Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren.

Vor

Dr. Enoch Zander

(Erlangen).

(Aus dem zoologischen Institute in Erlangen.)

Mit Tafel XXVII und 13 Figuren im Text.

Nachdem ich in einer früheren Untersuchung (15) den Bau des Stachelapparates und seine engen morphologischen Beziehungen zum Hautskelette dargelegt hatte, drängte sich naturgemäß die Frage auf, ob sich beim männlichen Begattungsapparat ähnliche Beziehungen nachweisen lassen, ferner ob den äußeren Geschlechtsanhängen der männlichen und weiblichen Hymenopteren der so oft behauptete gleiche Typus des morphologischen Aufbaues wirklich zukommt oder nicht. Desshalb habe ich die Männchen der früher untersuchten Hautflüglerarten einer genauen Analyse unterzogen, mich jedoch nicht auf das fertige Organ beschränkend. Indem ich die Entwicklung desselben bei verschiedenen einheimischen Arten, deren Larven verhältnismäßig leicht in größerer Menge zu sammeln sind, in Schnittserien und Konstruktionsmodellen verfolgte, ist es mir gelungen, trotzdem ich es anfänglich bezweifelt hatte, den einheitlichen Stiltypus aller männlichen Anhänge in dieser systematischen Ordnung zu erkennen, zugleich aber auch die Thatsache festzustellen, dass der Bauplan der weiblichen Anhänge in keiner Weise mit dem des Kopulationsapparates übereinstimmt.

Bei der Ausführung dieser Untersuchung hatte ich mich der liebenswürdigen Unterstützung verschiedener Herren zu erfreuen. Vor Allen zu Dank verpflichtet bin ich Herrn Prof. Dr. Fleischmann für die vielseitige Förderung meiner Studien und Herrn Lehrer Becker in Waren (Mecklenburg), der mir bei der Beschaffung des Materials helfend zur Seite stand.

Die oben präcisirten Fragen sind bisher wohl manchmal ausgesprochen, aber von keinem Forscher durch eine eingehende Untersuchung geprüft worden. Desshalb kommt die vorliegende Litteratur kaum in Betracht. Während der Stachelapparat aus nahe liegenden Gründen recht häufig zum Objekt des Studiums gewählt wurde, sind die männlichen Anhänge nur selten und ungenügend untersucht worden, meist in Hinblick auf ihren Werth als bequeme äußere Erkennungsmittel für systematische Zwecke.

LÉON DUFOUR (2) ist der Einzige, der denselben eingehende Beachtung schenkte und zugleich in großen Zügen die trotz der specifischen Unterschiede bestehenden gemeinsamen Eigenschaften nachzuweisen vermochte. Nur der Begattungsapparat der Honigbiene nimmt bis heute eine Sonderstellung ein, weil diese Hymenopteren-Art äußerer männlicher Anhänge anscheinend vollkommen entbehrt, und die Kopulation sich mittels des während der Ruhe in der Leibeshöhle liegenden, ausstülpbaren Kopulationsrohres vollzieht. Seitdem sind keine neuen Arbeiten über die Homologie der so verschiedenartig gestalteten Werkzeuge erschienen.

In der Form und Entwicklung der einzelnen Stücke sehr variabel setzt sich der männliche Geschlechtsapparat, die Armure copulatrice, nach Léon DUFOUR generell aus folgenden drei Theilen zusammen: pièce basilaire, forceps und fourreau de la verge, zu denen sich bisweilen eine Volselle und ein Hypotome gesellen. Die pièce basilaire, wie der Name sagt, an der Basis des ganzen Apparates gelegen, bildet stets ein einheitliches Stück, an dem man jedoch nicht selten eine mediane vertiefte Furche erkennt. Der stark chitinisirte Forceps bedingt in Folge seiner stets mächtigen Entfaltung die Form des Kopulationsorgans und besteht aus zwei wie die Arme einer Zange gegen einander beweglichen branches du forceps, die gelenkig in der pièce basilaire stecken. Zwischen den beiden branches du forceps liegt das eigentliche Begattungsglied, der fourreau de la verge. Derselbe stellt ein Etui von wechselnder Länge dar, dessen dorsale und ventrale Wand gewöhnlich dünnhäutig ist, während die lateralen Zonen durch ihre stärkere Chitinisirung auffallen. Léon Dufour bezeichnet diese daher mit einem besonderen Namen als baguettes du fourreau. Dieselben treten bei manchen Hymenopterenarten als selbständige bewegliche Stäbe neben dem eigentlichen centralen Penisetui auf und scheinen die Vagina bei der Kopulation gespannt zu erhalten. Für die Artunterscheidung sind sie von großer Bedeutung.

Neben diesen fundamentalen Stücken des Begattungsapparates beobachtet man oft, aber nicht immer, an der ventralen oder medialen Wand der branches du forceps ein Paar kleinerer Äste, die Volsellae, deren Ausbildung stark variirt. Das Hypotome, das unterhalb des ganzen Apparates liegt, ist nur selten vorhanden.

Ich kann Léon Dufour's Angaben im Allgemeinen bestätigen und als sicher feststehend folgende Thatsachen bezeichnen: Die

männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren bestehen ausnahmslos aus drei Theilen, die zu einem cylindrischen Mantel zusammengeschlossen den Ductus ejaculatorius umgeben. An der Basis des ganzen Apparates liegt der Cardo (Fig. 2 C), eine meist cylindrische Chitinkapsel, der ventral und lateral die paarigen Valvae (Fig. 2 V) anhängen. Im Cardo und gegen einander beweglich, verleihen sie durch ihre Größe und Form dem männlichen Begattungsorgane seinen specifischen, für systematische Zwecke verwerthbaren, Charakter und können ihrerseits wieder reich gegliedert sein, da sie meist auf einem unpaaren, proximalen, Stamm (Fig. 2 St) einen stärkeren lateralen, die Valva externa (Fig. 2 Ve) und einen schwächeren medialen Ast, die Valva interna (Fig. 2 Vi) unterscheiden lassen. Mit diesen Haltezangen ist dorsal die Basis des den Ductus ejaculatorius schützenden Penis (Fig. 2 P) innig verbunden. Am fertigen Apparate meist ein einheitliches Rohr bildend, geht derselbe, wie ich später nachweisen werde, stets aus einer paarigen, zapfenförmigen Anlage hervor und ist bei allen Hymenopteren durch zwei lange orale, in die Leibeshöhle hinein-ragende, starken Muskeln zum Ansatz dienende, Fortsätze (Fig. 3 F) ausgezeichnet, deren Beachtung für die morphologische Deutung außerordentlich wichtig ist.

In dieser allgemeinen Schilderung des Kopulationsapparates habe ich mich nur theilweise an die vorhandene Nomenklatur angeschlossen, weil in neuester Zeit die heterogensten Stücke mit den gleichen Namen belegt worden sind, wodurch eine heillose Verwirrung geschaffen wurde. Zum Beispiel haben Hoffer und Schmiede-KNECHT (6 u. 7) für systematische Zwecke die Theile des Geschlechtsapparates von Bombus mit lateinischen Namen bezeichnet, die wohl für diese Gattung recht passend gewählt sein mögen, bei der vergleichenden Betrachtung der ganzen Hymenopterenordnung sich jedoch als unbrauchbar zur Bezeichnung der mannigfaltigen Modifikationen erweisen. Sie nennen die Valva externa Stipes, die beiden Penisstäbe Sagittae und die zwischen denselben liegende Chitinzunge, welche den Ductus dorsal deckt, Spatha.

M. Kluge (11), der das Begattungsorgan von Vespa germanica eingehend studirte, hat ohne Weiteres die Hoffer-Schmiedeknechtsche Nomenklatur auf die Wespe übertragen, ohne sich darüber klar zu werden, ob die gleichnamigen Theile in den genannten Hymenopterengattungen auch wirklich morphologisch gleichwerthig sind. So bezeichnet er die Valva interna der Wespe als Sagitta und den Enoch Zander.

Penis als Spatha. Nun ist wohl die Sagitta bei Bombus der Valva interna bei Vespa physiologisch zu vergleichen, aber beide sind durchaus nicht homolog, denn die Sagitta ist ein Theil des Penis und die Valva interna ein Theil der Valva externa.

Eben so wenig entspricht die Spatha allein dem Penisrohre der Vespiden, sondern die Spatha + Sagittae. Diese Verwechslungen sind um so unbegreiflicher, als Kluge nach seiner eigenen Angabe zunächst Bombus untersuchte, um sich erst nach dem Bekanntwerden mit dem Werke Schmiedeknecht's der Wespe zuzuwenden. Um die durch die Kluge'sche Arbeit angerichtete Verwirrung nicht noch zu vermehren, habe ich zwar neue, aber recht einfache Namen gewählt und stelle die Synonymik aller vorliegenden Nomenklaturversuche in der Tabelle I kurz zusammen.

Tabelle I.

