

Lehm, Kreide etc. Aber natürlich, es gibt nur „eine“ Biocönose der Pflanzmaritime und die hat ein Perris geschrieben! Was würde der alte Möbius zu diesen engros-Biocönosen gesagt haben, wenn er sie — gekannt hätte, und all die Epigonen? Selbstverständlich waren sie nur ein tappender Versuch: Der Wille war stark, aber das Fleisch war schwach. Aber wie wenige Zoologen haben zu jener Zeit diese Riesenaufgaben eines jungfräulichen Gebietes geahnt? Was für eine gewaltige Vorarbeit gehörte dazu? Was für ein Wust mußte dazu vorher erst im „Diarium“ zusammengeschrieben werden? — Weshalb auch dieses Werk totgeschwiegen worden ist? Nun, — auch ein gewisser Mendel ist ja beinahe von gewissen Menschen übersehen worden! Der entsetzliche Titel mag das Seinige dazu getan haben und vor allen Dingen die schier großenwahnsinnigen Worte der Einleitung: „Die Zeiten der Finsternis sind vorüber! Der Morgengott versammelt die Menschen der ganzen vielgestaltigen Erde mit ihrem himmelgeborenen Drange nach Licht um seinen Sonnenwagen, und stillt die unruhige Begehrlichkeit des Gemüts. Die Zeiten der Finsternis sind vorüber! Um den weltkreisenden Phaeton des Lichts versammeln sich die Millionen . . .“ — — —

Im Halbdunkel meines Kirchhofs besucht mich Gistels Geist so manches Mal. — Wir sind alte Bekannte geworden, — Wir drücken einander jedesmal die Hand. — Ich suche ihn zu trösten! — — Armer Gistel, nicht einmal Dein Todesjahr scheint man zu kennen, und — — wie fein, wie vornehm hast Du in Deinen sonst so großsprecherrischen „Mysterien“ die Worte gefunden: „Für Sie wird dies Buch noch ein stiller Begleiter werden auf Ihren Exkursionen, wenn längst schon der Verfasser »still geworden«. — — Lieber Gistel, Dein Sehnen ist nicht ganz unerfüllt geblieben. — —

Ueber die morphologische Bedeutung der Larve der Holometabola. (Vorläufige Mitteilung).

(Aus dem Laboratorium des Zoologischen Museum der Moskauer Universität).

Von I. Jézhikov.

Bei den Insekten unterscheiden wir zwei Grund-Typen in der nachembryonalen Entwicklung: unvollkommene Verwandlung und vollkommene. Bei unvollkommener Verwandlung wird die junge Form, die Nymphe, am meisten dadurch charakterisiert, daß sie im Grunde imaginal-Organisation hat: der Körper ist genau so segmentiert, wie es bei dem erwachsenen Insekten der Fall ist; die Mundorgane, Antennen und Füße sind von imaginalem Typus; die Augen sind in der Regel zusammengesetzte. Bei vollkommener Verwandlung charakterisiert sich die junge-

Form, die Larve, durch andere, von der Imaginalform abweichende Segmentierung des Körpers (größere Zahl äußerlich sichtbarer Segmente; des Abdomens und eine mehr homonome Segmentierung der Brust und des Hinterleibes); durch beißende Mundorgane; durch Punktangen (in der Regel); durch größere histologische Elemente, als dies bei Puppe und Imago der Fall ist; die Füße der Larve (wenn solche vorhanden) sehen nicht wie imaginale aus und haben gewöhnlich einen ungegliederten Tarsus. Die Puppe steht der Imago ebenso nah, wie die Nymphe dem entsprechenden erwachsenen Insekten.

