© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

**Nr. 1.** **1908**

Sitzungsbericht
der
Gesellschaft naturforschender Freunde
zu Berlin
vom 13. Januar 1908.

Vorsitzender: Herr A. Brauer.

Herr R. Weissenberg sprach über Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingsraupe lebenden Wespenlarve (*Apanteles glomeratus*).

## Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingsraupe parasitisch lebenden Wespenlarve (*Apanteles glomeratus* (L.) Reinh.)

Von Richard Weissenberg, Berlin.

(Mit 9 Textfiguren.)

Wenn man den gewaltigen Kampf ums Dasein im Tierreiche überblickt, wenn man sieht, wie eine Art der andern als Beute und Nahrung dient, so wird man doch wohl in vielen Fällen zu dem Ergebnis kommen, daß für ein Tier oft nicht so sehr die äußern Feinde, die es verfolgen, gefährlich werden als vielmehr die innern, die Parasiten, jene Organismen, die darauf angewiesen sind, in dem Wirtstier ihren Lebenskreis oder doch einen Teil desselben zu vollenden und oft auch sich in ihm zu vermehren. Während nun für viele Gruppen in erster Linie die einzelligen Lebewesen als Parasiten in Betracht kommen, während bei andern die Würmer eine große Rolle spielen, ist dies für Spinnen und namentlich für die Insekten nicht der Fall. Ihnen sind in der Gruppe der parasitischen Wespen die schlimmsten Feinde erstanden. Diesen, den Familien der Ichneumoniden, Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden fällt die wichtige Rolle zu, der oft ganz enormen Vermehrung einer Insektenart Schranke und Ziel zu setzen. So werden sie land- und forstwirtschaftlich häufig ungemein wichtig. Es ist in der Tat erstaunlich, eine wie hohe Vernichtungsziffer durch die parasitischen Wespen bei ihrem Wirts-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



tier erreicht werden kann, und wunderbar, wie speziell, man möchte fast sagen, wie raffiniert die Parasiten an ihr Opfer angepaßt sind. Da gibt es Wespen, die die Eier eines Schmetterlings anstechen, andere, die die Raupen verfolgen, wieder andere, die die Puppen vernichten, und oft treten all diese Parasiten, die oft ganz verschiedenen Familien angehören, bei ein und demselben Wirtstier in Konkurrenz. Vom biologischen — nicht vom systematischen — Standpunkte aus muß man nun dabei zwei große Wespengruppen unterscheiden. Die einen legen ihre Eier außen an das Opfer und lähmen oder töten dasselbe durch Injektion von Gift, sodaß es von der kleinen nach wenigen Tagen ausschlüpfenden Wespenlarve ausgesaugt werden kann. Die andern dagegen bringen durch ihren Stich die Eier in das Wirtstier hinein, ohne durch Einflößen von Gift die Lebensenergie desselben zu hemmen. Es entwickeln sich dann beispielsweise die Wespenlarven im Innern von zunächst einen durchaus gesunden Eindruck machenden Raupen. Handelt es sich im ersten Falle um Ektoparasitismus, so haben wir den zweiten Fall als ausgesprochenen Endoparasitismus zu bezeichnen und während bei der ersten Gruppe die Morphologie der Larven sich nicht wesentlich von der freilebender Hymenopteren unterscheidet, treffen wir in der zweiten Gruppe eine Reihe komplizierter Anpassungen an das endoparasitische Leben an, die um so interessanter sind, als sie bei der Verwandlung der im Innern der Raupe lebenden Larve zu der frei fliegenden Wespe zu einer Reihe seltsamer Metamorphosen Anlaß geben.

Wenden wir uns nunmehr zu *Apanteles glomeratus*, einer zur Familie der Braconiden gehörigen Wespe, so haben wir damit den Hauptparasiten der Kohlweißlingsraupe vor uns, der namentlich auch in der Umgebung Berlins ungemein häufig vorkommt. Die Raupen fallen bei uns besonders im Herbst auf, wenn sie an den Zäunen der Laubenkolonien z. B., in denen Kohl gepflanzt wurde, an in der Nähe stehenden Bäumen, Laternenpfählen, kurz allen emporragenden Gegenständen in die Höhe kriechen, um sich einen für die Verpuppung geeigneten Platz zu suchen. Doch ein großer Teil der Raupen kommt nicht zur Verpuppung. Wohl spinnen sie sich noch wie gesunde Tiere an, aber während bei diesen nun die haarige Raupenhülle fällt und die eckige Tagfalterpuppe zum Vorschein kommt, brechen bei ihnen mit einem Male eine große Anzahl etwa 30—40 weiße madenförmige Wespenlarven aus dem Körperinnern hervor, die sich sogleich neben dem zuckenden Opfer einspinnen. Diesen Vorgang veranschaulicht Figur 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1. Larven von *Microgaster nemorum*, sich aus einer Kiefernspinnerraupe herausbohrend. Nach RATZEBURG.

