Ueber die Interkalarsegmente der Chilopoden, mit Berücksichtigung der Zwischensegmente der Insekten.[1]

Von

Karl W. Verhoeff (Berlin).

Hierzu Tafel XXIII.

In meinen „Beiträgen zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden“ kaiserl. deutsche Akademie der Naturforscher, Halle 1902, habe ich damit begonnen, die Aufmerksamkeit der Zoologen auf eigenthümliche, bisher nur sehr wenig beachtete Ursegmente am Thorax der Insekten zu lenken, von denen ich das bemerkenswertheste, welches sich zwischen Thorax und Kopf befindet, als Mikrothorax beschrieben habe.

Zahlreiche weitere Beobachtungen nach dieser Richtung bestätigen im Wesentlichen meine damaligen Erörterungen, liessen mir aber zugleich die erneute und gründlichere Untersuchung jener Gebilde der *Chilopoda-Epimorpha*, welche ich als Vorringe oft erwähnt habe, dringend wünschenswerth erscheinen, damit hier die Grundlagen vollkommen klar sind.

Erich Haase hat 1887 in seinen „indisch-australischen Myriopoden I, Chilopoden“ auf S. 9 die Zwischenschilde, scuta intercalaria der *Epimorpha* als „Chitinverdickungen der weichen Verbindungshaut“ bezeichnet, ein Irrthum, der sich schon daraus ergiebt, dass alle diese Platten mit Tastborsten, Nerven, Porenkanälen und oft auch Drüsen versehen sind, abgesehen von den weiter zu besprechenden Eigenthümlichkeiten. Es sind also deutlich ausgeprägte Sklerite, während die Verbindungshäute dergleichen Eigenthümlichkeiten nicht besitzen, auch ihrer ganzen Eigenart nach nicht besitzen können.

[1]) Der Name Interkalarsegment ist auch für das Praemandibularsegment gebraucht worden. Da letztere Bezeichnung ausreicht, so empfiehlt es sich, die erstere für das Praemandibularsegment nicht mehr zu gebrauchen, um Missverständnissen vorzubeugen.

Im Archiv für Naturgeschichte 1896 habe ich selbst, gelegentlich der Bearbeitung der von Escherich in Kleinasien gesammelten Myriopoden mich über die Vorringe der *Epimorphen* kurz ausgesprochen und sie unter Hinweis auf die die Grenze zwischen ihnen und den nachfolgenden Hauptplatten übersetzenden Muskeln, als vordere Abschnürungen der Segmente aufgefasst. Damals habe ich aber vorwiegend die Sternitplatten untersucht und auch nur an wenigen Objekten.

1901 hat schliesslich R. Heymons in seiner „Entwickelungsgeschichte der Scolopender" Bibliotheca zoologica S. 47 die Vorringe zur Sprache gebracht, indem er schreibt: „Abgesehen von den erwähnten beiden Longitudinalnähten gelangt nun auch noch an den Tergiten eine Transversalnaht zur Ausbildung, die in der Nähe des Vorderrandes des Segmentes sich befindet und dort von dem Medianfeld und den beiden Lateralfeldern je einen kleineren vorderen Abschnitt abtrennt (bei *Scolopendra*). Die Transversalnaht fällt im Allgemeinen mit der Insertionsgrenze der dorsalen Längsmuskeln zusammen. Wenn man, wie es neuerdings von Janet 1898 ausgeführt wurde, nicht wie es bisher üblich war, die Intersegmentalhaut, sondern die Insertionslinie der segmental angeordneten Längsmuskeln als morphologische Grenze zweier auf einander folgender Segmente annehmen will, so würde die letztere bei *Scolopendra* durch die beschriebene Transversalnaht auch äusserlich markirt sein. . . . . In physiologischer Beziehung dürfte der Nutzen der Nahtlinien wohl in einer erhöhten Biegsamkeit der Tergite und Sternite zu erblicken sein".

Es geht hieraus mit aller Deutlichkeit hervor, dass Heymons die von mir als Vorringe aufgefassten Körperabschnitte als Nachringe betrachtet, d. h. nicht als Abschnürungen des folgenden sondern des vorhergehenden Segmentes. Gemeinsam aber ist meiner früheren und dieser Anschauung von Heymons, dass die Zwischenringe Abschnürungen der Hauptsegmente sein sollen. Alle diese drei Anschauungen, sowohl die ältere von Haase betr. Zwischenhautverdickungen, als auch meine neuere der Vorringe, als auch Heymons neueste der Nachringe sind unrichtig, wie das Folgende lehren wird.

In meinen Aufsätzen über Tracheaten-Beine habe ich auf die grundsätzliche Wichtigkeit der Unterscheidung direkter und indirekter Muskeln hingewiesen, wobei unter direkten Beinmuskeln diejenigen verstanden sind, welche sich in irgend einem Gliede befestigen und dann an das nächste Glied verlaufen, also nur eine Gelenkstelle durchsetzen, während die indirekten oder Brückenmuskeln zwei oder mehrere Gelenkstellen übergreifen. Am Rumpfe haben wir es mit ähnlichen grundsätzlich wichtigen Gegensätzen zu thun, nämlich direkten und Brückenmuskeln. Doch ist die Begriffsbestimmung dieser Skleritmuskeln eine andere. Der direkte Rumpfskleritmuskel nämlich bleibt an ein und demselben Sklerit und bewegt andere nur indirekt mit, er breitet sich

