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

Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten.

Von

N. Cholodkovsky,

Docent der Zoologie a. d. Forstakademie, Privatdocent a. d. k. Universität zu St. Petersburg.

Mit Tafel VIII.

I. Über die Entwicklung der äußeren Form bei den Embryonen von Blatta germanica.

Schon vor zwei Jahren habe ich eine Reihe Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Insekten unternommen, wobei ich das möglichst passende Objekt zur Entscheidung einiger ungelösten Fragen der Hexapodenembryologie zu finden versuchte. Als ein solches Objekt erwies sich die gemeine Küchenschabe, Blatta germanica, über welche schon einige, wenn auch sehr unvollständige embryologische Arbeiten vorhanden sind[1]. In der That bieten die Eierkokons dieses Insektes ungemeine technische Schwierigkeiten für die Untersuchung, und nur zufällig gelang es mir eine richtige Methode zu treffen, vermittels welcher die Fixirung und Isolirung der Eier von Blatta ziemlich sicher und zuweilen außerordentlich gut gelingt. Ich lasse nämlich die an beiden Enden aufgeschnittenen Kokons 8—24 Stunden in der Perenyischen Flüssigkeit liegen, worauf dieselben in 70%igen, und nach 24 Stunden in 90%igen Alkohol kommen, in welchem sie noch zwei bis drei Tage liegen bleiben. Dann lässt sich die chitinöse Kapsel des Kokons mit Nadeln abpräpariren und die Eier können meist sehr leicht

[1] Rathke, Zur Entwicklungsgeschichte von Blatta germanica. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Bd. VI. 1832. — Ganin, Über das Darmdrüsenblatt bei den Arthropoden. Warschauer Universitätsberichte. 1874. Nr. 1. (Russisch.) — Patten, The development of Phryganids with a prel. note on Blatta germanica. Quarterly Journal of micr. science. 2⁰. Vol. XXIV. 1884. — Nusbaum, The embryonic devel. of the cockroach. in: Miall and Denny, The cockroach. London 1886.

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

und in der Regel ganz unbeschädigt isolirt werden. Ich gebrauche also, wie man sieht, die wohlbekannte, schon 1882 publicirte Perenyi'sche Methode, mit geringen Modifikationen.

Die einmal herauspräparirten Eier von Blatta stellen ein sehr dankbares Untersuchungsmaterial dar. Die Zellen des Embryo sind verhältnismäßig groß, der Keimstreif ist ganz geradlinig und lässt eine leichte und genaue Orientirung bei Quer-, Sagittal- und Frontalschnitten zu. Da aber das Ei von Blatta äußerst fetthaltig ist, so muss man dasselbe, wenn man recht gute, nicht brüchige Schnitte bekommen will, sehr sorgfältig entwässern und mit Nelkenöl und Paraffin durchtränken.

Die Hauptfragen, auf welche ich zuerst meine Aufmerksamkeit besonders gelenkt habe, waren — die Bildung des Entoderms, der Leibeshöhle und des Herzens, sowie der Geschlechtsorgane. Über die erste dieser Fragen habe ich kürzlich in einer vorläufigen Mittheilung[1] berichtet und jetzt beschäftige ich mich mit der weiteren Ausführung der Entwicklungsgeschichte des gesammten Nahrungskanals. Da meine Untersuchungen über diesen Gegenstand noch nicht zum Abschluss gebracht sind, so erlaube ich mir Resultate meiner Beobachtungen über einen anderen Theil der Embryologie von Blatta, nämlich über die Bildung der äußeren Form des Embryo mitzutheilen. Ich fühle mich zu dieser Mittheilung dadurch veranlasst, dass über denselben Gegenstand neuerdings zwei Arbeiten von Graber erschienen[2], mit deren erster ich, Dank der Liebenswürdigkeit des Verfassers, schon im Mai d. J. bekannt geworden bin. Da überhaupt in den letzten Jahren über die äußere Form der Insektenembryonen viele verschiedene Mittheilungen veröffentlicht worden sind, so glaube ich die Publicirung meiner Untersuchungen über die äußere Morphologie des Blattaembryo nicht weiter verzögern zu dürfen.

In seiner Arbeit über die Polypodie der Insektenembryonen hat Graber die bezügliche Litteratur ziemlich ausführlich besprochen, so dass ich hier auf die Litteraturübersicht verzichten und gleich zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehen kann.

Das Ei von Blatta hat die Form einer länglichen Platte, deren einer, gerader Rand dem vertikalen Längsseptum des Eierkokons zugekehrt, der andere, konvexe Rand aber nach außen gerichtet ist. Auf dem geraden Rande dieser Platte liegt der Keimstreif (Fig. 1), während die

[1] Zoologischer Anzeiger 1888. Nr. 275.

