

K. Vordere Höcker der Querfortsätze der Halswirbel.

Solche sind nur am 5. und 6. Hw. ausgeprägt.

L. Sacrum.

Dieses soll hier nicht eingehend beschrieben werden. Es sei nur auf die lange schmale Gestalt dieses aus 5 Wirbeln gebildeten Knochens hingewiesen. Wenn sich auch das Kreuzbein lange nicht so weit von der menschlichen Form entfernt wie die Ossa coxae, so ist doch der Unterschied vom Menschen bedeutend. Die Wirbelcharaktere sind z. T. besser erhalten wie beim Menschen: der Processus mamillaris des 2. Sacralwirbels ist in Form einer scharfen Spitze sichtbar; die Crista sacralis media ist stark ausgeprägt. Der 1. und 2. Dorn sind in eine Spitze vereinigt, der dritte ist selbständig, der 4. und 5. sind zu einem flachen dicken Wulst zusammengezogen.

M. Steißbein.

Die Wirbelsäule zeigt nur drei Steißwirbel. Von diesen ist der erste mit dem Kreuzbein verwachsen, der zweite ist vom ersten getrennt, dagegen mit dem dritten verbunden.

Die Photos sind in der photographischen Lehranstalt des Lette-Vereins ausgeführt.

Die Verwandlungen der Insekten.

(Vorläufige Mitteilung).

VON CARL BÖRNER.

(Aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft, Dahlem-Berlin).

Mit dem Erscheinen der HEYMONSschen Studie¹⁾ über die verschiedenen Verwandlungsarten der Insekten schien die Theorie der Insekten-Metamorphose in ein neues Stadium gerückt zu sein. HEYMONS beschränkte nicht nur den Begriff der Metamorphose auf diejenigen Insekten, deren Verwandlung durch sekundäre Larvenstadien erfolgt, sondern er schuf auch nach dem Vorgange von BOAS²⁾ eine neue Grenze zwischen Hemi- und Holometabolen, indem er die Holometabolen-Nymphe mit der Ephemeriden-Subimago parallelisierte und damit zu beweisen suchte, daß sie ein modifi-

¹⁾ HEYMONS, R. Die verschiedenen Formen der Insekten-Metamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. *Ergeb. Fortschr. Zool.* Bd. 1. Heft 1. 1907. p. 137-188.

²⁾ BOAS, J. E. V. Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. *Zool. Jahrb.* Vol. 12. Abt. f. Syst. etc. 1899. p. 385-402. Taf. 20.

ziertes Imaginal-Stadium sei. P. DEEGENER¹⁾ hat dieser neuen Lehre in der Hauptsache bereits zugestimmt.

Für HEYMONS und DEEGENER machen nur diejenigen Insekten eine echte Verwandlung durch, deren Jugendzustände sich von den Reifestadien in Körpergestalt und Lebensweise wesentlich unterscheiden; diese abweichend organisierten Jugendstadien sind die für HEYMONS' Begriff der Verwandlung (Metabolie) erforderlichen echten (sekundären) Larven (Raupe, Made etc.) Bei den niederen Insekten ähneln dagegen die jungen Tiere den erwachsenen weitgehend, sie unterscheiden sich im allgemeinen nur durch den Mangel der Flügel; sie wachsen unter allmählicher Größenzunahme und Flügelentwicklung heran, führen in der Regel auch ein den Erwachsenen ähnliches Leben (z. B. Orthopteren, Dermapteren, Corrodentien, Rhynchoten). Die Jugendstadien dieser Insekten bezeichnet HEYMONS nicht als Larven, da sie besonderer „Larvenorgane“ entbehren, welche sie zu einem besonderen Larvenleben befähigten. Die genannten Insekten machen seiner Meinung nach folglich auch keine Verwandlung durch, sondern entwickeln sich wie die Säugetiere oder Vögel durch sogenanntes direktes epimorphes²⁾ Wachstum, d. h. die den Alten ähnlichen Jungen wachsen ohne wesentliche Formveränderungen direkt im Laufe mehrerer Häutungen zur Reifeform aus.

Bei dieser Auffassung der Insektenmetamorphose konnte HEYMONS mit LAMEERE³⁾ und anderen Autoren den Ursprung der echten Larve darin erblicken, daß die Jugendformen sich in ein von den Reifestadien nicht bewohntes Medium begeben haben (Wasser, Erde, Pflanzeninnere u. s. f.), eine Hypothese, die so berechtigt sie für manche Fälle auch sein mag, die Grundursache für die Entstehung der Larven überhaupt umgeht.

HEYMONS beginnt seine Betrachtungen mit den niedersten, flügellosen Insekten, den Apterygoten, die, dauernd flügellos, natürlich auch keine Verwandlung von der ungeflügelten Jugendform zum flugfähigen Reifestadium durchlaufen. In der Tat gibt es Apterygoten, bei denen das junge dem Ei entschlüpfte Tier dem erwachsenen fast in allem sehr ähnelt (gewisse Collembolen). Bei anderen Apterygoten sind die Jugendformen aber mehr oder weniger vom reifen Tier unterschieden, bisweilen derart, daß man

¹⁾ DEEGENER, P. Die Metamorphose der Insekten. Bei Teubner, 1909. 56 Seiten.

²⁾ Der Epimorphie HAECKEL'S gleichbedeutend ist WOLTERECK'S Orthoplasie.

³⁾ LAMEERE, A. La raison d'être des métamorphoses chez les Insectes. Ann. Soc. entomol. Belgique. Vol. 34. 1900.

sie ohne Kenntnis ihrer Entwicklung in andere Unterfamilien bringen müßte [*Machilis* nach HEYMONS (1906), *Jappa* nach SILVESTRI (1907), *Dicyrtominae* und *Sminthurinae*, auch die *Orchesellini* und andere Collembolen nach dem Verfasser (1901—1906)]. In diesen Fällen sind die Jugendformen auf einem stammesgeschichtlich älteren Stadium stehen geblieben, aus dem sich das reife Tier erst durch eine „Verwandlung“¹⁾ seiner altererbten Merkmale in seine eigenen neuen entwickelt. Wir haben es hier mit echten „Larven“ zu tun, nicht sekundären, die durch eine veränderte Lebensweise entstanden seien, sondern phylogenetischen, deren Erhaltenbleiben uns das biogenetische Grundgesetz erklärt.

Solche phyletischen Larven gibt es auch unter den geflügelten Insekten. Das klarste Beispiel bieten gewisse Eintagsfliegen, deren Larven nach meinen Untersuchungen²⁾ nicht etwa lediglich sekundäre Larven im Sinne von HEYMONS sind, sondern in der Kopfform, Fühler- und Augenbildung, in den Mundteilen, Afteranhängen und Pleopoden (Tracheenkiemen) echte phylogenetische Vorstadien³⁾ darstellen (so bei *Cloëon*).

Aus phyletischen Larven sind nun meines Erachtens die Larven der Insekten ganz allgemein herzuleiten. Die geflügelten Insekten beginnen ihr postembryonales Wachstum allemal mit einem flügellosen Anfangsstadium, was nichts anderes bedeutet, als daß noch heutzutage alle geflügelten Insekten (*Pterygota*) ihre Postembryonalentwicklung mit einem Apteriygoten-Stadium beginnen. Ein epimorphes Wachstum verlangt aber,

1) Wenn ich WOLTERECK'S Terminus der Metaplasie richtig interpretiere, so würde er diesem Begriff der „Verwandlung“ sehr nahe kommen, wenn nicht gar mit ihm zusammenfallen. Metaplasie ist nach WOLTERECK (1904—5) die postembryonale Umwandlung des Larvenleibes in den des Reifestadiums; sie kann sich zur Orthoplasie vereinfachen, zur Cenoplasie (Neuprägung) komplizieren. Metaplastisch entwickeln sich die archimetabolen Pterygoten und die epimorphen Apteriygoten im engeren Sinne, orthoplastisch die ametabolen Apteriygoten; metaplastisch verläuft auch das Wachstum der meisten Hemimetabolen, cenoplastisch das der Holometabolen, doch sind hier keine scharfen Grenzen ausgebildet. Bedauerlicherweise bin ich auf diese schon vor fünf Jahren aufgestellten Termini WOLTERECK'S erst nach Drucklegung des vorliegenden Aufsatzes aufmerksam geworden.

2) BÖRNER, C. Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz. Bd. 33, No. 24/25 vom 5. Januar 1909.

