# Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Band LV. 5. Dezember 1922. Nr. 9/10.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Feuerborn**, Das Hypopygium »inversum« und »circumversum« der Dipteren. (Mit 13 Figuren.) S. 189.
2. **Schulze**, Über die Bildung des Spongiolins bei den Süßwasserschwämmen. (Mit 4 Figuren.) S. 213.
3. **Degner**, Zur Entwicklung von *Histiotenthis*. (Mit 4 Figuren.) S. 215.
4. **Westblad**, Resorption von Dottertropfen im Darm von *Dendrocoelum lacteum* (Müll.). (Mit 5 Figuren.) S. 220.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

Personalverzeichnis zoologischer Anstalten. S. 225.

## I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

### 1. Das Hypopygium »inversum« und »circumversum« der Dipteren.

Von Dr. H. J. Feuerborn

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

(Mit 13 Figuren.)

Eingeg. 20. April 1922.

Im Anschluß an meine Ausführungen über die segmentale Gliederung des Thorax der Psychodiden[1] wies ich kurz auf die eigenartigen Verhältnisse hin, welche das Abdominalende der männlichen Imagines dieser Dipterenfamilie aufweist. Kurz nach dem Ausschlüpfen aus der Puppenhülle dreht sich der Begattungsapparat, das aus dem 9. und 10. Abdominalsegment aufgebaute »Hypopygium«, um 180° um seine Längsachse, so daß die bei der Puppe ventralen bzw. dorsalen Teile bei der Imago an die Dorsal- bzw. Ventralseite zu liegen kommen. Es schien angebracht, diesen Zustand durch die Benennung »Hypopygium inversum« zu kennzeichnen.

Die eingehende Darstellung der hier vorliegenden Gestaltungsvorgänge, im Zusammenhang mit einer generellen morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der männlichen und

[1] Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 42. S. 529 ff. 1921.

weiblichen Geschlechtsanhänge, -ausführwege und Geschlechtsdrüsen der Psychodiden, muß ich leider vorläufig hinausschieben, da ich zunächst die dringend notwendige systematische Bearbeitung der Larven, Puppen und Imagines dieser Familie zu Ende zu führen gezwungen bin, als eine Vorbedingung für die weitere Auswertung meines Materials. Ich möchte aber im folgenden die an genannter Stelle nur kurz skizzierten Tatsachen — trotz, oder auch gerade wegen mancher Unvollkommenheit, die meiner Deutung noch anhaftet — etwas näher beleuchten, da ich dies mit Rücksicht auf die Notwendigkeit einer Nachprüfung des morphologisch und physiologisch außerordentlich interessanten Tatbestandes an andern Dipteren für dringend erwünscht halte.

Die unmittelbare Veranlassung zu diesem Entschluß ist eine Arbeit F. W. Edwards[2], in deren Besitz ich vor kurzem durch die Freundlichkeit des Verfassers gelangte. Die Abhandlung des englischen Entomologen, die mich schmerzlich erkennen ließ, wie sehr wir durch den Krieg in der Kenntnis der Veröffentlichungen vor allem des feindlichen Auslandes behindert worden sind, enthält die wertvolle Mitteilung, daß die erwähnte Drehung des Hypopygiums bereits 1915 durch Christophers[3] bei *Anopheles* festgestellt worden ist, und die weitere Angabe, daß dasselbe Verhalten nicht nur bei den Culiciden, sondern auch bei *Phlebotomus* (Psychodidae) und den Dixidae, sowie den Tipulidengenera *Molophilus* und *Rhypholophus* vorliege.

Ohne auf den Vorgang der Umdrehung selbst näher einzugehen, unternimmt Edwards den Versuch, für die jetzt naturgemäß notwendig gewordene Revision der Nomenklatur des Hypopygiums der Nematoceren eine geeignete Norm zu schaffen, wozu auch die folgenden Ausführungen einen Beitrag liefern mögen.

Die Morphologie der äußeren Genitalanhänge, vor allem der männlichen Insekten, ist ein Kapitel, mit dem sich von jeher zahlreiche Forscher abgemüht haben. Die Untersuchungen verfolgen im wesentlichen zwei Ziele. Einmal dieses, für die Teile des Copulationsapparates eine wenigstens in bestimmten Grenzen allgemein gültige Benennung zu schaffen, ein Ziel, dessen Verwirklichung bei der Be-

---

[2] Edwards, F. W., The Nomenclature of the Parts of the Male Hypopygium of Diptera Nematocera, with special Reference to Mosquitoes. Ann. Trop. Med. and Paras. vol. XIV. no. 1. 1920.

[3] Christophers, S. R., The male genitalia of *Anopheles*. Ind. Journ. Med. Res. III. p. 371—394. 1915. — Die Arbeit ist mir leider bisher nicht zugänglich gewesen, so daß ich kein Urteil darüber habe, inwieweit Christophers auf die morphologischen Grundlagen der Drehung eingeht und seine Befunde mit den meinigen übereinstimmen.

deutung der Geschlechtsanhänge für systematische Zwecke außerordentlich wünschenswert ist. Fast in jeder Arbeit, die sich mit den Genitalanhängen befaßt, findet sich eine Klage über den Mangel einer einwandfreien gleichsinnigen Terminologie. Besonders hinsichtlich der Dipteren herrscht bisher, worauf auch Edwards hinweist, die größte Verwirrung in der Benennung der einzelnen Elemente des zum Teil recht kompliziert gestalteten Geschlechtsapparates. Nun, hier wird ja die Entdeckung der inversen Lage des Apparates eine gewisse Klärung bringen.

Ein zweites Ziel, das natürlich von dem ersten nicht zu trennen, sondern seine Vorbedingung ist, besteht darin, den morphologischen Wert der einzelnen Teile, die Segmentzugehörigkeit der verschiedenen Anhänge, ihre etwaigen Beziehungen zu abdominalen Extremitäten und auf solcher Grundlage Homologien zwischen den verschiedenen Insektenordnungen festzustellen. Hier hat die Forschung zu teilweise erbitterten Kontroversen geführt, es sei nur an den Meinungsstreit Heymons-Verhoeff[4] erinnert. Trotzdem auch heute noch manche Auffassung durchaus nicht als unbedingt richtig erwiesen ist und weiterer Nachprüfung bedarf, ist es zurzeit auf diesem Felde ruhiger geworden. — Welche sonderbaren Blüten übrigens die Suche nach Homologien erzeugt hat, mag die Arbeit von Wesché[5] illustrieren, in der allen Ernstes versucht wird, Copulationsanhänge und Mundgliedmaßen, also Geschlechtsöffnung und Mundöffnung(!), als einander entsprechend darzustellen.

Bei den männlichen Dipteren finden sich vielfach 2 Paare kräftiger Anhänge als eigentlicher Greif- oder Halteapparat, von denen das eine, oft gegliederte Paar dem 9. Sternit, das andre, ungegliederte und oft fehlende, dem 10. Tergit angehört.

Es scheint mir kein Bedenken vorzuliegen, die Anhänge des 9. Sternits auf abdominale Gliedmaßen zurückzuführen und zu den Styli der Orthopteren usw. in Beziehung zu bringen (Berlese[6] bezeichnet sie als »mesostili«, zählt sie aber dem 10. Sternit zu), wobei jedoch zu beachten ist, daß nach Börner[7] die Styli die Exopodite der Gonopodien sind, und weiterhin nach Handlirsch[8] »die

[4] Vgl. diese Zeitschr. Jahrg. 1896, 97, 98.

[5] Wesché, W., The genitalia of both the sexes of the Diptera, and their relation to the armature of the mouth. Trans. Linn. Soc. London (2). IX. p. 339—386. 1906.

[6] Berlese, A., Gli Insetti vol. I. Milano 1909.

[7] Börner, C., in: Lang, A., Handb. d. Morph. d. wirbell. Tiere. Bd. IV. Jena, 1914.

[8] Handlirsch, A., in: Schröder, Chr., Handb. d. Entom. Bd. III. Kap. 6. Jena, 1913.

Homologie dieser Gebilde mit den echten Hüftgriffeln der Thysanuren nicht erwiesen, sondern sogar nach dem Befunde bei Ephemeriden sehr zweifelhaft erscheint« (S. 113). Ich schließe mich dem Vorschlag Handlirschs (ebenda) an, die betreffenden Anhänge als »Gonopoden« zu bezeichnen.

