

weit öffnender Proboscis verbreiterten stark den basalsten Teil des Fußes. Diese basale Verbreitung des Fußes scheidet vom Rande her Chitin aus. Dabei schnürt sich dieser Teil immer mehr vom Stiel und Kelch ab. Die Chitinisierung schreitet centripetal fort, und endlich fällt der Kelch von seinem Postament ab. Betrachten wir zunächst das an der Unterlage Zurückgebliebene. Es liegt ein abgerundeter Patzen Cönosark vor, der von einer gelblichbraunen Chitinhülle umgeben ist. Der Rand des Gebildes ist lappig und verdickt (chitinig). Diese, können wir sagen, encystierte Masse von Cönosark ähnelt sehr einer kleinen Patella (hat einen bis 0,5 mm großen Durchmesser). An der flachen, nach oben gekehrten Seite sieht man deutlich die konzentrischen Zuwachsstreifen.

Bekanntlich hat der Scyphopolyp von *Chrysaora* nur am untersten Teile des Fußes das Vermögen Chitin auszuscheiden beibehalten, und dies sehen wir jetzt auf so eigentümliche Weise ausgenützt. Der stockbildende Scyphopolyp von *Nausithoë* (unter dem Namen: *Stephanoscyphus spongicola* bekannt) scheidet an seiner ganzen Oberfläche (ausgenommen den oralen Teil) Chitin aus (Claus⁶).

Der abgetrennte Kelch des Scyphopolypen bewegt sich mittels Wimpern und sieht flach medusenähnlich aus. Der Kelch bildet sich weiter zurück, wie es die andern Polypen und Ephyren taten, bis er als Planula endet.

Was mit dem encystierten Stück Cönosark weiter wird, kann ich vorläufig nicht berichten, weil bis jetzt an denselben keine Veränderungen wahrgenommen werden konnten.

6. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden.

Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota.

Von Carl Börner.

(Mit 9 Figuren.)

eingeg. 9. Dezember 1908.

H. J. Hansen¹ war es, welcher vor 15 Jahren zum ersten Male die strukturelle Homologie der Crustaceen- und Hexapoden-Beißmandibel nachgewiesen und vorläufig begründet hatte. Wenn auch die Identifizierung der Mandibel mit der Coxa der normal gegliederten Beine generell als gesichert gelten darf, so sind doch die seither festgelegten Übereinstimmungen zwischen Crustaceen und Insekten in der Bildung der Mundwerkzeuge erst von wenigen Forschern als Belege für

⁶ C. Claus, Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza* usw. Arbeiten d. zool. Inst. Wien-Triest. Bd. X. 1893.

¹ Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. Bd. 16. Nr. 420/1. 1893.

eine engere Blutsverwandtschaft beider Arthropodenreihen anerkannt worden. Jeder neue Fund derartiger Übereinstimmungen (Homologien) muß deshalb mit besonderem Nachdruck hervorgehoben werden, damit die leider weitverbreitete Anschauung von der Myriopoden-Abstammung der Hexapoden als eine mißglückte Theorie klarer erkannt werde und Anregung geboten wird zu einem streng systematisch durchgeführten Vergleich verschiedener Organsysteme zwischen den Krebsen und den Insekten, einer großen dankbaren Aufgabe, mit deren Übernahme uns seither leider noch niemand beglückt hat. Die folgenden Mitteilungen sind nur als kurze Notizen zu solch einem Riesenwerke aufzufassen.

I. Die Mandibel und ihre Muskulatur.

1. Amphipoden (Fig. 1).

Als Schulbeispiel wähle ich einen Vertreter der Gammariden, eine nicht näher bestimmte Art aus dem Süßwasser (*Gammarus* sp.). Der Mandibelkörper stellt hier bekanntlich einen keilförmigen Hohlkörper mit konvexer Lateral- (Ober-)fläche² dar, dessen Spitze medianwärts leicht gekrümmt ist, und der auf seiner Innenfläche nahe seiner Basis eine weit vortretende, mit einer Reibfläche versehene, stark chitinisierte Pars molaris trägt; am Vorderrande der Mandibel inseriert ferner noch der Mandibeltaster, auch ist eine *Lacinia mobilis* vorhanden.

Die Mandibel ist seitlich mit der Schädelkapsel durch ein schräges, einer Syndesis ähnliches Gelenk verbunden; in der Seitenansicht ist die Mandibel hinten stark verlängert und bildet dort neben der Insertionsfläche der Maxillen, unweit der (unteren) Lateralecke des Kopfhinterrandes, den hinteren Angelpunkt des Gelenkes, indem sie selbst einen Gelenkknopf unter den Randwulst der Schädelkapsel vorschiebt. Der vordere Angelpunkt liegt an der Ursprungsstelle des Labrums, der Seitenecke der eigentlichen inneren Mundöffnung; ein konischer Zapfen der Mandibel (einer Gelenkpfanne entsprechend) liegt hart an einem entsprechend geformten (einem Gelenkknopf entsprechenden), zum Schädel gehörigen Chitinstab, an dem er rotiert. Vergleicht man Vorder- und Hinterseite der Mandibel, so ist diese erheblich länger als jene.

Von den Mandibelmuskeln lassen wir den schmalen Depressor des Tasters unberücksichtigt (Fig. 1, *mplp*). An der Innenecke der Mandibelbasis inseriert mit einer starken Sehne der mächtigste Mandibelmuskel, der *Adductor mandibulae posticus* (*a. m. p.*), vergleichend morphologisch der *Remotor coxae* der Gangbeine; seine Fasern strahlen in der Hauptsache von den Scheitelteilen der Schädelkapsel ab. — In der Hinterhälfte der Mandibel geht von ihrer Außenwand, ihr Inneres durchquerend, der am Tentorium befestigte, median schräg nach hinten gerichtete *Adductor mandibulae tentoricus* (*a. m. t.*) ab. — Als *Remotores* (vergleichend morphologisch *Promotores coxae*) fungieren zwei Muskelbündel, welche etwa in seiner Mitte am Außen- (Ober-)rande der Mandibel inserieren, der *Remotor mandibulae anticus* (*r. m. a.*) und *posticus* (*r. m. p.*). — Es sei noch besonders hervorgehoben, daß

² Zur Erleichterung von Homologisierungen von Teilen verschiedenartiger Mandibeln ist es vorteilhaft, diese als *Coxa* quer zur Körperlängsachse orientiert zu denken, so wie ich früher die Normalorientierung des Beines dargelegt habe. Diese Betrachtungsart zeigt uns zugleich, daß die quere Crustaceen- und Thysanuren-Mandibel die ursprüngliche Form der Hüfte der Mandibel-Extremität reiner bewahrt hat als die orthopteroide Insektenmandibel.

Fig. 1.

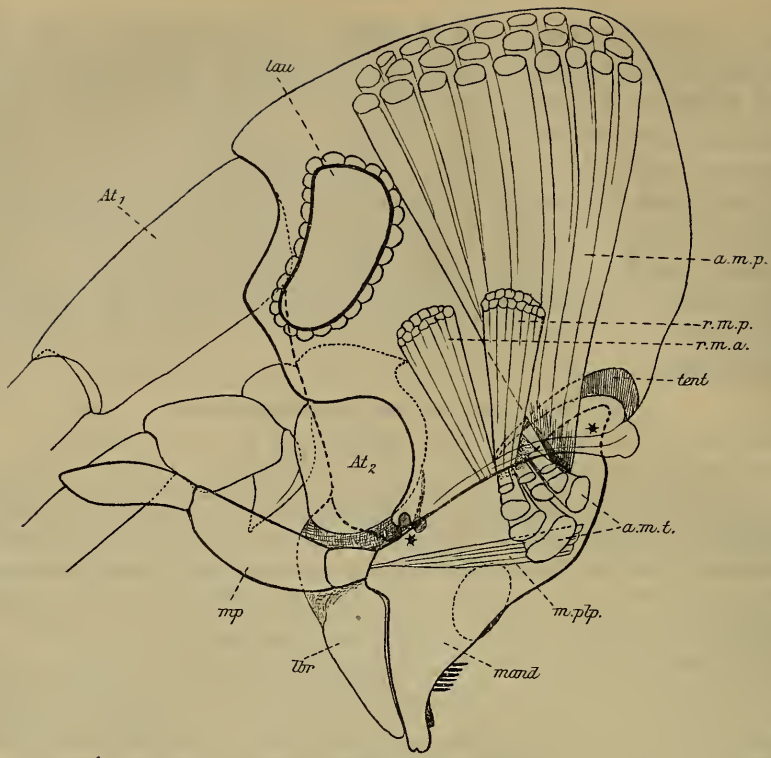


Fig. 2.

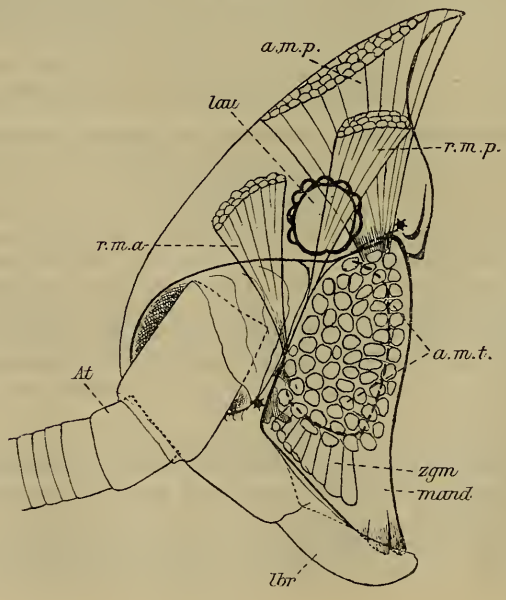


Fig. 3.

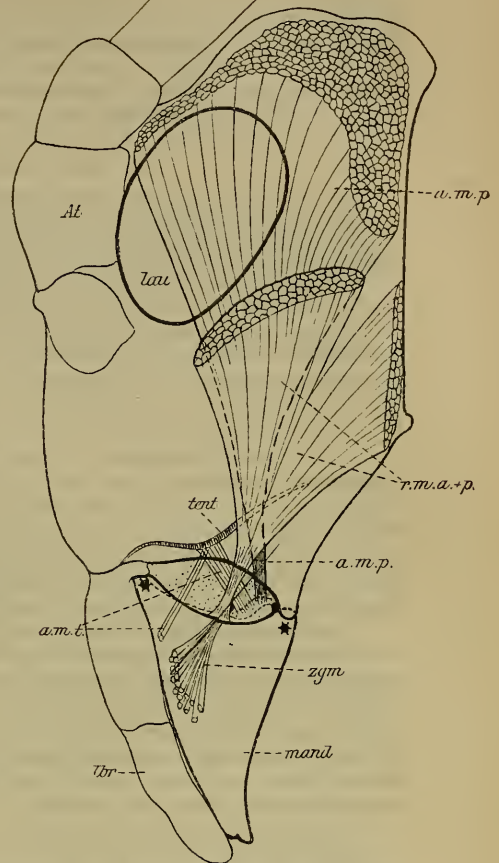
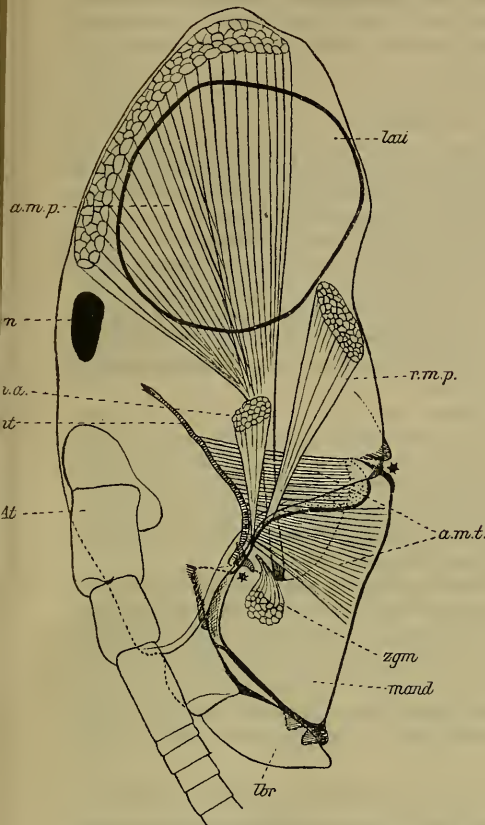


Fig. 1. *Gammarus* spec. Schädel mit Mandibel (*mand*) und deren Taster (*mp*) sowie den Grundgliedern der beiden Antennen (*At*₁ und ₂) nach Abtrennung der auf die Mandibeln folgenden Extremitätenpaare, in der Seitenansicht; halbschematisch. Die Sterne (*) geben die Lage der Angelpunkte des Mandibelgelenkes an. Die punktierte Kreislinie im Mandibelkörper deutet die median gelegene Kaulade an; *lbr*, Labrum; *lai*, Lateralaugen; *tent*, Tentorium).

