

3. Zur vergleichenden Morphologie der Mundgliedmaßen bei Crustaceen und Insekten.

Nachweis, daß die bisher allgemein angenommene Auffassung bezüglich der Lamina externa und des Palpus maxillaris und labialis bei den Insekten eine Berichtigung erfahren muß.

Von Prof. Dr. E. A. Göldi, Universität Bern.

eingeg. 27. Februar 1912.

Jeder Naturforscher dürfte aus vollem Herzen den in einem neuen Lehrbuch der vergleichenden Anatomie niedergelegten Satz unterschreiben, der da lautet: »Eine der schönsten Leistungen der vergleichend-anatomischen Forschung war die Zurückführung aller der so sehr verschiedenartig umgestalteten Mundteile der verschiedenen Hexapoden-Ordnungen auf 3 Mundgliedmaßenpaare: Mandibeln, vordere und hintere Maxillen«¹.

Es gehört zum A B C heutigen zoologischen Wissens, daß die Erkenntnis der Homologie im Bauplan der Mundwerkzeuge zwischen Crustaceen und Insekten auf Savigny zurückdatiert (1816), der in der ersten Abhandlung seiner damaligen beiden »Mémoires sur les animaux sans vertèbres« seine diesbezügliche Theorie entwickelte, die bis auf den heutigen Tag sich mit vollem Recht allseitiger Anerkennung erfreut. Ebenso ist es allgemein bekannt, daß es späterhin, neben Lankaster und Huxley, hauptsächlich Boas gewesen ist, welcher durch seine grundlegenden Arbeiten über die äußere Morphologie der Crustaceen (1883) eine feste Achse zur Vergleichung geschaffen, namentlich in bezug auf die verschiedenen, zum Teil anscheinend so stark divergierenden Krustergruppen. Ihm verdanken wir vor allem auch die nachdrückliche Betonung von der Wichtigkeit des Spaltfußes als Ausgangspunkt für das Verständnis und die Ableitung der Mundwerkzeuge dieser beiden Arthropodenlager. Das Verdienst von Boas wird noch gesteigert dadurch, daß er aus den seit Milne-Edwards und Huxley fluktuierenden carcinologischen Nomenklaturen das Behaltenswerte herauschälte, fixierte und eine eigne Terminologie schuf, die ebenso klar und übersichtlich als bequem ist. Die von Boas gegebene Deutung der drei charakteristischen ursprünglichen Außenbestandteile des Spaltfußes: I. Endopodit II. Exopodit III. Epipodit ist im wesentlichen ganz allgemein in die zoologische Literatur übergegangen und hat entschieden Gutes gewirkt.

Nun sind aber speziell die entomologischen Schriftsteller in der Verallgemeinerung des Schemas der Spaltfußderivate nicht mit der

¹ A. Lang, S. 549.

nötigen Kritik vorgegangen und haben sich in der Übereilung einen Irrtum zuschulden kommen lassen, der sonderbarerweise bis zur Stunde unsres Wissens von keiner Seite her vor der Öffentlichkeit aufgedeckt worden ist. Im Interesse der Wahrheit, welche für die Wissenschaft das oberste Ziel bildet, sei denn eine Frage aufgerollt, die zur Diskussion zu bringen mir eine förmliche Gewissenspflicht ist. Zum vornherein sei übrigens festgenagelt, daß keineswegs etwa die ganze Savigny-Boas-Theorie in ihrem Kern und Wesen, kurzum in ihrer Hauptsache, affiziert wird, sondern nur ein einzelnes Detail. Aber dieses Detail ist nicht ohne Wichtigkeit, und die Ernsthaftigkeit wissenschaftlicher Forschung verlangt die Richtigstellung einer irrümlichen Auffassung, bevor die Folgen des Weiterarbeitens in falschem Schachte sich noch mehr anhäufen. Fernerhin möchte ich konstatieren, daß ich die eigentliche Veranlassung und Quelle des Irrtums weder bei dem Urheber der Theorie, dem viel früheren Savigny, noch bei dem späteren Ausbauer derselben, Boas, suche (wenigstens habe ich hinsichtlich des letzteren keinen einzigen Satz finden können, welcher eine Deutung als wahrscheinliche Fehlerquelle zuließe). Ich nehme vielmehr an, der Irrtum sei erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit durch Entomologen begangen worden in freudiger Überstürzung und dem Bestreben, einem Triumph vergleichend-morphologischer Betrachtung möglichst rasch zur Anerkennung und Geltung zu verhelfen. Denn nicht jeder Entomologe ist auch gleichzeitig genügend Carcinologe, um jeder Einzelheit nach Gebühr ihr Gewicht beimessen zu können, und umgekehrt ist auch nicht jeder Carcinologe auf entomologischem Gebiet hinreichend versiert, um irrümlichen Schlußfolgerungen, die aus seinem Arbeitsgebiet entnommen sein mochten, alsbald auf die Spur zu kommen.

