

in dieser Beziehung auf meine ausführlichere Abhandlung über das Chordagewebe⁵, die demnächst erscheinen soll.

Prag, Juli 1897.

2. Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insecten und Myriopoden.

Von Carl Verhoeff, Dr. phil. Bonn a./Rh.

eingeg. 29. Juli 1897.

Im »Biologischen Centralblatt« December 1896 hat Dr. R. Heymons (Berlin) einen Aufsatz »über die abdominalen Körperanhänge der Insecten« veröffentlicht, welcher im Wesentlichen eine Antwort ist auf meinen Aufsatz in No. 511 und 512 des Zoologischen Anzeigers: »Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insecten und Myriopoden«.

Anderweitige Arbeiten gestatten mir erst jetzt auf obige Arbeit des Dr. R. Heymons zu antworten.

Voraus bemerkt sei, daß ich an allen meinen von diesem Autor bekämpften Ansichten und Mittheilungen vollkommen festhalte, weil er keine Gegenbeweise erbracht hat.

In der Hauptsache handelte es sich um die Frage: Sind die Genitalanhänge der Insecten wirkliche Segmentanhänge oder sind es secundäre Ausgestaltungen der Haut (»Hautwucherungen«).

Das Letztere ist nach Heymons, das Erstere nach meiner Darlegung das Richtige.

Wenn man über eine Frage eine wissenschaftliche Erörterung führt, so muß man sich zunächst einmal über die Grundlagen, auf denen ich dieselbe aufbaut, über die nöthigen Voraussetzungen klar werden. Hier auf wies ich schon in No. 511 des Zool. Anz. nachdrücklichst hin, finde aber, daß sich Herr Heymons davon nichts angenommen hat.

Die wichtigste Voraussetzung für unsere Erörterung ist zweifellos die Klarheit über den Begriff Segmentanhang im Sinne der Tracheaten, d. h. Hexapoden und Myriopoden. In No. 511 (unter IA) habe ich aber meine Definition bereits gegeben. Heymons macht dagegen, indem er die »Gliederung oder Nichtgliederung« für »irrelevant« (unbedeutend oder gleichgültig!) erklärt, seinerseits aber keine Definition giebt, die ganze Erörterung nichtig, wenigstens ist sie es in seinem Sinne.

Der typische Segmentanhang der Hexapoden und Myriopoden ist der siebengliedrige, in seinen einzelnen Gliedern durch

⁵ F. K. Studnička, Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sog. Chordaknorpel. Mit 4 Tafeln. Sitzungsber. d. Königl. böhm. Ges. d. Wiss. 1897.

Muskeln bewegte, unverzweigte. Auf diesen müssen wir uns als nächste allgemeine Grundlage zurückbeziehen. Die Gliederung ist doch der wesentlichste Character eines solchen Segmentanhanges. Nimmt man ihn (wie Heymons) fort, so fällt die Grundlage der Erörterung, und damit diese selbst, fort. Bei Heymons dreht sich Alles um den »Extremitätenhöcker«. Der ist aber ebensowenig ein gegliederter Segmentanhang wie ein Ei ein Vogel ist, ja noch weniger, denn während in diesem Beispiel aus dem Ei sicher der Vogel entsteht, bildet sich der Extremitätenhöcker noch lange nicht immer zu einer gegliederten Extremität aus. Es kann aus einem Extremitätenhöcker (eine kleine Vorstülpung der Haut) sich sehr Verschiedenes entwickeln, es kann einmal gar nichts daraus entstehen, dann wieder ein Stylus, oder nur ein Coxalsack oder eine Drüse etc. Styli und Coxalsäcke sind aber keine Segmentanhänge (im erklärten Sinne), sondern nur oft vorkommende Zuthaten solcher. Mit dem Extremitätenhöcker ist noch lange kein wirklicher Segmentanhang nachgewiesen. Die Entwicklung oder Nichtentwicklung aus einem »Extremitätenhöcker« genügt durchaus nicht, um die vergleichend-morphologische Natur irgend eines Gebildes zu belegen. Gelingt es nicht, auf vergleichend-morphologischem Wege zu zeigen, daß irgend ein Körpertheil bei verwandten Formen wirklich in dieser oder jener ausgesprochenen Bildung auftritt, so ist über seine vergleichend-morphologische Natur nichts zu sagen. (Erfordernis des phylogenetischen Beweises!) Man scheint in der Embryologie vielfach nicht zu bedenken, daß der Embryo ebensogut sich verändern kann, wie die Larven und Imagines, ja daß, wenn ein Körpertheil bei diesen sich verändert, nothwendiger Weise auch die Anlage sich verändern muß. Die Leichtgläubigkeit mancher Embryologen theile ich durchaus nicht. Da wird Alles mit Aus- und Einstülpungen abgethan. Und wenn nun in einem Falle festgestellt wurde, daß sich an einer bestimmten Körperstelle aus der Vorstülpung x das Gebilde y entwickelte, so muß bei allen anderen Formen sich ebenfalls aus x y entwickeln, obwohl die Ausstülpung für den betreffenden Körperabschnitt etwas gestaltlich so Unbestimmtes ist, wie eine Eizelle in Bezug auf das entwickelte Thier.

