

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre

Plate, Ludwig

Jena, 1924

ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

V. Kapitel. Gehörorgane der Wirbellosen.

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373)

V. Kapitel.

Gehörorgane der Wirbellosen.

A. Das angebliche Gehör der Wassertiere.

Eine Gehörempfindung entsteht in unserem Ohre dadurch, daß die Schwingungen eines elastischen Schallerregers longitudinale Luftwellen erzeugen, welche bis an unser Ohr gelangen. Die Schwingungen können außer durch Luft noch ungefähr viermal so schnell durch das Wasser und noch schneller durch feste Körper weitergeleitet werden. Sie können bei genügender Intensität auch als Erschütterungen durch die Haut gefühlt, und die Schwingungen des Schallerregers, z. B. einer Darmsaite, können eventuell mit dem Auge gesehen werden. Bei geringer Frequenzzahl (unter 20 Schwingungen in der Sekunde) wirken die Schallschwingungen auf das menschliche Gehörorgan überhaupt nicht mehr ein, sondern üben höchstens als Erschütterungen einen mechanischen Reiz auf die Haut aus. Wenn Tiere auf irgendeinen Schallreiz durch Bewegungen reagieren, so darf daraus nicht sofort geschlossen werden, daß sie ihn gehört haben, sondern es muß zunächst geprüft werden, ob sie nicht die mit dem Schall verbundenen Erschütterungen durch ihre Tastorgane oder den Schallerreger durch Augen wahrgenommen und darauf geantwortet haben. Ich stehe also nicht auf dem Standpunkt von HENSEN, welcher jeden durch Schallwellen ausgelösten Reflex als einen Beweis der Hörfähigkeit ansieht. So hat sich z. B. gezeigt, daß manche Röhrenwürmer, welche keine Statocysten besitzen (*Spirographis Spallanzanii*, *Hydroides pectinata*) und auch *Tubifex rivulorum*, ein in Schlammröhren lebender Oligochät unserer Gräben, sich in ihr Gehäuse zurückziehen, wenn eine tiefe Membranpfeife in einer Entfernung von einigen Zentimetern unter Wasser angeblasen wird, daß sie aber auf für uns schallose Einzelwellen (2—3 Wellen in der Sekunde) von viel größerer Intensität nicht reagieren. Wenn nun in ersterem Falle Wellen, welche wir hören, eine Wirkung ausübten, während solche Wellen, die für uns schallos sind, dies nicht taten, so darf man hieraus doch nicht schließen, daß die Würmer die ersteren gehört haben. Es ist viel wahrscheinlicher, wenn auch nicht streng beweisbar, daß nur ein mechanischer Reiz auf ihre Haut ausgeübt worden ist. Für ein Wassertier liegt im allgemeinen kein Bedürfnis nach einem Gehörorgan vor. Die durch den Wellenschlag hervorgerufenen Geräusche haften an der Oberfläche, denn alle Schallwellen der Luft dringen nur schwer in Wasser ein. Ein Gewehrschuß macht z. B. auf einen untergetauchten Menschen ungefähr den Eindruck, als ob eine Selterswasserflasche geöffnet wird. Die Tierwelt des Wassers ist, abgesehen von einigen gleich zu erwähnenden Ausnahmen, stumm, und die bei der Bewegung von Flossen und sonstigen Organen eventuell auftretenden Geräusche sind sicherlich im allgemeinen äußerst schwach. Es genügt, wenn die von den Wassertieren erzeugten Wasserbewegungen von den Hautsinnesorganen der in der Nähe befindlichen Geschöpfe als mechanische Reize wahrgenommen werden. Es liegt aber kein Bedürfnis nach einer Gehörempfindung für sie vor, weil die Schallwellen der Luft kaum eindringen und unter Wasser selten und nur in geringer Stärke entstehen. Aus diesem Grunde darf man an-

nehmen, daß die Schallwellen bei jenen Würmern nicht eine Gehör-empfindung, sondern eine Hautempfindung ausgelöst haben, und daß die Wirkungslosigkeit der schalllosen langsamen Wellen darauf beruhte, daß sie einen Hautreiz hervorriefen, an den das Tier gewöhnt war. Ebenso liegt die Sache bei Krebsen. HENSEN vertrat die Ansicht, daß *Palaemon antennarius* und *Mysis flexuosus* hören können, weil sie auf Töne mit einem Sprung antworteten, und weil er bei der letzteren Art gewisse Haare der Statocyste (120, 4) bei bestimmten Tönen in Schwingungen geraten sah. Diese Resonanz ist natürlich an sich noch kein Beweis des Hörens. Spätere Untersuchungen haben in der Tat gezeigt, daß auch in diesen Fällen die Tiere nur auf die durch die Töne erzeugten Erschütterungen reagiert haben, denn wenn das Aquarium vollkommen erschütterungsfrei aufgestellt wurde, erfolgte bei keiner Krebsart eine Reaktion. Unter den wirbellosen Wassertieren ist zurzeit für keine Art der Nachweis des Hörvermögens erbracht. Es sollten nach dieser Richtung besonders solche Krebse weiter geprüft werden, welche selbst Töne erzeugen können. Die Arten der Gattung *Alpheus*, *Pontonia* und *Typton* können mit ihren Scheren sehr laut knacken. Manche andere höhere Krebse erzeugen durch Reiben von Chitinfortsätzen Geräusche. Nach den vorliegenden Beobachtungen scheinen alle diese Laute unbeabsichtigte Begleiterscheinungen zu sein, welche keine biologische Bedeutung haben. Es wäre aber doch möglich, daß sie bei der einen oder der anderen Art sich zu Stimmäußerungen entwickelt haben, und dann müßte auch ein Gehörorgan vorhanden sein.

Bezüglich des **Hörvermögens der Fische** gehen die Meinungen immer noch weit auseinander. PIPER fand, daß sich vom Sacculus des Labyrinths eines frisch enthaupteten Hechtes und Aales schon durch schwache Schallreize Aktionsströme zu einem Galvanometer ableiten lassen, während schalllose Erschütterungen unwirksam sind. Manche Forscher haben hierin einen Beweis des Hörens gesehen. Aber diese Ströme beweisen zunächst bloß, daß eine nervöse Erregung bzw. Empfindung ausgelöst wurde, aber sie sagen nichts darüber aus, ob sie taktiler oder akustischer Art war. Die Ströme entstanden auch bei leisem Beklopfen der Glaswände des Aquariums, also durch eine mechanische Reizung, während einfaches Umrühren des Wassers sie nicht hervorrief. Ferner geht aus einer Angabe von PARKER hervor, daß das Labyrinth eines marinen Knochenfisches, *Fundulus heteroclitus*, durch Schallwellen gereizt werden kann. Das Versuchstier befand sich, um Erschütterungen fern zu halten, innerhalb eines Glases in einem Aquarium, auf dessen eine Holzwand eine Stimmgabel aufgesetzt wurde. Wurde der 5. und 7. Gehirnnerv, ferner der R. lateralis vagi durchschnitten und das Rückenmark vom Schwanz bis zum Hals zerstört, um die Empfindlichkeit der Haut auszuschalten, so reagierte das Versuchstier stets auf den Ton einer Stimmgabel durch Bewegen der Brustflossen. Wurde aber der Acusticus durchschnitten, so blieb diese Reaktion stets aus. Es bleibt aber auch hier die Möglichkeit bestehen, daß der Reiz nicht als Schall, sondern als Erschütterung empfunden wurde, ebenso wie wir die Schwingungen einer Geige nicht bloß hören, sondern auch mit dem Finger fühlen können. Bedenkt man jedoch, daß dem Fische zahlreiche Sinnesorgane in der Haut für mechanische Reize zur Verfügung stehen, so ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß auch der Acusticus hierfür bestimmt ist. Es liegt näher, daß er eine Schallempfindung vermittelt, zumal ja eine kleine Lagena vor-

handen ist, und in der Oblongata auch einige Zellen an der Stelle vorkommen, wo bei höheren Wirbeltieren der Nervus cochlearis einmündet. So wird man vermuten dürfen, daß *Fundulus heteroclitus* schon eine gewisse Fähigkeit zu hören besitzt. Bei *Mustelus canis* kam PARKER zu demselben Ergebnis und konnte auch feststellen, daß beim Hören der große Otolith des Sacculus beteiligt ist, denn die Hörfähigkeit wurde nach Entfernung desselben stark herabgesetzt. Ein Hörvermögen ist oft den Knochenfischen zugeschrieben worden, jedoch nie auf Grund wirklich einwandfreier Beobachtungen. Auch die obigen Angaben von PIPER und PARKER genügen nicht völlig, zumal eine Reihe von Forschern nie Reaktionen auf im Wasser selbst erzeugte Schallwellen erzielen konnten, wenn eine mechanische Reizung der Haut ausgeschlossen wurde. Natürlich muß der Versuch so angestellt werden, daß auch das Auge des Fisches nicht den Reflex auslösen kann. Es gilt also gegenwärtig noch der Satz, daß eine Hörfähigkeit bei Fischen noch nicht sicher nachgewiesen ist, und daß sie daher höchst wahrscheinlich taub sind. Da eine Anzahl Fische Töne von sich geben, so sollten diese in erster Linie untersucht werden. Von *Salarias lineatus*, welcher sich in Ceylon viel außerhalb des Wassers auf den Felsen der Küste herumtreibt, habe ich die Ueberzeugung gewonnen, daß er taub ist, obwohl dem Tier bei seiner semiterrestrischen Lebensweise ein Gehör von Nutzen sein könnte. Zusammenfassend können wir sagen, daß bei wasserbewohnenden wirbellosen Tieren und bei den Fischen der Beweis der Hörfähigkeit noch nicht erbracht ist, da die auf Schallwellen eintretenden Reflexe sehr wahrscheinlich die Folge einer mechanischen Reizung der Hautorgane oder bei Krebsen der Statocysten sind. Eine völlig sichere Entscheidung ist zurzeit noch nicht möglich, da noch keine Beobachtungen vorliegen, ob Wassertiere sich durch Töne gegenseitig beeinflussen.

B. Das Hören der Insekten.

Die Entomologen sind sehr geteilter Meinung bezüglich der Frage, ob unter denjenigen Insekten, welche keine tympanalen Sinnesorgane besitzen, sich Familien befinden, welche hören können. Es liegen manche Beobachtungen vor, welche dafür sprechen, aber die Versuche sind mit Ausnahme der Biene noch nicht völlig einwandfrei, da die Tiere möglicherweise die durch die Schallwellen hervorgerufenen Erschütterungen oder Geruchsreize wahrgenommen haben. Nach NAGEL soll *Dytiscus* auf Pfeifentöne von mittlerer Höhe zuweilen mit fluchtartigen Bewegungen antworten. WASMANN sah, daß Ameisen die Fühler erhoben, wenn er mit einer Nadel an Siegellack kratzte. Es ist allgemein bekannt, daß die Bienen (*Apis mellifica*) einen brausenden „heulenden“ Ton von sich geben, wenn ihnen die Königin genommen wird. Wird sie wieder oben in den Honigraum eines von hinten zu öffnenden Stocks geschoben, so verstummt der Heulton sofort, und auch die weitab vorn am Flugloch befindlichen Bienen beruhigen sich sogleich, obwohl der Geruch der Königin schwerlich so rasch dorthin dringen kann. Die Tiere müssen sich also durch einen Ton verständigen können. Ebenso werden andere Zustände des Stocks von charakteristischen Lautäußerungen begleitet; der scharfe Stechton gereizter Bienen klingt anders als der schnarrende Hungerton bei schlechter Ernährung. Hummeln (*Bombus pomorum*), in deren Nest ein ♀ einer

Schmarotzerhummel (*Psithyrus*) gebracht wird, geraten in große Aufregung und diese überträgt sich durch das Summen auf benachbarte Nester. Diese Beobachtungen an Hymenopteren können wohl die Vermutung einer Hörfähigkeit rechtfertigen, aber nicht als Beweise gelten, da die Möglichkeit von anderen Reizen nicht ausgeschlossen ist, zumal die erwähnten Töne eines Bienenvolks sehr ineinander übergehen (wenigstens für mein Gehör) und nicht als gut charakterisierte Geräusche gelten können. Sie beruhen nur darauf, daß eine wechselnde Zahl von Tieren die Flügel mit bald geringerer, bald stärkerer Frequenz in schwirrende Bewegung versetzt. Trotzdem gibt es eine jedem Imker und auch schon dem ARISTOTELES bekannte Erscheinung, die die Hörfähigkeit sicher beweist. Wenn eine oder mehrere zugedeckelte Weiselzellen nach Abzug des Vorschwarms vorhanden sind, gerät die Königin bekanntlich in große Aufregung, und man hört dann an stillen Abenden ein helles „tüt, tüt“ ca. alle halbe Minute. Die zugedeckelte junge Königin antwortet darauf mit einem dumpfen „quak, quak“, das 20 und mehrere Male wiederholt wird. Beide Strophen alternieren so regelmäßig, daß ihre Wechselbeziehung mir evident erschien. ARMBRUSTER verneint die letztere auf Grund sehr sorgfältiger Beobachtungen an Stöcken, die meist mehrere Quakerinnen enthielten. Aber solche sind wohl wenig geeignet, denn die Tüterin muß schließlich abstumpfen gegen die vielen Quaktöne. Es ist nicht wahrscheinlich, daß es sich hierbei um gleichgültige Nebengeräusche bei Einübung der Flugmuskeln handelt, denn beim Fliegen stehen die Flügel quer zur Körperachse, bei jenen Tönen längs derselben; also werden wohl die Muskeln in beiden Fällen verschieden gebraucht. Schon die Tatsache der Aufeinanderfolge von bestimmten Tönen macht es sehr wahrscheinlich, daß sie ein psychisches Ausdrucksmittel des sie erzeugenden Tieres sind und von diesem gehört werden; dann wird dasselbe wohl für die Volksgenossen gelten. Nach v. BUTTEL-REEPEN hören Bienen häufig plötzlich mit ihren Bewegungen auf, wenn ein feuchter Finger auf Glas gerieben wird. Wo die Gehörorgane sitzen, ist noch unbekannt, doch können wohl nur die tibialen Chordotonalorgane oder die JOHNSTONSchen Organe nach ihrem Bau in Frage kommen. Die FORELSchen Flaschen (263) dienen wohl sicher zum Riechen, denn die Kanäle dieser Hauteinstülpungen des Fühlers (264) sind zuweilen so gewunden, daß sie zur Schalleitung sehr ungeeignet sind. Die sog. Porenplatten (25 D) haben wir früher (S. 32) als Tastapparate kennen gelernt. Nach Niederschrift dieses Manuskripts gibt ARMBRUSTER soeben bekannt, daß es ihm gelungen ist, Arbeitsbienen durch Töne zu dressieren, bestimmte Futterkästchen aufzusuchen, was ebenfalls die Existenz einer Hörfähigkeit beweist. Freilich sind die Assoziationen von Futter und Ton nur schwach ausgeprägt und gelingen nicht so leicht wie die auf Farben oder Gerüche.

Bei den Insekten mit tympanalen Organen kann die Hörfähigkeit als erwiesen gelten. Die Schmetterlingssammler machen häufig die Erfahrung, daß die Ordensbänder (*Catocala*) und andere Eulen sehr leicht durch Töne oder quietschende Geräusche (Reiben eines Korks auf Glas) aufgeschreckt werden können. Das ♂ der Lithosiide *Endrosa aurita* erzeugt knackende Geräusche, auf die das ♀ mit Zittern des Leibes antwortet. Lautäußerungen sind auch von anderen Schmetterlingen bekannt, und seit der Entdeckung ihrer Tympanalorgane ist die Annahme berechtigt, daß sie wenigstens in vielen Fällen gehört und

zu diesem Zwecke ausgestoßen werden. Ebenso sollen einige Tagfalterraupen hören können (wozu?), einer Angabe, der ich sehr skeptisch gegenüberstehe, denn das Hören tritt zuerst im Dienste sexueller Triebe auf. Bei *Corixa* und den Tagfaltern ist der experimentelle Nachweis freilich noch nicht zur Genüge erbracht, bei den Heuschrecken und Grillen aber ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die von den ♂ erzeugten Töne auch gehört werden. REGEN stellte fest, daß wenn mehrere ♂ der Laubheuschrecke *Thamnobotrix apterus* nahe beieinander gehalten werden, sie alternierend 15—70mal zirpen, indem zuerst das erste Tier einen Laut von sich gibt, dann das zweite, dann wieder das erste usf. Wurden die tibialen Sinnesorgane entfernt, so hörten diese abwechselnden Stimmäußerungen auf oder traten doch nur so selten und so kurz auf, daß sie auf Zufall beruhen konnten. Besonders geeignet zum Nachweis der Hörfähigkeit sind weibliche Feldgrillen, vorausgesetzt, daß sie stark brünstig sind. Setzt man in ein verhülltes Glas ein zirpendes ♂ und in geringer Entfernung in ein unverhülltes Glas ein stilles ♂ und bringt man dann in 1 Meter Abstand ein brünstiges ♀ hinzu, so geht es auf das zirpende ♂ zu und umkreist es wiederholt, während das andere ♂ unbeachtet bleibt. Benutzt man außer dem zirpenden ♂ ein zweites mit durchschnittener Schrillkante, welches nur noch ein ganz schwaches Geräusch erzeugen kann, und setzt man nun das ♀ so aus, daß es zuerst dem zweiten begegnen muß, so wird dieses kurze Zeit beachtet, dann aber wendet sich das ♀ sofort dem ♂ mit starker Stimme zu. Dieser Versuch beweist, daß nicht etwa ein gleichzeitig mit dem Zirpen produzierter Geruch die Richtung des ♀ bestimmt. Wird das Tympanalorgan entfernt, so verliert das ♀ sofort die Fähigkeit, das singende ♂ aufzusuchen. Dieses Organ muß also zum Hören dienen. Durch telephonische Uebertragung der Zirptöne ließ sich ebenfalls feststellen, daß die Augen und das Riechvermögen der ♀ keine Rolle beim Aufsuchen der ♂ spielen.

