

Nogle Bemærkninger om Insekternes Metamorphose.

Af

J. E. V. Boas.

Hertil Tavle IV.

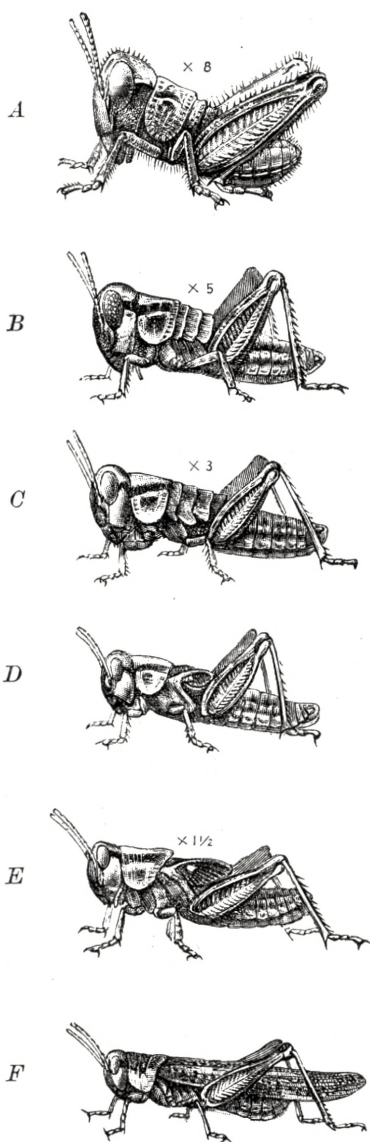
(Meddelt i Mødet den 27. Januar 1899.)

I.

En nyfødt Græshoppe adskiller sig som bekendt fra Imago ved følgende Karakterer: Hovedet er forholdsvis stort, Bagkroppen lille, Forbrystet skyder sig ikke med sin Bagrand ud over Mellembrystet, Antallet af Led i Antennerne er ringere (hos «the Rocky Mountain Locust» [*Caloptenus spretus*] f. Ex. 12—13 hos den nyfødte, 23—26 hos Imago¹⁾), og Vinger mangler fuldstændig. Alle disse Forskelle udlignes efterhaanden; for hvert Hudskifte nærmer Larven sig mere og mere til Imagos Skikkelse: Hovedet bliver forholdsvis mindre, Bagkroppen større, Forbrystets Bagrand skyder sig efterhaanden ud over Mellembrystet, Antallet af Led i Antennerne stiger og der fremkommer Vinge anlæg, som efterhaanden bliver større.

Forsaavidt er Udviklingen en jævnt fremskridende, og der er ingen udpræget Forskel mellem alle Larvestadierne paa den ene Side, Imago paa den anden — undtagen maaske deri, at

¹⁾ First Annual Report U. S. Entomol. Commiss. for the Year 1877 (Washington 1878) p. 280.



H. P. HANSEN SC.

Textfig. 1. «Rocky Mountain Locust» paa forskellige Alderstrin, *A-E* Larver, *A* nyfødt Larve, *F* Imago, den sidste i naturl. Størr., de øvrige mere eller mindre forstørrede. Efter First Report U. S. Entom. Commiss.

Larverne alle er praktisk set vingeløse, d. v. s. ude af Stand til at flyve, hvad der til en vis Grad giver dem et fælles Stempel i Sammenligning med Imago.

Paa lignende Maade som Græshopperne forholder mange andre Insekter med «ufuldständig Metamorphose» sig, navnlig mange Orthopterer. Men hos mange andre hemimetabole ¹⁾ Insekter ser vi, at Forholdene har udviklet sig et Skridt videre. Hos Tægerne vil man saaledes vistnok bestandig finde, at de forskellige Larvestadier, der hører til samme Art, alle fremtræder med et bestemt Fællespræg i Modsætning til Imago. Jeg kan saaledes nævne, at *Nepa*-Larverne paa alle Stadier adskiller sig fra Imago ved særdeles korte, plumpe Aanderør, ved en afvigende Form af Bagkroppen m. m. Om *Notonecta glauca* gælder noget lig-

¹⁾ Da dette Udtryk bruges noget forskellig, bemærkes, at jeg ved hemimetabole Insekter forstaar alle Insekter, der ikke er ammetabole eller holometabole.

nende: hos Imago er det store Scutellum sort, medens det er hvidt hos Larverne, og der er hos Imago en stor Rand bagtil paa Forbrystet, som dækker hen over Mellembrystet; den mangler hos Larverne. Hos den bekendte *Pyrrhocoris apterus* (se Tab. IV), af hvilken jeg tilfældig har et stort Antal Exemplarer paa forskellige Alderstrin, afviger Larvestadier af alle Størrelser fra Imago ved at Fødderne er toleddede (hos Imago treleddede), ved at der er tre Stinkekirtler tilstede paa Rygsiden af Bagkroppen (medens Imago har Stinkekirtler paa Undersiden af Brystet)¹⁾, samt ved at Bagkroppen er næsten helt rød med en Række smaa sorte Pletter langs Midten af Over- og Underside, medens den hos Imago er næsten helt sort, blot med en smal rød Rand. Dette beror vel paa en videre Udvikling af Farvetegningen hos Larverne; men Larverne staar dog sammen med ét Billede ligeoverfor Forholdet hos Imago, og ældre Larver danner ingen Overgang i denne Henseende. De samme Forhold genfindes, hvad Fodleddenes Antal og Stinkekirtlernes Udvikling angaar, hos mange andre Landtæger²⁾, ligesom man ogsaa finder lignende Forskelligheder i Farvetegning mellem Larve og Imago hos mange af dem, maaske hos alle (Tægernes Larver er endnu kun meget ufuldstændig bekendte).

