoden ist allen Tag-, Abend- und Nachschmetterlingen, sowie den Federmotten (*Pterophorus*) eigen; andere Falter (z. B. *Tinea*) haben beständig getrennte.

Diese bei den genannten Insekten von Burmeister festgestellten Erscheinungen haben grosse Ähnlichkeit mit dem, was ich bei dem Borkenkäfer *Tomicus typographus* gefunden habe.

Ausser den innern Organen des Genitalapparates hat Burmeister auch die äussern behandelt und auf deren mannigfaltige Bildung und ihren hohen systematischen Wert hingewiesen.

Speziell mit dem Copulationsapparat haben sich noch Ormancey (1849) und Kraatz (1881) beschäftigt und denselben systematisch verwertet.

Ormancey spricht in der Einleitung seiner Abhandlung in den Annales des sciences naturelles „*Recherches sur l'étui pénial, con-*

## 82 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

sideré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères“ aus, dass es ihm darauf angekommen sei, ein Organ zur Artbestimmung zu finden und dass, ebenso wie bei den Säugetieren die Zähne, sich bei den Insekten der Copulationsapparat in hohem Masse dazu eigne. Er behandelt dann eine Anzahl äusserer Genitalapparate in diesem Sinne und giebt sehr gute Abbildungen davon.

Auch Kraatz legt dem äussern Genitalapparat ausserordentlich hohen systematischen Wert bei. Er weist darauf hin, dass manche Arten, welche einander täuschend ähnlich sind, in der Gestalt des Penis bedeutend abweichen, dass ferner in anerkannt natürlichen Familien und Gruppen eine so grosse Übereinstimmung in dieser Beziehung herrscht, dass sie unverkennbare Fingerzeige für die Systematik giebt. Er schliesst seine Schrift „Das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniiden“ mit den Worten: Man wird endlich in den meisten und in vielen bisher zweifelhaften Fällen den Artbegriff vielfach dahin definieren können, dass man sagt: „Zu einer Art gehören alle ähnlichen Individuen mit der gleichen Bildung des männlichen Begattungsgliedes.“

In neuester Zeit (1894) erschien die zu Anfang erwähnte Arbeit Escherichs, die die innern und äussern Geschlechtsorgane der Coleopteren behandelt. Der Verfasser geht aus von der grossen Mannigfaltigkeit der Formen der inneren Apparate und versucht die häufig sehr compliciert gebauten Organe auf eine oder wenige Grundformen zurückzuführen. Zu diesem Zwecke untersuchte er äusserlich recht verschiedenartige Genitalorgane auf die Beschaffenheit ihres Gewebes hin; er führte, nachdem er festgestellt hatte, welche Teile durch Einstülpung der Haut entstehen, und welche Teile ihren Ursprung in dem inneren Gewebe, dem Mesoderm, haben, die Benennungen ein:

„1) als Mesadenien sind die drüsigen Anhangsgebilde zu bezeichnen, die von dem Mesoderm abstammen.

2) Ektadenien sind diejenigen drüsigen Anhangsgebilde, welche vom Ektoderm abstammen.“

Hierdurch wird die Übersicht über die vielartigen Gestalten wesentlich erleichtert. Auch die von Escherich eingeführte Nomenklatur erscheint als zweckmässig, weshalb ich dieselbe in dieser meiner Arbeit beibehalten habe.

Im Jahre 1896 hat Verhoeff eine Arbeit über das Abdomen der Scolytiden veröffentlicht, welche besonders die äusseren Teile des Genitalorganes behandelt; doch enthält diese Schrift auch eine Beschreibung der inneren Geschlechtsteile von *Hylurgus piniperda*, welchen ich zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung gewählt habe.

In den „Archives d'Anatomie microscopique“ hat Blatter (1897) eine sehr ausführliche, genaue Beschreibung des auch von Escherich behandelten *Hydrophilus piceus* gegeben. Blatter hat das Organ anatomisch und physiologisch untersucht, eingehend beschrieben und durch gute Abbildungen erläutert. Die von ihm aufgestellten

allgemeinen Gesichtspunkte werde ich bei meinen Schlussfolgerungen heranziehen.

Im „Journal de l'Anatomie“ 1899 hat Bordas das Genitalsystem einer Anzahl Käferfamilien behandelt. Zur Zeit ist das erste Heft, in welchem die Chrysomeliden besprochen werden, erschienen.

Ausser diesen müssen hier noch einige Autoren genannt werden, welche speziell entwickelungsgeschichtlich über das Genitalsystem der Insekten gearbeitet haben.

Zunächst Nusbaum (1882) „Entwickelungsgeschichte der Ausführgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten;“ er machte seine Beobachtungen an zwei Pediculininen, *Lipeurus bacillus* und *Goniocotes hologaster*, sowie an *Blatta orientalis*. Jedoch wurden dieselben von Wheeler als unrichtig zurückgewiesen.

Besondere Erwähnung verdient die Arbeit von Palmén (1884) „Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane niederer Insekten,“ welche die Geschlechtsorgane niederer Insekten (Ephemeren) behandelt.

Umfassende Arbeiten auf diesem Gebiete sind von Heymons veröffentlicht worden. Derselbe hat in seiner Schrift: „Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von *Phyllodromia germanica*“ (1891) die Bildung der Genitalanlage vom ersten Auftreten der Geschlechtszellen an eingehend und genau geschildert und giebt ausserdem noch eine vollständige Übersicht über die bisherigen Resultate, welche die Forschungen in dieser Richtung ergaben. In seiner Schrift: „Die Embryonalentwicklung von Dermopteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung“ (1895) hat Heymons den gesamten Entwickelungsverlauf von *Forficula auricularia*, sowie von einigen Blattiden, *Periplaneta orientalis*, *Phyllodromia (Blatta) germanica* L. und *Ectobia livida*, und von den Grylliden *Gryllus campestris*, *Gryllus domesticus* und *Gryllotalpa vulgaris* eingehend dargestellt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen in Bezug auf die Genitalorgane sind ganz ausserordentlich wichtig. In einer weiteren Schrift, „Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*“ finden wir die Beobachtungen über diesen Vertreter der Thysanuren, der am tiefsten stehenden Gruppe der Insekten, aufgezeichnet. Auf diese Schriften werden wir wiederholt zurückkommen.

In den folgenden Zeilen habe ich das Genitalorgan von *Tomicus typographus* aus der Familie der Scolytiden zum Gegenstand der ausführlichen Betrachtung gewählt. Ich erhielt im November 1899 einige Stücke Fichtenholz, in welchem zahlreiche Käfer der genannten Art ihr Winterlager aufgesucht hatten. Diese habe ich zunächst als Material für meine Untersuchungen verwandt und beschloss, da mir auch Larven und Puppen dieser Art zur Verfügung standen, das Genitalorgan dieses Käfers möglichst eingehend zu untersuchen.

84 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Von ganz entschiedenem Vorteil für meine Untersuchungen war es, dass ich zuerst Wintermaterial bekam, weil, wie ich fand, uns zu dieser Jahreszeit die Geschlechtsorgane viel einfacher und übersichtlicher entgegentreten; während sie sich zur Fortpflanzungszeit wesentlich vergrössern, differenzieren und schwerer zu übersehen sind.

Wenn wir von einem *Tomicus typographus* die Dorsalplatten entfernt haben, so fallen zunächst beim Männchen die beiden Hoden, Fig. 1. h. rechts und links seitlich vom Darm unter der dritten Dorsalplatte liegend, in die Augen, während beim Weibchen die Eiröhren viel versteckter liegen und erst nach dem Entfernen von Fett und Malpighischen Gefässen zum Vorschein kommen. Ausnahmsweise können allerdings auch die Hoden von Käfern, welche sehr viel Fett angesetzt haben, so in dasselbe eingebettet sein, dass sie nicht sofort sichtbar sind.

Hat man den Darm entfernt, so tritt auch der Ductus ejaculatorius Fig. 1 d e und die denselben mit den Hoden Fig. 1 h verbindenden Schläuche Fig. 1 v d und e k hervor. (Den Namen Vasa deferentia können wir diesen Verbindungsrohren aus später zu entwickelnden Gründen nicht beilegen.) Der Ductus ejaculatorius verläuft zunächst ganz gerade, dem Darm anliegend. Vor dem Eintritt in den Penis macht er eine schwache Biegung. Er erreicht eine Länge von ca. 2 mm, ist also fast halb so lang, wie das ganze Tier.

An der Stelle, an welcher sich der Ductus ejaculatorius teilt, macht der Darm eine Biegung und läuft durch die von nunmehr beiden Schläuchen gebildete Gabel in den untern Teil des Abdomens. Der Ductus ejaculatorius liegt dem in seinem Endteile gerade verlaufenden Darm eng an, die beiden Vasa deferentia umfassen denselben teilweise an der Stelle, wo sich der Darm umbiegt, so dass das ganze Genitalorgan vom Darm und den Malpighischen Gefässen aufs engste eingeschlossen ist. Dieser Umstand macht das Präparieren des Organs recht schwierig. Man muss mit grosser Sorgfalt verfahren, damit nicht die zarten Stränge beim Entwirren dieses Knäuels reissen.

Die zum Hoden Fig. 1 h führenden Stränge verlaufen ziemlich gerade, sie sind 0,6—0,8 mm lang. Ungefähr in der Mitte verbreitern sie sich in eigentümlicher Weise zu einem Knoten Fig. 1 b; dort entspringt auch an jedem Strang ein ca. 1 mm langer Blindschlauch, welcher auf der Abbildung mit m bezeichnet ist. Das Verbindungsrohr führt dann zu dem beim geschlechtsreifen Käfer kugelförmigen Hoden, welcher weiss bis gelb-weiss gefärbt ist. Fig. 1 h.

Das ganze Genitalorgan ist ca. 3 mm lang, erstreckt sich also bis ungefähr zur Mitte des 4,5—5,5 mm langen Käfers.

Am Ductus ejaculatorius erkennen wir ferner, dass die äussere Muskulatur quer gestreift ist, und inmitten desselben nehmen wir auch das Lumen wahr. Während aber der Ductus ejaculatorius

überall gleich stark ist, erweitert und verengert sich das Lumen wellenförmig nach dem Penis zu, wie die Abbildung Fig. 1 w zeigt. Eine ganz ähnliche Erscheinung in der Bildung des Lumens beschreibt Escherich bei *Carabus morbillosus*, nur findet sich dieselbe bei letzterem in dem Vas deferens; doch haben beide Bildungen jedenfalls dieselben Funktionen, was durch die histologische Untersuchung noch sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Verfolgen wir das Lumen im Ductus ejaculatorius in seinem den Hoden zugekehrten Verlaufe, so fällt uns auf, dass die Gabelung des Lumens in die Röhre nicht mit der Teilung des Ductus ejaculatorius in die beiden Schläuche, sondern schon viel früher, ziemlich tief in dem Ductus ejaculatorius erfolgt. Fig. 1 t.

Ungefähr im letzten Viertel teilt sich das Lumen, und wir sehen nun beide Lumina eine Strecke weit nebeneinander her laufen. Dieser Umstand ist entwickelungsgeschichtlich von hoher Bedeutung, es ist der erste Hinweis darauf, dass der Ductus ejaculatorius ursprünglich ganz oder teilweise paarig angelegt war. Nach der Einmündung in die beiden Röhre verlaufen die Lumina anfänglich in sich gleich bleibender Stärke, bis ungefähr in der Mitte derselben sowohl der Schlauch wie das Lumen sich ganz eigen tümlich erweitern. Letzteres verbreitert sich nämlich in characteristischer Weise in dem vorher erwähnten Knoten zu einem Becher, wie Fig. 1 b zeigt. Derselbe fällt vermöge seiner chitinigen Beschaffenheit bei der mikroskopischen Untersuchung sofort in die Augen.

