Fakultative Viviparität bei Thysanopteren.

Von Oscar John, Petrograd.

Wie bekannt, sind die Thysanopteren (Blasenfüße) ovipar, d. h. sie legen Eier ab, worauf dann die Entwicklung des Embryos beginnt, die einen gewissen Zeitraum beansprucht. Daß diese Insekten ihre Eier austragen können, oder daß mit anderen Worten die Entwicklung des Embryos im Mutterorganismus vor sich gehen kann, ist bisher nicht beobachtet worden. Daß solches gelegentlich vorkommen kann, bezeugen meine kürzlich gemachten Beobachtungen und Untersuchungen an *Megathrips lativentris* Heeg., einer der größten paläarktischen Tubuliferen, die, wie man annehmen darf, über ganz Europa und das nördliche Asien verbreitet ist. Das erwachsene Insekt überwintert und ist infolge Langlebigkeit, dank welcher eine Generation bis in die andere hinüberlebt, das ganze Jahr anzutreffen. Flügellos und wenig beweglich, führt es ein verborgenes Dasein zwischen abgefallenen Blättern, Moos und Pflanzenabfällen in lichten Hainen und an Waldrändern. Seine Nahrung besteht, wie ich annehmen darf, in den Säften niederer Pilze, die sich stets an Pflanzenabfällen ansiedeln. Wie bei allen Thysanopteren zeigt das Zahlenverhältnis der männlichen und weiblichen Individuen ein Überwiegen der letzteren, allerdings in einem nicht sehr bedeutenden Maße; lange nicht so, wie dieses bei vielen Arten dieser Insektenordnung der Fall ist. Im Frühling werden die Eier nach erfolgter Paarung, die wiederholt vorkommen kann, abgelegt, worauf nach 14 und mehr Tagen die jungen Larven die Eihülle verlassen, um von nun an ein selbständiges Dasein zu führen, das dem des vollkommenen Insekts vollständig entspricht. Nach weiteren 10 bis 14 Tagen erfolgt die erste Häutung. Das zweite Larvenstadium dauert 8 bis 15 Tage und nach der zweiten Häutung geht das Insekt in das Nymphenstadium über, in den es 10 bis 15 Tage verweilt, um nach einer letzten, dritten Häutung in das endgültige Imagostadium einzutreten.

Dieses sind in Kürze die Ergebnisse meiner Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte dieses Insekts, die im Jahre 1920 gemacht wurden (O. John. On the development and life-history of *Megathrips lativentris* Heeg. — Bull. Station Régionale Protectrice des Plantes à Pétrograd, v. III, 1922, p. 108—122). Das Merkwürdige in dem eben geschilderten Lebenszyklus ist das Ausfallen der pränymphalen Phase und um diesen interessanten biologischen Befund einer Nachprüfung zu unterziehen, siebte ich am 17. Mai dieses Jahres (1923) in Lachta bei Petrograd eine Anzahl *M. lativentris*, darunter 2 ♂♂, und brachte sie in einen Zuchtbehälter, dessen Boden mit Moos und abgefallenen

Blättern ausgelegt war. Da mich, wie erwähnt, nur die Frage des Pränympalstadiums interessierte, untersuchte ich den Inhalt des Zuchtbehälters nicht weiter und sorgte nur für genügende Feuchtigkeit in demselben. Am 11. Juni, also etwa $3\frac{1}{2}$ Wochen später, anatomierte ich eines der Weibchen und fand, daß es eine junge Larve und neun große Eier enthielt. Die Untersuchung der Eier ergab, daß auch diese ausgebildete Larven enthielten, die sich durch Aufreißen der weichen Eihülle (diese war, da die Eier nicht abgelegt waren, nicht erstarrt, wie es sonst an der Luft geschieht) leicht herauspräparieren ließen. Es ist sehr möglich, oder richtiger wahrscheinlich, daß auch die erste Larve sich in einer Eihülle befunden hatte, die aber durch den Druck der Präpariernadel aufgeplatzt war. Die Larve war jedoch nicht zusammengekrümmt, wie im Ei, sondern ausgestreckt, wie sonst nach dem Verlassen der Eihülle. Ein zweites ♀ war in Eau-de-Javelle mazeriert worden mit nachfolgendem, etwa 24stündigem Weichen in Wasser. Dieses Individuum enthielt ebenfalls eine Larve und acht Eier. Die Larve war durch die vorhergegangene Behandlung stark aufgetrieben, war aber sonst vollständig normal entwickelt und entsprach ganz einer jungen, unter normalen Verhältnissen aus dem Ei geschlüpften Larve. Die Eier enthielten mehr oder weniger vollständig ausgebildete Embryonen. Am 12. Juni wurden weitere 5 ♀♀ untersucht, die alle Eier mit entwickelten Embryonen enthielten. Die Zahl der Eier schwankte zwischen zwei und zehn. Reife, voll ausgebildete Eier ohne Embryonen wurden nicht vorgefunden, wohl aber in den von der Geschlechtsöffnung distal gelegenen Eikammern ganz kleine unreife Eier. Eine darauf erfolgte Untersuchung des Zuchtbehälters ergab nur noch ein lebendes Weibchen, das zur näheren Beobachtung in eine kleine Glasröhre gebracht wurde, ein Männchen und ein Gelege von etwa einem Dutzend Eiern, aus denen die Larven alle geschlüpft waren und bei den verlassenen Eihüllen saßen.

