

4. Zur Beurteilung der Insektenpuppe.

Von Prof. Dr. Deegener.

eingeg. 28. Februar 1911.

Eine Arbeit von Poyarkoff (Arch. d'Anat. Microsc. T. XII. 1910), welche sich u. a. mit der Metamorphose des Insektendarmes beschäftigt, veranlaßt mich, meine vor 7 Jahren (Zool. Jahrb. Anat. 20. Bd. 1904) an der Hand der bei *Cybister* vorgefundenen Verhältnisse gewonnene Auffassung einer Revision zu unterziehen, welche dartun soll, ob die von dem eingangs namhaft gemachten Autor erhobenen Einwände den Fortbestand meiner Hypothese möglich erscheinen lassen oder nicht. Wenn die Wahrscheinlichkeit, welche meine damalige Auslegung der empirischen Tatsachen für sich zu haben schien, durch die Erweiterung unsrer Kenntnisse geringer geworden sein sollte, wird diese Deutung fernerhin in mir keinen Verteidiger finden.

Poyarkoff ist gegen die von mir vertretene Ansicht der Meinung, daß der Insektenpuppe irgendwelcher phylogenetischer Wert nicht beizulegen sei, und bemüht sich dementsprechend, alle Vorgänge während der Nymphose als sekundäre nachzuweisen. — Die ganze Nymphose ist zweifellos sekundär; aber daß die Betrachtung ihres phylogenetischen Gewordenseins jede Möglichkeit ausschließe, das Puppenstadium auf andre, nicht »ruhende«, präimaginale Stadien zurückzuführen, ist eine Ansicht, welche den gegebenen Tatsachen nicht in genügendem Maße Rechnung trägt. Ich beschränke mich an dieser Stelle darauf, die von Poyarkoff anders gedeuteten Verhältnisse am Darm einer Besprechung zu unterziehen.

Ich vertrete, gestützt auf das Verhalten, welches ich bei *Cybister* vorfand, die Auffassung, daß die Puppe ein ihr eigentümliches Mitteldarmepithel besitzt, welches — und das ist der springende Punkt — mit dem larvalen Epithel ebensowenig identisch ist, wie mit dem imaginalen. Ich halte das Auftreten dieses Puppenepithels gegen Poyarkoff nicht für sekundär, sondern sehe in ihm eine Rekapitulation derart, daß das Puppenepithel einem Entwicklungsstadium angehört, welches, selbst aus einer präimaginalen, imaginiformen, metembryonalen Entwicklungsstufe hervorgegangen, sekundär die Charaktere angenommen hat, die es zur Puppe stempeln. Da das Auftreten des Puppenepithels phylogenetisch erklärbar erschien, lag es nahe, auch das Verhalten des Vorder- und Enddarmes daraufhin zu prüfen, ob es sich dieser Erklärung einfüge oder nicht. Die Entwicklungsvorgänge im Vorder- und Enddarm wären an sich, d. h. ganz unabhängig von allen andern Phänomenen der Metamorphose betrachtet, wohl nicht imstande gewesen, zu der Auffassung zu führen, daß aus dem larvalen Vorder-

und Enddarm erst ein pupaler und dann der imaginale Vorder- und Enddarm hervorgegangen seien. Vergleicht man aber diese beiden Darmabschnitte mit dem Mitteldarm, so widerspricht ihr Verhalten der von mir angenommenen Deutung nicht, sondern läßt sich mit ihr in Einklang bringen, ohne den Tatsachen Zwang anzutun.

