

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE, VERGLEICHENDEN
ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER WEIBLICHEN
GESCHLECHTSAUSFÜHRWEGE DER INSEKTEN.

Von

Dr. phil. RUDOLF F. HEBERDEY

(Graz).

Mit 85 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. März 1931.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	418
II. Material und Technik	419
III. Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege bei <i>Hydroporus ferrugineus</i> STEPH.	420
A. In der Larve	420
B. In der Puppe	435
C. Bei der Imago. Der Bau des fertigen Apparates	445
D. Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter	450
IV. Die Literatur über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten	451
A. Coleoptera	451
B. Diptera	454
C. Hymenoptera	455
D. Hemiptera	457
E. Thysanoptera	457
F. Blattaeformia	457
1. Mallophaga	457
2. Blattariae	458
G. Dermaptera	458
H. Apterygogenea: Thysanura	458
I. Lepidoptera	458
V. Zusammenfassung über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten	461
VI. Die Beziehungen zwischen den verschiedenen Bautypen des weiblichen Geschlechtsapparates und denen des männlichen Geschlechtes	469
A. Kurze Zusammenfassung über die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege	469
B. Die Homologien der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter	470
C. Frühere Homologisierungsversuche	472
VII. Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten	473
A. Im männlichen Geschlechte	473
B. Im weiblichen Geschlechte	474

VIII. Der morphologische Wert der äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern und ihre Beziehungen zueinander	476
IX. Terminologie.	480
X. Der Bau der weiblichen Geschlechtsausfühwege und der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten	483
Apterygogenea	485
1. Thysanura	485
2. Entotrophi	485
3. Protura	485
4. Collembola	486
Pterygogenea	486
A. Ephemeroidea: Ephemera	486
B. Libelluloidea: Odonata	487
C. Perlariae	489
D. Embiodea	491
E. Orthoptera	491
1. Saltatoria	491
2. Phasmida	494
3. Dermaptera	496
4. Diploglossata	497
5. Thysanoptera	497
a) Phloeothripidae (Tubulifera)	497
b) Thripidae (Terebrantia)	498
F. Blattaeformia	499
1. Blattariae	499
2. Mantodea	502
3. Isoptera	503
4. Zoraptera	504
5. Corrodentia	504
6. Mallophaga	505
7. Siphunculata	508
G. Coleopteroidea	508
1. Coleoptera	508
2. Strepsiptera	523
H. Hymenoptera	523
I. Neuropteroidea	526
1. Megaloptera	526
2. Rhaphidides	527
3. Neuroptera	529
J. Panorpoidea	531
1. Panorpatae	531
2. Trichoptera	533
3. Lepidoptera	535
4. Diptera	538
5. Suctoria	540
K. Hemiptera	541
1. Heteroptera	541
2. Homoptera	543
XI. Zum System und zur Phylogenie der Insekten	545
XII. Zur Physiologie des weiblichen Geschlechtsapparates	557
XIII. Zusammenfassung	575
XIV. Literaturverzeichnis	581

I. Einleitung.

Die erste Anregung zu dieser Arbeit gaben eine Reihe von Schnittserien durch das Abdomen weiblicher Larven von *Hydroporus ferrugineus* STEPH., die ich gelegentlich meiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates (HEBERDEY 1928) anfertigte. Es wurde dadurch der Wunsch rege, auch die Ontogenie des weiblichen Geschlechtsapparates eingehender zu studieren und mit den Verhältnissen beim Männchen zu vergleichen. Das Studium der einschlägigen Literatur zeigte bald, daß über die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates weit weniger bekannt war als über die des männlichen und daß vor allem die Resultate der Untersuchungen in keiner Weise übereinzustimmen schienen.

Mit der Klärung dieser Frage beschäftigt, ergab sich dann, daß diese nur zu einem befriedigenden Endergebnis gebracht werden könne, wenn die noch sehr im argen liegende Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparates der Imagines eine gründliche, von einheitlichen Gesichtspunkten geleitete Durcharbeitung auf breitester Basis erfuhr, denn die beiden Versuche von BERLESE (1909) und NEWELL (1918) hatten nicht nur keinerlei Klarheit geschaffen, sondern dadurch, daß die Autoren den Stoff nicht genügend übersahen, die Verwirrung noch bedeutend vergrößert. So sah ich mich gezwungen, fast durchwegs auf die Originalarbeiten zurückzugreifen und mir durch Vergleich derselben, häufig bedeutend erschwert durch die ganz verschiedene Terminologie der einzelnen Autoren ein Bild vom Bau des Geschlechtsapparates in den verschiedenen Ordnungen zu schaffen. Als Resultat der zusammenfassenden Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates ergaben sich eine Reihe von Beiträgen zum System und zur Phylogenie der Insekten.

Die großen Schwierigkeiten, die sich aus der ganz verschiedenen Bezeichnung gleicher Teile durch die einzelnen Autoren ergaben, suche ich durch eine einheitliche auf Entwicklungsgeschichte und vergleichender Morphologie basierende Terminologie wenigstens für die Zukunft möglichst zu bannen.

Das eingehende Studium des weiblichen Geschlechtsapparates der Insekten in seinem übereinstimmenden Bau und den immer wieder in entsprechender Weise wiederkehrenden Besonderheiten sowie der auffallende Mangel an physiologischen Arbeiten über dieses Thema erregten den Wunsch, mir ein Bild zu schaffen über den Ablauf der Vorgänge im Geschlechtsapparat und führte zu den Bemerkungen über die Physiologie der Geschlechtsausführwege der Insekten, die ich am Schlusse beigefügt habe.

Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn Hofrat Prof. Dr. L. BÖHMIG und Herrn Prof. Dr. O. STORCH auf das wärmste danken für die Anteilnahme, die meine Arbeit durch sie gefunden hat, sowie für die Über-

lassung eines Arbeitsplatzes am Institut. Ebenso danke ich auch meinem lieben Freunde, Privatdozent Dr. J. MEIXNER, mit dem in reger Aussprache so manche Frage ihre endgültige Lösung fand.

II. Material und Technik.

Als Objekt für die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen diente mir wiederum *Hydroporus ferrugineus* STEPH., ein kleiner Schwimmkäfer aus der Familie der *Dytiscidae*. Ich beschaffte mir das Material größtenteils vom selben Fundplatze wie für meine erste Arbeit, doch als die Art dort selten zu werden anfang, sammelte ich sie überaus häufig auch in anderen entsprechend gelegenen Tümpeln in der Umgebung von Graz. Charakteristisch für diese offenbar an ein bestimmtes, engumschriebenes Milieu angepaßte und daher für selten gehaltene Art ist, daß ich während meines einjährigen Aufenthaltes am Zoologischen Institut in Göttingen dort die Art ebenfalls unter den gleichen Bedingungen wie bei Graz — kleine im Laubwald gelegene Tümpel mit schotterigem Untergrund und dichten, den Tümpel fast ganz ausfüllenden Laublagen (hauptsächlich Buchenlaub) — in großer Zahl sammeln konnte.

Zur Fixierung benutzte ich durchwegs CARNOYSches Gemisch in der Zusammensetzung:

- 6 Teile absoluter Alkohol,
- 3 Teile Chloroform,
- 1 Teil Eisessig

mit bestem Erfolge. Zur Erweichung des Chitins der Imagines verwendete ich Diaphanol nach P. SCHULZES Angabe, doch muß das Diaphanol ganz frisch sein, sonst benötigt die Erweichung des Chitins zu lange Zeit, wodurch die Färbbarkeit der Gewebe leidet. Nach Einbettung in Paraffin wurden die Tiere in etwa $5\ \mu$ dicke Schnitte zerlegt. Gefärbt wurde mit EHRLICHS Hämatoxylin und 1%igem, wässrigem Eosin.

Zum Studium des Abdomens mußte eine Reihe von Exemplaren mit vorgepreßtem Abdomenende fixiert werden. Dabei wurde so vorgegangen, daß an den lebenden Tieren durch leichten Druck mit einer Pinzette die eingesenkten Segmente des Abdomenendes zum Vortreten gebracht wurden. Sobald der richtige Grad der Vorstülpung erzielt war, wurden die Tiere ohne Nachlassen des Druckes in siedendes Wasser getaucht, wodurch eine momentane Vorfixierung stattfand und daher ein Rückstülpen des Abdomenendes nicht mehr möglich war. Nach kurzer Zeit (1—2 Min.) wurden die Tiere dann zur endgültigen Fixierung in Carnoy gebracht.

Die Mikrophotographien wurden mit einer Vertikalkamera der Firma C. REICHERT-Wien und einer Punktlichtlampe unter Vorschaltung eines Grünfilters bei ziemlich kleiner Blendenöffnung ausgeführt.

Für die Reproduktion wurden die Aufnahmen auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.

Bei den schematischen Zeichnungen zur Veranschaulichung der weiblichen Geschlechtsausführwege in den verschiedenen Insektenordnungen wurde nur auf den inneren Geschlechtsapparat Gewicht gelegt. Die Ausbildung des Abdomens wurde nicht berücksichtigt, sondern vielmehr angenommen, sämtliche Segmente wären typisch entwickelt. Nur bei den Blattaeformia, wo der Genitalraum für das Verständnis des Geschlechtsapparates von großer Bedeutung ist, wurde dieser in die Schemata aufgenommen.

III. Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege bei *Hydroporus ferrugineus* Steph.

Aus einer Reihe von Gründen ist gerade das Studium dieser Art von besonderem Interesse. Erstens wurde bereits die Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates von mir (HEBERDEY 1928) genau untersucht und es ist daher möglich, Vergleiche zwischen der Entwicklung des Geschlechtsapparates in den beiden Geschlechtern zu ziehen. Dann bietet gerade die Gattung *Hydroporus* sehr interessante Verhältnisse dadurch, daß wir hier zwei getrennte Geschlechtsöffnungen feststellen können, ein Verhalten, das für die Käfer einzig dasteht, sich nur bei den *Panorpoidea* wiederfindet und dort mit Ausnahme der *Diptera*, *Suctorio* und niedersten *Lepidoptera* zur Regel geworden ist. Ferner ist gerade *Hydroporus ferrugineus* STEPH. ziemlich leicht auch als Larve in größerer Anzahl zu finden, wenn man die von den anderen Arten der Gattung etwas abweichende Lebensweise dieser Art kennt. Außerdem ist die Larve ziemlich leicht zu züchten und wie die meisten im Wasser lebenden Larven relativ wenig kräftig chitinisiert und daher ohne Schwierigkeiten mit dem Mikrotom in Schnitte zu zerlegen. Diesen Vorteilen steht als Nachteil gegenüber, daß *Hydroporus*, wenn auch zu den als niedrigstehend betrachteten *Adephaga* gehörig, doch unter diesen ziemlich hoch differenziert ist, so daß im weiblichen Geschlecht nur mehr acht Abdominalsegmente mit Sicherheit nachweisbar sind, wir also hinsichtlich der Lage der Geschlechtsöffnung auf Analogieschlüsse mit anderen Käfern angewiesen sind.

Die nun folgende Beschreibung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführgänge stützt sich durchwegs auf die Rekonstruktion von Schnittserien, die in der Transversal- und Sagittalebene durch die Objekte gelegt wurden.

A. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege in der Larve.

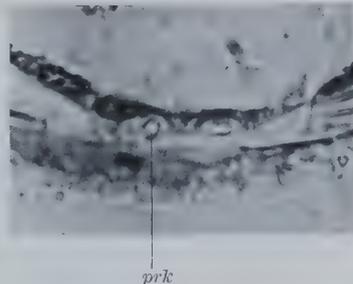
Bei ganz jungen, eben aus dem Ei gekrochenen Larven ist es kaum möglich, die Geschlechter zu unterscheiden. Die Differenzierung der Gonaden in Hoden und Ovarien tritt erst viel später sichtbar in Erscheinung

und auch die ektodermale Anlage der Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen ist zu diesem Zeitpunkte in den beiden Geschlechtern äußerst ähnlich.

Die jüngste Larve, die mir vorliegt und die ich noch nicht mit Sicherheit einem der beiden Geschlechter zuzurechnen vermag, zeigt folgende Entwicklung der ektodermalen Anlage der Geschlechtsausführgänge: Durch das dünnere Chitin hinter dem 8. (letzten) Sternit der jungen Larve münden zwei feine Kanäle getrennt aber dicht nebeneinander aus. Sehr schräg und ganz allmählich treten sie durch die darüberliegende Hypodermis und verlaufen dann noch über ihr ein Stück nach vorn, um hier blind zu enden. Das niedrige Epithel dieser Gänge, die ich Primärkanälchen nennen will, ist in den hinteren, der Mündung näher liegenden Partien median miteinander verwachsen, weiter vorn treten die beiden Ka-



Abb. 1.



prk

Abb. 2.

Abb. 1. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. prk Primärkanälchen. Vergr. 675 \times . — Abb. 2. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. prk Primärkanälchen. Vergr. 675 \times .

näle etwas auseinander und die Epithelien sind vollständig getrennt. In dem vorderen Teile der Primärkanälchen läßt sich keine Chitinintima nachweisen, das Lumen ist äußerst eng und kaum zu beobachten (Abb. 1). Hinten, etwa von der Stelle an, wo die beiden Kanälchen in die Hypodermis eindringen, läßt sich jedoch eine wohlentwickelte Chitinintima nachweisen (Abb. 2), die ein, wenn auch enges, so doch deutlich erkennbares Lumen umschließt. Während aber die beiden Chitinröhrchen vorn vollkommen voneinander geschieden sind, sind sie näher der Mündung durch eine feine Chitinlamelle verbunden (Abb. 3), in der sich jedoch kein Lumen findet. Diese Beobachtung bringt mich zu der Vermutung, daß die Genitaltasche nicht lediglich durch eine Einstülpung in dem Mündungsbereiche der beiden Primärkanälchen entstehe, wie ich es in meiner ersten Arbeit annahm (HEBERDEY 1928), sondern zum Teil wenigstens durch eine Verschmelzung der caudalen Teile der beiden Kanälchen, deren distale Abschnitte dann nur als mehr minder lange Zipfel am vorderen Ende der Genitaltasche erhalten bleiben, die sich bei den Männchen

abschnüren und zu den Anhangsdrüsen werden, während sie bei den Weibchen in die vorn leicht zweizipfelige Genitaltasche eingeschmolzen werden.

Das nächste Stadium zeigt bereits eine kleine flache Genitaltasche, die dadurch entstanden ist, daß die hinteren Abschnitte der beiden Primärkanälchen nach vorn bis zu der Stelle, wo ihre beiden Epithelien sich ganz voneinander lösten, zu einem einheitlichen Rohr, das ich Genitaltasche nenne, verschmolzen sind (Abb. 4). Der vordere distale Teil der Genitaltasche zeigt keinerlei Intima, ein Lumen ist kaum zu beobachten, im proximalen Teile aber ist eine dem des vorhergehenden Stadium ganz entsprechende Chitinintima zu beobachten, die die Genitaltasche auskleidet. Das Lumen ist etwas gekrümmt und in den seitlichen Teilen wesentlich weiter als in der Mitte, vielleicht eine Reminiszenz an die Entstehung aus zwei getrennten Kanälchen, deren trennende Partien aufgelöst wurden (Abb. 4). An der Mündung der Anlage hat sich

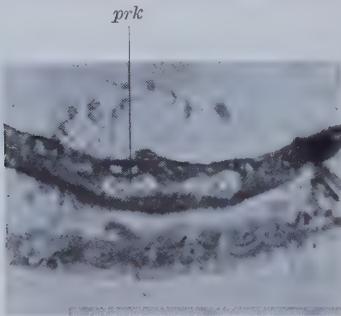


Abb. 3. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *prk* Primärkanälchen. Vergr. 675 \times .

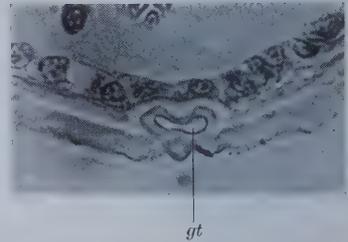


Abb. 4. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche. Vergr. 675 \times .

nichts geändert. Auch in diesem Stadium vermag ich die einzelnen Larven noch nicht nach dem Geschlecht zu bestimmen. Von nun an aber geht die Entwicklung in beiden Geschlechtern etwas verschiedene Wege. Während beim Männchen die Lage und Form der Mündung der Genitaltasche die gleiche bleibt und einen engen Porus darstellt, treten beim Weibchen Veränderungen im Bereiche der Mündung der Genitaltasche auf.

Das 8. Sternit beginnt sich im Laufe der Entwicklung von hinten nach vorn fortschreitend in zwei Hälften zu spalten, wobei die sich allmählich mehr vertiefende Genitaltasche durch diesen Spalt in immer weiterem Maße mit der Außenwelt in direkte Verbindung gerät. Die Hypodermis hat sich inzwischen auf der Ventralseite des 8. Sternites mächtig erhöht, während das Epithel der Genitaltasche niedrig bleibt. Im Querschnitt (Abb. 5) macht die Genitaltasche jetzt in dem hinteren Bereich den Eindruck einer innen erweiterten Einfaltung der Hypodermis. Während die Längsspaltung der Hypodermis immer weiter fortschreitet, vorn bereits

angedeutet durch eine Längsfurche in der hier sehr hohen Hypodermis der Ventralseite, verdickt sich das niedrige Epithel des vorderen Teiles der Genitaltasche dorsal zu zwei breiten Längswülsten mit hohem Epithel,

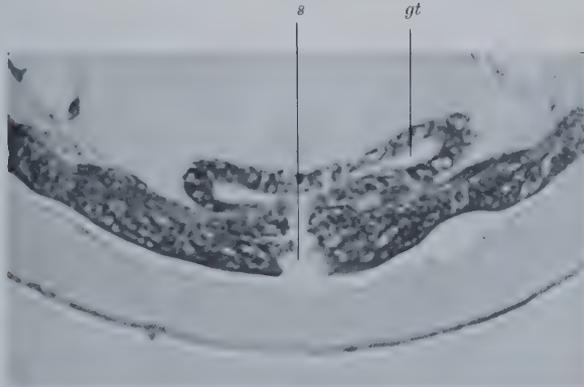


Abb. 5. Querschnitt durch das Abdomen einer älteren, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540 \times .

die in der Mitte fast aneinanderstoßen, die ganze Genitaltasche ausfüllen und nach vorn auch in die kurzen Zipfel der Genitaltasche hineinreichen (Abb. 6). Später lösen sich diese Wülste hinten von der Wand der Geni-

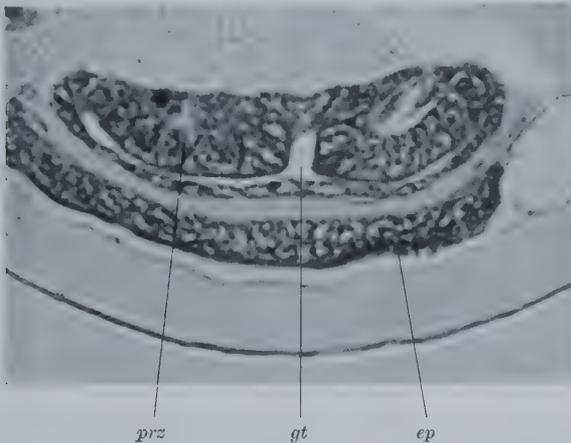


Abb. 6. Querschnitt durch das Abdomen einer älteren, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *ep* Erhöhtes Epithel des 8. Sternites, *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, Vergr. 540 \times .

taltasche etwas ab und bleiben nur vorn mit ihr in Verbindung. Man kann an ihnen ein hohes Zylinderepithel sowie einen aus lockerem Gewebe bestehenden zentralen Kern unterscheiden. Nach hinten reichen diese Zapfen jetzt etwa so weit als der ventrale Spalt im 8. Sternit nach vorn vorgedrungen ist. Da es mir gelungen ist, die vollkommen

gleiche Anlage dieses Teiles der ektodermalen Geschlechtsausführgänge für beide Geschlechter nachzuweisen und sich die Anhangsdrüsen des Männchens nur als besondere Differenzierungen der vordersten Teile der Primärkanälchen erwiesen haben, ist wohl kein Zweifel mehr möglich, daß dieses Zapfenpaar beim Weibchen und die Primitivzapfen des Männchens einander homolog sind, und ich werde sie daher im weiteren auch im weiblichen Geschlecht mit diesem Namen bezeichnen. Vorn ist die Genitaltasche in zwei Zipfel ausgezogen, die noch die Lage der Primärkanälchen andeuten. Nahe dem Hinterrande des 8. Sternites, wo die Genitaltasche im Querschnitt nur mehr als Rinne in der Hypodermis zu erkennen ist, findet sich in dieser Rinne noch das Chitinröhrchen, genau so, wie es sich im hinteren Teile der Genitaltasche bei den jüngsten Stadien fand (Abb. 7). Sonst ist nirgends



Abb. 7. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. gt Chitinauskleidung des hintersten, hier nicht mehr erkennbaren Teiles der Genitaltasche. Vergr. 675 \times .

an der ganzen Anlage eine Chitinauskleidung nachzuweisen.

Inzwischen hat sich auch am 7. Sternit die Differenzierung zweier Bläschen (Primärkanälchen) vollzogen. Etwas vor dem Hinterrand des 7. Sternites haben sich ventral, aber ziemlich weit voneinander entfernt,



Abb. 8. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. bl Bläschen der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540 \times .

zwei kleine, der Hypodermis eng anliegende, flache Bläschen mit etwas höherem Epithel eingestülpt, die offenbar sehr bald die Verbindung mit der Außenwelt verlieren. Ein Lumen ist in ihnen kaum zu erkennen (Abb. 8). Allmählich wachsen sie etwas in die Länge und nähern sich dabei hinten ziemlich stark.

Die Genitaltasche verbreitert sich nun im Bereich ihrer Mündung

bedeutend, so daß die beiden Hälften des 8. Sternites nur mehr seitlich in schmalem Bereiche mit ihrem Segment in Verbindung stehen und bereits ganz ähnlich wie bei der Puppe in der Form zweier Schuppen die Mündung der Genitaltasche decken (Abb. 9). Dadurch nun, daß diese beiden Hälften des 8. Sternites nicht mehr bis zum Hinterrande des 8. Segmentes reichen, ist die Mündung der Genitaltasche scheinbar auf die Fläche des 8. Sternites verschoben. Hinter der Mündung der Genitaltasche findet sich in einer kleinen Rinne des Epithels, aber jetzt, da das 8. Sternit nicht so weit nach hinten reicht, an der Oberfläche liegend und in keinerlei Beziehung mehr mit der neuen Mündung der Genitaltasche, das Chitinröhrchen, das die ursprüngliche Mündungspartie der Genitaltasche auskleidete.

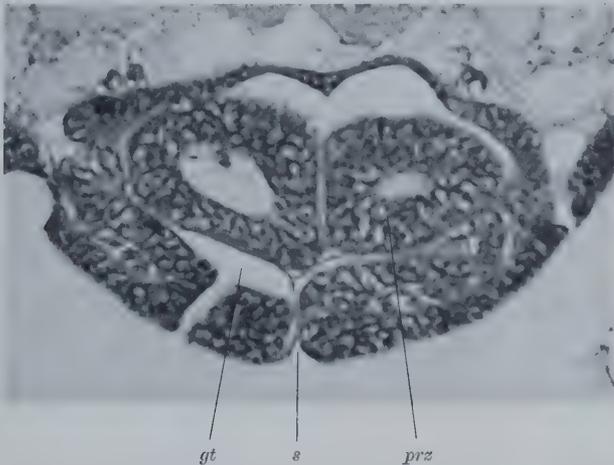


Abb. 9. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *gt* Genitaltasche, *prz* Primitivzapfen, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540 \times .

Es ist für die weitere Entwicklung von Bedeutung sich klar zu machen, ob durch diese sekundäre Verlagerung der Mündung der Genitaltasche der wahre Mündungsort sich geändert hat. Ich glaube, daß folgende Deutung, die auch durch die weitere Entwicklung gestützt wird, die richtige ist. Die Mündung der Genitaltasche erfolgt hinter den beiden Hälften des 8. Sternites, sie gehört also, da weitere Sternite einstweilen nicht nachzuweisen sind, der Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit an, oder aber sie liegt, wie sich später zeigen wird, noch weiter hinten. Daß hinter der Mündung der Genitaltasche noch Teile des 8. Segmentes (nicht des 8. Sternites!) liegen, braucht nicht zu stören. Es sind das eigentlich Teile der dorsalen Wand der caudalsten Partie der Genitaltasche, die nur deshalb nicht so bezeichnet wird, weil die ventrale und laterale Begrenzung dieses Teiles der Genitaltasche fehlt, da die Hälften des 8. Sternites nicht bis an den Hinterrand des 8. Segmentes reichen.

Einen Längsschnitt durch die Anlage in diesem Entwicklungsstadium zeigt Abb. 10.

In der erwachsenen Larve sowie während der Zeit, in der sich die Larve die Puppenwiege baut und in ihr bis zur Verpuppung ruht, kommt es zur Anlage sämtlicher Abschnitte des ausleitenden Teiles des Geschlechtsapparates. An der Mündung der Genitaltasche ändert sich zunächst nur wenig. Die Enden der beiden Hälften des 8. Sternites haben sich auch seitlich vom übrigen Segment losgelöst und liegen als zwei selbständige Schuppen dem Segment ventral auf. Weiter vorn verschmelzen sie jedoch seitlich mit dem Segment und umschließen die Genitaltasche,

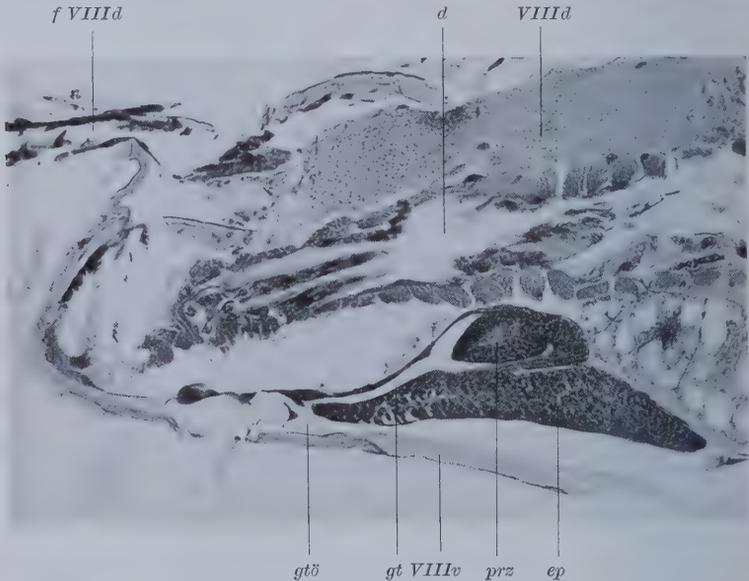


Abb. 10. Längsschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. VIII d 8. Tergit, VIII v 8. Sternit, f VIII d Fortsatz des 8. Tergites, d Darm, ep erhöhtes Epithel des 8. Sternites, gt Genitaltasche, gtö Genitaltaschenöffnung, prz Primitivzapfen. Vergr. 225×.

in der die beiden mächtig angewachsenen Primitivzapfen liegen (Abb. 11), die jedoch ebenfalls nur in ihrer caudalsten Partie selbständig, zum größten Teile aber dorsal mit der Genitaltaschenwand verwachsen sind, wobei sie nach vorn zu immer mehr zurücktreten und schließlich ganz verschwinden. Der Spalt, der das 8. Sternit teilt, schneidet immer weiter ein, so daß nun die Genitaltasche in ihrer ganzen Länge mit der Außenwelt in direkter Verbindung steht. Nach vorn wächst der Spalt in Form einer tiefen, schmalen Rinne mit sehr hohem Epithel über das Vorderende der Genitaltasche hinaus fort (Abb. 12) und erreicht schließlich den Vorderrand des 8. Segmentes, wo er sich mit der Anlage des 7. Segmentes verbindet. Der dorsale Teil des schmalen Lumens dieser Rinne ist im

mittleren Teile deutlich nach links gekrümmt, die ersten Anzeichen der weiteren Entwicklung (Abb. 12).

Auf der Ventralseite des 7. Sternites hat sich in der Mitte vor dem

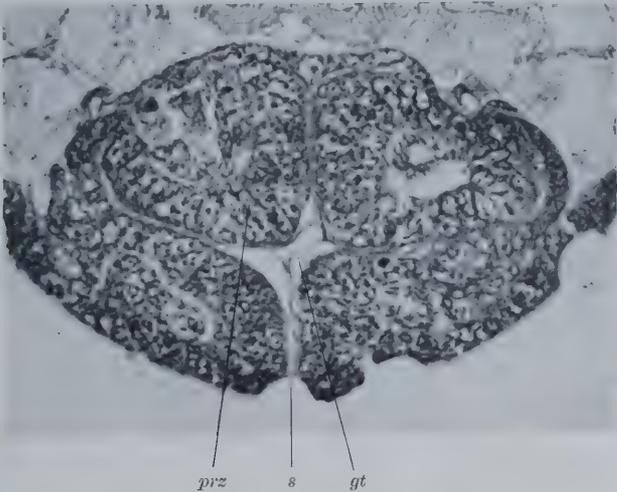


Abb. 11. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. gt Genitaltasche, prz Primitivzapfen, s Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540 \times .



Abb. 12. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. r Längsrinne im 8. Sternit. Vergr. 540 \times .

Hinterrande eine Tasche eingesenkt, die ebenfalls in ihrem caudalen Teile durch einen Längsspalt mit der Außenwelt in Verbindung steht (Abb. 13). Die ziemlich kleine Anlage, die aber ein wohlentwickeltes

Lumen aufweist, endet vorn blind. An das Vorderende dieser Tasche legen sich die beiden Bläschen, deren Bildung ich schon früher beschrieben habe und in denen sich jetzt ebenfalls ein deutliches Lumen entwickelt hat (Abb. 14), seitlich an, ohne daß es aber zu einer Verschmelzung der Lumina käme. Nach



Abb. 13. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *t* unpaare Tasche der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540 \times .

vorn zu setzen sich die beiden Bläschen in zwei feine Fäden fort, durch die sie mit den Ovarien in Verbindung stehen. Es sind dies die Genitalstränge, die sich bei den jungen Larven an die Hypodermis am Vorderende des 7. Sternites ansetzen, ohne mit der ersten Anlage der beiden Bläschen sich zu verbinden, wie ich an Längsschnitten einwandfrei nachweisen konnte. Erst jetzt ist diese Verbindung zustande gekommen. Die beiden Bläschen stellen die ektodermalen Anlagen der Endteile der Ovidukte dar, während die mediane Tasche zum Eiergang wird.

Wie beim Männchen erfolgt nun auch hier ein teilweises Vor- und

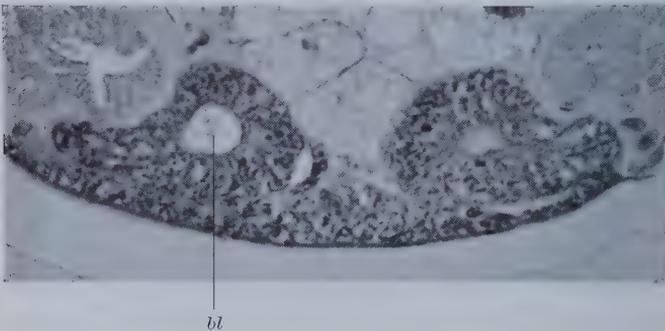


Abb. 14. Querschnitt durch das Abdomen einer erwachsenen, weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bl* paarige Bläschen (Primärkanälchen) der Anlage des 7. Segmentes. Vergr. 540 \times .

Umstülpen der Genitaltasche, wobei die Primitivzapfen weit über die beiden Hälften des 8. Sternites nach hinten vorgeschoben werden (Abb. 15), so daß in Querschnitten, wo auch die Hälften des 8. Sternites getroffen sind, nur mehr die basalsten Teile der Primitivzapfen dort, wo sie bereits in die Wandung der Genitaltasche übergehen, zu sehen sind (Abb. 16). Es handelt sich aber offenbar weniger um ein richtiges Vorstülpen der Primitivzapfen (Abb. 17 c—e), als vielmehr darum, daß die

der Lumina käme. Nach vorn zu setzen sich die beiden Bläschen in zwei feine Fäden fort, durch die sie mit den Ovarien in Verbindung stehen. Es sind dies die Genitalstränge, die sich bei den jungen Larven an die Hypodermis am Vorderende des 7. Sternites ansetzen, ohne mit der ersten Anlage der beiden Bläschen sich zu verbinden, wie ich an Längs-

Primitivzapfen in ihrer Gesamtheit im Verhältnis zur übrigen Genitaltasche nach hinten verschoben werden (Abb. 17 b). Einige schematische Zeichnungen sollen das erläutern.

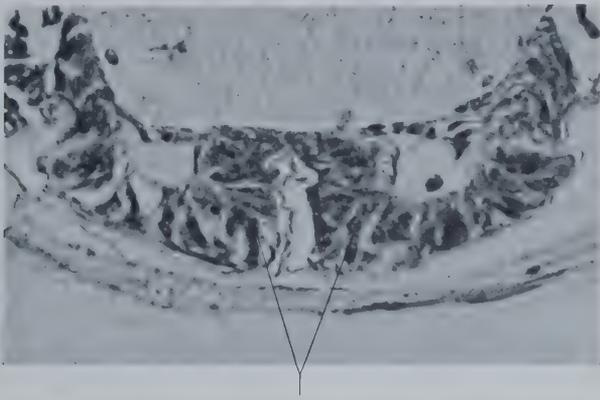


Abb. 15. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *prz* Primitivzapfen. Vergr. 540 \times .

Abb. 17 a zeigt die ursprüngliche Lage, Abb. 17 b und e das Ergebnis nach der Verlagerung. Gegen eine tatsächliche richtige Vorstülpung, wie ich sie noch in meiner Arbeit über den männlichen Geschlechtsapparat



Abb. 16. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *VIIIv* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 540 \times .

annahm (HEBERDEY 1928, S. 540, Textabb. 1 und 2), spricht folgendes: Wenn an irgendeiner Stelle einer Tasche die Wand nach innen vorgestülpt wird, dann muß das Lumen den nach innen vorgestülpten Teil in Form einer Ringfurche umgeben. Das ist jedoch bei den Primitivzapfen keineswegs der Fall, niemals findet sich dorsal von den vorgestülpten Primitivzapfen

ein Lumen, das tiefer einschneidet als die Primitivzapfen schon vor der Vorstülpung dorsal von dem Epithel der Genitaltasche getrennt waren. So sind die Primitivzapfen der Weibchen, die vor der Vorstülpung dorsal nur durch ein ganz kurzes Einschneiden des Lumens der Genitaltasche vom Epithel derselben getrennt sind und sehr bald mit ihr verwachsen, auch nachher dorsal nicht stärker abgesetzt und ein Anzeichen dafür, daß der dorsale Teil der Ringfurche des Lumens vielleicht durch Verwachsen der Epithelien und nachfolgendes Resorbieren derselben verschwinde (Abb. 17 c—e), konnte ich niemals finden. Es macht natürlich einige Schwierigkeiten, sich vorzustellen, wie eine solche Verschiebung einer Gewebspartie (Abb. 17 b) vor sich gehe, ohne daß es dabei zu Kontinuitätsverletzungen innerhalb des umgebenden Gewebes kommt. Ein Beweis dafür aber, daß solche Verschiebungen stattfinden, ist z. B. die

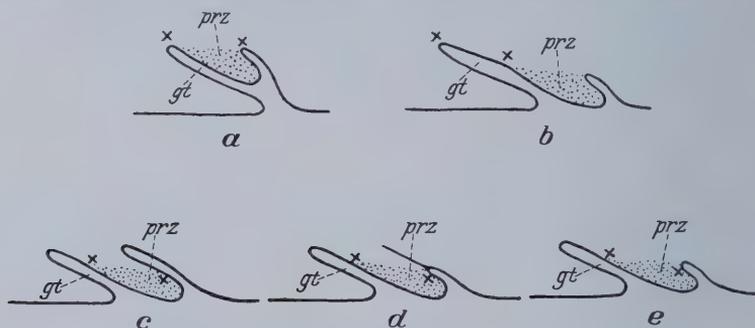


Abb. 17. Schematische Zeichnungen zur Erläuterung der Verlagerung der Primitivzapfen. a vor der Verlagerung, b nach der Verlagerung unter der Annahme einer Verschiebung der Primitivzapfen. c—e nach der Verlagerung unter der Annahme eines Vorstülpens der Primitivzapfen. gt Genitaltasche, prz Primitivzapfen, ×—× gleiche Punkte der Genitaltaschenwand.

Drehung des Kopulationsapparates von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. beim Schlüpfen der Imago, wo eine andere Deutungsmöglichkeit überhaupt nicht besteht. Ich bin der Meinung, daß solche Verschiebungen vielleicht gar nicht so selten auftreten, aber nicht beachtet oder anders zu deuten gesucht wurden.

Sobald die mediane Rinne am 8. Sternit, die nun einfach eine Fortsetzung der Genitaltasche darstellt, bis zum Vorderrande des Segmentes vorgedrungen ist, schließen sich ihre Ränder von vorn nach hinten fortschreitend wieder bis etwa dort, wo ursprünglich das Vorderende der Genitaltasche lag, und bilden so ein Rohr (Abb. 20). Ventral ist die Verwachsung der Ränder der Rinne noch durch eine nach hinten tiefer werdende Furche in der Hypodermis angedeutet, die aber später verschwindet. Vom Grunde der Genitaltasche, dort wo das durch Verschmelzung entstandene Rohr hinten endet, wächst nun allmählich eine horizontale Falte in das Lumen der Genitaltasche vor (Abb. 18) und trennt diese in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt (Abb. 19). Der dorsale Teil

setzt sich nach vorn in die aus der medianen Rinne entstandenen Röhre fort, die ventrale steht durch den medianen Spalt des 8. Sternites direkt



Abb. 18. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *f* Querfalte in der Genitaltasche, *gt* Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540 \times .

mit der Außenwelt in Verbindung und ist im Querschnitt etwa T-förmig. Dieser Teil der ursprünglichen Genitaltasche verflacht nach vorn immer mehr und verschwindet schließlich ganz.

Ein Vergleich mit dem Männchen zeigt, daß diese Falte vollkommen einer Falte entspricht, die ich dort mit Sicherheit als das sich erst in der Puppe entwickelnde 9. Sternit feststellen konnte und ich glaube, daß es berechtigt ist, diese beiden Bildungen, die sich in beiden Geschlech-

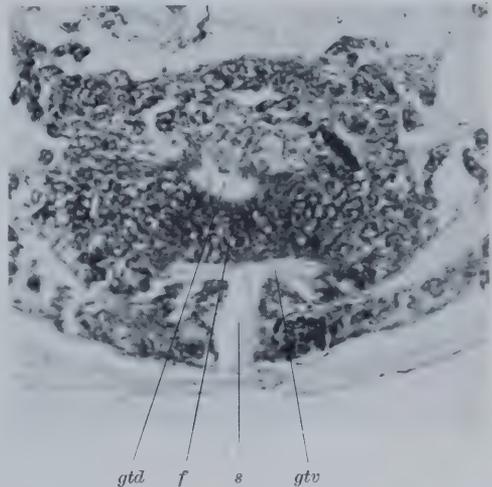


Abb. 19. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *f* Querfalte in der Genitaltasche, *gd* dorsaler Teil der Genitaltasche, *gtv* ventraler Teil der Genitaltasche, *s* Längsspalt des 8. Sternites. Vergr. 540 \times .

tern zu gleicher Zeit an gleicher Stelle differenzieren und weitgehend in der Ausbildung übereinstimmen, zu homologisieren und diese Falte auch beim Weibchen als das 9. Sternit anzusprechen, um so mehr, als ich später

zeigen werde, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei den Käfern immer hinter dem 9. Sternit gelegen ist. Es stellt demnach ebenso wie beim Männchen jener Teil der ursprünglichen Genitaltasche, der ventral von dieser Falte gelegen ist (Abb. 19), in Wahrheit die Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit dar, die an der Differenzierung der Geschlechtsausführwege keinerlei weiteren Anteil hat, und es besteht die Genitaltasche der jungen Larve eigentlich aus der Genitaltasche im engeren Sinne und der Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit. Ebenso mündet die Genitaltasche (im engeren Sinne)¹ nun hinter dem 9. Sternit, also in der Segmentalfalte zwischen diesem und dem nicht entwickelten 10. Man muß also annehmen, daß bei der Bildung der Genitaltasche in der jungen



Abb. 20. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *vg* das aus der Längsrinne des 8. Sternites entstandene Rohr, die Anlage der Vagina. Vergr. 225 \times .

Larve das Zellmaterial, das zur Bildung des einstweilen nicht in Erscheinung tretenden 9. Sternites bestimmt war, mit eingesenkt wurde, daß also die Lage und Mündung der Genitaltasche und damit auch die Lage der Primitivzapfen von vorn herein dorsal und hinter dem 9. Sternit lag. Nur infolge der fehlenden Ausbildung des 9. Sternites während der Larvenentwicklung differenziert sich die Genitaltasche scheinbar in Verbindung mit dem 8. Sternit. Auch hierin zeigt sich wieder eine weitgehende Übereinstimmung mit den ganz entsprechenden Verhältnissen beim Männchen.

Nach hinten reicht das 9. Sternit fast soweit als die beiden Hälften des 8. Sternites und scheidet so von neuem die Genitaltasche von der Außenwelt, mit der sie nun wieder nur an ihrem caudalen Ende in Verbindung steht, während sich an ihrem Vorderende die inzwischen zu einem Rohr geschlossene Rinne, die die Anlage der Vagina und ihrer Derivate darstellt, anschließt. Die Genitaltasche geht ganz allmählich in dieses Rohr über und bildet bei der Imago die Mündungspartie der Vagina.

Die weitere Differenzierung vollzieht sich nun an dem an die Genitaltasche vorn anschließenden Rohr, der Anlage der Vagina. Wenn man an Hand von Querschnitten von hinten nach vorn fortschreitend die Verhältnisse studiert, sieht man, daß sich zuerst das Lumen des Rohres sehr vergrößert, wobei es zu einem sehr schmalen, senkrechten Spalt wird.

¹ Im folgenden werde ich diesen Zusatz weglassen, es handelt sich immer, wenn nicht besonders erwähnt, um die eigentliche Genitaltasche dorsal vom 9. Sternit.

Dann krümmt sich die dorsale Hälfte dieses Spaltes in einem Winkel von etwa 45° nach rechts, um sich bald darauf quer nach links zu wenden, so daß das Lumen hier im Querschnitt hakenförmig erscheint (Abb. 21).



Abb. 21.

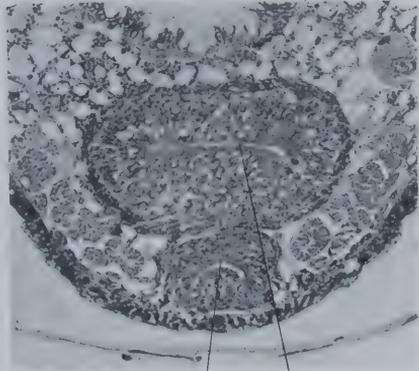


Abb. 22.

Abb. 21. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *vg* das aus der Längsrinne des 8. Sternites entstandene Rohr, die Anlage der Vagina. Vergr. 225 \times . — Abb. 22. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in der Puppenwiege. *eig* Anlage des Eierganges, *rs* Anlage des Receptaculum seminis. Vergr. 225 \times .

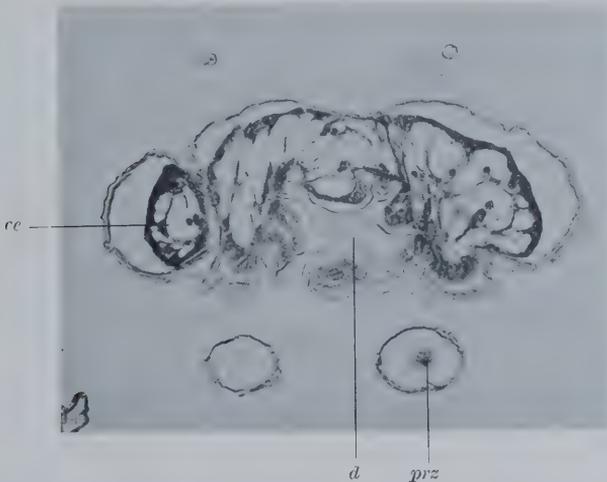


Abb. 23. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *ce* Cerci, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225 \times .

Noch weiter vorn trennt sich nun der dorsale Teil des Lumens vom ventralen und wächst in Form eines horizontalen Spaltes, der Anlage des Receptaculum seminis, nach vorn aus (Abb. 22), während der ventrale

Teil sich mit der Anlage des Eierganges, die sich, wie früher festgestellt, im 7. Segment entwickelt, verbindet und ventral von der Anlage des Re-

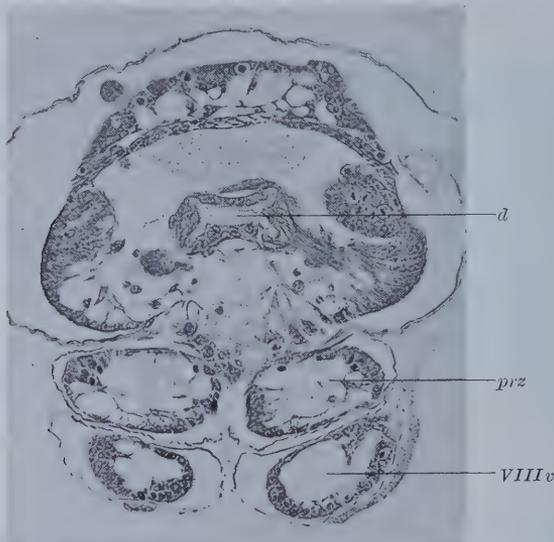


Abb. 24. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. VIII v 8. Sternit, d Darm, prz Primitivzapfen. Vergr. 225 \times .

ceptaculum seminis in Form eines Ganges mit zuerst verkehrt Y-förmigem, dann bogig gekrümmtem Lumen nach vorn verläuft. Die genaue

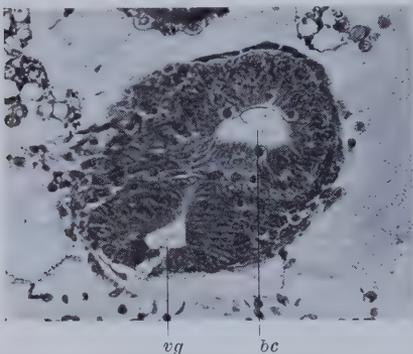


Abb. 25. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. bc Anlage der Bursa copulatrix, vg Anlage der Vagina. Vergr. 225 \times .

Stelle, wo die Anlagen, die sich aus dem 7. und 8. Sternit differenzieren, verschmelzen, vermochte ich nicht festzustellen. Es bleibt daher unentschieden, ob der gesamte Eiergang sich aus der Anlage des 7. Sternites differenziert oder ob vielleicht seine erweiterte Endpartie (vgl. Abbild. 27) der Anlage des 8. Sternites angehört.

Allmählich wachsen währenddessen die Primitivzapfen zu ziemlich langen, kegelförmigen Zapfen aus, die weit über die nun auch ziemlich stark schuppenförmig ausgebildeten Hälften des 8. Sternites (Abb. 24) hinausragen. Abb. 23 zeigt einwandfrei, daß eine Verwechslung mit den Cerci, woran man bei den Imagines, denen die Cerci fehlen, vielleicht denken könnte, ganz ausgeschlossen ist. Cerci sowohl als auch die Primitivzapfen sind deutlich zu erkennen.

Das spaltförmige Lumen des Rohres, das die Anlage der Vagina und ihrer Derivate darstellt, wird nun, von vorn nach hinten fortschreitend, durchgeschnürt, dadurch, daß die beiderseitigen Epithelien in der Mitte miteinander verwachsen. Es entstehen so zwei übereinander liegende Gänge (Abb. 25). Der ventrale stellt die Vagina dar, aus dem dorsalen, der sich vorne in die Anlage des Receptaculum seminis fortsetzt, entwickeln sich die Bursa copulatrix und der Ductus receptaculi. Nur ganz vorn, wo die Trennung zwischen der dorsalen Anlage des Receptaculum seminis und der ventralen des Vorderendes der Vagina stattfindet, kommt es auf ganz engem Bereiche nicht zur Durch-



Abb. 26. Querschnitt durch das Abdomen einer weiblichen Larve von *Hydropsorus ferrugineus* STEPH. knapp vor der Verpuppung. *ds* Anlage des Ductus seminalis, *rs* Anlage des Receptaculum seminis, *vg* Anlage der Vagina. Vergr. 225 \times .

schnürung des Lumens, so daß hier ein feiner Gang, der Ductus seminalis, entsteht, der die Vagina mit dem Receptaculum seminis verbindet. Dieser Gang macht die eigentümliche Krümmung, die das Lumen des einheitlichen Ganges dort früher zeigte, mit, d. h. er wendet sich von der Vagina aus nach rechts und oben und mündet von der rechten Seite in die Anlage des Receptaculum seminis ein. Diesen Gang kann man, da sich diese Partie noch kaum in die Länge gestreckt hat, auf wenigen Querschnitten ganz durchverfolgen. In Abb. 26 ist ein solcher Schnitt abgebildet, der ganze Verlauf des Ductus seminalis ist darauf, auch soweit das Lumen nicht getroffen ist, ohne weiteres zu erkennen.

B. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführewege in der Puppe.

Während sich in der Larve, allerdings hauptsächlich bei der Entwicklung der Puppe in der erwachsenen in der Puppenwiege ruhenden Larve, bereits sämtliche Teile der weiblichen Geschlechtsausführewege angelegt haben, kommt es in der Puppe nun zur Herausbildung der einzelnen Abschnitte in ihren groben Zügen. In zwei Punkten ist die Weiterentwicklung in der Puppe besonders deutlich zu erkennen. Erstens hat die Trennung zwischen Bursa copulatrix und Vagina durch Verwachsung der Seitenwände bis an die Mündung des ursprünglich einheitlichen Lumens der Geschlechtsausführewege durchgegriffen, so daß man nun von einer doppelten Geschlechtsöffnung sprechen kann. Der dorsale Teil wird am besten als Bursa copulatrix bezeichnet, da er eine zur Aufnahme des Penis und der Spermatophoren dienende Differenzierung der Vagina darstellt,

während ich den ventralen auch weiterhin als Vagina bezeichne. Der Mündungsbereich beider Abschnitte gehört jedoch der Anlage nach der ganz verflachten und nicht mehr unterscheidbaren Genitaltasche an, da sich in diesem Bereiche die ihr angehörigen Primitivzapfen ansetzen. Zweitens aber hat sich der rostrale Teil der Anlage bedeutend in die Länge gestreckt. Als Folge davon kommt es zu einer deutlichen Scheidung zwischen Bursa copulatrix, Ductus receptaculi, an dem sich noch ein

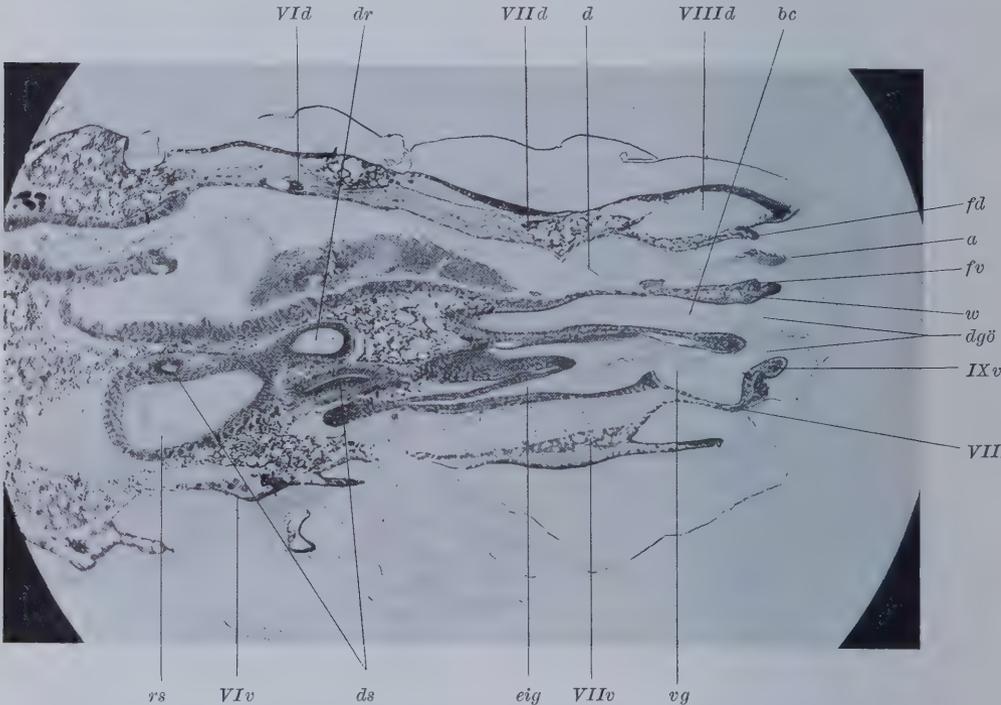


Abb. 27. Längsschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VI d*—*VIII d* 6.—8. Tergit. *VI v*—*IX v* 6.—9. Sternit, *a* Afteröffnung, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dgö* doppelte Geschlechtsöffnung, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *fd* dorsale Falte des Analkonus, *fv* ventrale Falte des Analkonus, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 125 \times .

blindes Anhängsel bildet, und Receptaculum seminis, sowie zur Ausbildung eines langen Ductus seminalis. Außerdem ist als Folge des gesamten Längenwachstums die Vagina über die Mündung des Eierganges nach vorn gewachsen; in ihr Vorderende mündet der Ductus seminalis.

Die Rekonstruktion des Geschlechtsapparates der Puppe in einer Seitenansicht (Abb. 28), ein Längsschnitt (Abb. 27) und die Querschnitte (Abb. 29—42) geben von den Verhältnissen ein viel klareres Bild als es mit Worten möglich wäre. Ich möchte mich daher auf einen Kommentar der Abbildungen beschränken und verfolge dabei die Schnitte in der Rich-

tung von hinten nach vorn. Am weitesten nach hinten ragen die langen, schmal konischen Primitivzapfen und das 8. Tergit. Bald darauf tritt

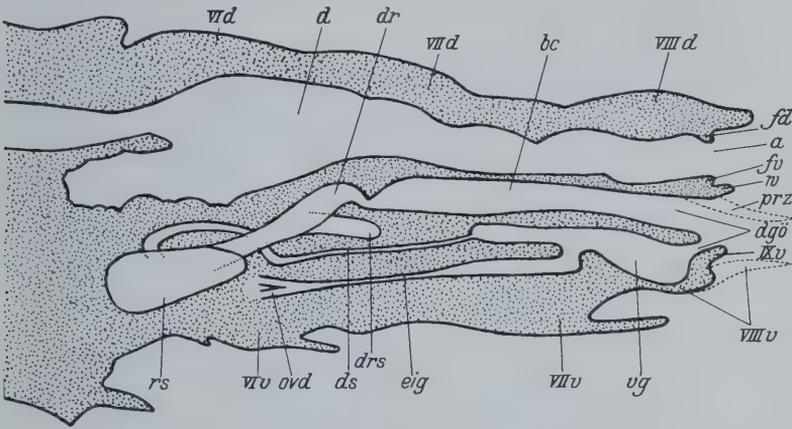


Abb. 28. Rekonstruktion des Geschlechtsapparates einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. nach Längsschnitten, aus denen auch Abb. 27 stammt. *VI d*–*VIII d* 6. bis 8. Tergit, *VI v*–*IX v* 6. – 9. Sternit, *a* Afteröffnung, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dgö* doppelte Geschlechtsöffnung, *dr* Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *fd* dorsale Falte des Analkonus, *fv* ventrale Falte des Analkonus, *ovd* Ovidukte, *prz* Primitivzapfen, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 125 \times .

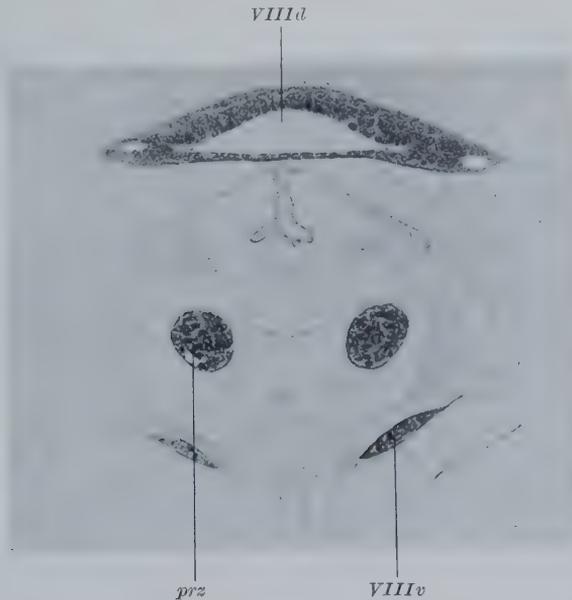


Abb. 29. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIII v* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen. Vergr. 225 \times .

ventral von den Primitivzapfen auch das terminal zweigespaltene 8. Sternit auf (Abb. 29). Dann ist auch eine ventrale Schuppe getroffen

(Abb. 30), mit der die Primitivzapfen verschmelzen und die mit dem 8. Tergit den After begrenzt (Abb. 31). Zwei kleine Falten, eine dorsale

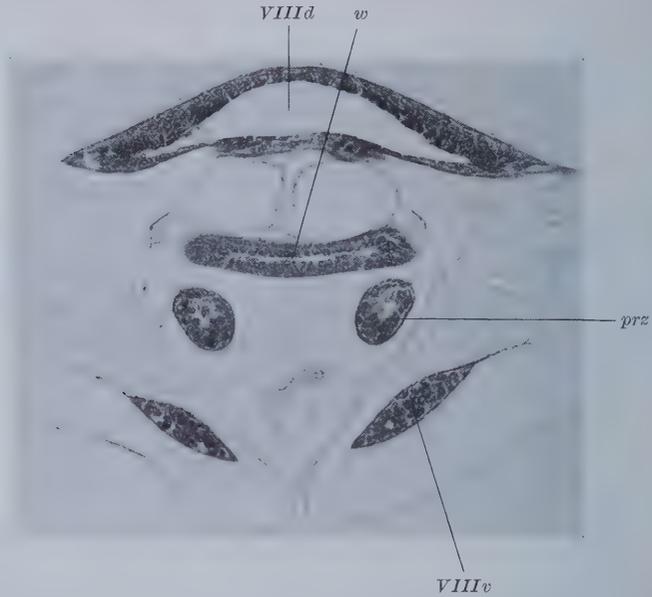


Abb. 30. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIII v* 8. Sternit, *prz* Primitivzapfen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225 \times .

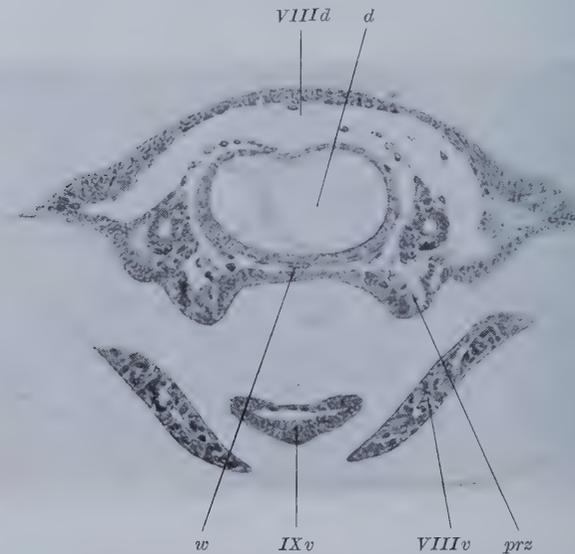


Abb. 31. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIII v*, *IX v* 8., 9. Sternit, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225 \times .

und eine ventrale, die sich innerhalb des Anus (Abb. 27 und 28) vorfinden, möchte ich nicht mehr, wie ich es noch in meiner Arbeit über den männlichen Geschlechtsapparat tat (HEBERDEY 1928), als Reste des 10. Segmentes auffassen, sondern ich halte sie jetzt nur mehr für Differenzierungen um die Afteröffnung, etwa entsprechend einem Analkonus. Es lautet mithin die Abdominalformel für Puppe und Imago beider Geschlechter:

$$\frac{1., 2., 8., -}{(1.), 2., 8., (9.)}$$

während bei den Larven auch das 9. Sternit nicht ausgebildet ist. Die Abdominalformel der Larve lautet daher:

$$\frac{1., 2., 8.}{1., 2., 8.}$$

Die Ventralwand der den Anus ventral begrenzenden Schuppe ist die direkte Fortsetzung der Dorsalwand der Bursa copulatrix bzw. der Genitaltasche.

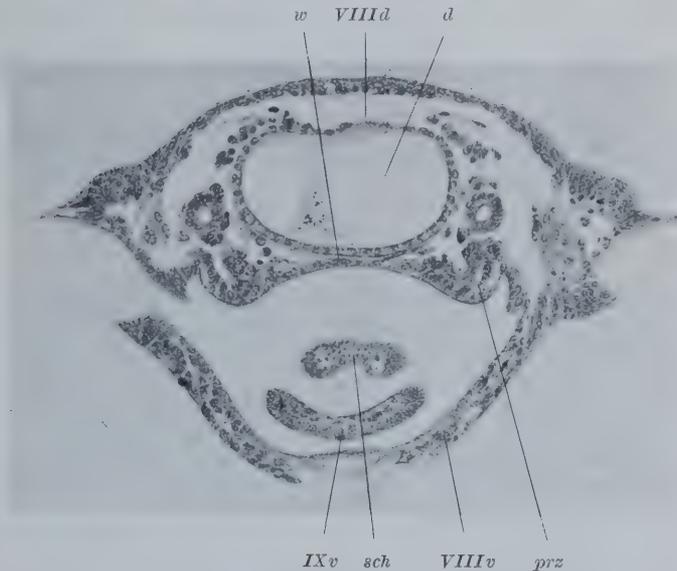


Abb. 32. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydrophorus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIII v*, *IX v* 8., 9. Sternit, *d* Darm, *prz* Primitivzapfen, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, bzw. zwischen den beiden Geschlechtsöffnungen, *w* Trennungswand zwischen Darm und Geschlechtsapparat. Vergr. 225 ×.

Zwischen den beiden Hälften des 8. Sternites tritt das 9. Sternit terminal als selbständige unpaare Schuppe auf (Abb. 31), die sich aber, nachdem sich die beiden Hälften des 8. Sternites untereinander und mit dem 8. Tergit verbunden haben und die Trennungswand zwischen Bursa copulatrix und Vagina ebenfalls als eine an ihrem Hinterrande unpaare Schuppe aufgetreten ist (Abb. 32), ventral und median sehr bald mit dem 8. Sternit

verbindet (Abb. 33). Dadurch, daß die Ränder des 9. Sternites und der hinten schuppenförmig frei in die Genitaltasche hineinragenden Tren-

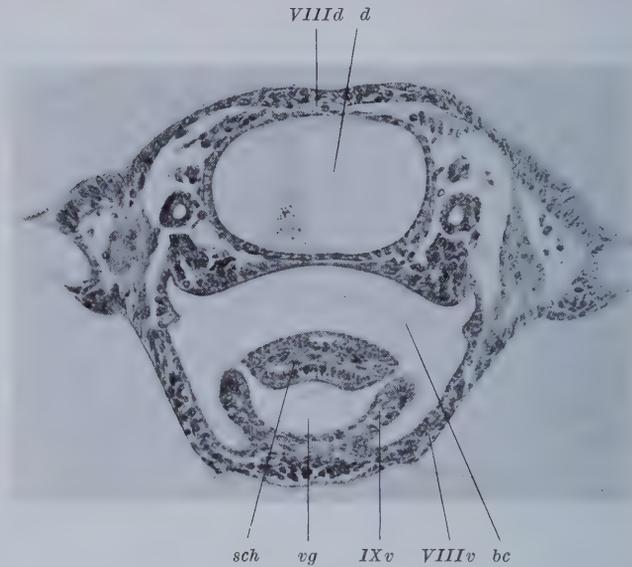


Abb. 33. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydrophorus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, *vg* Vagina. Vergr. 225 \times .

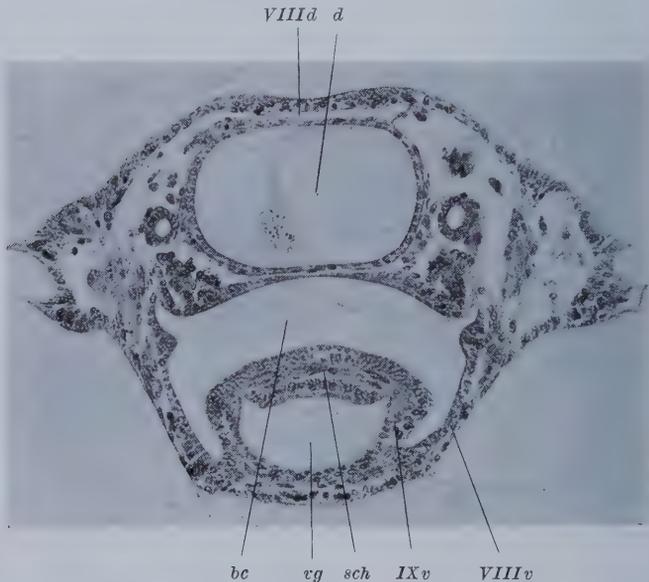


Abb. 34. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydrophorus ferrugineus* STEPH. *VIII d* 8. Tergit, *VIIIv*, *IXv* 8., 9. Sternit, *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *sch* Scheidewand zwischen Bursa copulatrix und Vagina, *vg* Vagina. Vergr. 225 \times .

nungswand von Bursa copulatrix und Vagina sich verbinden, kommt es zu einer vollständigen Scheidung der Vagina von der Bursa copulatrix



Abb. 35. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. VIIv, VIIIv 7., 8. Sternit, bc Bursa copulatrix, vg Vagina. Vergr. 225.

(Abb. 34), wobei jene eine viel geringere Breitenausdehnung besitzt als diese und zugleich noch ihre Mündung durch das terminal schuppen-

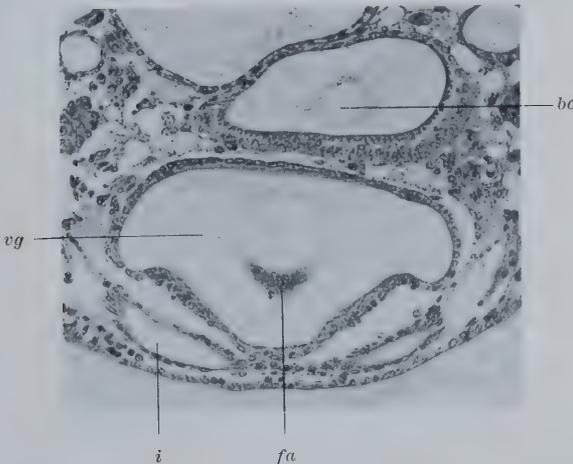


Abb. 36. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. bc Bursa copulatrix, fa Falte in der Vagina hinter der Mündung des Eierganges, i Intersegmentalfalte zwischen 7. u. 8. Sternit, vg Vagina. Vergr. 225×.

förmig nach oben gerichtete 9. Sternit mehr minder verdeckt ist, wodurch verhindert werden dürfte, daß der Penis bei der Kopulation gelegentlich in die Vagina statt in die Bursa copulatrix eingeführt wird

(Abb. 27, 28). Weiter vorn hat die Vagina etwa die gleiche Breite wie die Bursa copulatrix und ist von ihr durch eine dünne horizontale Querwand



Abb. 37. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. bc Bursa copulatrix, eig Eiergang, vg Vagina. Vergr. 225 \times .

geschieden (Abb. 35). Hinter der Mündung des Eierganges in die Vagina (Abb. 37) kommt es zur Bildung einer kleinen nach hinten gerichteten

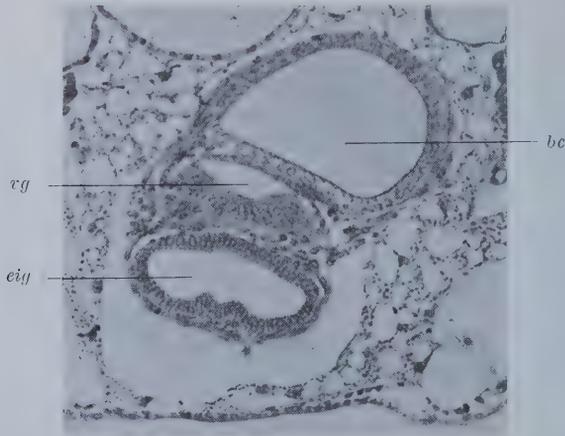
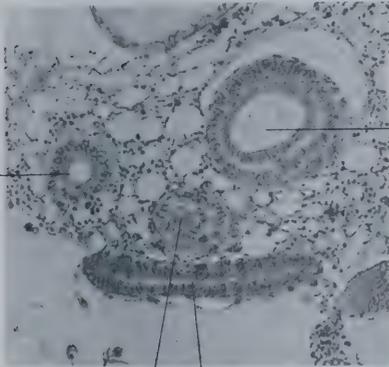


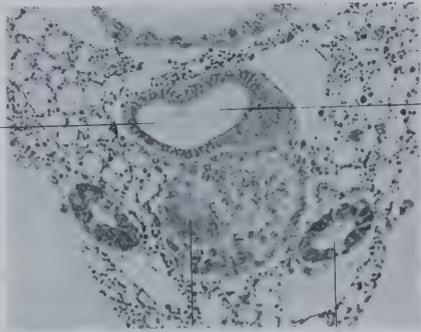
Abb. 38. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. bc Bursa copulatrix, eig Eiergang, vg vorderster Abschnitt der Vagina, in den Ductus seminalis übergehend. Vergr. 225 \times .

Schuppe, die wohl die aus dem Eiergang austretenden Eier gegen die Dorsalwand der Vagina drücken und dort festhalten soll (Abb. 36). Da hier sicherlich die Befruchtung stattfindet, so werden sich die Eier bei

diesem Vorgang immer in genau der gleichen Stellung befinden, was für das Auffinden der Micropyle durch die Spermatozoen gewiß von Bedeu-



ds eig
Abb. 39.



ds ovd
Abb. 40.

Abb. 39. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. dr Ductus receptaculi, drs Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, eig Eiergang. Vergr. 225 \times . — Abb. 40. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. dr Ductus receptaculi, drs Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, Übergangsstelle in den Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte. Vergr. 225 \times .

tung ist. Der vor der Mündung des Eierganges gelegene Teil der Vagina hat ein niedriges Lumen, während die Breite sich nicht verändert hat

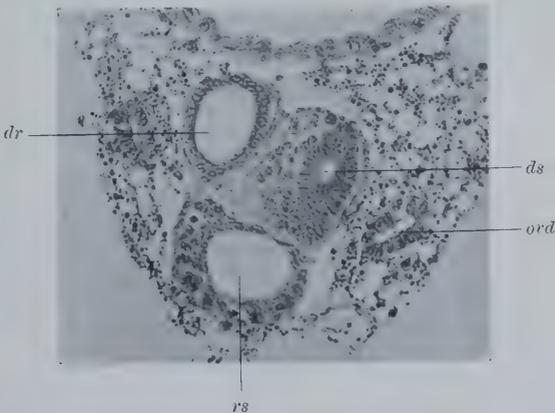


Abb. 41. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. dr Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis. Vergr. 225 \times .

(Abb. 37). Ziemlich bald geht die Vagina dann in den äußerst feinen Ductus seminalis über, der von einer mächtigen Epithelschichte umgeben ist (Abb. 38, 39). Er verläuft zuerst gerade nach hinten, wendet sich

dann auf die rechte Seite und nach aufwärts (Abb. 40, 41), wobei er den Ductus receptaculi rechts umgreift und mündet von der rechten Seite in das Receptaculum seminis (Abb. 42). Dieses ist eine ziemlich umfangreiche längliche, im Querschnitt ungefähr kreisförmige Blase (Abb. 27, 28, 41, 42). Der Eiergang hat zuerst ein weites Lumen (Abb. 37, 38), bald aber flacht es sich dorsoventral sehr stark ab und wird im Querschnitt zu einem queren Spalt (Abb. 39). Im weiteren Verlauf teilt er sich dann in die beiden Ovidukte (Abb. 40—42), die sich im Bereiche des Vorderendes des Receptaculum seminis in die einzelnen Eiröhren aufspalten.

Die Bursa copulatrix, hinten zwischen Darm und Vagina gelegen (Abb. 34, 35), ist vorn etwas auf die rechte Seite (Abb. 36—38) verlagert. Sie stellt ein weites Rohr dar und ragt beträchtlich über das Vorderende

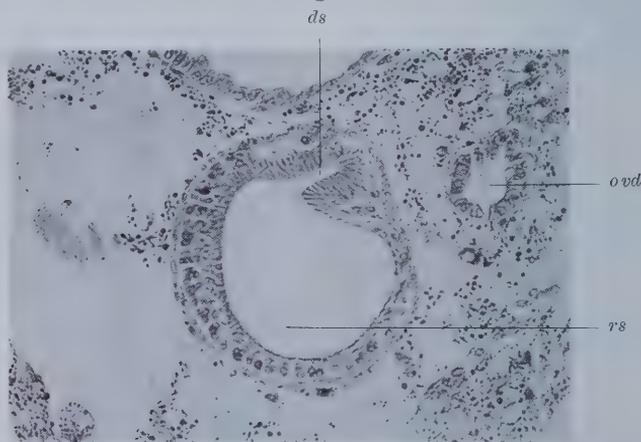


Abb. 42. Querschnitt durch das Abdomen einer jungen, weiblichen Puppe von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis. Vergr. 225 \times .

der Vagina nach vorn. Dann verengt sie sich plötzlich und geht in den Ductus receptaculi über. Dieser macht vor seiner Mündung in die Bursa copulatrix eine S-förmige Krümmung und verläuft dann ziemlich gerade nach vorn, um etwa am Hinterende des Receptaculum seminis von oben her in dieses einzutreten (Abb. 39—41). Etwa in der Mitte des Ductus receptaculi mündet ein nach hinten gerichteter Blindsack ein, der symmetrisch zu dem rechts gelegenen hinteren Teile des Ductus receptaculi auf der linken Seite gelegen ist (Abb. 39, 40).

Auf die Histologie der einzelnen Abschnitte möchte ich nicht weiter eingehen, ich werde darüber gelegentlich der Besprechung der Verhältnisse bei der Imago kurz berichten, die Epithelien bestehen mit Ausnahme des Ductus seminalis und der Ventralseite des vorderen Abschnittes der Vagina, die ein hohes Cylinderepithel aufweisen, aus etwa kubischen Zellen, wobei je nach der Stelle bald die Höhen- bald die Breiten-dimension etwas überwiegt.

