

Bemerkungen zu der Arbeit des Herrn Prof. Dr. Heymons über die Abdominalanhänge der Libellen.

Von

Anton Handlirsch,

k. k. Kustos-Adjunkt.

Durch die vorstehenden Ausführungen des Herrn Prof. Heymons ist die schwierige und vielbesprochene Cercifrage in ein neues Stadium getreten. Wir sehen nun ganz klar, daß die großen lateralen Anhänge der Odonaten nicht direkt aus den primären Cercis der jungen Larven hervorgehen, sondern daß sie erst im Verlaufe der Larvenentwicklung allmählich entstehen, während die primären Cerci der Rückbildung unterliegen.

In meiner ersten Arbeit hatte ich auf diesen Umstand nicht Rücksicht genommen, weil mir gerade die erklärenden Zwischenstadien nicht bekannt waren und weil Heymons erste Arbeit das Thema gerade in dieser Richtung nicht erschöpfend behandelt hatte. Ich hatte in Übereinstimmung mit Heymons die Entstehung der großen lateralen Anhänge der Anisopterenimagines aus den kleineren gelenkigen lateralen Anhängen der letzten Larvenstadien richtig erkannt, diese Anhänge jedoch im Gegensatze zu Heymons dem 11. und nicht dem 10. Segmente zugeschrieben. Bei den Zygopteren war mir die Homologie der kleinen larvalen Anhänge mit jenen der Anisopteren entgangen und ich hatte dementsprechend die imaginalen Anhänge direkt von jenen der jungen Larven abgeleitet. Dieser Irrtum wurde durch Heymons nun wohl endgültig richtiggestellt und wir sehen nunmehr klar, daß zwischen Zygopteren und Anisopteren in dieser Beziehung vollkommene Übereinstimmung herrscht, daß sich eben die großen lateralen Anhänge der Imagines in beiden Fällen aus den im Laufe der Larvenentwicklung neu entstehenden kleineren lateralen Anhängen der Larven entwickeln und nicht direkt aus den Cercis der jungen Larven, welche, wie erwähnt, im Laufe der (ontogenetischen) Entwicklung zugrunde gehen.

Die Frage hat sich also jetzt dahin zugespitzt, daß wir entscheiden müssen, ob wir nun die großen lateralen Anhänge der Imagines als «Neuerwerbungen» oder nur als «Neubildungen» bezeichnen sollen.

Heymons vertrat bekanntlich in seiner ersten Arbeit mit Entschiedenheit den ersteren Standpunkt und dies war die Ursache, warum ich mich überhaupt mit dieser Frage beschäftigte. Meine morphologischen und phylogenetischen Studien über Insekten brachten mich zu der Überzeugung, daß die Cerci der verschiedenen heute lebenden Insektenformen homologe Bildungen sind, welche auf Extremitäten des

11. Segmentes zurückzuführen sind, daß man sie ferner als ererbte Bildungen betrachten muß, welche im Verlaufe der höheren Ausbildung teils zu speziellen Zwecken umgewandelt, teils mehr oder weniger reduziert oder endlich ganz rückgebildet werden. Diese meine Ansicht basierte zum großen Teile auf dem Studium der einschlägigen Arbeiten von Heymons, deren Resultate durch meine eigenen Untersuchungen stets nur bestätigt worden waren. Und nun sollten gerade die großen lateralen Anhänge der Odonatenimagines, die ja in bezug auf ihre Bildung und Lage den echten Cercis der anderen Insekten gleichen wie ein Ei dem anderen, keine Cercis sein, sondern Neuerwerbungen, die nur bei Odonaten, aber sonst nirgends in der Insektenwelt vorkämen! Zu dieser Ansicht konnten mich die Argumente, welche Heymons in seiner ersten Arbeit ins Treffen führte, nicht bekehren und ich versuchte daher durch eigene Untersuchung zu einer selbständigen Ansicht zu kommen, die ich dann in meiner kleinen Arbeit der allgemeinen Kritik vorlegte. Heymons kam selbstverständlich auf das Thema zurück und seine nunmehr sehr ausführlichen Untersuchungen schienen in der Tat geeignet, meine Ansicht vollkommen zu entkräften. Ich habe Heymons' neue Beobachtungen nach dem Manuskripte vorurteilslos durchstudiert und der darauf folgende Briefwechsel zwischen den beiden Gegnern hat vorläufig schon ein sichtbares Zeichen hinterlassen: Der für die großen lateralen Anhänge der Imagines früher angewandte Name «Processus caudales» wurde in «Cercoide» umgewandelt. Ich habe brieflich neuerdings die Ansicht vertreten, daß diese Anhänge, trotzdem sie nicht direkt aus den primären Cercis der jungen Larve hervorgehen, sondern im Laufe der Larvenentwicklung neu gebildet werden, doch als echte Cercis zu deuten sind, als neugebildete Cercis, welche jedoch ebensogut echte Cercis sind, wie z. B. die Beine einer *Meloë*-Imago oder eines Strepsipterenmännchens echte Beine sind, obwohl sie nicht direkt aus den Beinen der primären Larve hervorgehen. In dieser Deutung finde ich gar nichts Unlogisches. Sehen wir ja doch, wie bei den holometabolen Insekten fast alle Organe vor der letzten Häutung ganz neu gebildet werden. Warum sollte ein derartiger Prozeß, der sich in dem einen Falle sehr rasch abspielt, in einem anderen Falle nicht etwas langsamer und im Verlaufe mehrerer Häutungen vor sich gehen?

