

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insecten.

Von

Dr. J. E. V. Boas in Kopenhagen.

Hierzu Tafel 20 und 3 Textfiguren.

---

### I.

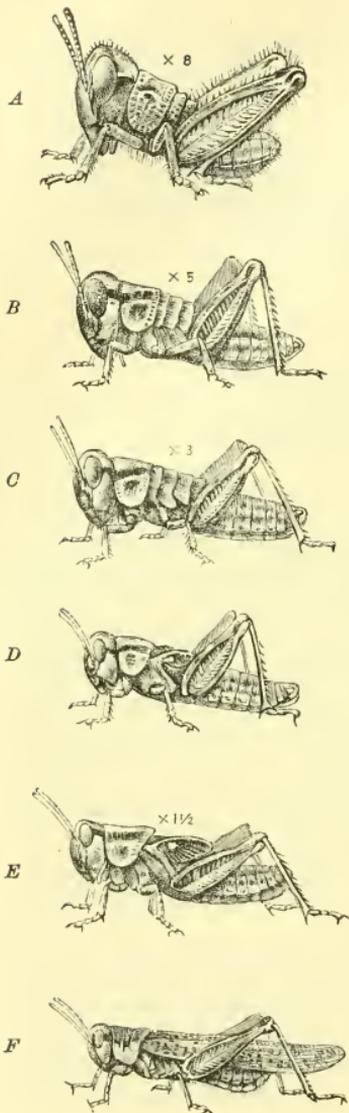
Eine neugeborene Heuschrecke unterscheidet sich bekanntlich von der Imago durch folgende Charaktere (vergl. Fig. A): Der Kopf ist verhältnissmässig gross, der Hinterleib klein, die Vorderbrust schiebt sich nicht mit ihrem Hinterrand über die Mittelbrust hinaus, die Zahl der Antennenglieder ist geringer (bei der „Rocky Mountain Locust“ [*Caloptenus spretus*] z. B. 12 bis 13 beim Neugeborenen, 23 bis 26 bei der Imago)<sup>1)</sup>, und Flügel fehlen völlig. Diese sämtlichen Unterschiede werden allmählich ausgeglichen; mit jeder Häutung nähert sich die Larve mehr der Gestalt der Imago: der Kopf wird verhältnissmässig kleiner, der Hinterleib grösser, der Hinterrand der Vorderbrust schiebt sich allmählich über die Mittelbrust hinaus, die Zahl der Antennenglieder wird grösser, und es bilden sich Flügelanlagen, welche allmählich grösser werden.

In so fern ist die Entwicklung eine gleichmässig fortschreitende, und es ist kein ausgeprägter Unterschied zwischen sämtlichen Larvenstadien einerseits, der Imago andererseits vorhanden — etwa mit der Ausnahme, dass die Larven sämtlich praktisch flügellos, d. h. flugunfähig sind, was ihnen gewissermaassen einen gemeinsamen Stempel der Imago gegenüber aufdrückt.

In ähnlicher Weise wie die Heuschrecken verhalten sich manche andere Insecten mit „unvollkommener Metamorphose“,

---

1) First Annual Report U. S. Entomol. Commission for the year 1877 (Washington 1878), p. 280.



H. PHILIPSON SC.

dass an der Oberseite des Hinterleibs drei Stinkdrüsen vorhanden

namentlich manche Orthopteren. Bei manchen andern hemimetabolen<sup>1)</sup> Insecten haben sich die Verhältnisse aber einen Schritt weiter entwickelt. Bei den Wanzen wird man z. B. wahrscheinlich immer finden, dass die verschiedenen Larvenstadien, welche zu einer Art gehören, alle ein bestimmt ausgesprochenes gemeinsames Gepräge der Imago gegenüber darbieten. Ich kann z. B. anführen, dass die *Nepa*-Larven in allen Stadien sich von der Imago durch kurze, plumpe Athemröhren, durch eine abweichende Form des Hinterleibes u. s. w. unterscheiden. Bei *Notonecta glauca* ist etwas ähnliches der Fall; bei der Imago ist das grosse Scutellum schwarz, während es bei den Larven weiss ist, und es ist bei der Imago ein grosser Rand hinten an der Vorderbrust vorhanden, welcher sich über die Mittelbrust erstreckt; dieser Rand geht den Larven ab. Bei dem bekannten *Pyrrhocoris apterus* (Taf. 20), von dem ich zufällig eine grosse Anzahl Exemplare von verschiedenen Altersstufen besitze, weichen die Larvenstadien aller Grössen von der Imago dadurch ab, dass der Fuss 2gliedrig ist (bei der Imago 3gliedrig),

Fig. A. „Rocky Mountain Locust“ in verschiedenen Altersstadien. A—E Larven, A neugeborene Larve, F Imago, letztere in natürlicher Grösse, die übrigen mehr oder weniger vergrössert. Nach First Report U. S. Entom. Commiss.

1) Da dieser Ausdruck in etwas verschiedener Bedeutung gebraucht wird, bemerke ich, dass in dieser Arbeit sämtliche Insecten, welche nicht ametabol oder holometabol sind, als hemimetabol bezeichnet werden.

sind (während die Imago Stinkdrüsen an der Unterseite der Brust<sup>1)</sup> besitzt), ferner dadurch, dass der Hinterleib fast ganz roth ist mit einer Reihe kleiner, schwarzer Flecke längs der Mitte der Ober- und Unterseite, während derselbe bei der Imago fast ganz schwarz ist, bloss mit einem schmalen rothen Rande. Letzteres beruht zwar auf einer weitem Entwicklung der Larvenzeichnung; aber die Larven stehen doch zusammen mit einem Bilde demjenigen der Imago gegenüber, und ältere Larven bilden in dieser Beziehung keinen Uebergang. Dieselben Verhältnisse findet man, was die Zahl der Fussglieder und die Stinkdrüsen betrifft, bei vielen andern Landwanzen<sup>2)</sup>, ebenso wie auch ähnliche Unterschiede in der Zeichnung zwischen Larve und Imago bei vielen, vielleicht bei allen (die Larven der Wanzen sind noch sehr unvollständig bekannt), vorhanden sind.

Noch bestimmter als etwas für sich erscheint die Larvengestalt z. B. bei den Libellen. In dieser Gruppe findet man die bekannte Larvenform, welche in ihren Hauptzügen für die Gruppe gemeinsam ist und welche auf allen Stufen des Larvenlebens dasselbe Gepräge festhält. Natürlich ist, wie bei allen hemimetabolen Insecten, in den spätern Stadien in so fern eine Annäherung an die Imago vorhanden, als Flügelanlagen gebildet sind; sonst bewahrt aber die Larve dasselbe Aussehen. In welchen Punkten letztere von der Imago abweicht: durch geschlossenes Tracheensystem, durch Umbildung der Unterlippe u. s. w., ist zu bekannt, als das wir es hier näher zu betrachten brauchen; nur so viel sei hervorgehoben, dass die Unterschiede keineswegs gering sind. Aehnliche Verhältnisse findet man bekanntlich bei den Perliden; ähnlich verhalten sich auch die Singzirpen, deren Larven mit Grabfüssen u. s. w. versehen sind, die Psylliden, deren plumpe, abgeplattete Larven von den Imagines höchst abweichend sind, und andere.