Fig. 2. *Lepisma saccharina*. Das Präparat entspricht dem der Figur 1. Besonders groß ist hier der Adductor mandibulae tentoricus, auf den man im Bilde gerade vertikal schaut. Der Zungenmuskel (*zgm*) ist im Vergleich zu *Gammarus* neu hinzugekommen, andererseits fehlt der Mandibeltaster und sein Muskel, sowie die 2. Antenne.

Fig. 3. Halberwachsene Nymphe von *Cloëon dipterum*. Das Präparat entspricht den beiden vorhergehenden, nur daß der andern Kopfform entsprechend die Mandibelmuskeln zum Teil anders gelagert erscheinen. Man beachte übrigens auch das Vorhandensein der Ocellen, die bei den Ephemerenlarven (und -nymphen) wie bei den Machiliden schon frühzeitig angelegt werden, im Gegensatz zu allen andern Pterygoten; *stm*, laterales Stemma (Ocelle).

Fig. 4. Junge *Locusta* spec. Das Präparat entspricht den vorhergehenden. Man beachte die abweichende Lage des hinteren Condylus des Mandibelgelenkes, die Vereinigung der Mandibelremotoren in eine Sehne und die Reduktion des Adductor mandibulae tentoricus, der hier merkwürdigerweise noch zweiseitig ist. Der den Zungenmuskel und die Basis des Mandibelmuskels schräg durchschneidende Strich beruht auf einem Klischeefehler u. ist, da in natura nicht vorhanden, entfernt zu denken.

die Sehne des Adductor mandibulae posticus ventral von den Vorderhörnern des Tentoriums nach hinten zieht. Das Tentorium (*tent*) ist übrigens eine hinter der Maxillenbasis eingelassene, die Seitenwände der Schädelkapsel verbindende und somit das Hinterhauptsloch versteifende Querplatte, von der zwei kurze Vorderhörner schräg nach oben ziehen (Ausgangspunkte des Add. mand. tentoricus), welche in dessen die dorsale Schädelwand nicht erreichen.

2. Thysanuren (Fig. 2).

Für den Vergleich des Mandibelkörpers mit dem der Amphipoden wähle ich mit Hansen *Machilis*, möchte die Muskulatur jedoch speziell für *Lepisma* abbilden, obschon zwischen beiden Formen kein prinzipieller Unterschied besteht.

Übereinstimmend mit den bei *Gammarus* beobachteten Verhältnissen, finden wir bei *Machilis* einen zahntragenden Endabschnitt und eine median gelegene, stark vorstehende Pars molaris an der auf der Hinterfläche fast um das Doppelte der Vorderfläche verlängerten Mandibel, die durch ein entsprechend gebildetes Gelenk mit dem Schädelrande verbunden ist. — *Lepisma* weicht von diesem Grundschemata nur in dem Mangel einer eigentlichen Kaulade (Pars molaris) ab. Ein Taster fehlt bei beiden, die Lacinia mobilis nur bei *Machilis*.

Von Muskeln konstatieren wir bei *Lepisma* (ähnlich wie bei *Machilis*) den hier mächtigsten, transversen Adductor mandibulae tentoricus, der hier wie bei *Gammarus* an die nicht mit dem Schädeldach verbundenen Vorderhörner des Tentoriums herantritt; ferner einen ziemlich kurzen, nicht durch eine einheitliche Sehne mit der zarthäutigen Innenecke des Mandibelkörpers verbundenen Adductor mandibulae posticus; endlich dorsolateral die ebenfalls schon bei *Gammarus* verzeichneten Remotores mandibulae anticus und posticus.

Zu diesen Muskeln kommt jedoch ein Zungenmuskel (*xgm*) hinzu, den ich bei *Gammarus* vergebens gesucht habe. Er liegt bei *Lepisma* distal vor den äußersten Fasern des Adductor mandibulae tentoricus, sie z. T. überlagernd. Er ist jedoch nicht, wie es bei oberflächlichem Zusehen scheinen möchte, mit dem Tentorium, sondern mit der Basis der Zunge (Lingua und Maxillulae) verbunden und löst offenbar Bewegungen der Zunge aus. In der mir zugänglichen Literatur finde ich weder diesen Muskel, noch den einen Remotor verzeichnet. Mit dem Mandibeltaster fehlt naturgemäß auch dessen Flexormuskel.

Abgesehen vom Zungenmuskel, dessen Aufnahme in den Mandibelkörper vielleicht mit dem Vorrücken der Maxillulen und deren bei *Machilis*, den Collembolen und Ephemeriden vorbereitete, bei *Lepisma* und den meisten Pterygoten vollendete Verwachsung mit der Lingua zusammenhängt, besteht eine vollkommene Übereinstimmung in der Struktur der Mandibel, ihrer Muskulatur, dem Bau des Tentoriums und dessen Lageverhältnis zur Mandibel zwischen Amphipoden (Cumaceen, Isopoden) und Thysanuren, eine Ähnlichkeit, die nur auf Grund relativ enger Blutsverwandtschaft erklärbar ist, da sie im ganzen Reiche der Arthropoden einzig dasteht.

3. Ephemeriden (Fig. 3).

Meine Beschreibung schließt sich an die bei *Cloëon*-Larven und Nymphen vorhandenen Verhältnisse an.

Es wiederholt sich im Prinzip der Bau der Amphipoden-Mandibel, nur daß natürlich der Taster fehlt. Was Heymons³ früher als Tasterrudiment gedeutet hat

³ Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang z. d. Abhandl. d. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, 1896, I.

(bei *Ephemer*), ist ein Auswuchs des Endabschnittes der Mandibel und hat mit dem Taster nichts zu tun. Pars molaris und Lacinia mobilis sind vorhanden, auch die hinterseitliche Verlängerung der Mandibel ist sehr klar ausgeprägt; das Gelenk ist typisch.

Von Muskeln sind alle für *Lepisma* beschriebenen auch hier vorhanden. Der Adductor posticus (*a. m. p.*) inseriert mit einer starken Endsehne wie bei *Gammarus* und den höheren Pterygoten, die Sehne geht ventral von den Vorderhörnern des Tentoriums nach hinten. — Der Adductor tentoricus (*a. m. t.*) ist breit und stark. Lateral wirken die charakteristischen Remotores (*r. m. a.* und *p.*) anticus und posticus nahe dem vorderen Angelpunkt der Syndesis. — Der Zungenmuskel (*xgm*) ist deutlich vom Adductor tentoricus getrennt, er geht dorsolateral, vor dem vorderen Angelpunkt, von der Außenwand der Mandibel ab. — Die breiten Vorderhörner des Tentoriums erreichen die Schädeldecke nahe dem vorderen Condylus des Mandibulargelenkes (die noch vorhandenen Nebenarme übergehe ich hier).

Die zwischen den Thysanuren und Ephemeriden bestehenden Homologien im Bau der Mandibel sind zu augenfällig, als daß sie einer weiteren Erläuterung bedürften.

4. Orthopteren und andre Pterygoten mit Beißmandibeln (Fig. 4).

Die jetzt zu besprechenden Typen sind insgesamt in der Form des Mandibelkörpers abweichend organisiert, während wir in der Muskulatur durch mehrere Zwischenstufen von der thysanuroiden Form zu derjenigen der holometabolen Beißinsekten allmählich fortschreiten.

Den formalen Unterschied zwischen der Amphipoden-Thysanuren-Mandibel und derjenigen der typischen, sogenannten beißenden Insekten hat Hansen schon betont. Articuliert die Mandibel der ersteren Formen durch ein schräges Gelenk mit der Schädelseitenwand, und ist sie außenseitlich hinten (ventral) bedeutend länger als vorn und innen, ihr Lumen also schräg median zur Longitudinalachse des Kopfes geöffnet, so ist die orthopteroide Mandibel (als Ausgangsform für diejenige aller andern Pterygoten [ausschl. Ephemeriden]) durch ein typisch bicondyles Gelenk mit ventralem Gelenkknopf und dorsaler Gelenkpfanne (bei prognath gedachtem Kopf) mit dem Schädel verbunden, und ist folglich ihre Außenwand, speziell der ventrale Rand, nicht nach hinten verlängert und das Lumen nahezu in der Längsachse des Kopfes nach hinten geöffnet (Fig. 4). Ist diese jüngere Mandibelform auch unschwer aus der archaischeren der Ephemeriden, Thysanuren und Amphipoden abzuleiten durch Verkürzung des hinteren (ventralen) Außenrandes der Mandibel und entsprechende Verlängerung der Schädelseitenwand, so ist mir doch irgend eine zwischen beiden Typen vermittelnde Form nicht bekannt geworden⁴.

⁴ Man könnte allerdings die Odonatenmandibel in solchem Sinne auszulegen in Versuchung kommen. Bei den Odonaten ist nämlich die Hinterfläche der Mandibel, von der Mandibelspitze bis zum hinteren Condylus gerechnet, noch um ein wenig länger als die Vorderfläche. Aber die Condyli sind ganz nach Art der orthopteroiden Mandibel gelagert und geformt, wie denn überhaupt die Odonatenmandibel der letzteren weitgehend ähnelt. Wir können aus der Struktur der Mandibel schließen, daß die Odonaten sich frühzeitiger vom Metapterygotenstamme abzweigt haben, als dessen Aufteilung in die übrigen Hauptzweige erfolgte, aber eine eigentliche Zwischenform zwischen der thysanuroiden und orthopteroiden Mandibel ist diejenige der Odonaten trotz der relativen Stärke des Adductor tentoricus nicht mehr; sie trägt alle Hauptmerkmale der jüngeren Mandibelform. — Eine andre morphologisch vielleicht verdächtige Mandibel ist diejenige der planctonischen

Es besteht also eine tiefe Kluft zwischen den weiter hinten noch zu diagnostizierenden Apterygoten und Archipterygoten einer- und den Metapterygoten anderseits in der Grundform der Mandibel.

Die Muskulatur weicht indessen bei der Metapterygoten-Mandibel innerhalb der phylogenetisch älteren Gruppen prinzipiell kaum von derjenigen der thysanuroiden Mandibel ab, was Hansen früher angenommen hatte. Bei *Blatta* und *Mantis* beispielsweise finden wir außer dem hier, wie überhaupt bei den Pterygoten, kräftigsten Adductor posticus (*a. m. p.*), dessen Sehne auch hier ventral von den Vorderarmen des Tentoriums nach hinten geht. und dem weniger starken, aber im Gegensatz zu den vorbesprochenen Formen mit einer Sehne am Außenrande der Mandibel angehefteten, jedoch im Faserverlauf noch zweiteiligen Remotor mandibulae (*r. m. a. + p.*) einen kleinen median von der hinteren (ventralen) Mandibel-

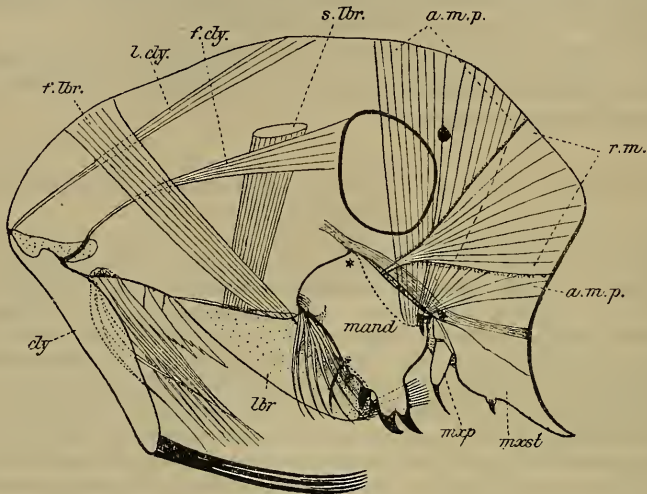


Fig. 5. Larve einer *Corethra*-Art. Seitenansicht des Kopfes in einer den Fig. 1—4 entsprechenden Orientierung, halbschematisch. Clypeus (*cly*) und Labrum (*lbr*) sind als selbständig bewegliche Anhänge entwickelt und die Maxillen (*mxst*) anscheinend unbeweglich, abgesehen vom Palpus (*mxp*). *l.cly* und *f.cly* sind die linksseitigen Levator- und Depressormuskeln des Clypeus, *s.lbr* der linksseitige Seitenmuskel des Labrums, *f.lbr* der linksseitige Flexor des Labrums.

fläche (nahe ihrem Basalrande) abgehenden, an den vorderen Tentoriumbögen mit hinten divergierenden Fasern befestigten Adductor mandibulae tentoricus (*a. m. t.*) und den an der Außenwand der Mandibel angehefteten transversen, typischen Zungenmuskel (*zgm*), dessen Fasern auch hier dorsal von der starken Adductorsehne an die Basis der Zunge (Lingua plus Maxillulae) herantreten.