Diese Befunde veranlaßten mich, neues Material zu beschaffen, und am 17. Juni siebte ich 5 ♀♀ und 1 ♂. Am 18. Juni fand ich in der Glasröhre, in die ich das vorher erwähnte ♀ gebracht hatte, eine junge Larve — eine Eihülle konnte ich nicht finden. Von den 5 am 17. gesiebten ♀♀ waren 2 eingegangen — vermutlich infolge beim Sieben erhaltener Verletzungen — und wurden am 19. untersucht, wobei bei dem einen 20, bei dem anderen 19 Eier mit Embryonen vorgefunden wurden. Diese waren jedoch in ihrer Entwicklung hinter den im Laboratorium gehaltenen zurückgeblieben, was augenscheinlich mit der herrschenden kalten Witterung zusammenhing. Auch befanden sich die Embryonen nicht alle in gleichem Entwicklungsstadium. Während

die proximal gelegenen Eier Embryonen mit gut entwickelten Augen, Fühlern und Beinen enthielten, fanden sich in den Eierstöcken solche, die sich erst im Stadium der Umrollung befanden. Am selben Tage wurde eines der frisch erhaltenen ♀ mit dem ♂ in copula gefunden und darauf isoliert. Am 20. hatte es ein Ei mit einem noch nicht ganz reifen Embryo abgelegt. Am 21. konnten keine Beobachtungen gemacht werden, aber am 22. hatte das in copula gefundene ♀ weitere 10 Eier gelegt, aus denen ebensoviele Larven geschlüpft waren. In der Glasröhre mit den übrigen 2 ♀♀ fand ich 16 junge Larven, aber nur 10 Eihüllen. Die ♀♀ wurden sofort in frische Glasröhren übergeführt, wo ich am nächsten Morgen eine weitere junge Larve und entsprechende Eihülle vorfand. Fünf Stunden später waren noch 5 Larven zur Welt gekommen. Am 24. beobachtete ich, wie eine Larve ihre Eihülle verließ. Das Ei war seit der letzten Beobachtung abgelegt worden, die einige Stunden vorausgegangen war. Der obere Teil des Chorions war wie ein Deckelchen zurückgeschlagen und der Kopf der Larve mit den Fühlern zur Öffnung herausgeschoben. Es sei erwähnt, daß *M. lativentris* seine Eier mit dem Endpol an das Substrat anklebt, so daß sie mit einer gewissen Neigung aufrecht stehen. Die Larve arbeitete sich mit den Beinen immer weiter nach oben empor, bis nur das Hinterleibsende in der Eihülle blieb. Darauf neigte sie den Vorderteil des Körpers abwärts, erfaßte mit den Füßen die Eihülle und zog, sich weiter abwärts bewegend, auch das Abdomenende aus der Eihülle. Hiernach kroch sie von der Eihülle ab und blieb unmittelbar neben dieser auf der Wand des Glaszylinders regungslos sitzen.

Mein lebendes Material bestand zum 25. nur noch aus 2 ♀♀, deren Hinterleib ganz zusammengefallen war, was mich glauben machte, daß alle Eier abgelegt worden waren. Ich beschloß daher beide zu untersuchen, fand aber bei jedem noch je ein Ei. Dieses Ei befand sich nicht, wie man hätte annehmen müssen, in dem gemeinsamen Eileiter, sondern in einem der paarigen Eileiter. In einem Falle erwies sich übrigens eine anomale Bildung des rechten Eileiters. Dieser war bedeutend länger und breiter als der linke, so daß er bequem hätte 2 Eier beherbergen können. Eine Falte schien ihn in zwei Kammern zu teilen und in der oberen lag das Ei. Die Falte war allerdings nur scheinbar und dadurch entstanden, daß die untere Hälfte leer und zusammengefallen war. Die Ovarialröhren waren leer. Jedes der Eier enthielt einen Embryo in vorgeschrittener Entwicklung.