Bei den Insecten mit „vollständiger Metamorphose“ ist die Entwicklung in derselben Richtung weiter fortgeschritten. Immer

1) PAUL MAYER, Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L., in: Arch. Anat. Physiol., J. 1874, p. 315 ff. Bei der Imago sind die Stinkdrüsen der Larven rückgebildet („unthätig“).

2) Vgl. für die Stinkdrüsen KULWIEĆ, in: Zool. Anz., 1898, p. 67. Nach einer gütigen Mittheilung von Herrn Dr. F. MEINERT finden sich dorsale Stinkdrüsen bei den Larven der *Rhyphachromidae*, *Coreidae* und *Cimicidae*, nicht aber bei den *Saldidae* und *Reduviidae* (auch nicht bei Wasserwanzen).

erscheinen hier die Larvenstadien mit einem gemeinsamen Gepräge<sup>1)</sup> der Imago gegenüber; es ist nicht die Spur einer Annäherung an die Imago-Gestalt in den spätern Larvenstadien vorhanden; sogar die Flügelanlagen, welche zwar frühzeitig vorhanden sind, sind, so zu sagen, weggestaucht, erscheinen als Einstülpungen in das Thier hinein, nicht als äussere Auswüchse. Hierzu kommt noch, dass die Unterschiede zwischen der Larve und der Imago so ausserordentlich vertieft worden sind, an jedem Punkt im Bau des Thieres hervortreten. Letzteres hat wieder die Nothwendigkeit eines Ruhestadiums an der Grenze des Larven- und Imago-Lebens mit sich geführt, eines Stadiums, in dem der Organismus in aller Musse, ohne auf Nahrungsaufnahme etc. Rücksicht nehmen zu brauchen, die bedeutsamen Aenderungen, welche stattfinden sollen, durchlaufen kann.

Die Herausbildung dieses Ruhestadiums, in welchem der Organismus, wie auch von Andern hervorgehoben ist, eigentlich in vielen Beziehungen an den Embryo erinnert, hat aber wieder einen Entwicklungsgang ermöglicht, den ich ganz besonders hervorheben möchte, da das Verhältniss, wie mir scheint, bisher nicht gebührend gewürdigt worden ist. Indem der Organismus während der Puppenruhe so zu sagen ganz umgegossen wird — der Ausdruck ist gewiss nicht übertrieben — haben die Larven- und die Imago-Form der holometabolen Insecten während der fortschreitenden phylogenetischen Entwicklung getrennte Wege einschlagen können, haben sich jede für sich ganz unabhängig in eine Reihe Gestalten herausbilden können.

Was ich hierunter verstehe, wird vielleicht deutlicher durch einen Vergleich z. B. mit der Metamorphose der Wanzen hervortreten. Bei letztern sind die Verhältnisse in so fern ähnlich wie bei den holometabolen, als alle Larvenstadien innerhalb derselben Species sich durch gewisse gemeinsame Charaktere der Imago gegenüber auszeichnen. Während der phylogenetischen Entwicklung folgt aber bei den Wanzen die Larvenform doch im Grossen und Ganzen den Imagines: eine *Nepa*-Larve ist doch in den Hauptzügen der ausgebildeten *Nepa* ähnlich, eine *Notonecta*-Larve erkennt man ohne Schwierigkeit als eine *Notonecta*; bei den Landwanzen ist die Larve, sowohl was die

---

1) Dass sich wieder innerhalb des Larvenlebens bei einigen Formen Gegensätze und daraus resultirende Verschiedenheiten zwischen Larven verschiedenen Alters ausbilden können, ist ein secundäres Verhältniss, welches das, worauf es hier ankommt, nicht berührt.

plastische Ausgestaltung als auch was die Farben betrifft, im Ganzen der Imago der bezüglichen Art ähnlich, wenn auch allerdings eine Farbe in der Haut der Larve, eine andere bei der Imago eine grössere Ausdehnung haben mag. Larve und Imago gehen zusammen, die Ausgestaltung der Imago wirkt auf die Larvengestalt zurück.

Dieser Standpunkt ist bei den holometabolen Insecten vollständig aufgegeben. Nachdem dieser Typus einmal ausgebildet worden ist, haben sich die Larvenform und die Imagoform jede für sich weiter entwickelt und in zahllose Gestalten in voller Unabhängigkeit von einander gespalten. Es ist demnach leicht verständlich, dass selbst die grösste Aehnlichkeit in der Lebensweise der Larve und der Imago, wie man sie z. B. bei manchen Caraben findet, keine wirklich tiefere Aehnlichkeit im Bau der Larve und der Imago mit sich bringen kann<sup>1)</sup>; die Imagines und die Larven verhalten sich eben zu einander als zwei differente Arthropoden-Gruppen; derartig verschieden ist der Typus beider, und derartig unabhängig hat deren Entwicklung sich gestaltet.

Im Vergleich mit dem Ausgangspunkte, den Larven der hemimetabolen Insecten, erscheint selbst die am wenigsten umgebildete holometabole Insectenlarve als eine rückgebildete Insectengestalt, zum Theil mit ähnlichen Charakteren, wie man sie sonst bei Insecten finden kann, die in Folge von Anpassung an Schmarotzerleben u. dgl. rückgebildet sind. Die Beine sind verkürzt, die für die Insecten im Allgemeinen und speciell auch für die hemimetabolen Larven charakteristische Ausbildung zweier Glieder als Femur und Tibia ist in Wegfall gekommen, der Fuss ist ungegliedert u. s. w. Die Antennen sind fast immer sehr kurz und aus einer geringen Anzahl von Gliedern zusammengesetzt. Die Brustsegmente sind klein und einfach, der Hinterleib dagegen verhältnissmässig lang<sup>2)</sup>. Besonders deutlich tritt

1) Vergl. im Gegensatz zu dem hier geltend gemachten Standpunkte die Aeusserung von MIALL (eben anlässlich der Caraben): „... the reason of the changes of shape is sometimes hard to discover“ (The Transformations of Insects, in: Nature, V. 53, p. 157 [No. 1364]).

