

Beziehungen  
der Larvenformen der Thiere  
zur Abstammung.

Von

DR. FRIEDRICH BRAUER,

o. ö. Universitätsprofessor und corresp. Mitglied der kais. Akademie der  
Wissenschaften in Wien.

---

Vortrag, gehalten den 3. März 1886.



Wenn wir auch heute noch nicht wissen, woher die verschiedenen Organismen auf der Erde gekommen und wie sie entstanden sein mögen, so können wir doch sagen, dass eine solche Frage insofern eine Berechtigung besitzt, als uns die Geologen lehren, dass es auf unserem Planeten Perioden gegeben habe, in denen kein organisches Leben möglich war. Wir können dann noch weiter fragen, was uns die Geologen und Paläontologen von den ersten Spuren pflanzlichen und thierischen Lebens berichten und woher es komme, dass diese, im Vergleiche mit den Pflanzen und Thieren der Jetztzeit, in der Regel auf ganz verschiedene Formen hindeuten. Von solchen Fragen gehört nur die letztere in den Kreis der Botanik und Zoologie, die ersteren aber fallen anderen naturwissenschaftlichen Disciplinen zu. Heute hält man daran fest, dass die Organismen nur wieder von ähnlichen Organismen abstammen, und kennt keinen sicheren Beleg dafür, dass aus Unorganischem sich Organisches entwickeln könne. Nichtsdestoweniger wäre man geneigt, mit Rücksicht auf die oben erwähnte Lehre über frühere Perioden auf unserer Erde, anzunehmen, dass es Zeiten und Verhältnisse

gegeben haben müsse, in welchen aus unorganischen Stoffen sich einfache Organismen bilden konnten, und „in dem Auftreten lebender Wesen (Claus, Du Bois-Reymond) im Grunde nur die Lösung eines schwierigen mechanischen Problems zu sehen, wenn nicht der Keim von Empfindung und Bewusstsein, von seelischen Vorgängen, die wir uns als ausschliessliches Resultat von Bewegungserscheinungen der Materie nicht vorzustellen vermögen, schon den einfachsten und primitivsten Organismen zugehörig gedacht werden müsse.“

Der berühmte Physiologe K. E. v. Baer gelangt an dieselbe Grenze in seinen Betrachtungen über den Instinct der Thiere. Er sagt: „Die Einsicht, die ihm (dem Instinct) zu Grunde zu liegen scheint, ist nicht die Einsicht der Thiere. Eine Arbeitsbiene handelt nicht aus Einsicht in die Naturverhältnisse, nicht mit Bewusstsein, um den Bienenstaat zu erhalten, obschon uns deren Fleiss täuschend daher entsprungen scheint. Es ist aber“, sagt v. Baer, „unmöglich, sich der Meinung hinzugeben, als handle die Biene mit Einsicht, da wir anderseits bei den menschenähnlichsten Affen, deren Hirn fast den Bau des menschlichen hat, noch so wenig Einsicht in die Naturverhältnisse oder so wenig Urtheil sehen, dass sie wohl an einem von Menschen angemachten Feuer sich wärmen, aber, wenn es ausgeht, davonlaufen und nicht darauf verfallen, neues Holz herbeizutragen.“ — Eine Arbeitsbiene würde, als ein Theil des Bienenstaates, für dessen Bestand dem-

gemäss nicht anders und ebenso zweckmässig und scheinbar mit selbstständiger Einsicht handeln, als in unserem eigenen Organismus ein dem Willen entzogenes Organ für den Bestand des Ganzen, wie etwa unser Magen, auf dessen Verdauung wir keinen Willenseinfluss üben können, oder unser Herz oder unsere Respirationsorgane.

Man vergleicht mit Vorliebe den Organismus mit einer Maschine, und es wird Niemand, der einige anatomische Kenntnisse besitzt, zum Beispiel den Muskelmechanismus etc. kennt, die Trefflichkeit des Vergleiches in Abrede stellen, wenn er nicht daran denkt, dass der Organismus sich selbst aufbaut, ausbessert und vervielfältigt und auch vervollkommen kann.

v. Baer sagt: „Die materialistische Ansicht der Naturverhältnisse hat sich nur verbreiten können, weil man jetzt überwiegend mit den physikalischen und chemischen Verhältnissen der Natur sich beschäftigt.“ — „Als ob es sich nicht von selbst verstünde, dass der Stoffwechsel überall nur denselben Gesetzen gehorchen könnte — fängt man an, sich selbst nur für ein Product des Stoffes zu halten etc.“