C. Die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei der Imago. Der Bau des fertigen Apparates.

Am Bau des Geschlechtsapparates treten in der schlüpfenden Imago nur mehr geringfügige Änderungen auf, von Bedeutung ist lediglich die Absonderung der chitinigen Intima, die nun sämtlichen Teilen ihr endgültiges Gepräge gibt.

Bursa copulatrix und Vagina sind von einer ziemlich dünnen, geschmeidigen Chitinlamelle ausgekleidet, das Epithel ist niedrig und, wenn darüber noch eine Muskelschichte liegt, oft kaum zu unterscheiden. Bei frisch geschlüpften Imagines ist die Wandung dieser Gänge sehr stark gefaltet, so daß man das Lumen manchmal kaum zu erkennen vermag, später, nachdem die Gänge bereits in Funktion getreten sind, ist die Faltung viel stärker ausgeglichen. Die Bursa copulatrix stellt einen breiten, aber ganz niederen Gang dar, der besonders in seiner vorderen Hälfte von einer sehr starken Schichte von längsverlaufenden Muskelfasern eingehüllt ist. Dagegen ist gerade der hinterste Abschnitt der Vagina seitlich von mächtiger Längsmuskulatur begleitet. Der weite Eiergang entbehrt ebenso wie die Ovidukte eine Chitinintima. Das ziemlich niedere Epithel ist hinten von einer dünnen Lage von Muskelfasern eingehüllt, die nach vorn zu verschwinden und ventral aus Ring-, dorsal aus Längsfasern besteht. Von der Stelle, wo der Eiergang in die Vagina mündet, nach vorn zu, schwindet auf der Dorsalseite der Vagina ziemlich plötzlich die Muskulatur, das Lumen nimmt wesentlich an Weite zu und von der von einem ganz niederen Epithel abgesonderten Intima der Dorsalseite ragen lange feine, nach abwärts gerichtete Chitinstacheln fast durch das gesamte Lumen der Vagina. Diese Stacheln finden sich dann weiterhin an der ganzen vorderen Dorsalwand der Vagina und haben vermutlich die Aufgabe, das Ei bei der Befruchtung in eine bestimmte Lage zu drücken. An der Ventralseite der Vagina finden sich auch vor der Mündung des Eierganges längsverlaufende Muskelfasern, aber in viel dünnerer Lage als hinten. Dort, wo die Vagina in den Ductus seminalis übergeht, kommt es zu einer ganz eigenartigen Chitinbildung. An der Ventralseite des vordersten Teiles der Vagina treten zwei dicke Drüsenpolster auf, die aus großen blasigen Zellen bestehen und median durch ein mächtiges Längsmuskulbündel, das mit der Muskulatur des darunterliegenden Eierganges in Verbindung steht, getrennt werden. Das Lumen wird etwa Y-förmig und ist lateral und ventral von einer sehr starken braunen Chitinschichte ausgekleidet, während die Dorsalwand weiter ziemlich dünnhäutig bleibt. Die beiden Schenkel des Y liegen fast horizontal auf den Drüsenpolstern auf und in großer Menge münden hier die Drüsenkanälchen aus, während der senkrechte unpaare Teil des Lumens in das mediane Muskelbündel einschneidet (Abb. 43). Nach innen springt das Chitin zahnförmig vor. Offenbar ist diese Rinne für die Weiterleitung des Spermas von Bedeu-

tung. Weiterhin schließt sich der Gang nun zu dem engen, ganz von dickem, braunem Chitin ausgekleideten Ductus seminalis, der zuerst gerade verläuft, dann aber infolge der Stauchung des gesamten Geschlechts-

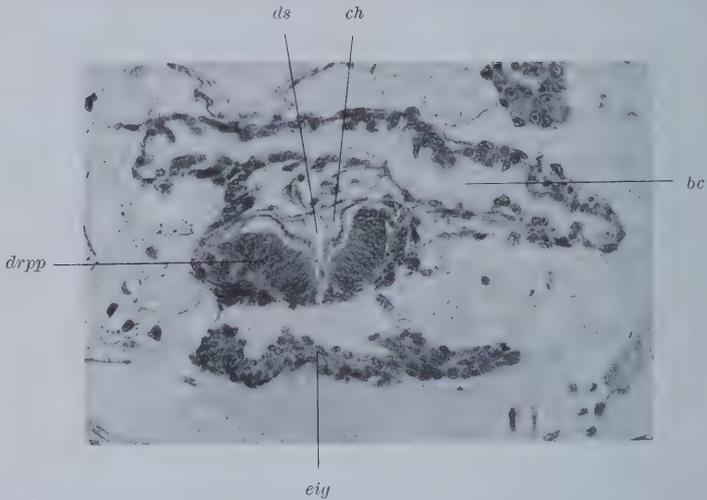


Abb. 43. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *ch* Chitinbildungen im Ductus seminalis, *drpp* Anlage der paarigen Drüsenpolster am Ductus seminalis, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang. Vergr. 225 \times .

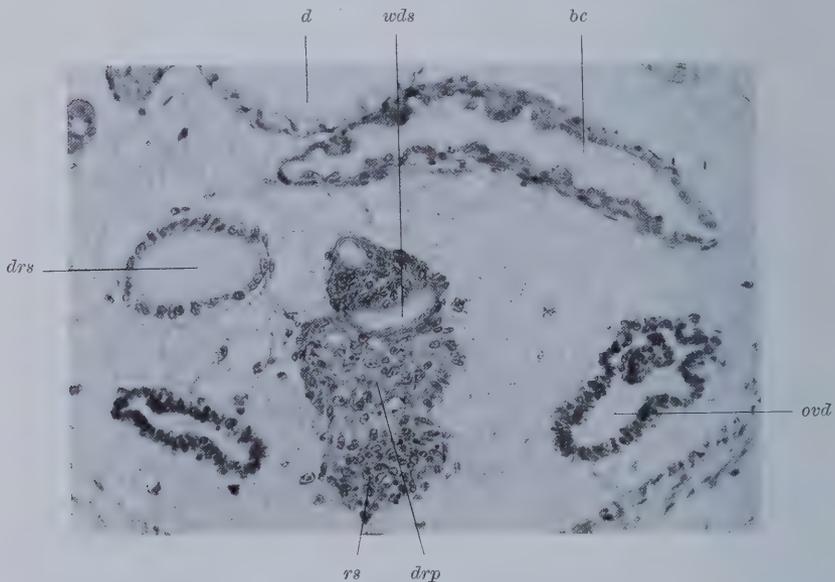


Abb. 44. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *drp* Anlage des unpaaren Drüsenpolsters des Ductus seminalis, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Wandung des Receptaculum seminis, *wds* Windungen des Ductus seminalis. Vergr. 225 \times .

apparates in etwa drei enge, gegen den Sinn des Uhrzeigers gerichtete Spiralwindungen gelegt ist (Abb. 44, 45), sich an der rechten Seite des Ductus receptaculi dorsalwärts zieht, von dorsal und hinten durch die dünne Muskulatur des Receptaculum seminis dringt und schließlich ziemlich weit vorn auf der Dorsalseite mündet. Die Spiralwindungen liegen auf einem breiten dicken Drüsenpolster auf, das aus mächtigen Drüsenzellen mit sehr großen Vakuolen besteht, ähnlich den beiden schon besprochenen Drüsenpolstern, mit denen es aber nicht in Verbindung

drs *d* *dr* *dr**r*



Abb. 45. Querschnitt durch das Abdomen einer eben geschlüpften, weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. *bc* Bursa copulatrix, *d* Darm, *dr* Ductus receptaculi, *dr r* rücklaufender Teil des Ductus receptaculi, *drs* Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, in die Eierkelche aufspaltend, *rs* Receptaculum seminis, *wds* Windungen des Ductus seminis. Vergr. 225 \times .

steht (Abb. 44). Die Windungen des Ductus seminalis und das Drüsenpolster sind von einer einheitlichen, dünnen Längsmuskelschichte umhüllt. An einzelnen Stellen vermochte ich auch die Mündung der Drüsenkanäle, besonders zahlreich in der Nähe der Samenkapsel, durch das dicke Chitin des Ductus seminalis zu beobachten. Diese drei Drüsenpolster dürften wohl ein Sekret erzeugen, das zur leichteren Fortbewegung des Sperma im Ductus seminalis dient.

Die Bursa copulatrix, die auf den Schnitten häufig im Inneren eine Spermatophore birgt, verjüngt sich vorn ziemlich stark, wobei auch die

Stärke der Muskulatur sehr abnimmt, und geht dann in den Ductus receptaculi über, der zuerst ein Stück auf der Dorsalseite der Bursa copulatrix nach hinten verläuft (Abb. 45), sich dann nach vorn umschlägt und schließlich nahe dem Vorderende des Receptaculum seminis vor und links von der Mündung des Ductus seminalis von der Dorsalseite her einmündet. In seinem ganzen Verlaufe fehlen Muskeln, das Epithel ist kaum erkennbar, die Chitinintima sehr dünn. Nur in dem nach hinten laufenden Stück haben Differenzierungen stattgefunden. Die ventrale, der Bursa copulatrix zugewandte Wand dieses rücklaufenden Stückes des Ductus receptaculi ist von einer sehr dicken, etwas geschwungenen Chitinschicht bedeckt, während die Intima dorsal dünn bleibt, das Epithel aber etwas erhöht ist. Diese Chitinverdickung hat offenbar die Aufgabe, einerseits diese S-förmige Krümmung in ihrer Lage zu erhalten, andererseits zu verhindern, daß das Lumen des Ganges sich ganz zusammenfallen kann oder abgknickt wird.

In den Ductus receptaculi mündet in der Nähe seiner hinteren Umbiegungsstelle von links und hinten her der schon bei der Puppe beschriebene Blindsack ein, der sich inzwischen zu einer Drüse differenziert hat. Der hintere, blindgeschlossene Teil derselben ist von einem Zylinderepithel aus ziemlich hohen, schlanken Zellen gebildet, deren Kerne auf der dem Lumen abgewandten Seite der Zellen liegen. Ausgekleidet ist diese Partie von einer mäßig feinen Chitinintima, die scharf abgegrenzt und wesentlich deutlicher ist als die des Ductus receptaculi. Auch Drüsenkanälchen sind, wenn auch undeutlich, zu erkennen. Der vordere Teil der Drüse ist jedoch ganz übereinstimmend mit dem Ductus receptaculi aufgebaut aus einem ganz niedrigen Epithel und einer sehr dünnen Intima. Eine Muskulatur fehlt der Drüse vollkommen. Erfüllt sind die Drüse und die anschließenden Teile des Ductus receptaculi von homogenen, mit Eosin rot gefärbten, größeren und kleineren Fettkugeln, ganz entsprechend denen im Fettkörper.

Das Receptaculum seminis selbst stellt eine ziemlich geräumige Blase dar, die von einer dünnen Chitinintima ausgekleidet und außen von einer Lage längs verlaufender Muskelfasern umhüllt ist. Das Epithel besteht, mit Ausnahme der dorsalen Partie, wo es einen ähnlichen Bau zeigt wie das des Ductus receptaculi, aus großen, kubischen bis rechteckigen Zellen mit ziemlich großen Kernen, die eine verschiedene Lage einnehmen können. Auffallend ist aber vor allem, daß das Zellplasma mit Hämatoxylin tief dunkel gefärbt wird und sich von der Farbe der Kerne kaum unterscheidet. Auch Drüsenkanälchen glaube ich stellenweise gefunden zu haben, ich halte dieses Epithel daher für drüsig, zumal bei zahlreichen anderen Insekten die drüsige Natur des Epithels des Receptaculum seminis bereits nachgewiesen worden ist. Außerdem werde ich später auch noch Gründe für meine Ansicht anführen, daß das Epithel des Recepta-

culum seminis immer eine gewisse drüsige Funktion hat. Jedenfalls gewährt das Epithel des Receptaculum seminis von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. ein vom normalen Bild eines Epithels einer Insektenimago vollkommen abweichendes Bild. Häufig ist das Receptaculum seminis sowie der Ductus seminalis erfüllt von Spermatozoen.

Die Abb. 43—45 stammen von einer eben geschlüpften, noch nicht ausgereiften Imago und zeigen daher noch nicht das typische Bild der Imagines vor allem in histologischer Hinsicht (charakteristische Ausbildung der Drüsenpolster des Ductus seminalis, des Epithels des Receptaculum seminis und der Muskulatur), vielmehr sind noch größtenteils die

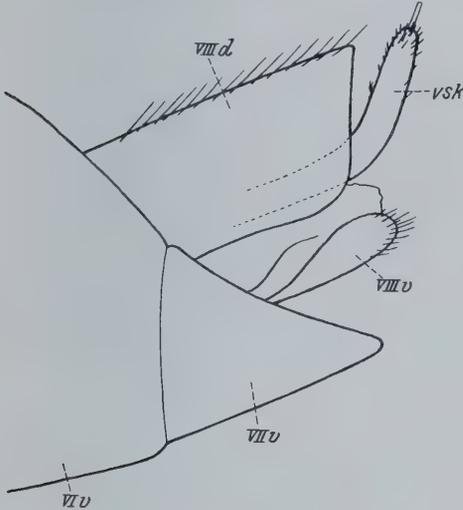


Abb. 46.

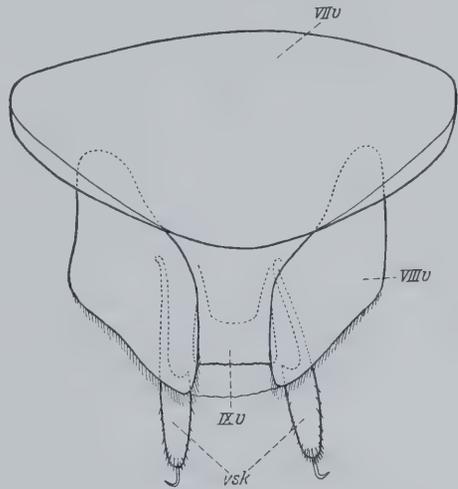


Abb. 47.

Abb. 46. Seitenansicht des vorgepreßten Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. VIII d 8. Tergit, VI v—VIII v 6.—8. Sternit, vsk Vulvarsclerite. Vergr. 110×.—
Abb. 47. Ventralansicht der letzten Abdominalsegmente einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. VII v—IX v 7.—9. Sternit, vsk Vulvarsclerite. Vergr. 75×.

Verhältnisse der Puppe erhalten und differenzieren sich offenbar erst im Laufe der Überwinterung bis zum Eintritt der Geschlechtsreife. Die Schnitte durch erhärtete Imagines sind jedoch meist nur teilweise gut erhalten oder, wenn mit Diaphanol vorbehandelt, zu wenig färbbar und daher zur Reproduktion nicht gut geeignet.

Das Abdomen der weiblichen Imago ist äußerlich dem des Männchens vollkommen gleich, so daß ich auf meine diesbezüglichen Angaben in meiner Arbeit über das Männchen verweisen kann (HEBERDEY 1928). Wie dort wird das Abdomen durch das 7. Segment nach außen abgeschlossen. Durch Druck auf den Thorax des lebenden Tieres kann man jedoch die eingestülpten Segmente am Abdomenende zum Vortreten bringen, wie es etwa bei der Eiablage der Fall sein mag. Die Abb. 46, 47

und 48 sind nach solchen Tieren gezeichnet. Das 8. Tergit zeigt sich dabei als eine kräftig chitinisierte, etwa halbkreisförmige Chitinplatte, die nur median durch einen schmalen Streifen viel dünneren Chitins in zwei Hälften geteilt ist. Offenbar wird durch diese schwächer chitinisierte Partie ein gewisses Auseinanderweichen der beiden Tergithälften ermöglicht, was für die Vorgänge bei der Kopulation und Eiablage sicher von Bedeutung ist. In den beiden äußeren vorderen Ecken liegen die Stigmen des 8. Segmentes. Seitlich krümmen sich die beiden mit Borsten besetzten Hälften des 8. Tergites ziemlich stark nach unten und verbinden sich mit dem 8. Sternit durch eine weiche Chitinhaut. Dieses besteht aus zwei wenig stark chitinierten Stücken, die median durch einen breiten Zwischenraum getrennt sind. Sie sind an ihrem

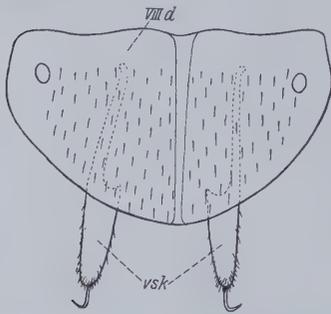


Abb. 48. Dorsalansicht des letzten Abdominalsegmentes einer weiblichen Imago von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. VIII d 8. Tergit, vsk Vulvarsklerite. Vergr. 75×.

Hinterrande sowie an der hinteren Partie ihres medianen Randes mit Borsten besetzt, sonst aber unbeborstet. Zwischen diesen beiden Stücken spannt sich eine dünne Chitinmembran aus, die nicht ganz so weit nach hinten reicht als diese und erst etwas weiter vorn mit ihnen verwächst, hinten also etwas schuppenförmig vorspringt. Es ist das der Rest des 9. Sternites über dem mächtig chitinierten 7. Sternit in zwei Lappen ausgezogen, die zum Ansatz für die Retraktormuskeln dienen.

Über das 8. Segment ragen nach hinten zwei dorsalwärts gebogene Chitinzapfen hinaus, die fein beborstet sind und an ihrer Spitze je eine kräftige Borste tragen, die in der Mitte hakenförmig nach außen gekrümmt ist. Zweifelsohne dienen diese beiden Zapfen als Tastorgane bei der Eiablage. Querschnitte zeigen, daß es sich dabei um die mit einer kräftigen Chitincuticula bedeckten Primitivzapfen handelt. BÖVING (1912) hat diese Zapfen Vulvarsklerite genannt, ohne freilich ihre vergleichend-morphologische Bedeutung zu erkennen, und mit diesem, allerdings wenig treffenden Ausdruck will ich sie auch weiterhin bezeichnen.

D. Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter.

Ein Vergleich der Entwicklung der Geschlechtsausführwege von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. in beiden Geschlechtern (für das Männchen siehe HEBERDEY 1928) zeigt eine auffallende Übereinstimmung der ersten Stadien, so daß es leicht möglich ist, gewisse Teile der Imagines beider Geschlechter zu homologisieren:

1. Die erste Anlage der Geschlechtsausfühwege in Form zweier Kanälchen (Primärkanälchen) scheinbar am Hinterrande des 8. (letzten) Sternites der Larve.

2. Die gleiche Entstehung der Genitaltasche.

3. Die Bildung von Primitivzapfen.

4. Das teilweise Umstülpen der Genitaltasche, wodurch die Primitivzapfen an die Oberfläche gerückt werden.

5. Das späte und eigenartige Auftreten des 9. Sternites am Grunde der Genitaltasche knapp vor der Verpuppung, so daß die gesamte Anlage der Geschlechtsausfühwege hinter das 9. Sternit verlegt wird.

Wesentliche Besonderheiten des Weibchens zeigen sich in folgenden Punkten:

1. Die beiden Zipfel der Genitaltasche, die von dem Primärkanälchen herrühren, gliedern sich nicht als Anhangsdrüsen ab, sondern werden in die Genitaltasche eingeschmolzen.

2. Es tritt am 8. Segment ein Längsspalt auf, der die Genitaltasche in ihrer gesamten Länge mit der Außenwelt in Verbindung setzt und sich nach vorn als tiefe Rinne bis zum Vorderrand des 8. Sternites fortsetzt.

3. Die Primitivzapfen spalten sich nicht in Penis- und Paramerenzapfen.

4. Während der Ductus ejaculatorius sich von der Genitaltasche aus einsenkt und nur durch sie mit der Außenwelt in Verbindung steht, entwickelt sich im weiblichen Geschlecht eine zweite und dritte Anlage am 8. und 7. Sternit.

IV. Die Literatur über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausfühwege der Insekten.

Während der männliche Geschlechtsapparat, insbesondere die in seinem Dienste stehenden Differenzierungen in seinem Mündungsbereiche (Penis und Parameren) infolge ihrer hohen Bedeutung für die Systematik schon lange ein bevorzugtes Untersuchungsobjekt darstellten und auch ihre gleichartige ontogenetische Entwicklung in den verschiedenen Insektenordnungen durch eine Reihe von Arbeiten festgestellt worden ist, liegen unsere Kenntnisse besonders der Ontogenie des weiblichen Geschlechtsapparates, der infolge seiner schwierigen Untersuchungsmöglichkeit, da er nicht so kräftig chitinisiert ist, für die Systematik von geringerer Bedeutung ist, noch sehr im Argen. Es sind nur wenige eingehendere Arbeiten vorhanden, die kaum aufeinander Bezug nehmen und deren Ergebnisse zum Teil nur schwer miteinander in Beziehung zu bringen sind.

A. Coleoptera.

Eine ausführliche Bearbeitung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausfühwege und ihrer Differenzierungen im Bereiche der Mündung derselben bei den *Coleoptera* hat bis jetzt nur РРУТН (1924) durchgeführt. Er untersuchte *Tenebrio molitor* L. und vermag ebenfalls unzweideutig festzustellen, daß die Anlage der Geschlechtsöffnung sich hinter dem 9. Sternit entwickelt. In diesem Bereich findet er an der erwachsenen Larve und an der Puppe ein Paar von zapfen-

artigen Genitalanhängen, die er als Gonapophysen zu deuten sucht, was schon deshalb unmöglich ist, da sie hinter dem wohl entwickelten 9. Sternit liegen, was bei den Gonapophysen nie der Fall ist. Aber auch der Versuch, sie mit den Primitivzapfen von *Hydroporus* zu homologisieren, was auf den ersten Blick sehr verlockend erscheint, ist nicht möglich, da die beiden Zapfen, wie die Abbildungen von Querschnitten zeigen, nicht in der Genitalanlage gelegen sind, sondern diese vielmehr zwischen sich einschließen. Es sind vermutlich die Anlagen der Styli, die am Hinterrande des 9. Sternites gelegen sind und zapfenförmige Gestalt haben, oder aber es handelt sich um das terminal gespaltene 9. Sternit, an dem sich erst später die Styli differenzieren. Eine Entscheidung darüber läßt sich nach den Angaben von PRUTHI (1924) nicht machen. Für die zweite Annahme spricht, daß die beiden Zapfen basal ohne Abgliederung verschmelzen und dabei die Anlage der Geschlechtsöffnung umfassen.

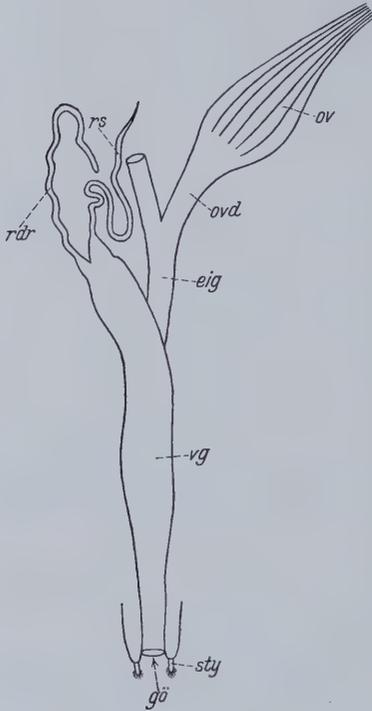


Abb. 49. Weiblicher Geschlechtsapparat von *Tenebrio molitor* L. nach PRUTHI (1924). eig Eiergang, gö Geschlechtsöffnung, ov Ovar, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis, sty Styli, vg Vagina.

Sehr auffallend sind dagegen seine Befunde hinsichtlich der Differenzierung der Ausführungsgänge. Er beobachtet hinter dem 9. Sternit eine Einstülpung, die er als Anlage der Spermatheka betrachtet. Ferner eine zweite gangförmige Anlage am 8. Sternit, über deren Entstehung er keine Angaben macht und die zuerst unabhängig von der Einstülpung am 9. Sternit hinter dem 8. Sternit ausmündet und die er als Anlage des Uterus bezeichnet. Später soll sich der hintere Teil dieses Ganges ventral an die Anlage der Spermatheka legen und durch Resorption der trennenden Wand ein einheitliches Lumen entstehen, während die Verbindung mit der Außenwelt verloren geht. Den Abschnitt, wo Uterus und Spermathekanlage verschmolzen sind, nennt er erweiterten Uterus, den Abschnitt, wo die Uterusanlage selbständig bleibt, bezeichnet er schlechthin als Uterus (Abb. 49). Dieses Stück entspricht offenbar dem Eiergang, während der erweiterte Uterus die Vagina darstellt. Die

sogenannte Spermathekanlage möchte ich als Genitaltasche deuten, die nach vorn bis gegen den Vorderrand des 8. Sternites vorwächst und an ihrem Vorderende das Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse hervorgehen läßt, wenn diese sich nicht doch, wie bei allen anderen Insekten, aus der Anlage der Vagina differenzieren. Nach der Verschmelzung mit der Anlage des 8. Segmentes ist sie als solche nicht mehr zu unterscheiden und bildet die Dorsalwand der Vagina, während die Ventralwand aus der Anlage des 8. Segmentes hervorgegangen ist. Diese, die sich vermutlich in Form einer Längsrinne bildet, ist der Längsrinne am 8. Sternit bei *Hydroporus* homolog. Eine Anlage am 7. Sternit hat PRUTHI nicht beobachtet. Es ist aber sehr leicht möglich, daß er sie nur nicht als solche erkannt hat, da er lediglich ältere Larven untersuchte, wo sie

bereits mit der Anlage am 8. Sternit verschmolzen ist. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, daß der Eiergang (der vordere Teil des Uterus nach PRUTHI), zumal er zum Teil wenigstens im 7. Segment gelegen ist, in der Hauptsache gar nicht aus der Anlage des 8. Segmentes entstanden ist, sondern wie bei *Hydroporus* aus einer Anlage am 7. Sternit. Die Angabe, daß der Eiergang sich im Laufe der Entwicklung an seinem Vorderende spalte, beruht dann wohl auf dem Übersehen der paarigen Bläschen der Anlage am 7. Sternit. Aus der Anlage des 8. Sternites entstände dann im wesentlichen nur die ventrale und laterale Begrenzung der Vagina.

Als einziger wesentlicher Unterschied der Entwicklung der Geschlechtsausführewege bei *Hydroporus* und *Tenebrio* bliebe dann nur, daß bei diesem die Anlagen des 8. und 9. Segmentes längere Zeit getrennt bleiben, während sie bei jenem, der in dieser Hinsicht als der abgeleitete Typus zu gelten hat, infolge des Fehlens eines 9. Sternites bei der Larve, das die beiden Anlagen bei *Tenebrio* trennt, von allem Anfang an in enger Verbindung stehen.

Eine zweite Arbeit, die sich mit der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates der Käfer, wenn auch nur bei der Puppe, beschäftigt, ist die von BLUNCK (1922) an *Cybister*. In beiden Geschlechtern findet er an der jungen Puppe bei der Ansicht von der Ventralseite hinter dem in der Mitte ausgerandeten 8. Sternit¹ ein Zapfenpaar, das an der Basis verwachsen ist. Ein 9. Sternit zeichnet er in diesem Stadium nicht, ob es tatsächlich äußerlich nicht zu sehen ist, kann ich nicht entscheiden, bezweifle es aber. Bei etwas älteren Puppen, bei denen sich hinsichtlich der Zapfen nichts geändert hat, zeichnet er für beide Geschlechter auch ein hinten gerundetes 9. Sternit, das die Zapfen von der Ventralseite verdeckt. Aus dem Zapfenpaar der männlichen Puppe entstehen nach BLUNCK die Parameren, aus denen der weiblichen Puppe soll der Legesäbel sich entwickeln und folgerichtig homologisiert er auch die beiden Organe. Die Behauptung aber, daß aus dem Zapfenpaar des Weibchens, das wir als Primitivzapfenpaar bezeichnen müssen, der Legesäbel sich entwickle, ist vollkommen falsch und nur daraus zu verstehen, daß der erste Anblick der beiden parallel eng aneinander liegenden Zapfen große Ähnlichkeit mit einem noch ganz unentwickelten Legesäbel hat. Der Beweis für die Unrichtigkeit dieser Homologie läßt sich aus BLUNCKS Arbeit selbst ableiten. Wenn nämlich diese Behauptung zu Recht bestünde, dann haben wir ein überzähliges Sternit beim Weibchen, denn bei den weiblichen Imagines von *Cybister* und *Dytiscus* folgt auf das 8. Segment nur mehr der Legesäbel, während nach BLUNCKS Zeichnung und Deutung zwischen das 8. Segment und den Legesäbel noch das die beiden Zapfen verdeckende 9. Sternit eingeschoben ist, das er aber in seinen weiteren Ausführungen mit keinem Worte mehr erwähnt. Dieses überzählige Sternit beweist, das BLUNCKS Deutung falsch sein muß und nur auf einer äußerlichen Ähnlichkeit zwischen Primitivzapfen und Legesäbel beruht. Vielmehr differenziert sich der Legesäbel aus dem 9. Sternit, auf die Details dieser Bildung werde ich in einem späteren Kapitel zu sprechen kommen, während sich aus den Primitivzapfen wie bei *Hydroporus* die Vulvasklerite entwickeln. Wenn das 9. Sternit zuerst tatsächlich in so einheitlicher, hinten abgerundeter Form auftritt, wie BLUNCK dies zeichnet, so muß doch später, wie bei allen *Coleoptera*, die Längsspaltung auftreten, die bei *Cybister* und *Dytiscus* zur Bildung der beiden Hälften des Legesäbels führt. Ferner ist die Angabe BLUNCKS, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei *Cybister* zwischen dem 8. und 9. Ster-

¹ BLUNCK zählt mit BERLESE (1909) ein hypothetisches, bei sämtlichen Käfern ausgefallenes erstes Segment mit, so daß seine Segmentzahlen um eins gegenüber meinen zu hoch sind. Ich führe hier die reduzierten Segmentzahlen an.

nit liege, wie eine einfache Betrachtung des Legesäßels zeigt, falsch und wohl durch das Streben, eine Übereinstimmung mit anderen Insektenordnungen herbeizuführen, veranlaßt.

B. Diptera.

BRÜEL (1897) untersuchte *Calliphora erythrocephala* MEIG. und findet in der jungen Larve nach der 2. Häutung in der Mediane der hinteren Hälfte des 8. Sternites ein einer Imaginalscheibe sehr ähnliches Bläschen, das anfangs keinerlei Verbindung mit der Körperoberfläche zeigt, sicherlich aber nur eine Abschnürung der Hypodermis darstellt und das er im Gegensatz zu den beiden Lateralscheiben, die offenbar keine Bedeutung für die Entwicklung des Geschlechtsapparates haben, Medianscheibe nennt. Später öffnet sich diese wieder nach außen, so daß ihr hinterer Teil jetzt eine Grube darstellt. Dieser Teil wird dadurch, daß die beiden Falten, die die Grube seitlich begrenzen, wieder miteinander verwachsen, zum Uterus, der lediglich den vorderen Abschnitt der Vagina darstellt, während der davorgelegene Teil der Anlage den Eiergang bildet. Der hintere Abschnitt der Vagina entsteht dadurch, daß von der Grube eine Rinne bis zum Hinterrande des 8. Sternites einschneidet, die sich dann zu einem Rohr schließt, das in der Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit (von BRÜEL als Vulva bezeichnet) mündet. Aus zwei Zipfeln am Vorderende des Eierganges, die ohne Verbindung mit den Genitalsträngen bis an die Ovarien vorwachsen, entwickeln sich die Ovidukte, die hier also rein ektodermalen Ursprungs sind. Die Genitalstränge gehen zugrunde. Die Receptacula seminis und die Anhangsdrüsen differenzieren sich als Ausstülpungen der Dorsalwand im mittleren Abschnitt der Vagina, wobei die Receptacula seminis als einheitliche Anlage entstehen, die sich erst später in drei Teile spaltet. Daß bei der Bildung der Vagina die Lateralscheiben eine wesentliche Rolle spielen, wie BRÜEL vermutet, glaube ich nach seiner Beschreibung nicht. Die Verschiebung der Mündung des Eierganges auf die Dorsalwand der Vagina geschieht durch eine Faltenbildung am Grunde derselben. Die Mündungsfalte der Receptacula seminis und der Anhangsdrüsen sowie der Begattungshügel entwickeln sich ebenfalls als Differenzierungen der Dorsalwand der Vagina.

Die zweite Untersuchung wurde von KOCH (1929) an *Psychoda alternata* SAY ausgeführt. Bei der jungen Larve setzen sich die Genitalstränge an den Hinterrand des 7. Sternites an. Hier ist die Hypodermis etwas verdickt und stülpt sich später zu einer breiten Tasche ein. Dicht dahinter vertieft sich die Anlage der Anhangsdrüse. Zur Ausbildung eines 8. Segmentes kommt es bei der Larve nicht, knapp hinter der Anlage der Geschlechtsausführwege liegt der Anus. Die weiteren Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei Puppe und Imago sind nur gering und beschränken sich lediglich auf die Beschreibung der Entstehung der sogenannten Chitinkugel, die sich als eine Differenzierung des mittleren Abschnittes der Vagina (unpaarer Ovidukt nach KOCH) herausstellt, sowie auf das Auftreten des Lumens in den paarigen Ovidukten. Die den Genitalsträngen noch völlig fehlenden Kerne sollen aus der ektodermalen Anlage einwandern, so daß auch hier die paarigen Ovidukte teilweise ektodermalen Ursprungs wären. Nach dieser Beschreibung wäre anzunehmen, daß die Geschlechtsöffnung wie bei der Larve hinter dem 7. Sternit liege. Das ist aber, wie ein Vergleich der Abb. 20 und 23 in KOCHS Arbeit zeigt, nicht der Fall. Vielmehr mündet in der Puppe, bei der mehr als sieben Abdominalsegmente entwickelt sind, der Geschlechtsapparat in die als Vulva bezeichnete Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit. Über die Differenzierung des im 8. Segment gelegenen Teiles der Vagina finden sich keinerlei Angaben. Man kann wohl vermuten, daß er entsprechend der Bildung bei anderen Insekten als eine sich zu einem Rohre schließende Rinne entsteht. Auch die Mündung der Anhangsdrüse ist gleichzeitig nach

hinten gerückt und liegt nun auf der Dorsalseite der Vagina nahe ihrer Mündung. Receptacula seminis fehlen vollkommen.

Bei den *Diptera* liegt infolge des Fehlens einer Anlage am 9. Sternit die weibliche Geschlechtsöffnung um ein Segment weiter vorn als bei den *Coleoptera*. Die Zahl der Anlagen, die an der Bildung der Geschlechtsausführlwege teilnimmt, ist nach den Angaben verschieden. Bei *Psychoda* liegt die am besten ausgebildete Anlage im 7. Segment, am 8. Sternit entwickelt sich nach seinem Auftreten in der Puppe nur eine Verlängerung der Geschlechtsausführlwege, die Vagina. Bei *Calliphora*, wo das 8. Segment von Anfang an wohl entwickelt ist, tritt die Hauptanlage in diesem auf, eine Anlage am 7. Sternit wird nicht angegeben, sie dürfte aber doch vorhanden sein, nur sehr klein bleiben und daher übersehen worden sein. Die paarigen Zipfel am Vorderende des Eierganges bei *Calliphora* entsprechen vielleicht den beiden Bläschen der Anlage des 7. Segmentes. Die Verhältnisse bei *Calliphora* sind sicherlich die primären, während die Verschiebung des Hauptgewichtes auf die Anlage des 7. Sternites wohl sekundär hervorgerufen ist durch die starke Reduktion des Abdomens der Larve von *Psychoda alternata* SAY. Irgendwelche den Primitivzapfen entsprechende Bildungen fehlen. Receptacula seminis, wenn vorhanden, und Anhangsdrüsen entstehen als Ausstülpungen der Vagina, auch bei *Psychoda*, wo jene Partie, aus der sich die Anhangsdrüse entwickelt, später in die Vagina einbezogen wird. Die paarigen Ovidukte entstehen ganz oder doch zum Teil aus dem Ektoderm in Form zweier Zipfel am Vorderende des unpaaren ektodermalen Abschnittes.

C. Hymenoptera.

Über die Entwicklung der Geschlechtsausführgänge der *Hymenoptera* sind wir noch sehr ungenügend orientiert. Die älteste Arbeit ist die von GANIN (1869). Nach ihm entwickelt sich bei *Platygaster* und anderen *Chalcididae* der gesamte ausleitende Apparat aus den in die Länge wachsenden Genitalsträngen. Das Receptaculum seminis und die Schmierdrüsen (Giftapparat) differenzieren sich als Ausstülpungen des Eileiters (Vagina). Wohl beschreibt er einen Geschlechtshügel zwischen den Anlagen der Gonapophysen, also am Hinterrande des 8. Segmentes, der der Anlage der Vagina entsprechen dürfte, doch er erkennt seine Bedeutung nicht und behauptet, daß er bei der weiteren Entwicklung wieder zugrunde gehe.

KULAGIN (1898) untersuchte besonders *Microgaster glomeratus* L. Nach ihm bilden sich am 8. Sternit zwei röhrenförmige Einstülpungen (Primärkanälchen), die sich schließlich mit den Gonaden verbinden und zu den Ovidukten werden. Später entsteht zwischen diesen beiden Röhren eine unpaare Einstülpung, die Anlage der Vagina, in deren Vorderende die beiden Ovidukte einmünden. Demnach würden die gesamten Ovidukte ektodermaler Natur sein. Über die Zwischenschaltung einer Anlage im 7. Segment wird nichts angegeben.

Eine ausführlichere Untersuchung hat TIEGS (1922) geliefert, der *Nasonia*, aus der Familie der *Chalcididae*, studierte. Leider ist seine Arbeit so fehlerhaft, daß es große Schwierigkeiten macht, den richtigen Sachverhalt festzustellen. Charakteristisch ist es schon, daß TIEGS die gesamte Spezialliteratur seit 1900, soweit sie sich auf den Geschlechtsapparat bezieht, mit Ausnahme zweier amerikanischer Arbeiten unberücksichtigt läßt. Nach ihm entsteht die Vagina aus einer Einstülpung zwischen dem 1. und 2. Gonapophysenpaar, das wäre, da er das erste Paar am 7. Sternit entstehen läßt, in der Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit. Da aber jetzt durch eine große Anzahl von Forschern mit Sicherheit nachgewiesen ist, daß das erste Gonapophysenpaar immer am 8. Sternit, das zweite und dritte am 9. Sternit gelegen ist, muß die Segmentzählung TIEGS' eine falsche sein und die Anlage der Vagina liegt auch hier in der Intersegmentalfalte

zwischen 8. und 9. Sternit. Die Anlage vergrößert sich und verschmilzt vorn mit den Ovidukten, die sich aus den Genitalsträngen entwickeln. Am vorderen¹ Ende der Vagina treten zwei Ausstülpungen auf, die zu verschiedenen langen Schläuchen auswachsen. Der eine von ihnen hat an seinem Ende eine blasenartige Anschwellung. TIEGS nennt die beiden Schläuche accessorische Drüsen und hält sie für Schmier- oder Öldrüsen. Zweifellos stellen sie aber den Komplex des Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse dar, zumal TIEGS ein solches weder beschreibt noch in seinem Gesamtbild der Geschlechtsausfühwege abbildet. Ferner entwickelt sich nahe der Mündung der Vagina jederseits dorsal eine Drüse, die er ebenfalls als Schmierdrüse deutet und die sich dann bei der Imago gemeinsam auf der Dorsalseite der Vagina knapp vor ihrer Mündung öffnen. Ohne Zweifel stellen diese den Drüsenkomplex dar, der bei anderen *Hymenoptera* unter dem Sammelnamen des „Giftapparates“ zusammengefaßt wird.

Schließlich untersuchte noch DEWITZ (1877) die Entwicklung des Stech- und Giftapparates der Arbeiterin von *Formica rufa* L. Die Anlagen der Gonapophysen des 9. Segmentes sind hier zu einer einzigen großen Anlage verschmolzen. In ihrem vordersten Teile entwickeln sich zwei Kanälchen (Primärkanälchen), die nach innen vorwachsen, sich zuerst nach hinten wenden, am Ende aber wieder nach vorn umgeschlagen sind. Aus ihnen entstehen durch Verschmelzung die Giftblase und die Giftdrüse. Durch Knospung an der Giftblase entwickelt sich ebenfalls aus paarigen Anlagen, die teilweise verschmelzen, die Drüse, die unterhalb der Giftblase liegt und meist als alkalische Drüse bezeichnet wird. Es ist schwer zu entscheiden, welchem Segment diese Anlage angehört. Da die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit liegt, ist man versucht anzunehmen, daß die Anlage des Giftapparates diesem Segment angehöre, zumal DEWITZ sonst nur noch am 7. Sternit eine Anlage beschreibt. Umgekehrt ist hervorzuheben, daß die Anhangsdrüsen, wie die vergleichende Morphologie zeigt, scheinbar immer am 9. Sternit ausmünden (*Blattaeformia*, *Lepidoptera* usw.), und tatsächlich liegt auch ontogenetisch, soweit bekannt, ihre Anlage sonst immer am 9. Sternit (*Lepidoptera*). Wenn dies, wie ich glaube, auch bei den *Hymenoptera* der Fall ist, dann wäre die Anlage am 8. Sternit von DEWITZ übersehen worden, bzw. es kommt vielleicht gar nicht zur Ausbildung einer echten Anlage, sondern die Vagina entsteht, wie auch sonst des öfteren, einfach durch eine rinnenförmige Einsenkung der Hypodermis. Die Anlage am Hinterrande des 7. Sternites besteht aus einem Paar von Bläschen, an die sich die Genitalstränge ansetzen. Diese Bläschen rücken später dichter aneinander, verschmelzen zum Teil und es kommt dadurch, außerdem auch durch Einsenkung der Hypodermis, zur Anlage eines unpaaren Eierganges, von DEWITZ Uterus genannt, dessen Mündung hinter dem 7. Segment gelegen sein soll. DEWITZ spricht sich darüber jedoch sehr wenig entschieden aus, und da die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* immer hinter dem 8. Segment gelegen ist, nehme ich an, daß er sich in der Lage der Geschlechtsöffnung geirrt hat und daß ihm die Entstehung der Vagina im 8. Segment entgangen ist.

Wenn man die noch sehr lückenhaften Resultate dieser vier Arbeiten zusammenfaßt, ergibt sich, daß bei den *Hymenoptera* Anlagen im 7., 8. und höchstwahrscheinlich auch im 9. Segment nachgewiesen sind. Aus den beiden ersten entwickeln sich die eigentlichen Geschlechtsausführgänge, während aus der Anlage des 9. Segmentes der Giftapparat entsteht. Das Receptaculum seminis ist

¹ TIEGS bezeichnet als „hinten“ das blinde rostralwärts gerichtete Ende der Vagina und entsprechend als „vorn“ den caudalgerichteten Mündungsbereich, eine sehr irreführende Bezeichnung, der ich oben natürlich nicht folgte.

eine Ausstülpung der Vagina, die Ovidukte entwickeln sich zum Teil aus dem Ektoderm, nur bei *Nasonia* sollen sie ganz mesodermal sein.

D. Hemiptera.

Die *Hemiptera* wurden von WITLACZIL (1884) untersucht, und zwar dienten ihm als Objekt die *Aphidae*. Bei den oviparen Weibchen entwickelt sich die Vagina und der Eiergang (?) aus einer ventralen Hypodermiseinstülpung knapp vor der Mündung des Enddarmes. Die Eileiter entstehen durch Verwachsung der Endteile der Ovarialröhren, sind also jedenfalls mesodermaler Herkunft. Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen entstehen als Ausstülpungen der Vagina. Bei den viviparen Weibchen verläuft die Entwicklung genau so, nur fehlen sämtliche Anhangsorgane der Vagina. Aus der Lage der Geschlechtsöffnung bei der Imago kann man vermuten, daß die Anlage der Vagina am 8. Sternit stattfindet

E. Thysanoptera.

JORDAN (1888) macht eine kurze Angabe, wonach die Anlage der Vagina sich in Form einer Tasche zwischen dem 8. und 9. Sternit einstülp.

F. Blattaeformia.

1. Mallophaga.

Unter den *Blattaeformia* sind am eingehendsten die *Mallophaga* durch STRINDBERG (1916) studiert. Er untersuchte die Entwicklung der Geschlechtsausführgänge an *Gyropus*. Danach bildet sich am 8. Sternit nahe seinem Vorderrande eine unpaare Einstülpung. Ob der vor der Einstülpung gelegene Teil des 8. Sternites wirklich zu diesem gehört, halte ich noch für sehr zweifelhaft, da bei den *Blattaeformia*, wie ich in einem späteren Kapitel zeigen werde, die weibliche Geschlechtsöffnung immer zwischen dem 7. und 8. Sternit gelegen ist. An das Vorderende dieser Einstülpung, die demnach höchstwahrscheinlich die Anlage des 7. Segmentes darstellt und aus sich den Eiergang hervorgehen läßt, der bei den *Mallophaga* fälschlich als Vagina bezeichnet wird, setzt sich der unpaare Abschnitt der Ovidukte, irrtümlich, wie auch die Entstehung zeigt, als Eiergang bezeichnet, als ein Strang ohne Lumen an, während sich an der Dorsalseite nahe dem Vorderende eine Einstülpung entwickelt, die Anlage der sogenannten Anhangsdrüse, die in Wahrheit ein primitiv gebautes Receptaculum seminis darstellt. Die weitere Differenzierung besteht lediglich darin, daß durch ein caudal gerichtetes Vorwachsen des 7. Sternites eine neue, sekundäre Geschlechtsöffnung entsteht, die zwischen dem 7. und 10. Sternit gelegen ist und in den Genitalraum führt. Entgegen STRINDBERG, der darin eine Verschiebung der Geschlechtsöffnung sieht, halte ich diese Mündung für eine Neubildung, die in einen Raum führt, der keineswegs einem Teil der ursprünglichen Anlage der Geschlechtsausführgänge entspricht, da er dorsal von zwei, wenn auch nicht mehr typisch entwickelten Sterniten, dem 8. und 9., also Elementen der ursprünglichen Körperoberfläche, begrenzt wird. Die primäre Geschlechtsöffnung ist sehr in die Länge gezogen und als solche nicht mehr zu erkennen, sie verläuft vom Vorderrande des 8. Sternites zum Hinterrande des 7.

NUSBAUM (1882) studierte die Entwicklung der Geschlechtsausführewege bei *Lipeurus*. Am 4. Sternit sollen sich zwei Hautverdickungen bilden, die im Laufe der Entwicklung sich nähern und aus sich einen unpaaren Körper hervorgehen lassen. Im vorderen Teile dieses Körpers entsteht ein Paar von Höhlungen, die untereinander nicht verbunden sind. Der mittlere und hintere Teil bleibt zunächst solid. Später entwickelt sich auch hier ein Lumen, das mit den vorderen

Höhlungen in keinerlei Verbindung steht. Dann treten daran zwei Paare von Auswüchsen auf, ein vorderes und ein hinteres. Diese verschmelzen später paarweise, aus dem vorderen entsteht das Receptaculum seminis, aus dem hinteren eine unpaare Anhangsdrüse. Dann wird die Trennungswand der vorderen Höhlungen aufgelöst und es entsteht dadurch der unpaare, sogenannte Uterus, der sich bald auch mit dem hinteren Lumen, der die sogenannte Vagina darstellt, verbindet. Wenn man annimmt, daß der Geschlechtsapparat von *Lipeurus* mit dem der übrigen *Blattaeformia* übereinstimmt und man daher die Lage der Geschlechtsöffnung, die bis jetzt noch nicht einwandfrei festgestellt ist, hinter dem 7. Sternit annehmen darf, dann ließe sich folgende Deutung ziemlich zwanglos mit den zum Teil sicher falschen Angaben von NUSBAUM vereinigen: Die vorderen paarigen Lumina stellen die Primärkanälchen der Anlage am 7. Sternit dar und lassen aus sich den Eiergang, von NUSBAUM fälschlich als Uterus bezeichnet, durch Verschmelzung hervorgehen, während das hintere unpaare Lumen, als Vagina bezeichnet, gar nicht mehr dem eigentlichen Geschlechtsausführung angehört, sondern den Genitalraum darstellt. Wie bei den übrigen *Blattaeformia* entwickelt sich an diesem, nicht an einem Abschnitt der Geschlechtsausführung das Receptaculum seminis und die Anhangsdrüse.

2. Blattariae.

HEYMONS (1892) untersuchte *Phyllodromia germanica* L. Obwohl sein Hauptaugenmerk auf die Embryonalentwicklung gerichtet war, macht er doch einige Bemerkungen über die postembryonale Entwicklung der Geschlechtsausführung. Die sogenannte Vagina, richtig der Eiergang, entwickelt sich hinter dem 7. Sternit in Form einer Hypodermiseinstülpung, an deren Vorderende sich die Ovidukte, die sich aus den Genitalsträngen differenzieren, ansetzen. Ebenso wie bei den *Mallophaga* entsteht auch hier ein Genitalraum, von HEYMONS Genitaltasche genannt, indem das 8. und 9. Sternit in das Körperinnere rücken und vom 7. Sternit verdeckt werden. Angaben über die Bildung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen macht HEYMONS nicht.

G. Dermaptera.

Bei *Forficula* entsteht nach HEYMONS (1895b) die ektodermale Anlage der Geschlechtsausführung auch beim Weibchen am Hinterrande des 9. Sternites und die Ovidukte differenzieren sich aus den dort ansetzenden Genitalsträngen.

Über einen großen Teil der niedriger stehenden *Pterygogenea* (*Ephemeroidea*, *Libelluloidea*, *Orthoptera* usw.) fehlen leider noch jegliche Angaben über die Entwicklung des Geschlechtsapparates.

H. Apterygogenea.

Thysanura.

HEYMONS (1897a) untersuchte *Lepisma saccharina* L. Die Ovidukte entstehen aus den Genitalsträngen, die Anlage der Vagina entwickelt sich am 8. Sternit, ihr vorderster Abschnitt, vor der Einmündung der Ovidukte, dient als Receptaculum seminis. Ektodermaler Herkunft sind auch die Anhangsdrüsen.

I. Lepidoptera.

Wegen der besonderen Verhältnisse, die bei den *Lepidoptera* herrschen, bespreche ich diese Ordnung am Schlusse. Sie wurden von JACKSON (1889 a, b) und VERSON u. BISSON (1896b) untersucht. JACKSON studierte erwachsene Larven, vor

allem aber die Puppen verschiedener *Lepidoptera*. Er findet als Anlagen der Geschlechtsausführewege je einen runden Körper am Hinterrande des 8. und am 9. Sternit, beide durch eine Längsfurche mehr minder deutlich in zwei Hälften geteilt. Im Querschnitt stellt sich die Anlage am 8. Sternit als eine Grube dar, die in ihrer ganzen Länge breit mit der Außenwelt in Verbindung steht. Die weitere Entwicklung dieser Anlage ist folgende: Es treten in der Grube zwei seitliche Längsfalten auf, die nach innen vorspringen und das Lumen in eine dorsale und eine ventrale Partie teilen. Dann wächst der dorsale Abschnitt der Anlage bedeutend in die Länge, wobei die letzten Andeutungen der ursprünglichen Paarigkeit verloren gehen. Der vordere Teil des dorsalen Lumens differenziert sich zur Bursa copulatrix, der hintere zum Receptaculum seminis. Dorsales und ventrales Lumen stehen bald nur mehr in der Mitte miteinander in Verbindung, da die seitlichen Falten vorn und hinten median verwachsen und eine Scheidewand bilden. Das ventrale Lumen sondert sich ebenfalls stärker von der Außenwelt ab und stellt die Anlage des mittleren Teiles der Vagina dar. Der vordere und hintere Teil derselben entsteht durch je eine rinnenförmige Einsenkung der Hypodermis, die sich bald zu einem Rohr mit zwei Öffnungen schließt. Die vordere Öffnung, die künftige Bursamündung, ist die Einstülpungsöffnung der vorderen Anlage am Hinterrande des 8. Sternites, die hintere Öffnung, die künftige Vaginamündung, liegt am Hinterende der Vagina am 9. Sternit knapp vor der Mündung der hinteren Anlage. Das Vorderende der Vagina ist blind geschlossen, noch nicht in Verbindung mit den sich aus den Genitalsträngen differenzierenden Ovidukten. Dies tritt erst spät ein. Dadurch nun, daß die Vagina von der Hypodermis ab in die Tiefe rückt, wird ihre Verbindung mit der vorderen Geschlechtsöffnung zu einem Gange, der sich später von der Vagina absondert, mit der Bursa copulatrix in Verbindung tritt und zum Ductus bursae wird. Die Bursa copulatrix rückt auf die linke Seite und ist durch ihren scharf abgesetzten Stiel, der zum Ductus seminalis wird, jedoch nicht direkt in die Bursa copulatrix, sondern etwa in die Mitte des Ductus bursae mündet, mit der Vagina verbunden. Wie im einzelnen diese Bildung vonstatten geht, gibt JACKSON nicht an. Das Receptaculum seminis differenziert sich schließlich in Stiel, Samenkapsel und Anhangsdrüse. Aus der hinteren paarigen Anlage entwickeln sich die Anhangsdrüsen, zwei lange Schläuche, die zuerst mit einem gemeinsamen Endabschnitt am 9. Sternit nach außen münden. Ob dieser unpaare Teil durch Verschmelzung entstanden ist oder durch eine mediane unpaare Einsenkung, wird nicht angegeben. Dadurch, daß die Vagina nach hinten immer weiter wächst bis knapp vor die Analöffnung, wird die Mündung der Anhangsdrüsen in die Vagina einbezogen und sie münden schließlich von vorne her in den Endabschnitt der Vagina.

VERSON u. BISSON (1896b) untersuchten speziell *Bombyx mori* L. Ihre Ergebnisse stimmen im Prinzip mit denen von JACKSON weitgehend überein, auch sie finden je eine paarige Anlage am 8. und 9. Sternit, deren Hälften jedoch ziemlich stark seitlich liegen und infolgedessen anfangs weit voneinander getrennt sind. Die Ovidukte entstehen aus den am Hinterrande des 7. Sternites ansetzenden Genitalsträngen. Die Anlage am 8. Sternit besteht aus zwei Hypodermiseinstülpungen, die mit der Zeit zusammenrücken und eine einheitliche Grube bilden, deren Lumen durch zwei seitliche Längsfalten in zwei übereinander gelegene Partien gesondert wird. Der Teil der Vagina, der vor der Anlage am 8. Sternit gelegen ist, von VERSON u. BISSON als Uterus bezeichnet, entsteht durch zwei Längsfalten der Hypodermis, die nach außen¹ vorwachsen und sich zu einem

¹ Nicht nach innen, wie VERSON u. BISSON offenbar irrümlich angeben. Durch Verwachsen zweier solcher Falten würde ein Teil der Hypodermis aus dem Körper herausgeschnitten.

Rohre schließen, an dessen Vorderende sich die Ovidukte ansetzen, wobei die Verbindung der beiden Lumina aber erst sehr spät eintritt. Auch nach hinten bis zum Hinterrande des 8. Sternites wachsen zwei solche Falten vor, sowie von der hinteren Anlage bis zum Vorderrande des 9. Sternites. Die beiden so entstandenen Furchen sind an der Grenze der beiden Sternite durch eine Querfalte getrennt. Vor der Querfalte liegt die Mündung der Vagina, während die hinteren Falten sich zu einem Gang schließen, der den gemeinsamen Ausführungsgang der beiden Anhangsdrüsen darstellt, die sich inzwischen aus der hinteren paarig bleibenden Anlage entwickelt haben. Aus dem dorsalen Lumen der vorderen Anlage differenzieren sich durch Auswachsen am Vorder- und Hinterende die Bursa copulatrix bzw. das Receptaculum seminis, während das ventrale Lumen zu einem Teile der Vagina wird. In der langgestreckten Mündung derselben tritt nun in der Mitte eine Verwachsung der Seitenränder ein, so daß zwei hintereinander gelegene Öffnungen entstehen, die aber beide am 8. Sternit liegen. Die vordere wird später zur Mündung der Bursa copulatrix, in die hintere, die Vaginamündung, öffnet sich, nachdem die Querfalte verschwunden ist, auch der Ausführungsgang der Anhangsdrüsen, so daß die hintere Anlage keinerlei Anteil an der Bildung der Vagina hätte. Später rückt die hintere Geschlechtsöffnung bis an das Hinterende des Körpers. Wie dies vor sich geht, wird nicht näher beschrieben. Dadurch, daß die Vagina in die Tiefe rückt, entsteht ein Gang, der sie mit der vorderen Geschlechtsöffnung verbindet. Während zuerst Bursa copulatrix und Receptaculum seminis hintereinander münden, liegt die Mündung jener jetzt links, die dieser rechts. Die links gelegene Bursa copulatrix sendet einen Zellstrang aus, der sich mit dem Gang, der zur vorderen Geschlechtsöffnung führt, verbindet, während dieser sich von der Vagina absondert. Der Zellstrang höhlt sich aus und wird mit dem Gang zusammen zum Ductus bursae. Der Ductus seminalis entsteht aus dem Stiel der Bursa copulatrix.

Die kurzen Angaben, die GOLDSCHMIDT (1927) macht, entsprechen ganz dem, was JACKSON beschreibt. An der jungen Puppe von *Lymantria dispar* L. findet sich auf der hinteren Hälfte des 8. und der vorderen Hälfte des 9. Sternites ein Längsschlitz, der von leicht gewulsteten Lippen umgeben ist. Dieser Schlitz schließt sich in der Mitte und es entstehen dadurch zwei Öffnungen, eine am 8. und eine am 9. Sternit, die allmählich weiter auseinander rücken.

Übereinstimmend finden sich also die mehr minder paarigen Anlagen am 8. und 9. Sternit, wobei aus dieser sich die Anhangsdrüsen entwickeln, während aus jener ein dorsaler Teil die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis aus sich hervorgehen läßt, der ventrale aber zu einem Teile der Vagina wird. Der vorderste Abschnitt der Vagina entsteht als Längsrinne der Hypodermis. Die Genitalstränge setzen sich am 7. Sternit an. Aus ihnen differenzieren sich die Ovidukte, die erst sehr spät mit der Vagina in Verbindung treten. Angaben über eine Anlage am 7. Sternit werden von keiner Seite gemacht, es läßt sich daher nicht entscheiden, ob ein dem Eiergang entsprechender Abschnitt vorhanden ist. Ich vermute jedoch, daß diese Anlage, die vermutlich sehr klein sein dürfte, nur übersehen worden ist.

Nur über die Entstehung des Ductus bursae und der beiden Geschlechtsöffnungen gehen die Ergebnisse der Untersucher auseinander. Die Differenzen hinsichtlich der Bildung des Ductus bursae scheinen mir nicht wesentlich und beruhen vermutlich nur auf einer verschiedenen Deutung der Befunde. Wesentlicher sind die Unterschiede in den Angaben über die Entstehung der beiden Geschlechtsöffnungen. Nach JACKSON entsteht aus jeder der beiden Anlagen eine Geschlechtsöffnung, der verbindende Teil der Vagina entwickelt sich aus einer Längsfurche, nach VERNON u. BISSON aber differenzieren sich die beiden Ge-

schlechtsöffnungen durch eine sekundäre Teilung der Mündung der vorderen Anlage, wobei die hintere Öffnung dann an das Ende des Abdomen rückt.

Es wäre von großer Bedeutung zu wissen, welche Angaben die richtigen sind, jedoch wird erst eine neuerlich durchgeführte Untersuchung die Entscheidung treffen können. Ich selbst halte die Angaben JACKSONS für wahrscheinlicher, die auch durch die Feststellungen GOLDSCHMIDTS sehr gestützt werden. Der Schlitz, den GOLDSCHMIDT am 8. und 9. Sternit der Puppe beobachtete, stellt die Anlage des hinteren Abschnittes der Vagina dar, der die beiden Geschlechtsöffnungen verbindet. Im Augenblick, wo der Schlitz sich zu einem Gang schließt, sind die beiden Öffnungen auch äußerlich wieder deutlich zu erkennen. Sie liegen von allem Anfang an auf verschiedenen Segmenten entgegen der Behauptung von VERNON u. BISSON. Zugleich ist die Deutung von JACKSON auch weitaus einfacher. Daß sich am 9. Sternit zuerst eine Rinne bilde, die sich zum unpaaren Ausführungsgang der Anhangsdrüsen schließt, und dann nochmals eine Rinne, die bei der Verlagerung der hinteren Geschlechtsöffnung auf das 10. Sternit zu einem Teil der Vagina wird, scheint mir etwas gezwungen; dagegen wäre es leicht möglich, daß VERNON u. BISSON die hintere Geschlechtsöffnung übersehen haben, die vielleicht zeitweise sehr klein ist, während die scheinbare Zweiteilung der Mündung der Anlage am 8. Sternit durch einen Irrtum infolge ungünstig fixierten Materials hervorgerufen sein kann. VERNON u. BISSON geben auch über die Art der Verlagerung der hinteren Geschlechtsöffnung keinerlei Angaben, sie scheinen vielmehr die Vaginamündung dann plötzlich am Hinterende des Abdomens angetroffen zu haben. Auch die Verhältnisse bei den *Lepidoptera* mit nur einer Geschlechtsöffnung lassen sich nach JACKSON ohne weiteres erklären mit der Annahme, daß sich bei diesen die vordere Anlage, wie bei den *Coleoptera*, frühzeitig vollständig abschließt und erst bei den höher entwickelten *Lepidoptera* die Verbindung mit der Außenwelt erhalten bleibt und zur Bildung des Ductus bursae Anlaß gibt.

V. Zusammenfassung über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten.

Die noch sehr lückenhafte Kenntnis über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege — nur wenige Ordnungen sind bis jetzt eingehend untersucht — gestattet doch bereits, eine Reihe gemeinsamer Grundzüge festzustellen. Vor allem läßt sich ein in der Hauptsache mesodermaler durchwegs paariger Abschnitt von einem ektodermalen unterscheiden, der in seiner definitiven Form wenigstens größtenteils unpaar ist.

Während sich embryonal die mesodermalen Genitalstränge bei zahlreichen niederen Insekten noch an das 7. und 10. Sternit mit je einem Paar von Terminalampullen ansetzen, bleiben im postembryonalen Leben mit einer einzigen bisher bekannt gewordenen Ausnahme im weiblichen Geschlechte nur die Terminalampullen im 7. Segment erhalten (HEYMONS 1895b). Aus diesen Genitalsträngen entwickeln sich dadurch, daß in ihrem Inneren ein Lumen auftritt, die Ovidukte, die sich also ebenfalls am 7. Sternit ansetzen. Nur bei *Forficula* hat HEYMONS (1895b) gefunden, daß wie beim Männchen die Terminalampullen des 10. Sementes erhalten bleiben, die im Laufe der Entwicklung etwas nach vorn rücken, so daß

die Ovidukte sich an das 9. Segment ansetzen. In manchen Fällen kommt es sekundär zu einer teilweisen (*Hydroporus*, *Tenebrio*, *Psychoda* u. a.) oder gänzlichen (*Calliphora*) Verdrängung des Mesoderms durch das Ektoderm meist von den paarigen Bläschen (Primärkanälchen) der Anlage im 7. Segment aus.

Der ektodermale Teil der Geschlechtsausführwege entwickelt sich immer aus sogenannten Anlagen. Ich mache einen Unterschied zwischen typischen Anlagen, die sich in einem engbegrenzten Teile eines Sternites taschenförmig einsenken, wobei ein Teil der Einsenkung in vielen (allen?) Fällen durch gänzliche oder teilweise Verschmelzung von paarigen Kanälchen oder Bläschen (Primärkanälchen) entsteht, die sich offenbar immer zuerst dort entwickeln, wo sich später die unpaare Tasche einstülpt, und die, sofern sie nicht in ihrer Gänze in der Bildung der Tasche aufgehen, mit eingesenkt werden, und andererseits der rinnenförmigen Anlage. Weitere Bedeutung haben die Primärkanälchen dann nur mehr im 7. Segment, sowie bei Ordnungen mit wohlentwickelten Anhangsdrüsen auch im 9. Segment, wo aus ihnen, soweit bis jetzt untersucht (*Hymenoptera*, *Lepidoptera*), die Anhangsdrüsen entstehen. Sonst werden sie rückgebildet bzw. später in die unpaare Tasche eingeschmolzen. Im 7. Segment dagegen sondern sie sich, soweit sie bis jetzt überhaupt beobachtet wurden, von der Oberfläche ab, bevor es zur Einstülpung der unpaaren Tasche kommt. Später werden sie mit eingesenkt und kommen an das Vorderende der Anlage zu liegen. Sie verschmelzen mit den Genitalsträngen, bilden den ektodermalen Teil der Ovidukte und treten erst spät mit den übrigen Geschlechtsausführwegen in Verbindung. Nur PRUTHI (1924) wendet sich scharf gegen diese allererste paarige Entstehung der Anlagen und erklärt, daß er solche Primärkanälchen, wie sie zuerst NUSBAUM (1882) beschrieb, nie finden konnte. Gerade bei den *Coleoptera* lassen sich diese jedoch nur bei den jüngsten Larven feststellen und sind dort sehr klein und zart, so daß sie leicht übersehen werden können. Ich bin daher überzeugt, daß sich auch bei *Tenebrio* solche Primärkanälchen, wie sie bei *Hydroporus* an den Anlagen im 7. und 9. Segment auftreten, werden feststellen lassen. Der Behauptung NUSBAUMS (1882), daß der gesamte ektodermale Teil der Geschlechtsausführwege aus paarigen Anlagen hervorgegangen sei, kann ich allerdings ganz und gar nicht beistimmen; es ist vielmehr unzweifelhaft, daß der größte Teil der Genitaltasche, der Vagina und des Eierganges aus unpaaren Einstülpungen und nur der kleinste Teil aus der Verschmelzung paariger Anlagen hervorgegangen ist. Besonders die rinnenförmige Entstehung der Vagina und des Eierganges beweisen dies schlagend.

Sekundär können im Anschluß an typische Anlagen Teile der Geschlechtswege ganz entsprechend der noch zu besprechenden rinnenförmigen Anlage dadurch entstehen, daß von der Mündungsstelle einer

typischen Anlage Furchen nach vorn oder hinten einschneiden, die sich zu Gängen schließen (vorderer und hinterer Abschnitt der Vagina bei den *Lepidoptera*, hinterer Abschnitt der Vagina bei *Calliphora*). Es stellt dies eigentlich ein Übergangsstadium zur zweiten Art der Anlagen dar. Diese, die rinnenförmige Anlage, der Primärkanälchen und die taschenförmige Einsenkung vollkommen fehlen, ist in ihrer Entstehung nicht mehr auf eine eng begrenzte Stelle beschränkt, sondern es senkt sich die Hypodermis in der ganzen Länge des zu bildenden Ganges in Form einer Rinne ein, die sich zu einem Rohr schließt (Vagina der *Coleoptera* und von *Psychoda*).

Die typischen Anlagen stehen im allgemeinen nicht auf der Fläche des zugehörigen Sternites, sondern sind nach hinten in die Intersegmentalfalte verschoben, doch kommen auch Ausnahmen vor, wo die Anlage auf dem Sternit selbst, oft ziemlich nahe dem Vorderrande gelegen ist (*Lepidoptera* usw.). Die rinnenförmigen Anlagen erstrecken sich natürlich meist über die ganze Länge des zugehörigen Sternites.

Ohne Zweifel sind die typischen Anlagen gleicher Segmente in den verschiedenen Insektenordnungen homolog und diejenigen verschiedener Segmente homonom. Da typische und rinnenförmige Anlagen einander in der Bildung des gleichen Organabschnittes vertreten, vor allem bei der Entwicklung der Vagina im 8. Segment, bin ich der Überzeugung, daß sie vollkommen gleichwertig sind und man daher die rinnenförmigen Anlagen in die Homologisierung mit einbeziehen muß. Sie stellen offenbar lediglich eine sekundäre Vereinfachung der typischen Anlagen dar. Die Anlagen der Geschlechtsausführwege sind somit metamere, auf die Geschlechtsregion (7.—9. Abdominalsegment) beschränkte Differenzierungen der Hypodermis.

Die typischen Anlagen entwickeln sich völlig unabhängig voneinander und treten erst sekundär in Verbindung. Die rinnenförmigen Anlagen stehen infolge ihrer großen Ausdehnung meist schon bei ihrer ersten Entwicklung mit anderen Anlagen in Beziehung.

Jede Anlage bildet im wesentlichen nur den Teil der Geschlechtsausführwege, der in dem zugehörigen Segment gelegen ist. Sekundär kann es freilich im Laufe der Entwicklung zu weitgehenden Verschiebungen kommen. Da im weiblichen Geschlechte die Genitalstränge sich an das 7. Sternit ansetzen, müssen zur Bildung der Geschlechtsausführwege wenigstens so viele Anlagen auftreten, als Segmente zwischen dem 7. und dem Segmente liegen, das die Geschlechtsöffnung trägt, wobei diese immer aus einer Anlage hervorgeht und auch am 7. Sternit stets eine solche auftritt. Es kommt also maximal, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Sternit gelegen ist, zur Ausbildung dreier Anlagen am 7., 8. und 9. Sternit (z. B. *Hydroporus*). Liegt die Geschlechtsöffnung am 8. Sternit, so sind zur Bildung der Geschlechtsausführgänge zwei, liegt sie am 7. Ster-

nit, nur eine Anlage nötig. Da jedoch auch die Anhangsorgane der Geschlechtsausführwege in ihrer Entwicklung an bestimmte Anlagen gebunden sind, kommt es gelegentlich auch noch in Segmenten hinter der Geschlechtsöffnung zur Differenzierung von Anlagen, mit einiger Sicherheit bis jetzt nur am 9. Sternit der *Hymenoptera* nachgewiesen (Anlage der Anhangsdrüsen: Giftapparat), gewiß aber vor allem auch bei der Entwicklung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen bei den *Blattaeformia* (vgl. die Ergebnisse von NUSBAUM 1882 an *Lipeurus*), doch niemals über das 9. Segment hinaus.

Wie Tabelle 1 zeigt, ist jedoch in zahlreichen Fällen eine Anlage im 7. Segment noch nicht nachgewiesen. Das scheint die eben besprochene Annahme über die Bedeutung der Anlagen umzustoßen. Es ist jedoch zu

Tabelle 1. Die Verteilung der Anlagen der Geschlechtsausführgänge bei den bisher entwicklungsgeschichtlich untersuchten Insektenordnungen mit unpaarer Geschlechtsöffnung. A: Typische, taschenförmige Anlagen. a: Rinnenförmige Anlagen. ? A: Anlagen, deren Lage im Abdomen noch nicht sicher feststeht. ?: Segmente, in denen eine Anlage noch nicht nachgewiesen ist, aber vermutlich vorkommt. A, a: Anlagen, deren Mündung als definitive Geschlechtsöffnung dient. A: Anlagen, aus denen zwei Geschlechtsöffnungen hervorgehen.

		Anlage im		
		7. Segment	8. Segment	9. Segment
♂	Dermaptera: Forficula	—	—	A
♀	Lepidoptera	—	—	A
♀	Lepidoptera	?	A	A
♀	Coleoptera: Hydroporus	A	a	A
♀	„ : Tenebrio	?	a	A
♀	Hymenoptera	A	a (? A)	? A
♀	Diptera: Calliphora	?	A	—
♀	„ : Psychoda	A	a	—
♀	Thysanoptera	?	A	—
♀	Hemiptera	?	? A	—
♀	Apterygogenea: Thysanura	?	A	—
♀	Blattaeformia: Mallophaga	A	—	—
♀	„ : Blattariae	A	—	—

betonen, daß die Anlage des 7. Segmentes, sofern sie nicht auch zur Anlage der Geschlechtsöffnung wird (*Blattaeformia*), stets sehr klein bleibt, sich schon frühzeitig mit der Anlage des folgenden Segmentes verbindet und dann als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine Ausnahme machen, soweit bekannt, nur die aberranten Verhältnisse bei *Psychoda*, auf die ich weiter unten zu sprechen komme.

Wenn man unter diesen Voraussetzungen die Literatur durchsieht, fallen sofort eine Anzahl von Arbeiten fort, bei denen das Hauptinteresse in anderer Richtung lag und die nur nebenbei auch über die Entwicklung

der Geschlechtsausführwege Angaben machen, wobei die kleine Anlage im 7. Segment, zumal die Aufmerksamkeit noch nicht auf sie gelenkt worden war, nur zu leicht übersehen werden konnte. Es sind dies die Arbeiten von GANIN (1869), HEYMONS (1895b), KULAGIN (1898) und WITLACZIL (1884). Ferner sind die Arbeiten von JACKSON (1889 a, b) und PRUTHI (1924) auszuschneiden, die während der Larvenentwicklung nur wenige, hauptsächlich alte Stadien untersuchten, so daß der Zeitpunkt, wo die Anlage im 7. Segment schon entwickelt, aber noch nicht mit der des 8. Segmentes verschmolzen war, leicht übergangen worden sein konnte, wenn es sich nicht doch auch um ein Übersehen handelt. Es bleiben somit nur die Untersuchungen von BRÜEL (1897, *Diptera*), HEYMONS (1897a, *Thysanura*) und Verson u. BISSON (1896b, *Lepidoptera*), die trotz eingehenden Studiums die Anlage im 7. Segment nicht fanden. Was die Verhältnisse bei *Calliphora* anlangt, so läßt die eigentümliche Entstehung der Ovidukte aus zwei Zipfeln des 8. Segmentes, die bis an die Ovarien vorwachsen und sich an diese ansetzen, so daß die gesamten Ovidukte ektodermaler Herkunft sind, vermuten, daß diese Zipfel tatsächlich die Primärkanälchen der Anlage des 7. Segmentes darstellen und daß BRÜEL die Verschmelzung dieser Anlage mit der folgenden übersehen hat. Auch bei den beiden anderen Arbeiten muß ich, obwohl sich keinerlei Anzeichen dafür finden lassen, ein Übersehen der Anlage im 7. Segment annehmen, was ich um so leichter für möglich halte, als auch ich bei *Hydroporus* erst ziemlich spät und fast zufällig auf sie aufmerksam wurde.

Da die einzelnen Anlagen stets den gleichen Teilen des unpaaren ektodermalen Geschlechtsganges den Ursprung geben, ist es möglich, den Anlagen auch namentlich bestimmte Abschnitte zuzuordnen:

Anlage des 7. Segmentes.	. . .	Eiergang,
„ „ 8.	„ . . .	Vagina,
„ „ 9.	„ . . .	Genitaltasche.

Ich sehe dabei einstweilen von den Anhangsorganen vollkommen ab. Die Genitaltasche ist, wenn überhaupt entwickelt, nie von der Vagina zu trennen und auch Eiergang und Vagina lassen sich häufig am entwickelten Geschlechtsapparat nicht mehr scharf unterscheiden.

