

# Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten.

Eine akademische Preisschrift

von

**Dr. Paul Mayer in Jena.**

Hiernu Tafel VI u. VI a, b, c.

„Lorsque le rapprochement générique des insectes, fondé sur l'étude des caractères extérieurs, se trouve confirmé par le genre de vie, les métamorphoses et l'anatomie, on peut dire que la classification est véritablement naturelle.“ Dieser Ausspruch <sup>1)</sup> des eifrigsten aller Entomotomen bedarf nur eines kleinen Zusatzes, um auch heute, also nach über dreissig Jahren, noch gültig zu sein, ja eigentlich jetzt wieder zu Ehren zu kommen. Wenn nämlich Dufour die Embryologie ganz mit Stillschweigen übergeht, so lag es einfach daran, dass zu der damaligen Zeit eben erst durch Kölliker der Versuch gemacht wurde, dieses bis dahin für die Insekten so gut wie unbearbeitete Feld in Angriff zu nehmen. Die Resultate seiner Arbeit waren daher, so bedeutend sie auch an und für sich sein mochten, nicht dazu angethan, auf die fundamentale Wichtigkeit, welche ihnen noch zu Theil werden sollte, auch nur hinzuweisen. Heute zu Tage verfällt man nun wohl in den entgegengesetzten Fehler: man classificirt, ohne sich um die reife Form gross zu kümmern, einzig und allein nach dem Modus der Entwicklung im Eie. So spricht sich z. B. Salensky <sup>2)</sup> dahin aus: „Wenn das phylogenetische Grundgesetz richtig ist, so muss die Verwandtschaft der Thiere erst aus der Ontogenie aufgefunden

---

<sup>1)</sup> Annal. Scienc. natur. Zool. 1843. I. 290.

<sup>2)</sup> Bemerkungen über Haeckel's Gastraeatheorie. Troschel's Archiv 1874. XI. 1 pag. 137 ff.

werden, sonst ist der Begriff der Verwandtschaft.... eine vor-gefasste Meinung“ (p. 173), parallelisirt darauf hin die Entwicklung der Ascidie mit der des Hydrophilus „... bei den Insekten entsteht ebenfalls dieselbe Blase, die sich nur dadurch von der ersten unterscheidet, dass sie mit Dotter erfüllt ist“ (p. 164) und formt darnach die Verwandtschaftsbezeichnungen zwischen divergenten Thierklassen. Hierbei überträgt er noch ohne Weiteres die am Hydrophilus beobachteten Erscheinungen auf alle Insekten, obwohl er die Störung der Entwicklung durch den Nahrungsdotter in thesi anerkennt und daher eine „Blase“ mit demselben nicht mit einer ohne solchen Inhalt hätte vergleichen dürfen. Dem gegenüber ist es vielleicht nicht überflüssig, wenn ich auseinandersetze, in welcher Weise meiner Ansicht zufolge bei phylogenetischen Untersuchungen die einzelnen Urkunden, welche uns zu Gebote stehen, zu verwerthen sein werden. In erster Linie wichtig ist theoretisch ohne Zweifel die Palaeontologie, mit deren Resultaten wir uns so wenig wie möglich und überhaupt nur dann in Widerspruch setzen dürfen, wenn gute Gründe für den Glauben vorliegen, die Differenz werde bei genauerer Kenntniss der Versteinerungen von selbst schwinden. In der Praxis freilich gestaltet sich eben wegen der Unvollkommenheit des uns überlieferten Materials, sowie die ältesten Schichten in Frage kommen, die Sache dahin, dass wir die Palaeontologie einstweilen nur zur Bestätigung der auf anderem Wege ermittelten Sätze verwenden können. Zur Abstrahirung dieser Sätze dient aber vor allem die Systematik s. str., welche die reichste und bei richtiger Anwendung auch die zuverlässigste der zu unserer Verfügung stehenden Notizensammlungen ist. Bisher ist sie zwar vielfach nur als Schlüssel zum Bestimmen der einzelnen Thiere, also zu einem eminent praktischen Zwecke verwendet worden, hat aber, da sie hierzu vorwiegend scheinbar unbedeutende Merkmale in den Vordergrund schob, eine Menge werthvoller Angaben geliefert. Hätten die Systematiker von Fach ausschliesslich dieses Verfahren gewählt, d. h. blos solche Theile des Insektenkörpers berücksichtigt, welche als für den Organismus unerheblich der Anpassung wenig oder gar nicht erlagen und sich constant forterbten, so würden wir die Aufstellung des Stammbaumes bei weitem leichter finden, als jetzt, wo sie ohne bestimmtes Princip bald mehr die Vererbungs-, bald mehr die Anpassungsmomente zu Hülfe nehmen. Diese letzteren zeigen uns eben nur an, bis zu welchem Grade die Differenzirung des Insektenkörpers von einer Grundform aus nach

allen irgendwie zulässigen Richtungen gediehen ist, und geben, um einen bekannten Vergleich anzuwenden, ein Bild der feinsten Verzweigungen des Baumes zugleich mit der absoluten Höhe derselben über dem Erdboden; den Ort der Vereinigung eben dieser Zweige zu einem Aste und dem Insertionspunkt der letzteren am Stamme, die relative Höhe also, bestimmen wiederum nur die Constanzmerkmale. Sind nun, weil die exclusive Systematik sich hierüber keine Rechenschaft abgelegt hat, bei manchen Klassen die einen, bei manchen die andern vorzugsweise benutzt worden, so liegt auf der Hand, dass auch diese Disciplin, welche doch von jeher am eifrigsten gepflegt worden, in ihrem Materiale grosse Lücken aufzuweisen hat. Gilt aber eine solche ungleiche Behandlungsweise der einzelnen Gruppen und die hiermit verbundene Dürftigkeit der vorliegenden Notizen bereits von der Systematik, so ist das in noch weit höherem Maasse mit der Anatomie der Fall, deren Ergebnisse natürlich nur selten bei der Aufstellung des Systems verwendet worden sind. Noch mehr: die Quelle unserer entomotomischen Kenntnisse rinnt nicht nur äusserst spärlich, sie rinnt auch trübe und ist nur, wenn sie vorher das Filter der Kritik passirt hat, für unsere Zwecke dienlich. Wir brauchen blos zu bedenken, dass wirklich umfassende Arbeiten bisher eigentlich fast nur von Léon Dufour gemacht worden sind, dessen Hauptthätigkeit in das dritte, vierte und fünfte Decennium unseres Jahrhunderts fiel und dessen Methode, unter Wasser zu seciren, bei feineren Objecten ohne Weiteres zu Irrthümern führen musste, die, wie ich später zeigen werde, oft genug noch jetzt nicht ausgerottet sind. So bemerkt ganz richtig Schiödte <sup>1)</sup> bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Stigmen der Rhyngota: „It is of still less use to consult the general manuals in comparative anatomy, as all they contain in this respect concerning the structure of Insecta and Articulata in general is a confused mixture of a little that is true and a great mass of error.“ So weit wenigstens meine Kenntnisse reichen, muss ich diesen Anspruch als begründet anerkennen.

Die Entwicklungsgeschichte ist selbstverständlich noch ungenügender bearbeitet und fordert die Kritik bei weitem mehr heraus, als dies schon die Anatomie thut. Indessen auch ihr principieller Werth bei phylogenetischen Untersuchungen ist ein durchaus anderer. Denken wir uns zwei Thierformen,

---

<sup>1)</sup> Annals and magazine of natural history. 4. Ser. VI. 1870. p. 238.

welche sich bis auf unbedeutende Einzelheiten nahe kommen und im System unbedenklich als zwei Arten derselben Gattung aufgeführt werden, so kann gleichwohl die Ontogenese derselben äusserst verschieden sein. Wollte man nun, wie dies Salensky vorhat, auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge die Verwandtschaft beider Formen als Schein betrachten und diese von zwei verschiedenen Ausgangspunkten ableiten, so würde man zu einer höchst unwahrscheinlichen Annahme gedrängt werden, dass nämlich die Anpassung in beiden Fällen enorm gewesen sei und in gleichem Sinne gewirkt habe, um zwei in ihren Grundformen differente Organismen innerlich und äusserlich fast zur Uebereinstimmung zu bringen. Führt aber diese Consequenz wegen ihrer Ungeheuerlichkeit zur Ablehnung der Salensky'schen Auffassung, so hat auf der andern Seite die Annahme, dass die Ontogenese der einen Form mehr verkürzt oder verschoben sei, als die der andern, nichts Befremdendes, da solche „Fälschungen“ nicht nur vorkommen können, sondern auch vorkommen müssen, insofern die Entwicklungsstufen selbst ja der Anpassung auch unterliegen. Somit wird man die Ontogenie nur mit Vorsicht zu verwenden haben und ihrer zur Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen überhaupt erst in zweiter Linie bedürfen.

Mit Rücksicht auf diese Auseinandersetzungen werde ich bei der vorliegenden Untersuchung in der Art verfahren, dass ich zunächst vorzüglich mit Hilfe der Morphologie, unter welchem Begriffe Anatomie und Systematik zusammenfallen, die Gestalt des Urinsekst zu ermitteln suche, darauf die einzelnen Gruppen, wie sie die heutige Systematik liefert, auf ihre Zusammengehörigkeit prüfe und für die Glieder einer jeden ebenfalls eine Stammform aufstelle, um sodann, indem ich auf die Entwicklungsgeschichte eingehe, diese Stammformen von dem Urinsekste abzuleiten. Zum Schlusse wird dann auch dieses seinen Platz in dem natürlichen Systeme angewiesen erhalten müssen, wozu wiederum die Entwicklungsgeschichte befragt werden wird. Die Unzulänglichkeit der einzelnen Dokumente bringt es aber mit sich, dass weitaus die meisten Behauptungen, die ich aufzustellen habe, eines unumstösslichen Beweises entbehren und oft genug nur vermuthungsweise vorgebracht werden können. Trotz dieser manchmal recht bedeutenden Unsicherheit, über deren Grösse ich mir selbst nicht im Zweifel bin, glaube ich doch den Versuch zur Aufstellung eines Stammbaumes der Insekten wagen zu dürfen, da er selbst dann, wenn er sich als theilweise unhaltbar erweisen

sollte, in den Untersuchungen, welche er zu seiner Widerlegung hervorrufen muss, für unsere Kenntniss und wissenschaftliche Auffassung einigen Nutzen haben wird.

## I.

Wenn man es unternimmt, die Körperform, welche das Urinsekt besass, zu reconstruieren, so muss man offenbar von den Imagines ausgehen, da man a priori nicht wissen kann, wie weit die Gestalt der Larven ursprünglich oder nachträglich erworben ist. Ich stelle diesen Satz als Fundament der nachfolgenden Untersuchung an deren Spitze. Diejenigen, welche vor mir die Phylogenie der Insekten mehr oder weniger eingehend behandelt haben, sind über allgemein gehaltene Betrachtungen und Vermuthungen deswegen nicht hinaus gekommen, weil sie ohne Weiteres auch die Larven mit heranzogen und nun, indem sie ziemlich willkürlich bald diese, bald jene unter ihnen als abgeändert ausschieden, zu Folgerungen gelangten, welche sich bei genauerm Zusehen als unhaltbar erweisen müssen. Gerade aber die präzise Fassung des Begriffes Urinsekt schafft zunächst einen festen Punkt, von dem sich rückwärts und vorwärts schauen lässt. Ich definire dieses daher ausdrücklich als den Stammvater sämtlicher Imagines, keineswegs aber auch sämtlicher Larven. Das Protentomon nun, von dem alle andere <sup>1)</sup> Insekten abzuleiten sind, besass

1) einen gegliederten Körper, an welchem Kopf, Thorax und Abdomen zu unterscheiden waren. Der Kopf trug ein Paar fadenförmige Antennen, drei Paar Kiefer, ein Paar zusammengesetzte Augen [und wahrscheinlich drei Ocellen]. Der Thorax bestand aus drei deutlich getrennten Metameren, deren jedes einen Ventralanhang — Bein — und mit Ausnahme des ersten auch einen Dorsalanhang — Flügel — trug. Das Abdomen hatte 11 unter sich homonome Metamere. Eine Verschmelzung einzelner Segmente hatte nicht statt [ebenso wenig aber auch eine deutlich ausgesprochene Lockerung der Verbindung zwischen Kopf und Thorax oder zwischen diesem und dem Abdomen].

<sup>1)</sup> Ich schliesse einstweilen absichtlich die Thysanura von der Betrachtung aus und werde sie erst am Schlusse der Arbeit besprechen.

2) Die äusserste Schicht des Körpers bildete die Chitindecke, welche als eine Abscheidung der Epidermiszellen auch überall dort sich vorfand, wo echte Epidermis vorhanden war. Die Musculatur war, wie aus dem Vorhandensein beweglicher Anhänge hervorgeht, schon weit differencirt. Diese Anhänge waren hohle, röhrenförmige Fortsätze der Körperwandung; die Flügel, unter sich gleichartig, erschienen als dünne, flachgedrückte Blasen, deren äusserste Schicht eine homogene Chitinlamelle bildete. Die Beine waren unter sich nahezu gleichartig und bestanden aus den typischen fünf Abschnitten. [Der Tarsus war fünfgliedrig; ob Klauen und Pulvillen existirten, ist nicht mit Sicherheit anzugeben.]

3) Der Darm bestand aus dem Magen und den beiden mit einer chitinigen Cuticula versehenen Einstülpungen der Epidermis: Mund- und Enddarm. Der Magen besass eine einfache Lage Verdauungszellen. In den Munddarm ergoss sich das Secret von einem Paare einfacher, schlauchförmiger Speicheldrüsen. Eine Leber fehlte. In den Anfang des Enddarms mündeten zwei Paar einfache, schlauchförmige Excretionsorgane, die sog. vasa Malpighii.

4) Das Nervensystem wurde von einem Schlundring nebst 3 Thoracal- und 9 [vielleicht 11] Abdominalganglien gebildet, welche durch je zwei Längscommissuren verbunden waren.

5) Das Herz (Rückengefäss) erstreckte sich mit Flügelmuskeln und Kammern durch das Abdomen, während seine Thoracalpartie eine schlauchförmige „aorta“ bildete.

6) Die Tracheen waren unmittelbar unter der Epidermis mit einem Verschlussapparate versehen und liefen von den Stigmen aus direct zu den Organen in der Körperhöhle, während eine geringe Communication der einzelnen Querstämme durch ein Paar Längsstämme hergestellt wurde. Stigmenlos waren Kopf und Prothorax. Die zwei Thoracalstigmen besaßen einen anderen Bau als die Abdominalstigmen, deren 9 [vielleicht 11] vorhanden waren.

7) Ein Fettkörper füllte einen Theil der Leibeshöhle aus; in den Zwischenräumen desselben circulirte Blut.

8) Das Protentomon war gonochoristisch. Die Genitalien bestanden aus paarigen Keim- und Anfangsdrüsen und einem unpaaren Ausführgang. Das atrium genitale lag zwischen dem 8. und 9. Ventralringe des Abdomens.

9) Primäre sexuelle Characterere existirten in Gestalt eines

chitinisirten Penis beim Männchen und einer chitinisirten Scheide beim Weibchen; secundäre fehlten wahrscheinlich durchaus.

An diese Zusammenstellung der wichtigsten Merkmale, welche das Protentomon auszeichnen, wird sich jetzt der Nachweis für die Richtigkeit derselben zu schliessen haben.<sup>1)</sup> Ich beginne ausser der Reihe mit dem einzigen Punkte von principieller Bedeutung, mit der Frage nach dem Zustande der Athmungsorgane bei dem Protentomon (Nr. 6). Indem ich behaupte, Tracheen und Stigmen seien bereits bei dem Stamminsekte vorhanden gewesen, setze ich mich in schroffen Gegensatz zu den Ausführungen Gegenbaur's und Packard's, und muss daher meinen Standpunkt eingehend zu rechtfertigen suchen.

Da, wie bekannt, weitaus die meisten Insekten Tracheen und Stigmen besitzen, so sind von vorneherein, um das Fehlen derselben bei dem verschwindend kleinen Reste zu erklären, zwei Möglichkeiten gegeben: entweder ist die Form der Athmungsorgane, wie sie uns die Tracheenlosen vorführen, die ursprüngliche und hat durch Differencirung die fast allgemein verbreitete Anordnung hervorgerufen — oder aber, sie ist durch Verkümmern aus dem Zustande, welchen die grosse Mehrzahl darbietet, ableitbar. Für den ersteren Weg hat sich Packard (und mit ihm Lubbock) erklärt und lässt daher aus diesen und anderen Gründen die Thysanura als die dem Protentomon nächste Klasse gelten. Zu seiner Vertheidigung zieht Packard das Verhalten des Athmungsapparates bei den Insektenlarven herbei und beruft sich zugleich auf Gegenbaur, welcher in der II. Auflage<sup>2)</sup> seiner „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“ eine förmliche Theorie dieser Erscheinung liefert. Dieser ist der Ansicht, die Tracheen dienten analog der Schwimmblase der Fische ursprünglich hydrostatischen Zwecken, während die Respiration an der Körperoberfläche geschah. Die Kiemen waren zunächst indifferente, vielleicht als Gliedmaassen auftretende Anhänge und bei der Athmung nicht mehr betheiligt, als auch die übrige Haut; später erst verbreiteten sich von den beiden Längstämmen aus auch in sie hinein die Tracheen. Die Bildung der Stigmen — das dritte oder auch vierte Stadium — resultirte aus der Anpassung an ein neues

<sup>1)</sup> Für die mit einer [ ] versehenen unerheblichen Punkte ergibt er sich später im Laufe der Untersuchung von selbst.

<sup>2)</sup> Auch in dem „Grundriss der vergl. Anatomie“ von 1874 wird „das geschlossene Tracheensystem als Vorläufer des offenen“ betrachtet (p. 313), wobei ausdrücklich auf das genannte Werk recurriert wird.

Medium, die Luft, indem „unter Aenderung der Lebensverhältnisse . . . ein Verlust der zu Kiemen umgewandelten Anhänge mit dem ersten Häutungsprocess stattzufinden haben wird, so dass an der Austrittsstelle des zum Kiemenblättchen gelangenden Tracheenastes eine Oeffnung, das Stigma, sich vorfindet“ (p. 441). Als Beweis führt Gegenbaur an, wie „die Larven der Käfer, Schmetterlinge, Hymenopteren und die mit einem Kopfe versehenen Larven der Dipteren am Meso- und Metathorax, also an jenen Metameren, an denen später Anhangsgebilde entstehen, keine Stigmata besitzen“ und somit „die Flügel Gebilde sind, welche an der Stelle von Tracheenkiemen entstehen“ (p. 442).<sup>1)</sup> Dann können auch die Stigmen als „Narben von abgefallenen Gliedmaassen“ gedeutet werden.

Indessen dieser Beweis, auf den Gegenbaur eingestandenermaassen grosses Gewicht legt, ist neuerdings von W. Rolph<sup>2)</sup> und schon vor sehr langer Zeit von V. Audouin<sup>3)</sup>, E. Perris<sup>4)</sup> und E. Grube<sup>5)</sup> widerlegt worden. Ersterer gibt an, dass am Mesothorax Stigmen auftreten bei nicht weniger als zwölf, darunter mehreren im Wasser lebenden, Larven von Käfern (denen ich eine 13., die von Ergates, hinzufüge). Perris sagt das Nämliche mit Bezug auf Strangalia und Audouin weist schon 1839 unter Anführung von Polistes und Odynerus ausdrücklich auf die Unhaltbarkeit der Erklärung der Flügel aus den Tracheenkiemen hin. Auch Grube gibt bei *Vespa crabro* und *vulgaris* zehn Stigmen an. Bei genaueren Nachforschungen wird sich zweifellos die Zahl der mit Mesothoracalstigmen versehenen Larven als viel grösser herausstellen. Aber auch ganz abgesehen hiervon leidet die Aufstellung Gegenbaur's an erheblichen Mängeln. Während wir die Schwimmblase der Fische als eine Ausbuchtung aus dem Darne entstehen

<sup>1)</sup> Als Curiosum erzählt Gerstäcker (Zeitschr. wiss. Zool. 1874 p. 238 adn.), wie Plateau (Stettiner entomol. Zeitg. XXXII 33 ff.) die Flügel sogar als „des stigmates profondement modifiés“ ansehe. „L'aile est un stigmaté hypertrophié“! Derselbe Plateau behauptet sogar, bei den Imagines fehlen an Meso- und Metathorax die Stigmen.

<sup>2)</sup> Beitrag zur Kenntniss einiger Insektenlarven. Troschel's Archiv 1874. XL 1 p. 1—40.

<sup>3)</sup> Sur les Odyneres. Ann. Sc. nat. Zool. 1839 I p. 109.

<sup>4)</sup> Observations sur quelques larves xylophages. Annal. Sc. nat. Zool. 1840 II p. 81—96.

<sup>5)</sup> Fehlt den Wespen- und Hornissenlarven ein After oder nicht? Müller's Archiv 1849 p. 47—74. Tab. I.

lassen, schweben die hydrostatischen Tracheenlängsstämme genetisch ganz in der Luft, da ihr Auftreten mitten im Fettkörper so ohne Weiteres sich schwer begreifen lässt. Grob-mechanisch und darum zu verwerfen ist ferner die Narbentheorie. Der Uebergang vom Aufenthalt im Wasser zu dem in der Luft würde von den Insekten phylogenetisch jedenfalls nicht anders, als von den Vertebraten, also gradweise bewerkstelligt worden sein, so dass zuerst amphibiotische Formen aufgetreten wären; hieraus wäre dann ein allmähliches Schwinden, nicht ein plötzlicher Verlust der Kiemen hervorgegangen. Bei der ontogenetischen Wiederholung müsste aber dann dem Abwerfen der Larvenhaut ein Obliteriren der zu den Kiemen führenden Tracheenäste vorhergehen, so dass an ein Stigma nicht zu denken wäre.

Etwas anders fasst Packard <sup>1)</sup> die Sache auf. Er nimmt auch die Hautathmung an, adoptirt die hydrostatischen Tracheen, lässt aber darauf bei dem grösseren Bedürfnisse nach Luft eine Verbindung der Tracheen mit der Körperoberfläche „by a minute branch on each side of the body with some minute pore . . . through the skin“ geschehen, „which finally became specialized into a stigma or breathing pore“ (p. 172). Ein weiteres Eingehen auf seine Theorie, welche sich im Uebrigen an diejenige Gegenbaur's anlehnt, scheint nicht geboten zu sein. Sehen wir lieber zu, ob sich nicht Besseres ausfindig machen lässt, und befragen wir zu dem Behufe die ontogenetischen Arbeiten. Kovalevsky <sup>2)</sup> hat am *Hydrophilus* gezeigt, dass der Embryo bereits sehr früh mit deutlichen Anlagen zu 7 <sup>3)</sup> Paar Abdominalstigmen versehen ist, während bei der Larve nur eins am Hinterleibsende persistirt und functionirt. Da nun der Embryo als solcher von seinen Stigmen keinen Gebrauch machen und sie demnach nicht durch Anpassung erworben haben kann, ganz im Gegentheil sic im Verlaufe der Ontogenese bis auf eins wieder einbüsst, so zeigt dies Verhalten auf das Deutlichste, wie die Stigmen zu den ältesten Einrichtungen des Insektenkörpers gehören. Weil wir aber in der Imago dieselben Stigmen

<sup>1)</sup> The ancestry of insects. Chapter XIII of „Our Common Insects“ by A. S. Packard jun. Salem Mass. 1873.

<sup>2)</sup> Embryologische Studien von Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. d. St. Pétersbourg XVI 1871 Nr. 12. *Hydrophilus* p. 31—44. *Apis* p. 44—52.

<sup>3)</sup> Auf Taf. VIII Fig. 10 befinden sich nicht 7, sondern 9 Stigmata angegeben; die folgende Abbildung zeigt sogar 11, von denen die beiden ersten dem Meso- und Methathorax angehören!

wiederum antreffen, so ist der Zustand des Tracheensystems in der Larve ein secundärer und nur durch Anpassung an das Leben im Wasser entstanden. Bei *Apis*<sup>1)</sup> finden sich an fast allen Metameren Stigmenanlagen (und zwar das erste auf der Höhe des 2. Rumpsegmentes; das 12. und 13. Segment sind davon frei). Im Uebrigen sprechen die Sätze: „Schon ein Keimstreif ohne jeden deutlichen Segmentanhang... zeigt die Stigmata in der Zahl von 10 Paaren, der definitiven Zahl“ (p. 536) und: „Ebenso wie ich nicht zweifle, dass diese 10 Paar Stigmata gleichzeitig oder doch in unwesentlichen Zeitdifferenzen angelegt werden, ebenso glaube ich auch, dass sich die Anlagen der Segmentanhänge an sämtlichen Segmenten fast gleichzeitig bilden“ (p. 537) für ein sehr frühes und gleichmässiges Auftreten der Stigmen. Wir dürfen es also als erwiesen betrachten, dass die Stigmen bereits bei sehr alten Formen vorhanden waren und ontogenetisch selbst da vorkommen, wo sie nicht direct zur Verwendung gelangen.<sup>2)</sup> Ferner geht die Bildung der Tracheen im

<sup>1)</sup> Zur Entwicklungsgeschichte der Biene von O. Bütschli. Zeitschr. wiss. Zool. XX p. 519—564. Ich folge hier der Darstellung Bütschli's, welche sich durch Genauigkeit auszeichnet, was von der Arbeit Kovalevsky's, wenigstens mit Bezug auf den Text derselben, nicht behauptet werden kann. Die übrigen embryologischen Abhandlungen berücksichtigen die Entstehung der einzelnen Organe nicht, mit Ausnahme der Weismann'schen Untersuchungen an *Musca* und *Chironomus*. Bei den Dipteren liegen aber, wie ich weiter unten zeigen werde, die Verhältnisse durchaus anders, auch fehlt jegliche Andeutung von Stigmen am Embryo, so dass ich hier nicht darauf einzugehen brauche.

<sup>2)</sup> Hierhin sind denn auch ohne Zweifel alle die Fälle zu rechnen, in denen man bei Larven Stigmen vorfindet, welche mit den Tracheenlängsstämmen entweder gar nicht oder durch einen hohlen Schlauch, der aber mit dem Lumen der Tracheen nicht communicirt, in Verbindung stehen. So sieht man bei den Raupen der Lepidopteren mehr oder weniger deutlich an den Stellen des Meso- und Metathorax, an denen der Lage nach ein Stigma zu erwarten ist, eine wie ein solches geformte und nach innen ragende Chitinlamelle; ähnlich verhält es sich mit den Larven vieler Käfer, so dass man hieraus den Schluss ziehen darf, dass am Embryo bereits Stigmen vorhanden waren, welche sich später (ähnlich wie bei *Hydrophilus*) schlossen und erst während der Verpuppung für ihre Function umgestaltet werden. Die genauere Kenntniss dieser Verhältnisse hat für die Phylogenie sicher bedeutenden Werth, da sie uns ein Mittel an die Hand gibt, den Grad der Anpassung, welche die Larven erlitten, zu bestimmen.

Wollte man trotz dieser Angaben hartnäckig an den Längsstämmen als Vorläufern der offenen Tracheen festhalten, so würde man bei *Hydrophilus* und *Apis*, wie überhaupt in allen ähnlichen Fällen einen völligen Ausfall jenes ersten Stadiums in der Ontogenese annehmen müssen; um aber eine so

Embryo von *Apis* und *Hydrophilus* von den Stigmenanlagen aus, indem diese Hauteinstülpungen tiefer werden, sich zu Röhren ausziehen, sich verzweigen und auch miteinander verschmelzen, so dass die Längsstämme entstehen. Die Einzelheiten, namentlich das ontogenetisch frühe Erscheinen der so wichtigen und charakteristischen Längsstämme, werde ich später berücksichtigen und will jetzt nur vorgreifend bemerken, dass die Tracheen mit der grössten Wahrscheinlichkeit als Homologa der Segmentalorgane der Anneliden zu betrachten sind. Ist dies richtig, so ist eine morphologische (organologische) Basis für sie gefunden, wie sie die Gegenbaur'sche Theorie vermissen liess; aber auch wenn das nicht der Fall sein sollte, ist doch das offene Tracheensystem mit möglichst viel Stigmen als der Vorläufer des halb offenen (*Hydrophilus*- und viele andere Larven) anzusehen. Das geschlossene aber in seinen zahlreichen Modificationen ist aus der Anpassung der Larven an das Leben im Wasser hervorgegangen und phylogenetisch eine sehr junge Erwerbung. Das gänzliche Fehlen der Tracheen, wie es vielleicht bei einigen Insekten statthat, erklärt sich dann leicht aus einer Rückbildung, welcher dann auch noch andere Organe unterworfen worden sind, zumal bei dem kleinen, schwächtigen Körper eine Hautathmung leicht den Bedürfnissen des Thieres zu genügen vermag. (Vergl. weiter unten die Hymenoptera.) Von Interesse wird übrigens sein, was Fritz Müller, der schon so viel auf dem Gebiete der Phylogenie geleistet, über Flügel- und indirect auch Stigmen-Bildung der Insekten beibringt. In seiner neuesten Arbeit <sup>1)</sup> liefert er eine genaue Darstellung der anatomischen Verhältnisse von *Calotermes*larven in verschiedenen Stadien. Die jüngsten Larven tragen an den Thoracalsegmenten flügelartige Fortsätze, welche die Gestalt des Körpers vergrößern; diese sind nicht durch Anpassung erworben, da sie für die in engen Holzgängen lebenden Thierchen nur unbequem sein können, und sind somit „von Vorfahren ererbt, die unter andern äusseren Verhältnissen lebten“ (p. 243). Später nun bilden sich während mehrerer Häutungen die Fortsätze des Prothorax zurück,

---

unwahrscheinliche Behauptung zu rechtfertigen, müssen wirklich zwingende Gründe vorhanden sein, an denen es eben durchaus mangelt. Von einer absoluten Gewissheit wird bei phylogenetischen Untersuchungen wohl nie die Rede sein können, wohl aber wird man, so lange eine einfache Erklärung ausreicht, keine complicirte heranziehen dürfen.

<sup>1)</sup> Beiträge zur Kenntniss der Termiten. *Jenaische Zeitschr.* IX. p. 241—264. Tab. X—XIII.

die des Meso- und Metathorax hingegen werden zu Flügelansätzen. In diese wachsen auch schon sehr früh Tracheen hinein, welche den späteren Flügelrippen entsprechen. Aus diesen seinen Beobachtungen zieht nun Fritz Müller den Schluss: „1) Die Flügel der Insekten sind nicht aus „Tracheenkiemen“ entstanden. Die flügelartigen Fortsätze der jüngsten Larven sind gerade die einzigen Theile, denen Luftröhren gänzlich fehlen ... 2) Die Flügel der Insekten sind entstanden aus seitlichen Fortsätzen der Rückenplatten der betreffenden Seitenringe“ (p. 253).

Die übrigen Behauptungen in Nr. 6 verstehen sich, wie es scheinen möchte, nun von selbst. Haben wir nachgewiesen, dass das vollkommene Tracheensystem das ursprünglichere war, so müssen wir auch eine Reihe kleinerer Angaben in den Kauf nehmen, welche uns die jetzt lebenden Imagines in Bezug auf das Protentomon vorführen. So wird die Verschiedenheit der Thorax- und Abdominalstigmen — letztere sind meist rund, erstere meist zweilippig — durch die differente Ausbildung der betreffenden Segmente nothwendig und findet daher ihren vollgültigen Beweis unter Nr. 1; ebenso verhält es sich mit der Angabe über die Zahl der Hinterleibsstigmen.

Dass der Kopf stigmenlos war, dürfte wohl Niemand bestreiten, aber schon der Prothorax kann zu Differenzen Veranlassung geben, wie denn auch das Thema von der Anzahl der Thoracalstigmen überhaupt vielfältig und stets in anderer Weise und mit anderem Resultate behandelt worden ist. Lügen diese innerhalb der Segmente, wie die Abdominalstigmen es thun, so würde natürlich die Frage, ob dem Prothorax ein eigenes Stigma angehöre, gar nicht aufgeworfen worden sein; die Zweidentigkeit wird eben dadurch veranlasst, dass sich das erste und zweite Stigmenpaar in der weichen Verbindungshaut zwischen dem Pro- und Mesothorax resp. dem Meso- und Metathorax befinden. Dazu kommt noch, dass das 3. Paar, zum Theil erst in neuerer Zeit durch Schiödte's Untersuchungen aufgefunden, meist an einer wahrhaft kritischen Stelle auftritt, nämlich da, wo das Metanotum sich mehr oder weniger deutlich von dem Rückentheile des Abdomens abgrenzt und das erste Tergit in der Imago meist nur rudimentär als das sogenannte *segment médiaire* Latreille's vorkommt. Um daher eine sichere Entscheidung treffen zu können, muss man, da auch das Protentomon schon einen vom Hinterleib abgesetzten Thorax mit Beinen und Flügeln besass, auf frühere Entwicklungsstufen zurückgehen, in denen die Körpersegmente

noch nicht heteronom geworden sind. Hier ersieht man nun aus den Zeichnungen Bütschli's und Kovalevsky's, wie die Thoraxstigmata allerdings ursprünglich mitten in den Segmenten liegen und erst im weiteren Verlaufe der Ontogenese eine Verschiebung erleiden. Nun ist durchaus kein Grund für die Annahme vorhanden, diese Lageveränderung sei nicht bei allen Insekten in dem gleichen Sinne erfolgt, vielmehr ist, weil schon das Protentomon die fraglichen Stigmata nicht mehr auf der Höhe der Segmente tragen konnte, die bei diesem eingetretene Verschiebung für alle seine Nachkommen maassgebend gewesen. Es sagt aber Bütschli<sup>1)</sup> mit Rücksicht auf die Biene ausdrücklich: „Die erste Stigmatentasche entsteht auf der Höhe des 2. Rumpfssegmentes,“ also ist, wie Larve und Imago von *Apis* beweisen, das betreffende Stigma nach vorne gerückt. Dieser Vorgang gilt demnach für alle Insekten ohne Ausnahme, so dass das erste Stigma in Wirklichkeit dem Mesothorax zugehört. In dieser rein morphologischen Auffassung darf man sich durch physiologische Gründe nicht irremachen lassen. Wenn also Schiödte zeigt, dass bei den Hymenoptera eben so wohl wie bei den Coleoptera und den Hemiptera das dritte Stigma den Metathorax versorgt und in seiner Grösse und der Mächtigkeit der von ihm ausgehenden Tracheen mit dem Grade der Entwicklung der Hinterflügel correspondirt, so ist hieraus noch keineswegs zu schliessen, dass nun auch dieses Stigma wirklich zum Metathorax zu rechnen sei. Man müsste ja sonst auch das erste Stigma, weil es Kopf und Prothorax gleichzeitig versorgt, diesen beiden Abtheilungen gemeinschaftlich sein lassen und ebenso das letzte Abdominalstigma als eine Summe mehrerer, allmählich eingegangener Stigmata betrachten. Ein eigenthümliches Argument führt Gerstäcker<sup>2)</sup> neuerdings wieder vor. Er gibt an, bei *Nemura* seien die drei Thoraxstigmata „in ganz normaler Weise, wie es bei den Insekten die allgemeine Regel ist“ vorhanden, und meint ferner, das metathoracale, gewöhnlich als erstes abdominales bezeichnet, finde sich „bei allen Hymenopteris apocritis, bei welchen der erste Hinterleibsring mit dem Brustkasten verschmilzt, sogar am Thorax selbst vor.“ Offenbar beweist dies Vorkommen von drei Stigmata in vier Segmenten gewiss nicht, was Gerstäcker will, sondern eher das

---

<sup>1)</sup> l. c., p. 538.

