© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Betrachtungen

über die

Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenz - Theorie.

Von

Friedrich Brauer.

(Mit Tafel X.)

Vorgelegt in der Sitzung vom 3. März 1869.

Die Lehre Darwin's ist der Schlüssel zum Verständniss der lebenden Hieroglyphen, zur Sprache der Natur, die uns in der Entwicklung der jetzt lebenden Wesen ihre ganze Geschichte in Bildern vorführt. Es sind die Schriftzüge derselben unsichtbaren Hand, welche die Paläontologie aus den Gräbern unberechenbaren Alters an's Licht ruft, welche heute noch in frischer Tinte glänzen. Das Verständniss dieses ununterbrochenen Zusammenhanges der einstigen und jetzigen Formen, zu welchen die geistreiche Hypothese führt, ist der Zauber, mit dem sie ihre zahlreichen ursprünglichen Gegner besiegt hat.

Jedem wahrheitsliebenden Naturfreunde macht es die Lehre Darwin's zur Pflicht, Thatsachen als Prüfsteine und Belege derselben herbeizuschaffen.

In neuester Zeit haben bereits Ernst Haeckel (Generelle Morphologie) und Fritz Müller (Für Darwin) die Wege angebahnt, auf welchen jeder specielle Forscher in seinem Fache vorgehen soll, und namentlich die Beobachtungen des Letzteren zeigen überraschend wie dankbar es ist, die einzelnen Abtheilungen der Thiere von diesem Standpunkte aus zu betrachten. — Wenn ich mich ebenfalls getraue einige Sandkörner beizubringen, so wage ich es desshalb, weil ich mich seit 20 Jahren mit der Metamorphose der Insekten vorzüglich beschäftige und weniger Neues bringen will, als das Bekannte zusammenzufassen gedenke. Ich glaube dass diess um so zeitgemässer ist, als bereits ein derartiger Wunsch laut

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

geworden (Dohrn*) Stett. Z. 1867, p. 151) und ich mich überzeugt habe, dass selbst sonst gelehrten Forschern die früheren Stände ganzer Ordnungen der Insekten unbekannt geblieben sind.

1. Es ist eine Thatsache, dass die heute lebenden Formen der Thiere und Pflanzen nicht alle schon eine gleiche Vollkommenheit erreicht haben, sondern sich fast in jeder Abtheilung derselben neben den ausgebildetsten noch viele auf tieferer Organisationsstufe stehende vorfinden. Auf dieser Thatsache basiren von jeher alle natürlichen systematischen Versuche.

2. Es ist eine weitere Thatsache, dass jene Thiere höher stehen, deren Körper eine grössere Differenzirung der Organe zeigt, und deshalb wurden mit wenigen Ausnahmen bei den Insekten jene für die höchststehenden ihrer Classe erkannt und bestimmt, deren Körper am deutlichsten in 3 Hauptabschnitte zerfällt, an denen die einzelnen Segmente ihre Selbstständigkeit am meisten eingebüsst haben und deren ganze Gestalt sich dadurch am meisten von der Wurmform entfernt.

3. Es ist weiters bekannt, dass in der Classe der Insekten mehrere Ordnungen eine bestimmte Verwandlung durchmachen, andere ganz ohne Metamorphose durch einfachen Wachsthumsprocess sich entwickeln, dass die Eier der ersteren stets relativ kleiner sind als die der anderen (im Verhältniss zur Mutter), und dass die Verwandlung mit wenigen Ausnahmen meist ganzen Ordnungen in gleicher Weise gemein ist, dass sie ebenso bald eine in bestimmtere scharf getrennte Abschnitte zerfallende, sogenannte vollkommene, oder mehr allmälig fortschreitende sogenannte unvollkommene ist.

4. Schon von Weismann und Haeckel wurde hervorgehoben, dass gerade die am vollkommensten organisirten Insekten die vollendetste Metamorphose haben.

5. Es sind ferner bei vielen Larven der Insekten die sogenannten vegetativen Organe und Thätigkeiten weit überwiegender als die animalischen.

6. Nicht zu läugnen ist, dass es unter den Larven gewisser Ordnungen solche gibt, welche vollkommenen Insekten tiefer stehender

---

*) A. Dohrn jun. wundert sich, dass *Sisyra* als Larve saugende Mundtheile hat und übersieht hiemit, dass die Larven der ganzen Gruppe *Megaloptera* (siehe Stett. Zeit. 1852 p. 74) saugende Mundtheile haben wie diess schon Reaumur, Rösel und De Geer für die Larven von *Myrmeleon* und *Chrysopa* festgestellt haben. Dieses ändert aber an Häckel's Principe meines Erachtens nichts, denn die Mundtheile bilden nie einen Saugschnabel wie bei Hemipteren, sondern erscheinen als Beisszangen. Die Thiere fassen ihre Beute wie die kauenden Insekten, aber nun zerreiben die aufeinander liegenden, nicht verbundenen Ober- und Unterkiefer die Eingeweide derselben und der Saft läuft wie an einem Stabe zwischen den Zangen in den gabelig gespaltenen Oesophagus. Bei den Coleopteren (*Dytiscus* u. a.) ist der Oberkiefer allein durchbohrt und saugt. Immer aber haben wir es mit Beiss- oder Stechkiefern, die unter sich frei sind zu thun, nie mit zu einem Schnabel verwachsenen und in denselben aufgegangenen Mundtheilen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ordnungen gleichen, während andere mit Beibehalten der typischen Charaktere oder selbst, bis zum Grade der Classe, mit deren Verlust auf eine weit tiefere Organisationsstufe herabsinken als die vollkommenen Thiere der ganzen Classe jemals; ihre Verwandlung streift schon an Metagenese und bei einigen findet sich letztere neben ihr.

7. Die Insekten sind hauptsächlich Land-, Luft- und Süsswasser-Thiere, nur wenige Arten aus einigen Ordnungen lieben noch Meeres- oder Salzwasser überhaupt und stehen in ihrer Organisation schon desshalb höher als die Cruster, deren vorzüglichstes Element das Meer und die verhältnissmässig selten Luft- und Landthiere aufweisen.

Alle diese Thatsachen bleiben unzusammenhängend, wenn wir nicht mit Darwin gehen und gerade so starr als unsere Insektenarten in den Sammlungen, mit denen wir dann selbst vertrocknen. Viele dieser Thatsachen lassen sich durch die Lehre Darwin's in ihrer Entstehung verfolgen und begreifen, und wenn uns die neue Lehre mit ihren Hypothesen auch nicht stets ein erklärendes Experiment gestattet, so kann man doch als vorurtheilsfreier Beobachter ihr heute nicht mehr entgegentreten.

Ich glaube es unterlassen zu können auf Punkt 1 und 2 hier näher einzugehen, da beide hinreichend an anderen Orten besprochen sind und sie von meinem Ziele zuweit abschweifen. Die Erklärung des ersten im Sinne Darwin's nehme ich als bekannt an. Bevor ich zur Besprechung der übrigen Punkte schreite, will ich nun anführen, was uns Fritz Müller von dem Ursprung der Insekten und ebenso Haeckel von deren weiterer Entwicklung sagt.

Müller vermuthet, dass sich die Insekten aus einem Thiere entwickelt haben möchten, das dem zweiten Entwicklungsstadium der Crustaceen der sogenannten Zoëa verwandt war, weil das Zoëa-Stadium folgende Punkte mit der Classe der Insekten gemein hat: 1. 3 Paar der Nahrungsaufnahme, 3 Paar der Bewegung dienende Gliedmassen, einen anhangslosen Hinterleib und Oberkiefer ohne Taster. Dieses setzt jedoch voraus, dass eine Zoëa das Land betreten musste und als solche zu einem vollständigen Thiere wurde oder ein solches schon war. Demzufolge nun entwickelten sich aus der Wasser-Zoëa die Krebse höherer Ordnung, aus der des Landes die Insekten etc. — Beachten wir, dass die Zoëa aus dem Nauplius entsteht, so müssen wir bei der Annahme, dass es einmal Zoëen als geschlechtsreife Thiere gegeben hat, zugeben, dass irgend eine Zoëa mit einmal sich weiter entwickelt und somit eine höhere Organisationsstufe erreicht habe, das Gleiche gilt von ihrem Vorgänger dem Nauplius, auf dem die Crustaceen mit vollständiger Metamorphose beim Beginne ihrer Entwicklung zurückschlagen. Sind nun thatsächlich die Insekten aus Zoëen entstanden, so müssten sie irgendwo vielleicht diese Form am Beginn ihrer Metamorphose zeigen, was aber zur Zeit noch nicht beobachtet

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ist. Haeckel nennt die muthmasslichen vollkommenen Zoëen Zoëpoden und die aus ihren Nachkommen den Protracheaten, Urkerfen, hervorgegangenen muthmasslichen Stamm-Insekten Tocoptera. Von den Urkerfen sind keine Nachkommen bis auf die jetzige Zeit erhalten worden, wenn nicht, sagt H., jene ursprünglich flügellosen Formen, wenn es solche gäbe, hieher zu zählen seien. — Hier fehlt uns also eine Verbindung und wir sehen nur, dass zur Zeit als die Myriopoden entstanden sein dürften, die Nachkommen der Zoëa schon sehr verändert sein mussten, wie aus dem Folgenden klar werden dürfte.