Geht es daher über die Grenzen des menschlichen Denkens hinaus, sich die Entstehung einer lebenden, empfindenden, mit Bewusstsein begabten Materie durch chemisch-physikalische Vorgänge vorzustellen, so haben wir in dieser Hinsicht auch von der vielleicht möglich werdenden künstlichen Darstellung der Eiweisssubstanzen allein nichts zu erwarten; denn auch das natür-

liche Eiweiss bedarf zur Belebung und Entwicklung in der Regel eines bestimmten Anstosses, oder muss diese Eigenschaft und Fähigkeit bereits ererbt haben, d. h. ein bestimmter Theil eines Lebendigen gewesen sein. Jedenfalls hat das Keimplasma eine ganz specifische Molecularstructur, die chemisch nicht erreicht werden kann, sondern vererbt wird (Weismann).

Die Lehre von der allmäligen Entwicklung der Organismen auf der Erde, den Beziehungen der höheren complicirteren Formen zu vorhergegangenen niederen, einfacheren Typen, von der Verschiedenheit der Pflanzen und Thiere in dieser Hinsicht in den aufeinanderfolgenden Erdperioden ist eine andere, als jene, welche sich mit dem Ursprunge der Organismen auf unserer Erde beschäftigt. Die verschiedenen Zeitflore und -Faunen verhalten sich nicht anders als die des Raumes, nämlich die gleichzeitigen, nebeneinander lebenden Floren und Faunen unserer geographischen Regionen, und selbst diese sind in Bezug ihres Ursprunges ungleichen Alters. Ich erinnere an eine Schrift meines hochverehrten Lehrers Professor Unger, deren Titel lautete: „Neuholland in Europa.“ Die Zeit, in welcher in Europa neuholländische Pflanzengeschlechter und Beutelthiere wohnten, ist längst entschwunden, und die heutige autochthone Lebewelt Neuhollands ist, im Vergleiche mit der heutigen europäischen, eine weit ältere.

Es ist nicht nothwendig, auf den Ursprung der Organismen zurückzugehen, wenn wir die Beziehungen

der verschiedenen Thierformen zu einander untersuchen wollen, aber es ist nothwendig, festzustellen, dass die Zelle den einfachsten Organismus vorstellt, dass das niederste Thier nur aus einer Zelle besteht (Protozoa), und dass jedes höhere mehrzellige Thier (Metazoon) als Zelle beginnt, die von seinen Vorfahren gebildet wurde (Ei). Eine Zellbildung ausserhalb eines Organismus gibt es nicht. Das mehrzellige Thier bildet sich zunächst durch Theilung der ersteren Zelle, und zwar erfolgt diese Theilung aus physikalischen Gründen, weil bei dem Wachsen der Zelle das Verhältniss von Oberfläche und Inhalt derselben gestört wird und damit auch die Ernährungsprocesse derselben, insofern die Oberfläche für den Inhalt eine zu kleine würde. Jene versieht aber die Respiration, während dieser vorzugsweise die Verdauung vermittelt. Die fortschreitende Zellvermehrung führt nun ebenso nach physikalischen Gesetzen zu einer bestimmten Arbeitstheilung und Lagerung der Zellen, wie vordem im Protoplasma der einzelnen Zelle. Es ist vielleicht zu behaupten, dass diese Vorgänge der Entwicklung einer mehrzelligen Pflanze oder eines mehrzelligen Thieres sich stets in gleicher Weise vollziehen müssten, ob sie auf unserem Planeten oder einem anderen Himmelskörper, auf welchen ähnliche Verhältnisse sich zeigen, abliefen, weil die Zellvermehrung und deren Lagerung von physikalischen Gesetzen bedingt ist. Von diesem Gesichtspunkte aus haben ja einzelne populäre Schriftsteller Landschaften auf fremden Planeten gezeichnet und zum Bei-

spiele die Monde des Jupiters mit den baumartigen Farnen und Schachtelhalmen und den blüthenlosen Pflanzen der Steinkohlenperiode unserer Erde belebt.