Im allgemeinen ist die Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, am stärksten entwickelt und stellt fast immer eine typische Anlage dar, während die Anlagen der anderen Segmente oft sehr klein bleiben. Eine Ausnahme macht *Psychoda*, wo nach KOCH (1929) die Anlage des 8. Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, infolge der starken Reduktion des Abdomens der Larve erst in der Puppe in Form einer rinnenförmigen Verlängerung der wohlentwickelten Anlage des 7. Segmentes auftritt. Auch bei *Hymenoptera* kommt es vielleicht ge-

legentlich, nach der Angabe von DEWITZ (1877), im 8. Segment, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, nur zu einer rinnenförmigen Anlage.

Die Anlage der Genitaltasche ist, sofern sie auftritt, immer eine typische, taschenförmige Anlage (*Dermaptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*). In ihr allein treten ausnahmsweise auch im weiblichen Geschlechte Primitivzapfen auf (Vulvasklerite der *Dytiscidae*). Bei den übrigen *Coleoptera*, den *Dermaptera* und *Lepidoptera* scheinen sie vollkommen rückgebildet zu sein. Die Primärkanälchen bleiben nur bei den *Lepidoptera* (und *Hymenoptera*?) erhalten und entwickeln sich zu den Anhangsdrüsen, sonst werden sie völlig in die Genitaltasche eingeschmolzen.

Die Anlage des Eierganges ist ebenfalls stets eine typische Anlage. Primitivzapfen treten nie auf. Die Primärkanälchen bleiben, soweit bis jetzt beobachtet, stets lange Zeit selbständig, treten mit den Genitalsträngen in Verbindung und bilden häufig einen Teil der Ovidukte. Mit der taschenförmigen Einstülpung der Anlage verschmelzen sie erst spät.

Die Anlage der Vagina ist dagegen oft nur eine rinnenförmige Anlage (*Coleoptera*, *Psychoda* usw.). Primitivzapfen treten nie auf. Die Primärkanälchen werden frühzeitig in das Vorderende der unpaaren Einstülpung eingeschmolzen.

Außerdem sind noch zwei Sonderfälle in der Ausbildung der Geschlechtsgänge bekannt geworden, deren Ontogenie zwar noch nicht oder doch nur oberflächlich untersucht ist, die aber ohne Zweifel in folgender Weise zu deuten sind: Bei den Weibchen der *Ephemerida* sind die gesamten Geschlechtsausführwege paarig und münden durch getrennte Öffnungen hinter dem 7. Sternit nach außen. Hier kommt es offenbar überhaupt nicht zur Bildung einer ektodermalen Anlage, sondern die mesodermalen Ovidukte öffnen sich direkt nach außen.

Den zweiten Fall stellen die *Dermaptera* dar, wo im weiblichen Geschlechte nach HEYMONS (1895b) nicht wie bei den übrigen Insekten die Terminalampullen des 7. Segmentes, sondern wie beim männlichen Geschlecht die des 10. Segmentes erhalten bleiben und sich daher wie dort in der postembryonalen Entwicklung die Ovidukte an das 9. Sternit ansetzen. In diesem Falle dürfte es, eingehendere Untersuchungen fehlen noch, nur zur Bildung einer Anlage im 9. Segment kommen, die zur Verbindung der mesodermalen Ovidukte mit der Außenwelt im Bereiche des 9. Segmentes genügt.

Doppelte Geschlechtsöffnungen können auf zweierlei Art zustande kommen. Entweder es handelt sich um eine sekundäre Zweiteilung des Lumens der bereits verschmolzenen Anlagen des 8. und 9. Segmentes, indem vom Grunde der Vagina aus zwischen den Mündungen des *Receptaculum seminis* und des Eierganges die Seitenwände der Vagina und der Genitaltasche bis zur Geschlechtsöffnung zu einer Scheidewand verwachsen (*Hydroporus*). Es sind somit die gleichen Anlagen an der Bildung

beider Geschlechtsöffnungen beteiligt. Bei den *Lepidoptera* dagegen entwickeln sich die beiden Geschlechtsöffnungen aus den Anlagen verschiedener Segmente und der anfänglich verbindende Teil der Vagina entsteht durch rinnenförmige Einsenkung der dazwischen liegenden Hypodermis. Später löst sich die vordere Geschlechtsöffnung von der Vagina los und tritt mit der Bursa copulatrix in Verbindung. Eine Homologisierung dieser beiden Fälle ist natürlich ganz ausgeschlossen.

In Tabelle 2 sind die bisher bekannt gewordenen Fälle der Mündung des Geschlechtsapparates zusammengestellt.

Tabelle 2. Zusammenstellung über Art und Ort der Geschlechtsöffnung und über die ausmündenden Abschnitte des Geschlechtsapparates in den verschiedenen Insektenordnungen.

Art der Mündung	Ort der Mündung	Ausmündender Abschnitt des Geschlechtsapparates	Beispiele
paarig	7. Segment	Ovidukte	Ephemera
einfach	7. Segment	Eiergang	Blattaformia
einfach	8. Segment	Vagina	Orthoptera, Hymenoptera usw.
einfach	9. Segment	Genitaltasche	Coleoptera usw.
doppelt	9. Segment	Genitaltasche	Coleoptera: Hydroporus
doppelt	8. u. 9. Segment	Bursa copulatrix u. Genitaltasche	Lepidoptera

Der Ort der Geschlechtsöffnung ist wie der der Anlagen häufig intersegmental hinter dem zugehörigen Sternit gelegen, kann aber sekundär weitgehend verschoben sein (z. B. *Lepidoptera*).

Abschnitte des Geschlechtsapparates, die sich aus der Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, oder der vorhergehender Segmente differenzieren, müssen vorhanden sein.

Auch eine Reihe mehr minder regelmäßig auftretender accessorischer Organe der Geschlechtsausführwege scheinen, soweit man aus den bisherigen Ergebnissen schließen kann, in ihrer Entstehung an bestimmte Anlagen gebunden zu sein. Tabelle 3 gibt eine Zusammenstellung darüber.

Tabelle 3. Die Zugehörigkeit der Anhangsorgane des weiblichen Geschlechtsapparates der Insekten zu den Anlagen bestimmter Segmente.

Accessorische Organe	Zugehörige Anlage
Receptaculum seminis	8. Segment
Bursa copulatrix	8. Segment
Anhangsdrüsen	9. Segment
Primitivzapfen	9. Segment

Das Receptaculum seminis tritt als Ausstülpung der ektodermalen Teile der Geschlechtsausführwege auf und scheint an die Anlage des 8. Segmentes gebunden zu sein. Allgemein wird angegeben, daß seine Entstehung eine unpaare ist, auch in jenen Fällen, wo es in Mehrzahl auftritt, nur NUSBAUM (1882) gibt für *Mallophaga* wohl irrtümlich an, daß das unpaare Receptaculum seminis durch Verschmelzung paariger Anlagen entstände. Die Scheidung in Samenkapsel, Ausführungsgang und Receptaculardrüse ist sekundär.

Die Bursa copulatrix ist ebenfalls, soweit bis jetzt beobachtet, stets eine Differenzierung der Vagina und entsteht demnach aus der Anlage des 8. Segmentes. Ihre Form und Lage ist eine sehr verschiedene. Oft stellt sie lediglich eine mehr minder tiefe Ausbuchtung dar, in anderen Fällen ist sie aber scharf abgesetzt und oft auch durch einen dünnen Stiel mit der Vagina verbunden.

Die typischen Anhangsdrüsen der *Lepidoptera* (Kittdrüsen) und *Hymenoptera* (Giftapparat) sind in ihrer Entstehung stets paarig und scheinen sich immer aus der Anlage des 9. Segmentes zu entwickeln. Der eigentliche Drüsenfollikel entsteht aus den Primärkanälchen der Anlage, während der unpaare Ausführungsgang einen Teil der Genitaltasche darzustellen scheint. Wie weit die Anhangsdrüsen anderer Ordnungen mit diesen homolog sind, läßt sich bei der Wirrnis, die gerade hinsichtlich der accessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates heute noch besteht, nicht entscheiden. Doch glaube ich, daß die Anhangsdrüsen der *Blattaeformia*, *Panorptatae*, *Trichoptera* und von *Diapheromera* unter den *Saltatoria*, die in Lage und Form mit den oben besprochenen weitgehend übereinstimmen, mit ihnen homologisiert werden können. Die Anhangsdrüsen der *Diptera* entstehen dagegen als paarige Ausstülpungen der Vagina.

Die Primitivzapfen treten nur in der Anlage des 9. Segmentes auf und stellen paarige in das unpaare Lumen der Anlage hineinragende Zapfen dar, aus denen sich die Vulvarsklerite entwickeln. Bisher sind sie nur bei den *Dytiscidae* unter den *Coleoptera* nachgewiesen.

Während die bisher besprochenen Anhangsorgane sich in den verschiedenen Ordnungen als homolog erwiesen haben, ist dies bei dem als Ductus seminalis bezeichneten Gang nicht der Fall. Bei den *Lepidoptera* entwickelt er sich aus dem Stiel der Bursa copulatrix er ist also dem Ductus bursae anderer Insektenordnungen homolog, während der Ductus bursae der *Lepidoptera* eine Neubildung darstellt. Der Ductus seminalis der *Coleoptera* dagegen ist eine Differenzierung der Vagina bzw. des Ductus receptaculi, die gelegentlich auch etwas auf den Eiergang übergreift. Die Entstehung in anderen Ordnungen ist noch nicht geklärt.

VI. Die Beziehungen zwischen den verschiedenen Bautypen der weiblichen Geschlechtsausführwege und denen des männlichen Geschlechtes.

A. Kurze Zusammenfassung über die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege.

Um auch den männlichen Geschlechtsapparat in den Kreis der Betrachtungen ziehen zu können, wird es gut sein, ganz kurz die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege darzulegen. Hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine diesbezügliche Arbeit (HEBERDEY 1928) und das dort befindliche Literaturverzeichnis.

Auch im männlichen Geschlecht läßt sich ein mesodermaler Abschnitt der Ausführungsgänge von einem ektodermalen trennen. Jener entsteht aus den Genitalsträngen, die sich wenigstens bei niederen Formen im Embryonalleben sowohl an das 7. als auch 10. Sternit mit je einem Paar von Terminalampullen ansetzen. Bei dem Männchen bleibt das Paar im 10. Segment erhalten und rückt im Laufe der postembryonalen Entwicklung etwas nach vorn in das 9. Segment (HEYMONS 1895b). Aus ihnen entwickeln sich die Vasa deferentia. An diesen können verschiedene Differenzierungen auftreten, die als Nebenhoden, Mesadenien usw. bezeichnet werden. Alle übrigen Abschnitte der männlichen Geschlechtsausführwege gehören dem Ektoderm an.

Mit ganz wenigen Ausnahmen bei einzelnen aberranten Formen liegt die männliche Geschlechtsöffnung stets am 9. Segment. Bei den *Ephemera* ist sie paarig, die ausleitenden Gänge bestehen lediglich aus den mesodermalen Vasa deferentia. Bei allen übrigen Formen entwickelt sich die männliche Geschlechtsöffnung aus der Anlage des 9. Segmentes, die meist wie im weiblichen Geschlechte in die darauffolgende Intersegmentalfalte verschoben ist. Diese Anlage, die Anlage der Genitaltasche, besteht aus paarigen Primärkanälchen sowie einer unpaaren, taschenförmigen Einsenkung. Die Primärkanälchen werden mit eingestülpt, lösen sich jedoch bald völlig ab und differenzieren sich zu den Anhangsdrüsen (Ektadenien). Sie stellen am entwickelten Tier die Verbindung zwischen dem aus der unpaaren Einsenkung entstandenen Ductus ejaculatorius und den Vasa deferentia her, wobei häufig ein Teil derselben von den Ektadenien gebildet wird, also ektodermalen Ursprunges ist. In der Hauptsache aber differenzieren sie sich zu mächtigen, meist schlauchförmigen Drüsen. In der unpaaren Einsenkung der Anlage, der Genitaltasche, entwickeln sich zwei nach hinten gerichtete Zapfen, die Primitivzapfen, die später wie im weiblichen Geschlechte nach außen vorgestülpt werden. Durch Längsspaltung derselben entstehen einerseits die lateralen Paramerenzapfen, die sich gelegentlich auch ein zweites Mal spalten können, andererseits die medialen Peniszapfen, durch deren Verschmelzung der Penis entsteht. Zwischen den Peniszapfen wächst ein langes,

an der Spitze etwas gespaltenes Rohr, der Ductus ejaculatorius, nach vorn vor. Schließlich verschmelzen die Anhangsdrüsen mit den paarigen Enden des Ductus ejaculatorius, womit im wesentlichen die Entwicklung der männlichen Geschlechtsausführwege beendet ist. Der Penis und häufig auch die Parameren sind bei der Imago im Ruhezustand in der sich wieder vertiefenden Genitaltasche verborgen.

Der männliche Geschlechtsapparat ist im Gegensatz zum weiblichen mit Ausnahme der Fälle mit paarigen Geschlechtsöffnungen in sämtlichen Ordnungen vollkommen homolog.

B. Die Homologien der Geschlechtsausführwege beider Geschlechter.

Bei niederen Insekten ist die Anlage der Genitalstränge im Embryo noch eine vollkommen homologe. In beiden Geschlechtern spalten sie sich terminal und setzen sich mit Terminalampullen am 7. und 10. Sternit fest. Doch die weitere Entwicklung ist bereits eine verschiedene. Während im weiblichen Geschlechte nur die Verbindung mit dem 7. Sternit erhalten bleibt, wird diese im männlichen Geschlechte rückgebildet und die Verbindung mit dem 10. Sternit wird zur definitiven bzw. die Vasa deferentia setzen sich, da die Terminalampullen im Laufe der postembryonalen Entwicklung um ein Segment nach vorn rücken, an das 9. Sternit an (HEYMONS 1895 b). Es sind also nur die vorderen Teile der Ovidukte und Vasa deferentia bis zu der Stelle, wo im Embryo die Genitalstränge sich spalteten, einander homolog.

Infolge der anderen Lage der Vasa deferentia ist auch die Entstehung der ektodermalen Teile des männlichen Geschlechtsapparates eine andere. Zwar entwickeln sie sich ebenfalls aus einer typischen Anlage, die man wegen der völligen Übereinstimmung in Bau und Entwicklung ohne Zweifel mit der gleichgelegenen Anlage im weiblichen Geschlechte homologisieren kann, doch kommt es, da diese Anlage zur Verbindung der Vasa deferentia mit der Geschlechtsöffnung am 9. Sternit genügt, niemals zur Bildung von Anlagen in den vorhergehenden Segmenten. Während also die Möglichkeit besteht, daß die Derivate der Anlage des 9. Segmentes in beiden Geschlechtern homolog sind, können sich für die Derivate der Anlagen des 8. und 7. Segmentes (Vagina, Eiergang, Receptaculum seminis, Bursa copulatrix) im männlichen Geschlechte keine Homologa finden, da die entsprechenden Anlagen fehlen. An der Homologie der Genitaltasche und der in ihr sich in ganz entsprechender Weise bildenden Primitivzapfen sowie der am 9. Segment liegenden Genitalöffnung kann wohl nicht gezweifelt werden, nur schreitet die Entwicklung der Primitivzapfen im männlichen Geschlechte viel weiter fort. Es sind daher Penis und Parameren zusammen den Vulvarskleriten homolog. Der Ductus ejaculatorius stellt eine Differenzierung des Vorderendes der Genitaltasche dar, die zu einem langen Gange auswächst. Es ist somit

klar, daß die ektodermalen Ausführungsgänge in beiden Geschlechtern mit Ausnahme der Genitaltasche, das sind hier Vagina und Eiergang, dort Ductus ejaculatorius in keinerlei Beziehung zueinander gebracht werden können. Dagegen sind die sich in beiden Geschlechtern aus den Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes entwickelnden Anhangsdrüsen trotz ihrer sehr verschiedenen endgültigen Lage ohne Zweifel homolog. Der unpaare Ausführungsgang dieser Drüsen im weiblichen Geschlechte scheint aus einem Teile der Anlage der Genitaltasche hervorzugehen.

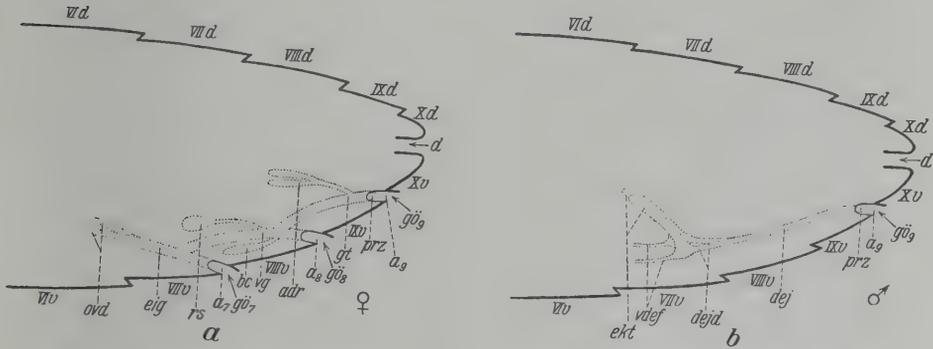


Abb. 50. Schemata zur Veranschaulichung der bisher bekannt gewordenen Bauweisen des Geschlechtsapparates mit einfacher Geschlechtsöffnung im weiblichen (a) und männlichen (b) Geschlecht und ihre Beziehungen zueinander. Vid—Xd. 6.—10. Tergit, Vlv—Xv. 6.—10. Sternit, a₇, a₈, a₉ Anlage des 7., 8., 9. Segmentes, adr Anhangsdrüse, bc Bursa copulatrix, d Darm, dej Ductus ejaculatorius, dejd paariger Abschnitt des Ductus ejaculatorius, eig Eiergang, ect Ektadenien, gv₇, gv₈, gv₉ Geschlechtsöffnung im 7., 8., 9. Segment, gt Genitaltasche, ovd Ovidukte, prz Primitivzapfen, rs Receptaculum seminis, vdef Vasa deferentia, vg Vagina.

Die Abb. 50 zeigt das Verhältnis der weiblichen Geschlechtsausführewege in verschiedenen Ordnungen untereinander und zu denen des männlichen Geschlechtes.

Eine Ausnahme machen die *Dermaptera* und speziell *Forficula*, die von HEYMONS (1895 b) untersucht wurden. Hier soll die Entwicklung

Tabelle 4. Die homologen Elemente des Geschlechtsapparates bei Weibchen und Männchen.

Weibchen	Männchen
Ovarien	Hoden
Vordere Teile der mesodermalen Ovidukte	Vordere Teile der mesodermalen Vasa deferentia
Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit	Unpaare Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit
Genitaltasche	Genitaltasche
Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes	Ektadenien, ektodermale Teile der Vasa deferentia
Primitivzapfen (Vulvarsklerite)	Primitivzapfen

der Geschlechtsausführgänge des Weibchens in jeder Hinsicht der des Männchens entsprechen, so daß der gesamte Geschlechtsapparat beider Geschlechter homolog wäre. Genauer ist dies noch nicht untersucht worden.

In Tabelle 4 habe ich die homologen Teile der Geschlechtsausführwege bei Männchen und Weibchen zusammengestellt.

C. Frühere Homologisierungsversuche.

In der Literatur finden sich des öfteren Versuche, Homologien zwischen den Ausführungswegen der Geschlechtsorgane beider Geschlechter festzustellen. Ich will hier nur jene Arbeiten besprechen, die sich eingehender damit befassen.

Alle Untersucher sind darin einig, daß die gesamten Ovidukte und Vasa deferentia homolog seien. NUSBAUM (1882) und WESCHÉ (1906) vertreten die Ansicht, daß die gesamten Ausführgänge der Sexualdrüsen „ganz homologe Organe“ seien, es entsprechen nach NUSBAUM dem Uterus des Weibchen die Anhangsorgane des Männchen, der Vagina der Ductus ejaculatorius. Die Lumina der drei Abschnitte Ovidukte, Uterus, Vagina, bzw. Vasa deferentia, Anhangsorgane (Ektadenien) und Ductus ejaculatorius entstünden unabhängig voneinander und träten erst sekundär in Verbindung. Die verschiedene Entstehungsweise dieser Abschnitte in beiden Geschlechtern, die diese Homologie vollkommen ausschließen, sowie auch ihr verschiedener morphologischer Wert (Vagina von *Lipeurus* = Genitalraum = Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit), sind ihm entgangen. WESCHÉ macht zugleich auch den völlig verfehlten Versuch, die äußere Genitalbewehrung des Männchens mit den Mundwerkzeugen in Beziehung zu bringen.

BRÜEL (1897) homologisiert auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Studien an beiden Geschlechtern von *Calliphora erythrocephala* MEIG. den paarigen und unpaaren Ovidukt (Eiergang) mit dem paarigen und unpaaren Samengang und dem Ductus ejaculatorius. Uterus und Vagina besitzen nach ihm keine Homologa im männlichen Geschlecht. Allein die verschiedene Lage der Anlagen in beiden Geschlechtern, aus denen sich die homologisierten Teile, soweit sie aus dem Ektoderm entstehen, entwickeln, erweist die Unrichtigkeit dieser Homologisierung.

PRUTHI (1924, 1925) kommt auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen an *Tenebrio molitor* L. zu folgenden Ergebnissen: Da sich aus der Anlage des 9. Segmentes im wesentlichen das Receptaculum seminis entwickeln soll, aus der des 8. Segmentes aber die Vagina und erst später eine Verbindung der beiden Anlagen eintritt, so folgert er, daß, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Segment gelegen ist, sie die Mündung der Anlage des Receptaculum seminis darstellt mit der sich die Anlage der Vagina verbindet, während diese gleichzeitig ihre Verbindung mit der Außenwelt verliert. Liegt die Geschlechtsöffnung am 8. Segment, so sollen die Mündungsverhältnisse gerade umgekehrt sein. Die Untersuchungen lehren aber, daß in allen Fällen, wo die Geschlechtsöffnung am 8. Segment liegt und ein Receptaculum seminis vorhanden ist, dieses nie aus einer Anlage des 9. Segmentes hervorgeht, sondern lediglich eine Differenzierung der Vagina darstellt. Somit beruht PRUTHIS Annahme, auch wenn das Receptaculum seminis sich bei *Tenebrio* tatsächlich aus der Anlage des 9. Segmentes entwickeln sollte, was ich bezweifle, auf einem Irrtum, er hat jedoch als erster erkannt, daß eine besondere Anlage vorhanden ist, wenn die Geschlechtsöffnung am 9. Segment liegt, nämlich die Anlage der Genitaltasche, die er als Anlage des Receptaculum seminis bezeichnet. Gegen die sonst häufig angenommene Homologie der Vagina

mit dem Ductus ejaculatorius wendet er sich mit vollem Recht wegen der verschiedenen Lage ihrer Mündung. Er homologisiert vielmehr den Ductus ejaculatorius mit dem Receptaculum seminis, die beide im 9. Segment entstehen, sowie die Vagina und den Uterus (recte Eiergang) mit dem paarigen Ductus ejaculatorius, die sämtlich sich im 8. Segment entwickeln sollen. Gegen die erste Homologie spricht vor allem, daß das Receptaculum seminis eben keineswegs aus der Anlage des 9. Segmentes hervorgeht, homolog ist lediglich die Genitaltasche in beiden Geschlechtern. Der Ductus ejaculatorius entsteht immer als eine Differenzierung derselben, das Receptaculum seminis dagegen entwickelt sich aus der Vagina. Gegen die zweite Homologie ist einzuwenden, daß auch die paarigen Teile des Ductus ejaculatorius nicht von einer Anlage des 8. Segmentes gebildet werden, sondern nur das gespaltene Vorderende des unpaaren darstellen, während andererseits Vagina und Uterus sich nicht aus einem, sondern aus zwei Segmenten differenzieren.

GOLDSCHMIDT (1927) endlich sucht auf Grund seiner Untersuchungen an *Lymantria dispar* L. folgende Homologien zu beweisen: Im weiblichen Geschlechte entwickeln sich nach Verson u. Bisson (1896 b) die Geschlechtsausführgänge aus zwei paarigen, bläschenförmigen Anlagen im 8. und 9. Segment. Im männlichen Geschlecht glaubt er ebenfalls zwei Paare solcher Bläschen zu finden. In Wahrheit sind es aber, wie sich auch aus ihrer von GOLDSCHMIDT selbst beschriebenen weiteren Entwicklung ergibt, keine Bläschen, sondern Zapfen, und zwar die Parameren- und Peniszapfen, die in der Genitaltasche gelegen sind. Er homologisiert diese Gebilde in beiden Geschlechtern und kommt dadurch zu folgenden Schlüssen: Aus den vorderen Bläschen (recte Zapfen) des Männchens entwickeln sich die Parameren, aus denen des Weibchens vor allem die Bursa copulatrix mit ihrer Mündung. Die diese bildende Bursaanlage (richtig Anlage der Vagina im 8. Segment) soll nun den Parameren homolog sein, sie liegt jedoch am 8., die Parameren hinter dem 9. Sternit, also folgert er, daß die Bursaanlage samt der Bursaöffnung und der sie umgebenden Chitinplatte sekundär auf das 8. Sternit verschoben worden sei. Aus den hinteren Bläschen aber entstehen in beiden Geschlechtern die Endabschnitte der Geschlechtsausführwege. Diese Homologie fällt mit dem Nachweis, daß die beim Männchen als Bläschen angesprochenen Bildungen in Wahrheit Zapfen sind und mit den Bläschen des Weibchens in keinerlei Beziehung stehen. Vielmehr ist die gesamte Anlage des Männchens der hinteren Anlage des Weibchens homolog, nur ist die Entwicklung der Anlagen in beiden Geschlechtern zu dem Zeitpunkte, wo GOLDSCHMIDT mit seiner Untersuchung einsetzt, eine sehr ungleiche, so daß eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit zustande kommt. GOLDSCHMIDT sucht diese Homologien auch durch Befunde an Intersexen zu belegen, darauf werde ich jedoch in einer späteren Arbeit eingehen.

Es zeigt sich also, daß sämtliche älteren Homologisierungsversuche ohne Schwierigkeit aus den ontogenetischen Befunden widerlegt werden können und keinerlei Einwände gegen die von mir aufgestellten Homologien vorzubringen vermögen.

VII. Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten.

A. Im männlichen Geschlechte.

Die Ontogenie der sogenannten äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen (Penis und Parameren) bespreche ich nur ganz kurz, hinsichtlich der Einzelheiten verweise ich auf meine diesbezügliche Arbeit (HEBERDEY 1928) und das dort befindliche Literaturverzeichnis. Soweit

bis jetzt entwicklungsgeschichtlich untersucht, lassen sich die äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen stets auf ein Zapfenpaar (Primitivzapfen) zurückführen, die sich am Grunde der auf oder hinter dem 9. Sternit gelegenen Genitaltasche bilden. Später kommt es zu einer Längsspaltung derselben in ein medianes und ein laterales Paar. Die medianen Peniszapfen verwachsen miteinander und lassen aus sich den Penis hervorgehen, die lateralen Paramerenzapfen entwickeln sich zu den Parameren. Diese können sich noch weitgehend differenzieren. Sehr häufig gliedern sich basale Teile, die Basalstücke ab, die gelegentlich verschmelzen können, oder es kommt durch eine sekundäre Spaltung zur Bildung innerer und äußerer Parameren (*Hymenoptera*) oder es können auch die Parameren um den Penis zu einer zweiten Röhre verwachsen (*Coleoptera*: *Tenebrio* usw.). Auch am Penis kommt es zu sekundären Differenzierungen, vor allem im Mündungsbereiche des Ductus ejaculatorius. Es kann sich hier ein vorstülpbare Präputialsack entwickeln und an seinem Grunde eine sogenannte Virga, die die Mächtigkeit eines richtigen Penis erlangen kann, während dieser selbst ganz rudimentär wird (manche *Coleoptera*: *Coccinellidae*). Auch basale Abgliederungen können am Penis auftreten. Meist liegen Penis und Parameren in der Ruhe in der Genitaltasche verborgen, bei einigen Ordnungen aber (*Lepidoptera*, *Trichoptera*) werden die Parameren im Laufe der Entwicklung an den Hinterrand des 9. Sternites verschoben und liegen dann an der Oberfläche, während der Penis allein in die Tiefe versenkt ist. Bei niederen Formen scheinen die Verhältnisse manchmal etwas komplizierter zu liegen, doch sind sie dort leider noch nicht ontogenetisch untersucht, so daß Homologien nicht aufgestellt werden können.

B. Im weiblichen Geschlechte.

Bei den Weibchen kann das Abdomenende in zweierlei grundsätzlich verschiedener Weise als Hilfsapparat für die Eiablage (Legeapparat) differenziert sein. Den einen Fall stellt die sogenannte Legeröhre dar. Sie entsteht dadurch, daß die Intersegmentalhaut zwischen den letzten Segmenten sehr verlängert ist, so daß die Segmente fernrohrartig vorgeschoben werden können. An der Spitze liegt dann die Geschlechtsöffnung. Ganz allmählich ist der Übergang vom normalen Abdomen ohne Verlängerung der Intersegmentalhaut bis zu den excessiv entwickelten Legeröhren mancher *Coleoptera* und *Diptera*. Da hier keinerlei Neubildung, sondern nur eine einseitige Entwicklung der letzten Abdominalsegmente vorliegt, so müssen sich alle Teile der Legeröhre auf Segmentstücke zurückführen lassen.

Die andere Art der Differenzierung des Abdomens ist der Legesäbel (Legestachel). Er wird aus einer Anzahl von zapfenförmigen Anhängen (Gonapophysen) des 8. und 9. Sternites gebildet. Diese Gonapophysen

lassen sich nicht auf Segmentteile zurückführen, sondern stellen Anhänge derselben dar. Bei voller Entwicklung des Legesäbels ist er aus drei Paaren von Gonapophysen aufgebaut. Gelegentlich scheint die Zahl geringer zu sein, doch läßt sich dann meist nachweisen, daß es sich um Reduktionserscheinungen handelt, die durch eine große Zahl von Zwischenstufen mit Formen mit typisch entwickeltem Legesäbel verbunden sind. Nur bei den *Thysanura* (HEYMONS 1897 a) und *Thysanoptera* (JORDAN 1888) sind immer nur zwei Paare wohlentwickelter Gonapophysen vorhanden. Es fehlt in beiden Fällen das äußere Gonapophysenpaar des 9. Segmentes.

In einer großen Anzahl von Ordnungen ist die Ontogenie der Gonapophysen bereits untersucht: *Thysanura* (HEYMONS 1897 a), *Odonata* (HEYMONS 1896 c, VAN DER WEELE 1906), *Saltatoria* (DEWITZ 1875), *Thysanoptera* (JORDAN 1888), *Hymenoptera* (PACKARD 1866, 1868, GANIN 1869, DEWITZ 1875, 1877, KULAGIN 1898, TIEGS 1922), *Hemiptera* (HEYMONS 1899 b), doch treten sie auch in einigen anderen Ordnungen auf. Die Gonapophysen entstehen nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Untersucher als paarige, zapfenförmige, eng aneinander stehende Hypodermiswucherungen am 8. und 9. Sternit. Zuerst treten die äußeren Gonapophysen auf der vorderen Hälfte des 9. Sternites auf. Dann entwickeln sich die vorderen Gonapophysen am Hinterrande des 8. Sternites oder sogar ein wenig auf die Intersegmentalhaut verschoben. Zuletzt werden die inneren Gonapophysen am 9. Sternit sichtbar als zwei kleine Zapfen zwischen den Anlagen der äußeren. Der Streit ist noch nicht endgültig entschieden, ob die inneren Gonapophysen sich aus gesonderten Anlagen entwickeln oder ob sie durch eine Spaltung der Anlagen der äußeren Gonapophysen entstehen, doch scheint mir diese Frage keineswegs von solcher Wichtigkeit für die Deutung des morphologischen Wertes der Gonapophysen zu sein, wie es von manchen Seiten behauptet wird. Der Zeitpunkt des Auftretens der Gonapophysen ist ein verschiedener. Während bei den *Saltatoria* die Anlagen der Gonapophysen bereits am reifen Embryo zu erkennen sind, treten sie bei sämtlichen anderen Ordnungen, soweit Angaben darüber vorliegen, erst während der postembryonalen Entwicklung auf. Es ist besonders zu betonen, daß die Anlagen der Gonapophysen mit denen der Geschlechtsausführgänge nichts zu tun haben. Die *Thysanura* und *Thysanoptera*, denen die äußeren Gonapophysen fehlen, entbehren auch der entsprechenden Anlagen. Nur zwei Anlagenpaare fand auch KULAGIN bei *Hymenoptera*, es handelt sich bei dieser Angabe aber sicherlich um ein Übersehen des inneren, später auftretenden Zapfenpaares des 9. Sternites. Der gleiche Fehler liegt vermutlich auch bei den Untersuchungen von GANIN und TIEGS vor, die zwar drei Paare von Gonapophysenanlagen beschreiben, jedoch am 7., 8. und 9. Sternit gelegen. Die Anlage am 7. Sternit bildet aber sicherlich keine Gonapophysen, da solche auf diesem

Segment nie auftreten, sondern stellt wahrscheinlich eine Verwechslung mit der Anlage der Geschlechtsausführgänge im 7. Segment dar. Fast allgemein wird angegeben, daß die Gonapophysenanlagen lediglich Vorsprünge der Hypodermis darstellen, nur DEWITZ und TIEGS geben an, daß bei den *Hymenoptera* die Gonapophysenanlagen in kleinen flachen Gruben stehen und den Imaginalscheiben der Thorakalbeine sehr ähnlich sehen. Im Laufe der Entwicklung kommt es dann vielfach zu einer Differenzierung der Gonapophysen in basale Teile (Bögen usw.), die die Verbindung mit dem Körper herstellen und terminale Stücke, die den eigentlichen Legesäbel bilden. Gelegentlich tritt eine Verwachsung von Gonapophysen zu unpaaren Stücken ein.

Außer den Gonapophysen treten besonders am 9. Sternit häufig kleine, meist beweglich eingelenkte Zäpfchen (Styli) auf, die, wenn die äußeren Gonapophysen vorhanden sind, an deren Spitze sitzen. Es beruht dies auf einer sekundären Verlagerung der Styli auf die Spitze der aus den normalen Anlagen hervorgehenden äußeren Gonapophysen, indem die Styli durch die vorwachsenden Gonapophysen emporgehoben werden. Gelegentlich kommt es auch erst später zu einer scharfen Absetzung der Styli von den Gonapophysen, so daß es den Anschein erweckt, als ob sie die abgegliederten Enden derselben darstellten.

VIII. Der morphologische Wert der äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern und ihre Beziehungen zueinander.

Zwei Ansichten stehen sich hier schroff gegenüber. Die einen sehen in den Gonapophysen Reste von abdominalen Extremitäten, die anderen lediglich sekundäre Ausstülpungen der Körperoberfläche. Um die Jahrhundertwende kam es zwischen den Hauptvertretern dieser beiden Anschauungen, hie VERHOEFF, hie HEYMONS, zu einer langen und äußerst heftigen Kontroverse (siehe Literaturverzeichnis), in deren Verlauf von beiden Seiten eine Reihe von Argumenten ins Treffen geführt wurde, die beweisend sein sollten. Zu einer wirklichen Klärung ist es aber nicht gekommen, denn nach einer längeren Pause, in der diese Frage nicht berührt wurde, tauchen nun abermals Stimmen für und wider auf, allerdings meist in der Form, daß sich die Autoren je nach ihrer Einstellung entweder auf VERHOEFF oder HEYMONS berufen und kategorisch die eine oder die andere Ansicht als die richtige erklären. Wesentliche neue Argumente wurden nicht erbracht, noch eine vollständige Durcharbeitung dieses Problems versucht. Es ist daher notwendig, auf die Argumente VERHOEFFS und HEYMONS' zurückzugreifen, durch die der neueren Forschung zu ergänzen und sämtliche auf ihre Beweiskraft hin zu prüfen. Dann muß sich wohl eine der beiden Anschauungen als die richtige herausstellen.

Vorher sei noch festgestellt, daß die Styli, die bei höheren Insekten

höchstens am 9. Sternit, bei *Machilis (Thysanura)* aber noch an allen Sterniten auftreten, von sämtlichen Untersuchern mit den Styli an den Thoraxbeinen von *Machilis* homologisiert und daher als Teile einer Extremität, wahrscheinlich als Exopoditrest, gedeutet werden.

Dafür, daß die Gonapophysen modifizierte Abdominalbeine seien, wird von VERHOEFF und seinen Anhängern angeführt:

1. Die Gliederung der Gonapophysen, die, wenn fehlend, sekundär verloren gegangen sein soll.

2. Das Vorhandensein von Muskeln in den Gonapophysen.

3. Ähnliche Verhältnisse bei den *Myriopoda*, wo ohne Zweifel Extremitäten in den Dienst des Geschlechtsapparates getreten sind.

Gegen die Extremitätennatur der Gonapophysen spricht nach HEYMONS und seinen Anhängern folgendes:

1. In zahlreichen Fällen werden die embryonalen Beinanlagen rückgebildet, lange bevor es zur Anlage der Gonapophysen kommt, oder sie werden überhaupt nicht angelegt. Aus den Beinanlagen entwickeln sich lediglich die Styli.

2. Das Auftreten von zwei Paaren von Gonapophysen am 9. Sternit, die, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, nicht durch die Spaltung eines einzigen Anlagenpaares erklärt werden kann.

3. Die ganz andere Stellung der vorderen und inneren Gonapophysen gegenüber den Beinanlagen.

4. Auch die äußeren Gonapophysen sind nicht als Beine zu deuten, vielmehr läßt sich in einigen Fällen einwandfrei zeigen, daß die Styli durch sekundäres Wachstum der Körperoberfläche emporgehoben werden und dann an der Spitze der äußeren Gonapophysen noch deutlich zu erkennen sind.

Bei der Prüfung der Argumente, die VERHOEFF ins Treffen führt, läßt sich feststellen, daß nicht eines von ihnen wirklich stichhaltig ist. Entgegen VERHOEFF ist HEYMONS der Ansicht, daß die Gonapophysen primär ungegliedert sind und auch ich glaube, daß die reichliche Gliederung der Gonapophysen der *Thysanura* eine sekundäre Erscheinung darstellt. Da ferner bekannt ist, daß es sowohl ungegliederte Extremitäten (Mandibeln) als auch gegliederte, aber sicher nicht auf Beine zurückführbare Körperanhänge (Terminalfilium) gibt, kommt diesem Punkte keinerlei Beweiskraft zu.

Die Behauptung VERHOEFFS, daß nur die Beine und die ihnen homologen Körperanhänge eine Muskulatur besäßen, ist lediglich induktiv abgeleitet aus der Tatsache, daß die den Beinen nicht homologen Körperanhänge, die man bis dahin kannte, einer Muskulatur entbehrten (wobei man von den Flügelmuskeln der *Odonata* absehen muß). Statt diese Behauptung daher zu beweisen, wird sie als Beweis für die Extremitätennatur der Gonapophysen genommen, was gänzlich unberechtigt ist.

Das dritte Argument fällt mit der Tatsache, daß man die Insekten, wie man heute weiß, keineswegs von den *Myriopoda* ableiten kann und daß die Verwandtschaft zwischen ihnen überhaupt keine so große ist, um die Verhältnisse bei den *Myriopoda* als Beweis für die der Insekten heranziehen zu können.

Gegen die Argumente von HEYMONS werden von seinen Gegnern folgende Einwände gemacht: Die Diskontinuität zwischen den embryonalen Beinanlagen und den Anlagen der Gonapophysen ist kein Beweis gegen die Extremitätennatur derselben, da die Beinanlagen ja als sogenannte schlafende Anlagen weiter bestehen können, wie dies z. B. zweifellos bei den Insekten mit fußlosen Larven der Fall ist. Ich bin der Ansicht, daß dieser Einwand zu recht besteht und daß man daraus, daß sich embryonale Extremitätenhöcker und Gonapophysenanlagen nicht direkt ineinander überführen lassen, nicht schließen darf, daß sie nichts miteinander zu tun hätten und auf keinen Fall aufeinander bezogen werden könnten. Umgekehrt läßt sich daraus aber auch keinerlei Stütze für die entgegengesetzte Annahme ableiten.

Die beiden Paare von Gonapophysen am 9. Sternit werden von VERHOEFF dadurch erklärt, daß die Coxen des 9. Abdominalbeinpaares, die vollkommen mit dem zugehörigen Sternit verschmolzen sind, sich zum Schutze der Endopoditen, das wären die inneren Gonapophysen, zapfen- oder plattenartig vorstülpen und so die äußeren Gonapophysen bilden, wobei die Styli an ihrer Spitze gelegen sind. Daß die Coxen zu einem dem primären Beinpaar gleichenden Zapfenpaar vorwachsen, erscheint mir jedoch äußerst unwahrscheinlich, ist in keiner Weise bewiesen und kann daher wohl nicht als eine befriedigende Deutung dieser Verhältnisse unter der Voraussetzung der Extremitätennatur der Gonapophysen angesehen werden. Dagegen ist nach den Bildern, die VAN DER WEELE (1906) gibt, nicht völlig abzulehnen, wenn auch meiner Ansicht nach sehr unwahrscheinlich, daß es sich um die Spaltung eines einzigen Anlagenpaares handelt.

Auch gegen die verschiedene Lage von Beinanlagen und Gonapophysen können VERHOEFF und seine Anhänger nichts einwenden. Sie helfen sich damit, daß sie behaupten, es sei dies von keinerlei Bedeutung. Mir dagegen scheint gerade dies von großer Wichtigkeit. Während ich es für ganz leicht möglich halte, daß die embryonale Beinanlage vollkommen verschwindet und sich zu einem späteren Zeitpunkte an der gleichen Stelle trotzdem ein Bein daraus entwickelt, halte ich es für völlig ausgeschlossen, einen Anhang, der sich an anderer Stelle viel stärker median entwickelt, damit zu homologisieren. Die scheinbare Kontinuität von Beinanlagen und Gonapophysen bei manchen *Saltatoria* (WHEELER 1893) beruht sicher nur auf einer Fehlbeobachtung, hervorgerufen durch die Kleinheit des Untersuchungsobjektes, wodurch sehr leicht Bildungen,

die dicht nebeneinander gelegen sind, aufeinander bezogen werden können.

Es bleibt nun noch die Frage, ob vielleicht die äußeren Gonapophysen allein auf Extremitäten zurückzuführen seien, wie dies HANDLIRSCH (1926, 1928) meint. Dagegen ist einzuwenden, daß sich aus den Beinanlagen zwar die Styli entwickeln, diese aber dann, wie beobachtet werden konnte (HEYMONS 1899a), ohne eigenes Zutun durch sekundäres Wachstum der Hypodermis auf die Spitzen der äußeren Gonapophysen gehoben werden.

Während es demnach HEYMONS und seinen Anhängern gelungen ist, sämtliche Argumente VERHOEFFS zu widerlegen oder ihre Wertlosigkeit festzustellen, ist dies umgekehrt VERHOEFF nicht geglückt. Er vermag weder für die beiden Paare von Gonapophysen am 9. Sternit, noch für die verschiedene Lage der embryonalen Beinanlagen und der Anlagen der Gonapophysen eine glaubwürdige Erklärung auf Grund der Annahme der Extremitätennatur der Gonapophysen zu geben. Ich bin daher der Ansicht, daß der Streit um den morphologischen Wert der Gonapophysen endgültig in der Richtung entschieden ist, daß die Gonapophysen lediglich Ausstülpungen der Hypodermis im Bereiche der Geschlechtsöffnung darstellen.

Aber nicht nur die Gonapophysen der Weibchen, sondern auch die Parameren und der Penis der Männchen werden von VERHOEFF und seinen Anhängern als abdominale Extremitäten gedeutet. HEYMONS hat in seinen Arbeiten hauptsächlich auf die Widerlegung der Extremitätennatur der Gonapophysen Gewicht gelegt, doch lassen sich seine Argumente in entsprechender Weise auch auf die männlichen Geschlechtsanhänge ins Treffen führen. Weder die Gliederung, die hier sicherlich sekundär ist, noch die Versorgung mit Muskeln, noch die Verhältnisse bei den *Myriopoda* sind irgendwie beweisend. Dagegen spricht die ganz andere, viel stärker mediane Lage und die ganz andere Entwicklung der Primitivzapfen in einer unpaaren, meist tiefen, sackartigen Einsenkung der Körperoberfläche gegen eine Homologisierung mit den embryonalen Beinanlagen. Auch die weitere Differenzierung der Primitivzapfen in die medianen Peniszapfen, die zu einem unpaaren Penis verwachsen, und die lateralen Paramerenzapfen, die ihrerseits sich nochmals zu äußeren und inneren Parameren spalten können, zeigt keinerlei Ähnlichkeit mit der Entwicklung von Extremitätenanlagen. Es ist somit wohl entschieden, daß auch die männlichen Geschlechtsanhänge, Penis und Parameren, mit abdominalen Extremitäten nichts zu tun haben und lediglich Ausstülpungen der Körperoberfläche darstellen.

Es ist nun noch zu entscheiden, ob die äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern homolog sind oder nicht. VERHOEFF und seine Anhänger treten scharf dafür ein, doch auch HEYMONS vermutet eine

Homologie dieser Anhänge. Sie ist jedoch ganz ausgeschlossen, da die Lage in den beiden Geschlechtern eine ganz verschiedene ist. Beim Weibchen entwickeln sich die Gonapophysen am Hinterrande des 8. und am Vorderrande des 9. Sternites, die Primitivzapfen des Männchens liegen jedoch am Hinterrande des 9. Sternites oder in der darauffolgenden Intersegmentalfalte. Außerdem ist es mir gelungen, Homologa der Primitivzapfen bei den Weibchen, deren Homologie mit denen des Männchens durch vollkommen entsprechende Lage und Entwicklung gesichert ist, in den Vulvarskleriten der *Dytiscidae* nachzuweisen, doch haben diese hier eine von den Gonapophysen ganz verschiedene, dem Penis und den Parameren entsprechende Lage. Nur die beiden Paare von Geschlechtsanhängen, die den Penis bei den *Thysanura* begleiten und am Hinterrande des 8. bzw. am Vorderrande des 9. Sternites gelegen sind, stellen vielleicht Homologa der Gonapophysen der Weibchen dar, die bei den Männchen höher stehender Insekten bereits vollständig verschwunden sind. Es sind also auch die äußeren Geschlechtsanhänge, Gonapophysen beim Weibchen, Penis und Parameren beim Männchen, einander nicht homolog.

IX. Terminologie.

Da eine Reihe der von mir benutzten Termini in der Literatur sehr verschieden verwendet wurden, lege ich, um jegliche Irrtümer auszuschließen, im folgenden die Art, wie ich sie gebrauche, fest und setze in Klammern die sonst noch in der Literatur vorkommenden Bezeichnungen.

Anhangsdrüsen (Kittdrüsen, Öldrüsen, Schmierdrüsen, accessorische Drüsen) (*adr*). Unter diesem Ausdruck fasse ich sämtliche Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates mit Ausnahme der Eileiterdrüsen und der Receptaculardrüse zusammen. Ihre Homologie ist noch gänzlich ungeklärt, ebenso ist es einstweilen nicht möglich, sie, wie es versucht wurde, nach ihrer Funktion weiter einzuteilen. Es dürften sich jedoch die Anhangsdrüsen einer Anzahl von Insektenordnungen (*Blattariae*, *Mantodea*, *Isoptera*, *Hymenoptera* [Giftapparat + alkalische Drüse], *Panorpatae*, *Trichoptera*, *Lepidoptera*, ?*Diapheromera* unter den *Phasmidae*) als homolog zusammenfassen lassen. Sie münden sämtlich im Bereiche des 9. Sternites aus und entwickeln sich auch, soweit untersucht, aus der Anlage dieses Segmentes.

Bursa copulatrix (Bursatasche, Kopulationstasche, Begattungstasche) (*bc*). Mit diesem Namen bezeichne ich sämtliche Aussackungen der Vagina mit Ausnahme des Receptaculum seminis, ganz gleichgültig, welche Funktion diese Bildung hat, da auch bisher in der Literatur keine einheitliche Auffassung darüber herrschte. Sie wurde entweder als provisorischer Aufbewahrungsort des Samens oder durch die Aufnahme eines Teiles des männlichen Kopulationsapparates bei der Begattung definiert.

Da diese beiden Aufgaben häufig ineinander übergehen, ist es nicht möglich, eine allein zur Definierung der Bursa copulatrix heranzuziehen. An eine Homologie sämtlicher Bildungen, die als Bursae copulatrices anzusprechen sind, ist wegen ihrer sehr verschiedenen Lage nicht zu denken, wenn sie auch sämtlich Differenzierungen der Vagina darstellen und daher aus der gleichen Anlage hervorgehen.

Ductus bursae (Bursastiel) (*db*). Er stellt, wo überhaupt entwickelt, die Verbindung zwischen Bursa copulatrix und Vagina her. Nur bei den *Lepidoptera* mit zwei Geschlechtsöffnungen wird leider ein anderer Gang, nämlich die Verbindung der Bursa copulatrix mit der vorderen Geschlechtsöffnung (Bursaöffnung) als Ductus bursae bezeichnet, während die Verbindung mit der Vagina Ductus seminalis genannt wird. Diese Bezeichnung ist aber eine so allgemeine, daß ich mich nicht entschließen konnte, neue, unbekannte Termini dafür einzuführen.

Ductus receptaculi (Spermadukt, Ausführungsgang des Receptaculum seminis, Samengang) (*dr*). Er stellt die Verbindung zwischen dem eigentlichen, samenspeichernden Teil des Receptaculum seminis, der Samenkapsel, und der Vagina her.

Ductus seminalis (Samengang, Canalis seminalis) (*ds*). Dieser Gang, oft nur eine Rinne im Ductus receptaculi oder in der Vagina, stellt eine besondere Verbindung her zwischen der Samenkapsel und der Stelle im Eiergang oder in der Vagina, wo die Befruchtung stattfindet. Er ist nur vereinzelt entwickelt und dient zur Weiterleitung des Samens aus der Samenkapsel für die Befruchtung. Bei den *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung wird leider ein anderer Gang ganz allgemein mit diesem Namen bezeichnet, nämlich die Verbindung der Bursa copulatrix mit der Vagina, die sonst als Ductus bursae bezeichnet wird (siehe diesen). Es nehmen also die *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung hinsichtlich der Bezeichnungen Ductus bursae und Ductus seminalis eine Sonderstellung gegenüber den anderen Insekten ein.

Eiergang (unpaarer Ovidukt, unpaarer Eileiter, Oviductus communis, Uterus, Vagina, Gonodukt) (*eig*). Er stellt den vordersten, ektodermalen Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien dar und entwickelt sich stets aus der Anlage des 7. Segmentes, ist daher bei sämtlichen Insekten homolog. Sehr häufig läßt er sich jedoch von der Vagina nicht unterscheiden und wird dann in diese einbezogen.

Eileiterdrüsen. Diese stellen Drüsen dar, die in die Ovidukte münden.

Genitalraum (Vagina, Genitaltasche) (*gr*). So wird die mächtig entwickelte Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit bei den *Blattaeformia* bezeichnet. Die folgenden Sternite (8. und 9.) sind dadurch von der Oberfläche abgerückt und liegen in der Dorsalwand des Genitalraumes. Vielfach hat man bei den *Panorpatae* und *Trichoptera* die etwas vergrößerte Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, in die die

Vagina, der Ductus receptaculi und die Anhangsdrüsen münden, ebenfalls so bezeichnet. Abgesehen von der anderen Lage, die einen neuen Terminus erheischen würde, ist aber diese Bildung keine so auffallende, daß eine besondere Bezeichnung notwendig wäre.

Genitaltasche (gt). Sie stellt den hintersten, nur selten entwickelten Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien dar. Sie entwickelt sich aus der Anlage des 9. Segmentes, ist jedoch nur bei der Larve erkennbar. Bei der Imago ist sie vollständig mit der Vagina verschmolzen und von dieser nicht mehr zu trennen.

Gonapophysen (Ovipositoren) (gp). Es sind dies lange, stabförmige Anhänge des 8. und 9. Sternites, die sich zum Legesäbel zusammenschließen. Bei voller Entwicklung treten sie in drei Paaren auf. Die vorderen Gonapophysen (gp_1) gehören dem 8. Sternite an und stehen an seinem Hinterrande. Die inneren (gp_2) und äußeren (gp_3) Gonapophysen gehören dem 9. Sternite an und sitzen nahe seinem Vorderrande, die inneren mehr median, die äußeren stärker lateral. Die vorderen und inneren Gonapophysen bilden meist den eigentlichen Legesäbel, während die äußeren, oft etwas anders gestalteten, zum Schutze dienen.

Legeapparat. Unter diesem Ausdruck fasse ich sämtliche der Eiablage dienenden Differenzierungen des Abdomens zusammen. Man kann die Legeröhre (Modifikation der Segmente) und den Legesäbel oder Stachel (aus Anhängen der Segmente gebildet) unterscheiden.

Legeröhre (Legesäbel, Legebohrer, Ovipositor, Terebra). Sie stellt eine besondere Modifikation der Segmente des Abdomenendes dar. Das 9. Segment ist röhrenförmig (Hinterröhre) und durch eine lange Intersegmentalmembran (Vorderröhre) mit dem 8. Segment verbunden. Bei der Eiablage kann die in der Ruhe meist im Abdomen verborgene Legeröhre weit vorgestülpt werden. Bei einigen *Neuropteroidea* kommt es durch auffällige Verlängerung der Hälften des 9. Sternites ebenfalls zur Bildung einer Legeröhre, die jedoch starr ist und nicht rückgezogen werden kann.

Legesäbel (Legestachel, Legebohrer, Ovipositor, Terebra, Coda). Er stellt eine besondere Vorrichtung zur Eiablage dar, gebildet aus zwei oder drei Paaren von meist stabförmigen Anhängen des 8. und 9. Sternites (Gonapophysen), die sich fest zu einem einheitlichen Gebilde zusammulegen. Bei den höheren *Hymenoptera* ist er in eine Höhlung des Abdomens rückziehbar, dient dann hauptsächlich als Waffe, weniger zur Eiablage und wird als Stachel bezeichnet.

Ovidukte (Eileiter, Eiergänge, Uteri, Gonodukte) (ovd). So bezeichne ich die paarigen, ursprünglich mesodermalen, aus den Genitalsträngen sich entwickelnden vordersten Abschnitte der Ausführungswege der Ovarien.

Receptaculardrüse (Anhangsdrüse des Receptaculum seminis) (rdr). Sie stellt eine in die Samenkapsel oder den Ductus receptaculi, sehr selten

gesondert in die Vagina mündende Drüse dar, die in enger Beziehung zum Receptaculum seminis steht.

Receptaculum seminis (Spermatheka, Samenblase, Samenkapsel, Samenreservoir) (*rs* + *dr*). Es ist dies ein der Samenaufbewahrung dienender Anhang der Vagina. Ich fasse unter diesem Ausdruck Samenkapsel und Ductus receptaculi zusammen.

Samenkapsel (*rs*). So bezeichne ich den eigentlichen, der Aufbewahrung des Samens dienenden, meist erweiterten Teil des Receptaculum seminis, der durch den Ductus receptaculi, gelegentlich auch direkt mit der Vagina in Verbindung steht.

Stachel. Wenn der Legesäbel in der Hauptsache nicht mehr zur Eiablage, sondern als Waffe dient und dann in der Ruhe im Abdomen verborgen liegt, wird er als Stachel bezeichnet.

Styli (Griffel) (*sty*). Es sind dies kleine, paarige, zapfenförmige Anhänge am Hinterrande des 9. Sternites, die den Styli der Thorakalbeine niederer Insekten homolog sind. Wenn äußere Gonapophysen und Styli gleichzeitig entwickelt sind, sitzen die Styli an der Spitze der äußeren Gonapophysen.

Subgenitalplatte (Ovivalvula). So wird jedes zum Schutze der Geschlechtsöffnung über diese nach hinten vorgezogene Sternit bezeichnet.

Uterus. Diesen in der Literatur sehr häufig und ganz verschieden angewandten Ausdruck habe ich gänzlich vermieden, da ein besonderer als richtiger Uterus funktionierender Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien nie auftritt. Nur in seltenen Fällen kann die Vagina oder die Bursa copulatrix eine dem Uterus entsprechende Funktion (die sich entwickelnden Eier und Larven zu bergen) erhalten.

Vagina (Scheide, unpaarer Ovidukt, gemeinsamer Ovidukt, Oviductus communis, Eiergang, Uterus, Gonodukt) (*vg*). Es ist dies der meist am stärksten entwickelte Abschnitt des unpaaren Ausführungsganges der Ovarien, der sich aus der Anlage des 8. Segmentes differenziert. Da sich häufig der Eiergang und, wenn entwickelt, auch die Genitaltasche von der Vagina nicht unterscheiden lassen, werden sie in diesem Falle in die Vagina einbezogen.

Vestibulum (*vest*). Mit diesem Ausdrucke wird eine Erweiterung der in diesem Falle ziemlich engen Vagina bezeichnet.

Vulva. So wird gelegentlich die Intersegmentalfalte genannt, in der die Geschlechtsöffnung gelegen ist.

X. Der Bau der weiblichen Geschlechtsausführwege und der äußeren Geschlechtsanhänge der Insekten.

Da es bis heute noch an einer eingehenden, einheitlichen Bearbeitung des weiblichen Geschlechtsapparates und seiner Anhänge fehlt, habe ich mich bemüht, im folgenden eine solche zu geben. Vor mir machte bereits

BERLESE (1909) den gleichen Versuch, doch sind ihm dabei zahlreiche Fehler unterlaufen. So gibt er in einer Reihe von Fällen eine falsche Lage der Geschlechtsöffnung an, veranlaßt durch seine eigenartige Zählung der Abdominalsegmente¹. Seine Angaben hinsichtlich der Geschlechtsausführgänge sind überaus lückenhaft und stützen sich vielfach auf alte Untersuchungen, ohne die neueren, die dem Verfasser offenbar unbekannt geblieben sind, zu berücksichtigen. Ebenso kann man seinen Versuch, die verschiedene Ausbildung des Abdomens und seiner Anhänge im Bereiche der weiblichen Geschlechtsöffnung in sechs Gruppen zu teilen, sowie die drei verschiedenen Arten der Zuordnung der Gonapophysen zu den Sterniten der Genitalregion nur als gänzlich verfehlt bezeichnen, wie sich aus diesem Kapitel von selbst ergeben wird. Ich bin daher nur dort auf BERLESE eingegangen, wo das Resultat nicht ein rein negatives gewesen wäre, sondern sich wenigstens ein gewisses positives Ergebnis daraus erzielen ließ.

Ganz ähnlich liegt es mit der Arbeit von NEWELL (1918) über die Geschlechtsanhänge der Insekten in beiden Geschlechtern. Abgesehen davon, daß die Gonapophysen mit Penis und Parameren homologisiert werden, was ich schon oben widerlegte, und daß sämtliche Bildungen als Abdominalbeine gedeutet werden, macht NEWELL auch ganz falsche Angaben über das Auftreten von Gonapophysen im weiblichen Geschlecht. So sollen bei manchen weiblichen *Coleoptera* alle oder doch einzelne Gonapophysenpaare entwickelt sein usw., ohne daß irgendwelche Beweise dafür erbracht würden. Noch verwirrender sind seine Angaben über das Auftreten von drei Paaren von Geschlechtsanhängen bei den Männchen, wo es vielfach z. B. bei den *Coleoptera* ganz unverständlich bleibt, was unter dem dritten Paare zu verstehen ist, wenn man schon die Deutung von Penis und Parameren als die beiden anderen Paare einstweilen hinnimmt. Außerdem werden die Cerei als viertes Paar den Geschlechtsanhängen zugerechnet. Da die Angaben NEWELLs sich, soweit sie von dem Bekannten abweichen, wie ein einfacher Vergleich ergibt, durchwegs als vollkommen falsch und unhaltbar erweisen, bin ich im folgenden überhaupt nicht mehr darauf eingegangen.

Ich habe mich bemüht, die Literatur, soweit es nur möglich war, zu berücksichtigen, doch ist es ganz ausgeschlossen, hier Vollständigkeit zu erzielen. Ich glaube aber, wenigstens die wesentliche Literatur ziemlich ausnahmslos erfaßt zu haben, so daß in der folgenden Zusammenstellung keine nennenswerten Fehler sich finden werden.

In der Anordnung halte ich mich an das von HANDLIRSCH (1926) gegebene System. Hinsichtlich der Segmentzählung bin ich beim alten ge-

¹ Darauf will ich in der nächsten Zeit in einer gesonderten Arbeit zu sprechen kommen, da die Behandlung dieser Frage in der vorliegenden Arbeit diese noch mehr ausgedehnt haben würde.

blieben und habe den Versuch BERLESES (1909), sie für einzelne Insektenordnungen zu ändern, unberücksichtigt gelassen.

Apteryogenea.

1. *Thysanura* (Abb. 51).

Bei *Lepisma saccharina* L. vereinigen sich nach HEYMONS (1897a) die beiden Ovidukle zu einer kurzen Vagina, die hinter dem 8. Sternit mündet. Das Vorderende der Vagina ist dorsal über die Eintrittsstelle der Ovidukle zu einer Tasche verlängert, die als Receptaculum seminis dient. Außerdem finden sich noch zwei seitlich gelegene Anhangsdrüsen. Einen ähnlichen Bau zeigt *Lepismina*, während bei *Nicoletia* nur eine unpaare Anhangsdrüse vorhanden ist. Bei *Machilis* fehlen sowohl die Anhangsdrüsen als auch die vordere Verlängerung der Vagina (BERLESE 1909, DEEGENER 1928). Nach IMMS (1925) fehlt dagegen bei *Machilis* die Vagina vollständig und die paarigen Ovidukle vereinigen sich lediglich zu einer

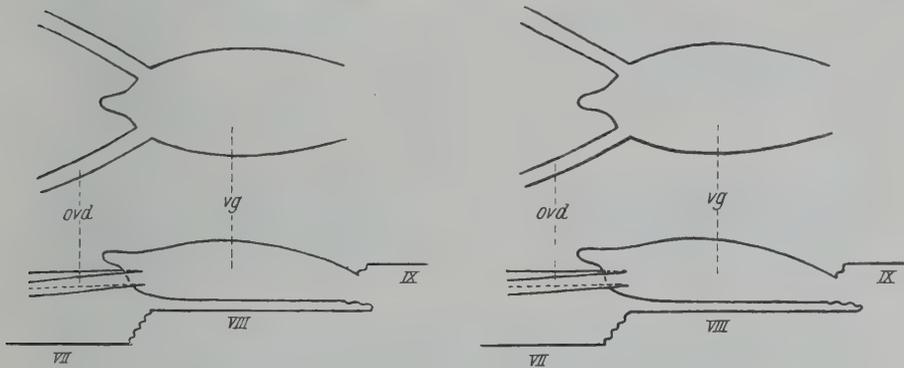


Abb. 51.

Abb. 52.

Abb. 51. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Thysanura*. VII, VIII, IX. 7., 8., 9. Sternit, ovd Ovidukle, vg Vagina. — Abb. 52. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Entotrophi*. VII, VIII, IX. 7., 8., 9. Sternit, ovd Ovidukle, vg Vagina.

unpaaren Geschlechtsöffnung. Wahrscheinlich hat jedoch IMMS irrtümlich die Vagina bereits zur Intersegmentalfurche gerechnet.

Es sind immer zwei Paare vielgliedriger Gonapophysen vorhanden, die dem 8. und 9. Segment angehören und sich zu einem langen Ovipositor zusammensetzen. Styli treten am 8. und 9. Segment auf, bei *Machilis* auch auf den vorderen Abdominalsegmenten.

2. *Entotrophi* (Abb. 52).

Die Genitalorgane der *Entotrophi* sind sehr einfach gebaut. Die Ovidukle vereinigen sich zu einer kurzen Vagina mit dorsalem Divertikel, die hinter dem 8. Sternit ausmündet. Irgendwelche Anhangsorgane, sowie Gonapophysen fehlen, ebenso in der Genitalregion die Styli (BERLESE 1909, HANDLIERSCH 1924, DEEGENER 1928). IMMS (1925) fand auch hier keine Vagina, der Grund ist vermutlich der gleiche wie der bei den *Thysanura* angegebene.

3. *Protura* (Abb. 53).

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist bei der Gattung *Protapteron*, die wohl mit Unrecht von den neueren Forschern mit der Gattung *Eosentomon* ver-

einigt wurde, paarig. Die beiden Mündungen liegen hinter dem 8. Sternit, ziemlich weit seitlich und führen in die beiden Ovidukte. Diese besitzen etwa in der Mitte ihres Verlaufes je eine taschenartige seitliche Aussackung, die sich in eine engere schlauchartige vordere und in eine weitere hintere Abteilung gliedert. Diese wird von SCHEPOTIEFF (1910a) als Receptaculum seminis, jene als Bursa copulatrix gedeutet. Bei sämtlichen anderen *Protura* verschmelzen die Ovidukte zu einer kurzen unpaaren Vagina, die hinter dem 11. Segment ausmünden soll (SCHEPOTIEFF 1910b, HANDLIRSCH 1924, IMMS 1925, DEGENER 1928). Ein besonderer, bei Männchen und Weibchen ähnlich gebauter sogenannter Kopulationsapparat entspricht nach HANDLIRSCH (1924) vielleicht modifizierten Cerci. Gonapophysen fehlen.

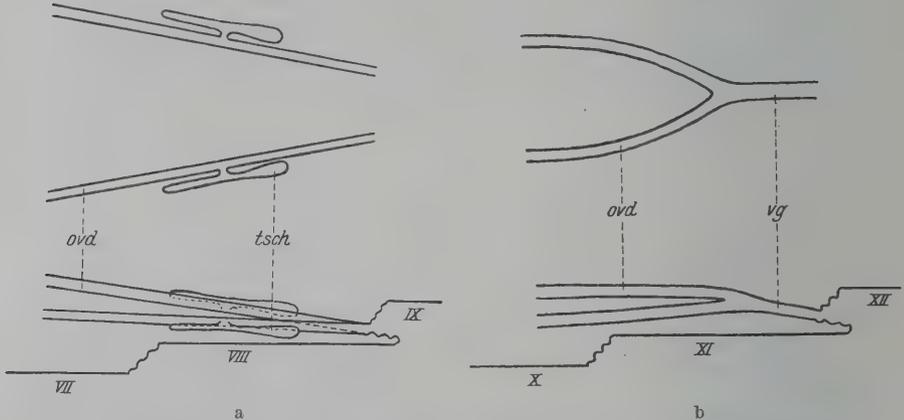


Abb. 53. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Protura*. a. mit paariger Geschlechtsöffnung (*Protapteron*), b. mit einfacher Geschlechtsöffnung, VII, VIII, IX, X, XI, XII. 7., 8., 9., 10., 11., 12. Sternit, *ovd* Ovidukte, *tsch* Taschen der Ovidukte, *vg* Vagina.

4. *Collembola* (Abb. 54).

Die kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einer ebenfalls ziemlich kurzen Vagina, die nach BERLESE (1909) hinter dem 8. Sternit, nach DEGENER (1928) aber auf dem 5. Sternit ausmündet. Bei den *Aphoruridae* läßt sich nach DEGENER (1928) ein kurzer Eiergang von der Vagina unterscheiden. Bei *Tomocerus plumbeus* L. hat die Vagina knapp hinter der Einmündung der Ovidukte eine ventrale unpaare Aussackung, die von SCHNEIDER (1885) als Receptaculum seminis, von DEGENER (1928) aber als Bursa copulatrix gedeutet wird. Ein ebensolches zweilappiges Anhangsorgan besitzen die *Poduridae*. Auch bei den *Aphoruridae* wird ein Anhang der Vagina als Receptaculum seminis gedeutet, seine Lage jedoch nicht genau angegeben (DEGENER 1928). Gonapophysen fehlen (HANDLIRSCH 1924).

Pterygogenea.

A. Ephemeroidea.

Ephemerida (Abb. 55).

Die Geschlechtsausführlwege der *Ephemerida* sind vollkommen paarig und bestehen lediglich aus den mesodermalen Ovidukten. Die paarige Geschlechtsöffnung liegt hinter dem 7. Sternit am Grunde der Intersegmentalfalte (PALMÉN 1884). Diese ist in den meisten Fällen in keiner Weise besonders ausgebildet. Bei

einigen Arten der Gattung *Heptagenia* (*venosa* ETN. usw.) kommt es jedoch zu gewissen Differenzierungen (PALMÉN 1884). Der Hinterrand des 7. Sternites ist entweder in seiner ganzen Breite oder vor allem in der Mitte lamellenartig vorgezogen, reicht so bis auf die Mitte des 8. Sternites (Ovivalvula) und schließt die Intersegmentalfurche stärker von der Außenwelt ab. Die Intersegmentalfalte selbst ist stärker vertieft und besitzt auf ihrer Dorsalwand einen Längswulst, der das Lumen bis zu einem gewissen Grade in zwei Hälften teilt. In der Ventralwand der Intersegmentalfurche finden sich in der Nähe der Oviduktöffnungen manchmal zwei von starkem Chitin ausgekleidete Taschen, die von PALMÉN (1884) als *Bursae copulatrix* oder *Receptacula seminis* gedeutet werden. Bei *Siphururus lacustris* ETN. endlich ist nach DRENKELFORT (1910) die Differenzierung noch weiter fortgeschritten. Die Ovivalvula ist wenig entwickelt, dagegen finden sich in der Nähe der Oviduktöffnungen die beiden schon bei *Heptagenia venosa* ETN. gefundenen Taschen wieder, die hier lediglich als *Bursae copulatrix* dienen, und

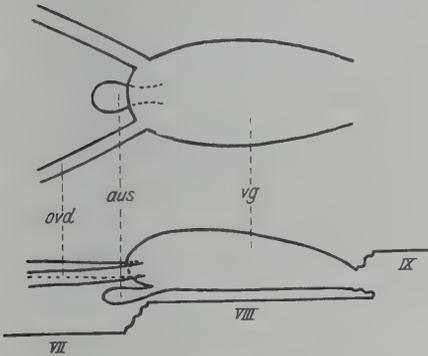


Abb. 54.

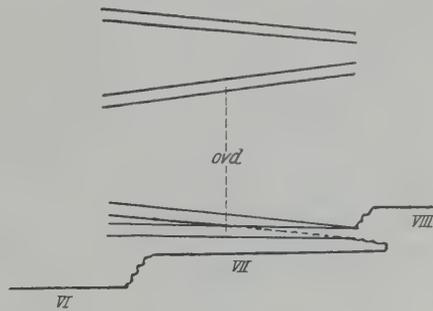


Abb. 55.

Abb. 54. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Collembola*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, *aus* ventrale Aussackung der Vagina, *ovd* Ovidukte, *vg* Vagina. — Abb. 55. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Ephemeroidea*. VI, VII, VIII 6., 7., 8. Sternit, *ovd* Ovidukte.

außerdem ist das Vorderende der Intersegmentalfurche in der Mitte zu einer langen sackförmigen Tasche ausgezogen, die sich nach hinten und oben umschlägt und als unpaares *Receptaculum seminis* dient. *Bursae copulatrix* sowie *Receptaculum seminis* haben natürlich keinerlei Beziehung zu den gleichgenannten Gebilden bei höheren Insekten. Gonapophysen fehlen vollständig.

B. Libelluloidea.

Odonata (Abb. 56).

Die Vagina der *Odonata* ist kurz und weit, in ihr Vorderende münden die Ovidukte. TILLYARD (1917), der die Vagina als Spermatheka oder Bursa bezeichnet, weil bei der von ihm untersuchten Form *Petalura gigantea* LEACH ein *Receptaculum seminis* offenbar fehlt und daher die Vagina von Sperma erfüllt ist, gibt an, daß die Vagina von einem vorspringenden Chitinring versteift wird. Vorn in die Dorsalwand der Vagina mündet nach FENARD (1897), dem auch BERLESE (1909) und DEGENER (1928) folgen, ein kugeliges gestieltes Anhangsorgan und außerdem seitlich etwas weiter hinten zwei keulenförmige Taschen. Nach TILLYARD (1917) fehlt bei der *Petalura gigantea* LEACH das unpaare Anhangsorgan und die paarigen Taschen vereinigen sich auf der Dorsalseite zu einem kurzen unpaaren Ausführungsgang, der auf der Dorsalseite der Vagina mündet. Sämt-

liche Anhangsorgane sind mit dickem Chitin ausgekleidet. Ihre Deutung ist eine sehr verschiedene. FENARD (1897) hält das unpaare gestielte Anhangsorgan für eine Kopulationstasche, BERLESE (1909) lediglich für ein Divertikel der Vagina, während DEEGENER (1928) überhaupt keine Deutung hierfür gibt. Die beiden paarigen Taschen werden von FENARD (1897), BERLESE (1909) und DEEGENER (1928) als Receptacula seminis gedeutet, von TILLYARD (1917) aber als accessoriale Säcke (accessory sacs). Der Vergleich mit höheren Insekten läßt bei der Unsicherheit aller anderen Deutungen wohl keinen Zweifel, daß das unpaare gestielte Anhangsorgan als Receptaculum seminis zu deuten ist, zumal gerade bei seinem Fehlen die Vagina von Sperma erfüllt ist (TILLYARD 1917), also offenbar dessen Stelle vertritt, während die beiden keulenförmigen Taschen wohl als Anhangsdrüsen zu deuten sind. Die Geschlechtsöffnung liegt am entwickelten Tier in der Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit, nach VAN DER WEELE (1906) soll diese Stellung jedoch sekundär sein. Nach ihm bildet sich die weibliche Geschlechtsöffnung wie die männliche auf der Mitte des 9. Sternites und rückt erst

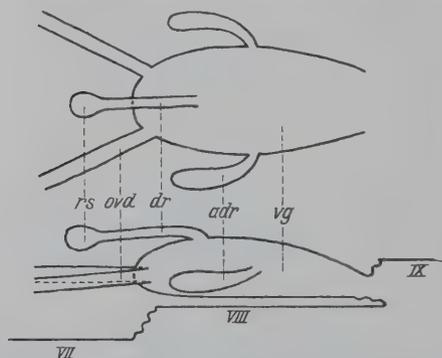


Abb. 56. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der Odonata. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

im Laufe der Entwicklung an den Vorderrand. Die Abbildungen, die VAN DER WEELE jedoch gibt, zeigen die weibliche Geschlechtsöffnung immer bereits ziemlich nach dem Vorderrande des 9. Sternites, so daß ich eher glaube, es handle sich um eine geringfügige Verschiebung der weiblichen Geschlechtsöffnung auf das 9. Sternit während der Entwicklung. Auch BERLESE (1909) gibt an, daß die weibliche Geschlechtsöffnung bei *Aeschna grandis* L. auf der Mitte des 9. Sternites liege, doch zeigen seine Abb. 343 A und B (S. 300) unzweideutig, daß die beiden Platten, die er als die vordere Hälfte des 9. Sternites ansieht, lediglich

basale Abgliederungen des vorderen Gonapophysen sind, wie sie auch MEISENHEIMER (1921) bei *Calopteryx* beschreibt, und daher zum 8. Sternit gehören. Noch klarer wird das beim Betrachten der BERLESESCHEN Abb. 360 A und B (S. 308) über die Entwicklung der Gonapophysen von *Aeschna grandis* L., wo deutlich zu sehen ist, daß keinerlei Teile des 9. Sternites vor der Ursprungsstelle des vorderen Gonapophysenpaares liegen. Ein Vergleich mit Abb. 357 (S. 308) zeigt zugleich, daß BERLESE genau die gleichen Stücke, die er bei *Aeschna grandis* L. als vordere Teile des 9. Sternites deutet, bei *Caloptenus italicus* L., einer Acridiide, als Basalglieder der vorderen Gonapophysen, also zum 8. Sternit gehörig, auffaßt.