Blicken wir auf die bis jetzt bekannten früheren Entwicklungsstadien der Insekten, so finden wir noch die grösste Aehnlichkeit mit Zoëen unter den Larven der langhörnigen Zweiflügler in der Familie der Mücken (*Diptera orthorhapha nematocera culicidae*, siehe E. Marno „Typen der Dipteren-Larven". Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. 1869, I.), doch scheint hier nur eine zufällige Aehnlichkeit oder ein entferntes Echo an die vorhergegangenen Geschlechter zu bestehen. Wir finden dagegen bei der Mehrzahl der Insekten in ihren ersten Lebensstadien, nicht weiter von der Hand zu weisende Anklänge an die Myriopoden und weiter an die Würmer. — Erstere sollen indess ein sehr spät entstandener Seitenzweig des Insektenstammes sein und werden von Haeckel unmittelbar aus der gleichen Wurzel wie die Insekten abgeleitet, nämlich aus der Zoëaform oder seinen muthmasslichen Zoëpoden, und ihre Vielringlung ist eine erworbene. Ohne diesen durch so viele geistreiche Erläuterungen beweisend aufzutreten versuchenden Ansichten entgegentreten zu wollen, möchten wir uns in dieser Richtung mehr der Ansicht Gerstäcker's hinneigen, Crustaceen und Insekten als entgegengesetzte Endpunkte verschiedener Entwicklungsrichtungen betrachten und die Beziehung der Myriopoden zu den Anneliden nicht zurückweisen.

Es stellen dann „die Crustaceen die Repräsentanten einer bestimmten Entwicklungsrichtung dar," die nämlich durch die specifische Wasserrespiration gekennzeichnet ist, während Myriopoden und Insekten luftathmende Thiere darstellen, von denen die letzteren in ihren wasserathmenden Larven an gewisse Formen der andern Richtung erinnern.

Nehmen wir die grössere Differenzirung der Körperabschnitte, das Zusammentreten der Segmente zu constanten Complexen mit differenten Verrichtungen als den Stempel einer höheren Entwicklung an, so müssen wir die Vielzahl und gleichförmige Entwicklung der Myriopoden-Segmente als ein Resultat einer retrograden Entwicklung auffassen, da deren Larven zuweilen nur 3 Paar Beine, den Thorakalbeinen entsprechend, sowie weniger Segmente besitzen. Andererseits müssen wir das so häufige Auftreten von Beinen und gegliederten Anhängen an den meisten Ringen der Insekten-Larven als ein Spiegelbild ihrer Vorfahren ansehen, mag es sein Original auch noch so fremd wiedergeben.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ich glaube nun an die Hauptsätze Fritz Müller's pag. 75 u. f.) erinnern zu sollen und lasse einen Auszug derselben hier folgen:

Die Nachkommen gelangen zu einem neuen Ziele, entweder:

I. indem sie schon auf dem Wege zur elterlichen Form früher oder später abirren, oder

II. indem sie diesen Weg zwar unbeirrt durchlaufen, aber dann statt stille zu stehen noch weiter schreiten.

Beispiel zu I. Amphipoden, Krabben, Vögel, Thiere, welche einen Formenkreis von in wesentlichen Zügen auf gleicher Stufe stehenden Theilformen zeigen. — Die Entwicklung der Nachkommen ist denen der Vorfahren nur bis zum Trennungspunkt gleich.

Beispiel zu II. (Thiere gemeinsamer Stammform, von denen die einen mit Jugendzuständen der anderen übereinstimmen.) Die ganze Entwicklung der Vorfahren wird von den Nachkommen durchlaufen. Beruht die Entstehung einer Art auf diese Weise, so wird die geschichtliche Entwicklung der Art sich in ihrer individuellen Entwicklung abspiegeln. — (*Protula*, *Filograna*, *Serpula*.)

III. Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmälig

a) verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt und sie wird häufig

b) gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben.

Die Verwandlung ist in ihrer Dauer und in ihrer Abkürzung von zufällig sich bietenden Fortschritten abhängig.

Formen, die rascher entstanden sind, dürften sich der Entwicklung ihrer Nachkommen weniger tief eingeprägt haben (es ist hierunter eine Entwicklungsstufe zu verstehen), als solche, die in Zeiten der Ruhe bei vielen Geschlechtern sich wiederholten. Diese besser befestigten Formen (Stadien) werden bei dem Uebergange zu directer Entwicklung zäheren Widerstand leisten und bei noch so verschiedenem Verlaufe gleichmässig sich bis zuletzt erhalten.

α) Allgemein ist es für die Jungen vortheilhaft in Gestalt der Eltern und mit deren Vorzügen den Kampf zu beginnen.

β) Für ein festsitzendes Thier oder ein träges, schwerfälliges ist eine bewegliche Brut unentbehrlich (Korallen, Muscheln, Schnecken, Würmer). So wird die Verwandlung nothwendig.

γ) Verwandlung wird nothwendig durch Theilung der Arbeit in den verschiedenen Lebensaltern. Larven haben das Geschäft der Ernährung, Imagines das der Fortpflanzung.

δ) Je unvollkommener die Larve, desto kleiner kann das Ei sein, desto grösser die Zahl der Eier in einem Individuum. Wird für Parasiten von Vortheil sein.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ε) Die Verwandlung mangelt vielen Süsswasser- und Landthieren, deren meerbewohnende Verwandte noch eine solche durchlaufen. Entweder wanderten bloss Arten ohne Verwandlung ein oder die Verwandlung der Uebersiedelten wurde rascher beseitigt als bei den Meeresgenossen.

Thiere ohne Verwandlung können leichter einwandern als solche mit derselben, da sich dann die früheren Stände auch erst an das neue Element gewöhnen müssen.

Ad III. b) Die von den Fortschritten der Imago unabhängigen Veränderungen der Larven werden um so bedeutender sein, je länger die Lebensdauer der Larve im Vergleich zu der des erwachsenen Thieres, je abweichender ihre Lebensweise und schärfer ausgesprochen die Theilung der Arbeit in den Entwicklungsstufen ist. — Diese Vorgänge sind dem Verklingen der Urgeschichte entgegengesetzt wirkend, sie vergrössern die Unterschiede zwischen den Entwicklungsstufen, und man begreift, wie selbst ein gradliniger Entwicklungsgang durch sie wieder in eine Entwicklung mit Verwandlung umgebildet werden kann. So lassen sich manche und triftige Gründe für die Ansicht geltend machen, dass die ältesten Insekten den heutigen Gradflüglern (vielleicht den flügellosen Schaben) näher standen als irgend einer andern Ordnung, und dass die vollkommene Verwandlung der Käfer, Schnecken etc. späteren Ursprungs ist. Es hat, glaube ich, früher vollkommenere Insekten als Raupen und Puppen, dagegen weit früher Nauplius und Zoëa als vollkommene Garneelen gegeben. Im Gegensatz zur ererbten Verwandlung haben die Insekten eine erworbene.

IV. Die Urgeschichte der Art wird in ihrer Entwicklungsgeschichte um so vollständiger erhalten sein, 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 aus späteren in frühere Lebensabschnitte zurückverlegt oder als selbstständig erworben sich auffassen lassen.

Die Garneele hat die vollständigste Verwandlung, weil sie alle diese Punkte erfüllt, und deren Zoëa Eigenthümlichkeiten vor andern besitzt, die weder aus einem Zurückverlegen später erworbener Vorzüge in dieses frühere Lebensalter abzuleiten noch überhaupt als im Kampf erworbene Vorzüge vor andern erscheinen (z. B. Benützung der vordersten Gliedmassen zum Schwimmen, der gablige Schwanz, das einfachere Herz, der anfängliche Mangel der paarigen Augen und des Hinterleibes.

Aus diesen Hauptlehrsätzen, möchte ich sagen, mag jeder ermessen, wie vorsichtig man zu Werke gehen muss, um zu entscheiden, von welchem Gesichtspunkte man die früheren Entwicklungsstadien eines Thieres

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aufzufassen hat und in dieser Richtung stellt sich die Verwandlung der Insekten als sehr schwierig zu erklären dar. — Auch die so klare Darstellung Müller's über die Unterschiede einer ererbten und erworbenen Metamorphose lassen einen grossen Spielraum zum Nachdenken übrig. Wir wissen zwar nun, dass die Cruster aller Abtheilungen zuletzt auf den Nauplius zurückführbar sind, von da zurückblickend „als dem weitesten in die nebelgraue Urzeit zurückweichenden Vorposten der Classe sieht man sich natürlich um, sagt Müller, ob von da aus nicht Wege zu erspähen sind nach anderen naheliegenden Gebieten."

