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

1864

Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies.

Von

Dr. **C. Claus**, Professor in Marburg.

Mit Tafel VI.

I.

Die wichtigen Forschungen, durch welche in jüngster Zeit unsere Kenntniss von den Ovarien der Säugethiere und Vögel wesentlich erweitert wurde, fordern auch auf dem Gebiete niederer Thiere zu erneuten Beobachtungen über diesen Gegenstand auf. Vor Allem wird es für die Insecten, deren Eiröhren und Eihüllen schon lange durch die Mannichfaltigkeit ihrer Structur das Interesse der Forscher fesselten, wünschenswerth, einem Abschlusse unserer Kenntniss von der Entstehung des Eies näher zu kommen. Allerdings wurde bereits eine beträchtliche Anzahl sorgfältiger Arbeiten über die Ovarien der Insecten veröffentlicht, allein trotzdem schwebt die Entstehung der ersten Eianlage und ihr Verhältniss zum Epithel der Eiröhren in einem gewissen Dunkel. Zudem haben wir über die Bildungsvorgänge der zusammengesetzten Eihüllen noch sehr wenig erfahren, obwohl ihre Kenntniss für die Erklärung so zahlreicher interessanter Eigenthümlichkeiten in der Structur durchaus nothwendig ist. Endlich gilt es, mancherlei Widersprüche in der Deutung und Auffassung des Beobachteten zu beseitigen, und die Frage von dem Verhältnisse der sogenannten Ammen zu den echten Weibchen zu einer befriedigenden Lösung zu führen.

Aus den angedeuteten Gründen habe ich mich seit einiger Zeit mit den Ovarien der Insecten eingehend beschäftigt, ohne indess bei der Fülle der zu erklärenden Eigenthümlichkeiten zu einem vollen Abschlusse gelangt zu sein. Indem ich mir die Veröffentlichung meiner Beobachtungen über die complicirten Eiröhren und Chorionbildungen für einen späteren Aufsatz vorbehalte, beschränke ich mich gegenwärtig auf die Darstellung der Eibildung bei den Pflanzenläusen, deren Studium seit *de Geer* von besonderer Bedeutung für die Erforschung der Zeugungsvorgänge der Insecten geworden ist.

Ich halte es für zweckmässig von den Schildläusen auszugehn, deren Ovarien als einkammrige, ein einziges Ei bergende Schläuche das ein-

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

fachste Verhältniss der Ovarialröhren darstellen. Dass die Eier erzeugenden Cocciden echte Weibchen sind, wird von Niemandem bestritten werden können, es ergiebt sich sowohl aus dem normalen Bau des Eileiters und dem Vorhandensein eines Receptaculum seminis als aus der Entwicklung des Keimes, welcher als unbestreitbares Ei von einer Membran umschlossen erst nach vollendetem Wachsthum zur Bildung des Embryo's vorschreitet.

Ueber die allgemeine Form und den Bau der Eiröhren sind wir bereits durch die bisherigen Forschungen vollständig unterrichtet, und bedürfen diese Verhältnisse keiner nochmaligen eingehenden Betrachtung. Die dem zweischenkligen Leitungsapparate aufsitzenden Eiröhren, welche in grosser Zahl und in allen möglichen Stadien der Entwicklung angetroffen werden, schliessen einzeln je ein Ei und oberhalb desselben im blinden Ende eine Anzahl grosser Zellen ein, die um so mehr an Masse über das unterständige Ei prävaliren, je jünger die Röhre ist. In weiter vorgeschrittenen Zuständen hebt sich das obere Ende der Röhre von dem untern das Ei umschliessenden Theil schärfer ab und bildet eine besondere Kammer oder Fach, welches man im Gegensatze zu dem unteren Keimfache als Dotterfach zu bezeichnen pflegt. Ohne Zweifel entspricht dasselbe in der That den Dotterfächern der vielkammrigen Eiröhren anderer Insecten, aber auch, wie wir uns überzeugen werden, dem obern Abschnitt vielfächriger Eiröhren, in denen die Eianlagen ihren Ursprung nehmen (Orthopteren, manche Coleopteren). Da die letztern bereits von *Stein* Keimfächer genannt wurden, wollen wir den obern in unserm Falle die Dotter bereitenden Zellen umschliessenden Abschnitt als Endfach bezeichnen.

Von dem histologischen Baue unserer Eiröhren ist zur Genüge bekannt, dass unter einer structurlosen Membran ein kleinzelliges Epithel liegt, welches in geschlossener Aneinanderlagerung seiner Elemente nur im Eifache auftritt, im Endfache dagegen meist durch eine geringere Zahl weiter auseinander gelegener Zellen vertreten wird. Im Lumen der Röhre folgen dann die bereits erwähnten grossen Zellen im Endfache und das mehr oder minder vorgeschrittene Ei im Keimfache. Bei Lecanium hesperidum sind es in der Regel, wie bereits *Leuckart* und *Lubbock* bemerkt haben, nur drei dotterbereitende Zellen, unterhalb derer das Ei unter dem gleichmässigen Epithel des Keimfaches als ein mit Körnchen und Fettkugeln erfüllter Körper erkannt wird (Fig. 1 u. 2). An jüngern, noch nicht scharf in die beiden Fächer eingeschnürten, birnförmigen Röhren (Fig. 2) tritt in günstigen Präparaten [1]) auch das Keimbläschen desselben mit aller nur wünschenswerthen Klarheit hervor, sodass über die Natur des Keimes als Eizelle kein Zweifel zurückbleibt.