C. Chordotonal- und Hörorgane der Insekten und Spinnen.

Unter den wirbellosen Landtieren sind es allein die Insekten, und zwar besonders die Orthopteren, bei denen einzelne Familien ein mit einem Trommelfell versehenes Gehörorgan besitzen. Ganz ähnliche Organe kommen auch bei Schmetterlingen, Cicaden und Wasserwanzen vor und dienen wahrscheinlich demselben Zwecke. Ihre Sinneszellen sind ausgezeichnet durch stiftförmige Endapparate, und diese finden sich auch in den sog. Chordotonalorganen, welche innerhalb der Insekten außerordentlich weit verbreitet sind und vermutlich zur Wahrnehmung von Erschütterungen dienen. Aus ihnen haben sich die tympanalen Gehörorgane der Cicaden, Acridier, Locustiden und Grillen im Laufe der Phylogenie entwickelt. Endlich sollen auch die in den Fühlern vieler Insekten gelegenen sog. JOHNSTONSchen Organe der Schallwahrnehmung dienen. Bei Spinnen sind eigentümliche, sehr beweglich eingelenkte Sinneshaare als Gehörorgane gedeutet worden.

I. Die Chordotonalorgane der Insekten.

Die wesentlichen Elemente dieser Organe sind primäre Sinneszellen, welche distalwärts in einem langen Fortsatz (Endschlauch) auslaufen, der eine Neurofibrille (Achsenfaden) umschließt; diese endet

mit einem eigentümlichen stiftförmigen Körper. GRABER nannte denselben „Hörstift“ oder „scolopales Körperchen“ (σκόλοψ Pfahl) und bezeichnete den ganzen Endschlauch mit dem Stift als Scolopophor. Zu einer solchen Sinneszelle gehören aber fast regelmäßig eine Hüllzelle und eine oder mehrere Anheftungszellen (133, 134, 138 C). Es erscheint daher zweckmäßiger, die Sinneszelle mit den zugehörigen Hüll- und Anheftungszellen zusammen als Scolopophor zusammenzufassen und ihre Sinneszelle als Scolopalzelle zu bezeichnen. Mittels der Anheftungszellen berührt das Organ irgendeine Stelle der Epidermis, und da es sich bei der Biene aus einer Wucherung der Haut entwickelt, handelt es sich um eine rein ectodermale Bildung (135). Die an den Stift sich anschließende Anheftungszelle wird nicht selten Kappenzelle genannt, weil sie ihm wie eine Kappe aufsitzt. Die Bezeichnung chordotonal wurde von GRABER gewählt, weil die Organe vielfach wie eine Saite (chorda) ausgespannt sind, indem sie nicht nur mittels der faserförmigen Kappenzellen an der Haut endigen (132 bei b), sondern auch durch ein bindegewebiges „Ligament“ (li) an einer zweiten Stelle der Haut (bei a) befestigt sind. Ein solches Aufhängeband kann aber auch fehlen, so daß wir Chordotonalorgane mit und ohne Ligament zu unterscheiden haben. Die ersteren sind häufiger als die letzteren, und das Ligament verläuft dann meist in der Richtung des Endschlauchs, während die Sinneszellen im Winkel in den Nerven umbiegen (131 A, B). Das Ligament ist zuweilen sehr kurz und setzt sich dann zusammen aus einigen faserig differenzierten Epidermiszellen (*Chironomus*-Larven, in der Tibia der Pediculiden, in den Halteren der Zweiflügler, an der Wurzel der Schmetterlingsflügel); in 131 cl und 132 li sehen wir Ligamente von mittlerer Länge. Bei den Larven der Mückengattung *Tanypus* ist es hingegen der längste Teil des ganzen Apparats. An dem gegenüberliegenden Pole ragt der Stift entweder in seine Kappenzelle hinein (134) oder er durchbohrt sie (133), d. h. er wird von ihr umhüllt, wobei seine Spitze sich in ein Faserbündel fortsetzt und sich mit diesem an der Epidermis bzw. Cuticula befestigt. Im ersteren Falle nennt man das Element mononematisch (134) — auf deutsch einfädig, weil nur der Endschlauch vorhanden ist —, im letzteren amphine-

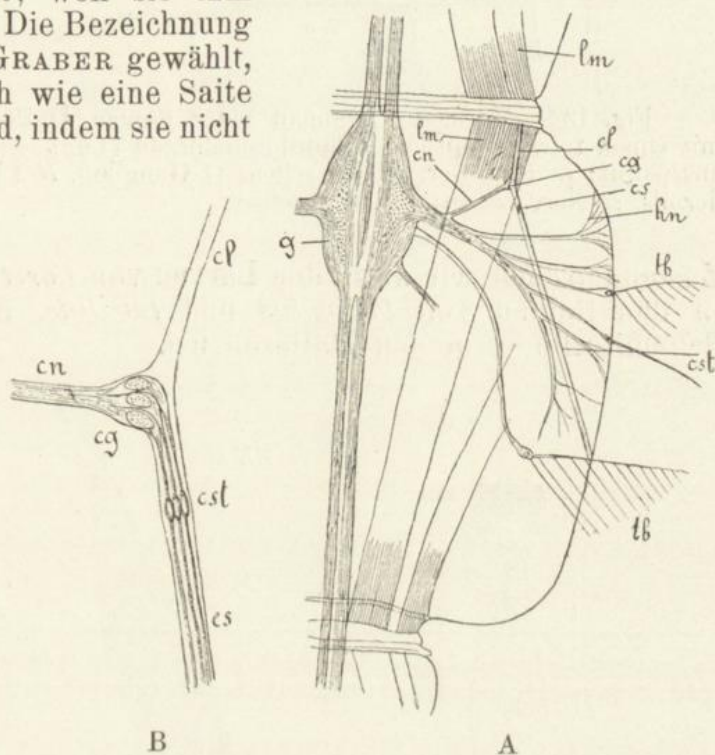


Fig. 131. Chordotonalorgan der Larve von *Corethra plumicornis* nach GRABER. A achtes Rumpfsegment, B das Organ stärker vergrößert. cg Ganglion, cl Ligament, cs Stifte, cst Strang des Organs, g Ganglion des Bauchmarks, hn Hautnerv, lm Längsmuskeln, tb Tastborsten.

Der Stift ist zuweilen sehr kurz und setzt sich dann zusammen aus einigen faserig differenzierten Epidermiszellen (*Chironomus*-Larven, in der Tibia der Pediculiden, in den Halteren der Zweiflügler, an der Wurzel der Schmetterlingsflügel); in 131 cl und 132 li sehen wir Ligamente von mittlerer Länge. Bei den Larven der Mückengattung *Tanypus* ist es hingegen der längste Teil des ganzen Apparats. An dem gegenüberliegenden Pole ragt der Stift entweder in seine Kappenzelle hinein (134) oder er durchbohrt sie (133), d. h. er wird von ihr umhüllt, wobei seine Spitze sich in ein Faserbündel fortsetzt und sich mit diesem an der Epidermis bzw. Cuticula befestigt. Im ersteren Falle nennt man das Element mononematisch (134) — auf deutsch einfädig, weil nur der Endschlauch vorhanden ist —, im letzteren amphine-

matisch (doppelfädig, 133). Mononematisch sind die Organe in den Beinen der Hymenopteren, an der Basis der Hinterflügel und in dem zweiten Antennenglied von *Dytiscus*, an der Crista der Locustiden, an den Tympanalorganen der Heuschrecken usf.; den amphinematischen

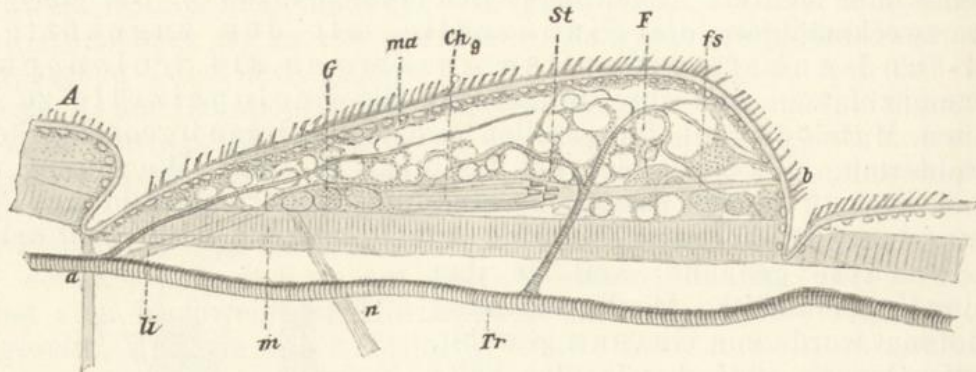


Fig. 132. Vorletztes Segment einer jungen Dytisciden(?) - Larve nach GRABER mit einem tetraskolopischen Chordotonalorgan (*Chg*), welches sich zwischen *a* und *b* ausspannt; *fs* Endfaser, *F* Fettzellen, *G* Ganglion, *li* Ligament, *m* Muskel, *ma* Epidermis, *n* Nerv, *St* Stifte, *Tr* Trachee.

Zustand treffen wir an in den Larven von *Corethra* (131 B) und *Syrphus*, in den Beinen von *Pediculus* und *Bacillus*, in den Vorderflügeln der Schmetterlinge, in den Halteren usf.

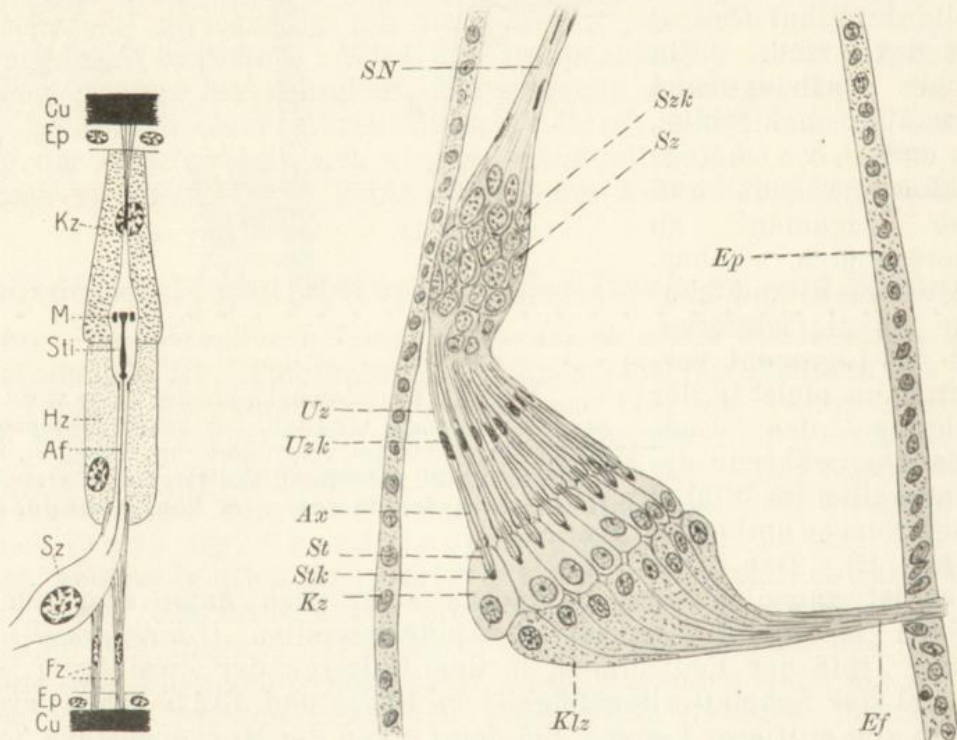


Fig. 133.

Fig. 134.

Fig. 133. Schema eines amphinemathischen Scolopophors aus der Haltere einer Fliege nach PFLUGSTAEDT. *Af* Achsenfaden, *Cu* Cuticula, *Ep* Epidermis, *Fz* Faserzelle, *Hx* Hüllzelle, *Kz* Kappenzelle, *M* Hülle des Stiftchens, *Sz* Sinneszelle, *Sti* Stiftchen.

Fig. 134. Subgenualorgan aus der Tibia von *Formica sanguinea* ♀ nach SCHÖN mit mononematischen Scolopophoren. *Ax* Achsenfaden, *Ef* Endfaser, *Ep* Epidermis, *Kz* Kappenzelle, *Klz* Kolbenzelle, *St* Stiftmembran, *Stk* Stiftkörperchen, *Sz* Sinneszelle, *Szk* deren Kern, *SN* Sinnesnerv, *Uz* Umhüllungszelle, *Uzk* deren Kern.

Fig. 133 mag den Bau eines Scolopophors der letzteren Art erläutern. Die Sinneszelle (*Sz*) hängt an der Basis durch einen Neuriten mit einem Nerven zusammen und geht distalwärts in den winklig umgebogenen Endschlauch über, dessen Anfang von den bindegewebigen Faserzellen (*Fz*) des Ligaments umgriffen wird. Die Sinneszelle ist als ein unipolares, aus dem Ectoderm nach innen gewandertes Neuron anzusehen, das bei den amphinematischen Organen noch mit der Epidermis zusammenhängt. Diesen Befund halte ich für primär und den mononematischen für den höheren, da die Verbindung mit der Ursprungsstätte nur durch die Kappenzellen stattfindet. Daher sind auch die komplizierten Subgenualorgane der Locustiden (146 SO) mononematisch. Der Schlauch umhüllt eine Achsenfaser (Neurofibrille), welche in der Sinneszelle geflechtartig wurzelt und distal mit einem stark lichtbrechenden Kopf (137 C), einer Spitze (138 C), einem Stäbchen (133) oder einer nagelartigen Platte (134) abschließt. Diese Verdickung scheint das eigentliche perzipierende Element zu sein (vgl. Einleitung, S. 73).

An dasselbe schließt sich eine Erweiterung der Schlauchmembran an, welche dünn (133) oder auch verdickt und stark lichtbrechend sein kann (138 C). Die Erweiterung mit der Endverdickung wird als Stift oder Stiftkörper zusammengefaßt. Er kann 10–30 μ lang werden bei einer Gesamtlänge des Scolopophors von 200–500 μ . An seiner Innenwand sitzen zuweilen (137 C) ca. 10 rippenartige Längsverdickungen, welche auch ringartig verschmelzen (133 M) können. Die Stiftmembran setzt sich bei den amphinematischen Organen in einen Strang bis zur Cuticula fort, der beste Beweis, daß die Sinneszelle eine stark verlängerte Epidermiszelle darstellt. Der Endschlauch wird von 2 Zellen, einer hellen Hüllzelle (*Hx*) und einer dunkelkörnigen, zuweilen faserigen Kappenzelle (*Kz*) vollständig umgeben, so daß er diese zu durchbohren scheint. Dieser Eigentümlichkeit sind wir schon bei anderen Sinneszellen der Insekten (21, 22) und bei Tastorganen der Nematoden (11 *stx*) in ähnlicher Weise begegnet (S. 27). Bei den Ameisen (134) schließen jene 2 Kappenzellen aneinander, und bei den Subgenualorganen der Bienen vermittelt ein Haufen von größeren und kleineren Zellen die Befestigung an der Haut (135). Die Kappen- und Hüllzellen sind ebenfalls umgewandelte Epidermisderivate.

Die Chordotonalorgane kommen sowohl im Körper wie in den Mundteilen, Flügelwurzeln, Beinen und Fühlern vor. Sie spannen sich nie über 2 Segmente aus. Zuweilen erstrecken sie sich durch die ganze Länge eines Segments (132), bald nur durch einen Teil desselben (131).