Poyarkoff hat den springenden Punkt in dem Verhalten des Mitteldarmes von *Cybister* richtig erfaßt, wenn er sagt: »On ne peut donc attribuer de l'importance qu'au fait pur et simple du rejet d'un épithélium et à la formation d'un autre.« Die Bedeutung dieser Tatsache sucht er jedoch dadurch abzuschwächen, daß er zunächst die Frage stellt, warum das zuerst nach Abstoßung eines Teiles des Larvenepithels gebildete Mitteldarmepithel von mir als provisorisches bezeichnet werde, das nach Abstoßung des provisorischen auftretende aber als Puppenepithel? Diese an sich ja berechnete Frage läßt sich leicht beantworten. Das provisorische Epithel geht aus Zellen hervor, welche bei der Larve schon als Epithelzellen entwickelt sind und ihren embryonalen Charakter verloren haben, ohne allerdings, wie es scheint, secretierend in Tätigkeit getreten zu sein¹. Als der Larve in ihrer später unveränderten Form schon eigne Elemente der Darmwand nehmen sie keine Sonderstellung ein, welche es gestattete, das von ihnen gebildete Epithel anders zu bezeichnen, als das larvale; sie sind nur ein Teil des ausgebildeten larvalen Epithels, welches aus mechanischen und topographischen Gründen später abgestoßen wird, als die intercryptalen Darmepithelzellen. Da das provisorische Epithel ferner schon durch das Puppenepithel ersetzt worden ist, wenn das Tier die Larvenhaut verläßt, kann nur dieses als Puppenepithel bezeichnet werden. Ferner ist das Puppenepithel von dem provisorischen dadurch unterschieden, daß es erst zur Zeit des Überganges der Larve zur Puppe aus embryonalen Zellen des Cryptenfundus hervorgeht, also tatsächlich eine mit der Häutung koinzidierende Neubildung aus indifferentem Zellenmaterial darstellt gegenüber dem larvalen Cryptenhalsepithel, welches nicht ad hoc gebildet wurde, sondern als Epithel schon vorhanden war. Damit schien mir die Bezeichnung des Puppenepithels als solches hinlänglich begründet zu sein; und als neu gebildete, weder mit dem larvalen noch mit dem imaginalen Epithel identische Darmwand kommt nur sie als »ancestral« in Frage.

Poyarkoff meint dagegen, die zweifache Abstoßung des Epithels an Stelle einer einzigen beweise gerade, daß kein notwendiger Zusammenhang zwischen dieser und der Abstoßung der (Haut-) Cuticula

¹ H. Rungius (mündl. Mitteilg.) wies bei der *Dytiscus*-Larve den Stäbchensaum sowie secretorische Tätigkeit der Cryptenhalszellen nach, die, wenngleich ich sie für die *Cybister*-Larve nicht nachzuweisen vermochte, wahrscheinlich auch bei dieser vorhanden sind (erscheint in Zeitschr. f. wiss. Zool. 98. Bd. 1911).

bestehe. Ich aber glaube, es sei nicht schwer zu verstehen, daß das Cryptenhalsepithel erst entfernt wird, um den embryonalen Zellen die Bahn freizugeben. — Poyarkoff fährt fort: Das Epithel werde abgestoßen, wenn es den Anforderungen nicht mehr entspricht, welche an es gestellt werden; die Cuticula werde abgeworfen, wenn das Tier seine Form oder Größe ändert; beide Vorgänge können der Zeit nach zusammenfallen oder nicht. — Diesen Einwürfen gegenüber möchte ich folgendes zu bedenken geben: Die Abstoßung der Hautcuticula betrifft eben die Haut des Insekts tatsächlich nicht allein; mit ihr zugleich findet auch die Häutung der Tracheen, mit ihr notwendig zugleich auch die Häutung des Vorder- und Enddarmes (Abstoßung der Intima) statt. Während dieser Häutung sind Vorder- und Enddarm funktionslos und damit begreiflicherweise auch der Mitteldarm, weil ihm keine Nahrung zugeführt werden kann. Dies wäre also der gegebene Zeitpunkt für histogenetische und histolytische Vorgänge an ihm; und dem Wachstum des Körpers muß der Darm folgen. Das Wachstum des Mitteldarmes geht z. B. bei *Deilephila euphorbiae* in engster Abhängigkeit von dem Häutungsprozeß vor sich und findet nicht in der Zeit zwischen je 2 Häutungen kontinuierlich statt. Wohl ist es möglich, daß der Mitteldarm ursprünglich kontinuierlich und unabhängig von den Häutungen wuchs. Aber Vorder- und Enddarm können nur nach Abstoßung der Intima wachsen; und dies periodische Wachstum hat der Mitteldarm nachweislich bei gewissen Insekten ebenfalls angenommen. Wie die Larve eine neue Cuticula erhält, welche ohne zu wachsen zur Bekleidung des oft sehr stark an Volumen zunehmenden Körpers ausreicht, so erhält sie dann auch während der Häutung einen Darm, der, während er secernierend und resorbierend tätig ist, nicht nötig hat, zu wachsen.