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist umstellt von drei Paaren von Gonapophysen. Diese sind mäßig groß, die vorderen und inneren von der Form flacher, zugespitzter, etwa schwertförmiger Zapfen, die seitlichen sind ihrer ganzen Länge nach mit dem 9. Sternit verwachsen und machen daher ungefähr den Eindruck von Längsfalten. An ihrer Spitze können Styli sitzen. Der eigentliche Legesäbel wird nach KOLBE (1893) von den vorderen und inneren Gonapophysen gebildet, die jederseits durch Grat und Nut fest miteinander verbunden sind. Dieser Legesäbel liegt zwischen den beiden äußeren, deckenden Gonapophysen dem 9. Sternit an.

Bei den *Zygoptera* sind die Gonapophysen immer wohlentwickelt und die Styli vorhanden. Bei den *Anisoptera* tritt nach VAN DER WEELE (1906) eine allmähliche Reduktion der Gonapophysen ein. Bei den *Aeschninae* sind die Verhältnisse noch ähnlich wie bei den *Zygoptera*, bei den *Petalurinae* sind die äußeren Gonapophysen bereits stark reduziert und die Styli klein. In den Unterfamilien *Cordulegastrinae*, *Gomphinae*, *Cordulinae* und *Libellulinae* fehlen die Styli bereits ganz und die Reduktion der Gonapophysen schreitet fort, und zwar zuerst die der äußeren, dann die der inneren und schließlich die der vorderen. Am weitesten ist die Reduktion bei der Gattung *Libellula* fortgeschritten. Bei *Libellula depressa* L. sind die vorderen Gonapophysen verwachsen und sehr stark reduziert. Am 9. Sternit finden sich noch Rudimente der inneren Gonapophysen, die äußeren sind gänzlich geschwunden.

C. Perlariae (Abb. 57).

Die Vagina ist bei den *Perlariae* immer wohlentwickelt und stellt eine weite halbkugelige bis zylindrische Tasche vor, die in die Intersegmentalfalte hinter dem 8. Sternit mündet. Nur bei der Gattung *Taeniopteryx* ist nach KLAPÁLEK (1896) die Geschlechtsöffnung auf die Fläche des 8. Sternites verschoben. Die Ovidukte münden meist getrennt nahe dem Vorderende der Vagina, manchmal ist jedoch ein besonderer Eiergang ausgebildet. KLAPÁLEK (1896) gibt ihn für *Chloroperla grammatica* SCOP., wo er aber in der Abbildung nicht zu erkennen ist, und für *Taeniopteryx trifasciata* PICT. an. Hier ist er auch in der Abbildung deutlich zu erkennen. Da aber bei der zweiten untersuchten Art der Gattung, *Taeniopteryx nebulosa* L., sich ein solcher Eiergang nicht findet, seine Ausbildung also sehr wenig konstant ist, halte ich es noch für zweifelhaft, ob dieses Gangstück tatsächlich dem Eiergange bei höheren Formen (*Coleoptera* usw.) homolog ist oder nicht doch nur eine Verschmelzung der Endteile der Ovidukte darstellt. Ein Receptaculum seminis ist nach KLAPÁLEK (1896) mit Ausnahme von *Capnia nigra* PICT. überall nachgewiesen und liegt auf der Dorsalseite der Vagina. Es ist meist ziemlich weit, kugelig oder eiförmig und sitzt entweder dem hinteren Teile der Vagina direkt auf ohne Zwischenschaltung eines Ausführungsganges (*Dictyopteryx microcephala* PICT.) oder ist mit ihr durch einen Stiel verbunden. Dieser ist entweder scharf von der Samenkapsel abgesetzt (*Chloroperla grammatica* SCOP., *Nemura variegata* OLIV., *Taeniopteryx trifasciata* PICT.) oder geht allmählich in diese über (*Leuctra cylindrica* D. G., *Leuctra nigra* OLIV.), wobei im zweiten Falle das Receptaculum seminis auf das Vorderende der Vagina verschoben erscheint und der Ausführungsgang vollkommen mit der Vagina verwachsen ist. Bei *Isopteryx tripunctata* PICT. stellt das Receptaculum seminis einen langen, dünnen, aufgeknäuelten, am Ende etwas erweiterten Gang dar, bei *Nemura inconspicua* PICT. ist es ein dicker, gewundener, der Vagina aufliegender Schlauch, während bei *Taeniopteryx nebulosa* L. das Receptaculum seminis ungestielt ist und außerdem einen weiten, schlauchförmigen Anhang besitzt. Immer aber mündet das Receptaculum seminis ziemlich nahe der Mündung der Vagina. Eine Bursa copulatrix ist bis jetzt nur bei *Nemura variegata* OLIV. beobachtet und stellt einen weiten, dünnwandigen, auf der Dorsalseite des Vorderendes der Vagina gelegenen Sack vor. Drüsen sind nur bei wenigen Arten beobachtet. Bei *Dictyopteryx microcephala* PICT. sitzen auf der Ventralseite der Vagina gegenüber der Mündung des Receptaculum seminis acht kurze Drüsenschläuche, die KLAPÁLEK (1896) für Schleimdrüsen hielt und die vielleicht den Anhangsdrüsen höherer Formen entsprechen. Bei *Chloroperla grammatica* SCOP. finden sich am Ductus receptaculi eine Anzahl von kurzen, oft gegabelten Drüsen mit engen Ausführungsgängen, die vielleicht eine ähnliche Funktion haben wie die Receptaculardrüsen bei höheren Formen.

Ob diese Drüsen aber den gleich gelegenen bei höheren Formen homolog sind, halte ich bei dem vereinzelt Auftreten derselben bei den *Perlariae* noch für sehr zweifelhaft.

Die Geschlechtsöffnung wird bei vielen Formen durch eine Subgenitalplatte verdeckt, die eine Verlängerung eines der vorhergehenden Sternite darstellt. In den allermeisten Fällen bildet das 8. Sternit die Subgenitalplatte und kann bis

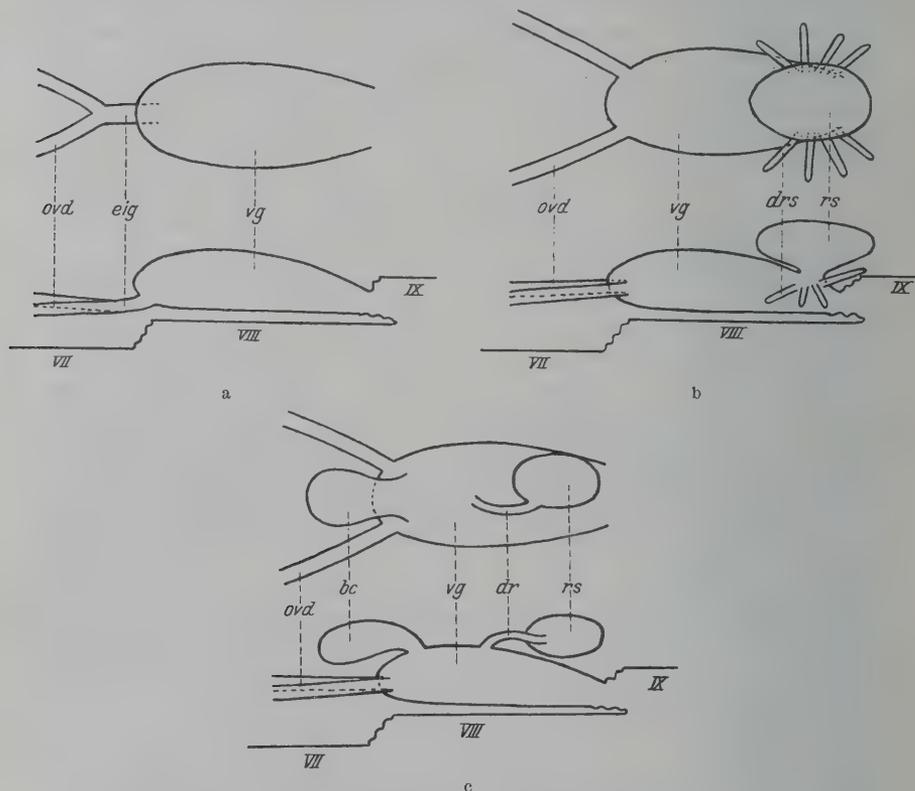


Abb. 57. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Perlariae*. a mit Eiergang und ohne Receptaculum seminis, b mit ungestieltem Receptaculum seminis und Receptaculardrüsen, c mit gestieltem Receptaculum seminis und Bursa copulatrix. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, bc Bursa copulatrix, dr Ductus receptaculi, drs ? Receptaculardrüsen, eig Eiergang, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

fast an den Hinterrand des 9. Sternites reichen, z. B. *Dictyopteryx microcephala* PICT. Meist ist sie viel weniger stark entwickelt, oft kaum vorgezogen, ihr Hinterrand kann verschieden geformt sein. Nur bei der Gattung *Nemura* wird die Subgenitalplatte vom 7. Sternit gebildet, das am Hinterrande stumpf dreieckig vorgezogen ist. Dieser Fortsatz liegt in einer Vertiefung des 8. Sternites und reicht bis an dessen Hinterrand. Bei der Gattung *Taeniopteryx* fehlt zugleich mit der abweichenden Lage der Geschlechtsöffnung auch eine Subgenitalplatte (KLAPÁLEK 1896). PALMÉN (1884) nennt die Subgenitalplatte Ovivalvula und homologisiert sie mit der gleichbenannten Platte der *Ephemerida*. Diese ist aber nur der Subgenitalplatte bei der Gattung *Nemura* homolog, da diese ebenfalls dem 7. Ster-

nit angehört. Die Subgenitalplatte der übrigen *Perlariae* wird aber vom 8. Sternit gebildet und ist der der *Ephemeridea* und der Gattung *Nemura* nur homonom.

Äußere Geschlechtsanhänge (Gonapophysen), sowie Styli fehlen nach KLA-PÁLEK (1896) vollkommen, nach WALKER (1919) soll nahe dem Hinterrande der Subgenitalplatte manchmal ein Paar von Fortsätzen sitzen, die er mit den äußeren Gonapophysen in Beziehung zu bringen sucht, was aber schon deshalb unmöglich ist, da die äußeren Gonapophysen ja am 9. Segment auftreten.

D. Embiodea (Abb. 58).

Die Kenntnis über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der *Embiodea* ist noch äußerst gering. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Untersucher hinter dem 8. Segment. Nach MELANGER (1903) ist bei *Embia texana* MEL. eine kurze unpaare Vagina entwickelt, in die die paarigen Ovidukte einmünden. Ein mächtiges Receptaculum seminis öffnet sich mit etwas gedrehtem Ausführungsgang in die Vagina. Anhangsdrüsen sind nicht vorhanden. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen.

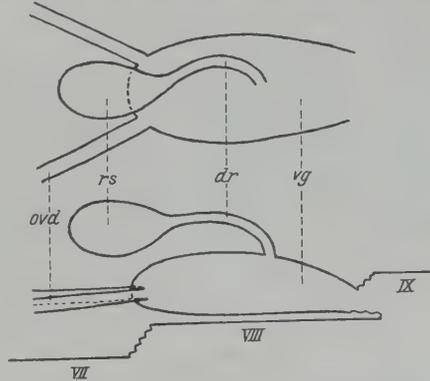


Abb. 58. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Embiodea*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, dr Ductus receptaculi, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

E. Orthoptera.

1. Saltatoria (Abb. 59).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Saltatoria* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine schlauchförmige, oft nur kurze (*Apotettix* nach HARMAN 1925) Vagina. In ihr Vorderende münden die beiden, meist ziemlich weiten und kurzen, manchmal aber auch langen und dünnen (*Liogryllus campestris* L. nach BERLESE 1909) Ovidukte. Diese sind bei den *Acrydiodea* nach FENARD (1896, 1897) über die Einmündungsstelle der Ovarialschläuche nach vorn zu einem ziemlich weiten, gewundenen, vorn blind geschlossenen Kanal verlängert, der als Drüse dient und ein Sekret absondert, das die Eier zu Ballen verkleben soll (IMMS 1925). Bei *Myrmecophila*, zu den *Gryllodea* gehörig, sind nach SCHIMMER (1909) die Ovidukte und die Vagina in Falten gelegt und von einer kräftigen Muscularis umhüllt. Außerdem findet sich hier eine sonst immer fehlende Bursa copulatrix in Form eines dorsalen Divertikels der Vagina, das mit dieser durch einen senkrechten Spalt in Verbindung steht. Nach SCHIMMER (1909) würde auch der hinterste Teil der Vagina zur Bursa copulatrix zu rechnen sein, so daß also die Vagina in die Bursa copulatrix und diese erst in den Legesäbel münden würde. Da die Bursa copulatrix der Insekten aber lediglich eine Differenzierung der Vagina darstellt und in vielen Fällen von dieser nicht scharf abgesetzt ist, halte ich es für vorteilhafter, lediglich den dorsalen Blindsack als Bursa copulatrix zu bezeichnen, wie das auch bei allen übrigen Insekten geschehen ist. Die Bursa copulatrix ist von besonders starkem Chitin ausgekleidet.

Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Bei den *Locustoidea* schwankt die Gestalt je nach der Gattung, der Ausführungsgang ist meist dick, kurz und gerade und mündet dorsal in die Vagina (BERLESE 1909). Bei *Locusta*

viridissima L. ist nach LEYDIG (1859) das Receptaculum seminis nur klein, der Ausführungsgang von einer dicken Chitinschichte ausgekleidet. Bei *Myrmecophila* ist es groß, eiförmig, mit langem dünnem Stiel, der hinter der Bursa copulatrix in die Dorsalwand der Vagina nahe ihrer Mündung in den Legesäbel mündet. Eine Receptaculardrüse fehlt, doch ist der Anfangsteil des Ausführungsganges (am Receptaculum seminis) drüsig und scharf vom nicht drüsigen Teil

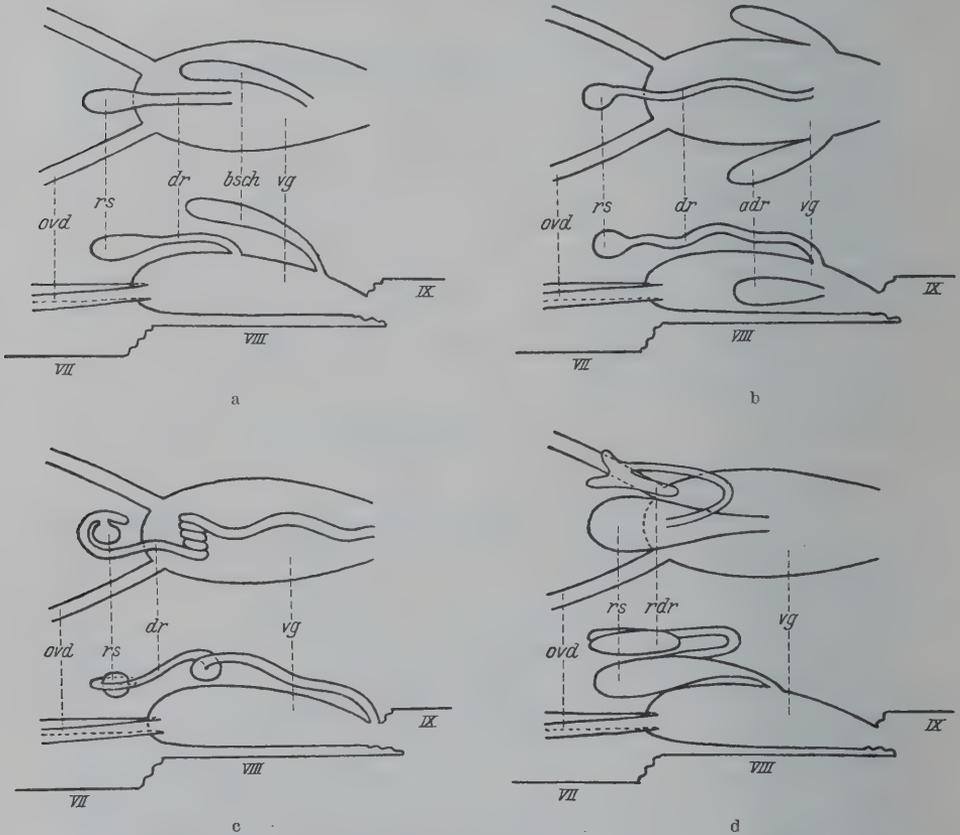


Abb. 59. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Saltatoria*. a *Locustariae*, b *Gryllotalpa*, c *Acrydiodea*, d *Apotettix*, VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, adr Anhangsdrüsen, bsch dorsaler Blindschlauch, dr Ductus receptaculi, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüsen, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

geschieden (SCHIMMER 1909). Bei anderen *Gryllodea* ist der Ausführungsgang der nierenförmigen Samenkapsel sehr lang, dünn, aufgeknäuelnd und mündet dorsal nahe dem Vorderende der Vagina (BERLESE 1909). Sehr lang ist auch der Ausführungsgang des Receptaculum seminis bei *Gryllotalpa*. Paarige Anhangsdrüsen besitzen unter den *Locustioidea* nur die *Gryllotalpidae* und diese dienen hier als Schleimdrüsen (FENARD 1896). Bei den *Locustariae* mündet ein unpaarer gebogener Blindschlauch in die Dorsalwand der Vagina vor ihrer Mündung (FENARD 1896, BERLESE 1909, IMMS 1925) und soll nach BERLESE (1909) als Anhangsdrüse dienen. Auch bei den *Acrydiodea* ist immer eine rundliche oder nierenförmige

Samenkapsel vorhanden, mit dicker Muskelhülle und langem, oft aufgeknäueltem Ausführungsgang, der sich vorn über die Einmündungsstelle der Samenkapsel in einen kleinen Zipfel fortsetzt. Die Mündung des Ausführungsganges des Receptaculum seminis liegt sehr weit hinten, meist hinter der Mündung der Vagina in die Vulva (FENARD 1896), nach BERLESE (1909) sogar ein Segment hinter der Geschlechtsöffnung. Die letzte Angabe ist bestimmt falsch, denn bei anderen *Acrydiodea* (z. B. *Apotettix*, siehe weiter unten) mündet das Receptaculum seminis ganz normal, wenn auch ziemlich weit hinten in die Dorsalwand der Vagina. Offenbar ist bei den meisten *Acrydiodea* die Mündung des Receptaculum seminis sehr weit nach hinten gerückt, bis sie schließlich in der Dorsalwand der Intersegmentalfurche (= Vulva) zu liegen kommt. Daß aber eine Verlagerung um ein ganzes Segment stattfindet, wie BERLESE (1909) behauptet, halte ich für ausgeschlossen. Anhangsdrüsen fehlen. Die Gattung *Tettix* unterscheidet sich nach FENARD (1896) von den übrigen *Acrydiodea* dadurch, daß das Receptaculum seminis eine Receptaculardrüse besitzt und der Ausführungsgang des Receptaculum seminis völlig geschwunden ist. Eine Zwischenstellung nimmt vielleicht *Apotettix eurycephalus* HANCOCK ein, wo nach HARMAN (1925) ein mäßig langer, ziemlich breiter und nach der Abbildung nicht scharf von der kugeligen Samenkapsel abgesetzter Ausführungsgang ausgebildet ist, der sich in der Dorsalwand der Vagina nahe ihrer Ausmündung öffnet. Die Receptaculardrüse, die etwas gelappt ist mit langem, dünnem, U-förmig gebogenem Ausführungsgang, der in die Basis des Receptaculum seminis einmündet, liegt der Samenkapsel dorsal auf. Nach FENARD (1896) ist die Samenkapsel immer, besonders aber bei den *Gryllodea* und *Acrydiodea* von einer dicken Chitinintima ausgekleidet, in der sich häufig Drüsenkanälchen nachweisen lassen. Bei den *Locustariae* und *Acrydiodea* konnte FENARD (1896) im Epithel des Receptaculum seminis auch Drüsenzellen feststellen.

Die weibliche Geschlechtsöffnung ist im typischen Falle bei den *Locustariae* und *Grylloblattidae* von drei Paaren von langen, stabförmigen Gonapophysen umstellt, von denen die vorderen dem 8., die inneren und äußeren aber dem 9. Sternit angehören und die sich zu einem langen, das Abdomen weit überragenden Lege-säbel zusammenlegen. Vordere und äußere Gonapophysen bilden ein Rohr, in dessen Innerem die inneren Gonapophysen liegen. Die äußeren und inneren Gonapophysen sind durch je einen Grat in je eine Nute der vorderen Gonapophysen eingelassen, wodurch eine sehr feste gegenseitige Verbindung zustande kommt. Die vorderen Gonapophysen sind nach WALKER (1919) in ein kurzes Basalstück (Basivalvula) und den langen Schaft gegliedert. Eine ähnliche, aber nicht so scharf ausgeprägte Zweiteilung findet sich auch bei den äußeren Gonapophysen. An der Basis der Gonapophysen finden sich nach DEWITZ (1875) komplizierte Chitinbildungen, die zur Befestigung und als Ansatzpunkt der Muskeln für die Bewegung der Gonapophysen dienen. Das 8. Sternit ist wohl entwickelt und mit Ausnahme der *Grylloblattidae* (WALKER 1919) mehr minder zu einer Subgenitalplatte modifiziert, während das 9. Segment meist nur mehr in Resten vorhanden und fast senkrecht zum 8. Sternit aufgerichtet ist (WALKER 1919).

Bei den *Tridactylidae* ist der Ovipositor nach WALKER (1919) manchmal stark reduziert, bei Formen aber, die nicht subterran leben, ziemlich gut entwickelt. Nach HANDLIRSCH (1924) ist er dagegen entweder fehlend oder doch reduziert und nur von zwei Paaren von Gonapophysen gebildet. Der Ovipositor der *Gryllodea* ist wohlentwickelt und weit vorragend, nur bei den *Gryllotalpidae* sehr stark reduziert, nicht vortretend, nach WALKER (1919) eine Folge der subterranean Lebensweise. Nach MEISENHEIMER (1921) sind alle drei Paare der Gonapophysen ausgebildet, das innere Paar ist aber nur sehr wenig entwickelt. Nach HANDLIRSCH

(1924) dagegen sind nur zwei Paare von Gonapophysen vorhanden, doch dürfte er die kleinen inneren Gonapophysen übersehen haben. Auch SCHIMMER (1909) gibt an, daß bei *Myrmecophila* die inneren Gonapophysen ganz fehlen. Bei den *Acrydiodea* sind die Gonapophysen sehr kräftig, kurz, breit, blattförmig und ragen nicht über das Abdomenende vor. Es sind alle drei Paare wohlentwickelt, die inneren sind zart, klein und nur halb so lang als die vorderen und äußeren und liegen vollkommen zwischen diesen verborgen (BERLESE 1909, IMMS 1925). HARMAN (1925) bezeichnet die inneren Gonapophysen als „apodemes“ und rechnet sie nicht zum Ovipositor, der nach ihm also nur aus zwei Paaren von Gonapophysen besteht.

2. *Phasmida* (Abb. 60).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Phasmida* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine lange, schlauchförmige Vagina, in deren Vorderende die langen dünnen Ovidukte münden. Diese setzen sich wie bei den *Acrydiodea* über die Ein-

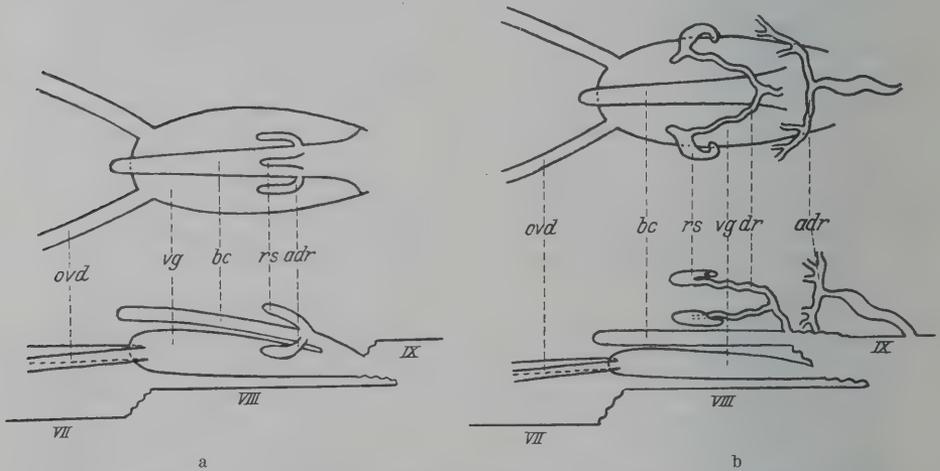


Abb. 60. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Phasmida*. a *Leptynia*, b *Diapheromera*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, adr Anhangsdrüsen, bc Bursa copulatrix, dr Ductus receptaculi, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

mündung der Ovarialschläuche nach vorn in je einen engen, aber offenbar nicht drüsigen Blindsack fort, der sich an die ventrale Körperwand ansetzt. Die Ovidukte sind von Ring- und Längsmuskeln umhüllt. Die Muskulatur der Vagina ist sehr kräftig. Dorsal von der Vagina liegt eine lange, enge nach vorn verjüngte Bursa copulatrix, die auf der Dorsalwand der Vagina in deren Mündungsbereich in Form eines Längsschlitzes ausmündet. Die Wandung der Bursa copulatrix ist zart, auf ihrer Dorsalseite befinden sich Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen. An das Vorderende der Bursa copulatrix setzen zwei nach vorn verlaufende Muskeln an. Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Es ist meist klein, ohne deutlich abgesetzten Stiel und öffnet sich in der Dorsalwand der Bursa copulatrix gegenüber der Mündung derselben in die Vagina. Manchmal ist das Receptaculum seminis paarig (*Menexenus*) und außerdem stark verlängert (*Clitumnus*). Bei *Leptynia* mündet auf der Ventralseite der Bursa copulatrix jederseits ein kurz gestielter Blindsack, bei *Bacillus* sind diese sehr klein, bei *Menexenus* und *Clitumnus* finden sich jederseits zwei Schläuche, die mit kurzem gemeinsamem

Ausführungsgang in die Bursa copulatrix münden. Bei *Dixippus* endlich sind die Schläuche jederseits stark verzweigt und aufgeknäuelte. Diese paarigen Anhänge sind fast immer drüsiger Natur und werden wohl am besten als Anhangsdrüsen bezeichnet. Ihre Funktion ist noch nicht geklärt. Das Receptaculum seminis ist von einer dicken Chitinintima ausgekleidet, im Epithel finden sich zahlreiche Drüsenzellen, deren Kanälchen die Intima in radiärer Richtung durchziehen. Bei *Leptynia* soll das Receptaculum seminis funktionslos geworden sein (auch bei befruchteten Weibchen sollen sich im Receptaculum seminis keine Spermatozoen vorfinden) und die beiden seitlichen Blindsäcke (Anhangsdrüsen) als Spermaspeicher dienen. Entsprechend dieser Funktionsänderung lassen sich weder im Receptaculum seminis noch in den seitlichen Blindsäcken Drüsenzellen mit ihren Kanälchen nachweisen. *Bacillus* soll eine Zwischenstellung einnehmen, indem die Drüsenzellen im Receptaculum seminis spärlicher und in Gruppen gestellt sind (DE SINÉTY 1901).

MARSHALL u. SEVERIN (1906) untersuchten *Diapheromera femorata* SAY. Sie kommen im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie DE SINÉTY. Vagina und Bursa copulatrix sind von einer gemeinsamen Muskelhülle umgeben, die der Hauptsache nach aus längsverlaufenden Fasern besteht. Die hintere Begrenzung der Bursa copulatrix scheint mir jedoch unrichtig zu sein. Nach der Ansicht von MARSHALL u. SEVERIN besteht die Bursa copulatrix aus einem engen vorderen und einem weiten hinteren Teil, in den von der Ventralseite die Vagina einmündet und der sich seinerseits dann hinter dem 8. Sternit nach außen öffnet. Dieser hintere weite Teil scheint mir jedoch etwa von der Stelle an, wo ventral die Vagina mündet, nicht mehr dem Geschlechtsapparat anzugehören, sondern lediglich die Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit darzustellen. Dafür spricht vor allem auch, daß das Lumen der sogenannten Bursa copulatrix dort plötzlich bedeutend weiter wird und daß dorsal die inneren Gonapophysen ansetzen, die nicht mehr den Geschlechtsausführungsgängen angehören, sondern schließlich auch hier, wie bei allen anderen Insekten, am Vorderrande des 9. Sternites befestigt sind (vgl. MARSHALL u. SEVERIN 1906, Tafel 22, Abb. 55). Es münden also Vagina und Bursa copulatrix dicht übereinander, aber offenbar getrennt aus, während nach DE SINÉTY bei anderen *Phasmida* die Bursa copulatrix sich noch in den hinteren Teil der Vagina öffnet. Es sind zwei Receptacula seminis vorhanden, mit gewundenen Ausführungsgängen, die sich zu einem unpaaren Gang vereinen, der in der Dorsalwand der Bursa copulatrix, dort wo sie sich erweitert, einmündet. Die Receptacula seminis sind von einer Längsmuskulatur umhüllt und haben eine sehr dicke Chitinintima, in deren Wandung sich zahlreiche Drüsenzellen finden, deren Kanälchen durch die Intima hindurch in das Lumen der Receptacula seminis sich öffnen. MARSHALL u. SEVERIN haben den unpaaren Gang der Receptacula seminis nicht beobachten können, sondern erschließen ihn daraus, daß sie in Schnittserien nur eine Mündung finden konnten. Die Anhangsdrüsen bestehen aus zwei langen, engen, verzweigten Röhren, die sich zu einem gemeinsamen Gang vereinigen, der als Reservoir dient und ein wesentlich weiteres Lumen, eine Hülle aus Längs- und Ringmuskulatur, dickere Chitinintima und keine Drüsenzellen mehr besitzt und hinter dem Lege säbel, also auf dem 9. Sternit sich öffnet. In ihrer Lage zeigen die Anhangsdrüsen von *Diapheromera femorata* SAY. somit große Ähnlichkeit mit der der *Blattaeformia* und der *Hymenoptera* und weichen von den Befunden ab, die DE SINÉTY (1901) bei anderen *Phasmida* feststellte. Allerdings sind die Angaben DE SINÉTYS, daß die Anhangsdrüsen ventral in die Bursa copulatrix münden, auffällig und beruhen vielleicht auf Beobachtungsfehlern, da DE SINÉTY ja Schnittserien nicht anfertigte. Vor allem in den Fällen, wo die Anhangsdrüsen lang und schlauch-

förmig sind, dürfte dies der Fall sein, während vielleicht die gleichbenannten Bildungen bei anderen Formen diesen nicht homolog sind. Sie sollen ja zum Teil auch andere Funktion haben (*Leptynia*). Klarheit wird hier erst eine Nachuntersuchung schaffen können.

Die Gonapophysen sind klein, manchmal etwas reduziert und von dem als Subgenitalplatte entwickelten 8. Sternit größtenteils verdeckt. Es sind alle drei Paare ausgebildet, sie legen sich jedoch zu keinem Legesäbel zusammen. Nach WALKER (1919) sind sie manchmal unvollkommen chitinisiert und die inneren Gonapophysen mit Ausnahme der Spitzen dorsal verwachsen. Die Styli fehlen.

3. *Dermaptera* (Abb. 61).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Dermaptera* liegt hinter dem 9. Segment. Die entwicklungsgeschichtliche Ursache dieses von den übrigen *Orthoptera* abweichenden Verhaltens habe ich in den vorhergehenden Kapiteln besprochen. Die Geschlechtsöffnung führt in eine Vagina, an deren Vorderende die beiden Ovidukte einmünden. Ein kleines Receptaculum seminis mündet nach IMMS (1925)

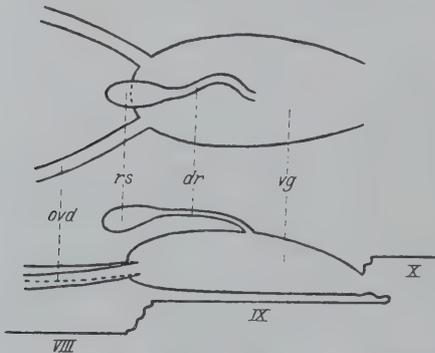


Abb. 61. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Dermaptera*. VIII, IX, X 8., 9., 10. Sternit, *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

bei *Forficula auricularia* L. mit gewundenem Ausführungsgang ziemlich weit hinten in die Vagina, während nach BERLESE (1909) bei derselben Art das Receptaculum seminis ganz vorn zwischen den Eintrittsstellen der Ovidukte münden soll. Der Bau des ausleitenden Apparates bei *Labidura* ist nach BERLESE (1909) ganz entsprechend, nur scheint nach der schematischen Zeichnung der Ductus receptaculi etwas weiter hinten in die Vagina zu münden. Das Receptaculum seminis ist nach BERLESE (1909) von starkem Chitin ausgekleidet. Andere Anhangsorgane fehlen vollkommen. Nach FENARD (1896) ist bei den *Derma-*

ptera immer ein Receptaculum seminis mit Ausführungsgang vorhanden, beide mit einer sehr kräftigen Chitinintima, die, wie bei den Tracheen, eine Versteifung in Form eines Spiralfadens aufweist. Das 8. und 9. Sternit sind von dem mächtig entwickelten 7. Sternit ganz oder doch fast ganz verdeckt; Subgenitalplatte nach WALKER (1919), ein Verhalten, das stark an die *Blattaeformia* erinnert. Gonapophysen finden sich nach ZACHER (1911) nur noch bei den *Protodermaptera* (HANDLIERSCH 1924, faßt die *Protodermaptera* als Unterfamilie der *Forficulidae* auf und nennt sie *Labidurinae*) in stärkerem Maße entwickelt, und zwar finden sich in der Familie *Pygidiocranidae* bei den Gattungen *Kalocrania* und *Dicrania* die Gonapophysen des 8. Segmentes als lange, an der Basis aufgetriebene Chitinfäden, die das Hinterleibsende überragen und zwischen den Zangen (Cerci) nach oben reichen. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind sehr klein und liegen versteckt über den Gonapophysen des 8. Segmentes. Der Lage nach dürften die Gonapophysen des 9. Segmentes wohl den inneren Gonapophysen entsprechen, die bereits stark rückgebildet sind, während die äußeren Gonapophysen nicht mehr aufzufinden sind. Die Reduktion schreitet also in gleicher Weise wie z. B. bei den *Odonata* fort. Bei *Echinosoma* stellen die Gonapophysen des 8. Segmentes

lange gegliederte Fäden dar, mit einem breiten Basalteil. Die Gonapophysen des 9. Segmentes sind jedoch breite Platten, die die Gonapophysen des 8. Segmentes ventral bedecken und mit kurzem Stiel am 9. Segment festsitzen. Es kann wohl kein Zweifel herrschen, daß es sich hier nicht um die inneren, sondern um die äußeren Gonapophysen handelt, die ja meist die übrigen Gonapophysen ventral umfassen. Die Reduktion der Gonapophysen ist hier also anders, etwa wie bei den *Grylloidea* unter den *Saltatoria* vor sich gegangen, indem zuerst die inneren Gonapophysen vollkommen verschwanden. Auch bei *Pyragra*, *Labidura* und anderen Gattungen sind noch Reste von Gonapophysen zu erkennen. Typische Styli fehlen nach HANDLIRSCH (1924) immer.

4. *Diploglossata* (Abb. 62).

HEYMONS (1912) studierte die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* WALK. und macht auch kurze Angaben über die weiblichen Geschlechtsausführgänge. Danach führen die Ovidukte in einen kurzen Endabschnitt, der über dem verlängerten 7. Sternit, das also eine Subgenitalplatte darstellt, ausmündet und da-

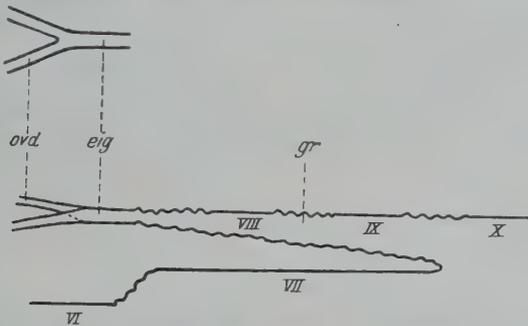


Abb. 62. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Diploglossata*. VI, VII, VIII, IX, 6., 7., 8., 9. Sternit, eig Eiergang, gr Genitalraum, ovd Ovidukte.

her als Eiergang zu bezeichnen ist. Von der Subgenitalplatte wird ein Raum begrenzt, der am besten als Genitalraum bezeichnet wird. Ein Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen sowie auch Gonapophysen und Styli fehlen vollständig.

5. *Thysanoptera* (Abb. 63).

Die *Thysanoptera* sind in zwei scharf geschiedene Gruppen geteilt, die sich auch im Geschlechtsapparat so weitgehend unterscheiden, daß es vorteilhafter ist, sie gesondert zu besprechen.

a) *Phloeothripidae* (*Tubulifera*).

HANDLIRSCH (1924) stellt die *Phloeothripidae* an das Ende seines Systems, sie scheinen jedoch, vor allem was den Geschlechtsapparat anlangt, weit primitiver organisiert zu sein. Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Phloeothripidae* liegt hinter dem 9. Sternit, hat also die gleiche Stellung wie bei den *Dermaptera*. Das Ende der schlauchförmigen, schwach chitinisierten Vagina ist etwas vorstülplbar. In das Vorderende der Vagina münden die beiden kurzen und weiten Ovidukte. Nahe der Mündung der Vagina entspringt aus ihrer Dorsalseite das Receptaculum seminis, das eine ziemlich große Blase darstellt, mit einem mäßig langen engen Ausführungsgang, der vor seiner Mündung in die Vagina ampullen-

artig angeschwollen ist und hier eine Ringmuskulatur besitzt. Die Chitintima ist durchwegs dünn (JORDAN 1888). Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen (JORDAN 1888, HANDLIERSCH 1924).

b) *Thripidae* (*Terebrantia*).

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt hier wie bei den meisten *Orthoptera* hinter dem 8. Sternit und führt in eine schlauchförmige Vagina, in deren Vorderende die kurzen und weiten Ovidukte münden. Ein Receptaculum seminis ist immer vorhanden. Es ist klein mit einem kurzen Ausführungsgang. Von JORDAN (1888) wurde es irrtümlich für eine Schmierdrüse gehalten. Nach UZEL (1895) mündet das Receptaculum seminis ziemlich weit vorn knapp hinter der Eintrittsstelle der Ovidukte. Der Ausführungsgang ist nach KLOCKE (1926) durch einen spiraligen Chitinfaden versteift. An der Basis des Ausführungsganges befindet sich ein Ringmuskel. Er entspricht wohl der Muskulatur an der ampullenartigen

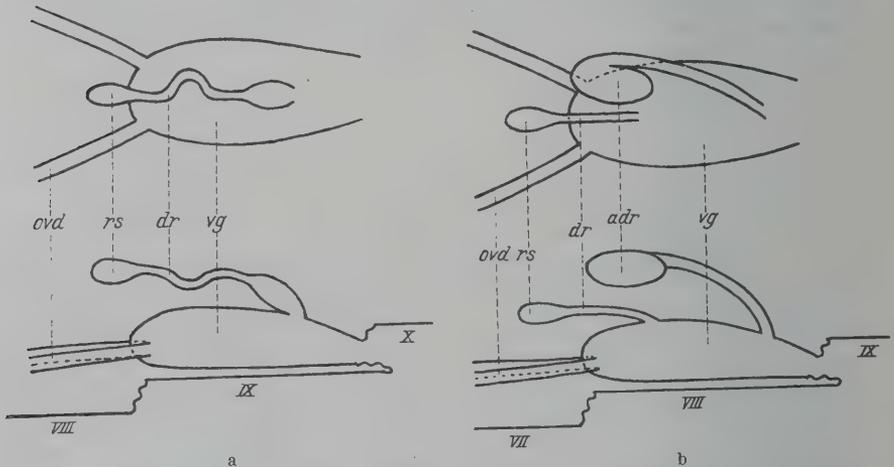


Abb. 63. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Thysanoptera*. a *Phloeothripidae*, b *Thripidae*. VII, VIII, IX, X 7., 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüse, dr Ductus receptaculi, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

Erweiterung des Ductus receptaculi bei den *Phloeothripidae*. Ferner ist noch eine Anhangsdrüse vorhanden (von JORDAN 1888 für das Receptaculum seminis gehalten), die nach UZEL (1895 nach BERLESE 1909) bei *Heliothrips* fehlen soll. Sie ist meist retortenförmig, bei *Heliothrips* jedoch nach JORDAN (1888) eine dickwandige Blase mit kurzem Ausführungsgang. Nach JORDAN (1888) mündet die Anhangsdrüse ziemlich nahe der Geschlechtsöffnung in die Vagina, KLOCKE (1926) dagegen gibt an, daß der Ausführungsgang im Legesäbel ausmünde. Dieser Angabe kann man wohl kaum Glauben schenken, denn die Anhangsdrüse ist unpaar, es müßte also entweder der Ausführungsgang asymmetrisch in einer der beiden Gonapophysen des 9. Segmentes verlaufen oder aber er müßte sich gabeln, wofür aber keinerlei Angaben vorliegen. Außerdem spricht KLOCKE nicht von der Mündung des Ausführungsganges, sondern sagt bloß, daß er nahe der Spitze des Legesäbels aufhöre, er konnte also offenbar eine Mündung nicht finden. KLOCKE hat vermutlich, verleitet durch schlechte Schnitte, das innere in Wahrheit mit der Körperhöhle kommunizierende Lumen der Gonapophysen des 9. Segmentes für die Fortsetzung des Ausführungsganges der Anhangsdrüsen gehalten, während ihm die

wahre Mündung in die Vagina entgangen ist. Da das innere Lumen der Gonapophysen gegen die Spitze zu verschwindet, natürlich ohne Verbindung mit der Außenwelt, so konnte KLOCKE auch keine Mündung finden. In der Zeichnung des weiblichen Geschlechtsapparates von *Aeolothrips fasciata* L. von UZEL (1895 nach BERLESE 1909) findet sich zwar eine Anhangsdrüse, die aber klein ist und ganz vorn zwischen den Eintrittsstellen der Ovidukte auf der Dorsalseite der Vagina mündet. Sie legt sich um das Vorderende der Vagina herum etwas auf deren Ventralseite. Da *Aeolothrips* auch von JORDAN (1888) und KLOCKE (1926) untersucht wurde, die nur die gewöhnliche oben beschriebene Anfangsdrüse fanden, so ist es wahrscheinlich, daß UZEL ein Beobachtungsfehler unterlaufen ist.

Die Geschlechtsöffnung der *Thripidae* ist von zwei Paaren von Gonapophysen umstanden, die dem 8. und 9. Segment angehören. Die des 9. Segmentes dürften ihrer Lage nach den inneren Gonapophysen entsprechen. Vermutlich sind hier primär nur zwei Paare vorhanden, wofür vor allem sprechen würde, daß die beiden Paare fast immer wohlentwickelt sind, während von einem dritten Paar nie auch nur Reste gefunden wurden. Nur bei der Unterfamilie *Merothripinae* sind die Gonapophysen rudimentär. Styli fehlen immer. In der Ruhe liegt der Legesäbel in einer ventralen Furche, die vom 8., 9. und 10. Segment gebildet wird und nach JORDAN (1888) dadurch entsteht, daß die betreffenden Sternite nicht ausgebildet werden und an ihrer Stelle nur eine feine Chitinmembran vorhanden ist. Im Inneren des Körpers befindet sich ein Stütz- und Hebelwerk des Legesäbels, das wohl auf eine endoskelettale Bildung zurückzuführen ist. Die beiden Gonapophysen der gleichen Seite sind durch Grat und Nut fest miteinander verbunden, wobei die Gonapophysen des 9. Segmentes den Grat tragen.

F. Blattaeformia.

1. Blattariae (Abb. 64).

Über die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung sowie die Mündung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen bei den *Blattariae* finden sich in der Literatur recht verschiedene Angaben. Die neueste und, wie es scheint, eingehendste Untersuchung darüber ist die von VOGEL (1925) an *Periplaneta orientalis* L. Danach liegt die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 7. Sternit. Sie liegt jedoch nicht an der Oberfläche des Körpers, sondern führt in den Genitalraum, der dadurch zustande kommt, daß das 8. und 9. Sternit in das Innere des Körpers rücken und zwischen sich und dem mächtig entwickelten 7. Sternit eine weite Tasche, eben den Genitalraum, einschließen. Das 7. Sternit wird als Subgenitalplatte bezeichnet und deckt die folgenden Sternite von der Ventralseite. An seinem Hinterrand schlägt sich die Intersegmentalhaut nicht sofort nach vorn um, sondern verläuft zuerst noch ein Stück nach hinten und bildet so zwei mächtige Genitalklappen (von HANDLIERSCH 1924 Valven genannt, sie finden sich bei den

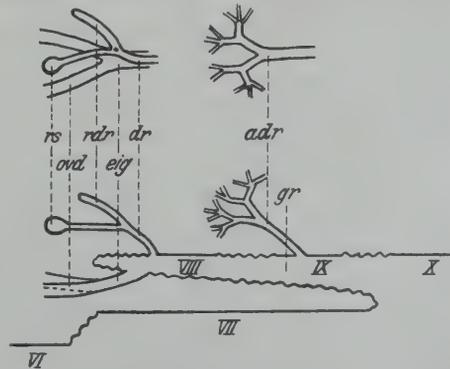


Abb. 64. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Blattariae*. VI, VII, VIII, IX, X 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, gr Genitalraum, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis.

Blattariae. An seinem Hinterrand schlägt sich die Intersegmentalhaut nicht sofort nach vorn um, sondern verläuft zuerst noch ein Stück nach hinten und bildet so zwei mächtige Genitalklappen (von HANDLIERSCH 1924 Valven genannt, sie finden sich bei den

Blattidae und manchen *Corydiidae*, bei den *Phyllodromidae* fehlen sie vollständig, die mitwirken an der Abgrenzung des Genitalraumes. Dieser stellt eigentlich nichts weiter dar als eine übermäßig entwickelte Intersegmentalfurche hinter dem 7. Sternit, wodurch auch die folgenden Segmente ins Innere des Abdomens rücken. Am Grunde dieses Genitalraumes liegt in der Mitte einer etwa sechseckigen, schwach chitinisierten Platte die Geschlechtsöffnung. Diese Platte stellt jedoch lediglich eine etwas stärker chitinierte Partie der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Sternit dar und wird von VOGEL (1925) als Vaginalplatte bezeichnet. Sie liegt am Vorderende der Ventralwand des Genitalraumes, was schon an und für sich sehr gegen eine Deutung als Sternit spricht. Außerdem läßt die Lage der Gonapophysen die Deutung der Vaginalplatte als 8. Sternit nicht zu. Das 8. Sternit liegt der Vaginalplatte gegenüber in der Dorsalwand des Genitalraumes, hat also seine normale Lage beibehalten. Es ist eine hinten abgerundete Platte, an deren Vorderrand das Receptaculum seminis auf einem medianen, stark chitinierten Zapfen ausmündet. Seitlich setzen sich an das 8. Sternit die basalen Teile der vorderen Gonapophysen an. Das 9. Sternit liegt weiter analwärts in der Dorsalwand des Genitalraumes und wird bei der Betrachtung von der Ventralseite von den Basalstücken der Gonapophysen des 9. Segmentes verdeckt. VOGEL (1925) und auch HAASE (1889) beschreiben nur ein Paar von Gonapophysen am 9. Segment, das jedoch zweizählig ist. Ersterer versucht auch diese beiden Äste mit den beiden Gonapophysenpaaren des 9. Segmentes der *Hymenoptera* zu homologisieren. Zweifellos handelt es sich auch bei den *Blattariae* um zwei Paare von Gonapophysen am 9. Segment, die den inneren und äußeren Gonapophysen anderer Insektenordnungen vollkommen homolog sind. Die Gonapophysen sind immer klein, mehr minder unvollkommen chitiniert (WALKER 1919) und ganz im Genitalraum verborgen. Styli fehlen den erwachsenen Weibchen, bei den Larven sind sie noch erhalten. Die beiden Anhangsdrüsen (Kittdrüsen) münden am 9. Segment durch einen unpaaren, medianen Zapfen zwischen den Basalteilen der inneren Gonapophysen nach außen. Sie bestehen aus einer größeren linken und einer kleineren rechten Drüse. Die größere bereitet die Hauptmasse des Sekretes, aus dem der Kokon gebildet wird. Der Mündungsabschnitt beider Drüsen ist mit Muskeln versehen. VOGEL (1925) weist auf die gleiche Lage der Gift- bzw. Eiklebdrüsen bei den *Hymenoptera* hin und setzt diese daher den Kittdrüsen der *Blattariae*, *Mantodea* und anderer *Blattaeformia* (VOGEL gebraucht den Ausdruck *Orthoptera*) homolog. Ich möchte an dieser Stelle auch noch auf die Anhangsdrüsen der *Lepidoptera* hinweisen, die ebenfalls am 9. Segment entstehen und mit gemeinsamem Ausführungsgang münden. Die ungleiche Entwicklung der beiden Drüsen bei *Periplaneta* ist sicherlich nur eine sekundäre Differenzierung infolge einer eingetretenen Funktionsteilung. Ob freilich die Homologie sich soweit treiben läßt, wie es VOGEL (1925) versucht, indem er die größere Drüse von *Periplaneta* mit der Giftdrüse bei *Apis*, die kleinere aber mit der alkalischen Drüse zu homologisieren sucht, scheint mir doch sehr zweifelhaft. Vor allem die Lage der alkalischen Drüse median unter und vor der Giftdrüse und die wohl andere Entstehung als unpaare Ausstülpung der Giftblase sprechen sehr dagegen. Doch entsteht ja die Giftdrüse der *Hymenoptera* aus der Verschmelzung paariger Anlagen und diese dürften den beiden Drüsen von *Periplaneta* entsprechen. Knapp vor der Mündung der Anhangsdrüsen findet sich bei *Periplaneta* nach VOGEL (1925) noch ein kleiner unpaarer Drüsensack, der als Schmierdrüse gedeutet wird. Muskulatur fehlt ihm vollkommen. Das Receptaculum seminis ist gegabelt. Der eine Ast endet mit einer birnförmigen Anschwellung, der andere ist ein einfacher Schlauch. VOGEL (1925) hält beide Schläuche für Receptacula seminis, da er in beiden Spermatozoen fand, während

andere Autoren den einfachen schlauchförmigen Teil als Anhangsdrüse (Receptaculardrüse) betrachten. Jedenfalls zeigt das Receptaculum seminis, wie es VOGEL (1925) in Abb. 1 abbildet, sehr große Ähnlichkeit mit dem der *Coleoptera*, wo immer der eine Schlauch eine Receptaculardrüse darstellt. Es wäre ja möglich, daß die Spermatozoen, die VOGEL in dem schlauchförmigen Teile fand, erst bei der Fixierung oder Präparation hineingelangen, andererseits ist aber auch die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß tatsächlich ursprünglich ein gebeltes Receptaculum seminis vorhanden war und erst sekundär eine Funktionsteilung eingetreten ist, so daß der eine Ast als Receptaculum seminis, der andere als Receptaculardrüse dient. Die Vagina ist ein kurzer breiter Sack, in den ventrolateral die Ovidukte einmünden. Diese bilden an ihrer Verwachsungsstelle eine hohe mediane, gegen die Vaginaöffnung vorspringende Falte.

Nach den kurzen Angaben, die HEYMONS (1892) über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates von *Phyllodromia germanica* L. macht, stimmt er mit dem von *Periplaneta orientalis* L. überein. KADYI (1879) deutet bei *Periplaneta orientalis* L. den Genitalraum als Vagina, in der er drei Paare palpenartiger Gebilde findet. Nahe dem Vorderende dieser Vagina münden mit gemeinsamer Öffnung die beiden Ovidukte. Die kurze eigentliche Vagina hat er übersehen. Seine Angaben über Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen stimmen mit VOGEL (1925) überein. FENARD (1896) bezeichnet den Genitalraum als Ovidukt. Nach ihm finden sich entweder zwei oder vier Receptacula seminis, was darauf hinweist, daß die beiden Receptacula seminis bei *Periplaneta orientalis* L. nicht gleichwertig sind, sondern zusammen eine Einheit bilden. Sonst wäre anzunehmen, daß, da eine Vermehrung der Receptacula seminis überhaupt stattfindet, gelegentlich auch drei auftreten würden. Die Receptacula seminis sind immer von einer kräftigen Chitintima ausgekleidet. BERLESE (1909) faßt ebenfalls den Genitalraum als gemeinsamen Ovidukt auf. Auffallend und wohl auf einem Druckfehler beruhend ist aber seine Angabe, daß auf der Ventralseite ein kleines, schwer zu sehendes zweilappiges Receptaculum seminis einmünde. Die Wand des Receptaculum seminis besteht aus einer äußeren drüsigen und einer inneren Chitin absondernden Zellschicht. HAASE (1889) und IMMS (1925) fassen die Vaginalplatte als 8. Sternit auf, was, wie ich schon vorne feststellte, nicht möglich ist, und lassen die weibliche Geschlechtsöffnung daher am 8. Segment gelegen sein. BORDAS (1909) und IMMS (1925) halten ebenfalls beide Äste des Receptaculum seminis für gleichwertig, aber es öffnet sich nach ihnen am 9. Segment. Nach IMMS (1925) münden bei *Periplaneta* die Anhangsdrüsen auf der Ventralseite des Genitalraumes aus, was sicherlich falsch ist.

Ferner untersuchte noch HOLMGREEN (1904) den weiblichen Geschlechtsapparat einer viviparen *Blabera*-Art. Hier ist der Genitalraum zu einem mächtigen Brutsack angewachsen, in dessen hinteres, der Mündung zugekehrtes Viertel die sehr kurze, verkümmerte Vagina einmündet. Aus der Lage der Anhangsdrüsen in der Abbildung ist zu erkennen, daß diese Mündung auf der Dorsalseite des Genitalraumes gelegen ist, was von HOLMGREEN nicht angegeben wird. Nahe der Mündung der Vagina liegen zwei Paare tubulöser Drüsen, deren Funktion unbekannt ist. Sie lassen sich mit keiner Bildung bei *Periplaneta orientalis* L. in Beziehung bringen. Nahe der äußeren Öffnung des Genitalraumes liegt auf der gleichen Seite wie die Mündung der Vagina eine sehr stark verästelte tubulöse Drüse. Diese Drüse ist sicherlich der größeren Anhangsdrüse bei *Periplaneta* homolog. Ob die kleinere bei *Blabera* tatsächlich fehlt oder nur übersehen wurde, läßt sich nicht entscheiden. Auch ein Receptaculum seminis scheint nicht vorhanden zu sein, wie bei vielen viviparen Insekten. Die vier Drüsenschläuche nahe der Vaginamündung kann man wohl kaum so deuten, sie dürften eher bei der Entwicklung des Embryo eine Rolle spielen.

2. *Mantodea* (Abb. 65).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Mantodea* ist noch nicht genügend untersucht. Nach FENARD (1896) entspricht er vollkommen dem der *Blattariae*, es ist also anzunehmen, daß wie bei diesen ein Genitalraum ausgebildet ist und die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 7. Sternit liegt. Ob und wieweit eine Vagina außerdem entwickelt ist, läßt sich nach den spärlichen Angaben bei FENARD (1896) und BERLESE (1909) nicht entscheiden. Sämtliche Anhangsorgane münden wohl wie bei den *Blattariae* in die Dorsalwand des Genitalraumes (als solche ist nach FENARD 1896 sicherlich der hintere Teil des Oviduktes, in den die Anhangsorgane münden, anzusprechen). Ein ziemlich großes, unpaares Receptaculum seminis von birnförmiger Gestalt ist vorhanden, mit dicker Chitintima, durch die zahlreiche einzellige Drüsen münden. Der mäßig lange Stiel des Receptaculum seminis öffnet sich in der Dorsalwand des Genitalraumes nicht weit hinter der Vereinigung der beiden Ovidukte. Nach FENARD (1896) ist ein Paar von Anhangsdrüsen vorhanden mit ganz kurzem, gemeinsamem Ausführungsgang. Die eine Anhangsdrüse ist bedeutend größer als die andere, mit dichotom verzweigten Drüsen-schläuchen. Sie liegt weiter vorn und entspricht vermutlich der linken Anhangsdrüse der *Blattariae*. Die andere Anhangsdrüse ist nur klein, zart und schwer zu sehen. Sie ist ebenso wie die vordere Drüse in zwei symmetrische Hälften geteilt, indem der Ausführungsgang nochmals in zwei Gänge gespalten ist, an deren Ende die Drüsen-schläuche büschelförmig angeordnet sind. Diese Drüsen dürften der rechten Anhangsdrüse der *Blattariae* entsprechen.

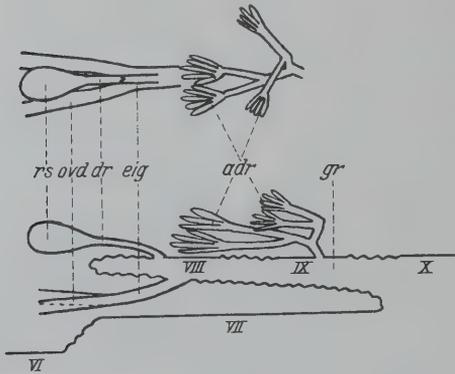


Abb. 65. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Mantodea*. VI, VII, VIII, IX, X 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, gr Genitalraum, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis.

BERLESE (1909) hält jede dieser Drüsen für ein selbständiges Paar, offenbar verleitet durch die symmetrische Ausbildung jeder einzelnen Drüse. Der Vergleich mit den *Blattariae*, bei denen auch bereits die beiden Drüsen verschieden stark entwickelt sind, sowie die Feststellung eines, wenn auch äußerst kurzen gemeinsamen Ausführungsganges durch FENARD (1896) spricht sehr gegen die BERLESEsche Deutung. Die beiden Drüsen secernieren verschiedene Sekrete, die beide zur Bildung einer Ootheka dienen. Wie die Mündungen der Anhangsorgane zu den in der Dorsalwand des Genitalraumes gelegenen Sterniten liegen, ist noch unbekannt.

Das 7. Sternit ist als Subgenitalplatte ausgebildet und deckt das sehr kleine 8. und das fast senkrecht stehende 9. Sternit (WALKER 1919). Ein kurzer, jedoch äußerlich nicht sichtbarer (HANDLIRSCH 1924) Ovipositor ist vorhanden (IMMS 1925), dessen Gonapophysen aber nur unvollkommen chitinisiert sind (WALKER 1919). BERLESE (1909) gibt eine eingehende Beschreibung des Legesäßels von *Mantis religiosa* L. Danach sind alle drei Paare der Gonapophysen ausgebildet, aber ziemlich breit, blattförmig und wenig stark chitinisiert. Teilweise kommt es auch noch zu einer festeren Verbindung der Gonapophysen durch Grat und Nut. Styli sind nicht ausgebildet.

3. *Isoptera* (Abb. 66).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Isoptera* ist weitgehend übereinstimmend gebaut mit dem der *Blattariae*. Vor allem die Zeichnungen der beiden Hauptuntersucher HOLMGREEN (1909) und IMMS (1925) zeigen das klar, während sie in ihrer Deutung hauptsächlich hinsichtlich der Lage der Mündungen der Ovidukte, des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen zu etwas anderen Resultaten kommen.

Nach der übereinstimmenden Ansicht sämtlicher Untersucher ist wie bei den *Blattariae* ein mächtiger Genitalraum entwickelt, der ventral von dem als Subgenitalplatte ausgebildeten 7. Sternit begrenzt wird. Das 8. und 9. Sternit liegen vollkommen darüber verborgen. Während nun HOLMGREEN (1909) und WALKER (1919) angeben, daß die folgenden Sternite in der Dorsalwand des Genitalraumes gelegen sind, die Geschlechtsöffnung, die auf der Ventralseite des Genitalraumes etwas vor seinem Vorderende gelegen ist, also zwischen dem 7. und 8. Segment liegt, zeichnet IMMS (1925) für *Archotermopsis* das 8. Sternit in die Ventralwand des Genitalraumes, mit dem 7.

durch eine wohlentwickelte Intersegmentalfalte verbunden, so daß die Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Segment gelegen wäre. Ich bin überzeugt, daß IMMS hier ein Fehler unterlaufen ist, die Übereinstimmung im gesamten Bau der weiblichen Geschlechtsorgane von *Achotermopsis* mit den übrigen *Isoptera* und den *Blattariae* ist eine so weitgehende, daß ich an die ganz andere Lage der Geschlechtsöffnung bei der *Archotermopsis* (abgesehen von dem gelegentlichen Auftreten eines reduzierten Ovipositors bei den *Isoptera*, dessen Lage gegen die Deutung von IMMS spricht) nicht glauben kann. Wahrscheinlich ist dieses Segment durch eine Faltenbildung bei der Fixierung vorgetäuscht worden. Die folgenden Sternite sind nur schlecht differenziert und sehr reduziert, bei *Leucotermes tenuis* HAGEN sind sie nach HOLMGREEN (1909) sämtlich in zwei seitliche Hälften geteilt. Bei *Mastotermes* ist nach IMMS (1925) noch ein reduzierter Ovipositor wie bei den *Blattariae* vorhanden. Nach WALKER (1919) finden sich auch bei *Termopsis* noch Reste eines Ovipositors und es lassen sich die vorderen und äußeren Gonapophysen nachweisen. Bei allen übrigen *Isoptera* fehlen die Gonapophysen vollständig. Styli fehlen den entwickelten Weibchen, finden sich jedoch häufig bei den Männchen, Kriegern und Arbeitern (IMMS 1925).

Die weiblichen Geschlechtsausführgänge sind nach HOLMGREEN (1909) vollständig paarig und bestehen aus zwei Ovidukten, die dicht nebeneinander zwischen dem 7. und 8. Sternit in die Ventralwand des Genitalraumes ein Stück vor seinem Vorderende einmünden. Nach IMMS (1925) münden die paarigen Ovidukte durch eine gemeinsame Geschlechtsöffnung nach außen. BUGNION (1920) gibt an, daß bei den *Isoptera* eine kurze Vagina entwickelt sei. Es scheint also, als wenn bei einem Teil der *Isoptera* noch eine ganz kurze Scheide wie bei den

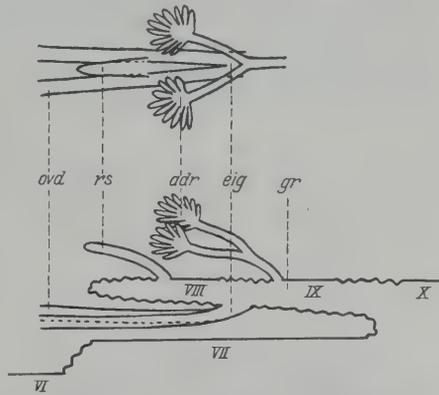


Abb. 66. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Isoptera*. VI, VII, VIII, IX, X 6., 7., 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, eig Eiergang, gr Genitalraum, ova Ovidukte, rs Receptaculum seminis.

Blattariae vorhanden wäre, daß aber bei manchen Formen sekundär (nicht primär wie bei den *Ephemera*) die gesamten weiblichen Geschlechtsausführgänge paarig geworden sind, indem die Vagina vollkommen reduziert wurde. In der Dorsalwand des Genitalraumes mündet weiter vorn das Receptaculum seminis, das bei *Leucotermes* nach HOLMGREEN (1909) einen einfachen muskulösen Schlauch darstellt, und weiter hinten der unpaare Ausführungsgang der Anhangsdrüsen. Diese bestehen aus zwei muskulösen Schläuchen, an deren Enden zahlreiche Drüsenkanälchen einmünden. Nach HOLMGREEN (1909) würden sowohl das Receptaculum seminis als auch die Anhangsdrüsen zwischen dem 7. und 8. Segment münden. Erst hinter der Anhangsdrüsenmündung zeichnet er das 8. Sternit. IMMS (1925) dagegen zeichnet zwischen der Mündung des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen ein Sternit, das er als 9. Sternit bezeichnet, infolge seiner irrigen Annahme, daß das 8. Sternit in der Ventralwand des Genitalraumes gelegen sei. Obiges Sternit ist also richtig als 8. und das hinter der Anhangsdrüsenmündung als 9. Sternit zu bezeichnen. Dann sind die Verhältnisse genau so, wie bei den *Blattariae*. Die andere Deutung von HOLMGREEN (1909) ist sicherlich dadurch hervorgerufen, daß bei der von ihm untersuchten Form das 8. und 9. Sternit nur mehr lateral differenziert ist, so daß es schwer fallen dürfte zu entscheiden, welche Teile in der Mediane, wo die Öffnungen des Receptaculum seminis und der Anhangsdrüsen gelegen sind, zu den einzelnen Sterniten gehören. Bei *Leucotermes* ist nach HOLMGREEN (1909) die Öffnung des Receptaculum seminis weiter vorn gelegen als die weibliche Geschlechtsöffnung, und es verläuft eine tiefe stark chitinierte Samenrinne von der Mündung des Receptaculum seminis in der Dorsalwand des Genitalraumes bis zu der Stelle nach hinten, gegenüber der die Geschlechtsöffnung liegt.

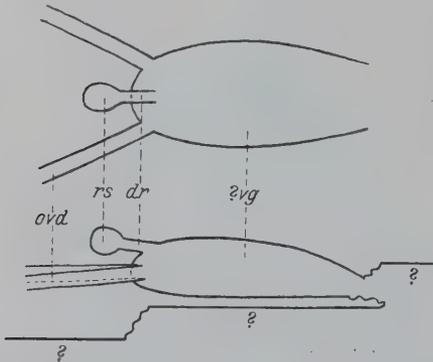


Abb. 67. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Corrodentia*. *dr* Ductus receptaculi, *ovd* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* ? Vagina.

4. *Zoraptera*.

Die weiblichen Geschlechtsorgane der *Zoraptera* sind noch unbekannt. Äußerlich sichtbare Gonapophysen fehlen jedenfalls (HANDLIRSCH 1924, IMMS 1925).

5. *Corrodentia* (Abb. 67).

Die weiblichen Geschlechtsausführgänge der *Corrodentia* sind nach BERLESE (1909) und IMMS (1925) sehr einfach gebaut. Die kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einer sehr kurzen Vagina, in deren Dorsalwand ein kleines kugeliges Receptaculum seminis mit sehr kurzem Stiel mündet. Anhangsdrüsen fehlen, nur IMMS (1925) gibt an, daß NITSCHKE (IMMS 1925 zitiert diese Arbeit nicht und auch mir ist sie unbekannt geblieben) vor vielen Jahren eine eigentümliche Anhangsdrüse beschrieben habe. Diese bestehe aus ein bis vier kleinen Säckchen, die durch je einen engen Kanal mit einem gemeinsamen Ausführungsgang verbunden seien. Die Lage der Geschlechtsöffnung wird nirgends angegeben. Nach ENDERLEIN (1903) und HANDLIRSCH (1924) sind meist zwei Paare von Gonapophysen am 8. und 9. Sternit vorhanden.

6. Mallophaga (Abb. 68).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Mallophaga* liegt hinter dem 7. Sternit. Dieses ist kräftig entwickelt und begrenzt wie bei den anderen *Blattaeformia* einen wohl ausgebildeten Genitalraum. Das 8. und 9. Sternit liegen in der Dorsalwand des Genitalraumes und sind nach STRINDBERG (1916) sehr kompliziert gebaut. Jedoch lassen sich die Grenzen des nur schwach chitinisierten 8. und 9. Sternites in vielen Fällen nicht mehr erkennen, so daß man auf Analogieschlüsse mit ähnlich gebauten anderen *Blattaeformia* angewiesen ist. Gonapophysen fehlen nach der Angabe der meisten Untersucher. Nur HANDLIERSCH (1924) gibt an, daß am 8. Sternit kleine gonapophysenartige Anhänge vorkommen.

STRINDBERG (1916) suchte zu zeigen, daß die weibliche Geschlechtsöffnung am 8. Sternit gelegen sei. Er findet bei *Glicicola* und *Gyropus* am Hinterrand des 7. Sternites noch eine Lamelle, die er als vordere Hälfte des 8. Sternites deutet und bringt auch einen Längsschnitt durch ein Jugendstadium von *Gyropus*, wonach es den Anschein hat, als entstünde die Anlage der Vagina etwa auf der Mitte des 8. Sternites. Im Längsschnitt durch das entwickelte Tier zeigt sich der vordere Teil des 8. Sternites als Schnitt durch eine kleine Chitinplatte hinter dem 7. Sternit, die die sekundäre Geschlechtsöffnung ventral begrenzt. Da STRINDBERG in seinen späteren Arbeiten (1918, 1919) nirgends mehr diese Chitinplatte zeichnet, sondern man aus seinen Abbildungen von Längsschnitten ersehen kann, daß das

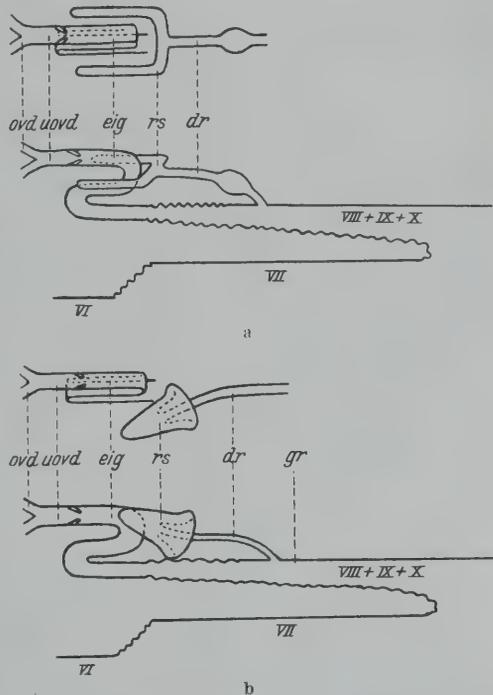


Abb. 68. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Mallophaga*. a mit bilateralem Receptaculum seminis, b mit radiärem Receptaculum seminis. VI, VII, VIII, IX, X 6., 7., 8., 9., 10. Sternit. dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, gr Genitalraum, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, uovd unpaarer Ovidukt.

7. Sternit allein den Genitalraum ventral begrenzt, glaube ich nicht, daß diese kleine Chitinplatte bei *Glicicola* und *Gyropus* wirklich dem 8. Sternit angehört, sondern daß es sich lediglich um eine sekundäre Bildung in der Intersegmentalhaut zwischen 7. und 8. Sternit handelt, wie z. B. auch bei den Valven zahlreicher *Blattariae*. Es könnte sich aber natürlich auch um eine geringfügige Verschiebung der Geschlechtsöffnung auf das 8. Sternit handeln.

