© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven.

Von

Dr. **F. Ris** in Mendrisio (Tessin).

Mit 13 Abbildungen im Text.

Die Zusammenstellung von noch unbeschriebenen anatomischen Einzelheiten, die sich uns bei einer darauf gerichteten vergleichenden Untersuchung der verschiedenen Libellengruppen ergeben haben, ist nicht der alleinige Zweck, den diese kleine Arbeit verfolgt; wir möchten ebenso sehr die systematischen, resp. phylogenetischen Schlussfolgerungen betonen, die sich aus denselben ergeben. Diese bringen zwar nichts wesentlich Neues, dagegen wünschenswerthe Bestätigung aus andern Thatsachenreihen gewonnener Schlussfolgerungen und daneben in Detailpunkten die eine und andere neue Fragestellung.

Die Kenntniss der Anatomie und Biologie der Odonaten sowie die systematischen Arbeiten über diese Insectengruppe können im Ganzen als recht vorgeschrittene bezeichnet werden. Die Grösse und die auffallende Lebensweise dieser Thiere, die verhältnissmässig leichte Zugänglichkeit der verschiedenen Stadien ihrer Metamorphose haben von Alters her zahlreichere Beobachter auf sie gelenkt, als manchem andern Zweige des grossen Orthopterenstammes zu Theil wurden. Die grossen Biologen des vorigen Jahrhunderts, wie Réaumur und Rösel, dann näher unserer Zeit Léon Dufour, Hagen, Siebold und noch manche andere, haben die Biologie der Libellen studirt, wobei stets die sehr eigenthümlichen Fortpflanzungsverhältnisse und dann die merkwürdige Einrichtung des Respirationssystems eines grossen Theils der Larven besondere Beachtung gefunden haben. Die systematischen Arbeiten von de Selys-Longchamps, Hagen, Brauer haben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in musterhafter Weise eine Uebersicht des aus der ganzen Welt bekannten Artenmaterials geschaffen. Die Zutheilung der verschiedenen bekannten Larvenformen zu den entsprechenden Gruppen der Imagines ist in allen wesentlichen Punkten gesichert; schon Réaumur und Rösel haben in grossen Zügen das Richtige gekannt und beschrieben; dann findet sich eine ganz hervorragende Arbeit über dieses Thema in der Stett. Entom. Zeitung, 1853 (V. 14), wo Hagen in der bescheidenen Form eines Referates über eine wesentlich anatomische (und als solche sehr tüchtige) Arbeit Léon Dufour's (in: Ann. Sc. Nat. [3] V. 17, 1852) die Larven sämmtlicher mitteleuropäischen Libellengruppen classificirt und manche bis auf die Species genau beschreibt. Diese Studien über die Libellenlarven setzte Hagen in spätern Jahren fort (in: Trans. Amer. Ent. Soc., V. 12, 1885), und unter seinen Auspicien erschienen auch die 3 schönen Hefte von Cabot: The immature state of the Odonata (in: Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge Mass., 1872 [Gomphina], 1881 [Aeschnina], 1890 [Cordulina]), welche genaue Beschreibungen, so weit möglich bis auf die Species hinaus, und gute Abbildungen vieler Arten aus der ganzen Welt bringen.

Von zusammenfassenden Arbeiten ist der classischen „Revue des Odonates ou Libellules de l'Europe" (Liége 1850), welche aus der gemeinsamen Arbeit von de Selys und Hagen hervorgegangen ist, neuerdings eine ähnliche Ziele verfolgende Arbeit von P. P. Calvert (in: Trans. Amer. Ent. Soc., V. 20, 1893) gefolgt, die sich auf die (der mitteleuropäischen geographisch ungefähr entsprechende) Libellenfauna Pennsylvaniens bezieht. Ist jenes ältere Buch unübertrefflich im Detailstudium der Arten und ihrer Lebensweise, so bringt die neue amerikanische Uebersicht, dem Zug der Zeit folgend, weit mehr anatomisch-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Einzelheiten (aus denen eigene, sorgfältige Arbeit des Verfassers vielfach zu Tage tritt), während sie in Bezug auf Artbeschreibung, faunistische und biologische Details viel kürzer gehalten ist als die „Revue des Odonates".

Es kann also für die Anatomie, Biologie und Systematik der Odonaten in ihrem Zusammenhang auf die Literatur, besonders auf die zwei zuletzt citirten zusammenfassenden Arbeiten verwiesen werden, und wir können uns hier mit der Wiedergabe dessen begnügen, was für das Verständniss des Zieles unserer Untersuchung absolut nothwendig ist. Das ist in erster Linie eine kurze Uebersicht über die Systematik der Libellen mit Berücksichtigung ihrer Larven, da wir, wie schon gesagt, mit unsern Studien systematisch-phylogenetische Gesichtspunkte vor Augen haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Ordnung der Odonata ist von allen andern Insectengruppen durch breite Räume getrennt; keine Verbindungsglieder nach irgend einer Seite sind erhalten geblieben. Von den zwei andern Gruppen amphibischer Pseudo- (d. h. hemimetaboler) Neuropteren, den Perliden und den Ephemeriden, lässt nur diese zweite noch einige Merkmale entdecken, die an den gemeinsamen Ursprung erinnern dürften. In diesem Sinn ist wohl die überaus eigenthümliche Verkümmerung der Fühler zu fast rudimentären Organen sowie die damit parallel gehende hervorragende Entwicklung des Gesichtsorgans zu deuten, welche den Odonaten und Ephemeriden gemeinsam sind und einzelne Autoren veranlasst haben, die beiden Ordnungen zur Gruppe der Subulicornia zu vereinigen. Doch sind sonst kaum mehr Berührungspunkte zwischen den beiden Formenreihen übrig geblieben, da beide in biologischer Beziehung in ganz anderer, geradezu entgegengesetzter Entwicklungsrichtung gegangen: Bei den Odonaten finden wir eine kräftig gebaute, langlebige, intensiv sich bewegende, von der Beute anderer fliegender Insecten lebende Imago, den Typus eines activen, energisch handelnden Insects; bei den Ephemeriden ist dagegen die Imago so zu sagen atrophirt, ein federleichtes, schwächliches Geschöpf, unfähig Nahrung aufzunehmen, in seiner Existenz auf wenige Tage, ja Stunden begrenzt, das Schwergewicht der Existenz auf das Larvenleben verlegt. So finden wir auch das hoch entwickelte Auge bei den Libellen in beiden Geschlechtern, als eine nothwendige Ausstattung im Kampf ums Dasein des Individuums; bei den Eintagsfliegen ist dagegen die oft wunderbare Augenentwicklung auf das männliche Geschlecht beschränkt, da ihr kaum eine andere Bedeutung zukommt, als das Sichfinden der Geschlechter zu befördern. — Wir würden die Vergleichung noch weiter ausdehnen können, aus der hervorgeht, dass auch dieser den Odonaten nächstverwandte Insectenstamm sich heute fast unendlich weit von jenen entfernt hat.

Um das relative Alter der einzelnen Libellengruppen zu bestimmen, können wir demnach von der Vergleichung mit andern Insectenordnungen wenig erwarten; wir werden uns an die Vergleichung derselben unter einander zu halten haben, alterthümliche gegen modernere Merkmale, ursprüngliche gegen modificirte und specialisirte Eigenschaften abwägen müssen.

Die gegenwärtig gültige Eintheilung der Odonata in grössere Gruppen (wie sie z. B. Calvert l. c. bringt, und wie sie sich bis auf eine kleine Modification schon seit langer Zeit anerkannt findet) ist die folgende:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ordnung: Odonata.
- Unterordnung I: Zygoptera.
  - Familie 1: *Agrionidae.*
    - Unterfamilie 1: *Calopteryginae.*
    - „ 2: *Agrioninae.*
- Unterordnung II: Anisoptera.
  - Familie 2: *Aeschnidae.*
    - Unterfamilie 3: *Gomphinae.*
    - „ 4: *Cordulegastrinae.*
    - „ 5: *Aeschninae.*
  - Familie 3: *Libellulidae.*
    - Unterfamilie 6: *Cordulinae.*
    - „ 7: *Libellulinae.*

Diese Eintheilung ist im Ganzen eine natürliche, wenn auch durchaus nicht zu verkennen ist, dass die einzelnen Unterabtheilungen in sich keineswegs in gleicher Weise homogen sind. So sind die Unterfamilien der *Calopteryginae* und ganz besonders die der *Agrioninae* aus viel weiter aus einander liegenden Elementen aufgebaut als z. B. die überaus homogene Masse der *Libellulinae* oder der *Aeschninae.* Ferner stehen z. B. innerhalb der Familie der *Aeschnidae* die 3 Unterfamilien einander viel ferner als etwa die *Cordulinae* und die *Libellulinae* in der Familie der *Libellulidae.* Doch sind dies Mängel, die jeder systematischen Gruppirung mit Nothwendigkeit anhaften und die den Werth dieser schon von den ältern Autoren gegebenen Eintheilung nicht herabsetzen können. — Die Ausscheidung der Cordulegastrinen (die de Selys bei den Gomphinen lässt), welche auf Hagen zurückzuführen ist, erscheint uns durchaus nothwendig, und sehr wahrscheinlich wird ihnen später (wenn einmal die Larve bekannt wird) noch ein weiterer Theil der de Selys'schen Gomphinen, die *Petalura*-Gruppe, als eigene Unterfamilie folgen müssen.