3) Die hier namhaft gemachten Körperteile der Ephemeridenlarven hält auch DEGENER zum Teil für primitiv, d. h. archaisch, phylogenetisch älter organisiert; ich konstatiere die hierin zwischen ihm und mir bestehende Meinungsähnlichkeit mit um so größerer Freude, als wir beide selbständig zu der darin ausgesprochenen Idee von dem teilweise phyletischen Charakter der Ephemeridenlarve gekommen sind; meine diesbezüglichen Studien und auch die hier ausgesprochenen Gedanken hatte ich schon vor Jahresfrist im ersten Entwurf niedergeschrieben.

daß die Organe des reifen Tieres beim Jungen (auch äußerlich) schon angelegt sind und nur noch heranzuwachsen brauchen. Rücksichtlich der Flügel hat folglich kein einziges Insekt die eigentliche Epimorphie erreicht, alle geflügelten Insekten müssen die mit einer tiefgreifenden Umwandlung (Metamorphose) des Brustabschnittes verbundene postembryonale Verwandlung von der apterygoten Jugendform in die pterygote Reifeform durchmachen¹⁾.

Die phyletische Larve²⁾ gibt uns den Schlüssel zum Ver-

¹⁾ Sollten sich bei den imaginformen Larven der archimetabolen Pterygoten (*Diplomerata* etc.) etwa schon im ersten postembryonalen Stadium Imaginalscheiben für die Flügel nachweisen lassen, so bliebe trotzdem die eben ausgesprochene Tatsache bestehen, daß es kein Pterygot gibt, welches das Ei bereits mit äußerlich sichtbaren Flügelstummeln verläßt. In dem frühzeitigen Auftreten von Imaginalscheiben auch bei diesen altertümlichen Pterygoten würden wir einen Beweis für das Wirken einer epigenetischen Kraft zu erblicken haben, die im vorliegenden Falle die ihr entgegenwirkende Kraft der Evolution (Phylogenese) nicht zu unterdrücken verstanden hat.

²⁾ Der Gedanke der Existenz phyletischer Larven ist schon sehr alt. Bei den Insekten finden wir ihn in eindeutiger Weise ausgesprochen in F. BRAUERS klassischen Studien (Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Deszendenz-Theorie. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Vol. 19. p. 299–318. 1869. Ferner noch: Systematisch-zoologische Studien. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. 51. Band. 1885) über die Verwandlungen und Phylogenie dieser Arthropoden. Bedauerlicherweise klammerte sich BRAUER indessen an seine campodeoide Larve; er hielt *Campodea* für die relativ älteste Hexapodenform, eine Ansicht, die immer noch viele Anhänger aufzuweisen hat. Ich selbst habe *Campodea* als pterygote Ahnenform seit Jahren vollkommen fallen lassen; selbst *Machilis* und *Lepisma* sind nach meinen jüngsten Studien nur mit Vorsicht bei der Konstruktion des hypothetischen Pterygotenahnen zu verwerten. Es sind nur einige Grundcharaktere, in denen die Apterygoten als Vorläufer der Pterygoten zu gelten haben, und der wichtigste derselben betrifft die primäre Flügellosigkeit der Apterygoten. Im übrigen zeigen beide Gruppen zu tiefgreifende Unterschiede, als daß sie in direktem Verwandtschaftsverhältnis stehen könnten. Unter anderem ist das Abdomen bei Apterygoten und Pterygoten sehr verschiedenartig gebaut. Hier sind Sternite, Tergite und ursprünglich auch die Pleopoden (von den analen Anhängen sei hier abgesehen) ähnlich wie bei Crustaceen erhalten geblieben, die Bauchplatte des Pterygoten-Abdomens ist ein echtes Sternum; dort sind die Sternite mit den Basalgliedern der Pleopoden zum Urosternum (PACKARDS) verschmolzen, die genetisch einen größeren Anteil an der Bildung des Sternums der Apterygoten-Abdominalsegmente haben als das primäre Sternum selbst. Bei den Pterygoten sind die beinlosen Abdominalsegmente der Pleopod-Coxen und damit der Beine überhaupt verlustig gegangen, indem nur die Subcoxen der ursprünglichen Pleopoden als Pleuralgebilde erhalten geblieben sind; bei den Apterygoten sind die Pleopod-Coxen im Sternum mit enthalten, wie uns *Machilis* einwandfrei beweist. Und nur die genitalen und analen Segmente zeigen auch bei den Pterygoten diesen apterygotoiden Aufbau.

Andere Unterschiede gehen dem parallel, sodaß wir eine apterygotoiden Larve in des Wortes eigentlicher Bedeutung für die Pterygoten garnicht erwarten dürfen. Andererseits dürfen wir auch nicht, wie HANDLIRSCH und andere, in das entgegengesetzte Extrem verfallen, und entweder alle engeren phyletischen Beziehungen zwischen Apterygoten und Pterygoten leugnen oder die Möglichkeit zugeben, daß die Apterygoten Abkömmlinge der Pterygoten seien.

ständnis der mannigfaltigen Insektenmetamorphose. Das junge ungeflügelte Insekt war sozusagen stammesgeschichtlich dazu prädestiniert, sich an eine von derjenigen der Erwachsenen abweichende Lebensweise anzupassen. Und so sehen wir denn auch ein solches Ziel bei den verschiedensten, verwandtschaftlich nicht zusammengehörigen Insektengruppen erreicht. Konstatieren wir auch meist eine Tendenz zu epimorphem (direktem) Wachstum, d. h. einer Zusammendrängung der stammesgeschichtlich notwendigen Verwandlungen in die Zeit des embryonalen Lebens im Ei oder im Mutterleibe, so zeigt doch die bereits charakterisierte phyletische Larve, daß dies Ziel oftmals nicht erreicht worden ist. Je größer die Kluft war oder blieb zwischen der Junglarve und dem reifen Tier, um so größer waren die Aussichten für das Zustandekommen der sekundären Larve, als eines Anpassungsproduktes der ursprünglich gegebenen phyletischen Larve an bestimmte neue Lebensbedingungen. Dabei konnten die verschiedensten Momente als leitende Ursachen in Frage kommen. Gingen die Jugendstadien ins Wasser, so erfolgte eine Umwandlung der ursprünglich für das Leben in der Luft eingerichteten Atmungsorgane; begaben sie sich in die Erde oder in das Innere von Pflanzen und Tieren, so wurden die Gliedmaßen, ja zumeist gar die ganze Körpergestalt abgeändert; blieben sie bei einem mehr äußerlichen Schmarotzertum, indem sie zugleich ihre Wanderlust beschränkten, so entstanden plumpe Larvenformen mit mehr oder weniger veränderten Gliedmaßen (Chermiden, Cocciden, Psylliden, Aleurodiden, Thysanopteren). Selbst das freie Räuberleben mußte zu formalen Veränderungen führen, da ein flug-

Lehne ich auch in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der neueren Autoren entschieden BRAUERS campodeoide Larve als phyletische Larvenform ab, so bedauere ich es doch lebhaft, daß der Begriff der „phyletischen Larve“ als solcher damit zugleich aufgegeben worden war. Nicht die spezielle Campodeaform (d. h. in BRAUERS Sinne eigentlich eine nur oberflächliche habituelle Ähnlichkeit mit *Campodea*), sondern der primär apterygotoiden Charakter, d. h. das primäre Fehlen der Flügel stempelt die Jugendform der Pterygoten zu einem phyletischen Entwicklungsstadium, zu einer phyletischen Larve. Da nun der Erwerb der Flügel die Gesamtorganisation der Pterygoten modifiziert hat, so beschränken wir den Terminus der Metamorphose (Metabolie im weiteren Sinne) auf die phyletisch gegebene Verwandlung der apterygotoiden Jugendform der Pterygoten in das pterygotoiden Reifestadium; wie man seit langen Zeiten zu sagen gewohnt ist, ist also die Insekten-Metamorphose die Verwandlung der jungen flügellosen Larve in das geflügelte geschlechtsreife Tier. Alle übrigen phyletischen Umwandlungsprozesse, welche wir während des postembryonalen Wachstums bei den verschiedensten Insektenformen beobachten und deren einige oben erwähnt worden sind, belegen wir nicht mit dem Terminus der Metamorphose s. str., obgleich sie theoretisch für das Verständnis der eigentlichen Metamorphose sehr wertvoll sind, wie wir bereits oben gesehen haben. Wir sind genötigt, hier eine künstliche begriffliche Grenze zu ziehen.

unfähiger Räuber notgedrungen anders organisiert sein muß als ein flugfähiger (gewisse Neuropteren und Coleopteren). In all diesen Fällen handelt es sich um sekundäre Larven, wir müssen mit HEYMONS von einer sekundären Verwandlung (Metabolie) sprechen.