Léon Dufour (2)	Fourreau	Branche du forceps	Volselle	Pièce basilaire
Buysson (5 VI) für Chrysiden	Fourreau	Branche du forceps	Volselle	Pièce basilaire
Ernest André (5 V) für Formiciden	Valvules géni- tales internes	Valvule génit. externe	Valvule génit. intermédiaire	
Ed. André (5 I)	Penis	Pince extéri- eure	Pince intéri- eure	7 d.
VERHOEFF (10)		Parameren		Lamina annu- laris
Hoffer (7) Schmiedeknecht(6) für Bombus	Spatha + Sa- gittae	Stipes		Cardo
Kluge (11) für Vespa germ.	Spatha	Stipes	Sagitta	Cardo
Michaelis (14) für Apis	Deckplatten	Deckschuppe		
ZANDER	Penis	Valva externa	Valva interna	Cardo

Da die Ausbildung der einzelnen Stücke des Geschlechtsapparates großen specifischen Schwankungen unterworfen ist, durch die der allgemeine Bauplan in manchen Hymenopteren-Gruppen mehr oder weniger verwischt erscheint, ist es nothwendig, diese Modifikationen kurz zu skizziren. Ich habe die wichtigsten derselben in der Tabelle II zusammengestellt, an die ich meine Betrachtung anknüpfen möchte.

Am deutlichsten beobachten wir den oben geschilderten Baustil

behr. zur Morphol. der mannt. Geschiechtsahn, der Hymenopteren. 465						
Ductus ejaculatorius		enges Rohr, das den Penis durchzieht.		Der zwischen d. basalen Theilen d. Pemszapfen liegende Abschnitt stark erwei-	tert, daran schließt sich oral ein engerer Kanal mit einer Chi- tintapete ansgeklei- det.	Analererweit.Theil des D. ej. sehr groß, seine Chifmtapete mannig- fach differenzirt.
Penis	Rohr mitzwei oralen Fortstagen, dessen Wand ungl. stark chifnins. ist: stärkere lat. n. schwächere ventr. und dors. Zonen, dist. gespalten wie bei Terebrantiern, orale Fortsätze enges Rohr, ungl. Chifinisierne, orale Fortsätze	Rolır, orale Fortsätze	Rohrm, gleichmäßig star- ker Wand, orale Fort- sätze	zwei kräftige isol. Stäbe sind oral durch eine schnale Briicke ver- bunden	zwei Stäbe, von deren dorsalen Verbindungs- bogen eine lange Chi- tinzunge nach hinten ragt	zwei dreieckige Zapfen, welche die weite Ge- schlechtsöffnung late- ral umfassen
Valvao	basaler Stamm, mit V. ext. und int. gelenkig verbunden V. int. in zwei Stücke gegliedert Stamm u. Glieder sind starr verbunden basaler Stamm, V. ext. u. int. konform, stark behaart	basaler Stamm, gespaltene V. ext., einfache V. int. knrzer basaler Stamm, V. ext. lang, V. int. paarig Stamm undeutlich, V. ext. groß. V. int. distal gespalten. V. int. zwei häutig verb. Stificke	V. ext. groß, muldenförmig, von deren medialer, stark differenzirter Wand ventral eine lange schmale V. int. ausgeht, behaart V. ext. anal lang ausgezogen, mediale Wand Vespa-älnlich V. int. lang. messerfürnig, behaart	7 9 5	V.ext.groß, sekun- V. int. ragt nicht däre Answüchse mehr frei vor, an der entsprechenden Stelle ist die mediale Wand d. V.ext.schuppen- fürmig vordickt	V.ext.winzigklein. V. int. fehlt
Cardo	breit, ringförmig breit, ringförmig lang, cylindrisch	lang, cylindrisch ringförmig, breit ringförmig, ventral schnal	ventraler, dorsal offe- ner Halbring schwach, ventr. Halb- ring	l'ringförmig, dors. breit. Jventral schmal schmaler, dorsal etwas breiterer Ring dorsale Schuppe	ringförmig, dors. breit, ventral schnal mit den Valvae fest verw.	rudimentär
Species	Sirex gigas, S. spectrum Gimbex variabilis Camponotus hereuleanus Formica	Pompilus viaticus	Vespa germanica, crabro und andere Arten Odynerus parietum	n manicatum	Bombus	Apis mellifica

bei Terebrantiern (Sirex, Cimbex), Formiciden (Camponotus, Formica), Heterogynen (Discolia) und Pompiliden (Pompilus).

Bei Terebrantiern ist die Valva interna (Fig. 1 Vi), die in zwei gegen einander bewegliche Stücke gegliedert ist (Fig. 1 Vi 1 u. 2) und die Valva externa (Fig. 1 Ve) ihrem gemeinsamen Stamme (Fig. 1 St) gelenkig durch dünne Chitinhaut angefügt. An dem Penisrohre (Fig. 1 P), das einen engen Ductus ejaculatorius umschließt, kommt die ursprünglich paarige Anlage in der ungleich starken Chitinisirung seiner Wand zum Ausdruck, da wir zwei stärkere laterale und schwächere dorsale und ventrale Chitinzonen unterscheiden können. Ein kurzer distaler Spalt und zwei lange orale Fortsätze erinnern gleichfalls an die Entstehung des Penisrohres aus zwei Theilen. Der Cardo (Fig. 1 C) bildet einen breiten Ring.

Ganz ähnlich ist der Geschlechtsapparat der oben genannten Aculeaten gebaut, doch ermangeln die Glieder der Valvae der Beweglichkeit und hängen starr an einander (Fig. 2 Ve, Vi). Bei Pompiliden tritt außerdem eine eigenthümliche Bildung an den Valvae auf, der sich, so weit meine Beobachtungen reichen, nichts Ähnliches an die Seite stellen lässt. Jederseits neben dem Penisrohre ragt nämlich dorsal ein langer gekrümmter Fortsatz von dem Stamm der Valvae nach hinten, dessen richtige Deutung sehr schwierig ist, da sich natürlich nur entwicklungsgeschichtlich nachweisen lässt, ob sich derselbe von der Valva externa abgespaltet oder gesondert vorwächst.

Die Geschlechtsanhänge der Crabroniden sind nicht nach einem einheitlichen Plane gebaut, da einerseits Beziehungen zu den Pompiliden etc., andererseits zu den Vespiden auffallen.

Während sich nämlich Bembex in der Gliederung des Geschlechtsapparates an die oben genannten Aculeaten (Fig. 2) anschließt, sind bei Ammophila und Astata besonders die Valvae nach dem Typus der Vespiden gebildet (Fig. 3 S), bei denen Valva externa und interna nicht einem gemeinsamen Stamm aufsitzen, sondern die Valva interna (Fig. 3 Vi) als Anhängsel der mächtigen Valva externa erscheint und von der medialen Wand derselben ihren Ursprung nimmt. Von der inneren Wand der Valva externa erhebt sich bei Vespa germanica eine stark chitinisirte, gewölbte Schuppe (Ms), die den Penis (Fig. 3 P) dorsal übergreift. Die Valvae internae sind im Verhältnis zu den externae klein und in Form und Größe bei den einzelnen Arten großen Schwankungen unterworfen. Der Penis, bei Vespa crabro distal gespalten, bei V. germ. löffelförmig verbreitert, bildet bei allen Vespiden ein völlig einheitliches Rohr mit allseitig gleich

Beitr. zur Morphol. der männl. Geschlechtsanh. der Hymenopteren. 467

starker Wand (Fig. 3 P), das zwei lange orale Fortsätze entsendet (Fig. 3 F) und von einem engen Ductus ejaculatorius durchzogen wird. Der Cardo (Fig. 3 C) ist sehr schwach entwickelt und liegt den Valvae als ein dorsal, nicht wie Verhoeff (10) angiebt, ventral offener Halbring an.

Die weitgehendsten Veränderungen erleiden die Theile der Geschlechtsanhänge bei den Apiden.

Wenn ich zunächst von Apis absehe, lassen sich folgende Eigenthümlichkeiten feststellen: Vor allen Dingen wird die Valva interna stark reducirt. Während dieselbe bei vielen Apiden (Andrena, Dasypoda, Colletes, Panurgus, Anthidium, Anthophora) zwar sehr klein, aber doch immerhin deutlich als frei vorragendes Höckerchen nachweisbar ist (Fig. 4 Vi), beobachten wir bei Bombus eine vom ventralen medialen Rande der Valva externa sich erhebende Valva interna nicht mehr, wohl aber liegt an der entsprechenden Stelle eine winzige stark chitinisirte Schuppe (Fig. 5 Vi) der Valvawand an, die wir als den letzten Rest einer Valva interna deuten müssen. Am völlig chitinisirten Apparate fällt dieses Gebilde wenig in die Augen, in jüngeren Stadien dagegen hebt es sich deutlich durch seine stärkere Chitinisirung von der helleren Umgebung ab.

Der fast völlige Ausfall der Valva interna wird durch die eigenartige Organisation des Penis kompensirt. Derselbe erscheint nicht als geschlossenes Rohr, sondern hat seine ursprünglich paarige Natur bewahrt und besteht (Fig. 5 P_1 , P_2) aus zwei stark chitinisirten, am Ende mit Widerhaken und ähnlichen Bildungen versehenen Zapfen, die nur oral durch eine schmale dorsale Brücke (Fig. 5 db) verbunden werden und je einen oralen Fortsatz (Fig. 5 F) treiben. Bei Bombus ist von dem dorsalen Verbindungsbogen eine lange Chitinzunge nach hinten ausgewachsen (Fig. 5 Sp), an der der Ductus ejaculatorius durch weiche reichgefaltete Membranen aufgehängt ist (Textfig. 1 d).

Wesentlich anders als bei den übrigen Hymenopteren ist schließlich auch der Ductus ejaculatorius bei Apiden gebaut. Während derselbe bei allen anderen Hymenopteren als ein in seinem ganzen Verlaufe gleich enges Rohr den Penis durchzieht (Textfig. 1 a, c, D.ej), ist er bei Apiden in einen analen erweiterten Abschnitt und einen oralen engeren Kanal, in den die Vasa deferentia einmünden, differenzirt (Textfig. 1 b, d). Bei Letzteren ist derselbe außerdem stets von einer Chitinhaut ausgekleidet, die bei Bombus dicht mit langen Haaren besetzt ist und bei Anthidium zwei stärkere ringförmige Zonen unterscheiden lässt.