Es handelt sich freilich hier nicht um eine Kohlweißlingsraupe, sondern um die eines Kiefernspinners, aus der sich soeben die Larven von *Microgaster nemorum* herausgebohrt haben. Die Abbildung ist dem klassischen Werke von RATZEBURG über die Ichneumonen der Forstinsekten entnommen, das bereits im Jahre 1844 erschienen ist. — Die Raupe von *Pieris brassicae* kann, nachdem die Apanteleslarven sich herausgearbeitet haben, noch einige Tage am Leben bleiben. Dieses überraschende Verhalten wird durch die Tatsache verständlich, daß die Wespenlarven zwar den Fettkörper verzehrt, die lebenswichtigen Organe aber intakt gelassen haben. Mit dem Fettkörper ist die Raupe indessen ihrer Reservestoffe beraubt, aus denen u. a. die imaginalen Organe aufgebaut werden sollten. Sie kann sich nicht mehr verpuppen und geht schließlich an Entkräftung zu Grunde. Ihre Überreste bleiben häufig auf den Kokons der Wespen liegen. Diese Tatsache und die Eiform der Braconidengespinnste hat dazu geführt, daß die Wespenkokons, die im Falle von *Apanteles glomeratus* von gelber Farbe sind, im Volksmund als Raupeneier bezeichnet werden. Je nach den metereologischen Verhältnissen in warmen Jahren noch im Herbst, nach kühlen Sommern aber erst im nächsten Frühjahr tritt die Metamorphose und schließlich das Ausschlüpfen der Wespen aus den Kokons ein. — Bei der nicht unbeträchtlichen Anzahl von Apanteleslarven, die in einer Kohlweißlingsraupe leben, mußte es von Interesse sein, sich zu überzeugen, ob dieselben aus einer entsprechenden Anzahl von Eiern oder etwa nur aus einem einzigen Ei hervorgegangen wären. Denn seit den hochinteressanten Untersuchungen von MARCHAL ist es bekannt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



daß bei endoparasitischen Wespen der einzig dastehende Fall vorkommen kann, daß ein Ei auf dem Blastulastadium in eine große Anzahl von Tochtereiern zerfällt. Somit kann durch Paedogenese auf sehr frühen Stadien aus einem einzigen Ei eine sehr große Anzahl von Individuen hervorgehen. Im vorliegenden Falle stellte es sich ganz den Resultaten von Seurat (1899)[1]) entsprechend heraus, daß niemals die Eier von *Pieris brassicae* oder die soeben ausgeschlüpften Räupchen infiziert gefunden wurden. Dagegen enthielten 4 mm lange Raupen die Eier von *Apanteles* und zwar sogleich in einer der Larvenzahl entsprechenden Menge und jedes von einer chitinigen Hülle separat umhüllt. Es muß demnach die Raupe nicht lange nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei durch eine große Anzahl von Apanteleseiern infiziert werden.

Fig. 2 und 3 stellen Originalpräparate aus Schnittserien durch ältere Raupen von *Pieris brassicae* dar, die mit *Apanteles glomeratus* infiziert waren. In Fig. 2 sieht man einen seitlichen Längsschnitt durch eine ziemlich erwachsene Raupe und kann beobachten, wie ungemein dicht sie mit Brakonidenlarven (a) erfüllt ist, die bereits einen großen Teil des Fettkörpers (b) verzehrt haben.

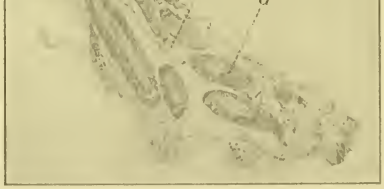


Fig. 2. Seitlicher Längsschnitt durch eine fast ausgewachsene Raupe von *Pieris brassicae* mit 12 im Schnitt getroffenen Apanteleslarven (a). b Rest des Fettkörpers. c Kopf der Raupe. d Schwanzblasen von Apanteleslarven.

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

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 3 ist dagegen die Abbildung eines Querschnittes durch eine Raupe, aus der sich eine Apanteleslarve herausbohrt. Mit dem größten Teil ihres Körpers hat die parasitische Larve das Wirtstier bereits verlassen.

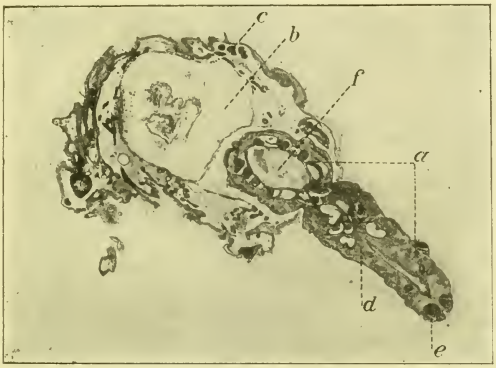


Fig. 3. Schnitt durch eine ausgewachsene Raupe von *Pieris brassicae*, die bereits von dem größten Teil der Apanteleslarven verlassen ist. a eine sich herausbohrende Apanteleslarve dicht erfüllt mit Fettzellen (d). e Gehirn. f Darm der Apanteleslarve. b Darm der Raupe. c Oenocyten.

Das Bild veranschaulicht gut den Gegensatz zwischen der nun strotzend mit Fettzellen (d) erfüllten Apanteleslarve und der ihrer Reservestoffe beraubten Raupe. Zwischen Darm (b) und Haut befinden sich nur noch Körperflüssigkeit und Oenocyten (c).

Was die Morphologie der Apanteleslarve anbetrifft, so hat mich bei der vorliegenden Untersuchung, die seit dem Herbst 1907 im anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt wurde, besonders das Studium der Schwanzblase gefesselt, wohl des merkwürdigsten Organs, das diese Larven besitzen. Dasselbe tritt an dem in Fig. 4 dargestellten Totalpräparat einer jungen mit FLEMMINGscher Flüssigkeit konservierten Apanteleslarve als eine das Schwanzende bildende große Blase hervor (b).

Bei älteren Larven findet man hier eine relativ zum Umfange der Körpersegmente noch bedeutend größere kugelrunde, prall gespannte Blase, die mit Chitin überzogen und einem wundervoll regelmäßigen Mosaik großer polygonaler Zellen ausgekleidet ist. Schon in Totalpräparaten (Figur 4) kann man erkennen, daß der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



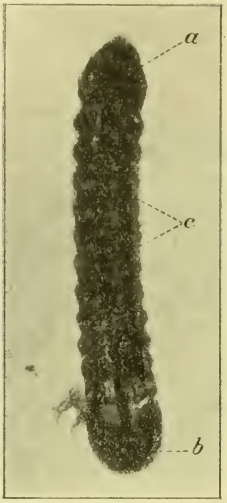


Fig. 4. Dorsalansicht eines Totalpräparates einer jungen Apanteleslarve. a Kopf, b Schwanzblase, c Darm.