Endnu mere bestemt som noget for sig fremtræder Larveskikkelsen f. Ex. hos Guldsmedene. Hos denne Gruppe finder man den bekendte Larveform, der i sine Hovedtræk er fælles for hele Gruppen, og som paa alle Trin af Larvelivet bevarer det samme Præg. Naturligvis er der som hos alle hemimetabole Insekter for saa vidt i de senere Stadier en Tilnærmelse

1) Paul Mayer, Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. i: Archiv f. Anatomie, Physiol. etc. Jhrg. 1874 p. 315 ff. Hos Imago er Larvernes Stinkekirtler reducerede («unthätig»).

2) Smlgn. for Stinkekirtlernes Vedkommende Kulwieć i: Zoolog. Anzeiger 1898 p. 67. Efter velvillig Meddelelse af Hr. Dr. F. Meinert findes Stinkekirtler paa Ryggen af Larverne hos *Rhyphachromidæ*, *Coreidæ* og *Cimicidæ*, men ikke hos *Saldidæ* og *Reduviidæ* (heller ikke hos Vandtæger).

til Imago som der da er Vingeanlæg tilstede; men ellers bevarer Larverne hele Tiden det samme Udseende. Hvorledes disse afviger fra Imago: ved lukket Trachésystem, ved Underlæbens Omdannelse m. m., er det overflødigt her nærmere at gaa ind paa; kun saa meget maa fremhæves, at Forskellene ingenlunde er smaa. Lignende Forhold finder man som bekendt for Perlidernes Vedkommende; lignende ogsaa hos Sangcikaderne, hvis Larver ere forsynede med Graveben osv., hos Psyllidernes, hvis plumpe flade Larver er højst forskellige fra Imagines, og hos andre.

Hos Insekterne med «fuldkommen Forvandling» er Udviklingen nu skreden videre frem i samme Retning. Beständig fremtræder Larvestadierne her med et fælles Præg ¹⁾ overfor Imago; der er ikke Spor af Tilmærmelse til Imago-Skikkelsen i de senere Larvestadier; endog Vingeanlæggene, som vel tidlig er tilstede, er stuvede afvejen, fremtræder som Indposninger i Dyret, ikke som ydre Udvækster. Hertil kommer, at Forskellene mellem Larve og Imago er bleven saa overordentlig uddybede, fremtræder paa hvert eneste Punkt i Dyrets Bygning. Dette har saa medført Nødvendigheden af et Hvilestadium paa Grænsen mellem Larve- og Imago-Livet, i hvilket Stadium Organismen i Ro og Mag, uden at behøve at tage Hensyn til Nærings-Optagelse osv., kunde gennemløbe de betydningsfulde Forandringer, som skulde finde Sted.

Men Udviklingen af dette Hvilestadium, i hvilket Organismen, som ogsaa af andre fremhævet, i Grunden i mange Maader minder om Fosteret, har atter muliggjort en Udvikling, som jeg ganske særlig vil fremhæve, da det forekommer mig, at Forholdet her hidtil ikke er vurderet, som det fortjener. Idet Organismen under Puppehvilen saa at sige støbes helt om —

¹⁾ At der atter indenfor Larvelivet hos nogle Former kan udvikle sig Mod-sætninger og deraf følgende forskelligt Udseende hos Larver af forskellig Alder, er et sekundært Forhold, der ikke berører det, som det her kommer an paa.

Udtrykket er tilvisse ingenlunde for stærkt — har de holometabole Insekters Larve- og Imago-Form under den fremskridende phylogenetiske Udvikling kunnet hver slaa ind paa sin Vej, hver kunnet udforme sig ganske uafhængig af hinanden til en Række Skikkelser.

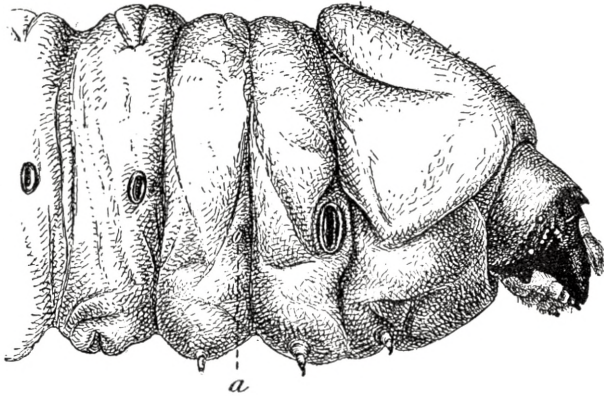
Hvad jeg mener hermed, fremtræder maaske tydeligere ved en Sammenligning f. Ex. med Metamorphosen hos Tægerne. Her er Forholdene for saa vidt lignende som hos de holometabole som alle Larvestadier indenfor samme Art udmærker sig ved visse fælles Karakterer i Modsætning til Imago. Men under den phylogenetiske Udvikling følger hos Tægerne Larveformen dog i det hele og store Imagines: en Nepa-Larve ligner dog i Hovedtrækkene den udviklede Nepa, en Notonecta-Larve erken-der man uden Vanskelighed som en Notonecta; hos Landtægerne ligner Larven, saa vel hvad den plastiske Udformning som hvad Farverne angaar, i det hele den paagældende Arts Imago, selv om én Farve har en større Udbredelse i Huden hos Larven, en anden hos Imago. Larve og Imago følges ad, Udformningen af Imago virker tilbage paa Larveskikkelsen.

Dette Standpunkt er fuldstændig forladt hos de holometabole Insekter. Efter at denne Type én Gang er bleven konstitueret, har Larveformen og Imagoformen udviklet sig videre hver for sig og spaltet sig i talløse Skikkelser i fuld Uafhængighed af hinanden. Det er herefter let at forstaa, at selv den største Lighed i Levemaade mellem Larve og Imago, saaledes som man finder den f. Ex. hos mange Caraber, ikke kan medføre, at der bliver nogen virkelig dybere Lighed mellem Larve og Imago¹⁾; de holometabole Insekters Imagines og Larver forholder sig til hinanden som to differente Arthropod-Grupper; saa forskellig er hvers Typus, og saa uafhængig har deres Udvikling formet sig.