Aber sehr verschiedenartig und verschiedenwertig sind die Verwandlungen, welche diese metabolen Insekten durchzumachen haben, und es stellt sich eine schon von HEYMONS betonte Schwierigkeit ein, die Begriffe der Verwandlungen gegenseitig abzugrenzen. HEYMONS hat sich für biologische Charakterisierungen entschieden, indem er auf die Formunterschiede zwischen der Larve und dem fertigen Insekt (Imago) zu wenig Gewicht gelegt hat.

Das Vorhandensein einer ruhenden Nymphe (Puppe) bei den Holometabolen, ihr Fehlen bei den Hemimetabolen gilt HEYMONS (und nach ihm auch DEEGENER) als Hauptunterschied beider Verwandlungsarten. Die Holometabolen-Puppe ist dadurch charakterisiert, daß sie den Übergang zwischen Larve und Imago durch eine Art Vorbereitung der Reifeform vermittelt. Es sind also scheinbar zwei wesentlich verschiedene Entwicklungsstadien, welche die Insekten mit „vollkommener“ Verwandlung durchlaufen, während die Hemimetabolen nur eine Larvenform besitzen. Es sind nach HEYMONS unvermittelte Gegensätze zwischen beiden Gruppen ausgeprägt.

Um jedoch diese „Puppe“ stammesgeschichtlich dem Verständnis näher zu rücken, identifiziert sie HEYMONS nach dem Vorgange von BOAS mit der Subimago der Eintagsfliegen. Diese Subimago ist bekanntlich das vorletzte, bereits flugfähige, aber meist noch nicht geschlechtsreife Stadium dieser altertümlichen Insekten. Dementsprechend soll sich nach HEYMONS die Puppe der höheren Insekten durch die Abänderung eines „imaginalen“ d. h. flugfähigen Stadiums entwickelt haben, das seine Beweglichkeit eingebüßt habe, damit in ihm die komplizierten Umwandlungen des Larvenkörpers in den der Imago stattfinden können (vgl. dazu Anmerkung p. 308).

Die Aufeinanderfolge mehrerer flugfähiger Stadien ist stammesgeschichtlich allerdings vorauszusetzen; denn da die Flügel durch Verbreiterungen der Rückenplatten von Mittel- und Hinterbrust entstanden sein dürften, die allmählich beweglich und mehr und mehr für den Flug vervollkommenet worden sind, so ist anzunehmen, daß ursprünglich mehrere flugbereite Stadien durchlaufen werden konnten, deren mehrere gewiß auch geschlechtsreif gewesen sein werden. Vermögen sich doch auch die Apterygoten, wie viele andere Arthropoden, als geschlechtsreife Tiere noch zu häuten.

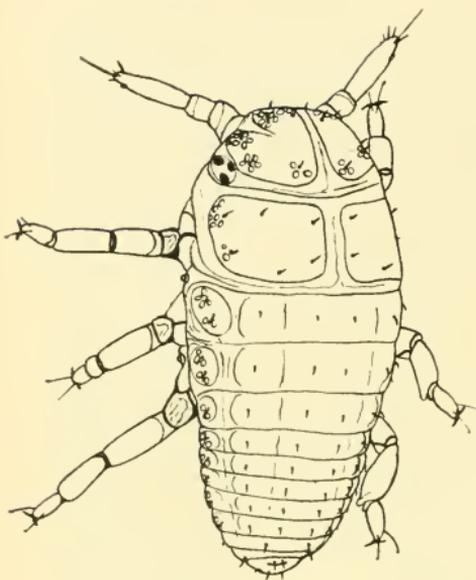


Fig. 1.

Virginogene Jungerlarve von *Pineus strobi* (Chermide). Nach BÖRNER, Monogr. Stud. Chermid. 1908. Man beachte die Larvenaugen (jederseits nur drei Ommen), das Fehlen der Flügel, die Eingliedrigkeit der Fühlergeißel und nicht zum mindesten den plumpen Habitus.

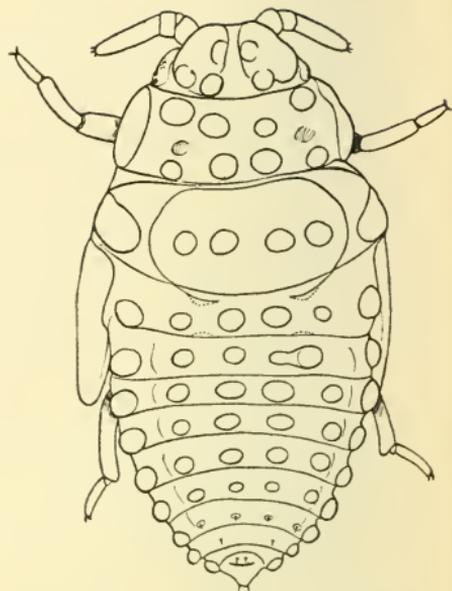


Fig. 2.

Sexuparanympha von *Cnaphalodes strobilobius* (Chermide). Nach BÖRNER, l. c. Der Habitus ist noch einigermaßen larvoid, doch sind Flügelstummel vorhanden, die Extremitäten verlängert, die imaginalen Fazettenaugen vorgebildet (vgl. auch Fig. 4) und der Mesothorax vergrößert.

Aber hier fragt es sich, ob die Holometabolen-Puppe auf ein flugfähiges Reifestadium, oder nicht vielmehr auf ein flugunfähiges Entwicklungsstadium zurückzuführen ist. Die Eintagsfliegen können für einen engeren Vergleich garnicht in Betracht kommen, da sie nach meinen Untersuchungen¹⁾ wahrscheinlich Abkömmlinge einer uralten Insektengruppe sind, die in ihren übrigen Vertretern bereits mit Ausgang der Steinkohlenzeit ausgestorben sind. Es kann uns also nicht Wunder nehmen, wenn sich bei ihnen noch zwei flugfähige Stadien erhalten haben, von denen in der Regel nur das zweite geschlechtsreif ist, in seltenen Fällen (*Palingenia* ♀ nach LA BAUME) aber bereits das erste (Subimago) die geschlechtlichen Funktionen ausüben kann, was dann anscheinend zur Unterdrückung des zweiten Imaginalstadiums geführt hat.

¹⁾ BÖRNER, C. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. Zool. Anz. Bd. 34, No. 3/4 vom 2. März 1909.

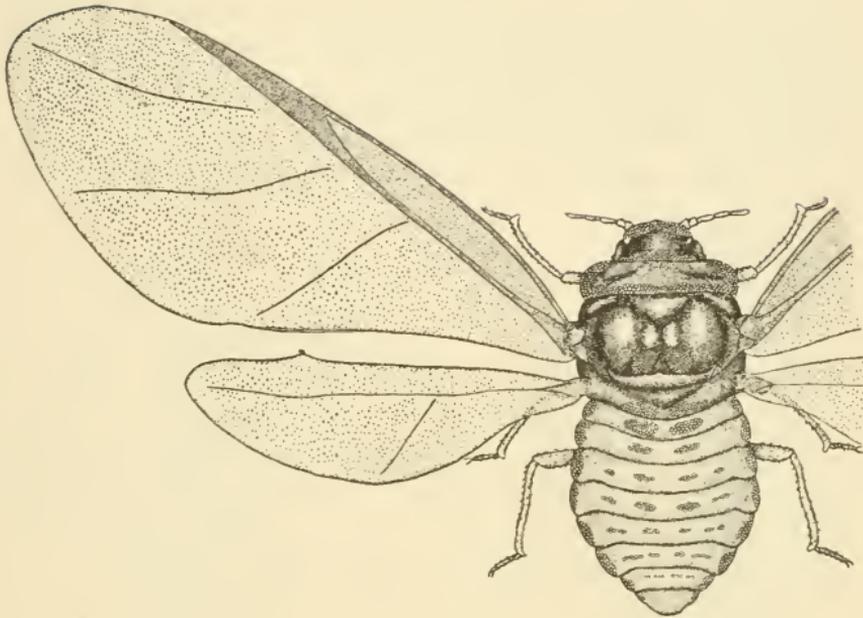


Fig. 3.