Auf die specificirte Begründung der vorliegenden Eintheilung verzichten wir, um nicht oft Gesagtes unnöthig zu wiederholen; wir verweisen dafür auf die citirten systematischen Arbeiten. Dagegen wird es für unsere Untersuchung von grossem Werth sein, das Vorkommen einer Reihe wichtiger Merkmale durch die ganze Formenreihe hindurch zu verfolgen; daran werden wir dann die Modificationen des Kaumagens, als des uns speciell beschäftigenden Organs, unmittelbar anschliessen können. Ausser diesem beschränken wir uns auf die fol-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

genden Punkte: die Flügelform der Imago; die Kiemenanordnung der Larve; die Haftzangen am Hinterleibsende des ♂ und die Gestaltung der Genitalöffnung der ♀ Imago; die Bildung des 3. Kieferpaares bei Imago und Larve; endlich die Form der Augen der Imago.

Die Flügelform der Imago hat zur Theilung in die grossen Gruppen der Zygoptera und der Anisoptera geführt. Bei jenen sind beide Flügelpaare mit Ausnahme ganz unerheblicher Kleinigkeiten gleich ausgebildet; damit fällt eine weniger complicirte Aderung der Flügelbasis zusammen. Bei den Anisoptera dagegen ist der Hinterflügel von dem vordern abweichend gebildet, an der Basis erweitert; damit fällt zusammen in beiden Flügelpaaren die Ausbildung eines „Flügeldreiecks", d. h. einer eigenthümlichen Anordnung von queren Verstrebungen zwischen den Längsaderstämmen des vordern und denen des hintern Flügelfeldes; dieses Flügeldreieck (von Andern, wie Karsch, Cellula cardinalis genannt) und damit der ganze Aderverlauf gehen durch die Reihe der Anisopteren Veränderungen ein, die zum Theil für die weitere systematische Gruppirung der Formen verwerthet worden sind. Es unterliegt kaum der Frage, dass die zygoptere Flügelbildung die ursprünglichere, die anisoptere die modificirte Form darstellt. Schon die Ausbildung der Flügel allein würde uns gestatten, in den Zygopteren die alterthümlichere Formenreihe zu erblicken.

Die Gruppe der Zygopteren deckt sich genau mit der Larvenform der Caudobranchiati (so benannt von Roster, in: Boll. Soc. Ent. Ital., V. 17, 1885), während die Larvenform der Rectobranchiati (ibid.) den Anisopteren angehört. Die Larven der Zygopteren zeigen (so weit sie bekannt sind, ausnahmslos) am Hinterleibsende, dem Terminalsegment angehörend, drei bewegliche Anhänge, zwei laterale und einen dorsal gelegenen medianen. Diese sind bei den Agrioninen zu breiten, beiderseits flach gedrückten Blättern ausgebildet; bei den Calopteryginen ist der mediane ebenso beschaffen, die lateralen sind (wenigstens bei *Calopteryx*) dreikantig, spitz, auf dem Durchschnitt fast ein gleichseitiges Dreieck darstellend. Diese Anhänge sind Kiemen; sie enthalten in reichlicher Menge in feinste Capillaren verästelte Tracheen, deren Anordnung je nach den verschiedenen Gruppen nicht unbedeutend variirt.

Dem gegenüber findet sich die Respirationsoberfläche bei den Larven der Anisopteren (wiederum ohne eine bekannte Ausnahme) in den Enddarm verlegt; reihenweise angeordnete, blattförmige Excre-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scenzen der ektodermalen Enddarmwand, welche wiederum in ihrer Ausbildung bei den einzelnen Gruppen manche Verschiedenheiten zeigen, nehmen hier die Endcapillaren der mächtig entwickelten Kiementracheen auf; die Musculatur der Leibeswand in Verbindung mit einem eigenartigen Klappenmechanismus der Darmöffnung besorgt den respiratorischen Wasserwechsel, und zugleich wird in dem kräftigen Ausstossen des in den Enddarm aufgenommenen Wassers ein äusserst intensiv wirkendes Fortbewegungsmittel gewonnen. — Auch hier liegt die Vermuthung sehr nahe, dass die äussere Blattkieme (die sich in mannigfaltigster Anordnung bei andern Insecten vielfach wiederfindet), den ursprünglichern Apparat darstellt, gegenüber dem in so merkwürdiger Weise auch in den Dienst der Fortbewegung gestellten Darmkiemensystem. Uebrigens wollen wir nicht versäumen, zu bemerken, dass auch die *Calopteryx*-Larven die Darmkiemen in rudimentärer Form aufweisen, wie schon Dufour und Hagen wussten und wie sich an unsern einheimischen *Calopteryx*-Larven leicht nachweisen lässt. Eine vergleichende Untersuchung über den Respirationsapparat der Libellenlarven, in ähnlichem Sinn, wie wir sie über den Kaumagen bringen wollen, würde voraussichtlich sehr interessante Resultate zu Tage fördern.

Nur noch eines der von uns zu besprechenden Merkmale deckt sich in seinem Vorkommen mit der Reihe der Zygoptera, resp. Anisoptera, die Ausbildung der Haftzangen am Hinterleibsende des Männchens, also ein secundäres Geschlechtsmerkmal. Die Zygoptera besitzen zwei Paare von Haken oder Anhängen am Ende des zehnten Segments, ein oberes und ein unteres, während sich bei den Anisopteren ein oberes Paar und ein unterer unpaarer, medianer Anhang findet. Der untere Anhang ist zwar bisweilen bis auf den Grund gespalten, aber durch seine Lage in der Mitte und oberhalb der Analöffnung von den seitlich zu beiden Seiten der Analöffnung stehenden Haken des untern Paares bei den Zygopteren stets verschieden. — Die Weibchen sämmtlicher Libellen zeigen nur das obere Anhangspaar; der, resp. die untern Anhänge fehlen ihnen ausnahmslos.

In der Ausbildung der weiblichen Genitalöffnung, nämlich dem Vorhandensein oder Fehlen eines Ovipositors, decken sich die beiden grossen Gruppen schon nicht mehr. Die Zygoptera zeigen zu beiden Seiten der Genitalöffnung je zwei unter sich etwas verschiedene, an der Spitze säge- oder feilenartig bewaffnete, scharfe Chitinblätter; der ganze Apparat ist zwischen zwei concave, mit einem griffelförmigen Anhang versehene Schalen, die der Bauchplatte des neunten Segments

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angehören, eingeschlossen. So bildet er einen Ovipositor, wie er sich z. B. in ganz ähnlicher Entwicklung bei den Blattwespen wiederfindet; natürlich hat nicht Verwandtschaft, sondern die Aehnlichkeit der Function bei diesen sich so fern stehenden Insecten die analogen Apparate geschaffen. Die mit diesem Ovipositor versehenen Libellen versenken ihre Eier in Einschnitte, welche sie an untergetauchten Pflanzentheilen anbringen, wie dies von HAGEN, SIEBOLD und Andern beschrieben und jederzeit leicht zu beobachten ist. Diese „zygoptere" Ausbildung der äussern weiblichen Genitalorgane findet sich nun auch unter den Anisopteren bei der ganzen grossen Unterfamilie der Aeschninen und ferner der *Petalura*-Gruppe in der Unterfamilie der Gomphinen (nach unserer Ansicht allein schon ein genügender Grund, um diese kleine Gruppe, die offenbar einen spärlichen Ueberrest eines ältern Familienkreises darstellt, als eigene Unterfamilie vom Rest der Gomphinen abzutrennen). Eine eigenthümliche Mittelstellung nehmen die Cordulegastrinen ein: der Ovipositor ist noch vorhanden in der Form starker, spitzer, eine Rinne bildender Chitinplatten; allein die Ausbildung derselben zu Sägen oder Feilen und die Deckung durch Klappen aus der Bauchplatte des neunten Segments fehlt. Der ganze Rest der Anisopteren zeigt die weibliche Genitalöffnung ganz frei, oder nur durch eine klappenartige (als solche recht verschieden gebildete) Verlängerung der Bauchplatte des achten Segments, die „Scheidenklappe" der Autoren, gedeckt. — Es fällt auf, dass die complicirtere, höher specialisirte Einrichtung hier der Formenreihe angehört, welche wir als die ursprünglichere auffassen müssen. Indessen stehen der Auffassung, dass die höhern, spätern Formen aus biologischen Gründen das Organ eingebüsst, resp. vereinfacht haben, keine besondern Schwierigkeiten entgegen. Die Umwandlung bedeutet biologisch die Emancipation der Weibchen von der Nothwendigkeit, ihre Eier im Innern der Wasserpflanzen zu bergen; es scheint, dass die verminderte Sicherheit für die Eier aufgewogen wird durch die vermehrte Beweglichkeit und grössere Fluchtbereitschaft, welche das mit blosser Scheidenklappe versehene Weibchen beim Act des Eierlegens gewinnt. Dahin zielende Beobachtungen können vielfach angestellt werden; ein *Agrion* oder eine *Aeschna* beim Eierlegen von einem im Wasser lauernden Feind erschnappt zu sehen ist uns hin und wieder begegnet. Dass das gleiche Missgeschick einer Libellulide, die dabei ihr Hinterleibsende nur eben momentan ins Wasser eintaucht, begegnet wäre, haben wir wenigstens nie direct beobachtet.