Zur Beurtheilung der Genitalanhänge habe ich nicht solche unbestimmten Verhältnisse, sondern klare Thatfachen herangezogen, vor Allem habe ich hingewiesen auf die zweigliedrigen Parameren bei manchen Coleopteren, Dipteren und Hymenopteren. Die dabei wichtigen Muskeln hat Heymons falsch aufgefaßt, denn er sagt auf p. 857: »Daß schließlich in das gegen das Körperinnere frei geöffnete Grundglied dann auch einmal ein Muskel eindringen kann, ist selbstverständlich.« Um die Grundmuskeln

handelt es sich gar nicht, sondern um die Muskeln zwischen Grund- und Endgliedern. Solche giebt es nur bei echten Segmentanhängen, sie kommen aber bei den genannten Insectenklassen in mehr oder weniger starker Ausbildung vor. (Ich verweise z. B. auf meine Coccinellidenarbeit im Archiv für Naturgeschichte 1895.)

Heymons sagt: »Die Gliedmaßenanlagen liefern niemals die Gonapophysen, sie gehen vielmehr zu Grunde und erst später und unabhängig von ihnen kommen die Geschlechtsanhänge zum Vorschein.« Das soll beweisen, daß letztere keine Segmentanhänge seien.

Ich habe schon früher daran erinnert, daß wir bei Beurtheilung dieser Frage doch auch ein wenig an die Functionen denken müssen, insonderheit daran, daß die Copulationsorgane, im Gegensatz zu Beinen, Antennen und Mundtheilen, den Larven gar nichts nützen, daß es also gar keinen Zweck hat, schon in frühen Stadien Organe zu bilden, die erst bei den Imagines zur Verwendung kommen. Solche Lebensverhältnisse treffen wir aber doch schon bei den Urhexapoden und bei den Myriopoden. Es wäre geradezu erstaunlich, wenn sich die Copulationsorgane eben so entwickelten wie Mundtheile etc.

Die Entwicklung (auf welche man sich bequemer Weise bei vergleichend-morphologischen Fragen so viel vertröstet) hilft hier recht wenig. Die erste Anlage erlischt und erst später, gegen das Reifestadium zu, fängt plötzlich der schlummernde Proceß an in Thätigkeit zu treten¹. Das entspricht so vollkommen dem gesunden Menschenverstande, daß ich mit dem besten Willen nichts »Bedenkliches« finden kann. Trotz alledem bliebe diese Erklärung eine »Hypothese«, wenn sie nicht durch sehr deutliche Thatsachen gestützt würde. Bei den Insecten können wir aber in dieser Hinsicht keine Aufklärung mehr erhalten, weil der Besitz von Copulationsorganen schon zu weit in die Myriopodenwelt zurückreicht und also auch schon so viel Zeit verflossen ist, daß die Entwicklung sehr stark verkürzt werden konnte. Ja unter den Myriopoden selbst haben wir reichlich Gelegenheit, solche stark abgekürzte Entwicklung der Copulationsorgane zu beobachten. Wichtig ist aber, daß wir dort noch allerlei Übergänge haben von deutlichen ontogenetischen Gliedmaßenmetamorphosen bis zu den Fällen mit stark verwischter Entwicklung. Herrn Heymons habe ich schon früher daran erinnert, ohne daß er das beachtet hat, jetzt sei das noch genauer berührt. Die rückläufige