„Man könnte mit Oscar Schmidt bei der Hinterleibsbildung der Nauplius an die bewegliche Schwanzgabel der Räderthiere erinnern etc. oder man könnte bei den sechs den Mund umstehenden Füssen an einen ursprünglich strahligen Bau denken u. s. w. Sicheres vermag ich nicht zu sehen. Selbst nach den näher liegenden Gebieten der Tausendfüsse und Spinnen finde ich keine Brücke, nur für die Insekten bietet vielleicht die Entwicklung der Malacostraca einen Anknüpfungspunkt."

Wie manche Zoëa besitzen die Insekten: 3 Paar der Nahrungsaufnahme, 3 Paar der Bewegung dienende Gliedmassen, einen anhangslosen Hinterleib; Oberkiefer ohne Taster.

Allerdings des Gemeinsamen wenig, bei dem Vielen, was diese beiden Thierformen unterscheidet. Immerhin mag die Vermuthung, dass die Insekten ihren gemeinsamen Stammvater in einer Zoëa hatten, die sich zum Leben auf dem Lande erhob, weiterer Prüfung empfohlen sein.

Fassen wir nun die Ausgangspunkte der Cruster, Tausendfüsse und Insekten als naheliegend auf, im Sinne Gerstäcker's, so kann man Müller's Schlusssatz sehr gut begreifen.

Eines sieht man auch hier klar vor Augen, nämlich, dass die Abzweigung der höher entwickelten Insekten nicht von den höchsten Formen des vorhergehenden Kreises, sondern gerade von den tief stehenden erfolgt, eine Thatsache, die von Systematikern längst mit andern Worten erklärt wurde, und die sich bei allen Kreisen des Thier- und Pflanzenreiches wieder findet; die höchsten Formen der unteren Reihe stehen höher als die tiefsten Formen der nächst oberen Reihe.

Ich möchte glauben, dass diese anerkannte Wahrheit nichts anderes ist als der verkörperte Ausdruck des von Baer'schen Dogma's der Entwicklung der Individuen, welche der Entwicklung der Stämme parallel läuft und in wenigen Wochen das wiederholt, welches bei letzteren Millionen Jahre in Anspruch nahm.

Baer sagt: Die individuelle Entwicklung jedes Organismus wird von zwei verschiedenen und gewissermassen entgegengesetzten Momenten geleitet, dem Typus der Organisation und dem Grade der Ausbildung. Es scheint daher ebenso wahr, dass dort, wo der Typus eines Zweiges am meisten ausgeprägt ist, umgekehrt die Ausbildung der Organisation im

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Allgemeinen nicht weiter schreitet. — Man sieht daher die grösste Verwandtschaft zweier subordinirter Kreise stets in ihren unvollkommensten Formen und die Geschöpfe des höheren Kreises beginnen ihre Entwicklung mit Formen, welche den schon vollendeten Thieren des vorhergehenden Kreises ähnlich sind.

Diese Aehnlichkeit geht zuweilen soweit, dass es in Frage gestellt werden muss, in welchen der beiden Kreise eines der letzteren Geschöpfe zu stellen sei. So wiederholen die Würmer und theilweise die Korallen und Acephalen-Weichthiere in ihren ersten Lebensstadien die mannigfachen Formen von Infusorien, Fische und Lurche nähern und verbinden sich im Lepidosiren, ja sogar Thier- und Pflanzenreich, wie längst bekannt, nähert sich in den niedersten Formen. In allen diesen Fällen steht jedoch Eines fest: Je weiter die typische Entwicklung geht und je höher die Ausbildung jederseits empordringt, desto weiter rückt der Ausgangspunkt zurück, so liegt die Trennung der beiden organischen Reiche schon in den einfachsten Organismen, deren Natur eine fast indifferente war. Aus demselben Grunde werden Korallen und Würmer in ihren frühen Stadien niemals die Formen höherer Zweige annehmen können, sie werden nie krebsartige Larven zeigen, weil sie in ihrer Entwicklung nur ihre Vorfahren wiederholen können.

Die im vollkommen geschlechtsreifen Zustande aber wurmartigen oder molluskenartigen Entomostraken und Cirripedien werden heute wohl von Niemanden den Würmern beigezählt werden und sind durch eine retrograde Entwicklung zur Form von Würmern oder Muscheln zurückgesunken, durch ihre Jugendzustände aber als unzweifelhafte Krebse gekennzeichnet.

Fritz Müller und Haeckel nach dem Vorgange Darwin's nehmen nun an, dass dem heutigen Zoëa-Stadium der Cruster in der Vorzeit eine Reihe von vollkommenen Thieren dieser Form entsprochen habe, eine Annahme, die hinreichend gerechtfertigt ist, da z. B. der heute als vollkommenes Thier geltende *Hypochthon Laurenti* sich ebenso zu den Larven der geschwänzten Batrachier verhält wie die Zoëpoden Haeckel's zu dem Zoëa-Stadium der Cruster. Andererseits finden sich solche larvenartige geschlechtsreife Thiere sehr häufig. Wollen wir nun die weitere Entwicklung betrachten, so sei es erlaubt einen Blick zurückzuwerfen. Wir wissen, dass die Form der Zoëa aus dem Nauplius hervorgeht, von hier aber zurück fehlen, wie wir oben schon aus den Worten des gründlichen Forschers F. Müller gehört haben, alle Anhaltspunkte. Von den früheren Stadien des *Hypochthon Laurenti* wissen wir aber gar nichts, er scheint keine Verwandlung zu haben, wohl aber könnten seine Vorfahren eine solche besessen haben, die nach dem Gesetze der abgekürzten Vererbung verloren ging, dafür aber müsste die Entwicklung im Ei eine vollkommenere geworden sein, wenn auch nicht in ihren Processen, so doch durch

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die vollkommenere Anlage in Bezug der plastischen Stoffe des Dotters. — Soll sich aus den Zoëpoden etwas Weiteres entwickeln, so muss eine Verwandlung vorgehen, um entweder einerseits zum Typus der Cruster, anderseits zu dem der Tracheaten zu führen, es wird daher aus dem Zoëpoden ein Protracheat oder Urkerf*). — Sollte sich aus dem Hypochthon ein Triton bilden, so wäre diess dem obigen Vorgange analog. Nun be-

*) Ich kann mich der Ansicht Häckel's, dass die erste Zoëa, welche das Land betreten hat der Stammvater aller Tracheaten geworden sei, nicht unbedingt anschliessen, sowie überhaupt der Meinung, dass die höheren Formen nur Eine Verbindung mit den zunächst tieferen hätten. Mir scheint die Ansicht begreiflicher, nach welcher nicht eine Art der Zoëpoden, sondern mehrere d. i. *n*-Arten derselben aus verschiedenen Abtheilungen sich weiter entwickelten und ihre früheren Verschiedenheiten nun in der höheren Organisationsstufe ebenso bewahrt haben. Merkwürdig ist auch der Parallelismus der Tracheaten und Cariden, denn bei beiden haben wir Thiere mit und ohne Segmentcomplexen, mit und ohne freien Kopf, mit grösserer oder geringerer Segmentzahl und Gleichförmigkeit. Ich glaube sonach, dass den höheren Formengruppen stets tiefere Formengruppen entsprechen und dass das, was wir mit Tracheat bezeichnen, nicht alles auf einen Stammvater der Gruppe zurückführbar ist, sondern nur einen Entwicklungsgrad anzeigt, den die Formen der früheren Gruppe bald hier bald dort erreichen. Dabei ist die horizontale Variation ebenso graduell gesondert und stellt die Veränderlichkeit innerhalb eines Grades dar. Ich schliesse mich durch diese Anschauungen den Ansichten des Hrn. Hofrath Brunner von Wattenwyl an, welche derselbe vor einigen Jahren in unseren Verhandlungen entwickelt und mit zahlreichen höchst interessanten Beispielen erläutert hat. Wenn man nicht blind für die Aehnlichkeiten ist und nicht bloss ausgeht Unterschiede zu suchen, so kann man sich in allen Thier- und Pflanzengruppen überzeugen, dass anscheinend speciell identische Formen in ganz andere Gattungen, Familien ja Ordnungen und sogar Classen gehören. Mag man die schon mehrmals hierauf basirten Systeme immer wieder verwerfen und als Spielerei erklären, mit Vorsicht durchgeführt haben sie ihre Berechtigung und sind durch die Descendenz-Theorie in ihrem Wesen erklärbar. — Es versteht sich, dass diese Aehnlichkeiten nicht immer hierdurch erklärt und viele derselben nicht durch Abstammung gedeutet werden können, doch glaube ich, dass das letztere bei einem grossen Theil derjenigen der Fall ist, die bei Thieren nahestehender Gattungen und Familien vorkommen, da bei den minutiösen heutigen Gattungsunterschieden dies sehr begreiflich erscheint. So hat man thatsächlich unter den Mollusken die Gattung *Hinnites* in ihrer Entstehung aus einer Lokalaberration von *Pecten pusio* L. vor Augen. Aehnlichkeiten ferne stehender Thiere mögen immerhin auf keiner Abstammung beruhen, z. B. die der Volucellen und Hummeln, die gewisser Rüsselkäfer und Cicindelen mit gewissen Grillen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf den geistreichen Aufsatz Dr. Gerstäcker's (Stett. Ent. Zeit. 1863 p. 408 et sqq Tab.) Ob übrigens die Aehnlichkeit der Volucellen mit *Bombus* ein directer Schutz für dieselben ist und ob wirklich die *Bombus* durch die Maske getäuscht werden, mag vorläufig noch dahingestellt bleiben, da man weiss, dass die Bienen Individuen ihrer eigenen Art, wenn sie von einem fremden Stock abstammen, sogleich erkennen und hinaus befördern. Sollte die Maske täuschender sein, als die Wirklichkeit? Anders lässt sich vielleicht die Aehnlichkeit aus dem Aufwachsen der Fliegenmaden im Bienenstocke durch die gleichen Verhältnisse und die gleiche Nahrung oder durch Aufzehren der Säfte der Bienenlarve erklären. Da zumeist die Aehnlichkeit durch Farbe bedingt wird, so wäre diess nicht unmöglich. Ein grosser Theil der Schmetterlingsraupen, die dem Licht ausgesetzt leben, nehmen die grüne Farbe ihrer Nahrung an.