Das dritte Kieferpaar ist bei den Libellen und ihren Larven stark

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

modificirt. Es werden gewöhnlich (mit de Selys) ein Mittellappen und zwei Seitenlappen unterschieden, deren morphologische Bedeutung, d. h. die einzelnen Stücke des primitiven Organs, aus deren Vereinigung jeder einzelne Theil entstanden, von den Autoren verschieden gedeutet werden (darüber z. B. Calvert, l. c. p. 157). Uns interessirt hier zweierlei: bei der Imago die longitudinale Spaltung des Mittelstücks; bei der Larve, die das dritte Kieferpaar zu der bekannten „Maske" ausgebildet zeigt, die Ausbildung der Seitenstücke zu einfachen Zangenarmen oder zu den Theilen eines concaven, breiten, das Gesicht bedeckenden „Helmes". — Den gespaltenen Mittellappen der Unterlippe — aus morphologischen Gründen zweifellos die ursprünglichere Form — zeigt die Imago bei den gesammten Zygopteren, bei der *Petalura*-Gruppe der Gomphinen und bei den Cordulegastrinen. Ungetheilt ist er bei den echten Gomphinen, den Aeschninen, den Cordulinen und Libellulinen. Die einfachere und wohl ohne Frage ebenfalls ursprünglichere Zangenmaske der Larve besitzen wiederum die gesammten Zygopteren, dagegen ein ganz anderer Antheil der Anisopteren, nämlich: die Aeschninen und die echten Gomphinen (die Larve der *Petalura*-Gruppe ist unbekannt), während die gewölbte Helmmaske der Cordulinen und Libellulinen merkwürdiger Weise von den Cordulegastrinen getheilt wird.

Endlich die Gestaltung der Facettenaugen: Wir finden diese durch einen breiten Zwischenraum getrennt bei den gesammten Zygopteren, ferner, mit immerhin etwas abweichender Anordnung des Kopfskelets, bei den echten Gomphinen sowohl als bei der *Petalura*-Gruppe. Die mächtigere Entwicklung der Augen bei den höhern Gruppen führt dazu, dass sich dieselben auf dem Scheitel in einer mehr oder weniger langen Linie berühren, unter entsprechender Modification des Kopfskelets; die Aeschninen, die Cordulinen und die Libellulinen (mit einziger Ausnahme der tropisch-amerikanischen Gattung *Diastatops* Rbr.) zeigen diese Bildung. *Cordulegaster* nimmt eine Mittelstellung ein: die Augen berühren sich eben in einem Punkt auf dem Scheitel.

Wir können also zusammenfassen: Ursprüngliche, alterthümliche Merkmale sind:

I. Die Gleichheit der Flügel ohne Ausbildung des Flügeldreiecks, II. die äussern, caudalen Kiemenblätter der Larve, III. die zwei Paare Analhaken der männlichen Imago, IV. der Ovipositor der weiblichen Imago, V. der gepaltene Mittellappen der Unterlippe der Imago, VI. die Zangenmaske der Larve, VII. die getrennten Augen der Imago.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diesen stehen als modificirte, modernere Merkmale gegenüber:

1. Die Verschiedenheit der Flügelpaare mit Ausbildung des Flügeldreiecks, 2. die innern Darmkiemen der Larve, 3. der unpaare untere Analanhang der männlichen Imago, 4. die einfache Scheidenklappe der weiblichen Imago, 5. der ungetheilte Mittellappen der Unterlippe der Imago, 6. die Helmmaske der Larve, 7. die zusammenstossenden Augen.

Die beiden Gruppen der Zygopteren, die Calopteryginen und Agrioninen, vereinigen die ganze Reihe der ältern Merkmale, I—VII, in sich. Ihnen stehen die Cordulinen und Libellulinen gegenüber, welchen die gesammte Reihe der modificirten Eigenschaften zukommt.

Die drei oder besser vier (mit den Petalurinen) Unterfamilien der Aeschniden vereinigen je Eigenschaften beider Formenreihen auf sich und zwar:

Petalurinen:	1.	(?)	3.	IV.	V.	(?)	VII.
Cordulegastrinen:	1.	2.	3.	(4.)	V.	6.	(7.)
Gomphinen:	1.	2.	3.	4.	5.	VI.	VII.
Aeschninen:	1.	2.	3.	IV.	5.	VI.	7.

Selbstverständlich kommt einer solchen Reihe, wenn auch nicht sinnlos, so doch immerhin willkürlich herausgegriffener Merkmale nicht die Bedeutung zu, dass man nach ihrer Vertheilung auf die einzelnen Gruppen deren Verwandtschaft unter einander nun etwa quantitativ bestimmen könnte. Auch eine viel grössere Reihe verglichener Merkmale würde eine solche Schematisirung nicht gestatten. Aber die interessante und nützliche Erfahrung können wir daraus gewinnen, wie sich die Verwandtschaften verwickeln und verschränken dadurch, dass die nicht extremen Gruppen bald die eine, bald die andere Serie alterthümlicher Merkmale beibehalten, während sie in andern Beziehungen ihren Nachbarstämmen vorauseilen. — Im Speciellen erhellt aus unserer Zusammenstellung das besondere Interesse, welches die *Petalura*-Gruppe der Gomphinen und die Cordulegastrinen verdienen. Auf jene können wir nicht näher eingehen, da leider deren Larve unbekannt ist. Die Cordulegastrinen stellen ganz offenbar den Rest einer alten Uebergangsgruppe, einen wahren Mischtypus dar, der noch in einer beschränkten Zahl einander nahe stehender Arten über die nördliche Hemisphäre (bis Costarica und bis zum Himalaya) verbreitet ist; Mitteleuropa besitzt 2 von diesen Arten. — Die Armatur der weiblichen Genitalöffnung, die weder ein Ovipositor noch eine Scheidenklappe ist; die Bildung der Augen, die weder in einer Linie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zusammenstossen noch durch einen grössern Zwischenraum getrennt sind, lassen sie als zwischen alten und neuen Eigenschaften schwankend erscheinen. Die Gruppe besitzt nur ein unbedingt alterthümliches Merkmal in dem gespaltenen Mittellappen der Unterlippe, während sie in der Helmmaske der Larve (und wie wir später sehen werden, in der Bildung des Kaumagens) eine ganz entschiedene Tendenz nach den jüngern Eigenschaften hin zeigt.

Diesen systematischen Vorbemerkungen müssen wir einige weitere folgen lassen über das Organ, das das Object unserer vergleichenden Untersuchung ist. — Am Verdauungscanal der Insecten unterscheidet man aus anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gründen drei Abschnitte: den ektodermalen Vorderdarm, den entodermalen Mitteldarm und den wiederum ektodermalen Enddarm. Der Mitteldarm allein dient den eigentlichen Vorgängen der Verdauung und Resorption; die Bedeutung der beiden ektodermalen, mit einer Chitincuticula versehenen Antheile liegt nach der mechanischen Seite. Eine in der Insectenwelt überaus weit verbreitete Thatsache ist die Ausbildung des letzten Stücks des Vorderdarms zu einem „Kaumagen", während die Beanspruchung des Enddarms für den Respirationsapparat, wie wir sie bei den Larven der anisopteren Libellen finden, isolirt dasteht.

Die Formen, welche der Kaumagen, im Speciellen dessen chitinöse Auskleidung und Bewaffnung, mit der natürlich die Ausbildung der Musculatur in directem Zusammenhang steht, in der Insectenreihe annimmt, sind ausserordentlich mannigfaltige. Jedoch ist innerhalb verwandter Gruppen eine strenge Gesetzmässigkeit nicht zu verkennen, wovon wir uns auch durch zahlreiche Vergleichspräparate aus den verschiedensten Insectenordnungen selbst überzeugten.