¹⁾ Sammenlign som Modsætning til det her hævdede Standpunkt Mialls Ytring (netop i Anledning af Caraberne): «..... the reason of these changes of shape is sometimes hard to discover» (The Transformations of Insects i: Nature Vol. 53 p. 157 (no. 1364)).

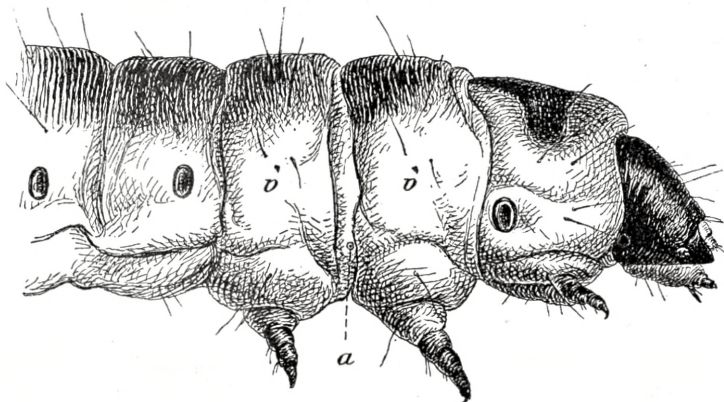
I Sammenligning med Udgangspunktet: de hemimetabole Insekters Larver, fremtræder selv den mindst omdannede holometabole Insektlarve som en reduceret Insekt-Skikkelse, tildels med lignende Karakterer, som man ellers kan finde hos Insekter, der er reducerede som Følge af Tilpasning til Snylteliv o. lign. Benene er forkortede, den for Insekterne i det hele og særlig ogsaa for de hemimetabole Larver karakteristiske stærke Udvikling af to af Leddene som Femur og Tibia er falden bort, Foden er uledet osv. Antennerne er næsten altid meget korte og faaleddede. Brystleddene er smaa og simple, Bagkroppen derimod forholdsvis lang ¹⁾. Særdeles tydelig fremtræder Reduktionen

- ¹⁾ Trachésystemets Udvikling hos de holometabole Insektlarver svarer til Brystets svage og Bagkroppens stærke Udvikling: medens vi sædvanlig (her bortses fra de Larver, hos hvilke et større Antal, eller endog alle Spirakler er lukkede) finder alle 8 Par Bagkropsspirakler aabne, er af de to typiske Par Thoraxspirakler kun det første — der ofte rykker frem paa Prothorax — aabent, det andet lukket (men paaviseligt). Jeg har undersøgt et Udvalg af Larver i denne Henseende (*Raphidia*, *Myrmecoleon*, *Cetonia*, *Pyrochroa*, *Toxotus*, *Hylobius*, *Cossus*, *Cimbex* og en Snyltehvepselarve) og hos dem alle foruden de nævnte aabne Spirakelpaar fundet et lukket Spirakel paa tredje Brystring (eller mellem denne og anden), hvorfra der udspringer en Traché, der i Reglen kan forfølges ind til Længdestammen. Der er disse, og kun disse, Spirakler tilstede.



Textfig. 2. Hoved, Thorax og de to første Bagkropsled af en Træbukke-Larve (*Ergates faber*), set fra højre Side. *a* det lukkede Thoraxspirakel. Det forreste Thoraxspirakel ligger her paa Mesothorax. — ³/₁.

for Øjnenes Vedkommende: istedenfor de store sammensatte Sideøjne, som findes hos de hemimetabole Larver, findes der hos de holometabole kun en lille Gruppe Punktøjne ¹⁾ paa hver



Textfig. 3. Hoved, Thorax og de to første Bagkropsled af Larverne af *Cossus ligniperda*. *a* det lukkede Thoraxspirakel. Det forreste Thoraxspirakel ligger her paa Prothorax. *v* de sorte Pletter, der antyder Vingeanelæggene. — $\frac{3}{1}$.

Naar Palmén i sit udmærkede Arbejde «Zur Morphologie des Tracheensystems» angiver, at der hos Insektlarver med Prothorax-Spirakler findes et Par lukkede Spirakler baade paa Meso- og Metathorax, da er dette ikke rigtigt og beror muligvis paa en Forveksling med Vingeanelæggene, der f. Ex. hos Larven af *Cossus ligniperda* viser sig paa Meso- og Metathorax som to smaa sorte Pletter paa hver Side omtrent i Højde med de efterfølgende Abdominalspirakler — medens det lukkede Thoraxspirakel ligger mere nede mod Bugsiden fortil paa Metathorax, paa Grænsen af Mesothorax (præsenterer sig ligesom Vingeanelæggene som en lille mørk Plet, men skjules ofte i Ledfolden). Hos Imago aabner det nævnte lukkede Spirakel sig; det første af Imagos to Thoraxspirakler er = Larvens aabne Thoraxspirakel (hvad enten dette ligger paa Pro- eller Mesothorax), det andet er Larvens lukkede Spirakel.

¹⁾ Larvernes Punktøjne maa aabenbart opfattes paa følgende Maade: det er et mindre Antal af de talrige smaa Øjne, hvoraf det paagældende Insekts sammensatte Øje bestaar, der har udviklet sig forud for de øvrige og saa gaar til Grunde, naar Metamorphosen indtræder. Der har altsaa hos de holometabole Insekter fundet en Deling Sted af det sammensatte Øje: af dettes Elementer udvikler nogle sig til Larvernes Øje, den store Rest til Imago-Øjet. At Forholdet er at opfatte paa denne Maade, fremgaar tydelig f. Ex. af Johansens Angivelser om Øjets Udvikling hos Vanessa (Zool. Jahrbücher, Anat. Abth., 6. Bd. p. 445 ff.): Larveøjnene

Side. Ogsaa Hudskelletets Udvikling bærer Præg af Reduktionen: sædvanlig er betydelige Dele af Legemet kun beklædte med en temmelig blød Chitinhud.