innerhalb eines Sklerites aus, da diese elastisch sind und sich bogenartig zu biegen vermögen, während die Segmentcylinder der Beine starr und steif sind, daher auch in einem Beingliede, auf sich allein beschränkt, keine Muskeln vorkommen. Ein direkter Rumpfskleritmuskel ist also z. B. in Abb. 1 sm 2 oder lm oder sm. Direkte Rumpfskleritmuskeln streichen über keine Zwischenhäute hinweg. Skleritbrückenmuskeln dagegen greifen über wenigstens eine Zwischenhaut hinweg, in Abb. 1 der Muskel bm oder pm über eine, in Abb. 3 bm 3 über zwei Zwischenhäute, ebenso bm 1. Diese Begriffe zur grundlegenden Verständigung. — Wenn wir es mit drei Beingliedern zu thun haben, so können dieselben entweder durch zwei direkte Muskeln im ersten und zweiten derselben bewegt werden, oder durch einen indirekten, der vom ersten an den Grund des dritten zieht. Ziemlich ähnlich steht es, wenn wir es mit drei hinter einander liegenden Skleriten des Rumpfes, also etwa drei Tergiten zu thun haben. Und ebenso wie drei Beinglieder durch zwei Brückenmuskeln bestimmt werden können, welche im mittleren der drei über einander greifen, indem einer im ersten und zweiten und der andere im zweiten und dritten Gliede liegen [sodass also das mittlere Glied überkreuzt wird], ebenso kann ein mittleres von drei Segmenten oder ein mittleres von drei Skleriten desselben nach beiden Seiten hin scharf abgegrenzt werden, wenn die drei Sklerite durch zwei Brückenmuskeln verbunden werden, von denen der eine durch das 1. u. 2., der andere durch das 2. u. 3. Sklerit ziehen, sodass sie sich im mittleren derselben überdecken oder kreuzen, z. B. in Abb. 3 die Muskeln bm 4 und bm 1.

Unter den *Chilopoden* kommen die Interkalarsegmente[1]) [ich nenne die fraglichen Ringe gleich von vornherein der Einfachheit halber so und im Anschluss an E. Haases „scuta intercalaria“] bei *Scutigeriden* und *Anamorphen* bekanntlich nicht vor, nur eine von Pocock erst kürzlich beschriebene Gattung der Letzteren, *Craterostigmus* besitzt eine Anzahl interkalarer Tergite, während die zugehörigen Sternite vielleicht nur wegen ihrer Kleinheit übersehen wurden. Die *Epimorpha* dagegen sind allgemein im Besitz von Interkalarsegmenten und zwar sind dieselben bei den *Geophiliden* (Abb. 1) allgemein sehr gut entwickelt, die Tergite häufig ungefähr halb so gross wie die der Hauptsegmente, während die Sternite stets beträchtlich kleiner bleiben. Unter den *Scolopendriden* ist die Entwickelung der Interkalarsegmente eine sehr verschiedenartige,

[1]) Diese Bezeichnung hat die Priorität vor „Complementärsegment“ und ist auch an und für sich klarer. Dass ich selbst noch vor wenigen Monaten die alte eingangs erörterte Anschauung der Vorringe vertrat, ersieht man aus meiner Arbeit in den Nova Acta 1903 „über die Endsegmente des Körpers der *Chilopoden, Dermapteren* und *Japygiden* und zur Systematik von *Japyx*“ Mein Vorschlag der Bezeichnung „Pseudometameren“ wird natürlich durch vorliegende Untersuchung überflüssig.

doch kann man im Allgemeinen sagen, dass sie bei den auf Grund anderweitiger Verhältnisse als ursprünglicher geltenden Gattungen (z. B. *Plutonium* und *Cryptops*) besser entwickelt sind als bei den in den meisten Verhältnissen derivateren Gruppen, daher denn bei manchen *Scolopendra*-Arten die Tergite schon recht schmal geworden sind. Die Sternite der Interkalarsegmente sind bei den *Epimorpha* allgemein mehr oder weniger zweiteilig, bei den *Scolopendriden* aber geht das noch weiter. *Plutonium* besitzt noch einfache Theilhälften, bei *Cryptops* zeigt sich aussen eine deutliche Einschnürung (Abb. 6 y), während die Sternithälfte im Ganzen noch einheitlich ist, bei *Scolopendra* aber ist jede Hälfte wieder in zwei Theile zerschnürt. Die Interkalarsegmente der *Geophiliden* stellen sich ihrer Skleriten-Beschaffenheit nach mithin als am deutlichsten und einfachsten ausgebildet dar, wobei noch zu bemerken ist, dass die als Episkutallinien bekannten und wirkliche Nähte (eps Abb. 3 u. 4) vorstellenden Rückenlinien der *Scolopendriden* bei *Geophiliden*, wenigstens in der Gestalt wirklicher Nähte, auch nicht vorzukommen scheinen. Aber auch die Rumpf-Muskulatur der *Geophiliden* ist in ihrer geradezu schematischen Einfachheit ein weiterer, sehr wichtiger Charakter der Interkalarsegmente und sie zeigt uns zugleich aufs deutlichste, dass wir es hier nicht mit einfachen Abschnürungen sondern mit wirklichen Ursegmenten zu thun haben. Die Tergite der Haupt- sowohl als der Interkalarsegmente besitzen bei den *Geophiliden* (*Geophilus* und *Himantarium* habe ich genauer untersucht) eine ganz typische Longitudinal-Muskulatur (lm und lm 1 Abb. 1), welche vom Vorder- zum Hinterrande zieht und sogar in zwei Schichten über einander auftritt, einer genau von vorne nach hinten verlaufenden und einer andern, welche aus schrägen Fasern besteht. Haben wir in diesen zwei Segmenten direkte Longitudinalmuskeln vor uns, so giebt es ausserdem noch eine, weiter nach innen (also unten) liegende Schicht von longitudinalen Brückenmuskeln, welche je ein Interkalar — und ein Haupttergit verbinden (Abb. 1 bm). Abb. 2 zeigt diese Verhältnisse schematisch. Sowohl Haupt- als Interkalartergite sind durch Seitenmuskeln mit den Pleurenplatten verbunden, das Interkalartergit namentlich mit der grossen Pleure pl in Abb. 1, welche als Praeskutellum bekannt ist, das Haupttergit mit dem Stigmenschild stpl und dem Postskutellum pl 1. Bei der Schmalheit der Sternite ist dort kein Raum für eine Longitudinalmuskulatur geblieben, doch konnte ich bei *Cryptops* feststellen, dass ein Brückenmuskel nicht nur aus dem folgenden sondern auch aus dem vorhergehenden Hauptsternit kommt, sodass, da diese sich überkreuzen, eine Verbindung mit beiden benachbarten Hauptsegmenten besteht, welche ebenfalls einen segmentalen Ausdruck giebt. Weit deutlicher finden wir das aber an den Rückenplatten der *Scolopendriden*, die eine von den *Geophiliden* beträchtlich abweichende Muskulatur aufweisen, die ihre Eigenartigkeit offenbar unabhängig von der Muskulatur jener entwickelt hat.