Das diesen Becher umgebende Gewebe liegt demselben allerdings nur während der Winterruhe so glatt an, wie es auf der Abbildung Fig. 1 b dargestellt ist. Einige Zeit vor der Fortpflanzungsperiode schwoll dasselbe an dieser Stelle an und erreicht bei einigen Borkenkäfern, wie *Hylastes ater* und *Hylurgus piniperda* eine Ausdehnung wie der ganze Hoden.

In solchem Zustande ist dann leicht die drüsige Beschaffenheit dieses Teiles zu erkennen. Bei *Tomicus typographus* scheint eine so starke Anschwellung nicht stattzufinden. Ich habe Mitte Juli völlig dunkel gefärbte Exemplare der genannten Art untersucht und wohl eine Anschwellung des den Becher umgebenden Gewebes gefunden, aber nicht in dem Masse wie bei *Hylastes ater* und *Hylurgus piniperda*, bei letzterem sowohl Ende Februar, also zu Beginn der Fortpflanzungsperiode, als auch Mitte Juni zu beobachten war.

An dem Becher entspringt auch der Blindschlauch m, an welchem wir den fein gestrichelten Rand und den dunkleren Hohlräum deutlich wahrnehmen.

Untersuchen wir das Organ zunächst darauf hin, welche Teile desselben ektodermalen und welche mesodermalen Ursprungs sind.

Escherich hat bei seinen diesbezüglichen Untersuchungen die Präparate in stark verdünnte Kalilauge gelegt und mehrere Tage in den Wärmeschrank gestellt; er erprobte auf diese Weise, welche

86 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Organe nicht zerstört werden, also chitinhaltig und deshalb ektodermalen Ursprungen sind, und welche Organe kein Chitin enthalten, also Bildungen des Mesoderm sind.

Von dieser Probe musste ich Abstand nehmen, weil bei der Winzigkeit des Organes kein sicheres Resultat dadurch erzielt werden konnte; denn die übrig bleibende chitinige Intima wäre so fein gewesen, dass sie kaum zu sehen, geschweige denn ohne Verletzung auf den Objektträger zu bringen gewesen wäre.

Auf einem andern Wege hingegen war gerade bei *Tomicus typographus* im Winterstadium die Lösung dieser Frage so leicht, wie ich es an keinem der anderweitig beschriebenen oder von mir untersuchten Käfer wieder gefunden habe; denn hier konnte man sehr deutlich den Verlauf und die Grenze des Chitin erkennen; dasselbe erstreckte sich vom Penis durch den Ductus ejaculatorius bis zu dem erwähnten Becher. Gerade bei letzterem konnte man sehr gut den scharfen chitinigen Rand erkennen; und um die Annahme, dass wir Chitin vor uns haben, noch an Wahrscheinlichkeit gewinnen zu lassen, fehlten auch am Rande des chitinigen Bechers die leistenartigen Vorsprünge nicht, welche vielfach als characteristisches Merkmal beim Chitin auftreten.

Also ist der Ductus ejaculatorius ektodermal, wie bei allen auf diesen Gesichtspunkt hin geprüften Käfern, und ebenfalls ektodermal sind die beiden Verbindungsschläuche vom Ductus ejaculatorius an bis zu dem chitinigen Becher, während dieselben von diesem Becher an bis zu den Hoden mesodermal sind.

Wir müssen also die Schläuche bis zu dem chitinigen Becher als Ektadenien ek bezeichnen, und den von diesem Punkte bis zum Hoden verlaufenden Rest, welcher kein Chitin zeigt, nennen wir Vasa deferentia. v. d.

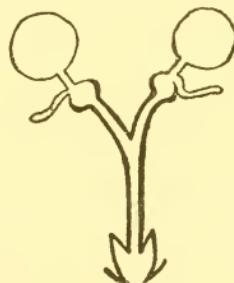
Den ebenfalls hier einmündenden Schlauch m nennen wir Mesadenie, weil er uns chitinlos gegenüber tritt, und wir bis zu dem erwähnten Becher den chitinigen Rand deutlich zu verfolgen vermögen. Allerdings beweist der Umstand, dass wir in diesem Schlauch kein Chitin finden, während es in dem andern deutlich sichtbar war, noch nicht, dass ersterer mesodermalen Ursprungs sein muss, vielmehr könnte in diesem Falle, weil der Schlauch die Aufgabe der Schleimsecretion hat, die ursprüngliche Eigenschaft der Chitinbildung verloren gegangen sein. Durch später zu beprechende Untersuchungen fand ich jedoch bestätigt, dass dies Organ aus dem Mesoderm stammt, wir also eine Mesadenie vor uns haben.

Ich bin in bezug auf den Ursprung dieses Organes demnach zu anderer Ansicht gekommen, wie Verhoeff, welcher diesen letzten Schlauch für eine Ektadenie hält. Dass Verhoeff die aus der Gabelung des Ductus ejaculatorius entstehenden Schläuche als unpaare Ductus ejaculatorii bezeichnet, hat in diesem Falle sehr viel für sich, was auch durch die Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung in der Larve noch weiter bestätigt wird. Da aber Escherich

das Genitalorgan von *Carabus morbillosus* seinen Ausführungen zu Grunde gelegt hat und bei demselben die Schläuche vom Ductus ejaculatorius an den Namen Ektadenien führen, will ich diese Bezeichnung beibehalten.

Vergleichen wir nunmehr das ganze Genitalorgan mit den bereits bekannten der Coleopteren, so müssen wir dasselbe als ein einfaches bezeichnen, bei welchem das Prinzip der Funktionsteilung nicht stark ausgebildet ist, und wieder in ganz anderer Weise, wie bei *Carabus*.

Bei letzterem Käfer teilt sich der Ductus ejaculatorius in die beiden Ektadenien, und von diesen Schläuchen zweigen sich ziemlich nahe beim Ductus ejaculatorius die Vasa deferentia ab. Während aber bei *Carabus* die Ektadenien sich stark verlängern, bleiben sie bei *Tomicus typographus*, ebenso wie die Vasa deferentia, sehr kurz; dafür sind aber bei letzterem besondere Mesadenien ausgebildet. Eine schematische Zeichnung des Genitalapparates, ähnlich denen, welcher sich Palmén, Escherich und Blatter bedienen, in welcher die ektodermalen Teile stark, die mesodermalen schwach gezeichnet sind, würde wie nebenstehende aussehen.



Nun blieb für mich allerdings noch die Frage offen: Sind die sich abzweigenden Anhangsdrüsen auch wirklich mesodermalen Ursprungs?

Die Antwort auf diese Frage ergab sich, als ich die Entwicklung des Genitalorgans vom Larvenstadium an stufenweise verfolgte. Ich wollte durch diese Untersuchungen feststellen, ob die phylogenetischen Schlüsse, die ich aus dem Bau des fertigen Gewebes zog, mit der postembryonalen Entwicklung übereinstimmten, gleichzeitig wünschte ich zu erfahren, ob das Verfolgen der Entwicklung nicht noch andere entwickelungsgeschichtliche Hinweise geben könnte.

Bei der ausserordentlich geringen Ausdehnung des Genitalorgans war an ein Präparieren des sich bildenden Organes nicht zu denken, ich war darauf angewiesen, die Entwicklung auf Schnitten zu verfolgen.

## 88 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Auf den Bildern, welche geschnittene junge Larven darbieten, fallen zunächst die Hoden gross und deutlich in die Augen, sie liegen neben dem Darm unter der dritten Dorsalplatte.

Aber ich fand beim ersten Larvenschnitt zu meinem Erstaunen, dass nicht zwei Hoden, wie beim ausgebildeten Käfer, vorliegen, sondern deren vier, je zwei nahe an einander liegend, ohne sich vorerst zu berühren. Auf Schnitten von ältern Larven und Puppen nähern sich dann die zwei nebeneinander liegenden Hoden mehr und mehr, bis sie aneinander stossen und beim gelben Jungkäfer zum grössten Teil, beim älteren dunkelgefärbten Käfer völlig mit einander verschmolzen sind. Dass dies Verschmelzen von zwei Hoden zu einem in der Insektenwelt mehrfach vorkommt, wurde schon von Burmeister beobachtet, wie in der Einleitung bereits erwähnt wurde.

Bei *Tomicus typographus* giebt uns diese Erscheinung einen interessanten entwicklungsgeschichtlichen Hinweis auf die nahe Verwandtschaft, beziehungsweise direkte Abstammung der Borkenkäfer von den Rüsselkäfern. Denn das Genitalorgan der Curculioniden hat vier Hoden und besitzt im Bau eine grosse Ahnlichkeit mit dem der Scolytiden. Dass sich die beiden Familien sehr nahe stehen, dass ihre Larven sehr ähnlich sind, ist schon lange bekannt.

Verhoeff sagt, auf Grund eingehenden Studiums beider Familien sei er zu der Erkenntniß gekommen, dass Scolytiden und Curculioniden sich so nahe ständen, dass sie zu einer (auch noch andere Familien enthaltenden) Ordnung, Rhynchophorina vereinigt werden könnten. (Ueber das Abdomen der Scolytiden. 1896.)

Bei den jüngsten Larven bestanden die Hoden aus ziemlich regelmässig kugelrunden Gebilden, an deren Peripherie die grossen Samenmutterzellen lagen, in welchen sich oft zwanzig Tochterzellen befanden. Im Innern des Hodens befanden sich auch freie Tochterzellen. Das ganze Bild erinnert an die Abbildungen, welche Tichomirow von den Hoden des Seidenspinners giebt, jedoch lagen die grossen Mutterzellen bei den jungen Larven noch nicht so dicht gedrängt. Fig. 2. sm.

Die Zwischenräume waren verhältnissmässig gross, fast so gross, wie eine Mutterzelle.

Umgeben ist der Hoden von einer sehr dünnen Zelllage aus langen schmalen Zellen, in welchen die kleinen Kerne in der Mitte liegen. Die Struktur ähnelt sehr dem umgebenden Muskelgewebe, aus welchem sie ja zweifellos hervorgegangen ist. Bei Schnitten aus einem späteren Stadium der Larven zeigen sich die Hoden schon etwas verändert. Die beiden zusammengehörenden Hoden nähern sich einander und berühren sich schon mit einem Teil der Oberfläche, indem ihre Kugelform sich hier abplattet; doch findet ein eigentliches Zusammenfliessen noch nicht statt. Die peripherische Struktur ist noch unverändert, wir finden aussen einen Kranz von Samenmutterzellen, während wir im Innern ein dichtmaschiges Gewebe wahrnehmen, in welchem sich die Zellen sternförmig erstrecken

und welches ein Gerüst für das Innere des Hodens zu bilden scheint. Fig. 2 st. Hierin befanden sich einzelne Tochterzellen und eigentlich glänzende Körper, ähnlich denen, welche La Valette St. George bei der Seidenraupe beschreibt. Fig. 2 k.

Bis zu diesem Stadium sind die Hoden ohne jeden Ausführungsgang. Nunmehr beginnt auch dieser sich zu entwickeln. Die erste Anlage des Ausführungsganges besteht aus je einem Strang, welcher von den beiden auf einer Seite liegenden Hoden nach dem Ende des Abdomen führt. Diese beiden Stränge laufen vollständig unabhängig von einander; verbunden sind dieselben mit den auf einer Seite liegenden Hoden durch eine breite Scheibe, bestehend aus lang gestreckten, fast vier-eckigen Zellen mit grossen Kernen, aus welchen später das Epithel des Vas deferens sich bildet. Der Strang selbst besteht aus länglichen Zellen, in denen die Kerne sich lebhaft färbten. Fig. 3.

Es ist leicht einzusehen, dass die Thatsache, als erste Anlage der Ausführgänge zwei Stränge von dieser Form zu finden, immerhin überrascht, wenn uns das ausgebildete Organ als ein median verlaufender Strang, welcher nur kurze Verbindungswege zu den Hoden sendet, bekannt ist.