Darm (c) in die Schwanzblase eintritt. An Schnittserien läßt sich leicht zeigen, daß der Darmkanal an der Oberfläche der Schwanzblase blind endet. Einen Medianschnitt durch die Schwanzblase eines älteren Larvenstadiums stellt Fig. 5 dar.

Die Chitinhaut (a) hat sich abgehoben und ist an einer Stelle künstlich eingerissen. Man sieht (bei b) an der ventralen Fläche der Schwanzblase den Darm (c) blind geschlossen endigen und kann sich bei Durchsicht der Serie davon überzeugen, daß das in die Schwanzblase eingetretene Ende des Intestinaltraktus ohne Abgrenzung in den Mitteldarm der Larve übergeht. Nirgends ist etwas von der Einmündung eines Malpighischen Gefäßes in den Darm zu bemerken. Wohl aber sieht man einige Schnitte weiter (Fig. 6) seitlich von dem Endpunkt des Darmes und gänzlich unabhängig von diesem auf der Oberfläche der Schwanzblase die offne Mündung eines Drüsenkanälchens, das in seiner histologischen Struktur durchaus einem Malpighischen Gefäß gleicht (l).

Auf der andern Seite der blinden Mündung des Darmes trifft

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



man in der Serie ein entsprechendes Drüsenkanälchen. Kopfwärts lassen sich die Kanälchen auf den Schnitten bis in die Körpersegmente hinein verfolgen.

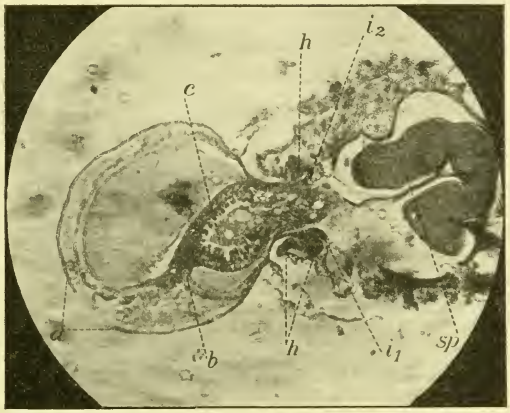


Fig. 5. Medianer Sagittalschnitt durch die Schwanzblase einer älteren Apanteleslarve. a abgehobene Chitinhaut der Schwanzblase. b Ansatz des Mitteldarms an der Schwanzblase. c Mitteldarm. h Anlage des analwärts gelegenen Abschnittes des Enddarms mit kleinen Epithelzellen und äußerer Muskelschicht. $i_1$ und $i_2$ Knospen von imaginalen Malpighischen Gefäßen. sp Spinndrüsenwindung.

Die Tragweite dieser Befunde erhellt durch einen Vergleich mit den Verhältnissen, wie sie gewöhnlich bei Hymenopterenlarven angetroffen werden. Stets schließt sich hier an den blind endenden Mitteldarm ein wohl entwickelter Enddarm an. (Eine Kommunikation zwischen den beiden Darmabschnitten und damit die Entleerung der im Mitteldarm angehäuften Exkremente findet erst bei Beginn der Metamorphose statt.) Es ist nun durchaus die Regel, daß der Enddarm dicht an seiner Grenze zum Mitteldarm die Malpighischen Gefäße der Larve aufnimmt und daß in dieser Gegend auch die kleineren imaginalen Malpighischen Gefäße hervorsprossen. Niemals aber wurde eine Ausmündung von Malpighischen Gefäßen anderswohin als in den Enddarm beobachtet. Wenn nun bei den Apanteleslarven die Malpighischen Gefäße an der Oberfläche der Schwanzblase ausmündeten, so konnte dieser Befund mit den bisher allgemein festgestellten Tatsachen nur in Einklang gesetzt werden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



durch die Annahme, daß die rätselhafte Schwanzblase, die seit ihrer Entdeckung durch Ratzeburg im Jahre 1844 mannigfache Deutungen erfahren hat, nichts anderes darstellt als den prolabierten Enddarm.

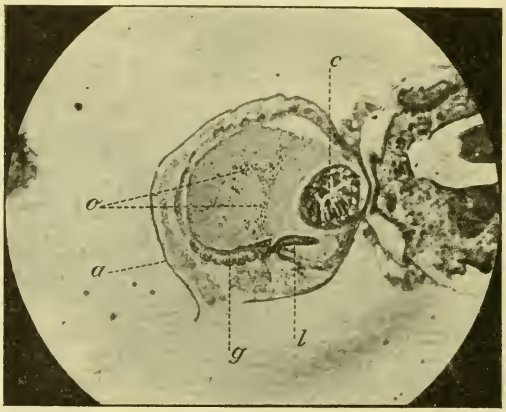


Fig. 6.
Sagittalschnitt weiter seitlich geführt als der in Fig. 5 abgebildete Schnitt durch die Schwanzblase. a abgehobene Chitinhaut der Schwanzblase. c Seitlich angeschnittener Mitteldarm. l larvales Malpighi-Gefäß, an der Schwanzblasenoberfläche ausmündend. g Schwanzblasenzellen. o Körperflüssigkeit mit Blutkörperchen im Innern der Schwanzblase.

Das Resultat mußte um so überraschender erscheinen, als in der ausführlichen Arbeit von Seurat[1]) aus dem Jahre 1899 die fraglichen Verhältnisse ganz anders dargestellt waren. Seurat faßt nämlich den Darmabschnitt, der die Schwanzblase durchsetzt als Enddarm auf, läßt ihn die Malpighischen Gefäße aufnehmen und ist dementsprechend in der Lage, die Schwanzblase als letztes hypertrophisches Körpersegment zu deuten.