Zunächst fällt uns bei *Cryptops* auf, dass typische Longitudinalmuskeln fehlen, während ich schräge sm 1 nur an den Haupttergiten vorfand, dabei aber schon stark nach der Seite gerichtet. Andere kleinere Seitenmuskeln kommen in den Ecken vor. Besondere Pleurenmuskeln pm kommen vor, sind aber in Abb. 3 meist nicht angegeben. Die grossen Hauptmuskeln der Tergite sind sämmtlich Brückenmuskeln und zwar solche, welche mehrere Segmente durchziehen.

Der Brückenmuskel bm 1 zieht vom Interkalartergit-Vorderrande aus durch Interkalarsegment, folgendes Hauptsegment und das weitere Interkalarsegment, sich an die hintere Tergitgrenze desselben befestigend. In ähnlicher Weise verläuft bm 2 und bm 3 durch zwei Hauptsegmente und ein Interkalarsegment, indem sie sich in dem hinteren der beiden Hauptsegmente hinter der Mitte des Tergites befestigen, bm 2 mehr innen, bm 3 mehr aussen, bm 4 verbindet ein Haupttergit mit einem dahinter liegenden Interkalartergit, indem dieser Muskel vorne nach innen zu abgekürzt ist. Die Interkalarsegmente werden bei *Cryptops* also aufs Ausgeprägteste mit beiden benachbarten Hauptsegmenten verbunden, theilweise auch noch mit weiter abliegenden Segmenten. Ihre beiden Grenzen, sowohl Vorder- als Hinterrandlinie sind durch longitudinale Brückenmuskeln charakterisirt. Jedes einzelne Interkalarsegment kann also weder zu seinem vorhergehenden noch zu seinem folgenden gerechnet worden, sondern ist eben ein eigenes, selbstständiges. Trotz der Verschiedenheit der Rumpfmuskulatur der *Scolopendriden* und *Geophiliden* führen beide zu dem gleichen Schlusse, segmentaler Selbstständigkeit der Interkalarringe.[1])

Was die Verbreitung der Interkalarsegmente bei ein und demselben Thiere betrifft, so muss eine Thatsache hervorgehoben werden, die wenn auch vielleicht nicht ganz unbekannt, so doch jedenfalls nicht gebührend gewürdigt wurde, nämlich das Fehlen der Interkalarsegmente am Kieferfuss- und ersten beintragenden Rumpfsegment bei allen Chilopoden. Am 2. bis vorletzten Beinpaarsegment dagegen beobachtete ich vorgelagerte Interkalarsegmente bei allen daraufhin untersuchten *Epimorphen*. Vor dem Endbeinsegment scheint ein Interkalarsegment bei allen *Geophiliden* vorzukommen, während es bei den *Scolopendriden* fehlt.

Die vier grossen Gruppen der *Chilopoden* können nicht als über, sondern nur als neben einander verlaufende Zweige betrachtet werden, da bei jedem derselben eine mehr oder weniger starke Mischung von ursprünglichen und abgeleiteten Charakteren zu finden ist. Abstufungen über einander finden wir dagegen innerhalb dieser Gruppen. Bei den *Geophiliden* entspricht z. B. die

[1]) Auch vom embryologischen Standpunkte aus muss der Muskulatur zur Bestimmung der Segmente eine grosse Bedeutung beigelegt werden, da sie mesodermalen Ursprungs ist. Sklerite als ektodermale und Muskeln als mesodermale Gebilde führen uns aber zu gleichen Ergebnissen.

Segmentzunahme der fortschreitenden phylogenetischen Entwickelung, wie zuerst Erich Haase richtig erkannte und in seinem Elongationsprinzip zum Ausdruck brachte. Ob aber die Zahlen 21 und 23 der *Scolopendriden* oder 15 der *Anamorpha* ursprünglicher sind, ist schwer zu entscheiden, da es eben verschiedene Hauptgruppen sind, zwischen denen wir keine genügend vermittelnde Gattungen kennen. Immerhin kann die *Scolopendriden*-Gattung *Plutonium* als eine solche bezeichnet werden, welche den Ur-*Chilopoden* im Ganzen besonders nahe steht (natürlich aber nicht in allen Merkmalen).

Die obige Erörterung der Interkalarsegmente zeigt uns, dass der Rumpf der *Chilopoden* ursprünglich aus **Doppelsegmenten** besteht und zwar in der Weise, dass jedes beintragende Segment (abgesehen von den erörterten Ausnahmen) mit einem vor ihm liegenden beinlosen in eine etwas nähere Beziehung tritt, die darin besteht, dass die äusserliche Absetzung zwischen Interkalarsegment und hinterliegendem Hauptsegment geringer und die Intersegmentalhaut schmäler ist als zwischen diesem Interkalarsegment und seinem vorhergehenden Hauptsegment. Es sprechen hierfür auch die beschriebenen Brückenmuskeln der *Geophiliden*. Gleichwohl sind diese Doppelsegmente nicht so eng vereinigt als die bekannten Doppelsegmente der Diplopoden.

Wir können uns aber mit gutem Grunde einen myriopodenartigen Ur-Tracheaten mit Doppelsegmenten vorstellen, von welchem ausgehend wir einerseits zu den *Progoneaten*, andererseits zu den *Opisthogeneaten* gelangen. Bei den Ersteren wurden die Doppelsegmente in den Rumpftheilen stark vereinigt, sodass sie bei den *Diplopoden* mehr oder weniger einheitlich wurden, während beide Segmente Beinpaare und im Zusammenhang damit auch Stigmen- und Ganglienpaare erhielten, während bei den Letzteren im Gegentheil die Rumpftheile getrennt blieben, aber Beine und daher auch Stigmen- und Ganglienpaare nicht zur Ausbildung gelangten.

Die Interkalarsegmente erhielten sich am besten bei allen *Geophiliden* und einigen *Scolopendriden*, bei anderen *Scolopendriden* wurden sie zwar auch beibehalten, aber schon merklich abgeschwächt. Unter den *Anamorpha* hat nur *Craterostigmus* einige Interkalarsegmente bewahrt, während sie sonst verloren gingen. Bei *Scutigera* erloschen sie ebenfalls völlig.