Poyarkoff betont ferner die von mir schon hervorgehobene Tatsache, daß die Basalmembran nicht bei der Abstoßung des larvalen, wohl aber bei der Abstoßung des pupalen (oder nymphalen) Epithels mit entfernt werde; die beiden Vorgänge seien somit nicht äquivalent, und das spreche zugunsten eines sekundären Verhaltens. Ich gebe Poyarkoff insofern recht, als die sämtlichen Vorgänge während der Nymphase einen cänogenetischen Charakter tragen; denn ist die Larve als solche phylogenetisch später entstanden, als die Imaginalform, so müssen auch die Vorgänge, durch welche die Larve zur Imago wird, sekundären Charakter tragen. Damit aber ist noch keineswegs gesagt, daß nicht während der Nymphase Rekapitulationen phylogenetischer Art stattfinden können, sondern nur, daß sie, wo sie beobachtet werden, sekundär nicht unbeeinflusst geblieben sind. So verhält es sich hier auch mit der Basalmembran; sie muß bei dem Übergang zum imaginalen Darm entfernt werden, weil sie die Formveränderung des lebenden

Epithelschlauches nicht mitmachen kann. An sich könnte nun ja die Basalmembran so gut bei der ersten wie bei der 2. Abstoßung des Epithels entfernt werden; daß es erst bei der zweiten, der Abstoßung des Puppenepithels, geschieht, ist nicht schwer zu verstehen, wenn man den Larvendarm mit dem Pupp Darm vergleicht: denn einmal ist, damit der Larvendarm die Form des Pupp Darmes annehmen könne, die Entfernung der Basalmembran noch nicht unbedingt nötig; anderseits aber wird aus rein technischen Gründen die Abstoßung der Basalmembran mit dem Puppenepithel viel leichter bewirkt werden können, wie ein vergleichender Blick auf die seinerzeit von mir gegebenen Figuren erkennen läßt. Die Notwendigkeit der Entfernung der Basalmembran ist zweifellos sekundär, ebenso wie die Umwandlung des larvalen Darmes in den imaginalen sekundär ist; denn primär, als die Jugendformen der Käfer noch keine sekundären (tertiären) Larven waren, bestanden größere Unterschiede zwischen dem Darm der imaginiformen Jugendform und der Imago überhaupt noch nicht. Sekundär verhält sich der ganze pupale Darm insofern, als er unzweifelhaft nicht mehr bei der Puppe genau das Aussehen hat, welches er bei dem letzten präimaginalen Stadium hatte, als dieses noch nicht (sekundär) zur Puppe geworden war. Aber daß dieser ganze Pupp Darm, dessen Qualitäten wenig ins Gewicht fallen gegenüber der Tatsache, daß er mit dem Larven- und Imaginaldarm nicht identisch ist (die Verschiedenheiten bewerte ich keineswegs so hoch, wie Poyarkoff anzunehmen scheint) — daß dieser ganze Pupp Darm sekundär entstanden sei, ist doch wohl eine Annahme welche viel ferner liegt, als die von mir vertretene Hypothese, daß er den Darm einer präimaginalen Jugendform darstelle, welcher in phylogenetisch weit zurückliegender Zeit einmal funktioniert hat und dem Imaginaldarm sehr ähnlich war, wobei natürlich der Imaginaldarm zu der Zeit, in welcher der Vorläufer des Pupp Darmes noch funktionierte, keineswegs schon unbedingt genau den Bau gehabt haben muß, den er heute zeigt. Poyarkoff glaubt besonders hervorheben zu müssen, daß die Differenzierung der Zellen einer Gewebsschicht phylogenetischen Wert nicht habe. Dies zugegeben, würde es gegen die Auffassung des Puppenepithels als einer phylogenetischen Rekapitulation nichts beweisen. Ist aber das Puppenepithel in seiner ganzen Existenz sekundär, so müßte Poyarkoff diese Auffassung dadurch stützen, daß er Gründe für das Auftreten dieses Epithels angäbe. Dessen Abstoßung sei ein autotomischer Vorgang: gut! — aber warum entsteht es dann erst? — Es erscheint in der Tat verständlicher, wenn unter sekundärem Fortfall einer Abstoßung die embryonalen Zellen sofort das imaginale Epithel formieren (wo es die Unterschiede im Bau des larvalen und imaginalen Darmes zulassen, daß das vermittelnde Stadium zum Fort-

fall kommt, als daß, um diesen Übergang zu ermöglichen, ein sekundärer Mitteldarm auftaucht, der keine phylogenetische Grundlage hat.

Wir sahen, daß eine Korrelation zwischen der Häutung und genetischen Vorgängen am Mitteldarmepithel besteht. Daß sie sekundär aufgehoben werden kann, wie ja phylogentisch koinzidierende Entwicklungsprozesse sekundär ihre Koinzidenz aufgeben können, ja phylogenetisch (primär frühere Prozesse ontogenetisch (sekundär) später eintreten können, habe ich nie bestritten, noch weniger aber behauptet, es bestehe ein Gesetz der Korrelation zwischen »Mitteldarmhäutung« und Körperhäutung; hier kann höchstens von einer Regel die Rede sein, welche sich entwicklungs-geschichtlich leicht versteht, aber die mannigfaltigsten Ausnahmen zuläßt.