Ein grosser Theil ähnlicher Thoraxzeichnungen und Färbungen mag sich auf innere anatomische Ursachen zurückführen lassen, wie diess Hagen für die Cicaden (Stett. Zeit. 1855 p. 342) bewiesen hat. Da die Verschmelzung der Thoraxringe bei Hymenopteren und Dipteren vollständig ist und ihre Flugfähigkeit sehr gross, ihre Muskelvertheilung eine ähnliche ist, so erklären sich hieraus schon die oft vorkommenden habituellen Aehnlichkeiten wie z. B. von *Milesia* und *Vespa*, die in keiner näheren Beziehung zu einander stehen. So mögen gleiche Färbungen durch gleiche Nahrung direct (bei Pflanzenfressern) oder indirect (bei Raubinsekten), gleiche Zeichnungen durch gleiche Muskelvertheilung, Anheftung und Bewegung und gleiche Form durch ähnliche animalische Thätigkeiten bedingt sein. Es würde hier zu weit führen weiter in dieses Feld einzugehen, welches reichlich Stoff zu interessanten Beobachtungen und Experimenten liefern wird.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ginnt aber wieder ein anderer Process, die aus der Zoëa entstandenen Cruster höchster Ordnung verlieren zumeist ihre Verwandlung durch das Gesetz abgekürzter Vererbung, legen dann im Verhältniss zu ihrer Körpergrösse relativ grössere Eier (vide oben) und haben hiemit die grösste typische Ausbildung erreicht, ohne zugleich die vollkommenst organisirten Gliederthiere zu sein, da gerade bei ihnen der Kopf nicht differencirt ist.

Eine Abkürzung der Verwandlung findet unter den Lurchen erst bei den Salamandern und einigermassen bei den ungeschwänzten Batrachiern (*Pipa*) statt, also ebenfalls bei der vollkommensten typischen Gruppe, obschon die Mehrzahl der letzteren eben auch die vollkommenste Verwandlung besitzt.

Aus diesen Thatsachen lässt sich daher Folgendes ableiten: 1. Wenn die ungefälschte nicht verwischte Entwicklungsgeschichte der Individuen die paläontologische Entwicklung der Art wiederholt, so können die ersten Lebewesen keine Verwandlung gehabt haben, denn die letztere entstand erst, indem Lebewesen zweiten Ranges die Formen solcher des ersten wiederholten u. s. f.

2. Bei dem Auseinandergehen der Formen durch das Streben nach bestimmten Typen, verwischt sich die Entwicklungsgeschichte bis zu einem gewissen Ausgangspunkt, d. i. die vor dem Stammvater des ganzen Astes gelegene mehr weniger, weil dieser bereits eine vollkommene Form seiner Zeit war, ein geschlechtsreifes oder doch fortpflanzungsfähiges Thier, und als solches durch das Bestreben sich auf immer geraderem Weg zu entwickeln seine Verwandlung verloren hatte.

Es greifen daher die Crustaceen in ihrer Entwicklung nicht über den Nauplius zurück. Allgemein könnte man sagen: das Thier a hat sich allmälig höher entwickelt und in die Form b verwandelt, seine Metamorphose wäre also $a + b$. Das vollkommene Thier b hat sich allmälig zur Höhe c entwickelt und zeigt die Metamorphose $a + b + c$. Würden sich nun in c die Berührungspunkte zweier entgegengesetzter Entwicklungsrichtungen finden, sowie z. B. bei den Zoëpoden Haeckel's, so würden die Nachkommen d und d' und die von d und d', e und e' in ihrer Verwandlung die phyletische Entwicklung bis zum d oder höchstens c einerseits und d' und c andererseits abspiegeln. Wir sehen in der That, dass die Cruster nicht über den Nauplius zurückgehen, während die Insekten, soweit wir ihre Verwandlung als eine ererbte ansehen müssen, nicht über die Zoëa hinausgehen, vielmehr auf der viel früheren Larvenform der Myriapoden stehen bleiben. Auf diese Weise scheint die Metamorphose einer der Wege zu sein, auf dem tief stehende Thiere sich emporschwingen können, sie beginnt sehr frühzeitig bei den niedersten Thieren mit und neben der Metagenese und erlischt erst bei Reptilien und warmblütigen Thieren vollständig.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Weiterentwicklung der Stämme ist daher stets bei den Embryonalformen und niemals dort zu suchen, wo die Entwicklung eines bestimmten Typus am grössten erscheint, wenigstens bis zu einem gewissen Zeitraum und zu einer bestimmten Organisation, für welche die weitere Entwicklung der Formen durch Metamorphose und Metagenese erfolgte; da später andere neue Faktoren hinzutreten.

Wenden wir uns nun zu den Insekten selbst, so möchte ich vorher noch erinnern, dass die Poduriden meines Erachtens den Anforderungen entsprechen, welche Haeckel an die Urkerfe stellt. Es kommt bei ihnen fast nie zu zusammengesetzten Augen, ihre Unterlippe stellt noch ein Kieferpaar dar, ihr Abdomen zeigt aber einen Anhang und kein einziger Repräsentant scheint jemals geflügelt gewesen.

Der grösste Theil dieser sehr niedrig organisirten Insekten steht auf fast gleicher Stufe mit den Larven der Myriopoden, bei denen die einfachen Augen gewöhnlich, die Netzaugen nur einmal (*Scutigera*) vorkommen. Besonders jene Formen sind in dem Kreise der Poduriden interessant, welche als *Campodea* und *Japyx* beschrieben wurden, weil auf sie die Larven einer grossen Zahl Insekten sich zurückführen lassen, während andere auf die, aus der vorigen hervorgehende, Raupenform zurücksinken, aus der auch die noch tiefer stehenden Madenformen ableitbar scheinen. Sind einerseits *Campodea* mit ihren Bauchfüssen und *Lithobius*-Larve verwandt, so zeigen anderseits die Lepismathiden, die sich sehr den Blattiden nähern einen nahen Zusammenhang mit Myriopoden, indem ihre Abdominalringe oft auch Extremitäten tragen (*Machilis*). Die *Campodea*-Form findet sich bei den meisten Pseudoneuropteren, Orthopteren, Coleopteren, Neuropteren vielleicht modificirt bei Strepsipteren und Cocciden im ersten Entwicklungsstadium und zwar bei vielen dieser nur in der ersten Häutung. Ich glaube, dass das *Campodea*-Stadium für die Insekten und Myriopoden gerade denselben Werth hat wie die Zoëa für die Cruster.

Aus einem anscheinend auf gleicher Organisationsstufe mit *Campodea Staphylinus* stehenden Thiere entwickelt sich nach zahlreichen Häutungen eine Ephemeride (*Cloë diptera* Lubbock Linn. Trans. T. 24 p. 61) oder im Wege abgekürzter Vererbung eine höher organisirte Forficula oder mit Eintritt eines Nymphenstadiums *) ein Staphylinus.

---

*) Das Nymphenstadium ist von sehr verschiedener Dauer und bald sehr scharf abgegrenzt, bald ein kaum unterschiedenes; die Nymphe ist vollständig regungslos oder sie bewegt sich ebenso rasch wie die Larve, je nachdem Um- und Neubildung der Organe plötzlich oder allmälig eintreten, im ersteren Falle nimmt sie keine Nahrung, im zweiten Falle bisweilen sogar solche auf.