Enoch Zander,

Vergleichen wir den Bau der Geschlechtsanhänge bei den bisher untersuchten Apiden mit dem der übrigen Hymenopteren, so ergeben sich folgende Resultate:



Kombinirte Längs- und Querschnitte durch den Penis von Vespa germ. (a, c) und Bombus (b, d). D.ej, Ductus ejaculatorius; P, Penis; P_1 , P_2 , Penisstäbe; Sp, Spatha; Vd, Vas deferens.

- 1) Die Valva interna ist bei Bombus fast vollständig reducirt.
- 2) An Stelle des Penisrohres beobachten wir zwei getrennte Stäbe, die nur durch einen schmalen Bogen zusammengehalten werden.

Beitr. zur Morphol. der männl. Geschlechtsanh. der Hymenopteren. 469

3) Der Ductus ejaculatorius ist anal stark erweitert und mit einer Chitinmembran austapeziert.

Ziehen wir diese Eigenthümlichkeiten in Betracht, so ist es nicht schwer, den scheinbar so anormal gebauten Begattungsapparat der Drohne richtig zu beurtheilen. Eine kurze Schilderung desselben wird die Deutung erleichtern.

Die im zwölften Segmente liegende weite Geschlechtsöffnung umfassen seitlich zwei dreieckige Zapfen (Fig. 6 P1), an die sich lateral und oral zwei kleine, aber stark chitinisirte Schüppchen (Fig. 6 Ve) innig anschmiegen. Zwischen den beiden medialen Zapfen senkt sich eine tiefe Tasche (Fig. 6 D.ej.) in den Körper hinein, die, im Innern mit einer in den einzelnen Abschnitten verschieden stark entwickelten Chitinlage ausgekleidet, oral in den engen Ductus ejaculatorius übergeht (vgl. die Abbildungen von MICHAELIS Taf. XXVI). Wie sind diese Stücke zu deuten? Da bei allen Apiden die Mündung des Ductus ejaculatorius zwischen den beiden Peniszapfen liegt, ist a priori anzunehmen, dass bei Apis die medialen Deckplatten (Fig. 6 P1, P2), welche die Geschlechtsöffnung umgreifen, den Penisstäben der übrigen Apiden zu vergleichen sind. Diese Vermuthung wird bei genauerer Untersuchung zur unzweifelhaften Gewissheit. Ich habe wiederholt darauf hingewiesen, dass bei allen Hymenopteren zwei orale Fortsätze den Penis als typische morphologische Merkmale auszeichnen. Da wir dieselben, wie Fig. 7 F deutlich zeigt, auch bei Apis gut ausgebildet finden, so können die fraglichen Stücke nur den Penisstäben der übrigen Apiden resp. dem Penisrohr der Vespiden etc. homolog sein. Bei Apis sind dieselben in so fern sehr primitiv gebaut, als ihnen jegliche stärkere Verbindung mit einander fehlt.

Hieraus ergiebt sich die morphologische Deutung der zwischen beiden Zapfen eingesenkten Penistasche sehr einfach und konsequent, denn dieselbe kann nichts Anderes vorstellen als den, allerdings außerordentlich stark erweiterten und chitinisirten Endabschnitt des Ductus ejaculatorius, den wir in schwächerer Ausbildung schon bei allen anderen Apiden geschildert haben (vgl. die Abbildungen bei Michaelis). Über die Natur der den beiden Peniszapfen lateral anliegenden gewölbten Schuppen (Fig. 7 Ve) können wir jetzt nicht mehr im Zweifel sein, da diese den Valvae externae homolog sein müssen, die bei Apis im Wachsthum stark hinter den Peniszapfen zurückgeblieben sind, während die Valvae internae, die schon bei Bombus kaum noch nachweisbar waren, überhaupt nicht mehr an-

gelegt werden. Ein deutlich abgesetzter Cardo ist an dem Begattungsapparate der Biene nicht zu erkennen, aber die Entwicklungsgeschichte wird später lehren, dass der verdickte orale Rand der Valvae (Fig. 7 C) als solcher zu deuten ist.

Für die Richtigkeit meiner Deutung der einzelnen Theile des Geschlechtsapparates von Apis wird die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung weitere unanfechtbare Beweise liefern.

Die Drohne nimmt somit keine Ausnahmestellung unter den männlichen Hymenopteren ein, sondern bildet nur das Endglied in der Reihe von Umbildungen, die wir an den Geschlechtsanhängen der übrigen Hymenopteren beobachten können. Der fremdartige Eindruck des Apparates wird nur dadurch bedingt, dass sich der Ductus ejaculatorius auf Kosten der äußeren Anhänge mächtig entfaltet hat.

Die Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren.

Nachdem ich unzweifelhaft festgestellt habe, dass ein einheitlicher Plan die Organisation der männlichen Geschlechtsanhänge beherrscht, gewinnt das Problem, ob dieselben Bildungen eigener Art sind, oder ob sie, wie der Stachelapparat, Beziehungen zum Hautskelette aufweisen, erhöhtes Interesse. Trotzdem die Lösung dieser Frage wiederholt versucht worden ist, muss dieselbe auch heute noch als eine offene bezeichnet werden, da den bisherigen Deutungsversuchen zu wenig exakte Studien zu Grunde liegen.

Kraepelin (3) und Dewitz (4), denen wir eingehende Arbeiten über den Stachelapparat verdanken, haben die männlichen Geschlechtsanhänge nur beiläufig untersucht. Kraepelin's morphologische Deutung des Kopulationsapparates ist durch sein Bemühen, denselben bei der Biene im Bau und in der Genese als völlig übereinstimmend mit dem Stachelapparat darzustellen, beeinflusst. Über die Entwicklung der männlichen Anhänge macht er folgende kurze Angaben. Auch die männliche Larve besaß Anfangs 13 Segmente 1. Da das 13. zur Bildung des Aftersegmentes verwendet wird und das 12. Rückensegment. wie beim Weibehen, bis auf einen schmalen Streifen schwindet, bildet sich die elfte Rückenschuppe zu einem Endsegmente aus. Die zehnte Bauchschuppe überwuchert, wie beim Weibehen, wenigstens die elfte, die zu einem schmalen Streifen verkümmert, der keine Zapfen hervortreibt. Die zwölfte Bauchschuppe lässt vier Ausstülpungen erkennen, die aber denen beim Weibehen an Größe bedeutend nachstehen. Die beiden mittleren Zapfen umschließen einen Längsspalt, die männliche Geschlechtsöffnung.

Dewitz hingegen giebt, ohne morphologische Fragen zu berühren, an, dass die männlichen Geschlechtsanhänge von Bombus und Cryptus migrator aus einem Zapfenpaare der zwölften Bauchschuppe hervorgehen. Mit dem Wachsthum der-

¹ Da Kraepelin den Kopf als Segment rechnet, zählt er 14 Segmente.

selben verkümmern bei Bombus die beiden letzten Segmente und ziehen sich unter die vorhergehenden. Das drittletzte Segment verkürzt sich nur auf der Bauchseite und rückt nur hier unter die voranliegenden, während beim Rückentheile eine erhebliche Verkümmerung und Einziehung nicht stattfindet. Bei Cryptus vollziehen sich die Veränderungen des Hautskelettes in ähnlicher Weise. Genauer hat Dewitz die Entwicklung nicht verfolgt.

Ohne diese Beobachtungen irgendwie zu berücksichtigen und ohne auch nur den Schein eines Beweises zu erbringen, behauptet André (5, I) in der Einleitung seines großen systematischen Werkes »Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algerie« (p. LXXXIV): »Les organes reproducteures offrent des appendices qui ne sont que ces segments modifiées.« Nach einer Abbildung zu urtheilen

betrachtet er den Cardo als siebente Rückenschuppe.

Der Auffassung Andre's tritt Verhoeff (10) schroff entgegen mit der Behauptung, dass Parameren (Valvae) und Ringstücke (Cardo) mit Segmentplatten nichts zu thun haben, sondern Bildungen eigner Art sind; denn bei allen niederen und mittleren Hymenopterenordnungen lassen sich alle erforderlichen oder doch wenigstens alle hier in Betracht kommenden Segmentplatten beobachten. Da bei Hymenopteren der Thorax (excl. Phytophaga) aus vier Segmenten besteht, bleiben nach Verhoeff für das Abdomen nur noch neun übrig, die er bei Ichneumoniden und Pompiliden nachweisen konnte, während bei höheren Ordnungen, wie Fossorien, Vesparien und Anthophilen das neunte resp. zehnte Abdominalsegment gleichzeitig mit den Cerci in Wegfall komme. Die genauere Begründung dieser Behauptung ist der Verfasser jedoch, so viel mir bekannt, bis heute schuldig geblieben.

In neuester Zeit studirte Michaelis (14) im hiesigen Institute die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Biene. Da er seine Aufmerksamkeit hauptsächlich der Bildung der im Körper liegenden Genitaltasche zuwendet, macht er über die Anhänge nur kurze Angaben. Er beobachtete, dass an der zwölften Bauchschuppe nur ein Zapfenpaar angelegt wird, das durch Spaltung in zwei neben einander liegende übergeht; aus den medialen entstehen die Deckplatten, aus den lateralen die Deckschuppen. Vergleichend-morphologische Fragen hat er nicht berührt.