Corethra-Larven (Fig. 5). Die Mandibel dieser interessanten Geschöpfe ist seitlich flach gedrückt und durch ein schräg gestelltes Gelenk mit der Schädelkapsel verbunden, dessen beiden Angelpunkte sich nicht typisch gegenüberstehen. Bringt man den Kopf der Larve richtig in Dorsoventrallage, so stellt sich indes heraus, daß der hintere Condylus ventral verschoben worden ist, und nicht etwa wie bei der thysanuroiden Mandibel dorsal vom vorderen (inneren) liegt. Von Muskeln fand ich, wie auch an den Mandibeln der Sciariden- und Chironomus-Larven nur den schwächeren lateralen Remotor und den stärkeren medianen Adductor mandibulae posticus; ein Tentoriumsmuskel bedient die Mandibel anscheinend nicht. Also auch diese Mandibel gehört zum orthopteroiden Typus.

Ganz den nämlichen, nur im speziellen variierten Verhältnissen, begegnen wir bei den Odonaten, Oothecariern, Orthopteren, Phasmodeen, Perliden, Termiten und wahrscheinlich auch bei den Embiden, bei denen ich jedoch über das Vorhandensein des Zungenmuskels noch im unklaren bin. Bei den Odonaten reicht der Adductor tentoricus mit divergierenden Fasern noch weit ins Innere des Mandibelkörpers hinein, während bei den Phasmiden (*Bacillus rossii*) der Remotor außer mit der Hauptsehne noch mit einigen kurzen Fasern am Kiefergrunde angreift. Im Zusammenhang sei hier mitgeteilt, daß ich einen Adductor tentoricus noch bei den Dermapteren (*Forficula*, hier sehr schmal und unscheinbar), Psociden und Hemerobiiden vorfand, während ich bei diesen Formen vergebens nach dem Zungenmuskel suchte. Bei Coleopteren und Hymenopteren, sowie Larven von Trichopteren und Lepidopteren habe ich seither einen Adductor mandibulae tentoricus nicht konstatieren können.

Es herrscht zweifellos die Tendenz, den schon bei den niedersten Metapterygoten stark reduzierten Adductor tentoricus, welcher bei der orthopteroiden Mandibelform keine wesentliche Funktion mehr auszuführen hat, mehr und mehr zu unterdrücken, was bei verschiedenen holometabolen Ordnungen vollends erreicht zu sein scheint. Daß der Zungenmuskel bei Dermapteren (vielleicht auch bei Embiden) und Psociden fehlt, ist angesichts der starken Ausbildung der Zunge (Lingua plus Maxillulae) bei diesen Insekten auffällig; daß er bei den »Holometabolen« mit Beißmandibeln fehlt, ist eine direkte Folge der Verwachsung, welche die Zunge hier mit dem Labium eingegangen ist. — Auf die verschiedenartigen Spezialisierungen, welche die Beißmandibel bei den Metapterygoten erfahren hat, möchte ich hier nicht weiter eingehen.

Innerhalb der Hexapoden müssen wir auf Grund der vorstehenden Darlegungen prinzipiell zwischen der **thysanuroiden** und der **orthopteroiden Mandibel** unterscheiden. Die zwischen diesen beiden Mandibeltypen bestehenden Differenzen sind fundamentaler Natur, während jene zwischen der ecto- oder entotrophen, der Beiß- oder Stech-Mandibel nur als sekundäre Spezialisierungen beider Hauptgruppen in Betracht kommen.

II. Die Maxille der Amphipoden und niederen Hexapoden mit Beißmandibeln.

Lobus internus und externus der Maxille und des Labiums der Insekten habe ich 1903⁵ auf die beiden Coxalglieder der Amphi-Isopodenbeine zurückgeführt, das Vorhandensein beider Lobi mithin innerhalb der Insekten als primären Charakter und nicht etwa als sekundäre, in funktioneller Anpassung an die Kaufunktion entstandene Spezialisierung (Heymons) interpretiert. Speziell die 1. Maxille ist bei *Machilis* in erstaunlicher Ursprünglichkeit mit zwei völlig selbständigen Coxalgliedern versehen, denen die Subcoxa (Cardo) voraufgeht und der Telopodit (Taster) folgt (vgl. Fig. 8 der sub 5 zu zweit zitierten Arbeit). Die beim Kaugeschäft tätige Spitze

⁵ Die Beingliederung der Arthropoden. 3. Mittlg., die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend. Stzber. Ges. nat. Fr. Berlin, 1903. Heft 7. Vergleiche auch: Mundgliedmaßen der Opisthogeneata. Dies. Zeitschr. 1903. Heft 2.

des 1. Coxale (Lobus internus), der sogenannte Maxillenkopf, ist bei manchen *Machilis*-Arten mit einem lateralen dreizahnigen Krallenstück, einem Mittelanhang und einer medianen Doppelreihe von 4 Lamellen ausgestattet, die ich in merkwürdig ähnlicher Gestaltung bei einem in seiner übrigen Organisation sehr abweichenden, stark spezialisierten, typischen, archaischen Collembol (*Tetrodontophora bielanensis*, Fig. 7b) wiederfinden konnte. Es konnte nur als Beweis engster Blutsverwandtschaft gedeutet werden, daß sich diese scheinbar so unwesentlichen, noch dazu innerhalb der jüngeren Familienglieder erheblichen Variationen unterworfenen Cuticularegebilde im Laufe der Stammesgeschichte einer *Tetrodontophora* so streng *Machilis*-artig haben behaupten können.

Die Deutung des Maxillarstipes der Collembolen samt seinem Maxillenkopf als 1. Coxale erscheint trotz der gegenteiligen Auffassungen von Folsom⁶, Hoffmann⁷ u. a. durch einen Vergleich mit *Machilis* definitiv festgelegt⁸. Das breite zungenförmige 2. Coxale der *Machilis*-Maxille erweist sich als echtes, freies Beinglied und nicht etwa nur als Ausstülpung eines andern (des 1. Coxal-)Gliedes; besondere Muskeln scheinen an dies 2. Coxale indessen bei *Machilis* nicht heranzutreten. Daraus ist zu schließen, daß die bei den Pterygoten durchgeführte Verwachsung des 2. Coxale mit dem ersten zum zweiladigen Stipes bei *Machilis* schon vorbereitet ist. Überall, wo ein Maxillartaster vom »Stipes« abgeht, muß der basale eigentliche Gliedabschnitt des 2. Coxale wenigstens teilweise mit dem ersten zum Stipes verschmolzen sein. Bei diesem Verwachsungsprozeß kann die Lade des 2. Coxale (Lobus externus) erhalten bleiben oder auch reduziert werden und schwinden, so daß auf das einstige Vorhandensein des 2. Coxale nur durch Analogie mit den Maxillen anderer Kerfe geschlossen werden kann.

Ein solcher Fall der Atrophie des 2. Coxale liegt bei *Gammarus* unter den Amphipoden und bei den Ephemeren unter den Pterygoten vor; es handelt sich nicht um eine Verschmelzung von Innen- und Außenlade, wie sie u. a. Handlirsch⁹ (wohl nach Eaton) für die

⁶ The development of the mouth-parts of Anurida Guér. Bull. Museum of Comparat. Zoology Vol. 36. 1900. Nr. 5.

⁷ Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* L. III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. wiss. Zool. 89. Bd., Heft 4. 1908.

⁸ Vgl. C. Börner, Collembolen aus Südafrika, nebst einer Studie über die 1. Maxille der Collembolen. In: L. Schulze, Forschungsreise im westl. u. central. Südafrika, ausgeführt in d. Jahren 1903—1905. 1908. IVa. S. 53—68, Taf. VI u. VII.

⁹ Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Bei Wilhelm Engemann, Leipzig. 1. Lieferung, S. 38. 1906.

Maxille der Ephemeriden annimmt; die Außenlade ist reduziert, und nur das diese Lade tragende Glied (häufig als »Palpiger« noch nachweisbar) ist mit dem 1. Coxalgliede zum Stipes vereint worden. Die Maxille als solche, ihr frei vorragender bezahnter Teil, ist das 1. Coxale, bzw. dessen Innenlade für sich allein.

Dies erweist sich nicht allein aus der Insertion des Palpus und der Muskulatur des »Stipes«, sondern vielleicht noch klarer aus der feineren Struktur des Maxillenkopfes, dessen phylogenetische Bedeutung ich früher schon betont habe⁸.

Fig. 6 a.

Fig. 6 b.

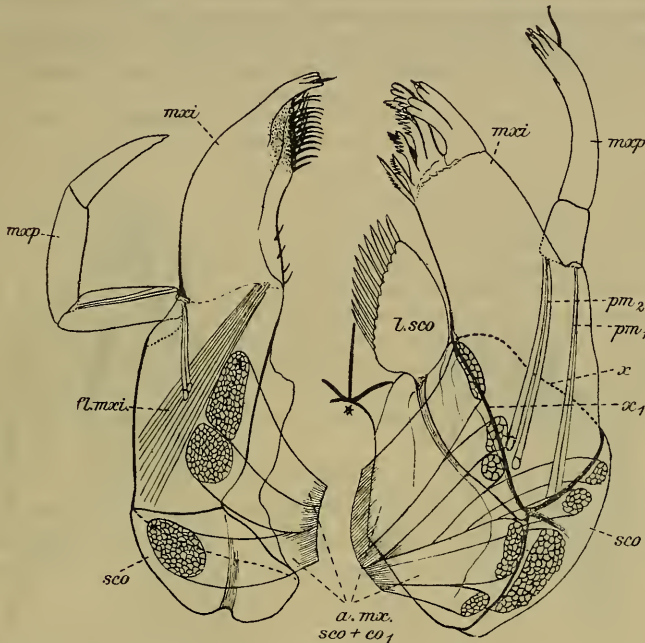


Fig. 6. (1.) Maxillen a. von *Cloëon dipterum*, b. von *Gammarus spec.*, in der Hinter- bzw. Ventralansicht; in a sind Stipes und Cardio etwas schräg von außen gesehen, die deshalb schmaler erscheinen, als sie es tatsächlich sind. Man beachte in b die zur Subcoxa (*sco*) gehörige mediane Lade (*l. sco*) und das Fehlen eines Muskels der mit dem 1. Coxale unbeweglich verwachsenen »Innenlade« (*mxi*), im übrigen die gleichartige Anordnung der (in b. allerdings mehrteiligen) Adductores maxillae tentorici (*a. mx. sco+co₁*), das Fehlen einer »Außenlade« und die ähnliche Gestaltung der Maxillenköpfe (*mxi*). Der Stern (*) bezeichnet in b die hintere (obere) Ecke der Zunge (Hypopharynx), an der auch die Maxilluln articulieren. *x* ist die dorsale, *x₁* die ventrale Basallinie des 1. Coxale in b.