In der Seuratschen Arbeit fand sich nun die Angabe, daß der russische Forscher Kulagin Anfang der neunziger Jahre in deutscher und französischer Sprache[2]) einige anatomische Einzel-

[1]) Seurat l. c.

[2]) Kulagin, Nic., 1892. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler (Vorläufige Mitteilung) in: Zool. Anz. Bd. 15.

Koulaguine, N. M., 1892. Notice pour servir à l'histoire des Hyménoptères parasites in: Congrès internat. de zoologie, 2e session, à Moscou.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



heiten über die Larve von *Microgaster glomeratus* L. veröffentlicht hätte. Da *Microgaster glomeratus* nur der früher übliche Name für *Apanteles glomeratus* ist, war es wichtig diese Literaturangaben zu verfolgen und dabei ergab sich die überraschende Tatsache, daß der russische Autor schon im Jahre 1892 mit aller Bestimmtheit die Ansicht ausgesprochen hatte, daß die Schwanzblase der *Microgaster*larven der ausgestülpte Enddarm sei. KULAGIN hatte dabei seine Meinung nicht nur auf den morphologischen Befund der abnormen Ausmündung der Malpighischen Gefäße basiert, sondern auch, wie aus seiner ausführlichen russischen Veröffentlichung [1]) hervorgeht, die Entwicklung der Schwanzblase aus der Proktodaeumgrube verfolgt.

Die oben dargelegten Befunde sind demnach nicht absolut neu, sondern nur neu für die westeuropäische Wissenschaft, da die deutsche und französische Veröffentlichung KULAGINS in der Arbeit von SEURAT 1899 zwar zitiert aber ihr Inhalt mit keinem Worte diskutiert wird und dementsprechend auch allein die Darstellung SEURATS in das große Lehrbuch der Insekten von HENNEGUY (1904) übergegangen ist.

Bei weiterem Verfolgen der Entwicklung der Apanteleslarven entstand nunmehr die Frage: was wird aus der Schwanzblase? Die Larven, die die Raupe verlassen, besitzen das Organ, wie sich schon mit bloßem Auge sehen ließ, nicht mehr. Die Autoren, die bisher über die Frage geschrieben haben, sind der Ansicht, daß die Schwanzblase am Ende des Larvenlebens atrophiere. So sagt SEURAT: „A mesure que la larve grandit, l'importance de la vésicule anale par rapport au reste du corps diminue; au moment où la larve sort de l'hôte, la vésicule anale très réduite forme le treizième segment du corps, segment transparent, portant l'anus à son extrémité." Auch KULAGIN erwähnt nur kurz, daß sich die Schwanzblase vor der Metarmorphose zurückbilde. Mikroskopiert man Larven von *Apanteles*, die kurz vor dem Verlassen der Raupen stehen, so sieht man in der Tat statt der Blase ein zusammengeschrumpftes Säckchen am Schwanzende des Tieres.

Wenn ich nun an der Richtigkeit der bisherigen diesbezüglichen Beobachtungen zu zweifeln begann, so lag dies daran, daß sich bei Apanteleslarven, die soeben die Raupe verlassen und mit dem

---

[1]) KULAGIN, N. M., 1894. Materialien zur Naturgeschichte parasitischer Hymenopteren in: Arb. a. d. Laborat. d. Zool. Mus. Moskau Bd. VI.

Der Hauptinhalt dieser russischen Veröffentlichung ist einige Jahre später auch in deutscher Sprache erschienen:

KULAGIN, NIC., 1898. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster in: Z. f. wiss. Zool. Bd. 63.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Spinnen eines Kokons begonnen hatten, mit einem Male ein wohlentwickelter Enddarm vorfand, der tief im Körperinnern gegen den Mitteldarm blind endete und an der Grenze von Mittel- und Enddarm zwei große Malpighische Gefäße aufnahm, kurz die Charaktere aufwies, die oben als typisch für Hymenopterenlarven angegeben wurden. In Fig. 7 ist ein diesbezüglicher Medianschnitt abgebildet. Der Mitteldarm ist im Schnitt nicht getroffen, wohl aber sieht man an dem kopfwärts gerichteten blinden Ende des Enddarms (d) die Einmündung (m) eines hakenförmig gekrümmten Malpighischen Gefäßes (l), das durchaus so gebaut ist, wie jene Kanälchen, die in jüngeren Stadien frei auf der Oberfläche der Schwanzblase ausmündeten.

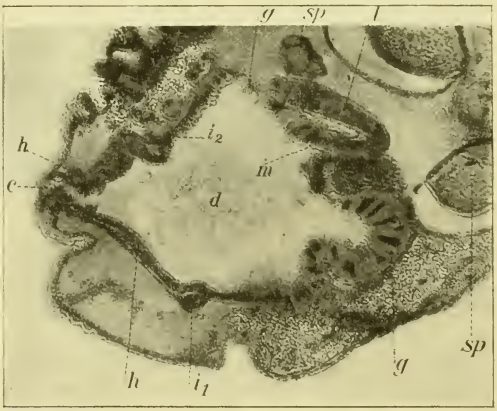


Fig. 7.

Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer Apanteleslarve, die soeben die Raupe verlassen hat. c Anus. d Lumen des Enddarms. l larvales Malpigh. Gefäß hakenförmig gekrümmt. m Mündung desselben in den Enddarm. g kopfwärts gelegener Abschnitt des Enddarms mit großen Zellen. h analwärts gelegener Abschnitt des Enddarms mit kleinen Epithelzellen und äußerer Muskelschicht. $i_1$ und $i_2$ Knospen von imaginalen Malpigh. Gefäßen. sp Spinndrüsenwindungen.

