

Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR. nebst einigen biologischen Bemerkungen.

Von

Marie Daiber.

Hierzu Tafel III und IV.

Gegenstand der vorliegenden Untersuchung ist in erster Linie eine zur Familie der Phasmiden gehörende Art, *Bacillus rossii* FABR. Diese Form ist in biologischer Hinsicht interessant durch die Fähigkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung. Es darf wohl ohne weiteres angenommen werden, daß an irgend einem Punkt der parthenogenetische Entwicklungsgang durch das Auftreten einer zweigeschlechtlichen Generation unterbrochen werde. Eine solche zu beobachten, ist mir bis jetzt nicht gelungen, doch hoffe ich, dieses Ziel noch zu erreichen. Die Entwicklung verläuft, zumal während der kalten Jahreszeit, recht langsam. Von den ersten Larven, welche ich im Herbst 1901 erhielt, besitze ich eine Enkelgeneration, welche zur Zeit noch nicht erwachsen ist. — Ich möchte zunächst einige biologische Beobachtungen erwähnen und sodann, nach einer kurzen Schilderung der anatomischen Verhältnisse des Genitalapparates, die histologischen Befunde mitteilen. Dabei kommen besonders drei Punkte in Betracht: die Bedeutung des Endfadens, die Herkunft der Follikelzellen und das Vorkommen von Amitose im Epithel der Eizellen.

Im Laufe der mikroskopischen Untersuchung stellte es sich als wünschenswert heraus, verwandte Formen zum Vergleich heranzuziehen. Es wurden verschiedene Acridier, Locustiden und Grylliden hierzu verwendet.

Zur Biologie von *Bacillus rossii* FABR.

Was das Vorkommen von Parthenogenese bei Phasmiden anbetrifft, so muß die erste Kenntnis hiervon wahrscheinlich den Eingeborenen von Java zugeschrieben werden, welche behaupten,

daß bei diesen Insekten keine Begattung stattfindet. Die erste bewußte Beobachtung über die Vermehrung dieser eigentümlichen Orthopterenfamilie machte ein deutscher Kaufmann, der nach einem Bericht von v. BRUNN (1897) eine Larve der auf Java lebenden Art, *Eurycnema herculeana* CHARP., vom Auskriechen aus dem erbsengroßen Ei an auf Lebenszeit isolierte und von dem erwachsenen Tier Eier erhielt, aus welchen nach 9 Monaten wiederum Larven auskrochen und zu 20 cm langen Imagines heranwuchsen. Seither sind bei allen Phasmiden, welche mit Erfolg gezüchtet wurden, parthenogenetische Gelege konstatiert worden. Bezüglich des *Bacillus gallicus* CHARP. hat DOMINIQUE (1896) die erste Mitteilung gemacht. Bald darauf sprach KRAUSS (1897), ohne die Veröffentlichung DOMINIQUE'S zu kennen, die Vermutung aus, daß bei *Bacillus rossii* Parthenogenese vorliege, und nach v. BRUNN berichtet BOLIVAR, daß der französische Entomologe PANTEL von *Leptynia hispanica* BOL. auf parthenogenetischem Wege Eier erhalten habe, ebenso von der Varietät „occidentalis“ des *Bacillus gallicus* CHARP.

Es ist von Interesse, was über das Geschlecht dieser parthenogenetischen Generationen berichtet wird. In allen Fällen, in welchen das weitere Schicksal der aus parthenogenetischen Eiern gezüchteten Larven beobachtet wurde, ergab sich ohne Ausnahme „Thelytokie“, und man könnte sich fragen, ob dies ausschließliche Auftreten des weiblichen Geschlechtes mit der ausbleibenden Befruchtung zusammenhängt. Dies brauchte deshalb nicht ohne weiteres angenommen zu werden, weil bei *Bacillus gallicus* und *Bacillus rossii* sowohl als auch bei *Eurycnema herculeana* die Männchen außerordentlich selten sind. Allein DE SINÉTY (1901) untersuchte *Leptynea attenuata* PANT., „chez laquelle les mâles sont très nombreux“, und hat aus parthenogenetischen Eiern ebenfalls nur Weibchen erhalten, während er über 60 Proz. männliche Larven erzielte, wenn es sich um Eier handelte, welche im Freien gesammelt, also bei dieser Art wohl sicher befruchtet waren. Interessant wäre es, bei einer solchen Art, welche beide Geschlechter in gleicher Häufigkeit aufweist, zu untersuchen, ob bei stattgehabter Begattung diejenigen Eier, aus welchen Weibchen hervorgehen, auch wirklich befruchtet werden. Zum mindesten ist bekannt, daß bei *Apis mellifica* trotz enormen Spermavorrates das eine Geschlecht, in diesem Falle das männliche, unter allen Umständen aus unbefruchteten Eiern hervorgeht. Eine Feststellung dieser Tatsache war hier möglich, weil das künftige Geschlecht

durch die verschiedene Größe der Wohnzellen gekennzeichnet ist. Eine diesbezügliche Untersuchung bei Phasmiden wäre denkbar, wenn etwa bei einer Gattung Dimorphismus der Eier vorläge. Bis jetzt scheinen jedoch über diesen Punkt keinerlei Angaben gemacht worden zu sein.

Wie schon erwähnt, erhielt ich im Herbst 1901 die ersten Larven von *Bacillus rossii* ¹⁾. Die ungefähr 2 cm langen Tiere wurden mit Rubusarten gefüttert, häuteten sich in verschiedenen großen Intervallen mehrmals, erreichten eine Länge von 15—19 cm und begannen im Mai 1902 Eier zu legen. Die Eiablage erstreckte sich auf ca. 12 Wochen, wobei im großen ganzen eine Abnahme in der Zahl der Eier von Woche zu Woche zu bemerken war. Die anatomische Untersuchung der hierauf offenbar an Erschöpfung zu Grunde gegangenen Tiere ergab in allen Fällen, daß noch eine Menge von Eiern in allen Stadien der Entwicklung in den Ovarien vorhanden waren. Die Eier wurden zum Teil im Warmhaus bei einer Temperatur von 26—30° untergebracht, zum Teil in gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten und in beiden Fällen durch wöchentlich wiederholtes Bespritzen vor dem Austrocknen bewahrt. Die höhere Temperatur, welcher die erstere Gruppe durch mehrere Monate hindurch ausgesetzt war, schien jedoch keinen fördernden Einfluß auf die Entwicklung zu haben. Das Ausschlüpfen begann bei den kühler gehaltenen Eiern sogar im Gegenteil einige Tage früher, in beiden Abteilungen etwa 3 Monate nach der Eiablage. Das Ausschlüpfen der durchschnittlich 10—11 mm langen, „smaragdgrünen“ Larven erstreckte sich über 2 Monate. Ein Teil der Eier jedoch lieferte erst im folgenden Jahre junge Larven, zu einer Zeit, da ihre Geschwister längst ihren Entwicklungsgang beendet hatten und unter den von ihnen hinterlassenen Eiern das Ausschlüpfen einer neuen Generation bereits seinen Anfang genommen hatte. Also schon innerhalb des Eies erweist sich das Tempo der Entwicklung als ein bei den einzelnen Individuen höchst verschiedenes. Ebenso kann bei den heranwachsenden Larven beobachtet werden, daß nach Verlauf von einigen Monaten unter äußerlich absolut gleichen Bedingungen, einzelne Exemplare von anderen gleichalterigen Individuen an Länge um das Doppelte

1) Diese Larven verdanke ich Herrn Professor STANDFUSS-Zürich. Später wurden mir durch Herrn ROEPKE-Zürich, sowie durch Herrn S. P. VODOZ-Cannes Eier und junge Larven in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt.

übertroffen werden. Nach einer mündlichen Mitteilung, welche ich Herrn Professor LANG verdanke, läßt sich bei Schnecken beobachten, daß die Tiere ein und desselben Geleges in der Entwicklung sehr verschieden voranschreiten, so daß einzelne derselben nach einer gewissen Zeit 60mal weniger wogen als ihre Genossen gleichen Alters. Während hier in der stets angestrebten Vermeidung von Inzucht die biologische Erklärung dieser Erscheinung gefunden werden kann, mag vielleicht bei den parthenogenetisch sich fortpflanzenden Phasmiden die Sicherung genügender Nahrung der Vorteil sein, welcher durch dies ungleichzeitige Ausschlüpfen und Auswachsen der Larven angestrebt wird. Außerdem kommt natürlich die individuelle Verschiedenheit in Betracht, welche so wie so bei Formen mit allmählicher Metamorphose besonders groß zu sein pflegt.