[2] Über die Polypodie der Insektenembryonen. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888. — Über die primäre Segmentirung des Keimstreifs der Insekten. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.

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

übrige Oberfläche des Eies von dem undifferenzirten Blastoderm bedeckt ist. Dieses Blastoderm ist Anfangs keineswegs kontinuirlich, sondern besteht aus vereinzelten flachen Zellen, welche sich mit dem Fortschreiten der Entwicklung stark vermehren und zur Bildung der Serosahülle verwendet werden. Die Bildung der Embryonalhüllen geschieht auf die bekannte, von Kowalevsky und Anderen beschriebene Weise, so dass ich mich hier bei der Beschreibung derselben nicht aufhalten will. Der junge Keimstreif von Blatta kann wegen der blattförmigen Gestalt des Eies am unbeschädigten Ei nur im Profil untersucht werden; um denselben von der Fläche zu beobachten, muss man ihn von dem Ei abtrennen, was freilich eine sehr schwierige Präparation erfordert. Glücklicherweise erlauben einige Modifikationen der Fixirung der Eier solche Präparate ziemlich leicht zu bekommen; wenn man z. B. zu der Perenyi'schen Flüssigkeit noch ein wenig starken Alkohol zugiebt, so wird der Nahrungsdotter sehr spröde und trennt sich von selbst vom weicheren und mehr elastischen Keimstreifen ab. Auf diese Weise habe ich manches schöne Präparat erhalten.

Der fertige Keimstreif stellt eine enge, gerade verlaufende längliche Schicht von niedrigen Cylinderzellen dar, welche sich am Kopfende des künftigen Embryo zu zwei ansehnlichen Seitenlappen ausbreitet (Fig. 1 und 2). Bald lässt sich auch die Anfangs seichte, dann immer tiefer werdende Primitivfurche unterscheiden. Beobachtet man einen solchen Keimstreif en face (Fig. 2 und 3), so bemerkt man noch keine Segmentirung, welche bei Blatta sich überhaupt relativ sehr spät ausprägt. Unter der Segmentirung verstehe ich das Auftreten der Querfurchen zwischen den Metameren des Embryo, nicht aber etwaige seitliche Einschnürungen des Keimstreifens, welche von mehreren Autoren für die Anfänge der Segmentirung gehalten werden, und welche gleichzeitig mit der beginnenden Extremitätenbildung sich konstatiren lassen. Wenn ich aber sage, dass der junge Keimstreif von Blatta keine Quertheilung kund giebt, so soll das nicht heißen, dass dieser Keimstreif überhaupt keine Metamerie bekundet. Schon sehr früh, wenn der Keimstreif von dem angrenzenden indifferenten Blastoderm noch sehr unvollständig abgegrenzt ist (Fig. 3), beobachtet man eine merkwürdige Centrirung seiner Zellen um gewisse Punkte, welche nichts Anderes sind, als die Centra der Bildung künftiger Extremitäten. Um diese Punkte herum liegen die Zellen viel dichter, als in den Zwischenpartien des Keimstreifens, und da diese Centra paarweise nach der Länge des Keimstreifens gelagert sind, so ergiebt sich daraus eine metamere Vertheilung der Zellengruppen

