

nach seinen Erfahrungen an Lepidopteren nicht beipflichten, er kommt vielmehr zu folgenden Schlüssen:

Innerhalb des Rahmens einer Species herrscht die alternative Vererbung. Hier können neu auftretende Merkmale, wenn sie dominant und für die Erhaltung der Art vorteilhaft sind, in kurzer Zeit zu herrschenden werden. Aber auch die recessiven Merkmale bleiben bei der alternativen Vererbung erhalten und können, wenn sie sich in bestimmten Verbreitungsgebieten der Art als nützlich erweisen, durch die natürliche Zuchtwahl schließlich auch zu herrschenden Formen werden. Nur ganz ausnahmsweise tritt die alternative Vererbung jedoch aus dem Rahmen der Art heraus. An ihre Stelle tritt bei größerer physiologischer Divergenz der gekreuzten Typen eine intermediäre Vererbung. Das länger Bestehende gewinnt nach Standfuß infolge stärkerer Vererbungsenergie die Oberhand über das später Gewordene; deshalb besteht eine Hauptfunktion der intermediären Vererbung in der Sicherung und Reinerhaltung der Art.

Die Standfußschen Forschungsergebnisse stützen sich, wie zum Schluß nochmals ausdrücklich betont sei, auf ein außerordentlich umfangreiches Zuchtmaterial, wovon ich mich bei der Durchsicht der sehr reichhaltigen Sammlung von Testobjekten im Entomologischen Institut der eidgenössischen technischen Hochschule in Zürich persönlich überzeugen konnte.

## 8. Embryologisches über *Forficula auricularia* L.

Von Henrik Strindberg.

(Aus dem Zootomischen Institut der Hochschule zu Stockholm.)

(Mit 4 Figuren.)

eingeg. 9. Juni 1915.

Durch die schöne Arbeit von Prof. Heymons: »Die Embryonalentwicklung von Dermaptera und Orthoptera«, haben wir die Entwicklung einiger pterygoten Insekten sehr gut kennen gelernt. Unter den zahlreichen, bedeutungsvollen Fragen, die Heymons in der betreffenden Arbeit behandelt und diskutiert, ist speziell die der Keimblätterfrage der Insekten zu bemerken. Seine Ansichten hinsichtlich dieses Themas sind allzu bekannt, um hier erörtert zu werden. Wir wissen auch, daß im Laufe der Jahre eine Opposition gegen die Auffassung Heymons erschienen ist und daß einige Forscher dieselben Insekten wie Heymons embryologisch wieder untersucht haben, um einen festeren Grund für die Richtigkeit ihrer Beobachtungen und Schlußfolgerungen gegen Heymons zu erhalten. So wurde, wie bekannt, *Phyllodromia germanica* und *Gryllotalpa vulgaris* von Nusbaum und Fulinski (1906 bzw. 1909) studiert.

An *Phyllodromia* ist dann von den beiden genannten Forschern nachgewiesen, daß das Mitteldarmepithel aus dem unteren Blatte, primäres Entoderm, durch Differenzierung dreier Anlagen, einer vorderen, einer hinteren und einer mittleren, entsteht. Außer dem Mitteldarmepithel bilden sich aus den drei Anlagen auch die Subösophagealkörper und die Butzellen, die somit ebenfalls entodermal sind. Ähnliches trifft auch für *Gryllotalpa* zu, obschon es hier nur eine vordere und eine hintere Anlage geben soll (vgl. Nusbaum und Fulinski 1909, Fig. 11 d und 11 c).

Durch meine Untersuchungen an Repräsentanten verschiedener Insektenordnungen habe ich die Auffassung von Nusbaum und Fulinski bestätigen können, in der Meinung nämlich, daß das Mitteldarmepithel der pterygoten Insekten nicht ectodermal sondern entodermal ist. Unter den Orthopteren habe ich aber nur eine Art, *Dixippus morosus*, embyologisch studiert. Es war daher für meinen Zweck bedeutungsvoll, daß mir diesen Frühling durch die Güte des Herrn A. Aaröe an der hiesigen Hochschule ein paar Dutzend Eier von *Forficula auricularia* zur Verfügung gestellt wurden, um so mehr, da Heymons seine Auffassung über die Keimblätterfrage der pterygoten Insekten durch eingehende Untersuchungen speziell an *Forficula* begründete.