Die niedersten selbstständigen Organismen sind einzellig, die höheren mehrzellig, und letztere entstehen aus einer Zelle, dem Ei; sie beginnen also in ihrer Entwicklung mit jener einfachsten Organisation oder als einfachster Organismus, auf welcher Stufe die niedersten Organismen zeitlebens verharren. Man schliesst daher im Sinne der Entwicklungslehre, dass die mehrzelligen Organismen und, wenn wir von Thieren sprechen, die Metazoen von einzelligen (Protozoen) abzuleiten seien, insoferne sie in ihrer Entwicklung alle diese Abtheilung abspiegeln. Die mehrzelligen Thiere zeigen nun eine bestimmte Lagerung oder Schichtung der Zellen oder Zellerivate (Gewebe), welche der Arbeitstheilung der letzteren entspringt und zunächst zur Bildung der zweischichtigen Blase oder eines solchen Sackes führt. So wie es Thiere gibt, die stets einzellig bleiben (Protozoen), so gibt es auch solche, die auf jener Stufe verbleiben. Dieser Bildung stehen die ausgebildeten Cölenteraten nahe, und in allen Kreisen des Thierreiches, oder besser der Metazoen, erscheint diese zweischichtige Blase (Gastrula) als Stufe der Eientwicklung oder als freilebende Entwicklungsform, als sogenannte Larve.

Mit der weiteren Arbeitstheilung ist die Bildung von Organen und Organsystemen verknüpft, die in Betreff ihrer Function entweder in einfacher oder mehr-

facher Zahl vorhanden sein können und in ihrer Lagerung von der verschiedenen Architektonik des Thierkörpers abhängig sind. Letzterer kann entweder nach dem radiären oder bilateralen Plane gebaut sein und dieser wieder nach dem der Würmer, Arthropoden, Mollusken und Wirbelthiere eine verschiedene Anordnung der Organsysteme zeigen. Auf dieser Höhe oder Stufe der Entwicklung angelangt, sehen wir nicht bei allen Metazoen die verschiedenen Pläne in ihrer Entwicklung sich wiederholen, wie vordem die Gastrula, sondern dieselben in bestimmter Richtung nach den Plänen oder Typen auseinanderweichen, oder nur noch eine kleine Strecke gleiche Phasen durchwandern.

Ohne dieses Bild, das uns bis zur Spaltung des allgemeinen Entwicklungsganges in mehrere Zweige geführt hat, weiter zu verfolgen, glaube ich doch angedeutet zu haben, dass die Entwicklungsstadien für jede Thierform, bis zu einer gewissen Grenze, den Nachweis liefern, welchem Formenkreise sie angehöre, indem sie Anfangs in ihrer Entwicklung mit jener aller Metazoen übereinstimmt, später aber nur jene Stadien durchläuft, welche dem höheren Formenkreise eigen sind, dem sie zunächst verwandt ist. Es ist gleichgiltig, ob diese Stadien im Ei durchlaufen werden oder ausserhalb des Eilebens, als sogenannte Larvenstadien. Beides sind Entwicklungsstadien. Haben wir vordem die Cölenteraten mit dem Gastrulastadium verglichen, so lassen sich alle Echinodermen (Stachelhäuter), Entero-

pneusten, Mollusken (Weichthiere), Molluscoiden und Würmer auf eine der Gastrula folgende und daraus hervorgehende Larve mit Wimpernschnüren oder Reifen, Trochosphäre (Wimpernscheibe) und Pilidium oder auf die Larve mit Wimpernsegel zurückführen (Metentera trochogenea), und wieder von einer besonderen Formengruppe dieser leiten sich die Gliederwürmer durch Metamerenbildung (Segmentbildung) hinter der Wimpernscheibe ab; damit sind die Beziehungen zu den Arthropoden gegeben. Im Kreise der letzteren erscheint für die Krebse das Nauplius-Stadium, für die Myriopoden und Insecten das Campodea-Stadium und dessen Beziehung zu den Onychophoren bedeutungsvoll. — Unter den Wirbelthieren leitet man die Frösche von den Kiemenmolchen und zuletzt die Classe der Amphibien von jener der Fische ab, weil in der Verwandlung des Frosches die Kaulquappe die Organisation eines Molches und Fisches besitzt, und endlich führt die Entwicklung aller Wirbelthiere auf die Mantelthiere (Tunicaten) zurück, deren Larve einen die Wirbelsäule vorbereitenden Knorpelstreifen besitzt (Chorda dorsalis), der in der Entwicklung der Wirbelthiere der Bildung der Wirbelsäule vorausgeht und zuweilen bleibend ist (Amphioxus). Es ist daher unumstösslich nothwendig zum Ergründen der systematischen Verwandtschaft der Thiere deren Entwicklung zu verfolgen. Den Schlüssen aber aus den tatsächlichen Erscheinungen auf die Verwandtschaft, stehen manche Hindernisse im Wege und nicht in jeder