Der Genitalraum stellt eine niedere, aber breite und tiefe Tasche dar, in der verschiedene Chitindifferenzierungen, wie Leisten, Zähnen usw. auftreten können. In sein Vordere mündet die Vagina, die mehr minder stark S-förmig gekrümmt ist. Sie ist deutlich mit Chitin ausgekleidet. An sie schließt sich vorn ein

unpaares Gangstück an, dem die Chitinintima vollständig fehlt und das sich vorn bald in die beiden Ovidukte spaltet. Es handelt sich hier offenbar tatsächlich um einen unpaaren, mesodermalen Gang, der durch Verschmelzung der Anlagen der paarigen Ovidukte entstanden ist und den ich als unpaaren Ovidukt bezeichne. An der Grenze zwischen Vagina und unpaarem Ovidukt kommt es häufig zu Faltenbildungen (z. B. *Gyropus*) oder zu einer blasigen Erweiterung (*Gliricola*). Vagina und unpaarer Ovidukt sind sehr muskulös, häufig z. B. bei *Gyropus* (STRINDBERG 1916) finden sich im Mündungsbereich der Vagina Ringmuskeln, während der übrige Teil der Vagina von Längsmuskeln überzogen ist. Der unpaare Ovidukt ist wieder von Ringmuskeln umhüllt. Größere Schwierigkeiten macht die Deutung der Anhangsorgane, die in die Dorsalwand des Genitalraumes münden. Bei STRINDBERG (1916, 1917, 1918, 1919) finden sich sowohl Angaben über eine Anhangsdrüse, als auch über ein Receptaculum seminis, die jedoch nie gleichzeitig auftreten. Dagegen stimmen sie in den Grundzügen des Aufbaues und in der Ausmündung vollkommen überein. STRINDBERG hat nach meiner Ansicht die einfacher gebauten Receptacula seminis nicht als solche erkannt, sondern als Anhangsdrüsen gedeutet. Bei *Gliricola* beschreibt er neben der sogenannten Anhangsdrüse eine Bildung, die er als Receptaculum seminis zu deuten sucht; darauf komme ich später noch zu sprechen. Soweit bis jetzt eingehender untersucht, lassen sich an den Receptacula seminis durchwegs ein sehr kräftig chitinisierter Ausführungsgang und eine nur mit feinem Chitin ausgekleidete Samenkapsel unterscheiden. Die Mündung des Receptaculum seminis liegt stets in der Dorsalwand des Genitalraumes vor dem 8. Sternit, also genau wie bei den übrigen *Blattaeformia*. Eine Muskulatur fehlt ihm vollkommen. STRINDBERG (1918, 1919) stellt, abgesehen von den ganz primitiv gebauten Receptacula seminis bei *Gliricola* und *Gyropus*, die er als Anhangsdrüsen deutet, sechs verschiedene Bautypen auf. Meiner Ansicht nach lassen sich jedoch zwei Hauptgruppen unterscheiden: 1. der bilaterale Typus und 2. der radiäre Typus. Zum ersten Typus gehört die größte Zahl der bis jetzt beschriebenen Receptacula seminis der *Mallophaga*. Die einfachste Form des bilateralen Typus stellt das Receptaculum seminis von *Gliricola gracilis* N. dar. Es stellt nach STRINDBERG (1916) eine unpaare Ausstülpung des Genitalraumes am Vorderrande des 8. Sternites dar und besteht aus einer vorwärts gerichteten schlauchförmigen Einstülpung mit zwei großen seitlichen Divertikeln. Der kurze, nicht scharf abgesetzte Ausführungsgang ist von dickem Chitin ausgekleidet. Ventral ist die Mündung des Receptaculum seminis von einer großen, median tief gespaltenen Falte der Dorsalwand des Genitalraumes bedeckt. Diese Falte umschließt mit der Dorsalwand des Genitalraumes eine Tasche, deren vorderster Teil von STRINDBERG (1916) als Receptaculum seminis zu deuten versucht wurde. Ähnlich ist der Bau des Receptaculum seminis bei *Tetrophthalmus*. Nach GROSSE (1885) münden in eine kolbige Erweiterung des Genitalraumes, die wohl im wesentlichen als Ausführungsgang des Receptaculum seminis zu deuten ist, zwei kolbenförmige Receptacula seminis, die den beiden Divertikeln bei *Gliricola* entsprechen dürften. *Gyropus ovalis* N. (STRINDBERG 1916) besitzt ebenfalls ein sehr einfaches Receptaculum seminis, das jedoch etwas abweichend gebaut ist. Es besteht lediglich aus einer nach hinten gerichteten, schlauchförmigen Ausstülpung der Dorsalwand des Genitalraumes, dessen kurzer, weiter, unscharf abgesetzter Ausführungsgang mit starkem Chitin ausgekleidet ist. Bei den folgenden Formen ist immer ein stark chitinisierter Ausführungsgang scharf von der eigentlichen Samenkapsel geschieden: Die Samenkapsel von *Goniodes falciformis* N. ist ein vorn etwas angeschwollener, weiter, dünnwandiger Schlauch, in den hinten von der Seite der lange U-förmig gekrümmte Ausführungsgang eintritt. Er mündet nicht direkt in den Genitalraum, sondern in eine große, dorsale,

taschenförmige Aussackung desselben (Strindberg 1919). Bei *Goniodes compar* N. besteht die Samenkapsel aus einem in der Mitte eingeschnürten Sack, wobei die beiden seitlichen Divertikel blasenförmig vortreten. Der Ausführungsgang ist sehr kurz und mündet oberhalb einer nach vorn gerichteten Falte der Dorsalwand des Genitalraumes. Bei *Philopterus* erweitert sich der Ausführungsgang vorn trichterförmig und geht in eine zweilappige Samenkapsel über (KRAMER 1869). Bei *Pseudomenopon tridens* N. besteht der Behälter aus einem U-förmigen, an beiden Enden geschlossenen Schlauch, in dessen Mitte der Ausführungsgang ansetzt. Dieser ist zuerst eng, schwillt dann zu einer mächtigen Blase an, an der seitlich eine zweite gleichgroße Blase mit kurzem Stiel sitzt und mündet dorsal in den Genitalraum aus. Bei *Menopon mesoleucum* N. besteht der Behälter aus zwei Blasen mit dünnen Stielen, die sich zu einem kurzen unpaaren Gang vereinigen, an den sich der Ausführungsgang anschließt, der in der Mitte etwas kugelig angeschwollen ist. Die Mündung des Ausführungsganges liegt bei den beiden letzten Formen über einer nach hinten gerichteten Falte der Dorsalwand des Genitalraumes (STRINDBERG 1917, 1918).

Um den Unterschied der nach dem radiären Typus gebauten Receptacula seminis von den eben beschriebenen besonders deutlich zu zeigen, ist es vorteilhaft, zuerst ein besonders typisch gebautes Receptaculum seminis der zweiten Gruppe zu besprechen. Bei *Docophorus ocellatus* N. und *pertusus* N. ist der Ausführungsgang lang, stark chitinisiert und leicht gebogen. An seinem vorderen Ende sitzt die kugelige Samenkapsel, in die die Mündung des Ausführungsganges etwas eingestülpt ist, so daß die Kapsel etwa die Form eines Pilzhutes erhält. Die Samenkapsel ist von dünnem Chitin ausgekleidet, nur am Rande des Pilzhutes, der Lage nach etwa entsprechend dem Ringkanal einer Meduse, ist das Lumen in Form eines Ringes erweitert und von kräftigem Chitin ausgekleidet. Auf der nach vorn gerichteten Fläche der Samenkapsel ist die Wand an einer Stelle etwas nach innen eingestülpt und hier von etwas anderem Epithel gebildet. Der in der Grundlage radiärsymmetrische Bau ist dadurch, daß das Receptaculum seminis zwischen andere Organe eingelagert ist, oft weitgehend gestört. Bei *Nirmus uncinus* N. ist der Ausführungsgang stärker gewunden, der stark chitinisierte Ringkanal der Samenkapsel liegt eng um die Eintrittsstelle des Ausführungsganges herum. Daran schließt sich ein abgeplatteter, gangförmiger Teil der Kapsel, der in eine weite Tasche führt (STRINDBERG 1918). Bei *Ornithobius bucephalus* GIEB. besteht die Samenkapsel aus einem weiten U-förmig gebogenen Schlauch, in dessen eines Ende der kräftig chitinisierte Ausführungsgang mündet. Auch hier schiebt er sich etwas nach innen vor und um seine Mündung läßt sich eine kleine, stark chitinisierte Ringfurche feststellen (STRINDBERG 1919).

Charakteristisch für den zweiten, radiären Typus des Receptaculum seminis ist der stark chitinisierte Ringkanal, sowie das Fehlen jeglicher paariger seitlicher Divertikel. Als Ausgangspunkt für diesen Typus sind wohl jene Formen des Receptaculum seminis anzusehen, die ich noch zum bilateralen Typus stellte, wo aber paarige seitliche Divertikel fehlen, ein starker chitinisierter Ringkanal jedoch ebenfalls noch nicht ausgebildet ist, wie bei *Gyropus ovalis* N. und *Goniodes falci-formis* N. Bei einer Anzahl von *Mallophaga* (*Menopon pallidum* N., *Trichodectes climax* N. und *crassus* N., *Lipeurus variabilis* N.) fehlt ein Receptaculum seminis vollkommen. Das Spermia findet sich dann häufig im unpaaren Eileiter.

KRAMER (1869) bezeichnet unpaaren Eileiter, Vagina und Genitalraum gemeinsam als Eiergang, während NUSBAUM (1882) den Genitalraum als Vagina bezeichnet (ebenso IMMS 1925) und die Vagina als Uterus.

Die Angaben von NUSBAUM (1882) über die Anhangsorgane und deren Mündungen bei *Lipeurus bacillus* N. und *Goniocotes hologaster* N. stimmen mit den bis-

her beschrieben in keiner Hinsicht überein. Es soll sich sowohl eine hufeisenförmige Anhangsdrüse an der Grenze zwischen Vagina und Genitalraum finden, als auch ein Receptaculum seminis, das mit sehr langem Ausführungsgang in den hintersten Teil des Genitalraumes nahe der Vulva mündet. Die Anhangsdrüse stellt wahrscheinlich nur eine Ausstülpung des Genitalraumes über der Mündung der Vagina dar, während das Receptaculum seminis hier vielleicht wirklich weit hinten ausmündet.

Auch IMMS (1925) gibt für *Eurymetopus* neben dem Receptaculum seminis noch eine kugelige Anhangsdrüse an.

7. *Siphunculata* (Abb. 69).

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Siphunculata* besteht aus einer ziemlich weiten, schlauchförmigen Vagina, in deren Vorderende die bei *Phthirus inguinalis* LEACH (LANDOIS 1864) sehr kurzen und weiten, bei *Pediculus* (PATTON u. CRAGG, aus IMMS 1925) aber ziemlich engen Ovidukte ein-

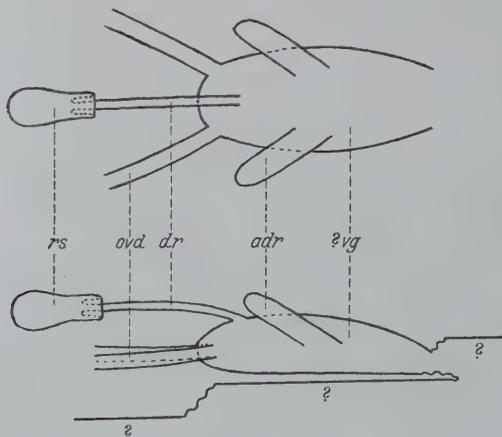


Abb. 69. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Siphunculata*. adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, ?vg ? Vagina.

nung öffnen soll. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis mündet nicht direkt in die Samenkapsel, sondern ist, soweit man aus der nicht ganz klaren Beschreibung von LANDOIS entnehmen kann, in Form eines Zylinders ein Stück in das Innere der Kapsel eingesenkt. Diese Region der sonst nur schwach chitinisierten Samenkapsel ist von sehr starkem Chitin ausgekleidet. Dieser Bau erinnert sehr an die radiär gebauten Receptacula seminis mancher *Mallophaga*, denn durch die Vorstülpung der Mündung des Ductus receptaculi bei *Phthirus* kommt es ebenfalls zur Bildung eines Ringkanals, in dessen Bereich nach der Beschreibung von LANDOIS allein die Chitinintima der Kapsel stark verdickt ist. Über die Lage der Geschlechtsöffnung bei den *Siphunculata* ist noch nichts sicheres bekannt. Jedenfalls scheint es nicht zur Bildung eines Genitalraumes zu kommen. Nach HANDLIRSCH (1924) und IMMS (1925) sitzen am 8. Sternit ein Paar kleine, gonapophysenartige Fortsätze.

G. Coleopteroidea.

1. *Coleoptera* (Abb. 70).

Keine andere Insektenordnung ist so mannigfaltig in ihrem Bau wie die *Coleoptera*, und der Geschlechtsapparat übertrifft die anderen Organsysteme noch

bei weitem. Sowohl die Ausführungsgänge und ihre Anhänge als auch die mit der Eiablage zusammenhängenden Modifikationen der Segmente am Abdomenende

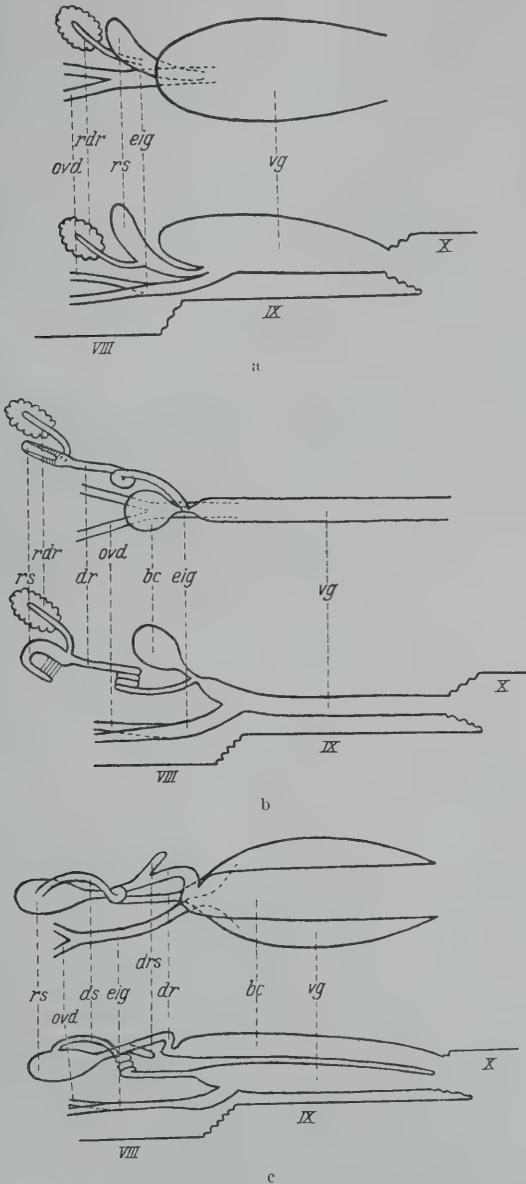


Abb. 70. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Coleoptera*. a mit sackförmiger Vagina, b mit röhrenförmiger Vagina, c mit doppelter Geschlechtsöffnung. VIII, IX, X 8., 9., 10. Sternit, bc Bursa copulatrix, dr Ductus receptaculi, drs Anhangsdrüse des Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, eig Eiergang, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

der Weibchen zeigen eine Verschiedenartigkeit sondergleichen. Ebenso zahlreich sind die Arbeiten, die sich mit dem Bau des Geschlechtsapparates beschäftigen. Das Hauptaugenmerk wurde vor allem auf die äußerlichen Umformungen gelegt, die sich in der Bildung einer Legeröhre äußern. Aber auch die Geschlechtsausführungswege wurden vielfach untersucht. Größere Zusammenfassungen gaben aber nur STEIN (1847) in seiner grundlegenden Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, sowie BERLESE (1909), während die anderen Untersucher sich darauf beschränkten, den Geschlechtsapparat der von ihnen studierten Formen zu beschreiben.

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Coleoptera* liegt, wie jetzt wohl sicher nachgewiesen ist, entgegen der Ansicht mancher, vor allem älterer Untersucher, hinter dem 9. Sternit, also an der gleichen Stelle wie im männlichen Geschlecht. Seitdem man Klarheit gewonnen hat über die Segmentzahl des Abdomens der Insekten und im besonderen der *Coleoptera*, mußte sich diese Ansicht mit wenigen Ausnahmen (z. B. BLUNCK 1922, HANDLIRSCH 1925) allgemein durchsetzen, da das 9. Sternit in den allermeisten Fällen als solches noch sehr wohl zu erkennen ist (siehe weiter unten).

Hinsichtlich der Geschlechtsausführungsgänge stütze ich mich im wesentlichen auf STEIN (1847). Die Eileiter sind paarig, nur bei einigen *Scarabaeidae* (*Coprini*) mit nur einem Ovar unpaar (HEYMONS 1930, WILLIMZIK 1930), meistens ziemlich kurz und weit und vereinigen sich zum unpaaren Eiergang, der von sehr verschiedener Länge sein kann und in die Vagina mündet. Die Eileiter sind manchmal sehr erweiterungsfähig und dienen dann, wie sonst die Eierkelche, zur Ansammlung der Eier. Bei den *Hydrophilidae* stehen mit den Eileitern Drüsen in Verbindung, und zwar zwei Sorten. Die eine Art besteht bei *Hydrous* und *Hydrophilus* aus acht langen, fadenförmigen, geschlängelten Schläuchen, von denen nur einer einmal gabelig verästelt ist. Sie münden eng beisammen in den Anfangsteil der Eileiter. Bei *Hydrobius* finden sich jederseits sieben Drüsen-schläuche, die auf den ersten Anblick leeren Eiröhren gleichen und mit gemeinsamem Ausführungsgang in den Eierkelch münden. Außerdem sitzen den Eileitern noch mehrere kurze, lappige Blindsäcke auf. Bei *Helophorus* sind die schlauchförmigen Drüsen ähnlich wie bei *Hydrobius*, ferner münden in die Eileiter noch je vier kürzere Drüsen-schläuche aus. Auch bei anderen Gattungen dieser Familie finden sich ähnliche Drüsen. Sie sollen nach der Ansicht der meisten Forscher den Eikokon bilden, nach WESENBERG-LUND (1915) dienen dazu jedoch Drüsen, die an der Basis der Styli (?) münden. Gegen die erste Ansicht scheint mir vor allem zu sprechen, daß eine Befruchtung der Eier, die bereits von dem gesamten Sekret, das zur Bildung des Eikokons vonnöten ist, begleitet sind, sehr erschwert sein muß. Nach IMMS (1925) soll auch *Dytiscus* solche Eileiterdrüsen besitzen, was sicherlich auf einer Verwechslung mit *Hydrous* beruht. Der Eiergang ist ein weiter, röhrenförmiger Schlauch von sehr verschiedener Länge, oft nur sehr kurz, der von der Vagina meist sehr scharf abgesetzt ist, indem er nicht in ihr Vorderende, sondern auf ihrer Ventralseite mündet und diese außerdem noch ein bedeutend weiteres Lumen besitzt. Nur in wenigen Fällen, wo die Vagina einfach die Fortsetzung des Eierganges darstellt, ist eine scharfe Scheidung nicht möglich. Drüsige Anhangsorgane sind am Eiergange nie beobachtet worden, wohl aber sind gelegentlich Teile der Wandung drüsige. Bei vielen *Staphylinidae* und *Histeridae* ist der Anfang des Eierganges zu einem umfangreichen Sack erweitert, dessen Wand von Drüsenzellen gebildet wird, die zur Zeit, wo die Eier im Ovar reif sind, ein dickflüssiges Sekret absondern. Über die Funktion dieses Sekretes ist nichts bekannt. Manchmal entsendet der Drüsensack einen kleinen Zipfel nach vorn zwischen die Eileiter. Gelegentlich ist der ganze Eier-

gang drüsig (*Hister*, *Platysoma*, STEIN 1847) oder er besitzt in der Mitte eine runde dickwandige drüsigc Erweiterung (*Paederus*, STEIN 1847). Größere Schwierigkeiten macht es zu entscheiden, in welchen Teilen eine Chitinintima vorhanden ist und in welchen nicht. Nach STEIN (1847) ist die Epithelialhaut, die stets durchsichtig und farblos, ohne eine Andeutung einer Zusammensetzung aus Zellen ist, dafür aber häufig mit stachelartigen, oft dunkler gefärbten Anhängseln besetzt und in Falten gelegt ist und dadurch sich eindeutig als Chitinintima zu erkennen gibt, eine Fortsetzung der inneren Haut der Eiröhren und findet sich in sämtlichen Ausführungsgängen. Da die Chitinintima in den Gonaden aber sicherlich fehlt, so muß STEIN ein Beobachtungsfehler unterlaufen sein. Es läßt sich daher aber aus seinen Angaben nicht feststellen, bis wohin sie wirklich verläuft und wo er sie nur irrtümlich zu sehen glaubte. Durch die ontogenetischen Untersuchungen von PRUTHI (1924) und mir (1928) wurde festgestellt, daß die Oviduktc im wesentlichen mesodermalen, der Eiergang aber ektodermalen Ursprungs ist. Es steht also zu erwarten, daß die Chitinintima immer etwa an der Grenze zwischen dem Eiergang und den Ovidukten endet, wobei manchmal die Endteile der Oviduktc noch ektodermaler Herkunft durch Spaltung der Anlage des Eierganges und daher von einer Chitinintima ausgekleidet sein mögen, manchmal hingegen der vorderste Teil des Eierganges aus einer Verschmelzung der mesodermalen Eileiter entstanden sein und daher einer Intima entbehren kann. Umhüllt sind die Geschlechtsausführgänge von den Eikelchen angefangen mit einer im allgemeinen gegen die Vagina zu an Dicke zunehmenden Muskelschichte. Das Epithel der Eileiter und des Eierganges sondern nach STEIN (1847) eine Flüssigkeit ab, die die Gänge schlüpfrig erhält. Bei großen *Lamellicornia* konnte STEIN (1847) im Endteil des Eierganges große Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen feststellen.

Den letzten Abschnitt der weiblichen Geschlechtsausführgänge bildet die Vagina, die durch die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit nach außen mündet. Sie stellt einen mehr minder langen, sehr muskulösen Schlauch oder Sack dar, mit sehr niederem Epithel und sehr dicker und fester Chitinintima, die sich oft stellenweise zu richtigen Chitinplatten verhärtet und dann wie das den Körper umhüllende Chitin rostrote Färbung zeigt. Gelegentlich finden sich solche Chitinplatten um die Mündung des Eierganges in die Vagina (*Platynus*, *Calosoma*, STEIN 1847) oder es ist das Chitin der Ventralwand der Vagina knapp hinter der Einmündung des Eierganges zu einem besonderen, im Querschnitt etwa I-förmigen Chitingebilde verhärtet (*Carabus*, FRANZ 1929). Besonders häufig sind solche Bildungen im vorderen, blinden Ende der Vagina, die oft als Bursa copulatrix scharf abgesetzt ist (siehe unten). Bei *Cicindela* ist fast die ganze Bursa copulatrix verhornt. Einzelne Chitinplatten finden sich bei verschiedenen Familien (z. B. manche *Coccinellidae*, VERHOEFF 1895a). Besonders reich an verschiedenen geformten, oft mit Zähnen besetzten Chitinplatten in der Bursa copulatrix sind die *Elateridae* (STEIN 1847, HORST 1922).

Auch wenn keine typische Bursa copulatrix ausgebildet ist, so finden sich doch gelegentlich in dem vorderen, blinden Ende der Vagina knapp vor der Einmündung des Eierganges kleine Chitinstacheln (*Byrrhus*, *Brachyderes*, STEIN 1847), während der hinter der Einmündung des Eierganges gelegene Teil der Vagina sehr selten (siehe oben) besondere Chitinbildungen trägt. Eine Ausnahme macht nach STEIN (1847) nur *Oedemera virescens* L., wo sich knapp hinter der Eintrittsstelle des Eierganges einige Stachelquerreihen finden. Im hintersten Teile der Vagina finden sich gelegentlich ganz feine Chitinzähnen und dorsal oder ventral ist median eine mehr minder lange Hornleiste ausgebildet. Die Chitinintima der sackförmigen Vagina (siehe unten) ist meist ganz gleichartig und

zeigt viel seltener besondere Bildungen (manche *Carabidae*, siehe oben). Feine Zähnnchen nahe der Mündung der Vagina finden sich des öfteren.

Das Epithel der Vagina ist meist nicht drüsig, doch kommen Ausnahmen vor. Bei *Byrrhus pilula* L. finden sich im blinden Ende der Vagina, soweit sie mit Stachelzähnnchen besetzt ist, große Drüsenzellen mit feinen Ausführungskanälchen. Ebenso sind die verhornten Platten bei *Carabus* von feinen Kanälchen durchsetzt, die in langgestreckten Drüsenzellen enden. Am stärksten soll nach STEIN (1847) die Drüsenzellschichte bei den drüsenartigen Begattungstaschen von *Meloë*, *Notoxus* und *Hylobius abietis* L. sein. Für die ersten beiden Gattungen gibt STEIN Abbildungen. Es handelt sich dabei jedenfalls um hochdifferenzierte Formen, vor allem bei *Notoxus* scheint ein Receptaculum seminis zu fehlen und die Bursa copulatrix deren Aufgabe übernommen zu haben und jenes ist ja häufig drüsig. Daß es sich hier nicht etwa um ein echtes Receptaculum seminis handelt, scheint daraus hervorzugehen, daß STEIN darin Spermatophoren abbildet, während sich in einem richtigen Receptaculum seminis solche niemals finden. Auch bei *Meloë* liegen Verhältnisse ganz besonderer Art vor, wie schon die ungewöhnliche Einmündung der Receptaculardrüse auf der dem Receptaculum seminis abgekehrten Seite des Stieles der Bursa copulatrix zeigt. Da STEIN für *Hylobius abietis* L. keine Abbildung gibt, ist es nicht möglich, über die Verhältnisse bei dieser Art sich ein Urteil zu bilden. Die Muskulatur der Vagina besteht meist aus einer inneren dicken Ringmuskelschichte und einer äußeren schwächeren Lage von längsverlaufenden Fasern. Die Muskulatur der Bursa copulatrix ist meist viel schwächer und die Fasern verlaufen wirr durcheinander. Die Vagina vermag mächtige peristaltische Bewegungen auszuführen.

Die Form der Vagina wird wesentlich beeinflusst durch die Art, wie der Eiergang und das Receptaculum seminis einmünden, sowie durch das Vorhandensein oder Fehlen einer wohlentwickelten Legeröhre. STEIN (1847) unterscheidet nach der Gestalt der Vagina zwei Formenreihen, die sackförmige und die röhrenförmige Vagina. Die beiden Gruppen sondern sich ziemlich scharf, doch kommen auch Übergangsformen vor. Diese Scheidung hat keinerlei größeren systematischen oder phylogenetischen Wert, da nahe verwandte Familien, ja selbst Gattungen verschiedenen Gruppen angehören können, jedoch eignet sie sich vorzüglich, um einen Überblick über die Formenmannigfaltigkeit zu gewinnen. Außerdem zeigt sich eine weitgehende Abhängigkeit der Form der Vagina von dem Auftreten einer wohlausgebildeten, langen und engen Legeröhre. Alle Formen, die eine solche besitzen, und nur diese, haben zugleich auch eine röhrenförmige Vagina. Die wenigen Gruppen, die sich noch nicht einfügen lassen, sind auf den Besitz einer Legeröhre oder den Bau der Vagina noch nicht geprüft worden. Einige Familien, in denen sich Anfänge zur Bildung einer Legeröhre zeigen, die aber noch wenig typisch, kurz und weit ist, besitzen auch noch eine sackförmige Vagina (*Cicindelidae*, *Hydrophilidae* u. a.). Da manchmal nahe verwandte Formen einer Familie in der Ausbildung einer Legeröhre und damit im Bau der Vagina voneinander abweichen, kommt es hie und da zu einem scheinbaren Widerspruch zwischen den Angaben verschiedener Autoren, der aber wohl nur darauf zurückzuführen ist, daß nicht die gleichen Arten hinsichtlich der Legeröhre und der Vagina untersucht wurden (z. B. bei den *Bostrychidae*). Da sich sicherlich polyphyletisch in zahlreichen Familien der *Coleoptera* eine Legeröhre und damit eine röhrenförmige Vagina entwickelt hat, müßte ich jetzt um halbwegs Vollständigkeit zu erzielen, eine lange Reihe von Familien aufzählen, in denen die eine oder die andere Ausbildungsweise vorherrscht, da es nicht möglich ist, größere einheitliche Gruppen festzustellen. Ich verweise daher lieber auf STEIN, der in seiner Monographie über die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer (1847) auf S. 69

und 71 eine ziemlich vollständige Zusammenstellung über das Auftreten der beiden Formen der Vagina innerhalb der *Coleoptera* gibt. Zugleich bespricht er auf den S. 12—21 den Bau und das Auftreten einer Legeröhre. Besonders leicht ist die Orientierung auch an Hand der zahlreichen Abbildungen. Eine vorzügliche Zusammenstellung über das Auftreten einer Legeröhre läßt sich aus der Arbeit von TANNER (1927) auf Grund der zahlreichen Abbildungen gewinnen. Es ergibt sich aus diesen Befunden von selbst, daß die sackförmige Vagina das primäre ist und daß die Entstehung der röhrenförmigen Vagina Hand in Hand ging mit der Ausbildung einer langen und engen Legeröhre, in der eine so weite Tasche, wie sie die sackförmige Vagina darstellt, gar keinen Platz fände. Auffällig ist nur, daß es mit der Entwicklung der röhrenförmigen Vagina in den meisten Fällen auch zur Differenzierung einer Bursa copulatrix kommt, die der sackförmigen Vagina fast immer fehlt. Ein causaler Zusammenhang mit der Ausbildung der Legeröhre läßt sich hier nicht mehr finden, wahrscheinlich liegt der Grund darin, daß die langgestreckte röhrenförmige Vagina für die Abgliederung ihres vordersten Abschnittes zu einer Bursa copulatrix wesentlich geeigneter war.

Die erste Reihe stellen die Formen mit sackförmiger Vagina dar. In seltenen Fällen tritt der Eiergang in das Vorderende der Vagina ein und ist von dieser nicht scharf abgesetzt (einzelne *Staphylinoidae* und *Chrysomelidae*, *Lathridius*). Manchmal ist nur eine histologische Scheidung möglich, indem der hintere muskulösere Teil als Vagina anzusprechen ist (manche *Staphylinidae*). Meist mündet jedoch der Eiergang auf der Ventralseite der Vagina. Am wenigsten ausgebildet ist diese bei den *Staphylinidae*, wo sie nur eine Aussackung über dem Ende des Eierganges darstellt. Sonst ist die sackförmige Vagina meist wohlentwickelt und stellt bald eine bauchige, nach hinten verengte oder eiförmige Tasche, bald einen mäßig langen, weiten, zylindrischen oder keulenförmigen Sack dar. Hinsichtlich der Einmündung des Eierganges auf der Ventralseite der Vagina lassen sich zwei extreme Fälle unterscheiden, die jedoch durch alle Übergänge miteinander verbunden sind. Entweder mündet der Eiergang ganz vorn ein und die Vagina erscheint dann als eine vor allem dorsal stark erweiterte Verlängerung desselben oder aber er mündet ganz hinten in die Vagina und diese stellt dann einen gesonderten, dorsal vom Eiergang gelegenen Sack dar. Einen besonderen hierher gehörigen Fall stellen die *Hydroporini* unter den *Dytiscidae* mit doppelter Geschlechtsöffnung dar, wo der Eiergang scheinbar getrennt von der Vagina ventral von ihr nach außen mündet. Die Entwicklungsgeschichte lehrt hier jedoch, daß der hintere Teil des scheinbaren Eierganges ontogenetisch einen Teil der Vagina darstellt, der nur ganz selbständig geworden ist. Ähnliche Verhältnisse mögen wohl auch bei jenen Formen vorliegen, wo der Eiergang sehr weit hinten in die Vagina mündet. Ausnahmsweise kommt es auch zur schärferen Absetzung einer Bursa copulatrix, während sehr oft das vordere blinde Ende der Vagina als solches dient. Bei *Meloë* und *Notoxus* ist die Vagina typisch sackförmig, der vor der Einmündung des Eierganges gelegene Teil ist jedoch scharf zu einer gestielten Blase abgesetzt. Daß es sich jedoch nicht um eine typische Bursa copulatrix handeln kann, ergibt sich, wie schon früher erwähnt, daraus, daß ihr Epithel drüsig ist und sie, da ein Receptaculum seminis entweder ganz fehlt (*Notoxus*) oder nur als kleine Blase am Stiel der Bursa copulatrix sitzt (*Meloë*), zugleich als solches dient. In beiden Fällen ist aber eine Receptaculardrüse erhalten, die neben der Bursa copulatrix mündet. Das Auftreten von Spermatophoren in der Bursa copulatrix, sowie eines kleinen Receptaculum seminis bei *Meloë* spricht aber entschieden dagegen, daß es sich hier um ein richtiges Receptaculum seminis handle. Diese Bildung scheint vielmehr eine Art Zwischenstellung einzunehmen. Auch bei *Hydroporus* ist der dorsale Abschnitt der Vagina, der beim ersten Anblick

scheinbar allein die Vagina darstellt, am besten als Bursa copulatrix zu bezeichnen, da er eine hier weitestgehende Abgliederung der Vagina darstellt, die zur Aufnahme des Penis bei der Kopulation und als Aufbewahrungsort der Spermatoophoren dient.

Bei der Gattung *Scarabaeus* ist nach HEYMONS (1930) zwischen der Bursa copulatrix und dem Ductus receptaculi ein ziemlich weites, durch besondere Muskeln mehrmals in S-förmige Schlingen gelegtes Gangstück eingeschaltet, das von ihm als Canalis copulatrix bezeichnet wird. Es kann jedoch nach der Abbildung, sowie nach den Angaben des Autors, daß dieser Gang mit zur Aufbewahrung der Spermatoophoren dient, und auch histologisch vollkommen mit der Bursa copulatrix übereinstimme, kein Zweifel herrschen, daß es sich lediglich um einen vorderen in Schlingen gelegten Abschnitt der Bursa copulatrix handelt, die ihrerseits wieder lediglich den nicht schärfer abgesetzten, vorderen, blinden Abschnitt der Vagina darstellt.

Die röhrenförmige Vagina stellt eine lange, enge, stark muskulöse Röhre vor, deren vorderer, nicht in der Legeröhre ruhender Teil meist stark gekrümmt ist. Direkt in das Vorderende der röhrenförmigen Vagina mündet der Eiergang nur selten. Die Vagina setzt sich von diesem dann immer durch ihr weiteres Lumen deutlich ab. Sonst mündet der Eiergang auf der Ventralseite, die Lage der Mündung wechselt aber ähnlich wie bei der sackförmigen Vagina. Manchmal stellt das blinde Vorderende nur einen kleinen Vorsprung über der Mündung des Eierganges dar. Sobald jedoch der Eiergang weiter hinten mündet, ist das Vorderende der Vagina fast immer in eigentümlicher Weise zu einer Bursa copulatrix umgestaltet. Entweder bleibt die Vagina vor der Eintrittsstelle des Eierganges ein Stück gleichweit oder verengt sich sogar zu einem engen Gang, während sie dann am Vorderende bedeutend anschwillt: Gestielte Bursa copulatrix nach STEIN (1847), wobei die endständige Erweiterung schlauchartig, rundlich, eiförmig usw. sein kann oder die Erweiterung tritt gleich allmählich vor der Einmündungsstelle des Eierganges auf und nimmt dann gewöhnlich etwa keulenförmige Gestalt an: sitzende Bursa copulatrix nach STEIN (1847). Sehr eigenartig ist die Gestalt der Bursa copulatrix bei manchen *Elateridae* (STEIN 1847, HORST 1922). Bei einigen Arten setzt sich die Bursa copulatrix in zwei spiralig gewundene und zugespitzte Hörner fort (*Limonius aeruginosus* PAYK.), die manchmal auch als Receptacula seminis dienen sollen (*Selatosomus aeneus* L.). Oder es setzt sich vor ihrem Vorderende ein weiter Schlauch an, der am Ende kugelig angeschwollen ist (*Athous hirtus* HERBST). Oder die Bursa copulatrix ist eigenartig unsymmetrisch angeschwollen (*Agriotes aterrimus* L.) oder fast pilzhutförmig (*Prosternon holosericeus* OL.). Bei *Clivina collaris* HERBST (STEIN 1847) scheint das Receptaculum seminis zu fehlen und der etwas abgesetzte vordere Teil der Vagina an dessen Stelle getreten zu sein.

Als letzten Teil der weiblichen Geschlechtsorgane bespreche ich das Receptaculum seminis mit der Receptaculardrüse. Seine Mündung liegt sehr häufig in dem Winkel, den der Eiergang mit dem vorderen Teile der Vagina bzw. der Bursa copulatrix einschließt, oder aber, wenn keine Bursa copulatrix entwickelt ist, am Vorderende der Vagina. Ist eine gestielte Bursa copulatrix differenziert, so steht das Receptaculum seminis gewöhnlich mit dem Stiel derselben in Verbindung. Sehr selten mündet das Receptaculum seminis in den Eiergang und dann immer in der Nähe der Mündung desselben in die Vagina (z. B. *Harpalus hirtipes* PANZ., *Silpha obscura* L., STEIN 1847). STEIN (1847) unterscheidet drei Haupttypen im Bau des Receptaculum seminis. Da aber sein dritter Typus lediglich gewisse Spezialfälle der beiden ersten Typen zusammenfaßt, wo ein besonderer Ductus seminalis entwickelt ist, so trenne ich nur zwei Gruppen je nach dem Vorhandensein oder Fehlen einer gesonderten Receptaculardrüse.

Der häufigste Fall ist der, daß zum Receptaculum seminis noch eine Receptaculardrüse tritt. Das Receptaculum seminis ist dabei fast immer in eine Samenkapsel und einen Ductus receptaculi geschieden. Dieser ist meist ein feiner fadenförmiger Gang, der bedeutende Länge erreichen kann. In diesem Falle ist er häufig in der Mitte zusammengeknäuelte oder in zahlreiche, meist dicht aneinanderschließende Spiralwindungen gelegt. Manchmal ist der Ductus receptaculi nur kurz oder er fehlt ganz, während die Samenkapsel wohlentwickelt ist. Diese zeigt sehr große Verschiedenheiten in ihrer Form. Oft ist sie vom Ductus receptaculi nicht scharf abgesetzt, indem dieser sich allmählich zu einer spindelförmigen, keulenförmigen oder zylindrischen Blase erweitert. Am Vorderende befindet sich manchmal ein langer fadenförmiger Anhang, in dem sich ebenfalls Sperma befindet (manche *Staphylinidae*, STEIN 1847). Ausnahmsweise ist diese Erweiterung nur gering und die lange schlauchförmige Samenkapsel ist in Spiralen gelegt (*Cantharis livida* L. STEIN 1847). Bei *Cistela* und *Omophilus* (STEIN 1847) ist der Ductus receptaculi vor seinem Ende auf der einen Seite mit zum Teil verzweigten Blindgefäßen versehen, die zur Aufbewahrung des Sperma dienen. In diesem Falle macht es den Eindruck, als sei die eigentliche Samenkapsel verloren gegangen und die Blindsäcke des Ductus receptaculi dienen als Ersatz. Ganz entsprechend erscheinen mir jene Fälle zu sein, wo das Receptaculum seminis einfach schlauchförmig ist, ohne Andeutung einer Scheidung in Samenkapsel und Ductus receptaculi. Diese Verhältnisse machen scheinbar den Eindruck des Ursprünglichen, doch zeigt ein eingehenderes Studium der Abbildungen in STEINS Werk (1847), daß es sich meist um sehr komplizierte Verhältnisse bei hochdifferenzierten Formen handelt. Entweder ist das Receptaculum seminis sehr lang, vielfach aufgeknäuelte, wie häufig der Ductus receptaculi, und proximal von einer dicken Muskelschicht umgeben, in der verborgen sich zahlreiche kleine Seitenäste befinden, während distal die Muskelhülle schwindet und die Seitenäste etwas länger werden (*Helops laevioctostriatus* GOEZE.), oder aber die Mündung der Receptaculardrüse liegt abweichend (*Tenebrio molitor* L.), oder das Receptaculum seminis scheint nur ein Divertikel der Bursa copulatrix darzustellen (bei manchen *Elateridae*). Ganz abweichend ist das Receptaculum seminis bei der Gattung *Hister* gebaut. Es besteht hier aus mehreren eng nebeneinander gelegenen kurzen und weiten Taschen. — Häufig ist jedoch die sehr verschieden gestaltete Samenkapsel scharf vom Ductus receptaculi abgesetzt. Einen besonderen hierher gehörigen Fall stellen die hakenartig gekrümmten Samenkapseln dar. Die Krümmung kann eine verschieden starke sein. Oft beträgt sie kaum einen rechten Winkel, sie kann aber so stark werden, daß die Samenkapsel U-förmige Gestalt annimmt. Zwischen den beiden Schenkeln verläuft immer ein besonderer Muskel, der Kompressionsmuskel, der offenbar für die Entleerung der Samenkapsel von Bedeutung ist. Häufig befindet sich an der Basis einer solchen Samenkapsel noch ein querer zapfenartiger Fortsatz, in den die Receptaculardrüse mündet. Bei coprophagen *Scarabaeidae* konnte WILLIMZIK (1930) eine vollständige Reihe feststellen von der einfachen birnenförmigen Samenkapsel mit allseitiger Muskulatur über die allmählich sich krümmende Samenkapsel, die nur mehr an der konkaven Seite Muskulatur besitzt, bis zu der U-förmigen Samenkapsel, bei der der Kompressionsmuskel, der hier aus zwei parallel liegenden, lateralen Hälften besteht, nur mehr die beiden Enden der Samenkapsel verbindet. Der Ausführungsgang der Receptaculardrüse verläuft in diesem Falle zwischen den beiden Hälften des Kompressionsmuskels durch und mündet an der konkaven Seite des hinteren Schenkels der Samenkapsel ein.

Bei *Blaps mortisaga* L. finden sich zwei verschieden große Samenkapseln, deren Ausführungsgänge sich zu einem gemeinsamen Ductus receptaculi ver-

einigen. Die Receptaculardrüse mündet in den Ausführungsgang der kleineren Samenkapsel. Bei der *Cleridae* liegt neben der Mündung des Receptaculum seminis noch eine mit Sperma erfüllte Aussackung der Vagina. Sehr eigenartig ist das Receptaculum seminis von *Diaperis boleti* L. gebaut. Die Samenkapsel ist kugelig, der Ductus receptaculi ist etwas kraterartig in die Samenkapsel eingestülpt. Gegenüber springt die Wand der Samenkapsel etwa spitz kegelförmig nach innen vor, so daß die Spitze des Kegels fast bis in den Krater des Ductus receptaculi hineinragt. Auf dieser Spitze liegt die Mündung der normal gebauten Receptaculardrüse (STEIN 1847).

Beim zweiten Typus des Receptaculum seminis fehlt eine selbständige Receptaculardrüse. Ob das Epithel des Receptaculum seminis die Aufgaben der Receptaculardrüse zu ersetzen vermag, ist noch nicht bekannt. Das Receptaculum seminis ist dann oft nur ein dünner Schlauch von wechselnder Länge, der ganz mit Sperma gefüllt ist (*Carabus*, *Calosoma*, STEIN 1847), oder es ist kurz keulenförmig (*Elaphrus*, STEIN 1847). Manchmal ist es aufgeknäuel und kurz verästelt (*Loricera pilicornis* L., STEIN 1847). Bei *Dianous coerulescens* GYLL. ist das Receptaculum seminis ein flacher Blindsack, der am Vorderrand einige kurze Zipfel trägt, während bei *Stenus Juno* PAYK. und *Paederus riparius* L. das Receptaculum seminis aus paarigen Schläuchen besteht, die seitlich einmünden und selbst noch gegabelt sein können (STEIN 1847). Ob diese paarigen Bildungen tatsächlich Receptacula seminis darstellen, scheint mir noch der Nachprüfung zu bedürfen. In seltenen Fällen ist eine Samenkapsel vom Ductus receptaculi abgesetzt (*Mordella fasciata* F., STEIN 1847), wo die Samenkapsel zweihörnig ist. Ich bin der Ansicht, daß es sich hier nicht um ein primäres Fehlen der Receptaculardrüse handelt, sondern um einen sekundären Verlust. Dafür spricht vor allem auch, daß der Bau des Receptaculum seminis in den meisten Fällen keineswegs sehr ursprünglich zu sein scheint. Ich stelle diesen Typus daher auch hinter die Formen, die eine Receptaculardrüse besitzen. Schwieriger ist die Entscheidung bei den ebenfalls hierher gehörigen *Dytiscidae*, wo es den Anschein hat, als wäre es noch nicht zur Differenzierung einer gesonderten Receptaculardrüse gekommen. Da bei dieser Familie aber immer ein Ductus seminalis entwickelt ist, so bespreche ich sie gesondert.

Ein Ductus seminalis findet sich vereinzelt in zahlreichen Familien der *Coleoptera*, regelmäßig tritt er dagegen bei den *Dytiscidae* auf. Er ist also jedenfalls polyphyletisch entstanden und ist keineswegs immer ein vollkommen abgegliederter Gang, sondern stellt in der größeren Zahl der Fälle lediglich eine mehr oder minder scharf abgesetzte Rinne dar. Seine Entstehung läßt sich in sämtlichen Fällen ohne weiteres in der Weise erklären, daß sich das Epithel der Geschlechtsausführgänge zwischen Samenkapsel und Eiergang entweder in der ganzen Länge oder nur in einem Teile zu einer Rinne vertieft, die offenbar die Fortleitung des für die Befruchtung bestimmten Sperma besorgt. Schließlich kann es durch einen vollständigen Abschluß dieser Rinne zur Bildung eines besonderen Ganges kommen. Der extreme Fall der Ausbildung eines rinnenförmigen Ductus seminalis, der aber meines Wissens nirgends verwirklicht ist, wäre der, daß der Ductus seminalis an der Grenze zwischen Samenkapsel und Ductus receptaculi beginnt, diesen in seiner ganzen Länge durchzieht, auf die vordere Partie der Vagina übergreift, in dieser bis zur Mündungsstelle des Eierganges verläuft und schließlich im Eiergang fast bis zur Mündung der beiden Ovidukte reicht. Im einfachsten Falle stellt der Ductus seminalis nur eine kurze Rinne dar, die in die Wand der Vagina zwischen der Mündung des Eierganges und des Ductus receptaculi eingesenkt ist (z. B. *Amara aenea* DEG., *Cantharis livida* L. STEIN 1847). Wenn sich der Ductus receptaculi in den Eiergang oder knapp neben dessen Mündung öffnet, so

verläuft die Rinne ein Stück den Eiergang entlang (z. B. *Agonum Mülleri* HERBST, *Harpalus hirtipes* PANZ., *Notiophilus aquaticus* L., STEIN 1847) oder er beginnt bereits im Ductus receptaculi (*Oodes helopioides* F., STEIN 1847). Bei *Onthophagus* ist nach WILLIMZIK (1930) der Endteil des Ductus receptaculi in zwei Gänge gespalten, von denen einer als Ductus seminalis dient. Bei den im Wasser lebenden *Adephaga* mit Ausnahme der *Gyrinidae* beginnt der Ductus seminalis immer an der Grenze zwischen Receptaculum seminis und dem als Begattungstasche bezeichneten vorderen Abschnitt der Vagina bzw. dem Ductus receptaculi, wenn ein solcher ausgebildet ist. Er verläuft im einfachsten Falle als eine durch seitliche Faltenbildungen vom Lumen der Vagina ziemlich gut gesonderte Rinne bis zur Mündungsstelle des Eierganges. STEIN (1847) hält diese Bildungen bei den *Dytiscidae* durchwegs für vollkommen abgesetzte Gänge, doch ist in einigen Fällen (*Dytiscus*, *Acilius*, *Colymbetes*) durch DEMANDT (1912) bereits nachgewiesen worden, daß es sich nur um Rinnen handelt. Ein scharf gesonderter Gang scheint jedoch bei *Cnemidotus impressus* PANZ. (STEIN 1847) vorhanden zu sein, liegt aber dem Ductus receptaculi und der Vagina noch eng an. In anderen Fällen (*Hydroporini* unter den *Dytiscidae*) ist der Ductus seminalis ganz selbständig geworden und stellt eine ziemlich kurze direkte Verbindung zwischen der Samenkapsel und dem Eiergange bzw. dem ventralen Teile der Vagina her. Bei diesen Formen ist es auch noch zu weiteren Besonderheiten im Bau der weiblichen Geschlechtsausführgänge gekommen. Durch eine Falte, die zwischen den Mündungen des Ductus receptaculi und des Eierganges im Laufe der Entwicklung nach hinten vorwächst, kommt es zu einer Zerteilung der Vagina in einen dorsalen Abschnitt, der als Bursa copulatrix dient, und einem ventralen Teil, der eine Verlängerung des Eierganges darstellt. Während in den Familien, wo ein Ductus seminalis nur vereinzelt auftritt, der Bau des Receptaculum seminis ein ganz normaler ist und sich immer eine Receptaculardrüse unterscheiden läßt, ist dies bei den *Haliplidae* und *Dytiscidae*, bei denen ein Ductus seminalis regelmäßig ausgebildet ist, nicht der Fall. Die Receptaculardrüse fehlt immer, dagegen ist ein oft sehr mächtiges, dem Ductus seminalis anliegendes oder ihn umhüllendes Drüsenpolster ausgebildet, das die Stelle der Receptaculardrüse vertritt und auch, wie ich später zeigen werde, funktionell die gleiche Aufgabe hat. Bei *Hydroporus ferrugineus* STEPH. gelang es mir, noch eine in den Ductus receptaculi mündende Drüse nachzuweisen, die aber jedenfalls eine Neubildung darstellt. STEIN (1847) zeichnet eine ähnliche Bildung bei *Coelambus impressopunctatus* SCHALL., deutet sie jedoch als erste Samenkapsel, die durch einen Querkanal mit der zweiten Samenkapsel in Verbindung steht. Er zeichnet auch in der ersten Samenkapsel Spermatozoen. In der von mir beschriebenen Drüse waren Spermatozoen nie zu finden.

Die Samenkapsel, vor allem aber der Ductus receptaculi und der Ductus seminalis sind meist von einer sehr dicken Chitinintima ausgekleidet, wodurch eine sehr konstante Form dieser Teile erzielt wird. Das Lumen in den meist ohnehin schon feinen Gängen wird dadurch allerdings äußerst eng. In der Samenkapsel ist das Chitin manchmal etwas weicher und in ringförmige Falten gelegt, in anderen Fällen aber vollkommen verhärtet und dunkel rostrot gefärbt. Das Chitin ist meist vollkommen glatt, nur in seltenen Fällen finden sich kleine Zähnen (z. B. *Hister sinuatus* ILLIG., *Athous hirtus* HERBST., STEIN 1847). Das Epithel der Samenkapsel besteht aus radiär gestellten, etwa zylindrischen Zellen. Darüber findet sich in der Regel noch eine Hülle, die sich in den meisten Fällen aus Muskelfasern bestehend erweist. In anderen Fällen ist sie aber nach STEIN (1847) rein drüsiger Natur. Vermutlich hat das Epithel der Samenkapsel immer eine gewisse Drüsenfunktion. Wenn die Samenkapsel hakenförmig ist, fehlt eine besondere Muskelhülle und es ist nur der Kompressionsmuskel erhalten, der sich zwischen

den beiden Schenkeln der Samenkapsel ausspannt. An der Krümmungsstelle ist außerdem die Chitinintima meist etwas dünner und daher elastischer. Der Ductus receptaculi ist bald von einer Muskelhülle umgeben, bald nicht. Sie scheint immer zu fehlen, wenn die Samenkapsel hakenförmige Gestalt hat. Ausnahmsweise münden in den Ductus receptaculi auch Drüsen ein (*Scarabaeus*, HEYMANS 1930). Der Ductus seminalis besitzt nie eine Muskelhülle. An der Mündung des Ductus receptaculi in die Vagina ist manchmal das Chitin desselben ein Stück zu einem besonders dicken und starken Rohr ausgebildet, das von STEIN (1847) als Trichter, von VERHOEFF (1895 a, b) als Infundibulum bezeichnet wird (z. B. viele *Coccinellidae*). Zwischen dem Ende dieses Rohres und der Wand der Vagina ist häufig ein Muskel ausgespannt, der das Rohr etwas in das Lumen der Vagina vorzustülpen vermag. Bei *Hyphydrus ovatus* L. tritt dazu noch ein besonderer Muskel, der den ganzen Ductus receptaculi entlang verläuft (STEIN 1847) und offenbar für seinen Verschuß von Bedeutung ist.

Die Mündung der Receptaculardrüse in das Receptaculum seminis liegt in der weitaus größeren Zahl der Fälle etwa an der Grenze zwischen Samenkapsel und Ductus receptaculi. Ist ein solcher nicht entwickelt, so mündet die Receptaculardrüse knapp neben der Samenkapsel (z. B. *Amara aenea* DEG., STEIN 1847). Gelegentlich mündet die Receptaculardrüse auch in die Mitte der Samenkapsel (z. B. *Athous hirtus* HERBST., *Spondylis buprestoides* L., *Brachyderes incanus* L., STEIN 1847) oder an ihrer Spitze (z. B. *Omophron limbatum* F., *Anthrenus verbasci* L., STEIN 1847) oder in den Ductus receptaculi (z. B. *Anobium pertinax* L., STEIN 1847). Schließlich kann auch in einigen wenigen Fällen der Zusammenhang zwischen Receptaculum seminis und Receptaculardrüse vollkommen verloren gehen und diese mündet dann ganz gesondert in die Vagina bzw. in die Bursa copulatrix (*Tenebrio molitor* L., *Meloë proscarabaeus* L., STEIN 1847). Meist ist die Receptaculardrüse scharf abgesetzt vom Receptaculum seminis. Bei *Dyschirivus globosus* HERBST. ist dies nach STEIN (1847) aber nicht der Fall und es finden sich in ihrem Anfangsteil noch Spermatozoen.

An der Receptaculardrüse läßt sich meist ein eigentlicher, in der Regel kugelig oder schlauchförmiger, manchmal auch zweihörniger, secernierender Drüsenfollikel von einem von gewöhnlichen Epithelzellen ausgekleideten, engen und mehr minder langen Ausführungsgang scharf scheiden. Manchmal fehlt der Ausführungsgang allerdings vollkommen (z. B. *Apion pomonae* F., *Myelophilus pini-perda* L., STEIN 1847) oder er ist nicht deutlich abgesetzt (z. B. *Exochomus quadripustulatus* L., *Hister sinuatus* ILLIG., STEIN 1847). Die gesamte Receptaculardrüse ist ausgekleidet von einer dünnen geschmeidigen Chitinintima, die im Ausführungsgang manchmal ziemlich dick werden kann. Eine Muskelhülle findet sich nur am Ausführungsgang. Dieser ist entweder in seiner ganzen Ausdehnung von längsverlaufenden Muskelfasern umhüllt oder sie bilden nur einen Ring, der von STEIN (1847) als Bulbus bezeichnet wird, an der Austrittsstelle des Ausführungsganges aus dem Drüsenfollikel, wobei dann jener an dieser Stelle meist etwas verdickt ist, während der übrige Teil des Ausführungsganges ohne Muskelhülle bleibt. Im Inneren des Bulbus pflegt das Lumen des Ausführungsganges etwas erweitert zu sein.

Bei viviparen Formen (*Chrysomela varians* SCHALL., *hyperici* FORST.) kann das Receptaculum seminis samt der Receptaculardrüse völlig fehlen. Die Befruchtung findet dann im Ovar statt.

Drüsenbildungen an den Geschlechtsausfühwegen der *Coleoptera* treten mit Ausnahme der fast regelmäßig vorhandenen Receptaculardrüse nur recht selten auf. Die Eileiterdrüsen habe ich bereits besprochen. Die übrigen drüsigen Bildungen kann man in drei Gruppen einteilen, je nach der Mündung in der Inter-

segmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, an der Spitze der Legeröhre im Bereiche der Vaginamündung oder in der Vagina selbst.

Die erste Gruppe bilden die sogenannten Intersegmentaltaschen (BUCHNER 1928, STAMMER 1929), von STEIN (1847) als accessorische Scheidendrüsen bezeichnet, paarige drüsige Säcke, die sich bei eingezogener Legeröhre an der Umschlagstelle der langen Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Sternit einsenken. BUCHNER (1928) und STAMMER (1929) kennen sie bei *Lagriidae*, *Anobiidae*, *Cerambycidae* und den *Cleonini* und *Lixini* unter den *Curculionidae* und haben ihre Bedeutung als symbiotische Organe festgestellt. Ein ähnlich gelegenes Drüsenpaar, dessen Funktion aber noch nicht geklärt ist, findet sich nach STEIN (1847) auch bei *Diaperis boleti* L. und bei *Agriotes aterrimus* L.

Die zweite Gruppe bilden paarige, meist drüsige Einstülpungen im Bereiche der Vaginamündung, bald dorsal, bald ventral derselben. Bei den *Lymexylonidae*, *Anobiidae* und *Lagriidae* sind sie von BUCHNER (1928) und STAMMER (1929) bereits als symbiotische Organe erkannt und als Legeapparattaschen bezeichnet worden. Ähnlich gelegene Drüsenbildungen, deren Funktion noch größtenteils unbekannt ist, finden sich auch sonst gelegentlich bei den *Coleoptera*, leider ist aber die Lage der Mündung meist nur sehr ungenau angegeben. Bei den *Coccinellidae* mündet jederseits zwischen dem 9. Sternit und 9. Tergit eine blasige Einstülpung aus (STEIN 1847: accessorische Drüsen, VERHOEFF 1895a: Seitenblasen, DOBZHANSKY 1924: Kittdrüsen). Bei den *Melolonthini* unter den *Lamellicornia* findet sich ebenfalls eine solche paarige Anhangsdrüse (STEIN 1847), RITTERSHAUS (1927) stellte bei *Anomala aenea* DEG. und *Phyllopertha horticola* L. fest, daß jede Drüse aus einer Borstentasche und einem Drüsensäckchen besteht, die offenbar bei der Begattung eine Rolle spielen. Durch zwei seitliche Ausstülpungen steht die Vagina mit ihnen in Verbindung. Eine ähnliche paarige Drüse mündet neben der Vagina oder in deren Mündungspartie bei *Eledona agricola* HERBST., sowie bei zahlreichen *Curculionidae* und *Ipidae* (STEIN 1847). Nach VERHOEFF (1896 a) münden diese beiden accessorischen Drüsen bei *Dendroctonus* jederseits der Eiergangmündung in die Vagina und wären somit in der dritten Gruppe einzureihen.

In die dritte Gruppe gehören die Drüsen, die in die Vagina selbst bzw. in die Bursa copulatrix münden. Hierher sind einige *Elateridae* (*Agriotes obscurus* L. und *Athous haemorrhoidalis* F.) zu stellen, bei denen nach HORST (1922) zwei mächtige Drüsenschläuche jederseits der Bursa copulatrix liegen und sich knapp vor der Mündung des Eierganges in diese öffnen. Bei den *Cassidini* unter den *Chrysomelidae* mündet in die Vagina nahe ihrer Mündung jederseits eine Drüse, die aus drei bis vier Endästen besteht (STEIN 1847, SPETT u. LEVITT 1925: Kittdrüsen). Bei *Aphodius* findet sich jederseits in ähnlicher Lage eine Aussackung, an deren Innenseite ein Drüsenpolster liegt. Sie dienen nach STEIN (1847) zur Aufnahme eines Teiles des männlichen Kopulationsapparates. Bei *Ilybius fenestratus* F. findet sich nach STEIN (1847) in der Dorsalwand der Vagina gegenüber der Mündung des Eierganges eine Drüse, die einer Receptaculardrüse im Bau sehr ähnlich sieht. BLUNCK (1913), der *Colymbetes fuscus* L. und *Agabus undulatus* SCHRANK. untersuchte, fand diese Drüse nicht. Bei *Cantharis* mündet eine große unpaare Drüse in das Hinterende der Scheide (STEIN 1847).

Das Abdomen der *Coleoptera* besteht aus 10 Segmenten. Reste eines 11. sind nie nachzuweisen gewesen. Den äußeren Abschluß des Abdomens bildet im allgemeinen ventral das 7. Sternit, dorsal das 7. oder 8. Tergit (Pseudopygidium bzw. Pygidium, VERHOEFF 1896 a), doch sind gelegentlich auch die folgenden Segmente, 8. Sternit, 9. und 10. Tergit (bei den *Staphylinidae*) äußerlich zu sehen. Sonst sind die auf das 8. bzw. 7. Tergit und 7. Sternit folgenden Segmenthälften, wenn entwickelt, im Inneren des Abdomens verborgen. Das 10. Sternit fehlt immer, das

10. Tergit ist meist klein, manchmal in zwei Hälften geteilt. Das 9. Tergit ist fast immer median geteilt, einheitlich aber oft tief ausgerandet nur bei manchen *Staphylinidae* (GANGLBAUER 1895), die beiden Hälften rücken meist auseinander und erhalten so eine etwas seitliche, oft sogar stark ventrale Lage. Das 9. Sternit ist, wenn es als richtiges Sternit ausgebildet, d. h. kräftiger als die umgebenden Teile chitiniert ist, immer zweigeteilt und jede Hälfte trägt mit wenigen Ausnahmen an der Spitze oder etwas seitlich davon einen tasterartigen, häufig beweglich eingelenkten, gelegentlich zweigliedrigen Anhang (z. B. *Lagriä*, *Omophlus*, WANDOLLEK 1906), der als *Stylus* bezeichnet wird und mit den gleichnamigen Gebilden niederer Insekten (*Orthoptera*, *Blattaeformia* usw.) homolog sein soll. Bei den *Cicindelidae* und *Carabidae* sowie ausnahmsweise auch sonst sind die Syli zu kräftigen Grabklauen umgeformt. Bei den *Dytiscidae* und auch sonst manchmal fehlen die Styli. Zwischen den beiden Hälften des 9. Sternites mündet die Vagina. Das 9. und 10. Segment sind bei höheren Formen (z. B. *Ipidae*, VERHOEFF 1896 a) gelegentlich vollkommen reduziert und auch das 8. Sternit kann rudimentär sein. Bei *Hydroporus ferrugineus* STEPH. fehlt im Gegensatz zu anderen *Dytiscidae* das gesamte 9. Tergit und das 9. Sternit ist sehr reduziert und stellt nur eine unpaare, nicht stärker chitinierte Falte dar. Bei einigen *Coccinellidae* und *Endomychidae* sind nach VERHOEFF (1895 a, b) die Hälften des 9. Sternites reduziert, dafür tritt hinter dem 8. Sternit eine Integumentduplikatur auf, die zu einer unpaaren halbkreisförmigen Chitinplatte verhärtet, die VERHOEFF als sekundäres 9. Sternit bezeichnet. Auch das 8. Sternit ist des öfteren zweigeteilt oder doch in der Mitte tief gespalten (z. B. *Dytiscidae*).

Gonapophysen fehlen immer. VERHOEFF (1894a) gibt an, daß bei *Malthinus* Reste von solchen vorkämen, doch handelt es sich dabei sicher um sekundäre Chitinbildungen im Bereiche der Geschlechtsöffnung, falls sie nicht wie die Vulvarklerite bei den *Dytiscidae* als Primitivzapfenreste zu deuten sind.

Für den in dieser Ordnung stets fehlenden Legesäbel entwickelt sich in zahlreichen Familien offensichtlich polyphyletisch ein Ersatz desselben, die Legeröhre, die jedoch lediglich aus den Tergiten und Sterniten des Abdomenendes aufgebaut ist, und zwar sind an der Bildung das 9. und 10. Tergit sowie das 9. Sternit beteiligt. An der vorgestülpten Legeröhre lassen sich zwei Partien unterscheiden. Erstens die Vorderröhre, die nichts weiter darstellt als die sehr stark verlängerte Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Segment; in ihr finden sich keinerlei größere Chitingebilde. An die Vorderröhre schließt sich die Hinterröhre, die im wesentlichen das 9. Segment darstellt. Auch dieses ist sehr stark in die Länge gezogen, so daß Tergit und Sternit nicht über-, sondern hintereinander zu liegen kommen. Die beiden Hälften des 9. Sternites stellen die Spitze der Legeröhre dar. An ihrem Vorderrande können zwei lange Stäbe nach vorn ragen, die VERHOEFF (1893 ff.) als Ventralspannen bezeichnet. Das vollkommen in zwei Hälften geteilte 9. Tergit liegt vor dem 9. Sternit. Die beiden Hälften rücken stark lateral, so daß sie jetzt seitlich und zum Teil sogar ventral liegen. Ursprünglich sind die beiden Hälften etwa halbröhrenförmig, bei anderen Formen bleibt aber lediglich der ventral gelegene Seitenrand stärker chitiniert und stellt zwei dünne Chitinspannen vor, die VERHOEFF als Radii ventrales bezeichnet. Am Vorderrande derselben entspringt häufig jederseits eine dorsalgekrümmte Chitinspanne, die etwa dem Vorderrande des 9. Tergites entspricht und somit den dorsalen Ursprung der Radii ventrales noch bekundet. Der Anus liegt häufig nicht am Ende der Legeröhre, sondern dorsal knapp hinter der Übergangsstelle der Vorder- in die Hinterröhre und wird von dem meist sehr kleinen 10. Tergit bedeckt. In anderen Fällen ist aber das 10. Tergit stärker entwickelt und entsendet nach vorn zwei Chitinspannen, die von VERHOEFF als Radii dorsales bezeichnet werden. WANDOLLEK

(1906), der diese Verhältnisse ebenfalls eingehend studierte, kommt zu den gleichen Ergebnissen. Er bezeichnet sämtliche Chitinspangen als Versteifungsstäbe. Teile dieser Chitinstäbe können auch endoskelettalen Ursprungs sein und reichen dann oft weit in das Abdomen hinein. Es ist natürlich, daß je nach der Familie die einzelnen Teile weitgehende Verschiedenheiten zeigen, indem entweder die Segmenthälften sehr verschiedene Form aufweisen oder nicht sämtliche Chitinspangen ausgebildet sind. Vor allem jene Formen, bei denen die Legeröhre noch nicht voll entwickelt ist, weisen sämtliche Übergänge vom normalen Bau des Abdomens bis zur höchst differenzierten Legeröhre auf. Wenn eine Legeröhre ausgebildet ist, findet sich am Vorderrande des 8. Sternites häufig ein endoskelettaler nach vorn ragender Stab, der als Ansatz für die Retraktoren der Legeröhre dient. Diese Bildung wird von VERHOEFF (1893 ff.) Spiculum ventrale genannt. Bei einzelnen Formen (z. B. *Cerambycidae*, BERLESE 1909) kann außerdem auch das 8. Segment etwas vorgestülpt werden, doch sind die Chitinteile nicht wesentlich modifiziert.

STEIN (1847), der älteste Untersucher der Legeröhre der *Coleoptera*, kommt, da er das Abdomen noch aus 9 Segmenten aufgebaut glaubt, zu ganz anderen Ergebnissen. Die beiden lateral gelegenen Hälften des 9. Tergites (Seitenstücke) hält er für die Hälften eines 8. Sternites. Dadurch findet er nur 9 Tergite und, da er das erste immer höchstens in geringen Resten erhaltene 1. Sternit nicht erkennt und das zweite als erstes zählt, dafür aber irrtümlich zwischen dem wahren 8. und 9. Sternit eines einschiebt, nämlich das wahre 9. Tergit, auch 9 Sternite. 1. bis 8. Tergit und 9. Sternit nach STEINS Zählung sind also richtig, dagegen sind 1. bis 7. Sternit richtig 2.—8., das 8. Sternit ist das 9. Tergit und das 9. Tergit in Wahrheit das 10. (Analplatte). Als weitere Erklärung der STEINSchen Ausdrücke diene, daß er das 9. Segment (Hinterröhre) als Scheidenmastdarmrohr, die dasselbe in retrahiertem Zustande umhüllende Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Sternit (Vorderröhre) als Kloake und das Spiculum ventrale als Kloakstiel bezeichnet.

Auch FRANZ (1929), dessen Segmentzählung sonst richtig ist, hält wie STEIN (1847) die beiden Hälften des 9. Tergites, offenbar durch ihre stark seitliche bzw. sogar etwas ventrale Lage verleitet, für das 9. Sternit. Er findet daher nur 9 Tergite und stellt die Vermutung auf, daß die Hälften des wahren 9. Sternites vielleicht einem 10. Sternit angehören könnten. Danach würde die weibliche Geschlechtsöffnung erst hinter dem 10. Segment gelegen sein. Diese völlig falsche Ansicht widerlegen vor allem auch die allerdings nicht sehr zahlreichen Fälle, wo das 9. Tergit nicht vollkommen gespalten ist, sondern ganz einheitlich oder doch nur median ausgerandet ist und daher noch deutlich seine Natur als Tergit bekundet (manche *Staphylinidae*, GANGLBAUER 1895).

Die jüngste zusammenfassende Arbeit über das Abdomen der *Coleoptera* stammt von TANNER (1927). Wie seine Abbildungen zeigen, untersuchte er die Abdomina in künstlich vorgepreßtem Zustande. Dabei ist es ihm leider nicht immer gelungen, die wirklich homologen Stücke bei verschiedenen Arten festzustellen. Sein größter Fehler ist wohl der, daß er die Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und 9. Segment als das 9. Segment auffaßt. In den gleichen Fehler verfällt auch BERLESE (1909) gelegentlich, z. B. in der Abbildung der Legeröhre von *Cerambyx cerdo* L. TANNER stellt daher auch fest, daß das 9. Segment immer häutig sei, gibt dann allerdings zu, daß einzelne der noch folgenden Chitinstücke zum 9. Segment gehören könnten. Aber in den Abbildungen wird immer die Intersegmentalfalte (z. B. auch die Vorderröhre der Legeröhre) als 9. Segment bezeichnet. Nur in zwei Fällen findet er doch Chitinplatten im 9. Segment. Bei *Eucinetus* handelt es sich dabei tatsächlich um das 9. Tergit, das er sonst immer

„Paraproct“ nennt. Die Verhältnisse bei *Prionus californicus* MOTSCH. vermag ich augenblicklich nicht zu deuten, sie scheinen ganz andere zu sein als bei *Prionus coriaceus* L., den WANDOLLEK (1906) untersuchte und abbildete. Von den auf das sogenannte 9. Segment folgenden Chitinstücken entspricht der „Proctifer“ dem 10. Tergit, die „Coxites“ und die Styli sind die Hälften des 9. Sternites mit den ansitzenden Styli. In jenen Fällen, wo die „Coxites“ zweigliedrig sein sollen, gehört das zweite Glied nicht zum 9. Sternit, sondern stellt das Basalglied der Styli dar, was aus den Abbildungen ohne weiteres zu erkennen ist. Viel schwieriger ist es, sich über die Stücke, die TANNER „Paraproct“ und „Valvifer“ nennt, klar zu werden. In jenen Fällen, wo die „Paraprocts“ als wohlentwickelte Platten an der Seite des Abdomens liegen, entsprechen sie offensichtlich den beiden Hälften des 9. Tergites, was auch TANNER vermutet. Typische „Valvifers“ sind dann nie entwickelt. Rücken jedoch die Hälften des 9. Tergites noch mehr auf die Ventralseite, so daß sie scheinbar vor die Hälften des 9. Sternites zu liegen kommen, so werden sie als „Valvifers“ gedeutet (z. B. auch die Radii ventrales). Wohlentwickelte „Paraprocts“ fehlen dann natürlich immer, hingegen werden oft undeutlich abgegliederte seitliche Teile des 10. Tergites oder auch die Radii dorsales so bezeichnet. In manchen Fällen (z. B. *Silphidae*, vgl. auch VERHOEFF, 1917, sowie HEYMONS u. LENGKERKEN, 1926) scheinen sowohl „Paraprocts“ als auch „Valvifers“ wohlentwickelt zu sein. Letztere sind jedoch in diesem Falle lediglich die beiden Hälften des 9. Sternites, während die gesamten „Coxites“ die Basalglieder der Styli darstellen. Es ist somit klar, daß TANNER (1927) die Hälften des 9. Tergites je nach ihrer mehr dorsolateralen oder ventralen Lage bald als „Proctifers“ bald als „Valvifers“ angesprochen hat. „Valvifers“, „Coxites“ und Styli sollen nach TANNER (1927) nur die Extremitäten des 9. Segmentes darstellen. Kleine Chitinplättchen vor oder hinter der Vaginalöffnung gelegen, bezeichnet TANNER als Reste des 10. Sternites.

Ähnliche Bildungen hat auch WANDOLLEK (1906), vor ihm bereits VERHOEFF (1893 b, 1894 a) und KOLBE (1893), bei verschiedenen Formen (*Cerambycidae*, *Elateridae* usw.) beobachtet und als Gleitplatte bezeichnet. Mit WANDOLLEK halte ich diese Stücke nicht für Reste eines Sternites, sondern für accessorische Chitinplättchen.

Scheinbar etwas abweichend ist die Legeröhre von *Dytiscus* und verwandten Arten gebaut. Es wird dies vor allem durch das eigenartige Aussehen hervorgerufen, das der Apparat im vorgestülpten Zustande macht. Während bei den anderen *Coleoptera* die Legeröhre in ihrer Gesamtheit vorgestoßen wird, ohne daß die gegenseitige Lage der Teile sich ändert, ist dies bei *Dytiscus* nicht der Fall. In der Ruhe liegen die beiden spangenförmigen Hälften des 9. Tergites (Seitenspannen DEMANDT 1912, ARME BÖVING 1913) schräg nach vorn und unten gerichtet. An ihren ventralen Enden artikulieren die beiden Hälften des 9. Sternites (Genitalvalven, BÖVING 1913), die jedoch nicht flach ausgebreitet sind, sondern sich kahnartig aneinanderlegen und mit ihren Außenrändern dorsal verwachsen, so daß dadurch ein einheitliches säbelförmiges Stück entsteht. Bei dem Vorstoßen dient die dorsale Verbindung des 9. Tergites mit dem 8. Tergit als Angelpunkt, um den sich die beiden Hälften des 9. Tergites drehen, bis sie eine schräg nach hinten gerichtete Lage einnehmen, wobei sie die gelenkig mit ihnen verbundene eigentliche Legeröhre mit nach außen stoßen. Das größtenteils über dem 7. Sternit verborgene 8. Sternit ist ebenfalls zweiteilig. Die beiden Hälften desselben (Genitalklappen DEMANDT 1912, Kloakalvalven BÖVING 1913), die das Abdomen in der Ruhe nach hinten abschließen, weichen dabei seitlich aus. Zu beiden Seiten der auf der Ventralseite des Legesäbels gelegenen Geschlechtsöffnung finden sich zwei kleine Chitinplatten, die Vulvarsklerite, die als Styli zu deuten versucht

wurden (DEMANDT 1912). Diese Vulvarsklerite, die von BÖVING (1913) für sämtliche *Dytiscidae* nachgewiesen wurden, haben sich durch meine ontogenetischen Untersuchungen (siehe vorn) als chitinisierte Rudimente von Primitivzapfen herausgestellt. Ob die beiden Analplättchen, die zwischen den dorsalen Enden der beiden Hälften des 9. Tergites liegen, Reste des 10. Tergites darstellen, läßt sich nicht entscheiden. Sie sind jedenfalls, soweit ich an Präparaten sehen konnte, kaum von den Hälften des 9. Tergites abgesetzt und aus diesem Grunde, sowie auch, weil sich bei niederen *Dytiscidae* nirgends Reste eines 10. Tergites nachweisen ließen (BÖVING 1913), glaube ich eher, daß es sich lediglich um die verbreiterten Enden der beiden Hälften des 9. Tergites handelt. An den primitiveren Formen unter den *Dytiscidae* kann man sehr schön die allmähliche Entwicklung dieses komplizierten Legeapparates verfolgen (vgl. BÖVING 1913). Jedenfalls ist es vollkommen unrichtig, den Legeapparat der *Dytiscidae* in einen ausgesprochenen Gegensatz zur Lege- röhre anderer *Coleoptera* zu bringen und ihn außerdem noch in Beziehung zu setzen mit dem Legesäbel der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., wie dies BERLESE (1909) getan hat. Mit Gonapophysen hat der Legeapparat von *Dytiscus* und Verwandten ganz und gar nichts zu tun.

2. *Strepsiptera*.

Auf den offenbar durch die parasitische Lebensweise der *Strepsiptera* weitgehend abgeänderten Bau der weiblichen Geschlechtsorgane gehe ich hier nicht ein, zumal mir sein Bau noch nicht genügend geklärt zu sein scheint, um ihn in irgendwelche Beziehung mit den Verhältnissen bei anderen Insekten bringen zu können.

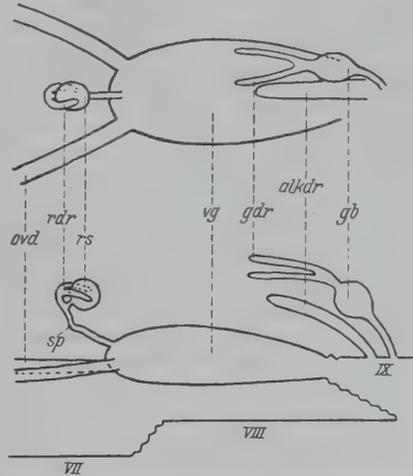


Abb. 71. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Hymenoptera*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, alkdr alkalische Drüse, dr Ductus receptaculi, gb Giftblase, gdr Giftdrüse, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis, sp Spermapumpe, vg Vagina.