Leider waren die Eier größtenteils in einem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium der Entwicklung, so daß ich nichts über die Entstehung der Anlagen des Mitteldarmepithels berichten kann. Da dies für meine Aufgabe entscheidend ist, muß ich mich auf eine Beschreibung der verschiedenen Darmabschnitte älterer Embryonen beschränken und im übrigen auf die Darstellung von Nusbaum und Fulinski hinweisen, von denen auch die Entstehung der Anlagen des Mitteldarmepithels von *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* verfolgt wurde.

Die Fig. 1 stellt einen medianen Sagittalschnitt durch den Vorderdarm, *vd*, eines ziemlich alten *Forficula*-Embryos dar, des jüngsten, den ich zur Verfügung gehabt habe. Dorsal und ventral von der Ectoderm-einstülpung finden wir eine Mesodermsschicht, *mes*, die ventral noch sehr kurz ist, während sie dorsal stark entwickelt erscheint und auch eine Strecke weit auf den Boden des blinden Endes der Vorderdarm-einstülpung übergreift. Der übrige Teil des Bodens ist dagegen nicht von Mesoderm bedeckt und bildet wie eine Wucherung, die eine starke Vorwölbung des Ectoderms nach innen bewirkt. Zwischen der Wucherung und dem Dotter bemerken wir eine ziemlich dicke Zellschicht, *ent*, die aber nicht die Wucherung allein bedeckt, sondern nach oben ausgedehnt wird und auf die dorsale Seite des Vorderdarmes übergreift, wo sie nach innen von dem bekleidenden Mesoderm verfolgt werden

kann. Die betreffende Zellschicht bedeckt also das ganze blinde Ende des Vorderdarmes und stellt, wie wir später sehen werden, eine Partie des Mitteldarmepithels dar. Ventral ist sie durch eine deutliche Lücke von dem hier befindlichen Mesoderm geschieden (vgl. die Fig.).

Nach dieser Beschreibung meiner Fig. 1 können wir uns der Arbeit Heymons' zuwenden. Wir finden dann in seiner Fig. 37, Taf. IV, ein mit meiner Fig. 1 ziemlich übereinstimmendes Bild wieder. Erstere scheint nur etwas jünger zu sein, indem dorsal zwischen dem Ectoderm und Mesoderm noch keine Ganglienzellen liegen, was jedoch in meiner Abbildung, *gglz*, der Fall ist. Tatsächlich sind aber unsre Figuren beide einem gleich alten Embryo entnommen, denn es heißt l. c. 46: »Bereits

Fig. 1.



Bedeutung der für die Figuren gültigen Bezeichnungen: *am*, Amnion; *blz*, Blutzellen; *d*, Dotter; *dk*, Dotterkern; *ent*, Entoderm (Mitteldarmepithel); *gglz*, Ganglienzellen; *hd*, Hinterdarm; *hg*, hintere Grenzlamelle; *mes*, Mesoderm des Vorder- oder Mitteldarmes; *ob*, Oberlippe; *vd*, Vorderdarm; *vg*, vordere Grenzlamelle. Die Figuren sind alle mit Reicherts Mikroskop Oc. 1, Obj. 7a und Leitz Zeichenapparat gezeichnet. Verkleinerung um  $\frac{1}{3}$ .

in dem Stadium der Fig. 37 hatte die Anlage des Schlundnervensystems ihren Anfang genommen. Da aber der in der Figur dargestellte Schnitt seitlich von der Medianlinie geführt war, konnte keine der Einstülpungen, welche genau median liegen, getroffen werden.« Die drei Einstülpungen in der dorsalen Wand des Vorderdarmes meiner Fig. 1 liefern also die Anlagen des Eingeweidennervensystems, wie es Heymons näher beschrieben hat.