Abtheilung des Thierreiches haben die Entwicklungsstadien eine gleiche Bedeutung, d. h. nicht stets sind die sichtbaren, in ihrer Organisation und Form eigenthümlichen Entwicklungs- und Jugendstadien der Thiere den oben gemeinten tiefer stehenden und vorhergegangenen Geschlechtern entsprechend und sofort für die Bestimmung der Verwandtschaft massgebend. Insofern jedes als Larve freiwerdendes Entwicklungsstadium den Verhältnissen der Aussenwelt gegenübertritt und von diesen beeinflusst wird, sich diesen anpassen muss, verändert es sich in bestimmten Richtungen, erhält eigenthümliche Anpassungscharaktere, wodurch es von dem ursprünglichen Entwicklungsstadium abweicht.

Daraus resultiren Larvenformen, welche niemals in der Entwicklungsgeschichte des Thierreiches als vollkommene Formen vertreten waren.

Fritz Müller hat nachzuweisen gesucht, dass „die Urgeschichte der Art in ihrer Entwicklungsgeschichte um so vollständiger erhalten sein wird, je länger die Reihe der Jugendzustände ist, die sie gleichmässigen Schrittes durchläuft, und um so treuer, je weniger sich die Lebensweise der Jungen von der der Alten entfernt und je weniger die Eigenthümlichkeiten der einzelnen Jugendzustände als selbstständig erworben (durch Anpassung an besondere Verhältnisse) sich auffassen lassen“. Formen, welche einer Veränderung fähig sind, werden diese erleiden und sich neuen Verhältnissen im Laufe der Zeiten anpassen, aus Kiemen-

molchen werden Erdmolche (Axolotl — Amblystoma), solche, welche dieses nicht können, werden aussterben und vom Erdball verschwinden.<sup>1)</sup>

So hat die entwicklungsgeschichtliche Richtung in der Erforschung der Verwandtschaft eine Grenze, die nur mit Hilfe der anderen Forschungsrichtungen zu überschreiten ist. Aber auch die vergleichend anatomische Richtung führt oft nicht zum Ziele, weil scheinbar stammesgleiche (homologe) Organisationen und einzelne Organe in ganz entfernt stehenden systematischen Gruppen unabhängig von einander (heterophyletisch) zur Entstehung und Entwicklung kommen können, zum Beispiel die Tracheen der Spinnen, Crustaceen und Insecten, das Auge nach dem Principe der Camera obscura bei Mollusken und Wirbelthieren; das Facettenauge der Crustaceen, Myriopoden und Insecten. Es bleiben dann noch die zoobiographische und die vergleichend morphologische Richtung übrig, um die Verwandtschaft unvermittelter Typen zu ergründen. Und durch sie erweisen sich oft Formengruppen als nahestehend, obschon deren Organsysteme innerhalb derselben sehr vielen secundären und graduellen Schwankungen unterliegen (zum Beispiel das Nervensystem oder das Muskelsystem). Es müssen, kurz gesagt, viele Formen der zu vergleichenden Gruppen untersucht

---

<sup>1)</sup> Die Frösche auf Martinique und unser Alpensalamander haben ihre Verwandlung verloren und entwickeln sich direct.

werden, nicht, wie das früher meist geschah, eine einzige, leicht in Menge zu beschaffende Art jeder Gruppe, und das Resultat verallgemeinert werden.

Mit Rücksicht auf diese Hindernisse wird aber die Systematik dem wahren Entwicklungsvorgange der Thierformen immer näher treten und immer mehr einem Stammbaume gleichen, d. h. die Verwandtschaft in der Systematik wird aufhören eine metaphorische zu sein, und schliesslich werden alle Bestrebungen sich nur einem einzig richtigen Systeme nähern. Freilich sind wir heute noch nicht frei von der Ansicht, dass, ebenso wie einzelne Organe, auch scheinbar stammesgleiche Thiere und Thiergruppen heterophyletisch und mehrmals entstanden sein könnten.