Der Enddarm ist deutlich in zwei Abschnitte gegliedert in einen kopfwärts gelegenen mit auffallend großen Zellen (g), die den Schwanzblasenzellen ähneln, und in einen kürzeren sich analwärts anschließenden Abschnitt, der mit kleineren dicht aneinander gereihten Epithelzellen ausgekleidet und außen von einer Muskel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



schicht umgeben ist (h). An der Grenze zwischen beiden Abschnitten sieht man auf der einen Seite (bei $i_1$) deutlicher als auf der andern (bei $i_2$) eine kleine Drüsenknospe. Die Durchsicht der Serien zeigt, daß es sich hier um die Anlage eines Kranzes von imaginalen Malpighischen Gefäßen handelt, die seltsamerweise eine ganze Strecke von der Einmündung der larvalen Malpighischen Gefäße entfernt entstanden sind.

Vergleicht man das eben beschriebene Bild mit dem der entwickelten Schwanzblase, das in Fig. 5 und 6 dargestellt war, so muß die Frage entstehen, ob der geschilderte Enddarm nicht einfach einer Rückeinstülpung der Schwanzblase seine Entstehung verdankt. In der Tat findet man bei genauerer Betrachtung auch schon im Stadium der Schwanzblase einen Abschnitt mit kleinen dicht an einander gereihten Epithelzellen, der außen von einer Muskelschicht umgeben ist, an der Stelle vor, an der die Schwanzblase in das letzte Körpersegment übergeht (Fig. 5 h). Dort aber, wo sich die Schicht der dicht gestellten kleinen Epithelzellen in die Wand der Schwanzblase fortsetzt, sieht man in Fig. 5 sowohl dorsal (bei $i_2$) wie ventral (bei $i_1$) eine Drüsenknospe ihren Ursprung nehmen den Kanälchen gleichend, die soeben im Stadium mit ausgebildetem Enddarm als Anlagen der imaginalen Malpighischen Gefäße beschrieben wurden (Fig. 7 $i_1$ und $i_2$).

Die morphologische Übereinstimmung der beiden verglichenen Stadien ist demnach im Einzelnen[1]) eine so frappante, daß wohl schon hieraus mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß gezogen werden kann, es müsse die bisherige Ansicht von der Atrophie der Schwanzblase unrichtig sein und im Gegenteil eine Rückeinstülpung des Organs stattfinden. Die Vermutung ward zur Gewißheit, als es gelang, an einer Serie durch eine weit entwickelte Larve, die offenbar kurz vor dem Verlassen der Raupe stand, den Einstülpungsvorgang selbst zu beobachten. Es zeigte sich, daß die Einstülpung der Schwanzblase durch Zug vom Mitteldarm aus erfolgt und zwar offenbar durch Kontraktion einer am unteren Abschnitt des Mitteldarms stark entwickelten Lage von längs verlaufenden Muskelzügen, die auch auf die Schwanzblase ausstrahlen. Infolge des Zuges muß sich zunächst an der Ansatzstelle des Mitteldarms eine Delle bilden, die immer tiefer wird, so daß die kugelförmige Schwanzblase allmählich die Gestalt eines Kraters annimmt. Da nun aber, wie Fig. 5 zeigte, der Mitteldarm an der

[1]) Der Unterschied im Bau der Kerne der Schwanzblasenzellen (g) von Fig. 6 und der großen Enddarmzellen (g) von Fig. 7 ist lediglich durch verschiedene Fixation bedingt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



ventralen Fläche der Schwanzblase ansetzt, so muß während des Einstülpungsprozesses die dorsale Umwallung des Kraters höher sein als die ventrale, auf dem Schnitt demnach (Fig. 8) das dem Kraterinnern entsprechende Lumen des Enddarms (d) eine Zeit lang von einer größeren dorsalen (o) und einer kleineren ventralen (p) Schwanzblasenschlinge begrenzt werden.

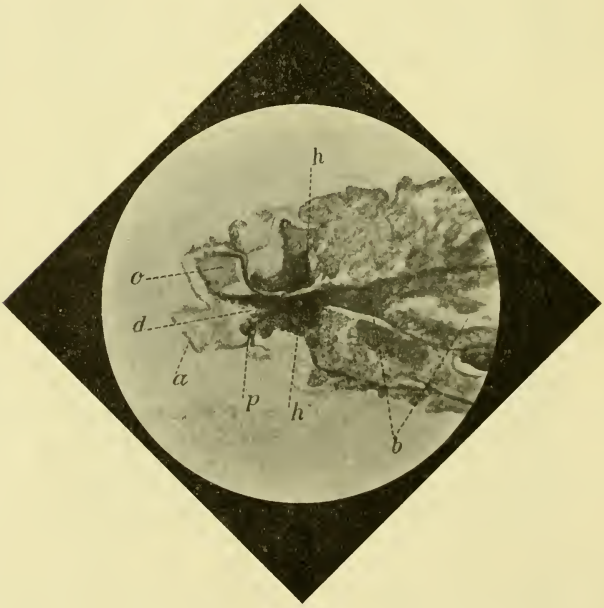


Fig. 8.

Medianer Sagittalschnitt durch das Schwanzende einer Apanteleslarve (letztes endoparasitisches Stadium, in dem bereits die Tracheen mit Luft erfüllt sind). a Völlig abgehobene Chitinhaut der Schwanzblase. b Mitteldarm. d Durch die Einstülpung entstehendes Lumen des Enddarmes. o dorsale, p ventrale Schwanzblasenschlinge. h Anlage des analwärts gelegenen Abschnittes des Enddarms.