Unter der Voraussetzung, daß bei jeder Häutung eine Erneuerung des Mitteldarmepithels stattfindet (eine Voraussetzung, die keineswegs für alle Insekten zutrifft), mußte der Ausfall einer dieser Abstoßungen, wie er bei *Malacosoma castrensis* und andern Insekten konstatiert wurde, als sekundär angesehen werden; wo diese Voraussetzung nicht zutrifft, natürlich als primär. Ich glaube jetzt im Anschluß an diese Überlegung in der Lage zu sein, diesen Ausfall anders erklären zu können, als es gelegentlich meiner Untersuchung von *Malacosoma castrensis* geschehen ist. Inzwischen hatte ich Gelegenheit, mich (an der Hand einer noch nicht publizierten Untersuchung des Herrn cand. Braun, deren Resultat ich hier mit dessen Einverständnis mitteile) davon zu überzeugen, daß bei *Deilephila euphorbiae* während der Häutung der Raupe die Mitteldarmwand nur wächst, aber keine umfangreiche oder gar totale Abstoßung des Epithels erfährt. Die periodische Regeneration des Mitteldarmepithels fehlt hier also, und daher würde allein aus der Tatsache der zweimaligen Häutung des Körpers während der Nymphase nicht folgen, daß eine zweimalige Abstoßung des Mitteldarmepithels stattfinden müsse, da eine solche hier ja an der Hand der Larvenhäutung überhaupt nicht erfolgt; das Fehlen des Puppenepithels wäre dann hier natürlich kein sekundäres. Und weil der Imaginaldarm viel weniger umfangreich ist, als der Larvendarm, kann er hier begreiflicherweise auch nicht durch zwei durch eine Pause getrennte Wachstumsvorgänge zur definitiven Ausbildung gebracht werden. Da aber der Mitteldarm der Raupe einen ganz andern histologischen Bau hat, als der Schmetterlingsdarm, erklärt es sich leicht, warum während der Nymphase überhaupt eine Abstoßung stattfindet. Phylogenetische Gründe zur Wiederholung dieser Abstoßung fehlen hier. Das letzte präimaginale Epithel ging schon, so kann man annehmen, primär ohne vorherige Abstoßung von Zellen in das imaginale über, dem es schon völlig glich. Daß das Wachstum des Darmes bei diesem Übergang unterbleibt, ist sekundär. — Natürlich sind diese Verhältnisse für *Cybister* ebensowenig maß-

gebend, wie für andre Insekten; und ich habe ja das Verhalten von *Cy-bister* keineswegs zum allgemeinen Schema gestempelt, sondern sehe in ihm nur einen Fall, der die Deutung des Puppenepithels als eine phylogenetische Rekapitulation möglich läßt. Das würde freilich voraussetzen, daß hier wie bei *Anthrenus* die Häutung von einer Regeneration des Mitteldarmepithels begleitet war und nicht von dessen bloßem Wachstum. Ja selbst wenn weitere Forschung lehren sollte, daß bei der *Cy-bister*-Larve sekundär die Regeneration des Mitteldarmes während der Larvenhäutung unterblieben sei und nur ein Wachstum stattfinde, so könnte sie immer noch für die primären Jugendformen des Dytiscidenstammes angenommen werden, welche noch nicht die Gestalt echter Larven angenommen hatten. Allerdings behaupte ich nicht, daß damit meine Hypothese an Wahrscheinlichkeit gewinnen würde.

Ich verkenne nicht, daß unsre Kenntnisse hinsichtlich des Verhaltens des Darmes während der Häutung bei Larven und Jugendformen ungenügend sind. Arbeiten, welche diese Lücke ausfüllen sollen, sind im Berliner Zoologischen Institut bereits begonnen worden. Sicher erscheint schon so viel, daß ein allgemein gültiges Schema nicht aufgestellt werden kann. Ob und wie die Beurteilung der Darmentwicklung während der Nymphose durch die zu erwartenden Resultate beeinflußt werden wird, bleibt abzuwarten. Vorläufig sind wir auf die Kenntnisse angewiesen, die wir besitzen, und gezwungen sie einstweilen in Einklang zu bringen mit allem, was wir über die Metamorphose überhaupt wissen. Die Angaben von Möbusz (Arch. Naturg. Jahrg. 63. S. 1. 1897) über die Epithelabstoßung während der Larvenhäutungen lauten so bestimmt, daß man sich auf sie mit demselben Rechte stützen kann, wie auf jede andre Literaturangabe; und daß auch bei den Apterygoten (Collembolen) bei jeder Häutung eine De- und Regeneration unter Abstoßung eines Teiles des Darmepithels mit folgender Kernvermehrung stattfindet, lehren die Untersuchungen von Folsom und Welles (Epithelial Degeneration, Regeneration and Secretion in the Mid-Intestine of Collembola. The University Studies Vol. 2. Univ. of Illinois Bull. Vol. IV. 1906².)