Als wichtiger Beweis der wirklichen Abstammung der heute lebenden Thiergruppen von jenen früherer geologischer Perioden im Sinne der Darwin'schen Lehre sind die sogenannten Schalttypen Huxley's angeführt worden, welche Charaktere mehrerer jetzt unterschiedenen systematischen Gruppen in sich vereinigen und sich dadurch als ein Rest jener Formen erweisen, die vor der mehrfachen Spaltung der heute lebenden Classen oder Ordnungen diesen als Stammclassen etc. vorausgingen. Man findet solche Typen theils noch lebend und dann oft nur durch wenig Arten vertreten, eine eigene isolirte Classe oder Ordnung etc. bildend (Monotremen, Aplousobranchia, Rhychocephalidae, Schalttypen der Vögel — Reptilien — Säugethiere, Gigantotrachea Schalttype von Crustaceen — Arachniden,

Dipnoi Schalttype von Amphibien — Fische, Leptocardia Schalttype von Tunicaten — Vertebraten, Placophora Schalttype von Würmer — Mollusken u. s. f.); oder nur mehr fossil: Labyrinthodonten oder Froschsaurier, Enaliosaurier (Plesiosaurus, Ichthyosaurus), Odontopteryx, Hesperornis, Ichthyornis, Archäopteryx (Reptilien, Fische, Vögel — Schalttypen), Pterodactylus (Reptilien — Vögel), Anoplotherien (Wiederkäuer, Dickhäuter, Schweine), Theriodonten (Reptilien mit Füssen und Zähnen der carnivoren Säugethiere).

Den wenigen fossilen Resten gegenüber, im Vergleich zur Anzahl der gewiss vorhanden gewesenen Thierformen und zur Grösse der Erde, verhalten wir uns so, als ob wir nach wenigen Bildern aus einer Stadt (einzelnen Häusern), die durch mehr als zehntausendjährige Zeitabstände von einander getrennt aufgenommen wären, die Entwicklung dieser Stadt und ihr jeweiliges Aussehen erkennen sollten.

Thiere der verschiedensten Gestalt, welche aber trotzdem eine gemeinsame Jugendform besitzen, oder welche auf Jugendformen (Embryonen, Larven oder Wachstumsstadien) zurückzuführen sind, die bestimmte von gleichen Vorfahren ererbte Charaktere miteinander gemeinsam haben, sind miteinander verwandt und bilden zusammen eine bestimmte systematische Kategorie, je nach dem Werthe der ihnen gemeinsamen Jugendform oder Entwicklungsstufe.

Es folgt hieraus, dass mit dem Namen Larve oder Jugendform sehr ungleichwerthige Wesen verstanden

werden, und dass diese für die Systematik einen ganz verschiedenen Werth haben, je nach dem Range der Kategorien, denen eine bestimmte Larven- oder Jugendform gemeinsam ist. So ist die Gastrula allen Metazoen-typen (vielzelligen Thieren) in ihrer Entwicklung gemeinsam, als freilebendes Stadium den Cölenteraten, Echinodermen, Würmern, Tunicaten und selbst bei einem Wirbelthiere (*Amphioxus*) vorhanden; der Nauplius kommt nur der Classe der Crustaceen zu, die Larve mit Wimpernschnüren findet sich bei den Typen der Echinodermen, Enteropneusten, Würmer und Placophoren, die Larve mit Wimpernsegel bei Mollusken, die Loven-sche Larve bei Gliederwürmern, die Larve mit Chorda dorsalis bei den Typen der Tunicaten und Vertebraten.

Andere Larvenformen sind nur gewissen Familien (viele der Insecten) und wieder andere nur manchen Arten eigen (*Salamandra*, *Anura*). Die Ursache hievon ist zweierlei Art. Erstens wird die Entwicklung sehr häufig abgekürzt und die Form entwickelt sich auf kürzerem Wege, die Larvenstadien werden zusammengezogen und in das Ei verlegt, und zweitens verschwindet die Verwandlung gänzlich als ursprüngliche, oder es entsteht secundär eine sogenannte erworbene Verwandlung (Fritz Müller).

Verschwindet eine ursprüngliche Verwandlung bei einem Thiere, deren Verwandte eine solche besitzen, und kommen aus den Eiern schon Junge, welche, ausser in der Grösse, in allen wesentlichen Stücken dem Mutterthiere gleichen, wie zum Beispiel bei *Pipa* und

dem auf Martinique lebenden Laubfrosche (*Hylodes martinicensis*), sowie beim Alpensalamander, so ist der Beweis für den einstmaligen Bestand einer Verwandlung darin gegeben, weil alle diese Formen die sonst frei vorkommenden Stadien der Kaulquappe oder der Kiemenmolche hier in besonderen Bruträumen am Mutterthiere oder überhaupt im Ei durchmachen und gewisse Organe, obschon sie dieselben gar nicht benöthigen, z. B. den Ruderschwanz, dennoch entwickelt haben, und weil es sogar, nach Fräulein von Chauvin, gelingt, manche dieser Larven wieder zu zwingen ein freies Leben zu führen und zu ihrer freien Verwandlung zurückzukehren, die sie nur durch besondere Verhältnisse verloren haben; zum Beispiel der Alpensalamander oder der Laubfrosch von Martinique durch die Bodenbeschaffenheit dieser Insel, die keine Wassertümpel erlaubt.