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

(Fig. 2 und 3), welche auf die künftige Segmentation hinweist[1]. Solcher Centra giebt es freilich von Anfang nicht so viel Paare, wie später Extremitätenpaare erscheinen; wenn sich schon einige Extremitätenpaare an den bezüglichen Stellen gebildet haben, fangen für andere Extremitäten solche Bildungscentra eben erst an sich zu zeigen, und dieses Auftreten der Extremitäten geht allmählich und ziemlich regelmäßig von dem Kopfende des Embryo nach seinem Hinterende vor sich. Am frühesten erscheinen an den stark entwickelten Kopf- oder Seitenlappen die Antennenanlagen und gleichzeitig mit ihnen die Mundeinstülpung mit ihrem verdickten Vorderrande, der unpaaren Oberlippe, und sogleich kann man sehen, dass die Antennen ab origine eine entschieden postorale Lage einnehmen (Fig. 2 und 4). Dann erscheinen das erste und zweite Maxillenpaar, die drei Paare von Brustfüßen, und erst nach diesen erheben sich die Mandibeln, welche bis zu dieser Zeit eine bloße platte Anhäufung der Ektodermzellen dargestellt haben (Fig. 4). Nun beginnen auch die Bauchextremitäten, ganz regelmäßig von vorn nach hinten, sich zu bilden. Das erste Bauchfußpaar erscheint fast gleichzeitig mit den Mandibeln (Fig. 6 u. 7). So lange der Keimstreif nur vier Paare Kopfextremitäten, drei Brustfußpaare und ein Paar Bauchanhänge besitzt, ist er noch ganz geradlinig (Fig. 5); sobald aber das zweite Bauchextremitätenpaar sich zu zeigen beginnt, biegt sich das Hinterende des Keimstreifens auf die Bauchseite ein. Bei dieser Einbiegung verdickt sich das Hinterende des Keimstreifens und theilt sich durch eine mediane Furche in zwei »Schwanzlappen«, welche den Kopflappen des Embryo ganz und gar entsprechen. Diese Ähnlichkeit in der Bildung des vorderen und hinteren Endes des Embryo wurde schon von Tichomirow für Bombyx mori nachdrücklich hervorgehoben. Gleich nach dem Auftreten der beiden Schwanzlappen erscheint dicht hinter ihnen eine ektodermale Einsenkung, — die Analöffnung (Fig. 7). Dann nimmt ganz allmählich die Zahl der Bauchextremitäten zu, wobei sich das Schwanzende des Embryo immer mehr auf die Bauchseite einbiegt (Fig. 8 und 9). Die volle Anzahl der embryonalen Bauchanhänge ist 22, von denen anfänglich sieben Paare auf dem geraden Theile des Keimstreifens, das achte Paar auf der Übergangsstelle vom geraden zum eingebogenen Theile desselben, das neunte und zehnte Paar auf diesem eingebogenen Theile sich befinden und gegen das sechste und siebente Paar gerichtet sind, und das elfte Paar endlich, die künftigen Cerci von Blatta, stellt die

[1] Vgl. die von Reichenbach für die Naupliusextremitäten des Flusskrebses beschriebenen »Trajektorien« (Studien zur Entwicklungsgesch. des Flusskrebses. in: Abhandl. d. Senckenb. Nat. Ges. Bd. XIV. 1886).

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

Anhänge der Schwanzlappen dar, wobei dieses letzte Paar, ganz wie die Fühleranlagen, parallel dem geraden Theile des Keimstreifens gerichtet ist. Überhaupt ist die Ähnlichkeit in der Bildung der Cerci und Fühler eine überraschende (Fig. 10).

Zur Zeit, wo sämmtliche Bauchanhänge sich gebildet haben, beginnen die Brustfüße sich zu gliedern, und erst jetzt erscheint eine deutliche äußerliche Sonderung der Segmente der Quere nach. Ich sage eine »äußerliche« Sonderung, da zu dieser Zeit und schon etwas früher das Entomesoderm eine ganz ausgeprägte Metamerie aufweist. Dieses »innere Blatt« zerfällt nämlich in zwei Reihen annähernd kubische Somiten, deren Höhlen in zugehörige Extremitäten sich fortsetzen (Fig. 11).

In dem letztbeschriebenen Entwicklungsstadium besitzen alle Extremitätenanlagen einen gleichen Bau. Sie stellen einfache Ausstülpungen des Ektoderms dar, deren Höhlen mit rundlichen Mesodermzellen ausgekleidet sind. Die Fühler sind schon ziemlich lang und reichen fast bis zu dem Anfangstheil des ersten Brustfußpaares. Die Mandibeln sind sehr klein, die ersten Maxillen fast dreimal, die zweiten Maxillen fast zweimal so groß, als die Mandibeln. Die verhältnismäßig schon sehr langen Brustfüße zeigen sehr bald, wie oben gesagt, eine beginnende Gliederung. Das erste Paar von Bauchanhängen ist beträchtlich länger als die übrigen Bauchextremitäten, besitzt aber einen ganz gleichen Bau wie die letzteren (vgl. Fig. 10 und 11).

Die nun folgenden Formveränderungen des Embryo, außer dem allgemeinen Wachsthum und der Ausbildung der Seitentheile des Körpers, bestehen in erster Linie in einer Veränderung der Gestalt und des inneren Baues der ersten Abdominalanhänge. Anstatt länger und schlanker zu werden, nehmen dieselben zuerst eine etwas breitere Form an, wobei ihre Basis immer enger wird (Fig. 12). Die Mesodermzellen hören auf die Innenfläche der ektodermalen Wandung dieser Anhänge gleichmäßig auszukleiden und scheinen in die Leibeshöhle des Embryo auszuwandern; wenigstens nimmt ihre Zahl im Inneren des ersten Bauchanhanges allmählich ab (Fig. 13).

