

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. Eugen Korschelt in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

LIV. Band.

31. Januar 1922.

Nr. 3/4.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Feuerborn, Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung. (Mit 14 Figuren.) S. 49.
2. Pax, Diagnosen neuer Actina¹ aus der Ausbeute der Deutschen (1901–1910) und der Französischen (1908–1910) Südpolar-Expedition. (Mit 9 Figuren.) S. 74.

3. Oka, Vertrocknung und Wiederbelebung bei einer Süßwasser-Hirudinee. (Mit 1 Figur.) S. 92.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

1. Zoologisches Institut der Universität Graz. S. 95.
2. Zoologischer Bericht. S. 95.
3. Deutsche Zoologische Gesellschaft E. V. S. 95.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung.

Von Dr. H. J. Feuerborn

(Privatdozent und I. Assistent am Zoologischen Institut in Kiel).

(Mit 14 Figuren.)

Eingeg. 26. September 1921.

Untersuchungen an Psychodiden, über die an anderer Stelle¹ berichtet wurde, ermöglichten es, für die Deutung der thoracalen Gliederung der Larven, Puppen und Imagines dieser Dipterenfamilie einen neuen Gesichtspunkt aufzustellen. Die von ihm aus gewonnene Auffassung führte zu den im folgenden kurz zusammengefaßten Ergebnissen:

Ergebnis A: Die bei den Imagines hervortretende Reduktion des Prothorax besteht bereits bei den Larven. Der bisher als Prothorax bezeichnete Körperabschnitt der Larven wird aus Pro- und Mesothorax gebildet, oder richtiger: seine dorsalen Teile enthalten die Tergite des I. und II. Körpersegmentes.

¹ Feuerborn, H. J., Der Dipterenflügel nicht meso-, sondern metathoracal? Eine neue morphogenetische Deutung des Dipteren thorax. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 42. S. 529–546. 1921.

Ergebnis B: Den Tergiten der 4 vorderen Segmente (nach neuer Zählung) entsprechen nicht die darunter gelegenen 4 vorderen Sternite. Diese Segmente können daher als »gefälschte« bezeichnet werden. Das dem IV. Tergit entsprechende Sternit, das der Imago fehlt, ist bereits bei der Larve nicht nachweisbar. Entsprechend sind die 3 thoracalen Sternite um 1 Segment nach hinten verschoben. Unter dem Tergit des Prothorax liegt das Sternit des Labial- (2. Maxillar-) Segmentes.

Ergebnis C: Das »Scutellum« der Imago ist nicht ein Teil des Mesonotums, sondern wird vom Tergit des Metathorax gebildet. Die Flügel sind ebenfalls eine metathoracale Bildung, während die Halteren dem 1. Abdominalsegment angehören.

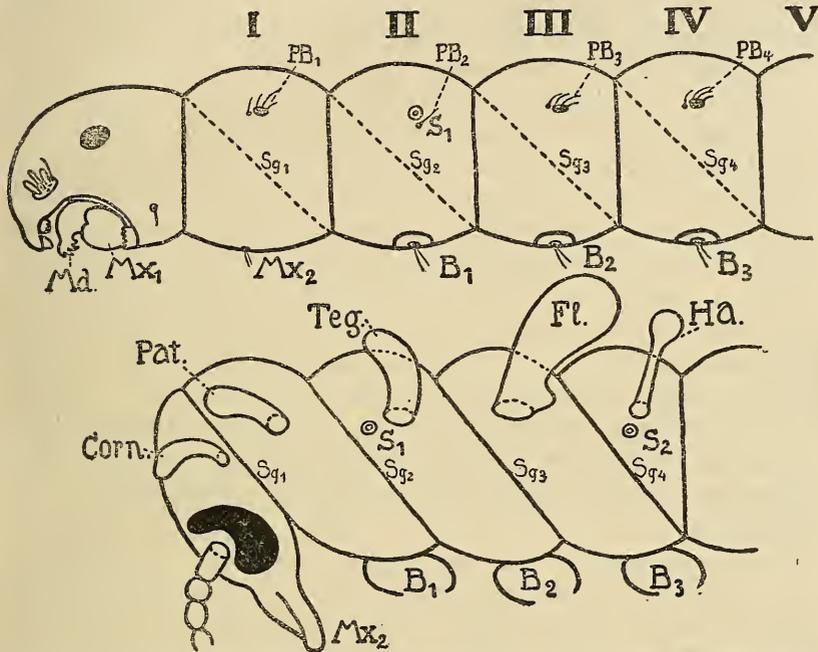
Ergebnis D: Das vordere Stigmenpaar der Larve, Puppe und Imago ist mesothoracal. Das 2. Stigmenpaar, das zuerst bei der Puppe auftritt, gehört zum 1. Abdominalsegment. Die hinteren Larvenstigmen, die auch bei der Imago nachweisbar sind, müssen dem IX. Abdominalsegment zugerechnet werden. Als Gesamtzahl, die nicht zur Entfaltung kommenden Stigmen eingerechnet, ergeben sich somit 10 Stigmenpaare, von denen das vordere Paar dem Mesothorax, die übrigen den ersten neun abdominalen Segmenten angehören. Pro- und Metathorax sind ohne Stigmen.

Ich bin mir der überaus schwerwiegenden Bedeutung dieser neuen Auffassung der thoracalen Gliederung wohl bewußt und verhehle mir nicht, daß die auf Grund von Merkmalen der äußeren Morphologie erfolgten Deutungen erst dann vollgültigen Wert erlangen können, wenn sie durch Untersuchungen der inneren Gliederung, vor allem des Nerven- und Muskelsystems, gestützt werden.

Leider ist es mir zurzeit unmöglich, derartige Untersuchungen in dem Maße durchzuführen, daß durch sie eine einwandfreie Lösung des Thoraxproblems — ein solches besteht zweifellos — herbeigeführt werden könnte. Ich möchte aber kurz Gelegenheit nehmen, zu der zunächst also nur als »Arbeitshypothese« zu betrachtenden neuen Deutung einige ergänzende und erläuternde Bemerkungen zu machen, jene Ergebnisse, die mir als gesichert erscheinen, hervorzuheben, auf vorhandene Schwierigkeiten hinzuweisen und zugleich zu versuchen, die Hypothese auf andre Insektenordnungen anzuwenden.

Die Schemata der Figuren 1 und 2 mögen dazu dienen, die Lageverhältnisse zu verdeutlichen. Sie geben das Vorderende der

Larve (oben) und Imago (unten) des Psychodidentypus in seitlicher Ansicht wieder. Die gestrichelten Linien (Sg_{1-4}) der oberen Figur deuten die (hypothetisch) eigentlichen Segmentgrenzen an. Von diesen können Sg_1 und Sg_2 als durchaus gesichert gelten.



Für alle Figuren geltende Abkürzungen: I, II, III, Segmentbezeichnung; B_1 , B_2 , B_3 , Vorderes, mittleres, hinteres Bein; Fl , F_1 , F_2 , Vorder- und Hinterflügel; S_1 — S_{10} , 1.—10. Stigma; Pl_1 , Pl_2 , Pl_3 , Pleuren der Thoracalsegmente; Md , Mandibel; Mx_1 , 1. Maxille; Mx_2 , 2. Maxille; Phr , Phragma.

Fig. 1 (oben). Kopf und vordere Körpersegmente der Larve von *Psychoda* (lateral), schematisch. PB_1 — PB_4 , Pleurale Borsten der 4 vorderen Segmente; Sg_1 — Sg_4 , Hypothetische Segmentgrenzen.

Fig. 2 (unten). Kopf und vordere Körpersegmente der Imago von *Psychoda* (lateral), schematisch. $Corn$, Cornicula; Pat , Patagia; Teg , Tegulae; Ha , Halteren.

Was zunächst die Lage des Sternits Mx_2 betrifft, so muß ich bemerken, daß meine Deutung unabhängig von einer Kenntnis der »Microthorax-« und ähnlicher Theorien erfolgte. Ich habe mich erst nachträglich eingehender mit der Literatur über die thoracale Gliederung (Kolbe, Börner, Verhoeff, Silvestri, Comstock, Voß u. a.) befassen können. Es würde hier zu weit führen, näher auf die verschiedenen Deutungen einzugehen. Man vergleiche die Arbeiten von Voß², durch die wohl einwandfrei festgestellt ist, daß der »Micro-

² Voß, Friedr., Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Zeitschr. wiss. Zool. I. 1904. II. III. IV. 1905. V. 1912. Bd. 100. 101.

thorax« (Verhoeff) als solcher nicht existiert, sondern dem epimeral-sternalen Abschnitt des zweiten Maxillarsegmentes entspricht (Voß, 1905. II. S. 494. 1912. Bd. 101. S. 660). Bei *Gryllus* ist nach Voß der episternale Bezirk des Segmentes »in den Segmentkomplex der Kopfkapsel aufgegangen, während der hintere, epimerale Bezirk der intersegmentalen Verbindung dient« (Bd. 101. S. 660. 1912). Die *Psychoda*-Larve liefert den endgültigen und klaren Beweis für das Verhalten des 2. Maxillarsegmentes. Der tergale Teil ist in dem hinteren Teile der Kopfkapsel zu suchen. Er hat sich ventral geschlossen und das Sternum mitsamt der Extremitätenanlage vom Kopf abgeschnürt, so daß dieses unter den Prothorax zu liegen kommt. Ich schlage vor, diesen Zustand als apognath zu bezeichnen (oder vielleicht besser als tritapognath), im Gegensatz zur Pantognathie, dem Vorhandensein aller drei Mundgliedmaßenpaare als solcher. Es wird sich noch zeigen, daß in den verschiedenen Insektenordnungen hier verschiedenartige Modifikationen vorliegen. Bei der Imago von *Psychoda* tritt das 2. Maxillarsegment ganz zu dem Kopf über. Auf die Beziehungen, die sich hier zwischen Apognathie oder Pantognathie auf der einen Seite und Prognathie oder Hypognathie auf der andern Seite zu erkennen geben, sei hier nur hingewiesen.

Daß nun weiterhin der von mir als Tergit des Prothorax ge deutete dorsale Teil des ersten Körperringes der Larve mitsamt den pleuralen Borsten dieses Ringes (PB_1) in Wirklichkeit den angenommenen Wert besitzt, dürfte durch die Befunde an der Puppe und Imago mit Sicherheit erwiesen sein. Es gliedert sich der Prothorax der Imago genau in der Lage heraus, wie er bei der Larve durch die gestrichelten Linien angedeutet ist. Es scheint mir nicht, daß gegen diese Deutung irgendwelche Bedenken geltend gemacht werden können.

Wohl aber muß die Frage aufgeworfen werden, ob das nun folgende Tergit II einem besonderen Segment angehört. Die Deutung dieses Tergites bzw. Segmentes bildet den Kernpunkt des Problems der segmentalen Gliederung des Insektenthorax.

Außer meiner oben gekennzeichneten Auffassung kommen hier drei Möglichkeiten in Betracht:

1) Die 2. tergale Platte der Larve und das vordere Stigmenpaar gehören zum Prothorax und werden bei der Puppe und Imago sekundär dem Mesothorax angegliedert.

2) Es handelt sich a priori um Teile des Mesothorax, die sekundär bei der Larve dem Prothorax einbezogen sind.

3) Die zwischen Prothorax und dem bisherigen Mesothorax ein-

geschobenen Teile stellen die tergopleuralen Reste eines mesothoracalen Vor-, Komplementär- oder Intersegmentes (Kolbe, Börner) dar. Auch in diesem Falle würde angenommen werden müssen, daß dieses Vorsegment bald zum Prothorax (Larve), bald zum Mesothorax in nähere Beziehung träte.

Eine primäre Zugehörigkeit der 2. Rückenplatte zum Prothorax halte ich für durchaus unwahrscheinlich, da der Prothorax als solcher sowohl bei der Larve, als auch bei der Puppe und Imago sich als zwar reduziertes, aber durchaus einheitliches Gebilde abgliedert.