Die Metamorphose geht hiedurch unmittelbar in den gewöhnlichen Wachsthumsprocess über, besonders wenn die Lebensweise der Imago gleich der der Larve bleibt z. B. Pteronarcys. Die bei Perla noch als provisorische Larvenorgane auftretenden Kiemen sind auch hier bei der Imago vorhanden.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die campodea-förmigen Larven sind unter sich kaum in höherem Grade verschieden als die verschiedenen Zoëen der Krebse. Ein grosser Theil der höchstentwickelten Insekten zeigt indess eine andere Larvenform, die sich nicht nur als spätere Erwerbung durch Anpassung an bestimmte Verhältnisse erklären lässt, sondern als solche vor unseren Augen entsteht. Die Larven der Schmetterlinge, Blattwespen und Panorpen zeigen die Form am ausgeprägtesten und ich nenne dieselbe daher die Raupenform. Dass diese keine ursprüngliche, sondern später erworbene ist, sehen wir bei den Käfern. Die *Meloë*- und *Sitaris*-Larve im erwachsenen Zustande besitzt die Raupenform, die neugeborne Larve dieser Gattungen zeigt aber die *Campodea*-Form. Letztere geht erst verloren, wenn die Larve ihre schmarotzende Lebensweise beginnt. Die der *Campodea*-Form noch zunächst stehenden Raupenformen führen ein mehr freies Leben, obschon sie mehr stationär auf eine Pflanze oder ihren Holzgang angewiesen sind, die am fernsten stehenden sind parasitisch, schmarotzend oder solche, welche von ihren Erzeugern aufgezogen werden müssen, bei ihnen sind die animalischen Organe ganz zurückgesunken und die vegetativen vorwaltend. Ein grosser Theil der Käfer, die Neuropteren theilweise, die Bienen und Fliegen (letztere mit den am meisten herabgesunkenen Maden-Formen) besitzt Larven dieser zweiten Form.

Die Raupenform ist ungeachtet sie aus der *Campodea*-Form resultirt, weit tiefer stehend, sie besitzt keine solche Selbstständigkeit und kommt meist nur solchen Larven zu, welche wie erwähnt ein stationäres Leben auf einer Pflanze (schmarotzerartig), bei einem Aase, Auswuchse und im Holze etc. führen oder überhaupt keine Schwierigkeit in ihrer Ernährung zu überwinden haben, man kann die Raupen vergleichen mit den fabelhaften Schlaraffen, denen die gebratenen Vögel in das Maul fliegen. Unter solchen Verhältnissen würde selbst Homo sapiens, wie Beispiele zeigen, bald zur Raupenform herabsinken, so wie die *Meloë*-Larve im Bienenstock. Die äusserste aus der Raupe abzuleitende Form, die sogenannte Made der Fliegen (*Cyclorhapha*) ist vielleicht noch auf andere Weise zu erklären, da ihre Entwicklung schon an die Metagenese streift, jedenfalls ist aber das scheinbare Zurückspielen der Form bis zu den Hakenwürmern sehr merkwürdig. Uebrigens lässt sich der Mangel eines differenzirten Kopfes graduell verfolgen bis zu den vollständig cephalophoren Zweiflüglerlarven, und ist wohl nach dem Müller'schen Satz IV erklärbar, indem der Pharynx der Larve mit Haken und Schlundgerüst analog dem Rüssel und Pharynx der Fliege ist *).

*) Ich glaube hier wohl nicht missverstanden zu werden, halte aber doch folgende Bemerkung nicht für überflüssig. Es ist mir hinreichend bekannt, dass der ganze Hakenapparat der Larve bei der Verpuppung abgeworfen wird und auch durch Weismann's Untersuchung nachgewiesen, dass die Mundtheile der Fliege eine Neubildung sind. Nichtsdestoweniger ist es sehr interessant, dass bei Fliegen mit verkümmerten Mundtheilen, auch bei der Larve der Hakenapparat in Folge retrograder Entwicklung vom

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die vor unseren Augen aus der *Campodea*-Form entstandene Raupen- oder Madenform von *Zonites* oder *Meloë* verpuppt sich ganz so in einer Tonne (ihrer vertrockneten Larvenhaut) wie die acephale Dipterenlarve, nur dass bei letzterer auch jede Spur eines Kopfes und der Beine fehlt, was jedoch kaum auffallend ist, da ja die Fliege auch keinen so vollkommenen Kopf und so entwickelte Mundtheile hat wie die aus der Käfermade resultirende *Meloë*. Man kann somit die wurmförmigen Maden und Larven der Käfer, Bienen und Fliegen nicht parallelisiren mit dem Nauplius der Crustaceen, da wir gesehen haben, dass dieselben aus dem *Campodea*-Stadium ableitbar sind.

Ebenso fehlerhaft wäre es anzunehmen, dass die Insekten ohne Verwandlung das letztere Stadium (*Campodea*) schon im Ei durchgemacht hätten, denn die Erfahrung hat gezeigt, dass weder bei Crustern, welche keine Verwandlung haben, die Nauplius- und Zoëa-Stadien im Ei zu finden sind, noch bei Heuschrecken etc. sich eine *Campodea* oder Made im Ei zeigt (die Beobachtungen von Owen in dieser Hinsicht haben sich als eine, durch einen Ei-Parasiten veranlasste Täuschung erwiesen). Alle diese Larvenformen entstehen eben nur da, wo die plastischen Stoffe des Dotters nicht ausreichen ein vollkommenes Insekt oder einen solchen Krebs zu bilden und bei Thieren mit Metamorphose sind sie als nicht verwischte Rückschläge zu den Vorfahren aufzufassen, etwa wie manche Hausschweine regelmässig wie ihre wilden Vorfahren gestreifte Junge zur Welt bringen, während andere diese Eigenschaft längst verloren haben.

Eine fast vollkommene Gleichförmigkeit der Larven zeigt sich nur bei den Lepidopteren, in allen andern Insekten-Ordnungen finden grosse Verschiedenheiten derselben statt. Schon bei den Hymenopteren finden sich 2 verschiedene Formen, bei Dipteren 2—3, bei Neuropteren 3 Hauptformen vertreten, die sich mehr weniger auf die 2 aufgestellten Grundformen zurückführen lassen.

Wichtig scheint die Zahl der Harngefässe zu sein und es ist merkwürdig, dass die Insekten mit zahlreichen Harngefässen in ihren ersten Stadien nur wenige solche Gefässe besitzen (*Hymenoptera* [Vespiden], *Orthoptera* p. p. [*Gryllotalpa*), d. h. so lange sie die Raupenform oder die *Campodea*-Form abspiegeln (*Acridier* kaum]), weil auch die tief stehenden Termiten und Poduriden nur wenige Harngefässe im Imago-Stadium haben.

Es wäre sehr schwierig die Larven der Insektenordnungen so zu charakterisiren, dass man im Stande wäre gleich zu erkennen, in welche

---

ersten Stadium bis zum letzten allmälig schwindet. Es liesse sich dieser Vorgang wohl vergleichen mit der Vererbung eines Mangels, wie er bei hörnerlosen Rindviehrassen oder Stummelschwanzschafen sich findet. — Immerhin aber wird auch die Erklärung nach Müller (Punkt IV) davon berührt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abtheilung eine fragliche Larve zu bringen sei. Ueber eine gewisse Grenze hinaus ist diess ebenso unmöglich als die Charakteristik der vollkommenen Thiere. Im Ganzen stehen sich die Larven untereinander weit näher als die vollkommenen Thiere, besonders jene, welche keine durch besondere Verhältnisse erworbene Form (Raupenform) besitzen. Will man Vergleiche machen, so kann man nur campodeaförmige Larven einer Ordnung mit solchen der anderen und ebenso raupenförmige der einen und anderen Ordnung zusammenstellen. So fehlen allen raupenförmigen Dipteren-Larven die Lippentaster im Gegensatze zu Hymenopteren-, Coleopteren- und Neuropteren-Raupen. Es lässt sich aber dieser Charakter nicht auf die gesammten Formen ausdehnen, weil die acephalen Musciden-Larven oft keine Spur von Taster zeigen, gerade so wie die *Hymenoptera aculeata* in den ersten Larvenstadien nur Rudimente davon besitzen.

Da jedoch die Systematik der Imagines mit denselben Schwierigkeiten zu kämpfen hat, so mag man es immer versuchen die Larven nach Ordnungen zu charakterisiren und das auszuführen, was ich hier im allgemeinen versucht habe.