Die Ektodermzellen wachsen immer in die Höhe und bloß im verengten basalen Theile des ersten Bauchanhanges werden die Hautzellen, umgekehrt, etwas niedriger. In Folge dieser Veränderungen nimmt die Bauchextremität des ersten Paares eine birnförmige Gestalt an und ist am Körper nur vermittels eines dünnen Stielchens befestigt (vgl. Fig. 14 und 15). Der größte Theil eines solchen Anhanges besteht aus sehr langen und engen, fast spindelförmigen Ektodermzellen, welche mit ihren divergirenden distalen Enden die Oberfläche des Anhanges

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

bilden, mit ihren proximalen Enden aber zum Stielchen konvergiren (Fig. 15). Sie liegen sehr dicht an einander und es giebt gar keine Höhle im Inneren dieses Theiles der veränderten Extremität, während in der Achse des Stielchens ein enger in die Leibeshöhle führender Kanal verläuft. Etwas näher zu ihrem distalen Ende enthält jede lange Ektodermzelle einen großen ovalen Kern. Bei der Einstellung auf die Oberfläche des erweiterten Theiles des birnförmigen Körpers sieht man, dass dieselbe in Facetten abgetheilt ist (Fig. 15), wobei eine jede Facette einer Ektodermzelle gehört, etwas erhobene Ränder und eine seichte centrale Vertiefung besitzt.

Der Bau dieses räthselhaften Organs giebt keinen Hinweis auf seine Funktion. Graber hält für wahrscheinlich, dass diese Anhänge den Crustaceenkiemen entsprechen. Er beschreibt auch eine Mesodermzellen enthaltende Höhle im Inneren der entsprechenden Anhänge von Melolontha. Bei Blatta sind die ausgebildeten ersten Bauchanhänge, die Stielchen ausgenommen, entschieden ganz solid und können, da sie Mesodermelemente, wie schon Patten bemerkt, gar nicht enthalten, mit den Kiemen nicht entfernt verglichen werden. Am meisten noch erinnert der Bau dieser Organe an ein ebenfalls räthselhaftes Sinnesorgan des Dipterenhalteres, wie dasselbe von Leydig und neuerdings von Lee beschrieben worden ist[1]. Als ich in der Petersburger Gesellschaft der Naturforscher über diese Organe berichtete, machte mich Herr Schimkewitsch auf die Ähnlichkeit derselben mit den sogenannten kammförmigen Organen der Skorpione aufmerksam. Jedenfalls ist das erste Paar der Abdominalanhänge von Blatta noch am ehesten mit etwaigen Sinnesorganen zu vergleichen. In der späteren Entwicklung verschwinden diese Anhänge auf eine mir unbekannt gebliebene Weise vor dem Ausschlüpfen des Embryo aus dem Ei.

Was nun die übrigen Umgestaltungen des Embryo anbelangt, so sagt Patten, dass bei Blatta alle Abdominalanhänge, mit Ausnahme des ersten Paares, rasch wieder verschwinden. Dem ist aber nicht so. Während der Veränderung der ersten Abdominalanhänge beginnt das Schwanzende des Embryo sich gerade zu biegen (Fig. 14), wobei das zweite bis neunte Paar der Bauchextremitäten immer kürzer werden. Wenn endlich das vollständig gerade gewordene Hinterende den hinteren Pol des Eies erreicht hat (vgl. Fig. 16), sind das zweite bis neunte Paar der Abdominalanhänge vollständig rückgebildet, das zehnte und elfte Paar haben dagegen eine weitere

[1] Fr. Leydig, Über die Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Reichert u. Du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie. 1860. — Lee, Les balanciers des Diptères etc. Recueil Zoolog. Suisse. Tome II. 1885.

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

Entwicklung erfahren. Was das elfte Paar anbetrifft, so stellt dasselbe, wie oben gesagt, die künftigen Cerci dar, ist sehr lang, aber noch ungegliedert und auf die Bauchseite eingebogen. Das zehnte Paar der Abdominalanhänge ist viel kürzer als das elfte und verwandelt sich in der postembryonalen Entwicklung in zwei kleine Anhängsel, welche beim Männchen zeitlebens in der Gestalt von Doppelhäkchen persistiren (Fig. 17) und an der ventralen Seite des zehnten Bauchsegmentes befestigt sind, beim Weibchen aber (Fig. 18) schon im »Larvenstadium« sich mehr und mehr reduciren, um endlich ganz verloren zu gehen. Die Cerci bleiben ungegliedert bis zum Ende der Embryonalentwicklung (Fig. 19) und gliedern sich erst nach dem Verlassen des Eies.