<sup>2)</sup> Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Zeitschr. wiss. Zool. 1874. p. 204 ff.

Gegentheil; denn falls das 3. Stigma nur in einem solch abnormen Falle der Thoraxbildung am Brustkasten vorkommt, so gehört es von Hause aus nicht zu diesem, sondern zum Abdomen.

Ein Tracheenverschlussapparat existirt bei allen Insekten, welche darauf untersucht worden sind<sup>1)</sup>, darf also wohl als allgemein vorkommend oder als schon bei Protentomon vorhanden angesehen werden.

Was die Gliederung des Körpers in der unter Nr. 1 angegebenen Weise betrifft, so ist kein Grund vorhanden, sie dem Protentomon abzusprechen.<sup>2)</sup> Sie kommt allen normalen Insekten, d. h. solchen, die nicht nachweisbar abgeändert oder sogar rückgebildet sind, ohne Ausnahme zu. Wie aber die Ontogenie in einer ganzen Reihe von Fällen nachweist, ist der Kopf aus der

---

<sup>1)</sup> Dies hat Fritz Müller bei seinen Termeslarven offenbar nicht gethan, wenigstens erwähnt er eines solchen Apparates durchaus nicht. Und doch scheint er auch hier nicht zu fehlen. Müller zeichnet nämlich eine von ihm „S-förmiges Rohr“ genannte Ausbuchtung gleich am Anfänge des Tracheenstammes, welche „am Hinterleibe nirgends zu fehlen, an den beiden Paaren der Brust nirgends vorzukommen scheint, so wenig wie bei Calotermes“ (l. c. p. 259). Abbildung und Beschreibung, so wie die Angabe, dass dieses „S-förmige blinde Rohr fast gar nicht weiter wächst“, passen vortrefflich auf einen Verschlusskegel, wie er z. B. an den Abdominalstigmaen der Hemiptera vorkommt, so dass man, auch ohne diese Larven untersucht zu haben, mit ziemlicher Gewissheit einen an das blinde Rohr sich inserirenden Verschlussmuskel hinzufügen darf. Fritz Müller meint nun: „dasselbe ist ein aus entlegener Vorzeit vererbtes, den heutigen Termiten fast oder völlig nutzloses Gebilde“, und hofft bei Erforschung der embryonalen Entwicklung würde es vielleicht „ein Streiflicht auf den Ursprung der Lufröhren der Insekten werfen“. Wenngleich nun auch das Blindrohr in früheren Perioden der Phylogenese eine andere Bedeutung für das Thier gehabt haben kann, so ist dies mit Rücksicht auf die Function, welche es gegenwärtig wahrscheinlich erfüllt, doch nicht eher anzunehmen, als bis die Nutzlosigkeit für Larve und Imago wirklich nachgewiesen worden ist.

<sup>2)</sup> Beiläufig erwähne ich, dass Packard in einem Artikel: *Observations on the development and position of the Hymenoptera* (Annals and Magaz. nat. hist. XVIII 1866. p. 82--99) den Kopf aus sieben Ringen bestehen lässt. Und warum? „As in the thorax there are three rings bearing three pairs of appendages or legs, it follows that in the head, where there are seven pairs of appendages, there must be seven rings“ (p. 92). Zu den sieben Paar Anhängen rechnet er ausser den drei Paar Kauwerkzeugen noch die Augen und zwei Paar Ocellen, indem er das unpaare ocellum als ein aus zweien verschmolzenes ansieht. Weshalb aber die Augen mit aller Gewalt den Füßen und nicht den Flügeln homodynam sein sollen, ist nicht einzusehen; eben so wenig lässt sich begreifen, warum nicht für den Thorax fünf Ringe postulirt werden.

Verschmelzung von vier Segmenten entstanden, deren jedes ein Paar Anhänge trug.<sup>1)</sup> Die Antennen möchte man ihrer Form und Gliederung zufolge als ventrale Extremitäten ansehen, wenn nicht die Entwicklungsgeschichte ihnen einen anderen, seitlichen, Ursprung anwies. Obnehin entscheidet auch die Innervation vom oberen Schlundganglion aus ganz positiv gegen die Auffassung derselben als ventraler Anhänge. Die Kiefer sind natürlich auf Grund der ontogenetischen Nachweise als modificirte Beine zu betrachten, wie denn auch namentlich das zweite Maxillenpaar bei seinem ersten Auftreten grössere Aehnlichkeit mit den Locomotions- als mit den Kauwerkzeugen verräth. So sind z. B. bei *Agrion* und *Calopteryx* nach den Angaben von Alexander Brandt jr.<sup>2)</sup> die Füsse und das zweite Maxillenpaar gleich gerichtet und bilden mit den übrigen Kopfanhängen einen bedeutenden Winkel. Dies ist nach Packard<sup>3)</sup> auch bei *Diplax* geraume Zeit hindurch der Fall. Die Thoracalfüsse werden ferner nicht bestritten werden können; ontogenetisch treten sie meist früher auf, als die Mundwerkzeuge, doch will sich diese Thatsache, wie mir scheint, zur Zeit noch nicht phylogenetisch verwerthen lassen. Wirkliche Flügel haben auf dem Prothorax wohl nie bestanden; allenfalls spräche für ihr Vorkommen die Bildung der „Prothoracalhörner“ in der Entwicklung der Dipteren. Zwar lässt sich hier bestimmt nachweisen, dass diese „Hörner“ nachträglich erworben sind, doch könnte man dabei an Atavismus denken. Jedenfalls sind die Flügel nicht rein dorsal, also nicht homodynam den Antennen, sondern seitliche Ausstülpungen der Körperwandung. In wie weit die Trennung der einzelnen Metamere in die bekannten sechs Stücke schon das Protentomon berührte und wie sich die Anhänge dazu verhielten, lasse ich dahingestellt sein. Was das Abdomen angeht, so ist die höchste Zahl der bei den Imagines beobachteten freien Segmente 11. Die beiden letzten scheinen aber insofern doch nicht ganz homonom den übrigen gebildet zu sein, als sie höchst wahrscheinlich der Stigmen entbehrten. Mit Sicherheit

<sup>1)</sup> Vergl. unter Anderem die Darstellung Kovalevsky's über *Hydrophilus*, l. c., p. 35.

<sup>2)</sup> Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libellulida und Hemiptera mit besonderer Berücksichtigung der Embryonalhüllen derselben. *Mém. Pétersb.* 1869. Auch die Fig. 11 der Kovalevsky'schen Untersuchungen über *Hydrophilus* zeigt dies Verhalten an.

<sup>3)</sup> Embryological studies on *Diplax*, *Perithemis* and the *Thysanourous* genus *Isotoma*. (*Memoirs of the Peabody academy of science* l. 2. 1871.)

wird sich dieser Punkt erst entscheiden lassen, wenn genaue Untersuchungen über die Zahl der Abdominalstigmen bei Orthopteren u. s. w. vorliegen. Weil der Hinterleib des Protentomon anhanglos war (vergl. übrigens Nr. 9) so war eine Heteronomität desselben und des Thorax natürlich vorhanden, die dann unter anderm auch auf die Bildung und Lage der Stigmen Einfluss haben musste.

Punkt 2 bedarf kaum einer Erläuterung, indem das Gesagte sich auf die wirklich vollkommenen Imagines anwenden lässt. Die Gleichartigkeit der Flügel und das Fehlen von Schuppen und Haaren auf ihnen war ohne Zweifel der ursprüngliche Zustand. Die Beinpaare brauchen natürlich bei den Vorfahren des Protentomon nicht ungleich gewesen zu sein, zeigen aber bei allen Insekten grössere oder kleinere Differenzen unter sich, so dass auch das Stamminsekt davon nicht frei gewesen sein wird. Wie weit ich die echte Epidermis sich erstrecken lasse, ergibt sich zum Theile aus den folgenden Ausführungen; ich bemerke hier nur noch, dass ich auch die Vagina als eine Einstülpung der äusseren Körperwandung auffasse und ebenso die Tracheen mit Rücksicht auf die schon citirten Angaben der Embryologen von der Epidermis ableite.

Der Darm (Nr. 3) als das wichtigste der inneren Organe macht eine genauere Besprechung nöthig. Er ist im Laufe der Zeit bei den verschiedenen Insektengruppen in Correlation zu der Aenderung der Mundtheile bedeutend modificirt worden, doch zeigt der eigentliche Magen relativ grosse Constanz. Leider herrscht bei den Entomotomen durchaus keine Uebereinstimmung in Bezug auf Benennung und auf die Ansichten über die Function der einzelnen Darmabschnitte, so dass eine Verständigung auf Grund der Theorie gesucht werden muss. Die drei Theile, welche ich als typisch hinstelle, sind überall nachzuweisen und charakterisiren sich leicht durch den Mangel oder das Vorkommen der Chitinauskleidung. Wenn behauptet wird, auch dem Magen komme eine Cuticula zu, so ist nicht zu übersehen, dass noch nicht jegliches Oberhäutchen aus Chitin besteht. Mit dem Verdauungsgeschäft würde sich diese verhältnissmässig undurchlässige Schicht auch schlecht vertragen. Aehnlich argumentirt S. Basch<sup>1)</sup>, dessen genaue auf Durch-

---

<sup>1)</sup> Untersuchungen über das chylopoëtische und uropoëtische System der *Blatta orientalis*. Wiener Sitzungsberichte XXXIII 1858. p. 234—260. Taf. I—V.

schnitte der Darmwandungen sich stützende Beobachtungen die soeben theoretisch entwickelte Ansicht lediglich bestätigen. Während er nämlich in der Speiseröhre und im Kaumagen als innerste Auskleidung eine Chitinschicht findet, welche sogar als „eine dünne zarte Röhre“ aus der Einstülpung des Kaumagens in den „Chylusmagen“ herausgezogen werden kann und somit eine „scharfe Grenze“ zwischen diesen beiden Theilen markirt (p. 238), und während er „die Structur der Darmabschnitte, die hinter dem Chylusmagen liegen“ als „der der vor demselben gelegenen ganz gleich“ bezeichnet (p. 251), beschreibt er im eigentlichen Magen ein Epithel, welches durch seine Beschaffenheit an dasjenige im Dünndarme der Säugethiere erinnert. Sonach ist „die Chitinmembran im ganzen Darm mit Ausnahme des Chylusmagens vorhanden“ (p. 258). Im Uebrigen sind weitaus die meisten in Betreff des Insektendarmes gemachten Angaben nur mit der grössten Vorsicht aufzunehmen, da bei den Sectionen gar zu leicht Kunstproducte mit unterlaufen. Wenn man bedenkt, dass manche Zeichnung, namentlich von den vielfach copirten Dufour'schen, nach dem Befunde einer einzigen Zergliederung — und diese geschah noch dazu meistentheils in Flüssigkeiten, welche die Gewebe mehr oder weniger alterirten — aufgenommen ist, wo dann zufällige Anschwellungen für zweite Mägen etc. erklärt werden können, so leuchtet das Gesagte ein. — Ein proventriculus mit stark chinitisirten Wandungen (Kauladen etc.) ist von Weismann<sup>1)</sup> bei *Musca* als Einstülpung der Speiseröhre erwiesen worden (p. 196); dass er dem Protentomon zukam, ist nicht wahrscheinlich. Der Enddarm beginnt morphologisch mit der Mündung der Malpighi'schen Gefässe. Bei den einfachen Formen des Tractus intestinalis bedarf dieser Satz keines Beweises; bei den gewundenen und complicirten ist er zwar auf Grund histologischer Forschungen noch zu führen, doch spricht ausser der Berechtigung, nach Analogie zu schliessen, auch die Entwicklungsgeschichte dafür. Bei *Apis* entstehen nämlich nach Bütschli<sup>2)</sup> die Malpighi'schen Gefässe „jederzeit zu zweien als Ausstülpungen der Decke der blindgeschlossenen Atereinstülpung; von Beginn ihrer Entstehung an mit deutlichem Lumen“. Nach der Darstellung von

---

<sup>1)</sup> Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Zeitschr. wiss. Zool. 1864. p. 187—336.

<sup>2)</sup> L. c. p. 541.

Grube <sup>1)</sup> finden sich neben ihnen (bei *Vespa*) in kranzförmiger Anordnung „in Gestalt winziger birnförmiger Hervorragungen die noch sehr unscheinbaren Anfänge“ der für die Imago bestimmten Malpighi'schen Gefäße. In einem späteren Stadium sind alsdann jene vier merklich verkürzt, die anderen hingegen „zu kurzen Fädchen verlängert“. Hierbei ist der „früher kurze blasenförmige Darm“ in die Form eines Canales übergegangen, der aber noch kurz und gerade bleibt. Hiernach ist es kaum zweifelhaft, dass wirklich die Einstülpung sich allmählich verlängert und dabei in Windungen zusammenlegt. Aber auch von einem noch älteren Forscher ist diese Anschauung bereits mit voller Klarheit ausgesprochen worden. Bei *Blatta* nämlich findet Rathke <sup>2)</sup>, die fraglichen Organe sprossen, „wenn das hintere Darmrohr eine . . . geringe Länge hat, aus demselben in geringer Entfernung von dem Dotterschlauche [eigentlichen Magen] als mehrere einen Kranz darstellende Kegel hervor . . . Gleichzeitig auch verlängert sich hinter ihnen das Darmrohr, dem sie ihre Entstehung verdanken (aus dem sie sich aussacken) . . .“ Ebenso verhält es sich nach Rathke mit *Gryllotalpa*. <sup>3)</sup> Gegenüber diesen Zeugnissen dürfte die Ansicht Graber's <sup>4)</sup> wenig in's Gewicht fallen, welche in den Worten gipfelt: „sie sind im Allgemeinen nur Fortsetzungen des Darmperitoneums; die Zelllage so gut wie die Intima stehen mit den analogen Gebilden des Darmes in gar keiner Verbindung.“

Der phylogenetisch und ontogenetisch älteste Zustand der Excretionsorgane ist, wie aus dem Angeführten hervorgeht, natürlich der, dass die Enden derselben blind geschlossen frei in die Leibeshöhle hineinragen; erst später tritt eine Verwachsung derselben und Bildung von Schlingen und ähnlichen Eigentümlichkeiten, wie sie namentlich die Käfer zeigen, auf. Dass die Anzahl der Paare bei *Protentomon* zwei betrug, ist so gut wie sicher. Sind nämlich auch bei manchen Imagines sehr viele Harngefäße vorhanden, so zeigt es sich doch in allen Fällen, in denen überhaupt Beobachtungen vorliegen, dass bei Embryonen oder Larven die ursprüngliche Anzahl der *vasa Malpighii* vier

<sup>1)</sup> L. c. p. 63 und 67.

<sup>2)</sup> Zur Entwicklungsgeschichte der *Blatta germanica*. Meckel's Archiv 1832. p. 377.

<sup>3)</sup> Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa vulgaris*). Müller's Archiv 1844. p. 35.

<sup>4)</sup> Anatomisch-physiologische Studien über *Phthirus inguinalis* Leach. Zeitschr. wiss. Zool. 1872. p. 152 adn.

ausmacht. So bei den Hymenoptera nach dem Zeugnisse Grube's, Bütschli's und auch Uljanin's.<sup>1)</sup> Letzterer behauptet sogar ausdrücklich, die vier primären Schläuche zerfallen und schwinden; an ihrer Stelle entsteht sodann eine grosse Anzahl bleibender Gefässe als Auswüchse des vorderen Theiles der Darmwand zwischen Pylorus und Darm [also immer noch aus dem Darme, nicht aus dem Magen]. Ferner gibt Rathke<sup>2)</sup> bei *Grylotalpa*, welche sich bekanntlich durch eine absonderliche Configuration der in Rede stehenden Gebilde auszeichnet, ganz positiv an: „. . . über seine Mitte hinaus sendet er [der Darm] einen sehr kurzen Seitenkanal ab, der in vier verschiedentlich lange Malpighi'sche Gefässe übergeht . . . Zu den vier Malpighi'schen Gefässen, die von der Larve aus dem Ei mitgebracht wurden, kommen immerfort neue hinzu . . .“ Bei *Blatta* spricht er zwar von einem „Kranze“ Malpighi'scher Gefässe, zeichnet aber wiederum nur vier hin. Endlich constatirt Fritz Müller<sup>3)</sup> mit Bezug auf *Calotermes*: „Die jüngste Larve besitzt vier Harngefässe; doch bald sieht man neben ihnen ein drittes Paar hervorsprossen . . .“

Im Anschlusse hieran gedenke ich noch der sogenannten *Boutons charnus*, welche ganz kürzlich von C. Chun<sup>4)</sup> von Neuem untersucht worden sind. Es stellt sich heraus, dass sie „nur eigenthümlich modificirte Partien des Mastdarmepithels repräsentiren“, welche gewissermassen als Ersatz für das an den anderen Theilen des Rectums fehlende Epithel fungiren. Da sie grossen Gruppen der Imagines gänzlich fehlen, so sind sie meiner Ansicht nach als nachträglich erworbene Bildungen aufzufassen, welche das Protentomon noch nicht besass. In der Structur bieten sie grosse Aehnlichkeit mit den Darmkiemen der Libellulidenlarven, dürften aber doch nur dann als wirkliche Homologa derselben gelten, wenn die betreffenden Imagines von einer nur ihnen gemeinsamen Stammform herrührten. Ich komme weiter unten hierauf zurück.

Was die Speicheldrüsen betrifft, so ist die aufgestellte Be-

---

<sup>1)</sup> Postembryonale Entwicklung der Biene. Moskauer Gesellschaft für Naturerkenntniss etc. X 1. p. 17—32. Citat nach Hofmann und Schwalbe, Jahresbericht etc. I. p. 343 ff.

<sup>2)</sup> l. c. p. 35.

<sup>3)</sup> l. c. Jenaische Zeitschrift IX, p. 257.

<sup>4)</sup> Bau, Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen. Frankfurt 1876.

hauptung einstweilen aus dem vorhandenen Beobachtungsmateriale nicht strict zu beweisen. Es gründet sich eben unsere Kenntniss von dem speciellen Verhalten dieser Organe bei den Insektenklassen wiederum zumeist auf Léon Dufour's Abhandlungen. Nun aber öffnete Dufour bei seinen Sectionen das Kopfschild nicht (wie er auch die letzten Hinterleibsringe intact liess) und war so im Stande, eine Reihe von drüsigen Körpern als Speicheldrüsen aufzuführen, ohne ihren Zusammenhang mit der Mundhöhle überhaupt nachzuweisen. Nach ihm scheint sich kaum Jemand an die mühevollen Arbeit des Verfolgens von so feinen Kanälen inmitten des Kopfpanzers und der harten Kauwerkzeuge gewagt zu haben. Für die Heteroptera z. B. besteht auch heute noch die aus einem Lehrbuche in das andere ruhig übertragene Ansicht von der Dupli- oder auch Triplicität der glandulae salivales, während die grösste Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass nur Ein Paar vorhanden ist. <sup>1)</sup> Endlich ist Mund und After stets durch Einstülpung entstanden, so dass also Beginn und Ende des Darmes mit echter Epidermis ausgekleidet sind. Dies lehrt die Entwicklungsgeschichte in allen Fällen mit seltener Uebereinstimmung, so dass ausser dem schon angeführten Satze Bütschli's über *Apis* fernere Citate überflüssig sind. Bei manchen Insekten rücken freilich die vasa Malpighii so weit am Darne herauf, dass man auf den ersten Blick kaum an eine solche enorme Länge des eingestülpten Theiles glauben möchte. Indessen ist auch hier die Arbeit von Basch sowie die bereits erwähnte Stelle von Rathke über *Blatta* beweiskräftig genug; im Uebrigen werden weitere ontogenetische und anatomische Untersuchungen schon bald über diesen Punkt den gewünschten Aufschluss geben und ohne Zweifel in unserem Sinne ausfallen.

In Bezug auf das Nervensystem (Nr. 4) wird ein näherer Nachweis wohl überflüssig sein, da selbst bei denjenigen Imago-Formen, bei denen die Verschmelzung der Ganglien schon weit gediehen ist, doch meist noch die einzelnen Knoten zu erkennen sind. Aehnliches gilt in Betreff des Herzens (Nr. 5), dessen Schema nach den verhältnissmässig wenig genauen Angaben, welche bis jetzt darüber vorliegen, construirt worden ist. Mit der Ausbildung eines vom Abdomen wesentlich verschiedenen Thorax

---

<sup>1)</sup> Eingehender besprochen in meiner Monographie von *Pyrrhocoris apterus*. Archiv f. Anat. und Phys. von Du Bois-Reymond und Reichert. 1874. p. 313 ff. 1875. p. 321 ff.

hängt auch der Mangel der Flügelmuskeln und Klappen im Bereiche des letzteren zusammen.<sup>1)</sup>

Punkt 7 und der Anfangtheil von Nr. 8 werden auch kaum eine Anfechtung erleiden. In dem Ausdrucke „paarige Keim- und Anhangsdrüsen“ liegt weiter nichts, als dass unpaare Organe dieser Art durch Verschmelzung nachträglich entstanden sind. Wie gross aber die Anzahl dieser Paare war, darüber bin ich weder durch die anatomischen noch die ontogenetischen Angaben mit mir selbst ins Reine gekommen. Am wahrscheinlichsten ist auch hier für Protentomon je Ein Paar anzunehmen, doch darf man, wenn z. B. nach E. Bessels<sup>2)</sup> bei Schmetterlingsembryonen die Genitalanlagen zuerst einfach sind und später erst eine Vierteltheilung erfahren, dies nicht gleich auf das Protentomon übertragen. — Ueber die Lage des atrium genitale hat Lacaze-Duthiers im Anfang der fünfziger Jahre umfassende Untersuchungen angestellt, welche ihn zu dem Resultate führten, dass die Geschlechtsöffnung des Weibchens sich am Hinterrande des 8. Segmentes befinde und dass die armure génitale aus dem 9. Segmente gebildet werde. Die letztere Behauptung ist allerdings gegenwärtig nicht mehr haltbar, nachdem neuere Beobachtungen gezeigt haben, dass auch die rudimentären Bauchfüsse dabei eine grosse Rolle spielen. (Vgl. weiter unten bei den Hymenoptera.) Dagegen ist nach wie vor zu betonen, dass sich am Hinterleibe des Weibchens 8 sogenannte prägenitale Segmente vorfinden. Diese sind, wie auch schon Lacaze hervorhebt, vielfach nur noch auf dem Rücken deutlich zu erkennen, während ein oder mehrere Sternite eingehen, d. h. mehr oder weniger innig mit dem Metasternum verwachsen können.<sup>3)</sup> Selbst wenn nun auch die Annahme einer

<sup>1)</sup> Die neueste Arbeit, welche dieses Organ betrifft (über den propulsatorischen Apparat der Insekten von V. Gräber im Arch. mikrosk. Anat. von Max Schultze 1873, p. 129—196, Tab. VIII—X) zeigt nur, wie vielgestaltig dasselbe sein kann, liefert aber, da auch in ihr mehrere Ordnungen (Neuroptera, Diptera, Hemiptera) nicht eingehend behandelt sind, kein klares Bild von dem, was nun eigentlich Typisches sich am Herzen vorfindet und wie dasselbe rein morphologisch betrachtet aufzufassen ist.

<sup>2)</sup> Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. 1867, p. 545—64.

<sup>3)</sup> Er sagt: „En général, l'avortement des sternites porte sur les premiers, et souvent il est causé par un développement plus ou moins grand des parties sternales des méso- et métathorax“. (Ann Sc. nat. Zool. 1853 I, p. 231.) Wenn es dann weiter heisst: „Mais les sternites des autres parties de l'abdomen peuvent aussi avorter. Ainsi, les Hyménoptères et les Hémiptères

solchen Verschmelzung mitunter gezwungen erscheinen möchte, so ist sie doch immer noch weniger gewagt, als wenn man an eine Verlegung des atrium genitale vom 8. zum 7. Segmente denken wollte oder gar sich der Ansicht zuneigte, die ursprüngliche Lage sei am Hinterrande des 7. Ringes zu suchen und nur in Ausnahmefällen sei sie durch Einschiebung eines Segmentes weiter nach hinten gertickt. Dies glaubt aber, wenn ich ihn richtig verstanden habe, Gerstäcker; wenigstens heisst es in seiner neuesten Publication <sup>1)</sup>: „Zwischen Perla und Nemura einerseits und Pteronarcys und Diamphipnoa andererseits existirt nur der — allerdings recht auffallende — Unterschied, dass während bei jenen [das atrium genitale] auf den Hinterrand des 7. (♀) resp. 8. (♂) Ventralringes fällt, [es] bei diesen beiden Gattungen — durch eine Einschiebung eines Segmentes an der Basis des Hinterleibes auf der Grenze zum Metathorax — auf den 8. resp. 9. verlegt ist.“ Bei Pteronarcys und Diamphipnoa gibt also Gerstäcker eine Verschmelzung des 1. Sternites zu, da sich bei Zählung „der frei abgesetzten Ventralplatten die Genitalplatte als die 7. ergeben würde“ (p. 247, Anm. 2). Dagegen hält er dies bei den nahestehenden Gattungen Perla und Nemura nicht für zulässig, weil „aus der Profilzeichnung zu ersehen, dass . . . hier nicht . . . im Anschluss an das Metanotum ein Dorsalhalbring vorhanden ist, welchem keine selbständige Ventralplatte entspricht“ (p. 246). Und doch beweist gerade diese Abbildung (Taf. XXIII, Fig. 8), dass ein solches erstes Tergit (das segment médiaire von Latreille) existirt, dessen Grenzen bei Behandlung des Chitins mit Chemikalien auch sicher hervortreten werden. In ähnlicher Weise sucht auch Meinert <sup>2)</sup> das anscheinende Fehlen zweier Abdominalsegmente bei dem Weibchen von Forficula dadurch zu erklären, dass er annimmt, „that the vagina has been placed behind the sixth instead of behind the eighth ventral shield.“ Man sieht aber ohne Mühe unmittelbar hinter dem Metanotum zwei deutlich getrennte Chitinlamellen, welche man unbedenklich als die ersten beiden Abdominaltergite auffassen darf, denen kein Sternit ent-

---

homoptères manquent toujours d'hogdosternite ou sternite pré-génital“, so ist auch hierin nicht gesagt, dass das atrium nicht am Ende des 8. Segmentes liege.

<sup>1)</sup> Zeitschr. wiss. Zool. 1874, p. 244.

<sup>2)</sup> Ann. Mag. Nat. Hist. 1865 XV, p. 484. (Auszug aus dem dänischen Originale, welches mir nicht zu Gebote stand.)

spricht. So wird das scheinbar erste Sternit zum dritten, das sechste zum achten; gleichzeitig ist dann das letzte Segment, welches die Zange trägt, als 9. Tergit oder mit Rücksicht auf die zwei schon Westwood <sup>1)</sup> bekannten Querstreifen als Complex des 9., 10. und 11. Tergites sammt ihren Seitentheilen zu bezeichnen, während die postgenitalen Sternite gleichfalls alle vorhanden sind. Sonach ist auch hier kein zwingender Grund zur Annahme einer Verlegung der Genitalöffnung vorhanden, vielmehr fügen sich die scheinbaren Ausnahmen völlig dem Satze von Lacaze-Duthiers.

Was die Legescheide angeht, so möchte ich sie unter Nr. 9 und zwar bei den primären sexuellen Kennzeichen aufführen, dabei aber hervorheben, dass sie dem Protentomon nicht eigen gewesen ist. Waren sonstige geschlechtliche Differenzirungen vorhanden — secondary sexual characters — so beschränkten sie sich ohne Zweifel auf ein höchst bescheidenes Maass, da ja bei sehr vielen Insekten keine Spur von ihnen vorhanden zu sein scheint.

Mit Rücksicht auf diese so gut wie irgend möglich durch Gründe gestützte Charakteristik des Protentomon will ich nun einige allgemeine Sätze aufstellen, welche, ohne gerade viel Neues zu bieten, bei der Besprechung der einzelnen Insektengruppen von Nutzen sein werden. Ich bemerke ausdrücklich, dass sie nur die Imagines im Auge haben.

1) Insekten, welche im Wasser leben, sind von Formen abzuleiten, die noch die ursprüngliche Lebensweise auf dem Lande besaßen. Je grösser die Modificationen sind, welche der veränderte Aufenthalt mit sich bringt, desto länger hat bereits die Einwirkung desselben gedauert und desto älter ist die Form, welche das Leben im Wasser begann.

2) Aehnliches gilt von Insekten, welche sich im Innern von pflanzlichen Stoffen aufhalten.

3) Parasiten sind von der Untersuchung zunächst ganz auszuschliessen und sind jedenfalls jünger, als ihre nächsten Verwandten, selbstredend auch jünger als ihre Wirthe.

4) Der Anpassung relativ am meisten unterworfen sind die Kauwerkzeuge und Locomotionsorgane.

a) Insekten mit saugenden oder stechenden Mundtheilen sind im Allgemeinen jünger, als die mit beissenden versehenen.

<sup>1)</sup> Classification of Insects 1839. I, p. 401.

- b) Insekten mit ungleichen oder fehlenden Flügelpaaren sind jünger als ihre nächsten Verwandten mit undifferenzirten Flugwerkzeugen.
  - c) rudimentäre Beine weisen auf ein relativ geringes Alter hin.
- 5) Der Anpassung wenig unterworfen sind die Excretionsorgane, das Nervensystem und die Sinnesorgane.
- a) Büschel-, quirl-, schlingenförmige vasa Malpighii sind nachträglich entstanden.
  - b) Die Contraction der Ganglienkette und die Verschmelzung der einzelnen Knoten verräth abgeleitete Formen.
  - c) Antennen von complicirtem Bau sind Zeichen eines geringen Alters.
- 6) Sehr constant ist gleichfalls die Gliederung des Rumpfes. Hier sind als spätere Modificationen hauptsächlich zu erwähnen
- a) Die freie Beweglichkeit des Kopfes am Thorax und die stielartige Insertion des Hinterleibes.
  - b) Die Verwachsung des Pro- und Mesothorax, sowie die Verkümmernng des ersteren zum sog. Halskragen (collare).
  - c) Die Verschmelzung und Abänderung namentlich der letzten Abdominalsegmente zu Gunsten des Genitalapparates.
- 7) Parthenogenese und verwandte Erscheinungen auf geschlechtlichem Gebiete beweisen zwar grosse Veränderungen in der Oekonomie des Einzelinsekts, berechtigen aber zu keinen weitreichenden phylogenetischen Schlüssen.

Eine Reihe weiterer Thesen gewinnen wir, sobald wir die Entwicklungsstadien in Betracht ziehen, welche wir bis jetzt absichtlich unberücksichtigt gelassen haben. Wir müssen aber hier um Vieles behutsamer vorgehen, da wir ja nicht wissen können, in wie weit die Larven wirklich frühere Phasen der Imago repräsentiren oder nur nachträglich erworbene Eigenschaften zur Geltung bringen.

Bekanntlich ist bei den Insekten das Wachsthum, sobald es ein gewisses Maass überschreitet, an Häutungen gebunden. Diese wollen wir, insofern genau genommen nichts als die Cuticula dabei abgeworfen wird, Wachsthumshäutungen nennen. Aber auch alle

Aenderungen, so weit sie das Ektoderm <sup>1)</sup> betreffen, hängen von solchen Häutungen ab, da sowohl neue Organe nicht eher in Wirksamkeit treten, als auch überflüssig gewordene erst bei einer solchen Gelegenheit entfernt werden. Nehmen wir nun an, das Protentomon sei larvenlos gewesen, d. h. es sei direct aus dem Ei ein Insekt hervorgegangen, welches alle früheren Zustände des Protentomon bereits als Embryo durchgemacht habe, so wird es sich während seiner völligen Ausbildung nur noch einer Anzahl Wachstumshäutungen unterziehen. Erst dann, wenn in Folge der Anpassung, welche das junge Thier im Laufe seiner Grössenzunahme erleidet, eine spätere Generation in wesentlich veränderter Form das Ei verlässt, wird bei Gelegenheit einer Häutung auch ein Theil des Ektoderms sich ändern müssen. Wir können aber hier, wo diese Modificationen für unser Auge scheinbar sprungweise vor sich gehen, von einem Larvenzustande bereits dann reden, wenn das wachsende Insekt von dem erwachsenen in Bezug auf nur Ein Organ nach der positiven oder negativen Seite abweicht, d. h. entweder ein (später auftretendes) Organ entbehrt oder ein (provisorisches) Organ zu viel besitzt. <sup>2)</sup> In Bezug auf ihre Bedeutung für die Imagines ist nun jegliche Larve von zweierlei Natur: entweder — und dies ist verhältnissmässig selten — alterirt sie die Imago so wenig, dass keine neue Art entsteht, oder — was bei Weitem häufiger sein muss — sie wirkt so umgestaltend darauf ein, dass hierdurch eine neue Art geschaffen wird. Im letzteren Falle geht die Larve phylogenetisch der Imago voraus, ist also primär, im ersteren secundär. Es

<sup>1)</sup> Die inneren Genitalien, so weit sie hierher gehören sollten, ausgenommen.

