

treibungen oder „flache Papillen“, wie Zopf sie nennt, an die für Pollenkörner typischen Austrittsstellen des keimenden Pollenschlauches. Die Beobachtung von Zopf dürfte sich demnach auf eine zufällige Verunreinigung des Schweinefleisches beziehen und es wäre *Haplococcus reticulatus* Zopf aus der Literatur zu streichen. Obwohl 4 Jahre seit der Publikation Zopf's verstrichen sind, ist eine Berichtigung seiner Mitteilung bisher noch nicht erschienen“.

Dazu erklärt Herr Prof. Dr. Zopf:

„Vorstehende Bemerkung ist richtig. Ich habe mich seiner Zeit, als ich noch Anfänger im Studium der niedern Organismen war, grob, sehr grob getäuscht, was ich um so offener eingestehe, als ich mittlerweile der Erforschung solcher niedern Organismen, wie bekannt, einen großen Teil meiner wissenschaftlichen Thätigkeit gewidmet und einen reichen Schatz von Erfahrungen auf diesem Gebiete gesammelt habe, der es mir gestattet, jene Jugendsünde mit etwas mildern Augen anzusehen.

Bemerken will ich noch, dass ich dem Autor vorstehender Bemerkung auf eine diesbezügliche Anfrage in obigem Sinne geantwortet habe, was derselbe in seiner Publikation hätte anführen sollen. Was die von mir im Schweinefleisch geschehenen Amöben zu bedeuten haben, hoffe ich noch zu ermitteln. Uebrigens sei nicht unerwähnt gelassen, dass Herr Prof. M. Reess schon vor ein paar Jahren mir, wenn ich nicht irre, Andeutungen über jenen Sachverhalt gemacht hat. W. Zopf“.

M. Reess (Erlangen).

Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden.

Von **Ludwig Will** (Rostock).

I. Gastrulation.

So abweichend und kompliziert sich auch die Entwicklung der viviparen Aphiden durch das Vorhandensein eines sekundären Nahrungsdotters und durch das außerordentlich frühe Eintreten der Embryonalentwicklung gestaltet, so wichtig ist sie doch für das richtige Verständnis der Insektenentwicklung überhaupt, weil grade die Aphiden gewisse ausschlaggebende Vorfahrencharaktere mit der größten Zähigkeit festgehalten haben, die wir in der Entwicklung der übrigen Insekten nahezu ganz verwischt finden.

In einer Arbeit über die Ei- und Blastodermbildung der Aphiden¹⁾ bemerkte ich bereits, was auch schon von Metschnikoff gesehen wurde, dass das Blastoderm nicht die ganze Eioberfläche überzieht, sondern am untern Eipol eine rundliche Stelle frei lässt. Am Rande dieser untern Oeffnung beginnt alsbald eine lebhafte Zellwucherung; die neugebildeten Zellen lösen sich von demselben ab und wan-

1) Arb. Zool.-Zoot. Institut. Würzb. Bd. VI. 1883.

dem in den vom Blastoderm umgebenen Dotter ein. Wir haben hier demnach eine echte Gastrula vor uns; das Blastoderm stellt das Ektoderm, die untere Oeffnung den Blastoporus und die an dem Rande desselben entstandenen und in den hellen Dotter eingewanderten amöboiden Zellen das Entoderm derselben dar.

Eine derartig typisch verlaufende Gastrulation ist bisher von den Insekten noch nicht bekannt geworden. Die Aphiden haben demnach in diesem Punkte ihren ursprünglichen Charakter mit größerer Reinheit bewahrt, als alle andern bisher untersuchten Insekten; sie lehren uns die bisher unverständlichen Modifikationen der Gastrulabildung bei den Insekten mit demselben Vorgange in andern Tiergruppen in Einklang bringen.