Zur Zeit, wo das Schwanzende des Embryo zum hinteren Pole des Eies gelangt, ist die Bildung der Körperseiten schon ziemlich weit vorgeschritten, und es beginnt nun, von hinten nach vorn, die Bildung des Rückens. Die letztere erfolgt ganz allmählich und besteht im Zusammentreffen der Körperseiten auf der dorsalen Mittellinie des Eies. Bloß im vorderen Theile des Embryo vollzieht sich dieser Process auf eine mehr verwickelte Art. Wenn nämlich der Rücken nur im hintersten Theile des Embryonalleibes geschlossen ist und die ganze vom Embryo nicht umwachsene Eioberfläche noch nackt, beziehungsweise nur mit Serosa bedeckt ist, — erscheint auf der Rückenseite des Eies eine Bildung, welche dem von Kowalevsky für Hydrophilus beschriebenen Rückenorgan in allen wesentlichen Zügen entspricht. Dieses »Rückenorgan« von Blatta (Fig. 16) ist eine Platte, welche aus sehr hohen cylindrischen Zellen besteht; im Basaltheile jeder solcher Zelle liegt ein sehr großer rundlich-ovaler Kern. Um den Mittelpunkt dieser Platte herum sind die Zellen am höchsten, an ihren Rändern aber werden dieselben immer niedriger und gehen ganz allmählich in die flachen Serosazellen über. Es ist evident, dass das Rückenorgan, oder besser die Rückenplatte, nichts Anderes, als einen modificirten Theil der Serosa darstellt. Mit dem Wachsthum des Embryo und mit dem Vorrücken des Kopfes zum Vorderpole des Eies beginnt das Rückenorgan unter der Bildung einer weiten Querspalte in den Dotter sich einzustülpen (Fig. 20). Zu dieser Zeit ist der Rücken bis zur Rückenplatte schon vollständig fertig, und die Einstülpung des Rückenorgans, welche von der Zusammenziehung der Einstülpungsspalte begleitet wird, führt natürlich zum Verengen der Amnionbasis und zum Schließen des »Rückennabels«, das heißt der eben beschriebenen Einstülpungsöffnung. Was aus dem eingestülpten Rückenorgane wird, darüber bin ich noch nicht ganz im Klaren; doch scheint es zur

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

Bildung der Verbindungshaut zwischen Kopf und Prothorax sowie des hinteren Theiles des Kopfes zu dienen. Erst nachdem sich der Rücken vollständig geschlossen, beginnt die Bildung der Tracheen durch Einstülpungen des Ektoderms. Wegen dieses späten Auftretens der Tracheen ist der Embryo von Blatta ganz besonders zum Studium der Extremitätenanlagen geeignet, während bei anderen Insekten die Extremitätenstummel mit Stigmenwülsten leicht verwechselt werden können.

Nachdem ich die Thatsachen der äußeren Entwicklung von Blatta dargelegt habe, halte ich für angemessen, hier noch einige allgemeinere Betrachtungen anzuknüpfen.

In erster Linie muss ich nachdrücklich darauf hinweisen, dass der von mir beschriebene Embryo achtzehn Paare gut entwickelte Anhänge besitzt, von welchen beim Männchen neun, beim Weibchen aber acht Paare zeitlebens persistiren. Alle diese Anhänge haben anfänglich einen ganz gleichen Bau und ihre Höhlen kommuniciren mit den entsprechenden Somitenhöhlen. Auf den letztgenannten Umstand lege ich besonderes Gewicht, da es, meiner Meinung nach, für die morphologische Deutung des einem bestimmten Somiten angehörigen Anhanges ganz gleichgültig ist, ob dieser Anhang, nach der neuen Graber'schen Terminologie[1], end-, mittel- oder gar seitenständig ist. Ich halte somit die von Graber vorgeschlagene Eintheilung der Embryonalanhänge der Insekten in opistho-, meso- und pleurostatische überhaupt für gänzlich überflüssig. Die Behauptung Graber's, dass alle abdominalen Anhänge sich nur während der Embryonalperiode erhalten und stets vollkommen ungegliedert sind, wird jetzt ebenfalls hinfällig, da sich bei Blatta die zwei letzten Paare der Bauchextremitäten in der postembryonalen Entwicklung erhalten und die Cerci sich reichlich gliedern. Was speciell die Anhänge von Blatta anbetrifft, so sind dieselben »mittelständig«, die »opisthostatischen« Fühler- und Cercianlagen ausgenommen. Das erste Paar der Abdominalanhänge von Blatta ist anfänglich, wie wir oben gesehen haben, den übrigen Anhängen vollkommen gleich gebaut, und die spätere birnförmige Gestalt der ersten Bauchanhänge ist also entschieden sekundär. Demgemäß halte ich, Graber gegenüber, nicht für »möglich, dass die abdominalen Segmentanhänge ursprünglich schon als Kiemen fungirten, bezw. dass die Vorfahren der Insekten und Spinnen heteropod waren und gewissen, mit hinteren Kiemensäcken ausgestatteten Crustaceen nahe standen«. Im Gegentheil glaube ich, dass die Insekten entschieden von poly- und homopoden, wahrschein-

[1] l. c. (Polypodie etc.) p. 609.