<sup>2)</sup> Nach der gebräuchlichen Definition muss die Larve, um ihren Namen zu verdienen, mindestens ein (provisorisches) Organ zu viel besitzen. Entsteht nämlich ein dem jungen Thiere fehlendes Organ allmählich vor unsern Augen, so mangelt uns eine Unterscheidung zwischen anscheinend normaler Entwicklung und einem Larvenstadium, da sich nirgends eine scharfe Grenze ziehen lässt. Diese ist aber sofort gegeben, wenn zu irgend einer Zeit die Jugendform ein Organ zu viel besitzt, mag sie es nun auch noch so langsam einbüßen. Bei den Insekten bedingt hingegen die Cuticula die scheinbaren Sprünge und ermöglicht uns eine scharfe Auseinanderhaltung der Entwicklungsstadien. Sagt man sonst z. B., das junge Thier ist augenlos und erlangt seine Schorgane allmählich, so heisst es hier: es erlangt sie bei der ersten Häutung und ist bis dahin als augenlose Larve anzusehen. Die abgeworfene Cuticula möchte ich jedenfalls nicht einem provisorischen Organe aequivalent sein lassen.

ergibt sich ohne Weiteres, dass ein und dieselbe Larve für eine Imago primär, für eine andere secundär sein kann und muss.<sup>1)</sup> Lassen wir nun im Laufe der Zeit das Protentomon verschiedene Larvenformen annehmen, so erlangen wir schon hierdurch neben der unveränderten Imago mit einer Reihe ausschliesslich secundärer Larven eine eben so grosse Reihe neuer Arten, die blos primäre Larven besitzen, und eine noch grössere Menge neuer Species, bei denen die Larven gemischter Natur sind.<sup>2)</sup> In aller Strenge brauchen nun die einzelnen Larven, welche eine Art besitzt, unter sich nur um je Ein Organ verschieden zu sein und zugleich sind die phylogenetisch ältesten auch die ontogenetisch frühesten. Da aber nach dem Müller'schen Satze Kürzungen in der Entwicklung auftreten, so werden nach und nach ganze Reihen von Larvenzuständen zusammen fallen und bei Gelegenheit Einer Häutung erledigt werden. So wird mit der Zeit ein immer

---

<sup>1)</sup> Die Begriffe secundär und primär stehen, wie ich hier nachträglich bemerke, in einem directen Zusammenhange mit den von Haeckel gewählten Bezeichnungen cenogenetisch und palingenetisch. Um ein Beispiel zu bringen, so sind die Flossen der Corethralarve cenogenetisch und sie selbst ist mit Bezug auf dieses Organ secundär. Dagegen sind die Kiemen der Pteronarcyslarve gegenwärtig palingenetisch, weil sie mittlerweile von den Imagines adoptirt worden sind; diejenigen Larven, welche sie cenogenetisch erwarben, waren in Bezug auf die damals kiemenlose Imago secundär, die jetzigen aber sind primär.

<sup>2)</sup> Alle diese neuen Arten werden die Genitalien des Protentomon entweder ganz unverändert oder doch nur gemäss der „correlation of growth“ wenig modificirt besitzen, da sie ja aus der Anpassung von nicht geschlechtsreifen Individuen hervorgegangen sind. Zwar werden diese umbildungsfähiger sein, als die bereits ausgewachsenen, doch ändern sich auch diese durch den Kampf um's Dasein. Nur mischen sich die hierdurch hervorgerufenen Larvenzustände, als ontogenetische Wiederholungen des Protentomon den neu entstandenen Arten gegenüber secundär, mit den aus der Anpassung des jungen Insekts hervorgegangenen derart, dass einstweilen die Unterscheidung nur für die Theorie von Werth sein mag. Jedenfalls sollten hiernach die Genitalien sich constanter vererben, als die andern Organe. In einem gewissen Sinne ist aber der übrige Körper von den Aenderungen der Genitalien relativ unabhängig, da alle Anpassungen derselben sich in erster Linie auf die Erzielung einer möglichst zahlreichen, nicht einer irgendwie abgeänderten Nachkommenschaft richten werden. Demnach involviret eine Modification dieser Organe bei Weitem weniger die Bildung einer neuen Art; mit andern Worten: nahe verwandte Arten können sehr verschieden gebildete Genitalien besitzen. Am meisten betrifft dieser Satz die eigentlichen Keimdrüsen, weniger schon die für gewisse Verhältnisse eigens nothwendig gewordenen Einrichtungen, wie z. B. das receptaculum seminis oder die Legescheide.

grösserer Theil des Ektoderms auf Ein Mal verändert und es kommt unter Umständen schliesslich dahin, dass das ganze Ektoderm abgeworfen wird und ein neues mit wesentlich andern Organen an seine Stelle tritt. Dies wird natürlich nur dann der Fall sein, wenn im Laufe der Phylogenese wirklich auch die ganze Körperoberfläche eine völlige Umgestaltung erlitten hat. Dies ist aber, wie sich bald zeigen soll, meist nur auf der Bauchseite eingetroffen, während der Rücken verhältnissmässig constant geblieben ist. Eine solche Mauserung als ontogenetische Summe einer grossen Reihe von Larven kann nun, wenn sich die Entwicklung noch mehr verkürzt, in die Periode des Eilebens fallen und den Embryo zu einer Abwerfung seines Ektoderms veranlassen.

Während sich diese Vorgänge aus der Anpassung des wachsenden Insekts ableiten lassen, sorgt die Anpassung, welche das Ei und in ihm der Embryo erleidet, für eine Verkürzung der Embryonalperiode. Im Allgemeinen nämlich muss eine solche vortheilhaft wirken, indem der Embryo nur passiv im Kampfe um's Dasein vorgehen kann, das ausgeschlüpfte Thier aber activ. Zwar kann sie, indessen nur auf Kosten der Grösse und Kraft des Embryo, durch Verminderung des Nahrungsdotters erzielt werden; gefahrloser hingegen wird sie durch eine Vermehrung desselben erreicht, weil diese ja eine Recapitulation der frühesten Stadien nach Möglichkeit verhindert. Das kann nun unter dem Einflusse dieser Lethe in Gestalt von Dotterkörnchen so weit gehen, dass der sich bildende Embryo gewissermaassen nichts Eiligeres zu thun hat, als sein ganzes, eben erst fertig gewordenes Ektoderm abzulegen. Solche enorme Kürzungen verwischen dann auch so ziemlich jede Spur von den Vorfahren des Protentomon.<sup>1)</sup> Anders gestaltet sich die Sache, wenn wir die Entwicklungsgeschichte von solchen Insekten studiren, deren Eier ohne Nahrungsdotter einen Embryo mit stärkerem Gedächtniss enthalten. Wir können dann a priori erwarten, Stadien in der Entwicklung anzutreffen, welche der erwähnten totalen Abwerfung des Ektoderms vorausgehen und uns über die Vorgeschichte des Insektenstammes deutliche Auskunft zu geben im Stande sind. Bis jetzt hat erst ein einziger Beobachter sich mit der Ontogenie solcher

---

<sup>1)</sup> Die Annahme, das Protentomon habe keine Larven besessen, geschah der Einfachheit wegen. Die Auseinandersetzung leidet aber auch bei dem Gegentheile durchaus nicht.

Arten beschäftigt, die ihm ein glücklicher Zufall in die Hände spielte, es aber unterlassen, die Consequenzen daraus zu ziehen <sup>1)</sup>, wengleich er den Werth seiner Arbeit viel richtiger würdigt, als es Andere gethan. Dass Salensky seine Anschauungen wesentlich nach dem Hydrophilus, dessen Ei eine enorme Menge Nahrungsdotter enthält, gemodelt hat, führte ich schon an; aber auch Bütschli (l. c., p. 519) ist sich über die wirkliche Bedeutung der Ganin'schen Entdeckungen nicht klar geworden, wenn er hervorhebt, dass die Ichneumoniden, eine Abtheilung also der Hymenoptera, „ihrer eigenthümlichen Lebensweise halber wenn auch sehr interessante Thatsachen boten, doch uns nicht denjenigen Entwicklungsgang darbieten konnten, der als ein regelmässiger, in jener Ordnung weit verbreiteter zu betrachten gewesen wäre“, und nun noch gar hinzufügt: „Die parasitische Lebensweise, gar schon die der Eier, ist stets mit mannigfachen Eigenthümlichkeiten und Absonderlichkeiten verknüpft.“ Es braucht wohl nicht erst betont zu werden, dass der Parasitismus der Imago auf die frühesten Stadien der embryologischen Entwicklung nur einen verschwindenden Einfluss ausüben wird, und dass derjenige des Eies, wenn und indem er den Nahrungsdotter überflüssig macht, gerade für die Erkenntniss der Ontogenie nur vortheilhaft sein kann. Wir müssen nun auf die Arbeit Ganin's näher eingehen. Am ausführlichsten beschreibt Ganin die Entwicklung bei *Platygaster* und reiht daran die der übrigen untersuchten Formen: *Ophioneurus*, *Polynema* und *Teleas* an. Das ist, wie sich gleich ausweisen wird, in mancher Beziehung zu bedauern, weil das erstgenannte Insekt noch nicht das einfachste Schema für die ganze Gruppe bietet. Das Ei von *Platygaster* zeigt während des Verlaufes der Embryonalperiode auf Kosten seiner Wirthe, nämlich gewisser *Cecidomyiden*larven, eine enorme Grössenzunahme, indem das Volumen auf das 10—15fache wächst; im Einklang hiermit „fehlt der sogenannte Ernährungsdotter fast gänzlich“ (p. 383). Das erste beobachtete Stadium lässt — ich folge hier lediglich der Beschreibung, welche Ganin gibt — in dem ganz homogenen Protoplasma des Eies eine Zelle mit einem Kerne erkennen

---

<sup>1)</sup> M. Ganin, Beiträge zur Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool. 1869, p. 381 - 451, Tab. 30—33; p. 447: „Da die vergleichende Embryologie als Wissenschaft noch nicht existirt, so glaube ich, dass alle genetischen Theorien zu frühzeitig und ohne strenge, wissenschaftliche Begründung sind.“

(Taf. I. Fig. 5). Der genetische Zusammenhang dieser „Centralzelle“ mit dem Keimbläschen wird völlig geleugnet, indem das „durchsichtige, sehr kleine und fast ganz der Fetttropfen entbehrende Ei diese Frage ganz bestimmt zu entscheiden erlaubt.“ Neben dieser Centralzelle und vielleicht auch aus ihr durch Theilung bilden sich zwei peripherische Zellen; der Dotter fungirt als Intercellularsubstanz. „Indem die Centralzelle . . . den Ursprung der Embryonalanlage des Platygasterkörpers gibt, vermehren sich die beiden andern . . . Zellen auch und verwandeln sich in eine Embryonalhülle, die ihrer physiologischen Bedeutung zufolge als Amnionhülle zu bezeichnen ist“ (p. 387). Die Centralzelle vermehrt sich durch endogene Zellbildung, die peripherischen thun dies auf gewöhnliche Weise (Taf. I. Fig. 6); die Grenzen dieser Tochterzellen fliessen bald zusammen. Hingegen bilden die aus der Centralzelle hervorgegangenen Zellen eine äussere Schicht „Cylinderepithel“ und einen inneren Haufen rundlicher Zellen; erstere hat Aehnlichkeit mit dem „Blastoderm“ der andern Insekten, persistirt jedoch als solches nicht, sondern dient, nachdem ihre Zellen sich wiederum abgerundet haben, zum Aufbau des Embryo. Der bis jetzt in seinen allgemeinen Umrissen kugelförmige Zellhaufen wird darauf oblong und erhält an der späteren Bauchseite eine tiefe Einbuchtung (Taf. I. Fig. 8), welche jedoch nicht zur Mundöffnung wird, sondern nur die ventrale und dorsale Seite deutlich hervortreten lässt. Auch Kopf und Schwanz entwickeln sich jetzt verschieden; auf der Höhe des ersteren bildet sich durch eine Einstülpung der Mund, rückt aber allmählich auf die Bauchseite. Gleichzeitig vergrössern sich die inneren, von Anfang an rundlichen Zellen und gestalten sich zu den Wandungen des Magens. Nun treten auch die Metamere auf, während die Antimere bereits früher am Schwanzanhang angedeutet sind. Kurze Zeit darauf verlässt der Embryo das Ei und besitzt als „cyclopsähnliche Larve“ ein Kopfschild, d. h. ein sehr grosses Kopfsegment mit Krallenfüssen (welche durch Muskeln bewegt werden) und rudimentären Antennen, ferner 5 Abdominalsegmente (mit Längsmuskeln) und am letzten derselben einen Gabelschwanz, welcher während des Eilebens unter den Bauch geschlagen war. Die mit einer Cuticula versehene Epidermis stammt von dem „Cylinderepithel“ her, während „die im Innern des Embryonalkörpers übrig bleibenden Zellen, mit Ausnahme der grossen Centralzellen, welche in die zelligen Wände des Verdauungscanales sich metamorphosiren, sich zu cylindrischen Strängen an einander

reihen, die dann den Muskelanlagen des Larvenkörpers ihren Ursprung geben“ (l. c., p. 392). Der Darm ist afterlos; seine Wandungen bestehen aus „grossen runden Zellen, welche mittels einer homogenen, dicken Intercellularsubstanz verbunden sind; es gibt [an ihm] bis jetzt weder Muskelschicht noch äussere und innere Cuticularschicht . . . von anderweitigen inneren Organen, wie man sie sonst bei den Insektenlarven findet, bemerkt man bei unserer Larve keine Spur“ (p. 398).

So weit Ganin. Ich will nun eine Zurückführung seiner Beobachtungen auf ihren richtigen Werth versuchen, und zeigen, wie weit sie für die Theorie brauchbar erscheinen. Wenn man die Art und Weise, in welcher diese Untersuchungen gemacht wurden und auch nur gemacht werden konnten, berücksichtigt, wenn man also bedenkt, dass eine continuirliche Verfolgung der Entwicklung an dem unverletzten Eie unter dem Mikroskope nicht möglich war, vielmehr der genetische Zusammenhang der einzelnen wirklich beobachteten Stadien durch Vergleichung erschlossen werden musste, so wird man nicht allzu ängstlich auf dem Wortlaut zu bestehen brauchen. So darf man also in der der „Centralzelle“ und ihrem „Kerne“ nichts weiter erblicken, als das Keimbläschen mit dem Keimfleck. Aehnlich denkt auch Metschnikoff<sup>1)</sup>, welcher bereits früher die Entwicklung einer verwandten Art beobachtete und nun mit Rücksicht auf die Ganin'schen Behauptungen sagt: „Die ganze Sache findet darin ihre Erklärung, dass Ganin den Nucleus für die ganze „Centralzelle“, den protoplasmatischen Einhalt für ein die Zelle umgebendes Protoplasma genommen hat.“ Es findet demnach eine Theilung des Keimbläschens und eine bereits sehr früh eintretende functionelle Differenzirung der entstandenen Kerne statt: eine Reihe derselben tritt an die Peripherie des Eies und bildet mit der äussersten Schicht Protoplasma die „Amnionhülle“, an welcher man mit Reagentien auch ohne Zweifel die Grenzen der einzelnen Zellen hätte erkennen können, was Ganin, der sogenannte indifferente Flüssigkeiten verwendete, nicht zu Stande gebracht hat. Lässt man dieses Amnion einstweilen ausser Acht, so erblickt man in dem „Cylinderepithel“, welches aus einem Theile der übrigen Kerne sammt dem zugehörigen Protoplasma hervorging, das Hautsinnesblatt, in den „rundlichen Zellen“ dagegen die

<sup>1)</sup> Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden. Zeitschrift wiss. Zool. 1874, p. 276.

Anlage des Mesoderms und des Entoderms. Es liegt nun sehr nahe, hier eine Bildung des letzteren durch Einstülpung, also eine reine Gastrula anzunehmen, welche Ganin nicht aufgefunden hat, und ferner der Theorie zu Liebe ein Stadium der Abtrennung des Mesoderms von den primären Keimblättern einzuschieben, so dass der Embryo, wie ihn die nach Ganin copirte<sup>1)</sup> Figur 7 darstellt, bereits diese drei Keimblätter in sich enthält. Man thut hiermit allerdings den Beobachtungen durchaus keinen Zwang an, indessen ist man, so lange nicht solche Stadien wirklich nachgewiesen werden, auf Grund des Vorkommens des Amnion überhaupt viel eher zu der Vermuthung berechtigt, auch hier trete in der Ontogenese keine Archigastrula mehr auf. Immerhin ist diese Larve eine höchst einfache Form, etwa dem Nauplius der Crustaceen vergleichbar, wie sie denn auch Ganin cyclopsähnlich nennt. Wenn daher die Anwesenheit des Amnion nicht störend wirkte, so wäre eine Zurückführung der bis jetzt besprochenen Entwicklungsvorgänge auf das Schema so ziemlich geglückt. Nun zeigt es sich aber, dass die Larven von Polynema noch viel primitiver sind. „Das allerfrüheste Entwicklungsstadium . . . ist ein sehr kleiner, unbeweglicher Embryo von sehr einfacher Form und ohne jede Spur von Organisation. Derselbe war, wenn ich ihn sah, immer schon aus dem Ei ausgetreten“ (p. 418). Dieser „infusorienartige Embryo“, richtiger diese Larve, ist völlig solide und besteht aus lauter gleichartigen Zellen, deren äusserste Lage sich durch Abscheidung einer Cuticula als Hautsinnesblatt kennzeichnet. Später erst bildet sich ein Kopffortsatz und provisorischer Schwanzanhang; der Mund entsteht durch Einstülpung, der Darm ist blind geschlossen und nimmt wieder aus den innern Zellen seinen Ursprung. Aehnlich ist die erste Larve von Ophioneurus gebaut (Taf. I. Fig. 10 und 11); nur entsteht hier Mund und After gleichzeitig und „ebenso gleichzeitig oder noch etwas früher“ (p. 429) der Darm.<sup>2)</sup> Auch hier ist die Larve ungegliedert und ohne alle Anhänge. Leider ist die embryonale Entwicklung dieser interessanten Larven nicht beobachtet, so dass über die Bildung der Gastrula auch hier nur Vermuthungen gestattet sind. Höchst wichtig ist aber der Umstand, dass bei Ophioneurus und

<sup>1)</sup> Die Färbung der Keimblätter findet sich bei Ganin natürlich nicht vor, während im Uebrigen die Zeichnungen getreu nachgebildet sind.

<sup>2)</sup> Die Cuticula „geht sehr deutlich in die beiden Oeffnungen über und überzieht die Höhle des Oesophagus und Enddarmes“ (p. 429).

wahrscheinlich auch bei Polynema kein Amnion auftritt. Was endlich die Larve von Teleas angeht, so besteht sie aus nur zwei Metameren: einem Kopfschilde mit Antennen und Krallenfüssen und dem Abdomen mit Schwanzstachel und einem Kranze von Borsten in der Mitte des Segmentes. Auch hier kennt Ganin die frühesten Stadien nicht aus eigener Anschauung, schliesst aber wegen der gleichartigen Metamorphose und der systematischen Stellung auf Aehnlichkeit jener mit denen von Platygaster. Nun hat Metschnikoff<sup>1)</sup> dieselbe Gattung untersucht und sagt darüber unter Anderem: „Das Ei enthält an den frühesten von mir gesehenen Entwicklungsstadien bereits eine entwickelte Keimhaut, welche eine centrale Höhle umgibt. Diese Höhle, welche an Stelle des fehlenden Nahrungsdotters liegt . . . füllt sich mit Zellen, welche dem Keimstreife ihren Ursprung verdanken und später die Wandungen des Mitteldarmes liefern.“ Dagegen erklärt Ganin, die Existenz einer solchen Höhle sei für ihn „undenkbar“; auch bei Teleas entstehe der Darm aus den grossen inneren Zellen, die Ansicht Metschnikoff's aber gehöre zu denjenigen, welche „auf unmittelbare Beobachtungen nicht gegründet sind“ (l. c., p. 432). Man gewahrt aber ohne Mühe, dass Metschnikoff eine Blastosphäera vor sich hatte, aus deren einer, später zum Bauche des Embryo werdenden Hälfte (dem Keimstreife) die Zellen des Darmes, also das Entoderm hervorgingen. Ganin hingegen hat dieses Stadium eben nicht gefunden, sondern nur die späteren, wo bereits das Mesoderm gebildet war. Demnach ist, wenn irgendwo, bei Teleas und Verwandten, die echte, durch Einstülpung entstehende Gastrula zu erwarten und wird durch einen vom Glücke begünstigten Beobachter auch aufgefunden werden.

Ich habe die ersten Vorgänge der Entwicklung bei den genannten Pteromalinen so eingehend besprochen, weil ich zeigen wollte, wie sich aus Untersuchungen, welche lange vor der Formulirung der Gastracatheorie angestellt wurden und deshalb nach dieser Richtung hin vorurtheilsfrei und unparteiisch genannt werden dürfen, durch kritische Vergleichung der Angaben die Existenz einer der Gastrula noch sehr nahestehenden Form, vielleicht sogar noch der Archigastrula ohne Zwang darthun lassen und wie auch manche scheinbare Widersprüche auf solche Weise

<sup>1)</sup> Embryologische Studien an Insekten. Zeitschrift wiss. Zoologie 1866, p. 289—493. Simulia, Miastor, Corixa, Aphis, Aspidiotus, Coccus, Psylla, Gerris, Teleas. Citat auf S. 479 und 481.

gehoben werden. Bei der Besprechung der nun folgenden Stadien kann ich mich um so kürzer fassen. In sämtlichen Larven wird auf durchaus identische Weise die Bildung der Beine und des Nervensystems dadurch eingeleitet, dass auf der Bauchseite des Embryo die oberste Zellschicht eine Wucherung und Trennung in mehrere übereinander befindliche Lagen erfährt, während auf dem Rücken die Epidermis einschichtig bleibt (Taf. I. Fig. 6). Vorher jedoch zieht sich bei *Platygaster* der Körper von der Cuticula zurück, wobei das letzte Segment und die *furcula* sammt ihrer Epidermis und den Muskeln ausser Zusammenhang mit der Larve gerathen und auch die Gliederung des Abdomens schwindet.<sup>1)</sup> Zugleich bildet sich durch Einstülpung der Enddarm, welcher aber gegen den Magen zu blind geschlossen ist und es auch noch lange Zeit hindurch bleibt; die Abdominalmuskeln gehen sämmtlich ein und der nun zweigliedrige Larvenkörper kommt dem von *Teleas* nahe. Während aber hier und bei *Polynema* eine echte Larvenhäutung erfolgt, löst sich bei *Ophioneurus* nur die Cuticula ab, so dass eine blosse Wachsthumshäutung vorliegt. Im Uebrigen tritt auch hier die Verdickung auf der Bauchseite in gleicher Weise auf und zugleich mit ihr bildet sich der blinde Enddarm, wo er nicht schon vorher existirte. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass diese Veränderungen vom Schwanze nach dem Kopfe zu fortschreiten. Die Differenzirung, welche die Zellwucherung erfährt, braucht indessen hier nicht näher betrachtet zu werden; es genüge die Angabe, dass sie während des gesammten Larvenlebens nicht eben weit führt. „Die ganze Nervenmasse besteht aus den früheren embryonalen Zellen des Keimstreifes. Und in diesem indifferenten Zustande bleibt das Nervensystem während des ganzen Larvenlebens von *Platygaster*“ (l. c., p. 406). Seine Ausbildung erhält es erst kurz vor der Verpuppung oder auch während derselben.

Anscheinend in schroffem Gegensatze zu der embryonalen Entwicklung der *Pteromalinen* steht nun diejenige der überwiegenden Mehrzahl der Insekten. Die genauesten und schon ihrer Methode (directe Beobachtung) nach plausibelsten Untersuchungen namentlich in Betreff der frühesten Phasen rühren von

---

<sup>1)</sup> Höchst wahrscheinlich haben wir es hier nicht mit echten Metameren zu thun, während allerdings die Trennung in Kopf und Abdomen nicht blos ausserlich zu sein scheint.

Weismann <sup>1)</sup> her und verlangen ebenfalls eine kurze Besprechung. Die ersten zur Beobachtung gelangten Vorgänge an den frisch-gelegten Eiern von *Musca* und *Chironomus* bestehen in einer Zusammenziehung des Eiinhaltes und in einer Scheidung desselben in zwei Schichten, eine oberflächliche und eine tiefe, welche als Keimhautblastem resp. Dotter bezeichnet werden. In dem durchaus homogenen und hellen Blastem treten ziemlich gleichzeitig an der ganzen Peripherie Kerne auf, deren erstes Hervorkommen und Wachsthum sich ohne Schwierigkeit genau beobachten lässt. Um sie herum gruppirt sich das Blastem in der Art, dass seine bis dahin glatte Oberfläche eben so viele halbkugelige Erhebungen zeigt, als Kerne vorhanden sind; gleichzeitig theilen sich diese primären Kerne und mit ihnen die Blastempartien ein und vielleicht auch mehrere Male, so dass, indem nun auch die Erhebungen sich wieder ebnen, schliesslich eine einschichtige Zelllage von normalem Bau den Dotter umgibt. Diese erhält den Namen Blastoderm. Weismann sagt nun: „mit dem Nachweis einer allmählichen Entstehung der Kerne im Blastem ist zugleich festgestellt, dass sie Neubildungen, dass sie nicht Abkömmlinge des Keimbläschens sind“ (p. 206) und ferner: „wir werden sagen, dass die Zellen der Keimhaut bei den Insekten . . . durch freie Zellbildung entstanden sind“ (p. 207). Bestätigt werden seine Beobachtungen darauf bald zum Theil von Kupffer <sup>2)</sup> und Metschnikoff und später ohne jeglichen Rückhalt von O. v. Grimm <sup>3)</sup> an *Chironomus*; doch gelingt es dem Letztern, bei jungen Eiern ein Keimbläschen und auch noch die erste vollendete Zweitheilung desselben zu sehen, während freilich die Kluft zwischen diesem Stadium und dem der Blastodermbildung unausgefüllt bleibt. Analog den Verhältnissen von *Musca* und *Chironomus* verläuft nach Leuckart der betreffende Vorgang bei *Melophagus* <sup>4)</sup>, nach

---

<sup>1)</sup> Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. wissenschaftl. Zool. 1863, p. 108—220.

<sup>2)</sup> Faltenblatt an den Embryonen der Gattung *Chironomus*. Arch. mikr. Anat. von Max Schultze II 1866, p. 385—398, Tab. XX.

<sup>3)</sup> Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer *Chironomus*-Art und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mém. St. Pétersbourg 1870.

<sup>4)</sup> Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. Abhandl. naturf. Gesellsch. Halle 1858, p. 145—226. Tab. I—III.

Ganin<sup>1)</sup> bei Formica- und Bombyx-Arten, nach Melnikow<sup>2)</sup> bei Donacia („Bildung der Keimkerne frei in der Peripherie des Dotters“, p. 140), nach Kovalevsky (l. c., p. 45) bei Apis, nach Balbiani bei Aphis.<sup>3)</sup> Dieser Ansicht entschieden gegenüber steht Metschnikoff. Nach ihm<sup>4)</sup> treten bei Miastor zuerst im Innern des Dotters zwei Kerne auf, deren genetischen Zusammenhang mit dem Keimbläschen er nicht beobachtet hat, sondern erschliesst; dann bilden sich durch fortgesetzte Theilung 12—15 Kerne, die sich jeder für sich mit Protoplasma umgeben, an die Peripherie des Dotters treten und so das Blastoderm darstellen. Dieser Entwicklungsmodus hat also die grösste Aehnlichkeit mit dem bereits geschilderten des Platygasterembryos. Aehnlich geht diese Bildung bei Aphis<sup>5)</sup> vor sich, während bei Aspidiotus wiederum der Ritus von Musca auftritt. Alle übrigen Insekten, deren Ontogenese beschrieben worden, sind mit Bezug auf diese ersten Stadien nicht untersucht, so dass demnach das der Kritik vorliegende Material dürftig genug ausfällt. Metschnikoff nun behauptet, die mit grossem Dotter versehenen Eier „können keine passenden Objecte für die Untersuchung der Blastodermbildung liefern“ (p. 413), weil die Undurchsichtigkeit des Dotters die Vorgänge im Innern verdeckt, und verwirft darauf ganz dogmatisch die Richtigkeit der Ansicht Weismann's. In Wirklichkeit lassen sich aber gerade mit Berufung auf die Haupteigenschaft des Nahrungsdotters, welche weniger eine Verdunklung des Eiinhaltes als eine Trübung

<sup>1)</sup> Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopteren-Embryonen. Mém. St. Pétersbourg 1869.

<sup>2)</sup> Beiträge zur embryologischen Entwicklung der Insekten. Troschel's Archiv 1869 XXXV 1, p. 136—189.

<sup>3)</sup> Mémoire sur la génération des Aphides. Der Abschnitt: Développement de l'œuf pondu in Annal. Scienc. natur. Zool. 1872 I. Nr. 4, p. 1—63.

<sup>4)</sup> L. c., p. 411.

<sup>5)</sup> Balbiani beschäftigt sich in seiner umfangreichen Arbeit zwar nur mit den oviparen Aphiden, gibt aber (l. c., p. 9) in Betreff der viviparen an, dass in ihren kleinen und durchsichtigen Eiern zu gleicher Zeit mit den an der Peripherie gelegenen Blastodermkernen auch noch das Keimbläschen „plus ou moins altérée dans sa forme, mais néanmoins parfaitement reconnaissable encore au centre de l'œuf“ vorhanden sei. Obwohl nun (abgesehen von dem wenig glücklichen Versuche Balbiani's, die Aphiden zu einer Art Hermaphroditen zu machen) die ganze Abhandlung den Eindruck grösserer Genauigkeit macht, als diejenige von Metschnikoff, so ist doch aus theoretischen Gründen die von Letzterem angegebene Darstellung der Bildung des Blastoderms wohl als die richtigere anzusehen.

der ontogenetischen Vorgänge zur Folge hat, beide Behauptungen leicht vereinigen. Wir brauchen nur darauf hinzuweisen, dass die Aphis- und Miastor-Eier während der Bildung des Blastoderms noch wachsen und ihren Dotter zum Theile erst in dieser Zeit aus dem Mutterleibe in sich aufnehmen. So können wir ohne Weiteres bei den normalen Dipteren und mit einem Analogieschluss auch bei allen Insekten, deren Eier eine grosse Menge Dotter enthalten, voraussetzen, dass das Keimbläschen vor Bildung des Blastoderms schwindet und seine Elemente dann zur Bildung der einzelnen Kerne verwendet werden, in der Art, dass hier die sonst langsam verlaufenden wiederholten Theilungen des Keimbläschens auf einmal erfolgen. Eine solche Zusammenziehung der ersten Stufen in der Entwicklung harmonirt auch vortrefflich mit der, wie gleich gezeigt werden soll, überhaupt so enorm und abnorm gekürzten Ontogenese der Insekten. Einen ähnlichen Versuch zur Erklärung dieser Differenzen zwischen Weismann und Metschnikoff, welche Beide aus ihren Specialbeobachtungen zu allgemeine Schlüsse gezogen haben, hat übrigens auch O. v. Grimm <sup>1)</sup> gemacht, wengleich ohne Beziehungen auf Phylogenie.

Ueber die weiteren Vorgänge am Blastoderm und den Antheil, welchen es an dem Aufbau des Embryo nimmt, sind gleichfalls Angaben und Ansichten grundverschieden, so dass auch hier eine kritische Sichtung nothwendig wird, aber auch zu einem einigermaassen befriedigenden Resultate führt. Fast alle Beobachter stimmen darin überein, dass sich aus einem mehr oder minder grossen Theile des Blastoderms der „Keimstreif“ bilde. Hierbei ist zunächst nur eine Verlängerung der Cylinderepithelzellen des Blastoderms auf der Seite, welche zum Bauche des Embryo wird, zu constatiren, keineswegs eine Trennung desselben in zwei Schichten. Die Rückenpartie der Keimhaut bleibt wie sie war oder ihre Zellen verflachen sich zu einem exquisiten Plasterepithel. <sup>2)</sup> Dann erst spaltet sich von dem Bauchblastoderm,

<sup>1)</sup> Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Mém. St. Pétersbourg 1872.

<sup>2)</sup> Weismann nimmt sogar für „alle Larven mit bissenden Mundtheilen und alle Insekten mit unvollkommener oder fehlender Metamorphose“ (l. c., p. 210) einen völligen Riss des Blastoderms an, durch welchen der Dotter frei zu Tage trete (sogenannter regmagener Keimstreif). Indessen hat schon Kupffer (l. c., p. 390 ff.) gezeigt, wie Weismann die sich bildende seröse Hülle für die Dotterhaut angesehen hat und wie er überhaupt zu der Annahme eines Spaltes im Blastoderme gelangen konnte, ohne dass ein solcher

welches hierdurch den Namen „Keimstreif“ erlangt, eine Schicht ab, deren Zellen allem Anscheine nach auf verschiedene Weise entstehen. Wir verfolgen aber zunächst die weiteren Schicksale des Blastoderms selbst. Sie sind differenter Natur, je nachdem der Keimstreif, d. h. die Verdickung der Bauchseite, den ganzen Meridian bedeckt, oder nur einen kleinen Theil der Peripherie in Anspruch nimmt, um sich darauf vom Blastoderm zu entfernen und in den Dotter hinein zu wachsen. Hiernach unterscheidet man bekanntlich zwischen äusserem und innerem Keimstreif. Bemerkenswerth ist es nun, dass bei letzterer Form die Stelle, an welchem er mit dem Blastoderm zusammenhängt, zum Kopfe des Embryo wird und sonach dieser Theil des Körpers sich zuerst anlegt. Der in den Dotter hineinwachsende, an seinem Schwanzende demnach freie Keimstreif ist nun nicht massiv, vielmehr entsteht gleich zu Anfang in der durch Zellwucherung verdickten, mehr oder weniger scharf umschriebenen Stelle der Keimhaut eine Höhlung, so dass der Keimstreif, oder wie er in diesem Falle auch genannt wird, der Keimhügel oder das Keimschild die Form eines Handschuhfingers annimmt. Die eine am meisten nach der Peripherie des Eies gerichtete Wandung ist dünn, besteht aus Einer Schicht und trägt bei den Autoren die Namen: innere Hülle, Faltenblatt (Deckblatt), Amnion oder viscerales Blatt; die andere wird mehrschichtig und ist eben der eigentliche Keimstreif.<sup>2)</sup> Beide Theile stehen natürlich mit dem Blastoderm in Verbindung und bilden gewissermaassen nur eine Einstülpung desselben. Nachdem dies geschehen, wächst die Keimhaut mittels einer Falte, welche sich ringförmig erhebt, noch über den Kopf hinaus und bildet so zum zweiten Male eine durchaus geschlossene Blase, deren innerer Wandung an einer Stelle der Handschuhfinger aufsitzt. Bei Pediculiden und Mallophagen

---

wirklich vorliegt. Zu gleichem Resultate ist auch Metschnikoff (l. c., p. 485) gekommen. Dagegen redet Bütschli bei Apis von einem Auseinanderweichen der Blastodermzellen auf dem Rücken und einem Austritt des Dotters, fügt aber einschränkend hinzu, dass „wahrscheinlich einzelne schwer wahrnehmbare Zellen die grösstentheils entblösste Rückenfläche des Dotters bedecken“ (l. c., p. 525). Hiernach erscheint es im äussersten Grade fraglich, ob wirklich irgendwo bei den Insekten ein Riss des Blastoderms vorkommt; man hat es wohl in allen derartigen Fällen nur mit optischen Täuschungen zu thun.