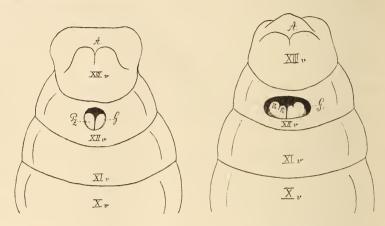
Da es völlig unmöglich war, auf Grund dieser spärlichen und widersprechenden Angaben die Frage nach dem morphologischen Werthe der männlichen Geschlechtsanhänge zu entscheiden, habe ich eingehende entwicklungsgeschichtliche Studien an Vespa germanica, Bombus und Apis angestellt, deren Resultate ich im Folgenden schildern will.

1. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germanica 1.

An Larven von 15,5 mm Länge (ohne Rücksicht auf die Krümmung des Körpers gemessen) beobachtete ich wenige Tage vor dem

¹ Das Material wurde folgendermaßen konservirt. Die den Zellen entnommenen Larven wurden in Wasser durch langsames Erwärmen auf 80°C. getödtet und fixirt. Bei dieser vorsichtigen Behandlung entweicht die Luft aus dem

Einspinnen an der Ventralseite des zwölften Segmentes die erste Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge (Textfig. a, G), indem nahe dem postsegmentalen Rande dieses Segmentes eine mediane, kreisförmige Partie der Epidermis sich in Gestalt einer unter der Körperoberfläche allseitig ausgeweiteten Tasche eingesenkt hat, die ich die Genitaltasche nennen will. Von der oralen Wand derselben ist ein



Textfig. 2a. Textfig. 2b.

Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germ. a, Stadium I; b, Stadium II; A, After;
G, Genitalanlage; Pz, Primitivzapfen; Ve, Valva externa; Vi, Valva interna.

Paar hohler Zapfen, Primitivzapfen (Textfig. 2 a, Pz), vorgewachsen, deren Spitzen schräg ventral und anal gerichtet sind. Die beiden Vasa deferentia, die schon früher als kleine Blindschläuche an der Epidermis entstanden sind und sich von ihr abgeschnürt haben, liegen als zwei blind geschlossene, kurze Epithelsäcke nahe der medialen Basis der Primitivzapfen, an die jederseits ein Tracheenast heranwächst.

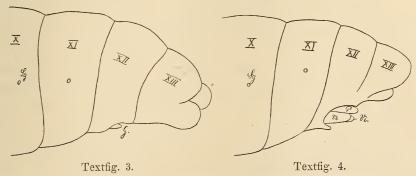
An dieser Genitalanlage treten bald Veränderungen auf. Die kreisförmige Öffnung der Genitaltasche wird weiter und nimmt die Gestalt eines langgestreckten Ovales an (Textfig. 2b, G). Gleich-

Tracheennetz in feinsten Bläschen, so dass Zerreißungen der Gewebe durch rasche Ausdehnung der eingeschlossenen Luft in Folge der plötzlichen Einwirkung hoher Wärmegrade vermieden werden. Der Zusatz einer Spur von Formalin zu dem heißen Wasser erhöht die Festigkeit und Färbbarkeit der Gewebe außerordentlich. Nach dem langsamen Erkalten des Wassers, wenn alle Larven zu Boden gesunken waren, wurden die Objekte durch stufenweise Behandlung mit Alkohol gehärtet und entwässert. Die in Paraffin von 52° eingebetteten Objekte wurden im Schnitt mit Hämalaun gefärbt und lieferten ganz vorzügliche Bilder, an denen kaum eine Schrumpfung zu beobachten war.

zeitig wird das distale Ende jedes Primitivzapfens durch einen vertikalen Einschnitt gespalten (Textfig. 2b), so dass wir jetzt je einen basalen Stamm und zwei distale Äste unterscheiden können. Wie die weitere Entwicklung lehrt, geht aus dem lateralen Ast die Valva externa (Textfig. 2b, Ve), aus dem medialen die Valva interna (Textfig. 2b, Vi) hervor. Von dem ursprünglichen Tracheenstamm ist inzwischen je ein Seitenast in das cölomatische Lumen der Anhänge hineingewachsen.

Während die makroskopische Betrachtung der nächsten Stadien abgesehen vom Größenwachsthum keine Umbildungen der Genitalzapfen erkennen lässt, lehren Schnittserien und Modelle, dass der ungetheilte Stamm jedes Primitivzapfens an seiner mediodorsalen Wand je einen, zunächst plumpen und platten, Auswuchs treibt, die primitive Anlage des Penisrohres (Fig. 8 P_1 , P_2). Die Entwicklungsgeschichte liefert also das interessante Resultat, dass der am fertigen Apparate so einheitlich erscheinende Penis aus getrennten symmetrischen Anlagen hervorgeht, die jedoch nicht als selbständige Bildungen, sondern als sekundäre Äste der Primitivzanfen auftreten.

Mit diesem Stadium haben die Larven ihre volle Größe erreicht und spinnen sich zur Verwandlung in die Nymphe ein.



Textfig. 3. Ursprüngliche Anordnung der Segmente. Sg, Stigma; G, Genitalanlage. Textfig. 4. Verschiebung der Segmente Stadium I. Ve, Valva externa; Vi, Valva interna; P, Penis.

Bald hernach erleidet die Anordnung der Segmente merkbare Veränderungen, indem sich die einzelnen, bisher nur durch flache Ringfurchen (Textfig. 3) von einander geschiedenen Segmente in einander zu schieben beginnen. Vor Allem zieht sich das dreizehnte Segment, das den After trägt, mehr und mehr unter die vorhergehenden, während die dorsale Hälfte des zwölften und die ventrale des elften schmäler werden (Textfig. 4). Gleichzeitig wächst die vor der Genitaltasche gelegene Körperwand des zwölften Segmentes (Textfig. 4 XII) analwärts zu einer die basalen Theile der Geschlechtsanhänge deckenden Schuppe aus.

Hand in Hand mit den Verschiebungen der Segmente gehen wichtige Veränderungen der Genitalanhänge. Die beiden Peniszapfen (Fig. $8P_1, P_2$) verwachsen zu einem einheitlichen breiten und abgerundeten Hohlgebilde (Fig. 9 P), an dem die ursprünglich paarige Natur noch durch eine flache, ventrale und dorsale Medianfurche zum Ausdruck kommt und das dem distalen Ende des fertigen Penis entspricht (Fig. 9). Ferner wird die erste Anlage des Cardo deutlich (Fig. 10 C). An der ventralen und lateralen Basis der Zapfen wuchert die Epidermis sehr stark und bildet einen einheitlichen, allmählich breiter werdenden, verdickten Halbringwulst, dem die Geschlechtsanhänge aufsitzen. Die Ausbildung des Cardo hat eine auffallende Lageveränderung des ganzen Apparates zur Folge. Während bisher seine Hauptachse mit derjenigen des Körpers einen stumpfen Winkel bildete, wird derselbe durch das Wachsthum des Cardo aus seiner schräg ventralen Neigung mehr und mehr aufgerichtet, so dass er später der Längsachse des Körpers parallel liegt.

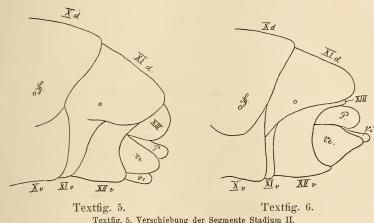
Da in diesem Stadium sämmtliche Theile des fertigen Apparates angelegt sind, und die weitere Entwicklung nur ihr Wachsthum und die feinere Modellirung fördert, bin ich schon jetzt zu der Behauptung berechtigt, dass die männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germanica lediglich durch sekundäre Differenzirung eines einzigen Anhangspaares entstehen. Dass das Hautskelett keinen Antheil an ihrer Bildung hat, bestätigt die weitere Entwicklung.

Unter der Larvenhaut geht allmählich die Verwandlung in die Nymphe vor sich. Die drei ersten Körpersegmente treten zum Thorax zusammen, mit dem später auch das erste Abdominalsegment verwächst. Löst sich dann die Nymphe aus der beengenden Hülle, so dehnt sich die vorher reich gefaltete Wand der Anhänge, so dass die ganze Anlage jetzt bedeutend größer erscheint. Während die Valvae externae sich mächtig entfaltet und lateral und dorsal gewölbt haben, sind die Valvae internae zu langen schmalen Gebilden ausgewachsen. Am Penis können wir deutlich einen dünneren Stiel und ein breites distales Ende unterscheiden. Die an seiner Ventralseite verlaufende mediale Furche ist tiefer geworden und lässt an

Beitr. zur Morphol. der männl. Geschlechtsanh. der Hymenopteren. 475

ihrem analen Ende eine Einsenkung in die Höhlung des Penisrohres erkennen, die Anlage des Ductus ejaculatorius.

Die einzelnen Abdominalsegmente schieben sich immer mehr in einander (Textfig. 5). Die elfte Bauchschuppe ist sehr schmal geworden (Textfig. 5 XIv), die zwölfte Rückenschuppe kaum noch nachweisbar (Textfig. 5 XII), während das Aftersegment fast vollständig durch die elfte Rückenschuppe verdeckt wird (Textfig. 5 XIII), so dass die Zapfenanlage jetzt die Hinterleibsspitze überragt. zeitig beginnt die Haut der äußerlich sichtbaren Segmente sich in Rücken- und Bauchschuppen zu differenziren (Textfig. 5).