1) Ich habe mich zur Untersuchung der Structur vorzugsweise einer sehr verdünnten Essigsäure und einer schwachen Zuckersolution bedient.

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

Die Frage, deren Beantwortung vor Allem interessirt, ist die nach der Genese des Eikeimes und nach seinem Verhältniss zu den grossen Dotter bereitenden Zellen des Endfaches. Ihre Entscheidung erscheint indessen mit Schwierigkeiten verbunden, die es erklären, dass die früheren Beobachter zu keinem sicheren Resultate kamen. *Lubbock*[1]) hält es für wahrscheinlich, dass sowohl die Dotter bereitenden Zellen als die Eizellen Modificationen der kleinen Epithelzellen sind, ohne indess einen genügenden Beweis zu bringen, und *Leuckart*[2]) spricht sich über die Entstehung der Eizelle bei den Cocciden überhaupt nicht näher aus. Ich glaube durch meine Beobachtungen erweisen zu können, dass in der That Epithelzellen, Dotterbildungszellen und Eier Modificationen ursprünglich gleichartiger Elemente sind, dass sie genetisch aus denselben Zellen hervorgegangen durch eine verschiedenartige Entwicklung zu einer so abweichenden Form gelangt sind. An den birnförmigen oder keulenförmigen Eiröhren (Fig. 1) ist das blasse Keimbläschen von einem sehr schmalen Protoplasmaringe der Dottersubstanz umgeben und von den Kernblasen der späteren Dotterbildungszellen nicht nur durch seine geringere Grösse, sondern auch durch seinen Inhalt wesentlich verschieden. Der Inhalt des Keimbläschens erscheint als eine helle, homogene Flüssigkeit, im Gegensatze zu der getrübten, feinkörnigen Substanz, welche die grösseren Kernblasen der Dotterbildungszellen auszeichnet. Untersuchen wir noch jüngere Anlagen der Eiröhren, welche sich als kugelige Knospen von circa 0,01 Mm. an der Wandung des Eileiters erheben, so beobachten wir in günstigen Präparaten drei bis fünf helle, von einem Protoplasmawalle umlagerte Bläschen und in ihrer Umgebung sehr kleine gekernte Zellen, die offenbar der spätern Epithelialauskleidung entsprechen. Die grösseren hellen, von Protoplasma umlagerten Bläschen vertreten hingegen sowohl die späteren Dotterbildungszellen als das Ei, welches mit dem weitern Wachsthum eine unterständige Lage erhält und von den ursprünglich gleichartigen Anlagen jener Zellen mehr und mehr abweicht. In noch jüngern Anlagen der Eiröhren, die sich als kleine Erhebungen des Eileiters darstellen, sieht man zwischen den kleinen Zellen des spätern Epithels einzelne grössere Zellen von sonst gleicher Beschaffenheit, und es kann aus zahlreichen Uebergängen nachgewiesen werden, dass sich dieselben zu den Dotterbildungszellen umgestalten.

Die Entwickelung der Eiröhren mit ihrem ungleichartigen Inhalte des Epithels der Dotterbildungszellen und des einfachen Eies erfolgt also in der Art, dass von den kleinen Zellkörpern, welche die kleinsten bläschenförmigen Auftreibungen des Eileiters erfüllen, einige sich allmählich

1) On the Ova and Pseudova of insects pag 360.

2) Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten 1858.

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

vergrössern und das Lumen des Bläschens erfüllen; die drei obern von ihnen wachsen zu den Dotterbildungszellen aus, die untere gestaltet sich zu dem Ei um, das anfangs mit den erstern die grösste Uebereinstimmung zeigt.

Ganz ähnlich wie bei Lecanium verhält sich die Bildung und Entwickelung der Eiröhren bei Aspidiotus nerii, deren Endfächer ebenfalls in der Regel drei grosse Dotterbildungszellen einschliessen.

Auch hier gelang es mir, die Eizelle auf ein Stadium zu verfolgen, auf welchem sie einen schmalen Protoplasmaring im Umkreis des Keimbläschens bildet und nicht sehr auffallend von den jungen Dotterbildungszellen verschieden ist. Bei einer Grösse des Eies von 0,009 Mm. haben die Dotterbildungszellen bereits einen Durchmesser von 0,02 Mm. (Fig. 3). Im vorgeschrittenen Wachsthum (Fig. 4) wird das Keimbläschen undeutlicher und bald völlig von dem fettreichen körnigen Dotter verdeckt. Die grosse Uebereinstimmung, durch welche die Ovarien von Lecanium und Aspidiotus in Form und Entwickelung einander nahe stehen, mag mit der für beide Gattungen als Regel geltenden Parthenogenese und mit der Ausbildung des Embryo's im Innern des Eies im Causalzusammenhange stehn. Ich habe indessen auch befruchtete Weibchen von Aspidiotus nerii beobachtet, deren Receptaculum seminis mit fadenförmigen Zoospermien gefüllt war, indessen nicht wie *Leuckart* im Monat Mai, sondern in der Mitte des Octobers. Die befruchteten Weibchen waren auch nicht, wie *Leuckart* angiebt, jüngere Individuen, sondern grosse, vollkommen ausgewachsene Thiere, deren Begattung wahrscheinlich lange vorher stattgefunden hatte. Die Samenfäden dieser Art haben in ihrer Form eine auffallende Aehnlichkeit mit jungen Nematoden, indem sie ziemlich breite Fäden mit einem ziemlich stumpfen Vorderende und einem allmählich zugespitzten hintern Pole (Fig. 4) darstellen.