En saadan Larveform som den her skildrede træffes hos mange Neuropterer og Biller; som Exempler kan nævnes: Raphidia-Larven, Carab-, Silpha-, Clerus-Larven og mange andre. Den danner atter Udgangspunktet for de andre holometabole Larveskikkelser. Skønt reduceret kan den dog selvfølgelig godt udvikle sig i fremskridende Retning; som en saadan Udviklingsform maa Sommerfuglelarven opfattes, der i de fleste Henseender slutter sig til den først skildrede Larveform, men til Støtte for den lange Bagkrop har faaet udviklet de velbekendte Vorte-

løsner sig fra den øvrige Epidermis, synker ned under denne og gaar til Grunde, medens det Epidermis-Parti, hvori de sad, udvikler sig til det sammensatte Øje. (Smlgn. Korschelt-Heider, Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Thiere p. 828: Es ist diese Lagebeziehung vielleicht einer Auffassung günstig, welche in dem Complex der sechs Larvenocellen und in dem später zur Entwicklung kommenden Fächerauge nur different entwickelte Partien eines und desselben Sehfeldes erblickt.) — Et mindre Antal holometabole Insektlarver fremtræder med sammensatte Øjne. Dette er saaledes Tilfældet med en Række eucephale Mygge-larver (se f. Ex. Meinert i: Vidensk. Selsk. Skrifter, naturvid. math. Afd., 6. Række, 3. Bd. Nr. 4), der lever i Vand. For en af disses Vedkommende, nemlig *Corethra*-Larven (og det gælder vel for dem alle), har Weismann paavist (Metamorphose d. *Corethra plumicornis* i: Zeitschr. f. wiss. Zool. 16. Bd. p. 60 ff., p. 95), at Larvens sammensatte Øje virkelig er selve Imago-Øjet, der «kommer for tidlig»; foruden dette Øje (der væsentlig uforandret gaar over i Imago-Legemet) har Larven ogsaa et «Nebenauge» paa hver Side, altsaa det egentlige Larveøje; hos den spæde Larve er kun dette, ikke Imago-Øjet tilstede. I hele denne Udvikling fremtræder tydelig nok en speciel sekundær Tilpasning: de paa-gældende Former maa afledes fra Insekter, hvis Larver kun havde det sædvanlige Larveøje. Mere tvivlsomt er det vel, hvorledes Øjet hos *Panorpa*-Larven skal opfattes. Hos denne Larve (ligesom ogsaa hos Larven af de beslægtede *Bittacus* og *Boreus*) findes der paa hver Side af Hovedet et lille sammensat Øje (se Brauer, Ü. Panorpiden-Larven i: Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien, 13. Bd. p. 307–324), bestaaende af et større Antal Smaaøjne. Hvorledes det gaar med dette Øje, om det gaar til Grunde ved Metamorphosen — altsaa kun repræsenterer det sædvanlige Larveøje i en lidt fyldigere Form — eller om det bliver til Imago-Øjet, er, saa vidt jeg véd, ikke undersøgt.

fødder. Men Reduktionen kan ogsaa skride videre frem: Øjnene kan falde helt bort som hos Torbistlarverne, Benene kan reduceres eller helt forsvinde, saaledes at Larven bliver en «Maddike», en ormeagtig Skabning; ja naar Reduktionen gaar videst, som hos mange Diptérlarver, svinder endog ethvert Spor af at Cuticulaen repræsenterer et Hudskelet og næsten ethvert Spor af leddede Vedhæng («hovedløse Maddiker»). Men indenfor Grupper, hvor reducerede lemmeløse Larveskikkelser — der selvfølgelig sædvanlig fører et skjult Liv — er herskende, kan vi blive Vidne til, at der ud fra dem udvikler sig mere bevægelige Skikkelser: de tabte Lemmer ser man ganske vist i saadanne Tilfælde ikke udvikle sig igen, men i Stedet kan der udvikle sig Hudvorter o. lign., der gør Nytte paa samme Maade. Eller Maddikerne kan udvikle sig til elegante svømmende Former, der i Letbevægelighed søger deres lige blandt Insekterne, ja endog til Former, der i Erindringen tilbagekalder den pelagiske Havfaunas typiske Skikkelser (Corethra-Larven).

Samtidig med at de holometabole Insekters Larve har udviklet sig paa den antydede Maade, har Imago spaltet sig i talløse Skikkelser: Biller, Aarevingede, Sommerfugle, Dipterer osv., uden at vi paa noget Punkt ser en Tilbagevirkning af Imago-Formen paa Larveskikkelsen — tværtimod.

Aarsagen til at den dybe Adskillelse mellem Larve og Imago — der atter har givet Anledning til den ovenfor beskrevne Udvikling — overhovedet er bleven konstitueret, maa sandsynligvis i første Linie søges i den Omstændighed, at Insektlarven stedse praktisk er vingeløs. Det er jo højst sandsynligt, at dette har kunnet blive af afgørende Betydning: den større Bevægelighed hos den vingede Imago i Modsætning til den uvingede Larve kan let faa andre Differenser i Følge, særlig for saadanne Formers Vedkommende, hos hvilke Flyveevnen er betydelig, hvor altsaa Modsætningen mellem Larve og Imago allerede ved denne ene Karakter maa blive stærkt fremtrædende.

Allerede indenfor de hemimetabole Insekter ser vi da ogsaa Differenserne hos saadanne udmærkede Flyvere som Guldsmedene o. a. vokse op til en betydelig Højde. Hertil kommer, at Larven ene har den Opgave at ernære sig, medens denne Opgave træder mere i Baggrunden for Imagos Vedkommende, eller i al Fald kun er sideordnet de Opgaver, som Forplantningen fører med sig; ogsaa denne Modsætning har sikkert haft sin Betydning.