<sup>2)</sup> Die einzelnen Autoren stimmen in der Anwendung dieses Ausdruckes eben so wenig mit einander überein, wie in der Bezeichnung der Keimhüllen.

soll indessen nach den Beobachtungen von Grimm<sup>1)</sup> und von Melnikow diese Ueberwachsung nicht eintreten, sondern „die Einstülpungsöffnung bleibt vorhanden“ (M. p. 164), nur wird sie so eng, dass der Schein eines Zusammenhanges der Ränder entsteht. Hat sich später aus dem Keimstreif die Bauchseite des Embryo durch Differenzirung gebildet, so stülpt er sich — und dies macht natürlich nur bei den Pediculiden und Mallophagen einen Riss des Blastoderms unnöthig — wieder aus, das Blastoderm aber bildet nun den Verschluss des Rückens. Somit befindet sich der Dotter im Innern des Embryoleibes und verfällt alsdann der Resorption. Nach dieser Auseinandersetzung geht zwar aus dem Blastoderm die ganze Körperwand des Embryo, allein direct doch nur Kopf und Rücken desselben hervor; während des eigentlichen Aufbaues aber fungirt es nur als eine nicht unmittelbar betheiligte Decke und hat hiernach im Gegensatze zur innern Hülle die Bezeichnungen: äussere Hülle, Amnion, seröse Hülle und parietales Blatt empfangen.<sup>2)</sup>

Etwas anders verlaufen diese Vorgänge bei den Insekten mit äusserem Keimstreife. Hier bleibt die ganze Bauchseite des Embryo zunächst mit dem Blastoderm in Verbindung; bald aber wölbt sich dieses auf der Bauchseite an beiden Endpunkten derselben, also an den Eipolen, zu je einer Falte in die Höhe, welche den ganzen Embryo umwachsen und beim Zusammentreffen

---

Dies beweist deutlich, wie man bei der Darstellung der embryologischen Vorgänge sich mehr darum bemühte, eine genaue Beschreibung zu liefern, als ein Verständniss namentlich mit Bezug auf Zellschichten (Keimblätter) zu erzielen. Nun tritt zwar die Bauchseite des Blastoderms, sowie ihre Zellen höher werden, bei Beobachtung mit auffallendem Lichte durch grössere Weisse vor der übrigen Keimhaut als ein Streifen hervor; indessen wird man, falls man überhaupt das Wort Keimstreif noch beibehalten will, es erst dann anwenden dürfen, wenn eine Trennung der betreffenden Blastodermpartie in mehrere Schichten eingetreten ist, weil nur in diesem Falle die Worte „innerer und äusserer Keimstreif“ wirklich das Resultat der nämlichen Vorgänge bezeichnen. Alsdann ist der Keimstreif nichts Anderes als diejenige Stelle des Blastoderms, welche die Anlage des Nervensystemes und des Mesoderms enthält. Noch besser freilich sieht man von dem Gebrauche eines solchen ungenauen Ausdruckes ab.

<sup>1)</sup> Entwicklung der Arthropoden (Docophorus).

<sup>2)</sup> Natürlich ist dies Blastoderm (innere und äussere Hülle) viel zu weit gedehnt, um direct zur Schliessung des Rückens verwendet zu werden. Eine Contraction, d. h. eine Näherung seiner Zellen muss also eintreten und nur von ihrer Intensität wird es abhängen, welcher Theil, ob die innere oder die äussere Hülle, mit dem Embryo in Verbindung tritt.

verschmelzen. Gleichzeitig trennen sich die beiden Wandungen der Falten allmählich von einander und so entstehen zwei Kapseln, von denen die innere bloß den Embryo einhüllt oder richtiger gesagt, mit ihren Rändern überall in den Keimstreif übergeht, die äussere aber den ganzen Einhalt umgibt. Sonach steht die letztere nun mit dem Keimstreif in gar keiner Verbindung mehr, sondern schmiegt sich der Eischale von innen dicht an. Ist dann die Bauchseite des Embryo differenzirt, so reisst die äussere Hülle ein und wird zuweilen zur Bildung der Rückenwandung verbraucht, während der Verbleib der inneren nicht immer mit Sicherheit festzustellen ist. Uebrigens sind die Beschreibungen, welche die Autoren liefern, so erheblich unter sich verschieden und mehr oder weniger unklar — Beides in viel höherem Grade, als die Schilderungen der Entwicklung mit innerem Keimstreif es sind — dass es nicht leicht wird, sich in ihnen zu orientiren. So lässt Melnikow nicht nur bei *Donacia*, sondern auch bei *Musca* und *Chironomus* entgegen den Anschauungen der andern Beobachter die innere Hülle sich gleichfalls über den gesammten Dotter hinziehen, während Bütschli bei *Apis* und Ganin bei *Formica* und *Bombyx* gar keine innere Hülle bemerkt haben. Kovalevsky beschreibt hingegen bei *Apis* beide Hüllen als „geschlossene Säcke“. Bei *Musca* vermisst dann wieder Mecznikow die äussere Hülle, dafür versichert aber Kovalevsky ganz bestimmt, sie gefunden zu haben etc. etc. Vergleichen wir daher, um diesem Wirrwarr zu entgehen, zunächst die fraglichen Stadien mit denen der Pteromalinen. Wir sehen, dass bei der ersten Larve derselben die Bauchseite der Körperwandung eine Verdickung erfährt, während die Rückenfläche ungeändert bleibt. Aus dieser verdickten Schicht gehen dann hervor: Bauchstrang, Gehirn, Kopf und die ventralen Extremitäten, also ganz dieselben Theile, welche sich aus dem Keimstreif der übrigen Insekten bilden. Somit ist, wie schon Ganin<sup>1)</sup>, wenn auch in etwas sonderbarer Weise ausspricht, die ganze Embryonalperiode von *Platygaster* für die andern Insekten verloren gegangen. Demnach ist das Blastoderm nichts weiter als das Ektoderm, welchem direct kein Entoderm correspondirt, sondern welches in Einklang mit unsern theoretischen Darlegungen einer Summe von einzelnen Larvenhäutungen

---

<sup>1)</sup> L. c., p. 440: „Es scheint, als ob die erste Pteromalinenlarve ein echtes Ei sei, in welchem eben solche embryologische Vorgänge ablaufen, wie sie den andern Arthropoden während der Embryonalentwicklung eigenthümlich sind.“

ontogenetisch gleichkommt. Wenn dies der Fall ist, so dürfen wir erwarten, dass wie sich vor jeglicher einzelnen Larvenhäutung aus den betreffenden Partien des Ektoderms und im Zusammenhang mit ihnen die neuen Organe bilden, so auch bei diesen Summenlarven aus dem gesammten alten Ektoderm das neue hervorgeht. Nur behält, wie auch die Pteromalinen lehren, der Rücken, weil für's Erste keine neuen Organe an ihm auftreten, lange Zeit hindurch seine ursprüngliche Form bei und so zeigt sich der Keimstreif zuerst nur auf der Bauchseite, um dort das Material für die Neubildungen zu liefern.<sup>1)</sup> Er deutet also auf diejenige phylogenetische Periode hin, in welcher die Vorfahren des Protentomon ohne Beine und ohne Ganglienkeite beide Organsysteme erlangten — eine Periode, deren eben nur noch wenige

---

<sup>1)</sup> Was die Keimblätter angeht, so bemerke ich Folgendes. Bei den Pteromalinen ist nach Ganin die Verdickung der Bauchepidermis der Anfang zur Bildung des Nervensystemes, der mächtigen Speicheldrüsen und der ventralen Extremitäten. Letztere entstehen als „solide, zellige Verdickungen der Epidermis“, die sogenannten Imaginalscheiben Weismann's, hohlen und stülpen sich erst später aus und erhalten alsdann ihre Muskulatur von dem Mesoderm. Dieses ist, wie schon oben angegeben, bereits im Embryo entstanden. Auch bei denjenigen Insekten, deren Ontogenese an Schnitten verfolgt worden, also bei *Hydrophilus* und *Apis*, vollzieht sich die Bildung des Mesoderms in einer sehr frühen Periode vom Blastoderme aus; letzteres wird nur dort, wo kein Mesoderm aus ihm hervorgeht, zum Amnion, muss also später durch ein neugebildetes Epiderm (Hautsinnesblatt) ersetzt werden. Auch hier ist das Nervensystem ein Abkömmling des letzteren. Es ist daher nur noch die Frage nach der Herkunft des Entoderms zu erledigen. Kovalevsky leitet es aus dem Mesoderme ab; die Zellen dieses Blattes, welche sich immer weiter nach dem Rücken hin ausbreiten, biegen nach innen zu um und wachsen, indem sie zwischen sich und dem Mesoderme, welches nun schärfer als Hautfaserblatt auftritt, einen Hohlraum bestehen lassen, auf dem Dotter hin wieder nach der Mediane des Bauches zu. So entsteht Leibeshöhle und Ventraltheil des Darmfaserblattes. Von dem letztern aber spaltet sich geradezu das Entoderm als eine unmittelbar den Dotter bedeckende Schicht ab und nimmt, indem sie allmählich auch zum Rücken sich ausbreitet, den Dotter in sich auf. Mir scheint diese Herleitung namentlich mit Rücksicht auf die Zeichnungen, welche Kovalevsky gibt, wenig plausibel; und so bin ich im Gegensatze zu der eben geschilderten Auffassung, welche das Entoderm zuletzt entstehen lässt, aus theoretischen Gründen der Ansicht, dass es bereits vor dem Mesoderme auftritt. Ich sehe in den Dotterballen oder Dotterschollen, welche Kovalevsky selbst als kernhaltig (bei *Apis*) bezeichnet, die Anfänge des Entoderms. Man könnte nun geneigt sein, die Einstülpung, welche das Blastoderm auf der ganzen Länge der Bauchseite erleidet, für den modificirten Gastrula-Mund zu halten und aus der durch sie gebildeten tiefer liegenden Zellschicht erst das Entoderm und darauf das Mesoderm hervorgehen lassen,

Insekten heute zu Tage ontogenetisch gedenken.<sup>1)</sup> Offenbar sind also diejenigen Formen älter, bei denen die gesammte Neubildungszone i. e. Keimstreif noch mit dem alten Ektoderm i. e. Keimhaut in Berührung bleibt — und das sind die Insekten mit äusserem Keimstreif. Späterhin wird dieser durch Kürzung der Entwicklung selbständiger, so dass nur noch der Kopf in Connex mit dem Blastoderm steht — die Insekten mit innerm Keimstreif — bis endlich, wenn überhaupt die Beobachtungen Ganin's richtig sind, bei *Formica* und *Bombyx* der Keimstreif völlig unabhängig vom Blastoderm neu aus dem Dotter entsteht. Demnach ist die

wobei die Zellen des Darmdrüsenblattes unter enormer Grössenzunahme den eigentlichen Nahrungsdotter verzehren und so die Dotterschollen darstellen würden. Da aber diese Ansicht andere Schwierigkeiten darbietet, so scheint mir auch sie nicht die richtige. Ich sehe vielmehr in der genannten Einstülpung nur eine Vorbereitung zur Bildung der Embryonalhüllen und lasse aus ihr nur das Mesoderm entstehen; das Entoderm hingegen wird sich an dem (mit Bezug auf den Embryo) hinteren Eipole vom Blastoderm aus einstülpen, falls überhaupt noch von einer Einstülpung die Rede sein kann. Sodann wird man nicht auf Quer-, sondern auf Längsschnitten die erste Anlage des Entodermes gewahren können. In dieser Meinung bestärkt mich das Auftreten der sogenannten Polzellen bei den Dipteren, welche ich nicht wie Grimm zu den inneren Genitalien, sondern zu dem Entoderm in Beziehung bringen möchte. Eine ganz eigenthümliche Ansicht über die Entstehung des Darmdrüsenblattes hat Ganin durch Untersuchung von Blatta gewonnen. Er lässt es nämlich geradezu aus den Einstülpungen des Oesophagus und Enddarmes, also aus dem Epiderme hervorgehen, welches sich direct durch den Dottersack hindurch verbreitet. Dabei hat er aber in einer viel früheren Periode bereits „sehr grosse, runde und ovale Kerne mit Membran und Kernkörperchen“, also wohl zellige Elemente in dem Dottersacke bemerkt; nur sollen diese vom Amnion herrühren und sich an der Entodermbildung durchaus nicht betheiligen, ohne dass freilich Ganin über ihren Verbleib etwas aussagt. Wenn man nun bedenkt, dass alle diese Resultate nicht durch Beobachtungen an Schnitten erlangt wurden, somit auch schon der Methode nach eine ganz andere Auffassung zulassen, so braucht man nur an diesen schon früh auftretenden Zellen festzuhalten, um in ihnen die Anlage des Entodermes zu sehen, welche demnach schon „gleich in den ersten Stadien der Entwicklung des Dottersackes“ vor sich gehen würde. Eine Entstehung des Entodermes aber aus dem Epiderm, wie Ganin sie will, müsste, um glaubhaft zu erscheinen, in ganz anderer Weise dargethan werden, als es in der russisch geschriebenen Arbeit Ganin's dem Referate zufolge, welches Hoyer liefert (Hofmann's und Schwalbe's Jahresbericht f. 1874, p. 395—397) der Fall zu sein scheint.

<sup>1)</sup> Hiernach sind die Rückenneubildungen, d. h. die Flügel, viel jüngere Erscheinungen, als die Beine, eine Thatsache, die phylogenetischen Werth besitzt.

Keimhaut ontogenetisch eine provisorische Embryonalhülle (analog ähnlichen Erscheinungen bei den Vertebrata<sup>1)</sup>), phylogenetisch aber ein Ektoderm. Als solches wird es von Hause aus zur Schliessung des Rückens beim Embryo verwendet werden. Bei Platygaster wird ohnehin, da die Flügel erst später auftreten, der Rückentheil unverändert von einer Larve in die andere herübergenommen. Erst wenn eine Einstülpung des Keimstreifs sich geltend macht — innerer Keimstreif — ist eine Contraction der äusseren Hülle nothwendig, die aber offenbar nur wiederherstellt, was die vorhergegangene Verflachung der Rückenzellen am Blastoderm verändert hatte. Hier sind innere und äussere Hüllen morphologisch völlig gleich und fliessen auch ohne scharfe Grenze in einander. Die spätere Bildung, für die sich bei den Pteromalinen nichts Aehnliches findet, ist nur derjenige Theil der äusseren Hülle, welcher die Einstülpungsöffnung überwächst. Beim äusseren Keimstreif hingegen löst sich die innere Hülle von der äusseren völlig ab und zwar ist auch nur der Rückentheil der letztern noch das ursprüngliche Blastoderm, ihr Bauchtheil hingegen und die ganze innere Hülle sind Neubildungen. Hiernach wäre es möglich, dass unter Umständen die letztere völlig fehlte, weil sie dem gleichnamigen Gebilde bei den Insekten mit innerem Keimstreif nur analog ist. Dies scheint bei Apis der Fall zu sein, wenigstens wenn man der Darstellung Bütschli's Glauben schenken will. Hiernach<sup>2)</sup> entstände die äussere Hülle „durch

<sup>1)</sup> Offenbar ist es für den vorliegenden Fall ganz und gar ohne Belang, ob bei den amnioten Wirbelthieren ebenfalls eine phylogenetische Begründung der Embryonalhüllen möglich ist oder nicht. Wenn hier nämlich diese Häute, über deren physiologische Bedeutung man keineswegs im Klaren ist, auch lediglich aus der Anpassung des Embryo an die Umgebung hervorgegangen sein sollten, so kann dort eine bereits bestehende Einrichtung — die Larvenhäutung — von dem Embryo benutzt worden sein, um sich einen Schutz im Eie zu verschaffen. Indessen ist selbst das noch fraglich, ob wirklich die Hüllen dem werdenden Insekte von Nutzen sind oder ob sie ihm nicht vielmehr als phylogenetisches Erbstück zur Last gereichen. Für den letzteren Fall, den man gewöhnlich nicht berücksichtigt, wäre selbstverständlich nur eine Erklärung, wie ich sie oben gegeben, möglich. Bei dem meist dicken und, wie vielfältig constatirt wird, ausserordentlich undurchlässigen Chorion des Insekteneies scheinen besondere, aus dünnen und weit auseinandergezogenen Zellen gebildete Hüllen für den Embryo allerdings nicht gerade nothwendig zu sein. Andererseits kann die totale Abwerfung des Ektoderms, welche zur Bildung der äusseren Hülle führt, nicht befremden, wenn man die enorme Vorfahrenreihe des Protentomon bedenkt.

<sup>2)</sup> l. c., p. 534.

ein allmähliches Abheben von dem Keimstreif,“ so dass also auch aller Grund zur Entstehung einer innern Hülle wegfiel. Nach Kovalevsky hingegen ist zu Anfang dieselbe vorhanden, schwindet aber später spurlos, indem „ihre Zellen sich auflösen, d. h. verschwinden“ (l. c., p. 46). Andererseits darf die äussere Hülle nie fehlen<sup>1)</sup> und muss zur Schliessung des Rückens verwendet werden, falls sie überhaupt noch dem Ectoderm von *Platygastrer* entsprechen soll. Bei *Apis* geschieht dies nach Bütschli indessen auch nicht, vielmehr schliesst sich der Rücken durch Verbreitung des Keimstreifs über den ganzen Dotter hin. Zur richtigen Beurteilung dieses Vorganges müssen wir die Untersuchungen Melnikow's zu Hilfe nehmen. Bei *Donacia*, *Mystacides*, *Simulia* und *Chironomus*, also Vertretern ganz verschiedener Insektengruppen, wächst auch die innere Hülle über das ganze Ei hin, was offenbar nur durch Loslösung ihrer Ränder vom Keimstreif geschehen kann; sie persistirt noch, wenn bereits der Rücken geschlossen ist, so dass eine Beteiligung der äusseren Hülle am Aufbaue des Embryo ganz ausgeschlossen ist. Hieraus ist zu entnehmen, dass zwei Abwerfungen des gesammten Ektoderms erfolgten, von denen zwar die letzte in zwei verschiedenen Zeitabschnitten vor sich geht, immerhin aber auch die Rückenhaut mit betrifft. Bei *Apis* ist alsdann diese doppelte totale Häutung in eine einzige zusammengezogen, so dass das Blastoderm nicht mehr demjenigen der Insekten mit innerem Keimstreif homolog ist und natürlich auch nicht zur Schliessung des Rückens gebraucht wird. Entsteht aber bei *Formica* nach Ganin der Keimstreif völlig unabhängig von dem Blastoderm als Neubildung aus dem Dotter, so darf hier ebenfalls nur Eine Hülle vorhanden sein und diese sich auch nicht an dem Aufbau des Dorsaltheils des Embryo beteiligen. Beides stimmt mit den Beobachtungen überein.

Ob nun überhaupt die so eben besprochenen Verhältnisse in Betreff der Hüllen wirklich vorkommen, oder, was ich eher glaube, nur gezwungene Deutungen von unvollständigen Beobachtungen darstellen, ist eine Frage, deren Beantwortung sich nur durch neue Untersuchungen geben lässt. Möglich sind aber diese wiederholten Häutungen, wie mir aus dem Gesagten hervorzugehen scheint, vom Standpunkte der Theorie aus ohne

---

<sup>1)</sup> Die Behauptung Metschnikoff's, dass bei den Musciden dies der Fall sei, widerlegt Kovalevsky (l. c., p. 2).

Zweifel; natürlich sind auch jetzt viele Schwierigkeiten noch nicht beseitigt, so dass eine richtige Auffassung aller ontogenetischen Vorgänge der Zukunft vorbehalten bleibt. Indessen gewinnt man aus dem Angeführten doch ein phylogenetisch verwendbares Resultat. Es zeigt sich nämlich, dass im Allgemeinen die Insekten mit äusserem Keimstreif älter sind, als die mit innerem, (und dass die letztern eine viel grössere Uebereinstimmung auch in den Details der Entwicklung zeigen, als die erstern). Bestätigt wird dieser Satz auch durch den Umstand, dass bei *Platygaster* die Keimstreifbildung vom Schwanze nach dem Kopfe zu fortschreitet, bei den mit innerem Keimstreif versehenen (*Endoblasten*) hingegen umgekehrt vom Kopfe zum Schwanze; bei den *Ektoblasten* sind beide Richtungen zu verzeichnen.

Haben uns die *Pteromalinen* den Schlüssel zum Verständniss der Insektenentwicklung im Grossen und Ganzen zu liefern vermocht, so sind sie auch nach einer andern Richtung noch von Interesse für uns. Es ist nämlich nicht wahrscheinlich, dass Eier, welche durch eine Fülle von Nahrungsdotter charakterisirt sind und so alle Erinnerung an frühere Epochen haben aufgeben müssen, plötzlich zur regelrechten Entwicklung zurückkehren sollten, wenn jener durch ihren Parasitismus überflüssig geworden wäre. Es hiesse das einen *Atavismus* wunderbarer Art zu Hülfe rufen. Sonach lässt sich mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten, dass die Insekten-eier ursprünglich mit wenigem (oder gar keinem?) Dotter ausgerüstet waren; ferner, dass sehr bald nach der Entstehung des *Protentomon* eine kleine Gruppe unter seinen Abkömmlingen die Gewohnheit annahm, ihre Eier in die Larven der übrigen Insekten abzulegen. In dem Maasse, als der ganze Stamm zunahm und die Eier mit grösseren Mengen Nahrung versehen wurden, konnten dann auch die *Eischmarotzer* entstehen und im Laufe der Zeit variiren. Hieraus lässt sich mit der gehörigen Vorsicht wohl ein Schluss auf das Alter der einzelnen Gruppen, welche diese Versorgung ihrer Eier acceptirten, erzielen.

Ich will nun, indem ich die Einzelheiten in der Ontogenese erst später bei den betreffenden Gruppen besprechen werde, die Resultate, welche sich aus dem Gesagten für die Phylogenie gewinnen lassen, in folgenden Thesen zusammenfassen:

8) <sup>1)</sup> Insekten mit äusserem Keimstreif sind im Allgemeinen älter, als die mit innerem.

---

<sup>1)</sup> Nr. 1—7 über die *Imagines*, s. p. 147.

9) Insekten mit sog. unvollkommener Verwandlung sind im Allgemeinen älter, als solche mit vollkommener.

10) Das Protentomon besass Eier mit geringem Nahrungsdotter.

11) Larvenformen ohne oder mit wenigen Stigmen sind nachträglich entstanden und somit jünger, als die verwandten Larven ohne solche Abänderungen. Aus der Grösse derartiger Anpassungserscheinungen wird sich der Zeitpunkt, in welchem die Larven sich der Lebensweise ihrer Vorfahren entfremdeten, abschätzen lassen.

12) Larven mit Tracheenkiemen sind jünger, als die verwandten kiemenlosen Larven.

13) Dasselbe gilt von kopflosen Larven im Gegensatze zu den mit einem Kopfe versehenen.

14) Welche Larven ihren Imagines gegenüber primär oder sekundär sind, ist nicht nach einer allgemeinen Regel zu entscheiden, sondern für jeden Spezialfall zu untersuchen.

## II.

Ich gehe jetzt zur Besprechung der einzelnen Insektenordnungen über und beginne mit den Hymenoptera, weil sie uns durch Platygaster eine Art von Verständniss für die Ontogenese aller Ordnungen eröffnet haben.

### Hymenoptera.

Sie stellen eine Gruppe dar, welche zwar nach aussen scharf abgegrenzt erscheint, in sich aber viele Verschiedenheiten darbietet. Während jedoch diejenigen Eigenschaften, welche ihnen allen zukommen, vorzugsweise dazu dienen werden, der ganzen Ordnung ihren Platz im Stammbaum anzuweisen, interessiren uns zunächst nur die Verschiedenheiten in der Ausbildung der einzelnen Formen und zwar auch nur die der Imagines. Die Larven sind nach Satz 14 zu beurtheilen und dürfen also hier nicht herangezogen werden. Am wenigsten von dem Typus des Protentomon haben sich offenbar diejenigen Familien<sup>1)</sup> entfernt, deren Mundtheile noch ausschliesslich zum Beissen eingerichtet sind, deren

<sup>1)</sup> Ich führe sie nach dem Handbuche von Carus und Gerstäcker auf.

Hinterleib die grösste Anzahl von freien Metameren besitzt und deren Thoraxringe nicht mit einander verwachsen sind. (Vergl. die Sätze 4 a und b auf Seite 147.) Von den drei grossen Gruppen der Hymenoptera, den Aculeata, Entomophaga und Phytophaga erfüllen die letzten diese Bedingungen noch am besten. Während nämlich bei jenen Beiden die Zahl der Abdominalringe höchstens 7 beträgt, finden hier wir 8 bei den Tenthredinidae, 9 bei den Uroceridae; während dort der Hinterleib gestielt ist, d. h. wenigstens sein erstes Segment zu einem mehr oder minder deutlichen Stiele umgewandelt zeigt, ist er hier in seiner ganzen Breite mit dem Thorax verbunden. Dazu kommt noch, dass, wie schon Bütschli<sup>1)</sup> angedeutet hat, der Bienenstachel hervorgegangen ist nicht etwa blos aus dem 12. und 13. Hinterleibssegmente, sondern aus ihnen in Gemeinschaft mit den sogenannten „Afterfüssen“ der Larve. Kraepelin<sup>2)</sup> zeigt nun, dass dies bei allen Aculeaten und auch bei den Ichneumoniden mit einer Legescheide der Fall ist.<sup>3)</sup> Da aber sicherlich der ganze Apparat ursprünglich als ovipositor auftrat, so ist, da einmal die Homologie nachgewiesen, der Stachel, wie er in Verbindung mit der Giftdrüse als Schutzmittel fungirt, als eine secundäre Erscheinung zu betrachten. Sonach sind im Grossen und Ganzen die Aculeata die jüngsten, die Phytophaga die ältesten Hymenoptera. Ein weiterer Beweis hierfür liegt auch noch darin, dass bei den letztgenannten allein von den drei Gruppen das Mesonotum noch am Metanotum beweglich bleibt während im Uebrigen der Thorax bei der ganzen Ordnung ver-

<sup>1)</sup> l. c., p. 545: Die Afterfüsse stehen „zur Genitalbewaffnung der Imago in genereller [genetischer?] Beziehung.“

<sup>2)</sup> Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und die Entwicklungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Thiere. Zeitschr. wiss. Zool. 1873, p. 299 ff.

<sup>3)</sup> Packard entwickelt freilich in seiner bereits erwähnten Abhandlung über die Hymenoptera andere Ansichten. Er lässt zwar auch den ovipositor aus Anhängen des 8. u. 9. Segmentes entstehen, sieht aber in diesen „tubercles“ keine homologa mit den Füßen, weil jene aus den Sterniten, diese zwischen Sterniten und Pleuriten hervorsprossen sollen. Dagegen sind ihm wahre homologa mit den Füßen die appendices anales der Ephemeridae, vieler Orthoptera etc. Durch die letzteren werde eine Art von Symmetrie zwischen Anfang und Ende des Insektenleibes hergestellt („we perceive faint traces of antero-posterior symmetry . . . involving a repetition of homologous appendages at the two opposite poles of the body“ (l. c., p. 85). So seien die entgegengesetzten Körperpole „morphologically simply repetitions of each other“ (p. 94)! Es wird nicht nothwendig sein, hierauf weiter einzugehen.

wachsen ist. Mit Rücksicht nun auf den eigenthümlichen Bau der Uroceridae (Spaltung des Prothorax and des ersten Abdominaltergites etc.) wird man wohl die Tenthredinidae oder richtiger gesagt, eine zwischen ihnen und den Uroceridae stehende, ausgestorbene Gruppe als die ältesten Hautflügler zu bezeichnen haben (Prothymenoptera), von denen alsdann die Uroceridae als ein durch Gewöhnung an das Holzbohren abgeänderter Zweig sich seitlich entfernt, während der Hauptstamm zu den Tenthredinidae weiter verläuft. Der Uebergang von den Phytophaga zu den Entomophaga könnte man in den Cynipidae vermuthen, welche zwar in ihrer Organisation bereits wesentlich mit den Letzteren übereinstimmen, jedoch meist noch eine ähnliche Versorgung ihrer Eier wie die Erstern betreiben. Da indessen ihr Hinterleib eine besondere, fernrohrartige Anordnung der einzelnen Segmente zeigt, so sind auch sie als bedeutend modificirt anzusehen. Daher stehen wohl den Tenthredinidae eben so nahe die Chalcididae und Proctotrypidae (zu denen Ophioneurus, Platygaster und Teleas gehören). Von diesen sind aber die Letztgenannten, wie schon der Name besagt, wiederum weiter von dem Stamm entfernt, indem sich offenbar der Legebohrer ursprünglich auf der Bauchseite befand. Ob die Ichneumonidae älter oder jünger, als die beiden eben erwähnten Familien sind, muss durch genauere Untersuchungen festgestellt werden, doch spricht der Umstand, dass bei Manchen von ihnen der Hinterleib nicht eigentlich gestielt ist, für eine verhältnissmässig früh erfolgte Abtrennung vom Stamme. Die Verbindung mit den Aculeata vermitteln die Pompilidae und Crabronina in so fern, als die Weibchen in diesen Familien ihre Eier nicht mehr in lebende, sonder an zuvor getödtete oder wenigstens gelähmte Larven legen. Da aber nicht anzunehmen ist, dass diese Gruppen wirklich zuerst ihre Eier in der bei den Entomophaga gebräuchlichen Weise abgesetzt hätten, so wird man wohl die Linien der Entomophaga und Aculeata sich gleich unten am Stamme trennen lassen. Dann hätte der ältere Zweig die Eier nach wie vor in das Nährmaterial gelegt, wie das auch die Phytophaga thaten; der andere würde allmählich seine Larven der Fleischkost entwöhnt haben, wie dies bei den Bienen der Fall ist. Eine directe Ableitung der Aculeata von einer der noch jetzt lebenden Familien der Entomophaga erscheint mir wenigstens als verfehlt. Die Pompilidae stehen durch ihren oft grossen Prothorax den Phytophaga am nächsten

und mögen als seitliche Abzweigungen die *Heterogyna* (durch sexual selection entstanden) und die *Chrysididae* aufzuweisen haben, während die *Crabronina* zu den eigentlichen *Apiariae* und *Vespariae* hinleiten.<sup>1)</sup> Während aber bei den Bienen und Wespen der Stachel als solcher sich so weit differenzirt, dass er mit Widerhaken besetzt ist, die nach Kraepelin bei den *Crabronina* wenn auch nur in geringerem Grade vorhanden sind, ist bei den *Formicariae* der Stachel umgekehrt häufig rückgebildet, obwohl noch stets nachweisbar. Dafür ist aber die sonst kleine Giftblase oft enorm gross geworden. Da nun die Vorderflügel nicht faltbar sind, so wird man die Ameisen jedenfalls nicht zu den Wespen, sondern höchstens in die Nähe der Bienen setzen dürfen. Auf die ausgesprochene Analogie in der Arbeitstheilung darf man, wie schon die Termiten beweisen, nicht allzuviel Werth legen. Wahrscheinlich wird man ihnen aber eine noch tiefere Ursprungsstelle, vielleicht in der Höhe des *Pompilidenzweiges* anweisen müssen, was allerdings gegenwärtig nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist.

Die Ontogenese der Hymenoptera ist, abgesehen von den Arbeiten Ganin's und Bütschli's, wenig bekannt. Bei einigen auf Madeira lebenden Arten von *Formica* soll nach Metschnikoff<sup>2)</sup> an Stelle der äusseren Hülle des Embryo eine „Anzahl lose liegender Zellen“ treten — ein Beweis mehr für die gewaltig abgeänderte Entwicklungsweise der Ameisen. In wie weit diese übrigens von den niedrigen *Formicariae* getheilt wird, bleibt abzuwarten. Die abnorme Stellung des Legebohrers bei den *Proctotrypidae* wird durch die Angabe Ganin's aufgeklärt, dass bei *Platygaster* auch das elfte Segment sammt seinen Fussanlagen zu den Genitalien in Beziehung tritt. Die Larven der *Entomophaga* sind bekanntlich „fusslos“ und haben auch an den Segmenten (mit Ausnahme eben der letzten) keine Füße während des Eilebens besessen. Bei den *Aculeata* ist anscheinend das Gleiche der Fall, aber, wie die Ontogenie von *Apis* beweist, sind die Füße im Embryo angelegt. Sonach ist die Larve der Apiden nicht gleichzustellen derjenigen von *Platygaster* etc., vielmehr ein nachträglich ein-

<sup>1)</sup> Den genauen, auf sorgfältige Beobachtungen gegründeten Nachweis für die Ableitung der Bienen von den Grabwespen liefert Hermann Müller in seiner gehaltreichen Schrift: Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen. (Verhandl. naturh. Ver. Rheinprovinz u. Westfalen. Jahrg. 1872, p. 1—96, Tab. I, II.)

<sup>2)</sup> Entwicklung der etc. Myriapoden, p. 278.

geschobenes Stadium. Endlich besitzen bei den *Phytophaga* die Larven noch 9—11 Paar Beine und zeichnen sich zum Theile (diejenigen der *Tenthredinidae*) auch durch Färbung der Körperhaut vor den sonst weissen Jugendzuständen aus; mithin nähern sie sich der Imago bedeutend, sind also verhältnissmässig wenigen Anpassungen ausgesetzt gewesen. Bei *Polynema* sollen während der ganzen Entwicklung und auch bei dem vollendeten Insekte keine Tracheen existiren; die Flügel scheinen bei den dicht über dem Wasser fliegenden oder sogar schwimmenden<sup>1)</sup> Thierchen als Kiemen zu fungiren, indem sie nach Ganin „in ihrem Innern eine einfache (mit Blut gefüllte) Höhle umschliessen“ (l. c., p. 427).

Mit Rücksicht auf die eben ausgesprochenen Vermuthungen über den Zusammenhang der einzelnen Familien der Hymenoptera unter einander zeichne ich nun den hypothetischen Stammbaum derselben in der Form auf, in welcher er auf Taf. VI a wiedergegeben ist und knüpfe daran eine kurze Charakteristik des Prothymenopteron, indem ich diejenigen Merkmale als bestimmend annehme, welche entweder allen oder den ältesten Hautflüglern zukommen. In gleicher Weise werde ich bei den andern Insektenordnungen verfahren.