Es möge hier Erwähnung finden, daß nach Klapálek[9] echte Gonopoden nur in folgenden Insektenordnungen deutlich entwickelt sind: bei den Ephemeriden, Odonaten, Neuropteren, Trichopteren, Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren; daß sie dagegen fehlen: bei den Apterygoten, Plecopteren, Corrodentien, Dermapteren, Orthopteren (öfters Styli vorhanden), Thysanopteren, Neuropteren, Hemipteren (Styli vorhanden) und Coleopteren. Klapálek weist darauf hin, daß das Fehlen oder Vorhandensein von Gonopoden in Übereinstimmung steht mit Verhältnissen im Aufbau des Thorax der beiden Gruppen, und kommt so zur Aufstellung zweier separater Phyla, die er als Homoiothoraca (Plecoptera—Coleoptera) und Heterothoraca (Ephemeroidea—Hymenoptera) bezeichnet und für die er je einen gesonderten Entwicklungsgang annimmt. Ich bin an andrer Stelle[10], unabhängig von Klapálek, zu einer Aufteilung der Pterygogenen fast in die gleichen Reihen gekommen, die ich als »proterozygen Typus« und »deuterozygen Typus« unterscheide. Mir scheinen aber die Odonaten zum ersteren Typus zu gehören. Doch bedarf dies noch der Nachprüfung. Jedenfalls bieten einerseits offenbar neben den Unterschieden im Aufbau des Thorax die morphologischen Verhältnisse der Genitalanhänge eine wertvolle Handhabe zur Eruierung näherer Verwandtschaft der einzelnen Ordnungen, und legen anderseits erstere den Schluß nahe, daß in der Tat Styli und Gonopoden verschiedenartige Gebilde sind. Nur möchte ich es für notwendig halten, nach der Entdeckung des »Hypopygium inversum« bei den Dipteren auch den Geschlechtsapparat der mit ihnen näher verwandten Gruppen erneut einer kritischen Prüfung zu unterwerfen.

Für die Anhänge des 10. Tergits der Dipteren ist wohl eine direkte Homologie mit den Cerci der Orthopteren usw. (die Börner [l. c.] als die »Pleopodien des prätelsonalen Körpersegments« auffaßt), anzunehmen. Berlese (l. c.) bezeichnet sie als »acrocerci« und zählt sie dem 11. Tergit zu. Ich werde sie im folgenden einfach »Cerci« nennen (nicht, wie an andrer Stelle — l. c. 1921 — »Cercopoden«, da ich der Auffassung, daß es sich um ursprünglich ventrale, also auf echte Gliedmaßen zurückzuführende Gebilde handelt,

---

[9] Klapálek, Fr., Über die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. Zool. Anz. 27. Bd. S. 449ff. 1904.

[10] Diese Zeitschr. Bd. 54. Nr. 3/4. 1922.

nicht beizutreten vermag, vgl. später). Mir scheint ein sicherer Nachweis von Resten eines 11. abdominalen Segments bei den Dipteren noch nicht erbracht zu sein; es ist dabei zu berücksichtigen, daß bisher die Zählung der abdominalen Segmente in verschiedener Weise gehandhabt wird, wie ja z. B. Berlese das 1. Abdominalsegment als verloren gegangen annimmt. Über diese Frage muß zunächst einmal Klarheit herrschen.

Hinter dem 9. Sternit liegt die Geschlechtsöffnung. Sie ist in der Regel von einer besonderen »armature« umgeben, chitinisierten Anhängen von mannigfacher Gestaltung, für welche gewöhnlich die 1893 von Verhoeff vorgeschlagene, auch von Handlirsch (l. c.) akzeptierte Bezeichnung »Parameren« angewandt wird. Die Bezeichnungen »Zangen« oder »Forcipes«, die Handlirsch für gegliederte Fortsätze, die sich etwa von den Parameren abschnüren, gebraucht, halte ich für überflüssig, zumal diese Ausdrücke bisher in verschiedenstem Sinne vorkommen. Bruel (vgl. später) bezeichnet bei *Calliphora* als »Parameren« nur zwei behaarte Fortsätze, die zu beiden Seiten des Penis sich vorfinden, während er, in engerer Anlehnung an Verhoeff, die hier zu fünf vorhandenen Spangen des eigentlichen Gliedes als »laminae« unterscheidet.

Ohne hier zunächst auf weitere Einzelheiten einzugehen, lasse ich nunmehr eine kurze morphologische Betrachtung des Psychodiden-Hypopygiums folgen. Wir gehen dabei aus von einer Untersuchung der letzten Abdominalsegmente der Larven und Puppen, zu deren besserem Verständnis ich auf meine eingangs zitierte Arbeit (1921) und die dort gebrachten Abbildungen und Erläuterungen der Borsten- und Plattenbenennung und -bewertung verweisen möchte. Wie ergänzend dazu bemerkt werden muß, ist es außerordentlich schwierig, unter den Borsten des »Siphonalsegments« »echte« und »accessorische« zu unterscheiden, zumal vor allem das Hinterende der Puppe vielfach nur schwache Andeutungen von Borsten erkennen läßt. Ich glaube aber, auf Grund der als ziemlich allgemein feststehend erkannten typischen Borstenverteilung bei der Larve (Fig. 1) mit der Deutung der Segmentabschnitte annähernd das Richtige zu treffen.

Das 9. Tergit der Larve ist in der »Siphonalplatte« zu suchen. Ihr hinten ventralwärts erfolgter Verschluß zu einem Ring oder Rohr (Sipho) ist durch einen sekundären, nachembryonalen Vorgang zustande gekommen. Das Sternit des 9. Segments wird offenbar durch die 2 Borstenpaare (jederseits!) $PStB_9$ und $MStB_9$ gekennzeichnet. Die Borsten des vorderen Paares stehen zunächst auf getrennten kleinen Plättchen, die später in der Regel verwachsen,

wie auch bisweilen die entsprechenden Plättchen der übrigen Abdominalsegmente. Die »Präanalplatte« verwächst aus ursprünglich zwei hintereinander gelegenen Platten, deren vordere aber niemals Andeutungen von Borstenanlagen zeigt. Es wurde zunächst daran gedacht, die beiden Borstenpaare als einander, d. h. als je den Doppelborsten *MStB* der übrigen Segmente homolog, also, mit andern Worten, in ihnen die Werte zweier Sternite bzw. ihrer Extremitäten-

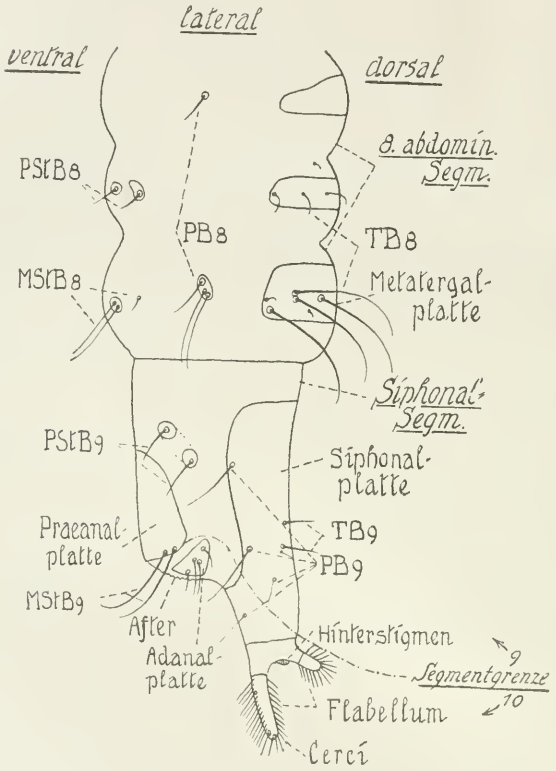


Fig. 1. Typ der Psychodiden-Larve, Hinterende, lateral. *PStB*, Prosternalborsten; *MStB*, Metasternalborsten; *PB*, Pleuralborsten; *TB*, Tergalborsten, Zahlen geben Segment an.

anlagen anzunehmen; aus verschiedenen Gründen muß jedoch die obige Deutung für richtiger angesehen werden.

Schwieriger ist die Deutung der übrigen Elemente des Siphonalsegments. Wenn man sich aber vergegenwärtigt, daß bei der jungen Larve der After nahezu terminal und »Flabellum« mit Stigmen dorsal vor ihm liegen, so ergibt sich mit ziemlicher Sicherheit hinter dem 9. ein weiteres, 10. Segment. Zu beiden Seiten des Larvenafters, etwas hinter ihm, liegt je eine Platte, deren Borsten mit der typischen

Anordnung 1—2—1 den Vergleich mit den Hauptborsten der Metatergalplatten der übrigen Abdominalsegmente geradezu herausfordern. Von den 4 Fortsätzen des Flabellum halte ich nur das hintere Paar für echte, den Cerci andrer Insekten homologe Anhänge, das andre, fast stets wesentlich kleinere und häufig fast ganz reduzierte Paar für eine sekundäre Neuerwerbung. An den Cerci lassen sich, vor allem bei jungen Larven, bestimmte Borsten als »echte« erkennen, doch habe ich noch keine volle Sicherheit über ihre Zahl. Wird nun zum Vergleich die Imago herangezogen (Fig. 4), so sehen wir, daß dort der After zwischen den Cerci liegt, während die Stigmen weiter nach vorn geschoben sind. Es hat sich also bei der Imago das 10. Tergit mit der präsegmental gelegenen Stigmenanlage gewissermaßen zwischen den Cerci hindurch und diese an seinen hinteren lateralen Rand gedrängt. So dürfte das 10. Tergit auch bei der Larve als vorhanden erwiesen sein. Für das entsprechende Sternit findet sich weder bei der Larve, noch auch bei der Imago irgendeine Andeutung.