Gallenfliege von *Gillettea cooleyi* (Chermide). Nach GILLETTE, Cherm. Colorado Conifers, 1907. Körperform und Fühlergliederung sind spezifisch imaginal, desgleichen die Struktur der Augen (vgl. auch Fig. 5).

Zur Entscheidung der Frage, ob die Holometabolen-Puppe ein imaginales oder ein larvales Stadium ist, müssen wir folglich nach anderen Vergleichsobjekten suchen. Es sind die Thysanopteren und Chermesiden, welche uns im Gegensatz zu den Ausführungen von BOAS, HEYMONS und DEGENER beweisen, daß die Holometabolen-Puppe ein Entwicklungs- und kein modifiziertes Reifestadium ist. Bei den Chermiden und Phylloxeren (Vgl. Textfigur 1—5) unterscheiden wir drei flügellose Larvenstadien, ein Nymphenstadium mit Flügelstummeln und das geflügelte Reifestadium. Hier vermittelt also die Nymphe durch Anlage äußerlich sichtbarer Flügelstummel, durch Vorbereitung der reichfazettierten imaginalen Seitenaugen und in anderen nebensächlichen Merkmalen zwischen Larve und Imago. — Ähnlich ist es bei gewissen Blasenfüßen (Textfig. 6). Hier folgt auf drei Larvenstadien mit ungliederten Tibiotarsen (Schienenfüßen), einfachem Brustabschnitt und Larvenaugen ein einziges Nymphenstadium mit Flügelstummeln, gegenseitig abgegrenzten Tibien und Tarsen und vergrößerten Seitenaugen; auch ruht die Nymphe der Blasenfüße

zeitweise, erfüllt mithin die wesentlichsten Bedingungen des Begriffes der Holometabolen-Puppe. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß dieser Thysanopteren- oder Chermesiden-Nymphe die Puppe der Holometabolen homolog ist¹⁾. Beide Stadien sind flugunfähig und noch nicht geschlechtsreif, beide

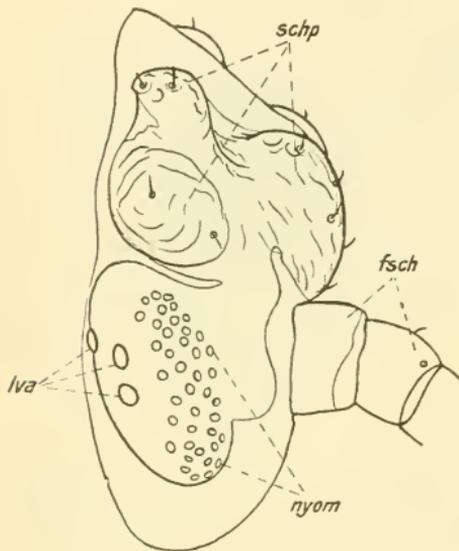


Fig. 4.

Kopf einer Sexuparantymph von *Cnaphalodes strobilobius* (Chermide). Nach BÖRNER, l. c. Zur Ergänzung der Fig. 2; die Struktur der Lateralalagen ist mit derjenigen der Fig. 5 zu vergleichen.

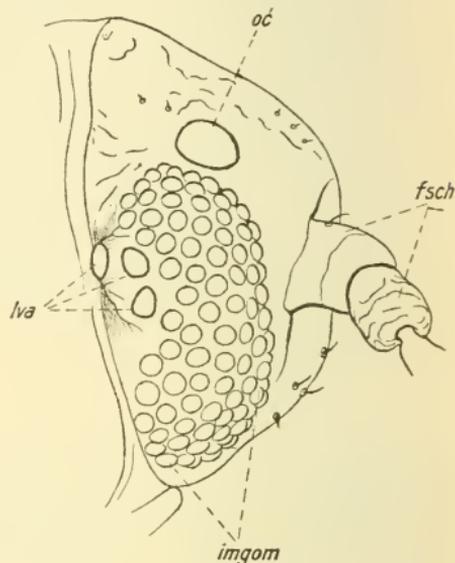


Fig. 5.

Kopf einer Sexuparafliege von *Drejfusia nüsslini* (Chermide). Nach BÖRNER, l. c. Die drei larvalen Ommen persistieren.

¹⁾ Was die hier zum ersten Mal durchgeführte Homologisierung der Thysanopteren- und Chermesiden-Nymphe mit der Holometabolen-Nymphe anlangt, so ist noch nachzuholen, daß die Nymphe der erstgenannten Insekten nachweislich ein Entwicklungsstadium und kein modifiziertes Imaginalstadium vorstellt. Bei den mit den Chermesiden nahe verwandten Aphiden gibt es Gruppen (*Aphidinae* z. B.), bei denen man eine allmähliche Entwicklung der Flügelstummel wahrnimmt. Bei diesen Blattläusen ist einmal der gestaltliche Unterschied zwischen der Junglarve und der Nymphe geringer als bei den Chermesiden, sodann markiert sich, wie gesagt, die Differenzierung der Flügelstummel auch äußerlich bereits im 3. (vielleicht gelegentlich gar schon im 2.) postembryonalen Stadium. Diese Aphiden unterscheiden sich also in ihrer Postembryonalentwicklung sozusagen garnicht von anderen Homopteren oder anderen archimetabolen Insekten, welche mehrere Stadien mit Flügelstummeln durchlaufen. Wir sehen, wie mit der Herausbildung besonderer Larvencharaktere die Entfaltung der Flügelstummel zeitlich mehr und mehr hinausgeschoben werden konnte und in der Tat bei vielen Insekten, und nicht nur bei den Holometabolen, für ein letztes Larvenstadium, die Nymphe, reserviert worden ist. Allgemein betrachtet man die mit Flügelstummeln versehenen Entwicklungsstadien der Hemi- und Archimetabolen als gleichwertige Stadien, niemals hat

vermitteln zwischen den Eigenschaften der Larve und der Imago, ohne daß sie selbst eine eigentliche Imago wären (flugbereit und geschlechtsreif), wie es die allerdings bereits mit Bezug auf die Geschlechtsreife zumeist spezialisierte flugfähige Subimago der Eintagsfliegen ist. Daß die Ruhe der Puppe erst allmählich festgelegt worden ist, zeigen uns gewisse Neuropteren und die

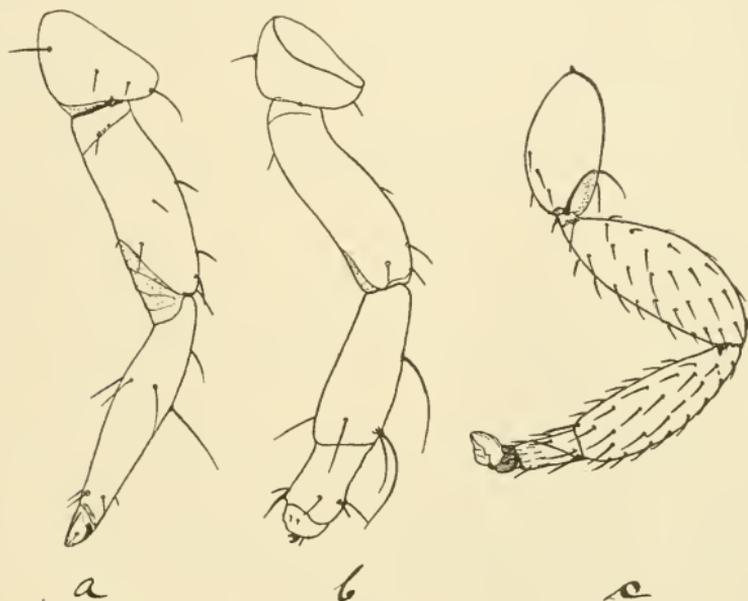


Fig. 6.