Die sogenannte „Entwicklung ohne Verwandlung“ kann nicht charakterisiert und als ein besonderer Typus hervorgehoben werden: dies ist eine unvollkommene Verwandlung jener Insektengruppen, welche keine Flügel (ob primär oder sekundär — einerlei) haben; im Uebrigen aber kann die Entwicklung hier von ziemlich bedeutenden Veränderungen begleitet werden. Die Entwicklung von *Odonata*, *Agnatha* und *Plecoptera* unterscheidet sich von unvollkommener Verwandlung nur dadurch allein, daß die jungen Formen dieser Gruppen eine größere oder mindere Zahl Kennzeichen haben, welche in erwachsenem Zustande fehlen und mehr oder weniger adaptiv sind; diese Kennzeichen aber verändern die nymphale Natur der jungen Stadien nicht und machen Nymphen den Larven nicht ähnlich. Die Hervorhebung der Entwicklung dieser Gruppen als einen besonderen Typus hat ebenfalls keine theoretische Bedeutung. Auch nur eine descriptive Bedeutung kann die Absonderung von der unvollkommenen Verwandlung der Entwicklung mancher *Rhynchota* haben (*Cicadidae*; *Coccida* ♂♂, *Aleurodidae* ♂♂ und ♀♀); auch hier haben wir echte Nymphen, nur etwas adaptiv verändert. (Grab-Füße der Nymphen von Cicaden; temporärer Verlust der Beine und Antennen im Laufe der Entwicklung von *Coccida*, sowie die Entwicklungsverspätung des imaginalen Kopfes bei ihnen verwandeln sie nicht in Larven; die Retardation in der Entwicklung des Kopfes ist auch auf Grund vollkommener Verwandlung möglich — bei Fliegenlarven; temporärer Verlust der Füße ist eine Pause in der Entwicklung imaginaler Organe, indessen bei *Holometabola* aber die larvalen Füße nicht imaginalen Typus, sondern eigenartige sind). Nur die Entwicklung von *Myrientomata* kann als vollkommen eigenartig gelten; falls dieselbe nicht sekundär erworben, genügt es, um diese Gruppe allen Insekten gegenüber zu stellen.

Aus welchen Entwicklungsstadien der *Hemimetabola* konnte die Larve und aus welchen die Puppe entstehen? Gewöhnlich wird angenommen, daß die Larve aus der Nymphe entstanden ist; als Resultat adaptiver Veränderungen verlor die Nymphe diejenigen Organe, welche sie der Bauart nach der Imago näher stellten (diese Organe sind teilweise in versteckte Form der Imaginalscheiben übergegangen), und erhielt neue

Merkmale, den imaginalen gegenüber, ganz verschiedenartige. Es ist leicht zu sehen, daß diese herrschende (und einzige) Ansicht über die Entstehung der Larven in sich die Zulassung enthält, daß, sowie *Hemiso* auch *Holometabola* aus dem Ei ungefähr auf gleicher Differenzierungsstufe der Entwicklung entschlüpfen; wenn im ersten Fall die aus dem Ei entschlüpfte junge Form als Nymphe erscheint und im anderen — als Larve, so hat dies seinen Ursprung in der Anpassungsfähigkeit junger Formen der *Holometabola* zu den besonderen, den imaginalen ganz verschiedenartigen, Existenzbedingungen. Wir wollen sehen, welchen Hindernissen eine solche Zulassung entgegengetreten wird.