Was den morphologischen Wert der Cerci betrifft, so möchte ich, wie gesagt, der Auffassung nicht beitreten, daß es sich um ursprünglich ventral gelegene Extremitäten handelt. Ich halte vielmehr die Cerci für laterale bzw. pleurale Anhänge, homolog den an den übrigen Abdominalsegmenten verloren gegangenen lateralen Anhängen[11], deren Werte durch die typischen vier lateralen Borsten (*PB*) der Psychodidenlarve repräsentiert werden. Auch die Siphonalplatte (9. Tergit) hat am Rande diese durch das Wachstum der Platte auseinander gedrängten 4 Borsten ($PB_9$), von denen stets deutlich je zwei, wie an den übrigen Segmenten, hinsichtlich ihres morphologischen Verhaltens sich unterscheiden lassen. Bei dieser Auffassung erklärt sich zwanglos die stets dorsale bzw. dorsolaterale Insertion der Cerci.

Für das Vorhandensein von Werten eines 11. Segments findet sich bei der Larve keinerlei Anhalt.

In der Fig. 1 ist die Grenze zwischen 9. und 10. Segment angedeutet, wobei es nicht irritieren darf, daß — sekundär — das 9. Tergit Teile des 10. voneinander getrennt hat. Wenn die Deutung der segmentalen Gliederung bei der erwachsenen Larve zunächst den Eindruck des Gezwungenen macht, so wird sie durch Vergleich an der Imago, wie wir sahen, wesentlich geklärt. Im übrigen halte ich es für wünschenswert, daß in ähnlicher Weise, wie hier angedeutet, das Abdominalende andrer Dipteren — vielleicht eignen sich Bibioniden-,

[11] Vgl. dazu: Diese Zeitschr. Bd. 54. Nr. 3/4. S. 66. 1922.

Culiciden- und Ceratopogonidenlarven und -imagines zu einem näheren Vergleich — eingehend auf seine segmentale Gliederung untersucht wird. Ich bin mir wohl bewußt, daß Deutungen, wie sie hier vertreten werden, an einem eng umschriebenen Typus erst durch vergleichende Nachprüfung und Bestätigung vollen Wert erlangen.

Bei der Puppe (Fig. 2 u. 3) sind die 2 Borstenpaare der Präanalplatte ($MStB_9$) nicht nachzuweisen, dafür finden sich an der Ventralseite des Siphonalsegments (um bei dieser Bezeichnung zu

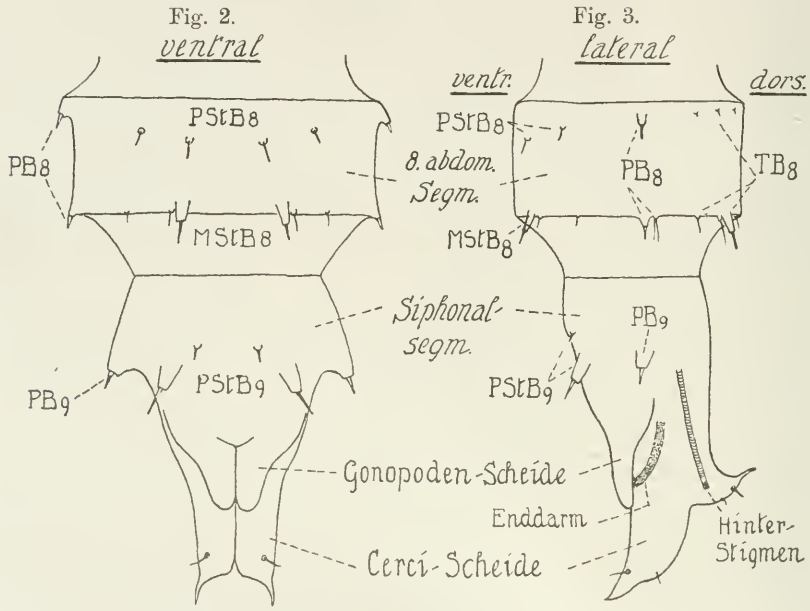


Fig. 2 u. 3. Typ der Psychodidenpuppe, Hinterende, ventral und lateral. — Abkürzungen vgl. Fig. 1.

bleiben) der männlichen Puppe zwei nach hinten gerichtete Aussackungen, die »Gonopodenscheiden«. Verlauf des Enddarms und der Tracheenhauptstämme, sowie Ausbildung der Scheiden der Cerci gehen aus den Figuren hervor, die zugleich deutlich zeigen, daß bei der Puppe die Gonopoden ventral, die Cerci und Hinterstigmen dorsal vom Enddarm bzw. After liegen.

Bevor wir nunmehr den Genitalapparat der Imago betrachten, sei kurz auf den Verlauf des Vas deferens bzw. Ductus ejaculatorius eingegangen. Bruel[12] verdanken wir die erste Feststellung eines asymmetrischen Verlaufes des Geschlechtsausfüh-

[12] Bruel, L., Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 10. Bd. S. 511 ff. 1897.

rungsganges in Gestalt einer Windung um den Enddarm bei der Imago von *Calliphora*. Es liegen hier die von den Hoden kommenden paarigen Abschnitte des Vas deferens unter dem Niveau des Darmes und münden an seiner rechten Seite nahe dem Hinterrand in den unpaaren Teil. Dieser begibt sich unter dem Darm hinweg und zieht an seiner linken Seite aufwärts, um schließlich über ihn weg und nach rechts zu verlaufen. Der Ductus ejaculatorius aber bleibt seinerseits auf der rechten Seite des Darmes, der inzwischen die Medianebene gewonnen hat, und zieht rechts zu dem ebenfalls etwas rechts verlagerten Penis hinab. »Es ergibt sich nun aus alle dem, daß das Vas deferens um den Enddarm eine Spiralwindung beschreibt, ein Verhalten, zu dem ich keine Analogie aus der Insektenmorphologie anzuführen weiß, ein Verhalten, dessen Bedeutung auch, wie mir scheint, der Beurteilung sich vorläufig entzieht« (l. c. S. 524).

Später hat Keuchenius[13] die inneren Geschlechtsorgane einer Anzahl andrer Dipteren untersucht, ohne jedoch auf die Feststellung Bruels und die Lage des Ausführungsganges zum Enddarm näher einzugehen. Es findet sich aber in seinen Ausführungen wiederholt die Angabe, daß Ductus oder Vasa sich dorsalwärts wenden oder eine Windung machen (bei *Tipula* z. B. spricht er von einer »spiral winding«), wobei leider nicht gesagt wird, ob diese Windung um den Darm herumgeht.

Jedenfalls ist bei *Calliphora*, daran kann bei der Sorgfalt, die die Bruelsche Untersuchung auszeichnet, nicht gezweifelt werden, jene Spiralwindung um den Darm herum Tatsache. Offenbar hat Bruel das Auffallende dieser Erscheinung erkannt. Die meines Erachtens einzig mögliche Erklärung für diese Asymmetrie hat er nicht gefunden, — da die Lage der äußeren Genitalorgane und die Stellung des Afters zur Geschlechtsöffnung bei *Calliphora* scheinbar ganz normal ist.

Bei den Insekten liegen die Genitaldrüsen ventral vom Darm, die Geschlechtsöffnung ventral bzw. ventral-oral vom After. Wenn nun auch die Geschlechtsausführwege samt Anhangsdrüsen, wie Bruel nachgewiesen hat und von mir an *Psychoda* bestätigt werden kann, ectodermal entstehen und erst sekundär mit den Genitaldrüsen in Verbindung treten: Es ist morphologisch undenkbar, daß Ductus oder Vas deferens den Darm umschlingen, ohne daß — während der Ontogenese — die Geschlechtsöffnung eine Drehung um den After macht; denn

[13] Keuchenius, P. E., The structure of the internal genitalia of some male Diptera. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 105. 1913.

es ist wohl nicht möglich, daß etwa die Keimdrüsen nach ihrer Vereinigung mit den Vasa oder die Vasa mitsamt den Anhangsdrüsen vor ihrer Vereinigung mit den Hoden um den Darm herumwandern! Wie bei *Platessa* das linke Auge nur dadurch auf die rechte Seite gelangt, daß eine postembryonale Wanderung des Auges bzw. Drehung des betreffenden Kopfabschnittes vor sich geht, ebenso gelangen bei der Imago von *Psychoda* — um damit zu dem tatsächlichen Beweis für unsre Behauptung überzugehen — Ductus und Geschlechtsöffnung nur dadurch in eine dorsale Lage zum Enddarm und After, daß eine postembryonale Drehung des betreffenden Körperteiles stattfindet. Wie die bei *Calliphora* vorliegenden Verhältnisse zu erklären sind, wird uns nachher noch beschäftigen.