Am nächsten zur *Campodea* greifen die Pseudoneuropteren (Ephemeren, Perliden) zurück. Von den Odonaten die Agrioniden in der ersten Häutung, weiters die Termiten und Forficulinen in dem ersten Lebensstadium. Die hochstehenden Acridier Locustinen etc. haben dieses Stadium verloren, wohl aber zeigen noch die Gryllen und Blatten Anklänge daran. Sehr häufig findet sich dasselbe bei Coleopteren und den echten Neuropteren, doch bei letzteren schon bedeutend verändert, bei der ganzen Abtheilung mit saugenden Mundtheilen (Megalopteren*). Nur entfernt lässt die junge Coccus-Larve und die der Strepsipteren sich auf eine dieser Formen zurückführen.

Bei Lepidopteren, Hymenopteren und Diptern fehlt das *Campodea*-Stadium durchgehends und die Hemiptern haben ihre ganze Verwandlung verloren, wenn man nicht die oft sehr unvollkommenen Larven der Zirpen mit dem Raupenstadium vergleichen will.

Nehmen wir nach den Eingangs dargelegten Grundsätzen die Hymenopteren als die am höchsten entwickelten Insecten an, so zeigt sich, dass beim Vergleich von zwei nahe verwandten Insekten die Höhe der Ausbildung bestimmt wird durch das Verhältniss des Entwicklungsgrades ihrer ersten Larven-Formen als solchen, zum Entwicklungsgrade der vollendeten Thiere als solchen. Verhält sich z. B. die Larve eines Insectes im 1. Stadium zu

*) Wir unterlassen es hier auf die genauen Verhältnisse dieser Mundtheile, sowie jener der Dyticiden einzugehen, da sie sowohl hier als anderwärts oft beschrieben sind, nur bemerken wir, dass die Saugzangen sowohl unter sich als von den zu ähnlichem Zweck eingerichteten Hemipteren-Schnabel ganz verschieden sind.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ihrer Imago wie 1 : 2, und die Larve eines 2. Insectes B zu ihrer Imago (in Bezug der Vollkommenheit der Organisation) wie 1 : 10, so sehen wir die letztere Form als die jüngere an, die erstere als die ältere, d. h. je näher Larve und Imago einander und der Form der Stammkerfe stehen oder je weniger die Imago die Larve an vollkommener Organisation übertrifft, desto älter ist die Form. So wird uns der *Staphylinus* als eine der ältesten Käferformen gelten, ebenso werden die Perliden und Ephemeren älter sein als die Agrionen und Libellen, von welch' ersteren Larven und Imagines fast auf gleicher Stufe stehen. Dieses Verhältniss ist jedoch nur von Fall zu Fall messbar, und zeigt sich nur dann klar, wenn in dieser Hinsicht langsam fortgemessen wird, wobei jedoch auf die anderen allgemeinen Gesetze über die Alters- und Werthbestimmungen in Bezug der Entwicklungsgeschichte stets Rücksicht genommen werden muss. Meines Erachtens resultirt dieses Verhältniss unmittelbar aus dem Satze, dass die Entwicklung mit der Zeit auf immer geraderem Weg vorschreitet, bei Insekten aber auch zudem aus dem Erwerben von langsameren Verwandlungen durch die verschiedenen oben erwähnten Ursachen. In der That sind die Ephemeren eine der ältesten, die Hymenopteren und Lepidopteren die letzten Insekten vom paläontologischen Standpunkte. Bei Insekten, welche ihre Verwandlung durch abgekürzte Vererbung verloren haben, ist jedenfalls ihre reife Form im Vergleich mit der *Campodea* wichtig, so stellen ceteris paribus die Blattiden sich weit näher zur *Campodea* als die Acridier, obschon mir dieser Vergleich schon zu weitgreifend ist und ich ihn hier nur beispielsweise betrachtet wissen möchte.

Berücksichtigt man bei den verschiedenen Kreisen des Thierreichs vor allem die Arten der Fortpflanzung und Entwicklung, welche innerhalb eines derselben die vorwaltendsten sind, und bestimmt hiernach denjenigen Kreis als den niedersten, in welchem die tiefsten Arten der Vermehrung vorwalten (z. B. Theilung und Knospung), und denjenigen als höchsten, bei welchem nur mehr eine geschlechtliche Vermehrung und Entwicklung bis zu ihrer vollkommensten Form stattfindet, so wird man innerhalb dieser Grenzen auch dieses obige Verhältniss bestätigt finden. Wir sehen überall, dass die höchststehenden Thiere innerhalb einer natürlichen Familie auch diejenigen sind, welche sehr unvollkommen geboren werden. Ich habe den früheren Satz vorausgeschickt, weil man sonst leicht sagen könnte, nach demselben müssten die Beutelthiere unter den Säugethieren am höchsten stehen, was aber eben darum unrichtig wäre, weil die Art ihrer Entwicklung eine tiefer stehende ist*).

*) Beispiele aus anderen Kreisen geben die geschwänzten und schwanzlosen Batrachier. Die letzteren sind in den ersten Lebensstadien viel tiefer stehend. Ferner stehen alle Nesthocker höher als die Nestflüchter. Die einer Metamorphose unterliegenden Fische Cyclostomen stehen wohl sehr tie, aber

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bei Insekten mit Metamorphose scheint mir das Zurücksinken der Larven auf frühere Kreise (Mollusken, Würmer) obschon dasselbe ein bedingtes, erworbenes ist, doch massgebend für die höhere Organisation der Imagines. Es kehrt meines Erachtens das Verhältniss nicht um, es tritt nur ein neuer Factor zur Vergrösserung der Differenz zwischen der Urkerfform und der Imago hinzu, der um so merkwürdiger erscheint, wenn man nicht übersehen will, dass durch das Zurücksinken der *Campodea*formen ferne Spiegelbilder der den ganzen Gliederthieren vorausgehenden Kreise der Würmer und Mollusken gegeben werden. (Die Larve einer Fliege [*Microdon*] wurde thatsächlich als Nacktschnecke beschrieben.)

Man kann die Insekten folgendermassen gruppiren:

1. Das neugeborne und das geschlechtsreife Insekt sind beide als solche hoch organisirt und zeigen keine Aehnlichkeit mit der Stammform (*Campodea*), z. B. Acridier, Locustinen, Cicaden, Wanzen.

2. Das neugeborne Thier ist der Stammform (*Campodea*) ähnlich mit niedriger Organisation, das vollendete Insekt (Imago) ist dem Stammkerf unähnlich, hochorganisirt, z. B. *Coleoptera carnivora*. — *Neuroptera* p. p. u. a.

3. Das neugeborne Thier und die Imago sind dem Stammkerf ähnlich, aber letztere etwas höher organisirt. *Perlidae*, *Ephemeridae*, *Forficulidae*, *Blattidae*, *Termitidae*, *Psocidae* etc.

4. Das neugeborne Insekt ist tiefer organisirt als das Stammkerf, das vollkommene sehr hochorganisirt, z. B. *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, *Coleoptera* p. p., *Neuroptera* p. p.

Nach dem oben geschilderten Verhältniss mit Einschluss der eingangs erwähnten Factoren der Differenzirung von Körperabschnitten und der Bauart der Mundtheile halten wir die Mehrzahl der Thiere der 3. und 1. Gruppe für älter als die der 2. und 4. Gruppe, was auch durch paläontologische Funde bestätigt wird. Ich sage die Mehrzahl, weil sich in allen Gruppen solche Formen finden, welche dem Stammkerf ähnlicher sind und tiefer stehen als andere, und weil nur in den Ordnungen der Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren die Distanz der Organisation der Larve und Imago eine fast gleich weite, stets sehr grosse bleibt, wenn man von den wenigen, nur ein Geschlecht (das Weibchen) betreffenden Ausnahmen absieht, welche Fälle nicht minder interessant sind, indem das Weibchen der Psychiden u. a. die Raupenform behält, während das der Doryliden, Blastophaga, Methoca u. a. sich der *Campodea*form nähert und keine solche Verschmelzung der Thoraxringe zeigt, wie sie

---

eben hier entfernen sich Larve und Imago sehr wenig. Hätten die höher stehenden Fische eine Verwandlung, so müsste die Larve den ersteren gleichen, womit eine bedeutende Differenz gegeben wäre. Bei abgekürzter Verwandlung gibt, wie erwähnt, das Stammthier des Kreises den Ausschlag, denn dieses entspricht stets, so lange die Metamorphose unverfälscht vorkommt, der Larve.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den Aculeaten sonst eigen ist*). — Von diesem Standpunkte aus verliert sich auch die bei flüchtiger Betrachtung so gleichförmig bleibende Entwicklung der Insekten, und wir sehen eine ziemliche Mannigfaltigkeit innerhalb der meisten Ordnungen, die zwar nicht so bedeutend ist wie bei den Crustaceen, immerhin aber den grellen Gegensatz mildert, der bisher hervorgehoben wurde. Ich glaube, die durch ihre ganze innere Anatomie einander sehr nahe stehenden Odonaten und Acridier sind in ihrem ersten Lebensstadium nach dem Ei weit verschiedener als der Hummer und Flusskrebs.