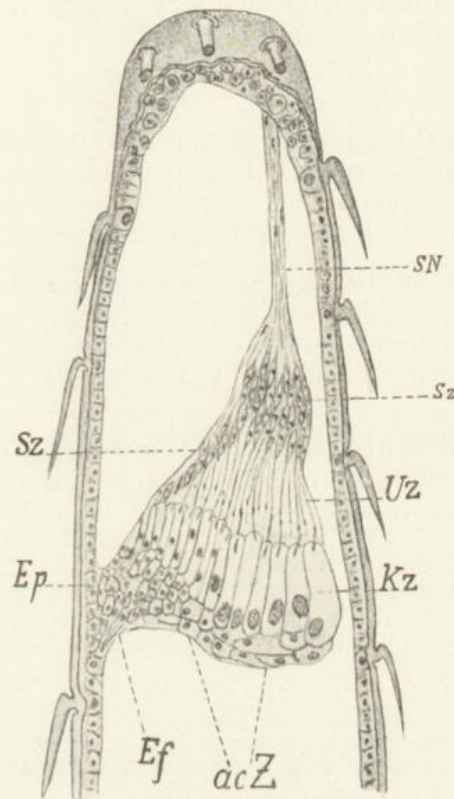


Fig. 135. Subgenualorgan aus der Tibia von *Apis mellifica* (20. Entwicklungstag) nach SCHÖN. Bezeichnungen wie Fig. 134. *acZ* accessorische Zellen.

Sie treten fast immer symmetrisch rechts und links auf, wobei aber mehrere Paare in einem Segmente vorhanden sein und nach den verschiedensten Richtungen verlaufen können. Sie haben meist eine oberflächliche Lage dicht unter der Haut und bevorzugen solche Regionen, wo sie nicht durch Muskeln oder andere Organe gestört werden. Bei verschiedenen Dipterenlarven treffen wir „monoskolopische“ Organe an, welche nur aus einem Skolopophor bestehen, viel häufiger aber vereinigen sich mehrere zu einem Bündel (131 B mit 3, 132 mit 4). In den „Subgenualorganen“ (in der Tibia dicht unter dem Knie bei vielen Orthopteren, Fig. 146, 148 SO, und Hymenopteren) pflegen 20, 30 oder noch mehr Scolopophoren flächen- oder fächerförmig angeordnet zu sein (134, 135), während sie im Hinterflügel von *Dytiscus* und an der sog. Crista der Acridier (146) in einer Längsreihe hintereinander stehen. Schon aus diesen Angaben geht hervor, daß die Chordotonalorgane eigentlich überall im Insektenkörper auftreten können. Bei den Laubheuschrecken hat sich vom Subgenualorgan noch ein „Zwischenorgan“ abgegliedert (146 Zwo). Besonders häufig scheinen sie an der Basis der Flügel zu sein. So finden wir ein größeres und kleineres Organ in der basalen Anschwellung der Halteren der Zweiflügler, welche den Hinterflügeln entsprechen; bei *Dytiscus* sitzt ein solches an der Wurzel der Subcostalrippe der Hinterflügel, während bei Schmetterlingen mehrere an der Basis beider Flügel vorkommen. Die Neuroptere *Chrysopa* hat sogar 7 am Vorder- und 6 am Hinterflügel. Nur den Flügeln der Orthopteren und Rhynchoten scheinen sie zu fehlen.

Ueber die Funktion der Chordotonalorgane ist nichts Sicheres bekannt. Wegen ihrer Lage unter der Haut können sie nicht zum Riechen, Tasten oder Schmecken dienen. Ich möchte sie auch nicht als Organe eines Muskelgefühls (RADL) deuten, da sie nach GRABER mit Vorliebe in einiger Entfernung von Muskeln liegen. Es geht auch nicht an, sie allgemein als Gehörapparate anzusehen, denn sie zeigen nicht eine konstante Spannung, und außerdem ist es von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß die im Wasser oder im Innern von Früchten (*Tortrix*) oder im Innern der Mutter (*Pupipara*) lebenden Larven Schallwellen wahrnehmen. Da aber fast alle Insekten in auffallender Weise auf Erschütterungen des Bodens oder des Wassers reagieren, so vermute ich, daß die Chordotonalorgane zur Wahrnehmung derselben dienen, mögen diese Erschütterungen nun außerhalb des Körpers oder in diesem selbst durch Bewegung der Flügel, Beine oder sonstigen Extremitäten entstanden sein. Es sind also seismische Apparate. Bei den Bewegungen der Segmente, Bein- und Fühlerglieder werden sie verschieden gespannt. Im zweiten Fühlerglied von *Dytiscus* finden sich z. B. 4 solche Organe unter der Haut, und zwar je eins unter der Beuge, Streck-, Dorsal- und Ventralseite, was dafür spricht, daß sie über die Richtung der Fühlerbewegungen orientieren. Ihr häufiges Vorkommen an der Wurzel der Flügel weist ebenfalls darauf hin, daß sie zur Regulation der Bewegungen derselben dienen. Auf einer höheren phyletischen Stufe treten trommelfellartige Membranen hinzu und aus den Erschütterungsorganen entwickeln sich dann Gehörapparate. Es ist zweifelhaft, ob es Chordotonalorgane ohne Stifte gibt (Bein von *Forficula*?); daher können vorläufig auch noch nicht die sog. **Postantennalorgane** der Collembolen hierher gerechnet werden. Sie bestehen aus Gruppen von Sinneszellen, welche keine Stifte besitzen, im Kopf hinter den Fühlern und vor den Augen liegen und

vom Protocerebron versorgt werden. Die darüber befindliche Epidermis ist stark pigmentiert und springt mit einem oder mit mehreren Höckern nach außen vor.

II. Die tympanalen Gehörorgane der Insekten.

Diese Organe sind bekannt von einigen Insekten, welche selbst Töne erzeugen, nämlich von gewissen Schmetterlingen, von Wasservanzen (Corixiden) und Cicaden unter den Rhynchoten, und von Acridieren, Locustiden und Grillen unter den Orthopteren; ferner auch von vielen Schmetterlingen, an denen noch keine Tonerzeugung beobachtet worden ist. Die Schallwellen versetzen eine dünne Chitinmembran (Tympanum) in Schwingungen, welche auf zahlreiche Scolopophoren übertragen werden. Hinzu kommen blasenartige Erweiterungen der Tracheen (Tympanalblasen), welche dem Trommelfell eng anliegen und zur Verstärkung der Schwingungen desselben dienen. Eine solche Beziehung zu den Tracheen findet sich bei manchen Chordotonalorganen der Schmetterlinge, bei denen wir schon mit einer gewissen Berechtigung von Tympanalorganen sprechen können. In den genannten 5 Gruppen sind die Organe im einzelnen so verschieden, daß sie offenbar unabhängig voneinander aus der gemeinsamen Grundlage der Chordotonalorgane entstanden sind.

Sehr auffallend und ursächlich noch nicht genügend geklärt ist die Erscheinung, daß die Tympanalorgane der Weibchen bei Verkümmern der Flügel sich rückbilden oder völlig verschwinden; so z. B. fehlen die thoracalen Organe bei den ungeflügelten *Orgyia antiqua*-♀, während manche stummelflügelige *Ocnogyna*-♀ sehr kleine Organe haben. Das abdominale Organ fehlt bei dem stummelflügeligen *Cheimatobia brumata*-♀, während es bei dem geflügelten ♂ normal ausgebildet ist. Bei den Weibchen der Gattung *Biston* bildet es sich ungefähr in demselben Maße zurück wie die Flügel. Ebenso fehlen die Tympanalorgane den flügellosen Orthopteren, sind aber vorhanden, wenn die Flügel zum Zirpen dienen, selbst wenn hierzu reduzierte Flügel benutzt werden. Diese Korrelation erklärt sich wohl im allgemeinen so, daß die Tympanalorgane sich aus Chordotonalorganen entwickelt haben, die durch den Flügelschlag erschüttert wurden und hierdurch den Flug kontrollierten. Später erweiterten sie ihre Funktion und wurden Gehörorgane, ohne aber ihre ursprüngliche Bedeutung zu verlieren. Diese scheint sogar wichtiger zu sein als das Hören, daher die enge Wechselbeziehung zwischen Flügeln und Tympanalorganen. Unter den Acridiern gibt es stumme und also voraussichtlich auch nicht hörende Gattungen (*Caloptenus* u. a.), die trotzdem letztere Organe besitzen, weil sie geflügelt sind.

1. Schmetterlinge. Es sind gegenwärtig ca. 20 Arten bekannt, welche Töne von sich geben, und dementsprechend scheinen tympanale Gehörorgane weit verbreitet zu sein, und zwar nur in solchen Familien, welche Tracheenblasen besitzen, die dann zu Tympanalblasen werden konnten. Sie treten in drei verschiedenen Formen auf, bei Tagfaltern an der Wurzel der Vorderflügel, bei allen übrigen am Metathorax oder am Anfange des Abdomens. Die ersteren erreichen ihre höchste Ausbildung bei gewissen Satyriden, bei denen die 4. Ader auf der Unterseite und an der Wurzel der Vorderflügel blasenartig angeschwollen ist und hier innerhalb eines derben Chitinringes ein Trommel-

fell von nur $1\ \mu$ Dicke bildet, an dem 3 Chordotonalorgane (136, *Ch.O A—C*) mit ihrem distalen Pole enden, während sie mit dem proximalen Ligament an der Oberseite des Flügels befestigt sind. Diese Organe schmiegen sich außerdem streckenweise an Tracheenblasen an und werden teilweise von ihnen umhüllt. In jedem Organ liegen 12—40 Stifte. Haarförmige Schuppen legen sich von außen über das Tympanum. In ähnlicher Ausbildung findet sich das Organ auch bei anderen Tagschmetterlingen.

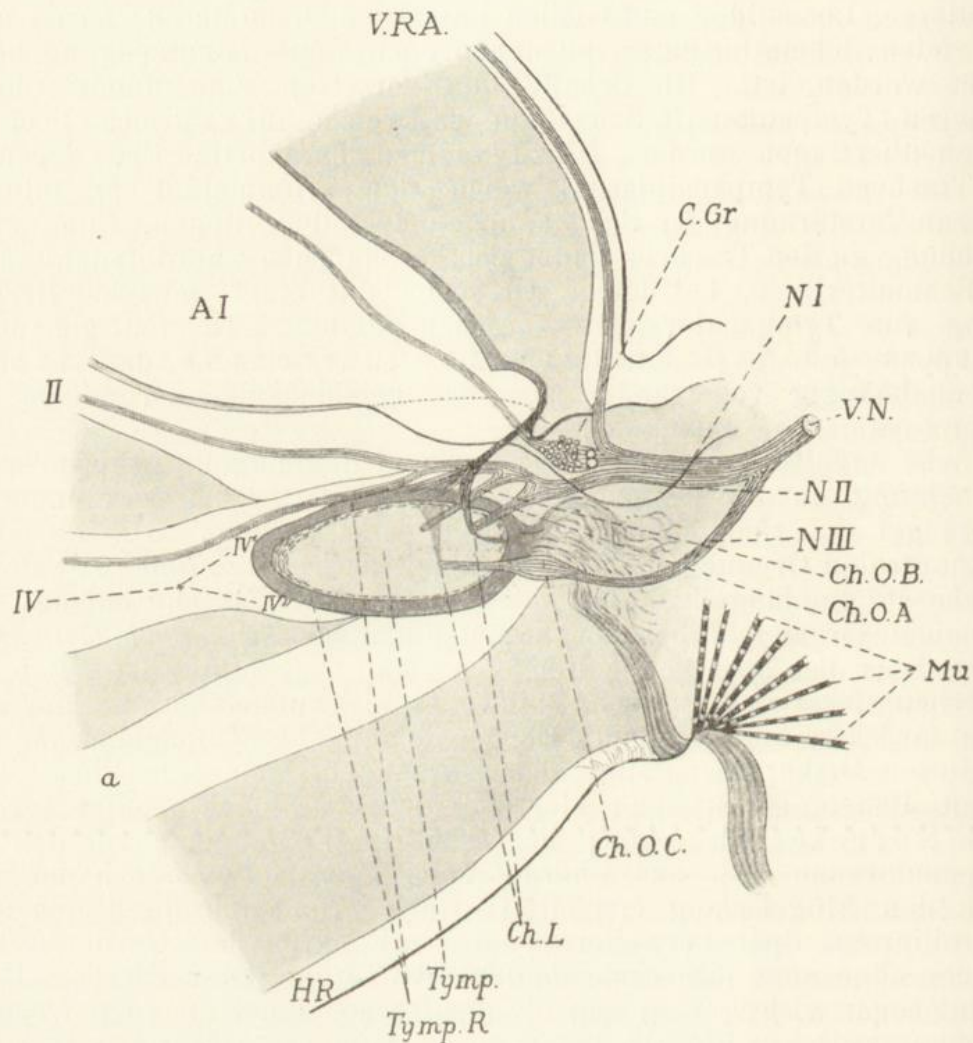


Fig. 136. Unterseite der Vorderflügelwurzel von *Epinephele jurtina* nach VOGEL. AI, II etc. Adern, C.Gr Costalgruppe von Sinneskuppeln, HR Hinterrand, V.N. Nerv des Vorderflügels, V.R.A. Vorderrandader, Tymp. Trommelfell, Tymp.R Trommelfellring, Ch.O.A.—C. Chordotonalorgane, Ch.L Ansatzleiste derselben, Mu Muskeln.

Das **thoracale Organ** wird bei vielen Heterocera (Lymantriiden, Noctuiden, Arctiiden, Lithosiiden u. a.) beobachtet, fehlt aber den Sphingiden, Saturniiden, Bombyciden, Zygänen, Rhopaloceren und vielen anderen Gruppen. Es ist paarig, liegt auf der Grenze zwischen Metathorax und Abdomen (137) und geht jederseits hervor aus einer tiefen Einstülpung der Intersegmentalhaut. Beide Einstülpungen stoßen in der Mediane zusammen, und jede zerfällt durch 2 gegenüberliegende Chitinlamellen (*L*) in eine äußere „Tympanalgrube“ (*GI*) und eine

innere „Gegentympanalgrube“ (*G II*), die durch einen schmalen Kanal kommunizieren. Der Vorderwand beider Gruben schmiegt sich eine große Tracheen-(Tympanal)blase an, welche durch einen Fortsatz der vorderen Chitinlamelle, den sog. Bügel (137), in zwei Abschnitte zerfällt. Da das Chitin, mit Ausnahme dieser Lamelle, sehr dünn ist, entsteht am äußeren Abschnitt das eigentliche Trommelfell, an dessen Epithel sich ein Chordotonalorgan mit 2 Sinneszellen und Stiften ansetzt, und am inneren Abschnitt das mehr dorsal gelegene, nur zur Resonanz dienende Gegentrommelfell. Der Nerv und der sensible Apparat werden von Tracheenepithel umhüllt und durch einen Strang desselben (das „Ligament“) in ihrer Lage gehalten; sie sind also in die Tracheenblase eingesenkt. In der Tympanalgrube liegt bei vielen Arten auch das erste abdominale Stigma. Der Eingang zu dieser Grube wird durch eine thoracale und eine abdominale Chitin Falte, die, von außen gesehen, als Querwülste (*thor. W.*, *abd. W.*) erscheinen, eingengt und vor Verschmutzung bewahrt. Bei *Endrosa aurita* hat das ♂ ein größeres Trommelfell als das ♀ und außerdem noch eine metathoracale Schallblase, die aber zum Tympanalorgan nicht in Be-

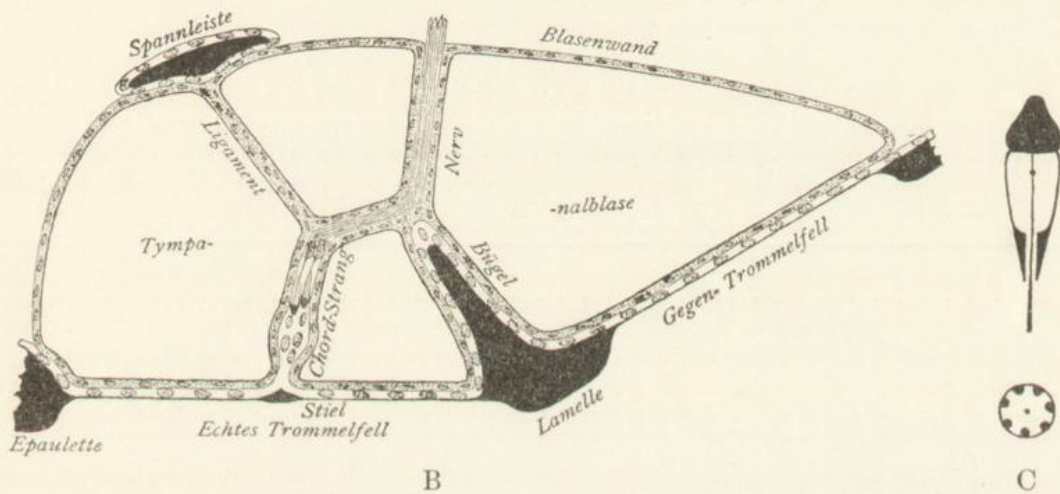
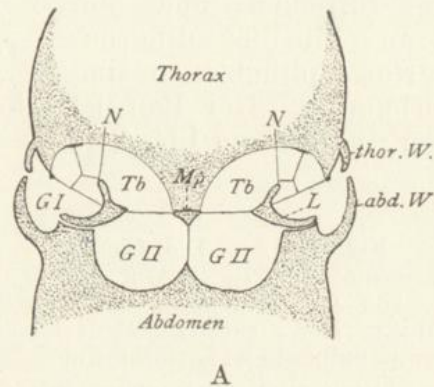