¹ Daß die spätere Entwicklung »unabhängig« von der früheren geschieht, ist bei der veränderten Leistung der Anhänge wirklich nicht wunderbar.

Metamorphose des 1. Beinpaars der Iuliden-Männchen habe ich schon in No. 511 berührt, Weiteres darüber veröffentlichte ich in No. 527 des Zool. Anz., weshalb darauf verwiesen sei. Stellen wir uns nun vor, daß die ersten und mittleren Stadien der Entwicklung jener Hükchenbeine immer weiter zurückgehen, das Endstadium aber in seiner charakteristischen Gestaltung bleibt, so kommen wir schließlich auf Verhältnisse, wie sie uns die Entwicklung der Copulationsfüße der Polydesmiden vorführt, wo die Vorstufen alle so rückgebildet sind, daß wir nur noch kleine Höcker, mehr oder weniger abgeflachte Hüften vorfinden. Diese Richtung ist bei den Insecten in ähnlicher Weise zu verfolgen, indem dort auch die abgeflachten Hüften mehr und mehr verschwunden sind, so daß die anfängliche Entwicklung gegen den Embryo zu und in diesem selbst schließlich ganz oder fast ganz erlischt. Deshalb hören aber doch die Endgebilde, deren Entwicklung auf solche Weise abgekürzt wurde, noch nicht auf wirkliche Segmentanhänge zu sein! Es ist nun sehr interessant, daß wir zwischen der Art der Entwicklung der Copulationsorgane der Polydesmiden und Iuliden einerseits und der Hükchenbeine der letzteren andererseits schöne Übergangserscheinungen haben. Diese liefern uns namentlich die Chordeumiden und Lysiopetaliden. Bei *Lysiopetalum* haben wir anfangs an Stelle der Copulationsorgane gewöhnliche Laufbeine; im (wahrscheinlich) zweitletzten Stadium sind dieselben schon sehr klein und von verkümmertem Character, aber man sieht doch noch deutlich zwei Glieder, deren distales auch noch in mehrere Abschnitte (die Andeutungen der ursprünglichen Beinglieder, Tibia und drei Tarsalia) abgesetzt sein kann. Im letzten Stadium sind nur noch abgerundete Coxae zu bemerken. Mit dem entwickelten Thiere kommen plötzlich die Copulationsorgane zum Vorschein. Auch bei Chordeumiden haben wir diese deutlichen Zeichen der Rückbildung von Entwicklungsstadien der Copulationsfüße.

Schon Latzel hat in seinem berühmten Werke über die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie in Fig. 84 einen Fall der Art abgebildet, welcher das hintere Paar der Copulationsorgane eines jungen ♂ mit 28 Rumpfsegmenten von *Craspedosoma mutabile* betrifft. Da sind noch 4—5 Glieder deutlich zu unterscheiden. Die fertigen Organe aber sind eingliedrig und als stark umgewandelte und differenzierte Hüften zu betrachten. Solche rückläufige Entwicklungsstadien, wie Latzel a. a. O. abbildete, habe ich selbst bei einer ganzen Reihe von Chordeumiden beobachtet. Im IV. Aufsatz meiner »Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden« (Archiv f.