Da nun *Scutigera* und die *Anamorpha* den Insekten nach Segmentzahl und vielen andern Merkmalen näher stehen als die *Epimorpha* oder doch wenigstens sicher näher als die *Geophiliden*, so könnte es von vornherein als unwahrscheinlich gelten, dass bei der Entwickelung und Umwandlung von chilopodenartigen Formen in *Hexapoden* die Interkalarsegmente erhalten geblieben sein sollen, da diese Umwandlung doch als einen Hauptcharakter den Uebergang von der gestreckten Körperform in eine etwas gedrungenere enthalten muss. Es handelte sich dabei also um

eine gewisse Rumpfzusammendrängung. Wenn nun die Interkalarsegmente schon bei manchen *Scolopendriden* sehr klein wurden, so würden sie bei einer solchen Rumpfzusammendrängung (Concentration) sicher meist ganz unterdrückt worden sein.

Da nun bei zahlreichen niederen Insekten Zwischensegmente am Thorax vorkommen, sei es nur vor dem Prothorax oder vor allen drei Hauptsegmenten, oder auch noch am Abdomen und da diese, wie ich zunächst bei *Japyx* zeigen werde, im Princip den geschilderten Interkalarsegmenten der Chilopoden sehr ähnlich sind, so erhebt sich die Frage, als was wir diese Zwischensegmente der Insekten aufzufassen haben, worauf wir sie zurückführen müssen. Dass es echte Segmente sind, muss schon von vornherein nach den vorhergehenden Feststellungen als höchst wahrscheinlich gelten. Es fragt sich aber, haben wir es mit weiter vererbten Interkalarsegmenten zu thun, oder mit umgewandelten, mehr oder weniger verkümmerten Hauptsegmenten?

Auf folgende wichtige Thatsachen sei hier zunächst hingewiesen:

1. Während die Sternite der Interkalarsegmente der Chilopoden allgemein zweitheilig sind, herrschen bei den Zwischensegmenten der Insekten einheitliche Sternite vor, die sogar manchmal an Grösse und Gestalt den Hauptsterniten sehr ähnlich werden (vergl. das Mikrosternum mancher *Lepismiden* und Stenosternum sowie Cryptosternum von *Embia*).

2. Während an den Interkalarsegmenten der Chilopoden niemals quere unpaare Sklerite hinter einander lagern, sind bei Insekten an einem Zwischensegment nicht selten sogar zwei sternale Platten hinter einander anzutreffen, so am Mikrothorax fast aller Dermapteren, am Steno- und Cryptothorax der Japygiden.

3. Den Interkalarsegmenten der *Chilopoden* kommen niemals Stigmen zu, während wir ein ganz deutliches, an anderer Stelle genauer zu besprechendes Stigmenpaar am Cryptothorax von *Japyx* antreffen.

4. Kommen, wie schon gesagt, vor dem 1. beintragenden Rumpfsegmente sowohl als vor dem Kieferfusssegmente der Chilopoden keine Interkalarsegmente vor, sodass diejenigen, welche das Kieferfusssegment dem Prothorax gleichsetzen wollen, für den dem Letzteren vorlagernden Mikrothorax überhaupt kein vergleichbares Interkalarsegment vorfinden.

5. führen uns alle *Anamorphen* und *Scutigera* (in geringerem Grade aber auch die *Scolopendriden*) auf denjenigen Weg, welchen ich für den richtigen halte und den ich auch bereits 1902 einschlug. Hiermit hat es folgende Bewandtniss:

Alle *Anamorpha* (und *Scutigera*) zeigen die Neigung, eine Anzahl bestimmter Rumpfsegmente an Bedeutung gegenüber den andern zurücktreten zu lassen, was ganz besonders an den Tergiten und Stigmen deutlich wird. Bei jedem *Lithobius* kann man sich überzeugen, dass die vorhandenen Stigmenpaare nur an den

grösseren Segmenten vorkommen, während den kleineren sämmtlich die Stigmen fehlen, ferner dass an diesen kleineren, nämlich dem **2.**, **4.**, **6.**, **9.**, **11.** und **13.** die Tergite so auffallend an Grösse hinter denen der benachbarten Segmente zurückstehen, dass man sofort an die Interkalarsegmente erinnert wird. Die Zwischensegmente am Insektenthorax unterscheiden sich nun von einem typischen Hauptsegment hauptsächlich durch 1. die Kleinheit des Tergit, 2. die Kleinheit des Sternit, 3. das Fehlen der Stigmen (ausgenommen den Cryptothorax von *Japyx*), 4. das Fehlen der Beine, 5. das Fehlen der Ganglien. Die geschilderten kleinen Segmente von *Lithobius* aber, welche als verkleinerte Hauptsegmente ausser Frage stehen, unterscheiden sich von den Zwischensegmenten (und Interkalarsegmenten) nur noch durch N. 2, 4 und 5, während sie in N. 1 und 3 mit ihnen übereinstimmen. Sie bilden also einen Theil jenes Uebergangsgebietes, das wir zwischen typischen Hauptsegmenten und den Zwischensegmenten der Insekten erwarten müssen. Den weiteren Uebergang aber können wir uns durch folgende Vorstellungen klarmachen. Aehnlich wie bei den typischen Doppelsegmenten der *Epimorpha* ein Ganglion für zwei Segmente ausreichte, konnte es auch geschehen bei dem Uebergange von chilopodenartigen Formen zu Hexapoden, d. h. die meisten Segmente vereinigten sich zu Doppelsegmenten, wobei dann jedesmal das vordere verkleinert wurde (analog dem von *Lithobius* Mitgetheilten), erst in seinem Tergit, dann meist die Stigmen einbüsste (*Lithobius*), schliesslich auch Beine und Ganglien. Dass Beine verloren gehen mussten, ist ja selbstverständlich, für alle diejenigen wenigstens, die nicht etwa an die Constanz der Lebewesen glauben und dass Insekten von Vielfüsslern abstammen, zeigen ja übrigens die zahlreichen Ueberreste von Segmentanhängen oder die verschiedenen umgemodelten Gliedmassen des Hinterleibes. Demnächst werde ich in einer andern Arbeit zeigen, dass bei *Japyx* sieben abdominale Zwischensegmente vorkommen und zwar vor dem 1.—7. abdominalen Hauptsegment. Mit den drei thorakalen Zwischensegmenten erhalten wir also zehn Doppelsegmente.