2) Die Ausbildung des Tracheensystems bei den holometabolen Insectenlarven entspricht der geringen Grösse des Brustabschnitts und der starken Entwicklung des Hinterleibs: während man gewöhnlich (wir sehen hier von denjenigen Larven ab, bei welchen eine grössere Anzahl oder sogar sämtliche Stigmen geschlossen sind) alle 8 Paar Hinterleibsstigmen offen findet, sind von den 2 typischen Thorax-

die Rückbildung für die Augen hervor: anstatt der grossen, zusammengesetzten Seitenaugen der hemimetabolen Larven findet sich bei den holometabolen nur eine kleine Gruppe von Punktaugen auf jeder

Fig. B. Kopf, Thorax und die zwei ersten Hinterleibsringe von einer Bockkäferlarve (*Ergates faber*), von der rechten Seite gesehen. *a* das geschlossene Thoraxstigma. Das vordere Thoraxstigma liegt hier auf dem Mesothorax.  $\frac{3}{4}$ .

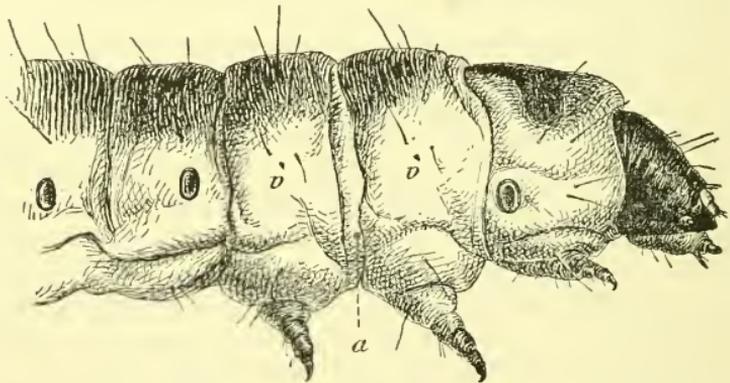
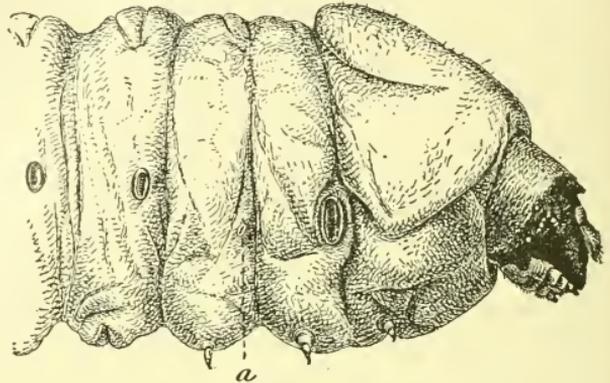


Fig. C. Kopf, Thorax und die zwei vordersten Hinterleibsringe der Larve von *Cossus ligniperda*. *a* das geschlossene Thoraxstigma. Das vordere Thoraxstigma liegt hier auf dem Prothorax. *v* die schwarzen Flecke, welche äusserlich die Flügelanlagen andeuten.  $\frac{3}{4}$ .

stigmenpaaren nur das vordere — welches oft auf den Prothorax hinauf-rückt — offen, während das hintere geschlossen (aber nachweisbar) ist. Ich habe eine Auswahl von Larven in Bezug auf diesen Punkt untersucht (*Raphidia*, *Myrmeleon*, *Cetonia*, *Pyrochroa*, *Toxotus*, *Hylobius*, *Cossus*, *Cimbex* und eine Ichneumonienlarve) und bei allen ausser den genannten offenen Stigmenpaaren auf dem 3. Brustsegment (oder zwischen diesem und dem 2.) ein geschlossenes gefunden, von welchem eine Trachee entspringt, die in der Regel bis zu dem Längs-stamm verfolgt werden kann. Es sind diese und zwar nur diese

Seite<sup>1)</sup>. Auch die Ausbildung des Hautskelets trägt das Gepräge der Rückbildung: gewöhnlich sind grosse Partien des Körpers mit einer ziemlich weichen Chitinhaut bekleidet.

Stigmen vorhanden. Wenn PALMEN in seiner ausgezeichneten Arbeit: „Zur Morphologie des Tracheensystems“ die Angabe macht, dass bei Insectenlarven mit Prothoraxstigmen ein Paar geschlossener Stigmen sowohl an Meso- wie an Metathorax vorhanden sei, so ist dies nicht richtig und beruht möglicher Weise auf einer Verwechslung mit den Flügelanlagen, welche z. B. bei der Larve von *Cossus ligniperda* (Fig. C) jederseits am Meso- und Metathorax als zwei schwarze Fleckchen ungefähr in gleicher Höhe mit den nachfolgenden Abdominalstigmen erscheinen — während das geschlossene Thoraxstigma weiter nach unten, gegen die Ventralseite zu, vorn am Metathorax seinen Platz hat (es erscheint ähnlich wie die Flügelanlagen als ein kleiner, dunkler Fleck, ist aber oft in der Gelenkfalte versteckt). Bei der Imago öffnet sich das genannte geschlossene Stigma; das vordere der beiden Thoraxstigmen der Imago ist = dem offenen Thoraxstigma der Larve (mag dieses am Prothorax oder am Mesothorax liegen), das hintere ist das geschlossene Larvenstigma.

1) Die Punktaugen der Larven sind offenbar in folgender Weise aufzufassen: es ist eine kleinere Zahl der zahlreichen kleinen Augen, aus welchen das zusammengesetzte Auge des betreffenden Insects besteht, welche sich vor den übrigen entwickelt und zu Grunde geht, wenn die Metamorphose eintritt. Es hat also bei den holometabolen Insecten eine Theilung des zusammengesetzten Auges stattgefunden: aus seinen Elementen bilden sich einige zum Larvenauge heran, während der grosse Rest zum Imagoauge wird. Dass das Verhältniss in dieser Weise aufzufassen ist, geht deutlich z. B. aus den Angaben von JOHANSEN über die Entwicklung des Auges bei *Vanessa* hervor (in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat., p. 445 ff.): Die Larvenaugen lösen sich von der übrigen Epidermis ab, sinken unter dieselbe herab und gehen zu Grunde, während die Epidermispartie, in welcher sie gesessen, sich zu dem zusammengesetzten Auge entwickelt. (Vgl. KORSCHULT-HEIDER, Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Thiere, p. 828: „Es ist diese Lagebeziehung vielleicht einer Auffassung günstig, welche in dem Complex der 6 Larvenocellen und in dem später zur Entwicklung kommenden Fächerauge nur different entwickelte Partien eines und desselben Sehfeldes erblickt.“) — Eine kleinere Anzahl holometaboler Insectenlarven ist mit zusammengesetzten Augen ausgestattet. Das ist z. B. der Fall bei einer Reihe eucephaler Mückenlarven (vergl. z. B. MEINERT, in: Danske Vidensk. Selsk. Skr., naturv.-math. Afd., [6. Række], V. 3, No. 4), welche im Wasser leben. Für eine dieser Larven, nämlich die *Corethra*-Larve (und das gilt wohl für alle) hat WEISMANN (Metamorphose der *Corethra plumicornis*, in: Z. wiss. Zool., V. 16, p. 60 ff., p. 95) nachgewiesen, dass das zusammengesetzte Auge der Larve wirklich das Imagoauge ist, welches „zu früh“ kommt; ausser