Morphologische Untersuchungen über die Imago von *Psychoda* liegen von Dell[14] und Koch[15] vor. Ersterer geht nicht näher auf die Genitalorgane ein, abgesehen von einer kurzen Beschreibung des Copulationsapparates. Koch hat dagegen die ♂ und ♀ Genitalorgane eingehender untersucht. Beiden Forschern ist aber die anormale Lage von Genitalöffnung und After der ♂ Imago und die Drehung des Ductus von der Ventralseite an die Dorsalseite des Darmes nicht aufgefallen. Fälschlich stellt Koch bei der ♀ Imago die Lage des Afters als ventral von der Geschlechtsöffnung dar (l. c., Textfig. 1), wie auch seine Angabe, daß Oviduct und »Receptaculum« (vgl. meine Fig. 7, *ADr*) durch einen Samengang in Verbindung stehen, nach meinen Befunden auf einem Irrtum beruhen muß.

Richtig ist die Lage des Afters beim ♂ von Eaton[16], aber auch von ihm anscheinend nicht als auffällig erkannt.

Was bei meinen Untersuchungen zu der Annahme einer Drehung des Hypopygiums führte, war neben der Lage des Afters die Entdeckung, daß sich bei der Imago die hinteren Stigmen der Larve in Gestalt zweier, sehr oft verschmolzener Grübchen erhalten, von denen schwache Tracheenäste ins Innere führen. Diese Grübchen liegen genau ventral, während die Stigmen der Larve dorsal vom After liegen. Also Stigmen, After und Geschlechtsöffnung bei der Imago völlig der Anordnung entgegengesetzt, welche die Morphologie der Larve fordert, ein Verhalten, das nur durch die Annahme

---

[14] Dell, J. A., The structure and life-history of *Psychoda sexpunctata* Curtis. Trans. Entom. Soc. London, 1905.

[15] Koch, A., Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Jena. Zeitschr. Bd. 51. 1913.

[16] Eaton, A. E., A Synopsis of British Psychodidae. Trans. Ent. Soc. London, 1895.

einer nachträglichen Drehung des ganzen Apparates zu erklären war.

In der Tat zeigte die reife Puppe, daß hier das Hypopygium eine andre Lage hat wie bei der ausgeschlüpften Imago. Erst wenn diese die Puppenhülle verlassen hat, aber dann sofort, dreht sich der Apparat um 180° um seine Achse. Bei sämtlichen, auch kurz nach dem Ausschlüpfen konservierten Imagines findet man die definitive Stellung des Hypopygiums ohne äußerlich erkennbare Zeichen der Drehung ausgeprägt; wenn in seltenen Fällen die Drehung keine ganz vollkommene ist, bleibt es ungewiß, ob nicht Druck des Deck-

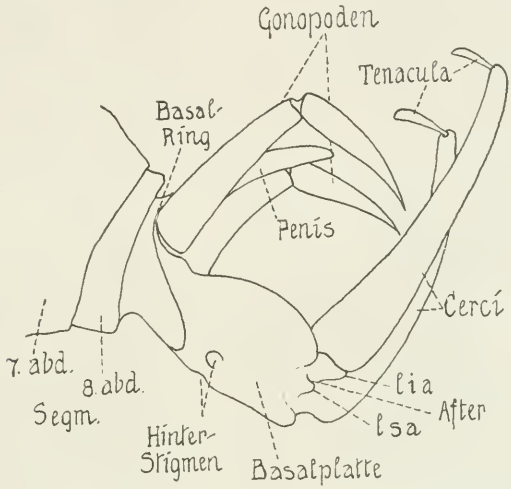


Fig. 4. Hypopygium von *Psychoda phalaenoides* L., von links, etwas unten gesehen. *lia*, Lobus infraanalis; *lsa*, Lobus supraanalis.

glases bei Anfertigung des Präparates oder andre äußere Ursache daran Schuld trägt.

Für die Deutung der einzelnen Teile des Hypopygiums (Fig. 4) bietet zunächst die Lage der Stigmen eine Handhabe. Es ergibt sich, daß das bei der Larve in der Längsrichtung stark ausgedehnte 9. Tergit hier auf einen schmalen Rand reduziert ist, der seitlich in einen ventral geschlossenen Ring (»Basalring«) übergeht. Dieser Ring an der Basis des Hypopygiums scheint bei allen Nematoceren vorhanden, aber nicht immer völlig geschlossen zu sein. Edwards (l. c.) deutet ihn als aus dem 9. Tergit und Sternit gebildet. Ich möchte annehmen, daß er vorwiegend oder ganz vom 9. Tergit sich herleitet, und daß das 9. Sternit in einer andern Bildung zu suchen ist, auf die noch zurückzukommen sein wird.

Das 10. Tergit, zu dem präsegmental die Hinterstigmen gehören,

hat sich mitsamt dem hinter ihm gelegenen After — wie wir bereits früher erwähnten — durch die Cerci hindurch nach vorn geschoben, so daß diese nunmehr seitlich am Hinterrand des Tergits inserieren und der After zwischen ihnen liegt. Das Sternit bildet eine geräumige, in der Regel annähernd abgerundet rechteckige oder quadratische, leicht gewölbte und median-anal meist ausgerandete Platte (»Basalplatte«), die keine Zeichen einer Doppelwertigkeit, also eines 11. Tergits, erkennen läßt. Dorsal und ventral vom After findet sich je ein fein behaarter Lappen. Der (morphologisch) dorsale (Lobus supraanalis, *lsa*) ist meist sehr klein, fehlt vielfach ganz, der ventrale (L. infraanalis, *lia*) in der Regel kräftig ausgebildet, annähernd dreieckig, mit den Seitenrändern vielfach in je einer Rinne an der Innenseite der Cerci gleitend. In diesen beiden Lappen Tergit und Sternit eines 11. abdominalen Segments zu suchen, liegt einstweilen keine Veranlassung vor. Das Sternit des 9. Segments, das bei der Larve vermißt wurde, fehlt auch der Imago, jedenfalls scheint mir — im Gegensatz zu Edwards (vgl. Fig. 12) — die dem Penis zugewandte Innenwandung der »Basalplatte«, die stets schwach chitinisiert und völlig unbehaart ist, nicht als Sternit angesprochen werden zu können. — Es sei erwähnt, daß die Cerci der Psychodiden an ihrem distalen Ende stets mit je 1 bis zahlreichen Haltestiftchen (»Tenacula«) versehen sind.

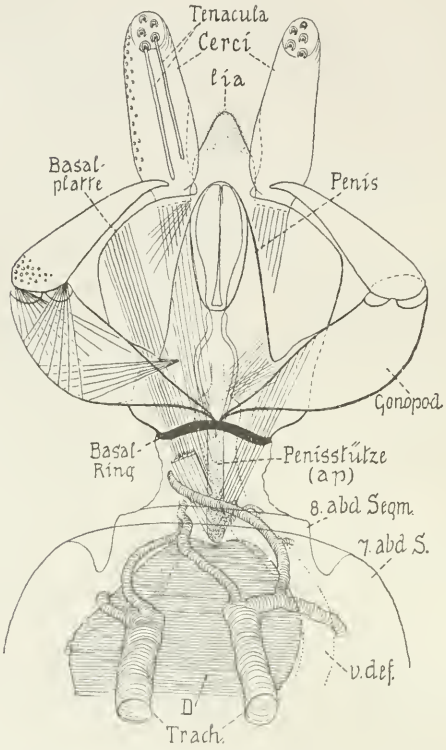


Fig. 5. Hypopygium von *Pericoma trivialis* Eaton, von oben. *ap*, Apodeme (die zum Basalring ziehenden Muskeln sind fortgelassen); *D*, Darm (dessen verengter, basalwärts verlaufender Endabschnitt nicht eingezeichnet ist); *v def.*, Vas deferens; *Trach.*, Tracheenhauptstämme. — Das Hypopygium ist aus seiner normalen Lage — mit dem Basalring dicht am 8. Segment — etwas herausgezogen.

Die Gonopoden (vielfach bisher bei andern Dipteren als »Forceps« bezeichnet) inserieren dorsal oder dorsolateral hinter dem Basal-

ring und bestehen stets aus 2 Gliedern, dem Basalglied (»side piece«) und dem Endglied (»clasper«, Edwards). Letzteres hat meist die Form einer Kralle und kann dann als solche bezeichnet werden; unterliegt aber bisweilen erheblicher Umgestaltung. An der Spitze des Endgliedes finden sich häufig ein oder mehrere Dornen.

Die chitinösen Teile des Penis (»mesosome« Edwards) zeigen die mannigfaltigste Form. Bald ist ein besonderer Basalteil ausgebildet, bald fehlt dieser. Vielfach ist der Endteil oder der ganze Penis zweiklappig. In andern Fällen ist noch je ein seitlicher, aber stets unbehaarter Anhang ausgebildet; oder aber es ragt die ganze Penisanlage nur wenig hervor, so daß die einzelnen Teile des offenbar recht komplizierten Apparates nur schwer näher festzustellen sind. Es würde zu weit führen, weiter darauf einzugehen und die einzelnen Gebilde zu benennen, wie es Edwards versucht. Mit Extremitäten haben die Anhänge bei *Psychoda* offenbar nichts zu tun. Aber es fragt sich, ob in den chitinösen Teilen des Penis nicht doch Werte eines Sternits, vielleicht des 10., enthalten sind.