Beim Ausschlüpfen der Larven bestätigte sich die von DE SINÉTY (1900) gemachte Angabe, daß es durchaus nicht die zuerst gelegten, also ältesten Eier sind, welche zuerst zum Ausschlüpfen gelangen, sondern daß im Gegenteil häufig die am frühesten gelegten Eier sich am spätesten entwickeln.

Daß die Tiere zu Grunde gingen, ehe sämtliche Eier abgelegt waren, kann natürlich mit den veränderten Lebensbedingungen in der Gefangenschaft in Zusammenhang gebracht werden, könnte aber auch eine Folge der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise sein. NUSSBAUM (1899) hat mit *Bombyx mori* experimentiert und sämtliche verwendete Weibchen nach dem Absterben anatomisch untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß bei parthenogenetischer Eiablage stets noch Eier in den Ovarien vorhanden, bei stattgehabter Befruchtung dagegen die Ovarien in allen Fällen vollkommen leer waren.

Die Zahl der von einem Individuum abgelegten Eier — ca. 200 — muß als eine relativ geringe bezeichnet werden. Daß dieselbe in der freien Natur sich steigert, ist wohl anzunehmen, da dort nur die kräftigsten Individuen überhaupt bis zur Eiablage gelangen werden.

Was das Auftreten der grünen oder braunen Färbung anbelangt, so ist dieselbe bei *Bacillus* scheinbar unabhängig von der Umgebung. Oft tritt der Umschlag von Grün in Braun ganz plötzlich auf, ohne wahrnehmbare Ursache, auch ohne daß z. B. unmittelbar vorher eine Häutung stattgefunden hätte. Die Abstammung von grünen oder braunen Imagines scheint dabei ebenfalls keine Rolle zu spielen. Ich isolierte die Eier eines Exem-

plares, welches bis zuletzt durch ein besonders intensives Grün sich ausgezeichnet hatte. Die ausschlüpfenden Larven waren — wie immer — grün, nahmen jedoch, zum Teil sehr früh, schon zwischen der ersten und zweiten Häutung die braune Färbung an. Auch der Aufenthalt der Tiere in Holzkästen, an deren brauner Wand sie sich mit Vorliebe aufzuhalten pflegten, ließ keinen wahrnehmbaren Einfluß auf die Färbung konstatieren. Ein Teil der Tiere behielt bis zuletzt die grüne Farbe, während umgekehrt andere, die von Anfang an auf der grünen Futterpflanze sich aufgehalten hatten — eine darum gespannte Drahtgaze kommt für die Farbe wohl nicht in Betracht — die braune Farbe des Holzes zeigten.

Die einzelnen Phasmidenarten scheinen sich übrigens hierin verschieden zu verhalten, wie aus den von DE SINÉTY (1901) mitgeteilten Experimenten hervorgeht. Danach reagierte z. B. *Dixippus morosus* nach Verlauf von wenigen Tagen auf veränderte Umgebung, während andererseits *Leptynia attenuata* beim Aufziehen im Dunkeln absolut keine Modifikation in der sie charakterisierenden Färbung aufwies.

Die Zahl der Häutungen von *Bacillus rossii* versuchte ich an Tieren festzustellen, welche zu diesem Zweck von Anfang an isoliert aufgezogen wurden. Sie ist deshalb nicht leicht mit absoluter Sicherheit anzugeben, weil die Häutungen unter Umständen des Nachts vor sich gehen, und die abgestreiften Exuvien von den frisch ausgeschlüpften Larven häufig sofort verzehrt werden. Nach meinen Beobachtungen an *Bacillus* sind die Zeiträume zwischen den einzelnen Häutungen nach äußeren Einflüssen, wie Jahreszeit, Temperatur, Nahrung u. s. w., außerordentlich variabel. Für *Bacillus rossii* wurde die Zahl der Häutungen von KHEIL (1900) und übereinstimmend damit von GODELMANN (1901) auf 5 angegeben. Zugleich gibt letzterer in Bestätigung einer von PAGENSTECHER gemachten Angabe 10—14 Tage als normales Intervall zwischen den aufeinander folgenden Häutungen an. Ich habe bei isolierten Individuen 5 kontrollierte Häutungen notiert, und zwar in Intervallen von beispielsweise 90, 20, 52 und 23 Tagen. Da aus den angeführten Gründen mit Leichtigkeit eine Häutung übersehen werden kann, möchte ich diese Zahl von 5 Häutungen als Minimum bezeichnen.

Im Sommer 1903 erzielte ich, wie schon erwähnt, eine zweite parthenogenetische Generation. Dies scheint bei europäischen Arten bisher nicht in befriedigender Weise erreicht worden zu sein. Wenigstens berichtet DOMINIQUE (1897) von der nahe verwandten,

vielleicht nur eine lokale Varietät darstellenden Art, *Bacillus gallicus* CHARP., daß MM. PIEL DE CHURCHVILLE eine zweite parthenogenetische Generation erhalten haben, daß jedoch von 2500 Eiern nur 6 Larven lieferten und diese mit allen Anzeichen verminderter Vitalität. Im Gegensatz dazu muß ich betonen, daß die Individuen der obigen zweiten parthenogenetischen Generation sich in keiner Weise unvorteilhaft von solchen unterscheiden, welche erst seit kurzem in Gefangenschaft sich befinden. Auch das Ausschlüpfen der betreffenden Larven verlief durchaus normal. Die Tiere stehen zur Zeit zum Teil vor der vierten Häutung, und der Hoffnung auf eine dritte parthenogenetische Generation steht nichts im Wege. Selbstverständlich ist über die absolute Zahl der im Laufe der Entwicklung vorkommenden parthenogenetischen Generationen in keinem Fall etwas Sicheres ausgesagt. Die aus dem Freien zur Zucht gewählten Exemplare werden natürlich noch nicht als parthenogenetische Generation gerechnet. Sie können aber in Wirklichkeit sehr wohl eine parthenogenetische, vielleicht nicht einmal die erste parthenogenetische Generation vorstellen. Denn übereinstimmend sind die Berichte über die ganz außerordentliche Seltenheit der Männchen. Die Frage nach der Zahl der möglichen eingeschlechtlichen Generationen ist schwer zu entscheiden. Das Fehlen von Sperma im Receptaculum seminis, bei nachträglich vorgenommener Sektion des Muttertieres, kann nicht als Beweis für ausnahmslos unbefruchtete Eier gelten, da bekanntlich z. B. bei *Apis mellifica* häufig das Sperma nicht für alle Eier ausreicht und alte Königinnen infolgedessen nur noch Drohnen-eier zu legen im stande sind. Diese sind nachgewiesenermaßen immer unbefruchtet. Um die Frage sicher zu beantworten, müßte man von einer nicht parthenogenetischen Generation ausgehen, etwa durch glücklichen Zufall eine Begattung beobachten und die Nachkommen des betreffenden Weibchens isoliert aufziehen. Und selbst dann noch würden die Resultate nur für die immer mehr oder weniger unnatürlichen Lebensbedingungen in der Gefangenschaft Geltung haben. — Männliche Individuen sind bei meinen Zuchten niemals aufgetreten. Das Material stammte aus Südfrankreich. HEYMONS (1897) dagegen, welcher zu einer zum Teil entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung Eier von *Bacillus* verwendete, gibt an, daß die aus den Eiern ausschlüpfenden Larven größtenteils weiblichen Geschlechtes waren. Das Verhältnis war ungefähr ein derartiges, „daß auf je 20—25 weibliche Individuen ein männliches kam“. HEYMONS fügt hinzu, das von ihm untersuchte

Material sei wohl nicht groß genug gewesen, um zu beweisen, daß dieses Zahlenverhältnis das allgemein gültige sei. Von Parthenogenese ist in der betreffenden Abhandlung nicht die Rede. Es ist also wohl möglich, daß es sich um jeweilen aus der freien Natur gesammelte Eier handelt, welche unter Umständen nicht sämtlich parthenogenetischen Ursprunges waren. Das Material wurde aus Dalmatien bezogen. Es wäre daher vielleicht auch die Vermutung nicht unberechtigt, daß ein und dieselbe Art je nach dem Wohngebiet in Bezug auf die Fortpflanzungsweise sich verschieden verhalten kann.

Makroskopische Anatomie des Genitalapparates.