Verständlich wird diese embryonale Anlage aber, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass für die Arthropoden überhaupt die ursprüngliche Paarigkeit der mesodermalen Geschlechtswege angenommen wird. Wir haben hier also den Genitalapparat in einer Form, wie sie dem ganzen Stamm ursprünglich zukam und dieser Entwicklungsgeschichtliche Hinweis ist um so wichtiger und interessanter, weil der ausgebildete Geschlechtsapparat von *Tomicus typographus* so verschieden von dieser primären Anlage ist. Noch deutlicher und wertvoller wird aber diese phylogenetische Thatsache, wenn wir die embryonale Genitalanlage bei den Larven der niederst stehenden Insekten-Gruppen zum Vergleiche heranziehen.

Nehmen wir zuerst die Thysanuren, welche zweifellos „die tiefste Stufe unter den jetzigen Insekten einnehmen.“ Bei der Beschreibung der Entwicklung von *Lepisma saccharina* macht Heymons in seiner in der Einleitung bereits erwähnten Schrift von der Genitalanlage einer jungen Larve die Angabe: „Man erkennt, dass im männlichen Geschlecht die Genitalgänge in annähernd geradeem Verlaufe bis zum Hinterende des achten Abdominalsegmentes sich erstrecken. Dann wenden sie sich medialwärts, konvergieren und gehen in die grossen Endampullen über.“ Wir haben also auch den Verlauf eines Rohres ohne Anhänge bis zum Ende des Abdomen. Die Endampullen finden wir allerdings bei der Embryonalanlage dieses Borkenkäfers nicht.

Dann hat Heymons in seinem Werke: „Die Embryonalentwicklung von Dermopteren und Orthopteren“ auch die Anlage der Geschlechtsorgane behandelt, und zwar beschreibt er dort die Genitalanlage von *Forficula*, *Gryllus*, *Periplaneta* und *Phyllodromia*. Die Zeichnungen, welche er von der Genitalanlage dieser Insekten

giebt, gleichen so auffallend dem Bild, welches uns die geschilderte Anlage bei *Tomicus typographus* darbietet, dass ohne weiteres die Analogie der Bildungen in die Augen fällt; und auch die Anlagen der vier eben genannten Insekten sind einander sehr ähnlich. Wie wir bei *Tomicus typographus* den einfachen runden Strang als Ausführungsgang haben, tritt er uns ebenso bei der männlichen Larve von *Forficula* entgegen.

Bei *Gryllus*, *Periplaneta* und *Phyllodromia* besteht ein Unterschied in dieser primären Anlage, weil sich hier im siebenten Abdominal-Segment der Ausführungsgang gabelt und einen rudimentär bleibenden Ausführungsgang nach aussen sendet.

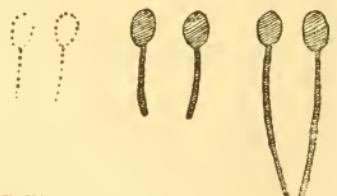
Die Entstehung dieser primären Stränge finden wir eingehend in dem eben genannten Werke von Heymons S. 82 ff dargestellt; ich will hier nur die auf Grund der eingehenden Untersuchungen und Vergleiche gezogenen Schlüsse wieder geben. S. 99 heisst es: „Die primitiven Ausführungsgänge, die späteren Ovidukte beim Weibchen, *Vasa deferentia* beim Männchen, werden als solide, strangförmige Verdickungen der Ursegmentwandungen angelegt,“ und weiter auf S. 112 „Möglichlicherweise sind im Laufe der Zeit die einzelnen aufeinanderfolgenden Nephridien unter einander in Verbindung getreten und haben so die Veranlassung zur Entstehung der langgestreckten *Vasa deferentia* und Ovidukte gegeben.“

Wir würden demnach annehmen, dass die längs verlaufenden Kanäle (*Vasa deferentia* und Ovidukte) ursprünglich durch paarige segmentale Trichterkanäle mit der Aussenwelt in Verbindung standen, dass sich aber nur bei zwei Paaren eine solche Kommunikation wenigstens längere Zeit hindurch erhalten hat.“

Die Ansicht, dass die Ausführgänge umgebildete Segmentalorgane seien, hat also durch die wertvollen Untersuchungen von Heymons sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Palmén neigte derselben Ansicht zu, und schloss daraus, weil die Nephridien den Hoden nur nahe anliegen, dass auch bei den Insekten zunächst die erste Anlage des Ausführganges sich selbstständig bilde, Fig. I., und dann erst mit dem Hoden in Verbindung trete Fig. II., und hierauf dem Ende des Abdomen zuwächse Fig. III.

*Fig. I.*   *Fig. II.*   *Fig. III.*



Ob die hypothetische Form Fig. I bei den Coleopteren auftritt, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, glaube aber als zweifellos annehmen zu dürfen, dass die erste Bildung in der Weise vor sich geht; denn ich habe auf vielen Schnitten festgestellt, dass die Hoden ohne jeden Anhang waren, während Stränge in ihrer Nähe verliefen, nur konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen, waren diese Stränge die sich bildenden Ausführgänge des Geschlechtsapparates, oder waren es die ersten Anlagen zu andern Organen, wie zu Malpighischen Gefässen.

Als ich dann zweifellos gefunden hatte, dass ich die erste Anlage des Ausführorgans vor mir hatte, weil der Strang mit dem Hoden zusammenhing, hatte der sich bildende Schlauch gleich eine verhältnismässig grosse Ausdehnung, ungefähr die Hälfte seiner endgültigen Länge, während ich Hoden mit kürzerer Anhangsdrüse nicht fand, trotzdem ich viele Larven in diesem Stadium untersucht habe; also hat die Annahme, dass die erste Anlage, wie in der hypothetischen Form dargestellt, durch diese Ergebnisse an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Um so sicherer und schöner gelang es mir, das in Fig. II abgebildete Stadium nachzuweisen, in welchem der Ausführgang mit dem Hoden verbunden ist und ungefähr die Hälfte seiner nachmaligen Länge erreicht. Ich hatte das Glück, zu Anfang meiner Untersuchungen, die ganze Anlage auf einen Schnitt zu bekommen, und später fand ich das Stadium Fig. III, in welchem der Ausführgang bis zum Ende des Abdomen führt. Wir haben also bei *Tomicus typographus* eine überraschend genaue Wiederholung der ersten Anlage des Genitalsystems gefunden, wie es Palmén bei Insekten annimmt.

Ebenfalls grosse Aehnlichkeit mit der geschilderten Bildung bei dem Borkenkäfer zeigt die primäre Genitalanlage höherer Insecten. Die ursprüngliche Paarigkeit der mesodermalen Geschlechtsgänge bei der *Chironomus*-Puppe wurde von Gruber nachgewiesen, an *Corethra* und anderen Dipteren-Puppen von Palmén bestätigt; die Beschreibung, welche Verson von der postembryonalen Entwicklung der Ausführungsgänge beim männlichen Geschlechtsapparat von *Bombix mori* giebt, gleicht auffallend der analogen Bildung bei *Tomicus typographus*. Auch bei dem Seidenspinner haben wir als erste Anlage jederseits einen soliden Strang aus kernreichem Plasma, welcher von den Hoden bis zum Ende des Abdomens verläuft. Jedenfalls ist es entwickelungsgeschichtlich sehr interessant, dass von den am tiefsten stehenden bis zu den höchst entwickelten Insecten eine analoge primäre Bildung der männlichen Genitalanlage stattfindet.

Wenn die beiden von den Hoden auslaufenden Verbindungsrohre das Ende des achten Abdominalsegments erreicht haben, so beginnt auch die erste ektodermale Einstülpung sich zu bilden. Dieselbe geht unpaar aus der Hypodermis hervor, welche wir bisweilen als eine Schicht niedriger, ziemlich regelmässig rechteckiger bis

## 92 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

quadratischer Zellen sahen, in welchen verhältnissmässig grosse Kerne wahrzunehmen waren, die nach dem Inneren der Larve zugewandt liegen. Fig. 4 hp.

Die Zellen sind  $15 \mu$  lang und  $20 \mu$  breit. Nahe an der siebenten Ventralplatte (die Larve hat in diesem Stadium noch alle acht Ventralplatten) verändern sich die Zellen; sie dringen weiter in das Innere des Larvenkörpers vor; verlängern, verschmälern und vermehren sich dort bedeutend, so dass sie schliesslich sehr dicht gedrängt stehen und eine länglich runde, fast eiförmige Masse von  $200-250 \mu$  Länge bilden. Die beiden primären Vasa deferentia stehen rückwärts seitlich, ohne diese ektodermale Bildung zu berühren. Die Zellen in diesem Gewebe sind länglich, spitz und sehr schmal,  $5-2,5 \mu$  breit. Sie stehen senkrecht, so dass sie bei einem dorsoventral geführten Schnitt in ihrer Länge sich darbieten. In einem etwas späteren Stadium fangen die Zellen an, Chitin auszuscheiden. Die Bildung des Chitin nimmt von den seitlich liegenden Zellen ihren Ursprung. Wenn wir nämlich dieses Stadium der ektodermalen Anlage auf einer Schnittserie verfolgen, bei welcher die Schnitte dorsoventral geführt sind, so zeigen uns die Schnitte, welche die rechts und die links seitlichen Flächen darbieten, diese chitinige Ausscheidung; die mittlere Partie hingegen zeigt uns nur die sich stark färbenden Zellen. Auch erstreckt sich der chitinige Teil nicht gleich von der einen zur andern Seite, so dass jetzt schon die Masse durch das Chitin in zwei Teile geteilt würde, sondern dieselbe dringt nur ungefähr drei Viertel des Weges vor Fig. 4 ch und ebenso auf der andern Seite, nur in entgegengesetzter Richtung, so dass auf der rechten Seite der Larve von dem Kopfende aus diese Bildung ihren Anfang nimmt, und auf der linken Seite vom Hinterende der Anlage ausgeht, ohne vorerst die gegenüberliegende Seite zu erreichen.

Auf Schnitten aus einem späteren Stadium nehmen die tiefer im Innern des Gewebes liegenden Zellen an der Chitinbildung teil, der Chitinstreifen verbreitert sich, dringt tiefer in das Innere vor, bis in der Mitte der Anlage die beiden Chitinwände zusammenstossen, so dass sie auf allen Schnitten, die wir durch die Anlage führen, sichtbar sind. Dadurch ist nun das Gewebe in zwei Teile geteilt, einen äusseren, den wir auf der Abbildung Fig. 5 mit 1 bezeichnen, und einen inneren k. Der äussere hat Aehnlichkeit mit einem Lager, in welchem die innere Masse wie eine Kugel in einem Gelenk ruht. Bei dem äussern Teil stehen die Zellen sehr dicht, Kerne sind am Grunde nur schwach zu erkennen. Die Spitzen, welche heller gefärbt sind, ragen zum Teil in das Chitin hinein. Die Zellen in dem runden oberen Teile, welche der chitinigen Wand zugekehrt sind, haben dieselbe Struktur, auch ihre Spitzen ragen wie Zähnchen in das Chitin; die Zellen dagegen, welche in der Mitte des oberen Teiles stehen, laufen strahlenförmig von einem Punkte aus, nämlich von dem Punkte, auf welchem sich später das erste Lumen bildet. Fig. 5 lu.

Auf den Schnitten sehen wir diese Zellen teils quer durchschnitten, so dass wir den kleinen runden Querschnitt erkennen, während die, welche in der Längsrichtung vom Schnitt getroffen wurden und somit in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen sind, uns ihre lange, schmale Form zeigen.

Nachdem der helle Chitinstreifen die Anlage durchzieht, sehen wir, wie sich in der Mitte des oberen Teils Fig. 5 lu das erste Lumen bildet, dasselbe entspringt seitlich oben an der Anlage. Auf dorsoventral geführten Schnitten nehmen wir dasselbe oben rechts auf den die äusseren Teile der Anlage zeigenden Schnitten wahr, während im Innern noch keine Spur von der Bildung des Lumens zu sehen ist; also dringt dasselbe auch, wie die chitinige Verdickung, von oben allmählich in das Innere. Die das Lumen umgebenden Zellen sind länglich, schmal und im Durchschnitt rund.