Nach dem Gesagten bin ich der Meinung, dass die Zwischensegmente der Insekten verkümmerte Hauptsegmente sind, welche von chilopodenartigen Vorfahren ererbt wurden und sich mit den dahinter befindlichen Hauptsegmenten zu secundären Doppelsegmenten vereinigten, nachdem die Interkalarsegmente der ursprünglichen primären Doppelsegmente bei den *Chilopoden*-Formen meist schon erloschen.

Bei der Vereinigung zu secundären Doppelsegmenten genügte für jedes derselben ein Ganglienpaar.

Diejenigen übrigens, welche sich dieser Anschauung nicht anschliessen und etwa über die fünf obigen Punkte in freilich unhaltbarer Weise hinwegsetzen wollten, würde doch nichts anderes

übrig bleiben, als die Zwischensegmente auf die Interkalarsegmente zurückzuführen.

Da ich nun gezeigt habe, dass auch diese echte Ursegmente sind, so würde diese Frage die Segmentnatur der Zwischensegmente überhaupt gar nicht berühren, da es in jedem Falle echte Segmente sind.

In den Nova Acta 1903 habe ich bereits gezeigt, dass wir bei dem Vorkommen von drei thorakalen Ursegmenten (aber keinen abdominalen) und der Homologie des Endbein- und Cercussegmentes auf eine vollständige Segmenthomologie kommen zwischen vielen niederen *Pterygoten* einerseits und *Anamorphen* andererseits. Jetzt weise ich daraufhin, dass wir auch bei denjenigen Hexapoden, welche wie *Japyx* noch ausserdem sieben abdominale Ursegmente besitzen, auf die *Chilopoden* verwiesen werden, denn wir erhalten dort 3 + 3 und 7 + 7 und 3 also im Ganzen 23 Rumpfsegmente, weniger Mikrothorax macht 22, d. h. eine Zahl, welche liegt zwischen den beiden Zahlen (21 und 23), welche von beintragenden Rumpfsegmenten der *Scolopendriden* bekannt sind.

Also zahlenmässig werden wir bei Nachweis von drei thorakalen Ursegmenten auf die *Anamorpha* (15) verwiesen, bei Nachweis von drei thorakalen und sieben abdominalen auf die *Scolopendriden*[1]) (21, 23). Es dürfte sich kaum etwas finden lassen, was stärker für meine Erklärung der Ursegmente spricht als dies.

In einem folgenden Aufsatze wird *Japyx* genauer behandelt werden.

Gerade so wie von den Anneliden mehrere (mindestens drei) getrennte Reiche von Gliederthieren abzuleiten sind, könnten auch von chilopodenartigen Urformen vielleicht zwei oder mehrere getrennte Hauptstämme ihren Ursprung genommen haben. Auf diesen Gedanken, den ich jetzt nur andeute, werde ich später einmal zurückkommen. Um Missverständnissen vorzubeugen, bemerke ich noch ausdrücklich, dass ich nicht etwa die Insekten von den lebenden *Chilopoden* ableiten will, sondern beide auf chilopodenähnliche Urformen, *Prochilopoden*. Diese müssen zwar den lebenden *Chilopoden* in den meisten Punkten sehr ähnlich gewesen sein, aber verschieden waren sie wenigstens im Metacephalsegment, indem dasselbe noch einfache Beine besass. Diese Beine verkümmerten im Insektenstamm, während sie im Chilopoden-Stamm zu Kieferfüssen umgebildet wurden.

---

[1]) Hinsichtlich der oben eingangs angeführten Mittheilung von Heymons bemerke ich noch, dass diese Zeilen gezeigt haben, dass die Episkutallinien in keiner Weise mit der sog. „Transversalnaht" verglichen werden können, denn letztere steht in wichtiger Beziehung zur Muskulatur, die Episkutallinien aber nicht, ausserdem sind letztere wirklich Nähte, während die „Transversalnaht" diesen Namen eigentlich nicht verdient und jedenfalls an der betr. Stelle ausserdem eine Intersegmentalhaut auftritt.

Es bedarf keiner grossen Prophetengabe, um vorauszusehen, dass die Klärung über die Ursegmente der *Chilopoden* und Insekten in Zukunft zahlreiche Früchte tragen wird und nicht nur zu vielen Untersuchungen einschlägiger Art, namentlich bei zahlreichen Insekten-Gruppen Veranlassung geben wird, sondern uns überhaupt einen Einblick in eine ganze Anzahl von Dingen verschaffen, z. B. Bestandtheile des Thorax mittlerer und höherer Insekten, Organtheile, die bisher räthselhaft waren. Nicht zuletzt aber werden Phylogenie und Systematik eine ganze Reihe neuer Handhaben erlangen, indem nicht nur neue Merkmale herangezogen werden, sondern diese Organtheile auch verständlich gemacht[1]).

Die Paläontologie giebt uns leider sehr wenig Aufschluss über die *Prochilopoden*. Um so mehr verdient eine m. E. von A. Fritsch „Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens" Prag 1899 mit Unrecht zu den Diplopoden gezogene Formengruppe hervorgehoben zu werden, nämlich Euphoberia, von denen er auf S. 22 sagt: „Sternalplatten ungleich gross, die vorderen kurz, ohne Stigma, die grösseren länger mit Stigma". Ob seine restaurirten Abbildungen 331 und 332 richtig sind, ist mir sehr zweifelhaft, namentlich hinsichtlich der Beininsertionen. Sehr interessant ist Abb. 5 seiner Taf. 138 von Euphoberia varians Fr., indem nicht nur der Kopf eine an Scolopendra- oder Lithobius-Köpfe erinnernde Gestalt aufweist, sondern auch der abgebrochene Fühler an *Chilopoden*- und nicht Diplopoden-Fühler. Die Abb. 10 veranschaulicht ein Doppelsegment, das an Geophiliden ebenso gut erinnert wie an manche Diplopoden. Die länglichen Gruben (r Abb. 2) erklärt auch Fritsch als „fragliche Saftlöcher", in der That ist diese Deutung durchaus unsicher. Sehr schön sind an Abb. 5 und 9 die Interkalarsegmente zu sehen. Haben wir es in den *Euphoberien* aber mit chilopodenartigen Thieren zu thun, so würde das ein sehr hohes Alter jener Interkalarsegmente anzeigen, wie sie die niederen *Scolopendriden* und die *Geophiliden* uns vorführen. Fritsch giebt von seinen *Euphoberien* „etwa 33" und „etwa 37" Rumpfsegmente an. — Seine Tafel 137 scheint heterogene Elemente zu enthalten. Jedenfalls lohnt es sich für Paläontologen, diese Gruppe künftig besonders gründlich ins Auge zu fassen.