2. Anlage der Scheitelplatten, Auftreten der bilateralen Symmetrie.

Die erste Veränderung der jungen wachsenden Gastrula besteht in einer Verdickung des Blastoderms am Scheitelpol, welche zur Scheitelplatte wird, einem Gebilde, welches der Hauptsache nach die Anlagen für das Gehirn abgibt und demnach hinsichtlich seiner Genese wie seines fernern Schicksals vollkommen homolog dem gleichen Gebilde bei den Würmern ist. Zeigt die junge Gastrula anfangs einen ziemlich vollkommen strahligen Bau, so beginnt nach dem Auftreten der Scheitelplatte sich bald die spätere bilaterale Symmetrie bemerkbar zu machen. Sie hat ihre nächste Ursache in Wachstumsdifferenzen und daraus resultierenden Lageverschiebungen innerhalb des äußern Keimblatts. Während die eine Hälfte des Blastoderms sich außerordentlich verjüngt und allmählich zu einer dünnen Haut, der Serosa, wird, verdickt sich die andere Seite und besonders die Scheitelplatte in ganz auffallender Weise. Je mehr diese Verdickung zunimmt, um so mehr macht sich gleichzeitig eine Verkürzung der gesamten verdickten Partie des Blastoderms bemerkbar. Infolge dessen rückt die Scheitelplatte immer mehr an der einen Seite der Gastrula herab, bis sie schließlich an den untern Pol des Eies heranreicht.

Es gibt jetzt nur noch eine Ebene, die Medianebene, welche den Embryo in zwei gleiche Hälften teilt; diese sind auch nicht mehr kongruent, sondern nur noch symmetrisch.

Die bilaterale Symmetrie kommt dadurch noch mehr zum Ausdruck, dass sich die Scheitelplatte schon sehr früh in zwei jederseits von der Medianebene gelegene Scheitellappen teilt.

3. Anlage des Keimstreifens und des sekundären Dotters.

Das Verständnis der Bildung des Keimstreifens ist bei den viviparen Aphiden wesentlich durch den gleichzeitig auftretenden sekundären Dotter erschwert. Dieser letztere dringt von außen in das Ei ein, kann aber nur dadurch in dasselbe gelangen, dass sich das Ei mit dem noch offenen Blastoporus an das Follikelepithel anlegt

und mit demselben verwächst. Diese Verbindung kommt nun in einzelnen Fällen abnormer Weise nicht zu stande, und da alsdann auch vom Epithel her kein Dotter in das Ei eintreten kann, so können solche Eier, von dem störenden Faktor befreit, uns das Verständnis der Keimstreifbildung wesentlich erleichtern. Sie zeigen uns direkt, wie die Keimstreifbildung verlaufen würde, wenn die Aphiden des sekundären Dotters überhaupt entbehrten, und gestatten uns daher einen Rückschluss auf die Aphidenvorfahren, die jedenfalls diesen accessorischen Dotter gleichfalls nicht besaßen.

Nachdem nämlich die Entodermzellen in das Lumen des Eies eingewandert sind, beginnt der Blastoporus, indem die Zellen seiner Lippen fortfahren sich lebhaft durch Teilung zu vermehren, sich zu schließen. Durch Beobachtungen an andern Bilateralien wissen wir, dass die Ränder des Blastoporus hierbei nicht konzentrisch gegen einander wachsen, sondern dass dieses Wachstum vorzüglich von zwei einander gegenüberliegenden Seiten ausgeht, so dass der Schluss des Gastrulamundes nicht in Form eines rundlichen Nabels, sondern in Gestalt einer Naht (Prostomialnaht) erfolgt, die in der Längsrichtung des Embryo verläuft. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass auch bei *Aphis* der Blastoporus sich in einer solchen Längsnaht schließt, was allerdings nicht nachgewiesen werden konnte. Infolge des stattgehabten Verschlusses ist aber über dem Blastoporus ein kurzer Keimstreif in Gestalt eines niedrigen Hügels (Keimbügel Metschnikoff's) entstanden. Ein derartig kurzer Keimstreif ist für die Arthropoden überhaupt charakteristisch; selbst bei Formen, in denen er später eine so mächtige Ausdehnung annimmt, ist er dennoch auf eine ursprüngliche Anlage von ganz geringer Ausdehnung zurückzuführen.