Thysanopterenbeine: a) Hinterbein einer Larve im 3. Stadium (*Thrips* spec. von Getreide); b) Mittelbein einer Nymphe derselben Art; c) Vorderbein einer Art derselben Gattung von *Vitis*. a) ist am stärksten, c) am schwächsten vergrößert. Man beachte die bei der Nymphe vorbereitete Gliederung des larvalen Tibiotarsus in die imaginalen Glieder Tibia und Tarsus, außerdem die plumpere Gestalt der Glieder in a und b, sowie die Verlängerung der imaginalen Hüfte in c, die im Larvenstadium wie in a und b geformt ist. (Original).

man das letzte dieser Stadien als ein modifiziertes Imaginalstadium aufgefaßt. Wie nun die mehrfachen nymphalen Formen der Archi- und Hemimetabolen zu den larvalen Entwicklungsformen gehören, so stellt eben auch die einzige Nymphe der Thysanopteren und Chermesiden und die Puppe der Holometabolen ein letztes larvales Stadium vor. Wäre dies nicht der Fall, so müßte der Beweis erbracht werden, daß die Thysanopteren- und Chermesiden-Nymphe der Aphiden- und Homopteren-Nymphe nicht gleichwertig sei oder daß ganz allgemein die nymphalen Formen reduzierte Imaginalstadien vorstellen. Daß aber ein flugfähiges Stadium bei solchen Tieren in ein flugunfähiges hätte rückverwandelt werden können, deren Ontogenie im flugfertigen Reifestadium gipfelt, ist schlechterdings nicht vorstellbar. Wir werden deshalb an der Auffassung festhalten müssen, daß alle nymphalen Stadien Entwicklungsstadien der Flügelphylogenese sind.

Trichopteren. deren „Puppe“ zu Zeiten noch frei umherläuft, bei den letzteren auch noch von ihren Mundteilen Gebrauch macht beim Öffnen der Puppenhülse. Demnach dürfen wir die BOAS-HEYMONSSCHE Parallelisierung von Subimago der Eintagsfliegen und Puppe (Nymphe) der höheren Insekten entschieden ablehnen. Die Puppe ist eine letzte Larvenform, kein abgewandeltes Imagostadium. Auch ist sie nicht etwa ein besonderes zwischen Larve und Imago gewissermaßen eingeschaltetes Entwicklungsstadium. Ein Eindringling ist vielmehr die Larve selbst, die sich während der phylogenetisch gegebenen Postembryonalentwicklung allmählich mehr und mehr Geltung zu verschaffen sucht und es in der Tat soweit gebracht hat, daß während ihrer Herrschaft die Flügelentwicklung und damit die gestaltliche Annäherung an die Reifeform (Imago) ruht. Die Nymphe oder Puppe ist in diesen Fällen als einziges Larvenstadium seiner Bestimmung, die Imago-gestalt vorzubereiten, treu geblieben und insoweit zu einer scheinbar zwischen Larve und Imago eingeschalteten selbständigen Entwicklungsform geworden. Die vollkommene Verwandlung (Holometabolie) ist der Ausdruck einer Entwicklungsform nach zwei einander diametral entgegengesetzten Richtungen. In der ursprünglichsten Verwandlungsart (Archimetabolie) der Insekten ist die Entwicklung noch einheitlich auf das geschlechtsreife Imagostadium gerichtet; in der „unvollkommenen“ Verwandlung (Hemimetabolie) tritt als zweites Ziel die Larve selbst hervor, zunächst noch zaghaft, bis sie es in der „vollkommenen“ Verwandlung (Holometabolie) in allen Teilen ihres Körpers unzweideutig offenbart, daß sie ihren eigenen Lebensweg geht, bis die Entwicklung der Geschlechtsorgane sie zwingt, ihre Maske als Nymphe (Puppe) wieder abzulegen. Es ist dies ja sehr begreiflich, da mit dem Heranreifen der Geschlechtsprodukte die Entwicklung des Individuums (Ontogenie) unabweislich die Ausbildung der imaginalen Form fordert und eben das letzte Larvenstadium (Nymphe) noch im Banne der ursprünglicheren direkten Verwandlungsart (Archi- und Prometabolie) gehalten hat.

Im folgenden gebe ich zunächst in Form einer Bestimmungstabelle eine Übersicht über die verschiedenen von mir jetzt unterschiedenen Verwandlungsarten (die neuen Termini sind durch einen * gekennzeichnet), um alsdann noch einige speziellere und allgemeinere Bemerkungen daran anzuknüpfen.

Merkmale der verschiedenen postembryonalen Entwicklungsarten der Insekten.

1. Jugendstadien von Gestalt der Erwachsenen (sie selbst stets primär, die Erwachsenen primär oder sekundär ungeflügelt), jedoch stets ohne funktionsfähige äußere Genitalien und bisweilen in integumentalen oder anderen Charakteren mehr weniger abweichend, archaisch, organisiert. — *Epimorpha* 2
 - 1a. Jugendstadien primär flügellos, die Erwachsenen (phylogenetisch sekundär) geflügelt, oder, wenn ungeflügelt, die Jugendformen von abweichender Körpergestalt. — *Metamorpha* 4
 2. Geschlechtsreife Stadien noch häutungsfähig, primär ungeflügelt . . . 3
 - 2a. Geschlechtsreife Stadien nicht mehr häutungsfähig, sekundär ungeflügelt. —
- *Parrepimorpha.**
3. Jugendformen in Gattungs- (generellen) oder Art- (speziellen) Merkmalen von den Erwachsenen unterschieden, stets einfacher und in der Regel archaisch gebaut. —
- Epimorpha.**
- 3a. Jugendformen bis in die feineren Details den Erwachsenen ähnlich. —
- Ametabola.**
4. Flugfähige Stadien noch häutungsfähig, aber von den beiden imaginalen Stadien in der Regel nur das letzte geschlechtsreif. — 5
 - 4a. Nur ein, nicht mehr häutungsfähiges, geflügeltes oder sekundär flügelloses, zugleich geschlechtsreifes Endstadium (Imago) 6
 5. Die Jugendformen sind hinsichtlich ihrer Mundteile, Fühler, Augen, Kopfform, im Besitz von Pleopoden (Kiemenanhängen), vielfach auch in der allgemeinen Körpergestalt, dem Besitz von drei Schwanzanhängen (bei Imagines mit nur zweien) u. a. Merkmalen den Reifestadien gegenüber archaisch (d. h. stammesgeschichtlich älter) organisiert, also keine sekundären Larven. Die Flügel wachsen allmählich heran. Bei den heute noch lebenden Vertretern dieser Gruppe sind allerdings die Atmungsorgane durch Schluß der Stigmen infolge Wasserlebens sekundär modifiziert worden, sodaß man auch sie zur Gruppe 5a stellen könnte. —
- Prometabola.**
- 5a. Die Jugendformen sind in gewissen Merkmalen wie bei 5 (Mundteile, Kopfform, Afteranhänge), aber habituell oder in speziellen Merkmalen mehr weniger erheblich abweichend geformt. —
- *Parhemimetabola.**
6. Jugendstadien den Erwachsenen mehr weniger ähnlich, selten in gewissen Merkmalen archaisch organisiert. Das letzte Larvenstadium von den vorhergehenden weder biologisch noch gestaltlich wesentlich verschieden. Die Flügel wachsen allmählich heran. —
- *Archimetabola.**
- 6a. Jugendstadien in der Bildung des gesamten Körpers, oder einzelner provisorischer Organe (Larvenaugen, -beine, -unterlippe, -atmungsorgane) zu echten (sekundären) Larven spezialisiert, den Erwachsenen gegenüber (abgesehen von der primären Flügellosigkeit) nur in seltenen Fällen in gewissen Merkmalen (Afteranhänge) archaisch gestaltet. Das letzte Larvenstadium von den vorhergehenden, wie bei 6, nicht wesentlich verschieden oder bereits ähnlich wie bei 6b, als einziges, die Imago vorbereitendes Stadium unterschieden. Die

Flügel wachsen allmählich heran oder werden erst im letzten Entwicklungsstadium (Nymphe) äußerlich vorgebildet. — *Hemimetabola* im weiteren Sinne 7

- 6b. Jugendstadien in den Mundteilen, Fühlern und Beinen, bei schenden Formen auch in den Augen, in der Regel überhaupt in der ganzen Körperorganisation von den geschlechtsreifen Imagines abweichend gebaut, also in allen Fällen sekundäre Larven. Diese Larven epimorph, ametabol oder metabol. Das letzte Larvenstadium ist stets eine die Imago gestalt vorbereitende, zeitweise oder dauernd ruhende Puppe, welche bei geflügelten Formen (mit seltenen Ausnahmen) als einziges Stadium die Flügel vorbildet. — *Holometabola* im weiteren Sinne 9
7. Die Flügelentwicklung erfolgt durch allmähliche Größenzunahme der nach der ersten oder einer späteren Häutung angelegten Flügelstummel, wie bei 6 8
- 7a. Die Flügelstummel werden äußerlich erst im letzten Larvenstadium, dem eigentlichen Nymphenstadium, angelegt. Die ersten (drei) Larvenstadien von den Imagines durch Körperform, oder nur durch Larvenaugen, (-fühler) und -beine verschieden. —

❖ *Homometabola.*

- 7b. Die Flügelentwicklung vollzieht sich im letzten unbeweglichen Larvenstadium (Puparium), ohne daß zwischen Larve und Imago ein besonderes Nymphenstadium mit Flügelstummeln eingeschaltet wird; in dem sogenannten Puparium wird die Imago unmittelbar aus dem letzten Larvenstadium heraus differenziert. Die Larven selbst sind dimorph, d. h. die Junglarven sind anfangs beweglich mit gegliederten Beinen, die späteren Larvenstadien unbeweglich mit stummelförmigen Extremitäten ähnlich wie bei No. Sa. —

❖ *Allometabola.*

8. Die Beine der Junglarven bleiben als solche bis ins Reifestadium erhalten. —

Hemimetabola.