Die physiologische Bedeutung des Organs haben wir offenbar in einer Ergänzung der Function der Mundtheile zu suchen. Wo nur flüssige Nahrung durch saugende Mundtheile aufgenommen wird, finden wir vielfach einen mehr oder weniger complicirten Klappenapparat, der nur als ein (vielleicht der willkürlichen Bewegung zugänglicher) Regulator im Durchgang der aufgenommenen Nahrung aufzufassen ist. Als nächste Stufe (nicht phylogenetisch, sondern nur dem Umfang und der Bedeutung der Function entsprechend gedacht) finden wir eine reusenartige Entwicklung dieses Klappenapparats, der dann mit Haaren, Borsten, biegsamen Dornen bewaffnet erscheint. In höchster Entwicklung findet sich dann der als solcher immer noch erkennbare Klappenmechanismus zu einem wahren Kauwerkzeug, mit scharfen, stark chitinisirten, oft in complicirtester Weise in einander passenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zähnen ausgebildet. Das Maximum der Complication, wenigstens so weit uns aus eigener Anschauung bekannt, wird bei den mit Vorliebe carnivoren Orthopterengruppen der Locustiden und Grylliden erreicht. Es ist selbstverständlich, dass wir einen solchen wahren Kaumagen, im engern Sinne des Wortes, nur bei Insecten mit beissenden Mundtheilen erwarten dürfen; ausserdem scheint es, dass die entwickeltern Formen sich auf carnivore Thiere beschränkt finden, also auf solche, die in der Verzehrung ihrer Beute vielfach Eile haben und deshalb die volle Wirkung ihrer Mundorgane nicht ausnützen dürften, während bei rein phytophagen Geschöpfen, die nichts an fast continuirlicher Nahrungsaufnahme hindert, die also Zeit genug haben, ihre Kiefer voll wirken zu lassen, die Entwicklung des supplementären Organs ausbleibt, wie z. B. bei den Schmetterlingsraupen und unter den Orthopteren bei den Acridioidea. Doch möchten wir nicht, dass diese aphoristische Bemerkung als ein Gesetz aufgefasst würde; dazu bildet das von uns beobachtete Material keine genügend breite Grundlage.

Bei den Libellen wie bei ihren Larven reicht der Vorderdarm, völlig gerade verlaufend, bis in das zweite Abdominalsegment. Sein vorderer Theil zeigt eine glatte, oder nur ganz leicht, mit starken Vergrösserungen sichtbar, gekörnelte Chitinauskleidung und dünne Muskelschicht; sehr oft findet er sich bei der Imago neben der aufgenommenen Nahrung durch Luft stark aufgebläht. Am hintern Ende, bei Larve und Imago ziemlich genau im zweiten Abdominalsegment gelegen, verräth sich die Ausbildung zum Kaumagen durch starke Verdickung der Muskellagen, so dass an dieser Stelle ein kugliger Knopf entsteht, der häufig etwas in den Anfang des Mitteldarms eingestülpt erscheint. An seiner Innenfläche zeigt der Chitinüberzug die Modificationen, die ihn zum Klappen- und Kauapparat zugleich gestalten und die eben den Gegenstand unserer Untersuchung bilden sollen.

Die Präparation des Organs ist demnach nicht schwierig. Wenn wir uns seine Lage im zweiten Abdominalsegment vergegenwärtigen, so gelingt es bei frischen und bei in Spiritus conservirten Thieren (besonders Larven), es herauszuschneiden, ohne dass das vielleicht für andere Untersuchungen oder für Sammlungszwecke werthvolle Stück weiter verletzt wird. Es wurde dann stets so vorgegangen, dass das Organ mit einer feinen Scheere in der Längsrichtung aufgeschnitten wurde, was bei grossen Arten ebenso leicht, wie bei kleinen subtil ist. Wird sodann die Muskelschicht mit einer Pincette abgezogen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

was meist sehr leicht geht, so giebt das Object, in Canadabalsam eingelegt, ein tadellos übersichtliches Präparat, das sogar der Veranschaulichung durch die Photographie sehr zugänglich ist [1]).

Die Zahl der einzelnen Elemente, Falten oder Platten, wie wir sie nennen können, welche den Kaumagen der Odonaten zusammensetzen, beträgt 4, 8 oder 16; eine Bildung, welche aus einer durch 3 theilbaren Zahl von Elementen zusammengesetzt wäre, wie z. B. bei den Grylliden und Locustiden, haben wir nicht beobachtet.

Die Metamorphose zur Imago bedingt eine Reduction, nur ausnahmsweise und oft individuell variirend in der Zahl, regelmässig aber in der Stärke und Complication der Elemente, so dass wir die typische Ausbildung des Organs besonders bei den Larven zu suchen haben. Dass das Organ die Häutungen des Insects mit durchmachen muss, ist bei seiner Beschaffenheit leicht einzusehen; auch ist der directe Beweis zu erbringen. So liegt uns ein Präparat von einer Libellulinenlarve vor, wo sich das neue Organ im alten vollständig eingeschachtelt vorfindet, da das Thier offenbar unmittelbar vor der Häutung stand.

Es haben uns zur Untersuchung alle grossen Hauptgruppen der Libellen, wie wir sie oben aus einander gesetzt haben, ausser den Petalurinen, vorgelegen. Deshalb kann die Untersuchungsreihe als ziemlich vollständig gelten. Indessen sind doch als Desiderate ausser den Petalurinen noch zu nennen: gewisse Gruppen der Agrioninen (z. B. die *Pseudostigma*-Gruppe) und eine Reihe von Gruppen der Calopteryginen, da von diesen nur die typische *Calopteryx* untersucht werden konnte. — In der Literatur ist mir über unser Thema nichts bekannt geworden ausser da und dort einigen allgemeinen Andeutungen und zwei ziemlich unvollkommenen, wohl nur mit Lupenvergrösserung gezeichneten Abbildungen bei Léon Dufour (l. c.).

Calopteryx-Larve: Das Präparat ist einer erwachsenen *Calopteryx*-Larve von Oerlikon-Zürich entnommen; welcher der beiden nahe verwandten Arten (*C. virgo* und *C. splendens*), die dort zusammen vorkommen, diese angehört, ist nicht zu bestimmen und ist irrelevant.

Das Organ zeigt 16 in das Darminnere vorspringende Falten, 8 breitere und mit denselben alternirend 8 schmälere. Diese Falten,

1) Herr O. Müller in Zürich photographirte die von uns hier abgebildeten Präparate; diese Photographien haben bei der Herstellung der Zeichnungen wesentliche Dienste geleistet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf deren Höhe die Chitincuticula etwas dichter erscheint als in den Tiefen (in der Abbildung nicht darstellbar), tragen Gruppen kleiner aber kräftiger Chitinzähne; auf den 8 schmalen Feldern finden sich deren je 2—3, meist recht kleine; auf den breiten Feldern sind es etwa 3—8, wovon stets eine Anzahl besonders kräftig entwickelter zu einer Gruppe am nach abwärts, dem Mitteldarm zu, gerichteten Ende des Organs zusammengestellt sind.

Sowohl das abgebildete als andere Präparate zeigen andeutungs-

Fig. A. Vergr. 37/1.

weise je 4 von den breitern Feldern etwas schwächer bezahnt als die alternirenden 4 andern.

Diese Bildung des Kaumagens der *Calopteryx*-Larve muss unbedingt als eine sehr primitive angesprochen werden; ihr gegenüber erscheinen alle folgenden als modificirt, in bestimmter Richtung weiter entwickelt. Die aus einer Reihe anderer, insbesondere auch dem Flügelgeäder angehörender Merkmale abgeleitete Ansicht, welche in den Calopteryginen die ursprünglichste Odonatengruppe sieht, wird dadurch weiter bestätigt.

Calopteryx splendens, Imago. Die Umwandlung des Organs bei der Imago scheint auf den ersten Blick der von uns aufgestellten Regel zu widersprechen, dass dasselbe bei der Metamorphose eine Reduction erleide; doch lässt eine genauere Prüfung diese auch hier als richtig erscheinen.

Die 2×8 alternirenden Falten des Larvenorgans finden wir wieder, ebenso ihre unregelmässige Bezahnung: die Zähne sind in der Zahl etwas vermehrt, in der Beschaffenheit stark verändert; sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind länger, spitzer, aber dabei in ihrer Chitinmasse entschieden schwächer als die der Larve. Sehr deutlich (bei dem abgebildeten, wie bei noch einem weitern Exemplar) ist das Alterniren eines etwas stärker mit einem etwas schwächer ausgebildeten unter den 8 breiten Feldern. Ein neu hinzu kommendes Element ist in den breiten und andeutungsweise auch in den schmalen Feldern eine Einlagerung dunkler Chitinmasse in der Fläche, auf der die Zähne sitzen, was dem Object ein ganz eigenthümliches Aussehen giebt. Es handelt

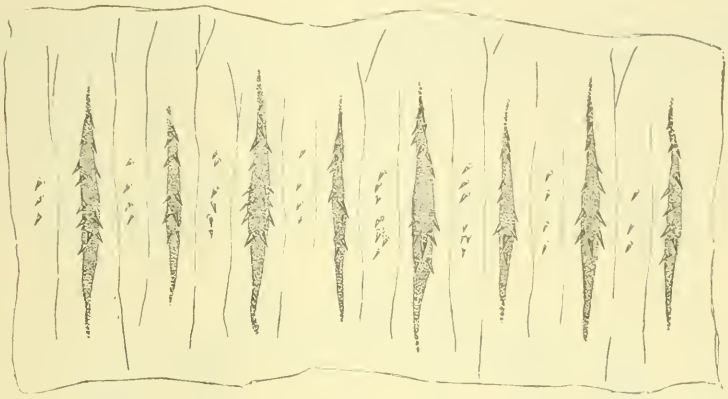


Fig. B. Vergr. 37/1.

sich dabei nicht um eine irgend erhebliche Wandverstärkung, dagegen offenbar um eine analoge Ausbildung der Cuticula, wie sie dem ganzen Körperskelet des Thieres den tiefen, dunkeln Metallglanz verleiht und mehr auf besondere Lichtbrechungseigenschaften der Chitinmasse als auf grössere Festigkeit derselben zurückzuführen ist. Da ausserdem die Muskelschicht bei diesem Kaumagen der Imago eine unbedeutende ist, so dürfte auch dieser trotz des andern Anscheins als gegenüber dem der Larve, wenn auch in geringem Maasse, reducirt erscheinen.