Die Fig. 8 lehrt aber auch, wieso man bei der Betrachtung von Totalpräparaten dieses Stadiums leicht zu der Ansicht gelangen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



kann, daß ein Zusammenschrumpfen der Schwanzblase stattfindet. Man sieht nämlich die Chitinhaut (a) der Schwanzblase völlig abgehoben und in unregelmäßige Falten gelegt. Der Befund findet in dem Häutungsprozeß der Larve seine Erklärung. Wie sich in Übereinstimmung mit der Beobachtung von SEURAT und entgegen der Ansicht von KULAGIN ergab, findet nämlich im Laufe des endoparasitischen Lebens der Apanteleslarve eine Häutung statt, die sich zunächst nur auf die Körpersegmente erstreckt. Die zu einem Faltenring zusammengezogene Körperhaut bleibt dann eine Zeit lang vor dem weit größeren Umfange der Schwanzblase liegen (ein Vorgang, den schon RATZEBURG beobachtet und ganz richtig gedeutet hat). Das definitive Abstreifen der Haut kann erst erfolgen, wenn sich die Häutung auch der Schwanzblase anschließt und deren Umfang durch die Einstülpung verringert wird. Die nun nicht mehr gespannte Chitinhaut der Schwanzblase ist es, die bei der Betrachtung des Totalpräparates leicht Atrophie der Schwanzblase selbst vortäuschen kann.

Durch die tatsächliche Beobachtung der Umwandlung der Schwanzblase der endoparasitischen Stadien in den Enddarm der Larven, die die Raupe verlassen, war der klarste Beweis dafür geliefert, daß die Schwanzblase in der Tat nichts anderes sein kann als der ausgestülpte Enddarm[1]). War somit die Morphologie dieses merkwürdigen Organes aufgeklärt, so handelte es sich weiter darum seine physiologische Bedeutung zu ermitteln. Für einen Versuch hierzu schien es wesentlich zu beachten, daß die Schwanzblase eine prall mit Blut gefüllte Kugel darstellt, wie es am deutlichsten Präparate lehren, bei denen durch Hitzefixation die Körperflüssigkeit zur Gerinnung gebracht wurde. (Fig. 6 o).

Es ist ferner wichtig, daß das wohlentwickelte vielkammerige Herz, dessen Pulsation, wie man an den lebenden durchsichtigen Objekten leicht beobachten kann, von hinten nach vorn geht, in die Schwanzblase hineinreicht und hier durch ein sehr großes Ostium das Blut aufnimmt.

---

[1]) Von hohem Interesse ist in diesem Zusammenhange eine Beobachtung KULAGINS, die er nur in der deutschen Veröffentlichung (1892) kurz erwähnt. Er sagt hier: „Bei der Larve des *Microgaster gastropachae*, die in den Raupen der *Gastropacha neustria* L. parasitiert, ist der Hinterdarm so gebildet, daß er sich nach außen ausstülpen und nach innen einstülpen kann, in der Art wie bei einigen Wurmformen." Daß es sich bei dieser Beobachtung des russischen Forschers nicht etwa schon um die Entdeckung der Metamorphose der Schwanzblase in den Enddarm späterer Stadien handelte, geht klar aus dem nächsten Satz KULAGINS hervor. Er lautet: „Vor der Verpuppung wird die Larvenhaut des *Microgaster* abgeworfen: das letzte blasenförmige Segment des Larvenkörpers wird atrophiert."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Wie steht es nun mit der Atmung der Apanteleslarven im Innern der Raupe? In den jüngsten Larvenstadien sind Tracheen überhaupt noch nicht vorhanden, bei Larven mittlerer Länge sprossen sie zwar aus der Haut hervor und das Tracheensystem ist bei älteren Stadien vollkommen entwickelt, aber es funktioniert noch nicht. Erst in den ältesten endoparasitischen Larvenstadien kurze Zeit vor dem Verlassen der Raupe zeigen sich die Tracheenbüschel unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht schwarz mit Luft imprägniert. Doch auch jetzt handelt es sich noch um ein geschlossenes Tracheensystem, noch sind die Stigmenäste nicht durchgängig. Das sich Öffnen der Stigmen und damit die Entnahme des Sauerstoffs aus der Luft erfolgt erst beim Verlassen der Raupe. Während des ganzen endoparasitischen Lebens ist die Apanteleslarve darauf angewiesen, den Sauerstoff dem Raupenblut zu entnehmen, wobei im letzten Stadium offenbar die Tracheenkapillaren der Haut das eigentliche Atmungsorgan darstellen. Findet nun bei allen vorhergehenden Stadien die Sauerstoffaufnahme einfach durch die Körperbedeckung statt, ohne daß hier für die Atmung eine besondere Einrichtung oder Differenzierung getroffen wäre? Mir scheint, diese Frage ist zu verneinen. Man kann, glaube ich, vielmehr mit Bestimmtheit sagen, daß die Tracheen nur ein anderes Organ in der Funktion ablösen und das ist die Schwanzblase. Die Funktion jedes geschlossenen Tracheensystems ist eine doppelte. Die oberflächlichen Verzweigungen haben den Sauerstoff aufzunehmen und Kohlensäure an das umgebende Medium abzugeben, der übrige Teil des Tracheensystems dagegen den Sauerstoff im Körper an die Organe zu verteilen und ihn gegen Kohlensäure auszutauschen. Gibt es nun in all den Stadien, in denen die Tracheen noch nicht funktionieren, eine Stelle der Körperbedeckung, die für den Gaswechsel geeigneter wäre als die Schwanzblase, wo doch nur eine einzige Zellenlage Raupen- und Wespenblut trennt? Auch findet sich gerade hier in dem großen Ostium des Herzens, das aus der Schwanzblase das Blut aufnimmt, eine Vorrichtung vortrefflich dazu geeignet den Sauerstoff schnell ins Herz und damit in den übrigen Körper zu führen. Ferner muß die Schwanzblase, aus der das Herz hauptsächlich das Blut schöpft, als Reservoir wie eine gewaltige Vorkammer wirken und als solche die Intensität der Zirkulation steigern. Letztere aber ist es, die, so lange die Tracheenverzweigungen nicht mit Luft erfüllt sind, die Verteilung des Sauerstoffs an die Organe vollführt. Ein wichtiges Indicium für die Auffassung der Schwanzblase als Blutkieme ergibt sich nicht zuletzt daraus, daß in dem Stadium,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



in dem sich die Tracheen mit Luft füllen, die Rückbildung der Schwanzblase beginnt. Zunächst hebt sich die Chitinhaut von der Zellenlage ab, dann folgt nicht viel später die Zurückstülpung der Blase, ihre Umwandlung in den Enddarm.