Oben wurde gesagt, daß die Nymphen ihre Brust und Abdomen ebenso segmentiert haben wie die entsprechenden imaginalen Formen; die verhältnismäßige Entwicklung der drei Thoracalsegmente, die Zahl sichtbarer Bauchsegmente bieten genau dasselbe wie bei der Imago. Die erwachsenen Formen der *Holometabola* offenbaren gewöhnlich bedeutende Zusammenschrumpfungen der hinteren und vorderen Bauchmetameren; zur Brustabteilung kann sich 1. Abdominalsegment hinzufügen; 2. oder 2. und 3. Bauchsegmente können sich in *petiolus* verwandeln; bei den Larven aber finden wir keine Spur dieser Veränderungen; bei ihnen sind die drei Brustsegmente meistens gleichmäßig entwickelt, die hinteren abdominalen Segmente — 8., 9. und sogar 10. gut entwickelt, der Körper verlängert, Segmentierung *homonom*. Dieses höchst charaktervolle Kennzeichen der Larve beweist nicht nur ihre Nichtabstammung von der Nymphe (da sie in diesem Falle den der Nymphe gehörigen Segmentierungscharakter bewahren müßte, d. h. den imaginalen), sondern macht dieselbe kaum möglich. Die Mannigfaltigkeit der Bedingungen, in welchen die Larven leben, gestattet nicht zu glauben, daß die homonome Segmentierung und größere Zahl normal entwickelter Segmente auf Grund von Anpassungsfähigkeit zu den Existenzbedingungen entstanden sind; die Abwesenheit äußerer Flügelanhänge konnte zweifelhaft zur Gleichartigkeit der Brustsegmente führen, da es auch unter den Hemimetabolen vorkommt, daß Nymphen diese Flügelanhänge nicht besitzen, indem sie jedoch den imaginalen Brustbau bewahren. Im Charakter der Körpersegmentierung der Larven, sowohl äußerlich als innerlich (Haut, Muskulatur, Nervensystem, Rückengefäß, Stigmen und Tracheenstämme), treffen wir als Regel mit primitiven Zügen zusammen, welche nicht nur der Nymphe fremd sind, sondern auch auf Grund der Anpassungsfähigkeit nicht entstehen könnten.

Bei Nymphen und Puppen sind die Mundorgane nach imaginalem Typus gebaut; wie groß die Anpassungsabänderungen der Mundteile bei Larven auch sein mögen, diese Veränderungen entstehen immer auf Grund kauender, primitiven Bau der Kiefer. Wenn wir alle Verschieden-

heiten in den Lebensverhältnissen der Larven und im Bau der imaginalen Mundorgane der *Holometabola* in Betracht nehmen, so kann der einzige und dabei primitive Typus des Kieferbaues bei Larven nur als embryonales Zeichen angenommen werden. Embryonale Züge im Bau der Gliedmaßen der Larve offenbaren sich ebenfalls im ungliederten *Tarsus*, in der Anwesenheit rudimentärer Gliedmaßen am 1. Abdominalsegmente mancher Larven, in der Lage der Imaginalscheiben 7., 8. und 9. abdominalen Segmenten bei Larven von *Hymenoptera*, *Trichoptera*, *Lepidoptera*; mancher *Diptera*, welche vollkommen der Lage der Gliedmaßenanlagen derselben Segmente bei Embryonen der *Hemimetabola* entspricht. Die Zellen und Kerne der Larven sind bedeutend größer als die entsprechenden Elemente der Puppe; zwischen Nymphe und Imago gibt es einen solchen Unterschied nicht; das Vorhanden dieser Differenz zwischen Larve und Puppe würde unbegreiflich sein, wenn man zuließe, daß die Larve als Ergebnis der Anpassungsabänderungen der Nymphe entstand.

Bei den Larven fehlt gewöhnlich eine ganze Reihe imaginaler Organe: nämlich, zusammengesetzte Augen (die einzige Ausnahme — die Larve von *Corethra*), Antennen und Füße imaginalen Baues. Die Anhänger der nymphalen Abstammung der Larve glauben, daß diese Bildungen von der Larve im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung verloren worden sind. Es können aber junge Nymphen mancher *Hemimetabola* auch noch keine zusammengesetzten Augen, *styli* und *cerci* haben; desgleichen können Antennen (*Termitidae*, *Orthoptera*, manche *Collembola*) und sogar Füße (*Physopoda*) auch ihre endgültige Gliederung nicht erreicht haben; sie sind jedoch dadurch den Larven nicht ähnlicher geworden. Weder das Zurückbleiben in der Entwicklung der imaginalen Organe, noch die Anpassungsabänderungen waren im Stande die Nymphen in Larven zu verwandeln; die Nymphe war nicht der Vorgänger der Larve.