Gegen die Annahme einer Zugehörigkeit der 2. Platte zu dem nächstfolgenden Segment ist geltend zu machen, daß dieses Segment mit seinen 2 Tergalplatten, den 20 dorsalen und 4 lateralen Borsten genau denselben Wert dokumentiert, wie die übrigen thoracalen und abdominalen Segmente. An den Segmenten VI—IX sind zwar dorsal je 3 Platten vorhanden, aber die vordere Platte dieser Segmente ist stets ohne echte Borsten, sie muß als eine sekundäre Bildung infolge Dehnung der Intersegmentalhaut (Brauer, 1883) angesprochen werden. Zudem dürfte das Verhalten des Rückenteiles dieses Segmentes bei der Puppe (laterale Insertionsbreite der Flügel) und bei der Imago (Scutellum) die vollwertige Segmentnatur nbeweise

So bliebe nur die Möglichkeit, ein Vorsegment anzunehmen. Gegen die Vorsegmenttheorie sprechen aber durchaus gewichtige Gründe (vgl. auch Voß, a. a. O. I. S. 285. II. S. 495). Meines Erachtens läßt die Tatsache, daß Vorsegmente im allgemeinen nur für den Thorax angenommen werden, und auch hier (bei *Psychoda*) nur ein einziges Vorsegment vorhanden wäre, während alle übrigen Segmente sich als völlig und in gleicher Weise einheitlich erweisen, vielmehr nur darauf schließen, daß ihre Annahme mehr oder weniger ein Notbehelf³ ist, mit andern Worten, daß an der bisherigen Deutung der thoracalen Gliederung etwas nicht stimmt. Jedenfalls könnte es sich in unserm Falle nur um die dorsalen und lateralen Teile eines solchen Vorsegmentes handeln; die Ventralseite der *Psychoda*-Larve gibt in ihrer klaren Gruppierung der je 12 sternalen Borsten der vorderen Segmente keinerlei Anhalt für das Vorhandensein eines Vorsegmentsternits. Zudem muß, wie wir noch sehen werden, es als sehr wahrscheinlich gelten, daß dieses »Vorsegment« nicht nur wie bei den Psychodiden, während des Larvenlebens, sondern bei vielen Insektengruppen völlig sich mit dem Pro-

³ Das gilt natürlich auch hinsichtlich der Theorie Verhoeffs, nach der sich der Thorax (bei Japygiden und Emibiiden) primär aus 6 Segmenten (Microthorax, Prothorax, Stenothorax, Mesothorax, Cryptothorax und Metathorax zusammensetzt! Vgl. bes. Abh. Kais. Leop.-Car. Akad. Bd. LXXXII. Nr. 2.

thorax verbindet, also keine nähere Beziehung zu dem folgenden Segment verrät. Das würde natürlich an sich noch keinen stichhaltigen Grund gegen die Annahme eines »Vorsegmentes« ergeben. Wichtig ist jedenfalls, daß dieses Segment sich in mancher Hinsicht als den übrigen Segmenten gleichwertig zeigt. Eine Gleichwertigkeit prägt sich nicht nur in der Ausdehnung des Tergits bei der Imago, sondern auch in dem Vorhandensein von pleuralen Anhängen aus (vgl. später, Lepidoptera). Es wäre merkwürdig, wenn nur gerade an dieser einen Stelle des Insektenkörpers, zwischen Pro- und Mesothorax, sich ein so hochwertiges Vorsegment erhalten haben sollte⁴. Und selbst wenn wir uns mit dieser Tatsache abfinden würden, so wären wir damit nicht der Notwendigkeit enthoben, nunmehr für dieses Vorsegment ein ähnliches Verhalten annehmen zu müssen, wie es sich nach meiner Theorie für das 1. Abdominalsegment ergibt: Reduktion der ventralen Teile und sekundärer Eintritt in die Funktionen eines beintragenden Segmentes.

So liegen durchaus keine zwingenden Gründe vor, meine Deutung von vornherein abzulehnen, die — um das hier ausdrücklich zu betonen — schon im wesentlichen durch die Auffassung Palméns⁵ (S. 59) von der metathoracalen Natur des Scutellums gegeben war.

Folgt man aber bis hierher meiner Theorie, so ist die Zugehörigkeit der Dipterenflügel — dies entgegen Palmén — zum Metathorax und die Sternitlosigkeit des 1. Abdominalsegmentes eine notwendige weitere Folgerung.

Die neue Theorie besitzt folgende wesentlichen Vorzüge:

a. Die Vorgänge bei der Metamorphose werden leichter verständlich, der ganze Umformungsprozeß erscheint durchaus vereinfacht, da der Körper der Imago hinsichtlich der Lagebeziehung seiner Teile sich so aus dem larvalen Körper herausbildet, wie er von vornherein gewissermaßen »angelegt« ist.

b. Die Hilfsannahme etwaiger Vorsegmente (Kolbe, Börner) oder sogar eines verloren gegangenen thoracalen Segmentes (Verhoeff) wird unnötig. Die neue Auffassung beseitigt zugleich die vielen Unklarheiten, die über das Verhalten des 1. Abdominalsegmentes vor allem der höheren Insekten bisher geherrscht haben.

⁴ Immerhin möchte ich nicht unterlassen, auf die Larven von Chilopoden (*Strongylosoma*, *Polydesmus*) zu verweisen, bei denen zwischen den ersten beiden beintragenden Segmenten ein beinloses Segment eingeschaltet ist. Bei den Larven von *Iulus* trägt das dritte Segment keine Extremitäten (vgl. Korschelt u. Heider, Lehrb. d. vgl. Entwicklungsgesch. d. wirbell. Tiere. Spez. Teil. S. 738. 739. Jena 1893.

⁵ Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877.

c. Auch die Unsicherheit über die Segmentzugehörigkeit der Stigmen (vgl. meine frühere Veröffentlichung) findet eine endgültige Klarstellung durch die Erkenntnis, daß auch bei den scheinbar mit prothoracalem Stigma versehenen Larven dieses Stigma dem Mesothorax zugehört, und das zweite Stigma das erste abdominale ist.

Was gerade letzteren Punkt betrifft, so fordert die typische Zahl von 10 Stigmenpaaren bei sämtlichen pterygogenen Insektenordnungen geradezu mit Notwendigkeit eine generell geregelte Auffassung von ihrer Verteilung heraus. Es ist verwunderlich, daß seit Palméns grundlegender Untersuchung das Thema der Stigmenanordnung so wenig Berücksichtigung gefunden hat. So sehr begrüßenswert in dieser Hinsicht die neuere Arbeit Künneths⁶ ist, größere Klarheit ist durch sie nicht geschaffen, da Künneth von der zweifellos irrigen Annahme einer intersegmentalen Lage der thoracalen Stigmen ausgeht und außerdem die Genesa der Stigmen nicht genügend berücksichtigt, somit zu falschen Resultaten gelangen mußte. Hätte Künneth nur die Gesamtzahl der Stigmen bei den von ihm untersuchten Insekten ins Auge gefaßt, so hätte er feststellen können, daß die Zahl der eigentlichen Bruststigmen nicht »verschieden«, sondern stets dieselbe ist.

Wem übrigens die durch meine Hypothese notwendig gewordene Annahme einer Verschiebung der thoracalen Extremitätenanlagen der Larve in das nächstfolgende Segment als ungeheuerlich erscheinen möchte, der sei darauf verwiesen, daß gerade, was die Stigmen betrifft, bisher ohne große Bedenken eine Verlagerung angenommen wurde. Es würde ein leichtes sein, eine Unmenge von Beispielen dafür beizubringen, einige von ihnen werde ich später noch erwähnen. Börner⁷ (S. 293) nimmt für *Japyx* sogar eine Vorwärtsverschiebung um ein oder etwas mehr als ein ganzes Segment an, so daß er das »1. abdominale ziemlich vorn im Metathorax, das 2. abdominale hinten im Metathorax, das 3. hinten im 1. abdominalen Segmente usf.« sucht! Wodurch soll eine solche Verschiebung der Stigmen begründet sein?

Die Annahme einer Verlagerung der beintragenden Sternite bei der Larve, so einleuchtend sie bei den holometabolen Insekten mit Rücksicht auf die Lage der Beine bei der Imago ist, hat zunächst, ebenso wie eine etwaige Verschiebung von Stigmen, etwas durchaus Befremdendes an sich. Dies um so mehr, als sich bei konsequenter

⁶ Künneth, Fr., Die Stigmenversorgung des Insektenthorax. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 112. 1914.

⁷ Börner, C., Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. Verhoeffs. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.

Anwendung meiner Hypothese auf die übrigen Insektenordnungen zeigen wird, daß sie als ein allgemein gültiges Prinzip angesehen werden müßte. Ich habe bereits in meiner früheren Arbeit der Ansicht Raum gegeben, daß eine solche Verlagerung der drei Beinpaare nach hinten durch die »Tendenz« erklärt werden kann, die zum Tragen des Körpers bestimmten Anhänge dem Schwerpunkt des Körpers zu nähern. Ist diese Verlagerung bei allen eigentlichen Insekten vorhanden — und zu diesem Ergebnis muß vermutlich die Annahme meiner Hypothese führen —, so kann sie nur von landlebenden Vorfahren erworben sein. Die Untersuchung des Thorax von *Gryllus* hat Voß einen »einzigen Beweis für die Auffassung von der kinematischen Natur der Gliederung des Chitinskelettes« (1912. Bd. 101. S. 660) geliefert. Es liegen nun meines Erachtens keine Bedenken vor, anzunehmen, daß eine Verschiebung der Insertion der Beinpaare nach hinten aus zwingenden kinematischen Gründen — nehmen wir als krasses Beispiel etwa einen Käfer — sich zu einem allgemein gültigen, bereits embryonal ausgeprägten Prinzip herausbilden konnte. Zugleich mit der Verschiebung der beintragenden Sternite mußte sich die Reduktion des 1. abdominalen Sternites so weit geltend machen, daß auch bereits embryonal dieses Sternit nicht nachweisbar wird. Diese Reduktion hat nichts Verwunderliches an sich, wenn wir bedenken, daß bei manchen Insektengruppen auch das 2. oder selbst 3. abdominale Sternit deutliche Anzeichen einer Reduktion nicht nur bei der Imago, sondern auch bei der Larve aufweist. Als solche möchte ich z. B. das Fehlen von abdominalen Füßen an einem oder zwei vorderen abdominalen Sterniten (also nach neuer Zählung dem 2. oder 2. und 3. abdominalen Sternit) der Larven von Blattwespen und Schmetterlingen ansehen, Tatsachen, die zweifellos als Beweise für die geringere Wertigkeit der betreffenden Sternite gelten können.

Um das Wesentliche kurz hervorzuheben: es handelt sich bei der Annahme einer Verlagerung der drei Beinpaare bzw. ihrer Sternite und einer Reduktion des 1. abdominalen Sternites darum, daß ich einen Zustand, den das ausgebildete Insekt aufweist, als bereits embryonal angelegt betrachte, und ferner darum, daß ich ein Verhalten, welches die landlebenden Vorfahren der Insekten erwarben, als zu einem allgemein gültigen Organisationsprinzip entwickelt ansehe.

Die größten Schwierigkeiten bereitet die neue Auffassung wohl hinsichtlich einer Erklärung der »falschen« Segmentgrenzen des Thorax. Ich weiß nicht, ob es möglich sein wird, diese Schwierigkeiten restlos zu beseitigen. Es mag zunächst darauf hingewiesen

werden, daß die Tergite in ihrer Zahl und Lage erhalten bleiben, somit die dorsalen Segmentgrenzen gegeben sind. Sodann liefert uns die hintere Kopfgrenze der Psychodidenlarve das Beispiel einer neuen, sekundären Segmentbegrenzung. Allerdings wird diese Grenze durch ventralwärts erfolgte Ausdehnung des im wesentlichen tergalen Bezirkes des betreffenden Segmentes bewirkt, kann also nicht ohne weiteres mit den übrigen sekundären Segmentgrenzen des Thorax verglichen werden.

Immerhin besteht eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den am Hinterkopf sich tatsächlich vollziehenden Lageveränderungen (Übergang von der Prognathie zur Hypognathie) und den hypothetisch für den Thorax angenommenen Verschiebungen. Vielleicht kann auch als Beispiel solcher Verschiebungen das Hinterende mancher Insekten herangezogen werden. Wenn die Cerci ursprünglich dem 11. Segment (Heymons)⁸ angehören, so muß in den Fällen, wo sie am 9. oder 10. Abdominalsegment inserieren, eine Verlagerung ihrer Muskulatur stattgefunden haben, die durch die Annahme einer Verschmelzung der hinteren Segmente wohl kaum restlos erklärt werden kann.

Schließlich sind auch die Grenzen der Thoracalsegmente selbst bei ziemlich gleichmäßig und scharf gegliederten Larven gerade in den lateralen (pleuralen) Bezirken durchaus meist nicht sehr deutlich und den dorsalen Grenzen entsprechend. Sie deuten vielfach mehr oder weniger ausgesprochen auf eine Verschiebung gemäß unsrer Theorie hin.