Dies wäre die Beschreibung der ersten Anlage der ektodermalen Bildung und ist auch zweifellos das früheste Entwickelungsstadium derselben. Denn zahlreiche Larven, welche ich in diesem Stadium untersuchte, zeigten die beschriebene Anlage mehr oder minder entwickelt, oder es war noch gar keine Anlage vorhanden.

Wir haben also festgestellt, dass die erste Anlage der ektodermalen Ausstülpung unpaar ist, dass ein Lumen sich zuerst anlegt, welches auch auf eine ursprüngliche unpaare Anlage hindeutet.

Ich hatte erwartet, dass die weitere Entwickelung des Genitalorganes sich so gestalten würde, dass die beiden primären Vasa deferentia sich einander nähern und per confluentiam in einander übergehen würden; ich fand auch auf allen Schnitten aus diesem Stadium sowohl die chitinige Anlage, als auch die inzwischen viel stärker gewordenen mit den Hoden zusammenhängenden Vasa deferentia, die jetzt bedeutend leichter zu verfolgen waren; jedoch dieselben führten nicht mehr bis zum Ende des Abdomens, sondern sie hatten sich stark verkürzt, um mehr als die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge, und es fand eine völlig neue Anlage eines Verbindungsrohres von aussen statt, wovon bei der weiteren Entwickelung der ektodermalen Anlage die Rede sein wird.

In einer weiteren Entwickelungsperiode fallen uns zunächst drei Lumina auf. Das in der Mitte der oberen Masse Fig. 6 k liegende ist das schon früher erwähnte. Wir sehen es jetzt gross und deutlich ziemlich tief in das Innere dringen Fig. 6 mlu. Es durchdringt allerdings noch nicht die ganze Anlage, denn es ist auf den letzten Schnitten nicht sichtbar. Das zweite auf Fig. 6 slu sichtbare Lumen dringt von oben rechts in das Gewebe, während das dritte den entgegengesetzten Teil als Ursprung nimmt und von unten links eindringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Seite zu erreichen. Gerade dieser Teil war schwierig zu verfolgen, ich habe darum die einzelnen Stadien, wie sie sich auf den Schnittserien darboten, mit dem Zeichenapparat auf Cartonpapier gezeichnet, die Zeichnungen ausgeschnitten und mit einander verbunden, um so ein möglichst klares Bild der Verhältnisse zu bekommen.

## 94 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Die erste chitinige, nunmehr halbkreisförmige Anlage hat sich nun verbreitert, auf allen Schnitten, welche durch die Anlage in diesem Stadium geführt sind, fallen uns die hellen, chitinigen Streifen Fig. 6 ch auf; die chitinige Anlage bildet jetzt eine Rinne, jedenfalls die erste Anlage zu der Gabel, welche Lindemann als eins der drei primären, bei keiner Spezies fehlenden Stücke bezeichnet. In der Mitte, innen entspringt aus dieser Rinne die schon vorhin erwähnte Einstülpung Fig. 6 z, welche sich auch verstärkt hat und jetzt einen Zapfen, vermutlich die erste Anlage zu dem dritten von Lindemann bezeichneten Stück, dem Stengel, bildet.

Die Anlage der Zellen ist in diesem Stadium gut zu beobachten, dieselben sind sehr schmal  $2,5-5 \mu$  breit. Sie stehen dicht gedrängt, am grössten sind sie noch am äusseren Rande bei Fig. 6 r, hier stehen sie pallisadenförmig nebeneinander,  $10-20 \mu$  lang, oben etwas spitz zulaufend, die ziemlich grossen länglichen Kerne in der Mitte. Die auf der inneren Seite, dem Chitinstreifen gegenüber liegenden Zellen sind etwas länger und schmäler, die um die beiden Lumina stehenden Zellen sind am Grunde verbreitert; dort liegen auch die verhältnissmässig grossen Kerne.

Von der Hypodermis, mit welcher die Anlage in dem früheren Stadium noch zusammenhing, hat sich die Einstülpung vollkommen gelöst; die Hypodermis, welche früher um die Länge der chitinigen Anlage unterbrochen war, Fig. 4 u. 5, hat sich wieder geschlossen, Fig. 6 hp. Man sieht jedoch noch an beiden Seiten der ektodermalen Anlage die Reste der früheren Ausläufer, Fig. 6 f, welche histologisch ähnlich gebaut sind, wie die übrigen Teile der Hypodermis, nämlich aus schmalem Pflasterepithel, in welchem ziemlich grosse Kerne liegen. Da diese beiden Reste in diesem Stadium stark und kräftig waren, glaubte ich, sie würden vielleicht zu irgend welchen Teilen der Anlage umgebildet; es scheint jedoch nicht der Fall zu sein, sie scheinen sich mehr und mehr zurückzubilden und allmählich ganz zu verschwinden, denn in einem späteren Stadium fand ich, dass der eine Ausläufer ganz verschwunden, der andere schmal und verkürzt war, die übrigen Teile aber weiter ausgebildet.

Zum Vergleiche habe ich die Bildung der Genitalanlage bei *Hylesinus oleiperda* beobachtet; ich fand dort, wie bei *Tomicus typographus*, die unpaare primäre Anlage und in dieser zuerst die Bildung eines Lumens, zu welchem in späterem Stadium zwei andere hinzutrat.

Eine weiter entwickelte Larve von *Tomicus typographus* bot folgendes Bild: Die ektodermale Einstülpung hat einen grossen Schritt zu ihrer endgültigen Entwicklung vorwärts gemacht. Das die Gabel bildende chitinige Band umschlingt nunmehr den ganzen oberen Teil der Anlage. Während dieselbe früher auf den Schnitten nur einen Halbkreis bildete, Fig. 5 u. 6, hat sich dieselbe jetzt an der dorsalen Mediane vollkommen geschlossen. Fig. 7. Wir nehmen in der Mitte ein Lumen, Fig. 7 mlu, das zuerst beobachtete, wahr, welches jetzt bis nach aussen vorgedrungen ist. Etwas weiter nach

Innen, dorsalwärts, sehen wir die beiden anderen, schon in der früheren Anlage beobachteten, nunmehr tief nach innen führenden Lumina, welche jetzt als zwei Rohre, zum Teil noch mit einander verbunden, in ihrem Endverlauf von einander getrennt, tief in das Innere der Puppe dringen; jedoch sind dieselben jetzt auf die Seite des Gewebes gerückt. Fig. 7 slu.

Das mittlere Lumen bildet die erste Anlage des Ductus ejaculatorius, um welchen der chitinige Penis sich entwickelt, welchen Verhoeff als ein unpaares, cylindrisches, am Ende zugerundetes Gebilde beschreibt, welches in der Genitalröhre liegt und den Samenausführkanal aufnimmt.

Die innere von dem Chitin eingeschlossene Masse Fig. 7 k besteht aus einem dichten Gewebe, welches bei starker Vergrösserung lange, sehr schmale Zellen erkennen lässt. Nur um die Lumina herum ändert sich das Bild. Das mittlere Lumen ist von grösseren Epithelzellen umgeben.  $30 \mu$  lang und  $5 \mu$  breit, welche grosse am Grunde stehende Kerne enthalten.

Wir sehen auch, dass die beiden seitlichen Rohre Fig. 7 slu aus lang gestreckten, dicht stehenden Zellen bestehen, in welchen der mässig grosse Kern in dem vom Lumen abgewandten Teil sich befindet. Die sich verschmälernden Enden der Zellen laufen schliesslich in farblose Chitinspitzen aus, welche deutlich zu erkennen sind. Umgeben ist auch in diesem Stadium schon jeder Schlauch mit einer, allerdings hier noch sehr schwachen Ringmuskelschicht, welche aus langstreifigen Zellen besteht, eine Anlage, der wir noch häufig begegnen werden.

Vergleichen wir, was die Untersuchungen an niederstehenden Insekten uns in dieser Beziehung darbieten und welche Schlüsse diese Vergleichungen zulassen, und ziehen zu diesem Zwecke zunächst wieder die Thysanuren heran.

Heymons schildert die Entstehung des ektodermalen Teils der Genitalanlage derselben (bei *Lepisma saccharina*): „Durch die Einwanderung von Hypodermiszellen entsteht schliesslich zwischen und hinter den beiden Ampullen eine kleine ektodermale Einstülpung. Diese letztere entspricht dem Ductus ejaculatorius. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass bei *Lepisma* die Anlage des ektodermalen Endabschnittes der Leitungswege von Anfang an eine unpaare, mediane ist.“

Ferner weist Heymons in seinem Werke: „Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren“ S. 104 darauf hin, dass die von Nusbaum gemachten Angaben, dass die ursprüngliche Anlage der ektodermalen Endteile paarig sei, auf Irrtum beruhen. Wheeler hat nachgewiesen, dass Nusbaum die paarigen Terminalampullen irrtümlich für Ektodermgebilde gehalten hat.

Heymons fährt dann fort: „Meine jetzigen Beobachtungen beziehen sich auf die Anlage des Ductus ejaculatorius und der Vagina von *Forficula*, sowie auf die Bildung des ersteren bei männlichen

## 96 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Embryonen von *Gryllus campestris*, von *Periplaneta* und *Phyllodromia*.“

„Auch diese Untersuchungen haben wieder zu dem Ergebnis geführt, dass die ektodermalen Endabschnitte der Geschlechtsausführungsgänge einer unpaaren median gelegenen Hypodermiseinstülpung ihren Ursprung verdanken.“

„Es wird unter diesen Umständen als recht zweifelhaft angesehen werden müssen, ob überhaupt die ektodermalen Geschlechtsgänge der Insekten ursprünglich paarig gewesen sind.“

Wir finden also bei den Scolytiden eine ektodermale Einstülpung, welche auf die Thysanuren, Dermapteren und Orthopteren hinweist.

Während aber die Hypodermiseinstülpung nur in die Endabschnitte der mesodermal angelegten *Vasa deferentia* bei den tiefer stehenden Insekten eindringt, bei den Ephemeriden die Ausführgänge sogar ganz mesodermal bleiben, dringt bei den Coleopteren die ektodermale Einstülpung sehr tief in das Innere ein, wie wir bei *Carabus*, *Blaps*, *Hydrophilus* und *Tomicus typographus* sahen.

Wir haben nunmehr die primäre mesodermale und die primäre ektodermale Anlage des Genitalapparates geschildert. Die Vereinigung dieser Anlage beobachtete ich, wie folgt:

Die stark verkürzten *Vasa deferentia* haben sich in ihrem Aeussern wesentlich verändert. Die Zellen haben sich bedeutend verschmälert, so dass das ganze Gewebe dichter geworden ist; die im früheren Stadium so zahlreichen, deutlich zu erkennenden Kerne sind sehr selten geworden und kaum zu finden; das Lumen können wir vom Anfang bis zum Ende verfolgen. An dem Ende der *Vasa deferentia* zweigt sich nunmehr auch die erste Anhangsdrüse ab, Fig. 8 m, ehe das Chitin bis zu dieser Stelle vorgedrungen ist; sie ist daher zweifellos mesodermalen Ursprungs, also eine Mesadenie. Die erste Anlage ist eine kurze Ausstülpung von derselben Beschaffenheit, wie das *Vas deferens*.

Die breite Scheibe, welche den Strang mit dem Hoden verband, hat sich auch verändert Fig. 8 lu; in der Mitte derselben ist es licht geworden, und wir sehen deutlich, wie die Zellen um das Lumen sich zu einem Pallisadenepithel anordnen.