**Prothymenopteron:** 9 freie Hinterleibsringe. Prothorax bereits mit dem Mesothorax verwachsen. Mundtheile beissend. Flügelpaare gleich, ohne Schuppen. Kopf frei wendbar, mit 3 Ocellen. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thorakal-, 6 Abdominalganglien. Sehr viele *vasa Malpighii*. Beim Weibchen eine Legescheide. Entwicklung mit äusserem Keimstreif, Larve gefärbt, mit wenigstens 9 Beinpaaren.

### Lepidoptera.

Sie bieten zur Aufstellung ihres Stammbaumes wenig Handhaben. Die innern Organe erscheinen, so weit die Untersuchungen reichen, im Wesentlichen bei allen gleich gebaut, überhaupt eiförmiger, als bei irgend einer andern Ordnung unter den Insekten. Auch mit der äusseren Beschaffenheit des Körpers und seiner Anhänge sieht es nicht anders aus. Das Abdomen besteht aus 7—9 freien Ringen; genaue Angaben über diesen Punkt unter Berücksichtigung der einzelnen Familien waren mir leider nicht zugänglich und fehlen vielleicht überhaupt, da sie in den Augen der Systematiker keinen klassifikatorischen Werth haben. Aus

<sup>1)</sup> Nach Lubbock (monograph of the *Collembola* and *Thysanura*, p. 54) ist dies der Fall bei *Polynema natans*.

diesen Gründen wohnt auch den folgenden Auseinandersetzungen viel weniger Sicherheit inne, als denen über die Hymenoptera. Von Wichtigkeit ist übrigens der Umstand, dass die Raupen durch ihre grosse Beinzahl (meist 8 Paare) und die ihnen zukommende Färbung wesentlich übereinstimmen; es lässt sich hieraus mit ziemlicher Gewissheit der Schluss ziehen, dass sie in dieser Form bereits bei dem Protolepidopteron vorhanden waren und somit bei der Aufstellung des Stammbaumes verwendet werden dürfen.

Zunächst die Macrolepidoptera. Als ein äusserst wichtiges, obwohl unscheinbares Merkmal muss das *retinaculum* an den Hinterflügeln angesehen werden, da es offenbar zur Erleichterung des Fluges dient und daher als eine nachträgliche Bildung erscheint. Da es bei den Familien, welche es besitzen, in durchaus gleicher Form auftritt, so fehlt jeder Grund zu der Annahme, es sei von ihnen auf verschiedenem, für jede Gruppe selbständigen Wege erworben worden. Auch die Coconfabrication seitens der Raupen ist als eine spätere Anpassungserscheinung anzusehen, kann aber von jeder Familie besonders erlernt und abgeändert worden sein und besitzt daher nicht die phylogenetische Bedeutung, wie sie den Flügelhaltern innewohnt. Ohne eigentlichen Cocon sind nur die Raupen der *Diurna*, *Sphingidae* und *Xylotropha*. Da aber die beiden ersten Familien stets ein *retinaculum* besitzen, so bleiben nur die *Xylotropha* als verhältnissmässig alt übrig. Unter diesen treten durch ihre nackten Flügel die *Sesiariae* hervor, deren oft aussergewöhnliche Aehnlichkeit mit Hymenoptera und Diptera stets erwähnt wird. Wenn nun auch dieses Phaenomen zum Theil sicherlich nur Schein ist, zum Theil auch wohl seinen Ursprung der Mimicry verdankt, so glaube ich doch nicht, dass die geringe Beschuppung der Flügel eine Rückbildung darstellt, und stehe daher nicht an, die Sesien als die dem Protolepidopteron am nächsten befindliche Abtheilung der Macrolepidoptera zu bezeichnen. Durch ihre Vermittelung würden sich an die *Xylotropha* direct die *Sphingidae* anschliessen, zu welchem man sie früher ohnehin rechnete, während die *Cossina* zu den *Bombycina* überleiten würden würden. In dieser Familie sind die Gruppen ohne *retinaculum*, die *Bombycidae* und *Saturnidae* älter, als die mit einem solchen versehenen *Liparidae* und die durch ihre Fortpflanzungsweise merkwürdigen *Psychidae*. Die hier vorkommende Parthenogenesis ist selbstverständlich jüngeren Datums und kann nach Satz 7 bei der Auf-

stellung dieses allgemeinen Stammbaumes unberücksichtigt gelassen werden, während bei einer monographischen Bearbeitung der einzelnen Gattungen und Arten natürlich Gewicht auf sie zu legen sein wird. Die *Diurna* (*Rhopalocera*) sind wegen ihrer Flügelhaltung und Fühlerbildung jedenfalls eine homogene und in ihren jetzt bestehenden Formen verhältnissmässig junge Abtheilung, so dass das *Protorhopaloceron* von den *Xylotropha* um ein Bedeutendes absteht. Selbstverständlich sind von geringem Alter unter den Tagsschmetterlingen diejenigen kleineren Gruppen, welche entweder an beiden Geschlechtern oder nur beim Männchen verkümmerte Vorderbeine (sog. Putzpfoten) aufweisen. Rechnen wir diese und ausserdem die *Equites* wegen ihrer „geschwänzten“ Flügel ab, so bleibt nur noch zwischen den *Hesperiadae*, den *Acraeidae* und den *Pieridae* zu entscheiden. Für die letzteren spricht die weisse Farbe der Flügel, da offenbar die Schuppen bei ihrem phylogenetischen Auftreten zuerst farblos waren und erst später meist durch sexual selection farbige Wandungen erhielten. Andererseits finden sich die zwei sehr charakteristischen Sporenpaare an den Hinterschienen der *Xylotropha* bei den *Diurna* nur noch unter den *Hesperiadae*. Sonach hat die zu suchende Verbindung, das *Protorhopaloceron*, wahrscheinlich in der Mitte zwischen den Weisslingen und Dickköpfen gestanden. — Die *Cheloniariae* scheinen den *Bombycidae* nahe zu stehen. Endlich vermitteln unzweideutig zwischen diesen letztern einerseits und den *Geometridae* andererseits die *Noctuina*.

Unter den *Microlepidoptera* sind die *Pterophoridae* und die *Tineina* wegen ihrer Flügelbildung sicher nicht als die ursprünglichen Formen anzusehen. Wenn die Behauptung Suckow's <sup>1)</sup>, dass bei *Hyponomeuta* und *Pterophorus* nur 4 *vasa Malpighii* vorkämen, nicht von vornherein unwahrscheinlich wäre, so würde für alle Kleinschmetterlinge ein grosses Alter feststehen. Jedenfalls ist die Angabe desselben Autors <sup>2)</sup>, bei *Hyponomeuta* seien zwei getrennte Hoden vorhanden, wie ich durch Autopsie weiss, unrichtig, vielmehr findet sich auch hier die gemeinschaftliche Hülle — eine secundäre Erscheinung — vor. So mangelt einstweilen jeder Anhalt, die Stellung der *Tortricina*, welche den ursprünglichen *Microlepidoptera* am nächsten zu kommen scheinen,

<sup>1)</sup> Verdauungsorgane der Insekten. Heusinger's Zeitschr. für organische Physik 1833, Tab. IX.

<sup>2)</sup> Geschlechtsorgane der Insekten. Dies. Zeitschr. 1838, Tab. X.

genau zu fixiren. Die Sporen an den Hinterschienen fehlen auch hier nirgends, doch ist damit eine Ableitung der Kleinschmetterlinge von den Xylotropha oder dieser von jenen noch nicht dargethan.

Ueber die Ontogenese liegen nur Notizen vor. Von Pterophorus gibt Kovalevsky an, die äussere Hülle werde zur Schliessung des Rückens nicht verwendet, sondern von der Larve aufgezehrt. Dasselbe behauptet Ganin von der Bombyxlarve. Auch hiernach ist die enge Zusammengehörigkeit der Macro- und Microlepidoptera zweifellos. Was die Larven betrifft, so repräsentiren die 16füssigen den früheren Zustand, während bei den Noctuina bereits 14- und 12füssige und bei den von ihnen abgeleiteten Geometridae sogar 10füssige vorkommen. Weiteren Anpassungen sind die Raupen nach dieser Richtung hin nicht ausgesetzt gewesen. Auch bei Tineina und Pyralida kommen 14beinige Larven vor.

Protolepidopteron: 9 freie Hinterleibsringe. Prothorax bereits verwachsen. Echt saugende Mundtheile. Flügelpaare gleich, mit zerstreuten farblosen Schuppen oder Haaren besetzt. Kopf frei wendbar. Nur noch 2 Ocellen. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thoracal-, 5 Abdominalganglien. 6 vasa Malpighii. 4 ovaria, 2 Hoden. Legescheide nicht vorhanden. Entwicklung mit äusserer Keimstreife, Larven farbig, mit 8 Beinpaaren.

### Diptera.

Sie bilden, wenn wir einstweilen von den Pulicidae und Pupipara absehen, eine scharf umgrenzte Gruppe. Die stechenden Mundtheile in Verbindung mit einer Reihe anderer Abänderungen, wie die seltsame Flügelbildung, der verwachsene Prothorax und der völlig freie Kopf, lassen sie als eine Abtheilung erscheinen, die seit ihrem Auftreten vielen Anpassungen unterworfen worden und so in ihren noch lebenden Repraesentanten bedeutend modificirt ist. In anderer Beziehung stehen sie hingegen dem Protentomon noch ziemlich nahe. Der freien Abdominalringe finden sich zum Theil noch 9 vor, während ein Herabsinken wie bei den Käfern auf 5 nur selten vorkommt. Dagegen zeigt das Nervensystem nur noch höchstens 6 Abdominalganglien. Die vasa Malpighii sind äusserst constant<sup>1)</sup> an Zahl 4 und enden entweder

<sup>1)</sup> Dufour, mémoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des insectes (Annal. Sc. natur. Zool. 1843 I, p. 145—182) findet bei den Culicidae 5 „comme je me plais à le redire.“

völlig frei oder paarweise in Schlingen. Häufig besitzen sie zu je zwei einen gemeinschaftlichen Ausführgang. Als Ausstülpung des Oesophagus scheint überall ein Kropf vorzukommen. Im Rectum befinden sich stets 4 Papillen. Besonders charakteristisch für eine grosse Anzahl von Familien sind 3 mit meist dunkel gefärbten Wandungen versehene Receptacula seminis, die jedenfalls ein brauchbares Mittel für phylogenetische Untersuchung abgäben, wenn nicht die Kenntniss derselben viel zu wünschen übrig liesse. Namentlich ist hier Dufour völlig unzuverlässig, da er die Bedeutung der Behälter durchaus verkannt hat und so häufig Verwechselungen mit andern Anhangsgebilden der weiblichen Genitalien sich zu Schulden kommen lässt.

Die grösste Anzahl freier Hinterleibsringe, nämlich 8 oder 9, finden wir bei den Tipulariae. Unter ihnen sind die Fungicolae und Gallicolae als abgeleitete Formen zu betrachten, deren Larven eine Lebensweise eigenthümlicher Art angenommen haben und daher auch auf die Imagines wiederum einwirkten. Der directe Beweis hierfür liegt darin, dass unter den pilzbewohnenden Dipterenlarven kopftragende, zu den Tipulariae gehörige und kopflose Muscidenlarven vorkommen. Sonach fand die Gewöhnung an die Pilze erst statt, als bereits eine Trennung der Muscariae und Tipulariae erfolgt war und die Larvenform im Allgemeinen feststand. Höchst wahrscheinlich sind die Culiciformia und Culicina wegen ihrer Wasserlarven mit kiemenförmigen Anhängen ebenfalls spätere Abzweigungen und so bleiben als Grundform nur die Muscaeformia übrig, deren Larven in der Erde sich entwickeln. Es ist allerdings möglich, dass die Larve des Protodipteron bereits das feste Element mit dem flüssigen vertauscht hatte, mit andern Worten, das Protodipteron seine Eier in das Wasser abzulegen gewohnt war; dann wären diejenigen Tipulariae die ältesten, deren Jugendzustände noch jetzt sich im Wasser entwickeln, dann müsste man aber auch annehmen, dass die Larven der übrigen Dipteren sich wiederum dem Leben auf dem Lande anbequemt hätten. So lange indessen keine zwingenden Gründe für diese complicirte Hypothese sprechen, wird man mit der einfacheren vorlieb nehmen und, wie schon erwähnt, unter den Musciformia oder vielmehr in der Nähe dieser kleinen Schaar das Protodipteron suchen. Es ist nun neuerdings „auf Grundlage der von Brauer vorgeschlagenen Eintheilung der Dipterenlarven nach ihrem Verpuppungsprocess in Orthorhapha und Cyclorhapha“

von Schiner ein System der Dipteren entworfen worden.<sup>1)</sup> Dieses muss nach Brauer, da es „auf physiologischen Grundpfeilern ruht, als natürlicher angesehen werden, als alle jene, welche einseitig nur die Charaktere der vollendeten Insekten berücksichtigten.“ An und für sich betrachtet sind zwar die Abweichungen, welche sich durch die neue Anordnung ergeben, nicht so sehr bedeutend; dagegen ist das Eintheilungsprincip selbst unhaltbar und muss in seinen Consequenzen zu den schon oben widerlegten Anschauungen Salensky's führen. So lange nämlich eine blosse Nebeneinanderstellung der einzelnen Familien diesem wie den früheren Systemen genügt, ist bei der Gruppierung nach den Larvenformen der Vortheil darin zu suchen, dass man aus dem Platze, welchen jede Familie einnimmt, ohne Weiteres auf die ihr zukommende Larvenform einen Schluss ziehen kann; es ist also gegenüber der ziemlich regellosen Aneinanderreihung, wie sie in andern Systemen herrscht, ein Fortschritt nicht zu verkennen. Dagegen lässt sich a priori durchaus nicht beweisen, dass zwei nahe verwandte Fliegenfamilien auch ähnliche Larven haben müssen, und umgekehrt, dass einander nahestehende Larven auch eine Annäherung der Imagines bedingen. Ich werde weiter unten zeigen, dass sämtliche Larvenformen der Dipteren in ihren charakteristischen Theilen dem Protentomon gegenüber secundär sind und es also auch ihren Imagines gegenüber sein können; in wie weit das letztere Verhalten zutrifft, hat bei jeder Gruppe die Entwicklungsgeschichte aufzudecken. Viel richtiger scheint es mir, ein System — selbstverständlich ein phylogenetisch begründetes — möglichst auf kleine, unbedeutende Merkmale zu fundiren, welche zwar bei ihrem Auftreten ihrem Träger von Nutzen waren (denn sonst würden sie sich wohl nicht bis zur Gegenwart haben erhalten können), im Lauf der Zeit jedoch ihren Werth verloren, der Anpassung nicht ausgesetzt waren und somit nur noch durch Vererbung sich bis auf unsere Zeit fortsetzten.

Unter den Musciformia (Bibionidae und Simulidae nach Brauer) vermittelt nun wahrscheinlich Simulia ohne Ocellen den Uebergang zu dem Reste der Mücken, während vielleicht in Bibio mit Ocellen der Zusammenhang mit den Tabanina und somit zu den übrigen Diptera gegeben ist. Der genannten Familie machen übrigens die Asilina, deren Fühler indessen schon

<sup>1)</sup> Brauer, Kurze Charakteristik der Dipterenlarven u. s. w. Verhandl. zool. botan. Gesellsch. Wien XIX 1869, p. 813.

meist nicht mehr als 3 Glieder aufweisen, in etwas den Platz streitig, da ihr Nervensystem noch 2 Bauchknoten mehr besitzt, als das der Tabanina und so jedenfalls eine directe Ableitung von ihnen als unmöglich erscheinen lässt. Mit den Tabanina stehen durch das Vorkommen von zwei eigenthümlichen Blindschläuchen am Magen, was sonst bei den Diptera nicht der Fall zu sein scheint, in Verbindung die Leptidae, Bombyliidae und Syrphidae, von welchen die ersteren mit Rücksicht auf ihre 8 freien Abdominalringe als sehr alt, die letzteren mit nur 5 als sehr jung und die Bombyliidae mit 6 - 7 als in der Mitte befindlich angesehen werden müssen. In die Nähe dieser Familien gehören auch durch ihre Organisation die Stratiomyidae; da nun unter ihnen sich zwar wesentlich verschiedene Formen, die älteren Xylophagi mit 7-8 Abdominalringen und die jüngeren eigentlichen Wasserfliegen mit nur 5 Ringen vorfinden, so wäre es recht gut denkbar, dass gerade auch den ersteren das Merkmal der Blindschläuche zukäme. Bis dieser Beweis erbracht ist, wird die Stellung der Familie zu den Tabanina, mit denen sie sonst auch durch das geringelte Endglied der Fühler übereinstimmen, nicht mit Sicherheit festzusetzen sein. Wohin die Muscariae zu bringen sind, unterliegt gleichfalls einigem Bedenken. Sie stehen den Syrphiden und Stratiomyiden durch die 5 Hinterleibsringe und die pupa coarctata, den ersteren überdies durch Zusammenziehung der Brustganglien auf eine Centralmasse sehr nahe. Doch sind dies alles Anpassungsverhältnisse, welche nicht recht entscheidend sind, da sie immerhin durch ähnliche Lebensbedingungen getrennt erworben sein können. Vor der Hand stelle ich sie zu den Syrphidae. Was den Rest der Diptera betrifft, so wage ich über die abnormen Inflata, Scenopinidae, Platypezidae und Therevidae kein Urtheil (und betone nur auf Grund der 8 Abdominalringe das grosse Alter der Scenopinidae und Therevidae), während ich die Dolichopodidae und Empidae wegen ihres enormen Copulationsapparates, den sie mit den Asilidae und verschiedenen Tipulariae nach Schummel<sup>1)</sup> theilen, in die Nähe der Asilidae bringen möchte.

Die Ontogenese der Diptera ist überaus schwierig zu verstehen, zumal sie noch so wenig studirt worden ist. Genaue Untersuchungen sind über die Vorgänge im Ei bei Chironomus und Musca von Weismann und bei Miastor und Simulia von Mecznikow

<sup>1)</sup> Siebold, vgl. Anatomie der Wirbellosen, p. 660 adn. 3.

und auch von Grimm angestellt worden, doch ist eine Deutung der hierbei auftretenden Seltsamkeiten, so weit diese wirklich vorkommen und nicht auf Beobachtungsfehlern beruhen, einstweilen noch nicht möglich. Die Entwicklung geschieht überall mit äusserem Keimstreif; dabei finden aber in räthselhafter Weise bei einigen Arten nacheinander zwei Umdrehungen des Embryo um seine Längsaxe in einem Betrage von je  $180^\circ$  statt, von denen die erste nach Weismann mit einem Riss des Blastoderms verbunden sein sollte. Die Larven der Diptera sind sehr verschieden und lassen sich allgemein in sogen. kopflose und kopftragende sondern, welchen eine pupa coarctata resp. obtecta entspricht. Bei der ersten vollzieht sich die Häutung, welche den Uebergang zum Puppenstadium anbahnt, in der Weise, dass sich die Haut nur abhebt, verhärtet und dann zur Puppenhülle wird. Darunter aber häutet sich die Puppe nochmals und erhält erst dann ihre richtige Cuticula, so dass also 3 Chitinmembranen in einander stecken. Bei der pupa obtecta hingegen geht die Häutung normal von Statten. Allmähliche Uebergänge verbinden übrigens die extremsten Fälle, welche bei dieser Einrichtung vorkommen, in der Art, dass während bei den Syrphidae und den Muscariae die Puppenhaut (Tonne) durch eine praeformirte Bogennath aufspringt (*Cyclorhapha* Brauer's), bei den Lonchopteridae nur noch eine T-förmige Spalte vorhanden ist, bei den Stratiomyidae ein einfacher dorsaler Längsriss vorkommt, wie er auch bei der pupa obtecta eintritt; selbst innerhalb der kleinen Gruppe der Cecidomyidae finden sich beide Einrichtungen vertreten. Betrachten wir nun die Vorgänge an *Musca*, welche dem ersten, und *Corethra*, welche dem zweiten Typus entspricht, gemäss den Untersuchungen Weismann's<sup>1)</sup> näher, so können wir zunächst mit Sicherheit darthun, dass sämmtliche Larvenformen secundär sind. Im Ei von *Musca* entstehen die Mundtheile in normaler Weise als Kopfanhänge (1. Stadium), bald aber gehen die zweiten Maxillen ein und die Mandibeln verschmelzen zu einem unpaaren Haken (2. Stadium). Diesen wirft die Larve bei der ersten Häutung ab und erhält dafür 2 Haken (3. Stadium); in der Puppe fallen auch diese, (4. Stadium) und der Rüssel entsteht nun direct, indem seine Theile von vornherein als das angelegt werden, was

<sup>1)</sup> Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *M. vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Zeitschr. wiss. Zool. 1864, p. 187 bis 336 und: Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschr. wiss. Zool. 1866, p. 45—127.

sie werden sollen.<sup>1)</sup> Demnach sind Stadium 2, 3 und 4 eingeschoben und bereits im Ei wird eine Einleitung zu der 1. Larvenform getroffen, so dass wir hier eine unterdrückte Larvenhäutung vor uns haben. Hiernach macht *Musca* vom Embryo bis zur Imago 5 Häutungen durch, von denen aber die erste in die Embryonalperiode fällt und auch nicht eigentlich mehr zur Abwerfung einer Cuticula führt, und von denen die 4., wie schon oben erwähnt, unter dem Schutze der 3. geschieht und eine reine Wachsthumshäutung ist. Bei *Corethra* finden gleichfalls 5 Häutungen statt, dagegen persistiren die normalen Mundtheile und gehen, wie auch die Antennen, direct in die der Imago über. Neubildungen, welche die Larven als secundär erscheinen lassen, sind aber auch hier vorhanden, beschränken sich indessen fast ganz auf die Respirationsorgane und dienen zur Anpassung an das Leben im Wasser. Dahin gehören 2 Tracheenblasen „vorwiegend Schwimmbblasen“ (l. c., p. 55), während Stigmen gänzlich fehlen (und auch die Andeutung derselben im Ei ausfällt). Dagegen ist freilich das gesammte Tracheensystem der Mücke „bereits in der jüngsten Larve in der Anlage vorhanden.“ Bei der Puppe bilden sich auf dem Pronotum die sog. Stigmenkiemen im Zusammenhange mit einem Tracheenstämmchen, und werden mit der 5. Häutung wieder entfernt. Ausser den Anhängen des Kopfes gehen auch die Körpersegmente direct in die der Imago über, nur die Beine und Flügel resp. Halteren sind insofern Neubildungen, als ihre ersten Anlagen erst in der Puppe als sog. Imaginalscheiben auftreten. Sie sind aber nichts als Ausstülpungen des Hautsinnesblattes im Umkreise eines Nerven, und die „Füllungszellen gehen aus einer Wucherung des Neurilems“ (p. 79), also aus dem Hautfaserblatte hervor. Sonach ist die Continuität des Exoderms nachgewiesen, wie denn auch die abgeworfenen Theile — Stigmenkiemen, Ruderflossen, Proventriculus (vergl. oben p. 141), Muskeln — nur das obere primäre Keimblatt<sup>2)</sup> betreffen und somit unseren theoretischen Deductionen nicht entgegen stehen. Wir gewinnen aber

<sup>1)</sup> Weismann, nachembryonale Entwicklung etc., p. 275.

<sup>2)</sup> Ich bemerke hier, dass Weismann schlechterdings von Keimblättern nichts wissen will, obwohl es ein Leichtes ist, aus seinen Beobachtungen und seinen Worten den Beweis für ihre Existenz zu führen. Zum Ueberfluss zeigt Grimm (*Chironomus*, p. 16), dass das Hautsinnesblatt als Cylinderepithel von dem Mesoderme, welches sich öfters theile, gut zu unterscheiden sei. „In Folge dessen ist es leicht, die Grenze zwischen diesen beiden Blastoderm-schichten zu erkennen.“

durch Corethra die Erklärung für *Musca*, bei der eine totale „Histolyse“ eintritt. Hier geht nämlich nur das Abdomen direct aus einer Umwandlung der 8 hinteren Larvensegmente hervor, während der ganze Kopf und Thorax sich neu bilden. Die Imaginalscheiben treten auch hier entweder im Bereiche eines Nerven oder eines Tracheenstammes, also stets am Hautsinnesblatt auf, nur dienen sie zugleich zur Bildung der Anhänge und des betreffenden Theiles der Körperwandung. Hiernach verliert der Satz Weismann's: „Thorax und Kopf der Fliege sammt ihren Anhängen entwickeln sich im Innern der Leibeshöhle . . . und zwar in organischer Verbindung mit physiologisch und morphologisch ganz heterogenen Theilen des Larvenkörpers“ (p. 222) schon viel von seinem räthselhaften Inhalte. Dazu kommt noch, dass diese Imaginalscheiben bereits sämmtlich im Ei (p. 223) angelegt sind. Die Prothoracalhälften hingegen sammt ihren „Stigmenhörnern“ haben Bildungsscheiben, die erst während des Larvenlebens entstehen (p. 237), was aber im Hinblick auf die ihnen homologen Stigmenkiemen bei *Corethra* ganz erklärlich wird. In die Lumina nun der so gebildeten Anhänge treten nicht unmittelbar, wie bei *Corethra*, Partien des Mesodermes zur Bildung der Muskeln, vielmehr werden „die Zerfallproducte des Fettkörpers hineingeschwemmt“ (p. 268) und gestalten sich erst später zu geordneten Faserzügen. Vorher sind nämlich Epidermis, Muskeln, Proventriculus etc. zerfallen, so dass sich der Inhalt des Puppenkörpers „sehr wohl mit dem Inhalte des befruchteten Eies vergleichen lässt“ . . . Ein wesentlicher Unterschied bleibt nur immer der, dass zu keiner Zeit alle innern Organe fehlen“ (p. 318). Der echte, eigentliche Darm nämlich persistirt in seiner Form und bekommt nun einen neuen Zellbelag von innen und später einen Muskelbelag von aussen. Sonach ist eine Betheiligung des Entodermes an der Bildung der Körpermusculatur sicher ausgeschlossen. Der Fettkörper aber ist, wie auch aus Ganin's Beobachtungen an *Platygaster* (l. c., p. 402) hervorgeht, ein Product des Mesodermes. Hiernach ist die „totale Histolyse“ bei *Musca* ihrer Schrecknisse in morphologischer Beziehung beraubt und der richtigen Auffassung zugänglich gemacht. Zum Wenigsten ist nachgewiesen, dass die Keimblätter getrennt bleiben. Warum nun gerade bei *Musca* diese Entwicklungsweise auftritt, welche so bedeutende Umwege im Larvenleben einschlägt, lässt sich allerdings zur Zeit noch nicht einsehen, doch darf man auf die enorme Verkürzung des Hinterleibes (5 Ringe gegenüber den 9 von *Corethra*) hindeuten,

um gewaltige Veränderungen begreiflich zu finden; ein völliges Verständniss können nur ontogenetische Untersuchungen an Tabanidae mit Pupa obtecta und an Syrphidae oder noch besser an Stratiomyidae mit Pupa coarctata bringen. Zugleich müssen dann unter den Mücken die Musciformia (Bibio) zur Vergleichung dienen, weil hier wahrscheinlich die Entwicklung noch ziemlich regelmässig verlaufen wird.

Ich bemerke übrigens hier noch, dass diese Histolyse viel häufiger vorkommen muss, als man bis jetzt vielleicht glauben mag. Auch Chun <sup>1)</sup> ist durch seine Untersuchungen an Liparis salicis und Vanessa urticae in Betreff dieser Erscheinung zu derselben Auffassung gelangt wie Weismann. Nach ihm „ist bereits am 2. Tage der Verpuppung von Oesophagus und Mastdarm keine Spur mehr aufzufinden . . . . Dagegen tritt der Chylusmagen, wenigstens in seiner mittleren Abtheilung, noch deutlich hervor . . . . Später fallen auch seine Gewebe der Histolyse anheim.“ Die Anlage des neuen Darmrohres geschieht „im Anschluss an die früheren Zerfallproducte, die bei vorsichtiger Präparation immer noch die Form des Organes erkennen lassen, weil sie sich nicht zerstreuen.“

Was die Parasitae angeht, so sind die Aphaniptera grundverschieden von den Pupipara und zeigen durch ihre gesammte Organisation, dass sie sich von den echten Diptera äusserst früh abzweigten und so Zeit besaßen, ihren Körper der neuen Thätigkeit nach besten Kräften anzupassen. In der That sind die homonomen Thoraxringe und die gespaltene Unterlippe Zeichen eines hohen Alters, dem die 8 Hinterleibsringe nebst der gleichen Zahl von Abdominalganglien <sup>2)</sup> durchaus nicht widersprechen. Man könnte sogar geneigt sein, sie gänzlich von den echten Zweiflüglern zu entfernen, wenn nicht ihre Embryonalentwicklung nach dem Zeugnisse von Weismann (und Packard) im Wesentlichen mit der der Tipulariae übereinstimmte. Da übrigens die Ontogenese noch zu wenig bekannt ist, so lässt sich kein weitreichender Schluss aus ihr ziehen. Die Pupipara hingegen besitzen höchstens noch 6 freie Abdominalringe und erlauben so eine Ableitung von jüngeren Dipteren. Doch muss auch hier die Trennung vom Stamme derselben schon frühzeitig vor sich gegangen sein. Während nämlich bei Musca das Nervensystem auch in seinen ersten Stadien schon sehr concentrirt auftritt, zeigt sich bei

<sup>1)</sup> L. c., p. 26.

<sup>2)</sup> L. Landois, Anatomie des Hundeflohes. Nova acta Acad. Leop. Carol. 1866, p. 51.

jungen Melophaguslarven nach den Beobachtungen von Leuckart <sup>1)</sup> noch ein deutlich gegliedertes, aus 11 Ganglien bestehendes Bauchmark, welches erst allmählich sich zu der bekannten centralen Masse gestaltet. Bemerkenswerth ist hierbei der Umstand, dass von vorneherein schon die drei Thoracalganglien viel stärker sind, als die 8 Abdominalganglien, obwohl die Larve im Körper der Mutter keine Bewegungen ausführt, welche diese Präponderanz verstehen lehrten. Hier gibt offenbar nur die Phylogenie eine Erklärung. Aus der Ontogenie, wie sie Leuckart darstellt, hebe ich noch Folgendes heraus. Ein Amnion und Faltenblatt ist nicht beobachtet worden, dagegen häutet sich die Larve selbst mindestens zwei Male und zwar einmal unmittelbar nach dem Verlassen der Eihülle. Die Bildung des Tracheensystems geht von der Stigmentasche aus, welche schon sehr früh im Embryo als eine Querspalte am hinteren Leibesende auftritt. Die junge Larve besitzt nur ein Stigmenpaar, welches in Bezug auf den After dorsal gelegen ist, obwohl es die scheinbare Hinterleibsspitze einnimmt. Bis dahin sind 8 Abdominalsegmente unterscheidbar. Nach einer alsdann auftretenden zweiten Häutung sind 3 Stigmenpaare vorhanden, deren Tracheen allerdings sofort jederseits zu einem Längsstamme verschmelzen, welcher sich dann erst wieder theilt, die mir aber doch die drei letzten Segmente anzudeuten scheinen. Dass gerade diese Stigmen zur Ausbildung kommen, erklärt sich aus der Lage der Larve in der Vagina des Mutterthieres. Der Magen ist auch hier hinten geschlossen; die vasa Malpighii hängen mit dem Enddarme zusammen, sollen jedoch nicht als Ausstülpungen desselben entstehen, vielmehr glaubt Leuckart beobachtet zu haben, dass sie sich „als lange Zellenstränge aus der tiefen Schicht der Muskelhaut absondern“ (p. 223). Man wird auf diese nur vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht jedenfalls nicht mehr Werth zu legen haben, als auf die Meinung Leuckart's über den Antheil, welchen die Keimblätter an dem Aufbau des Embryos nehmen sollen. Er unterscheidet zwei „Keimschichten“, doch entsteht nach ihm aus der oberen nur die Epidermis, aus der unteren, „weit dickeren . . . theils die animalischen Organe der Larve, Nervensystem und Muskeln, theils aber auch die Umhüllungen des Darmkanales, der Fettkörper und die Tracheen“ (p. 215). Bei der Schwierigkeit der Untersuchung, wie

<sup>1)</sup> Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. Abhandl. naturforsch. Gesellsch. Halle 1858, p. 145 bis 226, tabb. III.

sie Leuckart selbst oft betont, sind solche Irrthümer auch unvermeidlich.

Als die ältesten Pupiparen sind der Wohnthiere wegen wahrscheinlich die *Braulina* zu betrachten; ob übrigens die Verwandtschaft der drei Hauptklassen wirklich eine so innige ist, wie man für gewöhnlich annimmt, würde nur die Ontogenie lehren können, welche aber mit Ausnahme von *Melophagus* noch bei keiner einzigen Art bekannt ist.

Protodipteron: 9 freie Hinterleibsringe. Prothorax bereits mit dem Mesothorax verwachsen, dagegen Kopf schon frei wendbar. 3 Ocellen. Stechende Mundtheile, Flügelpaare ungleich. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thoracal-, 5 Abdominalganglien, 4 *vasa Malpighii*. Eine Legescheide fehlte. Entwicklung mit äusserem Keimstreif; Larven farblos, ohne Beine.