Ob über die für den Thorax angenommenen Lageverschiebungen eine genaue Untersuchung des Muskelsystems Aufschluß geben kann, erscheint mir zweifelhaft. Die Anordnung und Ausbildung der Muskulatur, wenn auch in mancher Hinsicht vielleicht irgendwelche gesetzmäßige Gestaltung erkennbar sein mag, unterliegt vorwiegend zweifellos kinematischen Forderungen. Zudem ist zu unterscheiden zwischen segmentaler und intersegmentaler Muskulatur. Wir wissen nun nicht ohne weiteres, inwiefern etwa ursprünglich intersegmentale Muskeln durch eine Verschiebung der Lagebeziehungen zu scheinbar segmentalen geworden sein können, ebenso umgekehrt. Die bisherigen Untersuchungen über die thoracale Muskulatur — das gilt vor allem auch für die überaus wertvollen und lehrreichen Arbeiten von Voß — sind natürlich auf der Grundlage einer andern Auffassung der thoracalen Gliederung erfolgt und können nur durch eingehenden Vergleich oder gründliche Nachprüfung nach neuen Gesichtspunkten für die Lösung des neuen Problems verwertet

⁸ Heymons, R., Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. Akad. d. Wiss. Berlin 1895.

werden. Hier liegt ein ebenso dankbares als schwieriges Feld für weitere Arbeiten vor, für die uns Voß die Methode gezeigt hat.

Eine weitere Frage bildet das Verhalten des Nervensystems. Ich habe eine Untersuchung desselben bei der Larve von *Psychoda* — die Imago bietet infolge nahezu völliger Verschmelzung der thoracalen Ganglien keine einfachen Verhältnisse — in Angriff genommen, um vor allem festzustellen, von welchen Ganglienknotten aus die einzelnen echten (Sinnes-)Borsten, besonders der Imaginalscheiben, innerviert werden, bin jedoch bisher zu keinem befriedigenden Resultat gelangt.

Es handelt sich im wesentlichen um folgende Teilfragen: 1) Von welchen Ganglienknotten werden die Flügel innerviert? 2) Wie verhält es sich mit den Ganglienknotten des 1. Abdominalsegmentes?

Zu 1) ist zu bemerken, daß nach den bisherigen Untersuchungen (vgl. Holste⁹; die Arbeiten Brandts sind mir augenblicklich unzugänglich) der vordere Flügel nerv dem 2., der hintere dem 3. thoracalen Ganglion entspringt. Das könnte zunächst gegen die Auffassung einer Zugehörigkeit der Flügel zum Metathorax und 1. Abdominalsegment sprechen.

Aber es ist hier in die Wagschale zu werfen, daß der Flügel nerv sich wesentlich von dem Beinnerv des betreffenden Ganglions unterscheidet, er entbehrt eines besonderen, ihm zugehörigen Lappens (vgl. Deegener¹⁰, S. 111). Es scheint mir noch der Nachprüfung wert zu sein, ob wirklich der Nerv des Vorderflügels primär dem 2. thoracalen Ganglion angehört. Aber selbst wenn dies der Fall sein sollte, so ist weiterhin zu bedenken, daß die Flügel eine sekundäre, jedenfalls erst nach der hypothetisch erfolgten Lageverschiebung der thoracalen Teile erworbene Bildung darstellen, und der Flügel nerv im wesentlichen ein parietaler Nerv ist. Es scheint nun durchaus keine Besonderheit zu bieten, daß die peripheren Nerven eines Ganglions in das nächstfolgende Segment hinübertreten (vgl. auch Voß II. S. 495). Somit kann die Innervation des Vorderflügels vom mesothoracalen Ganglion aus nicht so ohne weiteres gegen die Annahme einer metathoracalen Natur dieser Flügel verwertet werden.

Ähnlich verhält es sich hinsichtlich des Halteren- oder hinteren Flügel nervs, der nach der neuen Auffassung dem Ganglion des 1. Abdominalsegmentes angehören müßte, falls nicht auch hier ein vicariierendes Eintreten von peripheren Nerven des 3. thoracalen Ganglions

⁹ Holste, Georg, Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 96. 1910.

¹⁰ Deegener, im Handb. d. Entomologie von Chr. Schröder. Bd. I. Jena 1913.

in die pleuralen und tergalen (allein erhaltenen) Teile dieses Segmentes angenommen wird. Was dieses Ganglion des 1. Abdominalsegmentes betrifft, so muß ausdrücklich bemerkt werden, daß es sich hier nicht um das bisherige 1. Abdominalganglion — das ja ebenfalls vielfach in engere Beziehung zu dem 3. Thoracalganglion tritt — handelt, sondern um das Ganglion eines bisher nicht mitgezählten Segmentes! Sollte es mit dem Sternit dieses Segmentes ganz verloren gegangen oder etwa noch in Teilen des 3. thoracalen Ganglions oder bisherigen 1. abdominalen Ganglions nachweisbar sein? Es ist vielleicht von Wert, darauf hinzuweisen, daß vielfach (vgl. Holste, a. a. O., für *Dytiscus*) der erste Abdominalknoten auffallenderweise zwei Segmente versorgt! Nach Michels¹¹ (S. 649) entspricht bei der Larve von *Oryctes nasicornis* »die Zahl der Bauchmarksknoten genau der Zahl der Körpersegmente, wie denn auch eine Übereinstimmung in der Segmentierung der hinteren Partie des Bauchmarkes, in der Verteilung der peripheren Nerven und in der Metamerie des Körpers herrscht, wie wir sie besser nicht wünschen können. Nur in betreff der ersten vier Anschwellungen bleibt diese Übereinstimmung der Gliederung zwischen Nervensystem und Körpersegment keine so vollständige, insofern hier ja die peripheren Nerven nicht zu dem der Zahl nach zur betreffenden Ausbauchung gehörigen Leibesmetamer ziehen, sondern stets zum nächst vorderen. Mehr noch wird dann dieses symmetrische Verhalten durch die fünfte (da M. das Unterschlundganglion mitzählt, also 1. abdominale! D. Verf.) Bauchmarksanschwellung gestört, die, wie erwähnt, zwei Körpersegmente innerviert«.

Es liegen also in der Tat hier Anzeichen vor, daß ein vorderer abdominaler Ganglienknoten verloren gegangen ist.

Was nun noch die Gesamtzahl der Körpersegmente betrifft, so ist, wie bereits angedeutet, durch die neue Zählung ein Segment hinzugewonnen, indem der bisherige Metathorax zum 1. Abdominalsegment wird. Es müßte also — die Annahme liegt zunächst auf der Hand — durch Untersuchung der embryonalen Entwicklung die volle Zahl sich bestätigen.

Das ist nun aber offenbar nicht der Fall, wie schon daraus hervorgeht, daß auch die Vorsegmenttheorie bisher durch embryonale Befunde nicht gestützt worden ist. Es muß hier berücksichtigt werden, daß die neue Zählung nur darauf beruht, daß der bisherige Prothorax der Larven als aus 2 Segmenten bestehend, rich-

¹¹ Michels, Beschreibung des Nervensystems von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.

tiger: in seinen tergalen Teilen als doppelwertig erkannt wurde, während sein Sternit einwertig ist.

Die Verschmelzung der beiden vorderen Tergite des Thorax zu einem einheitlichen Komplex — die übrigens ihr Seitenstück in der innigen Vereinigung der Kopf- und vielfach der hinteren Körpersegmente hat — muß offenbar als (relativ) primärer Zustand angesehen werden, den auch die niedersten Formen aufweisen, und der allgemein in der embryonalen Entwicklung sich ausprägt. Nur so ist es zu verstehen, daß sämtliche Insektenlarven (Ausnahme: Ephemeren?) diesen Zustand zeigen und erst sekundär bei manchen Larven die Doppelwertigkeit des vorderen Tergites erkennbar wird, daß weiterhin in dem einen Fall (Coleopteren u. a.) die Vereinigung eine dauernde bleibt, in dem andern Fall (Dipteren, Hymenopteren u. a.) erst bei der Puppe und Imago eine deutliche Trennung erfolgt, so daß hier das »Pronotum« in scheinbar reduzierter, dort in stark entwickelter Ausbildung auftritt.

Fragen wir uns nun aber, weshalb in dem einen Fall die Trennung erfolgt, und der Prothorax sich als besonderes Gebilde abgliedert, in dem andern Fall nicht, so ist das eine Frage, die offenbar von vornherein den genannten Insektengruppen je einen gesonderten phylogenetischen Entwicklungsgang zuweist, im übrigen aber wohl nicht so einfach zu beantworten ist.

Um auf den Nachweis des — wie gesagt — zu der bisherigen Zahl hinzugewonnenen Segmentes durch Untersuchung embryonaler Verhältnisse zurückzukommen, so muß betont werden, daß es sich nach der neuen Auffassung um ein echtes, den übrigen gleichwertiges Segment handelt, also versucht werden muß, nicht nur die Doppelwertigkeit des vorderen thoracalen Tergites, sondern auch den Verbleib des entsprechenden Ganglienpaares, bzw. die Doppelwertigkeit des 1. abdominalen (oder auch 3. thoracalen) Ganglions (vgl. oben) festzustellen. Sollte sich dieser doppelte Nachweis einwandfrei führen lassen, so würde damit eine wertvolle Stütze der neuen Deutung gewonnen sein. Falls man im Sinne Kolbes ein Vor- oder Intercalarsegment annehmen will, so ist zu unterscheiden, ob diesem sternitlosen, jedenfalls nicht beintragenden Segment ursprünglich ein Ganglienpaar zuerkannt wird — dann ist eine Doppelwertigkeit des 1. oder 2. thoracalen Ganglions in Betracht zu ziehen; oder ob man sich mit dem Nachweis der pleuralen und tergalen Teile dieses Segmentes begnügt. Mir will es scheinen, daß wir auch bei Annahme der Vorsegmenttheorie der Forderung einer eingehenden Berücksichtigung der nervösen Elemente dieses in seinen dorsalen Teilen doch jedenfalls sehr hochwertigen Segmentes nicht

werden entraten können. Bei den Schwierigkeiten, die eine feinere Untersuchung des Nervensystems, insbesondere hinsichtlich der embryonalen Ausbildung bereitet, muß es jedoch als fraglich erscheinen, ob wir hier so bald zu sicheren Resultaten gelangen.

Jedenfalls ist die Feststellung, daß — offenbar bei allen Insekten — vier Segmente an der Bildung des Thorax beteiligt sind, zu denen das »Segment médiaire« Latreilles als fünftes hinzukommt, nicht nur für die vergleichende Morphologie, sondern vor allem für die Klarstellung phylogenetischer Beziehungen der Insekten von großer Bedeutung.

Naturgemäß muß es sich zunächst darum handeln, die an den Psychodiden gewonnenen Gesichtspunkte auch auf die übrigen Insektenordnungen in Anwendung zu bringen. Es fehlt nicht an gründlichen Versuchen, über den segmentalen Aufbau des Thorax Gewißheit zu erlangen. Aber schon die verschiedenartigen, bereits erwähnten Theorien über Vorsegmente oder verloren gegangene Segmente und über das Verhalten der vorderen abdominalen Tergite und Sternite zeigen, daß wir noch weit von einer endgültigen Lösung des Problems entfernt sind. Vor allem fehlt es im allgemeinen an einer eingehenden morphogenetischen Prüfung des Verhaltens der einzelnen Abschnitte. In dieser Hinsicht dürfte die Methode, nach der die segmentale Gliederung der Psychodiden untersucht wurde, wertvolle Winke enthalten.

Selbst in diesem Sinne größere Untersuchungen anzustellen, muß ich mir zurzeit versagen. Sie werden sich für manche Insektengruppen nicht ohne größere Mühe durchführen lassen. Ich möchte aber nicht versäumen, im folgenden eine Reihe von Beobachtungen, Anregungen und Fragen zusammenzustellen, die als Einführung in eine spezielle Untersuchung der verschiedenen Insektenordnungen nach den neuen Gesichtspunkten von Wert sein können. Wenn ich dabei im allgemeinen von dem Standpunkt einer Richtigkeit meiner Hypothese ausgehe, so sind dafür rein praktische Gesichtspunkte maßgebend.

Verschiedentlich werde ich auf die bereits erwähnte Arbeit Künneths (abgekürzt: K.) und die ihr beigefügten Abbildungen Bezug nehmen.

I. Hymenoptera (Fig. 3—5).

Über die thoracale Gliederung der Bienen und Wespen hat Zander¹² eine Untersuchung angestellt und der Hoffnung Ausdruck

¹² Zander, Enoch, Studien über die Honigbiene (*Apis mellifica*). I. Die Gliederung des thoracalen Hautskelettes der Bienen und Wespen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 95. H. 4. 1910.

gegeben, daß durch sie »der Streit um die Gliederung des thoracalen Hautskelettes endgültig beseitigt ist« (S. 517). Diese Hoffnung ist zum mindesten als verfrüht zu betrachten. Ein Vergleich der Fig. 3 (*Psychoda*) mit Fig. 4 (*Apis*) läßt deutlich erkennen, daß auch bei *Apis* Scutellum und vorderes Flügelpaar in Beziehung zueinander stehen. Daß aber, wie bei den Psychodiden, das Scutellum der

Fig. 3.