Heymons scheint infolge meiner Ausführungen auch in seiner ursprünglichen Überzeugung bereits etwas schwankend geworden zu sein, denn er bezeichnet in dem Schlußkapitel seiner Arbeit die Annahme einer «Neuerwerbung» nur mehr als seine persönliche Meinung und räumt meiner vorläufig ja auch nur persönlichen Meinung in folgendem Satze Gleichberechtigung ein:

«Da aber die Stammesgeschichte der Odonaten naturgemäß in Dunkel gehüllt ist, wird es in letzter Instanz Sache der persönlichen Meinung sein, ob man sich der hier entwickelten Ansicht anschließen will oder ob man in den Cercoiden nicht Neuerwerbungen, sondern lediglich zur Regeneration dienende (ontogenetische) Neubildungen erblickt. Positive Beweisgründe lassen sich weder für die eine, noch für die andere Ansicht geltend machen, sondern nur Wahrscheinlichkeitsgründe, die soeben erörtert wurden. Man wird sich daher nach Belieben auch entscheiden können, ob man bei den Odonaten statt des von mir vorgeschlagenen Namens «Cercoide» den Ausdruck «imaginale Cercis» wählt, um diese Anhänge als solche dann von den larvalen Cercis der Odonaten, mit denen sie doch einmal nicht identisch sind, und den persistierenden Cercis anderer niederer Insekten zu unterscheiden.»

Aus diesen Sätzen geht wohl zur Genüge hervor, daß zwischen unseren Standpunkten nur mehr eine dünne Scheidewand besteht. Eine endgültige Entscheidung der Frage ist — und dies scheint Heymons auch zu fühlen — auf dem Wege ontogene-

tischer Forschung kaum zu erwarten, dürfte aber vielleicht in kurzer Zeit durch die Paläontologie zu erzielen sein.

Nach meiner Überzeugung gehören die Odonaten zu jenen Formen, welche sich bereits zur Karbonzeit aus den Paläodictyopteren, also aus der Stammgruppe aller geflügelten Insekten, entwickelt haben. Die Verbindungsglieder zwischen den echten Odonaten, welche letztere sich bereits im Lias finden, und zwischen den Paläodictyopteren kennen wir unter dem Namen der Protodonaten (oberstes Karbon und Perm). Ein unglücklicher Zufall will es allerdings, daß bei allen bisher gefundenen Protodonaten das Hinterende des Körpers fehlt, und so müssen wir denn warten, bis ein vollständiges Exemplar vorliegt. Die Paläodictyopteren haben echte vielgliedrige Cerci nach Art der Ephemeriden oder Perliden. Alle jene Formen, welche sich noch nicht weit von dem Paläodictyopterentypus entfernt haben, also die Orthopteren, Dermapteren, Diploglossaten, Phasmoiden, Mantiden, Blattiden, Isopteren, Embiden, Perliden und Ephemeriden besitzen mehr oder weniger gut erhaltene echte Cerci und auch bei vielen Formen, welche sich durch Erwerbung einer Metamorphose bereits weiter vom Urtypus entfernt haben, sind Cerci vorhanden, welche ich auch als echte Cerci auffasse. Solche Cerci finden sich z. B. bei Coleopterenlarven, bei Hymenopteren (Larven und Imago), bei Phryganoiden, Panorpaten, Dipteren und Megalopteren. Heymons möchte nun auch diese Cerci, im Gegensatz zu seiner ersten Arbeit, in welcher er angenommen hatte, ähnliche neuerworbene Anhänge wie jene der Odonaten seien vergeblich in anderen Insektenordnungen zu suchen, nicht als Cerci, sondern als «Cercoide», respektive als «imaginale Cerci» bezeichnen. Er betritt damit einen Weg, auf dem ich ihm nicht folgen kann, weil es mir widerstrebt, einen phylogenetisch wichtigen, weil ererbten Charakter durch die Supposition einer möglichen «Neuerwerbung» solcher Gebilde in verschiedenen Insektengruppen ohne zwingenden Grund seines Wertes zu entkleiden.