Agrion-Larve. Es wäre zur Zeit vergebliche Mühe, die Species bestimmen zu wollen, zu der die weitaus meisten der bei uns vorkommenden *Agrion*-Larven gehören möchten; es sind der Arten eine ziemlich lange Reihe, vielfach zusammen vorkommend und unter sich nahe verwandt. Die Unterschiede der meisten Larven müssen demnach minimale sein, und die Zugehörigkeit müsste in fast jedem einzelnen Fall durch Zucht ermittelt werden. Nur in einem Fall, bei *Pyrrhosoma minium*, ist es uns gelungen, die Larvenform

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von den Verwandten zu unterscheiden, und diese Larve wird eine gesonderte Besprechung erfordern. Alle andern können wir nicht nach den Species aus einander halten und stellen sie also als typische Gruppe dem einzigen *Pyrrhosoma minium* gegenüber, umfassend die Subgenera *Agrion* sens. str., *Erythromma*, *Enallagma*, *Ischnura*, endlich *Pyrrhosoma tenellum* und sehr wahrscheinlich auch das Genus *Platycnemis*. Auf exotische Gruppen konnte die Untersuchung leider nicht ausgedehnt werden.

Agrion-Larve, typische Gruppe. Es wiederholen sich die 16 Felder des *Calopteryx*-Kaumagens, wiederum alternirend 8 breite und 8 schmale. Die einzelnen Felder sind aber wesentlich complicirter gebaut. Zunächst (von oben, d. h. vom Munde her gerechnet) findet

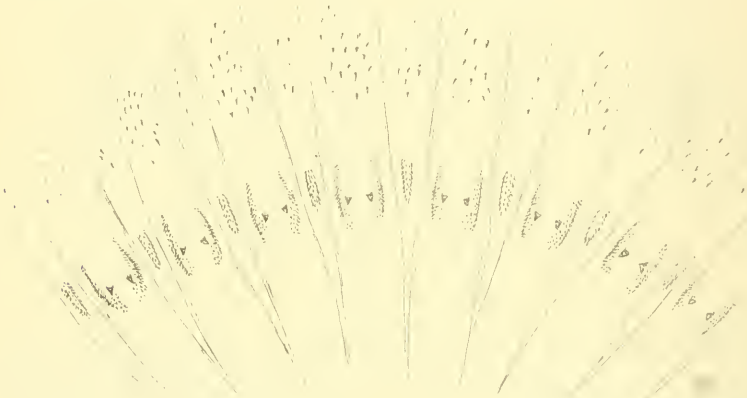


Fig. C. Vergr. 50/1.

sich ein Kranz feiner, spitzer Dornen, die in Gruppen von etwa 12—20 auf die breiten und von etwa 5—9 auf die schmalen Felder vertheilt sind. Darauf folgt ein freier Zwischenraum. Dann folgt: auf dem breiten Feld zwei ziemlich kräftige, fast gleichseitig dreieckige Zähne und je seitlich von diesen, eine in der Längsrichtung des Organs ausgedehnte Gruppe sehr feiner, dicht gestellter, spitzer Zähnchen; auf dem schmalen Feld, in gleicher Höhe und wiederum mit der Bewaffnung der breiten Felder zusammen einen regelmässigen Kranz bildend, je eine Gruppe feiner Zähnchen, von gleicher Beschaffenheit, wie sie zu beiden Seiten der breiten Felder stehen.

Das abgebildete Object kann in so fern als Typus gelten, als es eine überaus symmetrische Bildung aufweist. Andere Präparate

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weichen zum Theil etwas davon ab; so finden sich anstatt der sehr regelmässigen zwei dreiseitigen Zähne jedes breiten Feldes deren 2 etwas kleinere, die dann von 2—3 weitern, stärker entwickelten Zähnchen begleitet sind, von denen sich Uebergänge in die etwas weniger dicht besetzten seitlichen Gruppen finden. Wahrscheinlich handelt es sich um Artverschiedenheiten; doch liegt uns kein Object vor, das weit genug von dem abgebildeten abwiche, um eine gesonderte Darstellung zu rechtfertigen.

Agrion-Imago, typische Gruppe. Die Schwierigkeiten der Bestimmung, welche für die Larven gelten, fallen hier selbstverständlich weg. Wir haben fast alle einheimischen Arten untersucht (von solchen, die einer eigenen systematischen Gruppe angehören, allein *Nehalennia speciosa* nicht). Die einzige davon, welche einen besondern Typus zeigt — *Pyrrhosoma minium* — wird nachher besprochen. Das abgebildete Object ist *Agrion* (*Pyrrhosoma*?) *tenellum* entnommen und kann als durchaus paradigmatisch für die ganze Gruppe gelten.

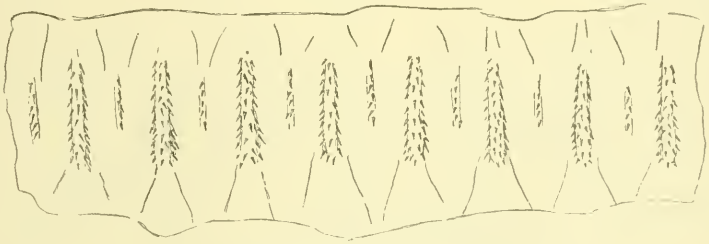


Fig. D. Vergr. 60/1.

Es wiesen nämlich ähnliche Bildungen auf: die Subgenera *Agrion* sens. str. (*puella, pulchellum* etc.), *Erythromma* (*najas*), *Enallagma* (*cyathigerum*), *Ischnura* (*elegans*) und endlich das Genus *Platycnemis* (*pennipes*). Wahrscheinlich lässt dieser Befund auch den Rückschluss auf die Larven der betreffenden Gruppen zu, so dass wir denselben sämmtlich analoge Bildung, wie die in Fig. C dargestellte, zuschreiben dürfen.

Wir finden wiederum die 8 breiten und 8 schmalen Felder des Kaumagens der Larve vor, jedoch mit bedeutender Vereinfachung der Bewaffnung, die sich auf einen einzigen Kranz reducirt zeigt. Die breiten Felder stellen eine kräftige Falte dar, welche mit zahlreichen, sehr feinen und spitzen Zähnchen besetzt ist; eine ähnliche, sehr viel schmälere und kürzere Falte der schmalen Felder trägt nur wenige ebensolche Zähnchen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In der Mehrzahl der Fälle geht indessen die Reduction gegenüber der Bildung der Larve noch weiter, nämlich bis zur völligen Obliteration der schmalen Felder; es bleiben also dann deren nur noch 8 übrig. Dies variirt sogar individuell, denn dem abgebildeten Object von *Agr. tenellum* steht ein anderes derselben Species gegenüber, welches (wie auch andere von *Ischn. elegans* und *Enallagma cyathigerum*) nur die breiten Felder zeigt. Aus begreiflichen Gründen wurde dem weniger reducirten für die Abbildung der Vorzug gegeben.

Pyrrhosoma minium, Larve. Die Zugehörigkeit der Larve zu ihrer Imago konnte dadurch gesichert werden, dass sie in der Verwandlung beobachtet wurde. Sie ist kürzer, gedrungener und plumper gebaut als alle andern mir bekannten einheimischen Arten; auf eine eingehende Beschreibung verzichten wir, da sie doch nur in Vergleichung mit andern Species einen Werth hätte; eines der sichersten Merkmale für ihre Bestimmung wird übrigens gerade die Gestaltung des Kaumagens sein.

Fig. E. Vergr. 54/1.

Wir finden denselben ersten Kranz aus einfachen feinen Dornen wie bei der typischen Gruppe; diese sind jedoch an Zahl etwas geringer. Erheblich modificirt ist dagegen der zweite Kranz: die zwei stärkern Zähne der breiten Felder sind erheblich vergrössert und verstärkt, einer nicht unbedeutend chitinös verdichteten Platte aufsitzend, welche unmittelbar unterhalb der Dornen fein gekörnelt erscheint;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die beiden seitlichen Gruppen kleinster Zähnchen fehlen dafür gänzlich. Ebenso findet sich statt der mit feinen Zähnchen besetzten Falte auf dem schmalen Feld ein einziger, kräftiger, den zweien des breiten Feldes entsprechender Dorn mit gekörnelter Chitinbasis.

Fig. F. Vergr. 60/1.