### Coleoptera.

Gleich den vorigen Ordnungen ist diejenige der Käfer nach allen Seiten hin abgeschlossen und kann, ohne dass irgend welche Aenderungen in Bezug auf ihren Umfang vorzunehmen sind, zur Besprechung gelangen. Charakterisirt werden die ihr zugehörigen Insekten bekanntlich in erster Linie durch die Bildung ihrer Flügel: das vordere Paar ist hart und hornig und dient zum Schutze des zweiten, welches meist sehr gross ist und fast überall vielfach gefaltet in der Ruhe den Hinterleib ganz bedeckt. Vergewärtigt man sich nun, dass die dorsalen, als Flugorgane auftretenden Anhänge ursprünglich gewiss nicht länger als der Körper gewesen sind, um in der Ruhe demselben dicht anliegend vor Beschädigung gesichert zu sein, dass aber mit zunehmender Länge eine Faltung nöthig wurde, so wird man die Gruppe der Kurzflügler, falls man nicht an eine nachträgliche Verkümmernng der Flügel zu glauben hat, zu den ältesten Formen zählen müssen. Aehnliches gilt von den Flügeldecken. Eine Verwachsung der letzteren, welche sich aus der Entwöhnung vom Fluge erklären lässt, ist eben so sicher ein Zeichen geringen Alters, wie die noch weiche Beschaffenheit eine Annäherung an die ursprüngliche, homoptere Grundform der Insekten verräth. Der Kopf ist fast allgemein frei wendbar. Die Zusammenziehung des Hinterleibes von den 11 freien Ringen des Protentomon ist bei allen Käfern bis auf 8 herab erfolgt und geht auf der Bauchseite noch bedeutend weiter; es verschmelzen hier die ersten Sternite mit dem *Metasternum* und werden auf dem Rücken sehr klein und bedeu-

tungslos. Im Allgemeinen darf man also die Zahl der freien Ventralringe als einen höchst wichtigen Factor bei der Bestimmung des Alters benutzen. Beim Nervensystem <sup>1)</sup> kommen im Einklang hiermit Zusammenziehungen vor, welche bekanntlich so weit gehen können, dass sämtliche Abdominalganglien unter sich verschmelzen und sich den Thoracalganglien dicht anlagern, so dass nur die Anzahl der Nervenpaare einen Schluss auf die potentia vorhandenen Knoten erlaubt. Besonders häufig ist die mehr oder weniger innige Verbindung des ersten Abdominal- mit dem Metathoracalganglion, welche der Verschmelzung der betreffenden Körpersegmente entspricht. Offenbar sind nun die erstgenannten Erscheinungen secundärer Natur und lassen sich aus der steigenden Präponderanz der Bewegungsorgane ohne Mühe erklären. In dem Maasse, wie der Hinterleib, um einen rascheren Flug zu ermöglichen, sich verkleinerte und so die Körpermasse verringerte, rückten auch die entsprechenden Ganglien nach vorne und geriethen in ein immer grösseres Abhängigkeitsverhältniss zu den nun bedeutend werdenden Thoracalganglien; analoge Verhältnisse bieten die Schwimmkäfer dar. Dies drückt schon Blanchard <sup>2)</sup> aus, wenn er sagt: „On peut considérer les types offrant le système nerveux le plus centralisé comme les plus parfaits,“ nur wird man statt des vieldeutigen „parfait“ jetzt wohl das Wort „jeune“ setzen müssen. Neuerdings hat nun Roger <sup>3)</sup> einen „fragmentären Versuch zur Auffassung der Käfer im Sinne der Descendenztheorie“ gemacht, in welchem er nachweist, wie mit der Verkürzung der Ganglienkette eine Verringerung der Adern in den Flügeln parallel geht und eine Verstärkung der Flugkraft daraus resultirt. Indem er den Grund dieser Correlation nicht weiter erörtert, begnügt er sich damit, sämtliche wirklich vorkommende Aderungen von einem hypothetischen „Urfügel“ mit regelmässig anastomosirenden Adern abzuleiten, und legt namentlich dar, wie ein Gelenk zum Umschlagen der Flügel entstehen konnte. Es zeigt sich also auch hier, dass die Concentration des Nervensystems nur die Folge ist von den Einrichtungen, welche im Laufe der Zeit im Interesse gesteigerter Bewegungsfähigkeit Platz greifen.

<sup>1)</sup> Es sind höchstens 3 Thoracal- und 8 Abdominalganglien vorhanden. Vgl. Blanchard, système nerveux des Coléoptères. Ann. Sc. natur. Zool. 1846 I, p. 273-379, pl. 8-15.

<sup>2)</sup> l. c., p. 283.

<sup>3)</sup> Flügelgeäder der Käfer. Erlangen 1875.

Die früher allgemein gültige Eintheilung der Coleopteren nach der Zahl der Tarsen hat man in neuerer Zeit als künstlich verwerfen wollen; es zeigt sich aber, dass eine ganz eigenthümliche Lagerung der vasa Malpighii — ein Hinkriechen derselben zwischen der Muskellage und der Membrana propria des Rectums — den nicht fünfzehigen Käfern zukommt, und so wird dieses Merkmal im System nicht geringgeschätzt werden dürfen. Eine Modification hat es ohnehin schon nach der Richtung hin erfahren, dass man z. B. zu den Brachelytra selbst trimere Arten rechnet. Mit einer solchen Einschränkung aber wird es, bis genauere Arbeiten über die vasa Malpighii es entbehrlich machen, einstweilen bei phylogenetischen Untersuchungen dienlich sein können.

Aus dem Gesagten scheint mir übrigens hervorzugehen, dass bei der im Allgemeinen so grossen Gleichförmigkeit der Organisation der Stammbaum der Käfer vorläufig nur in den allgemeinsten Umrissen entworfen werden kann. Unter den Pentamera, deren vasa Malpighii überhaupt noch einfache Formen zeigen, sind bei nur wenigen Familien deren 2 Paare vorhanden und zwar haben sie auch nur bei den Silphidae, Malacodermata, Elateridae und den Dermestina noch freie, zu keiner Schlinge verbundene Enden aufzuweisen. Hier besitzen nun die Malacodermata die grösste Anzahl freier Abdominalringe, nämlich 7, und zugleich noch ebenso viele und weit von einander entfernte Bauchganglien. Somit darf man sie, was auch ihr Name befürwortet, unbedenklich als eine der ältesten Käferfamilien dem Protocoleopteron nahe stellen. Die gegenwärtig lebenden Arten zerfallen in 5 Gruppen, von denen die Lampyridae wegen ihrer Leuchtorgane, die Drilidae wegen der beim Weibchen fehlenden Flügel und die Melyridae durch die meist vorhandenen ausstülpbaren Carunkeln als abgeleitete Formen erscheinen, während die Telephoridae und Lycidae schon eher zu berücksichtigen sind.<sup>1)</sup> Namentlich zeichnen sich die letzteren dadurch aus, dass ihre Flügeldecken den Körper nicht umschliessen, sondern ihm nur aufliegen, auch wohl durch Längsrippen in Felder getheilt sind.

Mit den Malacodermata lassen sich wohl ohne grossen Zwang die Cyphonidae (mit gleichfalls 7 Abdominalganglien) vereinigen, welche häufig noch direct bei ihnen im Systeme untergebracht werden; doch erscheinen sie als ein ziemlich aberranter

---

<sup>1)</sup> Hier enden auch die vasa Malpighii noch frei, bei Malachius und Drilus hingegen schon nicht mehr.

Seitenzweig. Die Elateridae können gleichfalls auf ein hohes Alter Anspruch machen, wie dies ausser den frei endenden vier Malpighi'schen Gefässen <sup>1)</sup> auch die 8 Abdominalganglien beweisen; nur sind auch sie wieder in ihren jetzt lebenden Formen schon wegen des Schnellapparates als vielfach abgeändert zu betrachten. Dies gilt in noch höherem Maasse von den ihnen nahestehenden Cebrionidae. Die Buprestidae hingegen bilden in jeder Beziehung eine junge Familie, deren directe Ableitung von den Elateridae kaum möglich erscheint, so dass die Gruppe der Sternoxia als solche nicht haltbar ist. <sup>2)</sup>

Mit den Malacodermata stehen ebenfalls in enger Verbindung die Cleridae, die jedoch in manchen Punkten schon bedeutende Veränderungen aufzuweisen haben. Ferner lassen sich von den ersteren, wie es scheint, abzweigen die Silphidae mit 6 freien Ventralringen, deren Bauchmark noch aus 7 Ganglien besteht und deren vasa Malpighii bei Silpha und Necrophorus die ursprüngliche Bildung gewahrt haben. Auch sind hier die Fühler zum Theile noch einfach fadenförmig, wie diejenigen der Malacodermata. Aus ihnen haben sich dann die Clavicornia entwickelt, die alle 6 Malpighi'schen Gefässe zeigen und deren Bauchmark höchstens 6 Abdominalganglien besitzt, während diese bei einigen Familien sogar sämmtlich verschmolzen sind. Vor der Hand

---

<sup>1)</sup> Nach Schiödte (On the classification of Buprestidae and Elateridae. *Annals Mag. Nat. Hist.* 1866 XVIII, p. 200) im Gegensatz zu Dufour, welcher je zwei in einander übergehen lässt. Ueberhaupt werden die Untersuchungen des letzteren Forschers immer nur bedingungsweise für richtig angesehen werden dürfen.

<sup>2)</sup> In dieser Beziehung stimme ich mit Schiödte überein, da er nachweist, wie die Elateridae und Buprestidae „with regard to development, structure and habits of life, appear as widely separated as two families can be“ (p. 207). Will man also eine Art von Zusammenhang zwischen ihnen aufrecht erhalten, so kann dies nur so geschehen, dass man beide gemeinsam von den Malacodermata oder mit diesen zugleich von dem Protopotameron ableitet. Hierin wird man sich auch durch Roger, welcher nach wie vor an den Sternoxia festhält und sie für eine „durchaus natürliche Gruppe“ ansieht, nicht irre machen lassen. Roger zeigt, dass die Eigenthümlichkeiten des Buprestidenflügels nur bei den auch sonst als typisch bezeichneten Prachtkäfern völlig ausgebildet sind und mehr und mehr schwinden, je näher in der gebräuchlichen Reihenfolge die einzelnen Genera den Elateriden zu stehen kommen; dies verträgt sich aber offenbar eben so gut mit einer Ableitung beider Familien von den Malacodermata, welche aus den angeführten Gründen wahrscheinlicher ist, als die Auffassung der Buprestidae als eines sehr modificirten Zweiges der Sternoxia.

scheint es mir aber nicht möglich, die vielen und zum Theil recht eigenthümlichen und an Artzahl kleinen Unterabtheilungen, welche hier gemacht werden, phylogenetisch anzuordnen; doch lässt sich so viel sagen, dass die Silphiden selbst vielgestaltig genug sind, um die Ableitung sämtlicher Clavicornia von ihnen für wahrscheinlich halten zu dürfen. In der Nähe der letzteren stehen noch die Brachelytra mit Malacodermen-Bauchmark und 4 vasa Malpighii. Die Verkürzung der Elytra ist allmählich vor sich gegangen und von einer Reducirung der Flügel, die aber durch Einschiebung neuer Gelenke immer gefaltet bleiben, begleitet gewesen. Den Uebergang zwischen ihnen und den Silphidae bahnen Necrophorus und ähnliche Formen mit schon leidlich kurzen Flügeldecken an, doch ist eine directe Ableitung von diesen 6 ringeligen Arten wegen der 7 freien Ventralringe nicht thunlich und so bleibt nur eine gemeinschaftliche Abstammung beider von den Malacodermata übrig.<sup>1)</sup>

Unter den Lamellicornia mit nur 5 Ventralringen besitzen allein die Lucanidae, deren Fühler noch am wenigsten durchblättert erscheinen, eine Nervenketten mit 6 Abdominalknoten, während sonst bereits das eine grosse Ganglion auftritt. Die eigenthümliche Structur der Hoden, wie sie unter den Käfern nur noch bei den Carabidae und Dyticidae sich zeigt — zwei sehr lange, gewundene Schläuche in Knäuelform aufgerollt — deutet auf eine Verwandtschaft mit diesen. Man geht daher wohl nicht fehl, wenn man den starken und weit verzweigten Ast der Lamellicornia, von denen beispielsweise die Coprophaga jungen Datums sein müssen — durch die Lucanidae mit dem ebenfalls bedeutenden Aste der Carabidae in Verbindung bringt. Denn diese letzteren besitzen trotz der Vielen mangelnden Flugfähigkeit

---

<sup>1)</sup> Ich gerathe hierin einigermassen mit Roger in Widerspruch. Dieser lässt nämlich die Silphiden von den Staphylinen sich abzweigen und gibt den letzteren neben einem grossen Theile der Clavicornier als Stammform vermuthungsweise die Nitiduliden, während die Byrrhiden, Dermestiden und andere Familien direct zu den Malacodermata in Beziehung treten sollen. Ich begnüge mich damit, diese Ansicht Roger's hier wiederzugeben, da mir die nöthigen anatomischen Nachweise dafür oder dawider nicht zu Gebote stehen; immerhin ist namentlich in Betreff der Silphiden die Differenz nicht so gross, wie sie scheinen mag, weil ja auch Roger sie nicht von den echten Brachelytra, sondern von einer ihnen nahe stehenden, aber mit unverkürzten Flügeldecken versehenen Form wird ableiten wollen.

die Zeichen eines sehr hohen Alters in den 7 freien Ventralringen und 6 Abdominalknoten.

Von den Pentameren bleiben nun noch zu besprechen a) einige kleinere Abtheilungen von meist eigenthümlichem Bau, z. B. die Trichopterygii, Pselaphidae, Paussidae, Cucujini, von deren Anatomie aber herzlich wenig bekannt ist und die ich einstweilen als *corps à sérier* nicht weiter berühre, b) die Xylophagi (Anobium, Cis etc.) und c) die Wasserkäfer. Die Gruppe b gehört ihrer ganzen Organisation nach zweifellos zu den Malacodermata und kann also direct von ihnen abgeleitet werden; die 4 *vasa Malpighii*, 6 Abdominalganglien und 7 Hinterleibsringe sprechen wenigstens für ein sehr hohes Alter. Von den Wasserkäfern sind die Dyticidae als caraboide Käfer zu betrachten, welche sich bereits früh an den Aufenthalt im Wasser gewöhnten. Durch Anpassung besitzen sie Schwimmbeine, haben aber sonst nicht nur die Bildung der Mundtheile mit den Carabiden gemein, sondern auch die Zahl der Bauchringe, der Ganglienknoten und, wie schon bemerkt, die seltsame und seltene Form der Hoden. Auch die eigenthümliche völlige Verschmelzung der Enden der 4 *vasa Malpighii* in der Art, dass ein auf dem Enddarme gelegenes Kreuz gebildet wird, welches die Lumina aller 4 Harnorgane mit einander communiciren lässt, finde ich genau so bei *Hydaticus* und *Acilius* wieder, wie sie Sirodot<sup>1)</sup> für die Carabiden angegeben hat. Eben so stehen als eine sehr verbildete kleine Familie die Gyrinidae trotz ihres auf das Aeusserste zusammengezogenen Nervensystemes durch ihre 6 freien Ventralringe und einige sonstige Eigenschaften in der Nähe der Dyticidae, von welchen sie jedoch nicht direct abzuleiten sind. Die Hydrophilidae endlich haben ihre nächsten Verwandten auf dem Lande in den Sphaeridiidae unter den Palpicornia. Während aber die letzteren bereits vielfach nur noch 4 Ventralringe besitzen, haben jene im Wasser sich noch deren 7 zu bewahren vermocht; auch deuten die *vasa Malpighii* ein hohes Alter an, so dass eine directe Beziehung zu den Malacodermata recht wohl möglich ist.<sup>2)</sup> Zugleich mit den Palpicornia

1) Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. *Annal. Sc. natur. Zool.* 1858 II, p. 259.

2) Wenn Roger auf dem Umstande fussend, dass „das Gangliensystem der landlebenden Palpicornier eine grössere Concentration zeigt, als das der wasserlebenden“ (l. c., p. 35) nun die ersteren von letzteren abstammen lässt und demzufolge eine Entwöhnung derselben vom Leben im Wasser annehmen muss, so vermag ich ihm nicht beizustimmen. Denn einmal ist diese Concen-

scheinen sich auch die Parnidae, deren Larven so überaus sonderbare Formen besitzen, abgezweigt zu haben.

Unter den nicht pentameren Käfern gibt es ebenfalls mehrere Familien, welche uns in mancher Beziehung recht ehrwürdig und altersgrau vorkommen; nur darf keine unter ihnen Anspruch darauf erheben, als die bejahrteste angesehen zu werden. Zu den Pentamera finden keine directe Beziehungen statt. Zwar macht Dufour darauf aufmerksam, dass in der Larve von *Cetonia aurata* die *vasa Malpighii* eine Anordnung besitzen, welche an die oben beschriebene der Apentamera erinnere, und Sirodot zeigt, dass ein Hinkriechen der Harnorgane unter der Muskelhaut des Rectums auch den Imagines von *Melolontha* etc. zukomme; doch rechtfertigt dies noch nicht den directen Anschluss an die *Lamellicornia*, sondern höchstens eine Ableitung von gemeinsamem Stamme. Was die Heteromera betrifft, so stehen der Urform vielleicht am nächsten die *Vesicantia* mit 7 und die *Pyrochroidae* mit 6 freien Ventralringen; indessen ist bei beiden Familien der Kopf durch einen deutlichen Hals vom Thorax abgesetzt, auch hat sich in der ersteren die Zahl der Abdominalganglien auf 4 verringert. Andererseits bleiben die *Melasoma* mit 8 Hinterleibsganglien und mit 5 Ventralringen, so weit sie nicht verkümmerte Flügel und verwachsene Elytra besitzen, durch die bei einzelnen Formen in der Vierzahl auftretenden *vasa Malpighii* dem ursprünglichen Verhalten eben so treu wie unter den *Vesicantia Sitaris* und gewiss auch noch andere Arten. Im Allgemeinen wird man also, da bei den *Lagriariae*, *Mordellina*, *Pyrochroidae* und *Vesicantia* der Körper weich ist, das Protheteromeron in die Nähe der *Malacodermata* setzen können und hiervon nach der einen Richtung die *Melasoma*, nach einer andern die *Pyrochroidae* und *Vesicantia* ausgehen lassen. Von jenen zweigen sich dann vielleicht die *Melandryadae*, *Oedemeridae* und *Salpingidae* ab, während sich zugleich mit den *Pyrochroiden* auch die *Mordellina*, La-

tration durchaus nicht so gross, da alle 5 Abdominalganglien noch deutlich von einander unterscheidbar sind, dann aber auch ist gar kein Grund dazu vorhanden, beide Familien nicht von einer ihnen gemeinsamen Stammform abzuleiten, welche noch das Land bewohnte. Ohnehin ist *Sphaeridium* in der jetzigen Gestalt seines Aufenthaltsortes wegen sehr jung, mag sich also vielerlei Eigenthümlichkeiten erst lange nach der Trennung seiner Vorfahren von dem gemeinschaftlichen Stamme erworben haben, während *Hydrophilus* als Wasserthier geringeren Anpassungen ausgesetzt war.

griariae und Rhipiphoridae<sup>1)</sup> von der Urform entfernt haben mögen. Genauere anatomische Untersuchungen bleiben aber noch abzuwarten, ehe man den einzelnen Familien einen festen Platz anweist.

In ähnlicher Weise sind die heutigen Tetramera und Trimera zwar stark modificirt, deuten aber durch einzelne Züge auf einen sehr entfernten Ausgangspunkt hin. Die höchste Zahl der freien Ventralringe zeigen die Endomychidae, nämlich 6. Auch das Bauchmark ist vielfach sehr zusammengezogen und weist z. B. bei den Curculionina nur noch 2 Thoracal- und einen Abdominalknoten auf. Doch finden sich bei den Longicornia noch 8 Abdominalganglien<sup>2)</sup>, so dass man geneigt sein könnte, diese Familie als die älteste anzusehen, wenn dies nicht unter Anderen auch der wohl entwickelte Hals sammt den langen Fühlern verbieten würde, Merkmale, welche den Chrysomelina fehlen. An die Malacodermata erinnert nichts. Ehe ich aber die Stellung des Prototetrameron in Erwägung ziehe, muss ich die Ontogenese der Käfer besprechen, da sie einige wichtige Fingerzeige für die Verwandtschaft dieser Stammform darbietet.

Die embryonale Entwicklung ist von Kovalevsky an *Hydrophilus* und von Melnikow an *Donacia* studirt worden; alle übrigen in den Kreis der Untersuchung gezogenen Käfer sind mehr oder minder oberflächlich behandelt. Bei *Hydrophilus* bemerkt Kovalevsky 5 Fusspaare und 11 Abdominalstigmen, während die Larve nur 3 resp. 1 zählt, demnach eine bedeutende Modification durch ihre Anpassung an das Leben im Wasser erlitten hat. Die Käferlarven sind höchst mannigfaltig gestaltet und bieten ausser Formen mit vielen Stigmen auch solche mit nur wenigen dar. In dieser Hinsicht ist es nun von Interesse, dass zu denjenigen Larven, welche am Mesothorax ebenfalls ein Stigma tragen (vgl. p. 132), auch gehören diejenigen von *Lycus*, *Lampyris*, ferner die den Malacodermata nahestehenden *Buprestis* und *Elater*, und *Eucinetus* und *Dascillus* unter den *Cyphonidae* (vgl. p. 187). Dazu kommt, dass während die meisten Larven, weil sie im Dunkeln

<sup>1)</sup> Die Rhipiphoridae haben zum Theil noch 8 freie Ventralringe und lassen daher das Protheteromeron noch weiter zurücktreten, von welchem sie sich dann auch sehr früh entfernt haben müssen.

<sup>2)</sup> Nach Schiödte's eingehenden Untersuchungen (On the classification of the Cerambyces. *Annals Mag. Nat. Hist.* 1865 XV, p. 200). Blanchard gibt ausdrücklich nur fünf an, die freilich bis an das Ende des Hinterleibes reichen sollen.

leben, farblos sind, ausdrücklich für farbig erklärt werden diejenigen von den Telephoridae und Lampyridae unter den Malacodermata, von den Carabidae, Coccinae und Chrysomelina. Weil aber dieser Zustand, wie auch die Stigmenzahl darthut, der ursprüngliche und die Gewöhnung der Larven an das Leben in der Erde, in Holz, in Wasser etc. eine nachträgliche Erscheinung ist, so dürfen wir mit Recht auf die farbigen Larven grosses Gewicht legen. Demnach sind als Grundformen für die Pentamera

- 1) die Malacodermata (welchen die Heteromera nahe kommen),
- 2) die Carabidae s. ampl. (oder die Adephaga mancher Autoren) anzusehen. Für die Tetramera sind alsdann die Chrysomelina (vgl. p. 192) auch aus diesem Grunde die nächststehende Familie. Weil nun unter den Longicornia die Cerembycidae den Donacien unter den Chrysomelina nahe kommen, so darf man annehmen, dass sich der Ast der Tetramera gleich anfangs gabelig spaltete. Der Longicornierzweig leitet dann durch die Bruchidae zu den beiden, sehr abgeänderten Familien der Curculionina und Bostrichidae; von dem Chrysomelinenzweig trennten sich ebenfalls gleich zu Anfang die Coccinellina ab. Uebrigens ist es eben so gut möglich, dass die Trimera direct von der allgemeinen Stammform, dem Protocoleopteron, herrühren, wofür die sechs freien Ringe der Endomychidae zu sprechen scheinen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Zu Resultaten, welche in mancher Beziehung von den meinigen abweichen, gelangt Roger. Er ist dazu geneigt, die meisten Tetramera von den Lucaniden abzuzweigen, indem er die Prioniden als „Bildungszentrum“ zu den Malacodermata in Beziehung setzt und nun von ihnen zwei Reihen ausgehen lässt: einerseits die Longicornia s. str., andererseits die Lucaniden, welche nicht nur den Lamellicorniern, sondern auch den Bostrichiden, Bruchiden und Rhynchophoren den Ursprung gaben. Letztere Ableitung geschieht übrigens von Roger „mit allem Vorbehalt und nicht auf Grund des Flügelgeäders.“ Wenn sich nun bei den Prioniden die charakteristische Hodenform der Lucaniden zeigte, was nach den Ergebnissen der Untersuchungen von Schödte nicht der Fall ist, und wenn bei diesen die nämliche Anordnung der vasa Malpighii, wie sie die Heteromera aufweisen, sich vorfände, was nicht ermittelt zu sein scheint, so wäre nichts dagegen einzuwenden; einstweilen wird man gut thun, sich so unbestimmt wie möglich auszudrücken. Die Trimera stellt Roger durch ihre weichhäutigen Formen (Galeruca) direct zu den Malacodermata, was ebenfalls recht wohl thunlich ist. Völlig in Uebereinstimmung befinde ich mich hingegen mit ihm, wenn er sagt (p. 86): „... wir sahen, dass die dem System zu Grunde liegenden anatomischen Untersuchungen die natürlichen Verwandtschaften schon längst in den meisten Fällen so klar erkennen liessen, dass die Aufstellung des Stammbaumes

Zum Schlusse noch die Bemerkung, dass zwar die Entwicklung im Ei durch einen äusseren Keimstreif vor sich geht, indessen bei Telephorus, also einer uralten Form, nach Packard <sup>1)</sup> ein innerer Keimstreif vorhanden sein soll. Wenigstens heisst es (l. c., p. 9): „The development of the beetle, in its earliest stages, is of remarkable interest, since it differs from the other Coleoptera, whose development is known, in the primitive band [Keimstreif] floating in the centre of the yolk, instead of surrounding it.“ Dieser Keimstreif sei S-förmig und gelange später auf die Oberfläche des Dotters. Im Allgemeinen sind aber die embryologischen Beobachtungen Packard's so wenig genau und zuverlässig, dass man dieser Angabe nicht ohne Weiteres Glauben schenken darf.

Protocoleopteron: 8 freie Hinterleibsringe. Prothorax noch frei beweglich und Kopf in ihn eingesenkt. Beissende Mundtheile, ungleiche Flügelpaare. Nur noch 2 Ocellen. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thoracal-, 8 Abdominalganglien. 4 vasa Malpighii. Beim Weibchen keine Legescheide. Entwicklung mit äusserem Keimstreif. Larven farbig, mit 3 Beinpaaren.

### Hemiptera.

Ich charakterisire zunächst die Gruppe nach Ausschluss der ihr angehörigen Parasitenformen, der Pediculida, Mallophaga und Phytophthires. Der Kopf ist überall in den Thorax eingesenkt; der Prothorax bewegt sich frei am Mesothorax, die Zahl der freien Abdominalringe beträgt am Rückentheile höchstens 9, während am Bauche mehrere derselben völlig eingehen können. Was die stechenden Mundtheile betrifft, so hat die Unterlippe, welche zur

---

schliesslich nicht viel Anderes sein konnte, als genealogische Paraphrasirung des schon bestehenden natürlichen Systems, dessen ganzer Mangel einzig und allein in der durch die Catalogform bedingten linearen Aneinanderreihung der Familien lag.“ Die Systematiker von Fach haben eben bei der Zusammenfassung der einzelnen Genera zu grösseren Gruppen meist solche Charaktere gewählt, welche auch phylogenetisch stichhaltig sind, während allerdings die Anordnung dieser Gruppen vielfachen Wandelungen unterlag und auch unterliegen musste, so lange das Princip der Blutsverwandtschaft nicht anerkannt wurde.

<sup>1)</sup> Embryological studies on hexapodous insects. Memoirs of the Peabody academy of science I 3, 1872.

Rüsselscheide umgeformt ist, nach Schiödte <sup>1)</sup> bei allen Hemipteren ohne Ausnahme 4 Glieder; da indessen das Basalglied oft so sehr klein wird, dass es übersehen werden kann, so ist eine sich hierauf gründende Eintheilung mit eben demselben Rechte thunlich, wie die der Käfer nach den Tarsen. Man darf also nach wie vor zwischen Tetramera und Trimera oder Pseudotetramera unterscheiden. Die Anzahl der Stigmen ist bis vor wenigen Jahren auf die Autorität Dufour's hin völlig falsch angegeben worden, so dass die bereits citirte Arbeit von Schiödte viele Irrthümer auszurotten vorfand. Es hat sich herausgestellt, dass überall, sogar bei den Wasserwanzen, 10 Stigmen vorhanden sind; somit wird eine Verwerthung dieses Merkmals für die Phylogenie nur in Specialfällen von Nutzen sein können. In gleicher Weise sind die vasa Malpighii keinerlei Schwankungen in Bezug auf die Zahl und nur sehr geringen in der Anordnung unterworfen. Ein brauchbares Kennzeichen für den Verwandtschaftsgrad der einzelnen Familien unter einander würden allerdings die Stinkdrüsen abgeben, wenn nur nicht genaue Untersuchungen über diesen Punkt bis jetzt völlig mangelten. Namentlich würde der Nachweis dartber, in welchen Familien die Larven die von mir so genannten <sup>2)</sup> accessorischen Rückendrüsen besitzen (die bei den erwachsenen Thieren nicht mehr fungiren) und eine Erörterung der Frage, ob nicht vielleicht diese als ein Erbtheil vom Protheteropteron aufzufassen seien, die der Imagines hingegen Neubildungen vorstellen, von grosser Bedeutung sein können. In Bezug auf die Speicheldrüsen habe ich schon oben die gänzliche Unbrauchbarkeit der bisherigen Angaben wahrscheinlich gemacht. Somit bleiben, da auch das Bauchmark grosse Constanz zeigt, eigentlich nur wenige Organisationspunkte zur phylogenetischen Verwendung übrig, und da zuverlässige Specialarbeiten über physiologisch unwichtige Organe vor der Hand gänzlich fehlen, so lässt sich das Verhältniss der einzelnen Familien zu einander einstweilen nur höchst problematisch darstellen. <sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> On some new fundamental principles in the morphology and classification of Rhynchota. *Annals and magazine of natural history*. 4. Ser. VI 1870, p. 225—249.

<sup>2)</sup> Anatomie von *Pyrrhocoris apterus*.

<sup>3)</sup> Die Systematiker von Fach sind eben jetzt bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit von Formen in Betreff brauchbarer Unterscheidungsmerkmale sehr übel daran und haben, um mit Schiödte (l. c., p. 230) zu reden, die Eintheilung so weit getrieben, dass ihr Bemühen zu dem selbstmörderischen

Was vorerst die Heteroptera angeht, so sind als abgeleitete Formen eo ipso anzusehen die im Wasser lebenden Hydrocores; von den übrigen gelangen zunächst in Wegfall die Reduvini wegen ihres halsartig abgeschnürten Kopfes, die Pentatomidae (Scutati) wegen ihres kolossalen Schildchens und die Membranacei wegen der „dreigliedrigen“ Rüsselscheide, so dass nur zwischen den Coreodes, Lygaeodes und Capsini zu wählen bleibt. Von diesen lässt sich nun allerdings vor der Hand nicht mit Bestimmtheit eine Familie als die älteste bezeichnen. Von den Coreodes scheinen sich nach der einen Richtung hin die Scutati, nach einer andern die Membranacei (welche übrigens sehr differente Formen enthalten und vielleicht ganz anders zu gruppieren sind), nach einer dritten die Reduvini und gleichzeitig mit ihnen die Ploteres und Nepini s. str. abgezweigt zu haben. Die Capsini leiten hingegen wohl zu den Galgolini, den Belostomata und Naucorides, und den Notonecti über. Sonach scheint die Anpassung an das Leben im Wasser an zwei verschiedenen Punkten stattgefunden zu haben; eine Erscheinung, die nicht mehr auffallen wird, wenn man an die Hydrophilidae und Dytiscidae unter den Käfern denkt. In der That haben, wie Schiödte darthut, die früher stets zusammengeworfenen Nepae und Belostomata nicht mehr Gemeinsames, als die genannten Wasserkäfer unter sich auch aufweisen können; die Verwandten aber der ersteren wird man bei den Coreodes, die der zweiten bei den Capsini zu suchen haben.

Unter den Homoptera kommen zunächst in Frage nur die Cicadae s. ampl. und unter diesen sind jedenfalls als secundäre Typen zu betrachten die Fulgorina und Membracina. Daher kann man die Stridulantia als eine derjenigen Formen auffassen, die dem Prothopteron möglichst nahe kommen, wofür auch der einfache Prothorax spricht. So muss man auch mehr oder weniger direct von diesen, aber gewiss nicht von den Cicadellina die Phytophthires ableiten, welche in der Anzahl der Ocellen

Resultate geführt hat, nahezu jede Art als Gattungstypus hinstellen. Schiödte's Versuch, durchgreifende und physiologisch begründete Merkmale zu liefern — er baut sein System vorwiegend auf die Art der Nahrungsaufnahme und die damit im Zusammenhange stehenden morphologischen Aenderungen des Körpers, namentlich aber der Vorderhüften — ist nun freilich vom phylogenetischen Standpunkte aus nicht als gelungen zu betrachten, liefert aber in Bezug auf einige Familien wichtige Nachweise, welche auch für die vorliegende Arbeit von Nutzen sind.

und der Fühlerglieder Jenen, nicht Diesen nahestehen. Ein unmittelbarer Zusammenhang dieser Familien findet natürlich nicht statt.

Die Ontogenese ist nur wenig gekannt. Von den echten Homoptera ist keine Art, von den Heteroptera sind nur *Hydrometra* und *Corixa* untersucht worden, dagegen wurden die Aphiden, ferner *Aspidiotus* und *Lecanium*, auch *Psylla* von Huxley, Metschnikoff, Brand und Balbiani mehr oder weniger eingehend behandelt. Die Entwicklung geschieht bei allen genannten Arten mit innerem Keimstreife und verläuft im Grossen und Ganzen in ziemlich gleicher Weise; einige Eigenthümlichkeiten scheinen indessen bei den Aphiden im Zusammenhange mit ihrer absonderlichen Fortpflanzungsweise Platz zu greifen. Hervorstechend ist schliesslich bei der Ontogenese der Hemipteren der Umstand, dass die im Embryo vorhandenen Mundtheile, welche auf die gewöhnliche Art entstanden sind, mit Ausnahme des zweiten Maxillenpaares durch eine Häutung in Wegfall kommen und durch besondere, aus „retortenförmigen Organen“ gebildete Stilette ersetzt werden, die zeitlebens persistiren. Dies gilt mit Sicherheit von *Aphis*, *Aspidiotus* und *Psylla*, sonach von den als Homopteren angesprochenen Phytophthires, während es bei den untersuchten Heteropteren nach Metschnikoff's ausdrücklicher Behauptung nicht der Fall sein soll. Hingegen finde ich bei *Pyrrhocoris*, dass diese retortenartigen Organe bereits im Embryo angelegt werden, in der Larve noch eine Zeit lang in Zusammenhang mit den fungirenden Kiefern verharren und erst nach der ersten Häutung an Stelle der nunmehr abgeworfenen in Thätigkeit treten. Hieraus darf man den gewiss berechtigten Schluss ziehen, dass die Homoptera und Heteroptera hinreichend nahe mit einander verwandt sind, um gemeinschaftlich als Hemiptera bezeichnet zu werden. Das Prothemipteron besass demnach die geschilderte Eigenschaft in der Bildung der Mundtheile jedenfalls; die niedriger stehenden Homoptera haben sie getreulich bewahrt und auch unter den höheren Heteroptera hat erst die Anpassung an das Leben im Wasser eine solche Kürzung der Ontogenese eintreten lassen, dass das Stadium provisorischer Kiefer einfach übersprungen wird.