Fig. 137. A Schematischer Horizontalschnitt durch beide thoracale Tympanalorgane eines Schmetterlings (*Catocala*), B durch das linke Organ, nach EGGERS. Nicht ganz auf gleicher Höhe befindliche Teile sind in einer Ebene gezeichnet. *abd.W* Abdominalwulst (Tympanaldeckel), *G I* Tympanalgrube, *G II* Gegentympanalgrube, *L* Chitinlamelle, *Mp* Metaphragma, eine Chitinleiste der Hinterbrust, an der Thorax und Abdomen zusammenstoßen, *N* Tympanalnerv, *Tb* Tracheenblase, *thor.W* Thoracalwulst (Ligamentfalte). Das Chitin ist schwarz gehalten. C ein Stiftchen der Sinneszelle von der Seite und im Querschnitt.

ziehung steht. Wie aus 137 ersichtlich ist, bilden der Nerv und der Scolophor je einen Knick, an den sich das Bügelepithel bzw. das Ligament anheften. Einfacher verhält sich die Arctiide *Spilosoma*, indem der Bügel noch fehlt und das Gegentrommelfell sehr klein ist. Der Nerv heftet sich an die Lamelle. Mit Ausnahme von *Lithosia* ist

der distale Stift des Scolophors immer kleiner und einfacher als der proximale, was zwei verschiedene Hörempfindungen, vielleicht ein hohes und ein tiefes Tongebiet, vermuten läßt. Ein amphinematisches Faserbündel fehlt. Hüllzellen um die Endschläuche der 2 Sinneszellen. Kappenzellen um die Stiftchen und ein Strang fibrillär differenzierter Epithelzellen sind vorhanden. Der Bau ist also ähnlich wie 134. Die

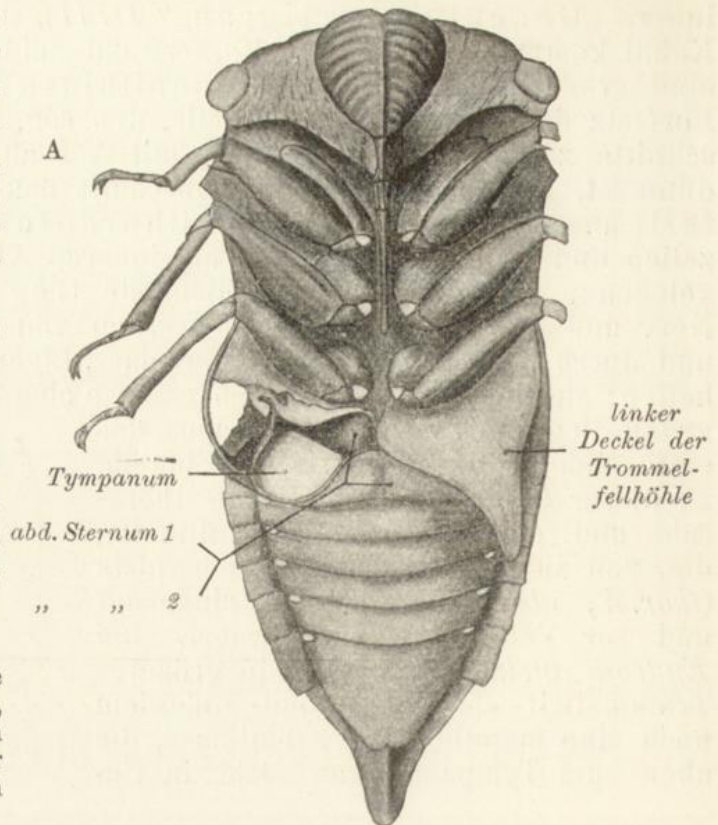


Fig. 138 A. Die Cicade *Fidicina vinifera* WALK. ♂, $\frac{2}{1}$, von der Bauchseite, nach VOGEL. Der rechte Deckel der Tympanalhöhle ist entfernt, um das Trommelfell zu zeigen.

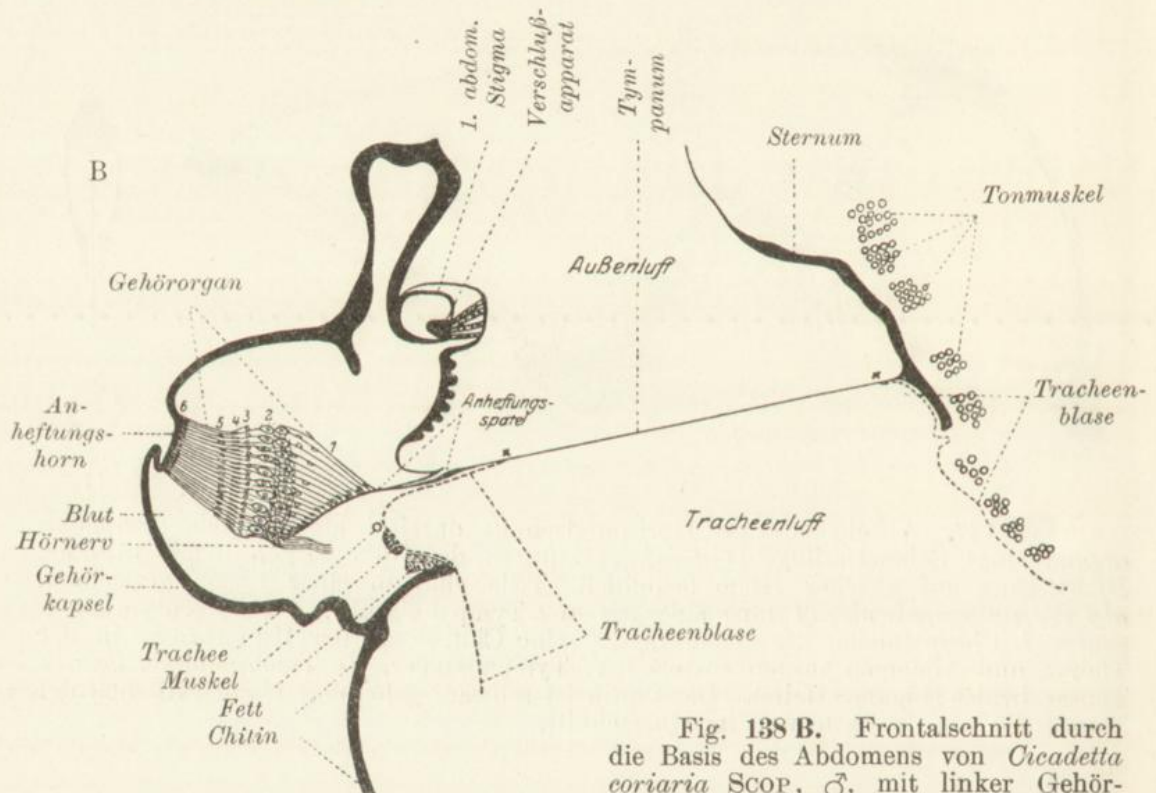


Fig. 138 B. Frontalschnitt durch die Basis des Abdomens von *Cicadetta coriaria* SCOP, ♂, mit linker Gehörkapsel, Trommelfell, Gehörorgan und

Tracheenblase, ca. $\frac{100}{1}$, nach VOGEL. 1—6 Zonen des Gehörorgans: 1 basale Anheftungszellen, 2 Sinneszellen, 3 Kerne der Umhüllungszellen, 4 Stiftkörper, 5, 6 Kerne der distalen Anheftungszellen, Mu Muskel, Tr Trachee. Bei x beginnt die Verwachsung der äußeren Haut mit der Tracheenblase zum Tympanum. Das Chitin ist tief schwarz gehalten. Die darunter gelegene Hypodermis ist, abgesehen vom Sinnesorgan, nicht eingezeichnet.

Deutung als Gehörorgan wird durch das doppelte Tympanum, die Umhüllung mit einer Tympanalblase und durch das Hörvermögen gerechtfertigt. Beim *Orgyia*-♂ ist der Tympanaldeckel (*abd. W.*, 137) löffelförmig und so groß, daß er vermutlich wie eine Ohrmuschel als Schallfänger dient.

Abdominale Organe sind bei Zünslern, Spannern, Brephiden, Uraniiden, Cymatophoriden nachgewiesen worden; wenngleich die histologischen Einzelheiten noch nicht in Abbildungen vorliegen, so scheinen sie doch den Thoracalorganen ähnlich gebaut zu sein, obwohl Hüll- und Kappenzellen nicht erwähnt werden. Die Zünsler besitzen auf der Bauchseite des ersten Abdominalsegments 2 freie dünne Trommelfelle, welche aus der Haut und einer damit verwachsenen Tracheenblase bestehen, also aus 2 Chitinlagen sich zusammensetzen, zwischen denen nur Reste der Epithelien erhalten bleiben. Ein zarter Strang von 3–5 Sinneszellen mit Stiften heftet sich an die Mitte des Tympanums und wird umhüllt von der Tracheenblase. Die Sinneszellen scheinen modifizierte Epidermiszellen zu sein und werden vom Bauchmark versorgt. Die freie Lage der Tympana erscheint als etwas Primäres, während bei Spannern, Eulen und Spinnern das Organ an derselben Stelle oder auch am 2. Abdominalsegment, aber jederseits versteckt in einer Einstülpung der Bauchhaut liegt.

2. Cicaden. Die neueren Untersuchungen von VOGEL haben gezeigt, daß auch die Cicaden ein sehr hoch entwickeltes Gehörorgan haben, wie zu erwarten war, da ja die ♂ in der Dämmerung und nachts sehr laute Töne von sich geben, wobei sie nicht selten aufeinander antworten. Der Stimmapparat besteht jederseits aus einer elastischen Chitinplatte am dorsolateralen Rande des 1. Abdominalsegments, welche durch Muskelzug zusammengebogen wird und dann wieder aufspringt. Ventral von ihm bildet das Sternum desselben Segments jederseits 2 bügelförmige Leisten, zwischen denen sich ein irisierendes Trommelfell ausspannt, welches früher als Resonator angesehen wurde. Jedes wird durch einen Muskel in Spannung gehalten. Die Tympana der ♂ werden meist verdeckt durch 2 vom Hinterrande des Thorax entspringende Deckel (138 A), die bei verschiedenen Arten verschieden groß und geformt sind. Sie können so groß sein, daß sie wie Ohrmuscheln den Schall auffangen. Die Trommelfelle sind sehr dünn (bis 0,5 μ), bestehen aber trotzdem nicht nur aus der Haut, sondern mit dieser ist eine sehr große unpaare Tracheen-



Fig. 138 C. Skolo-
pophor (Einzelorgan) aus
dem Gehörorgan von *Ci-
cadetta coriaria* nach
VOGEL, ⁹⁶⁰/1.

felle sind sehr dünn (bis 0,5 μ), bestehen aber trotzdem nicht nur aus der Haut, sondern mit dieser ist eine sehr große unpaare Tracheen-

blase verwachsen, welche ursprünglich paarig war und jederseits durch das erste Abdominalstigma ausmündet (138 B). An jedes Tympanum schließt sich nach außen und hinten eine halbkugelige Gehörkapsel an, die vom Pleuron des 2. Abdominalsegments gebildet wird und wie die Leibeshöhle von Blut erfüllt ist. Das Trommelfell setzt sich mit einer spatelförmigen Verlängerung in die Höhle der Kapsel fort, und zwischen dieser Hauteinstülpung und der Kapselwand spannt sich das Gehörorgan aus. Es enthält bis ca. 1500 Scolopophoren, ist also sehr hoch entwickelt, da das Gehörorgan der Grillen und Locustiden nur ungefähr 100 aufweist. In jedem (138 C) lassen sich außer der Sinneszelle 2 proximale und 2 distale Anheftungszellen und eine Umhüllungszelle unterscheiden, alle mit fibrillärem Plasma. Die proximalen Zellen sollen epithelialer, nicht bindegewebiger Natur sein. Die „Vakuole“ ist als eine intercellulare, wohl künstliche Erweiterung zwischen Sinnes- und Hüllzelle anzusehen, die sich in der dicken Wand des Stiftes fest vereinigen. Dieser läuft in eine Spitze aus, bis zu der der Achsenfaden, den ich als Neurofibrille deute, sich verfolgen läßt. Ich sehe in dem ganzen Stift den Rezeptor, welcher durch die Schwingungen des Trommelfells in Mitschwingungen versetzt und so erregt wird. Da die Scolopophore von verschiedener Länge sind, so ist es nicht unmöglich, daß sie auf verschiedene Tonhöhen reagieren.

3. Hemipteren. Tympanalorgane sind bei Wasserwanzen der Gattungen *Corixa*, *Macrocorixa* und *Sigara* beobachtet worden, deren Männchen Töne produzieren, während sie den stimmlosen Gattungen *Nepa*, *Notonecta* u. a. fehlen. Bei *Corixa* (139, 140) stehen sie wie bei Zünslern und Spannern auf einer niederen Stufe, indem nur 2 Stifte vor-

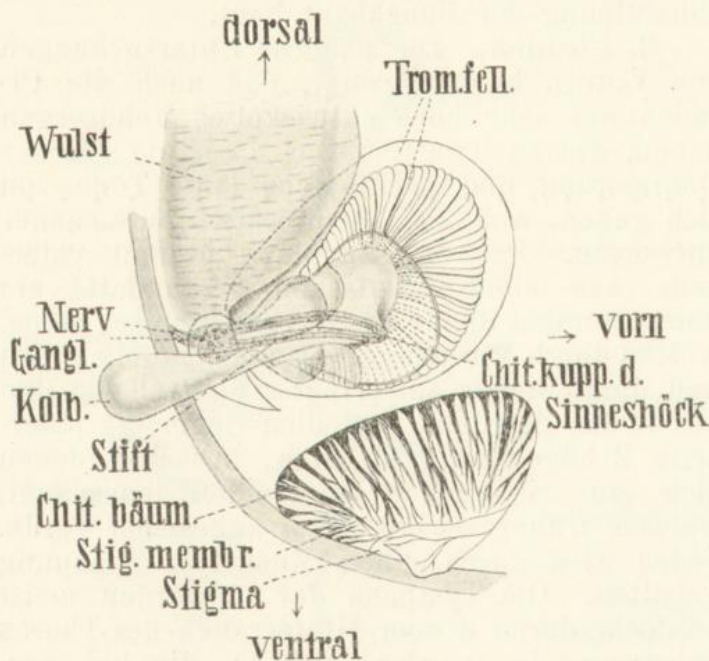


Fig. 139.



Fig. 140.

Fig. 139. Tympanalorgan von *Macrocorixa geoffroyi* nach HAGEMANN, etwas verändert.

Fig. 140. Schnitt in dorsoventraler Richtung durch das Tympanalorgan von *Macrocorixa* nach HAGEMANN. *St.m* Stigmenmembran, *Stg* Stigma des Mesothorax, *S* Sinneshöcker, *Tr.f* Trommelfell, *Tr.bl* Tracheenblase, *Wu* Wulst.

handen sind und Hüll- und Kappenzellen fehlen. Unter der Wurzel der Vorderflügel liegt ein Hohlraum, in dem ventralwärts das zweite Stigma ausmündet. Darüber liegt das Trommelfell, welchem nach hinten zu sich eine gelbrote Anschwellung anschließt, welche in einen analwärts gerichteten, ebenso gefärbten kolbenförmigen Fortsatz (*Kolb*) ausläuft. In der Mitte des Tympanums sitzt auf der Anschwellung ein ungefärbter Sinneshöcker (140 S) mit 2 rundlichen Chitinkuppen, an dem die Sinneszellen enden. Weiter gegen den Rücken zu folgt in dem Hohlraum ein dunkler Chitinwulst (*Wu*), welcher etwas über den Außenrand des Trommelfells vorspringt. Die Längsachse des Trommelfells und des Kolbens verläuft annähernd von vorn nach hinten. Das Trommelfell ist nur an seinem Außenrande glatt, während seine eigentliche Fläche radiär gefaltet ist. An diese Falten schließt sich nach hinten jene Erhebung des Sinneshöckers, welche in der Dorsoventralrichtung ungefähr 0,22 mm mißt. Die am Stigma sitzende Trachee schmiegt sich dem Trommelfell und dem Wulst dicht an und erweitert sich hier zu einer Blase (*Tr.bl*), deren nach außen gekehrte Fläche der Spiralleisten entbehrt. Zwischen Blase und Trommelfell verläuft ein Nerv (139), welcher unter dem Höcker zu einem Ganglion anschwillt und sich dann mit 2 Endschläuchen (Nerven?) bis zu den beiden Chitinkuppen fortsetzt. Jeder Endschlauch umschließt in der Nähe des Ganglions einen stiftförmigen Körper. Die Verhältnisse der zu ihnen gehörigen Sinneszellen bedürfen noch der Aufklärung; da HAGEMANN einen Strang vom Stift bis zur Kuppe zeichnet, scheint ein amphinematisches Scolopophor vorzuliegen; die Umhüllung des Stranges wäre dann eine Kappenzelle, und die Kerne der Hüllzellen liegen vielleicht in dem sog. Ganglion. Der Wulst ist eine Schutzeinrichtung gegen Druck vom Flügel her. Ob nun diese Organe zum Hören dienen, ist noch nicht sicher erwiesen, aber wohl möglich, da nach HAGEMANN Tiere mit exstirpierten Organen sich in ihrem Benehmen ändern. Der Kolben erinnert an die Tympanalkörperchen der Acridier und verstärkt wohl durch seine Bewegungen die Schwingungen des Trommelfells.