Die ganze Modification der Bildung ist auch bei der Imago von *Pyrrhosoma minium* deutlich wieder zu erkennen. Wir finden auch hier wieder die 16 Falten der typischen Gruppe. Aber jedes breite Feld trägt ausser einer Menge feinster, nur mit starker Vergrösserung sichtbarer Zähnchen oder Körner nur zwei scharfe, spitze, ziemlich kräftige Dornen; das schmale Feld zeigt ebenfalls den einzigen Dorn der Larve, sehr fein und spitz und daneben spärlich die feinsten Zähnchen. Der äussere Dornenkranz der Larve fehlt auch hier, wie bei der typischen Gruppe, der Imago gänzlich. — Auch hier finden sich individuelle Abweichungen; denn neben dem abgebildeten Object liegt uns ein weiteres, im Uebrigen gleiches vor, das vollständige Obliteration der schmalen Felder zeigt.

Eine systematische Bemerkung dürfte an dieser Stelle nicht überflüssig sein. Die Eintheilung der Agrionen in grosse Gruppen, Gattungen und Untergattungen, wie sie durch de Selys gegeben und für die Arten der ganzen Welt in bewundernswerther Weise durchgeführt ist, wird selbstverständlich von unsern Untersuchungen unberührt gelassen. Unter denjenigen Subgenera, die de Selys selbst nicht als homogen ansieht und nur beibehält, um die Theilung nicht ins Unendliche zu treiben, befindet sich gerade auch *Pyrrhosoma*. Das ist nun einleuchtend, dass auf die Dauer eine Untergattung nicht in ihrer gegenwärtigen Form beibehalten werden kann, welche das den typischen mitteleuropäischen Agrionen im engern Sinn nahe stehende *Agr. tenellum* mit der einzigen, vom Gros weit abweichenden Art, *Agr. minium*, vereinigt. Wie die Gruppirung natürlicher zu gestalten sein wird, kann von uns hier nicht entschieden werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Endlich dürfte aus dem Umstand, dass eine einheimische, vom Hauptstamm der mitteleuropäischen Agrionen relativ wenig verschiedene Art sich in dem doch im Ganzen innerhalb grosser Gruppen so wenig variirenden Organ nicht unerheblich von jenem Hauptstamm entfernt, hervorgehen, dass eine Untersuchung weiterer, vom Hauptstamm mehr entlegener exotischer Formen noch mancherlei abweichende Bildungen des uns beschäftigenden Organs zu Tage fördern dürfte.

Von allen andern Agrioniden-Gruppen ist die am weitesten vom Hauptstamm abweichende indessen auch bei uns vertreten durch eine Anzahl Arten der kosmopolitischen Gattung *Lestes*; diese Gattung scheint uns weiter von den typischen Agrionen abzuliegen als sogar die *Pseudostigma*-Gruppe, vielleicht sogar als die Mehrzahl der Calopteryginen. So grosse Verschiedenheit des Kaumagens von dem der Agrionen, wie wir sie bei *Lestes* finden, dürfen wir nach unserer Ansicht bei keiner einzigen der nicht untersuchten exotischen Gruppen erwarten; wir brauchen also nicht vorauszusetzen, dass durch das Fehlen dieser Gruppen eine sehr grosse Lücke in unserer Untersuchungsreihe entsteht.

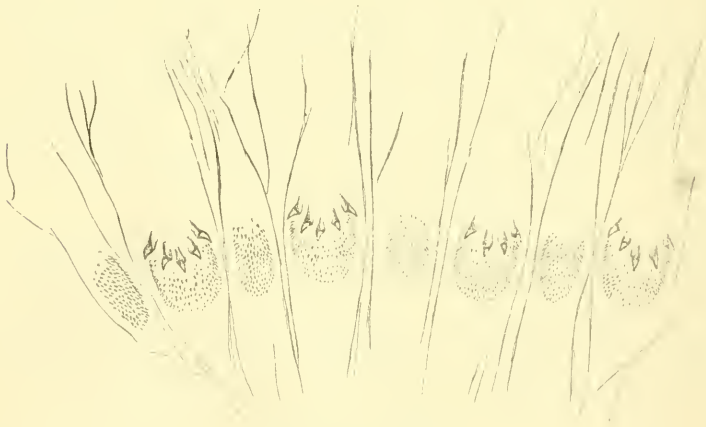


Fig. G. Vergr. 50/1.

Die *Lestes*-Larve, wohl zuerst von Hagen (l. c. p. 312) nach erwachsenen Thieren genau beschrieben, unterscheidet sich von den typischen *Agrion*-Larven nicht unerheblich durch die Bildung der überaus langen und schmalen Maske; ferner ist die Art der Tracheenvertheilung in den Schwanzkiemen bei ihr eine ganz andere; so ist sie leicht und sicher zu bestimmen; die einzelnen, auch als Imago

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einander sehr ähnlichen Arten aus einander halten zu wollen, dürfte dagegen zur Zeit vergebliche Mühe sein.

Der Kaumagen dieser Larve besitzt nur noch 8 Felder, von denen wieder 4 breite mit 4 schmalen alterniren. Er zeigt, wie der aller folgenden Gruppen, nur einen einfachen Kranz der Bewaffnung. Die breiten Felder tragen 5 (ausnahmsweise, wohl durch Verkümmerung, nur 4) sehr kräftige, gekrümmte, im Halbkreis gestellte Zähne. Unter denselben, etwa so breit wie der von den Zähnen umspannte Bogen, liegt eine zungenförmige Zone sehr zahlreicher, feiner, spitzer, nach den Seiten zu etwas angehäufter Zähnchen. Den schmalen Feldern fehlen die grossen Dornen ganz; sie besitzen nur die etwas in der Breite reducirte zungenförmige Zone der feinen Zähnchen, in gleicher Höhe gelegen, wie die entsprechende Zone der breiten Felder.

Lestes virens, Imago. Diese Bildung erleidet bei der Imago eine sehr starke Reduction: die grossen Zähne verschwinden gänzlich;

Fig. H. Vergr. 60/1.

es bleiben nur 8 Felder, 4 breitere und 4 schmälere, die mit einer sehr grossen Zahl äusserst feiner und zarter Chitinzähne oder -körner besetzt sind.

Innerhalb der Gomphinen ist es nicht unmöglich, dass sich entsprechend den verschiedenen Gruppen etwas verschiedene Bildungen des Kaumagens finden werden. Ich konnte nur die Larve der typischen Gruppe untersuchen, und zwar, da mir einheimisches Material fehlte, ein Stück vom Cap der Guten Hoffnung, das mir Herr Dr. F. Karsch auf dem Berliner Museum gütigst zur Verfügung stellte; es mag einem echten *Gomphus* oder *Onychogomphus* angehören, deren Larven nur wenig verschieden sind.

Die *Gomphus*-Larve zeigt die mit Zähnen bewaffneten Felder des Kaumagens von den 16 der Calopterygiden auf 4 reducirt. Wir

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden in gleichen Abständen 4 ganz gleiche, stark emporgewulstete Falten, welche in ziemlich regelmässiger Weise mit scharfen, spitzen, nach abwärts gerichteten Zähnen besetzt sind (wie wir sie in kleinerm

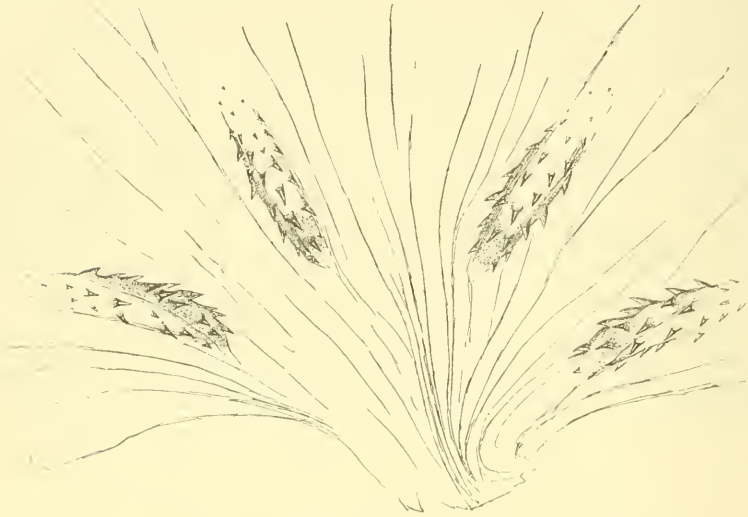


Fig. J. Vergr. 37/1.

Maasstab ziemlich ähnlich bei *Agrion*-Imago kennen gelernt haben). Das ganze Gebilde ist für die fast erwachsene Larve, der es entnommen ist, eher zart zu nennen, viel weniger kräftig, auch durch die spärliche Einlagerung von Chitinmasse, als bei allen übrigen Anisopteren.

Bei der Imago unserer Gomphinen ist der Kaumagen so sehr reducirt, dass sich eine charakteristische Abbildung davon nicht wiedergeben liess. Die Chitincuticula ist in keiner Weise mehr in Felder eingetheilt; der Uebergang aus dem Vorderdarm in den Mitteldarm ist durch ganz unregelmässige Faltung mit dünner Muskelschicht bezeichnet; die Cuticula ist äusserst fein unregelmässig gekörnelt, diese Sculptur so fein, dass sie nur mit starker Vergrösserung wahrzunehmen ist und bei in Canadabalsam eingelegten Objecten völlig unwahrnehmbar wird.