Auf ein Sternit, und zwar das 9., ist nach meiner Ansicht sehr wahrscheinlich ein Gebilde zurückzuführen, das wir als wesentlichen und bedeutungsvollen Teil des Hypopygiums jetzt noch zu betrachten haben: die »Penisstütze« (»apodeme«, Edwards). Es ist dies ein kräftig chitinisierter, mehr oder weniger langgestreckter, bald stab- oder röhrenförmiger, bald — vor allem distal — plattenförmiger, im Innern des Hypopygiums gelegener und oft bis in das 8. oder 7. Segment reichender Anhang des Ductus ejaculatorius, der als ventrale, oralwärts gerichtete Aussackung nahe der Geschlechtsöffnung entsteht (Fig. 6, 10, 11) und bei der Imago an der Dorsalseite des Ductus liegt. Edwards erwähnt, daß dieser Anhang bisher der Aufmerksamkeit der meisten Forscher, Christophers ausgenommen, entgangen sei, und deutet ihn (vermutlich in Übereinstimmung mit letzterem) als innere Verlängerung der Basis der »side piece«, also der Basalglieder der Gonopoden. In der Tat besteht vielfach eine engere Verbindung zwischen diesen Teilen und könnte nebenbei für die Sternitnatur des Apodemes sprechen. Das Edwardssche Schema (Fig. 12) ist aber zweifellos hinsichtlich der Lage dieses Organs nicht richtig, denn es liegt völlig im Innern, nicht oberflächlich, wie es auch seine oben angegebene Entstehung ohne weiteres ergibt. Mehr noch spricht für die Annahme, daß wir es hier mit dem 9. Sternit zu tun haben, die Insertion der Hauptmuskeln des Hypopygiums an der Penisstütze, die wir uns wohl kaum anders erklären können. Direkt oder indirekt ist die gesamte Eigenbewegung des Apparates bzw. seiner Teile von

der Penisstütze abhängig, zugleich aber war durch diese Einrichtung erst die Möglichkeit gegeben für die Drehung des Apparates. Die Stabilität des ganzen Mechanismus ist vor allem dadurch gewährleistet, daß die Penisstütze durch kräftige Muskeln dorsal mit dem Basalring, ventral mit der Basalplatte verbunden ist (Fig. 6).

Die Drehung des Apparates, soweit ich das bisher feststellen konnte, wird durch 2 Muskeln oder Muskelpaare bewirkt, die einerseits am Tergit und Sternit des 8. Hinterleibsringes, anderseits an den morphologisch entgegengesetzten Punkten des Basalringes inse-

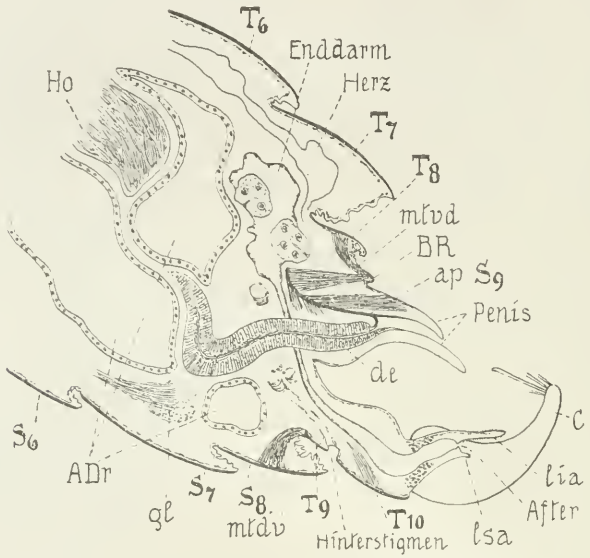


Fig. 6. Sagittalschnitt durch das hintere Abdomen von *Pericoma* (*Clytocerus*) *ocellaris* Meig. ♂, aus mehreren Schnitten kombiniert. *T*, Tergit; *S*, Sternit; *Ho*, Hoden; *ADr*, Anhangsdrüsen; *gl*, letztes abdominales Ganglion; *BR*, Basalring; *mtvd*, ventrodorsaler; *mtdv*, dorsoventraler Torsionsmuskel; *ap*, Apodeme; *de*, Ductus ejaculatorius; *C*, Cerci.

rieren. Ich bezeichne sie, indem ich damit die Drehungsrichtung der hypopygialen Insertion andeute, als dorsoventralen und ventrodorsalen Torsionsmuskel (*mtdv*, *mtvd*, Fig. 6, 8, 9, 10). Beide Muskeln teilen sich im 8. Segment in zwei divergierende Äste, die in gewissem Abstand voneinander und von der Mitte des Tergits und Sternits an diese sich ansetzen. Es mag das funktionell von einiger Bedeutung sein. Bei der Puppe müssen diese Muskeln sich naturgemäß als lange Stränge anlegen (Fig. 8), die nach dem Ausschlüpfen der Imago sich kontrahieren und im kontrahierten Zustand dauernd verharren, ein zweifellos morphologisch und physio-

logisch sehr interessantes Verhalten, das einzig dastehen dürfte. Im einzelnen bedarf es hier noch sorgfältiger Nachprüfung, deren Resultate ich bei späterer Gelegenheit bekannt geben werde.

Vor allem ist meine Untersuchung darüber noch zu keinem endgültigen Abschluß gekommen, in welcher Richtung die Drehung erfolgt, ob sie bei ein und derselben Art stets in gleichem Sinne vor sich geht und alle Arten sich gleichmäßig verhalten, oder nicht. Wie mir scheint, erfolgt die typische Drehung, vom Kopf her gesehen, links herum, also so, daß der Ductus links vom Darm dorsalwärts zieht. Das entspräche dem Verhalten des Ductus bei *Calli-*

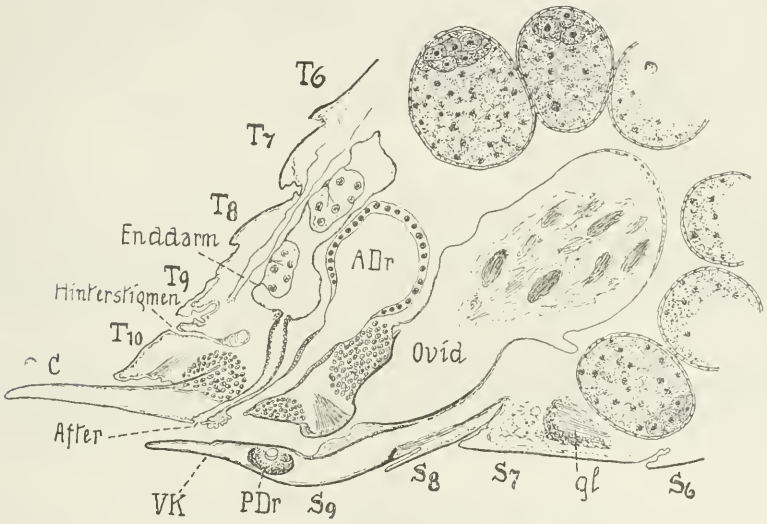


Fig. 7. Sagittalschnitt durch das hintere Abdomen von *Ulomyia fuliginosa* Meig., ♀, kombiniert. — *ADr*, Anhangsdrüse (wahrscheinlich klebrigen Schleim absondernd, der die Eier bei der Ablage einhüllt); *Ovid*, Oviduct (mit Spermienbündeln und Secret der ♂ Anhangsdrüsen); *Vk*, Ventralklappe, mit *PDr*, pilzförmigen Drüsen (die vermutlich den Gonopodendrüsen des ♂ entsprechen und als sexuelles Reiz-(Duft-) Organ dienen).

*phora* nach Bruel. Ich gestehe aber, daß meine Befunde zum Teil zweifelhaft bleiben mußten, da der größte Teil meiner Serien ohne bestimmte Orientierung geschnitten wurde. Die Untersuchung von Totalpräparaten ist sehr schwierig, da nur selten Ductus (bzw. Vas deferens) und Darm deutlich genug erkennbar sind. An sich liegt keine Notwendigkeit vor, bei allen Arten eine gleichsinnige Drehung anzunehmen, wie ja auch *Rhombus* und *Pleuronectes* sich hinsichtlich ihrer Augenverlagerung verschieden verhalten und auch innerhalb ihrer Arten individuelle Abweichungen zeigen. Jedenfalls ist aber die Feststellung, ob eine bestimmte Drehung, und welche,

Fig. 8.

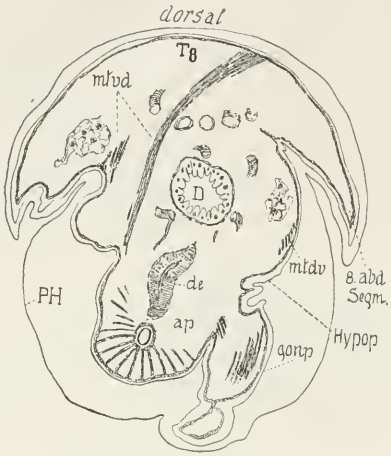


Fig. 9.