4. Acridier. Bei den Feldheuschrecken liegt das Trommelfell (141 T) an der Seite des ersten Abdominalsegments, welches mit dem Metathorax mehr oder weniger verwachsen ist. Wir treffen es über dem Gelenk des Hinterbeins (CO_3) und dicht hinter dem 1. Abdominalstigma (a_1) an, und dieses und das Trommelfell werden von einer gemeinsamen Chitinleiste umfaßt. Es kommen alle Uebergänge zwischen einem freien und einem verdeckten Trommelfell vor. Es ist z. B. das Trommelfell: ganz freiliegend bei der mexikanischen Heuschrecke *Rhomalea centurio*, etwas eingesenkt, aber noch nicht verdeckt bei *Mecostethus grossus* (141), eingesenkt und halbverdeckt durch einen Lappen der unteren Tympanalleiste (141 uTL) bei *Pachytylus migratorioides*.

In der Regel springt die obere Leiste vor; sie bedeckt das eingesenkte Trommelfell zu $\frac{1}{6}$ bei *Parapleurus typus*, zu $\frac{1}{5}$ bei *Stetheophyma variegatum*, zu $\frac{1}{4}$ bei *Pachytylus stridulus* und *Acridium tartaricum*, zu $\frac{1}{3}$ bei *Oedipoda coerulescens*, zu $\frac{1}{2}$ bei *Stenobrothrus pratorum*, zu $\frac{3}{4}$ bei *Sten. variabilis* und zu $\frac{4}{5}$ bei *Sten. lineatus*, *viridulus*. Bei den letzteren führt ein schmaler Spalt in die Trommelfelltasche.

Wir schildern den feineren Bau des Gehörapparates von der Heuschrecke *Mecostethus grossus* an der Hand der SCHWABESchen Unter-

suchungen. Das Trommelfell sitzt so beweglich in der Körperwand, daß es an den Atembewegungen teilnimmt. Bei der Inspiration wird

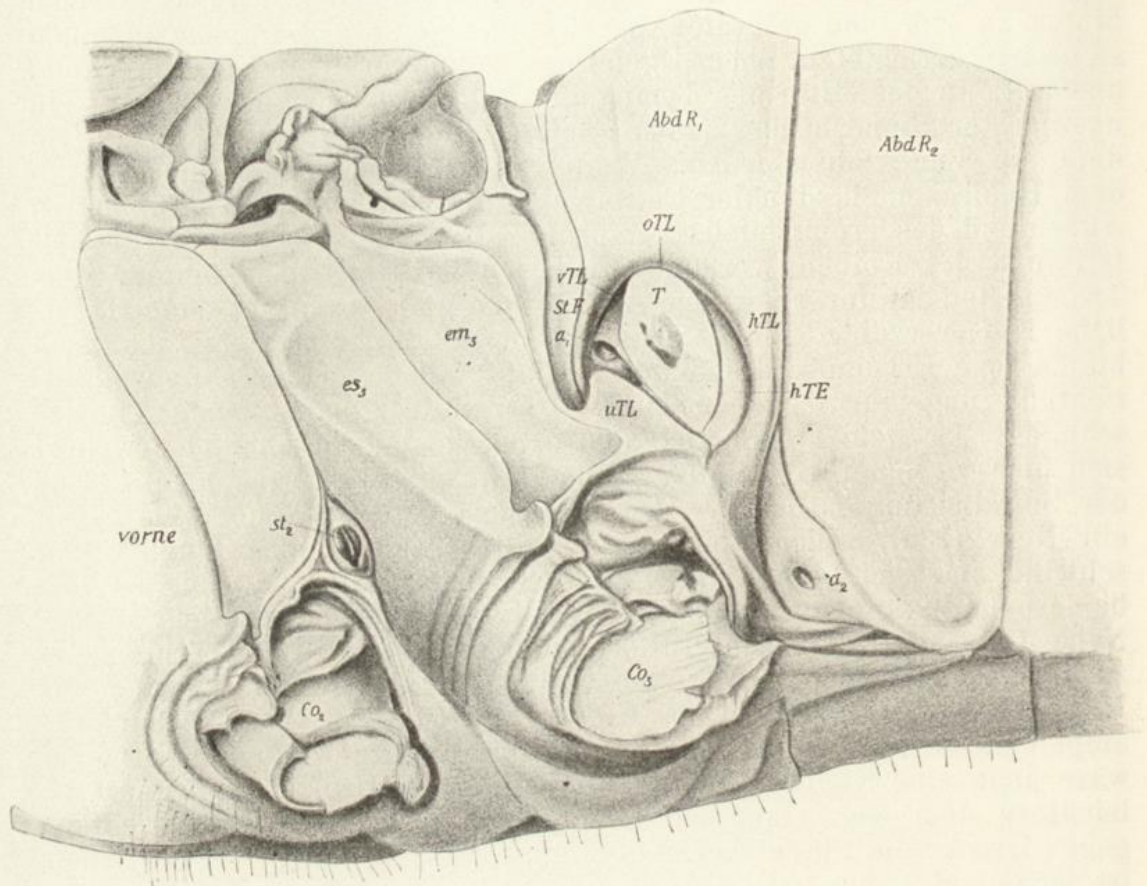


Fig. 141. Seitenansicht der linken Tympanalregion von *Mecostethus grossus* L., ♀, nach SCHWABE. 12/1. a_1 , a_2 Abdominalstigmen, *AbdR* Abdominalsegment, *Co* Coxa des 2. und 3. Beinpaars, *StF* Stigmenfeld, *T* Trommelfell, *vTL*, *oTL*, *hTL* vordere, obere, untere Tympanalleiste.

es nach innen gesogen, bei der Expiration nach außen getrieben. Das Stigmenfeld (*StF*) ist infolge Verwachsung mit der Hinterbrust weniger beweglich. Das Trommelfell ist eingespannt in einen durch Verdickung des Chitins gebildeten Rahmen (142 R;

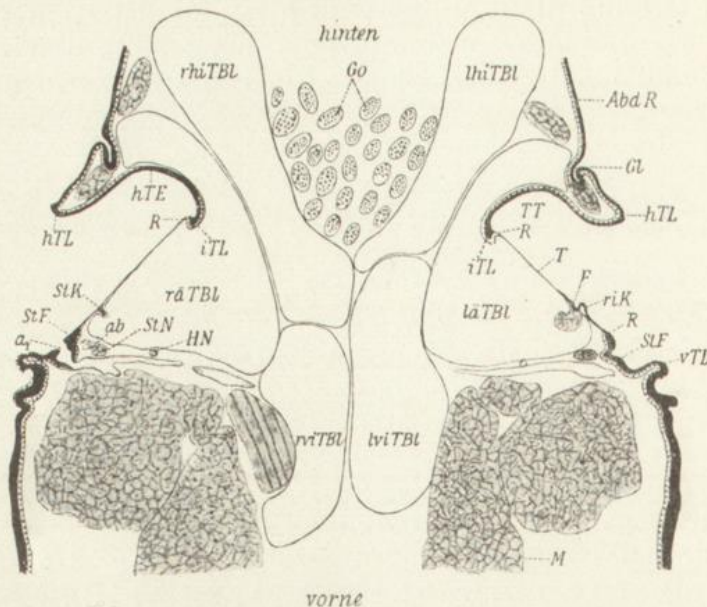


Fig. 142. Horizontalschnitt durch die Tympana (*T*) von *Oedipoda coerulescens* nach SCHWABE. *Go* Gonade, *M* Muskeln, *TBL* Tracheenblasen und zwar *rüTBL*, *läTBL* rechte und linke äußere, *rviTBL*, *lviTBL* *rhiTBL*, *lhiTBL* die inneren, welche in vordere und hintere jederseits zerfallen, *stk* stielförmiges, *rik* rinnenförmiges Körperchen, *StN*, *HN* Nerven. Sonst wie Fig. 141.

diese Abbildung zeigt — allerdings von einer anderen Art — gut die Lage des Trommelfells in der Tympanaltasche *TT*), ist aber sehr dünn und auf seiner Oberfläche besetzt mit Dörnchen und Sinneshaaren. Auf seiner mittleren Oberfläche erkennt man unter der Lupe einige dunklere Streifen, welche von den sog. „Trommelfellkörperchen“ herrühren, und

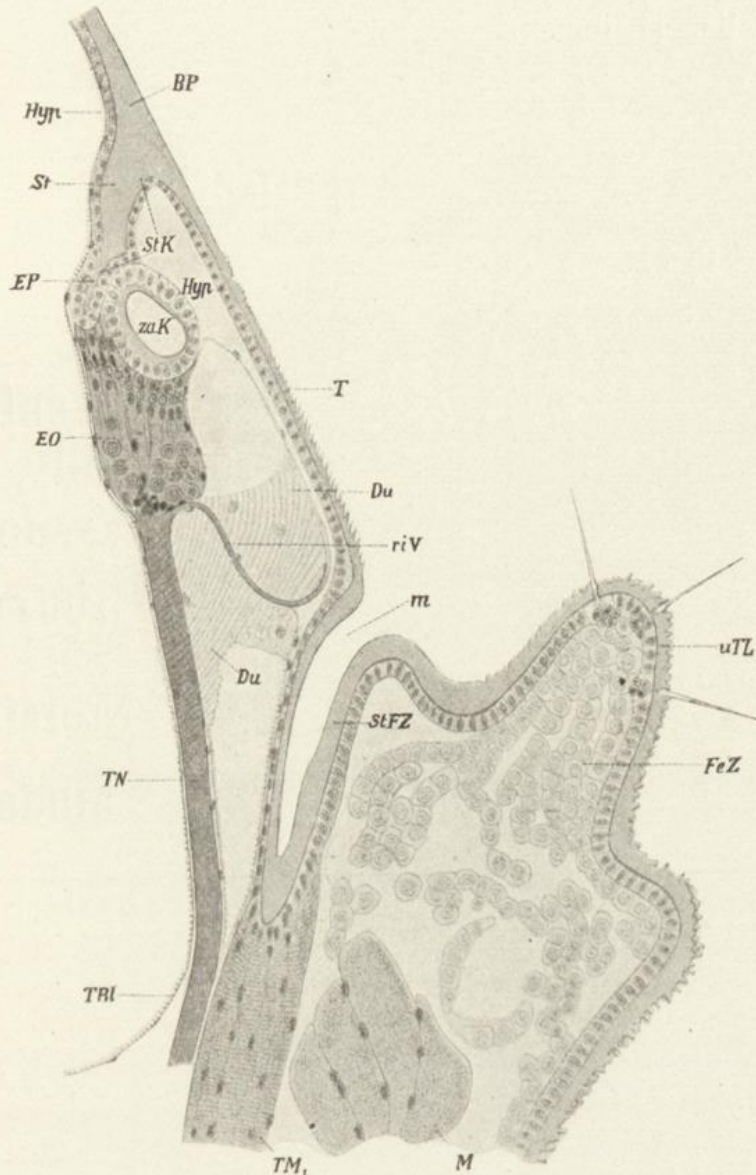


Fig. 143. Transversalschnitt des Tympanalorgans von *Mecostethus grossus*. ♂, nach SCHWABE. BP, St, StK, EP Teile des stielartigen Körperchens, zaK Durchschnitten durch das zapfenförmige Körperchen, T Trommelfell, TBl äußere Tracheenblase, Du Duplikatur derselben, EO Endorgan, TN Tympanalnerv, StFZ Zapfen des Stigmenfeldes, m dessen Oeffnung, TM, Tympanalmuskel, FeZ Fettzellen, riV Nerv, M Brustmuskel, uTL untere Tympanalleiste, ca. $\frac{90}{1}$.

ein kleines Loch. Es sind dies 4 verschiedene Verdickungen und Faltenbildungen der Cuticula, welche sehr wichtig sind, weil sich die Sinneszellen an sie anheften und sie also die Schwingungen des Tympanums auf sie übertragen. Sie werden unterschieden als:

1) rinnenförmiges Körperchen (142 riK), eine nach außen vorspringende Falte, welche in 141 hinter dem Stigma a_1 als der

dunkle Strich erscheint, welcher etwas vor der Mitte des Trommelfells verläuft. An dieser Falte enden keine Hörzellen, aber Hautsinneszellen.

2) zapfenförmiges Körperchen, ein nach innen gerichteter hohler Chitinzapfen am oberen Ende des vorigen. Seine Eingangsöffnung erscheint in 141 als dunkler Punkt am oberen Ende des Rinnenkörpers; in 143 *zaK*, ist er quer durchschnitten, 144 zeigt die Endigung der Sinneszellen an ihm.

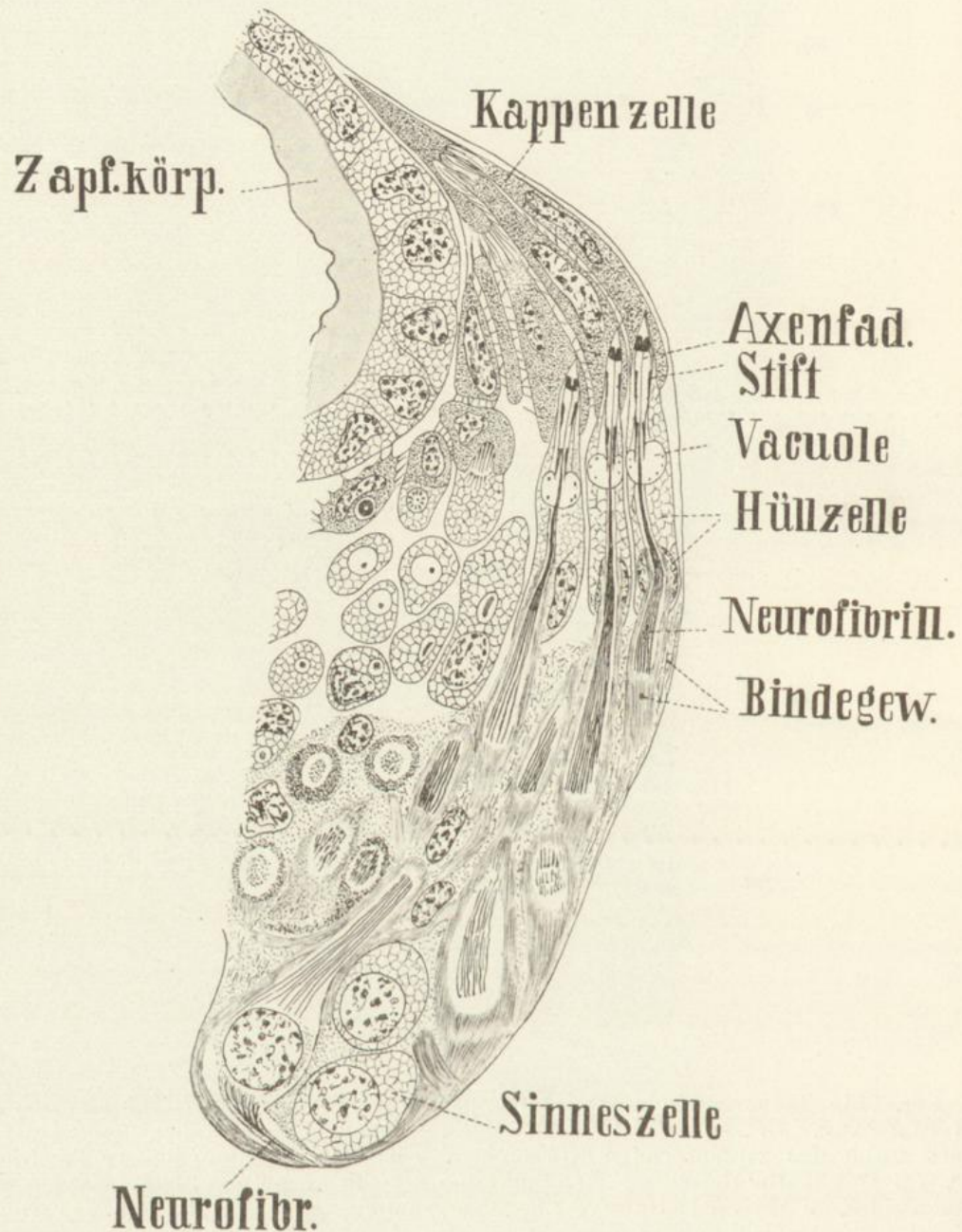


Fig. 144. Schrägschnitt durch das Endorgan am zapfenförmigen Körperchen von *Mecosthetus* nach SCHWABE.