Vorläufig will ich folgende Merkmale der Larven der einzelnen Ordnungen angeben, weniger um sie festzustellen, als um sie weiterer Prüfung zu empfehlen.

Coleoptera: 1. *Campodea*förmige Larven. Mundtheile stets frei, Ober- und Unterkiefer different gebildet, der erstere meist durchbohrt, zum Beissen und Saugen (ohne Mithilfe des Unterkiefers) eingerichtet. Unterkiefer und Lippe mit Tastern. Ein kleines einfaches Auge oder mehrere oder gar keine Punktaugen. Füsse mit 2 oder 3 Klauen. Abdomen meist mit Anhängen oder Athemröhre und mit After.

2. Raupenförmige Larven. Kopf stets entwickelt mit kauenden. Mundtheilen mit Kiefer und Lippentastern, Leib walzig oder drahtförmig oder asselartig, mit oder ohne Thorakalbeinen; sind diese vorhanden, so haben die Füsse nur eine Klaue. Hinterleib ohne Bauchfüsse mit After Wenige oder keine Punktaugen, nie ein grosses einfaches Auge.

Da die 2. Form durch Rückbildung der 1. entsteht, so findet sich zwischen beiden keine scharfe Grenze, und es gibt viele Formen, die in dieser Hinsicht die Mitte halten. Beide haben ausser dem Kopfe 11—12 Ringe. Ausnahmsweise, vielmehr durch Verdopplung der Abdominal-Ringe 16—22 Segmente (*Cardiophorus*).

Verwandlung durch ruhende Nymphen, letztere freigliederig.

Lepidoptera: Larven stets raupenförmig mit kauenden Mundtheilen, mit Kiefer- und Lippentastern. Augen fehlend oder einige kleine einfache Augen. 3 Paar Thorakalbeine mit einer Klaue an den Füssen, Leib

*) Der Gang der Entwicklung würde also folgender sein. Anfangs gleichen sich untereinander neugebornes und geschlechtsreifes Insekt und beide auch dem Urkerf, dann entfernt sich das geschlechtsreife Insekt von seiner jungen Larve durch successive höhere Entwicklung der letzteren immer mehr, beginnt aber seine Entwicklung noch mit tiefstehender Urkerf-Form. Später wird die Larve immer vollkommener im Kampfe ums Dasein und theilweise durch Verlegen späterer Erwerbungen in früheren Lebensstadien, mit anderen Worten durch allmälige Annahme von Charakteren des vollkommenen Insektes, bis sie zuletzt auf Kosten dieser, alle Anklänge an die Urkerf-Form verliert und in der Form der geschlechtsreifen Imago geboren wird, durch das Bestreben der Lebewesen sich auf immer kürzerem Wege zu entwickeln. Im ersten und letzten Falle ist keine Verwandlung vorhanden, beide unterscheiden sich aber dadurch, dass im ersteren die Imago dem Urkerf ähnelt, im letzteren durch höhere Organisation weit davon entfernt ist.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

12ringlig mit After. Erster und zweiter Hinterleibsring stets fusslos, die folgenden ohne oder mit Bauchfüssen in grösserer oder geringerer Menge, jedoch die Zahl von 5 Paaren nicht überschreitend. Verwandlung durch ruhende Nymphen, letztere mit verwachsenen Beinen und Flügeln, nicht freigliederig.

Hymenoptera: *a.* Raupenförmige Larven. Mundtheile kauend, mit Kiefer- und Lippentastern. Ein grosses einfaches Auge jederseits. Leib 12—13ringlig, mit After, 3 Paar Thorakalbeine mit Einer Klaue an den Füssen. Erster Abdominalring stets fusslos, die folgenden meist mit Bauchfüssen in der Zahl bis zu 8 Paaren.

b. Die aus dieser Form ableitbare Madenform zeigt stets einen differenzirten Kopf mit rudimentären oder sogar sehr vollkommenen beissenden Mundtheilen, ist jedoch afterlos.

Verwandlung durch ruhende Nymphen, letztere freigliederig.

Diptera: *a.* Raupenförmige Larven mit 1—2 Fussstummeln am 2. Ring oder mit mehreren Paaren von Bauchfüssen oder fusslos. Kopf mit beissenden oder stechenden Mundtheilen und zuweilen Augenpunkten oder Flecken. Lippentaster stets fehlend. Hinterleib ohne Bauchfüsse aber zuweilen mit Anhängen und Kiemen und stets mit After.

b. Larven ohne differenzirten Kopf aber mit Anlage eines solchen am ersten und theilweise 2. Kopf-Theil-Segment in Form einer hornigen Kapsel und 2 Augenflecken hinter derselben.

c. Larve ohne differenzirten Kopf, alle Ringe häutig, der Schlund mit einem Hakenapparat oder ohne diesen, stets augenlos. Zuweilen mit entwickelten Bauchfüssen. Die Formen *b.* und *c.* haben ebenfalls einen After, doch scheint er einigen parasitisch lebenden zu fehlen.

Verwandlung durch Verpuppung. Nymphe nicht freigliederig. Dieses vielleicht bei den Cyclorhaphen.

Neuroptera: *a.* Entfernt mit Campodea vergleichbare Formen. Mundtheile saugend, Ober- und Unterkiefer je eine Saugzange durch Uebereinanderlagerung und fast gleiche Bildung darstellend, jedoch nicht verwachsen. Kiefertaster fehlend, Lippentaster vorhanden. Mund geschlossen. Beine an den Füssen mit 2 Klauen. Hinterleib ohne After. Am Kopfe mehrere einfache Augen.

b. Näher zu *Campodea* stehende Larven mit beissenden Mundtheilen Ober- und Unterkiefer ungleich gebildet, der erstere aber nicht durchbohrt. Kiefer- und Lippentaster vorhanden. Mehrere Punktaugen. Hinterleib mit oder ohne Anhänge (zuweilen mit fussartigen Tracheenkiemen, stets ohne After (?) 3 Paar Beine.

c. Raupenförmige Larven mit kauenden Mundtheilen und beiden Taster-Paaren. Mit 3 Paar Thorakalbeinen, wenn mit Bauchfüssen dann diese in der Zahl von 8 Paaren oder die Thorakalbeine sehr entwickelt, die Bauchfüsse fehlend, meist ein Paar Haltbeine am letzten Ring. Augen in

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ersterem Falle dicht gehäuft, ein grosses, aus vielen einfachen Augen bestehendes (nicht facettirtes) Auge bildend; im letzteren Falle in geringer Zahl. — After vorhanden oder fehlend.

Verwandlung durch Verpuppung. Nymphe freigliederig.

Orthoptera: *a.* Pseudoneuroptera. Larven vollkommen *Campodea*-förmig mit langen Afterfäden oder diese Gestalt allmälig verlierend und die der Imago abspiegelnd, Mundtheile beissend, After vorhanden, Kiefer- und Lippentaster entwickelt, Hinterleib mit oder ohne Kiemen. Augen anfangs sehr unentwickelt, später gross, aber nicht facettirt. — Diese Larven durchlaufen meist eine grosse Zahl Häutungen, 4—20, und gehen ohne ruhendes Puppenstadium allmälig in das vollkommene Insekt über. Ebenso hören sie auf Larven zu sein, wenn sie ihre letzten provisorischen Organe abwerfen, was bei sehr vielen der Fall ist, bei denen die Entwicklung am Lande geschieht, und die sich von ihren nächst Verwandten nur durch Mangel von Kiemen unterscheiden, (oder wenn die Kiemen aufhören provisorische Organe zu sein und ebenfalls bei der Imago vorkommen, wie z. B. bei *Pteronarcys*). Würden sich die *Forficula*-Arten in ihren ersten Lebensstadien im Wasser aufhalten, so müssten sie Kiemen haben und wären also ebenso wie die der nahe verwandten Perliden als Larven zu bezeichnen, denen sie sonst ganz ähnlich sehen, denn auch bei den neugebornen Forficuliden finden sich statt der späteren Zange zwei Afterborsten*).

Hemiptera: Die noch eine Verwandlung durchmachenden Cocciden-Männchen entwickeln sich aus Larven mit bereits zum Saugschnabel umgestalteten Mundtheilen, wie bei der Imago, deren Bildung aber vielleicht noch mit Hilfe exotischer Formen eine merkwürdige Lösung finden dürfte, insofern die Männchen der *Monophlebus*-Arten sehr ähnlich den Cecidomyen gebaut sind**).