Die Cerci der genannten metabolen Imagines sind wie jene der höherstehenden Ametabolen oder Hemimetabolen rudimentäre Organe und tragen alle Zeichen von solchen an sich, sind auch in vielen Fällen funktionslos. Solche Organe als im Entstehen begriffene Neuerwerbungen zu deuten, erscheint mir doch nicht ganz logisch.

Auf alle einzelnen von Heymons zur Bekräftigung seiner Anschauung vorgebrachten Argumente einzugehen, würde den Rahmen dieser kurzen Bemerkungen weit überschreiten — einige Punkte möchte ich aber doch noch einmal zur Sprache bringen:

Heymons legt großes Gewicht auf die «eigenartige Lebensweise» der Odonatenlarven, welche die Entstehung neuer Organe wie der «Cercoide» wohl «kaum schwer verständlich» machen. Nun kommt es mir aber doch vor, als ob dieser Fall schwer verständlich wäre, denn die neuen Organe dienen ja gar nicht der Larve bei ihrer übrigens im Vergleiche mit Ephemeriden oder Perliden nicht gar so «eigenartigen» Lebensweise, sondern der Imago, deren Lebensweise mir keineswegs die Neuerwerbung solcher Organe zu erklären vermag. Der Einfluß der Lebensweise während des Larvenstadiums kann sich also wohl nur auf die Rückbildung der ursprünglichen Cerci der jungen Larve, respektive auf deren Adaptierung zu ganz bestimmten Funktionen beziehen, welche vor dem Eintritt der Geschlechtsreife aufhören. Dieser Einfluß wirkt also hier ganz ähnlich wie jener, welcher die Rückbildung der primären Beine einer *Meloë*-Larve bedingt. Die *Meloë*-Imago bekommt dann wieder ihre Beine und die Odonatenimago ihre Cerci und das Interessante und Rätselhafte bei der Sache ist nur, daß bei den Odonatenlarven durch eine gewisse Zeit die alten und jungen Cerci gleich-

zeitig knapp nebeneinander zu sehen sind. Ich bin überzeugt, daß dies nicht der Fall wäre, wenn die Odonaten bereits imstande gewesen wären, sich ein Ruhestadium in ihrer Verwandlung anzugewöhnen.

Was die von Heymons neuerdings behauptete Zugehörigkeit der «Cercoide» zum 10. Segmente anbelangt, so muß ich gestehen, daß mir dieselbe trotz der Schnitte keineswegs erwiesen scheint. Wo das 11. Segment so weit reduziert ist, daß die Cerci scheinbar unmittelbar hinter dem 10. Segmente sitzen, wird man überall ein ähnliches Bild bekommen, denn meines Wissens ist die Hypodermis nirgends an der Grenze zweier Segmente unterbrochen und auch bei anderen Formen mit echten Cercis reichen die Muskeln aus dem 10. Segmente in die Cerci. Nachdem ja die Muskeln eine Bewegung der Segmente nur dann erzielen können, wenn sie von einem Segmente in das andere reichen, möchte ich auch hier in dem Übergreifen der Muskeln aus dem 10. Segmente in die Cerci eher ein Argument für die Zugehörigkeit der letzteren zum 11. als zum 10. Segmente erblicken. So lange übrigens Heymons an der Zugehörigkeit der «Cercoide» zum 10. Segmente festhält, bleibt es ein Widerspruch, wenn er in dem Schlußkapitel seiner Arbeit die Möglichkeit einräumt, daß diese Cercoide vielleicht doch nur regenerierte Cerci sind. Gehören sie wirklich zum 10., dann ist meine Ansicht endgültig widerlegt. Der Beweis dafür erscheint mir aber durch Heymons Arbeit keineswegs erbracht zu sein.