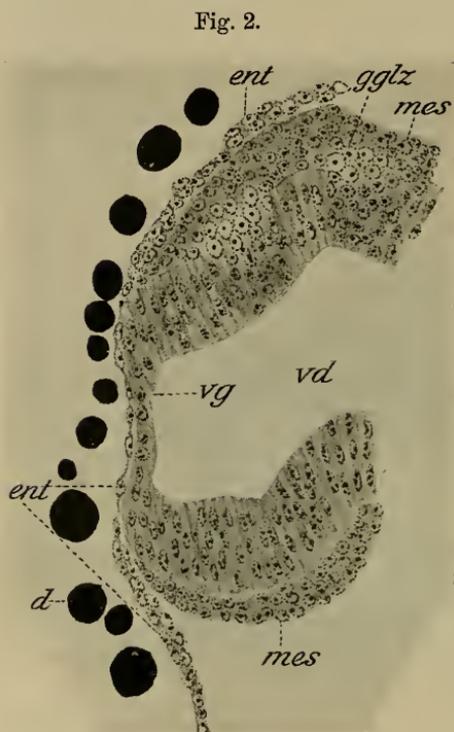
Weiter ist zu bemerken, daß die lateral von der Medianlinie gelegenen Schnitte in der von mir studierten Schnittserie übrigen den

medianen im Prinzip völlig ähnlich sind, so daß wir ohne weiteres die beiden Bilder vergleichen können. Eine große Ähnlichkeit ist in dem Aussehen und in der Ausdehnung des Mesoderms zu beobachten, sowie in dem Vorhandensein der oben erwähnten »Wucherung«. Dagegen ist nichts von dem in meiner Fig. 1 mit *ent* bezeichneten Zellverband zu sehen. Unzweideutig müssen wir aber einen solchen auch bei den von Heymons untersuchten Embryonen desselben Altersstadium erwarten, und wir können daher annehmen, daß Heymons die Grenzlinie zwischen dem betreffenden Zellverband und dem Rest des Vorderdarmes übersehen hat. Ich stimme somit mit Nusbaum und Fulinski (1906) überein, wenn sie sich für *Phyllodromia* folgendermaßen ausdrücken: »Die vordere Entodermanlage an dem blinden Ende des Stomodäums besteht anfangs aus mehreren Zellenlagen (Fig. 5 und 6), was auch der Fig. 40, 41, Taf. 5, in der Arbeit von Heymons (bei *Forficula*) entspricht. Der hochverdiente Forscher hat aber die Grenze zwischen Entoderm und der ectodermalen Wand des Stomodäums nicht bemerkt . . .« l. c. 372. Hier will ich außerdem nur bemerken, daß »die aus mehreren Zellenlagen bestehende vordere Entodermanlage«, in dem betreffenden Stadium nicht so groß ist, wie es Nusbaum und Fulinski meinen, indem sie ihrerseits die Entodermanlage mit der oben erwähnten »Wucherung« teilweise verwechselt haben (vgl. meine Fig. 1). Denn die »Wucherung« hat meiner Meinung nach nur mit dem Längswachstum des Vorderdarmes zu tun, ähnlich wie ich es bei *Vespa* und *Trachusa* beobachtet habe. Dafür sprechen auch die zahlreichen Teilungsfiguren, die in dem Ectoderm des Vorderdarmes auftreten. Tatsächlich handelt es sich dabei — wenigstens bei den von mir untersuchten Embryonen — um eine Ausströmung der Zellen, die das soeben besprochene Bild hervorruft.

Im Prinzip dasselbe Bild finden wir am Hinterdarm wieder, so daß ich keine Abbildung zu geben brauche.