Wenn nun gerade der Schreiber dieser Zeilen dem Irrtum auf die Spur gekommen ist, so ist dies nicht gerade auf dessen etwaige besondere Kenntnisse in beiden Gebieten, Carcinologie und Entomologie, zurückzuführen, sondern auf eine zufällige didaktische Veranlassung, die in seiner akademischen Stellung gegeben war. Dieselbe bestand in dem Bedürfnis, mit allerbesten, eigens geschaffenen Anschauungsmitteln die Homologie zwischen Mundwerkzeugen bei Krustern und Insekten und den übrigen Arthropoden den Studierenden möglichst klar und überzeugend vor Augen zu führen. Bei der redlichen Bestrebung, Gleichartiges jeweils durch gleiche Farbe heraustreten zu lassen an sorgfältig ausgewählten Beispielen von Mundteilen aus allen wichtigeren Arthropodengruppen, bin ich auf Widersprüche gestoßen, die an der Hand der bisherigen Erklärungsweise einfach unlösbar bleiben. Das mußte mich veranlassen, die Untersuchung zu vertiefen, und nachdem ich nun manches Tausend von bildlichen Darstellungen und Präparaten aus

allen Gliedertierabteilungen speziell auf diesen Punkt genauer miteinander verglichen, ist bei mir die Überzeugung von dem Vorhandensein eines schwerwiegenden Irrtums zur völligen Gewißheit geworden. —

Schlägt man irgend eins der neueren einschlägigen Werke über Insekten nach (ich nenne beispielsweise nur das größere von F. Henneguy (1904)² und das kleinere von Houlbert (1910)³, so findet man im Kapitel über die Mundwerkzeuge der Insekten übereinstimmend als homolog angegeben bei einem Kerf mit kauenden Mundteilen einerseits und einem Kruster andererseits hinsichtlich der Bestandteile einer Vordermaxille (Mittelkiefer), beziehungsweise Hintermaxille (Labialkomplex):

Kruster	Insekt	
	Vordere Maxille	Labialkomplex
a. Protopodit I (Coxopodit)	Cardo (Angel)	Mentum (Kinn) (verwachsen)
b. Protopodit II (Basipodit)	Stipes (Stamm)	Labium (verwachsen)
c. Endopoditglied 1	Lamina interna Subgalea (Innere Kaulade)	Mala interna (Innere Kaulade)
d. Endopoditglied 2	Lamina externa (Galea) Äußere Kaulade (»Palpe interne des Hexapalpes«)	Mala externa (Äußere Kaulade)
e. Exopodit	Palpus maxillaris (Kiefertaster)	Palpus labialis (Lippentaster) ⁴

Dieses Schema enthält nun Richtiges und Falsches zu gleicher Zeit. Richtig sind die beiden ersten Punkte a und b; falsch sind die

² Morphologie — Reproduction — Embryogénie. Leçons recueillies par A. Le-caillon et G. Poirault. Paris, Masson et Cie.

³ Anatomie et physiologie générales. Introduction à l'étude de l'entomologie biologique. Encyclopédie scientifique, Bibliothèque de zoologie; Paris, O. Doin et fils.

⁴ Man vergleiche folgenden Wortlaut bei C. Houlbert (p. 53) »Considérons, par exemple, une mâchoire isolée et légèrement schématisée d'un carabe doré (Fig. 17). (Die bekannte, schematisierte, aus Boas entlehnte Figur). Nous y retrouvons à la base une pièce articulaire (c) correspondant au coxopodite; en dessus vient une tige plus ou moins allongée (s) correspondant au basipodite; à son extrémité, cette tige est bifurquée; sa lame interne (z), ciliée, devient masticatrice, elle représente le premier article de l'endopodite; sa lame externe (galea g) en représente le deuxième article. Chez les Coléoptères carnassiers, Cicindélides, Carabides et Dytiscides, cette lame se segmente en s'adaptant aux fonctions tactiles; elle devient un véritable palpe interne, ce qui fait que ces insectes sont fréquemment désignés sous le nom d'Hexapalpes. Quant au palpe normal (p) il correspond à un exopodite. (Nous supposons que le lecteur est familiarisé avec la nomenclature adoptée pour les articles des pattes chez les Crustacés.) La constitution des mandibules s'explique maintenant d'elle même. D'après ce qui précède, il suffit, en effet, d'admettre que l'exopodite (palpe) a disparu et que l'endopodite est réduit à sa lame interne«.