3) stielförmiges Körperchen, ein nach innen gerichteter Chitinauswuchs (*StK* 142, 143, 144), welcher in eine etwas dünnere Endplatte (*EP*) ausläuft. In 141 erscheint es als der obere kleine Fleck.

4) birnförmiges Körperchen, eine Chitinverdickung hinter den drei vorher genannten und in geringer Entfernung von ihnen. Sie erscheint in 141 als ovaler Schatten.

Als weitere Hilfseinrichtungen gehören zu jedem Gehörorgan 3 Tracheenblasen (142 *TBl*), zwei innere, welche hintereinander liegen, und eine äußere, welche direkt an das Trommelfell anschließt und durch einen Klappenmechanismus stets etwas mit Luft gefüllt ist. Sie legt sich mit einer Duplikatur (143 *Du*) auch um das nervöse Endorgan (*EO*) und den Tympanalnerven (*TN*) herum. Dieser entspringt aus dem 3. Thoracalganglion und gibt an seinem Uebergang in das Endorgan einen zarten Ast (*riV*) an sensible Poren des rinnenförmigen Körperchens ab.

Wie aus 143 hervorgeht, liegt das sensible Endorgan in der Verlängerung des Tympanalnerven und heftet sich an den 2 hintereinander liegenden Trommelfellkörperchen, dem stielförmigen und dem zapfenförmigen an. Außerdem gibt es einen Seitenast an das birnförmige Körperchen ab. Das Endorgan steht also mit dem Trommelfell selbst nicht in Berührung, sondern empfängt dessen Schwingungen mit Hilfe jener 3 Chitinverdickungen, welche sich also ebenso verhalten, wie die Gehörknöchelchen der Wirbeltiere. Die in größerer Zahl vorhandenen etwas gewundenen und strickartig zusammengedrehten Scolopophoren (144) entsprechen im allgemeinen dem Schema 133, aber sie sind mononematisch, und es fehlt daher ein Strang, welcher von der Spitze des Stifts durch die Kappenzelle hindurch bis zur Haut verläuft. Der Stift ragt, wie bei 134, nur ein Stück weit in die Kappenzelle hinein. Ferner fehlt ein Ligament (133 *Fx*). Die Sinneszellen werden vielmehr von einem faserigen Bindegewebe umhüllt und zusammen gehalten, welches weiter nach außen zwischen den Hüll- und Kappenzellen einen hyalinen Charakter annimmt. Der Stift zeigt 10 längsverlaufende Wandverdickungen und an seiner Basis findet sich eine vakuolige Blase, die wohl wie bei Cicaden interzellulär liegt. Die Sinnes- und die Hüllzellen haben helles, die Kappenzellen dunkelkörniges Protoplasma; die letzteren sind untereinander durch Plasmabrücken verbunden und heften sich am distalen Ende durch faserige Ausläufer an die Epidermis an.

5. Locustiden. Unter den Laubheuschrecken fehlen Trommelfelle bei den Gryllacriden und einigen Stenopelmatiden; bei allen übrigen ist die Tibia der Vorderbeine unter dem Kniegelenk etwas angeschwollen und trägt hier paarige Tympana, eins an der Vorder- und eins an der Hinterfläche. Sie liegen entweder ganz frei oder sie sind verdeckt durch eine Hautfalte, dem Trommelfelldeckel (145 III). Beide Zustände können bei verschiedenen Arten derselben Gattung vorkommen, und in einigen Gattungen (*Phaneroptera*, *Phylloptera*) lassen sich an den Arten alle Uebergänge nachweisen. Bei *Phaneroptera nigripes* sind z. B. beide Trommelfelle offen, bei *Phan. rostrata* ist das vordere zur Hälfte verdeckt, bei *Phan. macropoda* ist das vordere und das hintere zur Hälfte verdeckt. Wir schildern die Verhältnisse von *Decticus verrucivorus* an der Hand der Untersuchungen von SCHWABE. Die Trommelfelle sind hier vollständig verdeckt und liegen an der Innenwand einer tiefen Tasche (147 *TrK*), in welche ein gebogener Spalt an der Außenfläche der Tibia führt. Unter jedem Vorderbeinknie liegen zwei solcher Spalten. Die Trommelfelle sind äußerst dünne, ovale Membranen, von den Dimensionen 900 : 400 μ , welche je einer Tracheenblase eng aufliegen. Die Trachee der Tibia spaltet sich nämlich etwas

unter dem oberen Trommelfellende in zwei Äeste (146), welche sich eng an die Tympana anlegen und den ganzen Raum zwischen ihnen ausfüllen. Der nach außen liegende Blutkanal (147 *Bk*) mit Fett und Blutzellen ist in der Tympanalregion von dem Muskelkanal (*Mk*) an der inneren Beinwand vollständig abgetrennt. Der letztere umschließt den Tibial- und den Tarsalnerven und einige Tarsalmuskeln. Die vordere und die hintere Trachee legen sich mit ihren gebogenen mittleren Wänden eng aneinander und bilden so den starren elastischen Steg (147 *St*), welcher die Außenwand der vorderen Trachee gespannt erhält. Dieser Umstand ist wichtig, weil dieser Außenwand die Scolophoren der Crista acustica aufliegen. Auch die an den Muskelkanal grenzenden Tracheenwände sind stark chitiniert, um die Tracheen prall zu erhalten und vor Muskeldruck zu bewahren. Die tibialen Sinnesorgane der Laubheuschrecken bestehen aus drei Gruppen von flächenhaft ausgebreiteten Sinneszellen (146). Sie werden vom Knie abwärts unterschieden als Subgenualorgan (*SO*), als Zwischenorgan (*ZwO*) und als Hörleiste, Crista acustica (*Cra*).

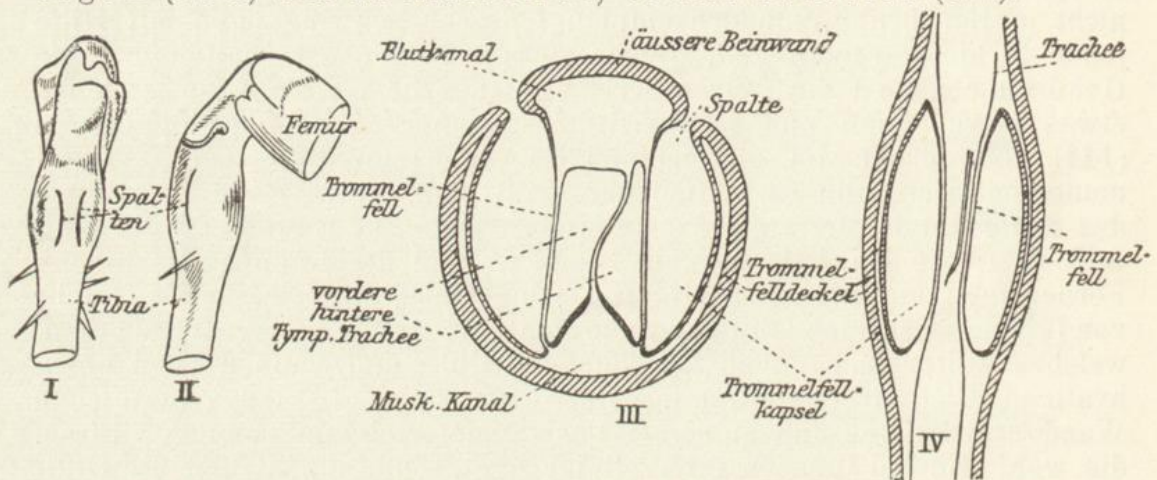


Fig. 145. Tympanalorgan eines Locustiden-Vorderbeins nach SCHWABE. I Tibia von außen, II von der Seite, III im Querschnitt, IV im transversalen Längsschnitt.

Das Subgenualorgan entspricht dem schon oben von anderen Insekten geschilderten chordotonalen Apparat. Es liegt über der Tympanalregion. Seine Sinneszellen sind in einem Bogen angeordnet, und ihre verschieden langen Kappenzellen heften sich, dicht zusammengedrängt, an einer Stelle der hinteren Beinwand (*J*) und oberhalb des hinteren Trommelfelles an. Das Organ liegt frei im Blutkanal, ohne die Trachee zu berühren. Die Sinneszellen werden von zwei Nerven versorgt, von dem sog. Subgenualnerven (*SN*), welcher ein Seitenast des Beinnerven ist, und von einem Zweige (*tSN*) des Tympanalnerven (*TN*). Der Beinnerv und der Tympanalnerv entstammen dem Vorderbrustganglion.

Das Zwischenorgan schiebt sich zwischen die vordere Beinwand und das Subgenualorgan ein. Es wird innerviert von zwei kleinen Seitenästen (*ZwN₁*, *ZwN₂*) des Tympanalnerven und zerfällt in zwei Gruppen von Sinneszellen, weshalb auf der Abbildung zwei Reihen von Stiftkörperchen (*ZwStfK*) zu sehen sind, während von den Sinneszellen selbst nur die mehr nach außen liegenden dargestellt wurden. Ihre Kappenzellen berühren die proximalen Endschläuche (*prE*) der Hörleiste und bilden mit diesen einen kompakten Zellhaufen (*KZH*). Eine

Berührung mit der Trachee findet nicht statt und daher existiert auch keine Beziehung zu dem Trommelfelle.

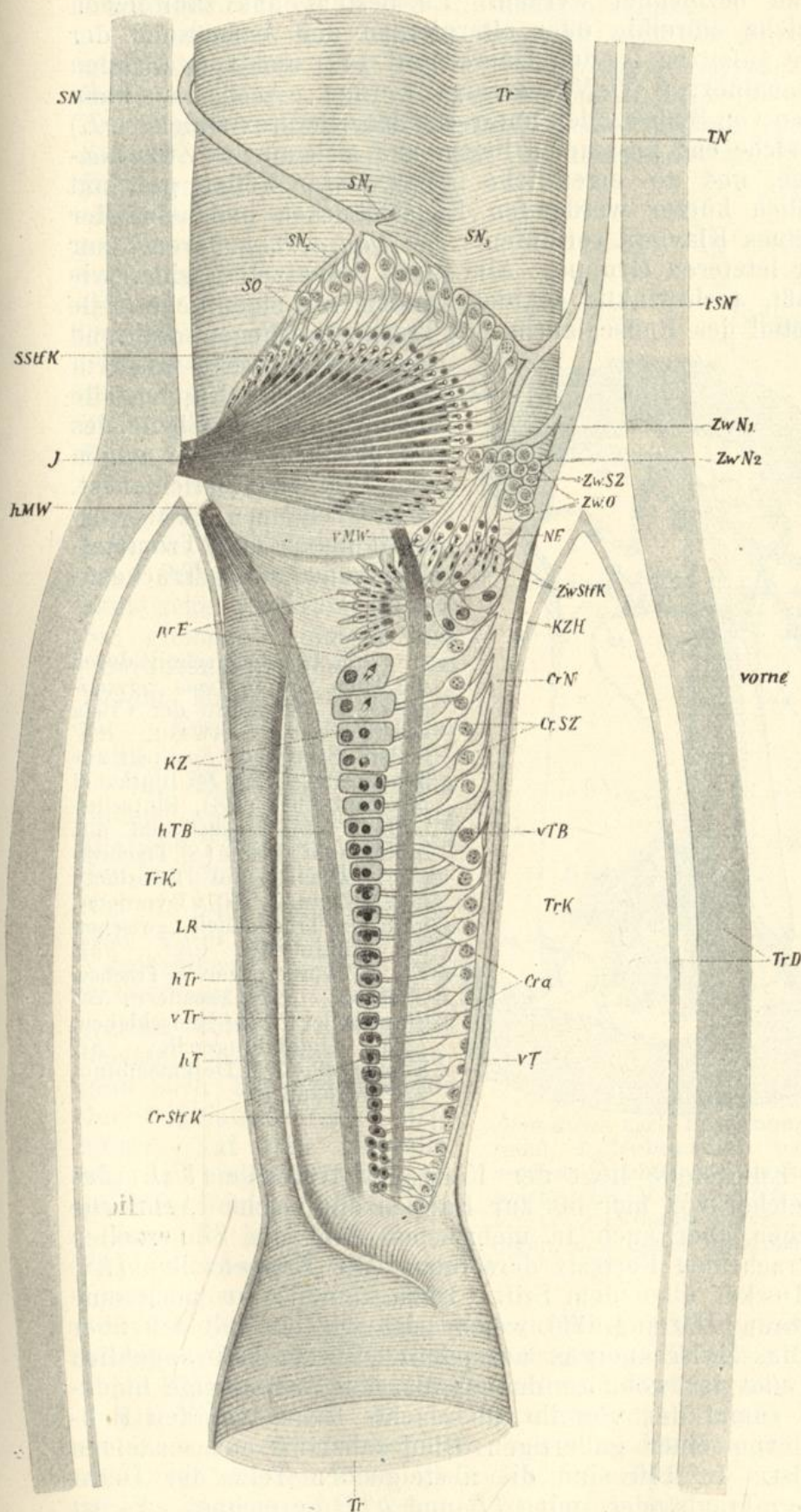


Fig. 146. Tibiales Sinnesorgan von *Decticus verrucivorus* nach Entfernung der äußeren Beinwand, von außen gesehen, nach SCHWABE. Bezeichnungen von oben nach unten: Tr Trachee, SN Subgenualnerv, TN Tympanalnerv, SO Subgenualorgan, SStfK dessen Stifte, tSN dessen Nerv, J Anheftungsstelle, ZwO Zwischenorgan, ZwN dessen Nerven, ZwStfK dessen Stifte, KZH Kappenzellen, prE proximale Endschläuche der Hörleiste, CrN Cristanerv, CrSZ Cristasinneszellen, KZ Kappenzellen, TrK Trommelfelltasche, hTr, vTr hintere, vordere Trachee, hT, vT hinteres, vorderes Trommelfell, hTB, vTB hinteres, vorderes Tragband, CrStfK Cristastifte.

Die Crista acustica (Hörleiste, SIEBOLDSches Organ) allein ist funktionell von dem Trommelfelle abhängig und kann daher als ein tympanales Organ bezeichnet werden. Es besteht aus zahlreichen Sinneszellen, welche einreihig oder alternierend der Außenwand der vorderen Trachee aufsitzen (s. den Querschnitt 147) und vom distalen Ende des Tympanalnerven (*CrN*) versorgt werden. Auch hier kann man zwei Gruppen von Sinneszellen unterscheiden, die proximalen (*prE*) Endschläuche, welche eng zusammen liegen und sich an das Zwischenorgan anschließen, und die eigentliche Crista, deren Zellen getrennt und mit allmählich kürzer werdenden Endschläuchen nebeneinander wie die Saiten eines Klaviers verlaufen. Bei *Dect. verr.* gehören 7 zur ersteren, 33 zur letzteren Gruppe. Alle diese Sinneszellen sind, wie 147 erkennen läßt, rechtwinklig geknickt, indem die eigentliche Zelle und der Anfangsteil des Endschlauchs der Trachee aufliegen, während

die distale Streke mit dem Stift und der Kappenzelle in der medialen Ebene des Beines nach außen gegen den Blutkanal gerichtet ist. Der Cristanerv (*CrN*) verläuft neben dem Trommelfell und der Tracheen-

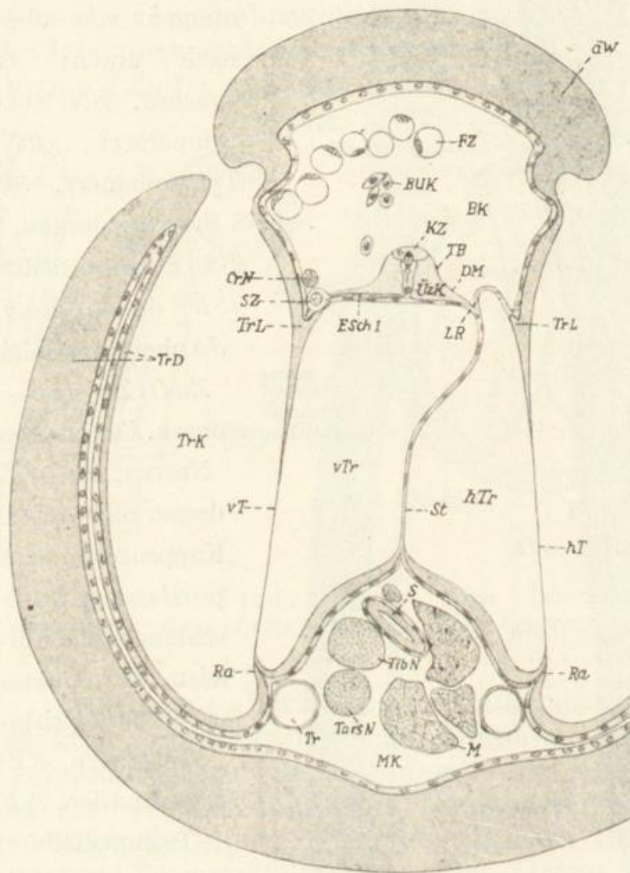


Fig. 147. Querschnitt durch die Tibia von *Decticus verrucivorus* in der Mitte der Crista acustica nach SCHWABE. äW äußere Beinwand, Sp Spalt zur Trommelfelltasche, BK Blutkanal mit Fettzellen (FZ), BltK Blutzellen (BlK), MK Muskelkanal mit Muskeln (M), Sehne (S), Tracheen (Tr), Tibial- und Tarsalnerv (TibN, TarsN), vT, hT vorderes, hinteres Trommelfell zwischen den Chitinleisten (TrL, Ra), vTr, hTr vordere, hintere Trachee, St Steg, CrN Cristanerv, SZ Sinneszelle, ESchl Endschlauch, ÜxK Umhüllungszelle, KZ Kappenzelle, DM Deckmembran, TB Tragbänder.

kante. An der Knickstelle liegt der Kern der Hüllzelle (*Üxk*) des Endschlauchs, welcher von hier bis zur Kappenzelle reicht. Ähnliche Hüllzellen umgeben aber auch in mehrfacher Zahl die Sinneszellen selbst und den trachealen Fortsatz derselben. Die Kappenzellen (*Kx*) liegen wie ein Deckel über dem Stift. Dazu kommt nun noch eine dünne Deckmembran (*DM* und *TB*), welche sich wie ein Zeltdach über die Crista und das Zwischenorgan ausspannt. Sie enthält angeblich keine Zellkerne und ist wohl zu deuten als eine eigenartige bindegewebige Hülle, zumal der von ihr überdachte Raum um den Endschlauch herum von einer gallertigen Binde substanz mit einzelnen Kernen erfüllt ist. In 146 sind die absteigenden Teile der Deckmembran, die sog. Tragbänder, mit *vTB* und *hTB* bezeichnet. Es ist

beachtenswert, daß hier die Kappenzellen, abweichend von anderen Scolopophoren, nicht an das Integument anstoßen, sondern mit der Deckmembran frei in den Blutkanal hineinragen.