Leider habe ich von solchen abnormen Eiern keine spätern Stadien gefunden. Allein das Beispiel der übrigen Hemipteren, der Libelluliden und auch der Myriapoden lehrt uns, wie wir uns den weiteren Verlauf der Entwicklung zu denken haben. Wie bei den angeführten Formen wird auch in unserem Falle der kurze Keimstreif sein Längenwachstum dadurch bewerkstelligen, dass er sich handschuhfingerartig in den Dotter einstülpt. Mit dem Auswachsen des Keimstreifens aber würde gleichzeitig die anfangs kurze Prostomialnaht in die Länge gezogen werden und so mit der Mesodermfureche in Verbindung zu bringen sein.

Dieser Gang der Entwicklung jedoch, der höchst wahrscheinlich bei den Vorfahren der Aphiden der gewöhnliche war, tritt bei unsern heutigen Blattläusen nur noch in den seltenen Fällen ein, in denen es infolge mangelnder Verbindung mit der Wandung des Eifachs nicht zur Bildung von sekundärem Dotter kommt, in Fällen also, die wir in anbetracht ihrer Seltenheit als abnorm zu bezeichnen haben.

Bei allen normal sich entwickelnden Eiern dagegen legt sich das Ei während oder gleich nach der Entstehung des Entoderms mit dem Blastoporus dem Follikelepithel dicht an. An der betreffenden Stelle des Epithels aber tritt die Bildung einer körnigen, dotterartigen Substanz ein unter gleichzeitiger teilweiser Atrophie der hier gelegenen Epithelzellen, und die neugebildeten Dotterelemente dringen durch den Blastoporus als sekundärer Nahrungsdotter in das Ei ein. An Längsschnitten durch derartige Stadien kann man sein allmähliches Vordringen Schritt für Schritt verfolgen. Bezüglich der von Witlaezil gemachten Angaben will ich nur bemerken, dass seine diesbezügliche Schilderung durchaus unrichtig ist. Unrichtig ist ferner, dass der fragliche Dotter eine zellige Beschaffenheit besitze; er ist im Grunde nichts als eine tote Nahrungsmasse, die dem Embryo vom Epithel her durch eine placentenähnliche Bildung zugeführt wird. Dagegen hat Witlaezil recht, wenn er den sekundären Dotter in Beziehung zum Follikelepithel bringt.

Da nun gleichzeitig mit dem eben geschilderten Prozess die Bildung des Keimstreifens vor sich geht, so kann dieser des Dotters wegen nicht den ganzen Blastoporus zum Verschluss bringen, kann daher auch nicht die Gestalt eines soliden Hügelchen annehmen, sondern muss sich in Form eines ringförmigen Wulstes anlegen, dessen Durchbohrung von dem einwandernden Dotter eingenommen wird. Während nun bei andern Hemipteren, deren Keimstreif eine solche Durchbohrung nicht zeigt, derselbe sich bei seinem Längenwachstum handschuhfingerartig in den Dotter einstülpt, wächst der Ringwulst der viviparen Aphiden zu einem Zylinder aus, der an seiner Spitze die Oeffnung für den einströmenden Dotter zeigt, an seinem Grunde aber ebenso wie bei den übrigen Hemipteren allseitig in das Blastoderm übergeht. Diese obere Oeffnung ist nichts Anderes als der durch den auswachsenden Keimzylinder emporgehobene, für den einwandernden Dotter offen gehaltene Rest des Blastoporus. Erst nachdem die Verbindung des Embryo mit dem Follikel gelöst ist und damit die Bildung des sekundären Dotters ihren Abschluss erreicht hat, kommt auch dieser letzte Rest des Blastoporus zum Verschluss. Damit aber zeigt auch der Keimstreif von *Aphis* wieder dasselbe Bild, wie es bei andern Insektenembryonen mit invaginiertem Keimstreif gefunden wird.

Somit gilt auch für unsere jetzt lebenden Aphiden der Satz, dass sich der Keimstreif über dem ehemaligen Blastoporus anlegt.

Inbetreff des Verhältnisses des sekundären Dotters zu den im Innern des Eies befindlichen Entodermzellen ist hervorzuheben, dass dieselben in keiner Weise von dem letztern beeinflusst werden, indem die Partikel des sekundären Dotters lediglich die Maschenräume des die Entodermzellen verbindenden Plasmanetzes einnehmen, dieselben

Lückenräume also, die früher von dem primären Dotter eingenommen wurden. Von einem Verdrängen, ja gänzlichem Schwinden des Entoderms, wie Witlaczil will, ist gar keine Rede.