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

lich Scolopendrella-artigen Vorfahren abzuleiten sind, welche nicht im Wasser lebten, sondern höchstens ein amphibisches Leben führten, jedenfalls aber mit den Crustaceen nichts zu thun hatten.

Auch in einer anderen Hinsicht ist der Blatta-Embryo sehr lehrreich für die richtige Beurtheilung einiger Gliedmaßen der Hexapoden. Ich meine die Frage über die sogenannten »sekundären« Bauchanhänge am Ende des Hinterleibes, wie den Orthopteren- und Hymenopteren-Ovipositor, den Stachel und dergleichen. Gewöhnlich hält man dieselben nicht für wahre Homologa der thorakalen Beine, weil diese Bildungen erst in späteren Entwicklungsstadien, bezw. in der postembryonalen Entwicklung erscheinen, und sich auf subcutane Imaginalscheiben zurükführen lassen, wie dies z. B. in der schönen Arbeit Uljanin's[1] über die postembryonale Entwicklung der Biene gezeigt worden ist. Bis jetzt bestand nur eine einzige, allgemein ganz unberücksichtigte Ausnahme von dieser Regel: die männlichen Appendices copulatorii der Schmetterlinge. Schon Barthelemy[2] hat angegeben, dass diese Organe der Lepidopteren aus dem letzten Paare der Raupenfüße ihren Ursprung nehmen, und in meiner Dissertation über die männlichen Geschlechtsorgane der Lepidopteren[3] konnte ich diese Angabe durchaus bestätigen. Neuerdings fasst zwar Graber die Abdominalanhänge der Raupen als sekundäre Bildungen auf, weil dieselben erst sehr spät, »nachdem die vier Kopfsegmente schon zu einer einheitlichen Kapsel verschmolzen«, auftreten, wobei er sich theilweise auf die Tichomirow'schen Angaben beruft; Letzteres aber mit Unrecht, da Tichomirow auf p. 41 und 42 seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori (Moskau 1882) ausdrücklich sagt, dass die Abdominalanhänge schon sehr früh auf allen Bauchsegmenten, mit Ausnahme des ersten, zum Vorschein kommen. Es scheint also kein Grund vorzuliegen, die »pedes spurii« der Raupen als sekundäre Bildungen zu betrachten; im Gegentheil sind dieselben echte embryonale Gliedmaßen, welche in der postembryonalen Entwicklung beibehalten werden und deren letztes Paar beim Männchen in der Rolle der Appendices copulatorii zeitlebens persistirt. Aber wenn auch die sekundäre Natur dieser Bildungen erwiesen wäre, zeigt die Entwicklungsgeschichte von Blatta aufs deutlichste, dass die hinteren Abdominalan-

[1] Nachrichten der Moskauer Gesellschaft der Liebhaber von Naturkunde, Anthropologie und Ethnographie. Bd. X. 1872. Russisch.

[2] Recherches d'anatomie et de la physiologie générale sur la classe des Lepidoptères. Toulouse 1864.

[3] Beilage zum 52. Bande der Schriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. St. Petersburg 1886. Russisch.

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

hänge der Insekten auch einen direkten und unzweifelhaft primären Ursprung haben können. Noch mehr: die scheinbar echt-sekundären Bauchanhänge der vollendeten Insekten sind ebenfalls von ganz gleicher morphologischer Bedeutung und müssen für wahre Homologa der übrigen Extremitäten gehalten werden. Man erinnere sich nur, dass die Thoraxbeine bei einigen Insekten, wie z. B. bei der Biene, bei den Borkenkäfern etc. in der embryonalen Entwicklung sich anlegen, im Larvenstadium schon verschwunden sind, in der weiteren Entwicklung aber von Neuem auftreten, also bei dem vollendeten Insekte »sekundäre« Bildungen darstellen. Und Niemand wird doch zögern, die Homologie der Thoraxbeine eines Hylesinus oder einer Biene mit den Brustbeinen anderer Insekten anzuerkennen! Die Endanhänge des Abdomens besitzen aber ganz eben so zweierlei Ursprung: die einen erscheinen in der embryonalen Entwicklung und verschwinden später, um sich im Puppenstadium von Neuem zu entwickeln, die anderen gehen vom Embryo direkt in die späteren Entwicklungsstadien und in den Organismus des Imago über. Die letzteren sowie die ersteren sind ganz gleichwerthige Bildungen, eben so wie die »sekundären« und »primären« Thoraxbeine.