H. *Hymenoptera* (Abb. 71).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* liegt hinter dem 8. Sternit und führt in eine bald weite und birnförmige, bald lange und flach gedrückte Vagina, vielfach auch als Uterus, unpaarer Ovidukt oder Gonodukt bezeichnet. In ihr Vorderende münden die beiden Ovidukte. Manchmal kann auch ein kurzer unpaarer Eiergang eingeschaltet sein (manche *Ichneumonidae*, PAMEL 1913), dessen Herkunft vom Ektoderm oder Mesoderm noch nicht festgestellt ist. Wenn die Vagina eine langgestreckte bandartige Gestalt hat, zeigt sie gewöhnlich eine in der Medianebene gelegene S-förmige Krümmung und das Receptaculum seminis mündet in die Dorsalwand des vorderen Abschnittes, während im anderen Falle die Eintrittsstelle des Ductus receptaculi am Vorderende der Vagina gelegen ist. Bei den *Cynipidae* ist nach FRÜHAUF (1924) der vordere Abschnitt der Vagina durch seine starke Muskulatur auffällig und wird von ihm Uterus genannt. Die ziemlich weite Vagina von *Apis mellifica* L. ist hinten zu einer mächtigen Blase angeschwollen, die als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Bei anderen *Hymenoptera* findet sich in der Dorsalwand der Vagina, dort, wo das Recepta-

culum seminis einmündet oder dahinter, eine mehr minder tiefe, taschenartige Aussackung, die ebenfalls als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Gegenüber der Mündung des Ductus receptaculi liegt manchmal eine Art Klappe, die nach BRESSLAU (1906) zum zeitweisen Verschuß der Mündung des Ductus receptaculi, nach ADAM (1912) aber zum Festhalten der Eier während der Befruchtung dient.

Am Receptaculum seminis kann man, wie bei den *Coleoptera*, drei Abschnitte unterscheiden: Die Samenkapsel, den Ductus receptaculi und die Receptaculardrüse. Im Gegensatz zu den *Coleoptera* stellt jedoch nicht die Samenkapsel die direkte Fortsetzung des stets mit kräftiger Chitinintima versehenen, gelegentlich aufgeknäuelten Ductus receptaculi dar, sondern vielmehr die Receptaculardrüse, während die meist kleine, rundliche, kräftige chitinisierte Samenkapsel an einem ganz kurzen, rechtwinkelig abzweigenden Stiel sitzt. Eine Muskelhülle fehlt der Samenkapsel häufig, z. B. auch bei *Apis mellifica* L. (LEYDIG 1859, ADAM 1912), bei anderen Formen ist aber ein sphinkterartiger Ringmuskel vorhanden (ADAM 1912). Die Receptaculardrüse ist entweder unpaar (*Bombus lapidarius* L., LEYDIG 1859) oder gegabelt (*Vespa crabro* L., LEYDIG 1859), bei *Apis mellifica* L. und zahlreichen anderen *Hymenoptera* aber paarig, doch scheint die Paarigkeit, wie die oben erwähnten Beispiele zeigen, eine sekundäre Erscheinung zu sein. Die beiden meist schlauchförmigen Receptaculardrüsen liegen der Samenkapsel dicht an und münden entweder getrennt in den etwas über die Eintrittsstelle des Stieles der Samenkapsel hinaus verlängerten Ductus receptaculi, oder es ist ein gemeinsames Reservoir vorgeschaltet (*Cimbex*, IMMS 1925). BRESSLAU (1906) hat als erster einen besonderen Verschußapparat am Ductus receptaculi von *Apis mellifica* L. beschrieben und ADAM (1912) stellte einen solchen auch bei anderen *Apidae*, *Vespidae* und *Formicidae* fest. Beide Untersucher deuten diesen Apparat als eine Saugpumpe zur Beförderung des Sperma und geben ihm den Namen Spermapumpe. Auf meine Ansicht über der Funktion dieses Apparates werde ich später eingehen, hier bespreche ich nur seinen Bau. Im einfachsten Falle ist der Ductus receptaculi knapp hinter der Einmündung des Samenkapselstieles, ohne daß sein Lumen verengt ist, von einem Ringmuskel umgeben, der als Kompressor bezeichnet wird (zahlreiche *Formicidae*). Im Laufe der Weiterentwicklung krümmt sich der Ductus receptaculi in diesem Bereiche immer stärker S-förmig, und sein von kräftigem Chitin ausgekleidetes Lumen wird hier sehr eng. Der Kompressor ist zuerst noch typisch ringförmig, später aber erhält er auf verschiedene Weise jederseits einen Ansatzpunkt und stellt nun eine Muskelkappe über der konvexen Seite des Ductus receptaculi dar, wobei jede Faser senkrecht auf dem im Bogen gekrümmten Ductus receptaculi steht, während auf der konkaven Seite desselben der Kompressor unterbrochen ist. Durch die Kontraktion des Kompressors wird das Lumen des Ductus receptaculi flach gedrückt, bzw. bei anderen Arten wird die konvexe Wand in Form eines Falzes in das Lumen hineingedrückt und dieses hierdurch verschlossen. Mehrere Längsmuskeln, die zwischen den Endpunkten der S-förmigen Krümmung verlaufen, verstärken durch ihre Kontraktion die Krümmung und helfen dadurch mit am Verschlusse des Ductus receptaculi.

Bei den *Vespidae* ist das Receptaculum seminis der Arbeiterinnen dem der Königin sehr ähnlich, aber immer leer, bei *Apis mellifica* L. ist es rudimentär, bei den *Formicidae* kommen bei ein und derselben Art Individuen mit relativ gut entwickeltem Receptaculum seminis neben solchen vor, denen es vollständig fehlt (DEEGENER 1928).

Bei entomophagen *Hymenoptera* mündet in die lange Vagina ein zylindrisches Receptaculum seminis und eine acinöse Drüse.

Abgesehen von der Receptaculardrüse können an drei Stellen des Geschlechtsapparates noch Drüsen auftreten. Bei *Biorhiza aptera* Bosc. und *Rhodites rosae* L., beides *Cynipidae*, finden sich nach FRÜHAUF (1924) an der Stelle, wo die Ovidukte in die Vagina münden, zwei Drüsenschläuche, die von ihm als Eileiterdrüsen bezeichnet werden. Ferner münden gelegentlich zwei kurzgestielte, bohnenförmige Drüsensäckchen in die Seiten der Vagina knapp vor der Stachelbasis (*Biorhiza aptera* Bosc.: FRÜHAUF 1924, manche *Ichneumonidae*, PAMPEL 1913). Sie werden vielfach als Schmierdrüsen bezeichnet und schwanken in ihrer Ausbildung auch bei nahe verwandten Arten.

Der am häufigsten auftretende Drüsenkomplex ist der sogenannte Giftapparat. Er besteht bei der Honigbiene, wo er am genauesten untersucht ist, aus vier Abschnitten, der sauren Drüse, der alkalischen Drüse, der Giftampulle und dem Ausführungsgang. Dieser ist ziemlich kurz und mündet auf der Ventralseite der Stachelrinne in der Nähe ihrer Basis. An seinem anderen Ende erweitert er sich zu einem Reservoir, Giftampulle oder Giftblase genannt. Die saure Drüse ist ein langer, fadenförmiger, am Ende gespaltener Schlauch, der an der Spitze der Ampulle mündet. Knapp vor der Mündung des Ausführungsganges der Giftblase öffnet sich die alkalische Drüse, die einen meist einfachen Drüsenschlauch darstellt. Von zahlreichen Autoren wird sie als Kitt-, Schmier- oder Nebendrüse bezeichnet. Der gesamte Giftapparat ist ektodermal, da in sämtlichen Teilen eine Chitinintima nachgewiesen wurde. Die Giftblase besitzt eine Muskelhülle, die manchmal sehr kräftig ist. Die enge Zugehörigkeit der alkalischen Drüse zum Giftapparat beweist die Ontogenie, da sie aus paarigen Anlagen an der Giftblase entsteht (DEWITZ 1877). Bei entomophagen und phytophagen *Hymenoptera* fehlt die alkalische Drüse häufig, während der übrige Giftapparat wohlentwickelt ist. Der Bau der sauren Drüse weicht oft von der der Honigbiene ab. Bei den *Ichneumonidae* besteht sie aus einer Anzahl, meist 8—10 Drüsenschläuchen, die mit gemeinsamem Stamm in die Giftblase münden (PAMPEL 1913). Bei den *Formicidae* konnte FOREL (1878) zwei Typen des Giftapparates unterscheiden. 1. Die Giftblase mit Polster. Die sehr lange, manchmal verzweigte saure Drüse ist dicht aufgeknäuelte und bildet auf der Dorsalseite der großen elliptischen Giftblase ein eng anliegendes Polster, aus dem die beiden Enden der Drüse noch herausragen. Giftblase samt Polster sind von einer Ringmuskulatur umgeben. 2. Die Giftblase mit Knopf. Am Vorderende der kleinen kugeligen Giftblase münden zwei Drüsenschläuche mit gemeinsamem Stamm, dessen Mündung schlauchförmig in das Innere der Giftblase eingesenkt ist. Das Ende dieses Schlauches ist knopfförmig aufgetrieben. Giftdrüse und alkalische Drüse scheinen sich in der Stärke der Ausbildung zu vertreten (DEWITZ 1877).

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* ist von drei Paaren von Gonapophysen umstellt, die denen der *Odonata*, *Orthoptera* und *Blattaeformia* vollkommen homolog sind. Die vorderen Gonapophysen gehören dem 8. Sternit an, die inneren und äußeren sitzen am 9. Sternit. Bei den primitivsten *Hymenoptera*, den Blattwespen (*Tenthredinidae*) sind noch sämtliche Gonapophysen frei, häufig kurz und breit blattförmig und je nach dem Substrat, in das die Eier abgelegt werden, verschieden kräftig entwickelt, manchmal auch stark reduziert. Bei den *Terebrantia* kommt es dann zur Ausbildung eines typischen Legeapparates, der als Legestachel bezeichnet wird. Er entsteht durch das enge Aneinanderlegen der meist sehr langen, dünnen vorderen und inneren Gonapophysen, die von den äußeren, den Stachelscheiden umhüllt werden. Die inneren Gonapophysen verwachsen zu einer einheitlichen Rinne, die durch Grat und Nut mit den eigentlichen Werkzeugen, den vorderen Gonapophysen, als Stechborsten oder Stachelgräten bezeichnet, verbunden ist und ihnen als Führung dient. Zugleich ist es

zu einer weitgehenden Umbildung der letzten Abdominalsegmente zu einem komplizierten Stütz- und Bewegungsapparat gekommen.

Der Legestachel der *Terebrantia* ist überaus lang und dünn, bis zu zehnfacher Körperlänge und dient vielfach zum Anstechen holzbohrender Insektenlarven. Im einzelnen ist der Legeapparat natürlich je nach der ihm obliegenden Aufgabe verschieden ausgebildet. Die höchste Stufe der Entwicklung hat der Legeapparat der *Hymenoptera* bei den *Aculeata* erlangt. Er dient hier nur mehr als Waffe, während die Eier an der Basis des Stachels austreten. Der gesamte Stachelapparat mit dem zugehörigen basalen Stützapparat ist in einer vom 7. Segment gebildeten Höhlung verborgen. Bei *Apis mellifica* L. dienen Stachelrinne und Stachelscheiden noch als lose Führung für das Ei, bei den *Vespidae* ist auch das nicht mehr der Fall. Innerhalb der *Formicidae* kommt es zu einer weitgehenden Rückbildung des Stachels, wogegen die Giftdrüse immer wohl ausgebildet bleibt.

BERLESE (1909) behauptet, daß der Legestachel der *Hymenoptera* aus drei Stücken bestehe, nämlich aus einem Paar von Gonapophysen am 8. Segment, sowie einem unpaaren Stück, das zum 9. Segment gehört. Jene sollen aus je drei Chitinfilamenten bestehen. Sie stellen offensichtlich die vorderen Gonapophysen dar, während BERLESE die paarige Entstehung des dritten Stückes, das der Stachelrinne entspricht, aus den inneren Gonapophysen nicht erkannt hat. Ebenso hat BERLESE die äußeren Gonapophysen nicht als solche erkannt, sondern beschreibt sie lediglich als paarige Anhänge des 9. Sternites. Daher kommt es auch, daß BERLESE den Legeapparat der *Hymenoptera* in scharfen Gegensatz zu dem der *Saltatoria* usw. bringt.

Auf der eigenartigen Ausdrucksweise von BERLESE beruht auch sicherlich die falsche Angabe von HANDLIRSCH (1924), daß nämlich die *Hymenoptera* sowohl am 8. als auch am 9. Sternit zwei Paare von Gonapophysen besäßen. Nimmt man die von BERLESE angegebene Zahl Drei als die Zahl der Gonapophysen nur der einen Seite, während jener die Gesamtzahl der vorhandenen Stücke meint, was aber eine ganz ungewöhnliche Ausdrucksweise ist, und rechnet dazu noch die von BERLESE verkannten äußeren Gonapophysen, so kommt man genau auf HANDLIRSCHS irrtümliche Angabe.

I. Neuropteroidea.

1. *Megaloptera* (Abb. 72).

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Sialis lutaria* L. wurde von STRÍZ (1909) eingehend untersucht. Ich stütze mich im folgenden auf ihn, deute jedoch, veranlaßt durch den Vergleich mit anderen Insektenordnungen, einzelne Abschnitte etwas anders. Die paarigen Ovidukte sind ausgezeichnet durch nach innen vorspringende Längsleisten und Lappen. Sie vereinigen sich zu einem sehr kurzen Eiergang, der etwa in die Mitte der Ventralwand der Vagina mündet. Diese ist nach der Abbildung ein ziemlich langer und weiter, gerader, hinten rechtwinkelig nach abwärts gekrümmter Sack. Die Wandung des vor der Mündung des Eierganges gelegenen Teiles ist dick und drüsig und in große Falten gelegt. Knapp vor dem Eintritt des Eierganges münden seitlich mit weiter Öffnung zwei taschenartige Aussackungen, die nicht ganz soweit nach vorn ragen als die zwischen ihnen gelegene Vagina. Der hintere Teil der Vagina ist nicht drüsig, das Epithel ist niedrig und in kleine Falten und Läppchen gelegt. Der Übergang zwischen den beiden Abschnitten ist ziemlich unvermittelt. Knapp hinter der Mündung des Eierganges ragen von der Dorsalwand der Vagina zwei ziemlich stark seitlich gelegene kolbenförmige Zapfen in die Vagina hinein. In ihrem Inneren liegt je ein hufeisenförmig gekrümmter kleiner Kanal, deren Mündungen in den seitlichen Aussackungen des vorderen Abschnittes der Vagina gelegen

sind. An der Stelle, wo die Vagina rechtwinkelig nach unten umbiegt, mündet an ihrer Dorsalwand ein Divertikel, das sich nach hinten zu in zwei taschenartige Fortsätze gabelt. Die gesamte Dorsalwand des Divertikels ist von einem dicken Drüsenpolster bedeckt. Außerdem ist noch ein bis ins 7. Segment reichender, weiter, unpaarer Sack vorhanden, der dicht unter der Dorsalwand des Körpers liegt und hinter der Geschlechtsöffnung nach außen mündet. Der gesamte ausleitende Teil des Geschlechtsapparates von den Endteilen der Ovidukte begonnen, ist größtenteils von kräftiger Muskulatur umhüllt, die hauptsächlich aus Ringfasern besteht.

Die Deutung der einzelnen Abschnitte macht zum Teil Schwierigkeiten. Nach STITZ (1909) dienen die beiden dünnwandigen, seitlichen Aussackungen des vorderen Abschnittes der Vagina, den man wohl als Bursa copulatrix bezeichnen kann, als Receptacula seminis und finden sich auch immer mit Sperma gefüllt. Die in den Zapfen, die wahrscheinlich für die Kopulation oder Eiablage von Bedeutung sind, gelegenen Kanälchen werden als Anhangsdrüsen (Receptacular-drüsen) gedeutet. Die beiden hinteren Drüsentaschen mit unpaarem Endabschnitt, die an der Umbiegungsstelle der Vagina münden, entsprechen vermutlich den Anhangsdrüsen anderer Insekten (*Lepidoptera*, *Hymenoptera* usw.). Dagegen findet sich für den unpaaren dorsalen Sack, wenn er überhaupt zum Geschlechtsapparat in näherer Beziehung steht, bei den übrigen Insekten keinerlei Homologon.

Das 8. Segment des erwachsenen Tieres ist schmal ringförmig, das 9. besteht nach STITZ (1909) aus zwei stärker chitinisierten Stücken, die ineinander geschoben werden können und in der ventralen Mittellinie einen Längsspalt offen lassen. Es macht nach der Abbildung den Eindruck, als wäre das vordere, größere Stück das 9. Tergit, das seitlich soweit herunterreicht, daß es ventral fast zusammenstößt und nur einen schmalen Spalt zwischen sich frei läßt, während der hintere, median gespaltene Teil das 9. Sternit darstellt, dessen beide Hälften zwischen sich ebenfalls einen Spalt einschließen. Das 10. Segment ist nur ganz klein. Der vom 9. Tergit und Sternit gebildete Längsspalt wird als Genitalspalt bezeichnet. In diesen mündet vorn die Vagina, so daß die weibliche Geschlechtsöffnung etwa an der Grenze zwischen 8. und 9. Sternit liegt. Etwas weiter hinten liegt die Mündung des unpaaren dorsalen Sackes.

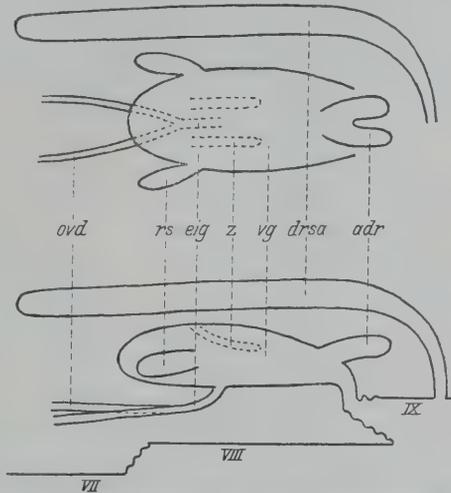


Abb. 72. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Megaloptera*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, adr Anhangsdrüsen, drsa dorsaler Sack, eig Eiergang, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina, z Zapfen in der Vagina.

2. *Rhaphidides* (Abb. 73).

Der weibliche Geschlechtsapparat von *Rhaphidia notata* F. wurde ebenfalls von STITZ (1909) untersucht. Die Ovidukte vereinigen sich zu einem langen, un-

paaren Eiergang. In ihren Endteilen treten niedrige Längsleisten auf, sowie eine allmählich sich verdickende Chitinintima. Der Eiergang ist von einem nach hinten zu stärker werdenden Muskelbelag umgeben. Schließlich geht der Eiergang in einen kleinen Vorraum über, in den auch die übrigen Teile des Geschlechtsapparates eintreten und der am besten als Vagina bezeichnet wird. Dorsal vom Eiergang mündet das eiförmige Receptaculum seminis, das ein dickes Epithel, jedoch offenbar nur ganz dünne Chitinintima besitzt. Vorn trägt es einen kurzen Blindsack, die zusammen einen kurzen, gekrümmten, accessorischen Drüsen-schlauch, die zusammen wohl die Receptaculardrüse darstellen. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis verzüngt sich allmählich nach hinten und ist von einer Ringmuskellage umhüllt. Dorsal vom Receptaculum seminis setzt sich der Vorraum in einen weiten, schlauchartigen, von sehr dickem Chitin ausgekleideten und mit dicker Ringmuskellage versehenen Sack fort, an dem mit kurzem, engen

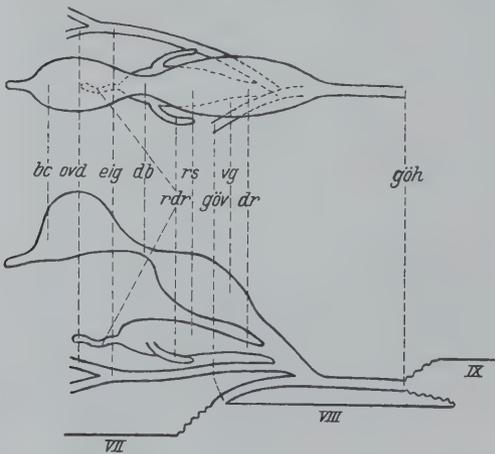


Abb. 73. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates des *Rhabdoides*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, bc Bursa copulatrix, db Ductus bursae, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, göh hintere Geschlechtsöffnung, göv vordere Geschlechtsöffnung, rdr Receptaculardrüsen, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

Die Deutung des Legeapparates bot nach der Beschreibung und den Abbildungen, die STITZ (1909) gab, so große Schwierigkeiten, daß ich Nachuntersuchungen anstellen mußte. Dabei kam ich an Hand von in Kalilauge macerierten Abdomina einer *Rhabdida*-Art zu folgenden von STITZ ziemlich stark abweichenden Resultaten (Abb. 74). Das 7. Segment ist noch vollkommen normal entwickelt. Das 8. Tergit ist halbringförmig entwickelt und reicht ebenso wie das noch zu besprechende 9. Tergit weit auf die Ventralseite herab. Dagegen fehlt das von STITZ beschriebene, die Basis des Legeapparates bedeckende 8. Sternit vollkommen. Es kann sich bei STITZ wohl nur um eine Verwechslung mit dem davorliegenden 7. Sternit handeln. Das 9. Tergit bildet einen fast vollständigen, nur ventral schmal offenen Ring. An seine Enden setzen sich die zu den beiden langen sogenannten Scheiden des Legeapparates umgeformten Hälften des 9. Sternites an, was lediglich eine Weiterentwicklung der Verhältnisse bei *Sialis lutaria* L. darstellt. An ihrer Spitze sitzen kleine, tasterartige Gebilde, die vielleicht den Styli entsprechen. Das 10. Segment bildet einen kleinen Ring um

Stiel eine weite, dünnwandige Blase sitzt, die vorn einen kleinen Fortsatz trägt. Diese stellt die Bursa copulatrix dar. Während STITZ (1909) jedoch auch den dickwandigen Sack als einen Teil der Bursa copulatrix deutet, halte ich es für richtiger, diesen nur als einen Teil des Vorraumes und somit als einen Abschnitt der Vagina zu deuten, wofür sowohl das dicke Chitin als auch die starke Muskulatur spricht.

Die Vagina setzt sich einerseits in einen dünnen Gang fort, der im Inneren des Legeapparates gelegen ist, andererseits in einen Gang, der ventral vom Eiergang ein Stück nach vorn verläuft und hier ventral mündet.

den Anus. Die beiden Hälften des 9. Sternites legen sich flach aneinander und verwachsen dorsal miteinander, wobei vor allem im distalen Teile noch eine tiefe, dorsale Längsfurche erhalten bleibt, als Beweis der ursprünglichen Paarigkeit. Basal sind die beiden Scheiden nach STITZ noch mit einem dritten, unpaaren, ventralen Stück, das ich an meinen Totopräparaten nicht zu sehen vermochte, zu einem vollständigen Rohre verwachsen, in dessen Innerem der hintere Ausführungsgang der Vagina gelegen ist. Im weiteren Verlaufe löst sich dieses ventrale Stück sehr bald von den beiden Scheiden los und liegt nach den von STITZ abgebildeten Querschnitten zuerst ventral von den Scheiden (die hier ein Stück vollkommen voneinander getrennt sein sollen, was wohl ein Beobachtungsfehler ist) und schließlich im hinteren Teile des Legeapparates als feiner federnder Stab im Inneren der Legeröhre zwischen den beiden Scheiden. Der größte Teil des Legeapparates stellt also kein allseits geschlossenes Rohr dar, sondern der hintere Ausführungsgang der Vagina steht durch zwei enge, ventrolaterale Spalten mit der Außenwelt in Verbindung. Schwierigkeiten macht die Deutung dieses ventralen unpaaren Stückes. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß es sich dabei um

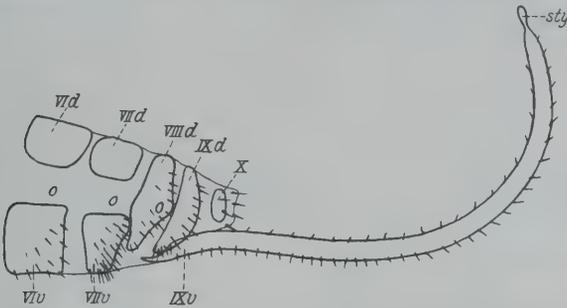


Abb. 74. Seitenansicht des Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Rhapsidia* spec. VI d, VII d, VIII d, IX d 6., 7., 8., 9. Tergit, VI v, VII v 7., 8. Sternit, IX v 9. Sternit = Legeröhre, X 10. Segment, sty Styli. Vergr. 14×.

das stark modifizierte 8. Sternit handelt, so daß die hintere Geschlechtsöffnung, die offensichtlich der Eiablage dient, zwischen 8. und 9. Sternit gelegen wäre. Der vordere Mündungsgang der Vagina wäre dann dadurch entstanden, daß sich dorsal von dem 8. Sternit ein sekundärer Gang bildete, der sich vor dem 8. Sternit öffnet und der Kopulation dienen dürfte.

Der von STITZ (1909) abgebildete Längsschnitt (Taf. 29, Abb. 121) spricht in jeder Hinsicht sehr für meine Deutung, dagegen ist die Beschriftung der Abb. 126 und 127 auf Taf. 29 ganz verfehlt. Der die Legeröhre umgebende, ventral mit der Außenwelt in Verbindung stehende, mit V bezeichnete Raum kann auf keinen Fall den Genitalvorraum (Vagina) darstellen, sondern ist die Spalte zwischen dem Legeapparat und den seitlich noch als zwei Lappen vortretenden unteren Enden des 9. Tergites.

3. Neuroptera (Abb. 75).

STITZ (1909) untersuchte *Chrysopa perla* L., *Hemerobius nervosus* F. und *Myrmeleon formicarius* L. Der immer wohlentwickelte, meist von einer dünnen Ringmuskelschichte umgebene, manchmal in seinem mittleren Teile in Falten gelegte oder etwas aufgeknauelte Eiergang mündet in die meist ziemlich kugelige Vagina, von STITZ als Genitalvorraum bezeichnet. Dorsal setzt sich die Vagina in die Bursa copulatrix fort, die durch ein viel engeres Lumen meist scharf abgesetzt

ist. Sie hat gestreckt keulenförmige Gestalt, die Wandung ist häufig in Falten gelegt und mit einer dicken Chitinintima bedeckt. Zwischen Eiergang und Bursa copulatrix mündet der Ductus receptaculi. Die Samenkapsel und ihr Ausführungsgang sind immer von sehr dickem, häufig gelbbraun gefärbtem Chitin ausgekleidet. Bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. ist das Receptaculum seminis ein ziemlich geräumiger Sack, der ziemlich scharf von dem in zahlreiche, enge Windungen gelegten Ductus receptaculi abgesetzt ist. Bei *Myrmeleon formicarius* L. jedoch ist das ganze Receptaculum seminis schlauchförmig, vom Ausführungsgang nicht abgesetzt und in zahlreiche, enge Windungen gelegt. Bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. sind die Vorderenden der Bursa copulatrix und des Receptaculum seminis durch einen feinen Gang verbunden, der als Ductus seminalis bezeichnet werden muß. Bei *Chrysopa perla* L. ist von der Vagina eine dorsale und hintere Abteilung ziemlich gut abge sondert. In diese mündet von der Dorsal-

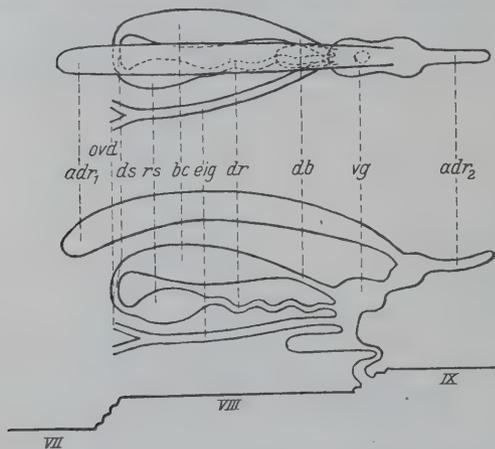


Abb. 75. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der Neuroptera. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, *adr₁* vordere Anhangsdrüse, *adr₂* hintere Anhangsdrüse, *bc* Bursa copulatrix, *ab* Ductus bursae, *dr* Ductus receptaculi, *ds* Ductus seminalis, *eig* Eiergang, *ovä* Ovidukte, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina.

seite eine mächtige, über die Bursa copulatrix weit nach vorn reichende, sackförmige Anhangsdrüse, sowie ein enger, nach hinten gerichteter Drüsen-schlauch, über dessen Mündung eine Chitinleiste gelegen ist, auf der strahlenförmig gestellte Chitinborsten stehen. Die Vagina bildet ferner bei dieser Art kurz vor ihrer Ausmündung unterhalb des Eierganges eine taschenartige Ausbuchtung nach vorn. Durch eine Querfalte in der Vorderwand der senkrecht gestellten Vagina, die in eine Vertiefung der Hinterwand eingreift, kommt außerdem ein ziemlich guter Verschluss der Genitalöffnung

zustande. Bei *Hemerobius nervosus* F. findet sich nur eine wenig entwickelte, schlauchförmige Anhangsdrüse, die dorsal unmittelbar in die Vagina mündet. Die Ventralwand der Vagina ist stark nach oben und innen geschlagen, so daß die Geschlechtsöffnung nicht nach unten, sondern nach hinten und oben gerichtet ist. Bei *Myrmeleon formicarius* L. ist die Vagina nur wenig entwickelt. Dorsal von der Bursa copulatrix mündet eine ziemlich lange schlauchförmige Anhangsdrüse. Auf die ziemlich komplizierten Mündungsverhältnisse konnte STITZ aus Mangel an Material nicht eingehen.

Bei *Osmylus maculatus* F. finden sich nach DUFOUR (1848) und HAGEN (1852) (beide nach STITZ 1909) als accessorische Organe zwei Kittdrüsen, die aus je einer kleinen, kugeligen Blase mit Chitinintima und vielleicht muskulöser Hülle und einem äußerst feinen, aufgeknauelten Ausführungsgang bestehen, der in den oberen und hinteren Teil des Eierganges mündet, sowie eine Bursa copulatrix, die eine linksseitig gelegene, dünnhäutige Blase darstellt. Sie öffnet sich gesondert vom Eiergang in die Vagina, die nur eine Fortsetzung des Eierganges dar-

stellt. Von BERLESE (1909) wird die Bursa copulatrix als Receptaculum seminis gedeutet.

Nach BRAUER (1854, aus STITZ 1909) besitzt *Mantispa pagana* F. lediglich ein halbkreisförmiges Receptaculum seminis mit langem Ausführungsgang als Anhangsorgan und Drüsen fehlen vollständig.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt, soviel man aus der Beschreibung von STITZ (1909) entnehmen kann, hinter dem 8. Segment. Von diesem ist bei *Chrysopa perla* L. und *Hemerobius nervosus* F. nur das halbringförmige Tergit erkennbar, das weit auf die Ventralseite reicht. Das 9. Tergit ist ebenfalls halbringförmig, an seinen ventralen Enden sitzen die beiden Hälften des vollständig gespaltenen 9. Sternites als zwei Lappen an. Ferner liegt vor den Hälften des 9. Sternites ein ganz verborgenes, kleines, unpaares Chitinstück, das offenbar das stark reduzierte 8. Sternit darstellt. Das 10. Segment bildet einen Ring um den Anus. Bei *Myrmeleon formicarius* L. ist das Abdomenende viel schwieriger zu deuten. Nach der Abbildung von STITZ (1909) ist nicht zu zweifeln, daß das sogenannte Genitalsegment aus zwei Segmenten besteht, nämlich dem 8. und dem 9., von denen ventral jedes ein Paar von beborsteten Zapfen trägt. Außerdem ist jederseits ventrolateral eine gemeinsame faltenartig vorspringende Versteifungsleiste vorhanden.

J. Panorpoidea.

1. *Panorpatae* (Abb. 76).

Zum Verständnis des Geschlechtsapparates der *Panorpatae* ist es unerlässlich, sich vorerst ein klares Bild über den Bau des Abdomens derselben zu machen. Der einzige, der sich in neuerer Zeit damit eingehender beschäftigt hat, war STITZ (1908). Doch auch er stößt am Abdomenende auf ihm unüberwindliche Schwierigkeiten und vermag mit den dem letzten sichtbaren Segment folgenden Chitinresten nichts rechtes anzufangen. Er beschreibt den äußeren Bau derselben und sucht sie mit Teilen des männlichen Abdomenendes in Beziehung zu bringen. Auf eine Deutung ihres morphologischen Wertes geht er nicht ein und eilt überhaupt

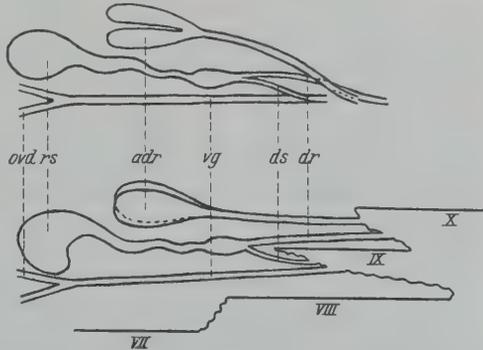


Abb. 76. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Panorpatae*. VII, VIII, IX, X 7., 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

über dieses Problem ziemlich rasch hinweg. An Hand eines in Kalilauge mace-rierten und auseinandergezogenen Totopräparates (Abb. 77), sowie eines Median-schnittes (STITZ 1908) ist es nun ziemlich leicht, sämtliche Stücke des Abdomens zu deuten. Die ersten fünf, nicht wie STITZ sagt, sechs Segmente sind wohlent-wickelt, sehr kräftig chitinisiert und dunkelbraun gefärbt. Das 5. Segment ist etwas kegelförmig, im Gegensatz zum Männchen aber nicht länger als das vorher-gehende. Die folgenden drei Segmente (6.—8.) entsprechen dem Stachel des Männchens. Sie sind ziemlich schlank, zylindrisch, wenig stark chitinisiert, daher hell gefärbt und deutlich in Tergit und Sternit geteilt. Das 8. Sternit ist etwas

kräftiger chitinisiert, am Hinterrande gerundet und durch zwei laterale Schlitze fast bis an den Vorderrand des Segmentes vom Tergit getrennt. Dieses Segment bildet am lebenden Tier den Abschluß des Abdomens. Dahinter sieht man noch zwei kurze, zweigliedrige, tasterartige Gebilde vorragen. Am macerierten und auseinandergezogenen Objekt kann man jedoch beobachten, daß im Abdomen dorsal vom 8. Sternit ein eigenartiges, je nach der untersuchten Art etwas verschieden geformtes Chitinstück liegt, das man nach Lage, Form und Aussehen ganz gut als ein modifiziertes Sternit auffassen kann (vgl. STITZ 1908). Bei der von mir untersuchten Art ist dieses Chitinstück etwas anders geformt, da ich aber die Artzugehörigkeit meines Objektes nicht festgestellt habe, stütze ich mich lieber auf die Abbildung von STITZ. Wie der Längsschnitt (STITZ 1908) zeigt, münden in diese Region die Geschlechtsgänge. Die nun folgende, stärker dorsal gelegene Chitinröhre umschließt nur mehr den Enddarm. In ihr ist zuerst ein typisches Segment eingelagert, ein verkleinertes Abbild der vorhergehenden, nur eine Pleuralhaut läßt sich nicht mehr erkennen. Es ist durch eine wohlentwickelte Intersegmentalhaut mit dem vorhergehenden Segment verbunden. Ebenso sind die nun folgenden Chitinstücke durch eine Intersegmentalhaut abgesetzt. Dorsal liegt ein median fast bis zur Basis oder sogar ganz gespaltenes, zylindrisches Chitinstück, an dessen Hinterrand zwei zweigliedrige, kräftig chitinisierte, fast

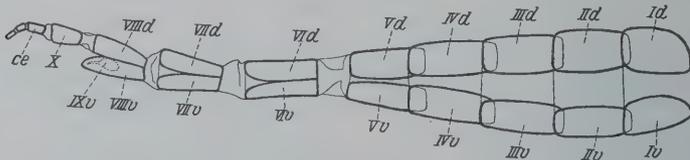


Abb. 77. Seitenansicht des Abdomens einer weiblichen Imago von *Panorpa* spec. *Id*—*VIIIId* 1.—8. Tergit, *Iv*—*VIIIv* 1.—8. Sternit, *IXv* ? 9. Sternit, *X* 10. Segment, *ce* Cerci. Vergr. 8 \times .

schwarz gefärbte Taster ansetzen, die ich schon früher erwähnte, da sie auch am lebenden Tier deutlich sichtbar sind und die ich als Cerci deute. An der Basis dieser Chitinstücke, von zwei kleinen, Borsten tragenden Chitinwärtchen ventrolateral umstellt, liegt der After. Ein Studium des Längsschnittes (STITZ 1908) läßt sofort das 8. Segment erkennen, das vor allem ventral alle folgenden Teile deckt, so daß tatsächlich nur die lateral gelegenen und daher im Medianschnitt nicht getroffenen Cerci darüber hinausragen können. Dorsal vom 8. Sternit liegt das schon besprochene Chitinstück, an der ventralen Beborstung deutlich zu erkennen. Es macht auch hier ganz den Eindruck eines Sternites und ich zögere nicht, es als das in den Dienst des Geschlechtsapparates getretene, modifizierte 9. Sternit anzusprechen. Was gegen die Sternitnatur sprechen könnte, ist eigentlich nur, daß es nicht mehr vorgestülpt werden kann, was wohl in der geänderten Funktion eine genügende Erklärung findet, sowie daß ein zugehöriges Tergit fehlt. Da wir aber solche Verhältnisse auch sonst gelegentlich in anderen Insektengruppen finden, z. B. bei den *Coleoptera* (*Hydroporus*), so kann auch das keineswegs ein Hindernis für die Deutung sein, zumal die Lage der Geschlechtsöffnungen dann vollkommen homolog der der Lepidoptera ist, die man ja allgemein mit der *Panorpatae* in nahe Beziehung bringt. Das nächste ringförmige Segment ist dann das 10. Ob das dann folgende Chitinstück, auf dem die Cerci sitzen, den Rest eines 11. Segmentes oder nur die Basalglieder der Cerci darstellt, kann ich nicht entscheiden.

Gonapophysen fehlen. HANDLIERSCH (1924) gibt zwar an, daß ein Paar meist verborgener Gonapophysen vorhanden seien, doch ist dies sicher falsch. Vermut-

lich hat er die meist etwas zipfelartig ausgezogenen Ecken des über dem 8. Sternit verborgenen 9. Sternites für solche gehalten.

Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einer langen Vagina (meist als Eiergang bezeichnet), deren Innenwand von einer feinen Chitinschichte bedeckt und in zahlreiche Längs- und Querfalten gelegt ist. Außen ist sie von einer Ring- und darüber einer Längsmuskellage umhüllt. Die Mündung der Vagina liegt dorsal vom 8. Sternit zwischen diesem und dem 9. Sternit und führt in eine Höhlung, die durch das mächtig entwickelte 8. Sternit gebildet wird und die IMMS (1925) als Genitalraum bezeichnet. Ein Eiergang ist nicht unterscheidbar. Dorsal von der Vagina, etwa über ihrer Gabelungsstelle, liegt ein unregelmäßig geformter Sack. Der Ausführungsgang ist zuerst weit, macht eine S-förmige Schlinge und verläuft dann leicht geschlängelt und immer enger werdend nach hinten. Sein Epithel ist durchwegs drüsig. Schließlich erweitert er sich zu einer kleinen dünnwandigen Kammer. Diese mündet nun durch zwei Gänge nach außen. Der ventrale, etwas weitere verläuft unterhalb des 9. Sternites und öffnet sich knapp über der Ausmündung der Vagina. Der dorsale Gang ist sehr eng und liegt dorsal vom 9. Sternit, geborgen in einem medianen Chitinwulst desselben (STITZ 1908). Die Mündung liegt also auf oder hinter dem 9. Sternit. Dieser Sack dient als Receptaculum seminis, das gemeinsame Stück des Ausführungsganges, sowie der dorsale Ast desselben wird am besten als Ductus receptaculi, der ventrale als Ductus seminalis bezeichnet. Die große Ähnlichkeit dieses Abschnittes mit der Bursa copulatrix der *Lepidoptera* beruht, wie ich im Kapitel über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Ordnungen zeigen werde, nur auf Analogie. Den Versuch, einen Teil als Receptaculum seminis, den anderen als Bursa copulatrix zu deuten und gar noch, wie STITZ (1908) es tut, den vordersten Abschnitt als Bursa copulatrix, die Anschwellung vor der Spaltung des Ausführungsganges aber als Receptaculum seminis zu bezeichnen, halte ich für verfehlt.

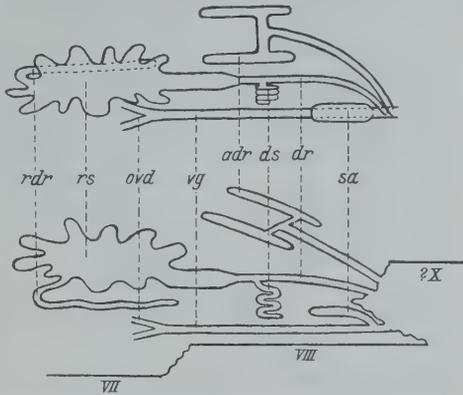


Abb. 78. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Trichoptera*. VII, VIII 7., 8. Sternit. ?X ? 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis, sa Aussackung der Vagina, vg Vagina.

An die Öffnung des Ductus receptaculi gleich anschließend mündet der lange unpaare Ausführungsgang zweier keulenförmiger Anhangsdrüsen.

2. *Trichoptera* (Abb. 78).

In neuerer Zeit wurde der weibliche Geschlechtsapparat der *Trichoptera* nur von STITZ (1904) untersucht. Mit der äußeren Morphologie des Abdomens beschäftigte sich auch KLAPÁLEK (1904a) eingehender. Hinsichtlich des Baues und der Segmentierung des Abdomens, sowie der Lage der Geschlechtsöffnungen kann ich mich nur auf diesen stützen, da sich die Angaben von STITZ (1904), die sich hauptsächlich darauf beschränken, die Lage gewisser Organteile in bestimmten Segmenten festzulegen, mit den beigegebenen Abbildungen in keiner Weise in

Übereinstimmung bringen lassen, ja sogar zu klaren Widersprüchen führen. Nach KLAPÁLEK ist das 8. Sternit wohlentwickelt und wird als Subgenitalplatte bezeichnet, die sehr verschieden geformt sein kann. Gelegentlich ist sie auffallend stark verlängert und soll dann seitlich mit dem 9. Sternit verwachsen sein. Das 9. und 10. Segment sind normal, an letzterem sitzen tasterartige Anhänge, die wohl die Cerei darstellen. Hinter dem 8. Sternit ist die Intersegmentalfalte zu einer Tasche erweitert, die man als Genitalraum bezeichnen kann (von STITZ 1904 Vestibulum genannt). In diesen münden die verschiedenen Teile des Geschlechtsapparates. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen. HANDLIRSCHS (1924) Angabe, daß manchmal sehr kleine Gonapophysen vorkommen, beruht sicherlich auf einem Irrtum.

STITZ (1904) untersuchte die inneren weiblichen Geschlechtsorgane von *Limnophilus bipunctatus* Ct., *Phryganea striata* L. und *Molanna angustata* Ct. Sie stimmen weitgehend überein, nur in Kleinigkeiten zeigen sich Differenzen. Die beiden Eileiter vereinigen sich zu einer ziemlich langen und engen Vagina (meist als Eiergang bezeichnet), die von einer nach hinten stärker werdenden Ringmuskellage umhüllt ist und direkt in den Genitalraum mündet. Ein Eiergang ist nicht zu unterscheiden. Bei manchen Arten ist die Vagina vor ihrer Mündung knieförmig abgelenkt, derart, daß der Scheitel des Winkels gegen die Ventralseite gerichtet ist. Dorsal vom hinteren Teil der Vagina liegt ein kleiner, unpaarer, dünnwandiger Sack mit feiner Chitintima, der nach hinten in einen von dickem Chitin ausgekleideten und von kräftiger Ringmuskulatur umhüllten Ausführungsgang übergeht, der dann rechtwinklig nach unten umbiegt und knapp über der Öffnung der Vagina in den Genitalraum mündet. Nach dem von STITZ gegebenen Längsschnitt macht es jedoch den Eindruck, als münde dieser Gang eher in den Endteil der Vagina. Dorsal von diesem Sack liegt ein sehr kompliziert gebautes Organ. Es besteht aus einem weiten, vielfach gelappten, manchmal etwas muskulösen, ziemlich weit vorn gelegenen Sack, aus dessen Ventralwand ein langer, dünner, vielfach gewundener und blind geschlossener Drüsenschlauch entspringt. Nach hinten zu geht der Sack in einen ziemlich geräumigen Schlauch über, dessen Innenwand in Falten gelegt ist. Dieser, sowie der Sack selbst, sind von einer kräftigen Chitinschicht ausgekleidet, die oft Zähnen, Stachel usw. trägt. An diesen weiten Schlauch schließt ein kurzes, etwa kegelförmiges Gangstück, das eine besonders dicke, gelbe Chitintima besitzt. Danach wird der Gang sehr eng und gabelt sich bald. Der dorsale, etwas weitere Ast ist von kräftigem Chitin ausgekleidet, von einer dicken Muskularis umhüllt und mündet in den Genitalraum. Der andere, ventrale Ast ist sehr dünn, besitzt ebenfalls eine Chitintima, aber keine Muskulatur, macht einige Windungen und endet dann blind. Dieses Organ dient wohl, wie das ganz entsprechende bei den *Panorpatae*, als Receptaculum seminis, wie schon das Vorhandensein einer Receptaculardrüse und das Auftreten besonderer für den Ductus receptaculi charakteristischer Chitinbildungen beweist. Die Deutung von STITZ (1904) als Bursa copulatrix ist sicherlich verfehlt und wohl wie bei den *Panorpatae* durch die äußerliche Ähnlichkeit mit der Bursa copulatrix der *Lepidoptera* veranlaßt.

Dorsal vom Receptaculum seminis liegt noch eine große paarige, in ihrer Gesamtheit etwa gestreckt H-förmige Anhangsdrüse, aus deren verbindendem Schenkel der lange, muskulöse, manchmal knieförmig gebogene, dorsal vom Ductus receptaculi sich öffnende Ausführungsgang entspringt. Im Genitalraum befinden sich eine Reihe von charakteristischen Längsfalten, die aber von keiner weiteren Bedeutung sind.

Ob die Lage der Geschlechtsöffnungen und der Geschlechtsapparat der *Trichoptera* nicht noch etwas anders zu deuten ist, werde ich im Kapitel über die Phylogenie des Geschlechtsapparates besprechen.

3. *Lepidoptera* (Abb. 79).

Die primitivsten *Lepidoptera* besitzen nur eine einzige Geschlechtsöffnung am 10. Sternit knapp unter dem After (CHAPMAN 1916, TILLYARD 1919, PHILPOTT 1927), die ohne Zweifel der hinteren Geschlechtsöffnung der höheren Formen homolog ist. Einen solchen einfachen Bau haben sämtliche *Jugatae*, sowie unter den *Frenatae* die Gruppe, die HANDLIRSCH (1924) als *Tineidae aculeatae* zusammenfaßt, sowie auch einige *Psychidae* (HANDLIRSCH 1924, IMMS 1925). Das 9. Segment dient als Legeröhre und kann infolge der langen Intersegmentalhaut zwischen diesem und dem 8. Segment fernrohrartig vorgestülpt werden. In der Ruhe liegt es zum größten Teile in diesem verborgen. Bei manchen Formen ist es auch weitergehend modifiziert, so daß nur mehr einige Chitinstäbe erhalten sind (*Eriocraniidae*, PHILPOTT 1927). CHOLODKOVSKY (1885) hat bei *Nematois metallicus* POD. diese Chitinstäbe nicht als modifiziertes Segment erkannt und gibt daher irrtümlich die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung am 8. Segment an. Vom

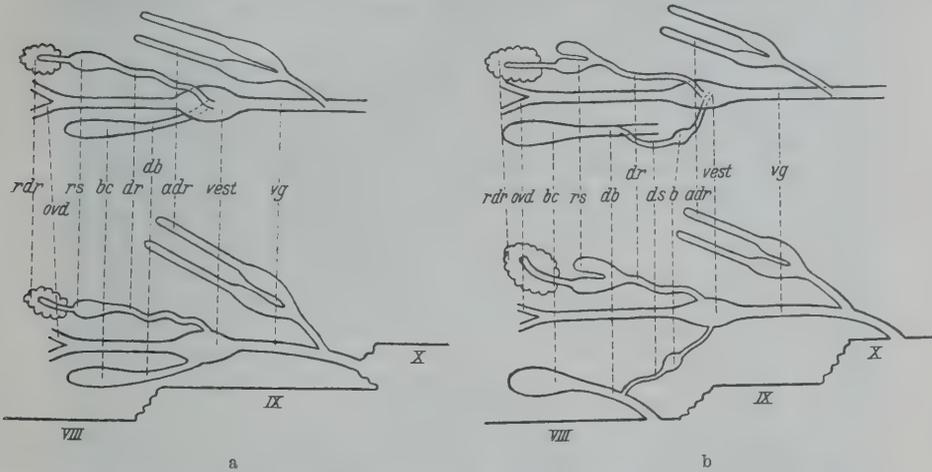


Abb. 79. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der *Lepidoptera*. a mit einer Geschlechtsöffnung, b mit zwei Geschlechtsöffnungen. VIII, IX, X 8., 9., 10. Sternit, adr Anhangsdrüsen, b Bursa copulatrix, db Ductus bursae, dr Ductus receptaculi, ds Ductus seminalis, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüse, rs Receptaculum seminis, vest Vestibulum, vg Vagina.

10. Segment sind meist noch Teile erhalten, doch kann es auch vollkommen reduziert sein (*Eriocraniidae*, PHILPOTT 1927), wobei die Geschlechtsöffnung dann sekundär wieder hinter das 9. Segment zu liegen kommt.

Die inneren Geschlechtsorgane bestehen aus einer langen Vagina, ein Eiergang läßt sich nicht abgrenzen. Dorsal öffnet sich in sie ziemlich weit hinten der unpaare Ausführungsgang einer paarigen Anhangsdrüse, die der bei höheren *Lepidoptera* ohne Zweifel homolog ist. Eine verschiedene Lage scheinen dagegen nach den Angaben der Autoren das Receptaculum seminis und die Bursa copulatrix zu haben, die beide meist etwa keulenförmige Gestalt mit mehr minder scharf abgesetztem Ausführungsgang besitzen. Nach CHOLODKOVSKY (1885) münden beide auf der Dorsalseite, und zwar die Bursa copulatrix vor dem Receptaculum seminis. Diese Lagerung würde vollkommen der höherer *Lepidoptera* entsprechen. Nach PETERSEN (1900), dessen Originalarbeit mir leider unzugänglich blieb und den ich nach IMMS (1925) zitiere, liegt die Bursa copulatrix bei den *Micropterygidae* ventral von der Vagina. Aus PHILPOTTS (1927) Beschreibung ist die Lage

der Bursa copulatrix nicht klar zu ersehen, doch scheint auch er, nach den Abbildungen zu schließen, diese ventral von der Vagina gefunden zu haben. Nach ihm müßte auch das Receptaculum seminis, das er immer aus dem Ductus bursae entspringen läßt, ventral gelegen sein. Manchmal ist dieser Komplex sehr kompliziert gebaut. So besteht er bei *Eriocrania semipurpurella* STEPH. nach PHILPOTT (1927) in der Hauptsache aus vier Abschnitten. Bald nach der Abspaltung von der Vagina ist der Ductus bursae etwas erweitert und es befinden sich hier ganz eigenartig gebaute, spangenförmige Chitinversteifungen, deren Bedeutung unklar ist. Gleich darauf mündet ein enger Gang, der in einiger Entfernung zu einer Blase anschwillt, dann sich wieder verengt und blind endet. Der Ductus bursae schwillt nochmals blasenartig an und hier mündet ein stark gekrümmter Gang, der schließlich in ein feines Filament ausläuft. Die eigentliche Fortsetzung des Ductus bursae bildet ein mäßig weiter, am Ende etwas angeschwollener und blind endender Gang. Es war PHILPOTT (1927) nicht möglich, eine Deutung dieser Teile zu geben und auch ich bin mir an Hand seiner Beschreibung und Abbildung nicht klar darüber geworden. Der stark gekrümmte, in ein Filament auslaufende Gang dürfte wohl das Receptaculum seminis darstellen.

Bei den niedersten Formen mit doppelter Geschlechtsöffnung (manche *Psychidae*) besteht nach PETERSEN (1900, aus IMMS 1925) die vordere Geschlechtsöffnung aus einem ganz kurzen Gang, der die Vagina im Bereiche des Hinterrandes des 8. Sternites mit der Außenwelt in Verbindung setzt und in den von vorn die Bursa copulatrix mündet. Meiner Ansicht nach ist es richtiger und für die weitere Entwicklung verständiger, wenn man annimmt, daß nicht die Vagina, sondern der Bursastiel nahe seiner Mündung in die Vagina diese Verbindung mit der Außenwelt erfährt. Bei den meisten anderen *Lepidoptera* sind dann die verbindenden Gänge der Bursa copulatrix sowohl mit der Außenwelt (sekundärer Ductus bursae), als auch mit der Vagina (Ductus seminalis) zu meist langen Kanälen ausgewachsen. Der primäre Ductus bursae ist nichts anderes als das Stück des sekundären Ductus bursae zwischen der Einmündung des Ductus seminalis und der Bursa copulatrix — dieses Stück kann auch reduziert sein — plus dem Gang, der allgemein als Ductus seminalis bezeichnet wird.

Die Bursa copulatrix liegt bei den ursprünglicheren Formen mit doppelter Geschlechtsöffnung durchwegs noch ventral (STITZ 1902). Die vordere Geschlechtsöffnung liegt dabei meist nicht auf, sondern noch hinter dem 8. Sternit, wie auch sicherlich die primäre Lage der hinteren Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit war, wofür die Entwicklungsgeschichte den Beweis liefert. Erst sekundär kam es zur Verlagerung der Geschlechtsöffnungen auf die Fläche des 8. bzw. 10. Sternites.

Eine gute Zusammenstellung über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates der ursprünglicheren *Lepidoptera* mit doppelter Geschlechtsöffnung, die man häufig als *Microlepidoptera* zusammenfaßt, gibt STITZ (1902). Die paarigen Ovidukte münden in das Vorderende der ziemlich engen Vagina, die in der Mitte etwas angeschwollen ist. Diese Erweiterung wird als Vestibulum bezeichnet und nimmt die Ausführungsgänge der Bursa copulatrix und des Receptaculum seminis auf. Ein Eiergang läßt sich nicht unterscheiden. Wenn der Ausdruck Vagina in diesem Falle auch nicht sehr glücklich erscheint, da der so bezeichnete Gang lediglich zur Ausleitung der Eier dient, so ist er doch ontogenetisch begründet und soll daher beibehalten werden. Der Endabschnitt der Vagina entspricht entwicklungsgeschichtlich der Genitaltasche der weiblichen *Coleoptera*. Gelegentlich münden Vagina und Enddarm in eine gemeinsame Höhle, die als Kloake bezeichnet wird. Die gesamte Vagina und manchmal auch die Endteile der Ovidukte sind von einer nach hinten zu stärker werdenden Ringmuskelschicht umgeben.

Die Innenwand des hinter dem Vestibulum gelegenen Teiles der Vagina ist von einer oft sehr kräftigen Chitintima ausgekleidet. Anhangsdrüsen, häufig auch als Kittdrüsen bezeichnet, sind meistens vorhanden und fehlen nur bei Arten, die ihre Eier nicht ankleben (PETERSEN 1907). Sie bestehen aus drei Teilen: Paarigen Drüsenschläuchen, häufig zu dicken Sammelblasen angeschwollenen paarigen Ausführungsgängen und einem von Ringmuskeln umgebenen unpaaren Endabschnitt, der ziemlich nahe der Geschlechtsöffnung dorsal in die Vagina mündet. Das Receptaculum seminis öffnet sich dorsal in das Vestibulum mit einem langen, engen, in der Mitte häufig spiralig aufgerollten Ductus receptaculi. Auch wenn dieser scheinbar gerade ist, so ist doch meist das Lumen im Inneren spiralig gewunden. Am Ende geht der Ductus receptaculi in die Samenkapsel über, die oft stark gekrümmt oder zweiteilig ist. Eine Ringmuskulatur kann vorhanden sein oder auch fehlen. Am Ende der Samenkapsel sitzt eine schlauchförmige Receptaculardrüse. Die Bursa copulatrix stellt einen geräumigen Sack dar, von der der sich nach hinten allmählich verengende Ductus bursae nur unscharf abgesetzt ist. Dieser besitzt eine oft sehr starke Ringmuskulatur, die der Bursa copulatrix selbst fehlt und mündet auf oder hinter dem 8. Sternit. Die Behauptung STITZ' (1902), daß die Mündung hinter dem 7. Sternit gelegen sei, ist falsch und läßt sich an Hand seiner Abbildungen sehr leicht widerlegen. Deutlich zeigt sich an seinen Schemata, daß die Bursaöffnung meist auf oder hinter dem letzten wohlentwickelten Sternit gelegen ist. Da aber das 8. Sternit bei den *Lepidoptera* immer noch gut ausgebildet ist, so kann das 8. Sternit, auf oder hinter dem die Bursaöffnung gelegen ist, nur das 8. Sternit darstellen. Am proximalen Teile der Bursa copulatrix befindet sich manchmal (*Pieridae* usw.) ein meist gestielter, sackförmiger Anhang mit dünner Chitintima.

Ausgekleidet ist die Bursa copulatrix von einer sehr kräftigen Chitinschichte, an deren Oberfläche häufig Stacheln oder Zähnchen sitzen, außerdem finden sich meist ein oder zwei besondere Chitinplatten. Die Verbindung der Bursa copulatrix mit dem Vestibulum wird durch den Ductus seminalis hergestellt. Dieser ist ein in der Regel dünner, manchmal aber auch ziemlich weiter Gang, der stets auf der Ventralseite in das Vestibulum mündet. In der Mitte zeigt er oft eine blasenartige Auftreibung, die manchmal auch durch einen Stiel abgesetzt ist (Bulla). Seine Ursprungsstelle an der Bursa copulatrix ist dagegen eine sehr verschiedene und schwankt je nach der Art von der Bursa copulatrix selbst bis nahe zur Mündung des Ductus bursae. Immer ist er von Ringmuskeln umgeben und im Inneren von einer Chitinschichte ausgekleidet.

Bei den höchstentwickelten *Lepidoptera* (*Macrolepidoptera*) liegt die Bursa copulatrix häufig dorsal vor dem Receptaculum seminis und der Ductus seminalis mündet ebenfalls dorsal in das Vestibulum, das oft kaum ausgeprägt ist. Zwischen den Öffnungen des Ductus receptaculi und Ductus seminalis bildet sich gelegentlich eine verbindende Rinne (*Bombyx mori* L., VERNON u. BISSON 1896 b).

Das 8. Sternit des Weibchens von *Lymantria dispar* L. ist zu einer besonderen, spangenförmigen Bursalplatte umgebildet, die das in ihrer Mitte gelegene Ostium bursae in Form eines nur hinten schmal offenen Ringes umgibt. Das 8. Tergit ist normal entwickelt; am Vorderrande verlängert es sich in zwei endoskelettale Stäbe, die als erste Apophysen bezeichnet werden. Das 9. Sternit ist vollkommen reduziert, vom 9. Tergit sind nur zwei endoskelettale Stäbe erhalten, die an den Vorderrand der beiden Hälften des 10. Tergites ansetzen und als zweite Apophysen bezeichnet werden. Das 10. Tergit ist zweiteilig und besteht aus zwei klappenförmigen Platten, die Labien genannt werden. Ventral davon liegen die Vaginal- und Afteröffnung, eingefaßt von einer schwachen Chitinkrause, die als

Analkonus bezeichnet wird und den Rest des 10. Sternites darstellt (GOLDSCHMIDT 1920). Andere *Lepidoptera* stimmen im wesentlichen damit überein, nur scheint das 9. Segment nicht immer so weitgehend reduziert zu sein. Styli und Gonapophysen fehlen vollkommen.

4. *Diptera* (Abb. 80).

Die paarigen Ovidukte vereinigen sich zu einem ziemlich engen und von Ringmuskeln umhüllten Eiergang, der häufig in der Ruhe eine S-förmige Krümmung aufweist, um das Vorstoßen der Legeröhre zu ermöglichen, ohne daß die Ovarien aus ihrer Lage gebracht werden. Der Eiergang geht hinten in vielen Fällen ganz allmählich in die meist wesentlich weitere Vagina über, die häufig dicke Chitinintima besitzt, von kräftiger Ringmuskulatur umgeben ist und hinter dem 8. Sternit ausmündet. In den Anfangsteil der Vagina münden dorsal ein oder mehrere

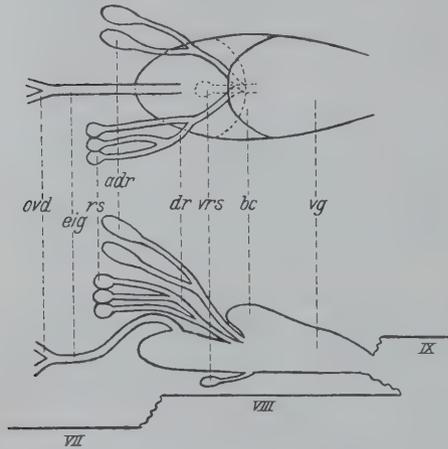


Abb. 80. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Diptera*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, *adr* Anhangsdrüsen, *bc* Bursa copulatrix, *dr* Ductus receptaculi, *eig* Eiergang, *ovd* Ovidukt, *rs* Receptaculum seminis, *vg* Vagina, *vrs* ventrales Receptaculum seminis.

Receptacula seminis, sowie die Anhangsdrüse. Receptacula seminis können ein bis vier vorhanden sein, am häufigsten ist die Zahl drei. Sie bestehen aus je einer kugeligen Samenkapsel und einem meist scharf abgesetzten, häufig mit dem Anfangsteil etwas in die Samenkapsel eingestülpten Ductus receptaculi. Bei den *Asilidae* sind sie dagegen schlauchförmig (REICHARDT 1929). Ein Receptaculum seminis findet sich bei *Anopheles*, *Simulium*, zwei bei *Mansonia*, *Phlebotomus*, *Dacus*, drei bei den allermeisten *Diptera*, vier bei *Helomyza* und *Seioptera*. Manchmal fehlen die Receptacula seminis vollkommen: *Psychoda alternata* SAY (KOCH 1929). Wenn drei Receptacula seminis vorhanden sind, können die Ductus receptaculi entweder getrennt

münden oder die beiden linken vereinigen sich, der dritte bleibt selbständig oder vereinigt sich später mit dem gemeinsamen Gang der beiden linken Samenkapseln oder schließlich die drei Ausführungsgänge vereinigen sich an einer Stelle zu einem einzigen Gang (VON DER BRELJE 1924, STURTEVANT 1925). Die Samenkapseln besitzen fast durchwegs eine sehr kräftige, braun gefärbte Chitinintima, die von zahlreichen Drüsenkanälchen durchbohrt wird. Das Epithel ist drüsiger. Eine Muskulatur scheint immer zu fehlen. Die Ductus receptaculi sind meist lang, oft gewunden und von einer Muskulatur umgeben, immer von sehr kräftigem Chitin ausgekleidet. Bei den *Dolichopodidae* besitzen jedoch die gesamten Receptacula seminis nur eine ganz dünne Chitinintima. Knapp hinter den Receptacula seminis mündet stets eine Anhangsdrüse, von zahlreichen Untersuchern als Parovarium bezeichnet; sie ist entweder vollkommen paarig oder die Ausführungsgänge vereinigen sich vor der Mündung oder schließlich ist die Drüse — wohl sekundär — unpaar. Immer kann man deutlich den Drüsenfollikel von dem engen, manchmal spiralig gewundenen und von kräftigem Chitin ausgekleidetem Ausführungsgang unterscheiden. Die Homologie dieser Drüsen ist

noch nicht geklärt. Es kann sich entweder um Receptaculardrüsen handeln, die selbständig neben den Receptacula seminis ausmünden, dafür spräche die enge räumliche Beziehung der Mündungen. Zweitens können sie den Anhangsdrüsen der *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Blattariae* usw. homolog sein, wie es allgemein die Ansicht der Untersucher ist. Dagegen spricht aber vor allem ihre Lage weit vorn im 8. Segment und die Ausmündung innerhalb dieses Segmentes, während die Anhangsdrüsen stets viel weiter hinten liegen und in zahlreichen Fällen auch ihre Entstehung aus dem 9. Segment bereits nachgewiesen ist. Drittens wäre es auch möglich und dies scheint mir fast am wahrscheinlichsten, daß diese Drüsen keinerlei Beziehungen zu Drüsen anderer Insekten hätten. Eine sichere Entscheidung ist augenblicklich noch nicht möglich. Ferner findet sich bei *Dixa* noch ein Drüsenpaar, das in die Intersegmentalfurche zwischen dem 8. und 9. Segment mündet. Bei manchen *Diptera* (*Phytomyza*, MIALL u. TAYLOR 1907; *Drosophila*, NONDEZ 1920; *Chloropidae*, *Botanobiidae*, *Agromyzidae*, STURTEVANT 1925) findet sich noch ein sogenanntes ventrales Receptaculum seminis. Dieses ist eine ventrale Ausstülpung der Vagina gegenüber der Mündung der dorsalen Receptacula seminis, eingebettet in die ventrale Muskulatur der Vagina. Es ist bald eine kurze und weite, von dickem Chitin ausgekleidete Tasche (*Phytomyza*), bald ein langer, vielfach verschlungener, feiner Schlauch (*Drosophila*). Wenn ein ventrales Receptaculum seminis vorhanden ist, zeigen die dorsalen manchmal Reduktionserscheinungen. Es handelt sich bei dieser Bildung jedenfalls nicht um ein primäres Receptaculum seminis, sondern um eine als Bursa copulatrix zu bezeichnende Aussackung der Vagina, doch scheint sie in manchen Fällen tatsächlich die Aufgabe eines Receptaculum seminis übernommen zu haben und den Samen nicht nur vorübergehend, sondern bis zu seiner Verwendung bei der Befruchtung zu speichern.

Eine dorsale Bursa copulatrix findet sich bei verschiedenen *Diptera* (*Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Mochlonyx*, *Theobaldia*, STURTEVANT 1925, *Calliphora* BRÜEL 1897). Sie stellt eine dorsale Aussackung der Vagina knapp hinter der Mündung der Receptacula seminis dar. Bei *Calliphora erythrocephala* MEIG. ist sie ganz von Chitin erfüllt, in dem sich zwei Spalten finden, die zur Aufnahme gewisser Teile des männlichen Kopulationsorganes bei der Begattung dienen. Vorn ist diese Bursa copulatrix, von BRÜEL (1897) Chitinhügel genannt, von einer dorsalen Falte der Vagina kappenartig umhüllt. Diese Falte dient zugleich als Mündungspapille der Receptacula seminis und der Anhangsdrüsen, die an ihrem Rande ausmünden. Bei anderen Formen münden die Receptacula seminis dagegen direkt in die Bursa copulatrix (*Asilidae*, REICHARDT 1929).

Bei manchen Formen ist der Eiergang von der Vagina schärfer abgesetzt und mündet dann dorsal etwas hinter dem Vorderende derselben (*Calliphora*, BRÜEL 1897, *Asilidae*, REICHARDT 1929). Bei *Calliphora erythrocephala* MEIG. ist außerdem das Epithel des Eiergangs im mittleren Teile drüsig und er verliert vor der Mündung in die Vagina die Muskulatur und besitzt ein dorsales und ein ventrales Divertikel, deren Bedeutung noch unbekannt ist. Nach BERLESE (1909) finden sich manchmal seitlich an der Vagina zwei blasenförmige Ausstülpungen, deren Funktion ebenfalls unbekannt ist.

Bei den viviparen *Diptera* dient die Vagina als Aufenthaltsort für das sich entwickelnde Ei, sowie für die junge Larve und kann daher als Uterus bezeichnet werden. Dieser Ausdruck wird oftmals auch sonst bei normalen eierlegenden *Diptera* und in anderen Insektenordnungen für den Eiergang oder für die Vagina (manchmal auch für beides) verwandt, sollte aber dort, weil ganz unrichtig und irreführend, unbedingt vermieden werden. Auch der Ausdruck Brutraum wird des öfteren dafür verwendet. Die Vagina stellt in diesen Fällen einen großen und

weiten Sack dar (*Mesembrina meridiana* L., *Melophagus ovinus* L.), der spiralar aufgerollt sein kann (*Echinomyia grossa* L.). Manchmal ist ein besonderer Brut-sack vorhanden, der eine weite, blasige, ventrale Ausstülpung der Vagina darstellt (*Sarcophaga carnaria* L.). Receptacula seminis, meist in der Dreizahl, und Anhangsdrüsen sind immer vorhanden. Diese produzieren dann häufig ein Sekret, das zur Ernährung der Larven im Uterus dient (HOLMGREEN 1904, DEGENER 1928).

Am Abdomen der *Diptera* lassen sich 9—10 Segmente nachweisen, doch sind die letzten Segmente in verschiedener Zahl in das Abdomen eingezogen und daher äußerlich nicht sichtbar. Diese bilden die Legeröhre. In zahlreichen Fällen ist das letzte sichtbare Segment das 7. (*Drosophila*, UNWIN 1907, *Machimus*, REICHARDT 1929) oder das 6. (*Laphria*, REICHARDT 1929) oder das 5. (*Musca domestica* L., WESCHÉ 1906, *Calliphora erythrocephala* MEIG., BRÜEL 1897). Die die Legeröhre (Ovipositor) bildenden Segmente haben entweder die normale Segmentform oder aber die Chitinisierung der Sternite und Tergite tritt immer mehr zurück, bis schließlich nur mehr einzelne Chitinspangen vorhanden bleiben, wie z. B. bei *Musca domestica* L., wo die Segmente 6—8 zusammen 10 Chitinlängsspangen und außerdem eine große Anzahl von Borsten tragenden Querstücken an den Hinterrändern der Segmente besitzen (WESCHÉ 1906). Das letzte erhaltene Segment (9. oder 10.) trägt an der Spitze meist zwei tasterförmige Anhänge, die vielleicht den Cerci entsprechen. Das die Legeröhre umhüllende Segment verwächst manchmal zu einer einheitlichen Röhre (*Phytomyza*, MIALL u. TAYLOR 1907). Wenn übrigens die Abbildungen von MIALL u. TAYLOR (1907) von der Legeröhre von *Phytomyza* richtig sind, dann muß ihre Segmentzählung falsch sein. Denn der Teil der vorgestülpten Legeröhre, den sie als 8. Segment ansprechen, ist nach ihrer Abbildung der retrahierten Legeröhre vollkommen umgestülpt, so daß die nach außen gerichteten Zähne jetzt nach innen gerichtet sind, es kann sich daher niemals um ein Segment, sondern nur um eine Intersegmentalfalte handeln. Ob aber ihre Zeichnung der retrahierten Legeröhre falsch ist, oder ihre Segmentzählung, läßt sich erst durch eine Nachuntersuchung klären. Einen besonderen Hilfsapparat zur Eiablage besitzen die *Tipulidae* (WESCHÉ 1906, BERLESE 1909). Bei ihnen sind alle 10 Segmente äußerlich sichtbar, eine Legeröhre fehlt vollkommen. Das 8. Sternit ist jedoch schuppenartig nach hinten vorgezogen und dient so als Führungsrinne für die Eier. An der Spitze ist es etwas gespalten und diese Teile homologisiert BERLESE (1909) mit den Styli, was sicherlich ganz falsch ist. Gonapophysen und Styli fehlen vollkommen.

5. Suctoria (Abb. 81).

Der einzige, der den weiblichen Geschlechtsapparat der *Suctoria* untersuchte, war LANDOIS (1867), und zwar studierte er den Hundefloh (*Pulex magnus* DUGÈS). Die beiden kurzen Ovidukte vereinigen sich zu einem S-förmig gekrümmten Eiergang, der sich ohne scharfe Grenze in die Vagina fortsetzt. Eiergang wie Vagina sind von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Auf der Dorsalseite der Vagina kurz vor ihrer Mündung öffnet sich der Ductus receptaculi. Dieser ist hinten ein mäßig weiter, in der Mitte etwas angeschwollener, vorn blind endender Gang. Kurz vor seinem Ende mündet ein feiner Gang, der sich bald in zwei ebenso feine Kanäle spaltet. Der eine endet blind, der andere mündet in ein kugeliges Receptaculum seminis, das einen mächtigen dicken hornförmig gekrümmten Fortsatz trägt. Die gesamte Samenkapsel ist von einer sehr kräftigen Chitinintima ausgekleidet. Der vordere Teil der beiden Kanäle ist von dicken Drüsenpolstern umgeben, die ihr Sekret in die Kanäle absondern. LANDOIS (1867) hält sie für Kittdrüsen, doch sind sie ohne Zweifel den Receptaculardrüsen anderer In-

sekten homolog. Die besonderen Bildungen am Ductus receptaculi sind sicher sekundärer Natur und dürften sich auch nicht bei sämtlichen *Suctoria* finden. WAGNER (1903) fand bei *Hystriochopsylla* zwei Receptacula seminis, indem der zweite bei *Pulex magnus* DUGÉS blind endende Kanal ebenfalls in eine Samenkapsel mündet. Diese sind genau so wie bei *Pulex magnus* DUGÉS gebaut, bloß konnte WAGNER (1903) noch einen Muskel feststellen, der sich zwischen der Spitze des hornartig gekrümmten Teiles der Samenkapsel und dem kugeligen Abschnitt ausspannt und als Kompressionsmuskel bezeichnet werden muß. Dieser Muskel ist sicherlich auch bei *Pulex magnus* DUGÉS vorhanden und nur von LANDOIS (1867) übersehen worden. Außerdem wird nach WAGNER (1903) das Sekret der Drüsenpolster in den kugeligen Abschnitt der Receptacula seminis abgesondert, in dessen kräftiger Chitinintima sich zahlreiche Drüsenkanälchen finden. Die Übereinstimmung im Bau mit den hakenförmigen Samenkapseln zahlreicher *Coleoptera*, bei denen die allerdings stärker abgesetzte und mit einem Ausführungsgang versehene Receptaculardrüse ebenfalls häufig in eine basale Auftreibung der Samenkapsel mündet, ist eine überraschend große.