4. Auftreten der Geschlechtsanlagen und des Mesoderms.

Unmittelbar nach dem Auftreten des anfangs zylindrischen Keimstreifens, stets aber noch vor der Anlage des mittlern Keimblatts, nehmen von den noch indifferenten Zellen der der Scheitelplatte anliegenden verdickten Seite des eingestülpten Keimzylinders einige ganz bedeutend an Größe zu, vermehren sich lebhaft durch Teilung und stellen alsdann einen rundlichen Zellenhaufen, die erste Anlage der Geschlechtsorgane dar, welche stets den obern Rand des Keimzylinders einnimmt und das beschriebene Aussehen noch lange, etwa bis in die Zeit bewahrt, wo die Bildung des Mitteldarms vor sich geht. Ueber die Zugehörigkeit der Genitalanlage zu einem der drei Keimblätter lässt sich sehr streiten; manches spricht für einen ektodermalen Charakter, doch ist sie wohl gleich den Polzellen der Dipteren als eine indifferente Bildung aufzufassen, die keinem bestimmten Keimblatt zugerechnet werden kann.

Unmittelbar an das Auftreten der Geschlechtsanlage schließt sich die Bildung des Mesoderms, welches entgegen der Angabe Witlaczil's durch einen Invaginationsprozess innerhalb einer Furche entsteht, die sich längs der Medianlinie der verdickten Seite des Keimzylinders hinzieht, wie Quer- und Längsschnitte durch derartige Stadien beweisen. Diese Mesodermfurche ist entweder identisch mit der durch das Auswachsen des Keimzylinders in die Länge gezogenen Prostomialnaht, oder ist wenigstens an derselben Stelle entstanden, wo diese Naht ehemals gelegen war. So entsteht bei *Aphis* das Mesoderm an derselben Stelle, an welcher der Blastoporus zum Verschluss gekommen ist, es steht daher in nachweisbarer Beziehung zum Gastrulationsvorgang. Die Bildung von Entoderm und Mesoderm dokumentieren sich demnach bei *Aphis* als zwei aufeinanderfolgende Stadien ein und desselben Vorgangs, der Gastrulation. Bei allen andern bisher untersuchten Insekten, vielleicht mit Ausnahme von *Teleas* (Ayers) sind diese beiden Phasen so sehr auseinander gezogen, dass ihre Zusammengehörigkeit nicht mehr ohne weiteres erkannt werden kann, dass sie als zwei verschiedene Vorgänge erscheinen.

5. Die Entstehung der Embryonalhüllen.

Bei den Myriapoden noch sehen wir das gesamte Blastoderm und den ganzen Keimstreifen am Aufbau des Embryo sich direkt beteiligen. Das Blastoderm liefert die Rücken-, der Keimstreif die Bauchseite des Embryo. Der Keimstreif entwickelt daher auch bei den Tausendfüßlern in seiner ganzen Ausdehnung Extremitäten.

Das trifft jedoch für die Aphiden sowie für alle übrigen Insekten nicht mehr zu, sondern bei ihnen werden ansehnliche Teile des Blastoderms sowohl wie des Keimstreifens zur Bildung komplizierter Embryonalhüllen verwandt.

Schon zu der Zeit, wo die Scheitelplatte vom obern Pol nach abwärts wandert, bemerkt man eine auffallende Verjüngung der der Scheitelplatte gegenüberliegenden Blastodermhälfte. Dadurch wird im Laufe der Zeit diese Seite des Blastoderms zu einer dünnen Haut, der Serosa ausgezogen, welche die äußere Embryonalhülle darstellt.

In gleicher Weise wird jene ganze Hälfte des Keimstreifens, welche der Serosa zugewandt ist, schon sehr früh zu einer ähnlichen Haut, dem Amnion umgebildet, welches als innere Embryonalhülle fungiert. Amnion und Serosa gehen ebenso ineinander über, wie sie anderseits mit der Scheitelplatte und dem Keimstreifen unmittelbar zusammenhängen. Eine völlige Trennung der beiden Hüllenbildungen im Sinne Witlaczil's erfolgt zu keiner Zeit.