Einstweilen scheint mir durch Poyarkoffs Polemik meine An-

² Erinuert sei hier an Sommers (Zeit. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885) Beobachtung, daß bei *Macrotoma plumbea* gleichzeitig mit der Häutung eine totale Abstoßung und Regeneration des Mitteldarmepithels stattfindet. Auch Prowazek (Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien. 12. 1900) konstatierte bei *Isotoma* während der Häutung einen Ersatz des Mitteldarmepithels durch Regenerationszellen, wobei auch einige der jungen Zellen in das Darmlumen abgestoßen werden. Die alte Muscularis fällt dabei »einem eigenartigen, aber schwer bei diesem kleinen Objekt nachweisbaren Degenerationsprozesse anheim«. — »Diese Häutungen wiederholen sich später noch öfters; diese Form der »Mitteldarmhäutung« ist als ein Vorstadium der in vieler Hinsicht etwas komplizierteren Vorgänge bei der Metamorphose der Holometabola zu betrachten.« Auch bei *Achorutes viaticus* wird das alte Epithel in zusammenhängender Masse abgestoßen.

nahme nicht erschüttert zu sein, soweit sie sich auf das nymphale Mitteldarmepithel bezieht, dessen Verhalten für mich zur Veranlassung geworden ist, den Vorder- und Enddarm daraufhin zu prüfen, ob sie der gegebenen Deutung unüberwindliche Schwierigkeiten bereiten oder sie bestehen lassen. Geht man mit der am Mitteldarm gewonnenen Erkenntnis an die Beurteilung dieser beiden Darmabschnitte, so wird man zu einer andern Auffassung kommen können, als wenn man sie vollkommen unabhängig vom Mitteldarm betrachtet. Sie allein würden nicht viel beweisen; dennoch konnte man Reste eines Verhaltens an ihnen beobachten, welche darauf bezogen werden können, daß sie bei der letzten präimaginalen Jugendform tätige Darmteile darstellten. War eine Analogie zwischen der Entwicklung des Procto- und Stomodäums einerseits und des Mitteldarmes andererseits vorhanden, so mußte man folgendes erwarten: zwischen je 2 Häutungen mußte eine Pause in der Entwicklung eintreten, derart also, daß nach Ausbildung des Puppendarms dieser auf der erreichten Stufe eine Zeitlang beharrte, um dann erst zur Ausbildung des imaginalen Darmes überzugehen. Das geschieht nun in der Tat. Der Pupp Darm wäre dann nicht allein die ontogenetische Vorstufe des imaginalen Darmes, sondern gäbe auch Anhaltspunkte dafür, wie sich phylogenetisch seine Entwicklung vollzogen hat. Dabei war hier so wenig wie bei allen andern Entwicklungsprozessen eine genaue phylogenetische Rekapitulation zu erwarten, schon deshalb nicht, weil der pupale Vorder- und Enddarm ihre primäre Funktion nicht beibehalten haben. Wie nun bei den epimorphen Insekten an der Hand der Häutungen ein allmähliches Hineinwachsen der Jugendform in die Imago beobachtet wird und jedes Stadium, wenn gleich für sich bestehend, doch die Vorstufe (wenn man so will: die Anlage) der Imago repräsentiert, so konnte von mir der »Kaumagen« der Puppe als eine Anlage sowohl, wie als eine phylogenetische Rekapitulation angesehen werden; beides schließt einander nicht aus, wie Poyarkoff (S. 381) anzunehmen scheint. Wenn Poyarkoff mich so verstanden hat, daß ich in dem »Kaumagen« der Puppe »un organe indépendant« sehe, so entspricht das meiner Überzeugung in der Tat nicht. Der russische Autor scheint einen Widerspruch darin zu sehen, daß ein Organ zugleich die Anlage eines andern und eine phylogenetische Rekapitulation sein solle; eben diese letztere glaubt er nicht zugeben zu dürfen als »caractère fictiv« gegenüber den »caractères réels«, daß der »Kaumagen« der Puppe die Anlage des imaginalen »Kaumagens« sei. Sind nicht die Flügelanlagen der epimorphen Jugendformen zugleich deren noch unvollkommene Flügel und die Anlagen der imaginalen Flügel? Sind die subimaginalen Flügel nicht zugleich die Flugorgane der Subimago und die Anlagen der imaginalen Flügel? Sind nicht die