Entfernt man bei einer Imago von *Bacillus rossii* das Integument der Rückenseite, so findet man fast in seinem ganzen Verlauf den Darm überdeckt von den mächtig entwickelten Ovarialröhren, welche jederseits von den lateral verlaufenden Ovidukten aus gegen die dorsale Mittellinie und zugleich schief nach vorn konvergieren und zum Unterschied von anderen Orthopteren einer gemeinsamen Hülle entbehren. Die streng symmetrische Anordnung, wie sie das Ovarium der Larve zeigt, ist infolge der entwickelten, gleichsam in Ueberfülle vorhandenen Eier mehr oder weniger verwischt. Wie bei der Mehrzahl der Insekten liegen die einzelnen Eier in dünnen, häutigen Röhren und bilden „Eierstränge“. Es läßt sich bei *Bacillus* eine durch die äußere Form hervortretende sog. „Endkammer“ zwischen dem Endfaden und den Eikammern nicht unterscheiden. Die einzelnen Endfäden setzen sich weit nach vorn fort und fließen zu einem Ligament zusammen, welches parallel dem Herzen verläuft und auf eine größere oder geringere Strecke seines Verlaufes, namentlich aber vorn, Anschluß an das Perikardialgewebe gewinnt. Schon JOH. MÜLLER (1825) hatte diesen Zusammenhang von Herz und Ovarien bei Phasmiden (speziell bei *Phasma ferula*) beobachtet, allerdings in dem Sinne, daß er annahm, jede einzelne Eiröhre dringe mit ihrem Endfaden in das Lumen des Rückengefäßes ein zum Zweck direkter Ernährung. Er hielt den Endfaden für ein Gefäß, durch welches direkte Blutverbindung zwischen Herz und Ovar vermittelt werden sollte. Das durch Vereinigung der einzelnen Endfäden zustande kommende Ligament ist bei ihm nicht erwähnt. Mit ihrem distalen Ende münden die Eiröhren in die rechts und links in

den Seitenlinien des Körpers verlaufenden Ovidukte, und zwar in der Art, daß ihnen jeweilen vom Ovidukt eine kleine Ausstülpung entgegenkommt, gleichsam ein stützender Stiel, dem die Basis des ältesten Eies aufsitzt. Die Ovidukte setzen sich über die letzte Eiröhreninsertion hinaus nach vorn fort, ziehen im 2. Abdominalsegment mehr oder weniger unter den Darm und erscheinen, zwischen Tracheen und Fettkörper sich verlierend, am ventralen Vorderende des 2. Segmentes angeheftet. Ebenso treten am hinteren Ende, im 6. Segment, die Ovidukte unter den Darm. Sie vereinigen sich zu einer unpaaren Vagina, welche unter dem letzten der 7 Abdominalganglien verläuft und im 8. Segment ventral nach außen mündet. Während bei manchen Insekten die Geschlechtsunterschiede erst nach mehreren Häutungen hervortreten, so ist bei *Bacillus* schon an frisch ausgeschlüpften Larven der Genitalapparat bezüglich Eiröhren, Eier und Endfaden deutlich kenntlich, und bei ganz jungen Larven finden sich entsprechende Verhältnisse wie beim erwachsenen Insekt. Nach dem Abpräparieren des mächtig entwickelten Fettkörpers sowie der alle Organe umspinnenden Tracheen sieht man auch hier von den Seitenlinien des Körpers aus die Ovarialröhren schief nach vorn gerichtet, mehr oder weniger spangenförmig den Darm umfassen. Selbstverständlich sind hier die Abstände der einzelnen Eiröhren sehr deutlich wahrzunehmen (Fig. 1). Sie sind variabel im Verlauf der Ovarien, und zwar sind in der Regel im vordersten Drittel die Eiröhren am dichtesten und in den regelmäßigsten Abständen angeordnet. Ihre Zahl beträgt 28—32 jederseits und scheint einer gewissen Variabilität unterworfen zu sein, nicht nur bei den verschiedenen Individuen, sondern gelegentlich auch bei den verschiedenen Seiten ein und desselben Individuums. Gegenüber der rein metameren Anordnung der Ovarien, wie sie GRASSI (1889) bei *Thysanuren* beschreibt, ist noch besonders hervorzuheben, daß bei *Bacillus* die Zahl der auf ein Segment kommenden Ovarialröhren nicht konstant ist. Die Insertionen der Eiröhren beginnen am hinteren Ende des 2. Segmentes und erstrecken sich durch 4 Segmente im Maximum. Vom Ende des 6. Segmentes an ziehen die paarigen Ovidukte, gegen die ventrale Medianlinie konvergierend, bis zu ihrer Vereinigung am Ende des 7. Segmentes. Der Vagina ist dorsal ein taschenförmiger Anhang aufgelagert, die Bursa copulatrix. Sie reicht fast bis zum Vorderende des unpaaren Oviduktes und zeigt wiederum verschiedene Anhänge, vorn jederseits ein kleines seitliches Blind-

säckchen und hinten, in der dorsalen Mittellinie, ein natürlich leeres, aber wohlausgebildetes Receptaculum seminis. Letzteres mündet auf gleicher Höhe mit der Vagina unter der vom 8. Segment gebildeten Lamina subgenitalis. Letztere ist gewölbt und verbirgt die aus 4 äußeren und 2 inneren Lamellen gebildete Legescheide. Es ist häufig zu beobachten, wie ein zwischen den Klappen derselben angelangtes Ei in dieser Lage längere Zeit herumgetragen wird.

Histologische Befunde.

Technik: Zum Fixieren des vorliegenden Materials diente die vom RATHSche Konservierungsflüssigkeit, Sublimat-Pikrinsäure nach RABL, HENNINGSche Flüssigkeit und besonders das Gemisch von GILSON. Letzteres gab die besten Resultate. Die Schnittserien wurden meist durch gesamte, vom Chitin befreite Abdomina von Larven angefertigt. Die Dicke der Paraffinschnitte beträgt in den meisten Fällen $5\ \mu$, bei besonders günstigen Objekten $3\ \mu$, bei älteren Eiern $6-8\ \mu$. Schnittfärbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Eosin als Plasmafärbstoff kamen fast ausnahmslos zur Verwendung.

Die Keimzellen durchlaufen bei ihrem Heranwachsen zu reifen Eiern verschiedene Phasen, und man pflegt daher im Längsverlauf einer Eiröhre verschiedene Zonen zu unterscheiden, eine Keimzone, eine Wachstumszone und eine Reifungszone, d. h. letztere nur dann, wenn die Reifungserscheinungen noch innerhalb des Ovars vor sich gehen, was durchaus nicht immer der Fall ist.

Das fadenförmige Anfangsstück einer Ovarialröhre von *Bacillus rossii* FABR. ist von verschiedener, häufig noch beim erwachsenen Tier beträchtlicher Länge und zeigt in seinem ganzen Verlauf länglich-runde Kerne, eingebettet in eine gemeinsame Protoplasmamasse von längsfaseriger Struktur (Fig. 1, 5). Deutliche Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen. Die Längsachse der Kerne fällt mit derjenigen der Ovarialröhre zusammen. Die Orientierung der Kerne ändert sich an der Stelle, an welcher die Eiröhre sich zu erweitern beginnt. Sie nehmen eine quergestellte Lage an, zeigen aber nach wie vor dieselbe Struktur. Das Chromatin erscheint in Form von Körnchen ziemlich gleichmäßig im Kern verteilt. Das Plasma nimmt an dieser Stelle, entsprechend der Lagerung der Kerne, eine mehr oder weniger querfaserige

Struktur an. Unmittelbar nach diesem Syncytium mit quergestellten Kernen, das sich über ungefähr 4—5 Kernreihen erstreckt, treten zum ersten Mal typische Keimbläschen auf (Fig. 5 und 10). Die Kerne erscheinen rund und bläschenförmig, das Chromatin von der Peripherie zurückgezogen, zentral oder mehr einseitig zu stark färbbaren Fäden oder Knäueln angehäuft. Diese jungen Keimzellen oder Oogonien haben beim Beginn ihres Auftretens noch keinen scharf umgrenzten Plasmaleib. Zwischen ihnen oder auch am Rande der Ovarialröhre treten vereinzelt Kerne auf, welche von den Keimbläschen durchaus verschieden sind, dagegen die größte Ähnlichkeit mit jenen Kernen zeigen, welche in der Zone mit quergestellten Kernen und vorher im sogen. Endfaden sich vorfanden. Verfolgt man das Schicksal dieser Kerne weiter im Längsverlauf der Eiröhre, so erweisen sie sich identisch mit den Kernen der späteren Follikelzellen.