Puppestadiet, Hvilestadiet mellem Larve og Imago, opfattes vel sædvanlig som svarende til det sidste Larvestadium hos de hemimetabole Insekter. Om man hermed har ramt det rette, forekommer mig dog efter det i det foregaaende udviklede for tvivlsomt. Vi saa overalt hos de hemimetabole Insekter, hvor der fremtraadte større Forskelle mellem Larve og Imago, at alle Larvestadierne sluttede sig sammen overfor Imago, det sidste Larvestadium havde paa ingen Maade nogen særlig Karakter. Puppen hos de holometabole har jo derimod i høj Grad et særligt Præg i Sammenligning med Larvestadierne, ja fremtræder som noget ganske afvigende, nærmest som en Imago i grove Træk, som en ufuldbaaren Imagoskikkelse. Det synes derfor ikke videre sandsynligt, at den skulde have udviklet sig af de hemimetabole Insekters sidste Larvetrin ¹⁾.

Snarere turde Udviklingen — hvis jeg tør tillade mig en Formodning — have været følgende: Efter at Differensen mellem Larve og Imago er bleven mere markeret, kan den voksne Larve ikke med ét Sæt komme over i den fuldbaarne Imago-

¹⁾ En ganske tilsvarende Indvending — foruden andre — kan gøres imod den af Lang (Vergl. Anat. d. wirbellos. Thiere p. 507—8) fremsatte Tanke, at Puppen skulde svare til alle de med Vingeanlæg forsynede Larvestadier hos de hemimetabole Insekter tilsammen («unterdrückung der zahlreichen Häutungen»), medens alle de holometabole Insekters Larvestadier skulde modsvare den vingeløse hemimetabole Larve alene.

skikkelse, men maa først antage en mere ufuldkommen Imago-form: Puppeskikkelsen; og først fra denne naar Organismen over i den ægte Imagoform. Jeg er saa meget mere tilbøjelig til denne Anskuelse, som vi indenfor de hemimetabole Insekter har i al Fald en slaaende Analogi til en saadan Udvikling: jeg tænker paa Metamorphosen hos Ephemeriderne, som er udmærket ved, at Larven ikke gaar direkte over i Imagoformen, men først antager en noget ufuldkommen, men umiskendelig Imago-Skikkelse — det saakaldte *Subimago*-Stadium¹⁾ — og først derefter faar den endelige Form. Sammenligner man Udviklingen hos Ephemeriderne f. Ex. med Udviklingen hos Guldsmedene, kan man ikke vel tvivle om, at Larvestadierne hos den ene Gruppe svarer til Larvestadierne hos den anden, og at Subimago-Stadiet er noget nyt tilkommet. At der saaledes «indskydes» et «Stadium» kan ikke vække Overraskelse, det betyder jo egentlig ikke andet, end at Individet, før det faar sin endelige ydre Form, udsondrer en Chitinhud om sig — Subimago-Huden — og saa straks udformer sig videre under denne. Og da Antallet af Hudskifter hos Insekterne er højst variabelt, er der slet intet mærkeligt heri. Ganske det samme, der her er sagt om Subimago-Stadiet, gælder om Puppe-Stadiet.

Hvorvidt Subimago-Stadiet er mere end blot analogt til Puppestadiet, er vanskeligt at afgøre. Den mest nærliggende Opfattelse er maaske den, at Subimago-Stadiet er noget, Døgnfluerne specielt har erhvervet, muligvis i Tilknytning til, at Larvelivet foregaar i Vandet, Imagolivet i Luften. Men andre

¹⁾ Eaton siger i sin Revisional Monograph of Recent Ephemeridæ (i: Trans. Linn. Soc. London 2. Ser. Vol. 3, Zoology) om dette Stadium p. 17: The chief points whereby insects in this condition can generally be distinguished from adult examples are — the dulness of the integuments, especially that of the wings; the ciliolate terminal margin of the wings in many genera; the brevity of the fore legs; the greater hairiness and shortness of the caudal setæ; the less protuberant and less brightly coloured oculi; and, in the male, the marked shortness and stoutness of the limbs of the forceps.

hemimetabole Insekter med den samme Modsætning mellem Larvens og Imagos Levemaade har for øvrigt ikke noget saadant Stadium, og det forekommer mig i al Fald foreløbig ikke udelukket, at Ephemeridernes Subimago-Stadium er noget, der maaske har haft en større Udbredelse hos (uddøde) Orthopterer, og at det svarer til Puppestadiet hos de holometabole Insekter ¹⁾, at altsaa Ephemeridernes Metamorphose danner Overgangen til den fuldkomne Forvandling ²⁾. Men i al Fald frembyder Subimago-Formen en umiskendelig Analogi til Puppeskikkelsen.

Betragter man Udviklingen hos den af de holometabole Insektgrupper, der almindelig, og vistnok med Rette, anses for at indeholde de mest oprindelige holometabole Insekter, nemlig Neuroptererne, da taler den Form, hvori Puppen fremtræder hos denne Gruppe, i al Fald ikke imod, at Puppeskikkelsen kunde have udviklet sig af et Subimago-agtigt Stadium, idet Neuroptér-Puppen er noget mere imagolignende, ikke saa ubevægelig og hjælpeløs som hos de fleste andre Insekter; den er navnlig i

¹⁾ Jeg véd ikke, om jeg af efterstaaende Ytringer tør slutte, at Sharp er af denne Mening. Han skriver (Cambridge Natural History Vol. 5 p. 157): The pupal state is by no means similar in all the Insects that possess it. The most anomalous conditions in regard to it occur in the Order Neuroptera [under hvilken Benævnelse han og andre indbefatter baade Neuropterer s. str. og en Del Orthopterer]. In some members of that Order — the Caddis-flies [Vaarfluerne] for instance — the pupa is at first quiescent, but becomes active before the last ecdysis; while in another division — the May-Flies [Døgnfluerne] — the last ecdysis is not preceded by a formed pupa, nor is there even a distinct pupal period but the penultimate ecdysis is accompanied by a change of form to the winged condition, the final ecdysis being merely a casting of the skin after the winged state has been assumed.