weniger reich gegliederte Antenne oder der noch nicht die vollzählige Gliederanzahl aufweisende Tarsus der Jugendformen zugleich deren Antennen und Tarsen und die Anlagen der definitiven, — und ist ihnen in dieser ihrer Qualität jeder phylogenetische Wert abzusprechen? Sie sind in demselben Sinne werdende Organe, wie die ganze Reihe der Jugendformen nicht holometaboler Insekten werdende Imagines sind und wie die Puppe eine werdende Imago ist.

Das Fehlen der Intima im «Kaumagen» der Puppe kann Poyarkoff nicht als sekundären Charakter anerkennen, während ich nichts andres in ihm zu erblicken vermag. Bei jeder Häutung erhält der Vorderdarm eine neue Intima; wenn er sie nicht erhält, so muß dies ein Ausnahmefall sein, der sich hier übrigens leicht erklärt. Die Puppe frißt nicht; der Puppendarm braucht also, wenn er überhaupt noch rekapituliert wird, nicht mehr vollständig ausgebildet zu werden. Die Entwicklung wird sekundär gekürzt, indem die Intima, die ja funktionslos bleiben würde, nicht mehr zur Ausbildung gebracht wird. Poyarkoff sagt nun, der wahre Grund für das Fehlen der Intima liege in der Mehrschichtigkeit des Epithels. Das scheint mir ein Hysteron Proteron zu sein; denn das nymphale Vorderdarmepithel kommt nicht mehr zur vollen Entfaltung, weil der Vorderdarm der Puppe funktionslos bleibt; die überflüssige Intima wird nicht mehr gebildet. Die einschichtige Anordnung der Epithelzellen wird nicht mehr durchgeführt, weil keine Cuticula gebildet zu werden braucht, welche ein bis zu einem gewissen Grade fertiges Epithel voraussetzt. In diesem Zustande tritt eine Entwicklungspause ein. Die Möglichkeit des Fehlens der Intima gibt erst dem Epithel die Möglichkeit, auf einem unfertigen Stadium zu verharren, welches als solches eben nicht fähig ist, eine Intima zu bilden. Müßte die Intima gebildet werden, so könnte der unfertige Zustand des Epithels nicht erhalten bleiben. So stellt sich die Sache vom phylogenetischen Standpunkt aus dar. Rein ontogenetisch betrachtet (wie Poyarkoff es tut), unterbleibt die Ausbildung der Intima, weil die Epithelwand nicht in dem Zustand ist, sie bilden zu können. Es muß aber erklärt werden, auf Grund welcher Verhältnisse die Epithelwand ihre ursprüngliche Tätigkeit bei der Häutung in unserm Falle hat aufgeben können, warum sie nicht mehr, wie doch sonst bei jeder Häutung, in den Zustand der Vollendung kommt, welcher sich als solcher durch die Ausbildung der Intima charakterisiert. Bei jeder Körperhäutung wird eine neue Cuticula gebildet; wäre dies einmal nicht der Fall, so müßte erklärt werden, warum nicht. Daß die Zellen nicht in dem Zustande sind, sie zu bilden, erklärt gar nichts. Warum können die Zellen ausnahmsweise einmal in einem Zustand bleiben, der ihnen nicht mehr gestattet, die Cuticula zur Ausbildung zu bringen? Das ist zu erklären.

Ich habe mich also wohl keiner Inkonsequenz schuldig gemacht, wenn ich an anderer Stelle und in anderm Zusammenhange sage, daß das proliferierende Epithel keine Intima bilden könne.

Besonders anstößig ist Poyarkoff der Ausdruck, daß die Bildung einer Intima während der Dauer der Proliferation unpraktisch erscheine. Gemeint war von mir, es würde unpraktisch sein, die Proliferation des Gewebes nur deshalb zu unterbrechen, um die überflüssige Intima zu bilden. Der Ausdruck unpraktisch wurde unbedenklich von mir gebraucht, einmal, weil ich mich von der unüberwindlichen Scheu frei weiß, welche meint, sich ausdrücklich entschuldigen zu müssen (Poyarkoff, S. 471), wenn sie ein Wort anwendet, hinter welchem die Annahme einer Zwecktätigkeit organisierter Naturkörper gewittert werden könnte; und ferner, weil ich annehmen zu dürfen glaube, daß wissenschaftliche Kollegen einen Ausdruck *cum grano salis* selbst dann zu verstehen imstande seien, wenn sie bemüht sind (gewiß nur im Interesse der Sache) gegen die alte Regel, einen Autor in zweifelhaften Fällen so günstig wie möglich auszulegen, alles aufzugreifen, was sich als Waffe gegen ihn verwenden läßt.