Fig. 4.

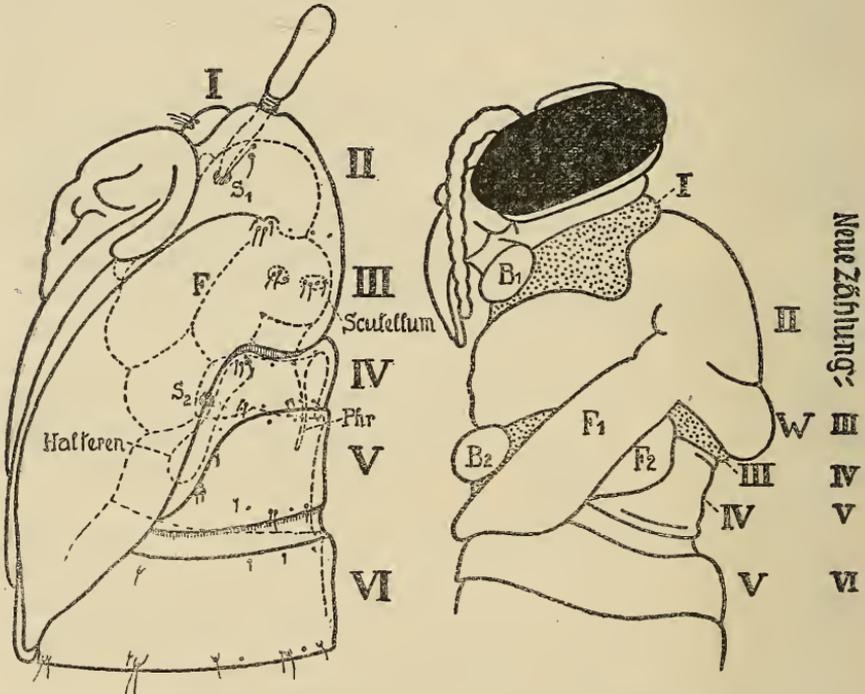


Fig. 3. Kopf, Thorax und vorderes Abdomen der Puppe von *Psychoda*. Der imaginale Körper ist durch gestrichelte Linien angedeutet.

Fig. 4. Kopf, Thorax und vorderes Abdomen eines der letzten Entwicklungsstadien der Biene (Drohne). Nach Zander. W, Scutellum.

Hymenopteren metathoracal ist, unterliegt keinem Zweifel, wenn man die Lage der Stigmen betrachtet. Allgemein kommen den Hymenopteren 10 Stigmenpaare zu. Bei den Blattwespenlarven zählt Zander irrtümlicherweise nur 9 Paare. Künneth hat schon darauf hingewiesen, daß sich zwischen dem 2. und 3. Segment eine weitere winzige Stigmenanlage findet, die erst bei den Imagines zu funktioneller Bedeutung gelangt (K., S. 75). Ich kann diesen Befund nur bestätigen. Die Lage von $S_3 - S_{10}$ (Zander, l. c., Tafel XVIII) läßt keinen Zweifel über die Zugehörigkeit zu den betreffenden Abdominalsegmenten bestehen. Welchen Segmenten gehören aber S_1 und S_2 an?

Offenbar müssen wir S_2 dem bisherigen 3. Segment zurechnen (vgl. K. Fig. 4 u. 5); es liegt dieses Stigma dicht an dem vorderen Rande des genannten Segmentes. S_1 soll nach Zander und Künneth dem Prothorax angehören, dessen hinterem Rande es genähert liegt. Richtiger ist es zweifellos, das vordere Stigma (vgl. Fig. 5) bei den Imagines dem Mesothorax zuzuzählen. In der Tat ist es augenscheinlich, daß das scheinbar prothoracale Stigma der Hymenopterenlarven seine Lage am 1. Segment nur dem Umstand verdankt, daß bei ihnen ebenso wie bei den Dipterenlarven das vordere Segment aus zwei Segmenten verschmolzen ist. Wir haben also in S_1 das mesothoracale, in S_2 das 1. abdominale Stigma zu erblicken. Dementsprechend ändert sich natürlich die Zählung der Segmente. Das Scutellum wird bisher dem Mesothorax zugerechnet, weil man übersehen hat, daß bei der Puppe Meso- und Metanotum (wie bei *Psychoda*) verwachsen. Man kann ohne große Mühe an den Figuren Zanders (l. c. Tafel XVIII) diese Verschmelzung verfolgen. Aber noch eine weitere Feststellung läßt sich schon an diesen Figuren machen. Betrachten wir die Entwicklung der Ventralseite, so gewinnen wir durchaus den Eindruck, daß die Anlagen der drei Beinpaare annähernd bei der Larve schon die Stellung einnehmen, in der sie bei der Imago zur Entfaltung kommen! Von einer nachträglichen, im Laufe der Entwicklung vor sich gehenden Verschiebung nach hinten ist, wenn man die Figuren genau betrachtet, nichts zu entdecken. Die Figuren 7 und 8 Zanders (l. c. S. 516) lassen die endgültigen Lagebeziehungen deutlicher erkennen. Es ist an diesen Figuren nur die Segmentbezeichnung zu verändern ($W = III d$, $III d = IV d$ usw.), um ersichtlich zu machen, daß Hinterflügel und S_2 dem IV. (also 1. abdominalen) Segment angehören, dem das Sternit fehlt. Das Sternit des 2. abdominalen Segmentes ist zwar stark reduziert, aber offenbar nachzuweisen.

Ziehen wir die Larven der Tenthrediniden, die mit entwickelten thoracalen Beinpaaren versehen sind, zu einem Vergleich heran (K., Fig. 6) und setzen wir auch hier die neue Segmentbezeichnung ($I + II$, III , IV) ein, so erhalten wir dieselben Verhältnisse, wie bei der Larve von *Psychoda*, d. h. die Beine sind um ein Segment nach hinten verschoben. Wie steht es aber mit dem zweiten Maxillenpaar? Ohne Zweifel gehört dieses dem Kopf der Larve an, nicht wie bei der *Psychoda*-Larve dem Prothorax. Die Hymenopterenlarven sind also pantognath, zugleich aber hypognath, wie die Imago von *Psychoda*.

Der segmentale Aufbau des Hymenopteren thorax vollzieht sich demnach annähernd in derselben Weise, wie ich es für *Psychoda*

dargestellt habe. Abweichungen bestehen darin, daß bei den eucephalen Hymenopterenlarven die 2. Maxillen zum Kopfabschnitt gehören, daß fernerhin auch das 2. Abdominalsegment ein stark reduziertes Sternit aufweist (vgl. oben S. 63) und bei den apocriten Hymenopteren völlig zum Thorax tritt. Hier setzt sich also der Thorax aus 5 Segmenten zusammen.

Zur näheren Erläuterung der segmentalen Gliederung des Hymenopteren thorax füge ich eine nach Janet¹³ kombinierte Abbildung

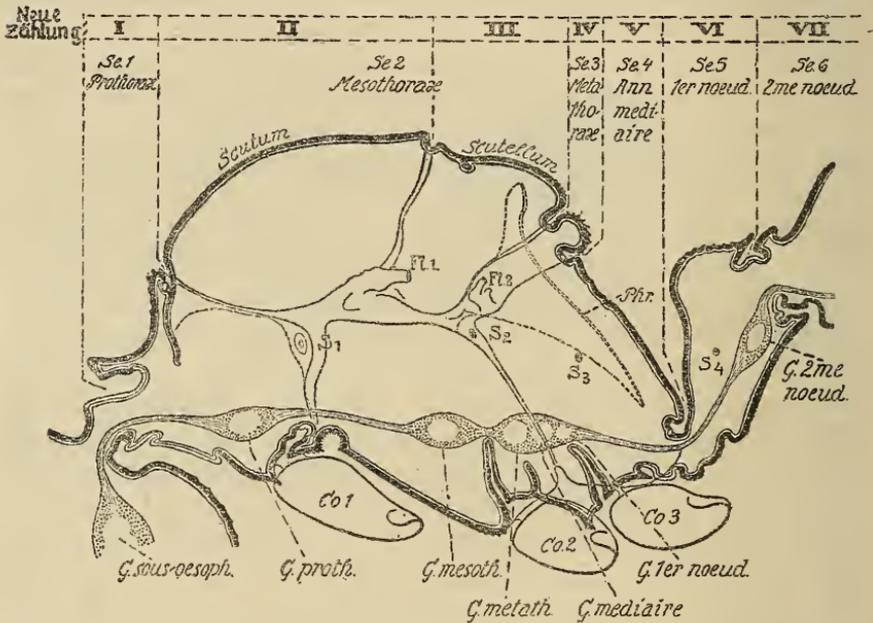


Fig. 5. Thorax von *Myrmica rubra* (Königin). Nach Janet. Mit den Bezeichnungen des Autors (kursiv) und nach neuer Deutung.

(Fig. 5) des Thorax und vorderen Abdomens von *Myrmica rubra* bei, die im einzelnen kaum noch der Erklärung bedarf. S_1 ist durch eine vorspringende Falte des Prothorax verdeckt, gehört, wie auch Janet angibt, präsegmental dem Mesothorax an. Die übrigen Stigmen sind abdominal. Die Flügelpaare inserieren am Metathorax und 1. Abdominalsegment, es entsprechen also nach wie vor die Hinterflügel den Halteren.

Bemerkenswert ist die starke Reduktion des IV. (1. abdominalen) Tergits. Ohne Zweifel ist sie, wie bei *Psychoda*, durch die Ausbildung des Phragmas (*Phr*) hervorgerufen. Es scheint überhaupt

¹³ Janet, Charles, Recherches sur l'Anatomie de la Fourmie et essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris 1900.

dieses zwischen den Tergiten III und IV sich einfaltende (wohl ausschließlich der Intersegmentalhaut und dem Tergit IV angehörende Phragma für die Gestaltung des Thorax eine bedeutsame Rolle zu spielen.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß Janet für den Thorax von *Myrmica* 3 Ganglienknotten feststellt. Von diesen ist der letzte aus 3 Ganglien verschmolzen. Das ergibt zusammen 5 Ganglienpaare, genau der Segmentzahl entsprechend, die nach neuer Zählung der Thorax aufweist. Die beiden folgenden abdominalen Segmente haben je einen besonderen Knotten. Es ist diese Verteilung immerhin auffallend, wenn natürlich auch betont werden muß, daß nicht die Lage der Ganglien, sondern die von ihnen ausgehenden Nerven maßgebend sind.

Das »Segment médiaire« Latreilles ist nach meiner Zählung das 2. Abdominalsegment. Es scheint angebracht, an dieser Bezeichnung festzuhalten, obgleich Latreille das 1. Abdominalsegment im Auge hatte und auch bei den Dipteren das von mir im Anschluß an Palmén als »Postthorax« bezeichnete Segment für ein Segment médiaire gehalten hat (vgl. Brauer)¹⁴.

II. Lepidoptera.

Zahl der Stigmenpaare = 10. Bei der Imago (K., Fig. 9) gehört das vordere Paar präsegmental dem Mesothorax an, das 2. Paar liegt in der Nähe der hinteren Flügelwurzel. Bei der Larve findet sich dagegen das vordere Paar deutlich im hinteren Teile des 1. Segmentes, während das 2. Paar präsegmental dem bisherigen 3. Segment zugezählt werden muß (von K. ist in der Fig. 10 die Grenze von *III* zweifellos falsch angegeben). Setzen wir hier bei der Larve statt der bisherigen Bezeichnung *I*, *II*, *III* die neue Zählung *I + II*, *III*, *IV* ein, so ergeben sich dieselben Verhältnisse, wie bei den Psychodiden. Bei der Raupe sind ebenfalls die vorderen Segmente »gefälscht«, d. h. die 3 thoracalen Sternite um 1 Segment nach hinten verschoben. Der Kopf ist hypognath; ich vermute, daß die 2. Maxillen wie bei den Tenthredinidenlarven gelegen sind.

Der Thorax der Imagines ist offenbar in ähnlicher Weise aufgebaut wie bei den Dipteren und symphyten Hymenopteren, bemerkenswert ist auch hier die starke Reduktion des Prothorax.

Die Feststellung, daß die Vorderflügel dem Metathorax angehören, Pro- und Mesothorax also ohne Flügel sind, mag nunmehr auch die Bedeutung der prothoracalen und mesothoracalen Anhänge

¹⁴ Brauer, Fr., Über das Segment médiaire Latreilles. Sitz.-Ber. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. 85. Bd. 1882.

der Lepidopteren-Imagines, die Patagia und Tegulae, in eine schärfere Beleuchtung rücken.