Naturgesch. 1896) habe ich in Fig. 75 ebenfalls ein Paar von Rudimenten der Vorstufe der Reifethiere abgebildet. Dies betrifft das vordere Paar von Anhängen des 7. Rumpfdoppelsegmentes des ♂ von *Microchordeuma gallicum*. Hier handelt es sich noch um deutlich abgegrenzte Coxae. Die betreffenden fertigen Copulationsstäbe sind ebenfalls eingliedrig, also nur Hüften.

Das hintere Paar von Anhängen ist bei jenem 28-segmentierten ♂ noch ein gewöhnliches Laufbeinpaar, aber beim reifen ♂ entstehen zweigliedrige Copulationsfüße, deren 2. Glied allerdings sehr groß ist.

Bei *Atractasoma Canestrinii* beschrieb ich a. a. O. die entsprechenden Theile (auf p. 208) als »zwei breite, etwas gewölbte Platten«. Diese sind aber nichts Anderes als Coxalreste, welche mehr deprimiert sind, so daß, wenn diese Rückbildung noch etwas weiter fortschreitet, die Hüftglieder zu Flächen abgeplattet werden. Auch bei *Orthochordeuma germanicum* besitzen die 28-segmentierten jungen ♂ am Vordersegmente des 7. Ringes rudimentäre Anhänge, und noch andere Chordeumiden zeigen dasselbe. Ich gedenke diese Verhältnisse später in einer Arbeit noch genauer zu behandeln. Das Gesagte genügt, um klarzustellen, daß sich bei Chilognathen verschiedene Übergänge in der Entwicklung der Copulationsfüße finden, nämlich von der rückschreitenden Metamorphose aus einem Laufbein zum »Extremitätenhöcker«, bis zur Unterdrückung aller ausgebildeteren Vorstufen, indem sich, wie bei Polydesmiden, nur noch Hüfthöcker vorfinden.

Daß nun die Copulationsfüße der Chilognathen wirkliche Segmentanhänge sind, ist allgemein anerkannt, so weit die einzelnen Gruppen überhaupt hierauf hin untersucht sind. Nur Herr Silvestri war anderer Meinung, ist aber widerlegt worden. In zwei Gruppen der Diplopoden sind übrigens die Copulationsfüße dem typischen Segmentanhang noch so ähnlich, daß im Ernste Niemand den Versuch machen wird, sie als etwas Anderes wie modificierte Beine zu erklären, ich meine die *Opisthandria* und die *Colobognatha*. Letztere haben dazu Copulationsfüße, welche denen der übrigen Chilognathen homolog sind. Wir haben also bei den Chilognathen von den Copulationsfüßen mit noch einigermaßen normalen Gliedern und zwar 4—5, zu den eingliedrigen Gonapophysen derselben, alle Übergänge, z. B. dreigliedrige bei manchen Polydesmiden, zweigliedrige bei verschiedenen Iuliden. (Da es bei Insecten häufig vorkommt, daß Grundglieder der Parameren mit einander verwachsen, so erinnere ich an den ähnlichen Fall bei Glomeriden, wo ebenfalls die Hüften der Copulationsfüße mit ein-

ander verwachsen sind.) Aus dem Gesagten folgt, daß die Behauptung von Heymons (p. 859), daß bei »Myriopoden Übergänge von Gangbeinen zu Gonapophysen nicht anzutreffen« seien, entschieden unrichtig ist. Für Insecten stimmt es natürlich, aber bei diesen können wir dergleichen auch gar nicht mehr erwarten, obwohl zweigliedrige Anhänge, wie ich gezeigt habe, noch zur Genüge da sind.

Wenn wir aber bei Diplopoden die Gliedmaßennatur der Copulationsfüße aufs deutlichste erkennen, so liegt gar kein zureichender Grund vor, an der Gliedmaßennatur der Gonapophysen der Insecten (die alle Autoren übereinstimmend auf myriopodenartige Formen zurückführen) zu zweifeln, um so weniger, da unter ihnen selbst solche vorkommen, welche ihrem anatomischen Baue nach wirkliche Gliedmaßen sind. Es hat also thatsächlich eine Umwandlung von Locomotionsorganen zu Gonapophysen stattgefunden und zwar in der Myriopodenwelt.