Eine solche Larvenform wie die hier geschilderte findet man bei manchen Neuropteren und Käfern; als Beispiele können genannt werden: *Raphidia*, Caraben, *Silpha*, *Clerus* und manche andere. Dieselbe bildet wieder den Ausgangspunkt der übrigen holometabolen Larvengestalten. Obgleich rückgebildet, kann sie sich selbstverständlich sehr gut in fortschreitender Richtung entwickeln; als eine solche Entwicklungsform ist die Schmetterlingsraupe aufzufassen, welche sich in den meisten Beziehungen der oben geschilderten Larvenform anschliesst, aber zur Unterstützung des langen Hinterleibs die bekannten Afterfüsse entwickelt hat. Die Rückbildung kann aber auch weiter fortschreiten: die Augen können ganz in Wegfall kommen, wie bei den Larven der *Lamellicornia*, die Beine können rückgebildet werden oder ganz verschwinden, so dass die Larve eine „Made“, ein wurmähnliches Geschöpf wird; ja wenn die Rückbildung am weitesten geht, wie bei manchen Dipteren-Larven, schwindet fast jede Spur davon, dass die Cuticula ein Hautskelet repräsentirt, und fast jede Spur gegliederter Körperanhänge („kopflose Maden“). Aber innerhalb von Abtheilungen, wo rückgebildete, gliedmaassenlose Larvengestalten — welche selbstverständlich meistens ein verstecktes Dasein führen — vorherrschend sind, können sich aus ihnen wieder beweglichere Gestalten entwickeln: die verlorenen Gliedmaassen bilden sich allerdings in solchen Fällen nicht wieder aus, aber anstatt derselben können sich Hautwarzen u. dergl. entwickeln, welche in derselben Weise nützlich sind. Oder die Maden können sich zu eleganten, schwimmenden Formen entwickeln, welche an Leichtbeweglichkeit ihres Gleichen suchen,

diesem Auge (welches wesentlich unverändert in den Imagokörper übergeht) hat die Larve noch ein „Nebenaug“ jederseits, also das eigentliche Larvenauge; bei der ganz jungen Larve ist nur letzteres, nicht aber das Imagoauge vorhanden. In diesem ganzen Verhalten haben wir es deutlich genug mit einer speciellen secundären Anpassung zu thun: die betreffenden Formen sind von Insecten abzuleiten, deren Larven nur das gewöhnliche Larvenauge besaßen. Zweifelhafter ist es wohl, in welcher Weise das Auge der *Panorpa*-Larve aufzufassen ist. Bei dieser Larve (ebenso wie auch bei der Larve der verwandten *Bittacus* und *Boreus*) findet sich auf jeder Seite des Kopfes ein kleines zusammengesetztes Auge (siehe BRAUER, Ueber Panorpiden-Larven, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, V. 13, p. 307—324), aus einer grössern Anzahl kleiner Augen zusammengesetzt. Wie es mit diesem Auge geht, ob es bei der Metamorphose zu Grunde geht — also nur das gewöhnliche Larvenauge in etwas reicherer Gestalt vertritt — oder ob es zum Imagoauge wird, ist, so weit ich weiss, nicht untersucht worden.

ja sogar zu Formen, welche an die typischen Gestalten der pelagischen Meeresfauna erinnern (*Corethra*).

Gleichzeitig hat die Imago der holometabolen Insecten sich in zahllose Gestalten gespalten: Käfer, Aderflügler, Schmetterlinge, Zweiflügler etc., ohne dass wir auf irgend einem Punkte eine Rückwirkung von der Imagoform auf die Larvengestalt sehen.

Die Ursache dafür, dass die tiefe Sonderung der Larve und der Imago — welche wieder die oben beschriebene Entwicklung veranlasst hat — überhaupt eingetreten ist, muss wahrscheinlich in erster Linie in dem Umstande gesucht werden, dass die Insectenlarve stets praktisch flügellos ist. Es ist in der That höchst wahrscheinlich, dass dies von entscheidender Bedeutung werden konnte: die grössere Beweglichkeit der geflügelten Imago der flügellosen Larve gegenüber konnte leicht andere Differenzen nach sich ziehen, besonders für solche Formen, deren Flugvermögen bedeutend ist, bei welchen also der Gegensatz zwischen Larve und Imago schon durch diesen einen Charakter stark hervortretend werden muss. Schon innerhalb der hemimetabolen Insecten steigern sich denn auch die Differenzen bei solchen ausgezeichneten Fliegern wie den Libellen u. a. zu einer ansehnlichen Höhe. Dazu kommt noch, dass die Larve allein die Aufgabe hat, sich zu ernähren, während diese Aufgabe bei der Imago mehr in den Hintergrund tritt oder jedenfalls nur den Aufgaben, welche die Fortpflanzung mit sich führt, beigeordnet ist; auch dieser Gegensatz hat gewiss seine Bedeutung gehabt.

---

Das Puppenstadium, die Ruhestufe zwischen Larve und Imago, wird wohl gewöhnlich als dem letzten Larvenstadium der hemimetabolen Insecten entsprechend aufgefasst. Ob man aber hiermit das Richtige getroffen hat, scheint mir doch nach dem im Vorhergehenden Entwickelten zweifelhaft. Wir haben gesehen, dass überall bei den hemimetabolen Insecten, wo grössere Unterschiede zwischen Larve und Imago hervortreten, sämtliche Larvenstadien sich der Imago gegenüber zusammenschliessen, das letzte Larvenstadium hat in keiner Weise einen besondern Charakter. Die Puppe der holometabolen Insecten hat dagegen in hohem Grade ein besonderes Gepräge im Vergleich mit den Larvenstadien, ja erscheint als etwas ganz Abweichendes, etwa wie eine Imago in groben Zügen, wie eine unreife Imagogestalt. Es scheint demnach nicht gerade wahrscheinlich, dass sie sich aus

der letzten Larvenstufe der hemimetabolen Insecten hat entwickeln können<sup>1)</sup>.