Bei den *Pediculidae* und *Mallophaga*, also den von der Besprechung bis jetzt absichtlich ausgeschlossenen echten Parasita liegen die Verhältnisse ähnlich: die zweiten Maxillen werden noch regelrecht zur Unterlippe <sup>1)</sup>, fallen aber dann, wie auch die andern

<sup>1)</sup> Melnikow, l. c., p. 173 ff.

sich rückbildenden Mundtheile, schon im Ei durch eine Häutung ab, „der zur Rinne gestaltete Vorderkopf bildet die Scheide des Rüssels“ und so muss der Rüssel der Pediculiden „wie auch die Saugröhre der Mallophaga als Bildung der Mundhöhle angesehen werden“ und der Saugapparat kommt „ohne Beihülfe der Kopfsegmente zu Stande“. Hieraus geht hervor, dass diese beiden Parasitenklassen, welche ohnehin im Uebrigen die Hemipteren-Entwicklung zeigen, auch wirklich hierher zu rechnen sind; ob sie indessen den Homopteren oder den Heteropteren näher stehen, lässt sich nicht bestimmen. Jedenfalls muss aber ihre Abzweigung von dem Reste der Halbflügler mit Rücksicht auf das 8—9 ringlige Abdomen der Mallophaga und das 9ringlige der Pediculidae schon sehr früh geschehen sein, und gewiss eher, als überhaupt die Trennung zwischen den beiden grossen Gruppen erfolgte. Die jetzt noch lebenden Homopteren haben sich von ihrem Specialstammsekt ohne Ausnahme weit entfernt; dies gilt selbst von den Stridulantia, wie schon der Name besagt, obgleich diese kleine Gruppe wohl am Wenigsten von Allen abgeändert wurde. Mit Rücksicht hierauf sind denn auch die Phytophthires von einer zwischen dem Prothomopteron und der Cicada stehenden ausgestorbenen Form abzuleiten. Offenbar sind unter ihnen die Psyllodes dem Einflusse des Parasitismus nur wenig zugänglich gewesen, während die Aphidina und noch mehr die Coccina durch Schmarotzerthum rückgebildet sind und daher ähnliche Erscheinungen darbieten, wie die weit von ihnen entfernten Läuse und Pelzfresser.

Prothemipteron: 9 freie Hinterleibsringe. Prothorax noch frei beweglich und Kopf noch nicht wendbar. Mundtheile stechend. Flügelpaare gleich. 3 Ocellen. An den Beinen nur 3 Tarsen. Nur 2 Thoracal-, kein Abdominalganglion, aber zwei einfache Längsstämme im Abdomen. 4 vasa Malpighii. Weibchen mit Legescheide. Entwicklung mit innerem Keimstreife, Larve mit nur 3 Beinpaaren.

Ueberblicken wir, nachdem wir so bereits fünf Ordnungen eingehend besprochen, die noch übrigen Insekten, so zeigt es sich, dass zur Zeit eigentlich nur ein einziger Charakter im Stande ist, uns über den grösseren oder geringeren Verwandtschaftsgrad der restirenden Gruppen, wie sie von den Autoren gänzlich verschieden geordnet werden, im Allgemeinen eine Anschauung zu verschaffen. Wir finden nämlich die Anzahl der vasa Malpighii entweder sehr gross, oder sehr gering (4, 6, 8) oder keins von beiden, nämlich zwischen 20—50, und können hiernach unterscheiden:

- 1) Insekten mit sehr vielen Malpighi'schen Gefässen: Orthoptera genuina,
- 2) mit einer Mittelzahl: Amphibiotica und Forficulina,
- 3) mit nur wenigen und zwar
  - a) mit 6: Termitina (?), Panorpidae, Sialidae<sup>1)</sup>, Phryganidae
  - b) mit 8: Megaloptera, Sialidae
  - c) mit 4: Thysanoptera, Psocina.

Wir müssen nun zusehen, ob dieser mit Hinblick auf These 5 (vgl. p. 148) durchgeführten Anordnung auch wirklich natürliche Beziehungen zu Grunde liegen.

Unter den Orthoptera genuina, an deren Zusammengehörigkeit wohl nicht zu zweifeln ist, sind die Phasmodea und Mantodea in ihrer heutigen Gestalt eben so sicher junge Formen wie die Saltatoria mit ihren Spring- resp. Grabbeinen. Somit scheinen die Blattina für die ältesten Repräsentanten dieses Stammes gelten zu sollen. Dass aber auch sie sich bereits weit von dem Protorthopteron entfernt haben, zeigen ihre 9—10 Hinterleibsringe, während bei den Saltatoria noch alle 11 vorhanden sind.<sup>2)</sup> Somit werden wir von der Grundform aus einen Seitenzweig als Cursoria aufführen und den eigentlichen Stamm sich in die Saltatoria fortsetzen lassen. Unter den Ersteren sind die Phasmodea durch Anpassung (Mimicry) offenbar in einem höheren Grade entstellt worden, als die Mantodea. Was die Springer angeht, so hat neuerdings V. Graber<sup>3)</sup> zu zeigen versucht, dass die Locustina „die modificirten Nachkommen einer den Achetiden näher verwandten Gradflüglersippe sind.“ Er weist nämlich nach, dass ursprünglich beide Flügeldecken eine SchriLLader besaßen und nach Belieben zur Erzeugung von Tönen gebraucht wurden, wie dies bei den Achetidae auch jetzt noch geschieht, während bei den Locustina nur die linke benutzt wird. Doch verbietet dieses Factum nur die directe Ableitung der Grabhenschrecken von den Laubhenschrecken, während sich von der gemeinschaftlichen Stammform gerade die ersteren bei Weitem

<sup>1)</sup> Nach Fr. Brauer, Beiträge zur Kenntniss des innern Baues und der Verwandlung der Neuropteren (Verhandl. zool. bot. Gesellsch. Wien 1855, p. 701—26, 777—86) hat Corydalis 8 vasa Malpighii.

<sup>2)</sup> Im Einklange hiermit haben die letzteren noch 6 Abdominalganglien, die ersteren nur 5.

<sup>3)</sup> Tonapparat der Locustiden, ein Beitrag zum Darwinismus. Zeitschr. wiss. Zool. 1872, p. 100 ff.

mehr entfernt haben, als die letzteren. Somit trennten sich die Grylloidea bereits früh vom Saltatorieraste und dieser fand sein Ende in den Locustina. Für diese Auffassung spricht auch der Umstand, dass die Anzahl der Magenblindsäcke <sup>1)</sup> bei den genannten Familien nur zwei, bei den Mantodea, Blattina (ob auch den Phasmodea?) und Acridioidea hingegen 6—8 beträgt. Hiernach erhalten auch die letzteren ihre Stellung angewiesen.

Die Ontogenese der Orthoptera ist bis dato überhaupt nicht eingehend behandelt worden, obwohl interessante Ergebnisse nicht ausbleiben können. Von älteren Autoren hat nur Rathke einige Beobachtungen an Blatta und Gryllotalpa angestellt, die ich schon oben anzuführen Veranlassung hatte. Hier erwähne ich noch vor Allem, dass die Entwicklung mit äusserem Keimstreife geschieht, was namentlich klar aus einer Stelle <sup>2)</sup> hervorgeht: „Um den Dotter herum bildet sich darauf der Embryo, so dass jener in diesen zu liegen kommt.“ Ferner wird über die Blindsäcke bemerkt, dass sie bei Blatta erst „gegen Ende des Fruchtlebens“ <sup>3)</sup> entstehen und bei Gryllotalpa überhaupt im Embryo nicht vorhanden sind, vielmehr erst in der Larve auftreten.

Was die Forficulina betrifft, so sind diese zwar in mancher Beziehung sehr abgeändert und durch Anpassung von ihrer früheren Form abgewichen, haben sich aber noch einige Züge von hohem Alter zu bewahren gewusst. So besitzen sie noch 9 Abdominalsegmente und 6 in ihnen gelegene Ganglienknotten, dagegen haben sie bereits einen frei wendbaren Kopf erlangt, auch ist die Zahl ihrer vasa Malpighii auf über 30 gestiegen. Magenblindsäcke, wie die echten Orthoptera sie zeigen, kommen bei ihnen nicht vor. Man wird sie nach allen diesen Angaben nur als eine für sich bestehende Gruppe auffassen dürfen, welche freilich wegen der Bildung der Mundtheile in die Nähe der Geradflügler zu setzen sein wird. Ob sie mit diesen einen gemeinschaftlichen Vorfahr in dem Protorthopteron besaßen, erscheint zum Mindesten fraglich; jedenfalls ist aber ihre Abtrennung von den Ubrigen schon äusserst früh vor sich gegangen. Sonach nehmen sie den echten Orthoptera gegenüber dieselbe Stellung ein wie die Pulicina bei den Diptera. Dass die Verwandtschaft mit den

---

<sup>1)</sup> Nach Basch gehören sie bei Blatta ihrem Bau zufolge zu dem eigentlichen Magen (l. c., p. 251).

<sup>2)</sup> Gryllotalpa, p. 28.

<sup>3)</sup> l. c., p. 377.

Brachelytra unter den Käfern nur Schein ist, geht daraus hervor, dass man diese Kurzflügler, wie bereits oben dargethan ist, von Formen mit normalen Flügeldecken ableiten muss.

Nach den Untersuchungen von Meinert<sup>1)</sup> scheint Forficula zuweilen schon im Ei eine Häutung durchzumachen. Weitere Beobachtungen über Ontogenese liegen nicht vor.

Protorthopteron: 11 freie Hinterleibsringe. Prothorax frei beweglich und Kopf noch nicht wendbar. Beissende Mundtheile. Flügelpaare ungleich. 3 Ocellen. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thoracal-, 7 Abdominalganglien. Viele vasa Malpighii. Weibchen mit Legescheide. Entwicklung mit äusserem Keimstreife. Larven farbig, mit 3 Beinpaaren, der Imago sehr ähnlich.

Die Amphibiotica zerfallen in die drei Familien der Ephemeridae, Perlidae und Libellulidae. Die freien Hinterleibssegmente sind noch typisch bei den Erst- und Letztgenannten, hingegen auf 10 verringert bei den Perlariae. Von Abdominalganglien besitzen diese 8, die Eintagsfliegen 9 und die Wasserjungfern 7, doch sind diese Angaben nicht ganz zuverlässig. In der Bildung der Mundtheile sind offenbar die Libellulidae dem Protentomon näher geblieben, als die beiden andern Familien. Berücksichtigt man ferner noch die Anzahl der Tarsen, welche nur bei den Ephemeridae noch 4–5 beträgt, während sonst die Beine trimer sind, so wird man mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen können, dass die Ephemeridae sich von dem Protamphibion bereits sehr früh abtrennten und sich durch Anpassung stark verändert haben, indess sich die Perlidae später abzweigten und ebenfalls, durch besondere Vorliebe für das Leben am Wasser, erhebliche Modificationen erlitten. Hier tragen sogar die Imagines Kiemen, wie aus den bereits angeführten Untersuchungen Gerstäcker's hervorgeht, in grösserer Ausdehnung, als man früher für möglich gehalten. Die Libellulidae endlich setzen den Stamm der Amphibiotica fort und bilden eine vorzüglich durch sexual selection reich verzweigte Krone desselben.

Die Ontogenese hat durch die Entwicklung im Wasser viele und bedeutende Beeinflussungen erlitten. Die Untersuchungen Brandt's an Calopteryx und Agrion [die von Packard an Perithemis und Diplax sind ohne jegliches Interesse] weisen zwar die Entwicklung mit innerem Keimstreife nach, entbehren aber aller und jeder Angabe über histologische Verhältnisse und die Bildung

<sup>1)</sup> l. c., p. 482.

namentlich der Respirationsorgane. Die Larven sind mit Bezug auf diese selbstverständlich im Allgemeinen secundär, haben aber, wie es scheint, auch primär auftreten können und so Kiemen in der Imago erzeugt bei einigen Perliden. Bereits jetzt, wo noch Details nirgends bekannt sind, lässt sich eine vollständige Stufenleiter dieser Anpassungen herstellen von den Larven ohne Kiemen — die meisten Perliden — durch die mit 6 quastenförmigen Kiemen, welche in ihrer Lage den Thoracalstigmen entsprechen — Perla — bis zu den mit 6 Kiemen am Prothorax versehenen — Nemura — welche dann auch in der Imago persistiren, obwohl sie (nach Gerstäcker's Experimenten zu schliessen) nicht mehr benutzt werden. Die Darmathmung bei Libellulidae-Larven ist durch Anpassung nach einer andern Richtung entstanden und hat später wahrscheinlich zur Bildung der Abdominalkiemen geführt. Ist die Angabe von E. Oustalet <sup>1)</sup> richtig, dass die Nymphen und Imagines von Aeshna und Libellula an Stigmen nur zwei Paar thoracale, aber keine abdominale besitzen, so ist auch hier ein Einfluss der Larvenanpassung auf das vollendete Insekt zu constatiren. Eine enorme Umbildung, wie sie vielleicht bei den Insekten einzig dasteht, hat die als Prosopistoma bezeichnete und wegen ihrer äusserlichen Aehnlichkeit mit den Krebsen auch früher zu diesen gerechnete Ephemerinen-Larve erlitten. Bei ihr sind nämlich die drei Nota mit den fünf ersten Tergiten zu einem zweiklappigen Schilde verwachsen, welches fünf Paar Anhäufungen von fadenförmigen Tracheenkiemen bedeckt. Von Interesse ist es, dass auch nur 4 vasa Malpighii vorkommen. <sup>2)</sup> Ein weiteres Eingehen auf alle diese Verhältnisse bleibt aber so lange nutzlos, als die Ontogenese noch nicht genauer bekannt ist.

Protamphibion: 11 freie Hinterleibsringe. Prothorax noch frei beweglich und Kopf noch nicht wendbar. Beissende Mundtheile; gleiche Flügelpaare. 3 Ocellen. Beine mit 5 Tarsen. 3 Thoracal- und 9 Abdominalganglien. 20 - 50 vasa Malpighii. Lege-scheide fehlte. Entwicklung mit innerem Keimstreife, Larven mit 3 Beinpaaren, der Imago ähnlich.

Es wird jetzt möglich werden, auch die noch übrigen Insekten, welche alle nur 4 - 8 vasa Malpighii besitzen, ihrer Verwandtschaft

<sup>1)</sup> Respiration chez les nymphes des Libellules. Annal. Sc. nat. 1869, Zool. I, p. 377.

<sup>2)</sup> Vgl. N. et E. Joly, sur le prétendu crustacé etc. Annal. Sc. natur. 1872 Zool. II. Nr. 7, Tab. XIII.

gemäss zu gruppieren. Die Zahl der freien Hinterleibsringe ist im günstigsten Falle 10 (Phryganiden), beträgt aber meist nur 8 oder 9. Gleichermassen hat das Nervensystem 3 Thoracal- und 8 Abdominalganglien bei der erstgenannten Familie, dagegen nur einen einzigen grossen Knoten bei den Strepsiptera. Auch die Tarsenzahl schliesst sich im Allgemeinen dieser Stufenfolge an. Nehmen wir zunächst alle Pentamera, welche wir als die ursprünglichsten Formen ansehen dürfen. Sie zerfallen in zwei grosse Gruppen: Trichoptera und Planipennia. Von den drei Familien der letzteren sind die Panorpina mit ihren 8 zum Theil abnormen Hinterleibsringen und dem schnabelförmigen Kopfe offenbar weit von der Stammform entfernt. Ein Gleiches lässt sich von den Megaloptera sagen, wie die Verkürzung des Abdomens auf 8—9 Ringe und die abweichende Zahl der Ganglienknotten (10 statt 11) und der vasa Malpighii (8 statt 6) beweist. Andererseits haben gerade die Panorpina nur zwei Hodenschläuche, die übrigen Planipennia hingegen viele und wiederum sind allein von Allen die Sialidae mit vielen Ovarien versehen, während sonst 20 die constante Zahl ist. Hiernach zu urtheilen haben die Phryganiden mit 10 freien Metameren die Charaktere des Protoneuropteron am Getreuesten bewahrt, aber die übrigen Familien sind auch schon in sehr früher Zeit von einander und von den Trichoptera losgerissen worden. Wir werden also den Stammbaum der Neuroptera sich gleich über der Wurzel in zwei Aeste theilen lassen, von denen der eine durch Anpassung an das Leben im Wasser analog den Ephemeriden<sup>1)</sup> sich wesentlich modificirt hat, indess der andere gerade in diesen Punkten der Urform näher blieb. Der ringförmige Prothorax der Phryganiden und dieselbe Verkümmern der Mundtheile findet sich bei den Strepsipteren wieder, deren Abdomen allen Einflüssen des Parasitismus zum Trotz wenigstens beim ♂ noch 9 freie Hinterleibsringe aufweist, obwohl freilich das gesammte Bauchmark sich zu einem Knoten vereinigt. Sonach kann man vorläufig, bis genauere Angaben über die Anatomie, namentlich in Betreff der Malpighi'schen Gefässe, vorliegen, die Fächerflügler vielleicht als eine sich frühzeitig von den Phryganiden abtrennende Familie ansehen. Ueber den Grad dieser Verwandtschaft gibt übrigens die Ontogenie um deswillen keine Auskunft, weil sie noch nicht darum befragt worden ist.

<sup>1)</sup> Rückbildung der Kauorgane!

Die Entwicklung der Trichoptera s. str. geht nach Zaddach<sup>1)</sup> sowie nach den dürftigen Angaben von Kovalevsky über Phryganea und von Melnikow über Mystacides mit äusserem Keimstreife vor sich. Bei den Planipennia liegt nur eine ungenaue Notiz von Packard über Chrysopa vor, welche nicht recht verständlich ist, doch zeigen die Figuren deutlich den äusseren Keimstreif. Die ältere Arbeit von Hagen<sup>2)</sup> über Osmylus gibt gleichfalls einen äusseren Keimstreif an, ohne dass seine für die Metamorphologie werthvollen Untersuchungen für unseren Zweck sonst noch viel Brauchbares enthielten. Er bemerkt, am Embryo trage jeder der neun Hinterleibsringe ein Stigma, so dass also, da er der Larve nur acht zuschreibt, das letzte ähnlich den Verhältnissen bei Hydrophilus später nicht mehr functionirt.

Protoneuropteron: 10 freie Hinterleibsringe. Prothorax noch frei und Kopf noch nicht wendbar. Beissende Mundtheile. Flügelpaare gleich. 3 Ocellen. 5 Tarsen. 3 Thoracal-, 8 Abdominalganglien. 6 (vielleicht 4) vasa Malpighii. Keine Lege-scheide. Entwicklung mit äusserem Keimstreife. Larven mit 3 Beinpaaren, der Imago ähnlich.

Nachdem wir so die Neuroptera in ihrem gegenwärtig wohl meist angenommenen Umfange als eine leidlich homogene Gruppe nachgewiesen haben, handelt es sich darum, dem an Zahl verschwindend kleinen Reste der Insekten gerecht zu werden. Hat es sich aber bereits von den Orthopteren an immer deutlicher gezeigt, dass wir es, je weiter wir in unsern Betrachtungen vorwärts schreiten, mit stets ungewisseren Elementen zu thun haben, deren richtige Würdigung im phylogenetischen Sinne zur Zeit kaum angestrebt werden kann, so wird uns bei den Termitina und noch mehr bei den Corrodentia und Thysanoptera die Schwierigkeit, schon jetzt definitiv über die Stellung dieser Familien unter sich und zu den Specialstamm-insekten zu entscheiden, erst recht einleuchten. Was zunächst die Termitina angeht, so unterliegt es sicherlich keinem Zweifel, dass sie in ihrer gegenwärtigen Gestalt schon mit Rücksicht auf ihr sociales Leben jungen Datums sind; dagegen deuten die 9 freien Hinterleibsringe und die noch völlig typischen zweiten Maxillen auf ein hohes Alter. Fritz Müller, dem wir gerade in jüngster Zeit sehr er-

<sup>1)</sup> Entwicklung des Phryganideniees. Berlin 1854.

<sup>2)</sup> Entwicklung und innerer Bau von Osmylus. *Linnaea entomologica* 1852 VII, p. 368—418, Tab. 3 und 4.

wünschte Aufschlüsse über einige wichtige Punkte in der Anatomie dieser Thiere verdanken. geht sogar noch weiter und sieht in den Larven derselben gewissermassen das Protentomon verkörpert. Er meint <sup>1)</sup> von *Calotermes nodulosus* Hag. und *rugosus* Hag., es seien „zwei merkwürdige, nahe verwandte Arten, deren sehr eigenthümliche jüngste Larven uns vielleicht in ähnlicher Weise die älteste noch lebende Insektenform zeigen, wie der Nauplius die älteste Crustaceenform“ und äussert sich in seiner neuesten Publication <sup>2)</sup> noch bestimmter, indem er sagt: „Denn ist schon *Calotermes* eine der ältesten, vielleicht geradezu die älteste unter den jetzt lebenden Insektengattungen, so würde das etwa in ihren Jugendzuständen erhaltene Bild ihrer Vorfahren eine ähnliche Bedeutung für die Klasse der Insekten beanspruchen dürfen, wie Nauplius für die Crustaceen.“ Darauf hin hat Fritz Müller diese Larven einer genauen anatomischen Untersuchung unterworfen, deren Resultate in Bezug auf Flügelbildung wir schon oben (p. 135) benutzt haben. Hier interessiren uns namentlich die Angaben über die vasa Malpighii und zwar vorerst auch nur bei den Imagines. Während nach Lespès <sup>3)</sup> sich bei *Termes lucifugus* 8 Harngefässe vorfinden, hat *Calotermes* nach Müller 6 oder 8, und „bei vielen Arten von *Termes* und ebenso bei *Eutermes* und *Anoplotermes* bleibt die Zahl der Harngefässe zeitlebens auf 4 beschränkt.“ Sonach zeigen auch in diesem wesentlichen Merkmale die Termiten im Allgemeinen noch den Urzustand und stehen somit dem Protentomon sehr nahe. Aber gerade wegen dieses Umstandes wird man sie keiner andern Gruppe unterordnen, vielmehr als eine besondere, den Käfern u. s. w. gleichwerthige Ordnung auffassen müssen, welche man in der Nähe der Orthoptera von dem gemeinsamen Stammbaume entspringen lassen kann.

Die Psocina und Embidae, gewöhnlich als Corrodentia zusammengefasst, lassen leider brauchbare anatomische Fingerzeige so gut wie gänzlich vermissen. Nach Nitzsch <sup>4)</sup> besitzt *Psocus* 4 freie vasa Malpighii; über Embis habe ich keine Unter-

<sup>1)</sup> Beiträge zur Kenntniss der Termiten. Jenaische Zeitschr. VII 1873, p. 336.

<sup>2)</sup> Fortsetzung der eben citirten Arbeit. Jenaische Zeitschr. IX 1875, p. 241—64, Tab. X—XIII. Die angeführte Stelle befindet sich auf p. 242.

<sup>3)</sup> Recherches sur l'organisation et les mœurs du Terme *lucifuge*. Annal. Scienc. natur. 4. Sér. Zool. V 1856, p. 227—282, Tab. III.

<sup>4)</sup> Ueber die Eingeweide der Bücherlaus etc. Germar's Magazin f. Entom. IV 1821, p. 277.

suchungen in der Literatur vorgefunden. Bis diese vorliegen, wird man gut thun, die Stellung dieser beiden Familien unentschieden zu lassen. Ein relativ hohes Alter wird ihnen übrigens durch das 8—9ringlige Abdomen in Verbindung mit gleichartigen Flügelpaaren bezeugt. Die Thysanoptera endlich weisen gleichfalls noch 9 Hinterleibsringe auf, gehören aber sonst wohl in die Nähe der Hemiptera; wenigstens stehen sie ihnen in der Bildung der Mundtheile näher als irgend eine der betrachteten Klassen. Enorme Abweichungen sind natürlich auch hier zu verzeichnen, lassen sich aber vorläufig in ihrem Werthe noch nicht beurtheilen.

Die flüchtige Behandlung der erwähnten Familien, welche man als Ueberbleibsel einer früheren Epoche der Erdgeschichte besonders genau studiren müsste, rechtfertigt in etwa der Eifer der Embryologen, über die Ontogenese derselben so gut wie nichts zu sagen. Von Termes behauptet Metschnikoff<sup>1)</sup>, es treten im Bereiche des Hautfaserblattes „urwirbelartige Körper“ auf. Hieraus lässt sich auf eine Entwicklung mit äusserer Keimstreife schliessen. Ueber die Ontogenese der Thysanopteren liegen Mittheilungen Ulianin's<sup>2)</sup> vor, welche darthun, dass sich bei Thrips und Phloeothrips ein innerer Keimstreif zeigt und demzufolge auch eine spätere Umwälzung des Embryo und eine Schliessung seines Rückentheiles durch die äussere und innere Hülle statthat. Dies Verhalten spricht ebenfalls sehr für den engen Zusammenhang der Blasenfüsse mit den Halbfüglern.

Der generelle Stammbaum<sup>3)</sup> der Insekten ist zunächst mit Rücksicht auf den Modus der Ontogenese construiert worden. Hiernach sind die Gruppen mit innerem Keimstreife: Amphibiotica und Hemiptera von den übrigen Insekten abgetrennt und zwar auf Grund des allgemeinen Körperbaues schon an der Wurzel.<sup>4)</sup>

<sup>1)</sup> Myriapoden, p. 277.

<sup>2)</sup> Untersuchungen über die Entwicklung der Physapoden. Moskau 1874. Die russisch geschriebene Arbeit ist mir nur zugänglich durch das dankenswerthe Referat von Hoyer in Hofmann und Schwalbe's Jahresbericht f. 1874, p. 392—395. Ueber die Bildung der einzelnen Organe scheint Ulianin keine Angaben gemacht zu haben.

<sup>3)</sup> Ich bemerke ausdrücklich, dass ich hiermit nur eine erste Aufstellung desselben versuche, die als solche äusserst hypothetisch sein muss, immerhin aber einigen Nutzen haben wird.

<sup>4)</sup> Ob die Berücksichtigung der Keimstreifförmigkeit wirklich in dem Maasse zulässig ist, stelle ich in Frage. Dies thue ich namentlich deswegen, weil ich

Im Uebrigen leiteten hauptsächlich die schon oben (p. 128) dargelegten Erwägungen, denen zufolge es lediglich darauf ankommen muss, zu sehen, was sich überhaupt noch von dem Protentomon in den Specialstammformen erhalten hat, nicht aber, wie weit die Abänderung derselben gediehen ist. Ich habe daher nächst der Ontogenese mein Augenmerk auf die Zahl der Hinterleibsringe und der vasa Malpighii gerichtet, indem ich mir sagte, es liege kein Grund vor, eine Verkürzung und nachherige Verlängerung des Abdomens irgendwo a priori anzunehmen, vielmehr müsse man, falls nicht die schlagendsten Beweise des Gegentheils vorlägen, an eine stetige Verkürzung, geschehe sie auch nur im Interesse der Bewegungsfähigkeit, denken. Von den vasa Malpighii aber scheint mir festzustehen, dass sie ein der Anpassung wenig unterworfenen Organ sind, da die Excretion im Wesentlichen bei allen Insekten eine annähernd gleiche sein wird. So ist eine Vermehrung ihrer Zahl wie bei den Orthoptera zugleich mit einer enormen Verkürzung der einzelnen Schläuche verbunden und so wird auch die ganze Abänderung, welche sie erfahren haben, wohl nur eine Wirkung der correlation of growth gewesen sein.

---

auf Grund der Arbeit von Chun über die Rektalpapillen, wie schon oben angedeutet, die morphologische Gleichwerthigkeit aller dieser Gebilde von Neuem nachgewiesen sehe. Nun hat Chun durchaus nicht den Beweis dafür geliefert, dass diese boutons charnus das sind, wofür er sie ausgibt, nämlich Drüsen, hat im Gegentheil durch seine Angaben dafür gesorgt, dass man sie mit Leydig jetzt erst recht als physiologisch fragwürdig bezeichnen muss. Erfüllen aber dieselben Organe bei den Larven der Libellen u. s. w. ihren Zweck als Darmkiemen, was zweifelsfrei dasteht, so wird man dazu geführt, sie für wahre Homologa der Rektalpapillen zu halten und anzunehmen, dass diese eigenthümliche Localisirung des Darmepithels nur Einmal und zwar bei den Imagines zuerst auftrat und sich später bei den ohnehin in vielen Punkten nachweisbar secundären Larven der Libellen dem Zwecke der Athmung anpasste. Hiermit würde auch der Umstand gut zu vereinigen sein, dass bei den Schmetterlingsraupen u. s. w. als im Allgemeinen palingenetischen Larven diese Organe fehlen, während die Imagines sie in grosser Anzahl besitzen. Während also Gegenbaur, welcher ebenfalls in den besprochenen Gebilden Homologa erblickt, seinen übrigen Anschauungen gemäss ganz consequent die Darmkiemen der Libellen als vergleichsweise alt hinstellt und aus ihnen die Rektalpapillen herleitet, sehe ich in den ersteren nur eine weitere, specifischen Zwecken dienstbare Ausbildung eines von den meisten Imagines (aus einem einstweilen noch unbekanntem Grunde) erworbenen Einrichtung, welche diesen gegenwärtig vielleicht überflüssig ist. Ist diese Ansicht richtig, so dürfen allerdings die Hemipteren, denen bekanntlich die boutons charnus gänzlich fehlen, nicht unmittelbar zu den Amphibioten gestellt werden. Ich begnüge mich aber vorläufig damit, auf diesen Punkt aufmerksam gemacht zu haben.

Um nun in Bezug auf diese beiden Punkte den Ueberblick zu erleichtern, habe ich die einzelnen Stammformen, welche in den bezeichneten Merkmalen übereinstimmen, auf ein und dieselbe horizontale Linie gestellt, so dass z. B. das *Protocoleopteron* am Weitesten von dem *Protentomon* entfernt steht, während das *Protodipteron* und *Protohemipteron* demselben noch viel näher sind. Dies schliesst natürlich nicht aus, dass unter den gegenwärtig lebenden Käfern manche noch in ihrem Bau dem Urinsekt viel treuer geblieben sind, als manche Fliegen oder Halbflügler. Andererseits habe ich die Trennung der Specialstammformen einzig und allein mit Rücksicht auf die *vasa Malpighii* vorgenommen, so dass hiernach also Fliegen und Käfer sich von den andern Nachkommen des *Protentomon* früher losgelöst haben, als diese unter sich in Gruppen zerfielen. Ferner habe ich, um die Wirkung einer durch ähnliche äussere Umstände veranlassten, gleichgerichteten Anpassung zu veranschaulichen, die Insekten mit bissenden Mundtheilen auf die linke, den Rest auf die rechte Seite gebracht; hierbei machen nur die *Amphibiotica* wegen ihrer Ontogenese eine Ausnahme. Den Stamm vertritt nach der einen Richtung hin das *Protorthopteron*, nach der andern das *Protoneuropteron*. Die *Lepidoptera* habe ich auf Grund der Charakteristik ihrer Stammform (vgl. p. 176) durch die *Trichoptera* mit den *Neuroptera* in Verbindung gesetzt, was freilich die Ontogenie noch gutheissen soll. Dass die *Termitina* in die Nähe des *Prothymenopteron* gerathen sind, mag andeuten, dass ausser dem Staatenleben auch noch andere Analogien zwischen ihnen und den Hautflüglern bestehen.

Mit Bezug auf die Palaeontologie hebe ich hervor, dass, so weit meine Kenntnisse reichen, die Dipteren zur Zeit des Auftretens der ersten Käfer und Halbflügler noch nicht aufgefunden worden sind, während sonst im Allgemeinen keine erheblichen Einwendungen zu machen sein werden. Eine genauere Berücksichtigung derselben liegt übrigens ja nicht im Plane der Arbeit und würde selbst dann nur gemäss den auf p. 126 aufgestellten Sätzen erfolgen können.

## III.

Nachdem ich im Vorhergehenden den Versuch gemacht, von dem Protentomon alle Insekten (mit Ausnahme der Thysanuren) abzuleiten, bleibt mir noch übrig, diesem Stamminsekt selbst den ihm gebührenden Rang im Systeme einzuräumen. Dass es zu den Würmern in Beziehung stehe, hat von jeher als selbstverständlich gegolten, so lange man überhaupt phylogenetischen „Speculationen“ huldigt; nur hatte man vielfach die Meinung an den Tag gelegt, es sei durch Vermittelung der Crustaceen und nicht direct mit ihnen verwandt. Wenn man sich aber vergegenwärtigt, dass Krebse und Tracheenthiere ausser der Gliederung der Beine oder genauer gesagt Körperanhänge nichts mit einander gemein haben, was nicht auch einer Reihe von Würmern zukommt, im Uebrigen aber Differenzen erheblicher Art aufweisen, so sollte man sich billig eher fragen, wie man überhaupt zur Idee der Verwandtschaft beider Gruppen gekommen sei. So lange noch Annulata, Crustacea und Tracheata unter einem Rubrum auftraten, war Alles in Ordnung; später schaffte man die Ersteren zu den Vermes, liess aber die beiden andern Gruppen als Arthropoda ungestört neben einander und brachte sie dann, als die Lehre von der natürlichen Verwandtschaft in der Praxis Eingang fand, in das Verhältniss der Subordination. Was nun die Tracheata vor Allem charakterisirt, ist das Vorhandensein <sup>1)</sup> 1) der Tracheen, 2) der vasa Malpighii <sup>3)</sup> der Speicheldrüsen. Somit spitzt sich die Frage dahin zu, ob eine Theorie, welche eine getrennte Ableitung der Tracheenthiere von den Würmern verlangt, im Stande ist, das Auftreten dieser Organe in ihrer Gleichzeitigkeit zu erklären. In dieser Hinsicht brauchen wir unter Bezugnahme auf die Schilderung des Protentomon und der ontogenetischen Vorgänge bei den Insekten nur die Worte Bütschli's zu den unsern zu machen (l. c., p. 550): „Ich möchte mich nicht von diesem Gegenstand trennen, ohne mit einigen Worten der grossen Aehnlichkeit gedacht zu haben, welche die 11 Paar Einstülpungen der 11 ersten Rumpsegmente in ihrer ersten Anlage mit den Segmentalorganen der Anneliden haben.“ Wir sprechen alsdann die Homologie der

---

<sup>1)</sup> Andere Unterschiede zwischen den beiden Hauptklassen der Arthropoda sind z. B. noch das Fehlen eines Antennenpaares bei den Tracheaten, das auch in der Ontogenese vermisst wird.