Poyarkoff meint ferner, daß man, meine Auffassung als zutreffend vorausgesetzt, annehmen müsse, daß die Vorfahren von *Cybister* (er schreibt: der Insekten) zweimal ihre Ernährungsweise geändert hätten und daß auch die Muskeln während der Nymphase zweimal erneuert worden wären. — Die metembryonale Entwicklung stellt sich nun bei den Insekten primär nicht als ein kontinuierliches Werden dar, welches ohne Unterbrechung dem Endziel, der Imago, zustrebt, sondern als ein diskontinuierlicher, periodisch fortschreitender Werdegang. Die Weiterentwicklung hält nicht mit dem Wachstum gleichen Schritt, weil die Cuticula, Tracheenintima, Darmintima, kurz das Chitin, nicht wachsen noch auch eine andre Form annehmen kann. Seine Form und Ausdehnung behält es jedesmal längere Zeit bei, und die Gewebe, die es deckt, können, wenn die Leistung der Chitinschicht nicht in Frage gestellt werden soll, sich während dieser Zeit ebenfalls nicht nennenswert weiter entwickeln. Daher findet jeder Entwicklungsfortschritt im Anschluß an eine Häutung statt; mit jeder Häutung wird das Tier der Imago ähnlicher, ohne ihr doch ganz zu gleichen. Mit der Ausbildung echter (tertiärer) Larven unter bedeutender Abweichung vom primären Entwicklungsweg erleidet dieser Werdegang eine Modifikation. Ich habe in meiner Arbeit über die Metamorphose der Insekten (B. G. Teubner, Leipzig u. Berlin 1909) meine Ansicht hierüber niedergelegt und kann daher auf sie verweisen. — Es fragt sich nun, ob Poyarkoff recht hat, wenn er meint, aus meiner Auffassung folge, daß eine zweimalige Änderung zunächst der Ernährungsweise stattgefunden haben müsse. Die Puppe ist ein phylogenetisches Stadium, welches der Imago

viel näher steht als der Larve. Als solches wird sie in ihren Vorverfahren auch einen Darm besessen haben, der zwar vielleicht dem Imaginaldarm noch nicht völlig gleich, ihm aber sehr nahe stand und nur ein Vorstadium (eine Anlage) des imaginalen Darmes repräsentierte. Der Larvendarm aber erfuhr eine sekundäre Veränderung im Anschluß an die veränderte Ernährungsweise. Da die präimaginale Form, welcher die Puppe entspricht, schon ganz ebenso lebte wie die Imago (analog dem Verhalten der Orthopteren, meisten Rhynchoten usw.) so liegt gar kein Grund vor, die geringe Verschiedenheit ihres Darmes von dem der Imago als sekundär erworben anzusehen; sie beruht vielmehr darauf, daß der Darm eben das Endziel seiner Entwicklung noch nicht erreicht hat; und bei der Puppe, bei welcher die Funktion des Vorderdarmes sekundär zum Fortfall kam, liegt nicht einmal mehr ein zwingender Grund vor, dem Darm noch die vollendete ererbte Form zu geben; er kann daher bei der Puppe noch weiter hinter dem Imaginaldarm zurückbleiben, als es bei einem fressenden letzten Präimaginalstadium ursprünglich der Fall sein konnte. Diese Verschiedenheit erklärt sich also sehr gut, ohne daß man mit Poyarkoff einen doppelten Wechsel der Ernährungsweise annehmen müßte. Wenn im Mitteldarm die Rekapitulation in Gestalt des Puppendarms viel deutlicher in Erscheinung tritt, so kann dies mit dessen speziellen Bauverhältnissen zusammenhängen. Unzweifelhaft aber erreicht auch der Mitteldarm der Puppe nicht mehr als eine vollständige Rekapitulation ganz die Form, die er bei der präimaginalen Urform annahm; denn seine Funktion ist, selbst wenn er noch Reste des larvalen Epithels dem Körper nutzbar machen sollte, eine beschränkte. Wenn nun schon für das Epithel zuzugeben ist, daß es sekundär in seiner Entwicklung beeinflusst worden ist (infolge des Nichtgebrauches bei der Puppe), so ist noch viel mehr wahrscheinlich, daß keine doppelte Renovation der Muskulatur eintrat. Sie ist am Vorderdarm der Puppe funktionslos; sie würde, um aus der der Puppe zur imaginalen zu werden, wesentlich nur eine Verstärkung, aber keine Umwandlung mehr erfahren müssen. Der Hauptschritt, der eben auch die Metamorphose als solche charakterisiert, besteht in der Umwandlung der larvalen in die imaginale Muskulatur. Die pupale ist eine Station auf diesem Wege, ist der imaginalen wesentlich schon gleich; warum soll sie sich nun zweimal verändern müssen? Die bloße Häutung involviert ja auch gar keine Regeneration der Muskeln. Nur einmal in der metembryonalen Entwicklung erfahren sie eine vollständige Änderung ihrer Konstitution; das zweitemal wäre höchstens eine Vermehrung ihrer Elemente, der Muskelfasern, nötig. Beide Vorgänge sind keineswegs wesensgleich und einer nicht die Wiederholung des andern. Zwischen beiden aber tritt eine Ruhepause auf, eine Pause, welche