Bei den Larven und Nymphen der Ephemeriden (Fig. 6a) ähnelt der Maxillarstipes weitgehend demjenigen der Orthopteren oder der Lepismiden. Die beiden transversen Adductormuskeln des Stipes und des Cardio sind wie bei andern Insekten mit beißenden ectotrophen Mundteilen ventral auf der Tentoriumplatte befestigt, nur daß hier die Fasern des Cardomuskels mit denen des Stipesmuskels konvergieren, letztere nicht überkreuzen. Der Flexor Lobi interni ist typisch entwickelt; an die Basis des Tasters scheint (bei *Cloëon*) nur ein schwacher

Levator zu gehen; der Taster selbst besteht aus Trochanterofemur und undeutlich getrennten Tibia und Tarsus (ohne Prätarsalglied). Der Maxillenkopf (Innenlade) besteht bei *Cloeon* aus einem dreigezähnten Außenstück und einem mit einer Doppelreihe von teils gewimperten Borstenlamellen bewehrten Innenstück; basal (median) schließt sich eine Reihe einfacher Borstenhaare an. Die an die Zahnplatten herantretenden Chitinleisten darf man nicht etwa mit Nähten zwischen einem vermeintlichen Lobus internus und externus verwechseln.

Bei *Lepisma (saccharina)*, deren Maxille einen stattlichen, für sich beweglichen Lobus externus nebst Rest des 2. Coxale besitzt, unterscheiden wir an der Innenlade (Maxillenkopf) eine dreigezähnte Spitze, eine Reihe von sieben zarten Lamellen und weiter proximal eine Anzahl steifer, gebogener Borsten. Bei *Nicoletia* findet sich außerdem dicht vor den Spitzenzähnen eine gekrümmte Lamelle, die vielleicht dem Mittelanhang von *Machilis* und *Tetrodontophora* entspricht.

Bei den Odonaten, Diplomeraten, Neuropteren und andern Pterygoten ist die Innenlade ebenfalls ursprünglich in eine gezähnte Spitze und eine mit Borsten,

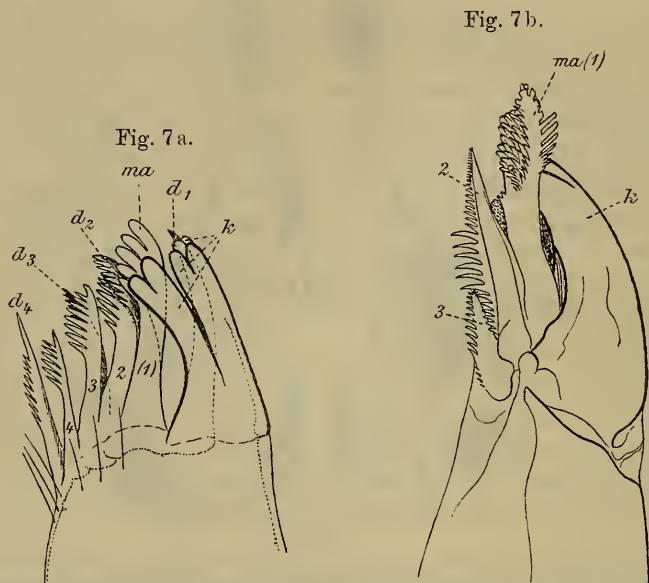


Fig. 7. Maxillenköpfe in der Ventral-(Hinter)ansicht. a. von *Gammarus* spec., b. von *Tetrodontophora* (letztere Zeichnung Spiegelbildkopie meiner Fig. 12 b, Taf. VII in der Anmerk. 8 zit. Arbeit). Charakteristisch ist die Ausbildung eines Mittelanhanges (ma_1), gekrümmter, zweireihig angeordneter »Lamellen« (1—4 und d_1-4) und des dreigezähnten Außenteiles (k), der »Kralle«; der Hauptunterschied beruht auf einer Reduktion der Lamellen zu 2 Paaren in b.

Wimpern, Lamellen oder dergleichen besetzten proximalen (medianen) Abschnitt geteilt, doch wechselt das Bild im speziellen sehr beträchtlich.

Bei *Gammarus* (Fig. 6b, 7a) ist merkwürdigerweise trotz des an den meisten übrigen Extremitätenpaaren typisch entwickelten 2. Coxalgliedes die (1.) Maxille nur mit einem Coxale versehen, obschon 2 Laden vorhanden sind; die erste innere Lade gehört indessen zur Subcoxa, dem Cardo der Insektenmaxille. Diese Maxillensubcoxa erscheint wie ein Sockel, auf dem die eigentliche Maxille aufsitzt. Lateral ist das 1. Coxale mit ihr durch die auch für die ursprüngliche Insektenmaxille typische Cardosyndesis verbunden; ventral umgreift sie das 1. Coxale und ist hier

(median) mit einem, eines direkten Muskels anscheinend entbehrenden Kaufortsatz (subcoxale Lade) versehen. Daß diese Lade nicht dem Lobus internus der Hexapodenmaxille entspricht, geht aus seiner Insertion an der Subcoxa hervor und aus der durch Muskulatur, die typisch intercoxale Gelenkbildung, und Bezahnung nachweisbaren Identität des 1. Coxale (scheinbar äußere Lade der *Gammarus*-Maxille) mit der Innenlade der Hexapodenmaxille. — Die Muskulatur der Maxille gleicht trotz der Spezialisierung einzelner Faserbündel weitgehend der Maxillenmuskulatur der typischen beißenden Insekten; sowohl von der Subcoxa (Cardo) wie vom 1. Coxale (Stipes) geht die Gesamtheit der Adductorfasern, in konvergierender Richtung, an die Ventralseite der Tentoriumplatte; unscheinbare Remotorfasern gehen von den Seiten der Schädelwand an die Basis sowohl der Subcoxa, wie der Coxa, Muskeln, von denen ich bei Insekten nur denjenigen der Subcoxa (Cardo) wieder fand. Kurz vor seiner Mitte geht lateral vom 1. Coxale der Taster ab, der einem kleinen Basalwulst (Palpiger), dem Rest des 2. Coxale (Lobus externus), aufsitzt und durch einen vom ventralen (hinteren) Innenrande des 1. Coxale nahe dessen Basis abgehenden Depressor (pm_2) und einen sehr zarten, noch etwas längeren, von der medianen Hinterecke des Coxale abgehenden Levator (trochanteris) (pm_1) bewegt wird. Der Taster selbst besteht nur aus 2 Gliedern (Trochanterofemur und Tibiotarsus?), deren erstes sehr kurz ist und einen zarten Flexor an die Basis des zweiten schickt. Der »Maxillenkopf« ist bei *Gammarus* (eine Art aus dem Lez-Fluß bei Montpellier) in geradezu unauffälliger Übereinstimmung mit demjenigen der *Cloeon*- Larve und -Nymphe gebaut: wir finden ein dreizähliges Außenstück (k) und eine Doppelreihe gekämmer zahnartiger Lamellen (1—4 und d_{1-4}), an die sich basal (median) eine einfache Reihe von Borsten anschließt, welche jedoch bei jüngeren Tieren (oder andern Species) fehlen kann. Der erste ventrale Kammzahn (ma_1) entspricht seiner Lage nach dem Mittelanhang des *Machilis*- und *Tetodontophora*-Maxillenkopfes, während die andern Kammzähne (wie bei *Japyx* usw.) den dort unterschiedenen Lamellen gleich zu setzen sind.

Die beigegebenen Figuren 7a und b mögen im Vergleich mit den früher von mir gebrachten Tafelzeichnungen von Apterygoten-Maxillenköpfen⁸ das Gesagte näher erläutern und begründen.

Wer die aufgeführten Homologien als Convergengerscheinungen verwerfen möchte, mag nur einmal diese Gebilde in natura an den hier besprochenen Arthropoden vergleichend-mikromorphologisch (sit venia verbo) studieren und in ihrer frappanten Ähnlichkeit auf sich einwirken lassen. Wer diese Ähnlichkeit überhaupt zu erklären bemüht ist, wird eine auf Blutsverwandtschaft beruhende Homologie annehmen müssen.

III. Das Labium der Amphipoden und Odonaten.

Wenn Heymons in seiner Arbeit über Ephemeriden und Odonaten³ meint, daß — soweit entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse dabei in Betracht zu ziehen seien — die Gerstäcker'sche Deutung des Odonatenlabiums die einleuchtendste zu sein scheine, nach der die inneren Laden von den äußeren getrennt, die letzteren aber ihrerseits mit dem Taster verwachsen seien, so vermag ich dem nicht ganz beizustimmen; freilich interpretiert Heymons wenige Zeilen darauf als Tasterrudiment die Klappklaue der Odonatenmaske, widerruft also wohl seinen vorhergehenden Ausspruch. Auch wenn Heymon sagt, daß »die Mundteile der Libellen dauernd in einem Stadium unvollständiger Differenzierung verharren«, so kann ich dies mit gewisser Einschränkung nur für das Odonatenlabium verteidigen (dessen Laden von den zugehörigen Coxalgliedern nicht beweglich abgesetzt sind), während die Maxille (um von den ganz nach Orthopterenart mit der Zunge verwachsenen Maxillulen zu schweigen) einer weitgehenden Spezialisierung anheim gefallen ist, indem trotz normaler (orthopteroider) Entwicklung der Lobi

interni und externi der Maxillartaster atrophiert ist. Die Gerstäcker-
sche Annahme (der Heymons und Handlirsch sich angeschlossen haben), daß Lobi
interni und externi verwachsen und der Taster (recte Lobus externus) rudimentär
seien, ist zu verwerfen¹⁰.

¹⁰ Wenn Heymons (cf. die sub 3 cit. Arbeit) embryologisch die Deutung
Gerstäckers gestützt zu haben glaubt, so bedaure ich dem entgegen halten zu
sollen, daß sich lediglich embryologisch der morphologische Wert der Maxillar-
teile überhaupt nicht bestimmen läßt, zumal nicht, wenn es sich um spezialisierte
Maxillen wie die der Odonaten handelt. In solchen Fällen kommt man ausschließ-
lich vergleichend-morphologisch zum Ziel, da die feineren Strukturen, welche zur
Homologisierung der verschiedenen Teile allein beweiskräftig sind, an jüngeren
embryonalen Stadien überhaupt noch nicht differenziert sind. Nun ist aber die em-
bryonale Zweispaltung der Odonatenmaxille ganz typisch orthopterenartig,

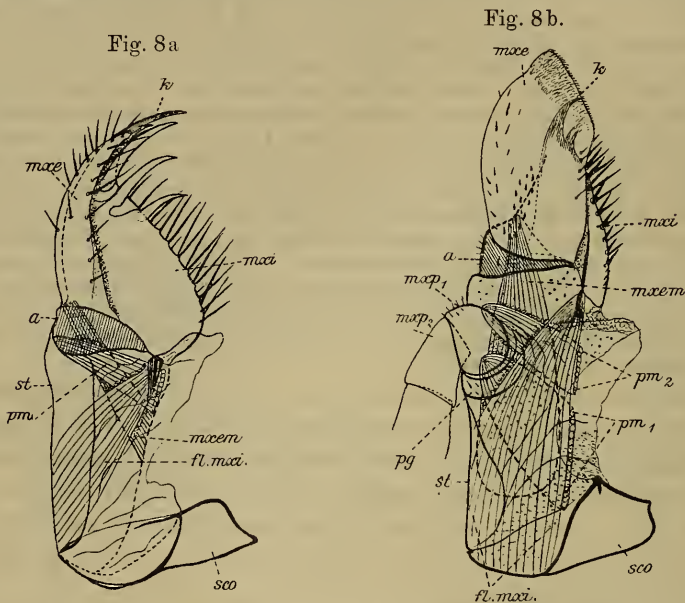


Fig. 8. Imagomaxillen von a. einer *Agrion*-Art, b. einer *Blatta germanica*; beide von oben (bzw. vorn) gesehen. Man beachte die gleiche Lage der Außenlade (*mxe*) distal von dem schraffierten Rest des 2. Coxalgliedes (*a*), sowie die ventrale Lagerung des Außenladenmuskels (*mxe m*), zwischen welchem und dem Innenladenflexor (*fl. mxi*) die Palpusmuskeln (*pm*) gelagert sind. Bei *Agrion* fehlt der Palpus (*mxi p*), und es ist anzunehmen, daß das Palpigersclerit (*pg*) von *Blatta* (nebst dem atrophierten Palpus) wieder mit dem Rest des 2. Coxale, zu dem es genetisch gehört, verschmolzen ist.