Einige Formen haben noch die ursprüngliche Beingestalt am 7. Rumpfdoppelsegment beibehalten, nämlich die Pselaphognathen. Auch die Symphylen und Pauropoden entbehren der Copulationsfüße.

Heymons hat von seiner Seite aus ganz Recht, wenn er darauf hinweist, daß bei Thysanuren auffallend wenig Genitalanhänge vorkommen. Die einzelnen Tracheatengruppen verhalten sich in dieser Hinsicht überhaupt sehr verschieden, ohne daß wir hierfür ausreichende Gründe angeben können. Aber die Verhältnisse bei Thysanuren beweisen nichts gegen die Gliedmaßennatur der Genitalanhänge. Sehen wir uns doch die Chilopoden an! Die weiblichen Genitalanhänge der Lithobiiden sind unzweifelhafte Gliedmaßen, umgewandelte Beine, und doch ist bei Scolopendriden (den meisten Thysanuren entsprechend) nichts von Genitalanhängen zu finden, oder doch nur winzige Stummel. Die Geophiliden verbinden in dieser Hinsicht wieder Scolopendriden und Lithobiiden, indem ihre Genitalanhänge zwar klein sind, aber doch unzweifelhafte Gliedmaßen vorstellen, da wir genug Fälle kennen, in denen sie zweigliedrig sind (vgl. z. B. Fig. 6 meiner Myriopoden von Escherich's »Reise nach Kleinasien«, Arch. f. Naturgesch. 1896). Danach bieten die Verhältnisse bei Thysanuren um so weniger etwas Erstaunliches, als dieselben größtentheils winzige Formen sind, welche bei höheren Insecten erfahrungsgemäß meist sich durch schwächliche Copulationsorgane auszeichnen und die Collembola eine sehr extreme Gruppe vorstellen, deren Körper stark verkürzt ist, bei herabgeminderter Segmentzahl.

Wenn Heymons von einer »einseitigen Verwerthung der Verhältnisse bei *Machilis*« spricht, so ist das um so weniger zutreffend, als sich meine Erörterung auf der breiten Masse der Myriopoden aufbaut, was man von seiner nicht behaupten kann. Unsere *Machilis* machen unter den europäischen echten Thysanuren aber am wenigsten den Eindruck von Kummerformen, sind also am ehesten verwendbar, und gerade sie haben zweigliedrige Genitalanhänge, wie ich früher aus einander setzte. (Daß Grassi diese Ansicht gehabt und dann wieder aufgegeben, war mir allerdings unbekannt geblieben, aber es thut das nichts zur Sache; wenn er sie aufgab, konnte er sie offenbar nicht genügend begründen.) Man kann wegen des Gesagten aber noch nicht von einer »Zweiästigkeit« der Genitalanhänge bei *Machilis* sprechen (dann müßte die Coxa doch zweigliedrig sein). Die Coxen mit ihren Styli sind nur schützend vor die Tastgriffel geschoben. Ganz verwirrend wirkt es, wenn Heymons von einem »Paar von Gonapophysen« jederseits spricht, denn eine völlige Trennung ist gar nicht eingetreten. Ein sich gabelndes Hirschgeweih ist durch die Gabelung doch noch nicht zu zweien geworden! Wenn sie aber auch wirklich getrennt vorkommen, so bilden sie doch eine vergl. morphologische Einheit.

Heymons sagt, daß »bei den Thysanuren die Gonapophysen (der ♀♀) im Gegensatze zu höheren Insecten insofern noch unvollkommen entwickelt sind, als sie nicht in der allgemein typischen Sechszahl, sondern nur erst in der Vierzahl ausgebildet sind«. Was er dabei aber als 3. Gonapophysenpaar aufführt, ist thatsächlich bei den betreffenden Thysanuren auch vorhanden, nur ist es weniger metamorphosiert. Es sind eben die stylustragenden (secundären Ventralplatten, die) umgewandelten Coxen der einstigen Beine oder wenigstens Segmentanhänge. Der Ausdruck »laterale Gonapophysen« ist ganz verwerflich, weil uns der Begriff des einen ventralen Anhangspaares an einem Tracheatensegment ein fester und wichtiger Grundbegriff ist.