Fassen wir nun die geschilderten Befunde zusammen, so gelangen wir zu folgendem Tatbestand. Alle Weibchen, sowohl die 3½ bis 4 Wochen im Laboratorium gehaltenen, als auch frisch aus dem Freien

genommenen, trugen ihre Eier aus, denen nach Ablauf von höchstens einigen Stunden die Larven entschlüpften. Alle anatomisch untersuchten Weibchen, 12 an der Zahl, enthielten Eier mit Embryonen. Letztere befanden sich in der Vagina, den Eileitern und auch in den Ovarialröhren, in diesen zu mehreren, was schon daraus ersichtlich ist, daß in einigen Fällen bis zu 20 Eier mit Embryonen gefunden wurden, die Zahl der Eiröhren aber nur 8 beträgt. Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß die Ovarialröhren außer den sich entwickelnden Eiern, nur noch ganz kleine, unreife enthielten. Es fand also nicht ein allmähliches sukzessives Ausreifen der Eier statt, sondern es wurde zunächst nur eine Partie ausgetragen, worauf der zweite Teil, wie anzunehmen ist, erst nachträglich, vielleicht mehr oder weniger gleichzeitig zur Ausreifung und Entwicklung gekommen wäre. Daß ein Teil der Eier gleichzeitig die volle Entwicklung erlangt, geht unabweisbar daraus hervor, daß z. B. am 22. 2 Weibchen 16 Larven und am folgenden Tage weitere 6 in die Welt gesetzt hatten.

Wie oben erwähnt, brauchen die Eier von *M. lativentris* zu ihrer Entwicklung, d. h. von dem Moment der Ablage bis zum Schlüpfen, unter normalen Verhältnissen einen Zeitraum von 14 Tagen und darüber, was mit der für andere Thysanopteren festgestellten Zeitdauer der Embryonalentwicklung in Einklang steht. Allerdings hat A. L. Quaintance (Florida Stat. Bull., 46, 1899) bei *Thrips tabaci* Lind. eine Dauer des Eistadiums von nur $3\frac{1}{2}$ —4 Tagen beobachtet, doch stellt Lindemann (Die schädlichsten Insekten des Tabaks in Bessarabien, 1888) für dieselbe Art 10 Tage fest. Da nach letzterem Autor der ganze Lebenszyklus dieser Art 47 Tage in Anspruch nimmt, nach Quaintance aber nur $10\frac{1}{2}$ —17 Tage, so muß die ganze, stark verkürzte Entwicklungsdauer auf die Unterschiede in den klimatischen Verhältnissen in Rußland und Florida zurückgeführt werden. In unserem Falle handelt es sich aber nicht um eine Beschleunigung der Entwicklung, sondern im Gegenteil um Verzögerungen, und zwar sowohl um eine Verzögerung der Embryonalentwicklung, die statt 2, 3 und 4 Wochen gedauert hat, als auch um eine Verzögerung der Eiablage, die erst nach Vollendung der Embryonalentwicklung stattfand.

Suchen wir nach einer Erklärung für die oben geschilderte fakultative Ovoviviparität bei *M. lativentris*, so müssen wir uns unter den übrigen viviparen Insekten umsehen, ob dort etwas Analoges vorkommt. Bei den Aphiden, Chermesiden und Phylloxeriden finden wir, daß außer in der letzten, sich amphigenetisch fortpflanzenden und oviparen Sommergeneration, die Entwicklung des Embryos im Ei beginnt, bevor das letztere seine volle Größe erreicht hat, das Wachstum beider

gleichzeitig stattfindet und nach dem Ausführungsgange zu stufenweise zunimmt. Die Embryonen der viviparen Blattiden werden in einer gemeinsamen Embryonalkapsel im Brutsacke ausgetragen. Bei den als vivipar bekannten Chrysomeliden verläuft die Entwicklung im Eierstocke. „Die Eiröhren enthalten Embryonen auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Diejenigen, welche an der Eiröhrenbasis gelegen sind, sind weiter in der Entwicklung vorgeschritten, als die apikal gelegenen“ (N. Holmgren, Über vivipare Insekten, Zoolog. Jahrb., Abt. Syst. Geogr. u. Biol., XIX, 1904, p. 431—468. Dieser Arbeit sind die hier erwähnten Angaben zum großen Teil entnommen.) Entwickelter sind die Verhältnisse bei den Cocciden. „Die proximalen Eier entwickeln ihre Embryonen am ersten, diese werden aber als die letzten abgelegt. Hierdurch werden einige Arten sowohl ovipar als vivipar.“ (N. Holmgren l. c.) Bei den zahlreichen viviparen Dipteren verläuft die Entwicklung der Brut in der Scheide, nicht aber in den Ovarialröhren, und zwar werden die Larven gleichzeitig in großer Zahl abgelegt (*Sarcophaga*) oder nur einzeln (*Mesembrina meridiana*) (A. Portchinsky, Biologie des mouches coprophages et nécrophages, Horae Soc. Ent. Ross., XXVI, 1902, p. 98), (*Musca larvipara*) (A. Portchinsky, Recherches biologiques sur le *Stomoxys calcitrans* L. et biologie comparée des mouches coprophages, Troud. Bureau Entom., VIII, Nr. 8, 1910, App., p. 30.) Über entsprechende Verhältnisse bei als vivipar gemeldeten Lepidopteren ist nichts Näheres bekannt, so daß diese übergangen werden müssen. Gelegentliche Viviparität ist nur bei Dipteren bekannt, und zwar bei *Musca vomitoria*, die „nachdem sie im Eierlegen gestört war, die abgebrochene Eiablage wieder aufnimmt, zuerst eine Larve gebiert“ (N. Holmgren, l. c.), worauf weiter wieder Eier abgelegt werden.