Malpighi'schen Gefässe mit Tracheen, Spinngefässen und Speicheldrüsen, wie sie Bütschli nur mit „grösserem Bedenken“ vorschlägt, ebenfalls bestimmt aus und erblicken den Beweis dafür sowohl in ihrer Function, als auch in ihrem Auftreten als Hautdrüsen und endlich in dem Zahlenverhältniss, das sich in der Summe dieser Organwiederholungen ausdrückt. Bütschli<sup>1)</sup> sagt selber (p. 546): „Eigenthümlich bleibt es jedoch immerhin, dass die Zahl dieser sämmtlichen . . . Organe 13 Paar beträgt, gerade so viel Paare als wir [1] Rumpsegmente besitzen.“ Von diesen Excretionsorganen — um einen allgemeinen Ausdruck zu gebrauchen — wird bei *Apis* das erste Paar, welches nachträglich zur Unterlippe in Beziehung tritt, gewöhnlich als Spinngefäss bezeichnet. Indessen macht schon Grube<sup>2)</sup> darauf aufmerksam, dass wahrscheinlich auch Speichel von ihm *secernirt* werde. Bei der *Imago* von *Apis* ist das hintere Speicheldrüsenpaar nach Leydig<sup>3)</sup> dem ebengenannten der Larve homolog, während das vordere die eigentlichen *glandulae salivales* darstellt. Dies kann als ein indirectes Argument dafür angesehen werden, dass auch die echten Speicheldrüsen als Einstülpungen des Ektoderms hierher gehören. Demnach existirten 14 Paar Segmentalorgane, die von Hause aus ihre Ausführöffnung mitten in den Metameren besaßen, allmählich aber dieselbe in die Verbindungshaut zwischen je zwei Segmenten verlegten. Wie *Apis* beweist, ist diese Verschiebung nach vorne zu vor sich gegangen; während aber das 1. Segmentalorgan in der Ontogenese der *Lepidoptera* und *Hymenoptera* noch als *Sericterium* auftritt, scheint es bei den übrigen Insekten in keiner Weise mehr zu fungiren, falls nicht genauere embryologische Untersuchungen das Gegentheil darthun.

Soll nun die angedeutete Homologie wirklich statthaben, so darf die Zahl der Speicheldrüsenpaare zwei nicht überschreiten und ebenso dürfen der Malpighi'schen Gefässe nicht mehr sein, als stigmenlose Segmente am Hinterende des Körpers vorhanden sind. Was den letzteren Punkt angeht, so habe ich schon oben (p. 142) nachgewiesen, wie in allen zur Beobachtung gelangten Fällen die vielen Harnschläuche der *Orthoptera* und

---

<sup>1)</sup> Neuerdings hat Semper unter Berufung auf Kovalevsky's Untersuchungen an *Apis* in den Tracheen gleichfalls Homologa der Segmentalorgane der Anneliden gefunden, ohne Bütschli's Ausspruch wie es scheint zu kennen.

<sup>2)</sup> l. c., p. 64.

<sup>3)</sup> Müller's Archiv 1859, p. 451.

Hymenoptera entweder direct durch Knospung aus den 4 primären hervorgehen oder wenigstens erst secundär für sie auftreten. Bei Larven von *Forficula* habe ich mich von einem ähnlichen Verhalten überzeugt, indem neben den schon vorhandenen, ziemlich langen Gefässen (wahrscheinlich auch hier ursprünglich zwei Paar) kürzere zu finden waren, so dass die Gesamtzahl mit der Grösse der Larven zunahm. Auch für die Amphibiotica und *Termitina* (vgl. p. 202 und 205) scheint ein Gleiches zu gelten. In Betreff der Speicheldrüsen waltet keinerlei Unklarheit ob, da zwar ein Zerfall der ursprünglich jedenfalls schlauchförmigen Drüse in viele traubenförmige Läppchen vorkommt, die Ausführungsgänge aber allemal einfach bleiben. Die Heteropteren, welche mit ihren dreifachen Speicheldrüsen eine für die Theorie gefährliche Ausnahme machen würden, besitzen in Wirklichkeit auch nur ein einziges Paar echter *ductus salivales*. (Vgl. oben p. 144.)

Sonach leiten wir die Tracheata von gegliederten Würmern ab und müssen daher das Protentomon dahin rückwärts verfolgen. Die Ontogenie von *Platygaster* und Verwandten zeigte uns, dass eine vielfach an die *Gastrula* und den *Nauplius* erinnernde Larve vor der Bildung des sog. Keimstreifs auftritt. Wir dürfen hierin getrost eine ontogenetische Wiederholung eines Stadiums sehen, welches denjenigen Würmern, von denen sich die Crustacea und um Vieles später die Tracheata getrennt entwickelten, gemeinschaftlich zukam. Dass die Erinnerung hieran bei den meisten Insekten schon geschwunden ist, beweist das hohe Alter dieser Periode. Wäre uns nun die weitere Phylogenese durch *Platygaster* mit derselben Ausführlichkeit erhalten, so würden wir auch die späteren Stadien und namentlich die Entstehung der *Prototracheas*-Form noch vorfinden. Hier helfen in etwa *Hydrophilus* und *Apis* aus und zeigen, wie zuerst die Antimeren, dann die 18 Metamere und gleich darauf das Nervensystem und die Stigmata entstehen. Somit haben wir den gegliederten Wurm mit homonomen Segmenten und Bauchmark vor uns. Späterhin treten an jedem Metamere die Körperanhänge auf.<sup>1)</sup> Von Tracheen verläutet bis dahin noch nichts; dass aber die Excretionsorgane vor-

---

<sup>1)</sup> Vergl. Kovalevsky, l. c., Tab. VIII, Fig. 11. Bauchfüsse von *Hydrophilus*. Die Füsse der Schmetterlingsraupen, Käferlarven etc. sind also phylogenetisch gerechtfertigt. Dies harmonirt gut mit dem Umstande, dass die farbigen Käferlarven älteren Coleopteren entsprechen und erst später durch Anpassung farblos wurden.

handen sind, beweisen ihre Ausführöffnungen. Wann die Umwandlung derselben in Respirationsorgane vor sich ging, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben. Es ist recht wohl denkbar, dass Anfänge hierzu bereits im Wasser gemacht wurden; sieht man aber, wie alle noch jetzt lebende Imagines, so weit sie wirklich unter Wasser athmen, mit besonderen Vorkehrungen zum Schutze der Stigmen versehen sind, so kommt man zu der Ansicht, dass mit dem Auftreten der Tracheen als solcher die Prototracheasformen mehr und mehr auf's Land wanderten. Wahrscheinlich waren damals schon Beine an allen Segmenten vorhanden. Mit dem — zeitlich viel späteren — Hervorsprossen der Flügel steht eine wichtige Veränderung in Bezug auf die allgemeine Körperform in Verbindung. Wir dürfen nämlich mit Fritz Müller die Flügel als seitliche Fortsätze der Rückenplatten ansehen, wie solche auf jedem Segmente entstehen konnten und vielleicht ursprünglich sämtlich als echte Kiemen (nicht Tracheenkiemen) fungirt haben mögen. Mit der Einführung der Athmung durch Tracheen und der gleichzeitigen Gewöhnung an das Leben auf dem Lande wurden diese aber nicht nur überflüssig, sondern sogar hinderlich, wofern sie nicht zur Locomotion verwendet werden konnten und zu diesem Zwecke an Oberfläche zunahmen. Lubbock <sup>1)</sup> bemerkt hier ganz treffend, die Flügel seien wohl entstanden „to enable the mature forms to pass from pond to pond, thus securing fresh habitats and avoiding in- and - in - breeding.“ Daher könnten sie zuerst nur am geschlechtsreifen Thiere aufgetreten sein und unterlägen jetzt dem Satze von der homochronen Vererbung. Besass nun Prototracheas noch seine sämtlichen Beinpaare zu der Zeit, als dies neue (anfänglich wohl nur passive) Bewegungsorgan sich bildete, so mussten entweder die Flügel an den mittleren Körpersegmenten entstehen, damit das Gleichgewicht erhalten blieb, oder aber, es mussten, wenn aus irgend welchen unbekanntem Ursachen die dorsalen Anhänge des Thorax die Oberhand gewannen, die Beine an den Abdominalsegmenten eingehen, ehe die Flügel wirklich functioniren konnten. Sonach ist die Existenz brauchbarer Flugorgane, wie sie gegenwärtig am Thorax vorliegen, nur dadurch möglich geworden, dass schon vorher (oder spätestens gleichzeitig) das Prototracheas die Zahl seiner Beine auf sechs beschränkte. Ich bezeichne diese flügellose, aber mit Tracheen und nur noch 3 Beinpaaren versehene Form als Archentomon. So

<sup>1)</sup> On the origin and metamorphoses of Insects. London 1874, p. 74.

lange nun noch keine Flügel vorhanden waren, mochte die Umwandlung der Segmentalorgane mit ihrer Harnsäuresecretion in Tracheen, welche Kohlensäure auszuschcheiden begannen, für die Bedürfnisse der Respiration genügen; später jedoch, bei den Zwischenformen zwischen Archentomon und Protentomon, machte der stärkere Verbrauch von Sauerstoff, wie er während des Fluges stattfindet, eine Vergrößerung der luftführenden Organe, in specie also die Tracheenlängsstämme, nothwendig. So darf es uns nicht Wunder nehmen, dass bei Apis, wo die ursprünglichen Hauptvertreter der Athmung zu dem Range von Querstäben an den kolossal angeschwollenen und zu „Blasen“ erweiterten Längsstämmen herabgesunken sind, in der Ontogenese das Stadium der Tracheen als Excretionsorgane (s. str.) nicht mehr vorliegt, vielmehr von den Stigmenanlagen aus die parallel der Hauptaxe des Thieres verlaufenden Ausbuchtungen zuerst entstehen und sich erst nachträglich aus diesen heraus die Queräste bilden.

Hiernach sind folgende Entwicklungsstufen des Protentomon zu unterscheiden:

1) Ungegliederter Wurm, ein gemeinschaftlicher Ausgangspunkt für Tracheata und höhere Würmer; zugleich ein naher Verwandter der Urform für die Crustacea.

2) Gegliederter Wurm mit 18 Metameren, mit wenigstens 14 Paar Segmentalorganen, vielleicht auch mit Mundwerkzeugen in Gestalt von Kiefern; zugleich ein naher Verwandter noch lebender Ringelwürmer.

3) Derselbe Wurm mit ventralen und vielleicht auch mit dorsalen Anhängen an allen Segmenten; noch im Wasser lebend.

4) Derselbe Wurm mit Tracheen und mit heteronomen Segmenten (Anhänge im Schwinden begriffen); Sumpfbewohner. Prototracheas.

5) Prototracheas mit drei Beinpaaren und deutlicher Abgrenzung von Kopf, Brust und Hinterleib; Sumpfbewohner. Archentomon.

6) Archentomon mit zwei Paar Flügeln; Landbewohner. Protentomon.

Was von diesen fictiven Gestalten Fleisch und Blut besessen haben mag, werden ontogenetische Untersuchungen darthun, die zugleich zeigen werden, dass es gerathen war, sie ihrer unverdienten Vergessenheit zu entreissen. So viel scheint mir nach dem Bisherigen sicher gestellt, dass eine directe Herleitung der Tracheata von den Crustacea unmöglich ist; somit wird der Stamm der

Arthropoda aufzulösen sein, während an seine Stelle die zwei neuen Stämme Crustacea und Tracheata als selbstständige Abkömmlinge des grossen Würmerstammes treten müssen.

Es würde sich nun noch darum handeln, innerhalb des Tracheatenstammes die einzelnen grossen Gruppen richtig zu vertheilen und ihre gegenseitige Stellung zu ermitteln. Ich habe bis jetzt nur die Nachkommen des Protentomon besprochen und muss zur Ergänzung noch die Definition hinzufügen, dass ich nur diejenigen Tracheaten als echte Insekten bezeichne, welche sich als Sprösslinge eben dieses Protentomon ergeben. Daraus folgt aber, dass ich sämtliche flügellose Insekten von geflügelten ableite, dagegen diejenigen Tracheaten, bei denen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung nie Flugorgane aufgetreten sind, nicht zu den Insekten rechne. Eine solche Einschränkung des Begriffes „insectum“ mag willkürlich erscheinen, gibt aber doch wegen der präziseren Fassung eine grössere Sicherheit im Gebrauche und ist daher absichtlich von mir gewählt worden. Es kommt nun zuerst in Betracht, wie sich gegenüber den Insekten (in dem von mir bezeichneten Sinne) die *Thysanura* verhalten, über deren systematische Stellung sehr verschieden geurtheilt wird. Ihr neuester Monograph, Lubbock<sup>1)</sup>, trennt sie in zwei grosse Abtheilungen, in die *Thysanura s. str.*, d. h. die *Lepismidae* und Verwandte, und in die *Collembola*, d. h. die *Poduridae* und die ihnen benachbarten Formen. Was die ersteren betrifft, so besitzen sie ohne Ausnahme 10 freie Abdominalsegmente, 8 Abdominalganglien und zum Theile wenigstens 10 Paar Stigmata und 4 vasa Malpighii<sup>2)</sup> — Alles Zeichen von hohem Alter. Doch haben sämtliche Genera bereits Eigenthümlichkeiten erlangt, die zum Theile sogar recht bedeutend sind; hierher gehören die Schuppenbildung bei den *Lepismidae*, der Mangel von Abdominalstigmata bei *Campodea* und das Auftreten einer Zange am Hinterleibsende von *Japyx*. Somit ist keine der bekannten, jetzt lebenden Formen als die älteste zu bezeichnen, am wenigsten aber *Campodea*, zumal sich bei dieser Gattung keine Augen vorfinden. Ueberhaupt treten wirkliche Netzaugen nur bei *Machilis* auf. Weil aber bei *Machilis* auch die

<sup>1)</sup> Monograph of the Collembola and Thysanura. London, Ray Society 1873.

<sup>2)</sup> *Campodea* hat nach Meinert (Annals Mag. Nat. Hist. 1867 XX, p. 376) keine vasa Malpighii, dagegen an derselben Stelle des Enddarmes 16 „rather large glandular cells.“ Offenbar sind dies die Homologa der vermissten Harngefässe, welche sicherlich bei den Larven sich vorfinden.

Mundtheile am deutlichsten den beissenden der echten Insekten gleichkommen, so ist es wohl kaum fraglich, dass eine der Machilis nahe stehende Form in Beziehung zu dem Protentomon steht. Die Schwierigkeit in Betreff der Phylogenie liegt nur darin, zu entscheiden, ob die übrigen Thysanuren jünger oder älter sind, als die genannte hypothetische Gattung. Ehe ich aber hierauf näher eingehe, muss ich noch kurz die Collembola charakterisiren. Hier findet sich zwar auch die Trennung des Körpers in Kopf, Brust und Hinterleib vor, doch sind höchstens 6 Abdominalsegmente vorhanden und auch diese sind bei den Smynthuridae und Papi-riidae nicht scharf gegen einander abgesetzt. Der Springapparat, welcher der ganzen Gruppe ihren früheren Namen verliehen hat, ist ein Anhang des letzten oder vorletzten Hinterleibsringes, somit bei den einzelnen Familien durch gleichgerichtete Anpassung getrennt erworben. Er fehlt gänzlich den Lipulidae und Anuridae, die man mit Rücksicht hierauf, so lange nicht ontogenetische Untersuchungen ein Vorhandensein desselben in früheren Lebensstadien darthun, als die ältesten Familien bezeichnen darf. Ueber die anatomischen Verhältnisse herrschen viele Unklarheiten und Widersprüche bei den einzelnen Autoren. Malpighi'sche Gefässe vermisst Lubbock gänzlich, während nach Nicolet sechs vorhanden sein sollen.<sup>1)</sup> Die Anzahl der Stigmen wird gleichfalls sehr verschieden angegeben, doch scheint mir aus der Darstellung Lubbock's hervorzugehen, dass wirklich spezifische Differenzen bestehen und nicht lediglich auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind.<sup>2)</sup> Sogar das gänzliche Fehlen von Athmungsapparaten hat bei diesen kleinen Thierchen nichts geradezu Befremdendes, weil ihrem an und für sich wohl nicht bedeutenden Bedürfniss nach Luft die Respiration durch die Haut Genuge leisten mag. So viel steht jedoch mit Rücksicht auf die sonstigen Eigenthümlichkeiten

<sup>1)</sup> Lubbock spricht sich über die Resultate seiner eigenen Zergliederungen von Smynthurus, Tomocerus und Orchesella etwas unbestimmt aus. „I think there are no Malpighian vessels“ (l. c., p. 74).

<sup>2)</sup> Smynthurus soll nach Lubbock's Untersuchungen zwei Stigmen besitzen, welche sich unmittelbar unter den Antennen, an der Unterseite des Kopfes befinden (l. c., p. 77), doch fühlt er das Unwahrscheinliche seiner Angabe selbst recht wohl. Die Abbildungen, welche er gibt, sind durchaus nicht darnach angethan, diese Abnormität glaubwürdig zu machen, so dass in diesem Falle die Behauptung von Olfers, die Stigmata lägen im Prothorax, als die richtigere anzuerkennen sein wird. Nach Nicolet befänden sich bei Achorutes die Stigmata an den 4 ersten Abdominalsegmenten, während der Thorax keine besitzt; dies ist ebenfalls wenig wahrscheinlich.

im Körperbaue fest, dass der Mangel an Tracheen ein nachträglicher, durch Anpassung entstandener ist, und dass die Collembola von einer mit Tracheen und Stigmen versehenen Form abzuleiten sind. Hiernach muss die ganze Gruppe als verhältnissmässige und vermuthlich als ein vielfach modificirter Seitenzweig der echten Thysanura aufgefasst werden. Jedenfalls ist die Möglichkeit der Ableitung sämmtlicher Insekten von ihnen ausgeschlossen. Dagegen entsteht nun die Frage, ob die Thysanura s. str. directe Abkömmlinge des Protentomon oder des Archentomon oder sogar des Prototracheas sind, d. h. also, ob sie von geflügelten Insekten herkommen oder diesen als gleichwerthige Gruppe an die Seite gesetzt werden müssen oder endlich ihre Vorläufer gewesen sind. Für die letzte Alternative haben sich übereinstimmend Lubbock <sup>1)</sup> und Brauer <sup>2)</sup> ausgesprochen und sind dabei von Campodea als der Urform für alle Insekten ausgegangen. Brauer vergleicht sie geradezu mit der Zoëa der Krebse. Da aber Campodea, wie oben gezeigt, nichts weniger denn einfach gebaut ist, vielmehr namentlich mit Rücksicht auf die Malpighi'schen Gefässe <sup>3)</sup> und die Stigmen als abgeleitet erscheint, so wird sie jedenfalls nicht als Stammform anerkannt werden können. Packard betrachtet als

<sup>1)</sup> Origin etc., p. 91 ff. Das typische Insekt beschreibt Lubbock: „Consisting of a head; a three-segmented thorax, with three pairs of legs; and a many-jointed abdomen, often with anal appendages.“ Er fährt dann fort: „Now, is there any mature animal which answers to this description?“ Natürlich lautet die Antwort: Campodea. Diese selbst wird dann mit einiger Kühnheit weiter rückwärts zu einer den heutigen Tardigraden ähnlichen Form verfolgt und von hier aus mit Hilfe der zu den Rotatoria gehörigen *Lindia torulosa* mit den Infusorien in Verbindung gesetzt!

<sup>2)</sup> Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie. Verhandl. zool. botan. Gesellsch. zu Wien 1869, p. 299 – 318, Tab. X. Brauer lässt die Raupenform der Schmetterlinge u. s. w. keine „ursprüngliche, sondern eine später erworbene“ sein und aus dieser soll dann die „noch tiefer stehende Madenform ableitbar scheinen.“ Charakteristisch ist folgender Passus: „Man kann die Raupen vergleichen mit den fabelhaften Schlaraffen, denen die gebratenen Vögel in das Maul fliegen. Unter solchen Umständen würde selbst *Homo sapiens* . . . bald zur Raupenform herabsinken, wie die Meloëlarve im Bienenstock“ (p. 310).

<sup>3)</sup> In Bezug auf die vasa Malpighii findet sich bei Brauer (l. c., p. 311) die Notiz: „Es ist merkwürdig, dass die Insekten mit zahlreichen Harngefässen in ihren ersten Stadien nur wenige solche Gefässe besitzen, d. h. so lange sie die Raupenform oder die Campodeaform abspiegeln, weil auch die tiefer stehenden Termiten und Poduriden nur wenige Harngefässe im Imago-stadium haben.“ Und nun muss gerade Campodea sich so eigenthümlich verhalten! Uebrigens sind die „Betrachtungen“ Brauer's voll von treffenden

die älteste Form von Tracheaten den Leptus<sup>1)</sup>, eine Milbenlarve „bearing a vague resemblance to the Nauplius form among Crustacea.“ Weil jedoch seine ganze Theorie sich auf die schon oben gewürdigte Ansicht über die Entstehung der Tracheen stützt, so erscheint, nachdem diese als unhaltbar nachgewiesen, eine besondere Widerlegung an dieser Stelle unnöthig.<sup>2)</sup> Wichtiger ist ein Grund, welchen Lubbock unter Berufung auf Meinert's Darstellung der Mundtheile von Campodea und Japyx für seine Theorie vorführt. Er sagt<sup>3)</sup>: „I confess that I feel great difficulty in understanding by what natural process a suctorial mouth like that of a gnat or butterfly could be developed from a powerfully mandibulate type like that of the Orthoptera or Coleoptera. At first the change would be a decided disadvantage; during the period of necessary quiescence the animal would be unable either to feed or to defend itself.“ Da kommt ihm nun Campodea zu Hilfe, „which possesses a mouth neither distinctly mandibulate nor distinctly suctorial, but constituted on a peculiar type, capable of modification in either direction by gradual changes without loss of utility“ (l. c., p. 52). Hiernach würden die Sugentia nicht direct von den Masticantia, sondern Beide von den Thysanura abzuleiten sein. Man braucht aber nur die eingehende Schilderung, welche Hermann Müller von den betreffenden Theilen bei Apis<sup>4)</sup> gibt, zu lesen, um einzusehen, dass wir bei diesem Insekte einen solchen directen Uebergang von rein bissenden zu rein saugenden Mundtheilen verwirklicht finden, wie er, natürlich in nicht völlig

Sätzen über das Verhältniss von Larve und Imago zu einander und über die phylogenetische Bedeutung der Larvenformen, so dass nur ihre zu allgemeine Fassung und eine nicht genaue Fragestellung Brauer daran verhindert hat, die Phylogenie der Insekten richtig darzustellen.

<sup>1)</sup> Ancestry of Insekts, p. 159.

<sup>2)</sup> In den gleich noch näher zu besprechenden embryologischen Untersuchungen Packard's fällt eine Stelle besonders auf, da sie geeignet scheint, den Schlüssel zu den so eigenthümlichen Ideen, wie sie in der Ancestry of Insects uns entgegnetreten, zu liefern. Es heisst dort über Diplax: „On straightening the body out . . . we are strikingly reminded of the general form of the Lepismae, and the inference is strongly suggested, that they [nämlich die Lepismae] are embryonic, degraded Neuroptera and should therefore probably be considered as a division standing at the foot of that sub-order“ (p. 9). Wie man die gerade entgegengesetzten Begriffe embryonic und degraded so ruhig nebeneinander stellen kann, ist mir unbegreiflich.

<sup>3)</sup> Monograph of the Collembola and Thysanura, p. 43.

<sup>4)</sup> Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen, l. c., p. 6 ff.

gleicher, aber doch ähnlicher Weise, während der phylogenetischen Entwicklung der Suggestia statthaben konnte. Es spricht sonach jener Grund durchaus nicht gegen eine Ableitung sämtlicher echter Insekten von dem Protentomon. Im Gegensatze zu der Ansicht Lubbock's erscheinen mir vielmehr die in den Kopf zurückgezogenen Fresswerkzeuge der Thysanura analog den ebenfalls inneren Saugkiefen der Hemiptera als Umformungen der ursprünglich als Ausstülpungen des Kopfpanzers angelegten Mundbeine des Protentomon, wie sie uns noch heute zu Tage, freilich bedeutend vervollkommnet, bei den Masticantia entgegentreten.<sup>1)</sup> So betrachte ich auch aus den schon oben angegebenen Gründen eine der Machilis nahestehende und natürlich schuppenlose Form als das Bindeglied zwischen den Insekten und den Thysanura. Da aber in der Ontogenese der Letzteren Andeutungen von Flügeln durchaus nicht vorzukommen scheinen, so liegt kein Grund vor, sie von dem Protentomon abzuleiten, vielmehr wird man sie dem Archentomon an die Seite zu setzen haben, so dass sich also von diesem aus nach der einen Richtung das geflügelte Protentomon, nach einer anderen der Stammvater der Thysanura und Collembola entwickelte. Nehmen wir dies als feststehend an, so gewinnen wir hierdurch gleichzeitig ein Mittel, das Archentomon in etwa schärfer zu definiren. Da nämlich die Lepismatiden und nach den Untersuchungen Meinert's auch die Campodeen dieselbe Anzahl von Hinterleibsringen besitzen wie das Protentomon und eben so die Lage des atrium genitale auf den Hinterrand des 8. Sternites fällt, so dürfen wir auch dem Archentomon diese Charaktere zuertheilen, so dass das wesentlichste Merkmal desselben in seiner Flügellosigkeit besteht. Indessen ergibt sich doch ein Unterschied zwischen den Thysanuren und den Insekten. Meinert<sup>2)</sup> behauptet nämlich, die drei ersten und bei Campodea auch einzigen Stigmen der Campodeaden gehörten dem Thorax an und zwar „one for each of the thoracic rings.“ Er bemerkt dazu ganz richtig: „This latter peculiarity is unique among insects; for in other cases

<sup>1)</sup> Meinert ist (l. c., p. 363) der Ansicht, bei den Saugern seien „the mandibles and maxillae not articulated with the skull or otherwise connected with it.“ Dies ist entschieden unrichtig, denn sie werden als chitinisirte Theile eben so gut von den Epidermis aus gebildet, wie der Kopfpanzer; nur ist ihre Verbindung mit dem „Schädel“ weniger intensiv und beschränkt sich meist auf dünne und elastische Chitinhäute, welche wohl nur selten bei der Bewegung der Mundtheile eine Rolle spielen werden.

<sup>2)</sup> l. c., p. 365.

where three pairs are to be seen on the thorax, the hindermost pair belongs really to the segmentum mediale or to the metathorax and segmentum mediale in common<sup>1)</sup>, as in Forficula; but in this family the third pair of spiracles belongs unquestionably to the metathorax alone; and when the abdomen is furnished with spiracles (in Japyx) the segmentum mediale has, like the other rings, its own pair, independently of the one belonging to the metathorax.“ Hiernach würde das ursprüngliche prothoracale Stigma des Prototracheas, welches bei den Insekten zum Theile eingegangen ist, zum Theile als Oeffnung der Spinndrüsen fungirt, noch bestehen und somit auch dem Archentomon noch zuertheilen sein.

Ueber die Ontogenese der Thysanura s. ampl. ist bisher nur eine Arbeit Packard's, welche sich auf *Isotoma Walkeri*, also auf ein Collembolon bezieht, erschienen.<sup>2)</sup> Darnach verläuft die Entwicklung mit äusserem Keimstreif, was durchaus nicht unwahrscheinlich ist. Tracheen hat Packard weder beim Embryo noch bei der Larve gesehen. Die Springgabel erscheint kurz nach der Anlage der Beine und hält in der Entwicklung gleichen Schritt mit ihnen. Von dem zweiten Maxillenpaare soll während der ganzen Embryonalentwicklung keine Spur vorhanden sein; da es aber auch bei den Erwachsenen rudimentär ist, so glaubt Packard selbst, ein „more skilled observer“ würde es schon aufgefunden

<sup>1)</sup> Bei Forficula liegt das dritte Stigma in dem Seitentheile des rudimentären ersten Tergites und gehört somit auch seiner Lage nach, ganz abgesehen von den oben geltend gemachten Gründen, zum Abdomen.

<sup>2)</sup> Memoirs of the Peabody academy of science I. 2. 1871. Diese bereits im Juli 1870 druckfertige Arbeit wird vom Autor selbst als fragmentary bezeichnet und ist es in der That auch im höchsten Grade. Auf S. 20 heisst es: The parietal layer [seröse Hülle] of *Isotoma* was readily perceived, but the visceral [Amnion] layer was not detected. Dabei ist aber die seröse Hülle nur ein einziges Mal (auf Fig. 8) und zwar als strukturlose Membran abgebildet worden, ohne dass man in Text oder Zeichnungen etwas über ihr Auftreten und ihren Verbleib erfährt. Trotzdem ist „the growth of the embryo of *Isotoma*, in the most important points, almost identical with that of the Phryganidae,“ bei denen nach Melnikow ja beide Hüllen besonders deutlich sind und lange persistiren. Durchaus gleichwerthig sind die Beobachtungen über *Diplax*, bei denen weder von Keimblättern noch von Embryonalhüllen, noch von Zellen die Rede ist; was Packard Zellen nennt, sind augenscheinlich Theile des Dotters. Nachdem aber Brandt's „admirable paper on the embryology of *Agrion*, *Calopteryx* and certain Hemiptera“ in den Besitz Packard's gerathen ist, heisst es: „we can only infer from the few data given above that *Diplax* and *Perithemis* have the same arrangement of the embryonal membranes“ u. s. w. Die im Januar 1872 druckfertige Entwicklungsgeschichte

haben. Nach einer Mittheilung Ulianin's an Metschnikoff<sup>1)</sup> ist aber bei Poduriden diese Eigenthümlichkeit wirklich vorhanden. Nun zeigt sich nach den Untersuchungen Metschnikoff's über die Entwicklung einiger Myriapoden bei diesen ein durchaus gleiches Verhalten, so dass man, immer die Richtigkeit der Beobachtungen vorausgesetzt, mit Metschnikoff eine nahe Verwandtschaft zwischen den Tausendfüßlern und den Springschwänzen annehmen möchte.

Einstweilen will ich jedoch auf diese Ansicht Metschnikoff's nicht näher eingehen, da ich mir eine Besprechung der systematischen Stellung der Myriapoden und Arachniden überhaupt für eine andere Gelegenheit vorbehalte.

Jena, Anfang August 1875.

---

Memoirs I 3) von *Nematus* weist hingegen in Text und Abbildungen bereits die schönsten Zellen und eine seröse Hülle von seltener Vollendung auf; hier ist der Einfluss der Arbeit von Bütschli über *Apis* eben so wenig zu verkennen, wie bei der folgenden über *Pulex* derjenige der Weismann'schen. Doch ist in keiner Weise irgendwo von Stigmen die Rede. Ich bespreche übrigens nur deswegen die embryologischen Arbeiten Packard's so weitläufig, weil mir daran liegt, das oben über sie ausgesprochene Urtheil zu begründen, und ferner, weil sie Lubbock in seiner Monographie Wort für Wort (sogar die Hinweise auf die Abbildungen fehlen nicht, wohl aber diese selbst) wiedergibt, ohne irgend einen Zweifel in ihre Zuverlässigkeit auszusprechen. Auch Metschnikoff nimmt ihre Resultate ohne Weiteres als völlig sicherstehend hin.

<sup>1)</sup> Entwicklung der Chilognathen, l. c., p. 280.

---

## Erklärung der Abbildungen.

## Taf. VI.

Fig. 1—4. Ideale Darstellung des Protentomon zur Veranschaulichung des Antheiles, welchen die einzelnen Keimblätter am Aufbau des Insektenkörpers nehmen. Entoderm roth, Hautsinnesblatt (Epiderm) blau, Mesoderm grau. Letzteres ist in Fig. 1 durchsichtig gedacht, um die Grenzen der Segmente und die Lage der Stigmen angeben zu können.

Fig. 1. Sagittalschnitt nahe der Mediana geführt. Es sind sämtliche Gliedmaassen des einen Antimeres getroffen. Der Vollständigkeit halber ist die Ganglienreihe, welche nicht in den Schnitt hineinfällt, eingezeichnet. Dagegen sind die Organe, welche dem Mesoderme angehören, nicht angegeben und die inneren Genitalien ebenfalls nicht berücksichtigt; von den äusseren ist nur die Vagina angedeutet.

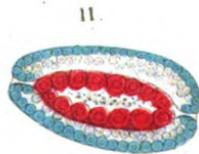
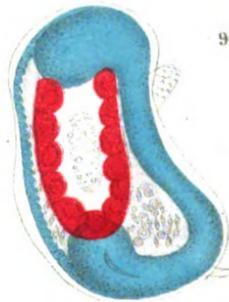
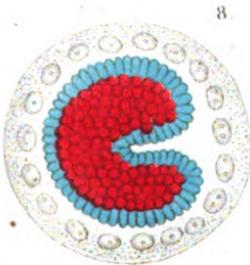
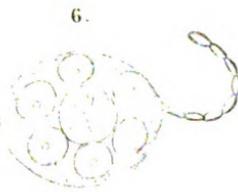
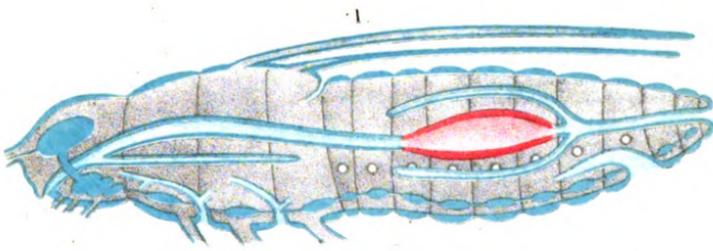
Fig. 2. Querschnitt durch den Meso- oder Methathorax. Er trifft die Aorta, Speiseröhre, Speicheldrüsen, Thoracalganglien, Flügel und Beine.

Fig. 3. Querschnitt durch eines der mittleren Abdominalsegmente. Er trifft das Herz, die vier Malpighi'schen Gefässe, den Magen, die Abdominalganglien und ein Stigmenpaar.

Fig. 4. Querschnitt durch das 8. Abdominalsegment. Er trifft das Herz, den Enddarm, die Längscommissuren des Bauchstranges und die Vagina.

Fig. 5—11. Copien von Zeichnungen Ganin's. Die Originale sind in: Zeitschr. wiss. Zool. 1869. Taf. XXX, Fig. 5, 9, 12, 16; Taf. XXXI, Fig. 7; Taf. XXXIII, Fig. 10, 12. Von den hinzugefügten Farben bezeichnet roth überall das Entoderm, blau in Fig. 7, das Ektoderm, sonst das Epiderm und grau in Fig. 8, 10, 11 das Mesoderm. Weitere Erklärung im Texte.

Taf. VI a, b, c. Stammbäume, deren Erklärung sich im Texte befindet.



P. Mayer del.

Verz. Hermann Dufft, Jena.

Lith. v. E. Giltch, Jena.