Eher dürfte der Entwicklungsgang — wenn ich mir eine Vermuthung erlauben darf — folgender gewesen sein: Nachdem die Differenz zwischen Larve und Imago ausgeprägter geworden ist, kann die Larve nicht in einem Satz in die vollendete Imagogestalt hinüber gelangen, sondern muss zunächst eine unvollkommnere Imagoform annehmen: die Puppengestalt; und erst von dieser gelangt der Organismus zur echten Imagoform hinüber. Ich bin um so geneigter diese Auffassung anzunehmen, als wir innerhalb der hemimetabolen Insecten jeden Falls eine schlagende Analogie zu einer solchen Entwicklung haben: ich denke an die Metamorphose der Ephemeriden, welche dadurch ausgezeichnet ist, dass die Larve nicht direct in die Imagoform übergeht, sondern zunächst eine etwas unvollkommene, aber unverkennbare Imagogestalt annimmt — das sogenannte Subimagostadium<sup>2)</sup> — und erst nachher die definitive Form erreicht. Vergleicht man die Entwicklung der Ephemeriden z. B. mit der Entwicklung der Libellen, so kann man wohl nicht daran zweifeln, dass die Larvenstadien in der einen Gruppe den Larvenstadien der andern Gruppe entsprechen und dass das Subimagostadium etwas neu Hinzugekommenes ist. Dass dergestalt ein „Stadium“ „eingeschoben“ wird, kann nicht überraschen; es bedeutet ja eigentlich nur, dass das Individuum, bevor es seine definitive äussere Form erreicht, eine Chitinhaut — die Subimagohaut — um sich ausscheidet und dann sich gleich weiter unterhalb derselben ausbildet. Und da die Zahl der Häutungen bei

1) Ein ganz entsprechender Einwand — abgesehen von mehreren andern — kann gegen einen von LANG (vgl. Anat. d. wirbellos. Thiere, p. 507—508) ausgesprochenen Gedanken gemacht werden, nämlich dass die Puppe sämtlichen mit Flügelanlagen ausgestatteten Larvenstadien der hemimetabolen Insecten („unter Unterdrückung der zahlreichen Häutungen“) entsprechen solle, während sämtliche Larvenstadien der holometabolen Insecten der ganz flügellosen hemimetabolen Larve allein entsprechen sollen.

2) EATON sagt in seiner „Revisional monograph of recent Ephemeridae“ (in: Trans. Linn. Soc. London, [2. ser.] V. 3, Zool.) von diesem Stadium (p. 17): The chief points whereby Insects in this condition can generally be distinguished from adult examples are — the dullness of the integuments, especially that of the wings; the ciliolate terminal margin of the wings in many genera; the brevity of the fore legs; the greater hairiness and shortness of the caudal setae; the less protuberant and less brightly coloured oculi; and in the male, the marked shortness and stoutness of the limbs of the forceps.

den Insecten höchst variabel ist, liegt hierin nichts Merkwürdiges. Ganz dasselbe, was hier vom Subimagostadium gesagt ist, gilt auch vom Puppenstadium.

In wie fern das Subimagostadium dem Puppenstadium mehr als bloss analog ist, ist schwer zu entscheiden. Die nächstliegende Auffassung ist vielleicht die, dass das Subimagostadium etwas von den Ephemeriden speciell Erworbenes sei, etwa in Anknüpfung daran, dass sich das Larvenleben im Wasser, das Imagoleben in der Luft abspielt. Andere hemimetabole Insecten mit demselben Gegensatz in der Lebensweise der Larve und der Imago besitzen übrigens kein solches Stadium, und es scheint mir jeden Falls vorläufig nicht ausgeschlossen, dass das Subimagostadium der Ephemeriden möglicher Weise eine weitere Verbreitung bei (ausgestorbenen) Orthopteren gehabt hat, und dass es dem Puppenstadium der holometabolen Insecten entspricht<sup>1)</sup>, dass also die Metamorphose der Ephemeriden den Uebergang zu der vollkommenen Metamorphose darstellt<sup>2)</sup>. Jeden Falls bietet aber die Subimagoform eine unverkennbare Analogie zu der Puppengestalt.

Betrachtet man die Entwicklung bei derjenigen der holometabolen Insectengruppen, welche allgemein und wahrscheinlich mit Recht als

1) Ich weiss nicht, ob ich aus den nachstehenden Aeusserungen schliessen darf, dass SHARP dieser Meinung ist. Er schreibt (in: Cambridge Nat. Hist., V. 5, p. 157): The pupal state is by no means similar in all the Insects that possess it. The most anomalous conditions in regard to it occur in the Order Neuroptera [unter diesem Namen versteht er sowohl die *Neuroptera* s. str. als auch einen Theil der *Orthoptera*]. In some members of that order — the Caddis-flies [Phryganiden] for instance — the pupa is at first quiescent, but becomes active before the last ecdysis; while in another division — the May-Flies [Ephemeriden] — the last ecdysis is not preceded by a formed pupa, nor is there even a distinct pupal period, but the penultimate ecdysis is accompanied by a change of form to the winged condition, the final ecdysis being merely a casting of the skin after the winged state has been assumed.

2) Damit soll selbstverständlich nicht gesagt sein, dass die holometabolen Insecten von den Ephemeriden abzuleiten sind (wovon nicht die Rede sein kann), wohl aber, dass letztere mit ausgestorbenen Formen verwandt sind, von denen die holometabolen abstammen. — Es mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden, dass der Fuss bei den Ephemeriden-Larven in ähnlicher Weise wie bei den holometabolen Insectenlarven rückgebildet ist (während die Imago der Ephemeriden 4- bis 5 gliedrige Füsse mit 2 Krallen an der Spitze besitzt, sind die Füsse der Larven 2 gliedrig mit krallenförmigem Endglied; vergl. EATON, l. c.).

die ursprünglichste angesehen wird, nämlich bei den Neuropteren, so spricht die Gestalt, welche die Puppe bei dieser Gruppe besitzt, jeden Falls nicht gegen die Anschauung, dass die Puppe sich aus einem subimago-artigen Stadium entwickelt habe, indem die Neuropteren-Puppe etwas mehr imago-ähnlich, nicht so unbeweglich und unbeholfen ist wie bei den meisten andern Insecten; namentlich ist sie im Stande, sich fortzubewegen<sup>1)</sup>, und die Gliedmaassen erhalten durch ihre Behaarung, deutliche Gliederung u. s. w. ein weniger „embryonales“ Gepräge als bei andern Insecten (ebenso wie auch die Mandibeln derartig ausgebildet sind, dass sie zum Zerbeißen des Cocons verwendet werden können).