Hinsichtlich der Patagia hat zuerst Cholodkovsky¹⁵ die Theorie aufgestellt, daß sie den Flügeln homolog seien. Haase¹⁶ wendet sich gegen diese Ansicht, indem er die Patagia als den Tegulae des Mesothorax gleichwertig anspricht. Diese letzteren mit den Flügeln zu homologisieren, ist natürlich bis jetzt niemandem eingefallen. Nunmehr steht aber einer solchen Annahme nichts im Wege. Ich habe auch bei den Psychodiden ähnliche Anhänge am Pro- und Mesothorax festgestellt, die ich mit demselben Namen belegt habe¹⁷. Es handelt sich hier um Schmuck- oder Duftorgane. Für die Psychodiden entnehme ich aus der gleichartigen Anordnung der pleuralen Borstengruppen bei der Larve (vgl. Fig. 1) ein deutliches Anzeichen dafür, daß die stets an der lateralen Grenze der Tergite inserierten Anhänge, Patagia, Tegulae, Flügel und Halteren, denselben morphologischen bzw. phylogenetischen Wert besitzen (vgl. l. c.). Einige Psychodiden weisen auch am Kopf ähnliche Anhänge auf (»Cornicula«). Ich möchte auch diese auf dieselbe Potenz zurückführen, muß aber bemerken, daß die nähere Untersuchung der Morphologie des Psychodidenkopfes noch aussteht.

Nach Haase (l. c. S. 713) finden sich auch am Prothorax mancher Hymenopteren Hautfalten, die den Patagia der Schmetterlinge ähnlich sind. Tegulae kommen nach Kolbe¹⁸ (S. 242) den Lepidopteren, Neuropteren, Trichopteren, Hymenopteren und Fulgoriden zu.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß Schultz¹⁹ die Patagia nicht als zwischen Notum und Pleuren eingefügt, also nicht als rudimentäre Prothoracalfügel ansieht. Es scheint mir aber die Beweisführung von Schultz nicht stichhaltig zu sein.

Die (auch von Berlese angewandte) Methode, die Tergite in mehrere hintereinander gelegene Abschnitte zu zerlegen, führt vielfach zu gekünstelten Deutungen. Die neue Auffassung der thoracalen Gliederung, durch die das Mesonotum das »Scutellum« verliert, vermag hier hoffentlich zur Klärung beizutragen.

¹⁵ Cholodkovsky, N., Zur Morphologie der Insektenflügel. Zool. Anz. Bd. 9. 1886.

¹⁶ Haase, E., Die Prothoracalanhänge der Schmetterlinge. Zool. Anz. Bd. 9. 1886.

¹⁷ Feuerborn, H. J., Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane) der Psychodiden usw. Arch. f. Naturgesch., im Druck.

¹⁸ Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

¹⁹ Schultz, Hildeg., Das Pronotum und die Patagia der Lepidopteren. D. Entom. Zeitschr. 1914. Heft 1.

Das von Eggers²⁰ eingehender beschriebene bitympanale Organ der Lepidopteren wird natürlich gemäß der neuen Zählung dem 1. abdominalen Segment zuzurechnen sein. Das entsprechende Stigmenpaar (S_2) scheint für die Atmung keine Bedeutung zu haben und in näherer Beziehung zu dem Tympanalorgan zu stehen, ähnlich wie auch bei *Psychoda* das 2. Stigmenpaar nicht der Atmung dient.

III. Trichopteren.

Nach Künneth (l. c. S. 78) erinnert der Bau des thoracalen Skelettes »in mancher Beziehung an die Schmetterlinge«. Der Prothorax ist nur schwach ausgebildet. Zwischen Thorax und Abdomen besteht keine scharfe äußere Grenze. Auf den Thorax entfallen von den 10 Stigmenpaaren nach der bisherigen Anschauung (Palmén) ein mesothoracales und ein metathoracales Paar.

Mangels eigener Untersuchungen kann ich nicht näher darauf eingehen, wie sich die Trichopteren der neuen Auffassung gegenüber verhalten. Ich vermute aber, daß die Verhältnisse hier ähnlich liegen, wie bei den Lepidopteren. Jedenfalls müßte auch bei den Larven der Trichopteren das vordere thoracale Tergit als aus zweien verwachsen angesehen werden.

Es liegt mir daran, darauf hinzuweisen, daß bei den Larven zwischen einem eruciformen und campodeoiden Typus unterschieden wird, ersterer mit hypognather, letzterer mit prognather Kopfstellung. Übergänge scheinen vorhanden zu sein. Es wäre nun von Wert, zu untersuchen, wie sich bei den verschiedenen Formen das 2. Maxillensegment verhält. Dabei ist auch die morphologische Bedeutung des »Horns« an der Unterseite des Prothorax zu berücksichtigen. Vielleicht entspricht es dem Sternum des 2. Maxillensegmentes. Außerdem ist näher zu prüfen, ob das vordere Tergit der Larven Anzeichen einer Doppelwertigkeit gegenüber den folgenden aufweist.

IV. Neuroptera (Fig. 6).

Die Larve von *Sialis* (Fig. 6) zeigt deutlich bei Berücksichtigung der Lage der 10 Stigmenpaare, daß auch hier Pro- und Mesothorax (bzw. Tergit I und II) verschmolzen sind. Das vordere Stigmenpaar ist bei Annahme dieser Verschmelzung mesothoracal, das 2. Paar gehört dem 1. Abdominalsegment an, dem das Sternit fehlt.

Bemerkenswert ist die Lage des vorderen Beinpaares. Es ist (wie übrigens auch bei Trichopterenlarven) im vorderen Teile des

²⁰ Eggers, F., Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der *Lepidoptera heterocera*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 41. 1919.

1. Segmentes inseriert. Der Kopf ist pantognath, aber man beachte, daß der sternale Teil des 2. Maxillensegmentes offenbar in näherer Verbindung mit dem Sternit des Prothorax bleibt.

Bei den Imagines scheint sich der Prothorax vom Mesothorax abzugliedern. Man vergleiche dazu die Figur 20 Künneths, aus der zugleich die mesothoracale Lage des 1. Stigmenpaares deutlich hervorgeht.

Eines besonderen Interesses wert ist vermutlich die Larve von *Osmylus*, zunächst wegen des halsartigen Verbindungsstückes (Prothorax?), sodann auch wegen ihrer scheinbar sehr regelmäßig segmental angeordneten Borsten, die auch der Puppe eigen sind und vielleicht in ähnlicher Weise sich morphologisch verwerten lassen, wie die Borsten bei *Psychoda*.

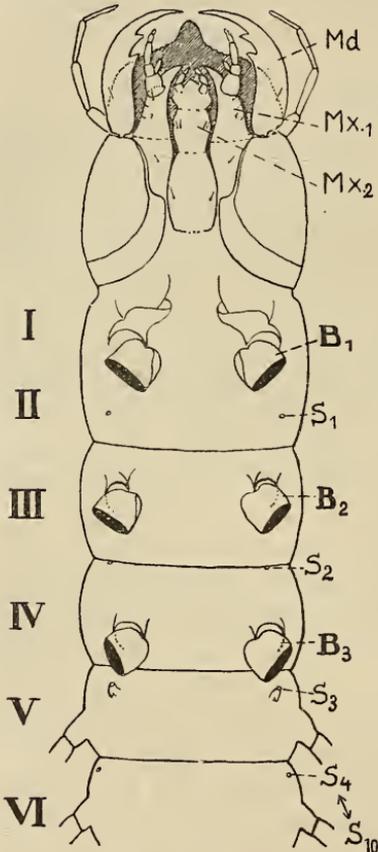


Fig. 6. Kopf, Thorax und vorderes Abdomen der Larve von *Sialis* (ventral). Vergr. 15:1.

V. Coleoptera (Fig. 7 und 8).

Sowohl den Imagines als auch den Larven kommen normal 10 Stigmenpaare zu. Bei den Larven scheint in der Regel das 2. Paar geschlossen und äußerlich schwer erkennbar zu sein. Es ist jedoch von Alt²¹ für die *Dytiscus*-Larve, von Künneths für eine Anzahl weiterer Käferlarven nachgewiesen.

Die Segmentzugehörigkeit der vorderen Stigmen ist sehr umstritten. Alt²² zählt das 1. Stigmenpaar der Larve von *Dytiscus* dem Mesothorax, das 2. Paar dem Metathorax, die entsprechenden Stigmen der Imago jedoch dem Pro- und Mesothorax zu. Es müßte also in der Puppe eine Verschiebung der thoracalen Stigmen nach

²¹ Alt, Willy, Über das Respirationssystem von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag z. Morphologie d. Insektenkörpers. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 99. 1912.

²² Alt, Über das Respirationssystem der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ebd. Bd. 99. 1912.

dem Kopf zu erfolgen, und zwar so, daß das larvale mesothoracale Stigma bei der Imago dem Prothorax zugehörig erscheint und das larvale metathoracale Stigma nach der Verschiebung beim Käfer in den Mesothorax zu liegen kommt. Auch das 1. abdominale Stigma erleidet eine Verschiebung nach vorn« (S. 430). Diese »Verschiebung« läßt schon darauf schließen, daß an der Deutung etwas nicht richtig ist. In der Tat liegt bei andern Käferlarven das vordere Stigmenpaar deutlich im postsegmentalen Teile des 1. Segmentes, wie Künneth an *Lucanus cervus* und *Oryctes nasicornis* nachweist (K., S. 82 und Fig. 14). Auch bei der Larve von *Necrophorus* (Fig. 7) ist diese Zugehörigkeit zum 1. Segment unverkennbar.

Fragen wir uns aber auch hier: was hat dieses 1. Segment zu bedeuten? Untersucht man das Tergit dieses Segmentes bei Larven, deren Tergite eine plattenförmige Ausbildung zeigen (z. B. *Dytiscus*, *Necrophorus*, *Dermestes*), so fällt sofort die relative Größe des vorderen Tergites in die Augen. Sie beträgt in der Regel etwa das Doppelte der Tergite der übrigen Segmente. Außerdem aber zeigen solche Larven, die auf den Tergiten bestimmte Reihen oder Gruppen von Borsten oder Haaren aufweisen, auf dem vorderen Tergit eine doppelte Reihe oder doppelte gruppenweise Anordnung dieser Borsten. Meinert gibt auch für die *Dytiscus*-Larve an: »Pronotum in scuto dorsali seriebus duabus transversis, integris vel in medio interruptis squamarum pedicularum« (eine Angabe, die allerdings Blunck²³ als ihm »unverständlich« bezeichnet).

Jedenfalls liegen Anzeichen vor, die auf eine Verschmelzung des Pronotums der Käferlarven aus 2 Tergiten hindeuten. Ich zweifle nicht daran, daß es möglich ist, den Nachweis für eine solche Verschmelzung der Tergite des Pro- und Mesothorax zu einer einheitlichen Platte gerade an Käferlarven durchzuführen. Sie ist das punctum saliens für die Deutung der thoracalen Gliederung und

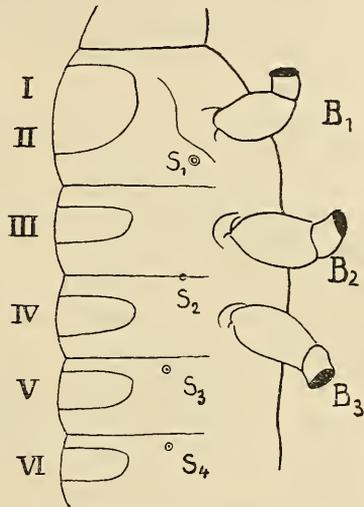


Fig. 7. Thorax und vorderes Abdomen der Larve von *Necrophorus* sp. (lateal). Vergr. 8:1.

Jedenfalls liegen Anzeichen vor, die auf eine Verschmelzung des Pronotums der Käferlarven aus 2 Tergiten hindeuten. Ich zweifle nicht daran, daß es möglich ist, den Nachweis für eine solche Verschmelzung der Tergite des Pro- und Mesothorax zu einer einheitlichen Platte gerade an Käferlarven durchzuführen. Sie ist das punctum saliens für die Deutung der thoracalen Gliederung und

²³ Blunck, Hans, Die Entwicklung von *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil. Die Metamorphose (Der Habitus der Larve). Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 117. 1918.

Stigmenverteilung. In Ergänzung dessen, was ich bereits früher sagte, sei bemerkt, daß das Studium der embryonalen Entwicklung hier scheinbar zu keinem Ergebnis führt, wenigstens findet sich in den Untersuchungen Bluncks²⁴ und Korschelts²⁵ kein Anhalt für eine Verwachsung der vorderen beiden thoracalen Tergite. Mehr Aussicht wird meines Erachtens eine eingehende Untersuchung der tergalen Behaarung bieten, wobei es allerdings nötig ist, zunächst — wie es von mir an den Psychodidenlarven durchgeführt ist — den morphologischen Wert der Borsten oder Haare festzustellen, d. h. »echte« segmentale Borsten von etwa accessorischen zu unterscheiden.