- Sa. Die gegliederten Beine der Junglarven werden nach der 1. Häutung durch ungegliederte Beinstummel ersetzt, welche allmählich zu den Imagobeinen heranwachsen; nur Junglarven und Imagines frei beweglich, die Zwischenstadien unbeweglich. —

❖ *Parametabola.*

9. Die Larven sind ametabol oder epimorph (d. h. einander in allen Stadien mehr weniger ähnlich) und führen während ihrer ganzen Entwicklung eine ähnliche Lebensweise. — *Holometabola* im engeren Sinne 10
- 9a. Die Larven selbst sind metabol, d. h. sie erleiden in der Gestaltung ihres Körpers, der Brustbeine, Mundteile und anderer Kopfgane, sowie integumentaler Bildungen, zum mindesten in der Bauart des Kopfes und seiner Teile eine Umwandlung und sind dementsprechend in verschiedenen Stadien auch biologisch unterschieden. — *Polymetabola* im weiteren Sinne 11
10. Die Larven machen ihre Entwicklung vollständig außerhalb des Eies durch oder werden als Larven kurz vor der Verpuppung geboren (*Pupipara*) —

Holometabola.

- 10a. Die Entwicklung spielt sich ohne freilebende Larvenstadien innerhalb der verhältniß sehr großen Eier ab, aus denen die ohne Häutung durch einfache Größenzunahme heranwachsenden Imagines auschlüpfen. —

Cryptometabola.

11. Das vorletzte Larvenstadium nimmt normal Nahrung zu sich, ist also keine Scheinpuppe. —
- 11a. Das vorletzte Larvenstadium nimmt keine Nahrung zu sich und ruht als Scheinpuppe. —

✧ *Polymetabola.*

Hypermetabola.

Epimorpha und *Metabola* bezeichnen bei HEYMONS und DEEGENER nicht dieselben Gruppen wie bei uns. Schon weiter oben habe ich ausgeführt, daß es notwendig sei, bei den Insekten den alten Begriff der „Metamorphose“ wieder einzuführen, d. h. der Entstehung des flugfähigen Insekts aus seiner flugunfähigen Jugendform. Die Pterygoten-Metamorphose spielt sich im Rahmen der Arthropoden-Epimorphose ab. Die Insekten verlassen das Ei mit vollsegmentiertem Körper im Gegensatz zu den anamorphen Arthropoden (Crustaceen, Gigantostraken, Trilobiten, Chilopoden, Diplopoden) mit oligomeren Jugendformen. Da nun Epimorphie im ursprünglichen HAECKELschen Sinne ein direktes postembryonales Wachstum bedeutet, also voraussetzt, daß die Jugendformen den Reifestadien nicht nur in der Segmentierung, sondern überhaupt habituell, d. h. in den Grundzügen ihrer Organisation gleichen, schlage ich vor, den Begriff der Epimorphose (Epimorphie) fortan wieder auf diesen Sinn zu beschränken. Für die der Anamorphose gegenübergestellte Entwicklungsart durch vollsegmentierte Jugendformen (Epimorphie HAASES, HEYMONS' und anderer Autoren) dürfte statt dessen der Terminus der **Holomerie** bezeichnend sein, dem der Begriff der Anamorphose als **Anamerie** anzupassen wäre.

Der Begriff der Epimorphie ist nur da anwendbar, wo keine Flügelentwicklung stattfindet und das Wachstum direkt ohne Dazwischentreten sekundärer Larvenstadien erfolgt. Zu den epimorphen Insekten gehören mithin nur die Apteriygoten und die flügellosen Formen der früheren Paurometabola. Die Epimorphie dieser Insekten umfaßt drei verschiedene Arten des postembryonalen Wachstums. Begrifflich müssen wir einmal unterscheiden zwischen jenen Formen, bei denen die Geschlechtsreife erst im letzten Entwicklungsstadium erreicht wird, also eine echte, nicht mehr häutungsfähige, einzig geschlechtsreife, allerdings sekundär flügellos gewordene Imago die Postembryonalentwicklung beschließt (*Parepimorpha*) und jenen anderen Formen, die sich im geschlechtsreifen Zustande noch häuten können, eine eigentliche Imago also ebensowenig besitzen wie die Crustaceen oder Myriopoden. Die Epimorphie schließt nicht aus, daß die Jugendstadien

Holomera

Metamorphia

Epimorpha

Archimetabola

bata

Hemimetabola

Holometabola

Holometabola

s. str.

* Polymetabola

Epimorpha s. sp.

Ametabola

* *Parepimorpha*

Prometabola

* *Archimetabola* s. sp.

* *Parhemimetabola*

Hemimetabola s. sp.

* *Parametabola*

* *Allometabola*

* *Homometabola*

Holometabola s. sp.

Cryptometabola

* *Polymetabola* s. sp.

Hypermetabola

Thysanura,
Diptera,
Collembola
a. p.

(Collembola
a. p.

Mollusca,
Anoptera,
Lunge-
füßler
der
Archi-
metabole

Agnatha
a. p.,
Palaeodi-
ctyoptera
p. p.

Gefüßler:
Diptera-
prota a. P.,
(Ophe-
ognatha,
Klugschola
a. p.

Agnatha
a. p.
(Proso-
pistoma)

Pterop-
tera,
Obonata,
Stridat-
antia,
Isyllidae,
Coccidae
a. p.

Coccidae
♂ a. p.

Herod-
idae

(Theresti-
dae, Thy-
sanoptera

Neuro-
ptera, Tri-
choptera,
Lepido-
ptera a. P.,
Coleoptera
a. P., Me-
coptera
Diptera
a. P.,
Aphani-
ptera, Hy-
menoptera
a. p.

Termit-
torenidae

Lebidae,
Bipeda-
tidae, Sig-
phidae,
Rhipiph-
ridae, Igy-
onidae,
Pteronit-
ellidae

Metoidae
(Canthari-
dae)

durch generelle oder spezielle Merkmale¹⁾ von den Reifestadien unterschieden sind, sie folgt dann in der Regel den Bahnen der Phylogenese. Sind sich die jungen und alten Tiere überaus ähnlich, wie bei vielen Collembolen, so kann man mit Fug und Recht von einer echten Ametabolie reden.

Es ist schwer, unter den Metabolien eine logisch korrekte Gruppierung der mannigfachen Verwandlungsarten vorzunehmen. HEYMONS (und mit ihm DEEGENER) beschränkte den Begriff der Metabolie auf den hemi- und holometabolen Entwicklungsmodus, da er die zwischen der Archi- und Hemimetabolie bestehenden Unterschiede überschätzte.

Den ursprünglichen Modus der Metabolie stellt die Archimetabolie (im weiteren Sinne) dar, deren wesentlichstes Merkmal die allmähliche Differenzierung der Flügel ist. Den älteren Terminus der Paurometabolie habe ich fallen lassen, da er den eigentlichen Charakter dieser Postembryonalentwicklung nicht zum Ausdruck bringt. Die Jugendformen der Archimetabolen sind imaginiform, wie DEEGENER sagt, phyletische Larven mit Bezug auf die Thoraxbildung, epimorph in den meisten übrigen Organen.