Noch einen eigenthümlichen Zug der Insecten-Metamorphose möchte ich hervorheben, nämlich den Umstand, dass das Larvenleben die ganze Wachstumsperiode des Thieres umfasst; im Imagozustand häutet es sich nicht mehr und wächst nicht mehr (höchstens kann eine Anschwellung des Hinterleibs stattfinden). Hiermit tritt die Insecten-Metamorphose in einen bestimmten Gegensatz z. B. zur Meta-

1) Siehe z. B. RATZBURG's Beschreibung der Bewegungen der *Raphidia*-Puppe (Die Forst-Insecten, 3. Th., p. 253): „Die Bewegungen der Puppe sind es endlich, welche das Insect zu einem der interessantesten machen. . . . Die Puppe bewegt sich nach vorn und nach hinten, gerade wie die Larve; sie schiebt sich zwischen die Rinde und wieder aus derselben hervor: dazu benutzt sie besonders den langen, noch ganz larvenähnlichen Hinterleib, welcher in fortwährender, wurmförmiger Bewegung ist, und sich bald mit der Spitze aufstemmt, bald sich wieder ausstreckt; es unterstützen sie dabei die beiden Vorderfusspaare, welche sich ganz frei bewegen [hervorgehoben von mir], während das hintere fest anliegt. Auch der Kopf schlägt fortwährend nach oben und nach unten. Auf dem Rücken liegt sie nur sehr ungen; sie sucht sich immer wieder auf den Bauch zu werfen. Nach 10 Tagen hatte sich die ganze Scene verändert; die Puppe lief munter umher [hervorgehoben von mir], als wenn sie nie gefesselt gewesen wäre.“ Bei den Hemerobien „kriecht die Nymphe oft stundenlang umher und entwickelt sich erst weit von ihrer Ruhestätte zur Imago“ (BRAUER, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, V. 5, 1855, p. 481). Von den Köcherfliegen sagt WALLENGREN (Skandinaviens Neuroptera, II, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., V. 24, No. 10, p. 10): „Die Puppenzeit dauert 15—20 Tage. Nach dieser Zeit durchbricht die Puppe ihre Hülle und mit Hilfe des mittlern Fusspaares, welches mit schwarzen, steifen Haaren befranst ist, bewegt sie sich ganz lebhaft im Wasser umher, indem sie auf dem Rücken, wie die Arten der Hemipteren-Gattung *Notonecta*, schwimmt“.

morphose der Crustaceen; bei diesen fällt die Verwandlung keineswegs mit dem Abschluss des Wachsthumns zusammen, sondern tritt weit früher ein: das Thier eilt aus dem Larvenzustand heraus, nimmt bereits die definitive Form an, während es noch ganz klein ist<sup>1)</sup>. Dasselbe gilt von den Echinodermen, Anneliden etc. Das einzige eigentliche, mir bekannte oder erinnerliche Seitenstück zur Insecten-Metamorphose in dieser Richtung ist das Verhältniss bei *Petromyzon planeri*, bei welchem die Larve ebenfalls die volle Grösse vor der Metamorphose erreicht und das ausgebildete Thier bald nachher stirbt<sup>2)</sup>.

Dass der Larvenzustand bei den Insecten sich über einen so grossen Theil des Lebens des Individuums erstreckt, dürfte in dem eigenthümlichen Charakter begründet sein, den die Flügel der Insecten besitzen. Der fertige, brauchbare Flügel — dessen Erscheinen den Wendepunkt im Leben des Insects bezeichnet — ist ja wesentlich eine doppelte Chitinplatte, ein todter Körperanhang; er kann jeden Falls in dieser Gestalt nur nach der letzten Häutung vorhanden sein; denken wir uns, dass ein Insect mit fertigen Flügeln sich häute, so würde die Folge die sein, dass das Thier nach der Häutung flügellos wäre. Es ist demnach ausgeschlossen, dass das Insect vor der letzten Häutung seine Flügel entwickele, und die Metamorphose wird mit Nothwendigkeit bis auf den Schluss des Wachsthumns aufgeschoben.

1) Ich habe diesen Gegensatz zwischen der Metamorphose der Insecten und der meisten andern Thiere schon 1888 (in meinem Lehrbuch) hervorgehoben, es würde mich aber sehr wundern, wenn derselbe nicht schon früher von Andern bemerkt sein sollte (vgl. die nächste Anmerk.). Später hat MIALL (*Transformations of Insects*, in: *Nature*, V. 53, 1895, p. 153), ohne meine Aeusserungen zu kennen, diesen Unterschied hervorgehoben mit der Bemerkung, er wisse nicht, ob von Jemandem bisher „more than a passing allusion“ (von MACLEAY) hierauf gemacht worden wäre.

2) A. MÜLLER, Ueber d. Entwickl. d. Neunaugen, in: *Arch. Anat. Physiol*, 1856, p. 323—339. MÜLLER zieht auch den Vergleich mit den Insecten (p. 334): „In Rücksicht auf die Dauer des Larvenzustandes übertrifft daher diese Metamorphose alles, was bei den Wirbelthieren in der Art bekannt geworden ist. Der provisorische Zustand wird zur Hauptepoche; das Leben des kleinen Neunauges liegt wie bei vielen Insecten [hervorgehoben von mir] mit dem Schwerpunkte im Larvenzustande, es endigt mit dem Akte der Zeugung.“

## II.

Die Metamorphose der Insecten ist zu wiederholten Malen der Gegenstand theoretischer Behandlung gewesen; einige der wichtigsten oder bekanntesten Arbeiten in dieser Richtung aus der neuern Zeit<sup>1)</sup> sollen hier genannt werden.

Mit Recht hat MIALL in einer Abhandlung, welche unten erwähnt werden wird, die Verdienste hervorgehoben, welche FRITZ MÜLLER sich auf diesem Gebiete erworben hat. Die Schrift von MÜLLER, um die es sich hier handelt, ist die englische Uebersetzung der berühmten Arbeit „Für DARWIN“. In der Originalarbeit, welche 1864 erschien, macht er nur (p. 80–81) ganz nebenbei die übrigens sehr richtige

1) Eine Betrachtung der Anschauungen älterer Verfasser über die Insecten-Metamorphose würde kaum mehr als ein rein historisches Interesse bieten — die Einsicht und Auffassung einer ältern Zeit stand eben, was diese Verhältnisse betrifft, derjenigen der Jetztzeit zu entfernt. Als Beispiel mögen hier nur einige Aeusserungen BURMEISTER'S in seinem bekannten Handbuch der Entomologie, V. 1, 1832 (p. 451—452) angeführt werden: „Hiernach ist also das Wesen der Kerf-Metamorphose gefunden in der Wiederholung der niedern Stufen der Gliederthiere durch die Entwicklung des höchsten. Keine einzige Thierklasse, möchte man sagen, bestätigt diese Wiederholung greller, als die Kerfe. Die Made, Raupe oder Larve, welche aus dem Ei kriecht, hat dieselbe Form mit den Ringelwürmern [!]. Einige dieser Maden sind fuss- und kopflos und bewegen sich, wie die Blutegel, durch Anstemmen des ersten und letzten Hinterleibsringes, an welchem sich freilich keine deutlichen Sauggruben, sondern nur warzenartige Fusstummel, wenigstens am letzten, befinden. Diese Form, welche wir bei den Larven der meisten Dipteren antreffen, ist also die niedrigste von allen. Ja, was noch mehr ist, nicht bloss in den Bewegungsorganen, sondern auch im Munde ähneln sich beide, indem jene, wie diese, kurze, harte stechende Pfriemen besitzen, mit welchen sie ihre Nahrung anbohren und dann aussaugen. Die zweite Stufe der Larven, nämlich die mit einem Kopf versehenen, aber dabei fusslosen Maden, wie die Larven der Hymenopteren und mancher Käfer, wiederholen eine andere Stufe der Ringelwürmer, wo, wie bei *Nais* [!], ein Kopf deutlicher hervortritt, aber die Füße noch fehlen. . . . Mit dem Puppenleben dagegen tritt nun das Insect in die Classe der Weichschalthiere (*Malacostraca*) [!]. Ebenso wie das Puppenalter eine blosse Durchgangsperiode im Leben des Individuums ist, so ist die Classe der Weichschalthiere eine wahre Durchgangsgruppe in der Entwicklung der Gliederthiere, indem sich die Gliederthiere in ihr vom Wasserleben losreissen und zum Luftleben erheben möchten. . . .“ All dies ist ja dem modernen Gedankengang gegenüber fast nichts als ein Spiel mit Worten.