Es scheint daher auf den ersten Blick nicht ausgeschlossen, die Verhältnisse in dem Sinne zu deuten, daß sowohl die kleineren in der Keimzone sich findenden Kerne als auch die mit ihnen erstmals auftretenden Keimbläschen Descendenten einer letzten Generation von Urkeimzellen wären, welche bei der letzten Teilung einerseits die kleineren, gleichartigen Kerne der späteren Follikelzellen lieferten, andererseits die auf das deutlichste davon zu unterscheidenden Oogonien. Und da Nährzellen bei *Bacillus* überhaupt nicht ausgebildet werden, so wäre hier wiederum bestätigt, was histologische Untersuchungen an den verschiedensten Insektenovarien zu zeigen schienen, daß nämlich die Zellelemente derselben aus indifferenten Elementen hervorgehen, daß die Kerne der propagatorischen Zellen, des Follikelepithels und etwaig auftretender Nährzellen in einem gewissen Anfangsstadium nicht voneinander zu unterscheiden sind. Allein bei *Bacillus* fällt sofort auf, daß die Kerne des Endfadens durchaus dieselbe Struktur haben wie die Kerne der Follikelzellen, so daß nach den histologischen Befunden kein Grund vorliegt, für beide einen verschiedenen genetischen Ursprung anzunehmen. Es müßte vielmehr, um obige Ansicht von dem Vorkommen einer Anfangszone mit indifferenten Elementen aufrecht zu erhalten, schon der Endfaden als Keimzone angesprochen werden. An sich steht der Ansicht zunächst nichts im Wege. Schon aus dem Umstande, daß bei manchen Insekten der Endfaden der imaginalen Ovarien gegenüber den Verhältnissen bei Larven derselben Art bedeutend verkürzt, bzw. verschwunden erscheint, haben verschiedene Forscher

den Schluß gezogen, daß derselbe als keimbereitendes Organ zu betrachten sei. Allein bei *Bacillus* ist eine solche Verkürzung durchaus nicht in allen Fällen zu beobachten, die Länge des Endfadens ist sowohl bei erwachsenen als bei larvalen Stadien ziemlich variabel und wohl in erster Linie von topographischen Verhältnissen abhängig. Vor allem jedoch ist hervorzuheben, daß auch die Kerne des Aufhängeligamentes, zu dem die einzelnen Endfäden zusammentreten, dieselbe Struktur zeigen wie die Kerne des Endfadens (Fig. 7). Und ebenso zeigen dieselbe Struktur die Kerne des paarigen Anfangsteiles des ausführenden Apparates (Fig. 4 und 6).

Eine trennende Scheidewand zwischen Endfaden und Endkammer ist bei *Bacillus* nicht zu beobachten, so daß es nicht ausgeschlossen zu sein braucht, für die Kerne des Endfadens einerseits und der Follikelzellen andererseits diejenige Zusammengehörigkeit anzunehmen, welche sie nach ihrem histologischen Charakter zu haben scheinen. SINÉTY (1901) erklärt zwar bei Phasmiden (*Leptynia attenuata*) die Zone mit quergestellten Kernen als eine „région de séparation“ zwischen dem Aufhängeband und dem Anfang des eigentlichen Ovariums. Obgleich er selbst angibt, daß die Elemente dieser Zone von denen des Endfadens nicht wesentlich verschieden seien, hält er diese Kerne für Homologa der von GROSS (1900) im Ovarium der Hemipteren beschriebenen — Endfaden und Endkammer trennenden — quergestellten Kerne. Allein nach der Abbildung, welche Gross gibt, sind im Hemipterenovarium diese quergestellten Kerne sowohl von den Elementen des Endfadens als auch von denen der Endkammer deutlich durch ihren histologischen Charakter unterschieden, was bei den Phasmiden eben nicht der Fall ist.

Die quere Lagerung der Kerne im Ovarium von *Bacillus* könnte vielleicht damit zusammenhängen, daß dadurch der bei beginnender Erweiterung der Eiröhre zur Verfügung stehende Platz besser ausgenützt werden soll.

Der Beginn der Wachstumszone ist dadurch charakterisiert, daß das Plasma die einzelnen Keimbläschen in gesonderten Portionen umgibt und so die Grenzen zwischen den nunmehr als Oocyten zu bezeichnenden Zellen sichtbar werden. Die zuerst nur vereinzelt den Oocyten sich anschmiegenden Follikelzellen schieben sich zu mehreren in die Spalträume zwischen den einzelnen Zellen, werden jedoch im weiteren Verlaufe von den heranwachsenden Oocyten gleichsam an die Wand gedrängt, indem jede einzelne

derselben die ganze Breite des Ovariums in Anspruch nimmt. Ein Querschnitt durch die Wachstumszone zeigt die zwischen die Oocyten eindringenden Follikelzellen (Fig. 11). In Fig. 3, einem älteren Stadium, erfüllt eine einzige Oocyte die ganze Breite des Ovariums. Die Follikelzellen umgeben sie dicht gedrängt. In beiden Fällen ist als äußerste Hülle das Peritonealepithel deutlich.

An axialen Längsschnitten sodann sieht man, wie die Follikelzellen, welche bisher nur seitlich die Oocyten umhüllt hatten, nunmehr auch zwischen die untere und obere Wand zweier aufeinander folgender Eizellen sich eindrängen (Fig. 8), welcher Prozeß schließlich dazu führen muß, daß die Eizellen allseitig von einem kontinuierlichen Follikelepithel umgeben sind (Fig. 6).

Dies ist nicht nur als Schutz für die heranwachsende Eizelle, sondern auch deshalb notwendig, weil die Follikelzellen durch kutikulare Abscheidung das Chorion bilden werden und natürlich eine allseitig geschlossene Schale liefern müssen. Zugleich aber läßt sich wohl aus dem Umstande der Schluß ziehen, daß die Follikelzellen, welche so das Ei allseitig umschließen und von der Umgebung abschließen, mit der Ernährung der heranwachsenden Eizelle betraut sind. Für eine Beteiligung des Follikelepithels an der Ernährung der heranwachsenden Eizelle spricht auch die Beobachtung, daß der Kern in vielen Fällen einseitig in der Zelle gelagert, dem Follikelepithel genähert erscheint, sowie daß sich an der Peripherie des Eiplasmas, also zunächst dem Epithel, besonders zahlreiche Dottertröpfchen vorfinden, welche sofort durch ihre Größe auffallen (Fig. 2). Dem Follikelepithel scheint demnach eine secernierende Funktion zuzukommen, und die einseitige Lagerung des Eizellenkernes hätte die Bedeutung einer Annäherung desselben an die Stelle intensiven Stoffwechsels. RABES (1900) hat bei *Rhizotrogus* beobachtet, wie Falten des Epithels in den Dotter vorwachsen, und diese Erscheinung der Oberflächenvergrößerung des Epithels mit Ernährungsvorgängen in Zusammenhang gebracht. Ich konnte bei *Bacillus* nur in einem einzigen Falle Ähnliches konstatieren und wage den Fall nicht weiter zu verwerten, da es sich ausnahmsweise nicht um Schnitte durch das gesamte Abdomen handelt. Bei isolierten Eiröhren aber ist eine tadellose Beschaffenheit der äußersten Schicht nicht ohne weiteres anzunehmen und eine mechanische Veränderung des Epithels durch Druckwirkung nicht ausgeschlossen.

Mitosen sind im Follikelepithel nicht mit besonderer Häufigkeit, aber doch in allen Fällen sicher zu konstatieren (Fig. 3 u. 6),

was aus später zu besprechenden Gründen besonders hervor-
gehoben werden muß. Nur bei erwachsenen Tieren zeigen sich in
den ältesten Stadien am Epithel Erscheinungen, die auf amitotische
Prozesse hinweisen, Zellen mit 2 Kernen oder solche mit einem
einzigem Kern in verschiedenen Stadien der Durchschnürung
(Fig. 13). Diese Teilungsvorgänge sind wohl als degenerative
Prozesse zu deuten. Eine der Amitose des Kernes folgende Teil-
lung der betreffenden Zelle konnte nicht beobachtet werden, wo-
mit natürlich zunächst nicht gesagt ist, daß eine solche nicht
dennoch stattfinden könnte.

Die peritoneale Hülle, welche die Ovarialröhre zu
äußerst umgibt, ihren Einschnürungen folgt oder dieselben über-
brückt, ist in allen Fällen mit Leichtigkeit vom Follikelepithel zu
unterscheiden. Die langgestreckten Kerne derselben sind meist
in großen Abständen angeordnet (Fig. 3, 5, 6, 8). RABES fand
bei *Rhizotrogus solstitialis* die Struktur der Peritonealhülle in
auffallender Uebereinstimmung mit derjenigen des Endfadens und
nimmt eine Gleichartigkeit beider an. Für *Bacillus* ist eine
solche Annahme nach dem histologischen Befund ausgeschlossen.
Was die Entstehung dieser schützenden Membran anbetrifft, so
wurde dieselbe von WEISMANN (1864) von der ursprünglichen
Zellenmasse der Genitalanlage abgeleitet. LEYDIG dagegen (1865)
rechnet sie zu dem zellig-blasigen Bindegewebe und sagt, daß sie
mit dem sogen. Fettkörper zusammenhänge und identisch mit dem-
selben sei. In Uebereinstimmung mit letzterer Ansicht erwies sie
sich bei *Phyllodromia* nach HEYMONS (1892) als zweifellos binde-
gewebiger Natur. Bei fast reifen Embryonen legen sich einzelne
der im Fettkörper zerstreuten Bindegewebszellen der Genital-
anlage an, und es kommt dann in der nachembryonalen Periode
durch Verschmelzung derselben eine zusammenhängende Haut zu
stande, das Peritonealepithel.