Ich gehe nun zur Besprechung älterer Embryonen über. Die Fig. 2 stellt einen medianen Sagittalschnitt durch das blinde Ende des Vorderdarmes, *vd*, dar. Wir finden im Prinzip wenig Neues. Der Boden der Ectodermwand ist ziemlich stark abgeplattet worden und von nun an als die bekannte vordere Grenzlamelle, *vg*, zu bezeichnen; über dieselbe zieht wie in der früheren Figur der Zellverband *ent*; er ist aber hier stark nach vorn und hinten lamellenartig verlängert worden und in der Nähe der vorderen Grenzlamelle in ein dünnes Plattenepithel umgewandelt. Die Verlängerung nach hinten bildet eine frei hervorschiebende Lamelle, die von unten her den Dotter *d* bedeckt und nach einer Strecke mit freiem Rand endigt. Dorsal und ventral ist das Mesoderm, *mes*, zu sehen und hier kräftiger als in der vorigen Figur entwickelt.

Ein medianer Sagittalschnitt durch den Vorderdarm eines ziemlich entsprechenden Stadiums ist in der Fig. 38, Taf. V, Heymons' wiedergegeben (vgl. auch Fig. 43, Taf. VI). Beide Figuren sind einem Embryo vor der Umrollung entnommen, und dorsal finden wir zwischen dem Ectoderm und Mesoderm die Ganglienzellanhäufungen des Eingeweidenervensystems *gglx.* Die beiden in meiner Fig. 2 wiedergegebenen Anhäufungen entsprechen unzweideutig den beiden in der Fig. 38 von Heymons mit *ggl.phar.* und *n.spl.* bezeichneten Bildungen. Wenn somit die Ähnlichkeiten zwischen unsern beiden Abbildungen in dem proximalen Teil des Vorderdarmes sehr groß sind, ist aber dies in dem am meisten distal gelegenen Teil nicht in demselben Maße der Fall, indem in Übereinstimmung mit der Auffassung Heymons' zwar von dem blinden Ende des Vorderdarmes Lamellen ausgehen, die das Mitteldarmepithel liefern sollen, dieselben aber in dem Ectoderm des Vorderdarmes wurzeln (vgl. Fig. 38, Taf. V, *eplw* und *eplv* mit meiner Fig. 2, *ent*). Da wir wohl an einer Homologie der beiden erwähnten Zellschichten kaum zweifeln können, ist es deutlich,



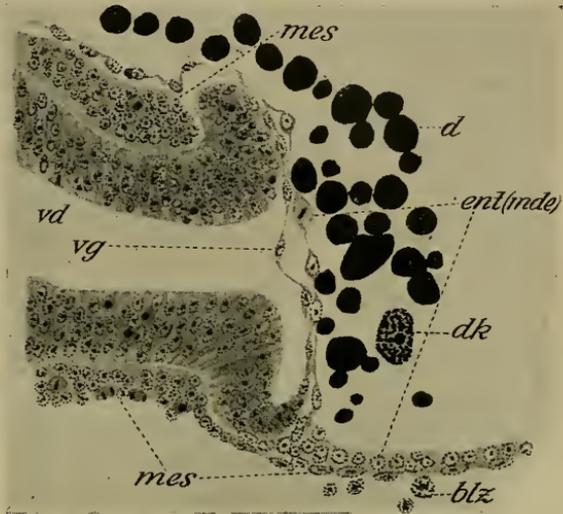
daß Heymons die Abgrenzung der Zellschicht *eplw*, *eplv* bzw. *ent* von dem Ectoderm des Vorderdarmbodens nicht beobachtet hat. Was ich in diesem Stadium über den Vorderdarm gesagt habe, gilt prinzipiell auch für den Hinterdarm (vgl. die Fig. 39, Taf. V, Heymons).

Ich habe zuletzt noch die Figuren 3 und 4 zu besprechen. Sie stellen beide mediane Sagittalschnitte durch den Vorder- bzw. Hinterdarm eines *Forficula*-Embryos unmittelbar nach der Umrollung dar. In der ersteren Figur ist die distale Partie des Vorderdarmes stark erweitert worden, was im Zusammenhang mit der Bildung der Valvula cardiaca steht, und gleichzeitig hat sich die vordere Grenzlamelle beträchtlich verdünnt. Dasselbe trifft auch für den Zellverband *ent* (*mde*) zu. Die Kerne der verschiedenen Zellen liegen ziemlich weit vonein-

ander entfernt, und dies Verhältnis wird auch in der dorsal von dem Vorderdarm liegenden Partie desselben Zellverbandes beibehalten. Ventral dagegen finden wir frühere Verhältnisse wieder. Die Lamelle *ent* begibt sich, an die

Fig. 3.