Anders zeigt sich in dieser Hinsicht die Gattung Coccus, von welcher mir zwei Arten C. cacti und adonidum zur Untersuchung vorlagen. Bei beiden ist zunächst die Zahl der im Endfache liegenden Dotterbildungszellen eine grössere, etwa zwischen 7—10 schwankend, aber das Verhältniss der Eizelle zu den erstern in den jüngern bläschenförmigen Anlagen der Eiröhren ganz das nämliche (Fig. 5). Die Füllung des Receptaculum mit Sperma, das häufige Auftreten geflügelter Männchen weist auf die Befruchtung des Eies hin, welches im Gegensatze zu den erstern Gattungen erst nach seiner Ablage ausserhalb des mütterlichen Körpers die Embryonalentwickelung durchläuft. Ob indessen nicht auch in der Gattung Coccus gelegentlich Parthenogenese stattfindet, muss vorläufig dahin gestellt bleiben. Unwahrscheinlich ist diese Form der Entwickelung auch hier durchaus nicht, zumal wir bereits für Aspidiotus neben der Parthenogenese die Entwickelung des befruchteten Eies kennen. Unzweifelhaft aber ist das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei mit dem zur Befruchtung gelangenden Eie identisch, ein Unterschied wenigstens

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

bislang in keiner Weise nachgewiesen. Wenn desshalb die englischen Forscher nach dem Vorgange *Huxley*'s ein Ovum von einem Pseudovum unterscheiden, nach dem Gegensatze der Befruchtung und Nichtbefruchtung, so begehen sie den Irrthum, für Abweichungen in dem spätern Schicksale des gleichartigen Gebildes eine dem Wesen nach differente Natur voraus zu setzen. Wohl würde man in dem ursprünglichen Sinne *Huxley*'s [1]) die Keimzellen der viviparen Aphiden, welche von dem echten Eie durch bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten abweichen, als Pseudova bezeichnen können, durchaus unglücklich und verfehlt aber ist es, diese Bezeichnung auf die Eier der parthenogenesirenden Insectenweibchen überhaupt zu übertragen. Ein Drohnenei, welches der Befruchtung entbehrt, ist desshalb doch ein wahres Ei, dasselbe Pseudovum zu nennen, würde nothwendig zu der absurden Consequenz führen, alle Eier, so lange sie unbefruchtet sind, zu falschen Eiern zu degradiren (Vergl. *Lubbock*).

Die von mir untersuchten Rindenläuse (die geflügelten Weibchen von Chermes abietis und piceae) unterscheiden sich von den besprochenen Coccidenweibchen zunächst durch ihre langen und vielfächrigen Eiröhren. Anstatt eines einzigen Eies folgen auf das Endfach zwei bis drei verschieden grosse Eier hintereinander. Zudem ist die Zahl der Dotterbildungszellen, welche sich durch die Grösse und Beschaffenheit ihrer Kernblasen genau an die Cocciden anschliessen, eine viel beträchtlichere, und während hier das Endfach mit seinem Inhalt während des Eiwachsthums sich verkleinert und zuletzt obliterirt, bleibt dasselbe bei den Rindenläusen während der Entwickelung der Eier in seinem vollen Umfange bestehen. Wie sich die Eizellen, deren Keimbläschen im jüngsten Alter weit kleiner und heller sind als die Blasen der Dotterbildungszellen, zu den letztern genetisch verhalten, habe ich bei den Rindenläusen nicht näher verfolgt, halte es aber für wahrscheinlich, dass beide auch hier ursprünglich auf die gleichartige Zellform zurückzuführen sind. Im Baue ihrer Eiröhren stimmen die parthenogenesirenden Chermes weibchen mit denjenigen Aphidenweibchen überein, welche mehrfächerige Eiröhren besitzen, wie z. B. Aphis platanoides und zwei Aphidenarten der Betula alba, von denen die eine sogar vier hintereinander gelegene Eier umschliesst (Fig. 7).

Am häufigsten enthalten die Eiröhren der Aphiden wie die der Cocciden ein einziges Ei, z. B. Aph. sambuci und Lachnus roboris (Fig. 8), andere, wie z. B. eine an Tremula lebende Blattlaus bergen wohl auch zwei Eier unterhalb des Endfaches, sodass zwischen den einkammrigen und vielfächerigen Eiröhren allmähliche Zwischenstufen auch im ausgebildeten Zustande existiren.

1) *Th. H. Huxley.* On the Agamic Reproduction and Morphologie of Aphis. Transact. of the Lin. Soc. 1857. p. 173.

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

Ueber die Entstehung des Aphideneies finden wir weder bei *Leuckart* noch bei *Huxley*, die beide unterlassen haben, vielkammrige Eiröhren in ihrer allmählichen Entwickelung näher zu verfolgen, genügende Auskunft. *Leuckart* beschreibt zwar die keulenförmigen Eiröhrenanlagen weiblicher Embryonen von Aphis padi und unterscheidet an ihnen unter einer structurlosen Membran doppelte Zellengruppen, ohne indessen das Verhältniss derselben zum Ei bestimmt zu haben. In etwas grösseren Eiröhren sollte auf der Grenze der zweierlei Zellengruppen ein kernloses helles Bläschen, das Keimbläschen, auftreten, und in dessen Umkreis eine dünne Schicht einer eiweissartigen Substanz abgelagert werden. Dagegen konnte *Huxley* an entwickelten vielkammrigen Röhren es wahrscheinlich finden, dass die Eizellen Modificationen des Epithels sind.