»Eine absolut scharfe Grenze zwischen Hypodermisfortsatz und Extremität wird sich überhaupt niemals ziehen lassen«, behauptet Heymons und darin hat er vollkommen Recht.

Damit streckt er aber im Grunde hinsichtlich der hier vorliegenden Frage die Waffen, weil er gleichzeitig keine Bestimmung des Begriffes des Tracheatensegmentanhanges gegeben hat. Dieser Verzicht ist aber ganz und gar nicht gerechtfertigt, wenn wir uns über die typischen Verhältnisse bei Insecten und Myriopoden klar machen. Folgendes ist von grundsätzlicher Wichtigkeit: Wir müssen [bei vergleich.-morphologischen Erörterungen innerhalb der Tra-

cheaten] vom typischen Segmentanhang dieser Thiere ausgehen, er ist die Grundlage aller einschlägigen Erörterungen in der vergleichenden Morphologie. Die Embryologie kann hier als wichtige Stütze dienen, sie kann aber nicht die Grundlage abgeben, denn unsere Begriffe sind von ausgebildeten Thieren hergenommen, je mehr wir uns in den Entwicklungsformen dem Ei nähern, desto mehr verschwinden unsere betreffenden Begriffe, wenn wir sie anwenden wollen. Unser Streit dreht sich aber darum, ob gewisse Organe Segmentanhänge sind oder nicht. Weiß man nun nicht, was Segmentanhänge sind, so ist der ganze Streit müßig. Wir müssen aber wissen, was Segmentanhänge sind. Ich habe die Definition gegeben und die fraglichen Gebilde auf die definierten Grundgebilde zurückgeführt.

Zum Schlusse erwähne ich noch, daß Heymons »die Tracheenkiemen der Larven von *Ephemera* und *Sialis*, welche sich nach ihm auch auf Extremitätenanlagen zurückführen lassen«, als Überbleibsel« von »Extremitäten« betrachtet. Obwohl ich das a priori nicht für unmöglich halte, so muß ich doch erklären, daß damit noch lange kein Beweis erbracht ist. Ja ich muß auf Thatsachen hinweisen, welche diese Erklärung sogar sehr unwahrscheinlich erscheinen lassen. Es giebt bekanntlich unter den Plecopteren (Perliden) einige Formen (*Nemura* u. A.), welche als Imagines neben den Beinen auch kleine Tracheenkiemen besitzen. Diese können auch aus den Extremitätenhöckern hervorgehen, sind deshalb aber noch lange keine Beine. Stellen wir uns nun vor, daß am Abdomen einst auch Anhänge und neben deren Grunde Tracheenkiemen vorkamen, letztere aber blieben und erstere zu Grunde gingen, so ist damit, daß die Tracheenkiemen jetzt aus Extremitätenhöckern hervorgehen, doch nicht bewiesen, daß sie solchen homolog sind oder von solchen abstammen.

Ich erkenne die sorgfältigen Arbeiten des Collegen Dr. Heymons über Segmentation und Entwicklung bei Insecten vollkommen an und weiß sie zu würdigen, aber seiner logischen Behandlung des Stoffes kann ich in den besprochenen Punkten gar nicht beistimmen.

Über die Segmentation des Abdomens ist genügende Klarheit vorhanden, so daß darüber keine weitere Erörterung erforderlich ist. Im Allgemeinen kann der Satz gelten, daß das Abdomen aller Holometabola in allen Classen in den niedrigeren Gruppen aus 10 Segmenten besteht. Für die Hemimetabola gilt dasselbe, nur mit einigen geringen Einschränkungen, die sich namentlich aus den Arbeiten von Heymons ergeben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Verhoeff Karl Wilhelm [Carl]

Artikel/Article: [2. Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insecten und Myriopoden 293-300](#)