

Bericht der Sektion für Paläozoologie.

Versammlung am 20. März 1907.

Vorsitzender: Herr Prof. Dr. O. Abel.

Herr Kustos A. Handlirsch sprach über:

Funktionswechsel einiger Organe bei Arthropoden.

An Beispielen für einen Funktionswechsel von Organen herrscht in der Zoologie kein Mangel: Aus Flossen der Wirbeltiere werden Schreitfüße, aus Flüssen wieder Ruderorgane oder Flügel oder Kletterorgane, aus Haaren Stacheln, aus Talgdrüsen Milchdrüsen usw. Wenige Gebilde aber bieten uns eine solche Fülle interessanter Materiales zu diesem Thema, wie die Extremitäten der Arthropoden. Und darum möchte ich auf diese zunächst Ihre Aufmerksamkeit lenken, um so mehr, als gerade in bezug auf diese phylogenetisch hochbedeutenden Organe noch so manche Kontroverse besteht.

Man unterscheidet bekanntlich zwei wesentlich verschiedene Typen von Arthropodenextremitäten: Den Spaltfuß und das einfache Bein. Ersterer findet sich ganz allgemein in der Reihe der Crustaceen und wird dort mit Recht als Grundtypus betrachtet, während das einfache Bein als typisch für Insekten und Myriopoden, also für die sogenannten „Tracheaten“ angesehen wird.

Ob nun das gespaltene Bein von dem einfachen abzuleiten ist oder umgekehrt, oder ob jeder Typus für sich selbständig entstand, darüber herrschen noch sehr geteilte Ansichten, die zwar meistens von den Forschern nicht deutlich ausgesprochen werden, aber ihren Ausdruck in den verschiedenen Stammbäumen und Systemen finden, denn jene Autoren, welche die Crustaceen oder ähnliche Formen zum Ausgangspunkte für die anderen Arthropoden wählen, denken natürlich an eine Ableitung des einfachen Beines vom Spaltfuß, während die Gegenpartei, welche die Tracheaten von Peripatus ableiten will, entweder gezwungen ist, das einfache Bein als gemeinsamen Grundtypus zu betrachten oder eine diphyletische Abstammung der Arthropoden anzunehmen. Denn eine

Ableitung des Peripatus von crustaceenähnlichen Vorfahren ist bekanntlich ein Ding der Unmöglichkeit.

Ich muß mich hier darauf beschränken, auf einige Momente hinzuweisen, welche dafür sprechen, daß die einfachen Extremitäten der Tracheaten von Spaltfüßen abzuleiten sind: Die wohl schon stark reduzierten und metamorphosierten abdominalen Extremitäten gewisser Tracheaten, wie z. B. *Lepisma*, entstehen aus einem gespaltenen embryonalen Extremitätenhöcker; bei manchen Myriopoden und Thysanuren kommen noch heute Hüftgriffel vor, welche als Rudimente eines zweiten Beinastes betrachtet werden können; die nach Heymons direkt aus embryonalen Extremitätenanlagen hervorgehenden „Tracheenkiemen“ der Ephemeridenlarven sind noch häufig in zwei Äste gespalten; bei palaeozoischen Myriopoden werden Gebilde gefunden, welche lebhaft an Spaltfüße erinnern.

Wir werden also kaum irren, wenn wir den Spaltfuß als Grundtypus der Arthropodenextremitäten überhaupt betrachten und annehmen, daß die ursprünglichsten Arthropoden homonom segmentierte Tiere waren, die auf jedem Segmente mit Ausnahme des Akron, Antennensegmentes und Telson je ein Spaltfußpaar trugen. Und diese Ansicht fand durch die palaeontologische Forschung eine glänzende Bestätigung, indem in letzter Zeit der Nachweis erbracht werden konnte, daß die Trilobiten, die ältesten tatsächlich bekannten Arthropoden, den oben an eine Urform der Gliederfüßer gestellten Anforderungen entsprechen, denn die Beine dieser vom Kambrium bis zum Oberkarbon reich vertretenen Tiere hatten zwei Äste, von denen der eine offenbar zum Schreiten, der andere zum Rudern diente. Außerdem scheinen noch in manchen Fällen separate Anhänge der Atmung gedient zu haben.