Nehmen wir nun in Anwendung der neuen Auffassung an, daß in der Tat das »Pronotum« der Käferlarven die Tergite I + II enthält, dann zeigt sich zunächst, im Gegensatz zu den bisher betrachteten Insektengruppen, daß auch bei der Imago sich dieses doppelwertige Pronotum erhält. Es tritt keine sekundäre Abtrennung des Tergites II und Annäherung desselben an Tergit III ein. Nur so ist die starke Ausdehnung der vorderen Rückenschuppe bei den Coleopteren zu erklären.

Die Lage des vorderen Stigmenpaares bei manchen Larven und Imagines (*Dytiscus*) hinter dem 1., d. h. am vorderen Rande des 2. Segmentes ist so zu erklären, daß die Stigmen als den Pleuren zugehörig der Verschiebung des pleurosternalen Teiles des Mesothorax nach hinten folgen, was vor allem dann in Erscheinung tritt, wenn die Stigmen vom Tergit weiter abrücken und dem Sternit genähert sind.

Das 2. Stigmenpaar liegt an der Grenze zwischen bisherigem 2. und 3. Segment, kein Zweifel, daß es dem bisherigen 3. Segment, also nunmehr dem 1. abdominalen Segment, angehört. Es scheint in der Regel auch bei den Imagines schwer nachweisbar und durch eine Hautfalte verdeckt zu sein (Künnet), vermutlich spielt es ebenso, wie bei den Dipteren, Lepidopteren usw. eine besondere Rolle. Von den übrigen 8 Stigmenpaaren ist sehr oft das erste (2. abdominale!) durch besondere Größe ausgezeichnet.

Die weitere Deutung der thoracalen Gliederung der Coleopteren bereitet keine Mühe. Die Elytren gehören dem Metathorax an, das Schildchen (Scutellum) ist der sichtbare Teil des Metanotums. Dem 1. Abdominalsegment, dem die Hinterflügel angehören, fehlt das

²⁴ Blunck, Hans, Die Entwicklung von *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 1. Teil. Das Embryonalleben. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 111. 1914.

²⁵ Korschelt, E., Zur Embryonalentwicklung von *Dytiscus marginalis* L. Zool. Jahrb. Suppl. 15. II. Bd. 1912.

Sternit, sowohl bei der Larve, als bei der Imago. Hinsichtlich des Vorhandenseins oder Fehlens des 2. und 3. (bisherigen 1. und 2.) abdominalen Sternites vergleiche man die Ausführungen Verhoeffs²⁶, denen ich nur hinzufügen möchte, daß ich ein völliges Verschwinden von Sterniten bei der Imago, sofern sie bei der Larve vorhanden sind, nicht für wahrscheinlich halte. Bei der Mai-käferpuppe (Fig. 8) scheint das 2. abdominale Sternit nur stark zusammengefaltet zu sein.

Von Interesse ist nun auch das Verhalten des 2. Maxillensegmentes bei den Coleopteren. Durchweg liegt wohl Pantognathie vor. Es wird aber festzustellen sein, ob in den Fällen (vgl. Blunck, l. c. 2. Teil. S. 51. Fig. 27a-f), wo ein Mentum oder Submentum fehlt, nicht sternale Teile des 2. Maxillensegmentes am Prothorax sich vorfinden (vgl. dazu Börner, l. c. S. 303). Ich glaube nicht fehlzugehen in der Annahme, daß z. B. das Acrosternit (Berlese) des Prothorax der *Dytiscus*-Larve das Sternit des 2. Maxillensegmentes darstellt. Hier ist also Prognathie dadurch bewirkt, daß das Sternit des 2. Maxillensegmentes von seinem Extremitätenpaar völlig abgetrennt ist. Damit steht im Zusammenhang, daß die Vorderbeine im hinteren Teile des 1. Segmentes (I + II!) inserieren, im Gegensatz zu der Larve von *Sialis* (Fig. 6).

VI. Hemiptera (Fig. 9 und 10).

Von den 10 Stigmenpaaren der Hemipteren werden im allgemeinen 2 Paare dem Thorax zugerechnet. Hinsichtlich ihrer Lage

Fig. 8.

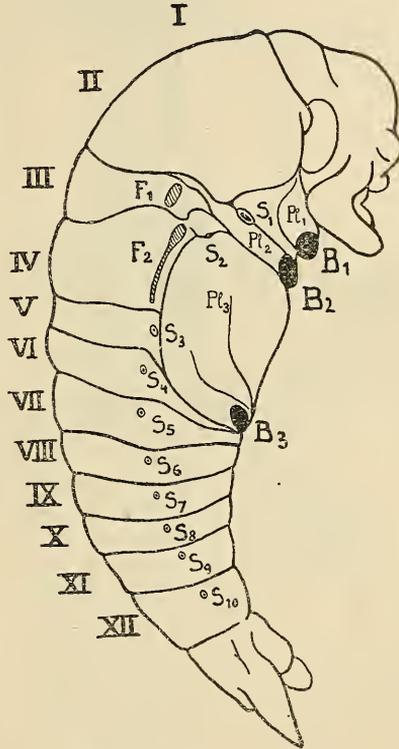


Fig. 8. Puppe von *Melolontha vulgaris* Fabr. (lateral). Vergr. 4:1.

²⁶ Verhoeff, K. W., Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben. Zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 117. 1918.

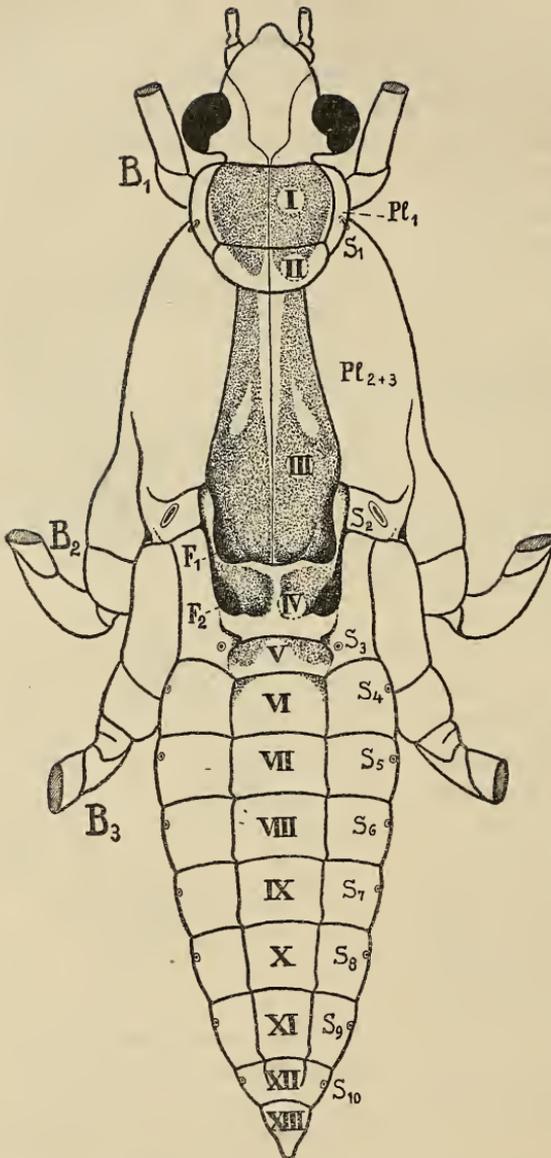


Fig. 9. Ältere Larve von *Hydrometra paludum* Fabr.
(dorsal). Vergr. 15:1.

diesen Wachstumsprozessen nicht nur eine Verschiebung der eigentlichen Stigmen selbst, sondern mit diesen tritt gleichzeitig auch die das Stigmenpaar unmittelbar umgebende Hypodermispartie hinüber« (S. 372).

²⁷ Heymons, R., Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Acta Acad. Leop. 74. Bd. 1899.

bei der Larve und Imago gibt Heymons²⁷ für die Rhynchoten an: »Die im Thorax zur Entwicklung gekommenen Stigmen erleiden in der Folge eine Verschiebung. Das dem Mesothorax angehörende Paar nimmt nämlich eine intersegmentale Lage zwischen Meso- und Prothorax ein und gelangt schließlich noch während der Embryonalzeit vollkommen in den hinteren Abschnitt des letzteren. In ähnlicher Weise tritt das dem Metathorax zuzurechnende Paar in den Mesothorax hinüber. Gewissermaßen als Ersatz dafür schließt sich das erste abdominale Stigmenpaar dem hinteren Rande des Mesothorax (Metathorax? Der Verf.) an. Die Thoraxsegmente sind durch diese Vorgänge in den Besitz von Stigmen gelangt, die ihnen ursprünglich nicht angehören. Natürlich erfolgt bei

Wandtafeln

zur

Vererbungslehre

herausgegeben von

Prof. Dr. E. Baur (Berlin) u. Prof. Dr. R. Goldschmidt (Berlin)

Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in Deutsch und Englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre“ gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Der Subskriptionspreis beträgt 72 Mark je Tafel,
Preis der Erklärung 2 Mark 10 Pfg.

Die Tafeln werden auch einzeln abgegeben zum Preise von 90 Mark je Tafel.

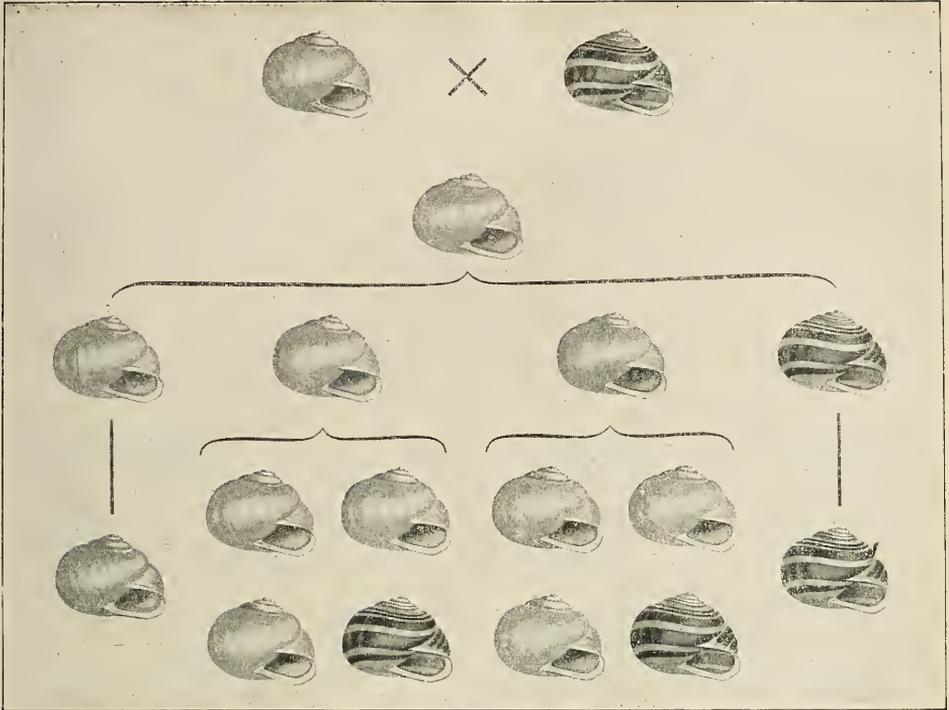
Zur Bequemlichkeit der Abnehmer werden die Tafeln auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben geliefert. Der Preis erhöht sich in diesem Falle um 60 Mark pro Tafel.

Nachstehend sind — nur in Schwarzdruck — stark verkleinerte Abbildungen einiger Tafeln, sowohl von der zoologischen als auch von der botanischen Serie wiedergegeben.