und daß die Außenlade erst relativ spät sich ablöst, hängt offenbar mit dem Fehlen des Tasters zusammen. Ich gebe beistehend zwei Figuren (8), welche meine gegen-
teilige Ansicht klar beweisen. Cardo (*sco*) und Stipes (*str*. 1. Coxale) stimmen in beiden
Fällen (*Blatta* und *Agrion*) weitgehend überein, desgleichen die kräftigen, breitsichel-
artigen Lobi interni (*mxi*) mit ihrem äußeren Krallenstück (*kv*) und dem zweireihig
bezahlten Innenteil. Ganz gleichartig finden wir ferner die sich dorsolateral an-
legende, die Innenlade dorsal übergreifende »Außenlade« (*mxe*) mit ihrem basalen
Gliederrest (*a*, 2. Coxale), das man bei allen Diplomeraten wiederfindet. Dieser Glied-
rest hilft bei *Blatta* und den andern tastertragenden Maxillen das basale Tastergelenk

Das Odonatenlarvenlabium (Fig. 9), dessen Glieder wir hier analysieren wollen, ist weniger atypisch, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Sein Grundglied ist eine aus dem ursprünglichen Paar verschmolzene, rings geschlossene, freibewegliche Subcoxa (Submentum), unterscheidet sich also nur durch ihre Beweglichkeit von der plattenartigen Subcoxa des Labiums anderer Insekten. Ihr zweites Glied entspricht zum Teil dem bei allen Insekten verschmolzenen Paar der Labialcoxen, seine scheinbare Unpaarigkeit ist also geradezu zu fordern; da, wo distal die Paarigkeit des Coxalgliedes kenntlich bleibt (Agrioniden), ist der letzte Rest der nicht abgegliederten Laden nachweisbar. Ihre dritten Glieder bleiben paarig und mit Heymons als Außenladen, oder besser als 2. Coxalia mit nicht abgegliederten Laden zu interpretieren; sie sind durch ein typisches bicondyles Gelenk mit dem 2. Gliede verbunden und werden durch je einen Levator und Depressor coxae II bewegt. Die vierten Glieder endlich sind mit Heymons die klauenartigen Tasterreste (Telopodite), entbehren übrigens anscheinend eines direkten Muskels.

Vergleichen wir dies Odonatenlarvenlabium (die Fangmaske) mit dem Labium von *Termes* (oder andern Orthopteroiden), so ist als Hauptunterschied das Fehlen des Intercoxalgelenkes und die scheinbare Verschiebung der Tasterbasis auf das (1.) Coxalglied, sowie das Erhaltenbleiben der Innenladen zu verzeichnen. Von Interesse ist, daß die Außenlade bei *Termes* von einem ventralen (hinteren) und einem dorsalen (vorderen) Muskel, die dem Levator und Depressor coxae II des Odonatenlabiums zu homologisieren sind, bewegt wird, während an die Innenlade nur ein ventraler Muskel herantritt. Am Grunde des dreigliedrigen Tasters wirken die bekannten Levator und Depressor trochanteris. In dem Erhaltenbleiben eines freibeweglichen 2. Coxale ist mithin das Odonatenlabium ursprünglicher geblieben (oder es in atavistischem Sinne sekundär wieder geworden) als das typische Labium der beißenden Insekten.

Warum ich diesen Charakter des Odonatenlabiums für archaisch (sei es primär oder sekundär) halte, ergibt sich aus einem Vergleich mit dem Amphipodenlabium (vgl. Fig. 26 in der sub 5 zitierten Arbeit). Dasselbe wird gebildet aus einem (das verschmolzene Subcoxenpaar darstellenden) rings geschlossenen, freibeweglichen Basalglied, den paarigen beiden, je einen nicht abgegliederten Kaufortsatz tragenden Coxalgliedern (die an ihrer Basis bereits eng zusammenliegen) und den aus Trochanter, Femur und Tibiotarsus bestehenden Tastern; Levator und Depressor coxae II sind hier ganz ähnlich den entsprechenden Muskeln des Odonatenlarvenlabiums entwickelt.

Das Odonatenlabium teilt also mit dem Amphipoden-

(Coxotrochanteralgelenk) versteifen, der Taster geht also normal vom 2. Coxale ab, das teilweise mit dem 1. zum Stipes verschmolzen ist. — An Muskeln konstatieren wir den ganz dorsal (oben) gelegenen kräftigen Flexor der Innenlade (*fl. max.*), den an die Basis der Außenlade (deren Grundglied überspringend) herantretenden Flexor der Außenlade (*maxem.*), der ganz ventral liegt, aber bei den orthopteroiden Maxillen mit Taster bis fast ans Hinterende des Stipes zieht, indes bei der Odonatenmaxille kürzer bleibt; endlich sind bei den tastertragenden Maxillen die beiden transversen Levator und Depressor trochanteris palpi (*pm*₁ und ₂) vorhanden, die zwischen den erstgenannten Muskeln an den Innenrand des Stipes ziehen. Bei der Odonatenmaxille finden wir nun einen einheitlichen queren Palpusmuskel als letzten Beweis für das ehemalige Vorhandensein eines Palpus wieder, der bei der Bewegung des 2. Coxale sekundär in Tätigkeit getreten sein dürfte. — Die Maxillenmuskeln der Odonaten anders zu identifizieren, erscheint mir ganz unmöglich. Der hier durchgeführte Vergleich zeigt, zu welchen Trugschlüssen auch die Embryologie führt, wenn sie mit der vergleichenden Morphologie der postembryonalen Stadien nicht Hand in Hand arbeitet. Er zeigt des weiteren, daß die Maxillen der Ephemeriden und Odonaten nach einem sehr verschiedenen Grundplane gebaut und ein weiterer Beweis gegen die Verwandtschaft dieser »Hemimetabolen« sind.

labium die gliedartige freie Beweglichkeit der Subcoxa, die typische Zweigliedrigkeit der Coxen, bzw. das Vorhandensein des Intercoxalgelenkes und die feste Verbindung von Glied und Laden. Wir können das Odonatenlabium als einen weiteren Beleg für die Crustaceenverwandtschaft der Hexapoden ver-

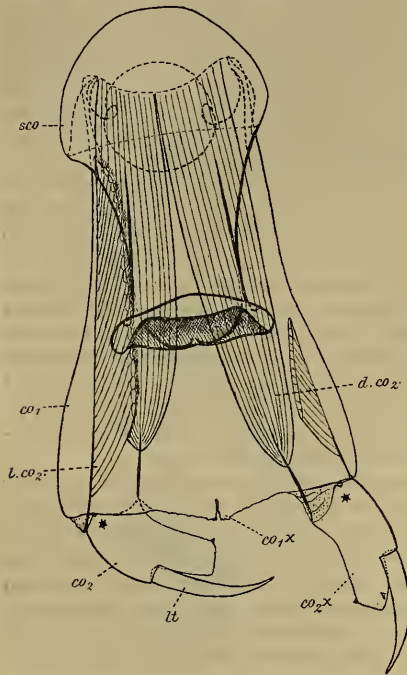


Fig. 9. Labium einer *Agrion*-Larve, von vorn (innen) gesehen. Die Muskeln, welche die Bewegung zwischen Subcoxa (*sco*) und dem 1. Coxale (*co*₁) (Submentum und Mentum) vermitteln, sind nicht eingezeichnet, rechts übrigens auch nur der Endabschnitt des Levator coxae II (*l.co*₂). * bezeichnet die Condylä des Intercoxalgelenkes; *ll*, Labialtaster; *co*₁*x*, Lade des 1.; *co*₂*x*, Lade des 2. Coxalgliedes.

werten. Nicht die Innenladen sind bei den Odonatenlarven miteinander verwachsen, sondern — ein Hexapoden-Cbilo-podencharakter — die beiderseitigen Coxalia, während die nicht abgegliederten (inneren) Laden wieder in die beiden Coxalia einbezogen, also rückgebildet sind; bei Agrionidenlarven fand ich sie noch als solche angedeutet, während sie bei den Imagines dieser Familie ganz lang frei vorstehen.

Es sei übrigens noch erwähnt, daß die »Maske« der Odonatenlarven prinzipiell dem Labium der Imagines gleich gebaut und es fraglich ist, ob das Labium der Larven oder dasjenige der Imagines mehr den Charakter sekundärer Spezialisierung trägt. So viel ist indes sicher, daß die Larvenmaske als solche nicht als sekundäres Larvenorgan interpretiert werden darf, sondern nur die spezielle Bauart ihrer einzelnen Glieder; die »Maske« ist ein generelles

Odonatenmerkmal, das die Larven als epimorphe Hemimetabolen von den Imagines ererbt und in nebensächlichen Eigenschaften modifiziert haben.

IV. Phylogenetische Schlußfolgerungen.

a. Die antennaten Tracheatenabkömmlinge der Branchiata.

H. J. Hansen hat in seinem gedankenreichen, leider immer noch nicht gebührend gewürdigten Aufsatz 1893 meines Wissens zuerst

neben der Zusammensetzung der Insektenmundteile aus vier Paaren mehrere andre Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden in der feineren Struktur der Mundteile und Extremitätengliederung nachgewiesen, welche ich 1903 zum Teil näher begründet oder auch modifiziert habe. Hansen zog als Nichtphylogenetiker keine stammesgeschichtlichen Schlüsse aus seinen Resultaten, die zugleich mit mir⁵ Carpenter¹¹ 10 Jahre später in den Grundzügen zu entwerfen wagte, entgegen der herrschenden Ansicht der Myriopodenabstammung der Hexapoden, die Heymons¹² durch Errichtung seiner Teleio- und Ateloceraten neu gefestigt zu haben schien. Carpenter nimmt an, daß die Isolierung des Stammes der Tracheaten vor der Aufteilung des Crustaceenphylums in seine Hauptäste erfolgt sei, wie er von dem gleichen Urstamme, nur in noch früherer Zeit, die Reihe der Cheliceraten sich abzweigen läßt. Er läßt damit die Heymonsschen Reihen der Chelicerata, Teleiocerata und Atelocerata als solche bestehen, nur daß er den gemeinsamen Ursprung bei crustaceenartigen Vorfahren sucht und die Myriopoden zu einer Schwestergruppe der Hexapoden degradiert, wie es schon Lang und Haase vor ihm und mir getan hatten. Ich selbst gab nur der Ansicht Ausdruck, daß die Hexapoden von relativ spezialisierten Crustaceen abstammen dürften und die Chilopoden und Progoneaten als Seitenzweige zu betrachten seien, ohne tiefer in die Frage der Hexapodenabstammung einzudringen.

Nachdem ich jetzt die Mundteile der niederen Hexapoden detaillierter mit denen der Amphipoden habe vergleichen können, möchte ich im folgenden die Gründe zusammenstellen, die mich veranlassen, die Hexapoden nicht von Urcrustaceen abzuleiten, sondern zusammen mit den Cumaceen, Amphi- und Isopoden auf eine gemeinsame Wurzel zurückzuführen. Nach Hansen ähneln die *Machilis*-Mundteile weitgehend denen der Cumaceen, die ich leider seither noch nicht untersuchen konnte. Nach meinen Beobachtungen sind die Übereinstimmungen der Mundteile der niederen Hexapoden aber auch mit denen der Amphipoden (*Gammarus*, *Talitrus* usw.) so überraschend große, daß in der Nähe der Basis dieser arthrostraken Ordnungen auch die Urahnen der Ateloceraten zu suchen sind. Die zu den Arthrostraken gehörenden Mysiden möchte ich für eine nähere Verwandtschaft nicht mehr in Betracht ziehen. Die dem naiven Naturbeobachter stets auffallende Ähnlichkeit zwischen einer Assel oder einer Glomeride beruht also nicht lediglich auf Convergenz, sondern auf der Abstammung von den gleichen Ahnenformen. Die Entstehung eines Ur-

¹¹ On the relationships between the classes of the Arthropoda. Proceed. of the Royal Irish Acad., May 1903. p. 320—360.

¹² Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33. 1907.

tracheats aus solch einer Crustaceenform ist durchaus nicht wunderbarer, als diejenige eines Collembols aus einer machiloiden entotrophen Stammform oder einer *Thaumatoxena* aus einem Phoridentypus.