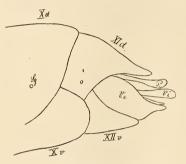


Textfig. 5. Verschiebung der Segmente Stadium II. Textfig. 6. Verschiebung der Segmente Stadium III.

Während die vorderen Körperabschnitte und ihre Anhänge allmählich ihre definitive Form annehmen, schreiten die bisher geschilderten Veränderungen des abdominalen Hautskelettes und der Geschlechtsanhänge in der angedeuteten Weise weiter. Die elfte Bauchschuppe wird zu einem schmalen Halbring (Textfig. 6 XIv), der sich dem präsegmentalen Rande der zwölften Ventralplatte innig anlegt, um später untrennbar mit ihr zu verwachsen. Der prägenitale Theil der zwölften Bauchschuppe wächst zu einer großen Schuppe aus (Textfig. 6 XIIv), die das Hinterleibsende ventral abschließt. zwölfte Rückenschuppe erkennt man weder auf Medianschnitten noch bei äußerer Betrachtung des Abdomens. Erst am fertigen Insekt finden wir Reste desselben in Gestalt zweier schmaler lateraler Stäbe wieder, die das Aftersegment übergreifen, das jetzt vollständig unter der elften Rückenschuppe verschwunden ist (Textfig. 6 XIII), so dass diese die dorsale Abschlussplatte des Abdomens bildet.

Die einzelnen Theile der Anhänge nähern sich in den groben Umrissen ihrer definitiven Gestalt. Der Cardo hebt sich deutlich durch die Dieke seiner Epidermis von der Wand der Zapfen ab; der Ductus ejaculatorius senkt sich tiefer in das Lumen des Penis ein, in dem sich wie in den Valvae zahlreiche Tracheen und einige Muskelbündel ansgebreitet haben.

Die Chitinisirung des Körpers, mit den Augen und Mundwerkzeugen beginnend, schreitet während der folgenden Stadien langsam



Textfig. 7.
Anordnung der Segmente am fertigen Insekt.

über Thorax und Abdomen hin. In der Anordnung der Skeletttheile treten nur noch geringfügige Änderungen auf, nachdem sich die Chitinringe der einzelnen Segmente deutlich in Rücken- und Bauchschuppen gegliedert haben (Textfig. 7). Die elfte Bauchschuppe ist unter der zehnten verschwunden (Textfig. 7). Die Intersegmentalmembran zwischen der elften und zwölften Bauchschuppe senkt sich median in Form einer engen

Tasche oralwärts tief in den Körper hinein. In ihr wird ein langer präsegmentaler Fortsatz der zwölften Ventralplatte, das Spiculum gastrale Verhoeff's, gebildet.

An den Anhängen beginnt die feinere Modellirung. Vor Allem fällt zunächst an der medialen Wand jeder Valva externa eine vom ventral-analen Ende schräg dorsal ansteigende Falte (Fig. 11 u. 12 Ms) auf, die binnen kurzer Zeit zu jener stark chitinisirten und behaarten Schuppe auswächst, welche bei Vespa den Penis dorsal übergreift (Fig. 13 Ms). Eine zweite Neubildung beobachten wir jederseits an der Grenze zwischen Penis und Valvae. Hier senkt sich die Epidermis in Gestalt zweier Schläuche tief in die Leibeshöhle ein (Fig. 14 F). Ihre Chitinauskleidung erstarrt zu den beiden für das Penisrohr so charakteristischen oralen Fortsätzen (Fig. 3 F). Ductus ejaculatorius ist inzwischen an die beiden Vasa deferentia herangewachsen und liegt denselben im Anfangstheile des Penisrohres (Fig. 14 D.ej. u. Vd) innig an, ohne jedoch mit ihnen zu kommuniciren. Wann und wie sich diese Kommunikation vollzieht, kann ich nicht angeben, da selbst auf den ältesten Stadien, die noch die Mikrombehandlung gestatten, immer eine deutliche Scheidewand zwischen den drei Kanälen vorhanden ist. Gleichzeitig senkt sich zwischen

dem Cardo und den Valvae eine Falte ein (Fig. 14 C), durch die beide deutlich von einander abgegliedert werden, um später nur durch eine zarte Membran verbunden zu bleiben.

Während sich im Inneren der Anhänge ein reiches Muskelsystem entfaltet, wird schließlich auf ihrer Oberfläche eine starke Chitinlage und an manchen Stellen ein dichtes Haarkleid abgeschieden, beginnend an den Valvae internae und den medialen Schuppen der Valvae externae, deren Wand zuletzt chitinisirt. Damit ist die Entwicklung des Geschlechtsapparates von Vespa beendigt, deren Studium uns zu dem wichtigen Resultate führt, dass die of Geschlechtsanhänge im Gegensatz zum Stachelapparate keine morphologischen Beziehungen zum Hautskelette eingehen, sämmtliche Theile derselben entstehen vielmehr durch Differenzirung eines einzigen Primitivzapfenpaares, das von der oralen Wand einer dem postsegmentalen Rande der zwölften Bauchschuppe benachbarten Genitaltasche vorwächst.

Nachdem ich die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge der Wespe klargelegt hatte, wurde ich durch die Untersuchung von MICHAELIS veranlasst, meine ontogenetischen Befunde mit den Ergebnissen bei Apis in Einklang zu bringen, in der Voraussetzung, dass die morphogenetische Vergleichung leicht durchführbar sein würde. Ich wurde jedoch bald eines Anderen belehrt, da es mir absolut unmöglich war, eine auch nur annähernd befriedigende Deutung zu geben. In Folge dessen stellte sich bald das Bedürfnis heraus, die Entwicklung des Geschlechtsapparates bei anderen Apiden zu studiren, um vielleicht so ein vermittelndes Glied zwischen Wespe und Biene zu finden. Da gerade bei Bombus der allgemeine Stiltypus des Begattungsorgans sehr stark modificirt ist, glaubte ich bei dieser Species den Schlüssel zur Lösung des vorliegenden Problems suchen zu müssen und wurde in meiner Vermuthung nicht getäuscht.

2. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Bombus.

Während Wespe und Hummel in der ersten Anlage der Geschlechtsanhänge völlig harmoniren, machen sich während der weiteren Entwicklung bei Bombus bald charakteristische Unterschiede geltend. Zunächst unterbleibt die distale Spaltung der Primitivzapfen in Valva interna und externa und es wird vom Primitivzapfen nur je ein dorsal-medialer Ast zur Bildung des Penis ab-

gegliedert (Fig. 15 P1). Mit der mächtigen Entfaltung der Valvae (Fig. 16 Ve) hält die Entwicklung der Penisanlagen gleichen Schritt; aber während dieselben bei Vespa frühzeitig zu einem einheitlichen Hohlgebilde verschmelzen, bleiben sie bei Bombus vollständig getrennt und wachsen zu zwei langen Zapfen aus (Fig. 16 P₁). Zwischen beiden senkt sich der mediale Grund der Genitaltasche blindsackförmig als erste Anlage des engen Ductus ejaculatorius (Fig. 16 D.ej.) ein. Gleichzeitig bildet sich der Cardo (Fig. 16 C) in ähnlicher Weise wie bei Vespa, aber in Form eines ventral und lateral schmalen, dorsal breiten Ringes, der sich später nur dorsal und lateral deutlich von den Valvae abgliedert. Gegen Ende der Nymphenzeit verschmelzen die basalen Theile der beiden Peniszapfen mit einander. Die dadurch um den Ductus ejaculatorius herum entstehende Höhlung weitet sich allseitig aus und wächst besonders oberhalb desselben zu einer langen gebogenen Zunge aus (Fig. 17 Sp), die später, stark chitinisirt, als Eigenthümlichkeit des männlichen Geschlechtsapparates von Bombus auffällt. Hoffer und Schmiede-KNECHT nennen sie Spatha. Der diesen Hohlraum durchziehende Endabschnitt des Ductus ejaculatorius (Fig. 17 D.ej.) erweitert sich beträchtlich und ist in älteren Stadien eben so wie der engere, orale Ductusgang durch eine dicht mit langen Haaren besetzte Chitintapete ausgezeichnet (Textfig. 1b). Während der letzten Entwicklungsstadien tritt an der ventral-medialen Wand der Valva externa, etwa an der gleichen Stelle, an welcher bei Vespa die Valva interna ihren Ursprung nimmt, eine annähernd quadratische Verdickung auf, durch deren oberflächliche Chitinisirung jene winzige Chitinschuppe gebildet wird, die ich oben (p. 467) als letzten Rest einer Valva interna gedeutet habe; ihre völlige Funktionslosigkeit am fertigen Apparate erklärt die späte Anlage sehr einfach.

Hand in Hand mit diesen Veränderungen der Primitivzapfen gehen die Verschiebungen der Hautskelettelemente. Während die elfte Rückenschuppe auch bei Bombus zur abdominalen Endplatte wird, sind die Bauchschuppen so stark über einander gerückt, dass nicht die zwölfte, sondern die zehnte Ventralplatte das Abdomen äußerlich abschließt. In Folge dessen werden die elfte und zwölfte Bauchschuppe, die nicht mit einander verwachsen, nur sehr schwach entwickelt. Zu den Geschlechtsanhängen treten sie niemals in Beziehung.

3. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsanhänge von Apis.

Überraschend leicht und einfach ergiebt sich jetzt die morphogenetische Deutung des Kopulationsapparates der Biene.