Die Angaben, welche in der Literatur über die Bedeutung
des Endfadens sich vorfinden, sind einander entgegengesetzt
und scheinen zu dem Schlusse zu berechtigen, daß diese Be-
deutung je nach den einzelnen Insektengruppen eine wechselnde
ist oder umgekehrt, daß die Bezeichnung „Endfaden“ für Bildungen
angewandt wird, welche morphologisch nicht gleichwertig sind.
Wie schon erwähnt, war es JOH. MÜLLER, welcher dem Endfaden
des Insektenovariums zuerst seine Aufmerksamkeit schenkte, den-
selben eingehend untersuchte und zu dem Schlusse kam, die End-
fäden seien Blutgefäße, welche eine möglichst direkte Verbindung

zwischen dem Rückengefäß und den Eiröhren herstellen sollten. Dieser Irrtum ist leicht begreiflich, da in der Tat sehr häufig die Endfäden resp. das durch ihre Vereinigung zu stande kommende Ligament zum Perikardialgewebe in Beziehung tritt. Sodann hat LEYDIG (1865) die Vermutung ausgesprochen, daß die Elemente des Endfadens Homologa der Keimzellen seien, welche im eigentlichen Eierstock sich vorfinden. Er hat dies daraus geschlossen, daß er die Endfäden im Puppenzustand länger fand als beim erwachsenen Tier, also die Entwicklung der Ovarien auf Kosten der Endfäden erfolgt sei. Die Elemente des Endfadens haben nach ihm die Bedeutung „embryonal bleibender Keimzellen, welche nicht zu weiterer Entwicklung gelangen“. In Uebereinstimmung damit lassen sich nach KORSCHULT (1886) bei Orthopteren die Elemente des Endfadens direkt verfolgen, wie sie teils in Keimzellen, teils in Follikelzellen übergehen. Auch bei *Apis mellifica* ist nach PAULCKE (1900) „eine deutliche Grenze zwischen Endfaden und Endkammer weder in der äußeren Gestalt, noch in einer plötzlichen Veränderung der eingeschlossenen Elemente gegeben“, und LÖWNE (1890) fand bei *Callyphora erythrocephala* den Endfaden an reifen Eiröhren rudimentär, woraus er schließt, daß derselbe eine einfache Verlängerung der Eiröhre und seine Elemente von derselben morphologischen Bedeutung seien wie der Rest derselben. — Andererseits betont WIELOWIEJSKY (1886) die scharfe Abgrenzung des Endfadens von der als Endkammer zu bezeichnenden Zellgruppe, welche die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges beider ausschließe. Bei *Periplaneta*, *Gryllotalpa*, *Formica* u. a. sei der Endfaden ein bindegewebiger Strang, mit einer außerhalb des Epithels beginnenden feinen Umhüllungshaut des Ovariums in Zusammenhang, also „zu einer ganz anderen Zellformation gehörig“. Ebenso erklärt PEREZ (1886) den Endfaden für ein atrophirtes Organ und sagt von ihm, er bleibe „absolument étranger aux phénomènes ovigéniques, si bien qu'en certain cas un cloison transversal l'en sépare“. Wie schon erwähnt, fand GROSS bei Hemipteren den Endfaden von Anfang an von der eigentlichen Eiröhre getrennt, von anderem histologischem Charakter als diese und außerdem in seinem Anfangsteil gegenüber der Endkammer durch quergestellte, spindelförmige Kerne ausgezeichnet, und in einer neuen, an umfangreichem Material aus den verschiedenen Insektenordnungen ausgeführten Untersuchung (1903) stellt dieser Forscher fest, daß der Endfaden in vielen Fällen geradezu durch eine von der Tunica propria gebildete quere

Membran von der Endkammer getrennt wird, daß aber auch in den zahlreichen Fällen, wo diese Scheidewand nicht wahrzunehmen ist, der Endfaden niemals als keimbereitendes Organ angesprochen werden dürfe. Diesen verschiedenen Angaben wird eine Definition gerecht, welche nach KORSCHULT VON BRANDT gegeben wurde. Nach ihm ist der Endfaden entweder eine Verlängerung der Eiröhre und dann von derselben morphologischen Bedeutung wie diese, bezw. der Rest derselben, oder aber eine Verlängerung der Peritonealhülle, also nicht keimbereitendes Organ, sondern bloßes Aufhängeband. — Wenn nun tatsächlich in vielen Fällen die histologische Untersuchung ergibt, daß Endfaden und Endkammer deutlich voneinander getrennt sind, wenn ferner bei Collembolen, wo das Keimlager überhaupt nicht am Ende sondern in der Mitte des Ovariums liegt, dennoch nach LÉCAILLON (1901) in der vorderen Verlängerung der Ovarien ein „ligament suspenseur ou filament de MÜLLER“ sich vorfindet, so wäre es wohl einfacher, um Verwechslungen auszuschließen, nur solche Bildungen mit dem Namen Endfaden zu bezeichnen, welche mit dem eigentlichen keimbereitenden Organ morphologisch und funktionell nichts zu tun haben.

Der beste Aufschluß über die dem Endfaden zukommende Bedeutung ist natürlich von embryologischen Untersuchungen zu erwarten. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Endfadens findet sich eine Mitteilung bei CARRIÈRE und BÜRGER (1897). Danach treten auf einem gewissen Stadium die Geschlechtsdrüsenanlagen aus der dorsalen Wand der Cölomsäcke heraus und geben damit den Zusammenhang mit ihrem Mutterboden auf. Dagegen wird auf einem um wenig älteren Stadium die Verbindung zwischen Cölom und Genitalanlage wiederhergestellt. Sie wird repräsentiert durch wenige Zellen, welche nachträglich aus der Cölomwand herausgerückt sind. Aus diesen Zellen geht nicht nur die Hülle der Geschlechtsdrüsenanlagen hervor, sondern sie bleiben außerdem als „Brücke“ zwischen diesen und dem Cölom erhalten. Aus denjenigen Elementen der Cölomwand, mit welchen diese Zellbrücke zusammenhängt, geht die Herzanlage hervor, während die Brücke selbst zu einem langen, dünnen Zellschlauch wird, dem Endfaden.

Sodann hat HEYMONS (1892) für *Phyllodromia germanica* gezeigt, daß die Follikelzellen eine sowohl zeitlich als räumlich von den Genitalzellen getrennte Entstehung nehmen. Bei *Phyllodromia* wie bei der Mauerbiene differenzieren sich die Elemente des Endfadens und des Epithels später als die Genitalzellen, und das Auf-

treten einer Geschlechtsanlage, bei welcher eine Vermischung von Keimzellen und Endfadenelementen vorläge, erscheint ausgeschlossen. Sie erscheint dies in noch höherem Maße nach einer neueren entwicklungsgeschichtlichen Arbeit von HEYMONS (1895), in welcher dieser Forscher zu dem Schlusse kommt, daß die Differenzierung der Geschlechtszellen bei Insekten in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien stattfinden kann, daß sie jedoch Zellen *sui generis* sind, welche nur, je nachdem sie früher oder später zur Differenzierung gelangen, „scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo angehören“. — Wenn somit die Ansicht von einem mesodermalen Ursprung der Geschlechtszellen bei Insekten als irrig fallen gelassen werden muß, ein solcher dagegen für Epithel und Endfaden in allen embryologisch untersuchten Fällen sich nachweisen läßt, so ist damit ein genetischer Zusammenhang dieser beiden letzteren mit den Keimzellen ausgeschlossen.

Es erübrigt noch, eine vereinzelt ausgesprochene Ansicht zu erwähnen, wonach der Endfaden mit der peritonealen Hülle der übrigen Eiröhre identifiziert wird. Schon in der oben zitierten Definition von BRANDT wird der Endfaden als „Verlängerung der Peritonealhülle“ angesprochen, und ebenso fand RABES bei *Rhizotrogus* die ganze Struktur des Endfadens in auffallender Uebereinstimmung mit der Peritonealhülle, so daß er die von früheren Beobachtern angenommene Gleichartigkeit beider durch das Verhalten bei *Rhizotrogus* für bestätigt erklärt. Bei *Bacillus* kann von einer solchen Deutung der Befunde keine Rede sein. Abgesehen von der durchaus verschiedenen Struktur der stets deutlich voneinander zu unterscheidenden Kerne von Endfaden und Peritonealhülle, schon deshalb nicht, weil das Peritonealepithel deutlich auf den Endfaden sich fortsetzt (Fig. 5), in einer Art und Weise, die an seiner Selbständigkeit keinen Zweifel aufkommen läßt.