Bemerkung, „dass die ältesten Insecten den heutigen Geradflüglern . . . näher standen als irgend einer andern Ordnung und dass die ‚vollkommne Verwandlung‘ der Käfer, Schmetterlinge u. s. w. spätern Ursprungs ist. Es hat, glaube ich, früher vollkommene Insecten, als Raupen oder Puppen . . . gegeben. Man könnte . . . die Verwandlung der Käfer, Schmetterlinge u. s. w. eine erworbene nennen.“ In der englischen Uebersetzung<sup>1)</sup> giebt er in einer Anmerkung p. 119 bis 121 seine Gründe für diese Aeusserungen. Zunächst sucht er darzulegen, was auch ganz einleuchtend ist, dass die Orthopteren nach ihrem Bau und paläontologischen Auftreten primitive Insecten sind (die Thysanuren berührt er nicht), und macht dann die Bemerkung, dass es demnach zu erwarten ist, dass ihre Entwicklung ebenfalls ursprünglicher als z. B. die Entwicklung der Lepidopteren sein wird. Eine Betrachtung der Entwicklung der Orthopteren ergiebt auch, dass dieselbe „preserves in a far higher degree the picture of an original mode of development, than does the so-called complete metamorphosis of the Coleoptera, Lepidoptera or Diptera“. Er hebt weiter hervor die Schwierigkeiten, welche die Anschauung mit sich führen würde, dass die „vollkommne Verwandlung“ älter als die „unvollkommne“ wäre, und schliesst mit der Bemerkung: „Taking into consideration on the one hand these difficulties, and on the other the arguments which indicate the Orthoptera as the order most nearly approaching the primitive form, it is my opinion that the ‚incomplete metamorphosis‘ of the Orthoptera is the primitive one, inherited from the original parents of all Insects, and the ‚complete metamorphosis‘ of the Coleoptera, Diptera etc. a subsequently acquired one.“

Im Jahre 1869 veröffentlichte BRAUER seine bekannte Abhandlung: „Betrachtungen über die Verwandlung der Insecten im Sinne der Descendenz-Theorie“<sup>2)</sup>. Er beginnt damit, unter anderm einen Auszug gewisser Partien von FR. MÜLLER's „Für Darwin“ (der Originalausgabe) anzuführen, dessen Anschauungen er sich anzuschliessen scheint. Im weitem Verlaufe der Darstellung vermisst man aber sehr die Klarheit und Schärfe FR. MÜLLER's und stösst auf manche irrige Auffassung, z. B. wenn er die bei Caraben u. a. auftretende Larvenform („Campodea-Form“) als eine Wiederholung eines phylogenetischen

1) Facts and arguments for DARWIN. Translated from the German by DALLAS, London 1869.

2) in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, V. 19, p. 299—318.

Stadiums auffasst<sup>1)</sup>. Das ist durchaus unrichtig: die Larvenformen der holometabolen Insecten haben alle lediglich eine adaptive Bedeutung; sie sind durch Rückbildung der hemimetabolen Larven entstanden, und so fern einzelne unter ihnen eine Aehnlichkeit mit niedrig stehenden flügellosen Insecten besitzen, so ist dies eine blosse Analogie. Mit Recht leitet er dagegen seine Raupenform von der „*Campodea*-Form“ als eine secundäre Anpassungsgestalt ab. Höchst merkwürdig klingt es, wenn BRAUER von der Entwicklung gewisser Dipteren sagt, dass sie „schon an die Metagenese streift“; dieselbe hat absolut nichts mit Metagenese zu thun. Wenn er die Staphylinen als „eine der ältesten Käferformen“ bezeichnet, weil Larve und Imago einander ähnlich sind, so ist dies ein gründliches Missverständniss; diese Aehnlichkeit ist durchaus oberflächlich und berechtigt nicht zu irgend welchem Schluss. Ich könnte unschwer noch andere schiefe Auffassungen in der BRAUER'schen Schrift hervorheben, welche überhaupt in meinen Augen nicht wesentlich die tiefere Einsicht in die Metamorphose der Insecten gefördert hat — was um so überraschender ist, als der Verf. durch seine umfassenden Kenntnisse auf diesem Gebiet für die Aufgabe so wohl vorbereitet war<sup>2)</sup>.

Ich muss auch gestehen, dass ich mich keineswegs der Lobrede MIALL's über die populäre Schrift von JOHN LUBBOCK: „On the origin and metamorphoses of Insects“<sup>3)</sup> anschliessen kann. Für die theoretische Auffassung der Metamorphose der Insecten bietet dieses Büchlein kaum etwas von Interesse. FR. MÜLLER's Bemerkungen haben nicht merklich auf LUBBOCK's Auffassung eingewirkt, obgleich die „Facts for DARWIN“ citirt sind, und nirgends erhebt er sich zu einer solch klaren Auffassung der Erscheinungen wie MÜLLER. Ganz verfehlt ist es, wenn LUBBOCK meint, dass „the metamorphoses of Insects primarily depend on the fact that the young quit the egg at a more or less early stage of development“ (p. 66), worauf er zu wiederholten Malen zurückkommt; er schreibt z. B. (p. 42): „The

1) p. 309 sagt er ausdrücklich: „Ich glaube, dass das *Campodea*-Stadium für die Insecten und Myriopoden gerade denselben Werth hat, wie die Zoëa für die Cruster“ (und die Zoëa fasst er, wie aus andern Aeusserungen hervorgeht, als eine Stammform auf).

2) Eine Art Fortsetzung publicirte BRAUER später: Betrachtungen u. s. w., II, in derselben Zeitschr., Jahrg. 1878.

3) First edition, London 1873. Ich habe eine Ausgabe von 1895 benutzt, welche, so weit ich sehen kann, ein wörtlicher Abdruck der ersten Ausgabe ist, mit welcher ich dieselbe verglichen habe.

development of a grasshopper does not pursue a different course from that of a butterfly, but the embryo attains a higher state before quitting the egg in the former than in the latter.“ Dieser ganze Gedankengang ist für die Insecten unbegründet und unrichtig<sup>1)</sup>, während er für manche andere Thiergruppen zutreffend sein mag. Höchst wunderbar sind auch die Versuche LUBBOCK's, zu erklären, wie ein Thier auf einem Zeitpunkt seines Lebens hat beissende, auf einem andern saugende Mundtheile erhalten können (l. c. p. 70—72).