Wir meinen, die wahrscheinlichste Entstehungsweise der Larve ist ihr relativ früheres Ausschlüpfen aus dem Ei, als bei den *Hemimetabola*; die Larve entspricht nicht nymphalen, sondern embryonalen Stadien der Insekten mit unvollkommener Verwandlung; sie bietet, wenn man so sagen darf, ein freilebendes Embryo. Dieser Standpunkt gestattet die Frage — welche Larven primitiver sind — auf andere Weise zu behandeln. Wir glauben, daß diese Frage in großem Maße ihre Schärfe verlieren muß, wenn man anerkennt, daß auch die laufenden Brustfüße der *Campodea*-förmigen Larven und die kurzen Bauchfüße der Raupen gleichfalls angepasste Embryonalorgane darstellen; die Extremitäten der Larven sind immer eigenartig, sind nicht den imaginalen ähnlich und haben, je nach der Lebensweise der Larve, diese oder jene Form (lange laufende Brustfüße der räuberischen Larve; kurze Brust- und Bauchfüße, welche namentlich nicht zum Gehen eingerichtet sind, sondern nur dem sich Festhalten auf den

pflanzlichen Organen dienen — der Raupen; Imaginalscheiben statt Füße bei Larven, welche im Innern der Pflanzen oder in faulendem Stoff leben, oder schmarotzen, oder seitens erwachsenen Individuen versorgt werden u. s. w.). Wenn aber die Larve nicht der Nymphe entspricht, sondern dem Embryo der *Hemimetabola*, und das Schicksal der Embryonalanlagen der Extremitäten — gleichviel ob sie sich bei der Larve in gehende Füße, in Raupenfüße oder auch in Imaginalscheiben verwandeln — von der Lebensweise der Larve abhängt, fällt die Frage, ob sechsfüßige oder mehrfüßige Larven den Insektenvorfahren näher ständen, fort.

Wenn die Larve morphologisch den embryonalen Stadien der *Hemimetabola* entspricht, so wäre natürlich die Puppe der Gesamtheit der nymphalen Stadien gleichzustellen, nicht aber als Rekapitulation einiger letzteren nymphalen Stadien zu betrachten. Der starke Unterschied in der Organisation der Larve und Puppe, ein Unterschied, welcher nicht durch Anpassungsabänderungen der Nymphen und durch verspätete Entwicklung bei ihnen imaginaler Organe erklärt werden kann, gestattet nicht Larve und Puppe in gleichem Maße von der Nymphe abzuleiten. Man muß annehmen, daß die ganze nymphale Periode der Vorfahren recenter Insekten sich bei *Holometabola* in die Puppe verwandelt hat; daß bei den *Hemimetabola* sich dieselbe erhalten hat (vielleicht, einigermaßen verkürzt und mit einer verminderten Zahl der Häutungen).

Den Vorzug vollkommener Verwandlung sehen wir hauptsächlich in der Verteilung in der Zeit 1) des Ernährungsprozesses (welcher mit dem Wachstum und Häutungen verbunden ist) und 2) der Entwicklung der äußeren Form (welcher die Häutungen Hindernisse entgegenstellen). Diese Verteilung sollte für die Complicierung der äußeren Organisation der Imago und für die Divergenz der Larve und der erwachsenen Form günstige Bedingungen schaffen.

Selektions-Versuche mit Prothorax- und Elytra-Variationen bei *Tenebrio molitor*.

Von S. A. Arendsen Hein.

(Mit 79 Figuren und 10 Kurven).

(Schluß).

INHALT:

Zweiter Teil.

	pag.
III. Die untersuchten Eigenschaften an der Elytra	243
a) Die Punktstreifen	243
b) Die Verkürzung der Elytra	244
c) Die Divergenz am distalen Ende	247
d) Die gemeinschaftliche distale Abrundung	249