Untersucht man im Herbst junge, ebengeborene Weibchen von Aphis platanoides, so gelingt es leicht (Fig. 16) auf jeder Seite fünf Eiröhrenanlagen an dem fadenförmigen Eileiter aufzufinden. Diese fünf Anlagen befinden sich nicht auf gleicher Stufe der Ausbildung, sondern in fortschreitender Entwickelung von der untersten zur obersten. An sehr kleinen ebengeborenen Individuen stellt sich die unterste als ein langgestrecktes, mit kleinen Zellen erfülltes Säckchen dar, in welchem man weder Dotterbildungszellen noch Eier unterschieden findet, die Zellen selbst sind kleine, einer scharf nachweisbaren Membran entbehrende Körper, deren Substanz ein relativ grosses granulirtes Kernbläschen einschliesst. In weiter vorgeschrittenen Eiröhren (Fig. 16) sind bereits einige grosse dotterbereitende Zellen bemerkbar, welche das obere blinde Ende der Eiröhren kuglig erweitern. Dass diese Zellen mit ihren grossen granulirten Kernblasen Modificationen der Epithelialzellen sind, ergiebt sich aus beiden Uebergangsformen mit Bestimmtheit und es lässt sich nachweisen, dass vom untern Theile der Eiröhre aus durch Vergrösserung und Umbildung von Epithelialzellen die Zahl der Dotterbildungszellen mit dem Wachsthum der Eiröhre fortwährend vermehrt wird. In diesen jugendlichen Eiröhren bemüht man sich vergebens, Zellen von der Beschaffenheit des Eies aufzufinden, erst in grösseren Eiröhren mit sehr zahlreichen Dotterbildungszellen werden oberhalb des Stieles kleine Eizellen mit transparenten Keimbläschen sichtbar. Da dieselben indessen in der Tiefe liegen und von dem Epithel verdeckt sind, bedarf es zu ihrem Nachweise einer vorsichtigen Sprengung der Eiröhre, welche an dem durch sehr verdünnte Essigsäure erhärteten Präparate mittelst eines schwachen Druckes leicht auszuführen ist. Auch an etwas älteren Eiröhren, deren grösseres centrales Ei sofort in die Augen fällt, gelingt es durch Druck 5—7 kleine Eizellen zu isoliren. Es sind membranlose Körper von sehr verschiedener Form und Grösse, deren helle eiweissartige Substanz das durchsichtige hin und wieder mit einem feinkörnigen Niederschlage erfüllte Keimbläschen umlagern (Fig. 16 *b*). Freie Keimbläschen ohne Protoplasmaumlagerung habe ich niemals beobachtet, und es unterliegt

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

keinem Zweifel, dass das Ei als membranlose Zelle aus einer modificirten Epithelialzelle seinen Ursprung nimmt. An der nämlichen Stelle, von welcher aus die Dotterbildungszellen sich vermehrten, liegen auch die jungen Eier, deren Uebergänge zu den zunächst gelegenen peripherischen Epithelialzellen nach sorgfältiger Sprengung der Eiröhre direct erkannt werden (Fig. 16 *a* u. *b*). Eine der Eizellen zeichnet sich vor der andern durch ihr rasches Wachsthum aus; es ist das diejenige, welche eine mittlere Lage einnimmt und einen obern fadenförmigen Ausläufer in die Axe der Eiröhre zwischen die Dotterbildungszellen entsendet. Dieser Ausläufer, welcher unmittelbar in die eiweissartige Substanz übergeht, ist nichts anderes, als die Anlage einer Bildung, die bereits von *Huxley* als Dotterstrang beschrieben und ganz richtig als ein zum Wachsthum des Dotters dienendes Product der Dotterbildungszellen in Anspruch genommen wurde. Mit der Vergrösserung des Eies, in dessen Umgebung sich der Eiröhrenrand mehr und mehr zu einem besondern Fache abschnürt, nimmt auch der Dotterstrang an Länge und Dicke zu und bildet ein helles feinstreifiges Band, das sich in der Mitte des Endfaches erweitert und seine Streifen nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen lässt. Nach *Huxley* soll der Dotterstrang in eine helle, homogene Substanz übergehn, welche die ganze centrale Partie der Endkammer ausfüllt. Es ist aber leicht unter Anwendung eines mässigen Druckes nachzuweisen, dass diese centrale Masse unmittelbar in die unteren stielförmig verlängerten Enden der Dotterbildungszellen übergeht. Der Zusammenhang unserer noch membranlosen aber durch die Grenzschichten ihres Protoplasma's wenigstens peripherisch gesonderten Zellen erinnert einigermassen an die Ovarien der Nematoden, in deren Eiröhren die jungen Eizellen von einer centralen Rachis ausstrahlen (Fig. 18). Auch in unserm Falle können wir von einer Art Rachis reden, welche die interessante Eigenthümlichkeit einer ungleichartigen Beschaffenheit und Bedeutung der mit einander verbundenen Zellen bietet. Nur eine von ihnen ist das Ei, deren Dottermasse mittelst des Verbindungsstranges auf Kosten der übrigen ernährt und vergrössert wird. Diese letzteren, obwohl ihrer Abstammung nach mit dem Eie identisch, sind Dotter bereitende Drüsenzellen geworden mit der Function, das in sie zum Aufbau des Embryo's zu verwendende Material herzustellen. Da dieselben genetisch mit dem Ei denselben Ursprung theilen, wird man sie auch gewissermassen den zusammenfliessenden Eiern von Salamandra atra vergleichen können, von denen sich die im Uterus lebende Larve ernährt.