²⁾ Dermed vilde selvfølgelig ikke være sagt, at de holometabole Insekter skulde afledes fra Ephemeriderne (hvorom der ikke kan blive Tale), men vel at disse er beslægtede med uddøde Former, fra hvilke de holometabole nedstammede. Det kan i denne Sammenhæng ogsaa nævnes, at Føden hos Ephemeridernes Larver er reduceret paa lignende Maade som hos de holometabole Insektlarver (medens Ephemerernes Imago har 4—5leddede Fødder med to Klør paa Spidsen, er Larvernes Fødder toleddede med kloformigt Endeled; se Eaton l. c.)

Stand til at bevæge sig afsted¹⁾ og Lemmerne fremtræder ved deres Behaarethed, tydelige Leddeling osv. med et mindre «embryonalt» Præg end hos andre Insekter (ligesom ogsaa Mandiblerne er udviklede saaledes, at de kan bruges til at bide Coconen itu med).

Endnu et ejendommeligt Træk ved Insekternes Metamorphose ønsker jeg at fremhæve, nemlig den Omstændighed, at Larvelivet omfatter Dyrets hele Vækstperiode; i Imago-Tilstanden skifter det ikke mere Hud og vokser ikke mere (højest kan der finde en Udspiling af Bagkroppen Sted). Hermed træder Insekt-Metamorphosen i en bestemt Modsætning f. Ex. til Krebsdyrenes Metamorphose; hos disse falder Forvandlingen paa ingen Maade sammen med Vækstlivets Afslutning, men indtræ-

¹⁾ Se f. Ex. Ratzeburgs Beskrivelse af *Raphidia*-Puppens Bevægelser (Die Forst-Insecten 3. Th. p. 253): «Die Bewegungen der Puppe sind es endlich, welche das Insect zu einem der interessantesten machen. . . . Die Puppe bewegt sich nach vorn und nach hinten, grade wie die Larve; sie schiebt sich zwischen die Rinde und wieder aus derselben hervor: dazu benutzt sie besonders den langen, noch ganz larvenähnlichen Hinterleib, welcher in fortwährender wurmförmiger Bewegung ist und sich bald mit der Spitze aufstämmt, bald sich wieder ausstreckt; es unterstützen sie dabei die beiden Vorderfüsspare, welche sich ganz frei bewegen [udh. af mig], während das hintere fest anliegt. Auch der Kopf schlägt fortwährend nach oben und nach unten. Auf dem Rücken liegt sie nur sehr ungerne; sie sucht sich immer wieder auf den Bauch zu werfen. Nach 10 Tagen hatte sich die ganze Scene verändert: die Puppe lief munter umher [udh. af mig], als wenn sie nie gefesselt gewesen wäre». Hos Hemerobiinerne «kriecht die Nymphe oft stundenlang umher und entwickelt sich erst weit von ihrer Ruhestätte zur Imago» (Brauer i: Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien, 5. Bd., 1855, p. 481). Om Vaarfluerne siger Wallengren (Skandinavians Neuroptera II i: Sv. Vetenskaps-Akademiens Handlingar Bd. 24 No. 10 p. 10): «Puptiden varar 15—20 dagar. Efter denna tid genombruter pupan sitt omhölje och med tillhjälp af mellersta fotparet, som är befransadt med svarta och styfa hår, rörer hon sig ganska lifligt omkring i vattnet, simmande på ryggen såsom arterna af hemipterlägget Notonecta.»

der langt tidligere: Dyret haster ud af Larvetilstanden, antager allerede den definitive Form, medens det endnu er ganske lille ¹⁾. Det samme gælder Echinodermerne, Anneliderne osv. Det eneste egentlige Sidestykke til Insekt-Metamorphosen i denne Retning jeg kender eller mindes er Forholdet hos *Petro-myzon Planeri*, hvor Larven ligeledes opnaar den fulde Størrelse før Forvandlingen, og hvor det udviklede Dyr snart efter dør ²⁾.

Aarsagen til at Larvetilstanden hos Insekterne strækker sig over en saa stor Del af Dyrets Liv turde ligge i den ejendommelige Karakter, som Insekternes Vinger har. Den færdige, brugelige Vinge — hvis Tilstedekomst betegner Vendepunktet i Insektets Liv — er jo væsentlig en dobbelt Chitinplade, et dødt Vedhæng; den kan i al Fald i denne Skikkelse kun være tilstede efter sidste Hudskifte; tænker vi os et Insekt med færdige Vinger skifte Hud, vilde Følgen være, at det efter Hudskiftet blev vingeløst. Insektet er derfor udelukket fra før sidste Hudskifte at udvikle sine Vinger, og Metamorphosen skydes dermed nødvendigvis ud til Vækstlivets Afslutning.

II.

Insekternes Metamorphose har gentagne Gange været Genstand for en theoretisk Behandling; nogle af de vigtigste eller

¹⁾ Jeg har stærkt fremhævet denne Modsætning mellem Insekternes og de fleste andre Dyrs Metamorphose allerede 1888 (i min Lærebog), men det skulde iøvrigt undre mig, om den ikke allerede tidligere er bleven bemærket af andre (smlgn. Anm. 2). Senere har Miall (Transformations of Insects i: Nature Vol. 53, 1895, p. 153) uden at kende mine Udtalelser fremhævet denne Forskel med den Bemærkning, at han ikke véd af, at der af nogen er gjort mere end en flygtig Hentydning hertil tidligere (af Macleay).