Anders verhält es sich mit der erworbenen Verwandlung. Bei dieser muss man annehmen, dass sie sich aus der directen Entwicklung herausgebildet hat. Das neugeborene Junge war Anfangs dem erwachsenen Thiere ähnlich und ohne provisorische Organe, wie zum Beispiel bei den Thysanuren, den Blattiden, den Forficuliden, den Heuschrecken, und unterschied sich bei den letzteren durch Mangel der Flügel, welche nur dem reifen Thiere zukommen, also nicht weiter als etwa ein Rind- oder Hirschkalb vom erwachsenen Rinde oder Hirschen. Denn ebenso wie bei letzteren die Hörner und Geweihe zuweilen nur einem Geschlechte zukommen, finden sich die Flügel der Insecten sehr häufig nur

beim Männchen (viele Lepidopteren und Dipteren, Coleopteren u. A.) oder nur beim Weibchen (Plecopteren, Hymenopteren). Durch Anpassung an besondere Verhältnisse haben die Jugendformen gleichsam entweder eine Art rückschreitende Verwandlung erlitten, gewisse Organe — Beine, Kiefer — sind rückgebildet oder besonders umgebildet und nebstdem eine Anzahl provisorische Organe ausgebildet worden (Tracheenkiemen etc.).

Nach Fritz Müller waren die Stammeltern unserer heutigen Insecten nicht etwa so tiefstehende Maden oder Raupen, wie es die Jugendformen der Fliegen, Schmetterlinge und vieler Käfer sind, sondern weit höher stehende, mit Gliedmassen versehene Thiere, nach Art der Thysanuren, jungen Blatzen und Schrecken. Es verhält sich hier die Verwandlung ganz anders wie bei den Fröschen und den anderen genannten Thieren. Denn der Frosch glich Anfangs mehr einem Fische, dann einem Kiemenmolch, dann erst wurde er zum Frosche. Er wiederholt die Entwicklung der Classe. Als Beweis für die Ansicht Fritz Müller's, dass die ursprünglichen Jugendformen der Insecten sechs entwickelte Beine hatten und die Madenformen durch die Lebensweise entstanden, haben wir die Verwandlung der Meloëiden unter den Käfern, der Mantispa unter den Netzflüglern anzuführen, deren Jugendformen mit sechs entwickelten Beinen das Ei verlassen und in der Organisation dem reifen Thiere näher stehen als in den späteren, zwischen diesen bei-

den folgenden Stadien, in welchen diese Larven, in Folge stationärer Lebensweise — in einer Zelle einer solitären Biene, oder im Spinneneisack — ihre Gliedmassen verlieren. Es ist in die directe Entwicklung eine erworbene rückschreitende Metamorphose eingeschaltet, die sich zunächst auf die äusseren Organe der sogenannten Larve bezieht, während im Innern die eigentliche Entwicklung neben dem Wachstume der rückgebildeten Larve allmählig fortschreitet. Dadurch sehen wir bei einer Schmetterlingsraupe äusserlich keine weitere Entwicklung, nur ein Wachsen und Häuten, während eine Quappe oder Nauplius mit jeder Stunde und jedem Tage der Gestalt des Mutterthieres ähnlicher wird. Aber das Insect kommt stets schon als Insect aus dem Ei und nicht auf der Stufe tiefer stehender Classen. Damit wurde auch eine frühere Anschauung gänzlich als unrichtig hingestellt, nach welcher, bei den Insecten mit unvollkommener Verwandlung (zum Beispiel Heuschrecken), das einer Raupe oder Made entsprechende Stadium im Ei ablaufen sollte; denn die Entwicklung der Heuschrecken ist eine directe und ursprüngliche, und die Vorfahren derselben waren niemals Maden. Nur mit Rücksicht auf eine Theilung der Classe der Insecten in Synaptera und Pterygogenea (ursprünglich Flügellose und Geflügelte) kann man erstere (Thysanura) als deren Stammclassen ansehen, insoferne nämlich die neugeborenen Insecten niemals Flügel oder deren Ansätze zeigen und dieselben auch während des Eilebens nicht