Auch bei Apis vollzieht sich in genau der gleichen Weise, wie bei Vespa und Bombus, an der zwölften Bauchschuppe die Bildung einer endständigen Genitaltasche, an deren oraler Wand ein einfaches Primitivzapfenpaar wuchert. Eine distale Spaltung der Anhänge erfolgt hier eben so wenig wie bei Bombus, wohl aber gliedert sich auch bei der Biene von der medialen dorsalen Wand der Zapfen je eine Wulst als Penisanlage ab (Fig. 18 P_1 , P_2). Aber im Gegensatz zu Bombus senkt sich zwischen den beiden Zapfenpaaren der Ductus ejaculatorius frühzeitig von vorn herein als weiter Schlauch tief in den Körper hinein (Fig. 18 D.ej.), um erst später einem engeren Gange den Ursprung zu geben Da die Entwicklung dieses Gebildes von Michaelis genau untersucht ist, brauche ich auf dieselbe hier nicht weiter einzugehen und kann mich auf die Schilderung des ferneren Schicksals der äußeren Anhänge beschränken, an deren Anlage sich sehr bald auffallende Verschiebungen bemerkbar machen. Während nämlich bei Bombus die Valvaezapfen sich mächtig entfalten, bleiben dieselben bei Apis in der Entwicklung vollkommen hinter den Penisanlagen zurück, die zu zwei großen, die Geschlechtsöffnung allseitig umfassenden, Zapfen auswachsen (Fig. 19 Ve u. P1, P2). An der Grenze zwischen denselben und den jetzt weit zurückliegenden, winzigen Valvae (Fig. 19 Ve) senkt sich die Epidermis in charakteristischer Weise, wie bei Vespa und Bombus, zur Bildung der oralen Penisfortsätze ein (Fig. 19 F). Gleichzeitig verdickt sich wie bei Vespa und Bombus der orale Rand jeder Valva beträchtlich (Fig. 19 C); diese primitiven Cardoanlag en gliedern sich jedoch niemals von den Valvae ab, sondern bleiben stets als einfache Randverdickungen erhalten (Fig. 7 C). Die Chitinringe der letzten Segmente betheiligen sich auch bei Apis in keiner Weise am Aufbau des männlichen Geschlechtsapparates. Ihre Verschiebungen gehen in ähnlicher Weise vor sich wie bei den oben genauer geschilderten Arten, da die zwölfte Rückenschuppe bis auf zwei laterale Reste, die Zangenstiele bei MICHAELIS, reducirt wird, bildet die elfte Dorsalplatte die letzte äußerlich erkennbare Rückenschuppe. Ventral schließt die zwölfte Bauchschuppe, von der die Peniszapfen vorragen, das Abdomen ab, während die elfte Ventralschuppe besonders medial stark verkümmert.

Indem ich hiermit die Reihe der ontogenetischen Studien schließe, kann ich als wichtigste Ergebnisse derselben folgende Thatsachen feststellen:

- 1) Nachdem meine auf vergleichend anatomische Betrachtungen basirte Deutung des Kopulationsapparates der Biene durch die morphogenetische Vergleichung eine Bestätigung gefunden hat, ist damit zum ersten Male der einheitliche Organisationsplan des männlichen Geschlechtsapparates aller Hymenopteren klar und unzweifelhaft bewiesen.
- 2) Zugleich ergiebt sich aber auch das nicht minder interessante Resultat, dass die männlichen Geschlechtsanhänge im Gegensatz zum Stachelapparate nicht die geringsten Beziehungen zum Hautskelette eingehen, sondern durchaus Bildungen eigener Art sind, deren sämmtliche Theile durch Differenzirung eines einzigen Primitivzapfenpaares entstehen.

Da aus den ontogenetischen Befunden die vollkommene Unabhängigkeit des Kopulationsapparates vom Hautskelette des vorletzten Körpersegmentes erhellt, lässt sich a priori annehmen, dass auch am fertigen Insekt alle erforderlichen abdominalen Bauch- und Rückenschuppen vorhanden sein müssen. Wie schon Verhoeff (8) behauptete, ist dies thatsächlich der Fall. Da aber die letzten Segmentringe der Aculeaten stark reducirt und in einander geschoben sind, müssen wir das Hautskelett der Terebrantier studiren, deren abdominale Chitinringe, wenig über einander gelagert, sämmtliche Bauch- und Rückenschuppen deutlich erkennen lassen. An der Hand einer Tabelle, in die ich die wichtigsten Resultate meiner vergleichendanatomischen Untersuchung eingetragen habe, will ich zum Schluss den Bau des abdominalen Hautskelettes männlicher Hymenopteren in aller Kürze erläutern (Tabelle III, p. 481).

Bei Sirex und Cimbex zähle ich sieben deutlich in Bauch- und Rückenschuppen gegliederte Segmentringe. Die elfte Rücken- und zwölfte Bauchschuppe sind als Abschlussplatten des Abdomens charakterisirt. Letztere bildet eine stark gewölbte, anal spitz ausgezogene große Schuppe, welche die Geschlechtsanhänge ventral und lateral umschließt, während die zwölfte Rückenschuppe auf zwei größere laterale, durch einen ganz schmalen medianen Steg verbundene, Platten reducirt ist, an die sich das mit zwei Analtastern bewehrte Aftersegment anschließt.

Tabelle III

Stigmen	V d—XI d				
их	XIII mit Analtaster Laster				
g	zwei größere la- terale Platten, die median dümhläu- tig verbund. sind — laterale Reste Reste Reste? — — laterale Reste — — — — laterale Reste — — — zwei hammerför- mige Stäbe				
V XII	groß, stark gewölbt große runde Platte mit kurzem medio-ora-len Fortsatz stark modific., drei lange orale Fortsitze XIV konform mit langem oralen Fortsatz mit kurzem oralen Fortsatz satz rundliche Platte mit kurzez satz rundliche Platte mit kurzez zem oralen Fortsatz xIV ähnlich mit oralem Fortsatz				
70	XI d				
v XI	klein klein und schmal schmal, mit XII v ver- wachsen V—X stark modificirt zwei Stücke, durch Mem- bran verbunden stark modificirt XI schmale Spange XI klein zwei laterale Stücke, me- dian häutig verbunden				
V—X	X—X				
Species	Sirex gigas u. spectrum Cimbex variabilis Formica Discolia 4-punctata Pompilus viaticus Vespa crabro Odynerus pariet. Colletes fodiens Dasypoda Anthidium Anthidium Anthophora Panurgus Bombus (Java) Bombus lapid.				

Die elfte Rückenschuppe der Aculeaten schließt stets das Abdomen dorsal ab, die elfte Bauchschuppe dagegen zeigt ein sehr wechselndes Verhalten. Bei Formiciden und einigen Apiden, den vorherliegenden Schuppen konform, ist sie in anderen Fällen zu einer schmalen Spange reducirt, die bei Vespiden mit der zwölften Bauchschuppe verwachsen ist. Bei einer javanischen Bombusart, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Will-Erlangen verdanke, beobachtete ich dieselbe als selbständigen starken Chitinbogen. Form zweier lateraler, durch schwächere Chitinhaut verbundene. Platten tritt dieselbe bei Apis und Anthidium auf. Die zwölfte Bauchschuppe ist meist stark modificirt und durch einen oder mehrere orale Fortsätze ausgezeichnet. Deutliche Reste der zwölften Rückenschuppen sind nachweisbar, wie aus der Tabelle III hervorgeht, bei Vespiden, Pompiliden und manchen Apiden. Das Aftersegment ist in Folge seiner schwachen Chitinisirung nur in seltenen Fällen deutlich zu erkennen. Analtaster fehlen allen Aculeaten mit Ausnahme der Formiciden.

Berücksichtigt man die Resultate meiner vergleichend-morphologischen Untersuchung des abdominalen Hautskelettes weiblicher Hymenopteren (15), so lässt sich nicht leugnen, dass die starken Modifikationen, denen in beiden Geschlechtern die Chitinringe des elften und zwölften Larvensegmentes während der Subimaginalzeit unterliegen, zum Theil in analoger Weise vor sich gehen. Besonders deutlich tritt dies an der zwölften Rückenschuppe hervor, da dieselbe beim Männchen und beim Weibchen das Bestreben zeigt, in zwei laterale Stücke zu zerfallen. Bei weiblichen Terebrantiern als einheitliches » Epipygium « erhalten, ist dieselbe bei Aculeaten auf zwei laterale, »quadratische Platten« reducirt, die oft durch einen präsegmentalen Bogen zusammengehalten werden. Eben so beobachtet man beim Männchen bisweilen Rudimente der zwölften Rückenschuppe in Gestalt lateraler Platten und Stäbe, am deutlichsten bei Terebrantiern (Sirex, Cimbex), aber auch bei manchen Aculeaten (Apis, Vespa). In den meisten Fällen ist diese Schuppe jedoch beim Männchen völlig verkümmert, da sie weder zu den Anhängen in Beziehung tritt, noch auch in Folge der mächtigen Entwicklung der elften Rückenschuppe als Endplatte des Abdomens irgend welche Bedeutung hat.

Ein anderes Verhalten zeigt aber die elfte Bauchschuppe. Während dieselbe im weiblichen Geschlechte stets bis auf die präsegmentale und laterale Randleiste, die als Stechborstenbogen und Winkel

dem Stachelapparate angefügt werden, reducirt ist, erscheint sie bei den Männchen meist ansehnlich, und wenn auch bisweilen (javanische Bombus, Apis, Vespa) schmale präsegmentale und laterale Reste der elften Ventralplatte auffallen, so ist sie doch in der Regel als vollständige, wenn auch oft schwach chitinisirte Bauchschuppe vorhanden.