Während der Endfaden in neuerer Zeit wohl allgemein als bloßes Aufhängeband aufgefaßt wird, sind die Ansichten über die Abstammung der Follikelzellen zur Zeit noch geteilt. Die ältere Literatur über diesen Punkt hat wiederholt, und vor allem durch KORSCHULT (1886), eine kritische Zusammenstellung erfahren. KORSCHULT selbst spricht sich in seiner an Vertretern der verschiedenen Ordnungen durchgeführten vergleichenden Untersuchung über die Entstehung und Bedeutung der Elemente im Insektenovarium dahin aus, daß die verschiedenen Zellelemente einander völlig gleichwertig seien, daß die Kerne des Epithels

sowohl, als auch die Keimbläschen und Nährzellen aus indifferenten Kernen der Eiröhrenanlage hervorgehen und nur ihren Funktionen entsprechend eine verschiedene Ausbildung erhalten.

Um dieselbe Zeit hat PEREZ (1886) diese Anschauung vertreten, daß im jugendlichen Insektenovarium nur unter sich identische Elemente vorhanden seien, „éléments indifférents, destinés à donner naissance d'une part à l'épithélium folliculaire, d'autre part aux ovules et aux cellules dites vitellogènes, quand celles-ci existent“.

In neuerer Zeit hat sich PAULCKE (1900) aus Anlaß seiner Arbeit über die Honigbiene der Theorie von KORSCHOLT angeschlossen, wonach die verschiedenen Zellelemente im Insektenovarium „nur verschiedene Entwicklungsformen ursprünglich gleichartiger Elemente darstellen“. Und STITZ (1901) findet in seiner allerdings vorwiegend anatomischen Fragen gewidmeten Untersuchung über den Geschlechtsapparat der Mikrolepidopteren seine Befunde mit der von KORSCHOLT ausgesprochenen Meinung übereinstimmend.

Es könnte noch darauf hingewiesen werden, daß auch für die entsprechenden Verhältnisse bei männlichen Keimdrüsen eine ähnliche Auffassung vertreten wird. In einer vorläufigen Mitteilung über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata* sagt HOLMGREN (1903): „Sowohl die Urspermatogonien wie die Cystenhautzellen sind von den indifferenten Zellen der Hodenkapsel herzuleiten.“ In ähnlicher Weise spricht sich SUTTON (1900) aus, immerhin mit einer gewissen Einschränkung: „It would hardly be surmised that the nuclei of the cyst walls are formed from the same source as the germ-cells themselves, but nevertheless there is strong evidence to show that such is the case.“

Demgegenüber erklärt GIARDINA (1902) für die Ovarien von *Mantis religiosa* mit aller Bestimmtheit Peritonealepithel, Follikelzellen und Oogonien für „perfettamente distinti l'uno dall'altro. I loro elementi si dividono per mitosi rimanendo sempre a far parte del proprio tessuto; la qual cosa permette di riconoscere in ogni caso la natura di ciascun elemento e di escludere così l'origine commune delle cellule follicolari e degli oociti dalle oogonie.“ Er betont ausdrücklich, daß bei dieser Form auch in larvalen Stadien von indifferenten Elementen, aus denen die verschiedenen Zellarten ihren Anfang nehmen würden, nicht die Rede sein könne. Ebenso führt GRÜNBERG (1902) die Follikelzellen auf ein bereits in embryonalen Ovarien von den Keimzellen deutlich

gesondertes Zellenmaterial zurück, und neuestens wird von GROSS (1903), der an umfassendem Material gearbeitet hat, diese Ansicht auf das entschiedenste vertreten. Nach den Befunden bei *Bacillus* sowie bei mehreren anderen, sofort zu besprechenden Orthopterenarten muß ich mich, wie schon oben angedeutet, dieser letzteren Ansicht anschließen. Es soll hier nur noch erwähnt werden, daß niemals irgend welche Uebergänge zwischen Follikelzellen und Keimzellen beobachtet werden können. Die Resultate der embryologischen Untersuchungen, von HEYMONS (1895) besonders, rechtfertigen die Ansicht von einem getrennten Ursprung der Keimzellen der Insekten gegenüber allen übrigen Zellen des Somas, die Follikelzellen inbegriffen.

Es ist möglich, daß die zunächst vielleicht auf andere Punkte gerichtete Untersuchung von nur erwachsenen Formen leicht zu der Ansicht führen kann, daß Follikelzellen und Eizellen gleicherweise aus dem Material der Ureizellen entstehen, da während des embryonalen Lebens wohl mancherlei Verschiebungen des Zellmaterials vor sich gehen. Um so sicherer wird bei je nach dem Alter des Untersuchungsmaterials verschiedenen Resultaten die Embryologie in dieser Frage das entscheidende Wort sprechen dürfen.

Außer *Bacillus rossii* wurden folgende Orthopterenarten zur Untersuchung herangezogen: von Locustiden *Locusta viridissima* L., *Decticus verrucivorus* und *Platypleis roeselii* HAGENB.; von Acridiern *Pezotettix alpinus* KOLL., sowie eine nicht näher bestimmte *Stenobothrus*-art; endlich in weniger ausgiebigem Maße als Vertreter der Grylliden *Gryllus campestris* L. und *Gryllotalpa vulgaris* L.

Was die äußere Gestalt anbetrifft, so handelt es sich bei diesen Formen um mehr oder weniger büschelförmige Ovarien. Eine gemeinsame Hülle ist vorhanden wie bei den meisten Orthopteren.

Bei den Locustiden, besonders bei jungen Larven von *Decticus verrucivorus* und *Locusta viridissima*, fällt das außerordentlich reiche Tracheennetz auf, welches die Eiröhren von allen Seiten umspinnt und offenbar mit zur Fixierung derselben beiträgt. GROSS (1903) hat gezeigt, wie bei einem Käfer, *Cetonia aurata* L., das Tracheensystem geradezu die Rolle des Endfadens übernimmt. Letzterer ist bei dieser Form nur in Rudimenten wahrnehmbar, dagegen befestigt sich an der Endkammerspitze „ein stärkerer Tracheenast mit einer großen Endblase“.

Bei den untersuchten Acridiern sind die mehr in einer Fläche angeordneten Eiröhren von kolossal entwickelten, zu einem Wulste angeordneten Fettkörperlappen begleitet.

Die histologischen Verhältnisse stimmen bei oben genannten Orthopteren im wesentlichen mit den bei *Bacillus* beobachteten überein, wie man bei einem Blick auf Längsschnitte durch larvale Ovarialröhren sofort erkennt (Fig. 14, 18, 21, 22, 23).

In das Plasma des Endfadens, dessen längsfaserige Struktur mehr oder weniger hervortritt, finden sich Kerne eingestreut, deren deutlich granuliertes Aussehen durchaus nicht verschieden ist von den in der Endkammer zwischen den Keimbläschen liegenden späteren Epithelkernen. Die Trennung von Endfaden und Endkammer ist bei *Locusta* (Fig. 18), *Decticus* (Fig. 14) und *Platypleis* (Fig. 21) zum Unterschied von *Bacillus* äußerlich in der Art ausgesprochen, daß hier eine Membran zwischen beiden quer hindurchzieht. GROSS (1903) hat das Vorhandensein einer solchen „Grenzmembran“ bei einer Reihe von Insekten beobachtet, bei anderen, oft nahe verwandten Arten deren Fehlen konstatiert, nachdem schon vorher das Vorkommen einer solchen von verschiedenen Forschern beschrieben, von anderen wiederum angezweifelt worden war. Eine besonders wichtige Bedeutung will ihr auch GROSS nicht zusprechen.

Bei *Stenobothrus* (Fig. 23) und *Gryllus* (Fig. 22) ist eine solche Membran nicht wahrzunehmen, immerhin hebt sich der Endfaden durch die ihm allein zukommende fibrilläre Struktur des Plasmas von der Endkammer ab, welche letztere außerdem durch das Auftreten typischer Keimbläschen genügend charakterisiert erscheint.