²⁾ A. Müller, Ü. d. Entwick. d. Neunaugen i: Archiv f. Anat. u. Physiol. 1856 p. 323—339. Müller drager ogsaa Sammenligningen med Insekterne (p. 334): «In Rücksicht auf die Dauer des Larvenzustandes übertrifft daher diese Metamorphose alles, was bei den Wirbelthieren in der Art bekannt geworden ist. Der provisorische Zustand wird zur Haut-epoche; das Leben des kleinen Neunauges liegt wie bei vielen Insekten [udhævet af mig] mit dem Schwerpunkte im Larvenzustande, es endigt mit dem Akte der Zeugung».

mest bekendte Arbejder i denne Retning fra nyere Tid¹⁾ skal her nævnes.

Miall har i en Afhandling, som nedenfor vil blive omtalt, med Rette fremhævet de Fortjenester, som Fritz Müller har paa dette Omraade. Det Skrift af Müller, som det her drejer sig om, er den engelske Oversættelse af det berømte Arbejde «Für Darwin». I Originalen, som udkom 1864, gør han kun p. 80—81 ganske *en passant* den i øvrigt meget rigtige Bemærkning, «dass die ältesten Insecten den heutigen Geradflüglern . . . näher standen als irgend einer anderen Ordnung und dass die «vollkommene Verwandlung» der Käfer, Schmetterlinge u. s. w. späteren Ursprungs ist. Es hat,

¹⁾ En Betragtning af ældre Forfatteres Anskuelse om Insekt-Metamorphosen vil næppe frembyde andet end en rent historisk Interesse — dertil stod en ældre Tids Indsigt i og Opfattelse af disse Forhold Nutidens for fjærent. Exempelvis skal her kun citeres nogle Ytringer af Burmeister i hans bekendte Handbuch d. Entomologie 1. Bd. 1832 (p. 451 — 52): «Hiernach ist also das Wesen der Kerfmetamorphose gefunden in der Wiederholung der niederen Stufen der Gliederthiere durch die Entwicklung des höchsten. Keine einzige Thierklasse, möchte man sagen, bestätigt diese Wiederholung greller, als die Kerfe. Die Made, Raupe oder Larve, welche aus dem Ei kriecht, hat dieselbe Form mit den Ringelwürmern [!]. Einige dieser Maden sind fuss- und kopflos, und bewegen sich, wie die Blutigel, durch Anstemmen des ersten und letzten Hinterleibsringes, an welchem sich freilich keine deutlichen Sauggruben, sondern nur warzenartige Fussstummel, wenigstens am letzten, befinden. Diese Form, welche wir bei den Larven der meisten Dipteren antreffen, ist also die niedrigste von allen. Ja was noch mehr ist, nicht bloss in den Bewegungsorganen, sondern auch im Munde ähneln sich beide, indem jene, wie diese, kurze, harte, stechende Pfiemen besitzen, mit welchen sie ihre Nahrung anbohren und dann aussaugen. Die zweite Stufe der Larven, nemlich die mit einem Kopf versehenen, aber dabei fusslosen Maden, wie die Larven der Hymenopteren und mancher Käfer, wiederholen eine andern Stufe der Ringelwürmer, wo, wie bei *Nais* [!], ein Kopf deutlicher hervortritt, aber die Füße noch fehlen. Mit dem Puppenleben dagegen tritt nun das Insekt in die Klasse der Weichschalthiere (*Malacostraca*) [!]. Ebenso, wie das Puppenalter eine blasse Durchgangsperiode im Leben des Individuums ist, so ist die Klasse der Weichschalthiere eine wahre Durchgangsgruppe in der Entwicklung der Gliederthiere, indem sich die Gliederthiere in ihr vom Wasserleben losreissen und zum Luftleben erheben möchten» Alt dette er jo for den moderne Tankegang næsten intet andet end en Leg med Ord.

glaube ich, früher vollkommene Insecten, als Raupen oder Puppen gegeben. Man könnte die Verwandlung der Käfer, Schmetterlinge u. s. w. eine erworbene nennen.» I den engelske Oversættelse ¹⁾ giver han i en Anmærkning p. 119—21 sine Grunde for disse Ytringer. Først søger han at godtgøre, hvad der jo ogsaa er ganske indlysende, at Orthoptererne efter deres Bygning og palæontologiske Optræden er primitive Insekter (Thysanurerne berører han ikke), og gør dernæst den Bemærkning, at det herefter er at vente, at deres Udvikling ogsaa vil være mere oprindelig end f. Ex. Udviklingen hos Lepidoptererne. En Betragtning af selve Orthopterernes Udvikling viser ogsaa, at den «preserves in a far higher degree the picture of an original mode of development, than does the so-called complete metamorphosis of the Coleoptera, Lepidoptera, or Diptera.» Han fortsætter derefter med at fremhæve de Vanskeligheder, som den Anskuelse vilde medføre, at den «fuldstændige Forvandling» var ældre end den «ufuldstændige», og slutter med at sige: «Taking into consideration on the one hand these difficulties, and on the other the arguments which indicate the Orthoptera as the order most nearly approaching the primitive form, it is my opinion that the «incomplete metamorphosis» of the Orthoptera is the primitive one, inherited from the original parents of all Insects, and the «complete metamorphosis» of the Coleoptera, Diptera, etc., a subsequently acquired one.»

I 1869 udgav Brauer sin bekendte Afhandling: *Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenz-Theorie* ²⁾. Han begynder med bl. a. at give et Uddrag af visse Partier af Fr. Müllers «Für Darwin» (Originaludgaven), til hvis Anskuelser han synes at slutte sig. Men den videre Udvikling mangler desværre Fr. Müllers Klarhed og Skarphed og

¹⁾ Facts and Arguments for Darwin. Translated from the German by Dallas. London 1869.