Ventralseite des Dotters gedrückt, nach hinten und ist in diesem Stadium der entsprechenden Lamelle vom Hinterdarm begegnet und mit derselben völlig verlötet. Nach vorn dringt sie eine kurze Strecke zwischen dem Ectoderm und Mesoderm ein. Letzteres ist dorsal hinten scharf abgegrenzt; ventral dagegen können wir



bemerken, daß sich das Mesoderm nach hinten fortsetzt und eine zweite Zellschicht nach unten von dem soeben besprochenen Zellverband bildet. Die beiden Zellschichten liegen dicht aneinander, können aber überall durch die verschiedene Form und Farbe der Zellkerne sehr gut geschieden werden, wie dies aus der Fig. 3 hervorgeht. Die mesodermale Schicht stellt natürlich die Muscularis des Mitteldarmes dar. Hinsichtlich der Verhältnisse am Hinterdarm desselben Embryos brauche ich nur auf die Fig. 4 hinzuweisen.

Fig. 4.



Nach Beschreibung der Figuren 1—4 können wir also behaupten, daß das Mitteldarmepithel wenigstens vorn im Embryo von dem in der Fig. 1 ersichtlichen Zellverband, *ent*, gebildet wird, indem wir in einigen Stadien denselben an derselben Stelle wiedergefunden und die Umwandlung in dem Mitteldarmepithel konstatiert haben.

Dies findet in bekannter Weise durch Auswachsen der Lamellen statt, die einander begegnen und von den Cölomsäckchen mit einer Muskelschicht versehen werden. Wir können wohl auch behaupten, daß Heymons hinsichtlich der Lamellenbildungen und ihrer Beziehung zu dem Boden des Vorder- und Hinterdarmes nicht ins klare gekommen ist. Dies beweist aber nicht, daß Heymons die Natur derselben unrichtig aufgefaßt hat, da sie wohl von dem Boden der betreffenden Darmabschnitte stammen können, um später durch Abspaltung frei zu werden und dann die in meinen Figuren wiedergegebenen Verhältnisse hervorzurufen. Ob das Mitteldarmepithel bei *Forficula* ectodermal oder entodermal ist, läßt sich also nicht durch meine Präparate entscheiden, indem wir für diesen Zweck noch jüngere Embryonalstadien notwendig brauchen.

Nun haben aber Nusbaum und Fulinski (1906 und 1909) im Prinzip bei *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* an älteren Embryonen ganz ähnliche Bilder wie ich an *Forficula* erhalten und sich in derselben Weise gegen die Auffassung Heymons' geäußert. Sie haben weiter die Entstehung der Mitteldarmanlagen durch Differenzierung aus dem unteren Blatte verfolgt und demgemäß das Mitteldarmepithel als entodermal erklärt<sup>1</sup>. Zu ganz ähnlichen Resultaten, d. h. daß das Mitteldarmepithel entodermal ist, bin ich auch durch meine Studien an *Eutermes*, *Gyropus*, *Dixippus*, *Formica*, *Vespa*, *Chrysomela*, *Bombyx* u. a. gekommen. Ich glaube daher recht zu haben, ein entodermales Mitteldarmepithel auch bei *Forficula* anzunehmen und daß dieses aus zwei Anlagen in dem unteren Blatte, einer vorderen und einer hinteren, entsteht. Dafür sprechen die Beobachtungen von Heymons hinsichtlich des Wachstums der Lamellen des Mitteldarmepithels, sowie die direkten Beobachtungen von Nusbaum und Fulinski über frühe Embryonalstadien. Meine Studien an *Eutermes*, *Gyropus* und *Dixippus* haben aber gelehrt, daß das Mitteldarmepithel in der ganzen Länge des unteren Blattes gebildet wird. Wenn dies richtig ist, können wir hier ein primäres Verhältnis erblicken, von dem die Entstehung einer vorderen und einer hinteren Anlage sekundär erfolgte. Als Zwischenform hinsichtlich der Bildung des Mitteldarmepithels wäre dann z. B. *Phyllodromia* zu betrachten (vgl. Nusbaum und Fulinski, 1906, l. c. 345).