Wesentlich verschieden sind ferner die elfte Rücken- und zwölfte Bauchschuppe beim Männchen und Weibchen gestaltet.

Die elfte Rückenschuppe, die bei weiblichen Terebrantiern zwar als äußerlich sichtbare, einheitliche, Schuppe den vorhergehenden angereiht, bei Aculeaten aber sammt dem Stachelapparate in den Körper hineingezogen und mehr oder weniger vollständig in zwei laterale Stücke zerfallen ist, bildet beim Männchen stets die stark entwickelte dorsale Abschlussplatte des Abdomens.

Die zwölfte Bauchschuppe weiblicher Hymenopteren ist eben so wie die elfte unter Anpassung an die veränderte Funktion als ein Komplex von unter einander zusammenhängenden Platten und Bogen (oblonge Platten, Rinnenwulst und Schienenbogen) an den Stachelapparat herangetreten, während im männlichen Geschlechte eine entsprechende Gliederung vollkommen vermisst wird und der prägenitale Theil dieser Ventralplatte stark chitinisirt, um unter mannigfachen specifischen Modifikationen das Abdomen ventral sichtbar abzuschließen.

Die Homologie der männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren.

Es erübrigt mir noch, die Frage zu erörtern, ob wir den weiblichen Stachelapparat und die männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren als morphologisch gleichwerthige Bildungen betrachten dürfen. Oberflächliche anatomische Studien oder einzelne, aus dem genetischen Zusammenhange herausgerissene, entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen haben die wenigen Autoren, die diesem Probleme näher getreten sind, verleitet, die Homologie der Gonapophysen in beiden Geschlechtern zu behaupten.

BURMEISTER (1) hat nach seiner eigenen Angabe zuerst diese Ansicht vertreten. Die weibliche Scheide werde in allen Fällen eben so gut wie die männliche Ruthe aus Horngräten und -Leisten gebildet, welche durch weiche Haut verbunden seien. Treten diese Gräten über den Hinterleib hervor, so bilden sie den Legestachel oder die Legescheide, welche in ihrem ganzen Bau die unverkennbarste Ahnlichkeit mit dem Penis habe. Ja selbst die männlichen Zeugungstheile der Wespen stimmen sogar in der Zahl und Lage der einzelnen Stücke ganz überein mit dem Stachel der Weibehen, so dass die Behauptung nicht mehr gewagt erscheine, dass der Legeapparat, als übereinstimmend im Bau mit der Ruthe, der Clitoris höherer Thiere entspreche.

Während den phantastisch-theoretischen Betrachtungen Burmeister's nur ungenügende grob-anatomische Studien zu Grunde liegen, basirt der Versuch Kraepelin's (3), das vorliegende Problem zu lösen, auf entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen an der Biene, dem denkbar ungünstigsten Objekte für derartige Studien. Ausgehend von der Annahme, dass im männlichen Geschlechte, eben so wie im weiblichen, die elfte Bauchschuppe und der zwölfte Segmentring zum Geschlechtsapparate gehören, ließ Kraepelin sich durch die Beobachtung, dass auch an der zwölften Bauchschuppe der Drohne zwei Paar von Zapfen angelegt würden, verleiten, die Homologie folgender Theile der männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge zu behaupten:

ð	Peniszapfen,	Valvae	XIv	XIIv	XIId
φ	Stachelrinne,	Stachelscheiden	Winkel + Stachelrinnenbogen + Stechbortenschenkel,	Rinnenwulst	∫ Quadrati- \sche Platte.

Diese Deutung ist heute nicht mehr berechtigt nach den Ergebnissen der Untersuchungen von Michaelis und mir, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, dass sich das Hautskelett nicht am Aufbau der männlichen Geschlechtsanhänge betheiligt und dass an der zwölften Bauchschuppe bei allen Hymenopteren nur ein Paar Anhänge entstehen, deren weitere Differenzirung allerdings, besonders bei Apis, die Anlage von vier gesonderten Zapfen vortäuschen kann.

Damit fallen auch diejenigen Argumente, die Kraepelin glaubte aus seinen Befunden an Zwitterbienen ableiten zu können. Herr Prof. Dr. Kkaepelin war so liebenswürdig, mir die Präparate, die er seinen Abbildungen zwitteriger Apparate zu Grunde legte, zur Verfügung zu stellen, wofür ich demselben auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche. So interessant diese Bildungen an sich sind, für die Homologie des Stachelapparates und der männlichen Geschlechtsanhänge liefern sie keine schlagenden Beweise, denn zwei derselben scheinen mir nichts weiter zu sein als mehr oder weniger unvollkommen entwickelte Legestachel, während

Beitr. zur Morphol. der männl. Geschlechtsanh. der Hymenopteren. 485

aus dem dritten mit vollständigem Penis und halbem Stachel nichts zu erschließen ist.

In neuester Zeit hat Heymons (13) die vorliegende Frage flüchtig gestreift. Wenn man die Geschlechtsanhänge, so meint er, nicht auf embryonale Extremitätenanlagen zurückführe, sondern als einfache Hautausstülpungen betrachte, so könne man wenigstens in den Grundzügen eine morphologische Übereinstimmung zwischen den Legeapparaten der Weibchen und den männlichen Geschlechtsanhängen annehmen, zumal beide im Wesentlichen aus denselben Hypodermiswucherungen hervorgehen.

Da generell alle Anhänge des Insektenkörpers als Hautausstülpungen angelegt werden, ist es mir nicht recht verständlich, warum Heymons zu dieser denkbar allgemeinsten Eigenschaft seine Zuflucht nimmt, um, wie es scheint, den Gedanken an eine Homologie der männlichen und weiblichen Geschlechtsanhänge nicht ganz aufgeben zu müssen. Wenn diese Eigenthümlichkeit für die morphologische Übereinstimmung zweier Anhangsbildungen ausschlaggebend sein soll, so steht ja damit auch der Homologisirung der Gonapophysen mit den Extremitäten Thür und Thor offen, denn Epidermiswucherungen sind doch die Brustbeine sicher eben so gut, wie die Geschlechtsanhänge.

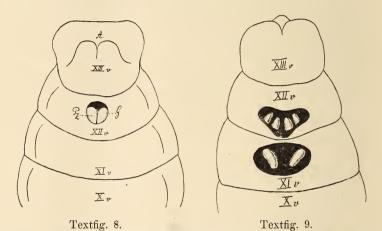
Daraus geht hervor, dass von den genannten Autoren auch nicht der geringste positive Beweis für die Homologie der männlichen und weiblichen Gonapophysen erbracht ist. Zum Schlusse will ich diejenigen Thatsachen präcisiren, die meiner Ansicht nach wenigstens für die Hymenopteren die morphologische Übereinstimmung dieser Organe unbedingt ausschließen.

Da der Stachelapparat, wie ich in einer früheren Arbeit ausführlich dargelegt habe, zum Theil aus einem Paar Anhängen der elften und zwei Paaren der zwölften Bauchschuppe, zum Theil aus der diesen benachbarten Körperhaut hervorgeht, während sich aus der vorliegenden Untersuchung ergiebt, dass sich sämmtliche Theile der reichgegliederten männlichen Geschlechtsanhänge lediglich auf ein einziges Auswuchspaar der zwölften Bauchschuppe zurückführen lassen, so können beide Apparate als Ganzes unmöglich homolog sein. Nichtsdestoweniger ist die Frage berechtigt, ob nicht wenigstens die Anhänge der zwölften Bauchschuppe in beiden Geschlechtern homolog sind.

Im weiblichen Geschlechte werden, wie Dewitz (4) und Kahlen-

BERG (12) nachgewiesen haben, an dieser Bauchschuppe vier von Anfang an getrennte Zapfen angelegt, im männlichen dagegen nur zwei unmittelbar neben der ventralen Medianlinie. Da von den vier weiblichen Gonapophysen nur die beiden medialen, die zur Stachelrinne verschmelzen, hier in Betracht kommen können, so müssen wir untersuchen, ob die Stachelrinne und der ganze männliche Geschlechtsapparat, so heteromorph beide auch im ausgebildeten Zustande sind, nicht vielleicht in der ersten Anlage vergleichbar sind.

Aber schon in den jüngsten Entwicklungsstadien machen sich durchgreifende Verschiedenheiten bemerkbar.



Textfig. 8. Anlage der männlichen Geschlechtsanhänge von Vespa germ. G. Genitaltasche.
Textfig. 9. Anlage des Stachelapparates von Vespa germ.

Wie ein Blick auf die Textfiguren 8 und 9 deutlich erkennen lässt, liegt die männliche Genitalgrube bei Vespa durchaus endständig, d. h. sehr nahe am postsegmentalen Rande, während die weibliche Geschlechtsanlage vorderständig ist. Da von Graber (8) und Haase (9) darauf hingewiesen wurde, dass die wechselnde Lage der Anhänge an den Segmenten ein Hindernis für ihre Homologisirung bilde, glaube ich auch im vorliegenden Falle nachdrücklich auf dieses unterschiedliche Merkmal aufmerksam machen zu müssen.