Die hier vertretene Auffassung, daß die Schwanzblase ein Atmungsorgan darstellt, steht in Übereinstimmung mit der Deutung, die RATZEBURG[1]) schon im Jahre 1844 von ihr gegeben hat. Dagegen unterscheidet sie sich wesentlich von den Ansichten, die SEURAT und KULAGIN über die Funktion der Schwanzblase ausgesprochen haben. SEURAT hält es zwar bei sehr jungen Larven für möglich, daß die Schwanzblase wie die übrige Körperwand z. T. die Funktion der Absorption des Sauerstoffs habe, bestreitet aber, daß sie bei älteren Larven, deren Tracheen schon mit Luft erfüllt wären, noch ein Respirationsorgan sein könne. Er faßt sie vielmehr im wesentlichen als Lokomotionsorgan auf und begründet dies mit der Beobachtung, daß die Apanteleslarven, deren Bewegungen im Innern der Raupe er vermöge einer Aufhellungsmethode studieren konnte, sich mit der Schwanzblase gegen die Körperwand der Raupe anstemmen. SEURAT faßt seine Ansicht über die Funktion des fraglichen Organs in die Worte zusammen: „Je crois que l'une des fonctions essentielles de cette vésicule est celle de la locomotion de la larve à l'intérieur de son hôte." Hierzu ist zu bemerken, daß ich darin völlig mit SEURAT übereinstimme, daß in dem Stadium, in welchem sich die Tracheen mit Luft füllen, die Schwanzblase keine wesentliche respiratorische Aufgabe mehr zu erfüllen hat. Aber dieses Stadium ist nicht der Moment der höchsten Entwicklung der Schwanzblase, sondern im Gegenteil gerade um diese Zeit beginnt ihre Rückbildung und bei der Feststellung der Funktion eines Organes ist doch sicher das Stadium der höchsten morphologischen Ausbildung zu berücksichtigen. Ferner wäre einzuwenden, daß gerade, wenn die Apanteleslarven die intensivsten Lokomotionen auszuführen haben, nämlich dann, wenn es gilt, die Raupe zu verlassen, sie die Schwanzblase nicht mehr besitzen. Aber auch bei jüngeren Stadien scheint mir die Bedeutung der Schwanzblase für die Lokomotion nur eine ganz sekundäre zu sein. Vielleicht spielen für die Bewegungen der Apanteleslarven innerhalb des Wirtstiers Chitinstacheln der Haut eine wesentlichere Rolle namentlich in der ersten Periode des Larvenlebens. Auf der ersten Haut nämlich, die etwa um die Mitte des endoparasitischen Lebens abgestreift wird, sind Chitin-

[1]) RATZEBURG, 1844, Die Ichneumonen der Forstinsekten. Band I.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



stacheln in großer Anzahl und relativ zu dem noch kleinen Körper beträchtlicher Länge vorhanden und können, da sie nur auf der Rückenseite entwickelt und sämtlich nach dem Schwanzende zu gerichtet sind, sehr wohl bei Lokomotionen zwischen den Raupenorganen als Widerhaken dienen.

Kulagin deutete in seinen Arbeiten die Schwanzblase als Exkretionsorgan und zwar basierte er seine Ansicht auf das Ergebnis eines Injektionsversuches. Wenn ich den russischen Text[1]) richtig gedeutet habe, so injizierte er der Raupe ein Gemisch von Karmin und Indigkarmin und fand nach einigen Stunden den Farbstoff in den Apanteleslarven sowohl in den Malpighischen Gefäßen wie in den Schwanzblasenzellen wieder. Bei dieser Versuchsanordnung[2]) würde man aber nicht ersehen können, ob das in den Schwanzblasenzellen aufgefundene Indigkarmin den Körper der Wespenlarve bereits passiert hat. Es würde vielmehr der Ausfall des Experimentes auch durchaus als Stütze für die Ansicht herangezogen werden können, die in der Schwanzblase ein Resorptionsorgan erblickt.

Die Resorption auch noch von anderen Substanzen als Sauerstoff aus dem Raupenblut vermittelst der als Schwanzblase ausgestülpten Darmepithelien scheint, namentlich was Nahrungsstoffe betrifft, wohl nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen zu sein, wenn man die Verhältnisse bei andern endoparasitischen Organismen, besonders Würmern, in Betracht zieht, wo bei einigen die gesamte Nahrungsaufnahme durch die Körperbedeckung hindurch erfolgt. Indessen ist dabei zu berücksichtigen, daß von älteren Apanteleslarven sicher Fettzellen verschlungen werden und daß auch bei jüngeren Larven der Mitteldarm nicht ganz leer ist.