angelegt werden. Bei Insecten mit directer Entwicklung treten die Spuren der Flügelanlagen oft erst mit dem neunten Häutungsstadium (Ephemeriden) auf, bis zu diesem gleicht das junge Thier fast einer Thysanure (Campodea), und zwar noch mehr bis zum dritten Häutungsstadium, in welchem schon die Tracheenkiemen erscheinen. In dieser Hinsicht können wir daher auch bei Insecten von einem Abspiegeln tiefer stehender, den Thysanuren ähnlichen Formen während ihrer Entwicklung sprechen, die jedoch von den Maden und Raupen sehr verschieden und weit höher organisirt sind. Es ist nicht uninteressant, hervorzuheben, dass die den Insectenlarven ähnlichen Thysanuren Bauchgliedmassen zeigen, die auch oft bei Insectenlarven vorkommen und auch in der Eientwicklung vieler Insecten angelegt werden und später wieder verschwinden.

Da nun die in die Entwicklung eingeschobene erworbene Verwandlung durch Anpassung an besondere Verhältnisse entstand, so lag die Ansicht nahe, dass solche für jeden besonderen Fall entstandene Larvenformen für die Systematik, respective die Verwandtschaftsbestimmung werthlos seien, und man hat daher, aber mit Unrecht, die erworbenen Insectenlarven bei dieser Forschungsrichtung für nicht weiter berücksichtigungswerth gehalten. — Lassen sich die niedrig organisirten Insectenlarven (Maden, Raupen) auch nicht als Wiederholungen der den Insecten vorhergehenden Geschlechter in der Geschichte des Insecten-

stammes auffassen, wie die Kiemenmolche bei den Fröschen, so sind sie dennoch zur Bestimmung der Verwandtschaft gewisser Formenreihen, und zwar jener, die wir im Kreise der Insecten als Familien zusammenfassen, von hoher Bedeutung. Alle Insecten, welche zu einer Familie gehören, haben Larven, denen gewisse Merkmale gemeinsam sind, und das ist auch ein wichtiger Anhaltspunkt für deren Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren, dessen Larve sich durch Anpassung eben diese Merkmale erworben hat. Somit sind auch erworbene Larvenformen zur Feststellung der wahren Verwandtschaft höchst wichtig und in erster Linie zur Bestimmung der Familie.

Bei der früher besprochenen ursprünglichen Verwandlung der Echinodermen, Mollusken, Krebse und Frösche haben wir hervorgehoben, dass die ursprüngliche Larve auch verloren gehen und dieses Entwicklungsstadium in das Eileben verlegt sein kann, zuweilen auch ganz verschwunden ist und daher nicht allen Gattungen und Familien eine bestimmte ursprüngliche Larve entspricht, sondern diese sich nur bei einzelnen Gruppen, zuweilen bei einer einzigen Art, erhalten hat. Auch bei den Insecten geht die ursprüngliche Larvenform oft verloren (Lepidoptera, Diptera, p. p. Coleoptera, p. p. Neuroptera etc., Odonata, Rhynchota) und werden die Gliedmassen zuweilen nur im Ei angelegt oder sie erscheint nur als erstes Larvenstadium (Meloë u. A.). — Bei der erworbenen Lar-

venform können wir das nicht sagen, wir haben wenigstens keinen Beweis dafür, dass innerhalb einer Familie die für diese charakteristische Larve fehle. Innerhalb einer Insectenordnung können die verschiedensten Larvenformen vorkommen, aber im engeren Kreise einer Familie entwickeln sich alle Mitglieder aus einer bestimmten charakteristischen Larvenform. Nur selten zeigen ganze Ordnungen eine einzige Larvenform und das deutet uns ebenso die nähere Verwandtschaft der hiehergehörenden Formen an. So haben wir in der Ordnung der Käfer: Larven mit Gliedmassen und ohne diese, wir haben staphylinoide und engerringartige Larven und ganz fusslose Larven; bei Neuropteren haben wir Larven mit saugenden Kiefern und solche mit kauenden, theilweise auch solche mit rudimentären Gliedmassen und Raupen; bei Hymenopteren haben wir Raupen und Maden, bei Dipteren nur Maden, theils mit differenzirtem Kopfe, theils ohne bestimmt umgrenzte Kopfkapsel (sog. kopflose); bei Schmetterlingen nur Raupen. Bei den Käfern haben aber alle Carnivoren, alle Malacodermen, Coccinelliden, Silphiden, Chrysomeliden, Dermestiden, Xylophagen, Curculioniden etc. je eine bestimmte Larvenform; bei den Neuropteren ebenso die Sialiden und Hemerobiden, die Panorpen und die Trichopteren; bei den Hymenopteren die Blattwespen, Bienen etc., bei den Dipteren die Mücken, Schnacken, Gallmücken, Bremsen und Fliegen u. s. w., bei den Schmetterlingen die Tag- und Nachtfalter und Spanner etc., bei den Libelluliden sind alle

Larven mit dem als Maske bekannten Fangapparat ausgestattet, bei den Ephemeren die Pälingenien und Ephemeren im Gegensatze zu den nicht grabenden Larven u. s. w. besonders ausgebildet.