Auf den Schnitten von einer etwas weiter entwickelten Larve finden wir das Zusammentreffen der ektodermalen Einstülpung mit der mesodermalen Anlage. Das chitinige Rohr schiebt sich in den ihm entgegentretenden Schlauch, das *Vas deferens*, hinein und beginnt sich hier zunächst trichterförmig zu erweitern und nimmt dann seine endgültige Becherform an. Das *Vas deferens* dringt mit seinem inneren Teil in diesen Becher, während aussen die Gewebe beider Anlagen sich zusammen schliessen, wodurch der ununterbrochene Gang von dem Hoden bis zum Penis hergestellt wird. Hier in diesen Becher mündet auch die Mesadenie, welchen nunmehr schon eine ziemliche Ausdehnung erreicht hat. Wir sehen auf Fig. 9 das *Vas deferens*, dort mit v. d. bezeichnet, welches den Hoden mit der Ektadenie e, verbindet. Bei b sehen wir den

chitinigen Becher, in welchen das Vas deferens v. d. und auch die Mesadenie m., welche sich hier schon vergrössert hat, münden.

Die Zellen, welche den Becher b. umgeben, verändern sich, sie werden kürzer und breiter und werden zu Epithelzellen, welche senkrecht auf der chitinigen Wand stehen. In ähnlicher Weise bilden sich auch bei der Mesadenie Epithelzellen, während das Vas deferens in diesem Stadium nur, wie schon erwähnt, beim Eintritt in den Hoden seine endgültige Form der Epithelzellen erkennen lässt. Der untere, nach dem Becher führende Teil, besteht noch aus längsstreifiger Muskulatur.

Die auf einer Seite liegenden Hoden hatten sich bis zu diesem Stadium zwar noch mehr einander genähert, so dass die Berührungsfläche immer grösser wurde, die ursprüngliche innere Gestaltung behielten sie jedoch bei, so dass man auf den ersten Blick noch jeden Hoden für sich erkennen konnte, umgeben von dem Kranz der Samenmutterzellen, während im Inneren die Tochterzellen an Zahl zunahmen.

Nur in einem Falle beobachtete ich, dass schon im Larvenstadium ein wirkliches Verschmelzen der beiden Hoden stattfand.

Die an einander liegenden Peripherien brachen durch, und die Samenmutterzellen zerstreuten sich im Inneren beider Hoden. In der Regel ist bis zum Jungkäferstadium jeder Hoden für sich zu erkennen.

Doch hält die ganze Entwicklung der Genitalorgane nicht immer gleichen Schritt mit dem Larven-, Puppen- und Jungkäferstadium. So beobachtete ich fast in allen Fällen, dass die Hoden sich im Larvenstadium näherten und in dem eben erwähnten Falle sogar verschmolzen; in einem Falle lagen bei einer jungen Puppe dieselben noch neben einander, ohne sich zu berühren. Die Erklärung hierfür ist folgende: Ich hatte zweierlei Larven zur Untersuchung, erstens solche, welche überwintert hatten, zweitens solche, welche während der Saison sich verpuppt und entwickelt hatten.

Da im Sommer die Verwandlung schneller vor sich geht, reifen die Genitalorgane langsamer, als die übrige Entwicklung vor sich geht.

Denselben Umstand beobachtete Nüsslin bei den Borkenkäfern und Rüsselkäfern und erwähnt ihn in seiner Schrift „Ueber Generation und Fortpflanzung der Pissodes-Arten“ und zieht daraus wertvolle biologische Schlüsse.

Die beiden Teile der Vasa deferentia, welche zu jedem der primären Hoden hinführen, rücken mit dem Verschmelzen der beiden Hoden naturgemäss auch immer näher aneinander, verkürzen sich von der dem Ductus ejaculatorius zu liegenden Seite, bis sie ganz in einander übergehen.

Bei der Beobachtung der Puppe finden wir, dass das ganze Genitalorgan im Aeusseren dem der ausgebildeten Käfer ähnlich ist. Die beiden zusammengehörenden Hoden sind zum grossen Teile verschmolzen. Nur an der Einmündungsstelle des Vas deferens und der dieser Stelle gegenüberliegenden Seite erinnern die Einschnitte daran, dass der Hoden per confluentiam zweier kugeliger

## 98 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Gebilde entstanden ist\*). Die beiden von der Penisanlage ausgehenden Rohre sind in ihrem unteren Verlaufe mit einander verschmolzen und mit dem primären Lumen in Verbindung getreten, so dass wir jetzt einen nach aussen führenden unpaaren Ductus ejaculatorius feststellen können. Bei starker Vergrösserung erkennen wir deutlich die hohen Epithelzellen desselben, in welchen die ziemlich kleine Kerne ganz am Grunde der vom Lumen abgewandten Seite liegen. Umgeben ist der Schlauch von einer in diesem Stadium noch sehr zarten Ringmuskulatur.

Durch dies schrittweise Verfolgen der Entwicklung haben wir festgestellt, dass die phylogenetischen Schlüsse, welche wir aus dem Bau des Gewebes zogen, durch die postembryonale Entwicklung vollkommen bestätigt werden.

Wenn wir nach Escherich die Organe des ganzen Genitalapparates ebenfalls in primäre und sekundäre teilen und zu den primären diejenigen zählen, welche aus dem Mesoderm entstanden sind, nämlich die Hoden und das Vas deferens, und zu den sekundären den Penis, den Ductus ejaculatorius und dessen Fortsetzung in die zwei schlauchförmigen Drüsen, die Ektadenien, so hat uns die ontogenetische Entwicklung in diesem Falle den Schluss, den wir aus der Beschaffenheit der Gewebe zogen, aufs schönste bestätigt.

Wir fanden die Hoden als früheste Anlage, dann bildeten sich die ersten undifferenzierten Ausführgänge ohne jedes Chitin, also die primären Organe. Hierauf stülpte sich die unpaare mediane ektodermale Anlage ein, welche einen unpaaren, sehr kurzen Ausführgang bildet, der sich sehr bald gabelte und zwei ektodermale Stränge nach dem Inneren der Larve sendete, welche zuerst durch das Integument mit einander verbunden und dann getrennt verlaufen, um schliesslich zum Teil zu einem unpaaren Strange zu verschmelzen. Der unpaarige ductus ejaculatorius und die paarigen Ektadenien bilden also eine später auftretende, eine sekundäre Anlage.

Allerdings haben wir noch die verhältnismässig spät auftretende Mesadenie, welche trotzdem, sowohl nach ihrer Beschaffenheit als auch nach ihrer Entwicklung, zu den primären Organen gehört. Wir müssen dieselbe lediglich als eine Differenzierung des Vas deferens ansehen. Dieses Organ hatte die Funktion der Schleimsekretion, es erwies sich als zweckmässig, die secernierende Oberfläche zu vergrössern, daher stülpte sich ein Teil des Vas deferens aus und vergrösserte sich mehr und mehr, bis es schliesslich im geschlechtsreifen Käfer eine Ausdehnung erreicht, welche die des ursprünglichen Schlauches bei weitem an Grösse übertrifft.

Bei Carabus hat eine solche Differenzierung eines sekundären Organes, nämlich der Ektadenie stattgefunden, indem dieselbe zwecks Schleimsekretion, wie die innere Beschaffenheit zeigt, ausserordentlich verlängert ist; während wir in dem sehr hoch entwickelten

---

\*) Die beiden Vasa deferentia wie die Mesadenie bieten uns dasselbe Bild, wie sie im vorgerückten Larvenstadium geschildert wurden.

## Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden. 99

Organ von *Hydrophilus piceus* sowohl Differenzierungen, also in diesem Falle Vergrösserung der Oberfläche durch Ausstülpung, bei den primären, als auch bei den sekundären Teilen des Organes finden.

Eigentümlich ist es, dass wir zweimal die paarige Anlage finden. Zunächst fanden wir die Vasa deferentia als älteste Form paarig angelegt, dies wies auf eine sehr frühe Periode als eine allen Arthropoden zukommende Eigentümlichkeit hin.

Dann fanden wir die Einstülpung des Integuments, welche oben beschrieben wurde. Hier erfolgte ein Zusammenfliessen dieser beiden Rohre; die Mündungsstelle versenkte sich weiter in das Innere des Körpers, wodurch dieselbe besser geschützt wird, wie Verhoeff annimmt. Ueberhaupt schreitet die ganze Entwicklung stets zu Formen weiter, welche besseren Schutz gewähren als die vorhergehenden Stadien; denn die früheren chitinlosen Stränge waren zweifellos leichter verletzbar, als die dann auftretenden, durch die chitinige Intima geschützten Stränge. Diese verschmolzen dann zu einem Strang, welcher mit einer stärkeren Ringmuskulatur sich umgeben konnte, wodurch eine kräftigere Ejaculation ermöglicht wurde.

In histologischer Beziehung hat sich das Genitalorgan in der Puppe auch schon seinem endgültigen Stadium genähert. Das Vas deferens beginnt, sich seiner späteren Aufgabe gemäss zu differenzieren. Die vorher als länglich rechteckig beschriebenen Zellen des Verbindungsteils der Hoden und des Vas deferens sind jetzt völlig zu Epithelzellen umgewandelt, welche in regelmässiger Anordnung das Lumen umstehen und an deren nach aussen gelegenen Seite sich der Kern befindet. Wir können auf den Puppenschnitten die Vasa deferentia von dieser Form bis zu der Einmündung in den unpaaren Ductus ejaculatorius verfolgen.

Ein ähnliches Bild, wie der in den Hoden führende Teil des Vas deferens bietet auch die beginnende Mesadenie. Diese beiden Teile erhalten auch später ihre endgültige Form zuerst.

Wenn der chitinige Becher sich eingestülpt hat, wandelt sich das ihn umgebende Gewebe in eine dichte Epithelschicht um; ebenso sind bei der Mesadenie an dem vom Vas deferens ausgehenden Teil die Epithelzellen zu erkennen.

Die Hoden haben sich inzwischen wesentlich verwandelt. Das Innere derselben durchziehen feinhäutige Schläuche. Die Bildung derselben nimmt im frühen Puppenstadium ihren Anfang. Einzelne der Samenmutterzellen werden auf dem Schnitt heller und verlängern sich zu Schläuchen, welche von einer zarten, hellen Tunica eingeschlossen werden.

In einem späteren Stadium haben sich diese ersten Anlagen der Schläuche beträchtlich verlängert, und bei wiederum etwas vorgeschrittenerer Entwicklung durchziehen sie die Hoden von oben bis zur Mündung des Vas deferens. Einzelne Samenmutterzellen liegen noch dazwischen.

## 100 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Ist die Entwicklung noch etwas weiter vorgeschritten, so sind die Samenmutterzellen völlig aus dem Inneren verschwunden und befinden sich nur noch an der Peripherie.

Die Anordnung der Schläuche ist in diesem Stadium am schönsten zu beobachten. Die Schläuche, welche im Innern des Hodens nach allen Richtungen verlaufen, ziehen sich mit der Mündung nach dem Vas deferens, ohne jedoch hinein zu münden. Während dieser Zeit sind die Schläuche noch leer, nur vereinzelt finden sich am Grunde Tochterzellen und überall zerstreut Spermatozoen.

Im ausgeschlüpften Käfer haben die Ausführgänge mit ihren Anhangdrüsen ihre endgültige Gestalt angenommen und zeigen uns im Winterzustand, während die Geschlechtstätigkeit ruht, folgendes Bild:

Der Ductus ejaculatorius ist aussen von einer recht kräftigen Ringmuskulatur umgeben, welche quer gestreift ist. Um das Lumen herum liegen die langen Epithelzellen, deren Kerne in dem der Wand zugekehrten Teile ziemlich gross zu sehen sind. Das Lumen ist hier schmal geschlitzt. Die beiden Wände desselben liegen während der Winterruhe aneinander.

Dass das Lumen sich nach dem Penis zu wellenförmig erweitert und verengert, wurde bei der allgemeinen Beschreibung schon erwähnt. Jedenfalls sammelt sich hier die Flüssigkeit und die starke Muskulatur dient als Druckapparat bei der Ejaculation.