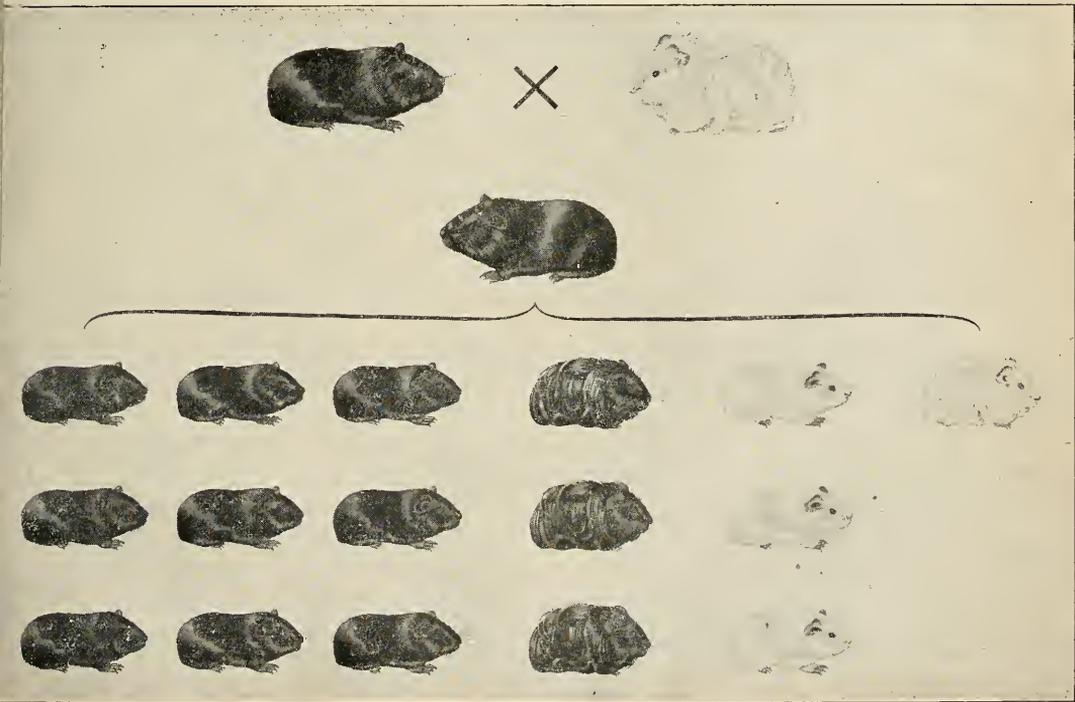
Die Tafeln stellen dar:

- Tafel 1. Kreuzung zweier Schneckenrassen (*Helix hortensis*), die einen mendelnden Unterschied aufweisen.
- Tafel 2. Kreuzung zweier Meerschweinchenrassen, die zwei selbständig mendelnde Unterschiede: schwarz — weiß, kurzhaarig — langhaarig, aufweisen.
- Tafel 3. Kreuzung zweier Meerschweinchenrassen mit drei selbständig mendelnden Unterschieden: schwarz — weiß, kurzhaarig — langhaarig, rosetthaarig — glatthaarig.
- Tafel 4. Kreuzung zweier Mäuserassen, die zwei mendelnde Unterschiede aufweisen: gefärbt — farblos, wildfarbig — nicht wildfarbig, d. h. homogen gefärbt.
- Tafel 5. Vererbung der Kammform der Hähne.
- Tafel 6. Vererbung der Farbe der blauen Andalusier-Hühner.
- Tafel 7. Kreuzung zweier Löwenmaulrassen (*Antirrhinum majus*), die nur einen mendelnden Unterschied: rote — elfenbeinfarbige Blüte, aufweisen.
- Tafel 8. Kreuzung zweier Haferrassen mit einem mendelnden Unterschied: Rispenhafer — Fahnenhafer.
- Tafel 9. Kreuzung zweier Löwenmäulchen mit zwei selbständig mendelnden Unterschieden: rot — elfenbein, zygomorphe — radiäre Blütenform.
- Tafel 10. Kreuzung zweier Weizenrassen (*Compactum* × *Squarehead*), die drei mendelnde Unterschiede aufweisen.
- Tafel 11. Kreuzung zweier Gerstenrassen (*Hordeum vulgare*), die vier selbständig mendelnde Unterschiede aufweisen.
- Tafel 12. Kreuzung zweier Maisrassen von innerhalb ziemlich weiter Grenzen variierender Kolbenlänge.