Bezüglich der Funktion kann es wohl als sicher gelten, daß die tympanale Crista zum Hören dient. Da die Endschläuche sowohl in ihrem trachealen wie in ihrem medianen Abschnitte gegen die Spitze des Organs zu allmählich immer kleiner werden, so liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie bei den Längenabstufungen der Fasern der Basilarmembran der Wirbeltierschnecke, und man darf annehmen, daß sie auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt sind. Das hintere Tympanum und die hintere Tracheenblase verstärken durch ihre Schwingungen diejenigen der vorderen Blase, welcher die Sinneszellen aufliegen. Es spricht gegenwärtig nichts dafür, daß auch das Zwischenorgan und das Subgenualorgan eine akustische Funktion haben. Sie gleichen vielmehr den Chordotonalorganen in so hohem Maße, daß ich sie für Erschütterungsorgane halte.

6. Bei den Grillen

finden wir äußerlich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Laubheuschrecken, nämlich ein oder zwei Trommelfelle unter dem Knie des Vorderbeines; aber es gibt unter ihnen auch viele Arten, welche keine Trommelfelle besitzen, und diese erman-
geln auch fast ausnahmslos der Stridulationsorgane (Zirpadern) auf den Flügeln, während umgekehrt die tympanalen Formen solche besitzen. Es ist also hier der Zusammenhang zwischen tonerzeugenden und schallwahrnehmenden Apparaten sehr auffällig. In derselben Gattung können beide Zustände nebeneinander vorkommen. So hat z. B. *Gryllus apterus* keine Flügel und Trommelfelle, während die übrigen Arten dieses Genus damit begabt sind. Das vordere und das hintere Trommelfell sind selten annähernd gleich gebaut; meist ist das eine größer als das andere und von anderer Form (bei *Gryllus campestris* und *domesticus*, 149, ist das hintere sehr groß und lang oval, das vordere klein und rund),

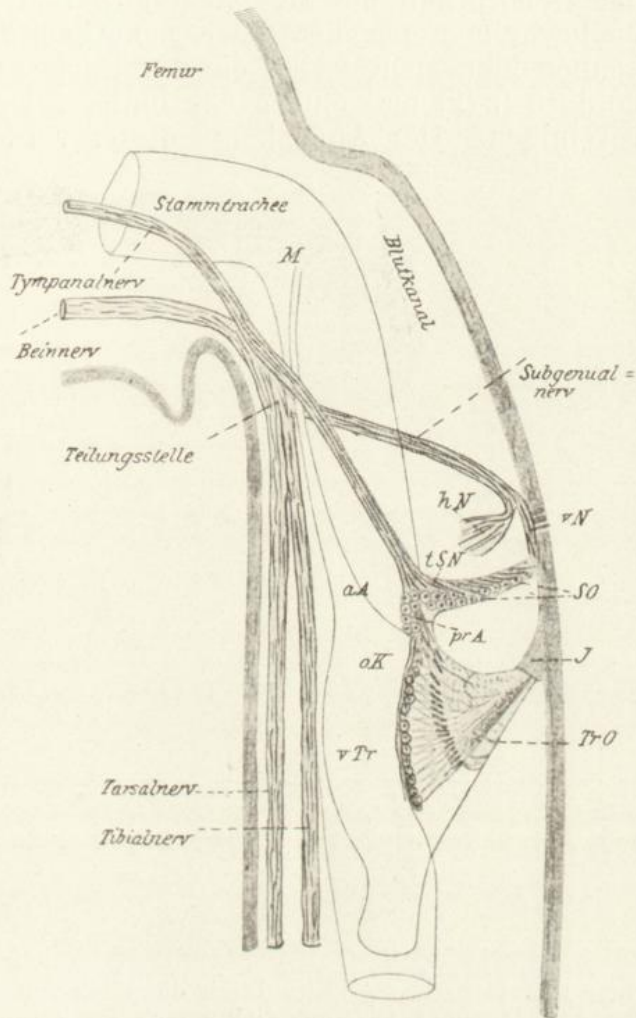


Fig. 148. Tibiale Sinnesorgane von *Gryllus domesticus* nach Entfernung der vorderen Beinwand, halbschematisch nach SCHWABE. *vTr* vordere Trachee, *aA* deren aufsteigender Ast, welcher bei *M* einmündet, *SO* Subgenualorgan, *hN*, *vN*, *tSN* dessen Nerven, *TrO* Tracheal(Gehör)organ, *prA* dessen proximaler Abschnitt.

Außenwand der Trachee anschmiegen. Wenn diese Auffassung richtig ist, so spielt eine Flüssigkeit bei der Leitung der Schwingungen eine wichtige Rolle, ebenso wie im Labyrinth der Wirbeltiere die Perilymphe. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, sondern glaube, daß hier dieselben mechanischen Prinzipien vorliegen wie bei Locustiden: die Luftschwingungen in *vTr* wirken auf die Sinneszellen, und das Trachealkörperchen dient zur Verfestigung und durch sein Mitschwingen zur Reizverstärkung. Das vordere Trommelfell (*vT*) ist so dick, daß es nicht als schwingende Membran dienen kann. Von seiner mächtigen Hypodermis (*H*) spannen sich Fortsätze (*S*) zur Matrix des Trachealkörperchens aus, um diesen einen gewissen Halt zu geben. Dieser Gehörapparat wird als Trachealorgan bezeichnet im Gegensatz zum Tympanalorgan der Heuschrecken, da er sich nicht in nächster Nachbarschaft des Trommelfells befindet.

Wichtiger als dieser Gegensatz ist die Tatsache, daß die Gehörorgane der Locustiden und Grillen so verschieden gebaut sind, daß sie trotz äußerer Ähnlichkeit (zwei Trommelfelle, gleiche Lage und Innervierung, Spaltung der Trachee) in keinem genetischen Zusammenhang stehen können, sondern als homoiologe Bildungen anzusehen sind. Die wichtigsten Unterschiede sind:

Locustiden	Grillen
Crista acustica nicht am Integument befestigt.	Endschläuche an der äußeren Beinwand inseriert.
Tympanales Organ.	Tracheales Organ.
Ohne Trachealkörperchen.	Mit Trachealkörperchen.
Zwei gleiche schwingende Trommelfelle.	Das vordere Trommelfell dient zur Stütze, nur das hintere schwingt, oder nur eins vorhanden.

Diese Gegensätze sind so tiefgreifend, daß man das Organ der Grille auch nicht als eine Vorstufe zu demjenigen der Laubheuschrecke ansehen kann. Dagegen könnte die gemeinsame Stammform dieser beiden Familien ein Zwischenorgan haben, welches sich bei den Grillen in das Trachealorgan verwandelte, während es bei den Locustiden zu der Crista auswuchs. Hand in Hand mit diesen Veränderungen dürften sich die Trommelfelle entwickelt haben. Daß diese Differenzierungen nur an den Vorderbeinen auftraten, hängt vielleicht damit zusammen, daß nur hier das Subgenualorgan ein Zwischenorgan abspaltete und damit die Grundlage für die Ausbildung von Gehörorganen schuf.

III. Das JOHNSTONsche Organ.

Ich erwähne hier das von JOHNSTON im zweiten Antennenglied der Mücken gefundene Organ, welches bei den ♂ dieser Tiere sehr viel stärker ausgebildet ist als bei den ♀ und bei ersteren als Gehörapparat zu dienen scheint. In einfacher Form ist es an derselben Stelle bei vielen Insekten (*Libellula*, *Aphis*, *Panorpa*, *Phryganea*, *Melolontha*, *Epinephele*, *Formica*, *Vespa*, *Apis*, *Bombus*, Fliegen) beobachtet worden und dient dann vermutlich als Gefühlsorgan für die Stellung des Fühlers. Bei den mit tympanalen Organen versehenen Heuschrecken (*Locusta*, *Stenobrothus*) scheint es zu fehlen oder nur sehr schwach entwickelt zu sein. Wahrscheinlich kommen Stifte in den Sinneszellen vor. Auch sind Hüllen- und Kappenzellen bis jetzt noch nicht sicher nachgewiesen. Aus manchen Beobachtungen geht hervor, daß die Mücken auf Schallreize reagieren; fraglich ist jedoch, ob sie sie als Töne oder mechanische Reize wahrnehmen. Es ist sehr wohl mög-

lich, daß die ♂ mit dem JOHNSTONSchen Organ die von den ♀ beim Fliegen erzeugten Töne empfinden, und sie auf diese Weise auch bei Nacht auffinden. Fig. 150 zeigt einen Längsschnitt durch das männliche Organ. Das zweite Glied bildet einen Becher, in dessen Grunde das dritte Glied auf der als Trommelfell dienenden Gelenkhaut (*P*) aufsitzt. Die Antenne ist bei der männlichen Mücke mit sehr langen Haaren besetzt, welche, wie nachgewiesen, zum Teil in starke Mitschwingungen geraten, wenn eine Stimmgabel mit dem Ton der ♀ angeschlagen wird. Diese Schwingungen werden sich auf das Trommelfell (*P*) übertragen, welches auf seiner Basalfläche nach außen in seinem ganzen Umkreise in zahlreiche Chitinfortsätze (*A*) ausläuft. Unter der Haut des Gliedes liegt zu äußerst eine dicke Schicht mit Ganglien-

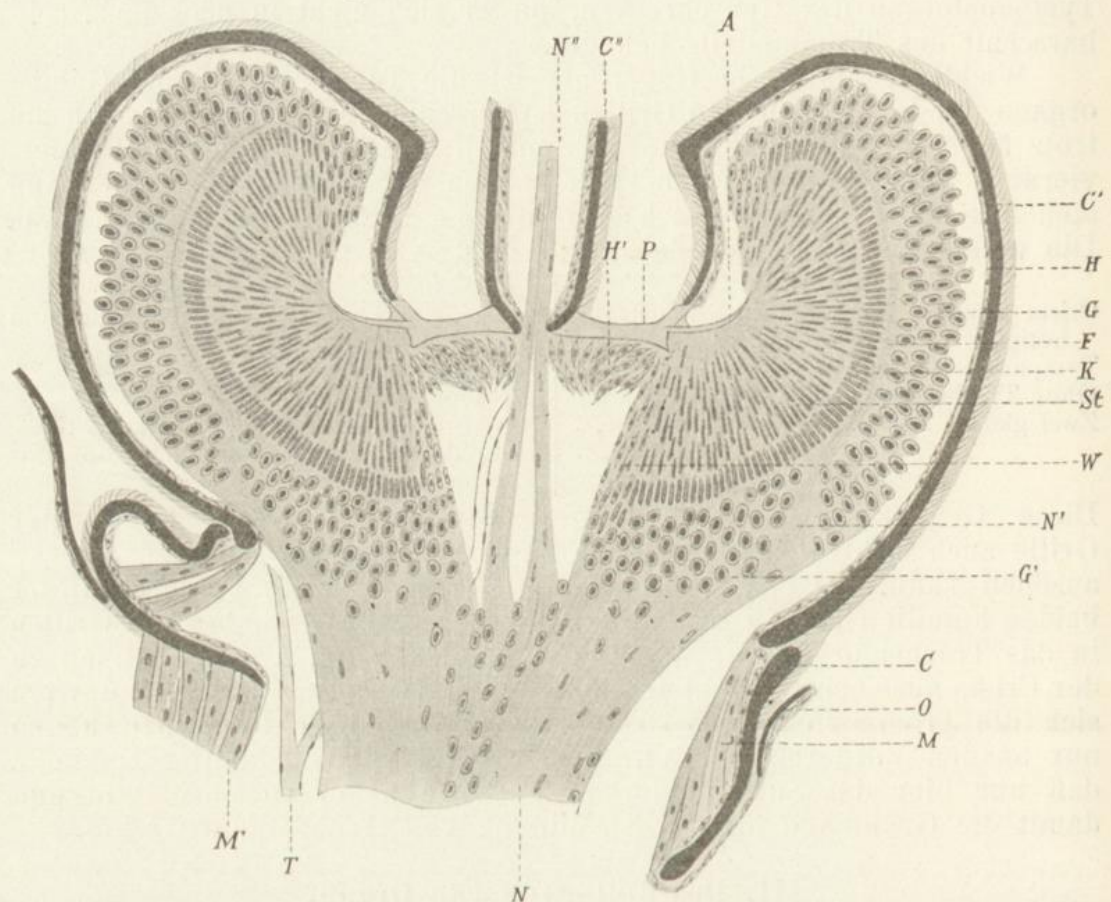


Fig. 150. Längsschnitt durch das erste (*C*), zweite (*C'*) und dritte (*C''*) Antennenglied der Mücke *Mochlonyx culiciformis*, ♂, nach CHILD (⁴⁰⁶/₁). *H*, *H'* Hypodermis, *G*, *G'* Ganglienzellen, *F* Nervenfibrillen, *K* erste Kernreihe der Stäbchen (*St*), *N*, *N'*, *N''* Nerven, *T* Tracheen, *M* Muskeln, *P* Gelenkhaut = Trommelfell, *A* dessen Fortsätze, *O* Kopfhaut.

zellen (*G*), welche aus Hypodermiszellen hervorgehen und mit vielen Seitenästen des zentralen Antennennerven (*N*) in Verbindung stehen. Sie setzen sich in Stränge (*St*) fort, welche an jenen Chitinspangen (*A*) enden, nachdem sie zunächst bei *F* eine Faserschicht gebildet haben. An jedem Strang liegen zwei Kerne (151, 152). Die basalen (*K*) liegen nebeneinander, während die distalen sich auf sehr verschiedenen Höhen anordnen. CHILD, dem wir die vorstehende Schilderung entnehmen, glaubt auch Stifte in den Strängen gesehen zu haben. Sollten hier echte Scolopophoren vorliegen, so würden die Basalkerne vermutlich

zu Hüllzellen, die distalen zu Kappenzellen gehören. Die Antennen der weiblichen Mücken sind nur mit kurzen Haaren besetzt, und die zweiten Glieder sind viel weniger verbreitet als bei den ♂ und entbehren der becherförmigen Vertiefung (152). Auch läuft die Gelenkhaut (*P*) nicht in Fortsätze aus, so daß die Stränge des viel kleineren Sinnesorgans direkt an ihr enden. Noch einfacher ist das Organ in anderen Insektenordnungen gebaut und zeigt auch bei diesen keine sexuellen Unterschiede. Es ist sehr gut möglich, daß es sich bei diesen und den weiblichen Mücken nur um Tastorgane handelt, indem die Druckreize auf die Gelenkhaut und damit auch auf die Sinneszellen übertragen werden. Nur bei den männlichen Mücken würde sich dann ein Gehörapparat daraus entwickelt haben. Bei *Dytiscus* besteht es nach LEHR aus spindelförmigen Gruppen von Ganglienzellen, welche in ihrem distalen Fortsatz einen Achsenfaden umschließen (153). Echte Stifte fehlen und

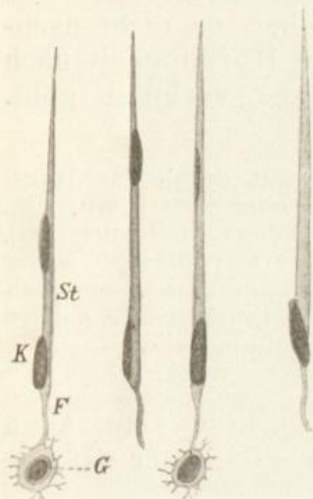


Fig. 151.