Die Anzahl der im Endfache befindlichen Dotterbildungszellen ist in den jungen einkammrigen Eiröhren eine sehr bedeutende und mag sich wohl zwischen 40 und 50 belaufen. Ganz anders verhält sich dieselbe bei den mit vier Eiern erfüllten Eiröhren der ausgewachsenen Weibchen, deren Endfach nur noch 16—24 sehr grosse Dotterbildungszellen einschliesst. Es folgt aus dieser Thatsache, dass eine Reihe thätiger

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

Dotterbildungszellen während ihrer Thätigkeit mit der Vergrösserung des Eies zu Grunde geht.

An den Zwischenformen der einkammrigen und der ausgebildeten, mit zwei unreifen und zwei reifen Eiern erfüllten Röhren, kann man sich leicht von dem allmählichen Wachsthum der Ovarien Rechenschaft geben. Zwischen dem vergrösserten, in eine besondere Kammer gerückten Ei einerseits und den Dotterbildungszellen andererseits wird bald eine zweite Eizelle bemerkbar, die ganz nach Art der ersten einen fadenförmigen Dotterstrang erhält und deren umschliessende Epithelzellen später eine zweite Kammer bilden; in ähnlicher Weise wiederholt es sich mit dem dritten und dem vierten, jüngsten Ei, sodass der Vegetationspunct für das Wachsthum der Röhre unterhalb der Endkammer liegt. Mit dem Herabrücken des Eies zieht sich natürlich der Dotterstrang bedeutend in die Länge, um endlich an dem ausgewachsenen von einem Chorion überzogenen Ei vollständig zu obliteriren. Ueber seine allmähliche Rückbildung habe ich indess noch keine Beobachtungen angestellt, obwohl es nahe lag, die Entstehung der Mikropyle auf denselben zurück zu führen.

Ganz ähnlich wie bei Aphis platanoides geschieht die Eibildung bei den Aphiden mit mehrfächrigen Röhren, z. B. einer an den Blättern von Aesculus Hippocastanum lebenden Blattlaus, etwas abweichend dagegen verhalten sich die einkammrigen Eiröhren von Aphis rosae.

Die birnförmigen Eiröhren sehr junger Thiere dieser Art schliessen bereits unter dem kleinzelligen Epithel der Wandung doppelte Zellformen ein, von denen die grössern obern Dotterbildungszellen sind, die untern kleinern dagegen durch ihre hellen kleinern Kernbläschen Eianlagen zu sein scheinen (Fig. 19). In etwas weiter vorgeschrittenem Alter (Fig. 21) kann man an einer Eizelle, welche im Centrum liegt, den zarten Fortsatz des Dotterstranges bereits nachweisen. Dieser tritt noch schärfer und deutlicher hervor, wenn sich die Eiröhrenwandung im Umkreis des Eies zu einer besondern Kammer eingeschnürt hat (Fig. 20), bleibt aber immer bei einer ansehnlichen Stärke kurz, weil es nicht zur Bildung einer zweiten und dritten Kammer kommt. Die übrigen Eizellen werden später nicht mehr scharf als solche unterschieden, indem sie sich wahrscheinlich in Dotterbildungszellen umwandeln. An den in Fig. 19—21 dargestellten Eiröhren mag es auffallen, dass die Kernblasen der Dotterbildungszellen in dem einen Falle einen granulirten Inhalt, im andern zugleich ein Endoplast einschliessen und auch die klaren Keimbläschen einige Körnchen enthalten. Es zeigen sich indess solche Abweichungen nach dem verschiedenen Alter der untersuchten Thiere und nach geringen Differenzen in dem Concentrationsgrade der angewandten verdünnten Essigsäurelösung, immer aber bleiben die Keimbläschen von den Kernblasen der Dotterbildungszellen scharf zu unterscheiden.

