

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

21556

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

NEUNTER BAND.

MIT 27 TAFELN UND 35 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1884.

Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten.

Vorläufige Mittheilung.

Von

J. A. Palmén

in Helsingfors.

Bei meiner Untersuchung über das Tracheensystem der Insekten fand ich bereits im Jahre 1876 in Heidelberg Veranlassung auch über die Geschlechtsorgane Beobachtungen anzustellen, und erlangte dabei Resultate, die in unerwarteter Weise die Morphologie derselben beleuchteten. Diesen Gegenstand beabsichtigte ich in derselben Weise zu behandeln, wie das Tracheensystem, und entschloss mich daher die Ergebnisse vorläufig nicht zu veröffentlichen. Später verhinderten amtliche und andere Beschäftigungen den Abschluss der definitiven Redaktion des Manuskriptes. Inzwischen erschien kürzlich im Zoologischen Anzeiger (Nr. 126 pag. 637—641) eine vorläufige Mittheilung von Herrn J. NUSBAUM, welche dasselbe Organsystem behandelt. Aus diesem Grunde finde ich mich veranlasst, auch meine Ergebnisse vorläufig zur Mittheilung zu bringen.

Wir beide haben die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen untersucht, — Herr NUSBAUM jedoch entwickelungsgeschichtlich, ich hingegen vergleichend-anatomisch. Die aus den Beobachtungen gezogenen Schlüsse sind theils identisch, theils gegenseitige Komplemente.

Ich untersuchte zunächst die Ephemeriden. Zwischen diesen und den übrigen anatomisch beschriebenen Insektengruppen stellte sich dabei ein Gegensatz heraus, indem bei den Ephemeriden die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen paarig sind, nicht nur bei den Larven aller Stadien, sondern auch bei den Imagines, und zwar in beiden Geschlechtern.

Diese Paarigkeit haben schon mehrere Autoren z. Th. bemerkt (RÉAUMUR; EATON, Tr. ent. Soc. Lond. 1871; und speciell JOLY, Ann. Mag. Nat. Hist., 1877. Febr. pag. 193); sie ist aber weder eingehend untersucht, noch morphologisch erkannt und verwerteth worden.

Bei den Männchen der Ephemeriden erstrecken sich die beiden Vasa deferentia unabhängig von einander fort, bis sie an der Ventralseite des neunten Segmentes zwei äußere Anhänge, die beiden Begattungsorgane, durchbohren, an deren Spitze oder Seite jedes für sich ausmündet. Diese zwei Anhänge sind bei einigen Arten (z. B. *Palingenia longicauda* Ol.) unter sich fast ganz frei; bei anderen (z. B. einigen Arten *Heptagenia*) verwachsen sie unter sich mehr oder weniger an der Basis, während die Spitzen und die Mündungen frei bleiben. Schon SWAMMERDAM und RÉAUMUR erwähnen sie; PICTET nennt sie »les appendices internes«, und EATON bezeichnet sie, bisweilen jeden für sich, bisweilen beide zusammen, als »the penis«.

Die beiden Vasa deferentia stoßen bisweilen (Imago von *Palingenia longicauda* Ol.) vor der Basis der Penes ziemlich dicht an einander; jedoch bilden sie hier unter sich keine Kommunikation, wie ich es an vollständigen Reihen von Querschnitten konstatirt habe. Nur bei einer einzigen Art meines Materiales, nämlich bei *Polymitarceys virgo* Ol., findet sich im neunten Segmente eine Querverbindung zwischen den beiden Schläuchen, die sich sonst wie bei den übrigen Arten verhalten.

Bei jüngeren Larven sind die Vasa deferentia dünne Stränge, längs deren die samenbereitenden Drüsen sitzen; diese Stränge inseriren im Integumente am Hinterrande des neunten Sternits, da, wo später (während der letzten Häutungen) die beiden Begattungsorgane hervorsprossen. Bei älteren Larven sammelt sich das Sperma in der Höhlung dieser Stränge; ihre Wände werden dadurch ausgedehnt, und diese Abschnitte fungiren dann als *Vesiculae seminales*. Die Spitzen der Stränge verbleiben eng, fungiren etwa als *Ductus ejaculatorii*. Gemeinschaftliche, unpaarige Drüsengebilde sind nicht vorhanden. Erst bei der letzten Häutung erhalten die Begattungsorgane ihre volle Entwicklung und die *Ductus* offene Mündungen.