Das Urtracheat (Atelocerata) erwarb anfangs nur die Unterdrückung der 2. Crustaceenantennen und an Stelle der ausgestülpten Kiemen eingestülpte Tracheen¹³ (als Beinmerkmal den durch einen Flexor beweglichen Prätarsus), während es im übrigen seine Crustaceenmerkmale beibehalten konnte, die indessen schon weitgehendster Spezialisierung anheimgefallen waren. Dies Urtracheat differenzierte sich dann schon frühzeitig in 2 Hauptäste: Bei den Progoneaten wanderte die Genitalöffnung von einem der mittleren (11.—13.) Rumpfsegmente oralwärts, während die Kalkschale, der einen Längsspalt darstellende, zwischen zwei seitlichen Platten gelegene After und bei manchen Formen das 2. Coxale (Komplementärring der Diplopoden) den Laufbeinen erhalten blieb, die Subcoxa aber meist in die Bildung des Sternums einbezogen wurde, und bei gewissen Formen schließlich eine sekundäre Vermehrung der Rumpfsegmente, und durch Intersegmentbildung die Verdoppelung der Extremitätenpaare der einzelnen Segmente erreicht wurde, die notwendigerweise wieder zur anamorphen postembryonalen Entwicklung, wie sie bei Crustaceen und Anneliden beobachtet wird, zurückführen mußte, sofern diese Formen die Anamorphose nicht von ihren Crustaceenahnen unmittelbar übernommen haben. Bei den Opisthogeneaten wanderte umgekehrt die Genitalöffnung analwärts, das Chitin befreite sich von seinen Kalkkrustationen, der After wurde (sofern er im Telson mündete) von einer dorsalen und zwei ventrolateralen Afterklappen geschlossen, ein 2. Coxale wurde nur von Maxille und Labium der späteren Insekten übernommen, während die Subcoxa als solche oder als Pleure erhalten blieb und nur selten in die Bildung eines Urosternums oder Basipodits aufging, von den Mundteilen die Maxillulen in den jüngeren Gliedern der Hexapoden (Metapterygota) mit dem Hypopharynx verwachsen und schließlich gar mit diesem in nähere Beziehung zum Labium traten (die meisten Holometabola), ursprünglich jedoch eine amphipodenähnliche Anordnung der Mundteile gewahrt blieb; in Analogie zu den »Diplopoden« trat bei einigen Chilopoden eine sekundäre Vermehrung der Rumpfsegmente ein, während umgekehrt bei den Insekten die ursprünglich gegebene Zahl derselben (14)¹⁴ vielfach sekundär reduziert

¹³ Obdie bei *Porcellio* und *Armadillio* im Kiemendeckel vorkommenden pseudotrachealen Atemröhren wohl als Beweis für die Entstehungsmöglichkeit der subcoxalen eingestülpten Tracheen der antennaten Tracheaten aus subcoxalen Kiemen der hypothetischen Ahnen in Betracht gezogen werden dürften?

¹⁴ Nach den Untersuchungen von Heymons müßte man für die Hexapoden die Zahl 15 als Grundzahl für die Rumpfsegmente annehmen. Das 15., aftertragende Segment bezeichnet Heymons als Telson, womit nicht etwa das den dorsalen Schwanzanhang tragende »Segment« gemeint ist, sondern die drei den After umschließenden Afterklappen. Heymons glaubt seine Anschauungen embryologisch definitiv bewiesen zu haben. Meines Erachtens sind aber in dieser Frage, namentlich von embryologischer Seite, die Akten noch nicht geschlossen. Erneute vergleichend-morphologische Untersuchungen an Amphipoden, Thysanuren, Ephemeriden und Odonaten haben mir gezeigt, daß (als Bestätigung der Ansichten K. W. Verhoeffs) die Cerci die caudal ausgestreckten Extremitäten des 10. Abdominal- (bzw. des prätelsonalen) Segmentes sind, daß die vermeintlichen 11. Sterniteile weiter nichts als Coxalreste der Cercopoden darstellen, daß dagegen der dorsale Schwanzanhang ein telsonales Gebilde ist, ein Anhang der echten oberen Afterklappe, der die beiden unteren Afterklappen als Basipodite gegenüberliegen, ein telsonales Sternit also fehlt (übrigens bei allen Arthropoden). Dem Telson der Crustaceen und Cheliceraten ist also das den dor-

wurde; die bei den hypothetischen Ahnen bereits angebahte epimorphe Entwicklung wurde bei jenen Chilopoden (wie bei Diplopoden) wieder in eine anamorphe (oder hemianamorphe) zurückverwandelt, während innerhalb der Insekten nach dem Erwerb der Flügel durch das Erhaltenbleiben apterygoter Jugendstadien, eine anfangs epimorphe Metamorphose (Archimetabolie) durch sekundäre Spezialisierung der Jugendformen zu einer hemi-, holo- oder gar polymetabolen Entwicklung kompliziert wurde.

Die Symphylen (Scolopendrelliden), welche Carpenter¹¹ für ältertümlicher zu halten scheint als die niedersten Hexapoden, sind meines Erachtens echte Progoneaten, welche der gemeinsamen Wurzel der Tracheaten relativ nahe stehen (Erhaltenbleiben des Labiums, der Cerci, keine Doppelsegmente usw.), aber rücksichtlich der Beingliederung, Afterbildung usw. für eine Ableitung der Opisthogoneaten nicht mehr in Frage kommen können.

Es sind sehr verschiedenartige Charaktere, welche die 4 Hauptklassen der Tracheaten als Erbeil von ihren gemeinsamen, crustaceenartigen Ahnen mehr oder minder unverändert übernommen haben, wir müssen sie insgesamt kombinieren, um eine annähernde Vorstellung von der hypothetischen Ahnenform zu erhalten, von der sich die Chilopoden am weitesten entfernt haben, obschon auch sie ihres Erbes nicht ganz verlustig gegangen sind (Anordnung der Mundextremitäten, Erhaltenbleiben des Labialtergits, homonome Segmentierung usw.).

Ich möchte mich hier des knappen Raumes wegen auf das Gesagte beschränken. Man sieht, daß einer Ableitung der Insekten und mit ihnen der gesamten, nur ein Antennenpaar tragenden Tracheaten von relativ hoch spezialisierten Crustaceen keinerlei Schwierigkeiten im Wege stehen¹⁵.

salen Schwanzanhang tragende Aftersegment der Hexapoden homolog, während Heymons' Hexapodentelson hinter dem Crustaceentelson zu suchen, in Wirklichkeit allerdings ein Teil des echten Telsons ist. Gestützt wird diese Anschauung, die ich zuerst bei Hansen angedeutet finde, u. a. auch durch das Vorkommen telsonaler Extremitätenreste (fragliches 11. Tergit bei *Lepisma* nach Eschrich) bei *Gammarus*, *Machilis* und *Lepisma*. Diesen telsonalen Beinresten (? Telopodite) dürften Heymons' Cercoide der Odonaten homolog sein, deren Zugehörigkeit zum 10. Abdominalsegmente (trotz der Ausführungen von Heymons) nicht bewiesen ist. Auf diese Verhältnisse denke ich bald ausführlich zurückkommen zu können.

¹⁵ Auf die von Handlirsch in seinem Handbuch der fossilen Insekten vortragene strahlenförmige Ableitung der Insekten und andern recenten Arthropoden aus Trilobiten-ähnlichen Ahnenformen, brauche ich hier wohl nicht näher einzugehen. Schon mehrfach hat man die Trilobiten (als die ältesten bekannten Arthropodenreste) zur Stammgruppe der andern Gliederfüßler erhoben, ohne daß irgend einer dieser Versuche einer strengeren Kritik standzuhalten vermocht hätte. Daß die Trilobiten in irgend einem näheren Verhältnis zu den Gigantostraken und Crustaceen gestanden, daß sie eine relativ archaische Organisation besessen haben, nehme auch ich an. Aber von ihnen zu den Insekten (und andern antennaten Tracheaten) überzuspringen, ja nach Handlirsch gar getrennt zu Apterygoten und Pterygoten, heißt angesichts der vielen hier dargelegten Übereinstimmungen zwischen gewissen Arthrostraken und den Tracheaten der Spekulation einen unberechtigten Spielraum gewähren. Man muß bedenken, daß die objektiven Bindeglieder zwischen den großen Arthropodenklassen längst vor der relativ jungen cambrischen Epoche gelebt haben dürften.

Es muß eine formal überaus günstige Gesamtorganisation gewesen sein, welche die hypothetische Stammform der Cumaceen-, Amphi- und Isopoden einerseits, der Tracheaten andererseits besessen hat, daß sie in so unendlich verschiedenartige, zum Teil überaus anpassungsfähige (Insekten) Typen sich trotz ihrer eignen Spezialisierung nochmals hat spalten können. Im folgenden stelle ich einige der Hauptpunkte tabellarisch zusammen, in denen die Tracheaten in ihrer Gesamtheit mit den in Betracht gezogenen Crustaceen (bzw. deren Vorfahren) übereinstimmen.

Die Prüfung dieser Punkte darf jedoch nicht unter dem einseitigen Gesichtspunkt erfolgen, daß ja die Tracheaten mit ihrem einzigen Antennenpaar den mit 2 Antennenpaaren versehenen Crustaceen als selbständiger Grundtypus gegenüberstünden. Die embryonale Anlage des Intercalarsegmentes (2. Antennensegment der Crustaceen), die bei Vertretern aller Hauptstämme der Tracheaten nachgewiesen worden ist, zeigt uns, daß die Reduktion dieses Segments und seiner Extremitäten erst in jüngerer Zeit erfolgt sein kann, als die eigentlichen Freßwerkzeuge, zumal die Mandibel, bereits spezifischen Crustaceencharakter angenommen hatten. Der Schwund dieses Segments ist durchaus nicht auffälliger, als derjenige anderer Segmente, die man aber bei solchen Betrachtungen stets außer acht gelassen hat. Sind etwa die Diplopoden keine Progoneaten, weil sie der labialen Extremitäten verlustig gegangen sind, oder die Metapterygoten keine Hexapoden, weil bei ihnen die Maxillulen ganz oder fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert worden sind, der »Kopf« des entwickelten Tieres also hier wie dort ein Segment weniger aufweist, als die unmittelbaren Ahnen sie besessen haben? Und wie genetisch die Diplopoden zu den Progoneaten, die Metapterygoten zu den Hexapoden gehören (phyletische Beispiele, die sich beliebig vermehren ließen), so sind die gesamten antennaten Tracheaten ein durch Konzentration der Kopfsegmente spezialisierter Crustaceentypus, der dann eigne Wege weiterer Veränderungen gewandelt ist. Von den im folgenden aufgezählten Charakteren finden wir nur die zwei letztgenannten bei Vertretern der Chelicerata (einschl. Pantopoda) wieder.

1) In den als ursprünglich erkannten Fällen eine fixierte Zahl (14) der Rumpfsegmente¹⁴.

2) Bildung eines Kopfabschnittes aus ursprünglich 7 Extremitäten tragenden Segmenten (Augensegment [Präantennalrudimente bei *Scolopendra*], 2 Antennensegmente [das zweite bei den Tracheaten atrophiert], 1 Mandibular-, 1 Maxillular- [bei Metapterygoten atrophiert], 1 Maxillar- und 1 Labialsegment).

3) Kalkschale und Afterbildung (Amphi-Isopoden und Progoneaten).

4) Vorhandensein eines homologen, in seinem Bau auf ein Grundschema zurückzuführenden (Querplatte und ein paar Vorderarme) Tentoriums (Amphipoden, Diplopoden, Hexapoden).

5) Die ursprünglich einer syndetischen ähnliche Gelenkverbindung der auf der Hinterseite (lateral) mehr oder weniger stark verlängerten Mandibel mit der Schädelkapsel, Vorhandensein einer median basalen Pars molaris und eines distalen Spitzenstückes, sowie einer Lacinia mobilis (Amphipoden, Symphylen, Thysanuren, Ephemeriden, Chilopoden).

6) Vorhandensein zweier Remotores, eines Adductor tentoricus und eines Adductor posticus mandibulae (bei Amphipoden, Thysanuren und Ephemeriden) in genau entsprechender Anordnung.

7) Vorhandensein zweier Coxalia (Thoracalbeine und Labium der Amphi-, Isopoden, Laufbeine vieler Diplopoden, Maxillen und Labium der Hexapoden).

8) Laterale Verschiebung der Subcoxalia der Maxillen und deren Annäherung an die Mandibel (bei Amphipoden und Insekten).

9) Gleichartige Anordnung der subcoxalen und coxalen Adductoren der Maxillen auf der Ventralseite der Tentoriumplatte (bei Amphipoden und Hexapoden, auch Diplopoden?).