25. Juli 1903.

---

[1]) In No. 695 (März) 1903 ist der zoologische Anzeiger mit einer gegen mich gerichteten „„Kritik"" von Börner beglückt worden, die so vielseitig ist, dass ich schon in mehreren Aufsätzen gelegentliche Berichtigungen zu derselben bringen konnte. Dort heisst es u. A. ich hätte „die zoologische Welt mit der Scheinentdeckung eines vierten Thorakalsegmentes der *Hexapoden* in

Erklärung der Abbildungen:

Tafel XXIII.

Allgemein gelten folgende Abkürzungen:

lm = Längsmuskeln,
sm = Schrägmuskeln,
bm = Brückenmuskeln,
pm = Pleurenmuskeln,
st = Stigmen,
pl, pl 1 = Pleurite,
eps = Episkutallinien.
K = Tergit des Kieferfusssegmentes,
ht = Haupttergite,
it = Interkalartergite,
hs = Hauptsternite,
is = Interkalarsternite,
tr = Tracheen,
stpl = Stigmenschilder,
Kf = Kieferfuss,
B = beintragende Segmente.

---

allgemeines Staunen versetzt". „Grossartiger Irrthum", „nichtiges Phantom" u. A. sind die Hülfsmittel der Beweisführung! Man sollte meinen, dass, wenn Jemand glaubt beweisen zu können, der Mikrothorax sei kein Segment, er am Schlusse doch sagen würde, was er denn eigentlich sei, d. h. dass Jemand nicht nur Nein sagen würde, sondern auch etwas Positives vorbringe. Gerade im Gegentheil ist aber das was Börner wirklich richtig vorgebracht hat, nur ein Beleg für den Mikrothorax und die Ursegmente überhaupt. Er erklärt die Ursegmente des Thorax dadurch, dass er sagt, jedes Thorakalsegment besitze „ein vorn abgeschnürtes Intersegment". Von dem Widerspruch abgesehen, der darin liegt, dass er einmal die Segmentnatur bestreitet und dann selbst von „Intersegment" spricht, ist ja gar kein Beweis dafür erbracht, dass diese Intersegmente „Abschnürungen" sind. Was soll überhaupt ein solcher Hinweis, wenn gar kein Beleg dafür gebracht wird, was man sich unter „Abschnürungen" vorstellen soll. Schliesslich ist ja jedes Segment in gewissem Sinne eine Körperabschnürung! Bekanntlich entstehen z. B. bei den *Lithobius*-Larven die neuen Segmente durch Sprossung vor dem Analsegment, schnüren sich also ebenfalls ab. Ueber das Ganglien-Dogma sprach ich bereits an anderer Stelle. Man kann natürlich sagen, ich bezeichne als Segmente diejenigen Körperabschnitte, welche Ganglien besitzen, dann erhält man aber eine ganze Reihe von Segmentkategorien, man macht konventionelle Unterscheidungen und lässt allmäliges Verschwinden sowohl wie Verwachsen von Ganglien unberücksichtigt, obwohl man auf die dabei vorkommenden Abstufungen auch wieder Ganglienarten und Segmentarten aufstellen könnte. Weshalb sollte man aber nicht auf das Vorhandensein oder Fehlen von Beinen oder Extremitäten überhaupt oder von Stigmen Segmentgruppen oder Segmentarten unterscheiden können! Derartige Segmentgattungen können wir, wenigstens vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus, überhaupt nicht gebrauchen. Wenn Börner den Ausdruck „Intersegment" anwendet, sollte man meinen, er habe an die Interkalarsegmente der *Chilopoden* gedacht, dann würde aber der Hinweis auf das gänzliche Fehlen eines Interkalarsegmentes des Kieferfusssegmentes seiner Zurückführung auf ein solches völlig den Boden wegnehmen. Die Muskulaturverhältnisse hat Börner überhaupt gar nicht behandelt oder doch nur einige belanglose Bemerkungen darüber gemacht. Es ist ferner ersichtlich, dass Börner, der die Muskulatur der Beine nicht richtig verstanden hat, wie aus seinen und meinen Aufsätzen über Tracheaten-Beine hervorgeht, aus der noch verwickelteren der Rumpfsklerite noch weniger den rechten Nutzen gezogen hat.

Abb. 1 und 2 *Geophilus carpophagus* Leach.

1. Vier Segmente aus der Mitte des Rumpfes, Blick von oben auf die Tergite und theilweise auch Pleuren, sowie die entsprechende Muskulatur, bei welcher letzteren der Uebersichtlichkeit halber aber die Muskeln nur auf einer Seite und theilweise auch nur in einem Haupt- oder Interkalarsegment angegeben sind.
2. Schematischer Längsschnitt durch einige Haupt- und Interkalartergite nebst geraden Longitudinalmuskeln.