Beim Weibchen verlaufen die beiden *Oviducte* ebenfalls selbständig nach hinten, bis sie an der ventralen Seite des Hinterleibes im Grunde der Hautfalte zwischen dem siebenten und achten Seg-

mente, jedes für sich, ausmünden. Bei einigen Arten ist diese Intersegmentalfalte den übrigen fast gleich, bei anderen etwas tiefer: bei noch anderen ist das siebente Segment bedeutend länger als die übrigen, oder auch (z. B. bei *Heptagenia elegans* Curt.) verlängert sich das Sternit desselben klappenartig (Oivalvula) und umschließt also einen größeren Raum, als die übrigen Segmentfalten. Das Körperintegument mit der Chitinschicht setzt sich kontinuierlich in die Falte fort, bis zu den Mündungen der beiden Oviducte, wo es in das Gewebe ihrer Wände übergeht und die Chitinschicht aufhört.

Die Oviducte sind bei den Larven Anfangs dünn, strangartig, und tragen die bekannten Eifollikel; sie inseriren zu beiden Seiten in der erwähnten ventralen Hautfalte. Je nachdem die Eier sich aus den Eiröhrchen in die Oviducte ansammeln, werden die Wände derselben ausgedehnt, und so werden aus diesem Abschnitte der Ausführungsgänge zwei uterusartige Gebilde hergestellt. Der Endabschnitt der beiden Gänge stellt dann ihre Vaginalportion vor. Weil aber keine gemeinschaftliche Vagina zu Stande kommt, finden sich auch keine unpaarigen Drüsen und kein *Receptaculum seminis*. Die beiden Mündungen öffnen sich bei der letzten Häutung.

Die Eier werden bei vielen Arten aus den Oviducten der Imago (resp. Subimago) allmählich in die Intersegmentalfalte (resp. unter die Oivalvula) gebracht; nach der Paarung werden sie dort getragen bis sie beim Eintauchen der Hinterleibsspitze ins Wasser abgestreift werden. Bei *Polymitaereys virgo* Ol. sind die zahlreichen Eier in den Oviducten zu zwei großen, cylindrischen Packeten zusammengeballt; sobald sie gelegt werden sollen, biegt sich die Hinterleibsspitze (Segm. 8—10) dorsalwärts, die zwei Oviductmündungen werden dadurch sichtbar und die beiden Packete zu gleicher Zeit, durch Kontraktion des Hinterleibes, ziemlich gewaltsam herausgepresst. Durch den Druck der im Darne vorhandenen Luft stülpen sich dabei oft die Darmwand und die dünnen Wände der Oviducte aus der Intersegmentalfalte blasenartig hervor. So bildet PICTET *Caenis oophora* Koll. ab (Taf. 45 Fig. 4). Es ist dies wohl derselbe Vorgang, welcher zu der eigenthümlichen Angabe (GERSTÄCKER, Handb. d. Zool., II. Arthropoden, 1863, pag. 60) Veranlassung gab, dass bei den Ephemeriden das Eierlegen »durch Dehiscenz des Hinterleibes« stattfinden sollte. Die ferneren Details der Untersuchung über die Ephemeriden muss ich der eingehenden Darstellung vorbehalten.

Diese Paarigkeit der Sexualdrüsen und ihrer Ausführungsgänge bei einer Insektengruppe deutet auf Organisationsverhältnisse hin, die bei niederen Thieren obwalten. Einige Myriapoden und Spinnen, zahlreiche Krebse und die meisten Würmer besitzen paarige Gänge; und bei den letztgenannten hat man sie, wie bekannt, aus den ursprünglich paarigen Schleifenkanälen morphologisch herleiten können. Die Ephemeriden repräsentiren also, in Bezug auf das Sexualorgansystem, unter den Insekten einen sehr ursprünglichen Organisationstypus. (Vgl.: Zur Morphologie des Tracheensystems, pag. 77, Note.)