Reichliches Untersuchungsmaterial stand mir von einheimischen Aeschninen zu Gebote. Irgend erhebliche Differenzen zeigten sich bei den verschiedenen zu *Aeschna* und *Anax* gehörenden Larven nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das abgebildete Object, das einer *Aeschna*-Larve unbekannter Species, etwa halberwachsen, angehört, kann deswegen als Paradigma für *Anax* und *Aeschna* gelten (ob etwa *Gynacantha* oder andere

Fig. K. Vergr. 20/1.

Exoten stärkere Abweichungen zeigen werden, vermag ich nicht zu beurtheilen, halte es aber für nicht wahrscheinlich). Wir finden wiederum 4 Felder, wie bei der *Gomphus*-Larve. Jedes Feld trägt auf starker Chitinplatte eine kräftigen Vorsprung, der mit unregelmässig gestellten und gebildeten Zähnen besetzt ist; es finden sich deren auf jedem einzelnen Höcker etwa 3—5 grössere und 4—6 kleinere. Der ganze Apparat ist mit einer sehr kräftigen Muskelschicht umgeben, und die 4 gezähnten Höcker sind in ihrer Form bei grossen Larven schon mit Lupenvergrösserung einigermaassen zu erkennen.

Bei der Imago der Aeschninen finden wir ganz dieselbe Reduction des Organs wie bei *Gomphus*, d. h. eine Eintheilung der Cuticula in Felder ist nicht mehr wahrzunehmen und die feinste Körnelung derselben ist nur bei sehr starker Vergrösserung und in nicht zu stark lichtbrechenden Medien noch zu erkennen.

Von *Cordulegaster*-Larven besass ich Material vom Zürichberg, wo zwei Arten (*C. annulatus* und *C. bidentatus*) zusammen vorkommen; ich kann deshalb nicht angeben, welcher der beiden Arten das abgebildete Object entstammt.

Es ist einer nicht völlig halberwachsenen Larve entnommen. Die 4 Felder der bisher betrachteten Anisopteren-Gruppen finden sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wieder. Es hat sich jedoch eine bilaterale Symmetrie eingestellt (leider kann ich nicht angeben, ob das Object dorsal oder ventral aufgeschnitten ist). Von den 4 starken Zähnen, deren je einer ein Kaumagenfeld bildet, sind je 2 und 2 gleich gebildet. Die 2 (in der Figur) innern sind sehr spitz, weit in das Lumen des Darmes vorragend, dreikantig; die obere, convexe Kante ist glatt; die beiden untern, concaven Kanten, die sich mit jenen zur Spitze vereinigen, sind auf etwas mehr als die Hälfte ihres Verlaufes (und zwar auf

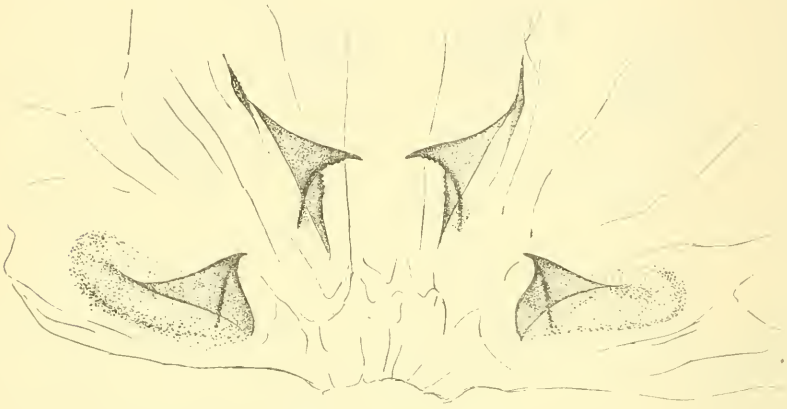


Fig. L. Vergr. 20/1.

dem spitzenwärts gelegenen Theil) zu etwas unregelmässigen, scharf schneidenden Zähnchen sägeartig ausgezackt. — Die 2 (in der Figur) äussern Zähne sind ebenfalls dreikantig; sie ragen weniger in das Lumen vor als das andere Paar, erheben sich aber aus einer breitern und kräftigern Chitinplatte; an denselben ist nur die dem gleich gebildeten Zahn der andern Seite zugewandte Kante, und zwar auf ihrem ganzen Verlauf, ausgezackt; die beiden andern Kanten, die mit ihr die Spitze bilden, sind glatt.

Das Organ der Imago von *Cordulegaster* ist in ganz analoger Weise reducirt wie bei der einzigen noch zu besprechenden Gruppe, auf deren Abbildung (Fig. N) und Beschreibung wir daher verweisen können. Nur ist zu bemerken, dass in Anbetracht der erheblichen Grösse des Thieres die Reduction bei *Cordulegaster* noch etwas bedeutender erscheint als bei den von uns untersuchten Cordulinen und Libellulinen.

Von Larven der Libellulinen und Cordulinen wurde eine grössere Anzahl untersucht: Cordulinenlarven von Zürich, Libel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lulinenlarven der *Diplax*- und der *Libellula*-Gruppe von ebenda und endlich eine *Epophthalmia*-Larve aus Java, die ich wiederum der Güte von Herrn Dr. Karsch verdankte. Irgend erhebliche Unterschiede zwischen diesen Gruppen wurden nicht gefunden; auch die *Epophthalmia* zeigte sich nicht abweichend, obwohl diese Larve sich durch die eigenthümliche Bildung der Maske von den andern Typen nicht unbeträchtlich unterscheidet.

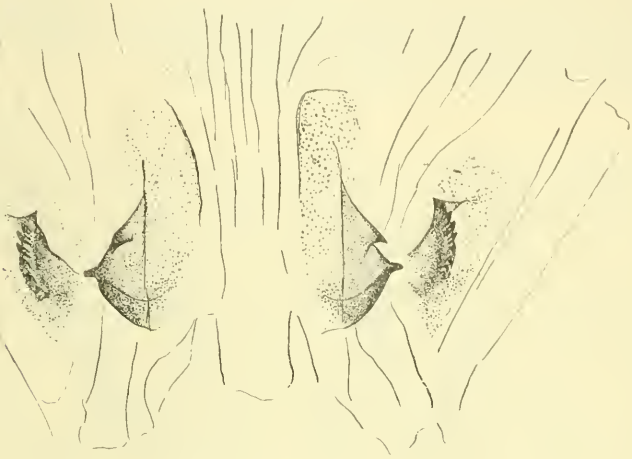


Fig. M. Vergr. 20/1.

Das abgebildete Object ist einer etwa halberwachsenen *Cordulia*-Larve entnommen; es kann als Paradigma für die ganze grosse Gruppe der Libelluliden gelten.

Die bilaterale Symmetrie, welche wir schon bei der *Cordulegaster*-Larve fanden, ist in verstärktem Maasse ausgeprägt. — Die beiden (in der Figur) innern Zähne sind dreikantig; ihre drei fast gleich langen Kanten vereinigen sich zu einer stumpfen, sehr stark chitinisirten Spitze (die bei *Epophthalmia* Andeutung einer Gabelung zeigt). Die beiden untern Kanten sind glatt, die obere trägt etwa auf der Mitte ihres Verlaufs einen grossen, sehr kräftigen, scharf spitzigen Zahn. Die Zähne der beiden (in der Figur) äussern Felder ragen weniger in das Lumen vor. Von ihren drei Kanten ist die obere sehr kurz, glatt; von den untern ist die dem gleichartigen Zahn der andern Seite zugekehrte in eine Reihe (8—9) starker, nach oben zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kräftiger und spitzer werdender Zähne aufgelöst; die dritte Kante ist stumpf, glatt [1]).

Das sehr kräftig entwickelte Organ ist mit dicker Muskelschicht umgeben und ist bei erwachsenen Thieren in seinen wesentlichen Verhältnissen schon mit geringer Vergrösserung zu übersehen.

Die Reduction des Kaumagens bei der Imago ist bei allen untersuchten Thieren der Gruppe (es sind *Cordulia*-, *Diplax*-, *Libellula*-, *Orthetrum*-Arten) ungefähr gleichartig. Wie bei den Agrionen existiren aber in nicht unerheblichem Maasse individuelle Variationen, z. B. im Sinne einer noch stärkern Reduction, wo dann die bilaterale Symmetrie ziemlich verwischt werden kann.

Fig. N. Vergr. 20/1.