Dass die Segmentnatur der Ursegmente durch die Muskulatur zum Ausdruck kommt, habe ich für den Mikrothorax bereits dargelegt und Börner hat keinen irgendwie ernsten Versuch gemacht, dies zu widerlegen, es herrscht auch vielmehr nach dieser Richtung vollkommene Klarheit. Die Stigmen des Cryptothorax von *Japyx* hat B. in keiner Weise erklärt, nur eine ganz unmögliche Wanderungshypothese aufgestellt, die jeder thatsächlichen Basis entbehrt und ins Reich der Fabeln gehört. Durch die Sklerite des Hautskelettes wird die Segmentnatur der Ursegmente nicht minder deutlich vor Augen geführt und Börners eigene Abbildungen in dieser Hinsicht widerlegen seine Behauptungen. Dass die Embryologie bisher keinen Aufschluss gab, liegt an der von mir erörterten Natur der Doppelsegmente, ausserdem habe ich einen Fall irrthümlicher Auffassung nach dieser Richtung (Heymons) im Vorigen bereits besprochen. Börner behauptet, dass uns „erst der Vergleich mit Formen wie *Japyx*“ u. s. w. belehren solle, dass der Mikrothox u. d. A. kein Segment sein könne. Demnächst werde ich des Genaueren zeigen, dass gerade im Gegentheil *Jagyx* uns über die Segmentnatur der Ursegmente Aufschluss giebt, vorausgesetzt, dass wir auf vergleichend morphologischem Wege einen Schlüssel für das richtige Verständniss von Hautskelett und Muskulatur gewonnen haben. Zwei Punkte habe ich in der Börnerschen Polemik vollkommen vermisst, meine Widerlegung durch die phylogenetischen Verhältnisse und durch den Nachweis, dass wirklich die Ursegmente etwas „Abgeschnürtes“ seien, wie er behauptet hat! Einer Abschnürung muss doch eine Einschnürung vorausgehen! Wir müssten also Formen haben, bei welchen z. B. vorne am Prosternum ein Stück zunächst durch seitliche Einbuchtungen abgesetzt wird. Dann müssten andere Formen eine Naht zeigen und schliesslich müsste an diese Naht sich eine Zwischenhaut anschliessen. An diese Naht oder Zwischenhaut müssten natürlich die longitudinalen Muskeln vorbeistreichen, da die Ansatzstellen derselben, wie auch Ch. Janet treffend hervorgehoben hat, Segmentgrenzen bezeichnen. Es ist mir aber nicht bekannt geworden, dass irgend Jemand einen derartigen (exacten!) Beweis für die behauptete „Abschnürung“ erbracht hätte! Im Gegentheil treten Mikro-, Steno- und Cryptothorax überall als etwas Eigenartiges und Selbstständiges auf. Die phylogenetischen Verhältnisse sind für Börners Hypothese erst recht ungünstig, denn alle die Formen, welche ein oder mehrere Ursegmente besitzen, sind auch sonst als mehr oder weniger niedere Insekten bekannt und mit Recht anerkannt. An der Basis der lebenden grossen Insektenwelt treten die Ursegmente also überall schon als etwas Gegebenes und von noch ursprünglicheren Vorfahren Ererbtes auf, im einzelnen mehr oder weniger modificirt, je nach Bau und Lebensweise der einzelnen Gattungen. Diese Thatsachen, das bereits Gegebene

Abb. 3 und 4 *Cryptops hortensis* Leach (und *punctatus* C. K.).

3. Fünf Tergite mit ihrer Muskulatur von oben gesehen, übrigens wie in Abb. 1.
4. Mitte eines Interkalartergites und des Vordertheiles eines Haupttergites, zur Veranschaulichung der Episkutallinien und der Zwischenhaut H.

---

und Ererbte der Ursegmente bei den niedersten bekannten *Hexapoden* (*Thysanuren, Dermapteren, Oothecarien, Embiiden* u. A.) muss jedem denkenden Forscher die Frage auflegen, wo stecken bei den Vorläufern der lebenden Insekten, d. h. bei myriopodenartigen Formen diese strittigen Körperringe! Diese Frage habe ich eben zur Genüge behandelt. Börner hat sie nicht nur nicht berührt, sondern er hat uns sogar den direkten Beweis geliefert, dass ihm die Interkalarsegmente der *Chilopoden* unbekannt sind, heisst es doch in seinem Artikel auf S. 301 von *Scolopendra gigantea*, dass „vor den grossen Sterna jederseits noch 2 kleine Plattenstücke liegen, deren morphologischer Werth mir augenblicklich noch nicht ganz klar ist" (abgebildet oben in seiner Fig. 12). Im Vorigen habe ich gezeigt, dass die Zweitheilung dieser Sternithälften secundär erfolgt.

Genau und bei Lichte besehen stellt sich also die „Börner'sche erschöpfende Widerlegung" meines Mikrothorax und überhaupt der Ursegmente als ein auf Trugschlüssen beruhender Irrthum heraus. Seine „Merosternum"-Hypothese hat er inzwischen selbst als unhaltbar erkannt und zurückgezogen, weshalb ich hier nicht mehr darauf einzugehen brauche.

In seinem Buche „Einführung in die Kenntniss der Insekten" Berlin 1889—93 hat H. J. Kolbe auf S. 113—131 ein sehr beachtenswerthes Kapitel über „die Segmentirung des Insektenkörpers" gebracht. So wichtige Gedanken es auch enthält, es scheint wenig beachtet zu sein. (Die Börner'sche Polemik ist ein Beispiel dafür.) An anderer Stelle habe ich mich bereits darüber ausgesprochen. Richtiges und Unrichtiges findet sich in der Erörterung Kolbe's, aber die Hauptsache ist und bleibt der wichtige Grundgedanke der „Complementärsegmente." Der Unterschied zwischen primären Interkalarsegmenten und secundär zu scheinbaren Interkalarsegmenten reducirten Hauptsegmenten war Kolbe zwar nicht bekannt, zumal er wie seine Fig. 49 zeigt, die stigmenlosen Hauptsegmente von *Scolopendra* für den Interkalarsegmenten der Geophiliden homodynam erachtete, also die wirklichen Interkalarsegmente der Scolopendriden nicht beobachtet hatte, aber die Bedeutung der Interkalarsegmente der Geophiliden ist ihm ebenso wenig entgangen, wie die der Symphylen und der Zwischensegmente der Hexapoden. Besonders verdient auch hervorgehoben zu werden, dass er am Abdomen der Insekten solche Ringe unterschied, welche einfach sind, („das 9. und 10.) von den übrigen, welche „je ein Ursegmentenpaar" bilden. Leider hat er keine nähere Untersuchung dieser interessanten Verhältnisse vorgenommen. —

Im zoolog. Anzeiger 1880 hat sich auf S. 167 auch Szeliwanoff (allerdings nur ganz kurz und ohne eingehendere Begründung), für die Doppelsegmentnatur der Rumpfringe der *Geophiliden* ausgesprochen.