Zum Schlusse noch eine Bemerkung zur Morphologie der Larvenformen der Insekten. Wie bekannt, machte Brauer[1] schon 1869 die Zoologen darauf aufmerksam, dass bei der Beurtheilung der morphologischen Bedeutung der Insektenlarven die Abwesenheit der Metamorphose bei den niedersten Hexapoden und die Ähnlichkeit verschiedener Larven mit der Campodea stets im Auge zu halten ist. Da aber Campodea den wahrscheinlichen Insekten-Vorfahren sehr nahe steht, so hält Brauer die sogenannten »campodeenförmigen« Larven für die primitivsten Larvenformen und schreibt bloß ihnen eine phylogenetische Bedeutung zu; alle übrigen Formen von Larven, wie z. B. Raupen, Maden etc. sind nach ihm als sekundäre, durch postembryonale Anpassung hervorgerufene Formen anzusehen. Diese Ansicht ist auch bis jetzt die herrschende, obwohl seither schon sehr viele entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Thatsachen entdeckt worden sind, welche zu einiger Modificirung der Brauer'schen Thesen bewegen sollten. Schon sehr bald nach dem Erscheinen der eben citirten Arbeit Brauer's erschienen die Abhandlungen von Bütschli[2] und Kowalevsky[3], welche zeigten, dass verschiedene Insektenlarven,

[1] Verhandlungen d. zool.-bot. Gesellschaft in Wien. Bd. XIX. 1869.

[2] Die Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.

[3] Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. de l'Acad. d. sciences. St. Petersburg 1871. 4°. T. XVI. No. 12.

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

die apoden sowie die hexa- und polypoden, von den Embryonen abstammen, bei denen nicht nur Brustfüße, sondern auch eine Anzahl Abdominalanhänge vorhanden sind, dass also alle Larvenformen, mit Einschluss der »primitiven« campodeenartigen Larven, im Embryonalstadium mehr als hexapod sein können. Obgleich nun die Angaben von Bütschli und Kowalevsky in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten (schwerlich mit Recht) angezweifelt worden sind, so scheint jedenfalls die Entwicklung von Blatta keinen Zweifel mehr darüber zuzulassen, dass der Insektenembryo seinem Wesen nach polypod oder, um mit Graber zu sprechen, pantopod ist, dass folglich die Insekten von myriapodenartigen Geschöpfen abzuleiten sind. Demgemäß halte ich für vollkommen gerechtfertigt, den polypoden Insektenlarven, wie z. B. den Raupen, eine große phylogenetische Bedeutung beizulegen. Dafür spricht auch die schon von Balfour [1] mit Recht betonte Ähnlichkeit der Organisation von Peripatus mit dem Bau der Lepidopterenlarven. Die polypoden Insektenlarven weisen also auf polypode Insektenvorfahren hin; die sechsfüßigen, besonders die campodeenartigen Larven entsprechen den niedersten Hexapoden, den Insecta epimorpha (Haase), und bloß die apoden oder madenförmigen Larven stellen ganz sekundäre, durch postembryonale Anpassung erzeugte Formen dar.

St. Petersburg, den 10./22. November 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. Ei von Blatta germanica mit einem jungen Keimstreifen. *a*, der Keimstreif; *b*, der Seitenlappen. Zeiss, Oc. 2, Obj. A.

Fig. 2. Derselbe Keimstreif en face. *a*, die Seitenlappen mit den Fühleranlagen a_1; *b*, das Hinterende des Keimstreifs; *c*, die Mundeinstülpung; *d*, Mandibeln; *f*, Maxillen; *g*, Unterlippe; *h*, *i*, *k*, Brustfußanlagen, als Ektodermzellengruppen; *m*, die beginnende Gruppirung der Zellen für die Anlagen des ersten Paares von Abdominalfüßen. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 3. Ein Stück Blastoderm mit dem in Bildung begriffenen Keimstreifen. *a*, das anliegende Blastoderm; *b*, die Centra der Bildung der Extremitäten. Seibert, homogene Immersion 1/8, Oc. 2. An mehreren Stellen des Präparates erblickt man karyokinetische Figuren.