Es fragt sich aber nun, ob dieser Typus der Sexualorgane (Paarigkeit) auch bei anderen Insektengruppen beibehalten ist, und ob Übergänge zu dem transformirten Typus (Unpaarigkeit) entweder bei Larven oder sogar bei den Imagines sich aufweisen lassen. Es genügt ein Blick auf die in Abbildungen bekannten Formen von inneren Geschlechtsorganen verschiedener Insektengruppen um uns zu überzeugen, dass der Typus mit unpaarigen Gebilden als Regel sich darzustellen scheint, und auch so aufgefasst wird. Man scheint sogar a priori angenommen zu haben, dass diese Regel keine Ausnahmen erlauben konnte; denn bisweilen scheinen die Autoren fast keine Spur von einem unpaarigen Endabschnitt gefunden zu haben, — bezeichnen aber dennoch diesen postulirten Theil als »äußerst kurz« oder dergleichen. Die anatomischen Befunde bei Ephemeriden erweisen nun, dass die vermuthete Unpaarigkeit bei gewissen anderen Gruppen zum mindesten als unzuverlässig zu bezeichnen ist. Diese Gruppen müssen aufs Neue untersucht werden, und zwar nicht, wie früher durch Zerzupfen allein, sondern an kritischen Stellen nach vollständigen Reihen von Schnitten. Sonst würde man manchmal »unpaarige« Gebilde annehmen, wo nur paarige Schläuche in angeschwollenem Zustande dicht an einander liegen; oder man wird etwaige enge Querverbindungen übersehen, und mithin die gesuchten morphologischen Zwischenzustände nicht bemerken. Ich brauche kaum hervorzuheben, dass in dieser umfassenden Frage meine eigenen Untersuchungen noch sehr unzureichend sind und deshalb hier nicht mitgetheilt werden können. Indessen liegen schon seit lange gedruckte Untersuchungen vor, aus denen ich einige That-sachen hier verknüpfen und für diese Frage verwerthen möchte. Der Thatbestand bei den Ephemeriden wird nämlich erst in dieser Weise seine rechte Beleuchtung gewinnen.

Nach den Untersuchungen von L. DUFOUR, LOEW u. A. über

die männlichen Geschlechtsorgane bei mehreren Arten Orthoptera genuina (z. B. Oedipoda) und amphibiotica (Libellula, Perla, einzelne Arten), Planipennia (Panorpa, Rhabdida, Myrmeleon, Sialis) und Trichoptera (Hydropsyche) ist jedes der beiden Vasa deferentia mit einer eigenen Vesicula seminalis versehen; auf dieselbe folgt jederseits das Ende der beiden Ausführungsgänge, die Ductus ejaculatorii. Ein gemeinschaftlicher Endabschnitt wurde bei Rhabdida gar nicht gefunden, bei anderen nicht erwähnt, oder als äußerst kurz bezeichnet. In einigen Fällen macht ferner der aufgefundene unpaarige Abschnitt den Eindruck als wäre es viel eher eine seichte Vertiefung, bei anderen eine tiefere Einstülpung der äußeren Körperhaut, an deren Grunde die beiden Ductus immer noch selbständig ausmünden. Für diese Deutung spricht u. A. der Umstand, dass der gemeinschaftliche Ductus ejaculatorius »inwendig von einer derben rauhen Chitinhaut ausgefüllt ist« (vgl. GRABER, Die Insekten. I, pag. 386). Es versteht sich, dass eine derartige Einstülpung auch (bei anderen Gruppen) tiefer, enger und zarter gebaut sein kann; und an ihrer Mündung können besonders für die Kopulation geeignete Organe (Penis, Zangen etc.) sich differenziren. Bei solchen Insekten wäre alsdann der unpaarige Ductus ejaculatorius morphologisch ein durch Einstülpung entstandenes Derivat des Körperintegumentes.

Hier möchte ich eine Bemerkung anschließen. Bei Larven von Corethra (vgl. LEYDIG und WEISMANN) sind die beiden Testes durch zwei Stränge am Integumente befestigt; die hinteren inseriren jeder für sich und sind bei der Entwicklung der Ausführungsgänge mitbetheiligt. Bei Chironomus wiederholt sich ungefähr dieselbe Einrichtung (GRABER). Bei der Metamorphose werden dann gewisse Theile der hintersten Bauchsegmente reducirt, andere hingegen vergrößert; so werden die Insertionspunkte der genannten Stränge, als Mündungen der Vasa, überragt und gerathen ins Innere des Hinterleibes; und dieser Theil der Haut wird ein unpaariger Abschnitt, wie dieses oben nur für ein einzelnes Segment aufgewiesen wurde. Findet sich bei diesen Insekten auch eine unpaarige Vesicula seminalis, so lässt sich die morphologische Herleitung derselben (entweder aus dem integumentalen Ductus oder den verschmolzenen Vasa deferentia) nur nach speciellen Untersuchungen feststellen.