Was sodann das Follikel­epithel an­be­trifft, so gleichen seine Kerne, wie schon erwähnt, vollkommen den Endfadenelementen. Derselbe Charakter der Kerne läßt sich durch sämtliche Follikel, ja bis in das Epithel der ausführenden Gänge weiter verfolgen (Fig. 15, 16, 24, 25).

An Schnitten durch das Vorderende einer Ovarialröhre könnte es auffallen, daß die zwischen die jüngsten Oocyten erstmals sich eindrängenden Epithelkerne bedeutend kleiner sind als die in der Endkammer zwischen die Keimbläschen eingestreuten Kerne (Fig. 14, 22, 23). Da deutliche Teilungsfiguren der späteren Epithelkerne innerhalb der Keimzone äußerst selten nachzuweisen sind, ist wohl anzunehmen, daß deren Teilungen periodisch auftreten und dann einen sehr raschen Verlauf nehmen. Eventuell würde man dann

im Schnitt ein Stadium treffen können, da die zwischen die Eizellen sich schiebenden Tochterkerne gleichsam noch nicht Zeit gehabt hätten, ihre normale Größe zu erreichen. Eine in einzelnen Fällen zu beobachtende mehr längliche Form kann wohl kaum befremden, da sie selbstverständlich dem Raum sich anpassen werden, den die in der Wachstumszone kolossal sich ausdehnenden Oocyten ihnen zur Verfügung übrig lassen. Weiter distalwärts im Ovarium nehmen sie wieder eine mehr rundliche Form an (Fig. 24, 25).

Mitotische Teilungen lassen sich bei *Locusta* (Fig. 9), *Decticus* (Fig. 20), *Platyceis* (Fig. 17, 19) und *Stenobothrus* (Fig. 12, 26, 27) ohne Schwierigkeit im Epithel sämtlicher Follikel nachweisen, die ältesten, den Ausführungsgängen zunächst liegenden nicht ausgeschlossen (Fig. 16). Allerdings habe ich mit Rücksicht auf die in erster Linie in Betracht kommenden Verhältnisse von Endfaden und Endkammer speziell larvale Stadien zur Untersuchung gewählt. Es ist daher wohl möglich, daß bei erwachsenen Tieren im Epithel älterer Eifächer amitotische Kernteilungen vorkommen. PREUSSE (1895) fand bei Exemplaren von *Locusta viridissima*, welche an wenigen Tagen im Spätsommer gesammelt waren, amitotische Teilungen nicht nur in dem abgepinselten Epithel älterer Eifächer, sondern auch in jüngeren Eifächern „neben den Mitosen“. Bei jugendlichen Tieren konnte ich, wie gesagt, in keinem einzigen Falle irgend eine Andeutung von direkter Kernteilung wahrnehmen. Bei *Pezotettix* dagegen, einer Acridierart, die ich erst auffand, als jugendliche Stadien nicht mehr zu bekommen waren, sind Amitosen im Follikel-epithel der den Ausführungsgängen zunächst liegenden Eier zu beobachten (Fig. 30).

Scheinbar im Widerspruch mit diesen Befunden steht das Verhalten der Grillen. Von den oben genannten Grylliden standen mir nur wenige Exemplare zur Verfügung. In Fig. 22 ist das Vorderende einer Ovarialröhre von *Gryllus campestris* im Längsschnitt abgebildet. Die jüngsten Keimbläschen sowie die heranwachsenden Oocyten sind durch den Besitz großer Nukleolen ausgezeichnet. Dieselbe Erscheinung zeigen die Kerne der Follikelzellen. In letzteren werden dadurch an denselben sich abspielende amitotische Prozesse besonders in die Augen fallend. Bei *Gryllus campestris* sowohl als auch bei *Gryllotalpa vulgaris* sind schon bei nicht erwachsenen Individuen am Epithel älterer Follikel direkte Kernteilungen zu beobachten (Fig. 28, 29), was scheinbar im

Widerspruch steht mit den Befunden an sämtlichen oben geschilderten Arten. Es darf vielleicht die Vermutung ausgesprochen werden, daß dies verschiedene Verhalten der Follikelzellen bei Phasmiden, Locustiden und Acridiern einerseits und bei Grylliden andererseits in biologischen Verhältnissen seine Erklärung finden könnte. Bei den untersuchten Acridiern und Locustiden überwintern die Eier, und auch bei *Bacillus* erstreckt sich die embryonale Entwicklung über mehrere Monate, in einzelnen Fällen über ein ganzes Jahr. Die Grillen dagegen überwintern als Larven, indem die Jungen schon „etwa 4 Wochen“ nach dem Ablegen der Eier ausschlüpfen. Es wäre also nicht unverständlich, wenn bei dieser verhältnismäßig kurzen Embryonalentwicklung das Follikelepithel gleichsam früher seiner funktionellen Aufgabe enthoben wird und schon in jüngeren Stadien als bei Formen mit lang andauernder Entwicklung im Ei einen Zustand aufweist, der auf baldigen Zerfall dieses Gewebes hindeutet. Denn als Degenerationserscheinung möchte ich die oben beschriebenen direkten Kernteilungen auffassen, im Sinne der ZIEGLER-VOM RATHSchen Theorie. Eine der Amitose nachfolgende Zellteilung ließ sich bei dem vorliegenden Material nicht nachweisen.

Bekanntlich ist von PREUSSE (1895) die Frage nach dem Vorkommen und der Bedeutung von Amitosen im Insektenovarium als Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gewählt worden. PREUSSE fand bei Hemipteren auch im Epithel junger Eifächer, sowie im Keimfach, im Endfaden und im Leitungsapparat direkte Kernteilungen, zum Teil „neben Mitosen“. Daß in bestimmten Eifächern, in welchen offenbar die Zahl der Zellen noch zunimmt, nur Amitosen zu finden waren, daß junge Kerne, von ihrem Unter- gang noch weit entfernt, Erscheinungen direkter Kernteilung zeigten, ist ihm Grund zu der Annahme, daß hier die Amitose „eine funktionelle Bedeutung beanspruche“, daß im Ovarium der Hemipteren mit Hilfe der Amitose „eine Reihe von Zellteilungen aufeinander folgen“.

Demgegenüber ist vor und nach PREUSSE von einer Reihe von Forschern die Ansicht vertreten worden, welche zuerst ZIEGLER (1887) dahin formulierte, daß direkt sich teilende Kerne als degeneriert zu bezeichnen seien, insofern als Zellen, deren Kerne sich auf diese Weise teilen, selbst zur Teilung unfähig seien. Auch in neueren Arbeiten von ZIEGLER (1891), zuletzt gemeinsam mit VOM RATH (1891), wird die Amitose in biologischer Hinsicht als eine Degenerationserscheinung aufgefaßt. „Kerne, welche durch

amitotische Teilung entstanden sind, können niemals wieder zur mitotischen Teilung zurückkehren.“ Sofortiger Untergang braucht deshalb nicht einzutreten, solche fragmentierte Kerne können im Gegenteil eine spezialisierte Funktion übernehmen, ehe sie zu Grunde gehen. Am Aufbau der Gewebe aber können sie sich morphologisch nicht mehr beteiligen.

Ebenso spricht sich RUGE (1889) dahin aus, daß das Auftreten von direkter Kernteilung den Verlust vitaler Eigenschaften bei dem betreffenden Gewebe vermuten lasse. Eine der Amitose folgende Zellteilung konnte nie nachgewiesen werden. BLOCHMANN (1885) hält eine solche für ausgeschlossen. Auch SINÉTY (1901) sowie GROSS (1903) schließen sich der Ansicht an, daß Amitose bei Metazoen nur in abgenutzten Geweben auftrete und „eine letzte Aktivität“ vor der Degeneration der Zelle bedeute.

Zusammenfassung.

Es ist möglich, eine zweite lebensfähige, parthenogenetische Generation von *Bacillus rossii* in der Gefangenschaft zu erzielen. Die auf parthenogenetischem Wege erzeugten Individuen sind ausschließlich weiblichen Geschlechtes. Die Muttertiere gehen zu Grunde, ehe ihr Eiervorrat erschöpft ist.

Hohe Temperatur erscheint ohne Einfluß auf die Entwicklung des Eies.

Die individuelle Entwicklung ist unter äußerlich gleichen Bedingungen äußerst variabel.

Eine Beziehung zwischen dem Auftreten der grünen oder braunen Färbung und verschiedener Umgebung läßt sich nicht konstatieren.

Die Zahl der Häutungen beträgt mindestens 5.

Die Zahl der schon bei jüngsten Larven in vollkommener Deutlichkeit ausgebildeten Ovarialröhren beträgt ungefähr 30 jederseits. Sie ist individuellen Schwankungen unterworfen, sowohl bezüglich der Gesamtzahl als auch der Verteilung auf die einzelnen Segmente.