Über die Lage der Geschlechtsöffnung bin ich mir auf Grund der vorliegenden Literatur nicht ganz klar geworden. Nach der Beschreibung und den Abbildungen, die LANDOIS (1867) gibt, scheint die Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Segment zu liegen, flankiert von den beiden Hälften des median vollkommen gespaltenen 9. Sternites. Die gleiche Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung gibt auch IMMS (1925) an. Außerdem ist noch ein kleines 10. Segment vorhanden, an dem zwei kleine Zapfen sitzen, die vielleicht den Cerci homolog sind. Styli und Gonapophysen fehlen vollkommen. Auch hier zeigt sich große Ähnlichkeit mit den *Coleoptera*, sowohl in der Lage der Geschlechtsöffnung als auch im Bau des 9. Sternites.

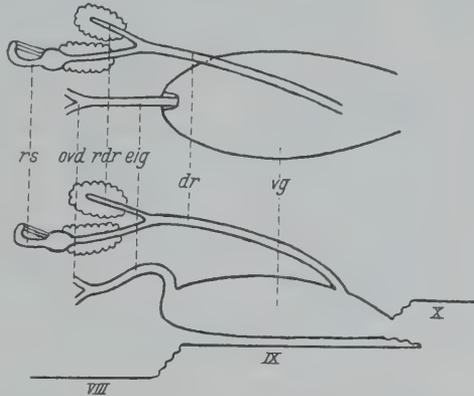


Abb. 81. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates der *Suctoria*. VIII, IX, X 8., 9., 10. Sternit, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, ovd Ovidukte, rdr Receptaculardrüsen, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

K. Hemiptera.

1. Heteroptera (Abb. 82).

Die meist sehr kurzen Ovidukte vereinigen sich zum Eiergang, der manchmal in der Mitte blasenartig aufgetrieben erscheint (*Pyrrhocoris apterus* L., MAYER 1874, 1875) und hinten ohne scharfe Grenze in die Vagina übergeht. Eiergang und Vagina sind häufig von einer kräftigen Muskulatur umhüllt, die innen aus Längs-, außen aus Ringfasern besteht. Das Vorderende der Vagina ist über der Mündung des Eierganges meist in eine Tasche ausgezogen, die man als Bursa copulatrix bezeichnen kann. In ihr Vorderende mündet der Ductus receptaculi. Seitlich öffnen sich in die Vagina nahe ihrer Mündung hinter dem 8. Sternit zwei verschiedentlich gestaltete Anhangsdrüsen. Andere Drüsen münden in die Intersegmentalfalte zwischen 8. und 9. Sternit, doch ist oft nur eines der beiden Drüsenpaare entwickelt, was zu Verwechslungen Anlaß bot.

Bei *Lygaeus equestris* L., *Pyrrhocoris apterus* L. und verwandten Formen ist der Ductus receptaculi lang, oft spiralförmig gekrümmt, von einer kräftigen Chitintunicula ausgekleidet und mit drüsigem Epithel versehen. Unter Einschaltung eines sogenannten Zwischenstückes, das stets von einer sehr kräftigen Chitintunica ausgekleidet ist, mündet er in die Samenkapsel. Diese ist bald kugelig, bald etwas in die Länge gestreckt und innen von einer sehr kräftigen Chitinmembran bedeckt, durch die zahlreiche Drüsenkanälchen münden. Das Epithel der Samenkapsel ist vor allem in der vorderen Hälfte drüsig. Eine Receptaculardrüse fehlt. Das Zwischenstück stellt nichts weiter als den etwas modifizierten vordersten Abschnitt des Ductus receptaculi dar. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. ist nach LUDWIG (1926) das Zwischenstück etwas in das Receptaculum seminis eingestülpt, so daß dieses eine pilzhutartige Form erhält. Am anderen Ende des Zwischenstückes findet sich eine Chitinlamelle von glockenartiger Gestalt, durch deren Mitte der Ductus receptaculi durchtritt. Zwischen dem Rande dieser Lamelle und dem äußeren Umfang der Samenkapsel sind Muskelfasern ausgespannt. Bei *Lygaeus equestris* L. ist das Zwischenstück korkzieherartig gewunden und es findet sich ebenfalls Längsmuskulatur.

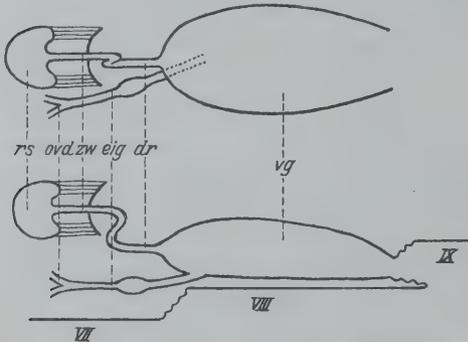


Abb. 82. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der Heteroptera. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, rs Receptaculum seminis, vg Vagina, zw Zwischenstück des Ductus receptaculi.

Bei *Graphosoma lineatum* L. ist die Samenkapsel und das Zwischenstück ähnlich wie bei *Pyrrhocoris apterus* L., gebaut, im Ductus receptaculi hat jedoch nach BERLESE (1898, 1899, aus HANDHIRSCH 1900) eine besondere Differenzierung stattgefunden. Er ist bald hinter dem Zwischenstück zu einer mächtigen Blase aufgetrieben, der Ductus receptaculi mündet jedoch nicht direkt hinein, sondern ist in eine lange enge Röhre ausgezogen, die die gesamte Blase durchzieht und sogar noch ein Stück in den

kurzen Ausführungsgang hineinragt. Dadurch ist eine direkte Verbindung zwischen Samenkapsel und Vagina, unter Ausschaltung dieser Blase geschaffen. Die Blase hat nach BERLESE die Aufgabe, überschüssige Spermamengen samt dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen aufzunehmen. Hier wird das Sperma in dem Sekret zersetzt, von dem Epithel der Wandung aufgenommen und dient zur Ernährung des Weibchens. Die Chitintunica in der Blase ist nur dünn, während sie in den übrigen Teilen des Receptaculum seminis sehr kräftig ist.

Eine ganz entsprechende Aufgabe hat das RIBAGASche Organ von *Cimex lectularius* L. Es besteht aus einer unsymmetrisch gelagerten, rechtsseitig gelegenen Einstülpung im Bereiche der Intersegmentalfalte zwischen 5. und 6. Sternit, die mit dem übrigen Geschlechtsapparat in keinerlei Verbindung steht. In diese Tasche wird das Sperma bei der Kopulation übertragen und wandert nun durch die Körperhöhle in die sogenannten Receptacula seminis. Aber nur ein Teil des Samens tritt diese Wanderung an, der Rest wird im RIBAGASchen Organ verdaut und dient zur Ernährung des weiblichen Tieres (WEBER 1930).

Außerdem läßt sich bei *Cimex lectularius* L. der Eiergang von der Vagina nicht mehr abgrenzen und es fehlt das Receptaculum seminis. Seine Aufgabe übernehmen zwei seitliche, blasenförmige Ausstülpungen der Vagina, die vielleicht den Anhangsdrüsen entsprechen könnten (LANDOIS 1868, 1869).

Nach IMMS (1925) liegt das Receptaculum seminis der *Heteroptera* manchmal ventral, was mir sehr unwahrscheinlich vorkommt, und es können auch drei Anhangsdrüsen auftreten.

Das 7. Sternit des weiblichen Abdomens ist meist mächtig entwickelt und deckt die folgenden beiden Sternite von der Ventralseite. Manchmal ist es median tief gespalten (*Lygaeus*, LUDWIG 1926). Das 8. Sternit ist meist klein und vollständig in zwei Hälften geteilt. Das 9. Sternit ist ebenfalls klein, manchmal einheitlich, manchmal gespalten. Es sind drei Paare von Gonapophysen vorhanden, vollkommen homolog den Gonapophysen der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., von denen das vordere zum 8., das innere und äußere zum 9. Sternit gehören. Die äußeren Gonapophysen sind meist schwer als solche zu erkennen, da sie plattenförmig sind und an der Bildung des Legesäßels in keiner Weise teilnehmen. VERHOEFF (1893 a) bezeichnet sie als Styloide, was er unter den Pseudostyli versteht, die er bei manchen Formen beschreibt, vermag ich nicht sicher zu sagen, vermutlich handelt es sich um abgegliederte Teile des 9. Sternites. Bei voller Entwicklung der übrigen Gonapophysen legen sich diese zu einem Legesäßel zusammen, der in einer medianen Rinne des Abdomens mehr minder verborgen ist. Die Gonapophysen sind durch Spangen (Fibulae) mit ihren Sterniten verbunden und können an der Spitze gezähnt sein. Bei den meisten *Heteroptera* tritt jedoch eine allmählich immer weiter schreitende Reduktion der Gonapophysen ein, die sich schließlich gar nicht mehr zu einem Legesäßel zusammenlegen oder sogar fast ganz verschwinden können. Auch zu Verwachsungen der vorderen oder hinteren Gonapophysen untereinander kann es kommen (VERHOEFF 1893 a, BERLESE 1909, LUDWIG 1926). BERLESE (1909) hat den Legesäßel von *Notonecta* ganz verkannt und gibt fälschlich an, daß er nur aus zwei Fortsätzen des 8. Sternites bestünde. Andererseits setzt er den Legesäßel von *Nepa* und *Renatra* dem der *Orthoptera*, *Hymenoptera* usw., sowie auch von *Notonecta* in scharfen Gegensatz, indem er für diesen eine besondere Kategorie der Geschlechtsbewehrung schafft, die er als Coda bezeichnet. Was für Gründe ihn dazu veranlaßten, ist aus dem Text nicht zu ersehen, zumal er die Gonapophysen ganz richtig beschreibt.

2. Homoptera (Abb. 83).

Die Geschlechtsöffnung liegt bei sämtlichen *Homoptera* hinter dem 8. Sternit. Die beiden Ovidukte vereinigen sich zu einem unpaaren Eiergang, der von der Vagina häufig nur unscharf abgesetzt ist. Gelegentlich ist der ganze Geschlechtsapparat unpaar (*Phylloxera*, *Schizoneura*). Bei den *Cicadariae* mündet in den Anfangsteil der Vagina dorsal eine ziemlich große, gestielte Blase, die von den meisten Autoren als Bursa copulatrix bezeichnet wird. Es dürfte sich dabei aber wohl um das Receptaculum seminis handeln. Es ist häufig von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Der Teil des unpaaren Geschlechtsausführganges knapp vor und um die Mündung des Ductus receptaculi ist bei den *Cicadariae* oft etwas erweitert, mit faltiger Wandung und wird allgemein als Vestibulum bezeichnet. Es ist nichts weiter als der vorderste Abschnitt der Vagina. Bei *Cicada orni* L. münden nach DOYÈRE (1837, aus HOLMGREEN 1899) an der Vereinigungsstelle der Ovidukte zum Eiergang zwei lange, schlauchförmige Drüsen, die HOLMGREEN (1899) bei den von ihm untersuchten Formen (aus den Überfamilien *Fulgorellae*, *Aphrophoroidae* und *Jassoidea*) nicht finden konnte. Dagegen ist bei diesen Formen der Eiergang in der Mitte oder gegen das Ende blasig angeschwollen und von einem Drüsenepithel ausgekleidet. Diese Bildung wird von HOLMGREEN (1899) als Ovidukto-Vestibulardrüse bezeichnet und hat vermutlich die gleiche Aufgabe wie die beiden Drüsenschläuche bei *Cicada orni* L. Bei dieser Form hat außerdem DOYÈRE (1837, aus HOLMGREEN 1899) noch drei Drüsen beschrieben, zwei

laterale, lang fadenförmige mit proximalem Reservoir, die hinter dem Ductus receptaculi in die Vagina münden sollen, und eine mächtige dorsale Drüse, die sich ebenfalls in die Vagina öffnen soll. HOLMGREEN (1899) findet diese Drüsen auch, doch sollen sie nach ihm nicht in die Vagina, sondern in der Anusgegend ausmünden. Da nicht einmal die Lage der Mündungen dieser Drüsen feststeht, ist es müßig, sich über den morphologischen Wert derselben irgendeine Gedanken zu machen. Bei *Fulgora* münden nach BÜGNION (1920) die beiden Anhangsdrüsen mit unpaarem Ausführungsgang nach außen. Bei den übrigen Homoptera (*Psyllina*, *Aleurodina*, *Aphidina*, *Coccidae*) läßt sich Eiergang und Vagina nicht mehr unterscheiden. Bei den *Psyllina* münden nach WITLACZIL (1885a) in den Eiergang vorn zwei eng nebeneinander sich öffnende Anhangsdrüsen und bald darauf der Ductus receptaculi, der meist allmählich in die ziemlich geräumige Samenkapsel übergeht. Knapp dahinter mündet bei *Psyllopsis* ein kleineres, ähnlich geformtes, scheinbar drüsiges Organ. Endlich findet sich noch eine kugelige Drüse mit allmählich sich verengendem Ausführungsgang, die sich zwischen den

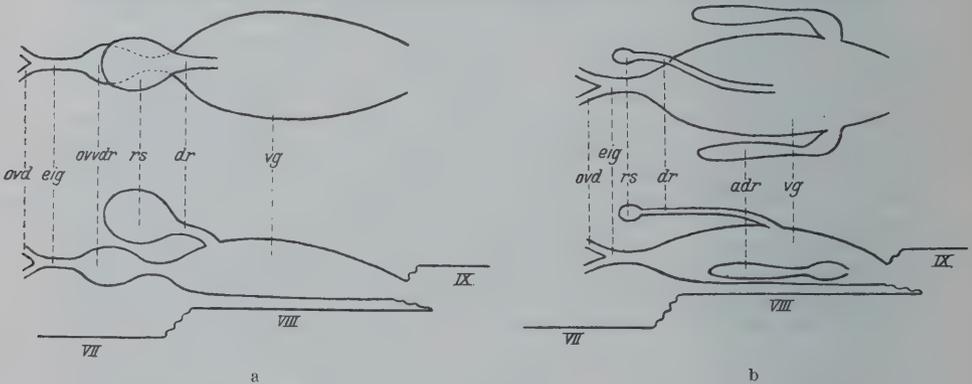


Abb. 83. Schemata des weiblichen Geschlechtsapparates der Homoptera. a *Cicadariae*, b *Aphidina*. VII, VIII, IX 7., 8., 9. Sternit, adr Anhangsdrüsen, dr Ductus receptaculi, eig Eiergang, ovd Ovidukten, ovvdr Ovidukto-Vestibulardrüse, rs Receptaculum seminis, vg Vagina.

Gonapophysen in die Intersegmentalfurche hinter dem 8. Sternit öffnet. Bei ganz jungen Individuen ist diese Drüse leer und zusammengefaltet. Das Receptaculum seminis ist von einer dicken Chitintima ausgekleidet, die in der Samenkapsel von zahlreichen Drüsenkanälchen durchbohrt wird. Das Epithel der Samenkapsel ist drüsig. Bei *Psyllopsis* konnte WITLACZIL (1885a) diese Struktur nicht feststellen. Vielleicht vertritt ihre Aufgabe die oben bei dieser Art beschriebene Drüse. Eileiter und Eiergang sind von einer kräftigen Muskulatur umhüllt. Nach WEBER (1930) findet sich bei manchen *Psyllina* und *Aleurodina* nur eine unpaare Anhangsdrüse oder es sind deren drei vorhanden. Bei den viviparen Weibchen der *Aphidina* ist lediglich ein unpaarer Eiergang ohne jegliche Anhangsorgane entwickelt. Bei den oviparen Weibchen findet sich außerdem noch ein dorsales Receptaculum seminis, ausnahmsweise auch in der Zweizahl (IMMS 1925) oder ventral gelegen (BERLESE 1909, IMMS 1925) und zwei Anhangsdrüsen mit basalen Sammelblasen (WITLACZIL 1881, 1884, BERLESE 1909, IMMS 1925, DEGENER 1928). Der weibliche Geschlechtsapparat der *Coccidae* ist ganz entsprechend gebaut. *Dactylopius* hat drei ungestielte Anhangsdrüsen, eine ventral, zwei lateral, bei *Lecanium* sitzen außerdem an der Gabelungsstelle der Ovidukten zwei taschenförmige Drüsen. Bei manchen *Coccidae* kommen vier Anhangsdrüsen

vor, in der Unterfamilie *Diaspidinae* dagegen fehlen die Anhangsdrüsen vollständig (BERLESE 1909). Bei manchen viviparen Arten fehlt das Receptaculum seminis, jedoch nicht bei allen.

Das 9. Sternit der *Cicadariae* ist klein und immer in zwei Hälften geteilt. Das 9. Tergit ist groß, manchmal ebenfalls zweiteilig und reicht seitlich sehr weit auf die Ventralseite. Dazwischen liegt in der Ruhe der Legesäbel verborgen. Dieser besteht aus drei Paaren wohlentwickelter Gonapophysen, von denen das eine vordere Paar zum 8. Sternit, die beiden anderen Paare zum 9. Sternit gehören. Die inneren Gonapophysen, nicht wie BERLESE (1909) angibt, die äußeren, sind häufig (vielleicht immer?) zu einem unpaaren Stück verwachsen, an dem man aber oft noch Anzeichen der ursprünglichen Paarigkeit zu erkennen vermag. Ein Kalilaugepräparat eines Abdomens von *Centrotus cornutus* L. klärte mich ohne Schwierigkeiten darüber auf (Abb. 84). Die vorderen Gonapophysen sind etwa schwertförmig, die äußeren schmal blattförmig, ziemlich weichhäutig, nur am Ventralrand sind sie in einem Streifen sehr kräftig chitinisiert und zeigen

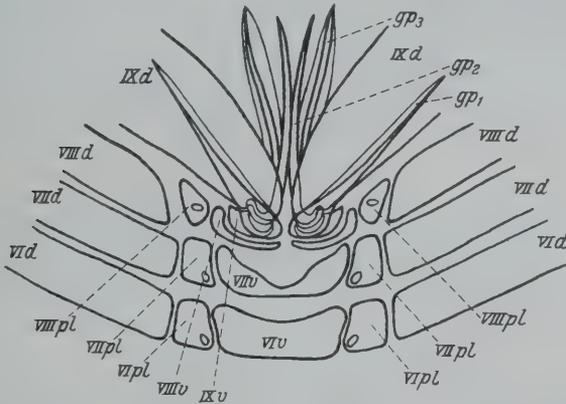


Abb. 84. Ventralansicht des Abdomenendes einer weiblichen Imago von *Centrotus cornutus* L. (dorsal aufgeschnitten). VI_d, VII_d, VIII_d, IX_d 6., 7., 8., 9. Tergit, VI_v, VII_v, VIII_v 6., 7., 8. Sternit, VI_{pl}, VII_{pl}, VIII_{pl} Pleuren des 6., 7., 8. Segmentes, gp₁ vordere Gonapophysen, gp₂ innere Gonapophysen, gp₃ äußere Gonapophysen. Vergr. 12×.

dort ganz das Aussehen des 9. Tergites. Diese beiden Streifen verdecken die vorderen und inneren Gonapophysen zwischen den Hälften des 9. Tergites gegen außen. Bei *Cicada plebeja* SCOP. ist von den Hälften des 9. Tergites noch je ein terminaler, tasterförmiger Abschnitt abgegliedert, der von BERLESE (1909) als Stylus gedeutet wird. Da die Styli aber immer an der Spitze der äußeren Gonapophysen zu sitzen scheinen, wenn solche vorhanden sind, dürfte die BERLESESCHE Deutung falsch sein und es sich nur um eine Abgliederung des 9. Sternites handeln. Wohlentwickelt und ganz dem der *Cicadariae* entsprechend ist auch der Legesäbel der *Psyllina* (WITLACZIL 1885a). Nach HANDLIRSCH (1924) sollen hier Styli vorkommen, was ich aber bezweifle. Bei den *Aphidina* finden sich gelegentlich noch Rudimente der vorderen Gonapophysen, die anderen fehlen vollkommen. An den sehr reduzierten Weibchen der *Coccidae* lassen sich keinerlei Gonapophysen mehr nachweisen (HANDLIRSCH 1924).

XI. Zum System und zur Phylogenie der Insekten.

Es ist sicherlich verfehlt, auf Grund von Untersuchungen an einem einzelnen Organsystem ein phylogenetisches System aufstellen zu wollen.

Dagegen bieten solche Untersuchungen einen ausgezeichneten Prüfstein für ein auf allgemeinerer Grundlage aufgestelltes System. Vor allem werden Widersprüche Anlaß sein müssen zu einer eingehenden Revision des betreffenden Teiles.

Das neueste, eingehendste und, wie ich im folgenden zeigen werde, auch durch meine Untersuchungen weitgehend gestützte System ist das von HANDLIRSCH in seinem Werke „Fossile Insekten“ (1906—08) aufgestellte und eingehend begründete, das der gleiche Autor auch mit geringfügigen Änderungen in SCHRÖDERS „Handbuch der Entomologie“ (1924) und in KÜKENTHALS „Handbuch der Zoologie“ (1926) übernommen hat. Im folgenden will ich der Reihe nach die einzelnen Ordnungen bzw. Überordnungen dieses Systems durchgehen und die Bemerkungen beifügen, die sich aus dem Studium der weiblichen Geschlechtsausführgänge und Geschlechtsanhänge ergeben. Ich werde dabei mit den *Pterygogenea* beginnen und die *Apterygogenea*, obwohl sie auch HANDLIRSCH an den Anfang des Systems stellt, am Schlusse nur anhangsweise besprechen, da die Kenntnis des Geschlechtsapparates gerade dieser Formen noch eine sehr mangelhafte ist.

Überordnung: *Ephemeroidea*, Ordnung: *Ephemerida*.

Charakteristisch für die *Ephemerida* ist die vollkommene Paarigkeit der Geschlechtsausfühwege, die getrennt nebeneinander in der Intersegmentalfurche zwischen 7. und 8. Segment ausmünden, also in jeder Hinsicht ein überaus primitives Verhalten zeigen. Gelegentlich kommt es zu Differenzierungen der Intersegmentalfurche, die einen unpaaren Endteil der Ovidukte vortäuschen können, diesen jedoch nicht angehören, sowie zu Bildungen, die als Receptacula seminis und Bursae copulatricis bezeichnet werden, mit den gleichnamigen Gebilden anderer Insekten ihrer anderen Entstehung wegen aber nichts zu tun haben. Gonapophysen fehlen.

Überordnung: *Libelluloidea*, Ordnung: *Odonata*.

Überordnung und Ordnung: *Perlariae*.

Überordnung und Ordnung: *Embiodea*.

Diese drei Gruppen zeigen im weiblichen Geschlechtsapparat keine wesentlichen Unterschiede, wenigstens soweit es die zum Teil noch recht mangelhafte Kenntnis desselben zu beurteilen gestattet. Es ist immer ein unpaarer Endabschnitt, die Vagina, vorhanden, die zwischen 8. und 9. Sternit ausmündet. In wenigen Ausnahmefällen ist die Geschlechtsöffnung sekundär etwas auf das vorhergehende oder nachfolgende Sternit verschoben. Anhangsorgane der Vagina sind immer vorhanden, von sehr verschiedener Gestalt und Lage und innerhalb der einzelnen Überord-

nungen keineswegs einheitlich ausgebildet. Bei den *Odonata* sind drei Paare von Gonapophysen vorhanden, die verschiedentliche Reduktionen erleiden können, bei den *Perlariae* und *Embiodea* fehlen sie vollständig.

Überordnung: *Orthoptera*.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind dadurch ausgezeichnet, daß die unpaare weibliche Geschlechtsöffnung zwischen 8. und 9. Sternit gelegen ist. Gonapophysen sind immer vorhanden, meist in drei Paaren, die jedoch bis zum völligen Verschwinden rückgebildet sein können, wie bei den meisten *Dermaptera* und manchen *Thysanoptera*. Sie liegen frei, nur ausnahmsweise können sie vom 8. (manche *Phasmida*), niemals aber vom 7. Sternit mehr minder verdeckt sein. Die *Thysanoptera* scheinen jedoch primär nur zwei Paare von Gonapophysen zu besitzen, die äußeren sind auch in Resten nie nachgewiesen worden. Das 7. Sternit ist niemals schuppenförmig nach hinten verlängert, es kommt daher nie zur Bildung eines Genitalraumes wie bei den *Blattaeformia*.

Ordnung: *Saltatoria*.

Gonapophysen meist wohl entwickelt und in drei Paaren auftretend, nur bei starker Reduktion kann ein Paar völlig verschwinden. Vagina mit verschiedenen Anhängen, eine Bursa copulatrix fehlt fast immer oder stellt doch nur ein kleines Divertikel dar.

Ordnung: *Phasmida*.

Gonapophysen klein, oft vom 8. Sternit größtenteils verdeckt. Eine Bursa copulatrix ist immer wohl entwickelt und stellt einen langen, flachen Sack dar, der über der Vagina gelegen ist und diese dorsal zum größten Teile deckt. Sie mündet entweder in die Vagina knapp vor ihrer Mündung oder getrennt knapp hinter ihr.

Ordnung: *Dermaptera*.

Bei primitiven *Dermaptera* finden sich noch Reste von Gonapophysen, während sie bei höheren Formen vollständig fehlen. Bei manchen Formen sind es offenbar Rudimente der vorderen und inneren, bei anderen der vorderen und äußeren Gonapophysen. Diese weitgehende Reduktion hängt vielleicht mit der Verlagerung der weiblichen Geschlechtsöffnung zusammen. Diese liegt nämlich im Gegensatz zu den anderen *Orthoptera* hinter dem 9. Sternit, hat also die gleiche Stellung wie im männlichen Geschlecht. Die entsprechende Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung der *Dermaptera* und *Coleoptera* darf jedoch nicht auf eine enge Beziehung der beiden Gruppen schließen lassen, sondern ist lediglich durch Konvergenz entstanden.

Ordnung: *Diploglossata*.

Die Stellung dieser Ordnung unter den *Saltatoria* läßt sich nach den Ergebnissen über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane wohl nicht weiter aufrecht erhalten, zumal auch HANDLIRSCH sich nicht ganz sicher über die Stellung dieser Ordnung zu sein scheint. Die spärlichen Angaben, die HEYMONS (1912) über den weiblichen Geschlechtsapparat macht, lassen nicht den geringsten Zweifel übrig, daß er vollkommen mit dem der *Blattaeformia* übereinstimmt. Die Mündung des kurzen Eierganges zwischen 7. und 8. Sternit, die Verlängerung des 7. Sternites zu einer mächtigen Subgenitalplatte, die dorsal einen Raum abgrenzt, der dem Genitalraum der *Blattaeformia* vollkommen entspricht, weist die *Diploglossata* unbedingt unter die *Blattaeformia* und scheidet sie aus der Reihe der *Orthoptera* aus. Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen, sowie die Gonapophysen fehlen vollkommen, offenbar hervorgerufen durch die parasitische Lebensweise, so daß daraus keinerlei Schlüsse gezogen werden können.

Ordnung: *Thysanoptera*.

Die *Thysanoptera* scheiden sich scharf in zwei im weiblichen Geschlechtsapparat ganz verschiedene Gruppen, 1. die *Phloeothripidae* (*Tubulifera*), deren weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit gelegen ist und denen Gonapophysen vollständig fehlen, und 2. die *Thripidae* (*Terebrantia*), bei denen die weibliche Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit liegt und die immer einen wohlentwickelten Legesäbel, aus zwei Gonapophysenpaaren bestehend, besitzen. Übergangsformen zwischen diesen beiden Gruppen sind meines Wissens bis jetzt nicht bekannt geworden. Diese weitgehenden Differenzen im Bau des weiblichen Geschlechtsapparates lassen, wenn an einer monophyletischen Entstehung sämtlicher *Thysanoptera* überhaupt festgehalten werden kann, da sich zwischen den beiden Familien auch sonst in der Anatomie wesentliche Unterschiede ergeben, nur den Schluß zu, daß sich bereits sehr früh in der stammesgeschichtlichen Entwicklung die Vorfahren der beiden Familien getrennt haben müssen, denn während die *Thripidae* im wesentlichen die Charaktere der übrigen *Orthoptera* aufweisen, stehen die *Phloeothripidae* weit ab und zeigen durch die andere Lage der Geschlechtsöffnung große Ähnlichkeit mit den *Dermaptera*. Ob es sich dabei wirklich um eine Verwandtschaft handelt oder nur um eine Konvergenzerscheinung, läßt sich heute, da wir über die Ontogenie des Geschlechtsapparates der *Phloeothripidae* nichts wissen, noch nicht entscheiden.

Überordnung: *Blattaeformia*.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind durchwegs ausgezeichnet durch die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung zwischen 7. und 8. Sternit

und durch die Verlängerung des 7. Sternites zu einer mächtigen Subgenitalplatte, die zwischen sich und der Ventralwand des Körpers einen Raum einschließt, der eine direkte Verlängerung des meist kurzen Eierganges darstellt und als Genitalraum bezeichnet wird. In der Dorsalwand dieses Genitalraumes sind die Reste des 8. und 9. Sternites eingelagert, er entspricht also einer excessiv entwickelten Intersegmentalfalte zwischen 7. und 8. Sternit und kann nicht mehr zum inneren Geschlechtsapparat gerechnet werden. Drei Paare von meist kleinen Gonapophysen, die im Genitalraum verborgen liegen und sich zu keinem Legesäbel mehr zusammenschließen, sind in der Regel vorhanden, doch können sie auch vollkommen reduziert sein. Das Receptaculum seminis und die Anhangsdrüsen sind meist vorhanden und münden bei den genauer untersuchten *Blattariae* und *Mantodea* unabhängig voneinander und vom Eiergang in der Dorsalwand des Genitalraumes, und zwar das Receptaculum seminis am 8., die Anhangsdrüsen am 9. Sternit.

Ordnung: *Blattariae*.

Ordnung: *Mantodea*.

Ordnung: *Isoptera*.

Diese drei Ordnungen stimmen im weiblichen Geschlechtsapparat weitgehend überein, der Bau entspricht ganz dem des für die *Blattaeformia* im allgemeinen angegebenen. Bei den *Isoptera* sind die Gonapophysen häufig völlig reduziert.

Ordnung: *Zoraptera*.

Ordnung: *Corrodentia*.

Von der ersten Ordnung ist der weibliche Geschlechtsapparat noch völlig unbekannt, von der zweiten ist unsere Kenntnis noch so lückenhaft, daß ich keine allgemeine Charakteristik davon geben kann.

Ordnung: *Mallophaga*.

Die Mündung des Eierganges liegt auch hier hinter dem 7. Sternit, ebenso die des Receptaculum seminis auf dem 8. Sternit. Anhangsdrüsen und Gonapophysen fehlen. Das 7. Sternit ist schuppenförmig ausgezogen und begrenzt ventral den wohlentwickelten Genitalraum. Der Eiergang ist langgestreckt, S-förmig gekrümmt und geht vorn in einen unpaaren (mesodermalen) Ovidukt über, der sich erst in die beiden Eileiter spaltet.

Ordnung: *Siphunculata*.

Der weibliche Geschlechtsapparat der *Siphunculata* zeigt keinerlei Ähnlichkeit mit dem der übrigen *Blattaeformia*. Ob dies lediglich eine Folge der parasitischen Lebensweise ist oder ob die *Siphunculata* tatsächlich nicht in so engem Zusammenhang mit den übrigen *Blattaeformia*

stehen als es HANDLIRSCH annimmt, läßt sich nach der nur ungenügenden Kenntnis des weiblichen Geschlechtsapparates einstweilen nicht entscheiden.

Überordnung: *Coleopteroidea*, Ordnung: *Coleoptera*.

Für diese Ordnung ist vor allem die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit charakteristisch. Gonapophysen fehlen immer, dagegen ist das Abdomenende oft zu einer Legeröhre umgestaltet. Das 9. Sternit ist fast stets zweiteilig und trägt am Hinterrande meist zwei tasterartige Anhänge, die als Styli bezeichnet werden. Die Vagina ist immer wohlentwickelt, ihr Vorderende häufig zu einer Bursa copulatrix abgesetzt. Ein Eiergang ist vorhanden und nur in seltenen Fällen von der Vagina nicht scharf abgesetzt. Das Receptaculum seminis besitzt mit ganz wenigen Ausnahmen eine Receptaculardrüse, die sehr häufig an der Übergangsstelle der Samenkapsel in den Ductus receptaculi einmündet. Anhangsdrüsen fehlen vollständig, der Geschlechtsapparat der *Coleoptera* fällt daher unter den *Holometabola* durch seine Drüsenarmut auf.

Ordnung: *Strepsiptera*.

Der weibliche Geschlechtsapparat dieser Ordnung ist vermutlich infolge der parasitären Lebensweise weitgehend abgeändert und es ist bis heute noch nicht gelungen, ihn einwandfrei auf den anderer Insekten zurückzuführen. Ich habe ihn daher in den früheren Kapiteln nicht besprochen und gehe auch hier nicht auf ihn ein.

Überordnung und Ordnung: *Hymenoptera*.

Die weibliche Geschlechtsöffnung der *Hymenoptera* liegt zwischen 8. und 9. Sternit und ist von drei Paaren wohlentwickelter Gonapophysen umstellt, die sich zu einem langen Legebohrer oder bei den *Aculeata* zu einem in einer Höhlung des Abdomens verborgenen Stachel zusammenschließen. Zugleich bilden die letzten Segmente und besonders Sternite des Abdomens sich zu einem komplizierten Stütz- und Bewegungsapparat um. An der Basis der inneren Gonapophysen münden hintereinander zwei Drüsen aus, von denen die hintere aus paarigen Anlagen hervorgeht und den Anhangsdrüsen anderer Insektenordnungen homolog sein dürfte, hier aber eine besondere Umwandlung zum sogenannten Giftapparat eingegangen ist. Die vordere Drüse wird als alkalische Drüse bezeichnet, fehlt jedoch bei niederen *Hymenoptera* des öfteren. Eine einfache oder paarige Receptaculardrüse ist mit Ausnahme der primitivsten Formen immer vorhanden und stellt die direkte Fortsetzung des Ductus receptaculi dar, während die Samenkapsel an einem kleinen rechtwinklig abzweigenden Stiel sitzt.

Überordnung: *Neuropteroidea (Planipennia)*.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt hinter dem 8. Sternit, Gonapophysen fehlen vollständig, dagegen besteht die Tendenz zur Bildung einer Art Legeröhre, die jedoch nicht rückziehbar ist, durch Zusammenlegen der Sternithälften des 9. Segmentes, zu dem später auch das 8. Sternit hinzutritt.

Ordnung: *Megaloptera*.

Die *Megaloptera* besitzen noch eine ziemlich gestreckte Vagina, keine scharf abgesetzte Bursa copulatrix, kein unpaares Receptaculum seminis (die paarigen Receptacula seminis dürften Neubildungen sein), jedoch eine paarige, von hintenher einmündende Anhangsdrüse. Eine wohlausgebildete Legeröhre fehlt.

Ordnung: *Rhaphidides*.

Die Vagina ist ziemlich steil aufgerichtet, an der Spitze zu einer Bursa copulatrix abgesetzt. An ihrer Basis nahe beieinander münden Eiergang und Receptaculum seminis. Eine Anhangsdrüse fehlt. Eine sehr lange, aus den Sterniten des 8. und 9. Segmentes gebildete Legeröhre, die als die eine Mündung der Vagina dient, ist vorhanden. Eine zweite, sekundäre Kopulationsöffnung liegt vor dem 8. Sternit und ist durch einen besonderen Gang mit der Vagina verbunden.

Ordnung: *Neuroptera*.

Die Ausbildung der einzelnen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates schwankte bei den *Neuroptera* so stark, daß es schwer fällt, gemeinsame Merkmale herauszugreifen. Die Vagina ist ganz kurz und senkrecht aufgerichtet, Eiergang, Receptaculum seminis, Bursa copulatrix und eine meist unpaare Anhangsdrüse münden eng beisammen ein. Eine Legeröhre ist nicht deutlich entwickelt.

Überordnung: *Panorpoidea*.

Während die bisher besprochenen Überordnungen sich dadurch auszeichneten, daß die durch sie zusammengefaßten Ordnungen auch hinsichtlich des weiblichen Geschlechtsapparates weitgehend übereinstimmen und sich oft an Hand desselben scharf von benachbarten trennen ließen, ist dies bei den *Panorpoidea* nicht der Fall. Der Unterschied zwischen den *Diptera* einerseits und den übrigen Ordnungen andererseits (über die Stellung der *Suctorio* spreche ich weiter unten) ist ein so tiefgreifender, daß es vielleicht später einmal notwendig sein wird, für die *Diptera* eine besondere Überordnung zu schaffen. Übereinstimmend ist nur das Fehlen von Gonapophysen.

Ordnung: *Panorpatae*.

Ordnung: *Trichoptera*.

Ordnung: *Lepidoptera*.

Charakteristisch für diese drei Ordnungen ist das Vorhandensein von zwei Geschlechtsöffnungen, die aber, wie sich im folgenden zeigen wird, einander nicht durchwegs homolog sind. Sie liegen auf verschiedenen Segmenten, und zwar primär hinter dem 8. und 9. Sternit. Sekundär kommt es bei vielen *Lepidoptera* zu einer Verlagerung auf die Fläche des 8. bzw. 10. Sternites. Bei den *Trichoptera* ist die Lage der Geschlechtsöffnungen auf verschiedenen Segmenten noch nicht nachgewiesen, ich halte dies aber im Anklang an die Verhältnisse bei den beiden anderen Ordnungen für sehr wahrscheinlich. Ausnahmsweise fehlt bei niederen *Lepidoptera* die vordere Geschlechtsöffnung.

Aber auch bei diesen drei im Geschlechtsapparat offenbar sehr nahe verwandten Ordnungen fällt es schwer, die phylogenetischen Beziehungen klarzulegen. Bei den *Panorpatae* und *Trichoptera* mündet die Vagina hinter dem 8. Sternit. Der Ausführungsgang des Receptaculum seminis, an dem gelegentlich eine Receptaculardrüse entwickelt ist, spaltet sich in einiger Entfernung von der Samenkapsel in zwei Gänge, einen dorsalen, der hinter dem 9. Sternit mündet, und einen ventralen, der sich hinter dem 8. Sternit in nächster Nähe der Mündung der Vagina oder sogar in den Endabschnitt derselben öffnet. (Bei den *Trichoptera* sekundär unterbrochen.) Diesen muß man analog den Verhältnissen bei anderen Insekten als Ductus seminalis bezeichnen, jenen als Ductus receptaculi (Abb. 85a).

Um von diesem Bauplan die Verhältnisse bei den *Lepidoptera* und speziell bei den allgemein als am niedrigsten stehenden *Jugatae* mit einfacher Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit ableiten zu können, ist man gezwungen, zu einer ziemlich kühnen Hypothese zu greifen, die mir aber die einzig mögliche zu sein scheint, wenn man den Geschlechtsapparat der *Lepidoptera* von dem der *Panorpatae* ableiten und nicht eine getrennte Entstehung annehmen will. Man muß sich dann vorstellen, daß bei den Vorfahren der *Lepidoptera* die Vagina nicht mehr hinter dem 8. Sternit ausmündete, sondern daß sie sich in den Ductus seminalis fortsetzte und durch den Ductus bursae hinter dem 9. Sternit nach außen mündete, während die Verbindung mit der Außenwelt am 8. Segment vollkommen verloren ging (Abb. 85 b). Die Vagina der *Lepidoptera* ist also nur in ihrem vorderen Teile dem gleichnamigen Abschnitt der *Panorpatae* homolog, ihr caudaler Teil entspricht dem Ductus seminalis und dem distalen Teile des Ductus receptaculi, wobei das Vestibulum der *Lepidoptera* genau der Stelle entspricht, wo bei den *Panorpatae* der Ductus seminalis sich mit dem Ductus receptaculi vereint. Ventral entwickelt

sich am Vestibulum noch ein zweiter, meist gestielter Sack, die Bursa copulatrix. So liegen die Verhältnisse bei den niedersten *Lepidoptera* (*Jugatae* usw., Abb. 85c). Für die weitere phylogenetische Entwicklung hat bereits PETERSEN (1900, aus IMMS 1925) ein Schema aufgestellt, dem ich mich im wesentlichen anschließen. Bei manchen *Psychidae* tritt die Vagina durch einen ganz kurzen Gang, der hinter dem 8. Sternit mündet, wieder mit der Außenwelt in Verbindung. In diesen Gang mündet von vorn die Bursa copulatrix (Abb. 85d). Diese Deutung der Verhältnisse erschwert das Verständnis für die weitere Entwicklung. Dagegen ist es, wenn man annimmt, daß der Bursastiel (primärer Ductus bursae) nahe seiner Mündung in die Vagina die Verbindung mit der Außenwelt eingeht, ohne Schwierigkeit verständlich, daß dadurch, daß die Verbindungswege der Bursa copulatrix einerseits mit der Außenwelt, andererseits mit der Vagina zu meist langen Gängen auswachsen, die Verhältnisse bei den meisten übrigen *Lepidoptera* zustandekommen (Abb. 85e). Die höch-

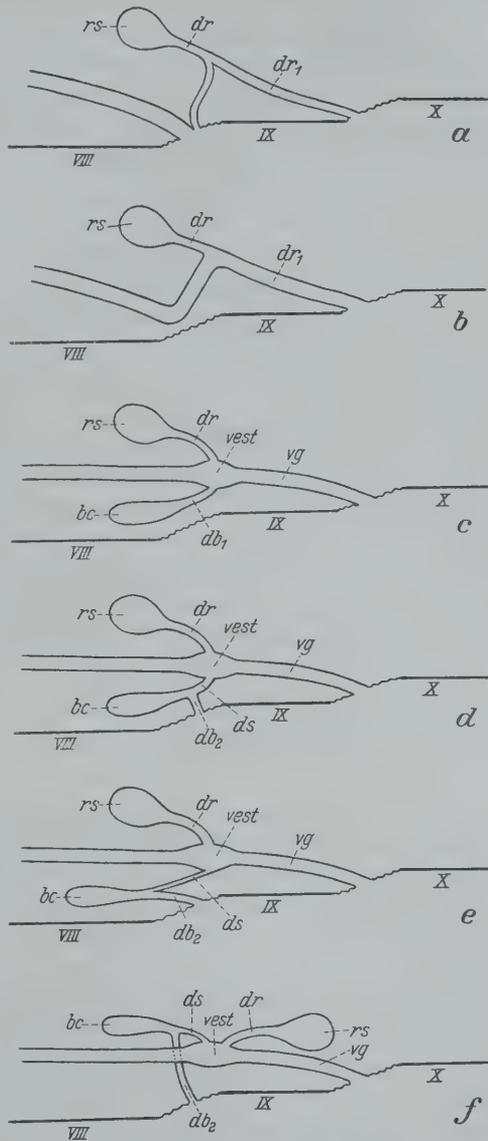


Abb. 85. Schemata zur Veranschaulichung der Weiterentwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates innerhalb der Überordn. *Panorpoidea*. a *Panorpatae*, b hypothetisch, c *Lepidoptera*, mit einer Geschlechtsöffnung, d, e, f *Lepidoptera* mit zwei Geschlechtsöffnungen. bc Bursa copulatrix, db₁ primärer Ductus bursae, db₂ sekundärer Ductus bursae, dr Ductus receptaculi, dr₁ Teil des Ductus receptaculi, der in die Vagina einbezogen wird, ds Ductus seminalis, rs Receptaculum seminis, vest Vestibulum, vg Vagina.

ste Entwicklungsstufe, die bei manchen *Macrolepidoptera* verwirklicht ist, besteht darin, daß die Bursa copulatrix auf die Dorsalseite der Vagina rückt und dorsal eng neben dem Ductus receptaculi in das Vestibulum mündet, wobei die beiden Öffnungen noch durch eine Rinne miteinander verbunden sein können (Abb. 85f). Der (sekundäre) Ductus bursae führt jetzt an der Vagina seitlich vorbei zu der dorsal gelegenen Bursa copulatrix. Er ist entstanden aus dem proximalen (an die Bursa copulatrix anschließenden) Teil des primären Ductus bursae — dieser Abschnitt kann auch fehlen — plus dem Gang, der aus der Verbindung des primären Ductus bursae mit der Außenwelt entstanden ist, während der Ductus seminalis nichts anderes darstellt als den in die Länge gezogenen distalen Teil des primären Ductus bursae. Der Ductus seminalis der *Lepidoptera* ist also nicht homolog dem der *Panorpatae* u. a.

Wie die Ontogenie zeigt, ist bei den *Lepidoptera* auch noch ein Abschnitt entwickelt, der der Genitaltasche der *Coleoptera* homolog ist, da er aus der Anlage des 9. Segmentes hervorgeht. Er stellt lediglich eine Verlängerung der Vagina dar und ist an der Imago nicht mehr von dieser zu unterscheiden. Seine Grenze liegt jedenfalls distal vom Vestibulum.

Eine Receptaculardrüse ist bei den *Lepidoptera* stets entwickelt.

Für sämtliche drei Ordnungen ist außerdem noch eine paarige, mit unpaarem Ausführungsgang hinter dem 9. Sternit, bzw. in den hintersten Abschnitt der Vagina mündende Anhangsdrüse charakteristisch, die nur in Ausnahmefällen fehlen kann.

Ordnung: *Diptera*.

Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der *Diptera* weicht von dem der eben besprochenen Ordnungen vollkommen ab. Eine Vagina ist immer wohl entwickelt und vom Eiergang, wenn auch nicht scharf abgesetzt, so doch stets deutlich unterscheidbar. Eine Bursa copulatrix ist nur selten ausgebildet und stellt dann lediglich eine taschenartige Erweiterung der Vagina dar. Receptacula seminis sind meist in der Mehrzahl vorhanden, bis zu vier, meist drei. Sie sind fast immer klein, kugelig, mit scharf abgesetztem Stiel. Receptaculardrüsen fehlen stets, ebenso höchstwahrscheinlich Drüsen, die den Anhangsdrüsen der übrigen *Panorpoidea* homolog sind, dagegen findet sich ein Drüsenpaar — manchmal ist auch nur eine einzige Drüse vorhanden —, das unmittelbar hinter den Receptacula seminis, aber getrennt von diesen ausmündet. Es ist stets nur eine Geschlechtsöffnung vorhanden, die hinter dem 8. Sternit gelegen ist.

Ordnung: *Suctoria*.

Gegen die Einordnung der *Suctoria* unter die *Panorpoidea* ergeben sich aus dem Bau der weiblichen Geschlechtsorgane schwerwiegende

Argumente, die sämtlich dafür sprechen, daß die *Suctoria* in die nächste Nähe der *Coleoptera* gehören und am besten wohl in die Überordnung der *Coleopteroidea* eingereiht werden. Wenn der weibliche Geschlechtsapparat allein maßgebend wäre, bestünde sogar kein Hindernis, die *Suctoria* direkt unter die *Coleoptera* einzureihen. Für die Verwandtschaft mit den *Coleoptera* und gegen die mit den *Panorpoidea* sprechen:

1. Die einfache Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit.
2. Der Mangel einer Bursa copulatrix.
3. Der Mangel jeglicher Anhangsdrüsen.
4. Die hakenförmige Samenkapsel mit Kompressionsmuskel und die in die Basis der Samenkapsel mündende Receptaculardrüse.

In dem einzigen Falle, wo sich bei den *Panorpoidea* eine einfache Geschlechtsöffnung hinter dem 9. Sternit findet, bei niederen *Lepidoptera* ist der sonstige Bau des Geschlechtsapparates ein ganz anderer, kein abgesetzter Eiergang, eine Bursa copulatrix, Anhangsdrüsen, ein ganz anders gebautes Receptaculum seminis. Bei den *Diptera* hingegen, wo allein ein Eiergang unterscheidbar ist, hat die Geschlechtsöffnung eine ganz andere Lage und der Bau der Receptacula seminis ist ganz anders. Dagegen stimmen die *Suctoria* mit den *Coleoptera* in sämtlichen angeführten Punkten überein. Die einzigen Differenzen bestehen darin, daß manchmal zwei Samenkapseln vorhanden sind und daß die Receptaculardrüse nicht selbständig ist, sondern als Drüsenpolster dem Ductus receptaculi anliegt, wobei aber die Sekretabsonderung wie bei den *Coleoptera* in den basalen Teil der Samenkapsel erfolgen soll. Doppelte Samenkapseln kommen aber vereinzelt auch bei den *Coleoptera* vor: *Blaps mortisaga* L. (STEIN 1847).

Überordnung: *Hemiptera*.

Gemeinsam ist die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung hinter dem 8. Sternit, sowie das Auftreten von drei Paaren von Gonapophysen, die aber gelegentlich einer vollkommenen Reduktion unterliegen können.

Ordnung: *Heteroptera*.

Charakteristisch für die *Heteroptera* ist das Auftreten eines sogenannten Zwischenstückes am Receptaculum seminis.

Ordnung: *Homoptera*.

Für die *Homoptera* lassen sich keine allgemeinen Merkmale des Geschlechtsapparates angeben, da die Reduktion der Anhangsorgane manchmal soweit fortschreitet, daß nur mehr die Ovidukte und die Vagina ausgebildet sind.

Apterygogenea.

Der weibliche Geschlechtsapparat der hierher gehörenden Formen ist meist überaus primitiv, gelegentlich noch vollkommen paarig (*Prot-*

apteron), sonst ist eine unpaare Vagina entwickelt, die hinter dem 8. Segment mündet. Anhangsorgane fehlen manchmal noch vollständig, doch können Anhangsdrüsen sowie ein Receptaculum seminis (auch als Bursa copulatrix gedeutet) ausgebildet sein. Bei den *Thysanura* sind zwei Paar von Gonapophysen entwickelt, ebenso finden sich wenigstens in der Geschlechtsregion Styli. Bei den übrigen Ordnungen fehlen Gonapophysen vollständig.

Die vorstehenden Ausführungen zeigen, daß der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates das von HANDLIRSCH (1906—08, 1924, 1926) aufgestellte System der Insekten weitgehend stützt. Nur in einigen wenigen Fällen, wo auch HANDLIRSCH sich meist nicht entschieden ausgesprochen hat, sind Änderungen nötig oder doch wahrscheinlich geworden. So in der Einordnung der *Diploglossata* unter die *Blattaeformia*, der *Suctorioria* unter die *Coleopteroidea*, sowie in der schärferen Absonderung der *Diptera* von den übrigen *Panorpoidea*. Sehr eigenartig sind jedenfalls auch die großen Unterschiede im Geschlechtsapparat der *Thysanoptera*, von denen die *Phloeothripidae* durch die den *Dermaptera* entsprechende Lage der Geschlechtsöffnung und das völlige Fehlen von Gonapophysen sich scharf von den restlichen *Thysanoptera* unterscheiden und die Frage entstehen lassen, ob man die *Thysanoptera* nicht in zwei Ordnungen wird aufteilen müssen. Eine Entscheidung kann selbstverständlich nur eine allgemeine morphologische und anatomische Untersuchung treffen.

Eine weitere Frage ist es, ob der von HANDLIRSCH aufgestellte Stammbaum der Insekten auch in der Reihung der Überordnungen sich als haltbar erweist. Hier möchte ich hervorheben, daß HANDLIRSCH meiner Ansicht nach zu wenig Gewicht auf das Vorhandensein oder Fehlen von Gonapophysen legt, ein Merkmal, das überaus charakteristisch ist für die einzelnen Überordnungen. Nur bei den *Blattaeformia*, die durch das Vorhandensein von Gonapophysen ausgezeichnet sind, finden sich einige sehr aberrante Ordnungen, in denen solche nicht einmal in Rudimenten mehr nachgewiesen wurden.

Auf Grund der Gonapophysen lassen sich zwei Reihen aufstellen:

Ohne Gonapophysen	Mit Gonapophysen
<i>Ephemeroidea</i>	<i>Libelluloidea</i>
<i>Perlariae</i>	<i>Orthoptera</i>
<i>Embioidea</i>	<i>Blattaeformia</i>
<i>Coleopteroidea</i>	<i>Hymenoptera</i>
<i>Neuropteroidea</i>	<i>Hemiptera</i> .
<i>Panorpoidea</i>	

Die *Apterygogenea*, deren Stellung zum Teil noch eine sehr umstrittene ist, lasse ich ganz außer Betracht.

Ich halte es für äußerst unwahrscheinlich, daß in sämtlichen sechs Überordnungen, in denen Gonapophysen überhaupt nicht auftreten, das Fehlen derselben eine sekundäre Reduktionserscheinung darstellt, zumal bei den anderen Überordnungen ebenfalls wiederholt eine starke Rückbildungstendenz sich geltend macht, ohne daß es dabei zu einem vollkommenen Verschwinden der Gonapophysen gekommen wäre. Immer zeigen wenigstens die ursprünglichsten (*Dermaptera*) oder am geringsten durch besondere Lebensweise abgeänderten (*Homoptera*) Formen noch deutliche Reste. Umgekehrt kann ich an eine polyphyletische Entstehung der Gonapophysen ebenfalls nicht glauben. Es bleibt also nichts anderes übrig als anzunehmen, daß sich die *Palaeodictyoptera* zuerst in zwei Äste spalteten, von denen der eine den Formen mit Gonapophysen als Wurzel diente, der andere denen ohne solche. Ein Vergleich mit dem neuesten von HANDLIRSCH aufgestellten Stammbaum (1926) zeigt, daß HANDLIRSCH nur in einem einzigen Falle Ordnungen mit und ohne Gonapophysen nicht gesondert aus den *Palaeodictyoptera* entstehen läßt, und zwar die *Coleopteroidea* und *Blattaeformia*, die er gemeinsam aus *Protoblattoidea*-artigen Formen ableitet. Gegen die nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen spricht aber, abgesehen von dem Vorhandensein bzw. Fehlen der Gonapophysen, auch der vollkommen verschiedene Bau des inneren Geschlechtsapparates wie die ganz andere Lage der Geschlechtsöffnung, die Ausbildung eines langen unpaaren Geschlechtsausführungsganges, das Fehlen des Genitalraumes und der Anhangsdrüsen bei den *Coleopteroidea* und manches andere. Ich glaube daher, daß sich *Coleopteroidea* und *Blattaeformia* ebenfalls getrennt aus den *Palaeodictyoptera* entwickelt haben. Ob die *Protoblattoidea* in die Entwicklungsreihe der *Coleopteroidea* oder der *Blattaeformia* gehören, vermag ich nicht zu entscheiden.

Für die gesonderte Ableitung fast sämtlicher Überordnungen aus verschiedenen Ästen der *Palaeodictyoptera* spricht auch sehr der ganz verschiedene Bau des weiblichen Geschlechtsapparates in den einzelnen Überordnungen. Und gerade die *Hymenoptera*, die HANDLIRSCH als einzige Überordnung mit Ausnahme der schon besprochenen *Coleopteroidea* und *Blattaeformia* nicht direkt von den *Palaeodictyoptera*, sondern von *Orthoptera*-artigen Vorfahren (*Protorthoptera*) abzuleiten sucht, stimmen auch im weiblichen Geschlechtsapparate ziemlich weitgehend mit den *Orthoptera* überein.

XII. Zur Physiologie des weiblichen Geschlechtsapparates.

Welche Bedeutung die Geschlechtsausführgänge für die weiblichen Geschlechtsprodukte haben, ist zur Genüge bekannt. Wesentlich weniger orientiert sind wir dagegen über die Vorgänge während der Begattung und vor allem über die Bahnen, die das bei der Begattung übertragene

Sperma im weiblichen Geschlechtsapparat durchwandert und die Ursachen, die zu dieser Wanderung Anlaß geben. Auf diese Fragen will ich im folgenden näher eingehen.

Der Grund, warum man an dieses Problem nicht bereits öfter herantreten ist, liegt in den großen methodischen Schwierigkeiten. Zwei Wege der direkten Beobachtung ergeben sich: Entweder es läßt sich ein Objekt finden, das so durchsichtig ist, daß man die Vorgänge im Inneren des Abdomens von außen verfolgen kann, oder aber man ist gezwungen, am geöffneten Abdomen diese Vorgänge zu studieren. Bis heute ist es noch nicht versucht worden, den ersten Weg zu beschreiten und mir ist auch kein Insekt bekannt, das als Imago so glashell durchsichtig wäre, um dies zu gestatten. Die andere Methode dagegen liefert bei den bisher angewandten und einstweilen einzig möglichen Vorsichtsmaßnahmen keine einwandfreien Resultate, denn sobald das Abdomen eröffnet ist, geht ein sehr wesentlicher Faktor, nämlich der Überdruck, der im Abdomen herrscht, verloren und läßt sich, da wir über seine Größe heute noch nicht das geringste wissen, auch in keiner Weise ersetzen. Dadurch werden sich aber sämtliche Räume des weiblichen Geschlechtsapparates, deren Form und Größe abgesehen von der Gestalt und Elastizität der eigenen Wandung wesentlich auch abhängig ist vom Druckverhältnis zwischen Abdomen und Außenwelt, ausdehnen und vor allem die relativ geräumigen und mit sehr elastischer Wand (aus kräftigem Chitin), aber mit engem Ausführungsgang versehenen Teile, Receptaculum seminis und Bursa copulatrix, werden nach Art einer Saugpumpe wirken und das Sperma ansaugen, ohne daß damit ein Beweis für den natürlichen Ablauf erbracht wäre. So sind die Ergebnisse von NONIDÉZ (1920), der als erster diese Methode gebrauchte — er ist überhaupt der einzige, der sich in neuerer Zeit mit diesem Problem eingehender beschäftigte —, nur mit größter Vorsicht zu benutzen und jedenfalls in keiner Richtung beweisend für den natürlichen Verlauf.

So bleibt also keine andere Möglichkeit übrig, als zu versuchen, aus dem Bau des Geschlechtsapparates sowie aus den durch Sektion gewonnenen Befunden über den Aufenthaltsort des Sperma Schlüsse zu ziehen auf den Verlauf der Spermawanderung im weiblichen Körper.

Man kann den Lebensweg der Spermatozoen leicht in drei Abschnitte teilen:

1. Die Entwicklung der Spermatozoen bis zu ihrer vollen Ausbildung und ihre Speicherung in den Vesiculae seminales oder anderen Abschnitten des männlichen Geschlechtsapparates.
2. Die Übertragung des Samens bei der Kopulation und seine Wanderung bis zur endgültigen Lagerung im Receptaculum seminis.
3. Die Wanderung der Spermatozoen aus dem Receptaculum seminis

zum Ei und die Befruchtung desselben, womit die selbständige Existenz der Spermatozoen erlischt.

Im folgenden werde ich mich mit der Wanderung des Samens vom Momente der Kopulation an bis zu dem der Befruchtung beschäftigen.

Der Samen kann bei der Begattung in zweierlei Art übertragen werden. Entweder wird er, untermischt mit dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen (Ektadenien) als zähflüssige Masse übergeführt, die sich in der Gestalt vollkommen dem Raume anpaßt, in den sie gelangt, ohne daß sich irgendwelche regelmäßige Schichtung feststellen ließe (Übertragung als freier Samen), oder aber es kommt zur Bildung sogenannter Spermatophoren, an denen man eine, häufig zwei spermafremde Hüllschichten unterscheiden kann, die aus dem Sekret der männlichen Anhangsdrüsen gebildet werden, während im Inneren die Spermatozoen angehäuft sind. Auch hier kann man wieder zweierlei Sorten von Spermatophoren unterscheiden:

1. Spermatophoren mit konstanter Gestalt. In diesem Falle ist die äußerste Hülle der Spermatophore, häufig als Kortikalschichte bezeichnet, von bedeutender Festigkeit und gewährleistet so eine konstante, meist flaschen- oder spindelförmige Gestalt, die der Gestalt des umhüllenden Raumes in keiner Weise entsprechen muß.

2. Spermatophoren ohne konstante Gestalt. Die Kortikalschichte ist wenigstens während der Übertragung der Spermatophore noch weich und paßt sich der Form des umhüllenden Raumes vollkommen an.

An dem der Mündung des Ductus receptaculi zugekehrten Ende der Spermatophore setzt sich meist ein mehr minder langes Halsstück an, an dessen Spitze sich eine zuerst verschlossene Öffnung befindet, durch die der Samen die Spermatophore verlassen kann.

Der Bildungsort der Spermatophoren ist wohl immer, sicherlich jedenfalls bei denen mit konstanter Gestalt, im männlichen Individuum gelegen und die fertige Spermatophore tritt dann in den weiblichen Körper über. Der Durchtritt durch den oft äußerst engen Ductus bursae wird wohl durch die große anfängliche Elastizität der Wandung der Spermatophore ermöglicht, wodurch sie sich, wie zum Beispiel die Eier mancher *Hymenoptera*, beim Durchtritt durch den Legestachel bedeutend zu verengen und in die Länge zu strecken vermag. Bei den Spermatophoren ohne konstante Gestalt wäre es wohl möglich, daß in einzelnen Fällen die Bildung der Spermatophore tatsächlich erst im weiblichen Körper erfolgt, indem zuerst Anhangsdrüsensekret abgeschieden wird, das die Wandung des Raumes auskleidet, der die Spermatophore aufnehmen soll, dann die Samenmasse in das Innere gelangt und schließlich wieder Anhangsdrüsensekret den Verschuß bildet. In diesem Falle halte ich es aber für richtiger, nicht von einer Spermatophore, sondern von Übertragung freien Spermas zu sprechen, die sich von dem gewöhnlichen Ab-

lauf nur dadurch unterscheidet, daß Anhangsdrüsensekret und Sperma nicht gleichzeitig, sondern nacheinander übergeführt werden.

Spermatophoren sind bis jetzt bekannt bei den *Locustariae* und *Gryllodea* unter den *Saltatoria*, bei sehr vielen *Coleoptera* (vgl. STEIN 1847, der so viele Beispiele anführt, daß die Übertragung von freiem Sperma fast als der Ausnahmefall bezeichnet werden muß) und bei den *Lepidoptera*. Auch für *Apis mellifica* L. wird von verschiedenen Seiten eine Samenübertragung durch Spermatophore angegeben, doch ist es meines Erachtens sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um eine Verwechslung mit dem nach der Kopula in der Vagina steckenbleibenden Penis handelt. Von anderen *Hymenoptera* sind jedenfalls bis jetzt Spermatophoren nicht angegeben.

Mit den Spermatophoren nicht zu verwechseln sind die Spermatodesmen (Spermatozeugmen), die nichts weiter darstellen als auffallend große und besonders angeordnete Spermatozoenbündel. Sie wurden bis jetzt bei *Odonata* und *Coleoptera* beobachtet.

Der Raum, in den der Samen bei der Kopulation gelangt, kann ein sehr verschiedener sein. Bei den primitiven Insektenordnungen, denen im männlichen Geschlecht ein wohlausgebildeter Penis fehlt (z. B. *Perlariae*, *Locustariae* und *Gryllodea* unter den *Saltatoria*) werden lediglich die Ränder der beiden Geschlechtsöffnungen aneinandergepreßt und der Samen wird nur in die Endabschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates gelangen können. Bei den *Locustariae* und *Gryllodea*, wo der Samen in Form einer Spermatophore übertragen wird, gelangt sogar nur der Halsteil derselben in die Vagina des Weibchens, während die gesamte übrige Spermatophore der Geschlechtsöffnung anhängt. Dementsprechend sind Bursabildungen wie bei höheren Formen nur in Ausnahmefällen zu finden und haben dann vermutlich eine ganz andere Aufgabe.

Bei den höheren Formen, bei denen ein Penis entwickelt ist, wird fast immer entweder der ganze Penis oder seine Spitze oder doch eine an seiner Spitze ausstülpbare dünnhäutige Blase, der Präputialsack, in die Vagina des Weibchens eingeführt. In jenen Fällen, wo die Bursa copulatrix wohlentwickelt, aber nicht durch einen langen und engen Ductus bursae von der Vagina abgesetzt ist, dürfte häufig ein Teil des männlichen Kopulationsapparates auch in diese gelagert sein. Dagegen ist es sicher verfehlt, die Bursa copulatrix dadurch zu definieren, daß sie immer bei der Begattung einen Teil des männlichen Geschlechtsapparates aufzunehmen habe, denn wenn die Bursa copulatrix durch einen langen engen Stiel von der Vagina abgesetzt ist (z. B. viele *Coleoptera*), ist wohl nur selten der männliche Kopulationsapparat derart gebaut, daß ein Teil desselben bis in die Bursa copulatrix vorzudringen vermag. Vielmehr dürfte in den meisten dieser Fälle, soweit man aus den spärlichen Angaben in der Literatur vermuten kann, der Penis, bzw. der Präputialsack

in der Vagina verankert liegen, und zwar so, daß die männliche Geschlechtsöffnung eng der Mündung des Ductus bursae anliegt und die Geschlechtsprodukte, sei es als Spermatophore, sei es als freies Sperma in die Bursa copulatrix direkt übertragen werden können.

Anders liegt der Fall, wenn eine Bursa copulatrix fehlt oder nur eine flache Tasche darstellt. Dann dient sie nicht zur Aufnahme des Samens, sondern dieser wird entweder in die Vagina entleert (*Drosophila*, NONIDIZ 1920) oder aber der männliche Kopulationsapparat ist bei der Begattung so gelagert, daß der Samen direkt in das oder die Receptacula seminis überfließen kann (wie in die Bursa copulatrix), wobei dann meist ein Teil des männlichen Kopulationsapparates in den Anfangsteil des oder der Ductus receptaculi eindringt und so eine feste und sichere Verbindung herstellt (*Lina*, HARNISCH 1915; *Machimus*, REICHARDT 1929). Am weitesten ist dieses Prinzip bei *Lygaeus equestris* L. geführt, wo nach LUDWIG (1926) ein Teil des Penis den dünnen und mehrfach spiralig gewundenen Ductus receptaculi durchdringt und bis zu dessen Mündung in die Samenkapsel reicht.

Der einzige genauer bekannte Ausnahmefall, wo der männliche Kopulationsapparat nicht in die Vagina eingeführt wird, findet sich bei *Dytiscus marginalis* L. Bei dieser Art gelangt nach BLUNK (1912) lediglich ein Teil des Penis etwas in den Legeapparat des Weibchens, während die Spermatophore in die Intersegmentalfurche zwischen 7. und 8. (nicht wie BLUNK fälschlich zählt, 8. und 9.) Sternit, die einen mächtigen, vom 7. Sternit begrenzten Raum darstellt, abgelagert wird. Doch bereits bei nahe verwandten anderen *Dytiscidae* (*Agabus*, *Colymbetes*) findet die Kopulation in normaler Weise durch Einführen des Penis in die Vagina statt (BLUNK 1913).

Die zahlreichen Chitinbildungen in der Bursa copulatrix und im vorderen Abschnitt der Vagina dienen zum Teil wohl zur festeren Verankerung des Penis, zum Teil zum Festhalten der zähen Spermamasse beim Auflösen der Kopula. Dagegen haben eine Reihe von Chitindifferenzierungen im Bereiche der Mündung des Ductus receptaculi offensichtlich die Aufgabe, bei der Kopulation eine enge und sichere Verbindung zwischen der männlichen Geschlechtsöffnung und der Mündung des Ductus receptaculi herzustellen. So dient die die Öffnung des Ductus receptaculi umgebende Chitinplatte offenbar dazu zu verhindern, daß sich dieser Teil der Wandung beim Einführen des Penis in Falten lege oder während der Kopulation verschiebe, so daß die beiden Mündungen nicht mehr ganz korrespondierend liegen würden. Von noch größerer Bedeutung diesbezüglich ist aber die gelegentliche starke Chitinisierung des Endteiles des Ductus receptaculi, als Infundibulum oder Trichter bezeichnet (z. B. bei manchen *Coleoptera*: *Coccinellidae*). Durch einen an seinem distalen Ende ansetzenden und zur Wand der Bursa copulatrix

ziehenden Muskel kann dieses Chitinrohr etwas in das Lumen der Vagina vorgestülpt werden (VERHOEFF 1895 a) und wird sich dabei — vollkommene Korrelation der beiden Öffnungen vorausgesetzt, wie sie jetzt allgemein angenommen wird und sich auch bei den wenigen, eingehender untersuchten Fällen bestätigt gefunden hat — in die männliche Geschlechtsöffnung einsenken und so ein vollkommen gesichertes Überfließen des Samens gestatten. Eine dritte Möglichkeit zur Sicherung dieser Verbindung sind die Virgabildungen am Präputialsack des Männchens, die in den Ductus receptaculi eingeführt werden (vgl. HARNISCH 1915, HEBERDEY 1928, REICHARDT 1929).

Da Spermatophoren nie in das Receptaculum seminis übertragen werden, sondern als lediglich provisorische Hüllen nur in die Bursa copulatrix oder die Vagina gelangen, von wo sie, nachdem der Samen seinen Weg in das Receptaculum seminis gefunden hat, wieder ausgestoßen werden, ist es selbstverständlich, daß bei der direkten Übertragung des Samens in das Receptaculum seminis eine Spermatophorenbildung niemals stattfindet. Nach WEBER (1930) sollen allerdings bei den *Coccidae* unter den *Homoptera* die Spermatozoen „zu mehreren in Paketen, den Spermatophoren“ direkt in das Receptaculum seminis entleert werden, doch handelt es sich dabei wohl sicher nicht um richtige Spermatophoren, sondern vermutlich um Spermatozoesmen, wie ich sie oben schon erwähnt habe. Bei der indirekten Samenübertragung, bei der das Sperma vor seiner definitiven Lagerung im Receptaculum seminis zuerst an einen provisorischen Aufbewahrungsort (Bursa copulatrix, Vagina) gelangt, kann das Sperma sowohl als freier Samen als auch in Spermatophoren übergeführt werden.

Eine wohlausgebildete Bursa copulatrix, die zur Aufnahme von Spermatophoren geeignet ist, besitzen die *Phasmida*, zahlreiche *Coleoptera*, die *Rhaphidides* und *Neuroptera*, sowie die *Lepidoptera*. Bei den *Lepidoptera* und *Coleoptera* ist eine indirekte Übertragung des Samens durch Spermatophoren, die in die Bursa copulatrix gelangen, bereits in zahlreichen Fällen nachgewiesen, bei den *Lepidoptera* wohl überhaupt die einzige Art der Samenübertragung. Bei den übrigen Ordnungen ist dies noch nicht festgestellt, doch läßt das Vorhandensein einer gut entwickelten, manchmal sogar durch einen Ductus seminalis mit dem Receptaculum seminis verbundenen Bursa copulatrix die Vermutung aufkommen, daß auch hier eine indirekte Samenübertragung, wahrscheinlich durch Spermatophoren, vielleicht aber auch durch freies Sperma, stattfindet. In allen anderen Ordnungen fehlt eine Bursa copulatrix oder ist doch nur eine mehr minder flache Aussackung der Vagina, die im wesentlichen dazu dienen dürfte, bei der Begattung einen Teil des männlichen Kopulationsorganes aufzunehmen, nicht aber als provisorischer Aufbewahrungsort des Sperma zu funktionieren. Hier findet entweder

direkte Samenübertragung statt oder die Spermatozoen werden als freier Samen oder als Spermatophore in die Vagina übertragen und gelangen von dort in das Receptaculum seminis.

Die Art wie das Sperma bei der Begattung an seinen provisorischen oder definitiven Aufbewahrungsort gelangt, ist eine sehr verschiedene. In jenen Fällen der indirekten Samenübertragung, bei denen das männliche Begattungsorgan nicht bis in die Bursa copulatrix eingeführt wird, werden Samen oder Spermatophoren jedenfalls durch nachdrängendes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, zum Teil wohl auch durch Muskeldruck, vorgestoßen. Auch bei der direkten Übertragung des Sperma dürfte das Anhangsdrüsensekret die Hauptrolle bei der Fortbewegung des Samens spielen. Ob aber in diesem Falle bei der Wanderung der Spermatozoen nicht vielleicht auch chemische oder mechanische Reize mitwirken und wie weit dies der Fall sein kann, darauf werde ich in einem der nächsten Abschnitte zu sprechen kommen. Wenn jedoch bei der indirekten Samenübertragung das männliche Begattungsorgan bis in den provisorischen Aufbewahrungsort gelangt (z. B. manche *Coleoptera* und *Lepidoptera*), soll sich die Übertragung des Sperma in etwas anderer Form vollziehen. Ist kein Präputialsack am Penis entwickelt, so wird ähnlich wie oben einfach durch nachdrängendes Anhangsdrüsensekret der Samen vorgepreßt, tritt jedoch ein solcher auf, so stülpt sich dieser bei der Begattung aus und legt sich dem umgebenden Raume eng an. Der weitere Verlauf soll nun nach der Angabe verschiedener Autoren in folgender Weise vor sich gehen: Das Sperma oder die Spermatophore wird nur bis in das Innere des vorgestülpten Präputialsackes vorgepreßt, da ja sonst kein Raum vorhanden ist, und bei Auflösung der Kopula wird der Präputialsack zwischen der Wand des umgebenden Raumes und dem zurückbleibenden Sperma herausgezogen. Dieser Vorgang ist recht schwer vorzustellen, denn durch die Vorstülpung des Präputialsackes gelangt die stets enge Mündung des Ductus ejaculatorius an die Spitze des Präputialsackes, das Sperma müßte also im Inneren desselben innerhalb des engen Ductus ejaculatorius liegen. Entweder kann also nur die relativ geringe Menge von Sperma, die in dem engen Ductus ejaculatorius Platz hat, in die Bursa copulatrix gelangen — dagegen spricht die große Menge von Sperma und Anhangsdrüsensekret, die sich stets in der Bursa copulatrix findet und diese meist ganz ausfüllt — oder aber der Ductus ejaculatorius erweitert sich in dem distalen Teile sehr stark, dann ist es aber kaum vorstellbar, wie sich die Wand des Präputialsackes zurückziehen soll, ohne daß an der engen Mündung des Ductus ejaculatorius, durch die jetzt die ganze im Inneren aufgespeicherte Samenmasse durchtreten muß, Zerreißungen auftreten, abgesehen davon, daß in diesem Falle zur Lösung der Kopula ganz bedeutende Kräfte aufgewandt werden müßten, was augenscheinlich nicht der Fall ist. Ich glaube daher, daß die eben ge-

schilderten Angaben, die ja nur aus dem Bau der Organe sowie dem Endergebnis der Begattung erschlossen wurden, falsch sind und daß man sich den Ablauf etwa in folgender Weise vorzustellen hat: Gleichzeitig mit dem Beginn der Übertragung des Samens wird der Präputialsack allmählich entsprechend der ausgestoßenen Spermamasse durch die Retraktormuskeln zurückgezogen, bis schließlich der Präputialsack wieder vollkommen retrahiert, die Bursa copulatrix bzw. die Vagina ganz vom Samen oder von der Spermatophore erfüllt ist. Das Lumen des nun wieder in den Penis zurückgezogenen Präputialsackes mag dabei, wenn es zur Bildung einer Spermatophore kommt, als Form für den Hals derselben dienen.