Aus dieser kurzen Übersicht folgt, daß die Verhältnisse bei *M. lativentris* ihrem Wesen nach ganz anderer Art sind. Es erlangen hier zuerst eine Anzahl Eier ihre volle Reife (und Größe), worauf die Embryonalentwicklung beginnt, während die apikal in den Eiröhren gelegene Eier noch ganz unreif verbleiben. Die Ablage geschieht dann mehr oder weniger gleichzeitig und ebenso verlassen auch die Larven die Eihülle. Es ist dieses genau dasselbe Bild wie bei der normalen Eiablage, nur daß die Embryonalentwicklung statt nach der Eiablage, vor derselben durchgemacht wird. Es handelt sich also im allgemeinen nur um eine Verzögerung dieser.

Diese Verzögerung mit parthenogenetischer Entwicklung in Zusammenhang zu bringen, halte ich nicht für möglich, zunächst schon aus dem Grunde, daß bei Thysanopteren mit konstanter ungeschlecht-

licher Fortpflanzung (*Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché, *Parthenothrips dracaenae* Heeg. u. a.) normale Eiablage mit nachfolgender Embryonalentwicklung stattfindet. Ferner spricht gegen die Voraussetzung einer parthenogenetischen Entwicklung der Umstand, daß im Zuchtbehälter Männchen vorhanden waren und es durchaus nicht anzunehmen ist, daß keine Copula stattgefunden hatte. Schließlich ist eine Begattung auch schon vor der Gefangenschaft, im Freien, mehr als wahrscheinlich, da die ♂♂ dieser Art durchaus nicht selten sind. Daß die Eier auch in den Ovarialröhren sich entwickeln konnten, ohne also den gemeinsamen Eileiter, in den das receptaculum seminis mündet, passiert zu haben, beweist nichts, da auch in anderen Fällen (Cocciden, Chrysomeliden) eine Befruchtung in den Eiröhren stattfindet.

Ebenso wenig halte ich es für möglich, das Nützlichkeitsprinzip heranzuziehen und im Austragen der Eier bei *M. lativentris* etwas zur Erhaltung der Art Nutzbringendes zu erblicken. N. Kusnezov (N. J. Kusnezov. On the probable viviparity in some Danaid, i. e. Pierid butterfly, Horae Soc. Ent. Ross., XXXIX, 1910, p. 634—651), der beim Auskochen in Kalilauge, in der Scheide einer Reihe von arktischen und Hochgebirgs-Rhopaloceren Häute junger Raupen fand, spricht die Voraussetzung aus, daß die von ihm vermutete Viviparität dieser Arten eine Anpassung an die abgekürzte Vegetationsperiode in nördlichen Ländern und im Hochgebirge sei. Von einer solchen Anpassung kann in unserem Falle nicht die Rede sein, da es sich nicht um eine Abkürzung des selbständigen Lebens der Larve handelt, auch nicht um eine Beschleunigung der Embryonalentwicklung. Ferner haben wir es mit einer exklusiven und nicht konstanten Erscheinung zu tun, die nur dann als gelegentliche Anpassung zu deuten wäre, wenn sich bei arktischen oder Hochgebirgs-Thysanopteren ständige Viviparität konstatieren ließe, oder solche experimentell nachgewiesen werden könnte. Am zulässigsten wäre wohl die Annahme, daß das andauernd kalte (und nasse) Wetter, das während des ganzen Frühlings und der ersten Hälfte des Sommers bei uns herrschte, einen gewissen Einfluß auf die physiologischen Prozesse des Mutterorganismus ausgeübt hat, und Hemmungen in den Funktionen hervorgerufen hat, die in einer Verzögerung der Eiablage, nicht aber der Entwicklung des Embryos, zum Ausdruck gelangt sind. Hiermit ist allerdings keine Erklärung des beobachteten Phänomens gegeben, es soll aber auch nur darauf hingewiesen werden, daß die Lösung der Frage eher in physiologischen Ursachen zu suchen ist, als in selektionstheoretischen Spekulationen.