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

Wenden wir uns jetzt zu den viviparen Aphiden, welche bekanntlich ziemlich allgemein wegen ihrer abweichenden Keimerzeugung im Gegensatze zu den Weibchen als Ammen betrachtet werden. In früherer Zeit bevor *v. Siebold*[1]) auf den Mangel der Samentasche an ihrem Keimbehälter aufmerksam gemacht und *Steenstrup* das Bild des Generationswechsels erkannt hatte, galten dieselben meist als eigenthümliche Weibchen, auf deren Geschlechtsorgane der Befruchtungseinfluss einer früheren Generation seine Nachwirkung ausüben sollte. Ausser dem Mangel der Samentasche und der beiden Seitendrüsen unterscheiden sich die productiven Organe der viviparen Generation von den weiblichen Geschlechtsorganen durch die grosse Anzahl von Keimen, welche in den langen Eiröhren erzeugt werden. Indess ist dieser Gegensatz kein durchgreifender, da wir durch *Leuckart* auch Aphidenammen kennen gelernt haben (Aphis padi), mit kurzen einfächrigen Eiröhren und andererseits auch Weibchen mancher Arten drei und vierfächrige Eiröhren besitzen. Das, worauf es wesentlich ankommt, ist die Natur der Keime und ihr Verhältniss zu den Eiern zu bestimmen. Daher gilt es vor Allem die Structur der Keimröhren im Vergleiche zu den Eiröhren unbestreitbarer Weibchen ins Auge zu fassen und die Bildungsorgane der Keimanlagen kennen zu lernen. Ueber Beides hat uns zuerst *Leydig*[2]) Mittheilungen gemacht und diese später[3]) ausführlicher dargelegt, als es darauf ankam die unrichtigen Angaben und Gesichtspuncte von *Victor Carus* über die Natur der Aphidenkeime zurückzuweisen. *Leydig* unterschied eine hinterste rundliche Kammer mit acht bis zwölf kernhaltigen Körpern, den primären Eizellen, von denen eine wachsen, in die Keimröhre herabsteigen und durch eine Art Furchungsprocess in den von seiner Membran umschlossenen Zellenhaufen des Keimes sich umbilden sollte. Nahezu übereinstimmend sprach sich dann *Leuckart* über den Endabschnitt der Keimröhren aus, liess es aber bezüglich der Genese der primitiven Keimzelle unentschieden (l. c. pag. 344), ob dieselbe durch Vergrösserung und Fortbildung aus einer jener Zellen oder nach Analogie des Eies, für das *Leuckart* einen selbständigen Ursprung annahm, selbständig entstehe. *Huxley*[4]), welchem wir sehr genaue und sorgfältige Angaben über die Structur der Keimröhren und ihren Inhalt verdanken, spricht sich nicht bestimmt über die Entstehung des Keimes aus, hält aber den Gegensatz der Kernblasen jener Zellen und des hellen eines Endoplastes entbehrenden Keimbläschens für zu bindend, um beide Zellformen unter denselben Gesichtspunct zu bringen. *Lubbock* endlich glaubt annehmen zu dürfen, dass die grossen Zellen der obern Kammer, ursprünglich mit der identisch sind, welche sich in das Keimbläschen ver-

1) *Froriep's* Neue Notizen 1839. Nr. 262.
2) Isis 1848. Heft III.
3) Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1850. II. Bd. p. 62.
4) On the Agamic Reproduction and Morphology of Aphis etc.

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

wandelt und betrachtet sie als den Dotterbildungszellen äquivalent. *Lubb.* (l. c. pag. 342).

In letzterer Hinsicht kann ich *Lubbock* vollständig beistimmen, wenn auch einige Differenzen zwischen beiden Zellformen der viviparen und oviparen Generationen bestehn, so ist doch die Analogie der Lage so in die Augen fallend, dass die Gleichwerthigkeit nicht bestritten werden kann. Allerdings sind die Bildungszellen der oviparen Weibchen auffallend grösser, allein dieser Unterschied hat keinen grossen Werth, da sich auch bei den eben so scharf und deutlich abgegrenzten Zellen der viviparen Generation in den einzelnen Arten merkliche Abweichungen in Grösse und Aussehen nachweisen lassen. Bei Aphis aceris (Fig. 9 u. 10) nähern sich dieselben durch den Umfang und durch die getrübte körnige Beschaffenheit den Dotterbildungszellen der echten Weibchen auffallend, während sie bei andern Formen z. B. Aphis rosae und sambuci (Fig. 11—15) mehr den jugendlichen Dotterbildungszellen in noch unentwickelten Eiröhren gleichen. Rücksichtlich der jungen Keimzelle fällt es vor Allem auf, dass sie an Umfang keineswegs von den Zellen des Endfaches übertroffen wird, während hingegen die Dotterbildungszellen des echten Weibchens weit grösser sind als die primitiven Eier. Und in der That erscheint auch das Verhältniss des Keimes zu jenen Zellen einfacher, als das der Eier zu den Dotterbildungszellen, indem eine jener Zellen unmittelbar zur Keimanlage wird. Schon *Leydig* hat die Verwandtschaft beider Zellen ganz richtig beurtheilt. Untersucht man ziemlich entwickelte Embryonen, deren Keimröhren bereits einige Fächer und bereits differenzirte Keime enthält, so überzeugt man sich (Fig. 14) an günstigen Präparaten von der Identität der vom Epithel umschlossenen Keimzelle und der darüber gelegenen Zellen der Endkammer. Wir haben hier also eine vollständige Analogie zu den jungen Coccidenweibchen (Fig. 6′), die weitere Entwickelung bis zur Abschnürung des unterständigen Faches stimmt mit dem echten Ei des befruchtungsfähigen Weibchens überein (Fig. 15). Im Wesentlichen unterscheidet sich demnach die productive Thätigkeit der sogenannten Amme von der des Weibchens dadurch, dass die Umbildung des Epithels in die den Dotterbildungszellen analogen Zellen sehr frühzeitig eintritt, diese letztern aber nicht erst zu jener bedeutenden Grösse auswachsen, bevor es zur Bildung eigenthümlicher Eizellen kommt, sondern unmittelbar die Keime selbst liefern. Es wächst daher die Röhre frühzeitig in die Länge und bringt noch im Embryonalleben mehrere Kammern zur Abschnürung, deren Keime sich in fortschreitender Entwickelung differenziren. Und hierauf beruht ein zweiter längst bekannter Unterschied, welcher den Gegensatz der beiderlei Mutterthiere als vivipare und ovipare Individuen erzeugt, dass in der kleinen Keimzelle der erstern die der Furchung analogen Vorgänge sofort beginnen und mit ihrem Verlauf das Wachsthum des Keimes zusammenfällt, während das Ei des Weibchens als Eizelle sehr bedeutend an