Kurz gesagt: kein Maikäfer entwickelt sich ohne das Engerlingstadium, kein Rüsselkäfer ohne fussloses Larvenstadium, kein Tagfalter ohne Raupe mit vier Paar mittleren Abdominalfüßen, kein Spanner ohne Spanner-raupe, kein Hemerobide ohne saugende, kein Sialide ohne kauende Larve, keine Fliege anders als aus einer Made u. s. w., während viele Echinodermen ohne Larve mit Wimpernschnüren, viele Mollusken ohne Larve mit Segellappen, viele Crustaceen ohne Nauplius und manche Frösche ohne freischwimmende Kaulquappe sich entwickeln.

Die erworbene Larvenform wird dagegen gewöhnlich schon im Ei als solche angelegt, sei es als niedere Made oder als durch provisorische Organe umgebildete ursprüngliche Larve (Odonata, Osmylus u. A.), und haftet weit zäher an der Entwicklung verwandter Formen, als die ursprüngliche, und das wohl deshalb, weil die Entwicklung auf kürzerem Wege theils in der Weise vollzogen wird wie bei den früher genannten Formen, bei welchen die ursprünglichen Larvenstadien in das Eileben verlegt wurden, theils in ganz anderer Art. Bei Insecten und anderen Thieren wird die Verwandlung überhaupt entweder dadurch abgekürzt, dass die Häutungsstadien vermindert werden und schliesslich ein Puppenstadium entsteht, oder dass ein-

zelne Organe und die eigenthümliche Form ganzer Körperabschnitte, die sonst nur dem vollkommenen Thiere in dieser Weise angehören, immer frühzeitiger, sich noch während des Ei- und Larvenlebens entwickeln, wodurch die Larve immer mehr die Gestalt der Imago erhält (Rhynchota, Odonata, Saltatoria), oder dass die Larve schon vollkommen erwachsen und zur Verpuppung reif geboren wird (Pupipara). Im Vergleiche zur Kurzlebigkeit und Zartheit der vollkommenen Insecten und in Beziehung zu ihrer Lebensweise erscheinen diese Modificationen und die erworbenen Larvenformen ein Vortheil, es sind gewöhnlich die Ernährungsstadien, während das vollkommene Insect, wie die Blüten, das Fortpflanzungsstadium repräsentirt.

Sowie den Blütenpflanzen die Blütenlosen in der Entwicklung des Pflanzenreiches vorausgingen, so gehen die Insecten ohne oder mit unvollkommener Verwandlung, oder mit vollkommener Verwandlung und fast ursprünglichen (Campodeiden-) Larven jenen mit vollkommener Verwandlung (mit Larve, Nymphe und Imago) und erworbenen niedrigen Larvenformen (Raupen, Maden) voraus. In der Steinkohlenformation lebten nur Orthopteren, Rhynchoten, Odonaten, Ephemerer und Neuropteren (Sialiden), in der mesozoischen Zeit Dipteren und Hymenopteren, in der Tertiärzeit erst Schmetterlinge.

Die Urkerfe hatten beissende Mundtheile und keine Verwandlung, aber wahrscheinlich zahlreiche Wachstumsstadien, die Zusammenziehung derselben

fürte zur Entwicklung der Nymphe mit sistirter Nahrungsaufnahme (Neuroptera, Coleoptera). Das häufige Rudimentärwerden der Mundtheile der Imago, durch Theilung der Arbeit, insofern dieselbe die Erhaltung der Art ausschliesslich zu besorgen hatte (Perliden, Ephemeriden), gab vielleicht Anlass zur fernerer Entwicklung der Kieferrudimente für eine andere besondere Ernährungsweise (Trichoptera, Lepidoptera, Diptera), oder diese Umwandlung wurde durch das Vorkommen von Nährstoffen bedingt (Blüthenpflanzen) (Lepidoptera, Hymenoptera).

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Brauer Friedrich Moritz

Artikel/Article: [Beziehungen der Larvenformen der Thiere zur Abstammung. 249-272](#)