Man hat bisher die Invagination des Keimzylinders bei den Insekten immer als einen Vorgang angesehen, der lediglich die Bildung der Embryonalhüllen zum Zweck habe und daher vergeblich nach einer entwicklungsgeschichtlichen Erklärung dieser komplizierten Bildungen gesucht. Dieselbe ist in der That einfacher, als man vermuten sollte. Ich werde nämlich in meiner bereits im Druck befindlichen definitiven Arbeit zeigen, dass diese Invagination nur durch das Längenwachstum eines anfangs kurzen Keimstreifens bedingt ist und schon bei den Myriapoden und andern Arthropoden in Form einer Bauchkrümmung vorkommt, die sich bei den Myriapoden sogar zu einer ganz ähnlichen Invagination des Keimstreifens steigert. Es ist demnach die Invagination bei den Insekten keine zum Zweck der Embryonalhüllenbildung aufgetretene Neubildung, sondern vielmehr eine altererbte Erscheinung. Mithin sind die Embryonalhüllen der Insekten nur als Umbildungen von Teilen des Blastoderms und des Keimstreifens anzusehen, die bereits bei den Vorfahren in der Anlage vorhanden waren.

6. Die Segmentierung und die Entstehung der Leibeshöhle.

Die Bildung des Mesoderms beschränkt sich nur auf den eigentlichen Keimstreifen, d. h. auf die Gegend zwischen dem künftigen Munde und dem After, woselbst es sich in Form einer unpaaren medianen Platte anordnet. Der vor dem Munde gelegene präorale Abschnitt des Kopfes, der nicht mit an der Invagination des Keimstreifens teilnimmt und seine äußerliche Lage stets bewahrt, ist lange Zeit hindurch völlig mesodermlos. Erst kurz vor dem Beginn der Segmentierung wachsen in diesen Abschnitt ein paar Fortsätze der Mesodermplatte sekundär hinein, womit der präorale Kopfteil in scharfen Gegensatz zu dem übrigen Körper tritt.

Die Segmentierung beginnt damit, dass, von der Fläche gesehen, Querschnitte in der Mesodermplatte sichtbar werden, welche der Ausdruck von Verjüngungen des Mesoderms an den künftigen Segmentgrenzen sind. Darauf teilt sich dann die unpaare Mesodermplatte in zwei laterale Stränge, welche die Medianlinie des Keimstreifens vollständig frei machen und nur in der Gegend des künftigen Mundes zusammenfließen. Hier bleibt das Mesoderm stets unpaar, um dann weiter nach vorn in die beiden erwähnten Kopffortsätze des Mesoderms auszulaufen.

Mit dem Auftreten der Extremitätenanlagen rücken sodann die Mesodermstränge des Rumpfes in diese hinein und bilden, indem sie die Faltungen des Ektoderms mitmachen, die erste Anlage der Segmenthöhlen. Das unpaare Mesoderm der Mundgegend wird infolge des Auftretens der Mundeinstülpung nach vorn geschlagen und rückt in den mit der Mundeinstülpung sich ausbildenden Vorderkopf; ebenso rücken die Kopffortsätze des Mesoderms in die Antennenanlagen.

Sämtliche Segmenthöhlen, sowohl die des Rumpfes wie die drei Höhlen des präoralen Abschnitts, entstehen bei *Aphis* nicht, wie das Kowalevsky für *Hydrophilus* beschreibt, durch Auftreten eines Spaltes innerhalb eines mehrschichtigen Mesoderms, sondern als eine Faltung einer einschichtigen Mesoderm lamelle infolge der Extremitätenbildung. Sie sind daher sämtlich gegen die Medianebene des Körpers zu offen. Der vollständige Abschluss der Leibeshöhle wird dadurch hergestellt, dass das Mesoderm allmählich aus den Extremitäten herauswächst, indem die ventrale Lamelle die Bauchseite, die dorsale die Rückenseite überzieht. Die Mund- und Enddarmstülpungen sind bei ihrem Auftreten völlig mesodermfrei. Das Peritonealepithel des Darmes entsteht dadurch, dass erst nachträglich bei dem Heraustreten des Mesoderms aus den Extremitäten der Darm vom Munde und vom After her vom Mesoderm überzogen wird.