Die *Prometabola* (Terminus von HEYMONS) nehmen den Archimetabolen gegenüber wohl eine phyletisch ältere, selbständige Stellung ein. Die Ahnen der Pterygoten dürften ehemals ausschließlich prometabol gewesen sein, d. h. mehrere flugfähige und geschlechtsreife Stadien besessen haben. Heutzutage sind nur noch die Ephemeren prometabol, und auch bei ihnen konstatieren wir mit seltenen Ausnahmen eine Beschränkung der Geschlechtsreife auf das letzte der beiden Imaginalstadien. Die echte Archimetabolie leitet sich aus der Prometabolie durch Fixierung eines einzigen letzten, flugfähigen, geschlechtsreifen Stadiums, der eigentlichen Imago, her. Wie für die Archimetabolie müßten wir auch für die Prometabolie imaginiforme oder phyletische Jugendstadien voraussetzen. Aber die heutigen Prometabola besitzen solche rein phyletischen oder imaginiformen Jugendformen nicht mehr. Allerdings gibt es Eintagsfliegen (*Cloëon* u. a.), deren Larven in den Grundzügen ihrer Organisation phyletisch zu bewerten sind, doch tragen auch sie Merkmale sekundärer Art (Schluß der Abdominalstigmata) an sich, die es rechtfertigen könnten, diese *Prometabola* den *Hemimetabola* unterzuordnen. Damit würden wir aber wieder das Hauptmerkmal der Prometabolie, die Aufeinanderfolge mehrerer (2) Imaginalstadien, verdecken, sodaß ich es vorgezogen habe, die

¹⁾ Das primäre Fehlen der Flügel muß bei der Pterygoten-Junglarve als Merkmal höherer Ordnung (Unterlassen-Charakter) gewertet werden.

Prometabolie zu isolieren und diejenigen Formen, welche im Rahmen der Prometabolie echte sekundäre Larven erworben haben, wie *Prosopistoma* u. a., als *Parhemimetabola* zu unterscheiden. Nur um den Begriff der Prometabolie nicht ganz ins Reich der Hypothese zu verweisen (da wir wie bereits gesagt annehmen dürfen, daß die fossilen Ur-Pterygoten [*Palaeodictyoptera* p. p.] echte *Prometabola* waren), habe ich Formen wie *Clöön* und verwandte Ephemeren als Beispiele gelten lassen, da in der Tat der sekundäre Charakter dieser Larven sehr versteckt liegt, nachdem wir nunmehr endlich erkannt haben, daß die Tracheenkiemen selbst weder spezifische Larvenorgane sind (es gibt Imagines mit persistierenden Kiemen), noch sekundär in Anpassung an das Wasserleben entstanden sein dürften.

Die Hemi- und Holometabolen leiten sich wohl ausschließlich von Archimetabolen her. Es besteht weder zwischen der Archi- und Hemimetabolie, noch zwischen dieser und der Holometabolie eine scharfe Grenze. Es sind lediglich graduelle Unterschiede, welche die einzelnen Gruppen trennen. Wir müssen morphologische Charaktere zu Hilfe nehmen, um beispielsweise die Homo- von der Holometabolie, oder die Hemimetabolie der Stridulantien oder anderer Homopteren von der Archimetabolie zu unterscheiden. Diese morphologischen Merkmale habe ich in der vorstehenden Bestimmungstabelle zusammengestellt. Das Studium dieser morphologischen Veränderungen zeigt uns zugleich, daß es weit mehr Verwandlungsarten gibt, als es die bisherigen Systeme haben vermuten lassen.

Hemimetabolie im engeren Sinne liegt überall da vor, wo nur geringfügige Unterschiede zwischen den Jugendformen und den Imagines bestehen und wo zugleich die Entwicklung der Flügel wie bei der Archimetabolie allmählich vor sich geht. Die bekanntesten Beispiele sind die Odonaten und Plecopteren, doch sind die Unterschiede zwischen Larve und Imago bei den Psylliden weit größer als bei jenen. Während sie z. B. bei den Plecopteren ausschließlich die Atmungsorgane betreffen, ist bei den Psylliden die Larve (Fig. 7) im Körperbau (dorsoventrale Abplattung), Fühlerbildung, Beingliederung, Beinstellung, Afterbildung so abweichend organisiert, daß man sie schwerlich als Psyllide erkennen würde, wenn ihre Verwandlung nicht bekannt wäre. Bei den Psylliden wachsen die Flügel allmählich heran, aber das letzte Nymphenstadium nimmt den anderen gegenüber durch Vorbildung der imaginalen Fühler- und Beingliederung bereits eine besondere Stellung ein, es zeigt uns die allmähliche Fixierung des

einzigsten Nymphenstadiums der Homo- und Holometabolen durch Verschärfung der imaginifugalen Merkmale der Jugendstadien. — Hemimetabolie zeigen uns auch gewisse Cocciden-Männchen (Dorthesiinen), deren Entwicklung ähnlich verläuft wie bei den Aphiden. Daß hier eine echte Metabolie und keine spezialisierte Epimorphose vorliegt, wie HEYMONS annahm, kann nicht zweifelhaft sein, da die Junglarve der Cocciden-Männchen, abgesehen von der spezifischen Fühlergliederung, der femininen (? larvoiden) Bildung der letzten Abdominalringe und den Larvenaugen eine von derjenigen der Imagines ganz abweichende Körperform besitzt, die sie zu echten sekundären Larven stempelt, welche ihren Namen mit mehr Recht tragen als die nur

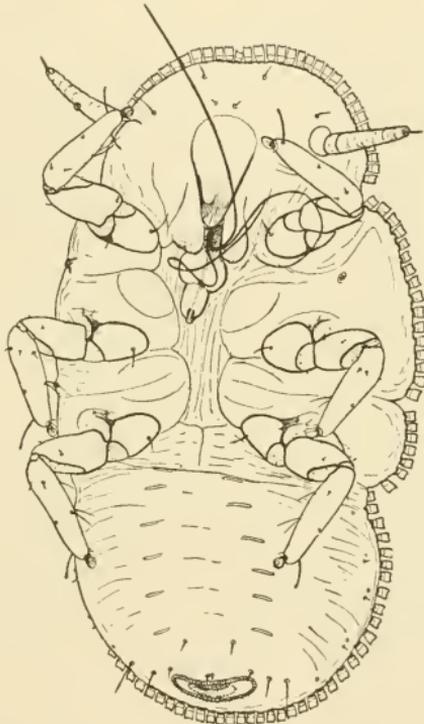


Fig. 7.

2. Larvenstadium von *Psylla alaterni* FSTR. in der Ventralansicht. Zu beachten ist die dorsoventral abgeflachte Gestalt, die Beingliederung (Trochanterofemur und Tibiotarsus), die Beingliederung (Trochanterofemur und Tibiotarsus), die Gleichförmigkeit der drei Hüftpaare und ihre larvale Stellung, die Larvenfüher und der Larvenafter, abgesehen von den Mundteilen also der ganze Bau der Larve. Die Flügelstummel haben begonnen sich zu differenzieren. Im letzten Nymphenstadium gliedern sich die Tibiotarsen und die Fühlergeißel und nähern sich dadurch der imaginalen Form. (Original).

in den Vorderbeinen imaginifugalen Larven der Stridulantien (Cicaden).

Aber nicht alle Cocciden-Männchen haben diese ursprüngliche Hemimetabolie beibehalten. Die mit Schild versehenen Diaspinen und andere Formen machen eine eigentümliche, an die Hypermetabolie gewisser Holometabolen erinnernde Metamorphose durch. Die Junglarve ist typisch gestaltet mit gegliederten Extremitäten und beweglich; das zweite Stadium gleicht dem des weiblichen Geschlechts, ist beinlos und am Hinterende mit den charakteristischen Lappen und Haaren besetzt; das dritte Stadium erst leitet durch Neubildung der anfangs ungegliederten Extremitäten und der Flügel sowie durch Umformung des Leibeshinterendes etc. in die imaginipetale Richtung über; nach Erledigung eines vierten Entwicklungsstadiums erscheint endlich die Imago. Es bedarf keiner näheren Begründung, daß hier echte Metabolie und keine Epimorphose vorliegt; sowohl das erste, wie das zweite Larvenstadium liegt abseits von der imaginipetalen Wachstumsrichtung. Wollten wir auf morphologische Kriterien verzichten, so wüßte ich nicht, wie man diese Verwandlung von der Holometabolie unterscheiden sollte. Ich habe für sie den Terminus der Parametabolie vorgeschlagen.