Außer diesem Entwicklungsvorgang zu Unpaarigkeit beim männlichen Geschlechte giebt es noch einen anderen, über den die

Forficulinen uns Anschluss geben. Nach MEINERT'S Untersuchungen (Naturhist. Tidsskr., 3. Ser., T. V, pag. 278—294) besitzt in dieser Gruppe die Gattung *Labidura* zwei selbständige Ductus ejaculatorii, von welchen jeder ein äußeres Kopulationsorgan (»Glans«) durchbohrt. Die beiden Ductus entspringen aus einer unpaarigen Vesicula seminalis, entweder paarig (*L. advena*) oder gemeinschaftlich (*L. gigantea*). Hier liegt, nach meiner Ansicht, eine Anordnung vor, welche nicht weit von derjenigen steht, die ich oben bei einer Ephemeride (*Polymitarceys virgo* Ol.), und zwar als Ausnahme von der Regel, erwähnt habe: denn aus der Querverbindung der beiden Vasa deferentia ist hier eine Erweiterung, die unpaarige Vesicula, morphologisch differenziert worden. Bei *Labidura* ist jedoch eine neue Anordnung hinzugekommen: das eine der als »Glans« bezeichneten Gebilde ist weniger entfaltet als das andere, also in der Entwicklung gehemmt. Dieses giebt eine Erklärung des Befundes bei der Gattung *Forficula*, wo das eine Glied ganz rudimentär wird und verschwindet, während das allein entwickelte eine mediane Lage einnimmt und zum unpaarigen Penis sich gestaltet. Auch von den beiden Ductus ejaculatorii persistirt hier nur der eine; der andere obliterirt, sein Endabschnitt verschwindet, und nur der Anfangstheil bleibt als blinder hohler Ast des persistirenden Ductus zurück. Dieses Rudiment bei *Forficula* und das verschwindende Begattungsglied bei *Labidura* bezeugen, dass bei den Forficulinen die Unpaarigkeit des Endabschnittes der männlichen Sexualgänge durch innere Querverbindung der beiden Vasa deferentia und darauf folgende Reduktion oder Rudimentärwerden des einen von den beiden Endabschnitten, morphologisch zu Stande kommt. Der unpaarige Ductus ejaculatorius und die Vesicula stammen also hier aus den ursprünglichen Vasa deferentia (nicht aus dem Körperintegumente, wie im vorhergehenden Falle).

Ob für das männliche Geschlecht noch mehrere morphologische Entwicklungsmodi, von Paarigkeit zu Unpaarigkeit, vorkommen, und wie die angegebenen Modi bei verschiedenen anderen Insektengruppen auftreten, resp. sich kombiniren, muss ich vorläufig dahin gestellt sein lassen.

Was das weibliche Geschlecht betrifft, und dessen Differenzirung in Bezug auf den Endabschnitt der Ausführungsgänge, so finden wir das nächste Stadium nach den Ephemeriden — bei deren nächsten Verwandten, den Perliden. Bei dieser Gruppe münden

die Oviducte nahe an einander im Grunde einer mittleren unpaarigen »Vagina«. Diese ist, wie GERSTÄCKER bei *Nemura lateralis* erwiesen hat (Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. Bd. pag. 248), ein ziemlich umfangreiches Gebilde von fast glockenartigem Umriß, inwendig von Chitin bekleidet; sie mündet zwischen dem siebenten und achten Bauchsegmente, bedeckt von unten her durch das klappenartig vergrößerte Sternit des nächst vorhergehenden Segmentes (= Ovipositor einiger Ephemeren!). Im Anschluss daran, dass bei den Ephemeren die Oviducte in einer gewöhnlichen Intersegmentalfalte ausmünden, deutete ich bei den Perliden diese glockenartige Vagina als eine taschenartig vertiefte Intersegmentalfalte, welche in die Körperhöhle einragt und dort die beiden Tuben empfängt. Wie in jene Falte, so erstreckt sich auch in diese Tasche das Körperintegument mit seiner Chitinschicht. Und wie in jene Falte münden auch in diese Tasche die zwei paarigen Tuben selbstständig aus. Hier ist also die unpaarige Vagina eine morphologisch differenzierte Intersegmentalfalte, mithin ein Derivat des äußeren Körperintegumentes.