In der genannten „Kritik" Börners in No. 695 des zoologischen Anzeigers kommt noch verschiedenes Andere vor, was ich nicht einfach hingehen lassen kann: Auf S. 306 heisst es, dass ich den Trochanter-Muskel der *Geophiliden* „aufs Neue geleugnet" habe und zwar in No. 692 des Zoolog. Anzeigers. Das

Abb. 5 *Scolioplanes crassipes* C. Koch.

Vorderkörper von oben gesehen, 1. B bis 3. B die drei ersten beintragenden Segmente.

---

entspricht nicht der Wahrheit, denn ich habe ihn überhaupt dort nicht erwähnt, da mir in der Litteratur (!) nichts über denselben bekannt geworden war, ich es ausserdem nicht für richtig hielt (aus Prioritätsrücksichten!) über etwas, was mir nur persönlich durch Andere zur Kenntniss gekommen war, ohne Erlaubniss zu schreiben. Das Wichtigste aber ist, dass dieser Muskel für die grossen Hauptfragen der Beingliederung von ganz nebensächlicher Bedeutung ist, da es zunächst auf die gesetzmässigen Lageverhältnisse der Beinmuskeln überhaupt ankommt, nicht auf diesen oder jenen einzelnen Muskel. Inzwischen habe ich in meiner Arbeit über Tracheaten-Beine, Nova Acta Halle 1903, diesen Muskel nicht nur nicht „geleugnet" sondern abgebildet und für mehrere andere Gattungen bestätigt. Es geschah das aber, ehe ich diese unrichtige Behauptung Börners las, zumal auf meiner Arbeit steht „eingegangen am 5. April". Aehnlich steht es mit dem, was Börner über die Hüftmuskeln von *Machilis* schreibt, wobei er auf S. 307 unten sich zu einer derart unfeinen Bemerkung hinreissen lässt, dass ich mich darauf beschränke, die Thatsache festzunageln, dass die „Insertionsabweichung" in Fig 8 der Taf. VII meiner Arbeit 1902 „über den Thorax der Insekten" deutlich genug zu sehen ist. Auch dieser Muskel ist übrigens für die Hauptfragen belanglos.

Das 1. Heft meiner *Chilopoda* in „Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs" ist von Börner ebenfalls angegriffen worden und zwar heisst es, dass „alle die" a. a. O. „besprochenen Fehler, soweit sie sich auf die Myriopoden beziehen" schon in Bronns Werk „zu lesen sind". Zunächst ist dies insofern eine Unwahrheit, als ich in Bronns Werk meine neue Beingliedererklärung leider nicht mehr aufnehmen konnte, vielmehr noch die alte unrichtige, von Börner verfochtene bringen musste, sodann ist von einer Beinglieder-Homologiesirung „der Pro- und Opisthogoneata" (S. 306) erst recht gar keine Rede, da ein Aufsatz von mir über dieses Thema erst hinterher, d. h. Anfang Mai 1903 in den Sitz. Ber. d. Gesellsch. naturf. Fr. erschienen ist! Börner hat also einen „Fehler" aus einer Arbeit „nachgewiesen", die gar nicht existirte!! Was nun die sog. „Fehler" betrifft, die ich wirklich in das Bronn'sche Werk aufgenommen habe, so ist hauptsächlich die Deutung der Mundtheile, besonders der Kieferfüsse und Mundfüsse in Betracht zu ziehen. Namentlich das Coxosternum der Kieferfüsse soll wieder durch den irrigen Begriff der coxae coalitae ersetzt werden. An anderer Stelle habe ich die Mundtheile der *Chilopoden* erneut und und noch eingehender behandelt und man wird daraus ersehen, dass die Anschauung der „Coxae coalitae" ebenso wie verschiedene andere alte, von Börner vertretene Anschauungen über *Chilopoden*-Mundtheile unrichtig sind. Das Sternit der Kieferfüsse im Sinne Börners existirt gar nicht, sondern ist ein Stück Zwischenhaut.

Es ist das Verdienst der C. F. Winter'schen Verlagsbuchhandlung in Leipzig, welche das Bronn-Werk erscheinen lässt, mich auf ein Verfahren Börners aufmerksam zu machen, welches nicht nur unter deutschen Naturforschern sondern wohl unter den Forschern aller wirklichen Kulturnationen als unerhört gelten muss: Börner, nicht zufrieden damit, im Zoolog. Anzeiger die

Abb. 6 *Cryptops punctatus* C. K.

Hälfte eines Interkalarsternites mit Muskeln und angrenzendes Stück des hinterliegenden Hauptsternites.
y = Einschnürung, x x = feine Linien.

---

genannte Polemik gegen mich losgelassen zu haben, „welche an Schärfe der Kritik wohl kaum überboten werden kann“ (C. Winter), hat sich auch noch brieflich an die Verlagsbuchhandlung gewendet und, wie mir dieselbe mittheilt, „sich die erdenklichste Mühe gegeben“, meine Arbeit „zu entwerthen“. Dass die Verlagsbuchhandlung, welche ein solches Verfahren richtig einzuschätzen wusste, es für ihre Pflicht hielt, mich von diesen geheimen Machinationen in Kenntniss zu setzen, ist wohl allein ein genügendes Zeugniss des Vertrauens, das sie mir entgegen gebracht hat, weshalb ich anderweitige freundliche Aeusserungen hier nicht hinsetzen mag. Der C. F. Winter'schen Verlagsbuchhandlung, mit deren ausdrücklicher Erlaubniss ich diese Zeilen schreibe, spreche ich für ihre aufrichtige Gerechtigkeit auch hier meinen wärmsten Dank aus.

Kritik ist in der Welt nicht zu entbehren und es giebt Fälle, wo selbst eine scharfe Kritik am Platze ist. Wenn der Kritiker aber aus eigener Unwissenheit Aussetzungen macht, so arbeitet er gegen sich selbst. Das Börnersche Verfahren ist überhaupt keine Kritik mehr sondern etwas Anderes . . . Wo bleibt da noch das ruhige ritterliche Forschen nach der Wahrheit!? . . .

Verhoeff, Karl W. 1903. "Ueber die Interkalarsegmente der Chilopoden, mit Berücksichtigung der Zwischensegmente der Insekten." *Archiv für Naturgeschichte* 69(1), 427–441.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/52102
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/226113

Holding Institution
MBLWHOI Library

Sponsored by
MBLWHOI Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 20 June 2023 at 15:42 UTC