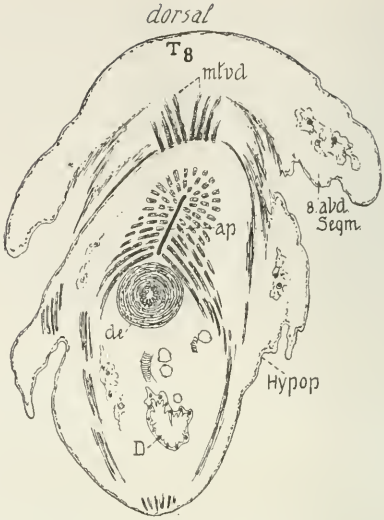


Fig. 8. Querschnitt durch das Hinterende der Puppe von *Psychoda alternata* Say. Hypogygium (*Hypop*) und 8. abdom. Segment der Imago angeschnitten. — *PH*, Puppenhülle; *gonp*, Gonopod; *D*, Darm dorsal von *de*, Ductus ejaculatorius und *ap*, apodeme (Penisstütze); *mtvd* u. *mtdv*, ventrodorsaler und dorsoventraler Torsionsmuskel, angeschnitten, von ersterem der eine Ast in längerer Ausdehnung mit der Insertion am 8. Tergit ($T_8$).

Fig. 9. Querschnitt durch das Hinterende der Imago von *Psychoda alternata* Say. Bezeichnungen vgl. Fig. 8. Darm ventral vom Ductus ejaculatorius. Der ventrodorsale Torsionsmuskel (*mtvd*) zeigt die Insertion am Basalring.

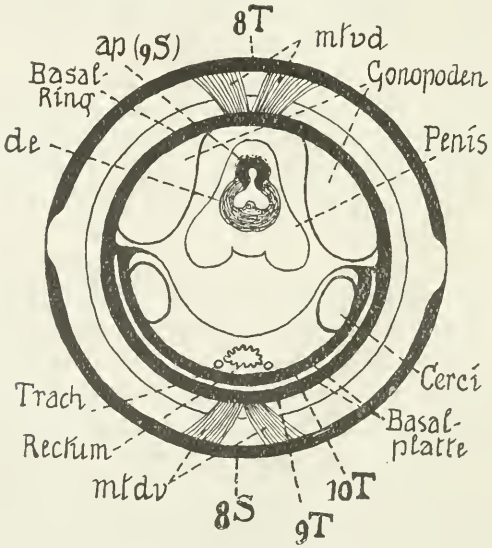


Fig. 10. Diagramm des 8. abdom. Segments und Hypopygiums von *Psychoda*.

die typische ist, vor allem für die Lösung der sich ergebenden phylogenetischen Fragen von Belang. Die Begattung erfolgt bei ein und derselben Psychodidenimago, soweit ich dies verfolgen konnte, bald von links, bald von rechts her.

Die Fig. 11 und 12 stellen ideale Sagittalschnitte durch die hinteren Körpersegmente eines Männchens von *Psychoda* und *Aedes*

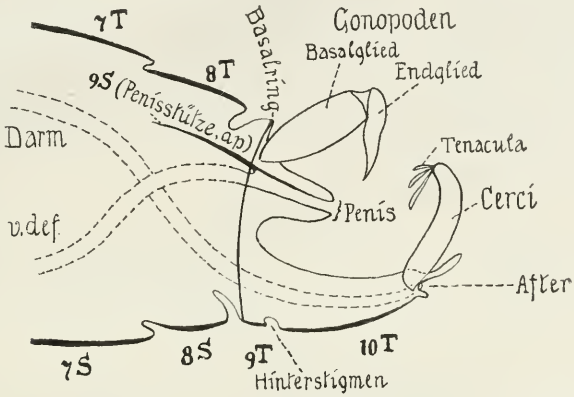


Fig. 11. Idealer Sagittalschnitt durch hinteres Abdomen und Hypopygium von *Psychoda*.

(nach Edwards) dar und ermöglichen einen Vergleich mit der Auffassung Edwards. Näher auf die Zustände bei andern Nematoceren einzugehen, mag späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Viel-

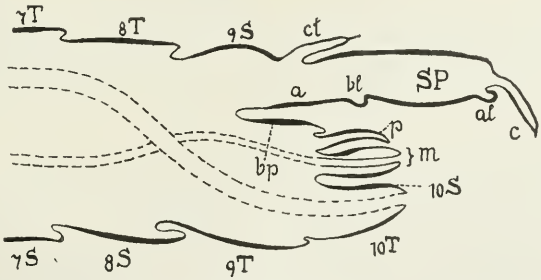


Fig. 12. Idealer Sagittalschnitt durch hinteres Abdomen und Hypopygium von *Aedes* (nach Edwards). — *SP*, side piece; *c*, clasper; *ct*, claspette; *bl*, basal lobe; *al*, apical lobe; *a*, apodeme; *bp*, basal plate; *p*, paramere; *m*, mesosome.

leicht kann der in seinem Aufbau verhältnismäßig einfache Copulationsapparat von *Psychoda* eine gute Grundlage für das Studium der komplizierteren Verhältnisse bei andern Familien bilden.

Es bleibt nur noch kurz auf die Arbeit Bruels zurückzukommen.

Der Copulationsapparat von *Calliphora*, wie überhaupt der Cyclorhaphen, ist in seinem Aufbau ungleich schwieriger zu ergründen,

als der oben betrachtete von *Psychoda*. Um die segmentale Gliederung vergleichen zu können, ist zunächst der Segmentzählung Bruels 1 Segment hinzuzuzählen, das ja auch schon Bruel als wahrscheinlich vor seinem ersten abdominalen Segment ursprünglich vorhanden annimmt.

Wir finden dann — auf Einzelheiten kann natürlich hier nicht eingegangen werden — am 10. Tergit, das in 2 Teilen zu beiden Seiten des Afters liegt (vgl. *Psychoda*-Larve!), 1 Paar ungegliederter Anhänge, den Cerci von *Psychoda* homolog (Valvulae mediales, Bruel). Dicht seitlich neben ihnen finden sich zwei weitere Anhänge (Valvulae laterales, Bruel). Die 4 Anhänge zusammen bezeichnet

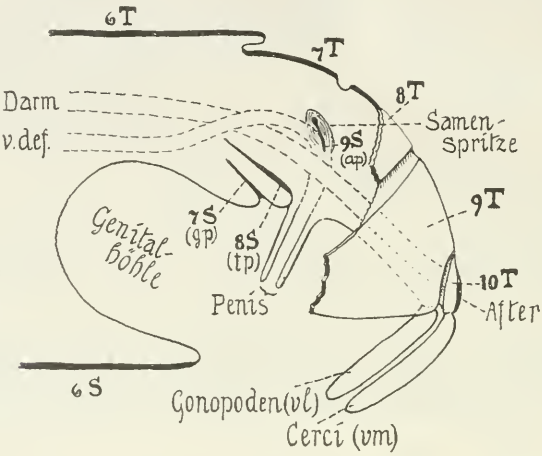


Fig. 13. Idealer Sagittalschnitt durch hinteres Abdomen und Hypopygium von *Calliphora* (nach Bruel kombiniert). — *gp*, Gabelplatte; *tp*, Tragplatte; *vl* und *vm*, Valvula lateralis und medialis. Vom 8. und 9. Tergit ist die Fläche angeschnitten dargestellt.

Bruel als »Haltezange«. Ich möchte die Valv. laterales als Gonopoden deuten, die allerdings hier (wenn nicht der »Processus brevis« Bruels als 2. Glied aufgefaßt wird) nur 1gliedrig sind. Sie inserieren am lateralen Rande des 9. Tergits (wie bei *Psychoda*), haben aber eine Verlagerung nach hinten und damit in die Nähe der Cerci erfahren. Das 9. Tergit bildet auch hier einen ventralwärts fast geschlossenen Ring. Während aber bei *Psychoda* mit diesem Ring (Basalring) das Hypopygium oral begrenzt wird, sind bei *Calliphora* zwei weitere Segmente (8. u. 7.), wenigstens in ihren ventralen Teilen, in den Aufbau des Copulationsapparates einbezogen. Die Tergite dieser Segmente sind deutlich nachzuweisen. Wie aber verhält es sich mit den Sterniten? Bruel hat 2 Chitingebilde beschrieben, von denen das eine (»Tragplatte«, *tp*) mit der Basis des Penis

articuliert, das andre (»Gabelplatte«, *gp*) in der Hauptsache als Ansatzfläche für Muskulatur dient. Die beiden Platten sind für den Bewegungsmechanismus des Copulationsapparates, im besonderen des Penis, von wesentlicher Bedeutung. Aus ihrer Entwicklung in der Puppe hat Bruel erkannt, daß diese Platten eingesenkte Ventralplatten sind. Aus der Auffassung heraus, daß die Genitalöffnung hinter dem 9. Sternit liegt, hält er die Tragplatte für das 9., die Gabelplatte für das 8. Sternit. Bei dieser Deutung müßte aber ein Sternit, das 7., nach Bruelscher Zählung ein weiteres (7. u. 6.), als verloren gegangen betrachtet werden.