Der bei der indirekten Samenübertragung meist in der Bursa copulatrix oder in der Vagina provisorisch abgelagerte Samen verweilt darin nur sehr kurze Zeit, nach wenigen Stunden, manchmal schon nach einigen Minuten, findet sich dort keinerlei Sperma mehr. Falls die Übertragung in einer Spermatophore vor sich ging, müssen zuerst die Spermatozoen dieselbe verlassen. Dies geschieht offenbar auf rein mechanischem Wege ohne aktive Beteiligung des Samens. Nach älteren Angaben sollte die Chitinbewaffnung der Bursa copulatrix, offenbar durch die sie umgebende Muskulatur unterstützt, die Spermatophore zerreißen und dadurch die Spermatozoen befreien. Da man aber wiederholt schon unverletzte aber gänzlich entleerte Spermatophoren gefunden hat, wurde diese Annahme hinfällig. Durch die eingehenden Untersuchungen REGENS (1924) am *Liogryllus campestris* L. sind wir sehr eingehend über den Verlauf der Entleerung der Spermatophore bei dieser Art unterrichtet. Er unterscheidet an der Spermatophore Kapsel und Spermaröhre, beide verbunden durch den Hals. Spermaröhre und Hals zusammen bezeichne ich als das Halsstück. Dieser Teil allein gelangt in die Vagina (siehe auch oben). Die Spermaröhre ist umgeben von einem Befestigungsapparat, der zur festeren Verankerung in der Vagina dient und ist an ihrem Ende durch einen Verschlußapparat abgeschlossen, der in der Vagina rasch aufgelöst wird und damit erst dem Samen den Austritt gestattet. An der Kapsel lassen sich drei Hüllenschichten feststellen. Eine äußerste dünne, zuerst schmiegsame, später erstarrende Hüllschichte, wohl der Kortikalschichte STEINS (1847) entsprechend, dann eine sehr wasserreiche zweite und eine außerordentlich feste dritte Schichte. Im Inneren befindet sich auf der der Samenröhre abgewandten Seite der sogenannte Druckkörper, während der übrige Raum im wesentlichen von den Spermatozoen erfüllt ist. Dadurch, daß die dritte Hüllschichte eine semipermeable Membran darstellt, die wohl dem Wasser, nicht aber dem Druckkörper den Durchtritt gestattet, quillt dieser mächtig auf und treibt nach Entfernung des Verschlußapparates in der Vagina zuerst die Spermatozoen heraus, um schließlich selbst zum Teil noch herauszutreten.

In ähnlicher Weise dürfte auch die Entleerung der Spermatophoren der *Coleoptera* und *Lepidoptera* in der Bursa copulatrix erfolgen. Auch hier spricht alles dafür, daß die Entleerung des Samens auf rein mechanischem Wege durch Quellung vor sich geht. Freilich ist der Bau der Spermatophoren hier ein wesentlich einfacherer, er besteht nach allem, was wir bis jetzt wissen, aus zwei Hüllschichten, von denen die äußere relativ dünn und fest ist und als Kortikalschicht bezeichnet wird. Der Verlauf der Entleerung dürfte auf die Art vor sich gehen, daß die innere Hüllschicht verquillt, wahrscheinlich durch Wasseraufnahme aus dem die Spermatozoen umgebenden Anhangsdrüsensekret und auf diese Weise den Samen durch das Halsstück nach außen preßt. Schließlich zerfällt die entleerte Spermatophore in eine käsige, bröcklige Masse, wie sie häufig in der Bursa copulatrix oder in der Vagina vor nicht allzulanger Zeit befruchteter Weibchen zu finden ist. Vermutlich sind die Vorgänge, die zur Entleerung der Spermatophore führen, wesentlich komplizierter, doch sind wir über den genaueren Verlauf noch nicht unterrichtet. Gegen eine wesentliche Mitwirkung der Muskulatur des umhüllenden Raumes spricht die feste Beschaffenheit der Kortikalschicht, die ein stärkeres Zusammenpressen der Spermatophore sicherlich verhindert, während es doch gewiß ist, daß die Samenmasse meist bis auf den letzten Tropfen die Spermatophore verläßt, was unter diesen Bedingungen durch Muskel- druck ganz unmöglich erreicht werden könnte.

Etwas anders verläuft die Entleerung der Spermatophore bei *Dytiscus* (vgl. auch das oben über die Lage der Spermatophore Gesagte). Hier soll nach BLUNK (1912) im wesentlichen der Druck der beiden Hälften des die Spermatophore umgebenden 8. Sternites das Auspressen des Samens bewirken, nachdem die Wand der Spermatophore, die keinen vorgebildeten Ausführungsgang besitzt, an der der Mündung der Vagina am nächsten gelegenen Stelle wahrscheinlich auf chemischem Wege durch die Drüsen an der Vaginamündung durchbrochen wurde. Es kommt hier auch keineswegs zu einer völligen Entleerung der Spermatophore, die durch Muskel- druck ganz unerklärlich wäre, sondern ein großer Teil des Spermas bleibt in der Spermatophore liegen und wird mit ihr nach einigen Stunden wieder abgestoßen.

Sobald der Samen die Spermatophore verlassen hat, bzw. wenn er als freier Samen übertragen wurde, bald nach Beendigung der Kopulation tritt er die Wanderung in das Receptaculum seminis an. NONIDEZ (1920) beobachtete am geöffneten Abdomen von *Drosophila*, daß das Sperma nach Beendigung der Kopula noch etwa 2—3 Min. in der Vagina ruhig liegen bleibt, dann aber in überaus raschem Tempo die Wanderschaft in die Receptacula seminis antritt, so daß das ventrale Receptaculum seminis, das zuerst gefüllt wird, in weiteren 2—5 Min. angestopft von Sperma ist. Anschließend werden dann auch die dorsalen Receptacula seminis

gefüllt. Meine Zweifel an der Beweiskraft dieser Beobachtungen habe ich bereits oben festgestellt, doch wird allgemein angegeben, daß sich wenige Stunden nach der Begattung nur mehr im Receptaculum seminis Sperma nachweisen lasse. Wie geschieht nun der Transport des Samens in das oder die Receptacula seminis? Die ältere Anschauung, die hauptsächlich von STEIN (1847) u. a., aber auch noch von vielen modernen Forschern geteilt wird, ist die, daß durch wellenförmige Kontraktionen der Muskulatur der Bursa copulatrix und der Vagina (nach Art der Peristaltik des Wirbeltierdarmes) das Sperma zur Mündung des Ductus receptaculi hingeleitet werde, in dessen engem Lumen es durch seine Eigenbewegung allmählich weiter gelange. An eine Mithilfe der Wandung des Ductus receptaculi bei der Weiterbeförderung des Samens ist nie gedacht worden, sie ist auch bei der Enge des Lumens und der meist überaus starken Chitinauskleidung ganz ausgeschlossen. Außerdem fehlt dem Ductus receptaculi in sehr vielen Fällen eine Muskelhülle vollständig. Es ist aber nicht einzusehen, warum ein noch dazu rasches Ein- und Aufwärtswandern von Spermatozoen in dem Ductus receptaculi stattfinden sollte, da die Spermatozoen ja nicht irgendwie orientiert in der Vagina liegen, so daß sich ihre schlängelnden Eigenbewegungen nicht summieren, sondern gegenseitig aufheben werden, wenn nicht durch die peristaltischen Kontraktionen der Vagina und der Bursa copulatrix ein kräftiger Druck auf die Spermamasse ausgeübt wird, der sie gegen das Receptaculum seminis treibt. Es müßte also ein direktes Einpressen des Samens in den Ductus receptaculi stattfinden. Gegen diese Annahme sind jedoch schwerwiegende Einwände zu machen. Erstens müßte die peristaltische Bewegung der Bursa copulatrix, der Vagina und in vielen Fällen auch des Eierganges (bei den *Lepidoptera* vor allem des Ductus bursae) in sehr komplizierter Weise verlaufen (vgl. bereits STEIN 1847). Nimmt man den Fall an, wie z. B. bei zahlreichen *Coleoptera*, wo der Ductus receptaculi in den Winkel zwischen Eiergang und vorderem Abschnitt der Vagina mündet, so müßten die wellenförmigen Kontraktionen der Bursa copulatrix und des vorderen Abschnittes der Vagina von vorn nach hinten, die des hinteren Abschnittes der Vagina aber von hinten nach vorn verlaufen, außerdem müßten auch noch im Eiergang Kontraktionswellen in der Richtung von vorn nach hinten auftreten. Ist gar, wie vereinzelt bei den *Coleoptera* der Fall, die Mündung des Ductus receptaculi in den Eiergang verschoben, dann müßten nicht nur in der Vagina, sondern auch im Eiergang je nach der Lage vor oder hinter der Öffnung des Ductus receptaculi verschieden gerichtete peristaltische Kontraktionen auftreten, um das gewünschte Ergebnis zu erzielen. Eine bloße sphinkterartige Kontraktion der Muskulatur des hinteren Abschnittes der Vagina wird bei dem Druck, der während des Einpressens des Samens in den Ductus receptaculi herrschen müßte, und bei dem Widerstand, den das meist sehr

kräftige Chitin der Vagina gegen ein vollständiges Zusammenpressen leistet, einen vollständigen Verschuß nicht ermöglichen, es würde sicherlich ein großer Teil des Samens hier hinausgepreßt werden, statt in den Ductus receptaculi zu gelangen. Es erscheint mir sogar sehr zweifelhaft, ob die peristaltischen Kontraktionen dies wirklich zu verhindern vermöchten.

Auch die Annahme HEYMONS' (1930), daß bei *Scarabaeus* durch wechselweise Kontraktion und Dilatation der Muskulatur des vorderen Abschnittes der Bursa copulatrix, der hier von der restlichen Bursa copulatrix ziemlich scharf abgesetzt ist (von HEYMONS 1930 als Canalis copulatrix bezeichnet) und des Kompressionsmuskels der hakenförmigen Samenkapsel das Sperma in das Receptaculum seminis gepumpt werde, ist unhaltbar. Denn während durch Kontraktion der Muskulatur der Bursa copulatrix und Dilatation des Kompressionsmuskels tatsächlich ein Teil des Sperma in das Receptaculum seminis gepumpt werden kann, wird bei darauffolgender Kontraktion des Kompressionsmuskels und Dilatation der Muskulatur der Bursa copulatrix eine genau gleich große Menge von Sperma wieder aus der Samenkapsel herausgepreßt werden. Eine einmalige Dilatation des Kompressormuskels und Kontraktion der Muskulatur der Bursa copulatrix genügt aber sicherlich nicht, um die Samenkapsel zu füllen.

Aus dem gleichen Grunde ist auch die Deutung der sogenannten Spermapumpe von *Apis mellifica* L. durch BRESSLAU (1906), sowie des Zwischenstückes am Receptaculum seminis bei vielen *Heteroptera* durch WEBER (1930) als Saugpumpe unhaltbar. In beiden Fällen muß die bei der Dilatation des als Saugpumpe angesprochenen Abschnittes angesogene Samenmenge bei der darauffolgenden Kontraktion wieder herausgepreßt werden, so daß der Nutzeffekt gleich Null ist.

Bei allen diesen rein mechanischen Deutungsversuchen des Spermatransportes kann man auch niemals erklären, wieso nicht die geringsten Reste von Sperma in der Vagina und der Bursa copulatrix zurückbleiben. Denn es ist doch ausgeschlossen, daß Bursa copulatrix, Vagina und Eiergang gleichzeitig und so stark zusammengepreßt werden, daß nicht doch in einzelnen Hohlräumen Reste von Sperma zurückblieben. Solche sind aber niemals beobachtet worden, auch in jenen Fällen nicht, wo die entleerte aber noch gut erhaltene Spermatophore in der Bursa copulatrix zu finden war, ein Abstoßen der wertlosen Reste der Begattung also jedenfalls noch nicht stattgefunden hatte.

Es scheint mir also notwendig, eine andere Erklärung für die Wanderung des Samens in das Receptaculum seminis zu finden. Und diese ist, glaube ich, gegeben in der Annahme eines chemischen Reizes, der von dem Receptaculum seminis ausgeht und die gerichtete Wanderung der Spermatozoen veranlaßt. Erleichtert mag diese Wanderung ja durch

wellenförmige Kontraktionen der Wand der Vagina und der Bursa copulatrix werden. Da die Bewegung der Spermatozoen in diesem Falle eine gerichtete ist und einem bestimmten Ziele zustrebt, ist die Annahme sämtlicher komplizierten mechanischen Vorgänge in Bursa copulatrix, Vagina und Eiergang wie gegenläufige Kontraktionswellen usw. überflüssig geworden, da ein Fehlwandern der Spermatozoen nicht zu befürchten ist. Es ist aber immerhin möglich und auch wahrscheinlich, daß durch peristaltische Kontraktionen der Wandungen die Fortbewegung des Samens gefördert und erleichtert wird. Ebenso ist es bei der Annahme einer Chemotaxis nicht zu verwundern, daß keine Spermatozoen in der Vagina bzw. Bursa copulatrix zurückbleiben.

RITTERSHAUS (1927, *Coleoptera*) hat als erste die Vermutung aufgestellt, es könnten chemische Reize Anlaß sein für die Wanderung der Spermatozoen, doch nimmt sie als Ursache der Chemotaxis das Sekret der Receptaculardrüse an, was, wie ich im folgenden zeigen werde, sicherlich falsch ist. Auch NONIDZ (1920, *Drosophila*) zog bereits chemische Vorgänge bei der Wanderung des Samens in Betracht, doch nahm er an, daß, vermutlich durch das Sekret der Anhangsdrüsen, eine Umstimmung der sich anfänglich ganz passiv verhaltenden Spermatozoen hervorgerufen würde, so daß sie nun auf nicht näher bezeichnete Weise aktiv in die Receptacula seminis wanderten. Er dachte dabei entweder an eine Aktivierung der Spermatozoen oder an die Auflösung des dickflüssigen Anhangsdrüsensekretes, in das der Samen eingebettet ist, so daß das Sperma größere Bewegungsfreiheit erhielte. Ob die Anhangsdrüsen bei den *Diptera* tatsächlich eine solche Aufgabe haben, vermag ich nicht zu entscheiden, jedenfalls ist aber auf diese Art die Wanderung der Spermatozoen in die Receptacula seminis nicht erklärt.

Auch LUDWIG (1926) zog bei *Lygaeus equestris* L. (*Heteroptera*) bereits eine chemotaktische Wirkung des Sekretes der einzelligen Drüsen in Betracht, die in die Samenkapsel münden, doch liegen hier die Verhältnisse insoweit wesentlich anders, als hier eine direkte Übertragung des Samens stattfindet, indem ein Teil des männlichen Kopulationsapparates durch den Ductus receptaculi bis zur Mündung desselben in die Samenkapsel vordringt. LUDWIG ist wegen der Länge und des engen Lumens des distalen Teiles des Kopulationsapparates der Ansicht, daß hier das Sperma nicht durch das Sekret der männlichen Anhangsdrüsen vorgepreßt werden kann, sondern er denkt an einen chemischen Reiz, der von der Samenkapsel ausgeht und die Spermatozoen zu einer Wanderung in der Richtung der Samenkapsel veranlaßt. Ich bin der Ansicht, daß bei der langen Dauer der Kopulation ein allmähliches Vorpressen trotz des Baues des männlichen Kopulationsapparates sehr wohl möglich ist, und dies jedenfalls nicht als Gegenargument angeführt werden kann.

Auf der Suche nach der Quelle dieses chemischen Reizes wird man

unwillkürlich zuerst an die Receptaculardrüse denken und in zahlreichen Fällen ist auch keinerlei Veranlassung vorhanden, diese Funktion anzuzweifeln. Sieht man jedoch die Verhältnisse in der gesamten Insektenwelt durch, so ergibt sich unweigerlich, daß diese Annahme falsch ist. Erstens gibt es zahlreiche Insektenordnungen, denen eine Receptaculardrüse fehlt, ohne daß doch die Wanderung des Spermas in das Receptaculum seminis unterbliebe oder andere Hilfsmittel dafür zur Verfügung stünden, z. B. *Odonata*, die meisten *Orthoptera*, *Blattaeformia* und *Neuropteroidea*, *Panorpatae*, *Hemiptera*), oder aber, und das ist jedenfalls ein noch stärkerer Beweis, es ist eine Receptaculardrüse vorhanden, sie mündet jedoch nicht in das Receptaculum seminis, sondern ganz getrennt von ihm oder in den Ductus receptaculi, häufig an der Übergangsstelle zwischen ihm und der Samenkapsel (zahlreiche *Coleoptera* und *Hymenoptera*). Trotzdem aber der Ausführungsgang der Receptaculardrüse in vielen Fällen nur ganz in der Nähe des Drüsenfollikels durch einen Sphinkter verschlossen ist, der übrige Teil also der Einwanderung des Sperma keinerlei Hindernis entgegensetzen würde, so wurde doch nie in ihm, sondern immer nur in der Samenkapsel Sperma gefunden. Damit ist wohl eindeutig bewiesen, daß die Ursache des chemischen Reizes in der Samenkapsel selbst gelegen sein muß. In verschiedenen Insektenordnungen ist auch bereits eine Drüsenfunktion der Wandung der Samenkapsel nachgewiesen und auch in den anderen Insektenordnungen dürfte eine solche nicht fehlen. Das Sekret dieser einzelligen Drüsen ist es wohl, das den chemischen Reiz auf die Spermatozoen ausübt.

Einmal in der Samenkapsel angelangt, vermögen die Spermatozoen lange Zeit, bei manchen langlebigen Arten, bei denen nur einmal eine Begattung stattfindet, mehrere Jahre am Leben zu bleiben (z. B. *Apis mellifica* L.). Für die Ernährung und Lebenderhaltung des Samens in der Samenkapsel wurde ganz allgemein das Sekret der Receptaculardrüse verantwortlich gemacht. Auch hier ist wieder zu betonen, daß die Receptaculardrüse sehr oft fehlt oder doch nicht in die Samenkapsel mündet, ohne daß deshalb eine Verkürzung der Lebensdauer des Samens zu bemerken wäre. Auch konnte z. B. bei den *Coleoptera*, die doch durch STEIN (1847) überaus eingehend diesbezüglich untersucht wurden, bei solchen Arten, wo die Receptaculardrüse an der Grenze von Samenkapsel und Ductus receptaculi mündet und ein Eindringen des Sekretes daher möglich wäre, trotz überaus zahlreicher untersuchter Fälle nur ein einziges Tier gefunden werden, bei dem sich Sekrettropfen der Receptaculardrüse in der Samenkapsel nachweisen ließen und dieses hatte eine schon fast ganz entleerte Samenkapsel, so daß das Sekret wahrscheinlich nur als Raumfüllung eingedrungen war und keine weitere Bedeutung hatte. Es ist demnach ganz ausgeschlossen, daß das Sekret der Receptaculardrüse die wesentliche oder gar die einzige Rolle bei der Erhaltung des

Samens spielt. Ich glaube, daß die Bedeutung der Receptaculardrüse in dieser Hinsicht eine ganz untergeordnete ist, wenn überhaupt eine solche besteht, und daß für die Erhaltung des Samens zum Teil vielleicht mitgekommenes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, im wesentlichen aber das Sekret der Wand der Samenkapsel in Betracht kommt. Wenn es zuerst den Anschein erweckt, als müsse die Sekretproduktion der Wand der Samenkapsel zu gering sein für die Erhaltung von so großen Spermamassen, so ist zu bedenken, daß die in der Samenkapsel ruhig liegenden Spermatozoen wohl nur äußerst wenig für ihre Erhaltung benötigen dürften.

Nur bei *Dytiscus*, der überhaupt in vieler Hinsicht aus der Reihe der übrigen *Coleoptera* herausfällt und daher ein für das Verständnis des Baues und der Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates äußerst ungünstiges Untersuchungsobjekt darstellt, scheinen nach BLUNK (1912) die peristaltischen Bewegungen der Vagina größere Bedeutung für den Transport des Samens in das Receptaculum seminis zu haben. Doch genügen bei dieser Form infolge der abweichenden Art der Begattung und Spermaablage einfache Kontraktionswellen von hinten nach vorn und es ist hier auch festgestellt, daß nur ein kleiner Teil des Samens in das Receptaculum seminis gelangt, der größere Teil jedoch in der Vagina und in der Spermatophore bleibt und nach wenigen Stunden wieder ausgestoßen wird (BLUNK 1912). Jedoch spricht auch hier nichts gegen das Mitwirken eines chemischen Reizes.

Die letzte uns interessierende Frage ist nun folgende: Wie kommt das Sperma zur Befruchtung aus der Samenkapsel zum Ei? Hier ist vor allem die äußerst wichtige Feststellung zu machen, daß nach den Untersuchungen zahlreicher Forscher der Samenkapsel eine Muskelhülle sehr oft vollständig fehlt. In diesen Fällen muß also nach einer anderen Ursache gesucht werden, die das Sperma aus der Samenkapsel hervorpreßt. An eine rein chemotaktische Wirkung des in der Vagina liegenden Eies, wie sie WEBER (1930) bei manchen *Hemiptera* vermutet, ist nicht zu denken, denn um trotz des oft sehr langen und kompliziert gebauten Ductus receptaculi das Sperma in der Samenkapsel doch noch mit Sicherheit zu erreichen, müßte der Reiz ein ziemlich kräftiger sein und würde sicherlich des öfteren eine große Anzahl von Spermatozoen erregen, wogegen aber sämtliche Beobachtungen sprechen. Eine so genaue Abstimmung des Reizes, daß er gerade nur auf die nötige Anzahl von Spermatozoen einwirkt, ist bei dem komplizierten Weg, den er zu durchlaufen hat, sicherlich nicht möglich und würde dazu führen, daß zu wiederholten Malen das Ziel nicht erreicht wird und die Befruchtung unterbleibt, was sicher nicht der Fall ist. Es ist jedoch durch einen Versuch WEBERS (1930) an *Hemiptera* festgestellt, daß letzten Endes für das Auffinden der Micropylen des Eies durch die Spermatozoen jedenfalls chemische Reize

maßgebend sind. Meiner Ansicht nach spielt bei der Wanderung des Samens zum Ei, wenn der Samenkapsel eine Muskulatur fehlt, die Erhöhung des im Abdomen herrschenden Blutdruckes eine große Rolle. Wird derselbe durch Kontraktion der abdominalen Muskulatur erhöht, so wird dadurch ein Druck auf das Receptaculum seminis ausgeübt werden und ein Teil des Sperma wird aus der Samenkapsel vorgepreßt. Ist der Ductus receptaculi kurz, so wird der, sei es von der Muskulatur der Samenkapsel, sei es durch erhöhten Blutdruck ausgeübte Druck genügen, um einen kleinen Teil des Sperma bis in die Vagina vorzupressen, wo dann die Befruchtung stattfinden kann. Man braucht also bloß anzunehmen, daß das den Ovidukt heruntergleitende Ei in irgendeiner Form diese Druckerhöhung auslöst. Wenn jedoch der Ductus receptaculi lang, eng und vielfach gewunden ist, dann wird der Druck, der ja bei der bedeutenden Festigkeit der Chitintima gerade in der Samenkapsel nicht allzu große Wirkung haben kann, nicht genügen, um den Samen bis in die Vagina vorzutreiben, sondern er wird ihn nur ein kleines Stück in den Ductus receptaculi zu pressen vermögen. Hier tritt nun die Receptaculardrüse in Funktion. Man sieht ja, daß sie in sehr vielen Fällen gar nicht direkt in die Samenkapsel mündet, sondern in den Ductus receptaculi, meist in der Nähe der Samenkapsel. Das von ihr ausgeschiedene Sekret wird, unterstützt von der Muskulatur ihres Ausführungsganges, den in den Ductus receptaculi vorgepreßten Teil des Spermas vor sich her in die Vagina schieben. Man hatte sich den gesamten Ablauf etwa folgendermaßen vorzustellen: Durch das den Eileiter herabgleitende Ei wird vermutlich auf nervösem Wege auf das Receptaculum seminis ein Reiz ausgeübt, und zwar sowohl auf die Receptaculardrüse als auch auf die Muskelhülle der Samenkapsel oder, wenn eine solche fehlt, auf die abdominale Muskulatur. Höchstwahrscheinlich spielt überhaupt immer, auch bei Vorhandensein einer Muskulatur an der Samenkapsel die Erhöhung des Blutdruckes eine große Rolle. Als Folge dieses Reizes wird auf die Samenkapsel ein Druck ausgeübt und ein kleiner Teil des Samens wird ein Stück in den Ductus receptaculi vorgepreßt. Während dieses Vorganges war die Muskulatur des Ausführungsganges der Receptaculardrüse kontrahiert, nun lockert sie sich und das Sekret der Drüse, die auf den Reiz, der vom Eileiter her ausgeübt wurde, mit plötzlicher, rascher Sekretion geantwortet hat, schiebt das Sperma vor sich her in die Vagina. Mündet die Receptaculardrüse in die Samenkapsel selbst, so wird sich trotzdem an dem Ablauf dieses Vorganges wenig ändern, nur muß sich das Sekret der Receptaculardrüse einen Weg durch das noch in der Samenkapsel ruhende Sperma bahnen. Welche Aufgabe sonst noch das Sekret der Anhangsdrüse zu erfüllen hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Daß mit dem Vorwärtsschieben des Samens seine Funktion nicht erschöpft ist, beweisen jene vereinzelt Fälle unter den *Coleoptera*

(*Hister*, *Tenebrio*, *Notoxus*, *Meloë*), wo die Receptaculardrüse sich völlig vom Receptaculum seminis losgelöst hat und selbständig in die Vagina ausmündet. In diesen Fällen genügt offenbar auch, wie bei den Formen, denen die Receptaculardrüse ganz fehlt, der auf die Samenkapsel ausgeübte Druck zum völligen Vorpressen des Samens. Tatsächlich ist in diesen Fällen der Ductus receptaculi immer ziemlich kurz.

Nicht gelöst durch diese Annahme ist allerdings die Frage, wie es bei manchen Insekten, denen eine Receptaculardrüse fehlt, die aber trotzdem einen sehr langen, engen und gewundenen Ductus receptaculi besitzen (z. B. manche *Saltatoria*, *Phasmida* usw.), zum Vortreiben des Spermas kommt. Vermutlich spielt hier das von der Wandung der Samenkapsel abgesonderte Sekret eine Rolle. Wahrscheinlich ist es auch sonst, wenn eine Receptaculardrüse fehlt, von Bedeutung.

Gelegentlich kommt es zur Ausbildung besonderer Vorrichtungen an der Samenkapsel, die das Vorpressen des Samens erleichtern sollen. Hierher gehören vor allem die hakenförmig gekrümmten Samenkapseln mit Kompressionsmuskel, wie sie bei zahlreichen *Coleoptera* und den *Suctorica* vorkommen. Während die netzförmig über die gesamte Samenkapsel verteilte oder in einem Sphinkter ausgebildete Muskulatur bei dem großen Widerstand, den die feste Chitinintima leistet, nur geringen Erfolg haben dürfte, wird der zwischen den beiden Enden der oft bis zur Hufeisenform zusammengekrümmten, hakenförmigen Samenkapsel ausgespannte Kompressionsmuskel auch bei noch so kräftiger Intima infolge der Elastizität des Chitins wesentlich geringeren Widerstand finden und daher mehr zu leisten vermögen. In entsprechender Weise läßt sich bei einigen anderen *Coleoptera* durch Muskeln, die von der Spitze der Samenkapsel zu ihrer Basis verlaufen, der distale Teil der Samenkapsel etwas in den proximalen hineindrücken, wobei an der Übergangsstelle das Chitin relativ dünn und weich ist. Wahrscheinlich gehört hierher auch das sogenannte „Zwischenstück“ der *Heteroptera*, indem durch die Muskeln, die vom Rande des Kragens des Zwischenstückes zur Samenkapsel verlaufen, dieser Teil des Ductus receptaculi, der sehr stark chitinisiert ist, in das Lumen der Samenkapsel hineingedrückt wird, so daß das Lumen derselben verkleinert und das Sperma dadurch herausgepreßt wird. Die Annahme, daß es sich bei dem Zwischenstück um einen Verschlußapparat handle, wie sie z. B. LUDWIG (1926) vertritt, kann ich aus folgendem Grunde nicht teilen: Der Ductus receptaculi ist, den Beschreibungen zufolge, im Bereiche des Zwischenstückes etwa ebenso stark chitinisiert wie die Samenkapsel und hier manchmal gerade, manchmal gewunden. Bis es aber durch die Kontraktion der Muskeln zu dem von LUDWIG angenommenen Knick in dem stark chitinisierten Ductus receptaculi kommt, muß vorher bereits ein kräftiger Druck auch auf die Samenkapsel ausgeübt worden sein, der sicherlich zuerst einen Teil des Samens heraus-

gepreßt. Damit wäre aber mit jedem Verschuß zugleich ein Verlust von Sperma verbunden, denn dadurch, daß dann im Zwischenstück ein Verschuß eintreten soll, müßte der Druck bald aufhören und der Samen würde funktionslos im Ductus receptaculi liegen bleiben. Diese Erklärung der Funktion des Zwischenstückes scheint mir demnach sehr unwahrscheinlich.

Bei gewissen *Coleoptera* (*Haliplidae* und *Dytiscidae*), bei denen es zur regelmäßigen Ausbildung eines Ductus seminalis gekommen ist, hat die Receptaculardrüse eine eigentümliche Wandlung erfahren. Sie stellt hier nicht mehr ein scharf abgesetztes Drüsenfollikel mit besonderem Ausführgang dar, sondern liegt als Drüsenpolster dem Ductus seminalis eng an. Wieso es hier gerade zu einem Einpressen des Samens in den Ductus seminalis und nicht in den viel weiteren, ganz einfach ohne jeden Verschußapparat gebauten Ductus receptaculi kommt, ist noch ganz ungeklärt; einmal in den Ductus seminalis gelangt, wird das Sperma aber wie sonst durch das Sekret des die Receptaculardrüse vertretenden Drüsenpolsters allmählich weitergeschoben werden. Bei *Hydroporus ferrugineus* STEPH. mündet außerdem in den Ductus receptaculi ein kurzer, weiter, drüsiger Blindsack, dessen Sekret bei der Kopulation an der Weiterbeförderung des Samens in die Samenkapsel mithelfen dürfte und das jetzt vielleicht ein Hindernis darstellen könnte für das Sperma, das in den Ductus receptaculi gepreßt würde. Die S-förmige Krümmung des Ductus receptaculi dürfte wegen ihrer zu großen Entfernung von der Samenkapsel wohl in dieser Hinsicht ohne Bedeutung sein.

Nachdem nun festgestellt ist, daß für das Vorpresen des Samens aus der Samenkapsel der Blutdruck eine große Rolle spielt, lassen sich eine Reihe von Besonderheiten am Ductus receptaculi bzw. am Ductus seminalis als Schutzmaßnahmen gegen ein Auspressen von Sperma bei rasch vorübergehender Erhöhung des Blutdruckes deuten. Solche Druckstöße, die keineswegs eine Samenentleerung hervorrufen sollen, entstehen vor allem bei den rhythmischen Kontraktionen der abdominalen Muskulatur, die die Atmung bewerkstelligen, auch wird gelegentlich durch die Außenwelt ein solcher Druck ausgeübt werden. Soll er jedoch nicht eine schwere Schädigung des Tieres hervorrufen, so darf er nicht allzu stark und andauernd sein. Die Sicherheitsvorrichtungen am Ductus receptaculi werden also im wesentlichen die Wirkung kurzer, nicht allzu starker Druckstöße aufzuheben haben, während sie dem langandauernden Druck, wie er beim Ausstoßen von Sperma auftritt, kein Hindernis entgegensetzen dürfen. Das einfachste Mittel dazu ist ein sehr langer und sehr enger Ductus receptaculi, in dem die relativ dickflüssige Spermamasse nur langsam vorwärts gepreßt werden kann, so daß es eines länger dauernden Druckes bedarf, um einen Erfolg zu erzielen. Erhöht wird diese Wirkung noch durch eine Spiralwirkung des Ganges, die bis zu einer vollständigen

Aufknäuelung desselben führen kann. In anderen Fällen bleibt der Gang äußerlich scheinbar gerade, jedoch das Lumen in seinem Inneren ist spiralig gewunden. Ein besonderer, durch Muskeln betätigter Verschlussapparat findet sich jedoch bei manchen *Hymenoptera*. Als erster hat BRESSLAU (1906) diesen Apparat bei *Apis mellifica* L. eingehend beschrieben und eine Deutung zu geben versucht. Er nennt ihn Spermapumpe. Seinen Bau habe ich oben bereits beschrieben und ich gehe daher hier nur auf seine Funktion ein. Nach BRESSLAU (1906) und ADAM (1912) stellt er eine Pumpe dar, die das für die jeweilige Befruchtung bestimmte Sperma aus der Samenkapsel heraussaugt. Durch die Entspannung des kappenförmigen Kompressors schnellt die falzartig eingedrückte Wand des Ductus receptaculi vermöge der Elastizität der die Wandung auskleidenden Chitinintima auf, es entsteht ein Unterdruck, durch den ein kleines Bündel von Spermatozoen aus der Samenkapsel angesaugt wird. Durch successive Kontraktion der einzelnen Fasern des Kompressors wird das Sperma weiter geschoben und gleitet nun, wie beide Autoren ausdrücklich betonen, in dem Sekret der Receptaculardrüse weiter. Woher dieses Sekret aber plötzlich kommt, ist in keiner Weise erklärt. Beim ersten Pumpenhub, wenn ich mich so ausdrücken darf, kann es nicht mitgekommen sein, denn es wird ausdrücklich betont, daß die Pumpe so fein arbeitet, daß nur ganz wenig Spermatozoen, es wird die Zahl 10—12 genannt, angesaugt werden. Sollte gleichzeitig auch das Sekret der Receptaculardrüse angesaugt werden, was von keinem der beiden Autoren angegeben wird, so bestünde die Gefahr, daß einmal bloß Sekret, das andere Mal bloß Samen angesaugt würde. Sind aber zwei aufeinanderfolgende Pumpenhübe nötig, um den Samen und das Sekret herauszupumpen, dann ist nicht einzusehen, auf welche Weise einmal gerade das Sperma, das andere Mal das Drüsensekret angesaugt wird. Kurz zusammengefaßt, es ist durch die Annahme einer Pumpe in keiner Weise erklärlich, wieso Samen und Sekret der Receptaculardrüse immer in annähernd gleichem Verhältnis das Receptaculum seminis verlassen. Dies noch unter der Annahme, daß es sich tatsächlich um eine Pumpe handelt. Es läßt sich jedoch leicht beweisen, daß dieser Apparat als Pumpe überhaupt nicht zu funktionieren vermag. Vor allem fehlt jegliches Ventil, wenn daher beim Erschlaffen des Kompressormuskels die falzartig eingedrückte Wandung des Ductus receptaculi ausschnellt, wird nicht Sperma aus der allseitig geschlossenen Samenkapsel gepumpt, in der dadurch ja ebenfalls ein Unterdruck entstünde, sondern der Druckausgleich findet einfach durch den Ductus receptaculi und die Vagina von der Außenwelt her statt. Daß die Eileiterklappe nicht, wie BRESSLAU annimmt, als Ventil wirkt, ist daraus mit Sicherheit zu entnehmen, daß bei zahlreichen *Hymenoptera* mit Spermapumpe diese Klappe völlig fehlt (ADAM 1912), ohne daß ein Ersatz dafür vorhanden wäre. Dagegen läßt

sich die sogenannte Spermapumpe sehr gut als vervollkommener Verschlussapparat deuten, der gerade bei den *Hymenoptera*, wo die Weibchen, wie die Bienenkönigin, überaus sparsam mit dem Samen umgehen müssen, sehr verständlich ist. Erst wenn der Verschlussapparat geöffnet ist, kann in ganz entsprechender Weise wie bei den übrigen Insekten die Ausstossung des Samens geschehen, und zwar durch erhöhten Blutdruck — bei Formen mit Sphinkter um die Samenkapsel dürfte dessen Kontraktion die Hauptrolle spielen — und anschließend durch Nachpressen von Sekret der Receptaculardrüse. Die Bilder, die BRESSLAU (1906) durch Fixierung erhielt, lassen sich damit ohne weiteres erklären. Was mich jedoch zuerst veranlaßte, an der BRESSLAUSCHEN Deutung zu zweifeln, ist folgendes: Bei der Deutung als Saugpumpe fällt die Periode der Muskelarbeit mit der Ruheperiode des Apparates zusammen. Seine Haupttätigkeit wird nach dieser Deutung bewirkt durch Erschlaffen der Muskeln. Eine äußerst unökonomische und sonst nirgends im Tierreich durchgeführte Bauweise. Wenn man ihn jedoch als Verschlussapparat ansieht, dann ist eben der Verschluss, hervorgerufen durch die Kontraktion der Muskeln, das Wesentliche, die Periode der Muskelarbeit und der Funktion des Apparates fallen zusammen.

XIII. Zusammenfassung.

1. Die Entwicklung der Geschlechtsausführwege von *Hydroporus ferrugineus* STEPH. ist folgende: Am Hinterrande des 8. Sternites stülpen sich zwei feine Kanälchen (Primärkanälchen) ein, die unpaare Genitaltasche entsteht teils durch Verschmelzung der Primärkanälchen, teils durch eine unpaare Einsenkung der Hypodermis. In der Genitaltasche entwickelt sich ein Zapfenpaar: die Primitivzapfen. Dann entsteht im 8. Sternit ein Längsspalt, durch den die Genitaltasche in ihrer ganzen Länge mit der Außenwelt in Verbindung tritt. Der Längsspalt schneidet in Form einer Rinne bis zum Vorderrand des 8. Segmentes ein und verbindet sich dort mit der Anlage des 7. Segmentes, die ebenfalls aus einem Paar von Primärkanälchen, die mit den aus den Genitalsträngen sich differenzierenden Ovidukten verschmelzen, und einer unpaaren Einsenkung, der Anlage des Eierganges, besteht. Die Rinne schließt sich zu einem Rohr und stellt die Anlage der Vagina dar. Durch Längsspaltung ihres Lumens entsteht dorsal die Bursa copulatrix und das Receptaculum seminis, ventral die eigentliche Vagina. Eine Verbindung der beiden Lumina an ihrem Vorderende wird zum Ductus seminalis. Schließlich wächst in der Genitaltasche eine unpaare Falte, das 9. Sternit, vor, das sich zwischen das 8. Sternit und die Anlage der Geschlechtsausführgänge einschiebt, so daß diese nun hinter dem 9. Sternit münden. Die Primitivzapfen entwickeln sich zu den Vulvaskleriten.

2. Die Geschlechtsausführwege beider Geschlechter entwickeln sich

vor allem in den ersten Stadien ganz übereinstimmend, erst später treten Verschiedenheiten auf (Spaltung der Primitivzapfen, Entwicklung der Ektadenien und des Ductus ejaculatorius beim Männchen, Auftreten von Anlagen im 8. und 7. Segment beim Weibchen), doch zeigen sich auch späterhin große Ähnlichkeiten in der Entwicklung (Umstülpung der Genitaltasche, schuppenförmiges Auftreten des 9. Sternites), sowie auch im definitiven Bau des Abdomens.

3. In Kapitel IV wird die Literatur über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten einer kritischen Prüfung unterzogen und Irrtümer, soweit möglich, festgestellt.

4. Es läßt sich meist ein paariger, mesodermaler Abschnitt der Geschlechtsausführwege (Ovidukte) von einem in der Hauptsache ektodermalen unterscheiden.

5. Die mesodermalen Teile entstehen aus den Genitalsträngen mit den Ampullen. Im weiblichen Geschlechte bleiben die Ampullen des 7. Segmentes erhalten, daher setzen sich die Ovidukte an das 7. Sternit an. Die ektodermalen Teile der Geschlechtsausführwege entwickeln sich stets aus sogenannten Anlagen.

6. Es lassen sich zwei Arten von Anlagen unterscheiden: Erstens typische Anlagen, die stets Primärkanälchen besitzen und deren unpaarer Teil sich in einem engbegrenzten Gebiet des zugehörigen Sternites einsenkt. Zweitens die röhrenförmigen Anlagen, die sich in Gestalt von langen Rinnen anlegen, die sich zu Röhren schließen.

7. Die Primärkanälchen werden meist in die unpaare Einsenkung eingeschmolzen, nur die der Anlage des 7. Segmentes bleiben erhalten und verschmelzen mit den Ovidukten. Auch im 9. Segment bleiben sie manchmal erhalten und werden zu den Anhangsdrüsen.

8. Die typischen und rinnenförmigen Anlagen sind gleichwertig.

9. Die Anlagen gleicher Segmente in verschiedenen Insektenordnungen sind homolog, die verschiedener Segmente homonom.

10. Jede Anlage bildet im Prinzip nur den Teil der Geschlechtsausführwege, der in dem betreffenden Segment gelegen ist.

11. Es müssen daher zur Verbindung der Ovidukte mit der Geschlechtsöffnung so viele Anlagen auftreten als Segmente zwischen dem 7. und dem der Geschlechtsöffnung liegen, wobei diese immer aus einer Anlage hervorgeht und auch im 7. Segment stets eine solche gelegen ist, im Maximum als drei Anlagen.

12. Es lassen sich den einzelnen Anlagen bestimmte Abschnitte des unpaaren Geschlechtsausführganges zuordnen.

13. Die Anlage des Segmentes, in dem die Geschlechtsöffnung liegt, ist meist am stärksten entwickelt.

14. Nur in der Anlage des 9. Segmentes können Primitivzapfen auftreten.

15. Bei den *Ephemeroidea* sind die gesamten Geschlechtsausführgänge paarig und mesodermal.

16. Bei den *Dermaptera* bleiben ausnahmsweise auch im weiblichen Geschlechte die Terminalampullen des 10. Segmentes erhalten, die Ovidukte setzen sich daher (wie bei den Männchen) an das 9. Segment an. Es ist daher nur die Anlage des 9. Segmentes entwickelt, die die Ovidukte mit der Geschlechtsöffnung verbindet.

17. Doppelte Geschlechtsöffnungen können auf zweierlei Art entstehen. Entweder sind die Geschlechtsöffnungen auf verschiedenen Segmenten gelegen und haben sich aus verschiedenen Anlagen entwickelt oder sie liegen auf einem Segment und sind durch sekundäre Spaltung der ursprünglich einheitlichen Geschlechtsöffnung entstanden.

18. Sechs verschiedene Fälle der Mündung des Geschlechtsapparates konnten festgestellt werden.

19. Auch viele Anhänge der Geschlechtsausführewege (Receptaculum seminis, Bursa copulatrix, Anhangsdrüsen vieler Formen, Vulvasklerite) sind an bestimmte Anlagen gebunden.

20. Nur der vordere Teil der mesodermalen Geschlechtsausführewege (Genitalstränge) ist in beiden Geschlechtern homolog, da beim Männchen die Terminalampullen des 10. Segmentes erhalten bleiben, beim Weibchen die des 7.

21. Auch im männlichen Geschlechte entwickeln sich die ektodermalen Abschnitte der Geschlechtsausführewege aus Anlagen, doch da beim Männchen die Genitalstränge sich an das 9. Segment ansetzen, ist immer nur eine Anlage, die des 9. Segmentes, entwickelt.

22. Die Derivate der Anlagen des 7. und 8. Segmentes der Weibchen können daher keine Homologa im männlichen Geschlechte haben.

23. Die Genitaltasche, die Primitivzapfen (Penis und Parameren—Vulvasklerite) und die Geschlechtsöffnung am 9. Segment sind in beiden Geschlechtern homolog.

24. Der Ductus ejaculatorius ist eine nur dem männlichen Geschlechte eigene Differenzierung der Genitaltasche.

25. Die Anhangsdrüsen der Männchen (Ektadenien) sind den aus den Primärkanälchen der Anlage des 9. Segmentes sich entwickelnden Anhangsdrüsen der Weibchen mancher Insektenordnungen homolog.

26. Bei den *Dermaptera* sind die Geschlechtsausführewege beider Geschlechter vollkommen homolog.

27. Sämtliche älteren abweichenden Homologisierungsversuche lassen sich auf Grund der ontogenetischen Befunde ohne Schwierigkeit als falsch erweisen.

28. Die äußeren Geschlechtsanhänge der Männchen entwickeln sich aus den Primitivzapfen.

29. Im weiblichen Geschlechte lassen sich zwei Arten von Hilfsein-

richtungen für die Eiablage (Legeapparate) am Abdomenende feststellen. Erstens die Legeröhre, die lediglich aus modifizierten Segmenten besteht, und zweitens der Legesäbel, der aus Anhängen des 8. und 9. Sternites (Gonapophysen) aufgebaut wird.

30. Der Legesäbel wird aus zwei oder drei Paaren von Gonapophysen gebildet.

31. Die Gonapophysen treten als paarige, zapfenförmige Hypodermiswucherungen an der Oberfläche der Sternite auf. Die vorderen Gonapophysen entwickeln sich am Hinterrande des 8. Sternites, die inneren und äußeren nahe dem Vorderrande des 9.

32. Außerdem treten am 9. Sternit noch kleine Zäpfchen (Styli) auf, die, wenn äußere Gonapophysen entwickelt sind, an deren Spitze sitzen.

33. Die Styli sind den Styli an den Thoraxbeinen von *Machilis* homolog.

34. Sämtliche drei Paare von Gonapophysen sind lediglich Ausstülpungen der Hypodermis und haben mit Beinen nichts zu tun.

35. Penis und Parameren haben ebenfalls nichts mit abdominalen Extremitäten zu tun und stellen bloß Wucherungen der Hypodermis dar.

36. Die äußeren Geschlechtsanhänge in beiden Geschlechtern (Penis und Parameren—Gonapophysen) sind einander nicht homolog.

37. Die Vulvarklerite der Weibchen sind dem Penis samt den Parameren der Männchen homolog, da beide sich aus den Primitivzapfen entwickeln.

38. Im Kapitel IX habe ich die Art festgelegt, wie ich eine Anzahl von in der Literatur sehr verschieden verwendeten Termini gebrauche.

39. Im Kapitel X ist alles, was über den Bau der weiblichen Geschlechtsausführgänge und der äußeren Geschlechtsanhänge bekannt ist, zusammengestellt. Eine ganz kurze Zusammenfassung darüber findet sich in Kapitel XI.

40. Die von HANDLIRSCH aufgestellten Überordnungen des Systems der Insekten werden durch das Studium des weiblichen Geschlechtsapparates weitgehend gestützt und lassen sich meist (mit Ausnahme von aberranten Formen) durch den Geschlechtsapparat scharf charakterisieren und voneinander unterscheiden. Nur einige Änderungen werden wahrscheinlich:

41. Die *Diploglossata* gehören nicht zu den *Orthoptera*, sondern zu den *Blattaeformia*.

42. Die *Suctoria* gehören nicht zu den *Panorpoidea*, sondern zu den *Coleopteroidea*.

43. Die *Diptera* dürften in eine eigene Überordnung zu stellen sein.

44. Hinsichtlich der Reihung der einzelnen Überordnungen und ihrer Phylogenie wird größeres Gewicht auf das Vorhandensein oder Fehlen der Gonapophysen gelegt.

45. Das Vorhandensein oder Fehlen der Gonapophysen in den einzelnen Überordnungen ist primär.

46. Es wird angenommen, daß die *Palaeodictyoptera* sich zuerst in zwei Äste spalteten, aus denen sich getrennt die Überordnungen mit und ohne Gonapophysen entwickelten.

47. Es ist entgegen HANDLIRSCH nicht möglich, die *Blattaeformia* und *Coleopteroidea* aus gemeinsamer Wurzel entstehen zu lassen. Abgesehen vom Vorhandensein bzw. Fehlen der Gonapophysen spricht auch der ganz verschiedene Bau des sonstigen Geschlechtsapparates dagegen.

48. Die von HANDLIRSCH aus gemeinsamer Wurzel abgeleiteten *Orthoptera* und *Hymenoptera* stimmen auch im Geschlechtsapparat weitgehend überein.

49. Die großen, methodischen Schwierigkeiten verhindern vorderhand die experimentelle Lösung der Frage der Funktion der einzelnen Teile des weiblichen Geschlechtsapparates, doch ist es möglich, aus dem Bau und den Befunden beim Studium der Morphologie Schlüsse auf die Funktion zu ziehen.

50. Der Lebensweg der Spermatozoen läßt sich in drei Abschnitte teilen: die Entwicklung bis zur Speicherung im männlichen Geschlechtsapparat, die Übertragung und darauffolgende Wanderung bis zur Lagerung im Receptaculum seminis des Weibchens, die Wanderung zum Ei und die Befruchtung desselben.

51. Das Sperma kann bei der Begattung als freier Samen oder in einer Spermatophore übertragen werden.

52. Es lassen sich Spermatophoren mit und ohne konstante Gestalt unterscheiden.

53. Der Bildungsplatz der Spermatophore ist im männlichen Individuum gelegen.

54. Der Durchtritt der Spermatophore durch enge Kanäle wird durch ihre anfängliche Elastizität ermöglicht.

55. Der Samen gelangt bei der Kopulation entweder in das Receptaculum seminis (direkte Samenübertragung) oder aber in einen anderen Raum: Vagina, Bursa copulatrix (indirekte Samenübertragung).

56. Spermatophoren gelangen nie in das Receptaculum seminis, direkte Samenübertragung kann also nur bei freiem Sperma stattfinden.

57. Bei der Begattung wird fast immer wenigstens ein Teil des Penis, wenn ein solcher differenziert ist, in den weiblichen Geschlechtsapparat, hauptsächlich in die Vagina, eingeführt. Ist kein Penis entwickelt, so werden die Geschlechtsöffnungen aufeinandergepreßt.

58. Die Bursa copulatrix nimmt meist, aber nicht immer auch einen Teil des männlichen Kopulationsapparates auf.

59. Bei der direkten Samenübertragung kann ein Teil des männlichen Kopulationsapparates tief in den Ductus receptaculi eingeführt werden.

60. Bei *Dytiscus* allein wird der Penis nicht in den weiblichen Geschlechtsapparat eingeführt.

61. Bei Formen ohne Penis, sowie auch bei *Dytiscus* wird die Spermatophore, wenn eine solche auftritt, der Geschlechtsöffnung nur äußerlich angehängt, sonst ist sie stets in der Bursa copulatrix oder in der Vagina verborgen.

62. Bei der indirekten Samenübertragung wird das Sperma hauptsächlich durch nachdrängendes Sekret der männlichen Anhangsdrüsen, zum Teil wohl auch durch Muskeldruck vorgetrieben.

63. Gelangt der Präputialsack des männlichen Kopulationsapparates in den Raum, in den der Samen bzw. die Spermatophore abgelagert wird, so zieht er sich entsprechend der vorgetriebenen Spermamenge allmählich zurück.

64. Auch bei der direkten Samenübertragung spielt nachdrängendes Anhangsdrüsensekret die Hauptrolle. Vielleicht haben aber auch chemische Reize vom Receptaculum seminis aus eine Bedeutung.

65. Die Entleerung der Spermatophoren ist eine vollkommene und geschieht meist durch Quellung gewisser Teile ihres Inhaltes oder ihrer Wandung.

66. Die Entleerung der Spermatophoren von *Dytiscus* geschieht durch Muskeldruck und ist nur sehr unvollkommen.

67. Die Wanderung der Spermatozoen in das Receptaculum seminis erfolgt auf Grund eines von der Wandung des Receptaculum seminis ausgehenden chemischen Reizes, wahrscheinlich unter Mithilfe von peristaltischen Kontraktionen der Vagina.

68. Zur Lebenderhaltung der Spermatozoen dient Sekret der Wandung des Receptaculum seminis.

69. Bei der Befruchtung wird entweder durch die Muskulatur der Samenkapsel, oder, wenn diese fehlt, durch Erhöhung des abdominalen Blutdruckes ein kleiner Teil des Samens vorgepreßt. Ist der Ductus receptaculi kurz, so genügt dieser Druck, um die Spermatozoen bis zum Ei gelangen zu lassen. Ist er aber lang, so wird die Samenportion durch das Sekret der Receptaculardrüse bis zum Ei vorgetrieben.

70. Für das Auffinden der Micropylen des Eies durch die Spermatozoen spielen chemische Reize eine Rolle.

71. Eine Reihe von Differenzierungen an der Samenkapsel und am Ductus receptaculi lassen sich als Hilfsapparate zum Vorpressen des Sperma deuten.

72. Andere Bildungen am Ductus receptaculi stellen mehr minder wirkungsvolle Verschlussapparate zur Verhütung von irrtümlichem Ausstoßen von Sperma dar. Hierher gehört vor allem die sogenannte Spermumpumpe.

XIV. Literaturverzeichnis.

- Adam, A.:** Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **35**, 1 (1912). — **Altson, A. M.:** On the Genital System of *Lyctus brunneus* Steph. with a Note on *Lyctus linearis* Goeze (Col.). J. Linnean Soc. Lond. **35**, 581 (1924). — **Baumann, C.:** Über den Bau des Abdomens und die Funktion des Legeapparates von *Thalessa leucographa* Grav. Zool. Anz. **58**, 149 (1924). — **Berlese, A.:** Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni Insetti. I. Riv. Patol. veg. **6**, 353 (1898). — Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni Insetti. II. Ebenda **7**, 1 (1899). — Gli Insetti **1**. Milano 1909. — **Blunk, H.:** Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L. I. Teil: Die Begattung. Z. Zool. **102**, 169 (1912). — Kleine Beiträge zur Kenntnis des Geschlechtslebens und der Metamorphose der Dytisciden. I. Teil: *Colymbetes fuscus* L. und *Agabus undulatus* Schrnk. Zool. Anz. **41**, 534 (1913). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose (A. Der Habitus der Larve). Z. Zool. **117**, 1 (1918). — Zur Biologie des Tauchkäfers *Cybister lateralimarginalis* Deg. nebst Bemerkungen über *C. japonicus* Sharp, *C. tripunctatus* Oliv. und *C. brevis* Aubé. 2. Teil: Das Geschlechtsleben und die Metamorphose. Zool. Anz. **55**, 93 (1922). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose (B. Das Larven- und Puppenleben). Z. Zool. **121**, 171 (1924). — **Bordas, L.:** Recherches anatomiques, histologiques et physiologiques sur les organes appendiculaires de l'appareil reproducteur femelle des Blattes (*Periplaneta orientalis* L.). Ann. des Sci. natur., 9. sér. (Zool.). Paris 1909. — **Börner, C.:** Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. Zool. Anz. **27**, 226 (1904). — Die Gliedmaßen der Arthropoden. In: Lang, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. **4**, 649. Jena 1920. — **Böving, A. G.:** Studies relating on the anatomy, the biological adaptations and the mechanism of ovipositor in the various genera of Dytiscidae. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **5** (Suppl.), 128 (1912/13). — **Brauer:** Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuroptera. Verh. zool.-bot. Ver. Wien, **4**, 466, 704 (1854). — **von der Brelje, R.:** Die Anhangsorgane der weiblichen Geschlechtsorgane der Stechmücken (Culicidae). Zool. Anz. **61**, 73 (1924). — **Bresslau, E.:** Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz. **29**, 299 (1906). — **Brüel, L.:** Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführewege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **10**, 511 (1897). — **Buchner, P.:** Ergebnisse der Symbiosforschung. 1. Teil: Die Übertragungseinrichtungen. Erg. Biol. **4**, 1 (1928). — **Bugnion, E.:** Geschlechtsorgane der Insekten. In: Lang, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere **4**, 532. Jena 1920. — **Buhlmann:** Das Chitinskelett. In: Korschelt, E., Bearbeitung einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. **1**, 16. Leipzig 1923. — **Chadima, L.:** Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen äußeren Sexualorganen der Orthoptera Saltatoria Latr. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **1872**. 25. — **Chapman, T. A.:** *Micropteryx* entitled to ordinal rank; Order Zeugloptera, Trans. Entomol. Soc. Lond. **1916**. 310. — **Cholodkovsky, N.:** Über den Geschlechtsapparat von *Nematois metallicus* Pod. Z. Zool. **42**, 559 (1885). — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Insekten. Z. Zool. **48**, 89, 301 (1889). — On the Morphology and Phylogeny of Insects. Ann. of Nat.-Hist., 6. Ser., **10**, 429 (1892). — Über den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparer Fliegen. Zool. Anz. **33**, 367 (1908). — **Deegener, P.:** Geschlechtsorgane. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie **1**, 466. Jena 1928. — **Demandt, C.:** Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Z. Zool. **103**. 171 (1912). — **Dewitz, H.:** Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Ebenda

25, 174 (1875). — Über Bau und Entwicklung des Stachels der Ameisen. Ebenda 28, 527 (1877). — **Dobzhansky, T.:** Die weiblichen Generationsorgane der Coccineliden als Artmerkmal betrachtet (Col.). Entomol. Mitt. 13, 18 (1924). — **Doyère, L.:** Observations anatomiques sur les organes de la génération chez la Cigale femelle. Ann. des Sci. natur. (Zool.) 7 (1837). — **Drenkelfort, H.:** Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris* Eaton. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 29, 527 (1910). — **Dufour:** Recherches sur l'anatomie et l'histoire naturelle de l'*Osmylus maculatus*. Ann. des Sci. natur., 3. sér. (Zool.) 9 (1848). — **Eaton, A. E.:** Remarks upon the Homologies of the Ovipositor. Trans. Entomol. Soc. Lond. 1868, 141. — **Ekblom, T.:** Morphological and Biological Studies of the Swedish Families of Hemiptera-Heteroptera. Zool. Bidrag Uppsala 10, 31 (1926). — **Enderlein, G.:** Über die Morphologie, Gruppierung und systematische Stellung der Corrodentien. Zool. Anz. 26, 423 (1903). — **Escherich, K.:** Beitrag zur Morphologie und Systematik der Coleopteren-Familie der Rhyssiden. Wien. entomol. Ztg 17, 41 (1898). — Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* Friv. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilie. Zool. Jb., Abt. Syst. 12, 27 (1899). — Die Ameise, 2. Aufl. Braunschweig 1917. — **Evans, A. M.:** On the Genital Armature of the Female Tsetse-Flies (*Glossina*). Ann. trop. Med. 13, 31. Liverpool 1919. — **Ext, W.:** Beiträge zur Kenntnis des Rapsglanzkäfers, *Meligethes aeneus* Fabr. Arch. Naturgesch. 86, 22 (1920). — **Fenard, A.:** Sur les annexes internes de l'appareil génital femelle des Orthoptères. C. r. Acad. Sci. Paris 122, 1137 (1896). — Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères. Bull. Sci. France et Belg. 29, 390 (1897). — **Forel, A.:** Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Z. Zool. 30 (Suppl.-Bd.), 28 (1878). — **Franz, H.:** Morphologische und phylogenetische Studien an *Carabus* L. und den nächstverwandten Gattungen. Z. Zool. 135, 163 (1929). — **Frühau, E.:** Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen (Cynipiden). Ebenda 121, 656 (1924). — **Ganglbauer, L.:** Die Käfer von Mitteleuropa. 4 Bde. Wien 1892—1904. — **Ganin, M.:** Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Ebenda 19, 381 (1869). — **Gold Schmidt, R.:** Untersuchungen über Intersexualität. Z. Abstammungslehre 23, 1 (1920). — Weitere morphologische Untersuchungen zum Intersexualitätsproblem. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 8, 62 (1927). — **Große, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Z. Zool. 42, 530 (1885). — **Haase, E.:** Die Zusammensetzung des Körpers der Schaben (Blattidae). Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1889, 128. — **Hagen:** Die Entwicklung und der innere Bau von *Osmylus*. Linnæa entomol. 7 (1852). — **Handlirsch, A.:** Die Verwertung überschüssiger Spermatozoen im Organismus weiblicher Insekten. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 50, 105 (1900). — Zur Morphologie des Hinterleibes der Odonaten. Ann. naturhist. Hofmus. Wien 18, 117 (1903). — Bemerkungen zu der Arbeit des Herrn Prof. Dr. Heymons über die Abdominalanhänge der Libellen. Ebenda 19, 59 (1904). — Die fossilen Insekten. 2 Bde. Leipzig 1906—08. — Systematik der Insekten. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie, 3. Jena 1924. — Insecta. In: Küenthal, W., Handbuch der Zoologie 4, 403. Berlin u. Leipzig 1926—30 (so weit erschienen). — Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie 1, 1186 (1928). — **Hansen, H. I.:** Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. (Vorl. Mitt.) Zool. Anz. 16, 193, 201 (1893). — **Harman, M. T.:** The reproductive System of *Apotettix eurycephalus* Hancock. J. Morph. a. Physiol. 41, 217 (1925). — **Harnisch, W.:** Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Z. Zool. 114, 1 (1915). — **Heberdey, R. F.:** Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10, 533 (1928). — **Heymons, R.:** Die Entwicklung der weiblichen Geschlechts-

organe von *Phylldromia (Blatta) germanica* L. Z. Zool. 53, 434 (1892). — Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. preuß. Akad. Wiss. Physik.-math. Kl. Berlin 1895 (a). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895 (b). — Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jb. 24 (1896 a). — Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten. Biol. Zbl. 16, 854 (1896 b). — Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren. Anhang zu den Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. Berlin 1896 (c). — Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata* L. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1896 (d). — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Z. Zool. 57, 583 (1897 a). — Bemerkungen zu den Anschauungen Verhoeffs über die Abdominalanhänge der Insekten. Zool. Anz. 20, 401 (1897 b). — Bemerkungen zu dem Aufsatz Verhoeffs: „Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden“. Ebenda 21, 173 (1898). — Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Zbl. 6, 537 (1899 a). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Verh. ksl. Leopold-Carol. dtsh. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) 74, 353 (1899 b). — Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Ann. naturhist. Hofmus. Wien 19, 21 (1904). — Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walk. Zool. Jb. (Supplementa) 15, 139 (1912). — Über die Morphologie des weiblichen Geschlechtsapparats der Gattung *Scarabaeus* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 18, 536 (1930). — Heymons, R., v. Lengerken, H., unter Mitwirkung von Bayer, M.: Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini (Coleopt.). 1. *Silpha obscura* L. Ebenda 6, 287 (1926). — Hirschler, J.: Embryogenese der Insekten. In: Schröder, C., Handbuch der Entomologie 1, 570. Jena 1928. — Holmgren, N.: Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Geschlechtsorgane der Cicadarien. (Vorl. Mitt.) Zool. Jb., Abt. Syst. 12, 403 (1899). — Über vivipare Insekten. Ebenda 19, 431 (1904). — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. Kon. Sv. vet. Akad. Hdl. 44 (1909). — Horst, A.: Zur Kenntnis der Biologie und Morphologie einiger Elateriden und ihrer Larven. Arch. Naturgesch. 88, 1 (1922). — Imms, A. D.: A general textbook of Entomology. London 1925. — Jackson, W. H.: Studies on the Morphology of the Lepidoptera. I. Zool. Anz. 12, 622 (1889 a). — Studies on the Morphology of the Lepidoptera. Trans. Linnean Soc. Lond., 2. Ser. (Zool.) 5, 143 (1899 b). — Jordan, K.: Anatomie und Biologie der Physapoda. Z. Zool. 47, 541 (1888). — Kadyi, H.: Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge beim Eierlegen der *Blatta orientalis*. Zool. Anz. 2, 632 (1879). — Kerkis, J.: Zur Kenntnis des inneren Geschlechtsapparates der wasserbewohnenden Hemiptera-Heteroptera. Rev. Russe d'Entomol. 20, 296 (1926). — Klapálek, F.: Über die Geschlechtsteile der Plecopteren, mit besonderer Rücksicht auf die Morphologie der Genitalanhänge. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 105, 683 (1896). — Die Morphologie der Genitalsegmente und Anhänge bei Trichopteren. Acad. Sci. Prag, Bull. internat. 8, 161 (1904 a). — Über die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. Zool. Anz. 27, 449 (1904 b). — Noch einige Bemerkungen über die Gonopoden der Insekten. Ebenda 28, 255 (1905). Klocke, F.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Thysanopteren. Z. Zool. 128, 1 (1926). — Koch, M.: Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Genitaldrüsen und ihrer Ausführungsgänge von *Psychoda alternata* Say. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 14, 1 (1929). — Kolbe, H. I.: Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. — Korschelt, E.: Bearbeitung einheimischer Tiere. 1. Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. 2 Bde. Leipzig 1924. — Korschelt, E. u. Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1893. — Kosminsky, P. u. Golowinskaja, X.: Zur Morphologie des Geschlechtsapparates der Lepidopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 15, 459

(1929). — **Kowalevsky, A.:** Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. I. Z. Zool. **45**, 542 (1887). — **Kramer, P.:** Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philocterus* Nitsch. Ebenda **19**, 454 (1869). — **Kraepelin, C.:** Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Tiere. Ebenda **23**, 289 (1873). — **Kükenthal, W.:** Handbuch der Zoologie, herausgeg. von T. Krumbach, 8 Bde. 1923—30 (soweit erschienen). — **Kulagin, N.:** Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. Z. Zool. **63**, 195 (1898). — Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. Ebenda **69**, 578 (1901). — **Landois, L.:** Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. I. Anatomie des *Phthirus inguinalis* Leach. Ebenda **14**, 1 (1864). — Anatomie des Hundeflohes (*Pulex magnus* Dugés) mit Berücksichtigung verwandter Arten und Geschlechter. Verh. ksl. Leopold-Carol. dtsh. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **33**, 1 (1867). — Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. I. Z. Zool. **18**, 206 (1868). — Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. II. Ebenda **19**, 206 (1869). — **v. Lengerken, H.:** Zur Morphologie des Coleopterenabdomens. Zool. Anz. **63**, 41 (1925). — **Leydig, F.:** Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. **1859**, 33, 149. — Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung. Verh. ksl. Leopold.-Carol. dtsh. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **33** (1867). — **Ludwig, W.:** Untersuchungen über den Copulationsapparat der Baumwanzen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **5**, 291 (1926). — **Marshall, W. u. Severin, H.:** Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke *Diapheromera femorata* Say. Arch. Biontol. **1**, 216 (1906). — **Mayer, P.:** Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. I. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. **1874**. — Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. II. Ebenda **1875**. — **Meisenheimer, I.:** Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. I. Die natürlichen Beziehungen. Jena 1921. — **Melanger, A. L.:** Notes on the Structure and Development of *Embia texana*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **4**, 99 (1903). — **Miall, L. C. u. Taylor, T. H.:** The structure and Life-history of the Holly-fly. Trans. entomol. Soc. Lond. **1907**, 259. — **Morgan, A. H.:** A Contribution to Biology of May-Flies. Ann. Entomol. Soc. Amer. **6**, 371 (1913). — **Nassonow:** Welche Insekten-Organen dürften homolog den Segmentalorganen der Würmer zu halten sein? Biol. Zbl. **6**, 458 (1886/87). — **Newell, A. G.:** The Comparative Morphology of the Genitalia of Insects. Ann. Entomol. Soc. Amer. **11**, 109 (1918). — **Nonidez, J. F.:** The internal Phenomena of Reproduction in *Drosophila*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **39**, 207 (1920). — **Nusbaum, J.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. **5**, 637 (1882). — **Packard, A. S.:** Observations on the Development and Position of the Hymenoptera, with Notes on the Morphology of Insects. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **10**, 279 (1866). — On the Structure of the Ovipositor and Homologous Parts in the Male Insect. Ebenda **11**, 393 (1868). — **Palmén, J. A.:** Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884. — **Pampel, W.:** Die weiblichen Geschlechtsorgane der Ichneumoniden. Z. Zool. **108**, 290 (1913). — **Petersen, W.:** Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Mém. Acad. Sc. St. Petersburg (ser. 7) **9** (1900). — Über die Spermatophoren der Schmetterlinge. Ebenda **88**, 117 (1907). — **Philpott, A.:** The Genitalia in *Sabatinca* and Allied Genera (Lepidoptera Homoneura) with some Observations on the same Structures in the Mecoptera. Trans. entomol. Soc. London **1923**, 347. — Notes on the Female Genitalia in the Micropterygoidea. Ebenda **75**, 319 (1927). — **Pruthi, H. S.:** On the Development of the Ovipositor and the Efferent Genital Ducts of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera), with Remarks on the Comparison of the latter Organs in the two Sexes. Proc. zool. Soc. Lond.

1924. 869. — Homologies of the Genital Ducts of Insects. Nature (Lond.) **115**, 763 (1925). — **Quast, M.**: Beiträge zur Kenntnis der Samenübertragung bei *Ephesia kühniella* Zeller. Arch. Naturgesch. **86**, 70 (1920). — **van Rees, I.**: Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **3**, 1 (1888). — **Regen, J.**: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Spermatophore von *Liogryllus campestris* L. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, **133**, 347 (1924). — **Reichardt, H.**: Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. Z. Zool. **135**, 257 (1929). — **Rethfeldt, C.**: Die Viviparität bei *Chrysomela varians* Schaller. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **46**, 245 (1924). — **Rittershaus, K.**: Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* L. und *Anomala aenea* Geer. (Coleopt.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **8**, 271 (1927). — **Schepotieff, A.**: Studien über niedere Insekten. Zool. Jb., Abt. Syst. **28**, 121 (1910 a). — Neue Arbeiten über niedere Insekten. Zool. Zbl. **17**, 129 (1910 b). — **Schimmer, F.**: Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* Latr. Z. Zool. **93**, 409 (1909). — **Schneider, A.**: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beitr. **1**, 257 (1885). — **Schröder, C.**: Handbuch der Entomologie, 3 Bde. Jena 1924 bis 1929. — **de Sinéty, R.**: Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Cellule **19**, 119 (1901). — **Spett, G.** u. **Lewitt, M.**: Zur Kenntnis des inneren Geschlechtsapparates der Blattkäfer (Coleoptera, Chrysomelidae). Wien. entomol. Ztg. **42**, 39 (1925). — **Stammer, H. I.**: Die Symbiose der Lagriiden (Coleoptera). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15**, 1 (1929). — **Stein, F.**: Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie: Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847. — **Stitz, H.**: Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. 2. Der weibliche Apparat. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **15**, 385 (1902). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Ebenda **20**, 277 (1904). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Panorpaten. Ebenda **26**, 537 (1908). — Zur Kenntnis des Genitalapparates der Neuropteren. Ebenda **27**, 377 (1909). — **Strindberg, H.**: Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Z. Zool. **115**, 382 (1916). — Studien über die ectodermalen Teile der Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Zool. Anz. **48**, 84 (1917). — Typstudien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen. Z. Zool. **117**, 591 (1918). — Die Geschlechtsorgane von *Ornithobius bucephalus* Gieb. und *Goniodes falcicornis* N. Zool. Anz. **50**, 219 (1919). — **Sturtevant, A. H.**: The seminal Receptacles and accessory Glands of the Diptera with special Reference to the Acalypterae. J. New York entomol. Soc. **33**, 195 (1925). — **Tanner, V. M.**: A Preliminary Study of the Genitalia of Female Coleoptera. Trans. amer. entomol. Soc. **53**, 5 (1927). — **Tiegs, O. W.**: Researches on the Insect Metamorphosis. Part 1: On the Structure and Postembryonic Development of a Chalcid Wasp, *Nasonia*. Trans. roy. Soc. South Australia **46**, 319 (1922). — **Tillyard, R. J.**: The Biology of Dragonflies. Cambridge 1917. — On the Morphology and systematic Position of the Family Micropterygidae (Sens. Lat.). J. Linnean Soc. N.S.W. **44**, 95 (1919). — On the Larva and Pupa of the Genus *Sabatınca* (Order Lepidoptera, Family Micropterygidae). Trans. entomol. Soc. Lond. **1922**, 437. — **Unwin, E. E.**: The Vinegar-fly (*Drosophila funebris*). Ebenda **1907**, 285. — **Uzel, H.**: Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895. — **Verhoeff, C.**: Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera-Heteroptera und -Homoptera. Verh. naturforsch. Ver. Bonn **50**, 307 (1893 a). — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente, insbesondere den Legeapparat der weiblichen Coleoptera. Dtsch. entomol. Z. **1893** (b), 209. — Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Ebenda **1894** (a), 177. — Vergleichende Morphologie des Abdomens männlicher und weiblicher Lampyriden, Canthariden und Malachiden,

untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Arch. Naturgesch. **60**, 129 (1894 b). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von *Coccinella*, zugleich ein Versuch, die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. Ebenda **61**, 1 (1895 a). — Vergleichend-morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden und Languriiden (im alten Sinne) und über die Muskulatur des Kopulationsapparates von *Triplax*. Ebenda **61**, 213 (1895 b). — Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Hinterleibs der Coleopteren. Ebenda **62**, 109 (1896 a). — Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Zool. Anz. **19**, 378, 385 (1896 b). — Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden. Ebenda **20**, 293 (1897). — Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. Ebenda **21**, 32 (1898). — Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Ebenda **26**, 60 (1903). — Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Japygiden. Arch. Naturgesch. **70**, 63 (1904 a). — Zur vergleichenden Morphologie und Systematik der Embiiden. Verh. ksl. Leopold.-Carol. dtsh. Akad. Naturforsch. Halle (Nova acta) **82** (1904 b). — Zur vergleichenden Morphologie des Coleopteren-Abdomens und über den Copulationsapparat des *Lucanus cervus*. Zool. Anz. **47**, 354 (1916). — Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben. Z. Zool. **117**, 130 (1917). — **Verson, E. u. Bisson, E.**: Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männlichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Ebenda **61**, 318 (1896 a). — Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von *Bombyx mori*. Ebenda **61**, 660 (1896 b). — **Vogel, R.**: Bemerkungen zum weiblichen Geschlechtsapparat der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis* L.). Zool. Anz. **64**, 56 (1925). — **Wagner, J.**: Notice on insects with a double receptaculum seminis. Ebenda **27**, 148 (1903). — **Walker, E. M.**: The terminal abdominal Structures of orthopteroid Insects: A phylogenetic Study. Ann. entomol. Soc. Amer. **12**, 267 (1919). — **Wandolleck, B.**: Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **22**, 477 (1906). — **Weber, H.**: Biologie der Hemipteren. Biologische Studienbücher. XI. Berlin 1930. — **van der Weele, H. W.**: Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten. Tijdschr. Entomol. **49**, 99 (1906). — **Werfelscheid, H.**: Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* Leach. Zool. Jb., Abt. Syst. **32**, 388 (1912). — **Wesché, W.**: The Genitalia of both the Sexes in Diptera, and their Relation to the Armature of the Mouth. Trans. Linnean Soc. Lond., 2. Ser., **9**, 339 (1906). — **Wesenberg-Lund, C.**: Insectlivet i ferske vande. Kopenhagen 1915. — **Wheeler, W. M.**: A Contribution to Insect Embryology. J. Morph. a. Physiol. **8** (1893). — **Willimzik, E.**: Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **18**, 669 (1930). — **Witlaczil, E.**: Zur Anatomie der Aphiden. Arb. zool. Inst. Wien **4** (1881). — Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Z. Zool. **40**, 559 (1884). — Die Anatomie der Psylliden. Ebenda **42**, 569 (1885 a). — Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Ebenda **43**, 149 (1885 b). — **Zacher, F.**: Studien über das System der Protodermapteren. Zool. Jb. Abt. Syst. **30**, 303 (1911). — **Zander, E.**: Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Z. Zool. **66**, 289 (1899). — Der Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden. Habilitationsschrift, Erlangen 1903. — **Zick, K.**: Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. Z. Zool. **98**, 430 (1911).