10) Teilung des »Maxillenkopfes« (Innenlade der Maxille) in ein ursprünglich dreigezahntes Außenstück und eine mediane Doppelreihe von Lamellen, deren erste ventrale in einen »Mittelanhang« differenziert sein kann (Amphipoden, Thysanuren, Collembolen, Ephemeren).

11) Verschmelzung der labialen Subcoxen zum unpaaren Submentumglied oder -platte (bei Amphipoden, Insekten, Symphylen). Vorhandensein des typischen Intercoxalgelenkes zwischen den beiden Coxalia (mit oder ohne Laden) am Labium (bei Amphipoden und Odonaten); Annäherung bzw. Verschmelzung der beiderseitigen 1. labialen Coxalia (bei Amphipoden, Hexapoden, Chilopoden, Symphylen).

12) Reduktion bzw. Atrophie des Crustaceen-Außenastes an Antennen, Mund- und Gangbeinen (bei Amphi-, Isopoden und Tracheaten), Erhaltenbleiben desselben an Pleopoden (Amphi-, Isopoden, Aapterygoten, Ephemeren[-Larven]), selten an Gangbeinen (*Machilis*).

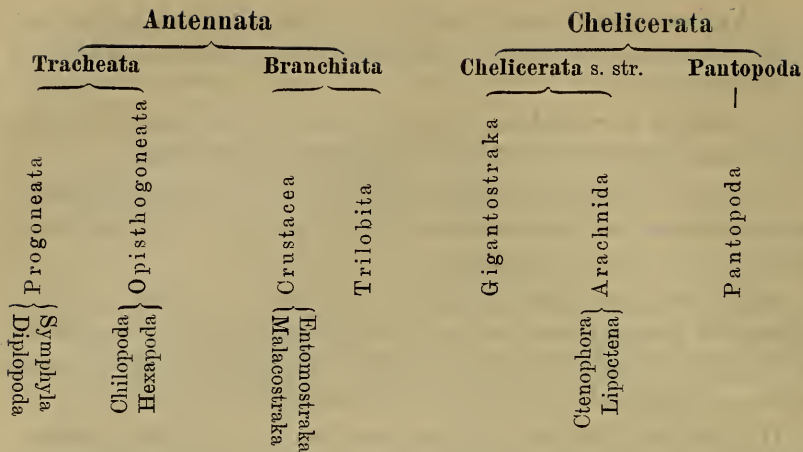
13) Erwerb eines anfangs muskellosen, späterhin flexierbaren Prä-tarsus an den Gangbeinen usw. (Amphi-, Isopoden und Tracheaten).

14) Erhaltenbleiben mutmaßlich telsonaler Extremitätenreste (Amphipoden und ectotrophe Aapterygoten, auch Odonaten?)

15) Unterdrückung der Antennendrüse (Amphipoden, Tracheaten), Vorhandensein von Leberschläuchen (Amphi-, Isopoden und Myriopoden) und Malpighischen Gefäßen (Amphi-, Isopoden und Tracheaten).

16) Unterdrückung der typischen Crustaceen-Anamorphose zugunsten einer epimorphen postembryonalen Entwicklung (Amphipoden, Aapterygoten, Scolopendriden), die bei gewissen Progoneaten und Chilopoden sekundär (?) wieder zur Hemianamorphose oder Anamorphose oder bei Hexapoden zur Metamorphose (im alten Sinne) kompliziert worden ist.

Auf Grund der vorstehenden Betrachtungen scheint es mir angebracht zu sein, die von Heymons¹² eingeführte Dreiteilung der eigentlichen Arthropoden in Chelicerata, Teleiocerata und Atelocerata fallen zu lassen und die beiden letzten Gruppen als Antennata im alten Sinne wieder einzuführen. Die Arthropoden im engeren Sinne (ausschließlich der Tartigraden, Linguatuliden und Peripatiden) gliedern sich demzufolge dichotomisch in folgende Hauptgruppen:



Symphyla und Diplopoda sind in erster Linie durch das Labialsegment unterschieden, das bei jenen wie bei den Opisthogoneaten die Labialextremitäten (allerdings in sehr spezialisierter Form) trägt, bei diesen der Extremitäten verlustig gegangen ist, ein tiefgreifender Unterschied, dem andre parallel gehen. Die zwischen Chilopoden und Hexapoden bestehenden Differenzen sind bekannt genug, so daß ich sie hier übergehen kann; hervorgehoben sei nur noch, daß es wohl möglich ist, viele Organisationsmerkmale beider Klassen von einem Grundschema abzuleiten, daß aber eine Herleitung der Insekten in den hier besprochenen Merkmalen (Mandibel, Maxillen, Labium, Tentorium, Beingliederung, auch Analanhänge) von chilopodenartigen Ahnenformen ganz undurchführbar ist. Bei Verwandtschaftsbestimmungen dürfen wir uns nicht, wie es so oft geschehen ist, auf die Fragen der Segmentierung und der Bildung einzelner innerer Organe beschränken. Allerdings ist bei speziellen Vergleichen zwischen differenten Typen zwecks Auffindung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen die Segmentierung ein Grundfaktor; da aber die Tracheaten und die in Betracht gezogenen Crustaceen z. B. in der Kopfsegmentierung generell übereinstimmen, müssen wir, um tiefer in die Phylogenie eindringen zu können, unsre Vergleiche verfeinern und uns in die Details namentlich der Extremitäten und ihrer Derivate (Mundteile) vertiefen. Da zeigt es sich dann mit einem Mal, wie unabsehbar weit die Kluft zwischen gewissen Formen (z. B. Chilopoden und Hexapoden) ist, deren direkte Verwandtschaft man vordem für annehmbar gehalten hatte.

b. Archi- und Metapterygota.

Die von Handlirsch¹⁶ erhobenen Bedenken gegen die phyletische Einheit der Apterygoten habe ich kürzlich⁸ durch den Nachweis des *Machilis*-Maxillenkopfes bei *Tetrodontophora* entkräften können. Trotz der weitgehenden Spezialisierungen der einzelnen Apterygotenordnungen haben wir heute kein Recht mehr, an ihrer monophyletischen Abstammung zu zweifeln. Anzunehmen, daß die Entotrophie bei Dipluren (*Campodea-Japyx*) und Collembolen, oder der Maxillenkopf und die

¹⁶ Man vergl. insbesondere »Zur Systematik der Hexapoden«. Zool. Anz. Bd. 27, Nr. 23/24, 1904.

Maxillulen bei Collembolen und Archaeognathen (*Machilis*), oder die »thysanuroide« Mandibel bei allen Apterygoten, oder die hinteren Abdominalextrimitäten mit flach-breiten Basipoditen (bzw. Coxen) und »Außen- und Innenästen« und die Anheftung des Levator trochanteris auf der Ventralfäche (im Innern) des Trochanters der Gangbeine bei allen »ectotrophen« Apterygoten u. dgl. Beispiele mehr in Convergenz entwickelt seien, hieße einem unfruchtbaren Skeptizismus huldigen.

Berechtigter war es immerhin, Apterygoten und Pterygoten als zweierlei Stammes zu deuten, obgleich Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen genug bekannt waren, auch die eigenartig vermittelnde Organisation der Lepismiden wiederholt Beachtung gefunden hatte, Momente, die vor einer übermäßigen Betonung der Unterschiede hätten warnen müssen.

Aber eine unüberbrückte Kluft bestand dennoch zwischen Apterygoten und Pterygoten, und zwar in der Struktur der Beißmandibel, eine Differenz, die, solange sie auch schon bekannt ist, als Diagnostikum der Apterygoten und Pterygoten doch noch niemals Beachtung gefunden hat.

Da es sich aber jetzt herausgestellt hat, daß die Ephemeriden »thysanuroide« Mandibeln im Gegensatz zu allen andern Pterygoten besitzen, da ferner die thysanuroide Mandibelmuskulatur auch bei Pterygoten mit orthopteroider Mandibel nachgewiesen werden konnte, kann es keinen Augenblick mehr zweifelhaft sein, daß die ersten Pterygoten, das Protentomon Paul Mayers, von thysanurenähnlichen Ahnen abzuleiten sind. Eine selbständige Ableitung der Pterygoten parallel den Apterygoten aus den weiter oben charakterisierten hypothetischen Crustaceenahnen ist auf Grund der vielfachen anderweitigen Übereinstimmungen, auch wegen des Vorhandenseins des bei jenen Krustern noch fehlenden Mandibelzungenmuskels bei Apterygoten und den niederen Pterygoten, unannehmbar. Trotzdem dürfen wir uns die Verwandtschaft beider Gruppen nicht anders als auf Abstammung von gleichen, jedoch bereits typisch hexapoden Ahnenformen beruhend vorstellen.

Da die orthopteroide (und mit ihr die aus ihr sekundär spezialisierte) Mandibel aus der thysanuroiden abgeleitet werden kann und muß, die ältesten Pterygoten aber zweifellos noch die letzte Mandibelform unverändert beibehalten hatten, geben sich die Pterygoten der erstgenannten Gruppe als Abkömmlinge der zweiten Gruppe zu erkennen. Diese stelle ich fortan als **Archipterygota** (mit thysanuroider Mandibel) den **Metapterygota** (mit orthopteroider Mandibel) gegenüber. Die **Metapterygota** sind meines Erachtens monophyletisch auf eine ortho-

pteroide Stammform zurückzuführen, da es ausgeschlossen erscheinen muß, daß sich die orthopteroide Mandibel polyphyletisch aus der thysanuroiden entwickelt hat. Die letzten recenten Reste der Archipterygoten sind die Ephemeriden, deren systematische Stellung bis auf den heutigen Tag verkannt worden war. Daß sie verwandtschaftlich mit den Odonaten nichts zu tun haben, ergaben die neueren Untersuchungen über Muskulatur (Dürcken¹⁷, Voss), Analanhänge, Beingliederung¹⁸, Mundteile¹⁰, Metamorphose¹⁹ usw. Die

¹⁷ Die Tracheenkiemen der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 87. Heft 3. 1907.

¹⁸ Bei den Ephemeriden ist der Endrand der Tibia ventral beträchtlich verlängert, so daß ein dem Patellargelenk der Arachniden oder dem Tibialgelenk der brachyuren Decapoden ähnliches Gelenk entsteht, welches bei den Imagines (Subimago und Imago) für gewöhnlich seine Beweglichkeit einbüßt (*Cloëon* usw.), während die sekundären Tarsalglieder (passiv) beweglich bleiben; auch sind die Beine der Ephemeridenlarven Stelzbeine, die Prätarsen einklauig. — Bei den Odonaten und Plecopteren sind genau wie bei den übrigen Diplomeraten Tibia und Tarsus durch das bekannte Fußgelenk getrennt, diese Formen also Sohlengänger, und zwar alsbald nach der Geburt; der Prätarsus ist hier zweiklauig, die Beine mithin epimorph im engeren Sinne des Wortes.