Dieser Passus ist im wesentlichen ein nahezu wörtlicher Auszug aus der etwas ausführlicheren Darstellung bei Henneguy S. 35 und S. 32.

drei andern Punkte c, d und e. Das Schema hat nachstehende Korrekturen zu erfahren:

Kruster	Insekten
c. <i>Lacinia interna</i> des Protopoditen I (Coxopoditen)	<i>Lamina interna</i> Innere Kaulade (sog. Subgalea) (sog. »Intermaxillare«)
d. <i>Lacinia externa</i> des Protopoditen II (Basipoditen)	<i>Lamina externa</i> Äußere Kaulade (Galea) (sog. »Palpus internus der Adephega«)
e. Endopodit	Palpus maxillaris et P. labialis.

Der springende Punkt hierbei ist also, daß 1) die beiden terminal aufgespaltenen Kauränder an Maxille und Labialkomplex der Insekten nicht, wie bisher angenommen wurde, Rudimente der beiden ersten Glieder des eigentlichen Endopoditastes darstellen, sondern echte Gnathobasalteile des Spaltfußstammes, durchaus identisch mit den kauenden Vorder- und Hintermaxillenpartien (*Lacinia interna* und *Lacinia externa* an der Innenkante der Protopoditen des Krusters, z. B. eines Krebses (Decapoden), — daß fernerhin 2) Maxillar- und Labialtaster niemals einem Exopoditaste entsprechen können, sondern dem Endopodit des typischen Crustaceenspaltfußes homolog sind.

Die ausführliche Begründung meiner neuen Theorie hat in einer besonderen Abhandlung zu geschehen, deren Publikation im Hinblick auf die umständliche bildliche Ausstattung voraussichtlich nicht so rasch möglich sein wird. Wie kaum auf einem andern Gebiete hängt eine erfolgreiche Beweisführung so sehr von der Reichhaltigkeit und Fülle ikonographischen Materials ab, wie im vorliegenden Falle. Ohne das umfangreiche Aktenmaterial eingesehen zu haben, werden die wenigsten meiner Fachkollegen die Sachlage klar zu überblicken und sich ein eignes Urteil pro oder kontra zu bilden vermögen.

Immerhin will ich einige Hauptgedanken, welche die Eckpfeiler der neu modifizierten Theorie bilden, kurz charakterisieren. Zunächst ergibt die Untersuchung über die physiologische Funktion der diversen Bestandteile des Spaltfußes in der oralen Region der Crustaceen folgendes Resultat: 1) dem Stamm des Spaltfußes (Protopoditen I und II) fällt namentlich die Kaufunktion, die masticatorische Arbeit zu. Je weiter nach vorn die Mundgliedmaße eingereiht ist, desto mehr prädominiert diese Funktion über die übrigen, und desto größer ist auch ihr räumliches Übergewicht, ihr Oberflächenausmaß. 2) Die echte und eigentliche Fortsetzung des Stammteiles ist der seiner Innenkante zunächst gelegene Endopodit. Derselbe ist ausnahmslos mit der tactilen Funktion betraut, mit seltenen Ausnahmen palpenartig gegliedert und stellt am Spaltfuß, nebst dem natürlich notwendigen Stammteil, durch

die ganze Arthropodenreihe hindurch, den am zähesten behaltenen Bestandteil dar. Es ist zugleich derjenige Ast, dem später am Schreitfuß der höheren Krebse und dann an den Beinen der gesamten landbewohnenden Arthropoden die Alleinherrschaft zufällt. 3) Dem an der Außenkante angebrachten **Exopoditen** fällt als primäre Aufgabe die **locomotorische Funktion** zu, sekundär ist es ein Strudel- (Wasserbewegungs-) und Durchlüftungsorgan (hydromotorisches Organ). Er ist in seiner Arbeit gewissermaßen einer Turbine zu vergleichen, — ein Vergleich, der um so eher zulässig ist, als es sich um einen Strudel im flüssigen Medium des Wassers handelt. Das erhellt besonders deutlich aus der Trilobiten-Vordergliedmaße (*Triarthrus*), dann aber auch aus dem Spaltfuß der Naupliuslarve. Er ist büstenartig gebildet, und seine Pseudogliederung läuft nur auf vergrößerte Flexibilität hinaus, beansprucht aber morphologisch keinen höheren Wert als die mitunter weitgehende Gliederaufteilung (Ringelung) an den Antennen höherer Krebse, vieler Arachnoidea und Insekten. — Der Exopodit stellt schon innerhalb der Crustaceenreihe einen unstreitbar zur Rückbildung und Wegfall neigenden Bestandteil des Spaltfußes dar. Erst beginnendes und dann konstantes Fehlen des Exopoditen an bestimmten Gliedmaßen ist den Carcinologen bei einer ganzen Anzahl von Gruppen, ja bei den meisten, bekannt. Selbst die als hoch organisiert geltenden Decapoden liefern diesbezügliche bezeichnende Symptome. Und wahrlich, ein Prüfstein für die Richtigkeit unsrer Anschauung ist es, wenn die Rückbildung des Exopoditen in der Mundregion bei solchen Crustaceen zur Regel wird, die Anläufe zum Landleben zu erkennen geben — Amphipoden — Isopoden. Endopodit und Exopodit entspringen stets vom 2. Stammgliede, dem Protopoditen II (Basipodit).