Von dieser Basis ausgehend wird es uns nun leicht gelingen, die so enorm verschiedene Ausbildung der Arthropodenextremitäten durch Funktionswechsel, beziehungsweise funktionelle Anpassung an sehr verschiedenen Gebrauch zu erklären. Wir werden leicht begreifen, daß in jenen Fällen, in denen das Gehen zur Hauptaufgabe wurde, also vorwiegend bei den Landbewohnern, der eine Ruderast des Beines zur Reduktion gelangte, daß sich andererseits bei rein pelagischen Formen die ganze Extremität in ein Ruderorgan umwandelte. Es wird uns auch leicht verständlich sein, daß

jene Extremitätenpaare, welche in dem Bereiche des Mundes lagen, später ihre Funktion als lokomotorische Organe einbüßten und zu ganz verschieden gestalteten Fraßwerkzeugen wurden, während sie noch bei Trilobiten den ursprünglichen Spaltfußtypus zeigen. Ähnlich erging es den in der Genitalregion gelegenen Extremitäten, denn auch sie verloren in den meisten Fällen ihren ursprünglichen Charakter gänzlich und wurden zu Tast- oder Haltorganen.

Bei Larven tiefstehender Insekten (z. B. Ephemeriden) wurde eine Anzahl Extremitäten des Abdomen ausschließlich in den Dienst der Atmung gestellt und zu Kiemen umgewandelt. Allerdings hat man vielfach versucht, diese Gebilde, die man schlechtweg Tracheenkiemen nannte, als Neuerwerbungen hinzustellen und so die amphibiotischen Insekten für sekundär angepaßte, aus landbewohnenden Formen entstandene zu erklären und noch heute sind die Zoologen diesbezüglich in zwei Lager verteilt. Ich freue mich daher, einige palaeontologische Daten bieten zu können, welche dafür sprechen, daß diese Kiemen ererbte, durch Funktionswechsel beeinflusste und nicht neu erworbene Organe sind:

1. Bei rezenten Ephemeriden sind Kiemen höchstens auf den ersten 6—8 Segmenten entwickelt, bei permischen Formen dagegen auch noch auf Segment 9.

2. Sind die ältesten und ursprünglichsten Insekten, die Palaeodictyopteren, nach allen Anzeichen auch amphibiotisch gewesen und es gibt unter den Karboninsekten noch Formen, bei denen die genannten abdominalen Atmungsorgane aus dem Larvenleben in das Geschlechtsstadium mit übernommen wurden, was, von ganz vereinzelt Ausnahmen abgesehen, heute nicht mehr der Fall ist.

3. Lassen sich alle heute noch mit echten (primären) Extremitätenkiemen versehenen Insektenformen (Ephemeriden, Perliden, Odonaten, Sialiden, einige Neuropteren) nur auf jene amphibiotischen Ur-Insekten (Palaeodictyopteren) zurückführen, aber nicht auf landbewohnende Formen.

Die Extremitätenkiemen interessieren uns aber noch aus einem anderen Grunde, denn man hat versucht, die Flügel der Insekten von derartigen Organen abzuleiten und gewissermaßen ihre Entstehung auf einen Funktionswechsel zurückzuführen. Hauptsächlich war es Gegenbauer, welcher eine solche Ansicht vertrat; A. Lang

schloß sich ihm an und erst in allerjüngster Zeit erwärmte sich abermals ein Forscher, Woodworth, für diese Theorie, die für alle unannehmbar ist, welche an der Homologie der Extremitätenkiemen und Beine festhalten, denn die Flügel finden sich immer auf jenen Segmenten, welche wohlerhaltene Beine haben. Sind also die Kiemen und Beine homolog, so können erstere nicht mit Flügeln homolog sein. Dieser Schwierigkeit suchte man nun dadurch zu entgehen, daß man die flügeltragenden Thorakalsegmente aus zwei ursprünglichen Segmenten hervorgehen ließ und sich vorstellte, daß die Extremität des einen dieser zwei Segmente zum Flügel geworden sei, während jene des anderen Segmentes als Bein erhalten blieb. Es stellen sich aber einer solchen Betrachtungsweise schwerwiegende Bedenken entgegen, denn die Thorakalsegmente erweisen sich anatomisch (Muskeln und Nerven) ebenso wie ontogenetisch als einfache Segmente. Auch die Palaeontologie gibt uns keinerlei Anhaltspunkt für die Annahme von Doppelsegmenten, denn gerade bei den ältesten Insekten gleichen die höchst einfach gebauten Thoraxsegmente fast ganz den einfachen Abdominalsegmenten und zeigen keine Spur einer Teilung. Alles, was bei rezenten Insekten als Rudiment einer Segmentgrenze aufgefaßt werden könnte, ist sekundärer Natur und beruht auf mechanischen Ursachen.