Nun hat Bruel noch auf ein andres Organ aufmerksam gemacht, das er »Samenspritze« nennt. Es ist dies ein Muskelsäckchen, das durch einen Chitinstab gestützt wird. Dieser Chitinstab, der an seinem distalen Ende plattenförmig verbreitert, in seinem proximalen, caudalwärts gerichteten Teile röhrenförmig ist und mit seinem Lumen in die Höhlung des Ductus ejaculatorius mündet, liegt an der Dorsalseite des Vas deferens dort, wo dieser etwas rechts dorsal vom Darm sich befindet. Ich zweifle nicht daran, daß dieser Chitinanhang, der natürlich als Ausstülpung der Wandung des Ductus entsteht, der »Penisstütze« (Apodeme) bei *Psychoda* und dem »Apothetes« Keuchenius' (l. c.) homolog ist, wir also in ihm das 9. Sternit zu suchen haben.

Offenbar liegt hier folgendes Verhalten vor: Bei *Psychoda* dient das eingesenkte 9. Sternit als Penisstütze, wahrscheinlich zugleich einer ähnlichen Funktion, wie das Chitinrohr der »Samenspritze«. Bei *Calliphora* ist dieses Sternit in seiner Bedeutung als Penisstütze durch das 8. Sternit abgelöst, es dient ausschließlich dem Muskelansatz der Samenspritze und ist tiefer in das Innere hinein verlagert. Zugleich tritt hier nun aber auch bereits das 7. Sternit in nähere Beziehung zum Copulationsapparat, indem es die Aufgabe des 8. unterstützt. Also ein fortschreitendes Hineinbeziehen aufeinanderfolgender Sternite in den Dienst des Begattungsapparates, im wesentlichen der Geschlechtsausmündung (des Ductus und Penis).

Mir scheint, daß durch diese Auffassung am ehesten eine Grundlage für das Verständnis des Copulationsapparates der Musciden gewonnen werden kann, und daß auch hinsichtlich der Muskelverteilung keine allzu großen Schwierigkeiten auftreten werden. Vielleicht bereitet nur die Erklärung der von Bruel geschilderten gelenkigen Verbindung zwischen Gabelplatte (7. Sternit) und Gonopoden einige Mühe.

Es bleibe nicht unerwähnt, daß die vorstehenden Deutungen nur einen Versuch darstellen und nur eine Möglichkeit. Es könnte

für das Aufgehen von Sterniten in die Gebilde des Begattungsapparates auch noch eine andre Erklärung in Betracht kommen, die durchaus keine geringe Wahrscheinlichkeit für sich hat und vielleicht durch vergleichend-morphologische Betrachtung und Untersuchung sich als richtiger herausstellen mag. Die Annahme nämlich, daß auch das 10. Sternit, das wir bisher außer acht ließen, in Teilen des Penis oder seiner Stütz- und Anhangsgebilde enthalten ist. Wenn wir die Torsionsmuskeln bei *Psychoda* als ursprünglich dorsoventrale intersegmentale Muskeln deuten, wofür sehr viel spricht, liegt es nahe, den dorsal gelegenen Teil des Basalringes als 9. Sternit, oder wenigstens einen Teil desselben, aufzufassen, den andern Teil des 9. Sternits oder aber das 10. Sternit in der Penisstütze zu suchen. Wahrscheinlich sind wenigstens in den »Parameren« Bruels Elemente des 10. Sternits enthalten.

Dann aber liegt noch eine weitere Möglichkeit vor. Es wurde oben der Zählung Bruels ein Segment hinzugefügt. Eine vergleichende Untersuchung der thoracalen Gliederung könnte ergeben, daß wir, um die abdominalen Segmente von *Psychoda* und *Calliphora* in Homologie zu bringen, bei *Calliphora* noch ein weiteres Segment hinzurechnen müssen. Es würde sich dann für den Copulationsapparat von *Calliphora* und vice versa einige Gebilde bei *Psychoda* eine wesentlich andre Auffassung als notwendig ergeben, worauf aber hier nicht eingegangen werden soll.

Hinsichtlich der Lagebeziehungen der einzelnen Teile des Copulationsapparats von *Calliphora*, abgesehen von geringen Asymmetrien und der Verlagerung des Penis etwas nach rechts hin, ist scheinbar alles ganz normal. Scheinbar sage ich; denn die Windung des Vas deferens um den Darm und im Zusammenhang damit die Lage des Apodemes (Samenspritze) an der Dorsalseite des Ductus verraten uns, daß hier irgend etwas vor sich gegangen sein muß.

In der Tat kann, wie schon oben gesagt wurde, diese Windung nur so erklärt werden, daß die Geschlechtsöffnung sich um den After herum gedreht hat, daß also die halbe Umdrehung des Hypopygiums der Psychodiden (und vermutlich übrigen Orthorhaphen) bei *Calliphora* (und vermutlich andern Cyclorhaphen) zu einer ganzen Umdrehung fortgeschritten ist, so daß die äußeren Begattungsteile wieder die normale Lage zurückerlangt haben. (Vielleicht ist es zum Teil keine ganze, sondern nur eine $^3/_4$ Umdrehung — vgl. Lage des Penis bei *Calliphora* und eine Abbildung Berleses[17] des Copulationsapparates von *Eristalis* —, doch das ist von geringerem Belang.)

[17] l. c., S. 327.

Es fragt sich nur, wann und wo findet die Drehung dieses »Hypopygium circumversum« statt? Bruel läßt leider darüber im unklaren, ob bereits innerhalb der Puppe sich die asymmetrische Lage des Vas deferens vorfindet. Das ist also zunächst zu untersuchen, bevor der Frage nach dem Wann näher getreten werden kann. Fragen wir aber weiter, wo, an welcher Stelle dreht sich der Apparat? Zum mindesten müssen, wie gesagt, die Fixationspunkte von Ductus und Enddarm, Geschlechtsöffnung und After sich umeinander herum gedreht haben. Da dies zweifellos nicht ohne Drehung der betreffenden Segmente möglich ist, liegt es zunächst nahe, die Drehung dort zu suchen, wo sie bei *Psychoda* stattfindet, also zwischen 9. und 8. Segment. Hier kann aber bei der engen Verbindung, die zwischen Penis und dem 8. und 7. Sternit (Tragplatte und Gabelplatte) besteht, eine Drehung offenbar nicht vor sich gegangen sein. Weiterhin ist in Betracht zu ziehen, ob nicht etwa eine halbe Umdrehung, wie bei *Psychoda*, zwischen 9. und 8. Segment, die Weiterdrehung mehr vorn, zwischen 7. und 6. Segment erfolgt sein könnte. Dann müßten aber Tragplatte und Gabelplatte Tergite sein, und das ist wiederum bei ihrer Verbindung mit dem Penis ausgeschlossen. Es bleibt also nichts andres übrig, als die ganze Drehung weiter vorn zu suchen. Aller Wahrscheinlichkeit nach findet sie zwischen dem 7. und 6. Segment statt. Es liegt zwischen diesen beiden Segmenten ein Halbring aus sehr hartem Chitin (vielleicht vom 7. Tergit abgetrennt?), den Bruel zwar erwähnt, aber auf seine Bedeutung nicht näher untersucht hat (vgl. auch die oben erwähnte Abbildung Berleses von *Eristalis*). Dieser Halbring geht mit einem besonderen, kolbig verdickten Fortsatz seines linken Schenkels eine gelenkige Verbindung mit dem linken unteren Rande des 7. Tergits ein und steht auch zu dem 8. Tergit in näherer Beziehung (Bruel, S. 528 ff.). Ich vermute, daß dieser Halbring für den Drehungsmechanismus von wesentlichster Bedeutung ist. Die Drehung zwischen dem 7. und 6. Segment mag übrigens auch eine Erklärung geben für die starke Ausdehnung der Intersegmentalhaut zwischen diesen Segmenten, speziell ihren Sterniten, und die dadurch ermöglichte Ausbildung der »Genitalhöhle«.

Falls sich meine Vermutung bestätigt, hat also bei *Calliphora* die Drehung zwei weitere Segmente mit sich genommen und ist wohl nicht ohne weiteres von dem Zustand bei *Psychoda* abzuleiten. Vielleicht finden sich bei andern Dipteren Übergänge. Es mag in Betracht gezogen werden, daß die weiche Puppenhülle der Cyclorhaphen (und auch schon der *Orthorh. brachycera*) den Vorgang der Drehung begünstigte und vielleicht schon auf die Zeit der Puppenruhe zu ver-

legen gestattete. Sollte sich dabei die weiche Puppenhülle zum Teil mit drehen, so wäre es gar nicht verwunderlich, daß Bruel — der übrigens betont, daß ihm trotz aller Bemühungen gewisse Zwischenstadien der Puppenentwicklung gefehlt haben (S. 591) — von dem Vorgang nichts bemerkt hat. Aber es ist selbstverständlich auch möglich und sogar wahrscheinlich, daß die Drehung, wie bei *Psychoda*, erst nach dem Ausschlüpfen vor sich geht.