Einen weit bessern Eindruck macht die kleine Abhandlung, welche MIALL vor ein paar Jahren über „The transformations of Insects“<sup>2)</sup> veröffentlichte. Er hebt hierin mit Recht, wie vorhin erwähnt, den Unterschied hervor zwischen der Insecten-Metamorphose und derjenigen anderer niederer Thiere, welcher darin besteht, dass der Uebergang zur definitiven Form so spät bei den Insecten eintritt. Dagegen verstehe ich nicht, wie er in der Metamorphose der Frösche „the closest parallel to the transformation of Insects“ sehen kann; bei diesen Thieren tritt die Metamorphose ja doch in der Regel ziemlich früh ein, lange bevor das Thier seine definitive Grösse erreicht hat. Ganz feine Bemerkungen hat MIALL auch darüber, wie das räumliche Zerstreuen der Thiere auf verschiedenen Zeitpunkten des Lebens des Thieres stattfinden kann, bei einigen, z. B. den Crustaceen im Larvenzustande, bei den Insecten in der Imago-Form<sup>3)</sup>. Mit Recht tritt er der Bemerkung LUBBOCK's entgegen, dass die Metamorphose der Insecten in der geringen Grösse des Eies begründet sei. Im Ganzen muss ich sagen: wenn auch dem Artikel

1) Abgesehen davon, dass ein einzelnes Organ — das Auge — theilweise in seiner Entwicklung bei den holometabolen Insecten verspätet wird (vgl. oben, S. 391, Anmerk.).

2) in: *Nature*, V. 53, 1895, p. 152—158 (No. 1364).

3) „Every animal and every plant has these two functions (among others) to fulfil. It must feed and grow; it must also separate from its fellows, and find out an unoccupied site. The two functions may be discharged together. Birds, for instance, feed all round the year, and change their abode whenever they suffer from overcrowding or scarcity of food. In other cases, either function may for special reasons be limited to a particular time of life. The Crustacean cannot migrate effectively when adult, because of the heavy armour which it carries. The Insect cannot migrate effectively when young, because of the difficulty of travel by land . . .“ (l. c. p. 153—154).

MIALL's einige Unklarheit nicht abgesprochen werden kann, enthält er doch nächst FRITZ MÜLLER's „Facts and arguments“ die besten allgemeinen Bemerkungen, welche bisher über die Metamorphose der Insecten gemacht worden sind.

---

**Erklärung der Abbildungen.**

---

Tafel 20.

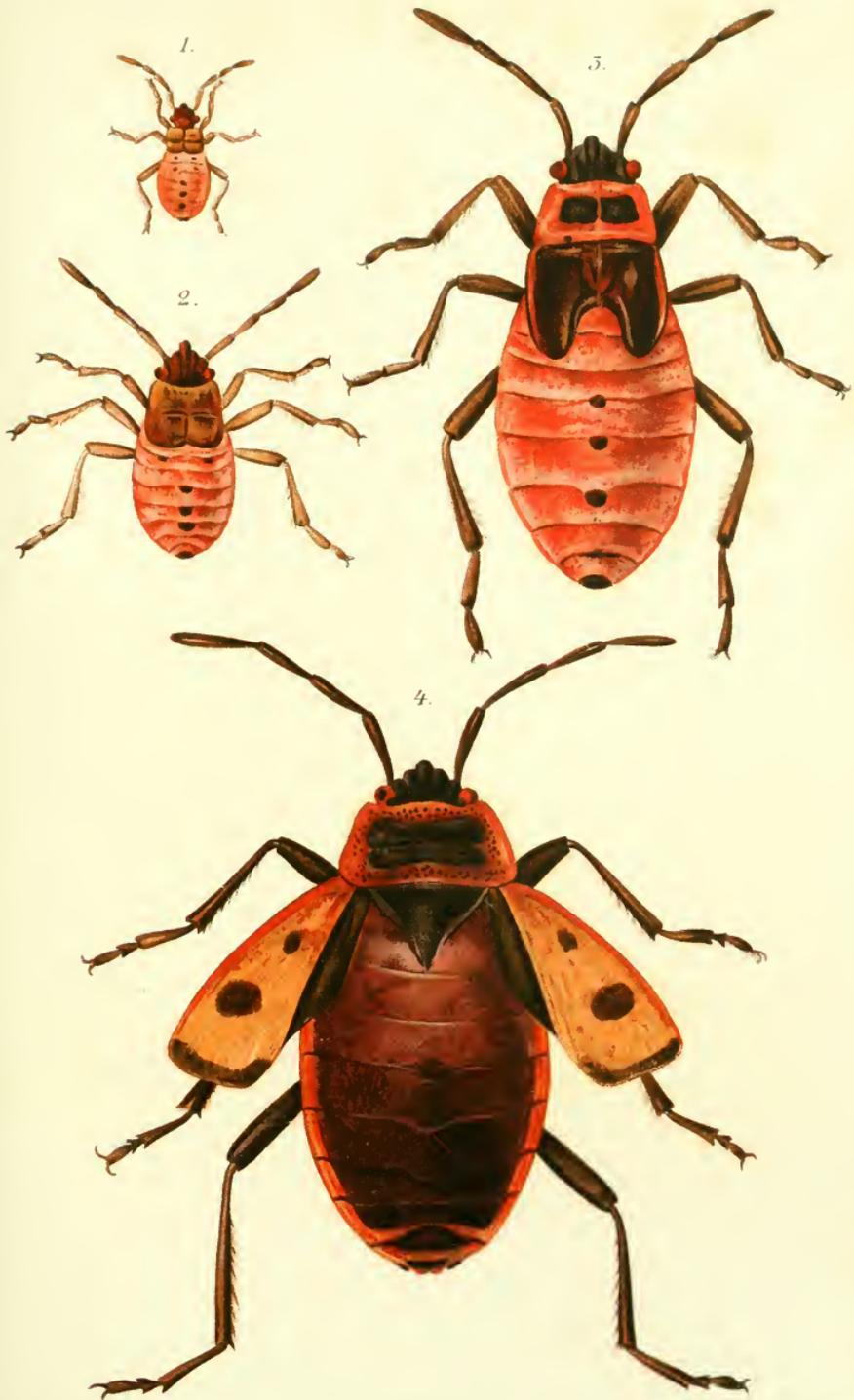
*Pyrrhocoris apterus.*

Fig. 1—3. Larven verschiedenen Alters.

Fig. 4. Imago.

Alle 4 Figg. in ungefähr gleicher (6—8 maliger) Vergrößerung.

---



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Boas J. E. V.

Artikel/Article: [Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insecten. 385-402](#)