Jedenfalls würden im Falle der Resorption, auch wenn man nur die Atmung in Betracht zieht, besondere Differenzierungen in den Zellen der Schwanzblase zu erwarten sein, freilich wohl nicht so sehr für die Sauerstoffaufnahme — denn die Schwanzblasenzellen werden ja unmittelbar vom Raupenblut umspült und brauchten sich bezüglich der Atmung nicht anders als Raupenzellen zu verhalten —, wohl aber würde es wahrscheinlich sein,

[1]) Kulagin, N. M., 1894, Materialien zur Naturgeschichte parasitischer Hymenopteren in: Arb. a. d. Laborat. d. Zool. Mus. Moskau. Band VI.

[2]) Kulagin sagt freilich über sein Experiment nur, er habe nach der Methode von Kowalewsky die Farbstoffe in den Körper der Wespenlarven eingeführt. Da aus der weiteren Darstellung aber hervorgeht, daß die Larve noch nach 2—3 Stunden lebte, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß die Raupe und nicht die isolierte Wespenlarve direkt injiziert wurde. Sollte ich mich in dieser Annahme irren, so würden obige Ausführungen hinfällig werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



daß besondere Einrichtungen für die permanente Abgabe des Sauerstoffs aus den Schwanzblasenzellen in das Wespenblut getroffen wären, und es fragt sich, inwieweit die mikroskopische Beobachtung dieser Vermutung gerecht wird. Es ergibt sich nun in der Tat, daß die Schwanzblasenzellen ein sehr kompliziertes Bild darbieten, das in Fig. 9 bei starker Vergrößerung dargestellt ist.

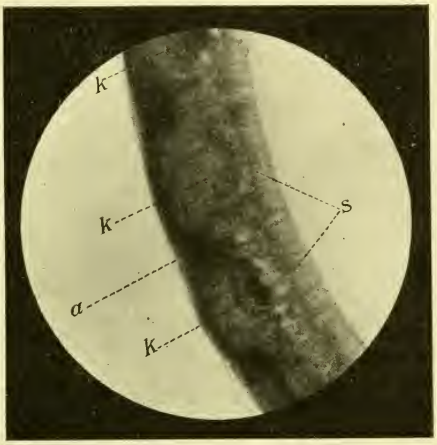


Fig. 9. Drei stark vergrößerte Schwanzblasenzellen aus einem Querschnitt durch die Schwanzblase einer mit Flemmingscher Flüssigkeit konservierten Apanteleslarve (Stadium kurz nach der Häutung der Körpersegmente). k Kerne, s Stäbchensaum, a äußere Oberfläche der Schwanzblase.

Bei den verschiedensten angewandten Fixationsmethoden zeigte sich nämlich eine sehr scharfe Sonderung des Plasmas in eine nach außen vom Kerne (k) liegende Partie, die nicht auffällig differenziert ist, und in eine nach dem Innern der Schwanzblase zu gerichtete Randschicht, die eine merkwürdige Struktur aufweist (s). Das Plasma ist hier aus einer großen Anzahl dicht neben einander in den Richtungen der Radien der Schwanzblase stehender Stäbchen aufgebaut. Es wird von Interesse sein, diese Strukturen noch genauer zu verfolgen. —

Ferner ist es meine Absicht, auch die seltsamen langen Schwanzanhänge von endoparasitischen Ichneumonidenlarven, die schon früher mit der Schwanzblase der Microgastriden verglichen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



wurden, in bezug auf Bildung und Rückbildung unter den oben dargelegten Gesichtspunkten zu untersuchen.

Das Vorkommen von Blutkiemen steht bei den Insekten nicht ganz vereinzelt da. So sind u. a. die verstülpbaren Säckchen der Apterygoten als Atmungsorgane in diesem Sinne gedeutet worden.

---

## Gibt es Nebennieren bei Wirbellosen?

Von Heinrich Poll.

Hierzu Tafel I.

Leydig[1]) war der erste, der sich im Anschlusse an die vergleichend-histiologische Schilderung der Nebennieren bei den Wirbeltieren die Frage vorlegte: „Ob man wohl auch bei Wirbellosen Äquivalente der Nebennieren wird nachzuweisen imstande sein?"

Wer in der umfangreichen Nebennierenliteratur Antwort auf diese Frage sucht, findet nur äußerst dürftige Ausbeute; und vor allem: es fehlen Tatsachen und Beobachtungen, statt ihrer überwuchern Deutungsversuche und unbewiesene Hypothesen. Zu diesen Schriften gehören die Arbeiten von Weldon[2]) und Gaskell[3]).

Weldon drückt sich außerordentlich vorsichtig aus: die Chaetopoden, die Hirudineen, die Echinodermen, die Mollusken, die Arthropoden, so bemerkt er, besitzen alle Gebilde drüsenartigen Baues in inniger Verbindung mit ihrem Blutgefäßsystem: in der Form von blindsackartigen Anhängen der großen Gefäßstämme, des botryoidalen Gewebes, des cardialen Plexus, der Pericardialdrüsen, der Coxaldrüsen. „An investigation of the functions of these various structurs in invertebrates can hardly fail to afford an important clue to the real nature of the vertebrate suprarenals", mit diesen Worten schließt Weldon seine Mitteilung.

Ist diese oberflächliche Parallele wohl mehr im phyiologischen Sinne zu deuten und entzieht sich daher schon aus diesem Grunde

---

[1]) Leydig, F. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt **1857**. p. 190.

[2]) Weldon, W. F. R. On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of suprarenal bodies. Quat. Journ. micr. Sc. Vol. XXIV p. 119—130, **1884** s. p. 128 f.

[3]) Gaskell, On the origin of Vertebrates deduced from the study of Ammocoetes, Part. II. The origin of the vertebrate body cavity and excretory organs; the meaning of the somites of the trunk and of the ductless glands. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXVII p. 168—219. **1903** s. p. 207 ff.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 1908

Autor(en)/Author(s): Brauer August

Artikel/Article: Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingsraupe parasitisch lebenden Wespenlarve 1-18