Wie kräftig gerade dieser Teil des Ductus ejaculatorius war, davon konnte ich mich beim Präparieren überzeugen. Wenn der Käfer durch Chloroform getötet, geöffnet und das Organ präpariert war, machte gerade dieser Teil häufig noch im Salzwasser die allerlebhaftesten Bewegungen.

In seinem weiteren Verlaufe verändert das Lumen seine Gestalt. Die lange, schmale Form verliert sich, und die Öffnung zeigt sich auf Querschnitten kreisrund. Im letzten Viertel des Ductus ejaculatorius teilt es sich, wie schon erwähnt, und die beiden Lumina laufen nun neben einander her, durch zwischen liegendes Bindegewebe zusammengehalten.

Das in den Ektadenien befindliche, mit der chitinigen Intima ausgekleidete Lumen verbreitert sich dann zu dem mehrfach erwähnten Becher.

In diesen Becher mündet die Mesadinie; dieselbe ist ein Schlauch, bestehend aus regelmässigen, niedrigen Epithelzellen, welcher von einer schwachen Ringmuskulatur umgeben wird. Diese Vasa deferentia, welche, wie vorhin ausgeführt, mit den Mesadenien denselben Ursprung haben, sind von demselben Bau. Beide führen in den vorhin erwähnten Becher.

Die Hoden haben sich dahin verändert, dass die beim jungen Käfer ziemlich schmalen Schläuche sich stark verbreitert haben und noch zarthäutiger geworden sind. Eingeschlossen sind dieselben von einem sehr schwachen Gewebe aus langen, schmalen Zellen,

welche oben und unten spitz zulaufen. In der Mitte sind bei starker Vergrösserung die Kerne zu erkennen. Fig. 10 rm.

In die Hoden sehen wir einzelne Tracheenäste einmünden und in das Innere derselben eindringen; wir finden die Tracheen aber nur nahe an der Oberfläche, tief in das Innere des Hodens dringen sie nicht. Auch im Ruhezustande finden wir in diesen Schläuchen viele der fadenförmigen Spermatozoen, teils einzelne zerstreut, teils zu Bündeln vereinigt; ziemlich dicht liegen dieselben an der Oberfläche, und am dichtesten in der Mitte des Hodens, wo das Vas deferens in denselben einmündet.

Die Samenmutterzellen finden wir noch an der Grenze der beiden Hoden stehen, wo dieselben zusammengewachsen sind, so dass hierdurch, sowie durch die feine Einschnürung, welche aber viel kleiner geworden ist, oben und unten die ursprüngliche Teilung noch zu erkennen ist. Fig. 10a. Nur bei alten Käfern verliert sich der Einschnitt, womit der letzte, äusserlich erkennbare Rest der ursprünglichen Teilung verschwunden ist.

Das Vas deferens dringt tief in das Innere des Hodens ein und zwar ziemlich genau in der Mitte, an der Stelle, an welcher die beiden Hoden zusammengeflossen sind. Dort macht es eine schwache Biegung. In Fig. 10, welche nach einem Schnitt gezeichnet ist, würde das Vas deferens noch etwas länger sein und sich an der Spitze umbiegen Fig. 10 sp. In einem Falle beobachtete ich, dass sich der Schlauch an seinem Ende mehrfach bog und so einen schwachen Knäuel bildete.

Die Beschaffenheit des Vas deferens hebt sich von der Bildung des Hodens deutlich ab. Es ist aufgebaut aus regelmässigen Epithelzellen, die ihre schmale, etwas gerundete Seite dem Lumen zuwenden und sich nach hinten etwas verbreitern. Die länglich runden Kerne liegen regelmässig an der vom Lumen abgewandten Seite. Auch das Vas deferens ist von einer zarten Ringmuskelschicht umgeben, ähnlich der, wie sie beim Hoden beschrieben wurde.

Eine eigentümliche Missbildung der Hoden muss ich noch erwähnen. Ich fand einen völlig ausgewachsenen *Tomicus typographus*, bei welchem an jedem der beiden normalen Hoden noch ein kleiner Hoden ganz lose anhing. Verbunden waren sie durch Fasern desselben Gewebes, aus welchem die beiden grösseren Teile gebildet waren. Das Vas deferens führte nur zu dem ausgebildeten Teile hin, außerdem hätte der interessante Fall eines vollkommenen Rückslages vorgelegen, so dass keine Verschmelzung der zwei auf einer Seite liegenden ursprünglichen Hoden und ihrer Ausführungsgänge stattgefunden hätte, sondern der ursprüngliche Zustand der vier Hoden wiedergekehrt wäre. Auffallend war immerhin, dass ich diese Missbildung zweimal fand; das eine Mal waren diese Hodenanhangsel so gross, dass sie mit blossem Auge bequem sichtbar waren, im anderen Falle waren sie bei schwacher Lupenvergrösserung zu sehen.

## 102 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

Vermutlich war in diesen Fällen der eine Hoden im Larvenstadium verkümmert; der eine zur ersten Hodenanlage führende Teil des Vas deferens verschmolz mit dem anderen entsprechenden Teil oder verkümmerte völlig, und das Zusammenfliessen der beiden Hoden fand nur unvollständig, wie vorhin erwähnt, statt.

Nach seinem Austritt aus dem Hoden behält das Vas deferens dieselbe Struktur bei, wie sie oben geschildert wurde. In dem Masse, wie das Vas deferens sich vom Hoden entfernt, nimmt die zuerst zarte Ringmuskelschicht an Stärke zu und wird beinahe so stark, wie das Epithel. Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir annehmen, dass hier die stärkere Muskulatur schon den Zweck hat, durch Kontraktionen die mit Flüssigkeit vermischten Spermatozoen weiter hinab, zunächst in den Becher und dann in den Ductus ejaculatorius zu befördern. Nur auf wenigen Schnitten können wir das Vas deferens verfolgen, dann tritt uns die chitinige Einstülpung entgegen, welche den Beginn der Ektadenie anzeigen.

Wir erkennen, dass der Becher ebenfalls von einem drüsigen Epithel umgeben wird Fig. 11 d, dessen drüsige Beschaffenheit allerdings im Winterstadium kaum zu beobachten ist. Nur im Zustande der Winterruhe liegen diese Epithelzellen dem Becher an, wie es auf Fig. 1 zu sehen ist. Schon Wochen vor dem Beginn der Paarungszeit fängt dieser Teil an, zu schwollen und bildet einen Hohlraum, welcher auch noch wochenlang nach der Schwärmezeit zu sehen ist.

Nach beendigter Paarungszeit bietet dieser Teil folgendes Bild dar: Zuerst sehen wir den in dieser Jahreszeit ziemlich kleinen, kreisrunden Hohlraum dieser Drüse; auf den folgenden Schnitten verliert derselbe aber seine kreisrunde Form, die Wand schiebt sich an der Stelle, an welcher das Vas deferens einmündet, von oben vor, und von der entgegengesetzten Seite, der Mündungsstelle der Ektadenie, sehen wir den chitinigen Becher eindringen, Fig. 11 b, das Vas deferens und die Mündungsstelle der Mesadenie sind zusammengetroffen und münden in den Becher ein. Die beiden einmündenden Lumina sind aber im Winterstadium in bezug auf ihre histologische Beschaffenheit ausserordentlich undeutlich und verschwommen und daher schwer zu erkennen, so dass es fast unmöglich war, sie bis zu ihrer Mündung zu verfolgen. Im Larvenstadium und im Stadium der Geschlechtstätigkeit ergaben sie ein um so klareres Bild.

Die den Becher umgebenden Drüsenwände bestehen aus mässig starken Epithelzellen, welche von einer schwachen Ringmuskulatur, von der bereits mehrfach beschriebenen Form, umgeben sind.

Im weiteren Verlauf ändert sich die Ektadenie ebenfalls. Die Epithelzellen werden niedriger, so dass sie fast quadratische Form erhalten, während sich um dieses Epithel die Ringmuskelschicht wesentlich verstärkt.

Mit dem Ende der Ektadenie wird nun diese Epithellage noch

kleiner, so dass sie nur noch bei starker Vergrösserung zu sehen ist, während die Ringmuskulatur immer kräftiger wird.

Die Mesadenie zeigt auf den Querschnitten ebenfalls das Bild einer Drüse. Wir sehen ein sehr regelmässiges Epithel, dessen Zellen sich, wie es durch den kreisrunden Bau der Mesadenie bedingt ist, nach innen zu verschmälern. Die Kerne in den Zellen sind kreisrund und stehen weit hinten, in dem vom Lumen abgewandten Teile. Die umgebende Muskularis war von derselben Struktur, wie die des Vas deferens, aber ganz ausserordentlich fein, so fein, wie bei keinem der anderen Organe. Auch hier waren die Zellen an der in das Lumen ragenden Seite etwas gewölbt.

Der Ductus ejaculatorius zeigt uns dagegen die sehr kräftig ausgebildete Ringmuskulatur, auch ist die feine chitinöse Intima wahrzunehmen, wogegen die Epithelzellen zu der Zeit, in welcher die Geschlechtstätigkeit ruht, sehr klein sind.

Dies würde die Beschreibung des innern Genitalorganes von *Tomicus typographus* sein, und zwar, wie schon erwähnt, im Zustande der Winterruhe.

Um ein vollständigeres Bild von dem Geschlechtsorgan der männlichen Scolytiden zu bekommen, untersuchte ich noch zwei andere Käfer, nämlich *Myelophilus piniperda* und *Hylastes ater*. Ersteren entnahm ich einigen Fichtenstämmen in den ersten sonnigen Tagen des März, wo der Käfer in grossen Mengen angeflogen war und sich schon eingebohrt hatte. Alle Verhältnisse und Teile, die ich bei *Tomicus typographus* beobachtet hatte, traten mir auch hier, bei *Myelophilus piniperda* entgegen.

Der Ductus ejaculatorius war etwas verlängert und in folgedessen schwach gekrümmt. Das Lumen desselben ist leicht zu verfolgen. Die wellenförmige Verbreiterung des Lumen auf der dem Penis zugewandten Seite ist nicht so deutlich zu erkennen, wie bei *Tomicus typographus*. Nach den Ektadenien zu verbreitert sich das Lumen aber sehr wesentlich, so dass es mehrere Mal so stark ist, wie das umgebende Gewebe. Die Teilung der Lumina, bevor sie in die Vasa deferentia eindringen, ist nur in sehr geringem Masse zu erkennen, bei *Tomicus typographus* fand die Teilung des Lumens viel tiefer an der dem Penis zugewandten Seite statt. In den Ektadenien nimmt das Lumen an Ausdehnung noch zu. Wir können auf dem Wege der Lumina überall ohne Mühe die feine chitinöse Intima erkennen. Die Ektadenien sind glashell bis weisslich gefärbt. Am Ende derselben gewahren wir den chitinigen Becher, die Wände desselben erscheinen hier einfacher, mehr gerade, trichterförmig, sie haben nicht die schöne Biegung wie bei *Tomicus typographus*. Die den Becher umgebende Drüse ist aber ganz gewaltig anschwellen und kommt jetzt an Grösse dem Hoden vollkommen gleich.

Trotz dieser Stärke ist die Drüse aber durchscheinend genug, dass wir die in ihr befindlichen Rohre verfolgen können. Wir sehen dass auch hier die Ektadenie bis zur Mitte vordringt und bemerken

## 104 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

hier die hell durchscheinende Mündung des Bechers b, Fig. 12, welcher sich so deutlich abhebt, dass man ihn für den inneren Hohlraum gehalten hat.

Aus diesem Becher nimmt nun ein schmäler, aber sehr bald sich verbreiternder Schlauch seinen Ursprung und setzt sich in zwei mächtige, gelblich weisse Arme fort. Fig. 12 m.

Dann erkennen wir noch, dass ein zweites Rohr, das Vas deferens, von hier ausgeht. In der Paarungszeit ist das im Winter so schmale, zarte Rohr auch ganz ausserordentlich angeschwollen. Fig. 13 vd. u. 12 vd.