Ähnlich eigenartig und ganz einzigartig verläuft die Metamorphose der Aleurodiden. Die zweifache Umwandlung der larvalen Extremitäten teilen sie mit den parametabolen Cocciden, was sie aber besonders auszeichnet, ist die vollständige Unterdrückung eines selbständigen Nymphenstadiums. Ein Blick auf die beigegebenen Figuren (8—10) zeigt, daß weder die Larvennatur der Entwicklungsstadien, noch der Sondercharakter dieser Metamorphose zweifelhaft ist. Phylogenetisch möchte ich sie direkt aus der einfachen Homometabolie herleiten durch Fixierung einer intralarvalen Metabolie (Extremitäten) und Verlust einer nymphalen Chitinhülle, die anfangs ähnlich wie bei den Dipteren mit „Pupa obtecta“ in der letzten Larvenhaut zur Abscheidung gelangt sein könnte¹⁾.

¹⁾ Die Aleurodiden zeigen uns deutlich, daß die Holo- und Homometabolen-Nymphe ihre Entstehung nicht der Vorbereitungsnotwendigkeit der imaginalen Charaktere verdankt, denn die Aleurodidenlarve, welche im letzten Stadium fälschlich als „Puppe oder Puparium“ bezeichnet wird, weicht gestaltlich von der Imago weit mehr ab als die Larven vieler Holometabolen. Trotzdem ist die Nymphe als solche bei den Aleurodiden unterdrückt worden. Eine Holometabolie wäre sicherlich auch ohne Nymphenstadium möglich gewesen; die Nymphe ist eben in erster Linie ein Produkt ontogenetisch fixierter Phylogenie.

Daß ich die *Homometabola* isoliert habe, gründet sich auf die weitgehende Übereinstimmung zwischen dieser Entwicklungsart und der typischen Holometabolie. Ihr Spezifikum ist die Fixierung eines einzigen, letzten, im Gegensatz zu den beschränkt imaginfugalen Larvenstadien rein imaginipetalen Nymphenstadiums.

Nach dem Studium dieser Hemimetabolen bietet uns die Holometabolie keine besonderen Schwierigkeiten mehr. Der wichtigste morphologische Unterschied liegt in der Summe der imaginfugalen Larvencharaktere, vor allem in der Existenz besonderer Larven-Mundwerkzeuge und im Zusammenhang damit

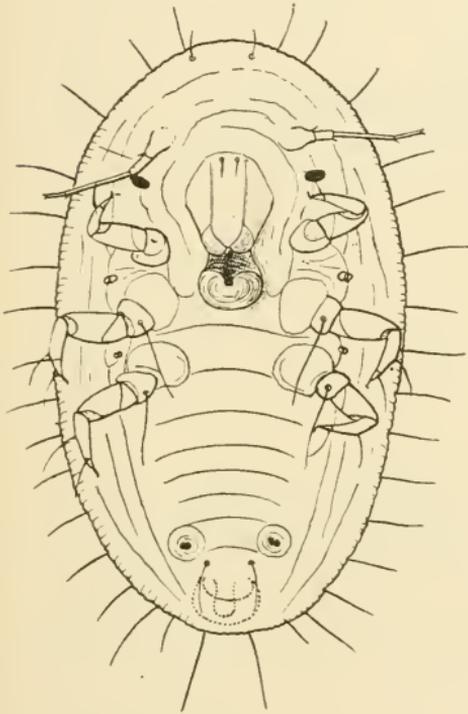


Fig. 8.

Junglarve von *Aleurodes proletella* L. in der Ventralansicht. Spezifisch larval sind die Extremitäten (Fühler, Beine), die Augen und die Körperform, am wenigsten modifiziert sind Mundteile und After. Beine und Fühler sind gegliedert. (Original).

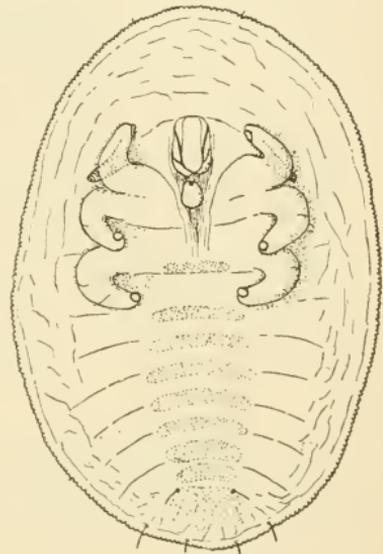


Fig. 9.

Letztes Larvenstadium (Puparium) von *Aleurodes proletella* in der Ventralansicht. Körpergestalt ist noch plumper als bei der Junglarve, Beine und Fühler sind stummelförmig ohne primäre Gliederung, die Praetarsen der Beine sind kleine Saugscheibchen. In diesem Stadium vollzieht sich die Differenzierung der Imago ohne Dazwischentreten eines freien Nymphenstadiums. (Original).

eines spezifischen Larvenkopfes, Eigenschaften, die uns kein einziges hemimetaboles Insekt in gleicher Weise zeigt. Ein biologisches Kriterium gibt uns die wenigstens zeitweise durchgeführte Ruhe der Nymphe (Puppe) an die Hand, die indes auch bei Hemimetabolen beobachtet wird.



Fig. 10.

Imago (♂) von *Aleurodes pruinosis*, nach BEMIS, Aleurod. California, 1904, in der Seitenansicht. Man beachte vor allem die cikadenartige Körperform, die schlanken Beine und Fühler und die Taillenbildung der ersten Hinterleibsringe.

Intralarvalen Dimorphismus haben wir bereits unter den para- und allometabolen Hemimetabolen kennen gelernt. Er kommt begrifflicherweise auch bei den Holometabolen vor, und wie bei jenen Hemimetabolen ist auch hier das erste vielfach ein phylogenetisch älteres Larvenstadium. Da es sich in diesen Fällen um eine mehrfache Metamorphose handelt, habe ich die Kategorie der Polymetabolie aufgestellt. Dies zu tun erschien mir deshalb besonders wichtig, weil die einfache Polymetabolie meines Erachtens eine notwendige Vorstufe zur echten Hypermetamorphose der Meloiden darstellt. Letztere ist nur ein Sonderfall der Polymetabolie und durch das Vorhandensein eines larvalen Ruhestadiums ausgezeichnet.

Zum Beschluß sei nochmals hervorgehoben, daß wir uns bewußt bleiben müssen, daß sich die Metamorphose der Insekten

innerhalb des Rahmens der Holomerie (Entwicklung durch Jugendstadien mit vollsegmentiertem Körper) abspielt, daß sie ursächlich bedingt ist in der primären Metamorphose des ersten Fluginsekts (Protentomon) von einer primär flügellosen Jugendform zum geflügelten geschlechtsreifen Tier, daß trotz allen Strebens nach einer direkten (epimorphen) Entwicklung gerade die Bildung der Flügel nicht epimorph geworden ist und damit die Möglichkeit zur Entstehung sekundärer Larven gegeben war, die denn auch tatsächlich in beispielloser Vielseitigkeit durchgeführt worden ist, da das Leben die Anpassung an die verschiedensten Existenzbedingungen notgedrungen fordert und die Anpassungsnotwendigkeit für jedes dieser phyletischen Stadien der individuellen Entwicklung (Ontogenie) vorlag. Es ist dies die einzige Möglichkeit zur Erklärung aller sekundären und tertiären Larvenformen überhaupt, von der *Planula*, dem *Pluteus*, der *Trochophora*, dem *Nauplius* an bis zur Schmetterlingsraupe oder einer Mückenlarve. Die Epimorphie aber kompliziert sich nicht zur Metabolie, es ist ein solcher Vorgang schlechterdings nicht vorstellbar.

Metamorphose ist ganz allgemein die ontogenetische postembryonale Wiederholung eines stammesgeschichtlichen (phyletischen) Entwicklungsprozesses, welche durch Verschiebung (Konzentrierung) in die Zeit des Embryonallebens zur Epimorphie vereinfacht wird.

Zweite wissenschaftliche Sitzung am 18. Mai 1909.

- M. GRUNER:** Die Fauna und Flora Islands mit besonderer Berücksichtigung der ökonomisch wichtigen Arten.
- H. VIRCHOW:** Die Wirbelsäule des Schimpansen (s. Seite 265).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft
Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1909](#)

Autor(en)/Author(s): Börner Carl

Artikel/Article: [Die Verwandlungen der Insekten. 290-311](#)