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

Dottersubstanz zunimmt, ohne im Innern des Weibchens zur Embryonalbildung vorschreiten zu können. Zu dieser bedarf es im letztern Falle der Befruchtung, welche schon durch die gesammte Einrichtung des productiven Apparates unmöglich gemacht ist. Seiner Natur nach aber ist dieser Apparat bis zu dem feinsten Structurverhältnisse ein entschieden weibliches Geschlechtsorgan, dessen Eigenthümlichkeiten bei dem Ausfall der Begattung, wenn wir so sagen dürfen, auf zweckmässige, die Fruchtbarkeit erhöhende Modificationen zurückzuführen sind. Der Entstehung nach ist schlechterdings die Keimzelle als eine besondere, zur Parthenogenese befähigte Eiform anzusehn, die als solche sehr klein bleibt, während der aus ihr hervorgehende Keim mit der fortschreitenden Differenzirung in dem Fache der Eiröhre wächst und als lebendiges Junges geboren wird. Welcher Vortheil allein durch das zeitliche Zusammenfallen der Embryonalbildung mit dem Wachsthum des Keimes für die Zahl der aus einander hervorgehenden Generationen erzielt wird, bedarf keiner weitern Darlegung. Uebrigens haben bereits andere Beobachter das Verhältniss der viviparen und oviparen Generationen in ähnlicher Weise, wenn auch nicht consequent genug beurtheilt und ich wünsche nur die Begründung dieser Auffassung durch ein näheres Eingehen auf die Genese der beiden Eiformen verstärkt zu haben. *Huxley* kommt in seinem bereits mehrfach erwähnten Aufsatz zum Schluss, dass die Keime von Aphis aus einem Körper genau desselben Charakters ihren Ursprung nehmen als die Eier. Das Pseudovum, wie er die parthenogenetisch sich entwickelnden Eiröhren nennt, ist nachher auf demselben Wege vom Pseudovarium erzeugt, wie das Ei vom Ovarium. Pseudovum und Ovum stehen zu einander in dem Verhältniss, wie Sommerei und Epphipialei der Daphniden. Unrichtig und unconsequent aber ist es, die Eier, wenn sie sich ohne Befruchtung entwickeln, ungeschlechtliche Producte zu nennen, als wenn das Ei erst durch die Einwirkung des Sperma's den Charakter des Geschlechtsproductes erhielte. Das Ei hat diesen Charakter gleichviel ob es befruchtet wird oder nicht, ob es sich wie das Drohnenei parthenogenetisch entwickelt, oder wie das der weiblichen Biene erst nach Einwirkung der Samenfäden, weil es ein Product des weiblichen Geschlechtsorganes ist. Oder wird ein Weibchen erst dadurch zum Geschlechtsthier, dass seine Eier befruchtet werden? dadurch, dass sie befruchtungsfähig sind, wird man vielleicht antworten, und hierin liegt allerdings der Charakter des normalen Weibchens. Sobald wir aber die parthenogenetische Entwickelung eines normalen befruchtungsfähigen Eies nur in einem Falle constatirt haben, werden wir zugeben müssen, dass in einem andern Falle, wenn mit dem Verschwinden des männlichen Thieres und der Befruchtung des Weibchens in dem Geschlechtsorgane Zellen von etwas modificirter Beschaffenheit erzeugt werden, diese dennoch eine besondere Form von weiblichen Geschlechtsproducten, d. h. Eier sind. Die Sommereier

der Daphniden Sporen zu nennen, würde zur Consequenz führen, die Ovarien desselben Thieres bald als Geschlechtsorgane gelten zu lassen, bald nicht. Die Möglichkeit der Parthenogenese führt eben zum Auftreten einer zweiten, nach gewissen Bedingungen zweckmässig modificirten Eiform, wie wir sie in der That im Sommerei auftreten sehen. Und geben wir zu dieser Auffassung unsere Zustimmung, so heisst es nur einen Schritt weiter gehn, um in den viviparen Aphidengenerationen tiefer umgestaltete, für die Erzeugung spontan sich entwickelnder Eier eingerichtete Weibchen zu erkennen. Allerdings gebe ich zu, dass zwischen einer Keimspore und einem spontan entwickelungsfähigen Eie morphologisch und physiologisch keine Grenze besteht, aber im einzelnen Falle kann es doch für die allgemeine Auffassung wichtig werden, die zunächst liegenden Verhältnisse der Verwandtschaft zur naturgemässen Deutung zu berücksichtigen. Gelangen wir von dieser ausgehend bei den Aphiden zu dem Resultate, dass die viviparen Generationen modificirte der Erzeugung spontan sich entwickelnder Eier angepasste Weibchen sind, so werden wir andererseits bereitwillig zugestehen können, dass durch diese eigenthümliche, interessante Form der Parthenogenese ein unmittelbarer Uebergang [1]) zum Generationswechsel vorbereitet wird.

1) Vergl. *Claus*, Generationswechsel und Parthenogenese im Thierreich.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Sehr junge Eiröhre von Lecanium hesperidum mit drei Dotterbildungszellen und dem Ei.

Fig. 2. Etwas ältere derselben Art.

Fig. 3. Junge Eiröhre von Aspidiotus nerii mit Dotterbildungszellen von 0,02 Mm. und einem Eie von 0,009 Mm.

Fig. 4. Etwas ältere Eiröhre derselben Art. Das Keimbläschen ist nicht mehr zu erkennen. Die Membran mit dem Epithel hat sich über den drei Dotterbildungszellen, in deren granulirten Kernblasen ein Endoplast auftritt, abgehoben.