Der abgebildete Kaumagen ist *Cordulia aenea* entnommen. Wir finden in demselben keine Zähne mehr; an deren Stelle sind 4 ziemlich dünne, durchscheinende, unregelmässig contourirte Chitinplättchen

1) Ich empfinde es als einen entschiedenen Mangel dieser Arbeit, dass ich auch hier nicht angeben kann, ob das Präparat dorsal oder ventral aufgeschnitten ist. Es ist mir aber aus äussern Gründen absolut unmöglich, dies jetzt noch zu untersuchen, und früher war mir die Wünschbarkeit dieser Aufklärung nicht nahe getreten. Allein deswegen die schon seit mehreren Jahren immer wieder zurückgelegte Arbeit nochmals hinaus zu schieben, kann ich mich nicht entschliessen. — Ich habe aber Grund, zu vermuthen — wegen eines etwas stärker chitinisirten Zwischenfeldes, das sich bei dem *Cordulegaster*-Präparat in der Mitte, bei dem *Cordulia*-Präparat seitlich findet — dass das zweite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

übrig geblieben. Der mittlere Theil derselben ist etwas dichter; auch findet sich (bei dem abgebildeten Exemplar weniger deutlich als bei andern) im untersten Fünftel der (in der Abbildung) äussern Felder noch eben die Andeutung eines Zahnes. Die Differenzirung der 4 Felder in 2 etwas breitere, nach oben und unten fast gleichmässig auslaufende und 2 unten ziemlich breite, nach oben schmal und spitz endende ist in dem vorliegenden Object sehr deutlich [1]).

Damit haben wir die Untersuchung des Kaumagens durch die ganze Reihe der verschiedenen Odonatengruppen durchgeführt. Die allgemeinen Resultate derselben können wir in folgender Weise zusammenfassen:

Die ursprüngliche Form des Kaumagens zeigt eine Theilung in 16 longitudinale Felder, 8 breite und 8 schmale, die eine Bewaffnung von unregelmässig gestellten Zähnen tragen; wir finden sie bei den Calopteryginen. Eine gewisse Vervollkommnung des Organs bedeutet seine Ausbildung bei den Agrioninen, typische Gruppe: bei Erhaltung der 16 Felder erscheint eine reichere und complicirtere Entwicklung sowie eine regelmässigere Anordnung der Dornenbewaffnung; die noch schärfere Ausprägung und stärkere Concentration derselben, wie wir sie bei *Pyrrhosoma minium* fanden, dürfte eine weitere Stufe des Fortschritts bezeichnen. Die Gattung *Lestes* zeigt die 16 Felder auf 8 reducirt, wahrscheinlich durch Wegfallen der ursprünglichen schmalen Felder; diese 8 sind wiederum in 4 breite und 4 schmale differenzirt, jene mit sehr eigenthümlich und prägnant ausgebildeter Bewaffnung. Gehen wir zu den Anisopteren über, so treffen wir bei *Gomphus* und *Aeschna* die Reduction, oder Concentration auf 4 unter sich gleiche Felder, wohl dadurch eingeleitet, dass auf einer Zwischenstufe, wie sie durch *Lestes* noch re-

---

Object (Fig. M) in der der Schnittebene des ersten (Fig. L) gegenüberliegenden Richtung aufgeschnitten sei, dass also in den beiden Bildern sich die innern Zähne von Fig. L und die äussern von Fig. M und umgekehrt entsprechen.

1) Die gesammten Figuren sind nur ganz unwesentlich schematisirt, in dem Sinne, dass offenbare Fehler des Präparats, wie Risse u. dgl. ausgeglichen sind, und dass die zwischen den Feldern liegenden irrelevanten Faltungen der Membran nicht mit pedantischer Genauigkeit wiedergegeben wurden. Die erwähnten Photographien von Herrn O. Müller in Zürich, auf deren directe Reproduction der Kosten wegen verzichtet wurde, haben mir bei der Herstellung der Zeichnungen sehr gute Dienste geleistet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

präsentirt wird, von 8 Feldern die 4 schmalen ausfielen. *Cordulegaster* endlich und die Libelluliden differenziren die 4 noch übrig gebliebenen Felder zu zwei Paaren Zähne, so das ursprünglich durchaus circuläre zu einem bilateral symmetrischen Organ ausgestaltend.

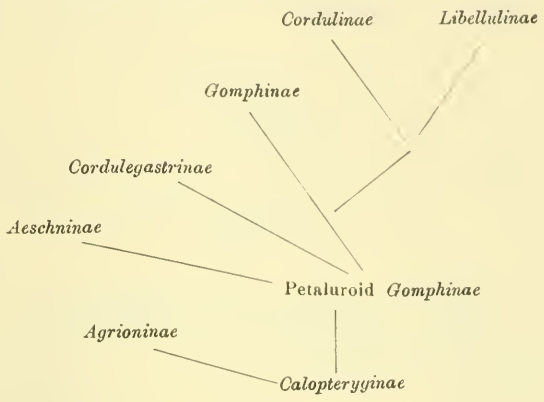
Diese bei den Larven sehr reinen und durchsichtige Verhältnisse werden bei den Imagines dadurch etwas verwischt, dass das Organ bei diesen überhaupt stark zur Verkümmerung neigt. Wenig verkümmert finden wir es bei *Calopteryx*. Stärker reducirt ist es bei *Agrion* und zeigt hier aufs Entschiedenste die Tendenz zur Elimination der schmalen Felder, sogar individuell. Am stärksten reducirt, d. h. fast verschwunden ist es bei *Gomphus* und *Aeschna*. Auch bei *Cordulegaster* und den Libelluliden bleibt kaum viel mehr als eine Andeutung der bei der Larve bestehenden Verhältnisse erhalten.

Es ist durchaus anzunehmen, dass dieser rein morphologisch betrachtete Fortschritt von der circulären Symmetrie zahlreicher Elemente eines Organs zur bilateralen Symmetrie weniger Elemente mit den phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen parallel geht; dies um so mehr, als die Betrachtung derselben im Ganzen zu den gleichen Resultaten führt wie die Discussion der übrigen Verwandtschaftsverhältnisse, die wir im Eingang der Arbeit in Kürze zusammenzufassen versuchten. Besonders hervorzuheben ist nur noch: 1) die schon Eingangs erwähnte Ungleichwerthigkeit der einzelnen Gruppen; die die Calopteryginen und Agrioninen umfassende Familie der Agrioniden steht z. B. als sehr complicirt aufgebauter Complex der überaus homogenen Familie der Libelluliden gegenüber, deren Unterabtheilungen, Cordulinen und Libellulinen, man nach den Eigenschaften der Larven kaum aus einander halten könnte. 2) Der interessante Mischtypus *Cordulegaster* gewinnt noch ein erhöhtes Interesse.

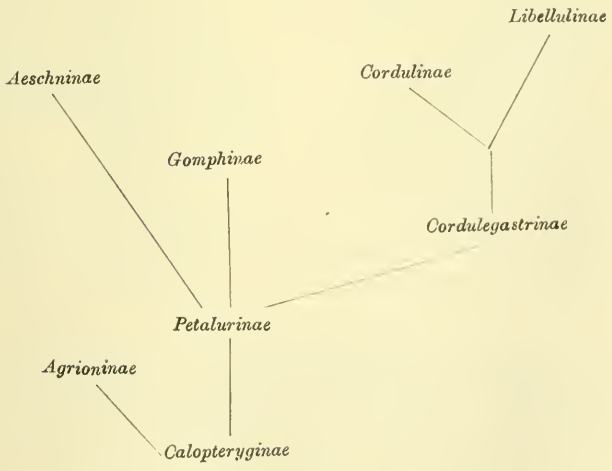
Wir hatten schon Gelegenheit, darauf aufmerksam zu machen, dass die *Cordulegaster*-Larve sich durch die Bildung der Maske den Libelluliden nähere; eine mindestens ebenso entschiedene Annäherung an dieselben bedeutet nun die beschriebene Bildung des Kaumagens, inbegriffen die Art seiner Umwandlung bei der Metamorphose zur Imago. Ich halte es für möglich, dass die Aehnlichkeit des schwarzgelben Zeichnungstypus der *Cordulegaster* und vieler Corduliden der *Macromia-Epophthalmia*-Gruppe mehr sei als blosser Zufall, dass sie eine wirkliche Verwandtschaft andeute. Wir würden demnach in dem *Cordulegaster*-Typus noch den Rest einer Uebergangsgruppe zu erblicken haben, aus der sich direct, über *Macromia*-ähnliche Formen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die modernste Ausbildung des Odonatentypus, die Libelluliden, entwickelte. Von dieser Anschauung ausgehend haben wir in einem Stammbaum der Odonaten, den wir vor Jahren bei einer Demonstration der hier zusammengestellten Beobachtungen entwarfen, den Cordulegastrinen eine etwas andere Stellung angewiesen, als dies P. P. Calvert in dem von ihm aufgestellten Schema thut. Dieses ist das folgende (l. c. p. 211):



Wir würden es in folgender Weise modificiren:



wobei wir zugleich versuchen, unserer Ansicht über das relative Alter der einzelnen Gruppen einigermaassen Ausdruck zu geben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wir möchten selbstverständlich nicht, dass dieses Schema als etwas anderes denn eine durchaus beiläufige Ansichtsäusserung aufgefasst würde. Aber als eine ganz kurze Zusammenfassung mag es immerhin nützlich sein.

Wir schliessen unsere Studie mit dem Wunsche, die darin bestehenden Lücken mit der Zeit durch Untersuchung des gegenwärtig fehlenden exotischen Materials ausfüllen zu können.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1555.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Ris Friedrich [Fritz]

Artikel/Article: Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven. 596-624