Die Länge des Endfadens ist bei Larven und Erwachsenen gleicherweise variabel.

Die Endfäden sind Suspensorialapparate, nicht keimbereitende Organe.

Eine trennende Membran zwischen Endfaden und Endkammer ist bei *Bacillus* nicht wahrzunehmen.

Die Kerne der späteren Follikelzellen sind von den Keimbläschen von Anfang an deutlich zu unterscheiden.

Uebergänge zwischen beiden sind nicht aufzufinden.

Für eine ernährende Funktion des Follikelepithels spricht die häufig zu beobachtende einseitige Lagerung des Eizellkerns in der Nähe des Epithels, sowie das Auftreten größerer Dottertröpfchen an der dem Epithel zunächst liegenden Peripherie des Eiplasmas.

Mitosen sind im Epithel stets aufzufinden.

Nur beim erwachsenen Tier spielen sich in älteren Follikelzellen amitotische Prozesse ab. Sie sind wohl als Degenerationserscheinung aufzufassen.

Nach den histologischen Befunden ist ein gemeinsamer genetischer Ursprung für Follikelzellen und Keimzellen nicht anzunehmen.

Die peritoneale Hülle ist in allen Fällen deutlich vom Follikel-epithel zu unterscheiden.

Die Untersuchung verschiedener anderer Orthopteren erweist sich in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend mit den bei *Bacillus rossii* gewonnenen Resultaten.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich ausgeführt. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. LANG, für teilnehmendes Interesse und reiche Anregung an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Zugleich erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. K. HESCHELER für wertvolle Ratschläge besten Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

- 1885 BLOCHMANN, F., Ueber die Kernteilung in der Embryonalhülle des Skorpions, in: *Morph. Jahrb.*, Bd. X.
- 1876 BRANDT, A., *Das Ei und seine Bildungsstätte*, Leipzig.
- 1897 BRUNN, A. v., Parthenogenese bei Phasmiden, in: *Mitt. Nat. Mus. Hamburg*, Jahrg. 15.
- 1897 CARRIÈRE, J., u. BÜRGER, O., Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene im Ei, in: *Nova Acta Leop.-Carol.*, Bd. LXIX.
- 1896 DOMINIQUE, E., La parthénogenèse chez le *Bacillus gallicus* CHARP., in: *Bull. Soc. Nat. de l'Ouest de la France*, Nantes.
- 1897 — La parthénogenèse chez le *Bacillus gall.* CHARP., *ibid.* Trimestre 2.
- 1902 GIARDINA, A., Sui primi stadii dell'oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi, in: *Anat. Anz.*, Bd. XXI.
- 1901 GODELMANN, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus rossii* FABR., in: *Arch. Entw.-Mech. Organism.*, Bd. XII.
- 1889 GRASSI, B., Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes, in: *Arch. ital. Biol.*, T. XI.
- 1900 GROSS, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, in: *Z. wiss. Zool.*, Bd. XVIII.
- 1903 — Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums, in: *Zool. Jahrb.*, Bd. XVIII.
- 1902 GRÜNBERG, K., Untersuchungen über Keim- und Nährzellen in den Ovarien und Hoden der Lepidopteren, in: *Zool. Anz.*, Bd. XXV.
- 1892 HEYMONS, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (Blatta) germ. L., in: *Z. wiss. Zool.*, Bd. LIII.
- 1895 — Die Embryonalentwicklung von Dermopteren und Orthopteren, Jena.
- 1897 — Ueber die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii* FABR., in: *S.-B. Akad. Wiss. Berlin*, Bd. XVI.
- 1903 HOLMGREN, N., Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata*, in: *Anat. Anz.*, Bd. XXII.
- 1900 KHEIL, N., Biologisches über *Bacillus rossii*, in: *Entomol. Zeitschr.*, No. 16 u. 17.
- 1825 MÜLLER, JOH., Ueber die Eier von *Pasma* und das Rückengefäß der Insekten, in: *Nova Acta Leop.-Carol.*, Bd. XII.
- 1899 NUSSBAUM, M., Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen, in: *Arch. mikr. Anat. Entw. Berlin*, Bd. LIII.
- 1900 PAULCKE, W., Ueber die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀), in: *Zool. Jahrb.*, Bd. XIV.

- 1886 PEREZ, J., Sur l'histogenèse des éléments contenus dans les gaines ovigènes des Insectes, in: C. R. Acad. Sc. Paris, T. CII.
 1895 PREUSSE, F., Ueber die amitotische Kernteilung im Ovarium der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Bd. LIX.
 1900 RABES, O., Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis* L., *ibid.*, Bd. LXVII.
 1889 RUGE, G., Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere, in: Morph. Jahrb., Bd. XV.
 1900 DE SINÉTY, R., Sur la parthénogenèse des Phasmes, in: Bull. Soc. Ent. France.
 1901 — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: Cellule, T. XIX.
 1900 SUTTON, W., The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. I.
 1864 WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Bd. XII.
 1886 WIELOWIEJSKY, H., Zur Morphologie des Insektenovariums, in: Zool. Anz., Bd. IX.
 1887 ZIEGLER, H., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen, in: Arch. mikr. Anat., Bd. XXX.
 1891 — Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich, in: Biol. Centralbl., Bd. XI.
 1891 — u. VOM RATH, O., Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden, *ibid.*, Bd. XI.

Figurenerklärung.

Mit Ausnahme von Fig. 1 sind sämtliche Zeichnungen mit Hilfe von Zeichenokular II, Oelimmersion $\frac{1}{12}$, Okular I und IV von Leitz hergestellt.

Bezeichnungen:

<i>B</i> l Blindsäckchen	<i>L</i> Ligament
<i>B</i> c Bursa copulatrix	<i>N</i> Nucleolus
<i>E</i> f Endfaden	<i>Oh</i> Hohlraum des Oviduktes
<i>E</i> k Endkammer	<i>O</i> v Ovidukt
<i>F</i> e Follikelepithel	<i>P</i> e Peritonealepithel
<i>G</i> Grenze zwischen Endfaden und Endkammer	<i>R</i> g Rückengefäß
<i>K</i> bl Keimbläschen	<i>R</i> s Receptaculum seminis
<i>K</i> f Kerne der Follikelzellen	<i>V</i> s Verbindungsstück

Tafel III.

Fig. 1. Schema eines larvalen Ovariums von *Bacillus rossii* FABR. Die Ovarien sind vom Rückengefäß weg etwas zur Seite gezogen.

Fig. 2. Teil eines Längsschnittes durch eine Eizelle von *Bacillus*.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Oocyte von *Bacillus*.

Fig. 4. Längsschnitt durch Ovidukt und Eiröhreninsertion von *Bacillus*.

Fig. 5. Längsschnitt durch das Vorderende einer Ovarialröhre von *Bacillus*.

Fig. 6. Längsschnitt durch das distale Ende einer Eiröhre von *Bacillus*.

Fig. 7. Mündung des Endfadens in das Ligament im Längsschnitt. *Bacillus*.

Fig. 8. Verbindungsstück zweier aufeinander folgender Eizellen. *Bacillus*.

Fig. 9. Flächenschnitt durch das Follikelepithel von *Locusta virid*.

Fig. 10. Endstück einer Eiröhre von *Bacillus*.

Fig. 11. Querschnitt durch die Wachstumszone von *Bacillus*.

Fig. 12. Follikelepithel von *Stenobothrus*.

Fig. 13. Follikelepithel einer Imago von *Bacillus*.

Tafel IV.

Fig. 14. Längsschnitt durch das Vorderende einer Eiröhre von *Decticus verrucivorus*.

Fig. 15. Oviduktwandung von *Decticus*.

Fig. 16. Ovidukt und Eizelleninsertion von *Locusta*.

Fig. 17. Eizellen von *Platycleis*.

Fig. 18. Vorderende einer Eiröhre von *Locusta*.

Fig. 19. Follikelepithel von *Platycleis*.

Fig. 20. Dasselbe von *Decticus*.

Fig. 21. Ovarialröhre von *Platycleis*.

Fig. 22. " " *Gryllus*.

Fig. 23. " " *Stenobothrus*.

Fig. 24. Aeltere Eizelle von *Locusta*.

Fig. 25. " " " *Stenobothrus*.

Fig. 26. Jüngere Eizelle von *Stenobothrus*.

Fig. 27. Follikelepithel von *Stenobothrus*.

Fig. 28. " " *Gryllotalpa*.

Fig. 29. " " *Gryllus*.

Fig. 30. " " *Pezotettix*.







Dabei gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. J. Arnold, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [NF_32](#)

Autor(en)/Author(s): Daiber Marie

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus rossii Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen. 177-202](#)