4) Als drittes Außenglied finden wir am Spaltfuß den **Epipodit**, welcher stets von dem medialwärts gelegenen Stammstück, dem Protopoditen I (Coxopodit) seinen Ursprung nimmt und mit der **respiratorischen Funktion** investiert ist. Es ist ein Kiemenorgan. Ein Blick auf sein physiologisches Pflichtenheft macht sofort verständlich, wenn es an den vordersten Gliedmaßenpaaren der oralen Region der Crustaceen, wo es in erster Linie auf die Kauflächen ankommt, eine geringe Rolle spielt, bzw. ganz fehlt; wenn es andererseits an den echten Pleopoden des hinter dem Munde gelegenen Körperabschnittes, zumal dem mittleren, seine typische Beschaffenheit am treuesten wahrnehmen läßt. — Klar ist es sodann, daß der Epipodit bloß für wasserbewohnende Crustaceen Bedeutung haben kann. Es ergibt sich mithin, daß er phylogenetisch belanglos sein wird hinsichtlich der Ableitung der Mundwerkzeuge landbewohnender Gliederfüßler, wie der Insekten. —

Ich glaube die eigentliche Ursache des allgemein verbreiteten Irr-

tums bezüglich der genannten Details in der Homologisierung der Mundwerkzeuge von Crustaceen und Insekten recht wohl zu erraten. Sie liegt, abgesehen von ungenügender Orientierung in der Frage der physiologischen Aufgabe dieser Bestandteile des typischen Spaltfußes, wahrscheinlich in der ganz oberflächlichen Annahme, daß in der *Lamina externa* deshalb ein Endopodit vorliege, weil die sog. »Galea« der Adephaga unter den hauptsächlich zum Vergleich herangezogenen Coleopteren (*Cicindelidae*, *Carabidae*, *Dytiscidae* usw.) gegliedert sei (sie zeigt zwei Glieder, nie mehr), und da wurde aus einfachen Lagerungsgründen die Galea zum Endopodit und der Palpus zum Exopodit gestempelt! Aber die Leute haben gänzlich vergessen, daß eine völlig gleichartige Gliederung der *Lacinia externa* in 2 Teile auch schon innerhalb der Crustaceenreihe vorkommt und daß diese bei den Amphipoden überhaupt die ständige Regel bildet. Gebührt doch schon Boas⁵ das Verdienst, den Irrtum der älteren Carcinologen aufgedeckt zu haben, der gerade darin bestand, daß sie die äußere Kaulade der amphipoden Krebse wegen ihrer Zweigliederung als einen Palpus angesehen hatten.

Wenn aber auch die aus oberflächlichen Deduktionen hinsichtlich Lagerung und aus dem eben geschilderten Irrtum hinsichtlich der Galea der adephalen Käfer entsprungene falsche Auffassung noch begreiflich erscheinen kann, so ist sie schließlich doch eine arge Versündigung gegen den physiologisch-biologischen Tatsachenverhalt. Es ist sicherlich nicht gerade ein rühmliches Zeugnis wissenschaftlicher Exaktheit und Vorsicht, wenn man Jahrzehnte hindurch den Palpus der großen Mehrzahl nach landbewohnender Insekten, ein *tactiles Organ* von beinahe stereotyper Beharrlichkeit des Aussehens, ohne alle Not aus einem minderwichtigen Strudelorgan wasserbewohnender Krebse ableiten konnte.

Ich schließe mit folgender Erwägung: Entweder ist die ganze Savigny-Boas-Theorie der Homologie der Mundteile bei den Arthropoden und die Ableitung aus dem Crustaceenspaltfuß überhaupt verfehlt, und damit würde meine Korrektur selbstverständlich ebenfalls hinfällig, und das hieße das Kind mit dem Bade ausschütten. Oder sie ist im Prinzip richtig, bedarf dann aber in ihrer bisherigen Form unbedingt der von mir vorgeschlagenen Korrektur. Etwas andres bleibt nicht übrig.

Meine innere Überzeugung sagt mir aber, daß meine Kritik denjenigen, für welche eine reinliche phylogenetische Forschungsmethode ein Bedürfnis bildet, eine willkommene Erlösung und Befreiung aus einer peinlichen Zweifelslage bedeuten dürfte.

Bern, den 20. Februar 1912.

⁵ Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken, S. 496 (oben) und S. 497 (Bemerkung zu *Apeudes* und der Fußnote 2).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Göldi Emil August

Artikel/Article: [Zur vergleichenden Morphologie der Mundgliedmaßen bei Crustaceen und Insekten. 482-487](#)