Was den Mechanismus dieser Drehung bei *Calliphora* betrifft, so muß ich gestehen, daß die Anordnung der Muskulatur nach Bruels Beschreibung keinerlei Anhalt, vielmehr erhebliche Schwierigkeiten für eine Deutung in besagtem Sinne zu bieten scheint, es überhaupt schwer ist, sich die morphologischen und funktionellen Bedingungen für eine totale Umdrehung des Apparates vorzustellen. Offenbar handelt es sich bei *Calliphora* um sehr interessante und vollendet differenzierte Verhältnisse, deren Ergründung nur am Objekt selbst gesucht werden kann. Daß eine Drehung vorhanden ist, dürfte nach obigem ebensowenig zu bezweifeln sein, wie die weitere Folgerung, daß sie bei allen Dipteren in irgendeiner Form stattfindet.

Es fragt sich nun aber: Ist die Drehung des Begattungsapparats auf die Dipteren beschränkt oder tritt sie etwa in einer ursprünglicheren, primitiveren oder vielleicht noch weiter vervollkommneten Form auch bei andern Insektenordnungen auf? Es ist diese Frage natürlich von größter Wichtigkeit sowohl vom vergleichend-morphologischen Gesichtspunkt aus, als besonders im Hinblick auf die Phylogenese des Vorgangs.

Bevor hier weitere Untersuchungen vorliegen, bevor vor allem auch die morphologisch-physiologische Seite der Drehung in ihren Einzelheiten völlig geklärt ist, scheint es mir verfrüht zu sein, der Frage, wie sie entstanden ist, näher zu treten. Zweifellos, so viel kann wohl gesagt werden, in Anpassung an die Gestaltung der weiblichen Genitalanhänge und den Modus der Begattung, die bei den Psychodiden von der Seite (bzw. von hinten), bei den Musciden von oben her erfolgt, ähnlich «à celui du chien», um einen Vergleich Dufours[18] zu gebrauchen. Ob aber die Drehung des Apparates allmählich oder sprungweise, ob sie durch Zuchtwahl, funktionelle Bewirkung[19] oder orthogenetisch entstanden ist; weshalb bei den Musciden, um die normale Lage des Begattungsapparats wieder herzustellen, die Drehung nicht rückgängig, sondern zur totalen wurde, und wie das Verhalten der Torsionsmuskulatur morphologisch und

[18] Ann. d. Sc. nat. III. Ser. Zool. Bd. I. 1844.
[19] Vgl. meine Anmerkung, Naturw. Wochenschr. XXI. Bd. Nr. 1. S. 11. 1922.

physiologisch zu erklären ist, — das sind alles Fragen, deren Beantwortung noch recht große Schwierigkeiten in sich bergen dürfte, deren Untersuchung aber vielleicht einen wertvollen Beitrag zu unsrer Erkenntnis des Wesens morphologischer Gestaltung überhaupt zu liefern geeignet sein mag.

Angesichts der Tatsache, daß unsre Mücken und Fliegen, denen doch schon manche recht eingehende Untersuchung gewidmet worden ist, uns so lange den Einblick in die interessanteste Eigentümlichkeit ihres Körperbaues verwehrt haben, wird man an die Worte erinnert, mit denen Leonhard Landois[20] 1867 seine »Anatomie des Hundeflohes« einleitet, indem er dort auf einen Ausspruch von Dugès[21] zurückgreift, zu dem dieser bereits 35 Jahre vorher im Hinblick auf dasselbe Thema sich veranlaßt gesehen hatte: «vous serez étonné de voir des insectes aussi communs, encore mal connus». —

Kiel, Zoolog. Institut, 16. April 1922.

---

Nachtrag. Inzwischen ist im Archiv f. Naturgesch. Bd. 88. 1922, A. 1. Heft, eine Arbeit von E. Martini, »Über den Bau der äußeren männlichen Geschlechtsorgane bei den Stechmücken« erschienen, die sich, ebenfalls im Anschluß an die oben zitierte Arbeit Edwards', im besonderen mit *Aëdes* befaßt. Hinsichtlich der von Christophers nachgewiesenen Drehung des Hypopygiums bemerkt Martini: »Doch finde ich bei meinen gezüchteten Männchen diese Drehung in der Regel noch nicht vollzogen, so daß mir wahrscheinlich ist, daß sie erst bei der Begattung zustande kommt.«

Ein Vergleich der Fig. 2 Martinis mit dem entsprechenden Schema Edwards' (vgl. oben, Fig. 12) ergibt zweierlei:

1) Die Zange, Valva (side piece + clasper Edwards), liegt bei Martini abneural (an der Tergitseite), bei Edwards neural.

2) Die »Zängchen«, Harpagones (claspette Edwards), haben bei Martini neurale Lage, bei Edwards ebenfalls!

Für diese Widersprüche habe ich keine andre Erklärung, als daß hinsichtlich Punkt 2 das Edwardssche Schema nicht richtig ist, hinsichtlich Punkt 1 entweder Martini sich geirrt, d. h. übersehen hat, daß das abgebildete Hypopygium doch gedreht ist, oder aber ebenso, wie offenbar die Unterschriften zu Fig. 2 und 3), die Bezeichnungen »neural« und »abneural« der Fig. 2 Martinis versehentlich vertauscht sind.

Herrn Dr. Martini habe ich zu danken, daß ich nun auch Gelegenheit fand, die Arbeit von Christophers selbst einzusehen.

---

[20] Nov. Act. Acad. Leop. 32. Bd. 1867.

[21] Ann. des scienc. nat. tom. 27. p. 145. 1832.

Christophers geht auf den Mechanismus der Drehung (nur wenig mehr als $^1/_2$ Seite handelt überhaupt davon) und ihre morphologischen Grundlagen nicht näher ein. Wichtig ist die Feststellung, daß Chr. die inverse Lage des Apparates erklärt durch eine "torsion of the 8th and 9th segments upon the rest of the abdomen through an angle of 180°, as is shown by the position of the last ventral ganglion, which is rotated along with them" (l. c. p. 372). Und weiterhin ist die Fußnote (ebenda) bemerkenswert, nach welcher "the claspers — [Valven Martini, d. Verf.] — in all mosquitos are ventral in the newly hatched insect, but become rotated in from 24 to 48 hours".

Somit ergibt sich einmal, daß auch hinsichtlich des 8. Segments von *Aëdes* das Edwardssche Schema falsch ist. Ich habe von vornherein vermutet, daß dieses 8. Segment dem 9. Segment von *Psychoda* entspricht (also an der Drehung teilnimmt): man vergegenwärtige sich, daß meine Zählung am vorderen Abdomen 1 Segment mehr annimmt, als bisher gezählt wurden.

Durch diese Feststellung wird weiterhin nunmehr wahrscheinlich, daß der »Basalring« von *Psychoda* von Sternit und Tergit des 9. Segments, die »Penisstütze« vom Sternit des 10. Segments sich herleitet. Bei *Aëdes* (überhaupt den Culiciden) bilden Sternit und Tergit des 10. Segments (nach neuer Zählung) einen Ring; eine »Penisstütze«, in der Ausbildung wie bei *Psychoda*, fehlt offenbar. Es scheint also hinsichtlich der Drehung des Hypopygiums *Psychoda* einen fortschrittlicheren Typus darzubieten. — Sollten dagegen (es ist diese Frage natürlich zunächst gründlich klarzustellen) 9. Segment von *Aëdes* und 9. Segment von *Psychoda* homolog sein, so würde gemäß Christophers bei den Culiciden ein Segment mehr als bei *Psychoda* an der Drehung beteiligt, somit ein gewisser Übergang zu dem Verhalten von *Calliphora* gegeben sein.

Schließlich dürfte es nun aber jedenfalls wohl feststehen, daß die Valven (Zange) morphologisch der Sternalseite angehören und den Gonopoden von *Psychoda* entsprechen, während die Harpagones (claspett Edw.) — vermutlich — den Cerci homolog, d. h. tergaler Herkunft sind.

Näher kann auf diese Dinge hier nicht eingegangen werden. Die Unstimmigkeiten zwischen den Deutungen von Christophers, Edwards und Martini lassen augenfällig die Schwierigkeiten erkennen, welche der Nachweis der Drehung und die morphologische Wertung der einzelnen Teile des Dipteren-Hypopygiums bereitet. Zu einer richtigen Erkenntnis werden wir nur durch Anwendung größter Vorsicht gelangen.

Münster i. W., Zoolog. Institut, 12. Juli 1922.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 55

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

Artikel/Article: Das Hypopygium »inversum« und ^-circumversum« der Dipteren. 189-212