Es können somit die Flügel nicht durch Funktionswechsel aus Kiemen, beziehungsweise Beinen entstanden sein. Müssen wir aber darum schon annehmen, daß sie Neubildungen sind? Müssen wir annehmen, daß sie durch das bloße Bedürfnis zu fliegen, also durch aktive oder direkte Anpassung im strengsten Sinne entstanden sind, daß sich durch dieses „Bedürfnis“ die Seiten der betreffenden Segmente erweiterten und abflachten? Oder sollen vielleicht durch Variation oder Mutation kleine funktionslose Falten oder Erweiterungen der Thoraxseiten entstanden sein, aus denen dann die Selektion die Flügel schuf, oder soll gar ein „Flugreiz“ die Seiten der Thoraxsegmente gekitzelt haben, worauf diese sofort zweckmäßig reagierten?

Meine palaeontologischen Studien versetzten mich in die angenehme Lage, auch über die Entstehung der Flügel zu einer von den Traditionen abweichenden Ansicht zu gelangen, welche ich

schon an anderer Stelle veröffentlicht habe. Es konnte gezeigt werden, daß die ältesten fossilen Insekten (Palaeodictyopteren) nicht nur im Imaginalzustande mit breiter Basis ansitzende und nur in vertikaler Richtung bewegliche Flügel besaßen, sondern, daß auch die Flügelanlagen ihrer Larven ähnlich beschaffen waren und einfach horizontal abstehende Erweiterungen der Segmente bildeten. Es hat sich ferner ergeben, daß außer an dem zweiten und dritten Thorakalsegmente auch oft noch an dem ersten rudimentäre Flügel vorhanden waren und daß selbst die Abdominalsegmente noch häufig laterale Fortsätze trugen, ähnlich wie wir sie noch heute bei manchen Insekten oder deren Larven finden. Man vergleiche z. B. eine Larve der Blattide *Oniscosoma*, die uns wohl in unzweideutiger Weise beweist, daß diese lateralen Segmenterweiterungen und die Flügel homolog sind.

Aus diesen Tatsachen darf man wohl schließen, daß bei den jedenfalls noch wasserbewohnenden Vorfahren der Ur-Insekten oder Palaeodictyopteren schon irgendwelche Organe an den Seiten aller Segmente vorhanden gewesen sein dürften, aus denen dann durch Funktionswechsel die Flügel entstanden. Und nichts liegt näher, als diese Organe in den „Pleuren“ der Trilobiten zu suchen.

Welche Funktion diese Trilobitenpleuren besaßen, ist mir nicht bekannt, doch läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß es noch keine Flugorgane waren. Vielleicht wirkten sie bei der Fortbewegung im Wasser als horizontales Steuer oder als schiefe Ebene. Es erscheint mir nun ganz gut möglich, daß gewisse Trilobiten zeitweise das Wasser verließen, auf steile Ufer oder Pflanzen kletterten und dann ihre erweiterten Pleuren als Aëroplan benützten, um bequemer und rascher in ihr Element zurückkehren zu können. Funktionelle Anpassung mag dann ihr Teil beigetragen haben, um die „Pleuren“ einiger Segmente besonders zu vergrößern und in vertikaler Richtung beweglich zu machen, wodurch aus dem Aëroplan ein echter Flügel entstand.

Ob die „Pleuren“ bei den Trilobiten selbst entstanden sind oder ob sie bereits bei den jedenfalls annelidenähnlichen Vorfahren dieser Ur-Arthropoden in irgend einer Weise vorgebildet waren, mag vorläufig hier unerörtert bleiben. Das ganz allgemeine Vorkommen der Organe bei den Trilobiten spricht wohl für ererbte Bildungen.

Die hier in Kürze besprochenen Beispiele zeigen uns recht deutlich, wie verschieden sich manche Frage in morphologisch-embryologischer und in palaeozoologischer Beleuchtung ausnimmt, sie zeigen aber auch, daß bei einigem guten Willen beide Richtungen leicht in Einklang zu bringen sind.

Separat-Abdruck aus den „Verhandlungen“
der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft
in Wien (Jahrgang 1907).