Wandtafeln zur Vererbungslehre

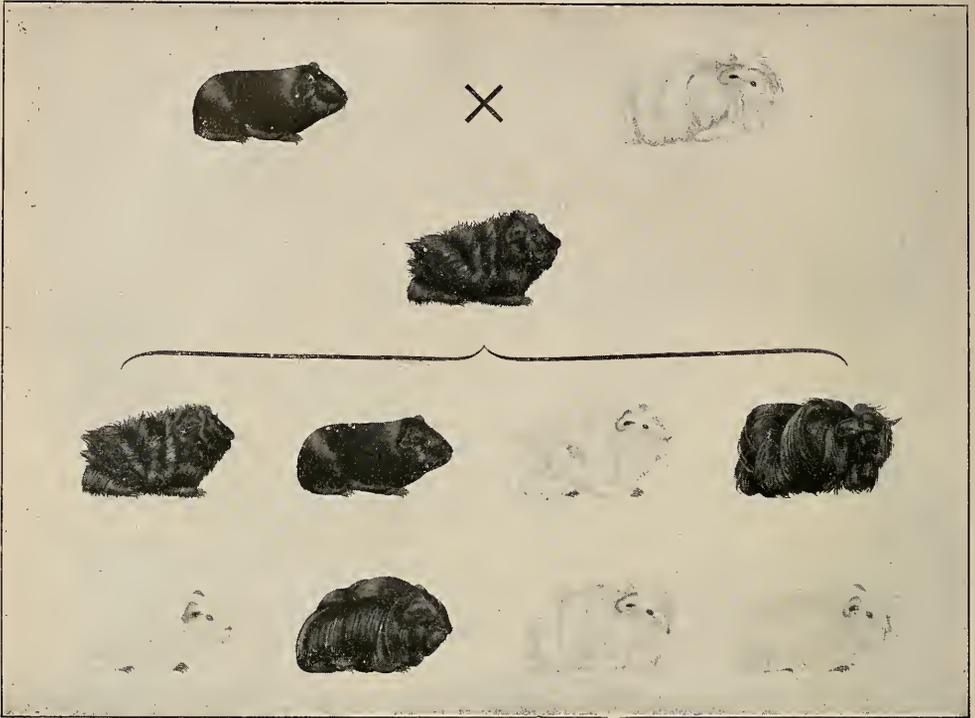


Tafel 1

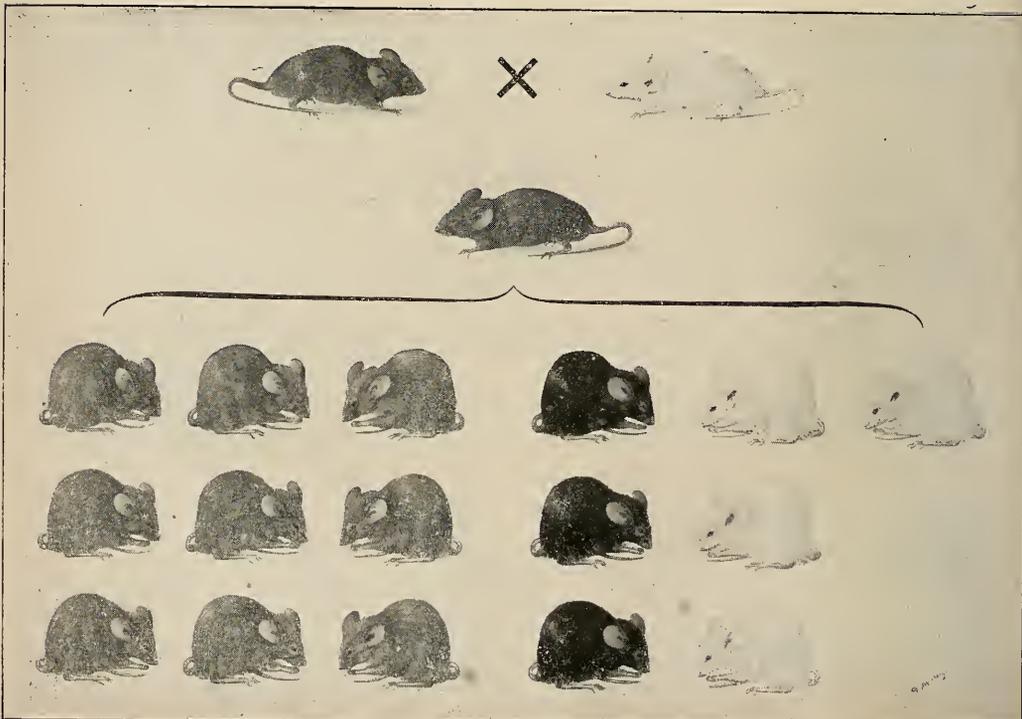


Tafel 2

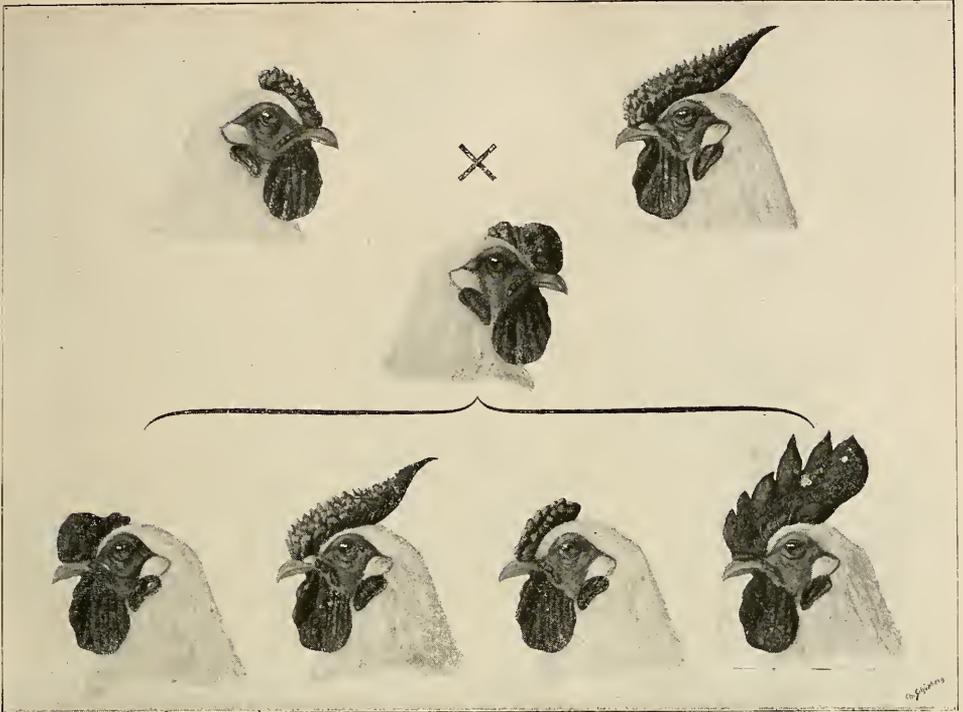
Wandtafeln zur Vererbungslehre



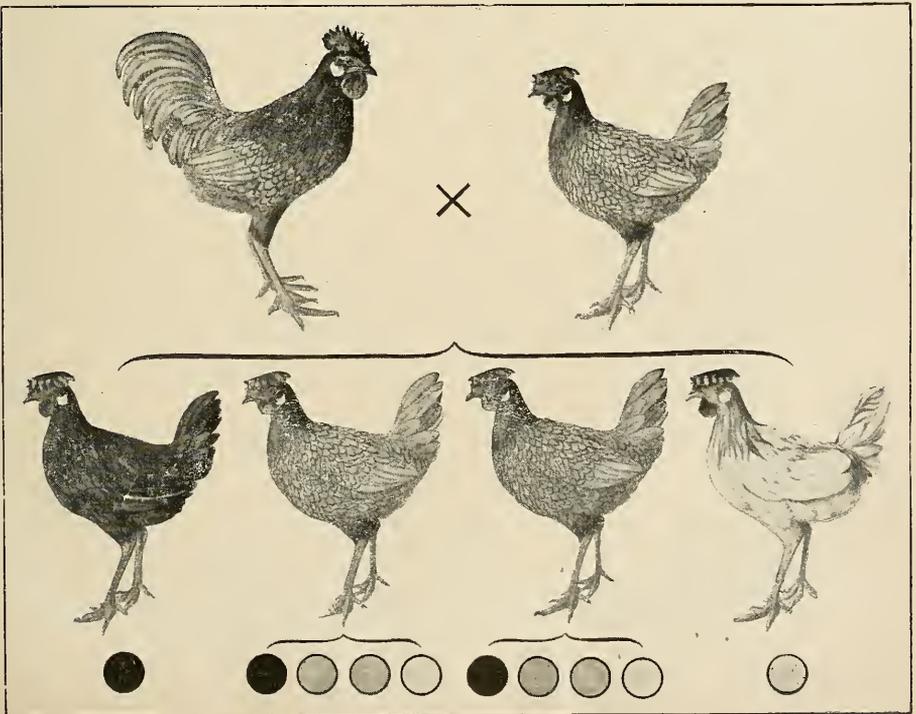
Tafel 3



Tafel 4

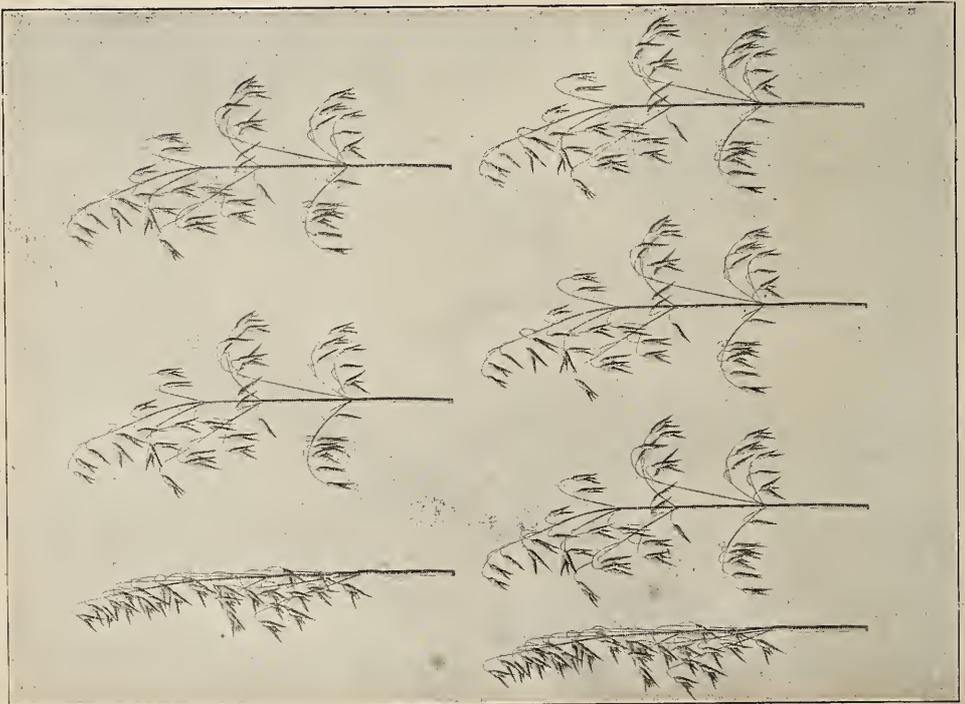


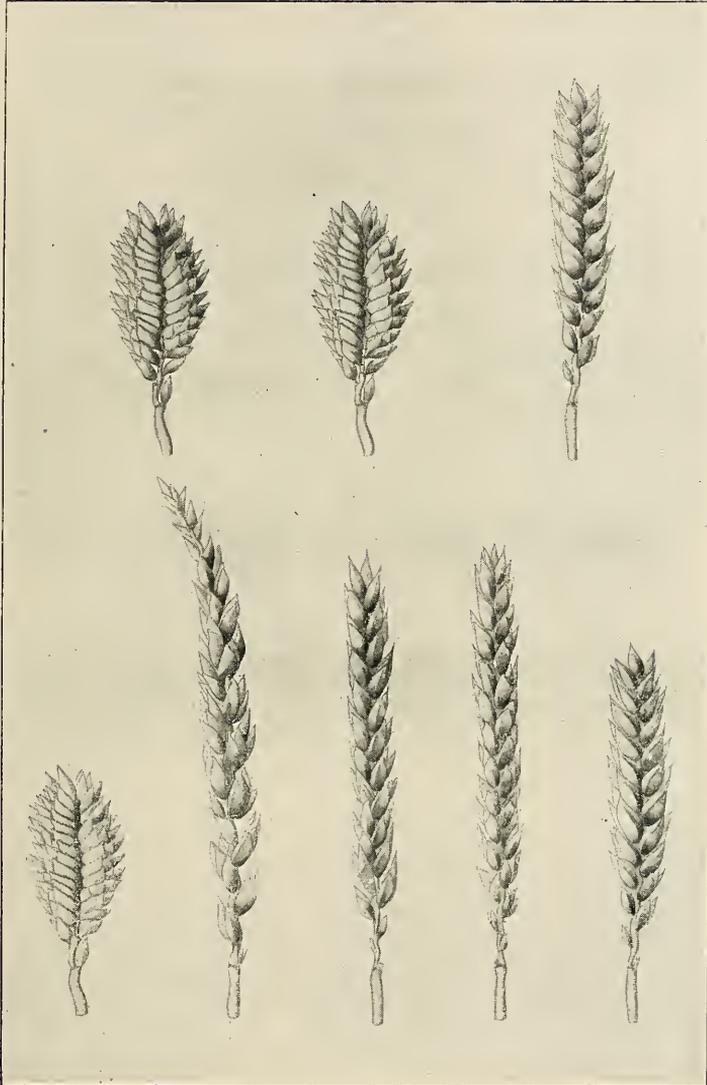
Tafel 5



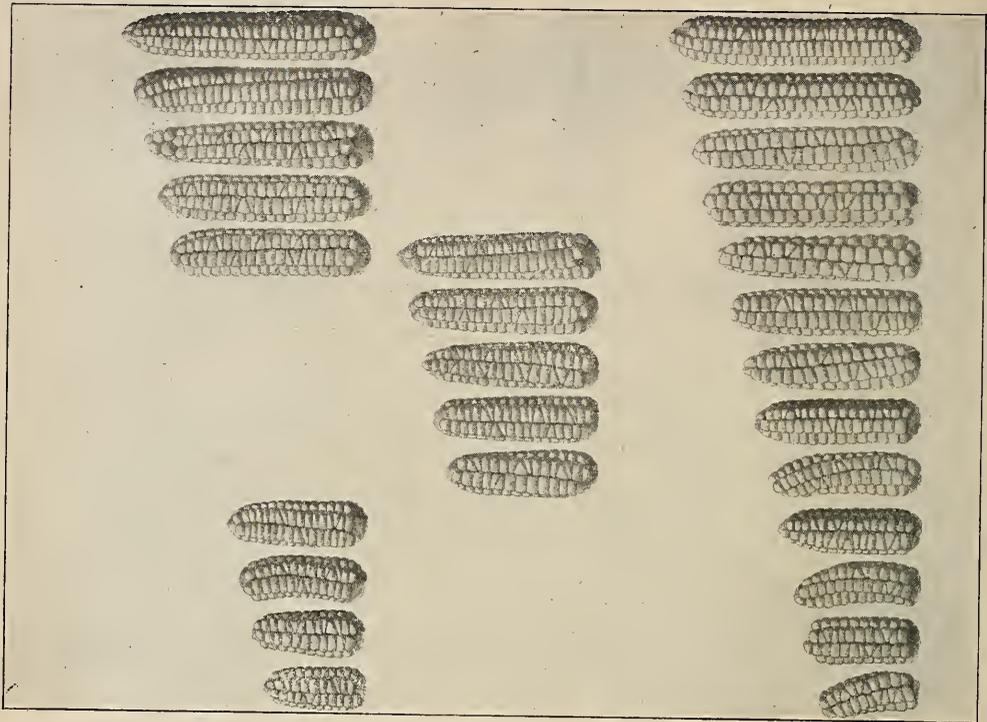
Tafel 6

Wandtafeln zur Vererbungslehre

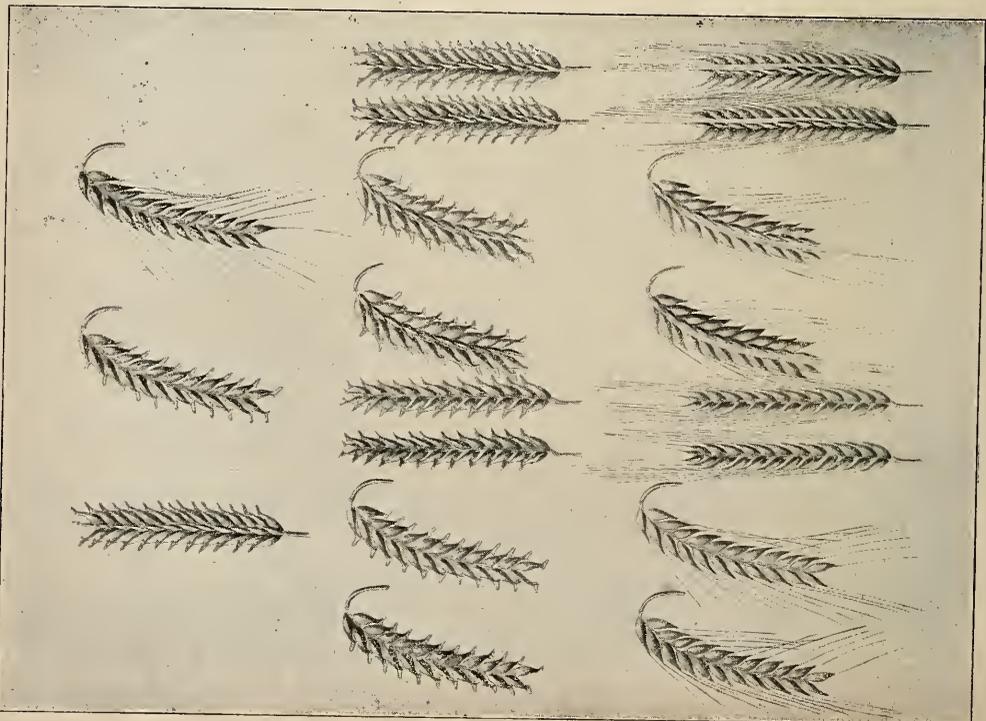




Tafel 10



Tafel 12



Tafel 11

Auch Hoppe²⁸ nimmt für *Notonecta* eine Verlagerung der drei ersten Stigmenpaare an: »Das erste kommt zwischen Pro- und Mesothorax, das zweite in den Mesothorax und das dritte in den Metathorax zu liegen.«

Bei der heranwachsenden Larve von *Hydrometra paludum* Fabr. (Fig. 9) läßt sich Zahl und Anordnung der Stigmen gut übersehen. Offenbar liegen hier ähnliche Verhältnisse der thoracalen Gliederung vor, wie bei den Coleopteren. Mir scheint eine Querfalte auf dem Pronotum anzudeuten, daß auch bei den Hemipteren die Sternite I und II dauernd vereinigt bleiben. Das bei *Hydrometra* sehr lang gestreckte bisherige Mesonotum ist bei dieser Auffassung das Metanotum (III). Das vordere Stigmenpaar liegt am vorderen Rande der dem II. Segment zuzurechnenden Pleuren, ist also mesothoracal. S_2 und S_3 verraten durch ihre Lage deutlich ihre Beziehung zu den Tergiten IV und V. Dem IV. Segment fehlt das Sternit, auch das Sternit des V. (2. abdominalen) Segmentes scheint bei den Hemipteren stark zurückgebildet zu sein.

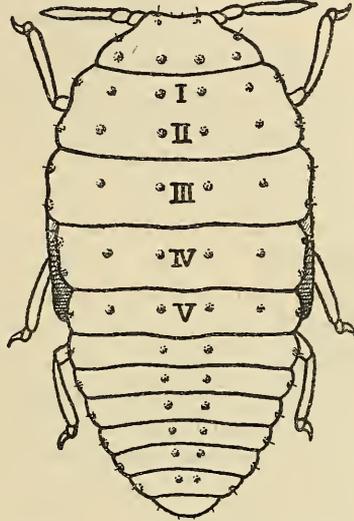


Fig. 10. Nympe von *Phylloxera vastatrix* Pl. (dorsal). Nach Cornu.

Auch hier liegt der Schwerpunkt in dem (eingehender zu führenden) Nachweis, daß das bisherige Pronotum die Werte zweier Tergite enthält. Ein Anzeichen für eine Doppelwertigkeit des ersten thoracalen Tergites bietet z. B. die Larve und Nympe von *Phylloxera vastatrix*, die auf dem vorderen Ringe zwei Reihen, auf den übrigen eine Reihe von kleinen behaarten Warzen aufweist (Fig. 10; vgl. Cornu)²⁹.

Das 2. Stigmenpaar (1. abdominale) scheint auch bei den Hemipteren in engerer Beziehung zu einem Chordotonalorgan (Tympanalorgan) zu stehen (vgl. Hagemann³⁰, Wefelscheid³¹).

(Fortsetzung folgt.)

²⁸ Hoppe, Julian, Die Atmung von *Notonecta glauca*. Zool. Jahrb., Abt. Physiol. Bd. 31. 1911.

²⁹ Cornu, Maxime, Études sur le *Phylloxera vastatrix*. Mém. Acad. Sciences d. l'inst. nat. d. France. tome XXVI. no. 1.

³⁰ Hagemann, Joh., Beiträge zur Kenntnis von *Corixa*. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 30. 1910.

³¹ Wefelscheid, Heinr., Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* Leach. Zool. Jahrb., Syst. Bd. 32. 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [54](#)

Autor(en)/Author(s): Feuerborn Heinrich Jacob

Artikel/Article: [Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung. 49-73](#)