Fig. 4. Ein Keimstreif, etwas älter als der der Fig. 2, en face. *n*, die Oberlippe. Die Bedeutung der anderen Buchstaben ist dieselbe wie in der Fig. 2. Die Bildung der Extremitäten ist etwas weiter gegangen; bloß die Anlagen der Mandibeln und der ersten Bauchanhänge bleiben noch auf demselben Stadium stehen, wie in der Fig. 2. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

[1] Comparative Embryology. Vol. I. p. 353.

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

Fig. 5. Ein Keimstreif mit vier Paaren Kopfanhängen, drei Brustfuß- und einem Abdominalfußpaare. Zeiss, Oc. 2, Obj. A.

Fig. 6. Ei mit einem wenig älteren Keimstreifen im Profil. *a*, die Kopflappen; *b*, die Fühler; *c*, Mandibeln; *d*, Maxillen; *f*, Unterlippe; *g*, *h*, *i*, Brust-, *k*, *m*, Abdominalfußanlagen; *n*, die Schwanzlappen; *o*, die Embryonalhüllen (Amnion und Serosa). Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 7. Ein Keimstreif vom Stadium der Fig. 6 en face. *Ob*, Oberlippe; *os*, Mund; *an*, Anus; *ms*, die durchscheinenden mit Mesoderm ausgekleideten Höhlen der Anhänge. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 6. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 8. Ein junger Embryo mit vier Paar Abdominalfüßen en face. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 9. Ei mit einem solchen Embryo in Profilansicht. *a*, Serosa; *b*, Amnion. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 10. Ein Embryo mit voller Anzahl der Embryonalextremitäten. *a*, das Kopf-, *b*, das Schwanzende des Embryo; *c*, die Oberlippe; *d*, die Fühler; *f*, die Mandibeln; *g*, die Maxillen; *h*, die Unterlippe (die zweiten Maxillen); *i*, *k*, *m*, die Brustfüße; *1—11*, die Abdominalanhänge. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 11. Ein Sagittalschnitt durch das Ei mit einem solchen Embryo. (Nach einer Schnittserie kombinirt, bloß das eingebogene Schwanzende nach einer anderen Schnittserie gezeichnet.) *a*, Oberlippe; *b*, Antenne; *c*, Ösophagus; *d*, Hinterdarm; *ec*, Ektoderm; *ms*, Mesoderm; *f*, Höhle der Extremitäten; *g*, die Höhlen der Somiten; *g*, eine solche Höhle im ersten Kopfsegmente; *Pr*, Eiprotoplasma; *dz*, Dotterzellen; *dv*, Dottervacuolen, die im frischen Zustande mit Fett erfüllt waren; *m*, die Zellen des in Bildung begriffenen Oberschlundganglion. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 12. Der Bauchanhang des ersten Paares *a* beginnt sich umzubilden. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 13. Derselbe im Längsdurchschnitt. *a*, Ektoderm; *b*, Mesodermzellen. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 14. Ein älterer Embryo mit birnförmigem ersten Abdominalanhange *a*, während die Cerci *b* sehr lang geworden sind; alle übrigen Bauchextremitäten, das weiter entwickelte zehnte Paar *c* ausgenommen, stark reducirt. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 15. Der fertige erste Abdominalanhang. *a*, Stielchen; *b*, Facetten; bei *c* ist ein Stück der facettirten Cuticula abgetragen, um die fächerartig angeordneten langen Ektodermzellen sichtbar zu machen. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 16. Ein Embryo mit beginnender Bildung des Rückens. *a*, Serosa; *b*, Rückenorgan; *c*, Ösophagus; *d*, Enddarm; *f*, der Abdominalanhang des ersten Paares; *g*, der des elften (Cerci); *h*, der des zehnten Paares. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 17. Das mit Kali causticum behandelte Hinterende von Blattamännchen, von unten. *a*, Cerci; *b*, die aus dem zehnten Paare der embryonalen Bauchfüße hervorgegangenen Genitalanhänge; *c*, *d*, das letzte Bauchsegment, dessen vordere Hälfte *d* dem zehnten, die hintere Hälfte *c* aber dem elften Embryonalbauchsegmente angehört.

Fig. 18. Das eben so behandelte Hinterende einer weiblichen Larve. *a*, die rudimentären Genitalanhänge (das zehnte Paar der embryonalen Bauchfüße); *b*, Cerci.

Fig. 19. Ein fertiger Blattaembryo. *a*, Cerci; *b*, Genitalanhänge; *c*, Augen.

Fig. 20. Ein Blattaembryo mit dem sich einstülpenden Rückenorgan *a*. Zeiss, Oc. 2, Obj. A.

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

Wilh. Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: 48

Autor(en)/Author(s): Choldokovsky N.

Artikel/Article: Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. 89-100