Die so gebildete Leibeshöhle ist eine sekundäre; ihr voran geht eine primäre Leibeshöhle, die in Form eines Spaltes zwischen dem Blastoderm und dem anliegenden Teil des Keimstreifens auftritt. Auch der reine Charakter der sekundären Leibeshöhle bleibt nicht erhalten, indem das gesamte parietale Mesoderm zur Muskelbildung aufgebraucht wird. Nur das Darmperitoneum bleibt erhalten, das gemeinsam mit dem entodermalen Fettkörper, welcher so ziemlich die Stelle des parietalen Peritoneums ersetzt, die definitive Leibeshöhle umschließt.

7. Die Produkte der Keimblätter.

Mit dem Auftreten der primären Leibeshöhle im präoralen Abschnitt und in den ersten Rumpfsegmenten wandern große Massen von Entodermzellen aus dem Dotter aus und treten in die im Vorderkörper entstandene Höhle ein. Einzelne derselben legen sich dem

Gipfel der Mundeinstülpung an und bilden so die ersten Anfänge des Mitteldarms. Indem sich immer mehr Entodermzellen anschließen, wird der Mitteldarm länger und länger, entbehrt aber anfangs noch des Lumens. Die Bildung desselben wird dadurch eingeleitet, dass sich der Gipfel der Mundeinstülpung nach dem Mitteldarm hin öffnet, worauf dann von vorn nach hinten fortschreitend das Darmlumen sich bemerkbar macht. Eine ähnliche Auswanderung von Entodermzellen findet etwas später auch am Hinterende des Embryo statt, indem sich hier die Entodermzellen in ähnlicher Weise der Aftereinstülpung anlegen, um den hintern Abschnitt des Mitteldarms zu bilden. Der letztere nimmt daher von zwei Punkten, vom Munde und vom After her, seine Entstehung, um zuletzt in der Körpermitte fertig zu werden.

Alle nicht zum Aufbau des Mitteldarms aufgebrauchten Entodermzellen werden, soweit sie nicht in dem persistierenden sekundären Dotter zurückbleiben, zur Bildung des Fettkörpers und des Blutes verwandt.

Das Mesoderm liefert die Peritonealhülle des Darmes, das Herz, über dessen Bildung ich übrigens nicht ins klare kommen konnte und vor allen Dingen die Muskulatur.

Das Ektoderm bildet die Tracheen, das Epithel von Mund- und Enddarm, die Haut mit ihren Sinnesorganen sowie das Nervensystem. Der Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf, der sich schon durch das Verhältnis dieser Teile zum Mesoderm ausprägt, tritt noch deutlicher in der Bildung des Nervensystems hervor. Die Scheitelplatte nämlich, welche die Anlage für das Gehirn abgibt, legt sich im Gegensatz zu andern Insekten bei *Aphis* außerordentlich früh, bereits zu einer Zeit an, wo vom Keimstreifen und Rumpf noch nichts vorhanden ist. Sie tritt schon an der Gastrula auf und zwar genau wie bei den Würmern am Scheitelpol derselben. Die Bildung des Bauchmarks selbst bietet nichts Besonderes.

Vererbung erworbener Eigenschaften.

Im Anschluss an die im VII. Bd. dieses Blattes S. 427, 531, 575, 667, 673 u. 720 niedergelegten Fälle und Betrachtungen betreffend Vererbung erworbener Eigenschaften sei es mir gestattet, einige weitere Bemerkungen und Anregungen zu diesbezüglichen Beobachtungen zu machen.

In der ganzen Umgegend der Hoch-Acht in der Eifel wird den jungen Katzen von ca. $\frac{1}{2}$ Jahr, bevor sie zu mausen anfangen, der Schwanz mit einem Beile etwa handlang abgehauen. Nach dem Aberglauben der Bewohner findet sich in der Schwanzspitze ein Wurm vor, und so lange die Schwanzspitze nicht entfernt ist, soll die Katze das Mausen auch nicht lernen. Eine Vorliebe für etwas Absonder-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1888-1889

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Will Ludwig

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. 148-155](#)