²⁾ Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien 19. Bd. p. 299—318.

indeholder mange urigtige Opfattelser. Saaledes naar han anser den f. Ex. hos Caraberne optrædende Larveform («Campodea-Form») for en Gentagelse af et phylogenetisk Stadium¹⁾. Dette er ganske urigtigt: Larveformerne hos de holometabole Insekter har alle en blot adaptiv Betydning; de er opstaaede ved Reduktion af de hemimetabole Larver, og forsaavidt enkelte af dem har Lighed med lavtstaaende vingeløse Insekter, da er dette blot Analogi. Med Rette afleder han derimod sin «Raupenform» fra «Campodea-Formen», som en sekundær Tilpasnings-Skikkelse. Højest mærkeligt er det, naar Brauer om Udviklingen hos visse Dipterer siger, at den «schon an die Metagenese streift»; den har intetsomhelst at gøre med Metagenese. Naar han betegner Staphylinerne som «eine der ältesten Käferformen», fordi Larve og Imago ligner hinanden, da er dette en grundig Misforstaaelse; denne Lighed er ganske overfladisk og berettiger ikke til nogensomhelst Slutning. Jeg kunde saaledes fortsætte med at fremhæve skæve Opfattelser i Brauers Skrift, som i det hele i mine Øjne ikke i nogen væsentlig Grad har fremmet en dybere Indsigt i Insekternes Metamorphose — hvad der saa meget mere maa undre, som Forfatteren ved sine omfattende Kundskaber paa dette Omraade var saa vel forberedt til at tage Sagen op²⁾.

Jeg maa ogsaa tilstaa, at jeg ingenlunde kan slutte mig til Mialls Lovord over Sir John Lubbocks populære Skrift «On the Origin and Metamorphoses of Insects»³⁾. For den theoretiske Opfattelse af Insekternes Metamorphose byder denne lille

¹⁾ p. 309 siger han udtrykkelig: «Ich glaube, dass das *Campodea*-Stadium für die Insecten und Myriopoden gerade denselben Werth hat wie die *Zoëa* für die Cruster» (og *Zoëaen* anser han, som det af andre Ytringer fremgaar, for at være en Stamform).

²⁾ En Slags Fortsættelse udgav Brauer senere: «Betrachtungen osv. II». Samme Tidsskr. Jhrg. 1878.

³⁾ First Edition, London 1873. Jeg har benyttet en Udgave fra 1895, der dog, saa vidt jeg kan se, er et ordret Optryk af 1. Udgave, som jeg har sammenlignet med den.

Bog næppe noget af Interesse. Fritz Müllers Bemærkninger har ikke indvirket kendelig paa hans Opfattelse, skønt «Facts for Darwin» er citeret, og ingensteds hæver Lubbock sig til en saadan klar Opfattelse af Fænomenerne som Müller. Ganske forfejlet er det, naar L. mener, at «The metamorphoses of insects primarily depend on the fact that the young quit the egg at a more or less early stage of development» (p. 66), hvad han gentagne Gange kommer tilbage til; han skriver f. Ex. (p. 42): «The development of a grasshopper does not pursue a different course from that of a butterfly, but the embryo attains a higher state before quitting the egg in the former than in the latter». Hele denne Tankegang er for Insekternes Vedkommende ubegrundet og urigtig¹⁾, medens den kan være rigtig nok for mange andre Dyregruppers Vedkommende. Højest vidunderlige er ogsaa hans Forsøg paa at forklare, hvorledes et Dyr paa et Tidspunkt af sit Liv har kunnet faa bidende, paa et andet sugende Munddele (l. c. p. 70—72).

Et langt bedre Indtryk gør den lille Afhandling, som Miall for et Par Aar siden offentliggjorde om «The Transformations of Insects»²⁾. Han fremhæver heri med Rette, som før nævnt, den Forskel mellem Insekt-Metamorphosen og Metamorphosen hos andre lavere Dyr, som fremtræder deri, at Overgangen til den definitive Form indtræder saa sent hos Insekterne. Derimod forstaar jeg ikke, hvorledes han i Frøernes Metamorphose kan se «the closest parallel to the transformation of insects»; hos disse Dyr indtræder Metamorphosen jo dog i Reglen temmelig tidlig, længe før Dyret har naaet sin definitive Størrelse. Ganske fine Bemærkninger har Miall ogsaa om, hvorledes Dyrenes Spredning kan finde Sted paa forskelligt Tidspunkt af Dyrets Liv, hos nogle, f. Ex. Krebsdyrene, i Larvetilstanden, hos In-

¹⁾ Bortset fra at et enkelt Organ — Øjet — delvis forsinkes i sin Udvikling hos de holometabole Insekter (smlgn. ovenfor p. 279, Anm. 1).

²⁾ i: Nature Vol. 53, 1895, p. 152—158 (No. 1364)

sekterne i Imagoformen ¹⁾. Med Rette imødegaar han Lubbocks Bemærkning, at Insekternes Metamorphose skulde begrundes i Æggets Lidenhed. I det hele maa jeg sige, at skønt ogsaa Mialls Artikel rummer nogen Uklarhed, indeholder den dog næst Fr. Müllers «Facts und Arguments» de bedste almindelige Bemærkninger, der hidtil er gjorte om Insekternes Metamorphose.

²⁾ «Every animal and every plant has these two functions (among others) to fulfil. It must feed and grow; it must also separate from its fellows, and find out an unoccupied site. The two functions may be discharged together. Birds, for instance, feed all round the year, and change their abode whenever they suffer from overcrowding or scarcity of food. In other cases, either function may for special reasons be limited to a particular time of life. The crustacean cannot migrate effectively when adult, because of the heavy armour which it carries. The insect cannot migrate effectively when young, because of the difficulty of travel by land . . . » (l. c. p. 153—154).

Tavleforklaring.

Tab. IV.

Pyrrhocoris apterus, Fig. 1—3 Larver af forskellig Alder, 4 Imago. Alle forst. omtrent lige meget (6—8 Gange).