Der Hoden bietet unter dem Präpariermikroskop dasselbe Bild dar, wie bei *Tomicus typographus*, ziemlich kugelrund und gelblich gefärbt. Auch der Einschnitt, welcher bei jungen Käfern als der letzte Rest der Anlage von vier Hoden sichtbar war, ist bei manchen, jedenfalls jungen Käfern zu finden.

Auf den Schnitten des Ductus ejaculatorius finden wir auch zunächst das Lumen wesentlich erweitert, es ändert im Verlauf seine Gestalt, nach den Ektadenien zu wird es kreisrand, nach dem Penis zu länglich schmal.

Die Ringmuskulatur ist sehr kräftig. Die im Innern liegenden Epithelzellen sind verhältnismässig gross, länglich viereckig und mit grossen Kernen versehen. Am innern Rand sieht man bei starker Vergrösserung die chitinigen Zähnchen.

Nach dem Penis zu wird die Ringmuskulatur des Ductus ejaculatorius stärker, und im Innern stülpt sich ein Teil der Wand ein. Diese Einstülpung dringt schliesslich so weit vor, dass das Lumen hufeisenförmig wird. Hier hat der unpaare Ausführungsschlauch auch seine runde Gestalt verloren und plattet sich auf einer Seite ab. Der sich einstülpende Teil besteht in der Mitte aus faserigem Bindegewebe, welches von Epithelzellen eingeschlossen ist. Dieselben sind etwas länger und schmäler, als die an der Aussenwand des Ductus ejaculatorius stehenden.

Die Ektadenien haben dann im ganzen dieselbe Struktur wie der Ductus ejaculatorius, nur sind hier die Epithelzellen bedeutend grösser, während die Muscularis sehr schmal geworden ist.

Auf den Schnitten von dem nach dem Hoden zu führenden Teil des Vas deferens sehen wir dasselbe stark angeschwollen, mit einem feinen Plattenepithel ausgekleidet, Fig. 13 vd, aussen nehmen wir die sehr dünne Muscularis wahr (m). Wenn das Vas deferens den Hoden erreicht hat, so verengert es sich, und wir sehen deutlich die von grösseren Epithelzellen umgebene Mündung, Fig. 13 o. Diese Öffnung führt in einen Hohlraum, der sich hier im Hoden gebildet hat, und in welchen sämtliche Schläuche des Hodens münden. Dieser Hohlraum wird von keinerlei Gewebe eingeschlossen, nur die ihn umgebenden Schläuche bilden seine Grenze (Fig. 13 h).

Während der Paarungszeit ist er strotzend mit Spermatozoen angefüllt, und wir nehmen wahr, wie von dort dieselben in das Vas deferens vordringen.

An der oberen Seite des Hodens fanden wir Samenmutterzellen und Tochterzellen in so grosser Anzahl, dass die Ringmuskulatur hier vorgedrängt ist und eine Erhöhung sich gebildet hat. Fig. 13s.

Jedenfalls geht hier die Spermatogenese vor sich. Jedoch liessen die von mir gemachten Untersuchungen kein endgültiges Urteil in dieser Frage zu.

Der Hoden ist auch aus Schläuchen zusammengesetzt, wie bei *Tomicus typographus*, einzelne derselben, welche in der Mitte liegen, sind bauchig erweitert. Die Schläuche waren bei *Hylurgus pini-perda* in diesem Stadium leicht zu verfolgen. Umgeben ist der Hoden von einer zarten Muskelschicht, in welche feine Tracheenäste eindringen, wie es bei *Tomicus typographus* auch beschrieben wurde. In den Schläuchen sehen wir jetzt zahlreiche Spermatozoen einzeln und in Bündeln. Fig. 13c.

Nunmehr kommen wir zu der becherartigen Erweiterung des chitinigen Lumens; dasselbe scheint die Aufgabe zu haben, einen Raum zu bilden, in dem sich der Schleim und die Spermatozoen mischen und bis zur Ejaculation aufbewahrt werden, denn derselbe war auf allen Schnitten mit Spermatozoen und mit Schleim strotzend angefüllt. Fig. 12b.

Die den Becher umgebende Drüse hat die bedeutendste Aenderung erlitten. Sie ist ausserordentlich angeschwollen; Schnitte, welche durch die Mitte des Organs führen, bieten das in Fig. 12 dargestellte Bild: Die mit r. bezeichneten Teile des Hohlraumes schlingen sich ringförmig um die Ausführungsgänge. Die Grenze dieser Höhlung wird von Epithelzellen gebildet, welche sich zum Teil wesentlich verlängert haben und an der Spitze kolbig erweitert sind. Ihre Kerne liegen meist an der dem Hohlräum zugewandten Seite. Die Masse, welche sie absondern, ist hell, durchsichtig, färbt sich ganz gleichmässig und scheint ziemlich flüssig zu sein. Fig. 12r.

In diese kugelige Drüse dringen die beiden Schläuche das Vas deferens v d und die Mesadenie m von oben ein. Beide Schläuche bestehen an ihrer Mündung aus sehr niedrigem Plattenepithel, welches von einer sehr zarten Ringmuskelschicht umgeben wird Fig. 12m und vd. Der chitelige Becher b ragt mit seinem Rand in den Hohlräum der Drüse, wie es bei Fig. 12r zu sehen ist, so dass er das Sekret aufnehmen kann, wie er auch aus den beiden Röhren die eindringenden Spermatozoen und den Schleim aufnimmt, so dass jederzeit genügend Sekret vorhanden ist, um die eindringenden Spermatozoen durch die Ektadenie, zu der er sich verengt, nach aussen zu leiten.

Auch die Mesadenie finden wir sehr verändert. Dass dieselbe gegen das Winterstadium sehr verlängert ist und zwei Arme zeigt, wurde schon erwähnt. Aber auch dieses Organ hat sich, ähnlich wie die den Becher umgebende Drüse in histologischer Beziehung geändert. Zunächst, wenn wir die Mesadenie von ihrem Ursprung an der eben erwähnten Mündungsstelle, dem Becher, verfolgen,

## 106 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

zeigt sie auf den Schnitten ein ähnliches Bild, wie im Winterstadium. Wir sehen die regelmässigen Epithelzellen das Lumen umgeben, aussen umkleidet von der Muscularis, welche eben so gebildet ist, wie sie bei Tomicus typographus beschrieben wurde. In den Epithelzellen finden wir grosse, lang gestreckte Kerne, ziemlich in der Mitte liegend. In seinem weiteren Verlauf ändert sich das Vas deferens wesentlich. Der Schlauch schwollt um das Dreifache seines früheren Umfanges an; die Epithelzellen werden niedriger und breiter, infolgedessen nimmt das Lumen wesentlich an Grösse zu. Von der Mitte und von dem nach dem Ende zu gelegenen Teil erhalten wir auf den Schnitten ein ganz anderes Bild. Wir nehmen jetzt die breiten und niedrigen Epithelzellen wahr mit grossen, länglichen Kernen, so dass das Ganze ein rosenkranzförmiges Aussehen bekommt.

Nach dem Ende der Mesadenie ändern sich die Zellen wieder, sie werden höher und ihrer ursprünglichen Gestalt ähnlicher. Das Sekret der Mesadenie ist weniger fein und weniger flüssig, als das von der kugelförmigen Drüse ausgeschiedene. Der Schleim erstarrt beim Ausfliessen aus dem Schlauche sehr bald in der Form, wie er ihn verlassen hat, auch färbt er sich nicht stark und erscheint feinkörnig.

Die äusseren Geschlechtsteile von *Hylurgus piniperda* sind bereits von Lindemann und von Verhoeff in so eingehender Weise untersucht und beschrieben worden, dass ich auf diese Darstellungen verweise kann.

Nach *Hylurgus piniperda* untersuchte ich noch *Hylastes ater*. Ich hatte denselben im Februar dem Winterlager, welches er an den Stümpfen von Kiefern aufgesucht hatte, entnommen.

Das Genitalorgan war schon vollkommen ausgebildet wie zur Paarungszeit und dem von *Hylurgus piniperda* so ähnlich, dass ich, so weit meine Untersuchungen reichen, keinen Unterschied zwischen dem inneren Genitalapparat beider Borkenkäfer feststellen konnte. Es wäre mir nicht möglich gewesen, die beiden zu unterscheiden, so dass dieser Fall die Annahme bestätigt, dass die äusseren Teile des Genitalapparates besser als die inneren die Artunterschiede hervorheben.

Fassen wir nunmehr den Inhalt dieser Ausführungen zusammen, so müssen wir zuerst feststellen, dass das männliche Genitalorgan der Scolytiden einfach gebaut ist: Die Organe, welche die Aufgabe der Schleimsekretion haben, wie die Mesadenie und die den Becher umgebende Drüse sind aus breiten oder hohen Epithelzellen aufgebaut und von einer sehr zarten Muskularis umgeben. Die lediglich zur Ausführung bestimmten Teile, die Ektadenie und der Ductus ejaculatorius werden von kleinen, niedrigen Epithelzellen gebildet, die von kräftiger Ringmuskulatur eingeschlossen sind.

Durch die phylogenetische Untersuchung fanden wir in der ersten Anlage nur die Hoden und die beiden primären Ausführungen ohne jeden Anhang.

Im Laufe der Zeit hat sich eine grössere Schleimabsonderung, wie sie die beiden Schläuche zu geben vermochten, als zweckmässig erwiesen; es trat nun auf doppeltem Wege eine Vergrösserung der secernierenden Oberfläche ein, erstens, indem sich das Vas deferens an einer Stelle ausstülpte und einen neuen Schlauch, die Mesadenie bildete, und zweitens, indem an der Stelle des Ausführganges, an welcher Ektadenie und Vas deferens zusammenfliessen, das um den chitinigen Becher liegende Gewebe ausserordentlich anschwoll und so ebenfalls eine wesentliche Vergrösserung der Oberfläche herbeiführte.

Vergleichen wir ferner die histologische Beschaffenheit der Genitalorgane der Scolytiden mit denen der von Escherich und von Blatter beschriebenen *Carabus morbillosus*, *Blaps gigas* und *Hydrophilus piceus*, so finden wir, dass dieselben einander sehr ähnlich sind.

Bei allen diesen Käfern finden wir die Wand der Mesadenie aus einer sehr dünnen Muskularis und einer Epithelschicht bestehen, welche letztere mehr oder weniger differenziert ist; die Vasa deferentia sind ebenfalls einander ähnlich; bei *Tomicus typographus* sind sie am einfachsten gebaut. Die Differenzierung geht hier etwas weiter.

Bei *Carabus* sehen wir, dass die Vergrösserung der secernierenden Oberfläche dadurch erreicht ist, dass im Inneren der Schläuche sich verhältnismässig sehr tiefe Falten bilden; dieselbe Bildung beschreibt Escherich bei *Blaps gigas*. Bei *Hydrophilus piceus* finden wir sehr tiefe Falten in den Ektadenien; bei *Tomicus typographus* beobachteten wir dieselben nicht, hier ist die Vergrösserung der Oberfläche nur durch Anschwellung des den Becher umgebenden Gewebes erreicht.

Dieser Teil scheint die Funktion der Samenblase, die uns bei den höher differenzierten Genitalorganen entgegentritt, zu haben, denn wir finden eine Samenblase bei *Blaps gigas* und bei *Hydrophilus piceus* im Vas deferens, ebenso bei andern von mir untersuchten Käfern, z. B. *Opatrum sabulosum*; wir finden sie nicht bei dem sehr einfach gebauten *Carabus morbillosus*.

Auch die histologische Beschaffenheit des Ductus ejaculatorius ist bei allen genannten Käfern sehr ähnlich: aussen die kräftige Ringmuskulatur, innen das nach dem Penis zu niedriger werdende Epithel; doch finden wir bei *Hydrophilus piceus* das Lumen aus fünf feinen Spalten gebildet, die in der Mitte zusammenlaufen; bei *Tomicus typographus* wird das Lumen nur durch einen Spalt gebildet, bei welchem dadurch eine Vergrösserung der Oberfläche erreicht wird, dass er in dem nach dem Penis zugewandten Teil hufeisenförmig verläuft.