Stockholm, im Juni 1915.

<sup>1</sup> Auch Cholodkovski (1891) leitet das Mitteldarmepithel bei *Phyllodromia* von einer vorderen und einer hinteren Anlage des unteren Blattes her, was ich einem Zitat aus der Arbeit von Nusbaum u. Fulinski (1906) entnehme (s. Literaturverzeichnis).

## Literaturverzeichnis.

- Cholodkovski (1891), Embrionalnoje razvitie prussaka (*Phyllodromia germanica*) St. Petersburg.
- Heymons (1895), Die Embryonalentwicklung von Dermaptera und Orthoptera. Jena.
- Nusbaum u. Fulinski (1906), Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia* (*Blatta germanica* L.). Zool. Anz. Bd. XXX.
- (1909), Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII.
- Strindberg (1913), Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI.
- (1914), Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Orthopteren. *Dixippus morosus* Br. Zool. Anz. Bd. XLV.
- (1914), Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwicklung. *Vespa vulgaris* usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXII.
- , Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen (soll in Zeitschr. f. wiss. Zool. erscheinen).
- (1915), Über die Bildung und Verwendung der Keimblätter bei *Bombyx mori*. Zool. Anz. Bd. XLV.

9. Abermaliges Vorkommen der ♂ von *Apus* (*Lepidurus*) *productus* L.

Von Dr. Erich Hesse.

eingeg. 12. Juni 1915.

Gelegentlich einer Exkursion am 6. Mai 1915 in den Forst Briese-  
lang bei Nauen, dessen Gräben, Tümpel, Lachen und bruchige Zonen  
bei dem außerordentlich hohen Wasserstand in diesem Frühjahr bis  
oben gefüllt oder überflutet waren, bemerkte ich neben geradezu massen-  
haftem Auftreten von *Branchipus grubii* Düb. auch das sehr zahlreiche  
Vorkommen von *Apus* (*Lepidurus*) *productus* L. Beim Herausfischen  
einer großen Zahl geschlechtsreifer ♀ fiel mir in einem der Gräben ein  
etwas kleineres Stück durch die mehr rundliche und weniger ovale,  
daher also breitere Form des Rückenschildes auf: es stellte sich als ♂  
heraus. Diese etwas breitere Gestalt, die ein etwas abweichendes Bild  
des Gesamthabitus bedingt, ist mir auch schon bei allen bisherigen ♂  
aufgefallen, und durch Messungen an reicherm Material würde die  
etwaige Konstanz dieses Merkmals noch näher zu prüfen sein. Wie  
mir Prof. Brauer mitteilte, wurden wenige Tage darauf auch von dem  
Sammler Günther noch zwei ♂ in genanntem Forst erbeutet, die von  
Prof. Brauer auch als solche bestätigt wurden. Es liegt somit nun-  
mehr mindestens schon der zweite Fall vor, daß ♂ dieses Krebses in zwei  
unmittelbar aufeinander folgenden Jahren aufgetreten sind, 1897 und  
1898 bei Leipzig, 1914 und 1915 bei Berlin, und es würde dies also  
meine auf S. 261 d. Jahrg. d. Zool. Anz. ausgesprochene Vermutung be-  
kräftigen, daß die ♂ wahrscheinlich häufiger und zahlreicher auftreten,  
wenigstens zu gewissen Zeiten oder Perioden, als im allgemeinen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Strindberg Henrik

Artikel/Article: [Embryologisches über Forficula auricularia L. 624-631](#)