Ich habe durch diese Kontroverse wieder so recht deutlich empfunden, wie schlecht es im allgemeinen noch mit einer scharfen Begrenzung der Segmente bestellt ist, und es erscheint mir fast zweifelhaft, ob wir je in der Lage sein werden, in allen Fällen eine richtige Begrenzung vorzunehmen. Gerade bei höher spezialisierten Formen kommen ganz bedeutende Verschiebungen der durch weiche Haut getrennten Sklerite vor und ich brauche hier nur auf jene Modifikationen hinzuweisen, welche wir an den ersten Hinterleibsringen der Hymenopteren oder Koleopteren bemerken, oder auf *Orthezia* und andere Cocciden, bei denen die ursprüngliche Segmentierung durch die Entstehung ganz neuer Skleriten vollständig verwischt wird. Aus diesem Grunde lege ich auch jetzt viel weniger Gewicht auf die Deutung der übrigen Anhänge, respektive Segmentteile am Hinterende des Odonatenkörpers, denn auch diese unterliegen bedeutenden Verschiebungen. Ob der große mittlere Dorsallappen der Anisopteren, hinter dem sich ein winziges rudimentäres Läppchen findet, nur als Tergit 11 oder als Tergit 12 oder als Tergit 11 + 12 oder, was mir jetzt am wahrscheinlichsten erscheint, nur als Appendix dorsalis des Tergit 11 zu bezeichnen ist, will ich nicht weiter erörtern. In bezug auf das von mir als Tergit 11, von Heymons aber als Intersegmentalhaut bezeichnete Hartgebilde der Anisopterenmännchen möchte ich jedoch darauf hinweisen, daß mir dessen Fehlen im weiblichen Geschlechte keineswegs als Beweis dafür gilt, daß es nur eine akzessorische Verdickung der Intersegmentalhaut ist. «Intersegmentalhaut», eigentlich nur ein Verlegenheitsausdruck, muß ja übrigens doch zu einem Segmente gehören und wie sollen wir die Grenze bestimmen, wo hier Tergit 10 aufhört und Tergit 11 anfängt? Doch nicht etwa in der Mitte dieser fraglichen Platte! Nachdem dieselbe, wie es scheint, doch schon bei der erwachsenen Larve als abgeschnürter Basalteil des 11. Tergiten angelegt ist und erst bei der letzten Häutung nach unten umgeschlagen wird, glaube ich vollkommen berechtigt zu sein, sie als Tergit 11 zu bezeichnen. Mindestens muß ich sie dem 11. Segmente zurechnen, so daß dann der große mediane Fortsatz, wenn wir ihn schon nicht als Dorsallappen des 12. Segmentes bezeichnen können, dem Processus dorsalis des 11. Segmentes gleichkäme. Bei den Weibchen ist dann eben das 11. Tergit nach meiner Ansicht so wie bei den meisten Insekten reduziert, respektive weichhäutig

geblieben oder mit dem Processus dorsalis in einen Skleriten verschmolzen. Daß Verschmelzungen von Segmenten vorkommen, sehen wir ja an so vielen Beispielen in der Entomologie und ich glaube, wir können auch in vielen Fällen, wo die Cerci unmittelbar auf das 10. oder gar auf das 9. Segment folgen, von einer Verschmelzung des 10. und 11., respektive des 9., 10. und 11. Segmentes und nicht immer von einem Ausfalle derselben reden. Ebenso kann auch das Telson mit den vorhergehenden Segmenten verschmelzen und braucht nach meiner Ansicht nicht als verschwunden betrachtet zu werden, wenn sich der Enddarm scheinbar schon hinter einem der vorderen Segmente einstülpt. Wie diesbezüglich die Verhältnisse in den einzelnen Fällen liegen, wird, glaube ich, oft auch auf ontogenetischem Wege nicht mit voller Sicherheit festzustellen sein, weil solche Verschmelzungen schon in sehr frühen Stadien eintreten können, wo sich ihr Verlauf nicht leicht verfolgen läßt. Nach meiner in diesen Dingen wohl nicht ganz maßgeblichen Meinung scheint es eben unwahrscheinlich, die Darmeinstülpung einmal hinter dem 12., ein andermal hinter dem 11. oder gar 10. Segmente eintreten zu lassen.

Zum Schlusse muß ich meiner Freude darüber Ausdruck geben, daß sich diese Kontroverse zwischen Heymons und mir in so loyaler Weise abwickelt und daß einige von uns beiden begangene Fehler den Anlaß dazu gaben, wieder ein Stückchen von dem Schleier zu lüften, welcher noch immer einzelne Gebiete der Insektenmorphologie verhüllt.