Dieser Differenzierungsvorgang bei den Perliden kann als Typus für mehrere Insektengruppen betrachtet werden. Bei anderen treten aber noch Komplikationen hinzu, die den Typus einigermaßen modificiren. So nimmt die Einstülpung ihren Anfang nicht immer von einer Intersegmentalfalte allein; es können mehrere Segmente bei der Metamorphose derart reducirt werden, dass die ventrale Haut des Ganzen als Einstülpung bei der Vaginabildung mitbetheiligt (die oben erwähnten Dipteren), und von anderen Theilen der Hinterleibssegmente überragt wird.

Wird die so entstandene Vagina enger, und schärfer vom persistirenden Theile der Intersegmentalfalte abgesetzt, fernerhin auch zarter gebaut, — so wird die Strukturdifferenz zwischen dem integumentalen unpaarigen und den paarigen tubalen Theilen der Ausführungsgänge weniger auffallend; noch allmählicher wird der Übergang, wenn die Tuben unter sich z. Th. noch verschmelzen und eine direkte Fortsetzung des unpaaren integumentalen Theiles herstellen. Der unpaarige Abschnitt — sei es nun ein integumentales oder tubales Gebilde oder beides zugleich — stellt ferner durch Ausstülpung der Wände verschiedene Nebenorgane her, wie Receptaculum, Bursa, Drüsen etc., — bis der bekannte complicirte Typus sich aus dem einfachen Anfangszustande differenzirt hat.

Nach diesen morphogenetischen Vorgängen sind die inneren

Geschlechtsorgane der Insekten aus zwei morphologisch verschiedenen Elementen aufgebaut, nämlich a) ursprünglich inneren, paarigen Gebilden (Testes mit den Vasa deferentia, Ovaria mit den Tuben), und b) Integumentalgebilden. Bei weniger differenzirten Insektengruppen sind (wie bei niedrigeren Thierformen) die Integumentalgebilde nur durch die beiden äußeren Geschlechtsmündungen repräsentirt; daher ist der ganze Geschlechtsapparat paarig vorhanden. Die paarigen Theile werden bei höher differenzirten Formen sekundär durch unpaarige verbunden. indem a) ein gemeinschaftlicher Integumentalabschnitt (D. ejac., Vagina) sich einstülpt; oder b) die inneren Gänge selbst anastomosiren, resp. von der Mündung aus verschmelzen; oder c) beide diese Vorgänge zugleich stattfinden; oder endlich d) wenn dazu noch die überflüssig gewordenen paarigen Theile durch Rudimentärwerden des einen reducirt werden. Welcher von diesen Vorgängen auch zur Verwendung kommt, so können durch Ausstülpung der Wände verschiedene Nebenorgane sich zu verschiedenen Zwecken differenziren. Bei der Homologisirung dieser Organe muss ihre morphologische Herleitung aus dem einen oder anderen morphologischen Materiale mit in Betracht gezogen werden, und keineswegs darf die Gleichartigkeit ihrer Funktion allein den Ausschlag geben.

Bei der Vergleichung dieser meiner morphologischen Resultate mit den entwicklungsgeschichtlich von Herrn J. NUSBAUM gewonnenen, wird es sogleich ersichtlich, dass sie sich gegenseitig stützen. Sobald die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen jedoch auf mehrere Gruppen ausgedehnt werden, treten wohl die von mir oben erwähnten verschiedenen Entwicklungsmodi auch durch diese Methode hervor; und dann wird es sich ergeben, in wie weit alle unpaarigen Nebenapparate nur aus dem Hautepithel sich entwickeln (These 2) und aus paarigen Anlagen entstehen (These 4), — oder ob nicht dies in verschiedenen Gruppen verschiedentlich sich verhält. Dass das Letztgenannte wohl als richtig sich herausstellen wird, dürfte aus den obigen Kombinationen hervorgehen. Eben weil die vergleichend-anatomischen Ergebnisse für ontogenetische Untersuchungen aufklärend sein können, habe ich diese vorläufige Mittheilung meiner Untersuchungen der Öffentlichkeit nicht länger vor-enthalten wollen, und hoffe nächstens das Thema eingehender zu behandeln.

Helsingfors, den 20. December 1882.