Wir haben nunmehr das männliche Genitalorgan der genannten Scolytiden in seinem Bau und in seiner Funktion untersucht, das-selbe mit den gleichen Organen anderer Coleopteren verglichen und die postembryonale Entwicklung der Anlage verfolgt.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen fassen wir in folgenden Sätzen zusammen:

1) Das Genitalorgan der Scolytiden ist nach demselben Grundplan gebaut, wie das der bisher in dieser Beziehung untersuchten Coleopteren.

Die aus dem Bau des fertigen Organes gezogenen phylogenetischen Schlüsse werden durch die postembryonale Entwicklung bestätigt.

2) Die erste Anlage der Sexualausführergänge ist vollkommen paarig, bildet sich mesodermal und wächst bis zum Ende des Abdomens.

Dies Stadium zeigt die für den ganzen Stamm der Arthropoden angenommene primäre Paarigkeit der mesodermalen Geschlechtswege.

3) Die zweite Anlage ist ektodermalen Ursprungs und bildet sich unpaar, median, mit einem Lumen. Sie weist hin auf die gleiche Anlage bei den Thysanuren, Dermapteren und Orthopteren.

Die beiden von dieser Anlage ausgehenden paarigen Stränge verschmelzen zum Teil zu dem unpaaren Ductus ejaculatorius, der übrige Teil bildet die Ektadenien.

4) Die ursprüngliche Anlage von vier Hoden deutet auf nahe Verwandschaft der Scolytiden mit den Curculioniden und bildet ein weiteres gemeinsames Merkmal dieser beiden Familien.

Die wissenschaftlichen Ergebnisse dieser Arbeit sind auf Grund von Präparaten gewonnen, die mir Herr Professor Dr. Nüsslin-Karlsruhe, als ich in dem von ihm geleiteten zoologischen Institut der Technischen Hochschule das vorliegende Thema bearbeitete, zur Verfügung gestellt hat.

Für die wertvolle Belehrung, welche ich über dies Thema empfing, sowie für die reiche Anregung und Förderung, welche ich aus diesen Präparaten schöpfte, bin ich Herrn Professor Nüsslin zu grossem Danke verpflichtet und spreche denselben an dieser Stelle aus.

Von dem Inhalt des Textes dieser Abhandlung hat Herr Professor Nüsslin keine Kenntnis genommen.

Ebenso spreche ich Herrn Privat-Dozent Dr. R. Heymons-Berlin für die mir erwiesene Unterstützung durch wichtige Ratschläge und für die Durchsicht dieser Arbeit meinen Dank aus.

---

### Litteratur - Verzeichnis.

- Blatter, Etude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile, par P. Blatter pl. XVII Arch. d. anatomie microscopique t. I. fasc. III. 10 nov. 1897.
- Bordas, recherches anatomiques et histologiques sur les organes reproducteurs mâles des Chrysomelidae. Journal de l'anatomie et de la physiologie Paris 1899. No. 4.
- Burmeister, Handbuch der Entomologie, Berlin 1832.
- L. Dufour, Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Ann. d. sc. nat. T. VI. 1825.
- Escherich, die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insecten. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien 1892.
- Derselbe, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Separat - Abdruck aus: Zeitschrift für wissensch. Zool. Bd. LVII 4. Hft. 1894.
- Hegetschweiler, De Insectorum genitalibus. Inaug. Diss. Turici 1820.
- R. Heymons, Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllo-dromia (Blatta) germanica L. Berlin 1891.
- Derselbe, Die Segmentierung des Insectenkörpers. Abhandl. Ak. Wiss. Berlin 1895.
- Derselbe, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
- Derselbe, Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insecten. Morph. Jahrbuch, Bd. XXIV 1896.
- Derselbe, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecta apterygota. Sitz.-Berichte Ak. Wiss. Berlin 1896.
- Derselbe, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1896.
- Derselbe, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Leipzig 1897 (Zeitschr. für w. Zool. LXII. 4).
- Kraatz, Über die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik und Artunterscheidung. Deutsche entom. Zeitung 1881 p. 113—26.
- Lindemann, Vergleichend anatomische Untersuchung über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer. Moskau 1875.
- Nusbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insecten. Zool. Anz. p. 637—643.
- Nüsslin, Über Generation und Fortpflanzung der Pissodes-Arten. Forstlich naturw. Zeitschrift 1897.
- Ormancey, Recherches sur l'étui penial consideré comme limite de l'espèce dans les Coleoptères. Ann. d. sc. nat. 3. sér. Zool. T. XII. 1849.

110 Ludwig Schröder: Entwicklungsgeschichtliche und anatomische

- Palmén, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insecten. 1884.
- Spichard, Beitrag zu der Entwicklung der männl. Genitalien und ihrer Ausführungen bei Lepidopteren. Verhandlungen des nat. Vereines Bonn. Jahrgang 43 S. 81. 1896.
- Tichomirov, Zur Anatomie des Insectenhodens. Zool. Anzeiger No. 575 p. 622—630.
- v. la Valette St. George, Zur Samen- und Eibildung beim Seiden-spinner. Bonn 1897, Archiv f. mikr. Anat. u. Entwickelungs-gesch. Bd. 50.
- Verhoeff, Vergleichende Untersuchungen über die Abdominal-semente und die Copulationsorgane der männl. Coleopteren. Deutsche ent. Z. 1893.
- Derselbe, Kurze Bemerkung über die Bedeutung der Genital-anhänge in der Phylogenie. Entom. Nachr. 1893.
- Derselbe, Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Hinterleibs der Coleopteren. Bonn 1896.
- Verson, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männl. Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Zool. Anz. XVIII. Jahrg. S. 407. 1895.
-

### Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Inneres Genitalorgan von *Tomicus typographus*.

- h = Hoden.
- vd = Vas deferens.
- b = Becher.
- ek = Ektadenie.
- de = ductus ejaculatorius.
- m = Mesadenie.

Fig. 2. Schnitt durch die Mitte eines Hodens im Larvenstadium.

- sm = Samenmutterzellen.
- st = sternförmige Zellen.
- k = glänzende Körper.

Fig. 3. Die Geschlechtsausführungsgänge eines männlichen Embryo.

- h = Hoden.
- vd = Vas deferens.

Fig. 4. Erste Anlage der ektodermalen Einstülpung.

- hp = Hypodermis.
- ch = Chitinbildung. (Die Chitinbildung tritt in einem etwas späteren Stadium auf).

Fig. 5. Dieselbe Anlage, etwas vorgeschritten.

- hp = Hypodermis.
- ch = Chitinbildung.
- l = äussere Anlage.
- k = innere Anlage.
- lu = Lumen.

Fig. 6. Weiter entwickeltes Stadium von der ektodermalen Einstülpung.

- f = Reste der ursprünglichen Hypodermis.
- hp = Hypodermis.
- mlu = mittleres Lumen.
- slu = seitliches Lumen.
- ch' = Chitinbildung.
- z = chitinige Ausstülpung. (Das dritte Lumen ist auf dieser nach einem Schnitt angefertigten Zeichnung nicht sichtbar).

Fig. 7. Dasselbe Stadium, weiter entwickelt.

- mlu = mittleres Lumen.
- slu = seitliches Lumen.
- ch = Chitinbildung.
- k = innere Anlage.

Fig. 8. Anlage der Ausführungsgänge, bei lu vom Schnitt getroffen.

- lu = Lumen.
- m = Mesadenie.
- vd = Vas deferens.

Fig. 9. Anlage der Ausführungsgänge etwas weiter entwickelt.

- vd = Vas deferens.
- e = Ektadenie.

b = chitinige Becher.

m = Mesadenie.

Fig. 10. Durchschnitt durch den Hoden von *Tomicus typographus* im Winterstadium.

vd = Vas deferens.

rm = Ringmuskulatur.

sch = Schläuche.

Fig. 11. Der chitinige Becher von *Tomicus typographus* im Winterstadium.

m = Mesadenie.

vd = Vas deferens.

d = den Becher umgebende Drüse.

b = Becher.

e = Ektadenie.

r = der von der Drüse gebildete Hohlraum.

Fig. 12. Der chitinige Becher von *Hylurgus piniperda* zur Geschlechtsreife (wie Fig. 11).

Fig. 13. Hoden und Vas deferens von *Hylurgus piniperda* zur Geschlechtsreife.

sch = Hodenschläuche.

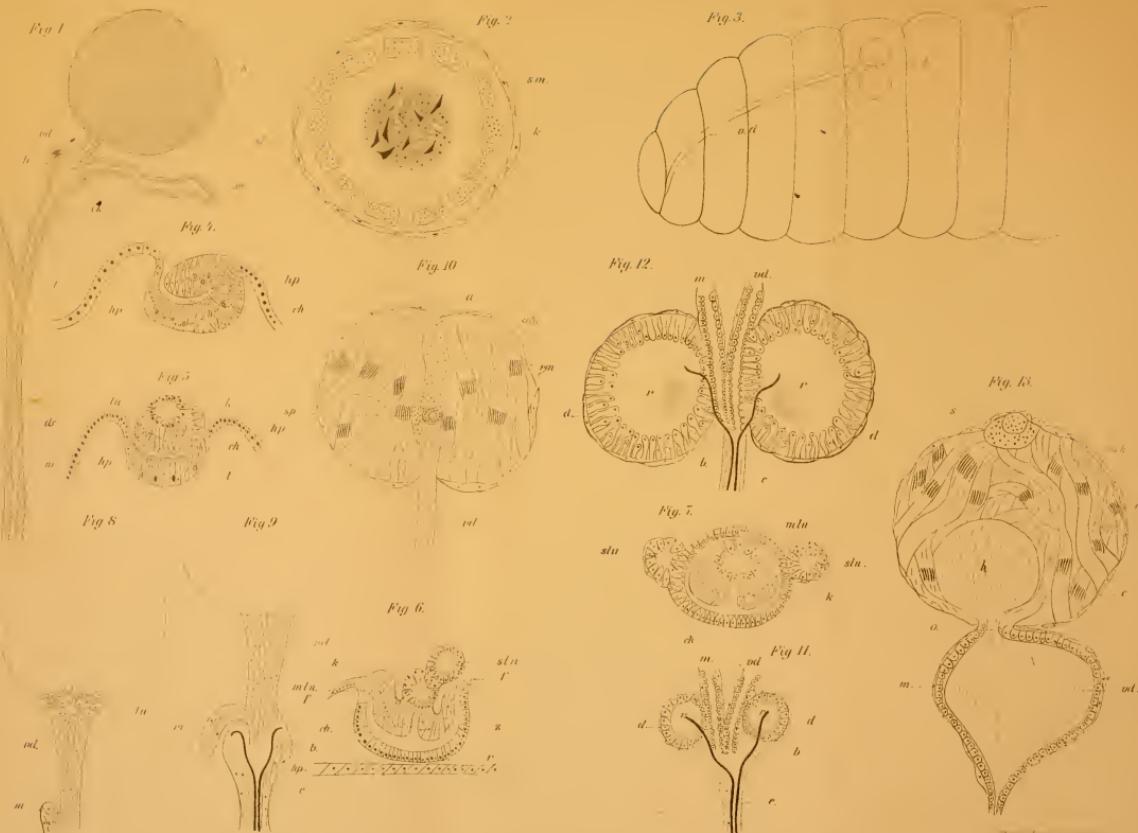
c = Spermatozoenbündel.

vd = Vas deferens.

m = Muskularis.

o = Mündung des Hohlraumes h in das Vas deferens.

---



Ludwig Schröder, Über das männliche Genitatorgan einiger Scolytiden.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [68-1](#)

Autor(en)/Author(s): Schröder Bruno [Ludwig Julius]

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien  
über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden. 79-112](#)