Fig. 4'. Samenfaden von Aspidiotus nerii etwa 350 Mal vergrössert.

Fig. 5. Junge Eiröhre von Coccus adonidum.

Fig. 6. Aeltere Eiröhre derselben Art.

Fig. 7. Eiröhre mit vier Eiern von einer an Betula alba lebenden Aphidenart, unter schwacher Vergrösserung. Rachisartige Dotterstränge wurden an dieser schon vor mehreren Jahren entworfenen Zeichnung nicht angemerkt, woraus ich indess nicht auf ihre Abwesenheit schliessen möchte. *a* Endfach mit den Dotterbildungszellen. *b* Aelteste, zuerst entstandene Eikammer *b* bis *e*, die nachfolgende Kammer in continuirlicher Folge ihres Alters.

Fig. 8. Eiröhre von Lachnus roboris mit völlig entwickeltem Ei. Die Dotterbildungszellen sind zusammengeflossen und nur ihre Kernblase geschieden.

Fig. 9. Endkammer einer viviparen Aphis aceris.

Fig. 10. Endkammer und letzte Kammer der jüngsten Keimzelle.

Fig. 11. Dieselben einer viviparen Aphis sambuci.

Fig. 12. Die vier letzten Kammern derselben Form.

Fig. 13. Dieselben von einer jungen viviparen Aphis rosae. *a* Jüngste Keime. *b* Ein in der Furchung begriffener Keim.

Fig. 14. Die Endkammer eines viviparen Embryo's derselben Art. Die Keimzelle *a* ist nicht von den oberständigen Zellen zu unterscheiden.

Fig. 15. Keimröhre eines viviparen Embryo's derselben Art.

Fig. 16. Ovarium einer sehr jungen weiblichen Aphis platanoides. Die Dotterbildungszellen entstehen durch Auswachsen von Epithelialzellen.

Fig. 16′. *a* Epithelialzellen. *b* Junge Eizellen aus einer ältern Eiröhre isolirt.

Fig. 17. Eiröhre eines mittelgrossen Weibchens derselben Art mit drei Eifächern und dem Endfache (*a*). *b* Aeltestes Eifach. Das eingeschlossene Ei mit dem Dotterstrang (*b′*), der zugleich eine Art Rachis für eine Gruppe von Dotterbildungszellen ist.

Fig. 18. Dotterstrang (*a*) im Zusammenhang mit drei Dotterbildungszellen (*c*) und dem Ei (*b*).

Fig. 19. Junge Eiröhre von Aphis rosae ♀.

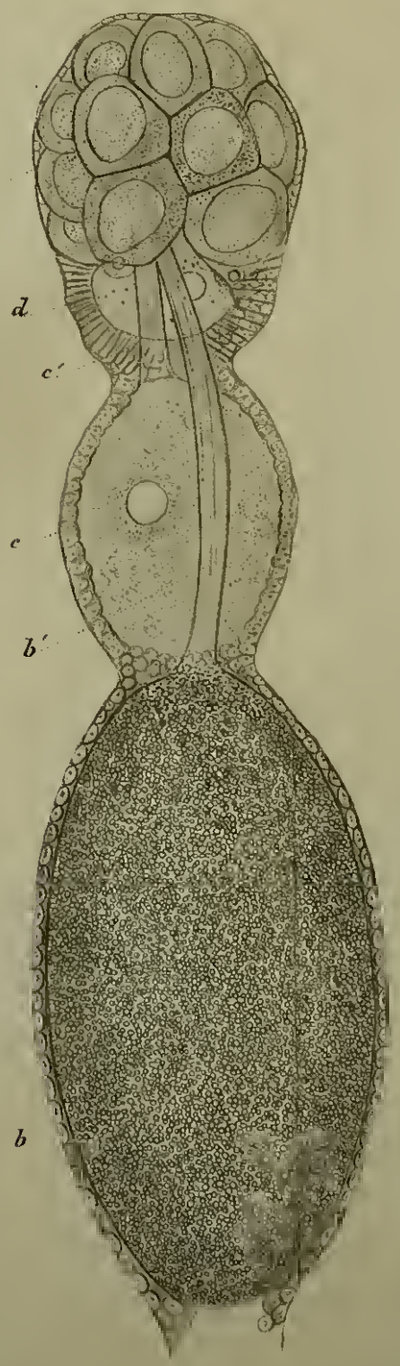
Fig. 20. *a* Eizelle mit dem Dotterstrang. *b* Dotterbildungszelle. *c* Jüngere Eizellen aus einer ältern Eiröhre.

Fig. 21. Etwas jüngere Eiröhre mit Eiern.

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

18.

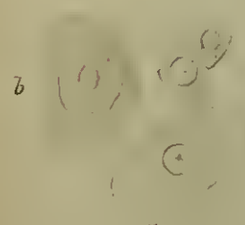
21.



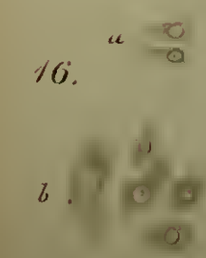
17.

19.

7.



20.



16.

11.

1.

2.

3.

5.

6.

4.

4'

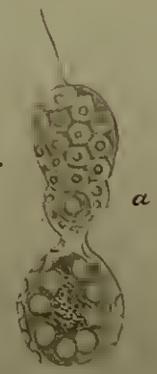
9.

10.

16.

7.

12.



13.

14.

15.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1864

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Claus Carl [Karl] Friedrich Wilhelm

Artikel/Article: Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. 42-54