In der Genitalgrube beider Geschlechter entsteht zunächst in genau der gleichen Weise, wie etwa die Thorakalbeine oder die Flügel angelegt werden, durch Epidermiswucherung ein Zapfenpaar, indem an diesen Stellen ein der späteren Entfaltung der Anhänge adäquates Baumaterial angehäuft wird. Diese generelle Thatsache berechtigt uns jedoch durchaus nicht, die männlichen und weiblichen Gonapophysen zu homologisiren, zumal ihre weitere Entwicklung vollständig differente Wege einschlägt. Während das winzige Zapfenpaar der weiblichen Anlage, neben dem schon frühzeitig je ein selbständiger lateraler Anhang sprosst, zu einer schmalen Stachelrinne verwächst, bildet sich das von Anfang an mächtige Primitivzapfenpaar der Männchen durch sekundäre Spaltung und Gliederung zu jenem komplicirten Geschlechtsapparate um, den wir am fertigen Insekt bewundern.

Endlich ist auch die verschiedenartige Umbildung der zwei vorletzten Segmente als ein wichtiger Grund gegen die Homologisirung der Geschlechtsanhänge anzuführen.

Ich komme mithin zu dem Schlusse, dass der Stachelapparat und die männlichen Geschlechtsanhänge weder in toto noch in ihren Theilen irgend welche morphologische Übereinstimmung erkennen lassen. Beide sind total differente Bildungen. Es war also ein verfehlter Versuch, die bei Säugethieren unzweifelhaft bestehende Homologie der äußeren Geschlechtstheile beider Geschlechter ohne eingehende Prüfung auch für die Ordnung der Hymenopteren als gültig zu behaupten.

Erlangen, November 1899.

Litteraturverzeichnis.

- 1. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
- 2. Léon Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et Neuroptères. Mém. de l'acad. des sc. sav. étrangers. 2 e Série. T. VII. p. 404. 1841.
- Kraepelin, Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere. Diese Zeitschr. Bd. XXIII. p. 289. 1873.
- Dewitz, Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legescheide einiger Hymenopteren und der grünen Heuschrecke. Diese Zeitschr. Bd. XXV. p. 174. 1875.
- 5. André, Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algerie. 1882-1896.
- 6. SCHMIEDEKNECHT, Apidae europaeae. Berlin 1882-1884.
- 7. Hoffer, Die Hummeln Steiermarks. Graz 1883.
- 8. Graber, Über Polypodie bei Insektenembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. p. 586, 1888.

- E. Haase, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. Bd. XV. p. 331. 1889.
- Verhoeff, Finden sich für die Laminae basales der männlichen Coleopteren Homologa bei Hymenopteren? Zool. Anz. XVI. p. 407. 1893.
- M. Kluge, Das m\u00e4nnliche Geschlechtsorgan von Vespa germanica. Arch. f\u00fcr Naturgesch. Jahrg. LXI. p. 159. 1895.
- Kahlenberg, Über die Entwicklung des Stachelapparates etc. bei der Honigbiene. Dissertation. Erlangen 1895.
- HEYMONS, Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. p. 178. 1896.
- MICHAELIS, Bau und Entwicklung des m\u00e4nnlichen Begattungsapparates der Honigbiene. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. p. 438—459. 1900.
- ZANDER, Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI, 2. p. 289. 1899.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet:

blau = Penis, gelb = Valva interna. violett = Ductus ejaculatorius, griin = Cardo. roth = Valva externa, A. After; P. Penis; C. Cardo: P_1 , P_2 , Peniszapfen; D.ej, Ductus ejaculatorius; Sp. Spatha; F. oraler Penisfortsatz; Vd. Vas deferens: Gt, Genitaltasche: Ve. Valva externa; Ms, mediale Schuppe der Valva ex-Vi, Valva interna. terna;

Tafel XXVII.

- Fig. 1. Männliche Geschlechtsanhänge von Sirex gigas, ventral,
- Fig. 2. Discolia 4-punctata, ventral,
- Fig. 3. Vespa germanica, rechte Hälfte von innen gesehen.
- Fig. 4. Valvae von Anthophora, ventral.
- Fig. 5. Männlicher Geschlechtsapparat von Bombus, rechte Hälfte von innen.
- Fig. 6. Hinterleibsende einer Drohne, anal-lateral gesehen.
- Fig. 7. Geschlechtsanhänge von Apis, rechte Hälfte von innen.
- Fig. 8—10, 15—19 sind nach Konstruktionsmodellen gezeichnet. Fig. 8—14, Vespa germanica.
- Fig. 8. Geschlechtsanhänge von der Dorsalseite, paarige Anlage des Penis $P_1,\ P_2$). 40:1.
 - Fig. 9. Verschmelzung der Penisanlagen. Dorsalansicht. 25:1.
- Fig. 10. Die dorsale Hälfte des der Fig. 9 zu Grunde liegenden Modelles abgetragen, um die Anlage des Cardo sichtbar zu machen (C). 25:1.
 - Fig. 11. Mehr analer \ Querschnitt durch die Geschlechtsanhänge, erste An-
 - Fig. 12. Mehr oraler / lage der medialen Schuppe (Ms) der Valva externa.

Beitr. zur Morphol. der männl. Geschlechtsanh. der Hymenopteren. 489

Fig. 13. Querschnitt, mediale Schuppe vollständig ausgebildet.

Fig. 14. Transversalschnitt durch den Geschlechtsapparat: Anlage der oralen Penisfortsätze (F), Beziehungen des Ductus ejaculatorius (D.ej) zu den Vasa deferentia (Vd), Abgliederung des Cardo (C) von den Valvae externae (Ve).

Figg. 15—17. Bombus.

Fig. 15. Primitivzapfen mit Penisanlage (P_1) von der Medialseite gesehen. 40:1.

Fig. 16. Zapfen derselben Seite, älteres Stadium. Anlage des Ductus ejaculatorius (D.ej), des Cardo (C) und des oralen Fortsatzes des linken Peniszapfens (F). 30:1.

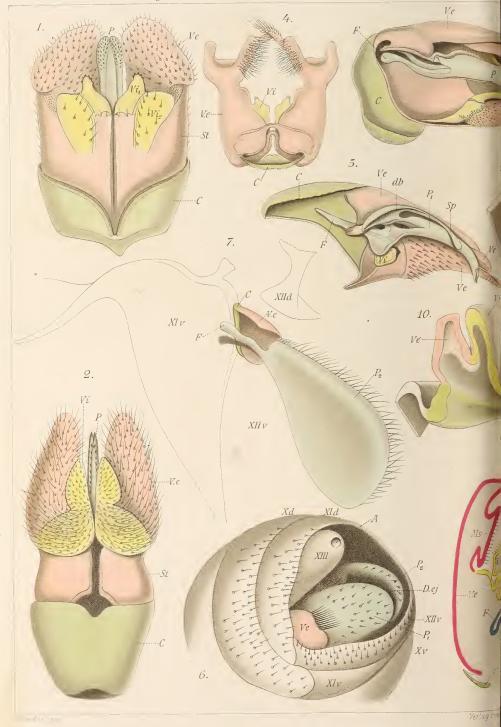
Fig. 17. Linke Penishälfte, Verschmelzung der basalen Theile der Peniszapfen (Sp). Erweiterung des in dieser Höhlung liegenden Ductusabschnittes (D.ej). 30:1.

Fig. 18 und 19. Apis.

Fig. 18. Anlage der Peniszapfen (P_1, P_2) an der dorso-medialen Wand der Primitivzapfen, zwischen denen sich der Ductus als weiter Schlauch (D.ej) einsenkt. Dorsalansicht. 40:1.

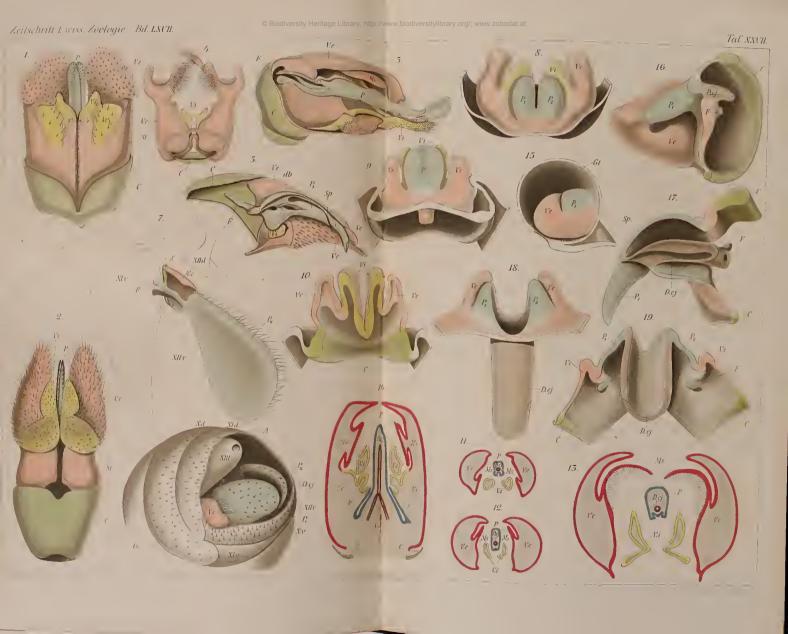
Fig. 19. Ventrale Hälfte eines Modelles, das die Verschiebung der Penisanlagen (P1, P2) und der Valvae, sowie die Anlage des Cardo (C) und der oralen Penisfortsätze (F) zeigt.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXVII.



Taf. XXVII.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1899-1900

Band/Volume: 67

Autor(en)/Author(s): Zander Enoch

Artikel/Article: Beiträge zur Morphologie der männlichen

Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. 461-490