---

*) Interessant sind die im Termitenstaate vorkommenden Formen. Man kann die junge Larve ohne Augen mit *Campodea* vergleichen und wird leicht die Aehnlickheit bemerken, nur sind die Appendices abdominales sehr kurz, die ausgebildeten Insekten gleichen durch den mehr vertikal gestellten Kopf mehr den Blatten, sowie durch ihre Flügel, die Soldaten mit den grossen Beisskiefern ähneln den im Kampf ums Dasein vervollkommneten *Campodea*-Formen der Käfer-Larven und jenen der echten Neuropteren (*Corydalis Sialis*) während die Königin fast zu einer Made herabsinkt. Alle diese Formen leben in der That jede für sich so wie ihre Ebenbilder und verrichten jedes eine bestimmte Arbeit; den Kampf gegen Feinde die Soldaten, die unterirdischen Bauten die Larven oder Arbeiter, das Eierlegen die vollständig eingemauerte Königin, welche stets von den andern gefüttert wird und ein stationäres Leben führt.

**) Dohrn's *Eugereon* scheint in den Mundtheilen eine grosse Aehnlichkeit mit den Panorpiden zu besitzen, auch hat das Geäder eine Aehnlichkeit mit *Merope tuber*. Westw. Die Lippentaster haben dieselbe Anheftung. — Das ziemliche Isolirtstehen der Panorpiden ist sehr merkwürdig, ihre nächste Verwandtschaft mit den Phryganiden scheint sich wohl zu bestätigen, da bei einer Gattung der letzteren der Mund auch schnabelförmig erscheint. (*Plectrotarsus* Klt.). Die Zahl und Bildung der Tarsenglieder und Oberkiefer entfernt aber *Eugereon* von allen Neuropteren und stellt ihn wieder zu den Rhynchoten. — Dass Thiere aus so ferner Zeit nicht in das jetzige System passen, ist nicht weiter wunderbar, als dass noch jetzt lebende neue Formen und zuweilen auch allbekannte die Systematik zu Schanden machen. — Ich erinnere

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Schliesslich möchte ich noch hervorheben, dass die von Früheren versuchte Eintheilung der Larven namentlich, die von Mac Leay durch die Darwin'sche Anschauung der Entwicklung der Formen, ein neues Interesse erhalten und es kaum Jemanden einfallen dürfte, sie mit Erichson als leere Spielerei zu bezeichnen. Mag man damals zu weit gegangen sein, immerhin ist es zu beachten, dass sich so tüchtige Forscher wie Kirby und Spence von einer dunklen Ahnung leiten liessen. Was damals unerklärt war, sucht man heute mit allen Mitteln zu beweisen. Wiegm. Arch. 1841. T. 7. p. 63. Haeckel*) Generelle Morphol. T. II. p. XCVIII. ssq. . Gerstäcker Bronn. d. Thierreich Crustaceen Einleitung.)

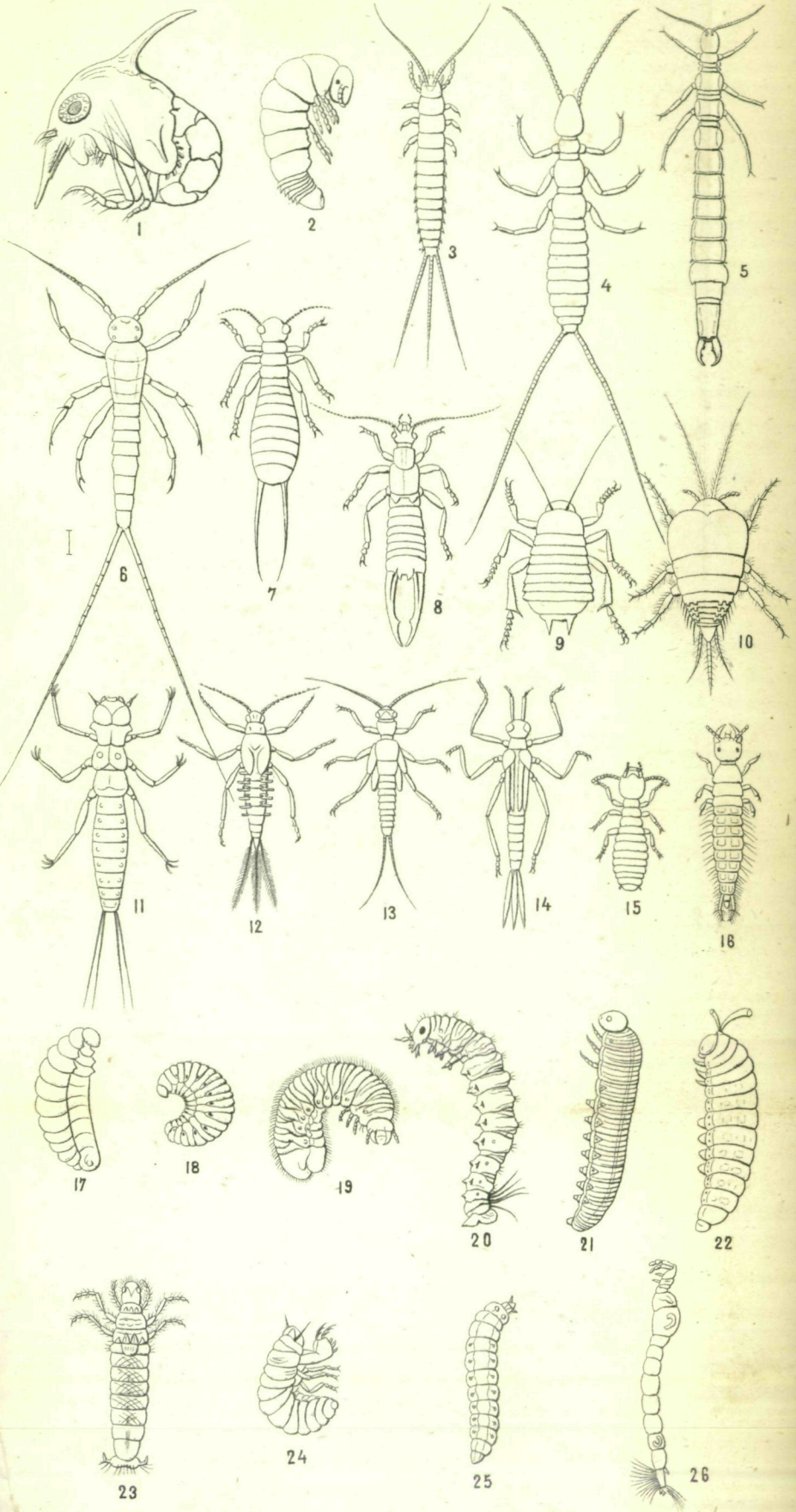
Die Eintheilung der Larven in Chilopodiformes, Thysanuriformes etc. war im Grunde nichts anderes als das Erkennen der Aehnlichkeiten und Verwandtschaften der Larven mit diesen Formen, deren Erklärung allein durch die Descendenz-Theorie möglich und fasslich wird. Es bleibt der Nachwelt ein grosses Feld zur Forschung übrig, die dunklen Wege der Entwicklung der Formen aufzuhellen, und jede noch so kleine Thatsache kann oft ein grosses Licht verbreiten. — Von dieser Idee durchdrungen, habe ich obige Betrachtungen vorgelegt, mag man es mir verzeihen, wenn ich auf diesem, noch schwach erhellten Felde Manches übersehen und durch den Schleier der alten Schule verkannt habe.

---

an *Pulex*, an *Forficula*, an meine *Oestropsis*, an *Strepsiptera* u. v. a. Wir müssen fast stets die systematischen Charaktere erweitern oder ändern oder neue Ordnungen etc. schaffen um neue Formen einzureihen, da sie hauptsächlich gemacht sind um bekannte Thiere kennen zu lernen, nicht um neue unterzubringen, es sind eben menschliche Werke. Würden wir z. B. die ganze Classe der Vögel nicht kennen, so wäre es uns unmöglich, die Form eines Vogels zu denken oder überhaupt ein System zu machen, in welchem der Platz für einen Vogel vorher festgesetzt wäre. — Es bleibt uns höchstens gestattet, die Verbindungsglieder gewisser Formen zu vermuthen, niemals aber die Endpunkte einer Entwicklungsrichtung zu ergründen.

*) Indem wir wohl zugeben, dass mancher Unfug in der Entomologie getrieben wurde, möchten wir uns im Interesse aller speciellen Entomologen gegen die Ausdrücke Häckel's wohl verwahren. Es scheint uns keine „gedankenlose Formenspielerei", wenn die grösste Mannigfaltigkeit innerhalb der engsten anatomischen Grenzen aufgefasst wird, sobald die kleinsten Verschiedenheiten für eine gewisse Form immer dieselben bleiben, während andererseits dieselbe Form in vielen biologischen Momenten von den andern sehr abweicht. Mag die Art eine kurze oder lange Dauer in ihrer Existenz haben, der beschreibenden Zoologie gehört sie einmal an, und eben durch Darwin's Lehre wird es doppelt wichtig alle Formen zu fixiren.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



K.k. Hofchromolithografie u. art. Inst. v. A. Hartinger & Sohn in Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1869

Band/Volume: 19

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

Artikel/Article: Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenz-Theorie. (Tafel 10) 299-318