¹⁹ Ephemeriden, Odonaten und Plecopteren galten bisher als Schulbeispiele für eine hemimetabole Entwicklung; ihre Larven erschienen als sekundäre Anpassungsformen wie die Larven der Holometabolen, nur das Fehlen der ruhenden Nympe (Puppe) unterschied erstere von der letzteren Entwicklungsart. Diese Auffassung, der sich auch Heymons (Ergebn. u. Fortschr. d. Zoologie, 1. Band, 1. Heft, 1907) angeschlossen hat, bedarf nach meinen Untersuchungen einer Revision. Zwischen Epimorpha und Metamorpha im Sinne von Heymons zu unterscheiden, ist sehr bedenklich und durchaus geeignet, den primär apterygoten Charakter der Pterygoten-Jugendformen zu verdecken. Der Anlaß zur Entstehung echter, sekundärer Larven ist in dem Vorhandensein phyletischer Larvenstadien zu suchen, deren es bei den verschiedensten Insekten sehr verschiedenartige Formen gibt (z. B. bei den Sminthurinae und Dicyrtominae [Ventraltubus], Sminthuridinae [Antennen der ♂], *Dyscritina* [Cerci], viele Ephemeriden [Kopfbildung, Fühler, Augen, Pleopoden, Analanhänge], Holometabola mit modifizierten Mundteilen [Mandibel] usw.) Alle Pterygoten besitzen in ihren Jugendformen solche phyletische Larven, deren Grundcharakter die primäre Flügellosigkeit ist. Alle Pterygoten sind deshalb metamorph im alten, ursprünglichen Sinne des Wortes, d. h. alle Pterygoten (sofern sie nicht sekundär flügellos sind) machen die Metamorphose vom ungeflügelten zum geflügelten Insekt noch postembryonal durch. Rückblicklich des eigentlichsten Pterygotenmerkmals (Flügel) ist nicht eine einzige Pterygoten-Jugendform epimorph geworden. In andern Charakteren ist dies aber sehr wohl der Fall, und (aber auch nur) insoweit stimme ich Heymons bei, wenn er die Mehrzahl der niederen Pterygoten epimorph nennt. In diesem Sinne epimorph sind aber die Larven der Perliden so gut wie z. B. jene der Orthopteren, generell allerdings in den Atmungsorganen, ähnlich wie die im Bau des Hinterleibsendes eine phyletische Vorstufe darstellenden, in Kopf- und Thoraxbildung epimorphen und nur im Labium in geringem Maße spezialisierten Larven der Odonaten sekundär modifiziert worden, also durchaus nicht typischer hemimetabol wie die *Psyllina* und *Aphidina* unter den Rhyngchoten oder wie die Thysanoptera, Formen, die Heymons bei seinen Betrachtungen leider so gut wie ganz unberücksichtigt gelassen hat mit Ausnahme der von ihm un-

Odonaten sind spezialisierte Orthopteroiden, obschon man sie systematisch am besten als Amphibiotica von meinen Diplomerata getrennt läßt. Die Plecopteren bei den Odonaten (und Ephemeriden) stehen zu lassen, was selbst Handlirsch trotz seiner »Reihentrennung« nicht verwirft, ist auf Grund des Baues der Mundteile, Cerci, Flügeladerung, Thoraxbildung usw. nicht streng genug zu mißbilligen.

Was nun die von Handlirsch angestrebte strahlenförmige Ableitung der recenten Pterygoten von den fossilen Paläodictyopteren anbetrifft, so müssen wir uns nach Entdeckung der thysanuroiden Ephemeridenmandibel zunächst fragen, welchen Mandibeltypus die Palaeodictyopteren besessen haben mögen. Ehe wir darüber keine Klarheit erlangt haben, dürfen wir sie für Spekulationen der bezeichneten Art nur mit größter Vorsicht verwerten. Sofern die Palaeodictyopteren die Verwandlung der thysanuroiden in die orthopteroide Mandibel schon durchgemacht hatten, können sie nur mehr als Vorläufer der Metapterygoten in Frage kommen. Da wir indessen unter ihnen nach Handlirschs Interpretationen auch Vorläufer der Ephemeriden kennen und einige andre Formen überhaupt den Charakter polypoder Pterygoten zeigen mit sehr primitivem Flügelgeäder, ist anzunehmen, daß die Palaeodictyopteren in ihrer jetzigen Umgrenzung ein Gemisch von Archi- und Metapterygoten sind, also einer erneuten systematischen Revision bedürfen, sofern ihr Erhaltungszustand eine solche überhaupt erfolgreich erscheinen läßt.

Direkte Abkömmlinge der orthopteroiden, metapterygoten Stammform mögen noch im Carbon gelebt haben; es ist nicht ausgeschlossen, daß einige der Prothoptera von Handlirsch in diesem Sinne gedeutet werden dürfen. Ebenso sicher ist es aber auch, daß die meisten recenten diplomeraten Pterygotenordnungen bereits im Carbon vorhanden waren. Meines Erachtens muß die Wurzel auch der übrigen nicht ausschließlich parasitären recenten Pterygotenordnungen tiefer liegen als etwa im Carbon, und wir werden deshalb auf die »objektiven« Bindeglieder der älteren Ordnungen wahrscheinlich für immer verzichten müssen, wie ganz ähnlich bei den Arachniden, deren Ordnungen jedenfalls, mit wenigen zweifelhaften Ausnahmen, präcarbonen Alters sind. Das Beweismaterial, das uns Handlirsch in seinem überaus reich-

richtig interpretierten Cocciden. — Die Ephemeridenlarven sind dagegen in ihren ursprünglichsten Vertretern nicht epimorph, sondern phyletische Vorstadien auch in andern Merkmalen als den Flügeln. Man beachte auch den auffälligen Unterschied, der sich zwischen Ephemeridenlarven und den Larven der niederen Metapterygoten darin ausspricht, daß erstere bereits frühzeitig die Ocellen (Stirnaugen) anlegen und in dieser Beziehung mit der apterygoten *Machilis* übereinstimmen, die (obwohl kein Pterygot) neben Lateralaugen auch Stemmata besitzt; bei allen Metapterygoten bleiben dagegen die Stemmata für das Imagostadium reserviert. Parallel sind Ephemeridenlarven zu den amphibioten echten Hemimetabolen infolge Schluß der Stigmen generell sekundär abgeändert und in manchen Fällen auch habituell durchaus zu sekundären Larven gestempelt worden (von mir deshalb als Parhemimetabola unterschieden). Aber alle Ephemeriden sind prometabol (Terminus nach Heymons), weil sie als Imagines noch häutungsfähig sind, wie es theoretisch für die ältesten Pterygoten gefordert werden muß, deren Abkömmlinge sie ja wahrscheinlich sind. Die Subimago der Ephemeriden ist ein Imagostadium, aber die Nymphe der Holometabolen homolog der Nymphe der Aphidina und Thysanoptera und diese der Gesamtheit aber doch einem Teil der Nymphenstadien der archimetabolen Insekten (Paurometabola und Hemimetabola der älteren Nomenclatur). In einer größeren Abhandlung werde ich näher auf diese Verhältnisse eingehen.

haltigen Handbuche vorgeführt hat, genügt nicht, die hier ausgesprochenen Gedanken zu zerstreuen. Auch Handlirsch konnte nur durch Theoretisieren die Brücken schlagen, die von unsern recenten Ordnungen ins gemeinsame Stammland führen, und das Resultat seiner Forschungen zeigt uns, daß die Paläontologie bei den Arthropoden, und speziell auch bei den Insekten, nicht mehr zur Lösung ihrer Stammesgeschichte beizutragen vermag als die vergleichende Morphologie der recenten Formen. Alle recenten Ordnungen, oder doch die Mehrzahl derselben, strahlenförmig auf eine hypothetische Stammgruppe zurückzuführen, heißt zudem die Frage der engeren Blutsverwandtschaft verschleiern, verschieben in ein unerklärtes chaotisches Gebiet. Denn wenn aus den Palaeodictyopteren (cum grano salis) all die verschiedenen Typen, wie Odonaten, Diplomeraten, Acercarien, Neuropteroiden, Coleopteroiden, Panorpiden und Hymenopteroiden direkt durch Vermittlung ausgestorbener Bindeglieder entstanden sein sollten, so müßte doch unter den Palaeodictyopteren selbst die Reihenspaltung bereits erfolgt sein, so daß wir innerhalb dieser Ahnengruppe von neuem auf Grund subtilster vergleichend-morphologischer Arbeit erst die engeren Beziehungen der recenten Reihen festzustellen anfangen müßten. Die Wurzel der Metapterygoten ist jedenfalls nicht in den jetzt bekannten Palaeodictyopteren, sondern nahe der Wiege dieser Formen zu suchen, was im einzelnen auszudenken sich hier erübrigt. Gerade das plötzliche Verschwinden der Palaeodictyopteren zu Ende der Carbonzeit und ihre Mannigfaltigkeit, die es Handlirsch ermöglichte, bereits eine ganze Reihe von Familien zu unterscheiden, spricht dafür, daß es sich bei ihnen um die letzten Reste eines formenreichen Phylums handelte, von dem nur die Ephemeriden, vielleicht gerade wegen ihrer Anpassung an das amphibiotische Leben, bis auf unsre Zeit erhalten geblieben sind. Nichts steht der Annahme im Wege, daß im Zeitalter der ältesten Trilobiten oder früher die Hexapoden eine Aapterygotenära erlebt haben, die noch im Paläozoicum durch eine Blütezeit der Archipterygoten und metapterygoten Diplomeraten und Odonaten und zu Beginn des Mesozoicums durch das Emporflammen der übrigen Metapterygoten abgelöst worden ist, wie ganz ähnlich die Zeitalter der Gefäßcryptogamen, der Gymospermen und Angiospermen aufeinander gefolgt sind.

Die monophyletische Klasse der Insekten gliedert sich auf Grund unsrer augenblicklichen Kenntnisse mithin in folgende vier Hauptstämme:

Unterklassen.

Apterygota Brauer-Lang²⁰.

Primär ungeflügelt, ursprünglich mit »thysanuroider« Mandibel, epimorph oder mit phyletischen Larvenformen, Reifestadien noch häutungsfähig.

Pterygota Brauer-Lang.

Primär geflügelt, ursprünglich mit »thysanuroider« oder »orthopteroider« Mandibel, mit phyletischen (apterygoten) Larvenformen oder metabol, Reifestadien nicht mehr häutungsfähig.

²⁰ Brauer schuf die Namen Pterygogenea und Apterygogenea, die Lang in Pterygota und Apterygota kürzte. Es wäre wirklich angezeigt, wenn auch Handlirsch, der die jüngeren Namen verwirft, aus phonetischen Gründen trotzdem zu ihnen überginge. Handlirsch ist bemüht, das Prioritätsgesetz auch bei superfamiliären Kategorien streng durchzuführen, sollte sich aber bewußt bleiben, daß das Prioritätsgesetz seither, und gewiß aus wohlüberlegten Gründen, nicht auf die höheren Kategorien ausgedehnt worden ist. Deshalb kann ich auch die Hand-

Hauptgruppen (Supersektionen).

Entotropha Grassi. Mandibeln, Maxillen und Maxillulen »entotroph«, ohne dorsalen Afterhang. — Zwei recente Ordnungen (Diplura und Collembola ²¹).	Ectotropha Grassi. Mandibeln, Maxillen und Maxillulen »ectotroph«, mit dorsalem Afteranhang. — Zwei recente Ordnungen (Archaeognatha und Thysanura).	Archipterygota m. Mandibeln »thysanuroid«, ectotroph ursprünglich mit dorsalem Afteranhang, Imago noch häutungsfähig. — Eine recente Ordnung (Plectoptera), fossil wahrscheinlich mit mehreren Ordnungen im Carbon.	Metapterygota m. Mandibeln, ursprünglich »orthopteroide«, ectotroph oder (nebst Maxillen-Innenladen) entotroph, dorsaler Afteranhang bei Imagines stets fehlend, Imago nichtmehrhäutungsfähig. — Eine Anzahl Ordnungen recent und fossil.
--	---	--	--

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

Deutsche Zoologische Gesellschaft.

Die neunzehnte Jahresversammlung

findet in

Frankfurt a. M.

vom Dienstag, den 1. bis Donnerstag, den 3. Juni 1909
statt.

Montag, den 31. Mai, abends 8 Uhr.

Begrüßung und gesellige Zusammenkunft der Teilnehmer im Steinernen Haus, Braubachstraße Nr. 35 (in der Nähe des Rathauses. Vom Hauptbahnhof Linie 18 der Straßenbahn).

Dienstag, den 1. Juni 9—12 Uhr.

Eröffnungssitzung im großen Hörsaal des Museums der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Viktoria-Allee 7 (vom Hauptbahnhof Linie 18 und 1).

- 1) Eröffnung der Versammlung durch den Vorsitzenden, Herrn Prof. L. v. Graff. — Zum Gedächtnis Charles Darwins.
- 2) Ansprachen.
- 3) Bericht des Schriftführers.

lirschchen Ordnungsamen der Insekten nicht anerkennen, weil es seither nicht üblich war, Ordnungsamen nach denen der Gattungen oder Familien zu modulieren.

²¹ Nicht berücksichtigt sind hier vorläufig die *Protura* *Silvestris*, die möglicherweise eine eigne Opisthogoneaten-Klasse vertreten. Die *Silvestrische* Deutung der Mundteile scheint mir übrigens noch einer Diskussion zu bedürfen. Soweit seine Abbildungen einen Schluß zulassen, könnte der Bau der Mandibeln und Maxillen *Achorutes*-artig sein, ein Maxillartaster also wie auch ein Maxillenaußenglied fehlen, während *Silvestris* Maxillartaster die vermißten Antennen sein könnten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Börner Carl

Artikel/Article: [Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden.
100-125](#)