andeutet (so kann man es wenigstens auffassen), daß diese Zeit des Entwicklungsstillstandes der Zeit entspreche, in welcher zwischen 2 Häutungen die alte, letzte präimaginale Form ihren Darm benutzte. Daß er bei der Puppe nicht mehr benutzungsfähig ist, erscheint als sekundärer Zustand. — Nun ist es allerdings auffallend, daß die Muskulatur des vorderen Vorderdarmabschnittes nicht schon bei dem Übergang zur Puppe ihre Metamorphose durchmacht; aber da der Pupp Darm ja einer tätigen Muskulatur nicht bedarf, braucht ihre Ausbildung mit der Ausbildung des Puppenstadiums auch keineswegs mehr gleichen Schritt zu halten. Daß sich primäre korrelative Verhältnisse sekundär lösen, ist ja ein Fall, der in der Entwicklungsgeschichte durchaus nicht vereinzelt dasteht.

Ich bin mit Poyarkoff der Ansicht, daß der pupale Vorderdarm von *Cybister* ein Übergangsstadium zwischen dem larvalen und imaginalen Darm sei, nur ist er es nicht ontogenetisch allein, sondern auch phylogenetisch. Wenn aber Poyarkoff meint, daß dem nymphalen Darm, wenn er jemals funktioniert hätte, der wirkliche Pupp Darm in nichts gleiche, so scheint er mir doch etwas zu weit zu gehen. Dann gleichen auch die abdominalen Extremitätenreste des Embryos oder der Apterygoten den funktionierenden der Vorfahren in nichts, und man kann sie nicht phylogenetisch als Extremitätenrudimente deuten; und die Flügelanlagen der Orthopteren, Ephemeriden usw. und der Holometabolenpuppe gleichen dann in nichts den Flügeln der Vorfahren und haben keine phylogenetische Bedeutung. Auch das embryogenetische Verhalten der Kopfextremitäten würde dann unter diesen Gesichtspunkt fallen.

Hinsichtlich des Enddarmes sei noch bemerkt, daß die Deutung, welche Poyarkoff gibt, vollkommen ausreichend und richtig sein könnte, wenn nicht das Verhalten des Mitteldarmes (und z. T. auch des Vorderdarmes) die Auffassung nahe legte, die ich vertreten habe. Im übrigen gilt für den Enddarm ja wesentlich das gleiche wie für den Vorderdarm.

Poyarkoff charakterisiert schließlich in einigen allgemeinen Betrachtungen den Standpunkt, welchen er in der Beurteilung der Puppe einnimmt. Meine Abhandlung über die Insektenmetamorphose scheint ihm nicht vorgelegen zu haben. Ich brauche auf dieses Problem hier um so weniger zurückzukommen, als es von Pérez (*Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. Bull. Sc. France Belgique, 7 sér. T. 44. 1910. p. 221. c. r.*), einem ausgezeichneten Kenner der hier in Frage kommenden Verhältnisse, bereits geschehen ist. Mit der verschiedenen Bewertung der Puppe hängt es wesentlich zusammen, wenn Poyarkoff und ich zu recht abweichenden Deutungen der Vorgänge während der Metamorphose kommen. Hoffen wir, daß aus dem Widerstreit der Meinungen schließlich die bestbegründete Theorie herauspringe.

Berlin, im Februar 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Deegener Paul

Artikel/Article: [Zur Beurteilung der Insektenpuppe. 495-505](#)