Fig. 151. Ein Stäbchen aus Fig. 150.

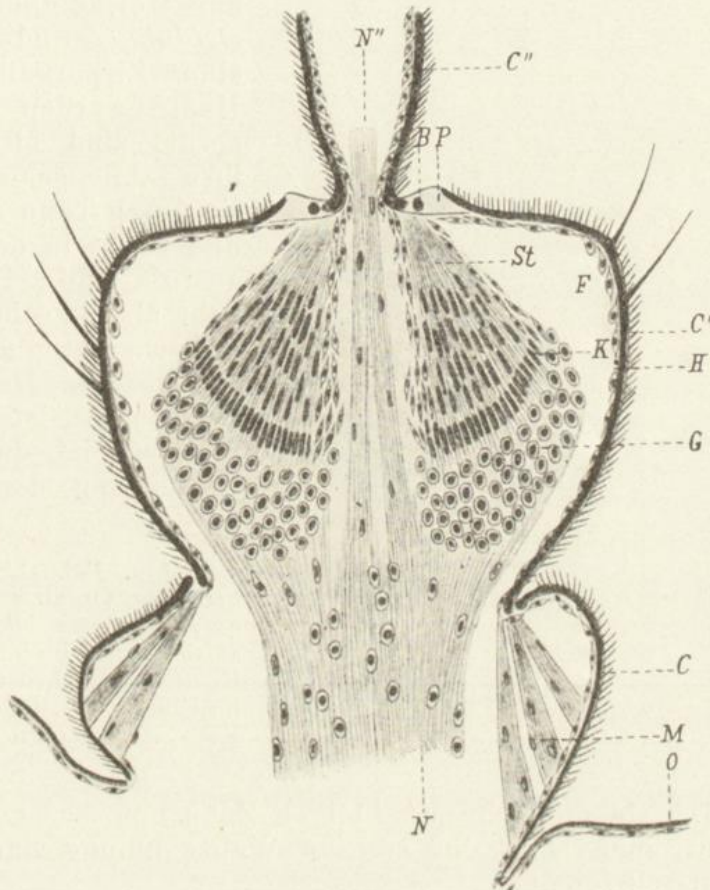


Fig. 152.

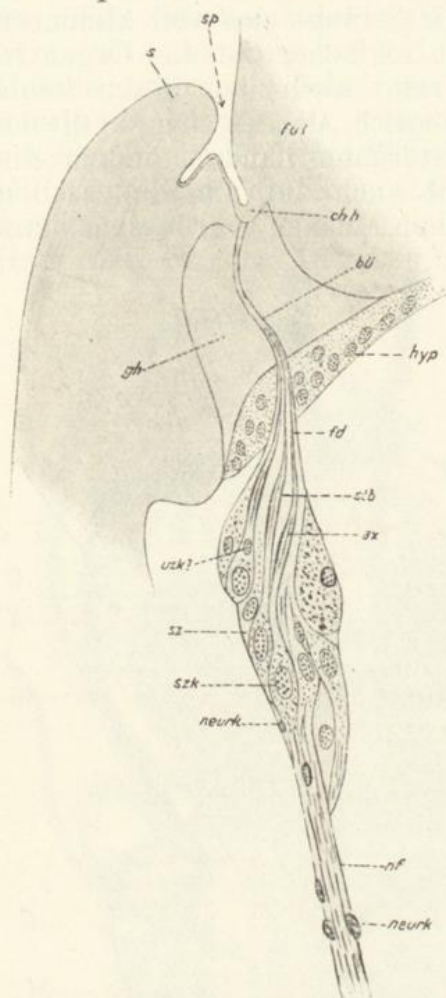
Fig. 152. Längsschnitt durch das JOHNSTONSche Organ von *Mochlonyx culiciformis*, ♀, nach CHILD (400/1). Bezeichnung wie in Fig. 150.

auch Hüll- und Kappenzellen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. BERLESE zeichnet sie bei *Vespa* und erwähnt auch den Achsenfaden. Bei *Aeschna* verästelt sich ein Teil der Sinneszellen baumförmig und endet mit kleinen Anschwellungen an der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Fingerglied.

IV. Die sog. Hörhaare der Spinnentiere.

Bei den Spinnentieren finden sich sehr beweglich eingelenkte Haare meist in Reihen an verschiedenen Stellen des Körpers, welche von DAHL als Hörhaare (Trichobothrien) angesprochen werden. Sie sitzen

bei Skorpionen und Pseudoskorpionen nur auf den Scheren, bei den echten Spinnen auf den Palpen und Beinen, bei den Pedipalpen nur auf den Beinen und bei größeren Milben auf dem Vorderteil des Rumpfes. Bei Wolfsspinnen soll die Hörfähigkeit dadurch bewiesen werden, daß diese



Tiere durch das Brummen einer Fliege angelockt werden können, auch wenn diese durch eine Gazewand verdeckt ist und nicht gesehen werden kann. Die Männchen von *Pisaura nubilalis* CL. erzeugen knackende Töne durch Schlagen des Hinterleibes gegen die Unterlage, was auf Hörfähigkeit hinweist. Bei *Mygale stridulans* und einigen anderen Arten sind Zirporgane nachgewiesen. Jene Haare werden von einem Nerven versorgt, sind also sicher sensibel. Für ihre akustische Funktion spricht, daß sie durch Töne in Schwingungen geraten und meist in der Größe regelmäßig abgestuft sind. Sie sind auch anders gebaut als die echten Tasthaare, indem sie in becherartigen Vertiefungen des Chitins sitzen. Die Deutung dieser Haare als Gehörorgan ist unsicher, da nicht nachgewiesen ist, daß die Hörfähigkeit nach Entfernung der Haare verloren geht.

Fig. 153. Längsschnitt durch das JOHNSTONSche Organ von *Dytiscus* nach LÉHR, ^{310/1}. ax Achsenfaser, bü Bündel der Endschläuche (fd), chh Chitinhäutchen, hyp Hypodermis, neurk Kern der Neurilemmzelle, nf Nerv, sp Spalt im Chitin, stb Stäbchen, sx Sinneszelle, szk deren Kern, uxk Kern der Umhüllungszelle.

Da sie vielfach mit kleinen Zähnchen besetzt, also rauh sind, kann es auch sein, daß sie zur Wahrnehmung darüber gleitender Gegenstände dienen.

D. Phylogenie der Chordotonal- und Gehörorgane der Insekten.

Diese Sinnesapparate werden in erster Linie charakterisiert durch die Scolopalzellen. Wir haben diese kennen gelernt als primäre Sinneszellen, die aus Epidermiszellen hervorgehen, aber nach innen rücken und distal zu einem Endschlauch ausgezogen sind, welcher mit einem inneren Stiftchen abschließt. Dieses besteht aus einer terminalen Verdickung der Achsenfaser (Neurofibrille), welche frei von der Grenzmembran des Endschlauches umhüllt wird (133) oder auch mit ihr verwächst (138 B, 138 III). Im letzteren Falle erscheint der Stift hohl, mit oft verdickter Wandung und zentraler Neurofibrille. Ich sehe in dieser Scolopalzelle eine Anpassung an die Chitincuticula, welche es unmöglich macht, daß die Sinneszelle mit einem freien Stiftchen abschließt, wie es sonst bei Wirbellosen die Regel ist (1a, c). Ähnliche

Sinneszellen kommen auch sonst bei Insekten vor: in **21** sieht man einen deutlichen Endschlauch mit Achsenfaser, Stiftkörper und Hüllzellen von der Sinneskuppel eines Schmetterlingsflügels, und **22** zeigt dieselben Organe aus der Haltere einer Fliege, bei der der Stiftkörper (hier Pilzkörper genannt) sich wie bei einem amphinematischen Chordotonalorgan (**133**) durch Fäden mit der Chitincuticula verbindet. In diesen beiden Beispielen gehört aber die Sinneszelle noch zur Epidermis, während sie in den echten Scolopophoren unter sie gerückt ist und nur durch Kappenzellen mit ihr verwächst. Es ergibt sich somit folgender Weg für die phyletische Differenzierung der Chordotonalorgane.

- I. Primäre Sinneszellen, welche zwischen den Epidermiszellen ohne nachweisbare besondere Einrichtung am Chitin endigen, etwa wie *sz* in **24**.
- II. Der Zellkörper rückt mehr in die Tiefe, der Endschlauch verbreitert sich distal knopfartig (**16**).
- III. Die Sinneszelle wird von subepithelialen Hüllzellen umgeben, und ihre Achsenfaser verdickt sich in dem Endknopf zu einem dem Chitin angelagerten Stiftkörper (**21**), wodurch die Reizempfindlichkeit erhöht wird.
- IV. Der Endknopf rückt vom Chitin ab, bleibt aber mit ihm durch kurze Fäden in Verbindung (**22**).
- V. Aus derartigen Vorstufen geht der amphinematische Scolopophor (**133**) hervor, indem die Sinneszelle noch weiter nach innen, verlagert wird und zwar passiv durch den Austritt von Kappenzellen aus der Epidermis (**133**). Die an die Cuticula herantretenden Fäden, welche als Bildungen der Zellmembran anzusehen sind, werden dadurch sehr verlängert. Indem die Sinneszelle auch proximal durch epitheliale Zellen oder durch bindegewebige Fasern sich an ein Chitinstück anheftet, kann sie über die Stellung und Bewegung der beiden Fixationspunkte orientieren und wird durch ihre Spannung besonders geeignet zur Wahrnehmung von Erschütterungen.
- VI. Indem die Sinneszelle noch weiter in die Tiefe gedrängt wird durch Wachstum und Vermehrung der distalen Kappenzellen, bilden die Fäden sich zurück, und es entsteht der mononematische Scolopophor (**134**).

Der merkwürdigste Punkt dieser Reihe ist das Abrücken des Endschlauches der ursprünglich taktilen Sinneszelle vom Chitin, also von der Reizstelle, wodurch die Aufnahme von Tastreizen unmöglich wird. Eine lamarckistische Beurteilung ist also ausgeschlossen. Man muß in diesem Falle eine zufällige Mutation annehmen, die sicherlich zuerst eher nachteilig als vorteilhaft war. Erst als sich die gespannte Aufhängung vollzogen hatte, konnte durch einen Funktionswechsel die Sinneszelle wieder dem Körper von Nutzen sein. So kann in der Phylogenie auch ein zeitweiliger Rückschritt die Bahn frei machen zu einer Vervollkommnung in einer neuen Richtung. Auf einer höheren phyletischen Stufe wurden aus den Erschütterungsorganen akustische Apparate. Die wundervolle Gabe des Hörens, auf der schließlich die Sprache und alle höhere Kultur beruht, tritt uns hier zum ersten Male entgegen, und es ist sehr interessant zu verfolgen, wie dieser abermalige Funktionswechsel sich vollzogen hat. Natürlich sprechen wir an dieser Stelle nur von den Insekten, bei denen, abgesehen von den noch zweifelhaften JOHNSTONSchen Organen, nicht weniger als 8 ver-

schiedene homoiologe Hörorgane polyphyletisch entstanden sind: Organe am Vorderknie bei Grillen (148, 149) und Laubheuschrecken (145, 146), am 1. Abdominalsegment bei Feldheuschrecken (141, 142), am 2. bei Cicaden (138 B), unter der Vorderflügelwurzel bei Wasserwanzen (139, 140) und sogar drei Apparate bei den auch in anderer Hinsicht hochdifferenzierten Schmetterlingen [in der Vorderflügelwurzel bei Tagfaltern (136), am Metathorax bei vielen Nachtfaltern (137, 138) und am ersten oder zweiten Hinterleibsring bei Spannern und Zünslern]. Drei Organisationsverhältnisse haben diese bemerkenswerte Tatsache veranlaßt: Chordotonalorgane kommen an den verschiedensten Stellen des Insektenkörpers vor, ebenso dünnhäutige Partien des Chitins, welche zu Trommelfellen wurden, und die überall vorhandenen Tracheen konnten sich leicht zu Blasen erweitern. Dünnhäutig sind besonders die Gelenkhäute, daher ist die Verbindung von Thorax und Abdomen ein bevorzugter Platz, der zweimal bei Schmetterlingen und ferner bei Acridiern und Cicaden sich zum Trommelfell umwandelte. Auch das JOHNSTONSche Organ sitzt an einer Gelenkhaut (150). An den Wurzeln der Flügel kommen Chordotonalorgane mit Vorliebe vor und regulieren hier wohl die Flugbewegungen. Daher ist es nicht auffallend, daß bei Tagschmetterlingen und Wasserwanzen gerade diese Region zum Sitze des Ohres wurde. Am absonderlichsten erscheint zunächst die Lage am Knie bei Locustiden und Grillen. Aber gerade an den Vorderbeinen sind subgenuale Erschütterungsorgane bei Insekten sehr verbreitet und orientieren beim Schreiten darüber, ob die Unterlage ruhig oder bewegt ist. So wird es begreiflich, daß der distale Teil derselben eine ganz neue Funktion übernahm. Rückten die Scolopalzellen durch zufällige Variation an eine dünne Chitinmembran, so mußten Schallwellen sie erschüttern, und die Empfindung mußte besonders stark werden, wenn eine benachbarte Trachee als Resonanzboden sich anschmiegte oder wenn chitinige Fortsätze des Trommelfells (Tympanalkörperchen der Wasserwanzen (139 *Ko*) und der Acridier (143 *StK*, *zaK*) oder der Trachee (Trachealkörperchen, 149 *TrK*, der Grillen) in Mitschwingungen versetzt wurden. Tracheenblasen kommen bei vielen Insekten an der Wurzel des Abdomens vor, während gewöhnliche Tracheen sich überall anlagern konnten. Für eine selektionistische Betrachtungsweise sind also auch diese Sinnesorgane sehr geeignet. Wie weit aber die Apparate im einzelnen durch den Gebrauch vergrößert und vervollkommen wurden und wie weit die Umgestaltung der seismischen Empfindung in eine akustische durch ihn bewirkt, das Hören also allmählich „gelernt“ wurde, entzieht sich der Beurteilung. Erst als diese Stufe erreicht war, entwickelte sich die Stimme, die bewußte Lautäußerung aus ursprünglich nicht beabsichtigten, in der Körpermechanik begründeten Geräuschen (Bewegung der Flügel bei Locustiden, der Beine bei Acridiern und Wasserwanzen). Viele Schmetterlinge hören in beiden Geschlechtern, geben aber noch nicht Töne von sich, und mit Ausnahme der Bienenkönigin findet sich die absichtliche Ton-erzeugung nur bei männlichen Insekten. Die ursprüngliche Stimme ist der Brunston.

E. Methoden der phyletischen Differenzierung eines Organs.

Die Umwandlung von Tastzellen zu Chordotonalorganen und dieser zu Gehörapparaten sind verhältnismäßig einfache Vorgänge, so daß sie

geeignet sind, die morphologischen und physiologischen Methoden zu erkennen, deren sich die Natur bei der phyletischen Differenzierung bedient. Es kommen 4 morphologische und 3 physiologische Wege in Betracht. Auf ersterem Gebiet unterscheiden wir:

1) progressive oder regressive Veränderungen der vorhandenen Organe oder Organteile. Die progressiven zeigen sich in irgendeiner Vergrößerung, z. B. in der Verdickung des Endes der Achsenfaser zum Stiftkörper, in der Erweiterung einer Trachee zur Tracheenblase; die regressiven in einer Rückbildung, z. B. in dem Fortfall der Verbindung der Sinneszelle mit dem Chitin beim Uebergange des amphinematischen Organs in das mononematische oder in der Verdünnung einer subgenualen Chitinregion zu einem Trommelfell.

2) Neubildungen, z. B. Trommelfellkörperchen der Acridier, Trachealkörperchen der Grillen, Kolben der Wasserwanzen.

3) Lageveränderungen: z. B. die epitheliale Sinneszelle wandert unter die Haut.

4) Ausnutzungsprinzip, d. h. Verwertung benachbarter Organe oder Gewebe, die ursprünglich mit dem sich entwickelnden Organ gar nicht oder nur locker verbunden waren und funktionell nichts mit ihm zu tun hatten, z. B. Epithelzellen werden zu Kappenzellen, lockeres Bindegewebe wird zum straffen Aufhängeband des Chordotonalorgans, Tracheen schmiegen sich als Resonatoren an die Hörzellen.

1 und 2 sind oft nicht scharf zu sondern, denn jede progressive Veränderung kann einen solchen Grad erreichen oder so eigenartig sein, daß sie den Charakter einer Neubildung annimmt. Das zeigt sich auch in den Schwierigkeiten der theoretischen Erklärung. Der unentwegte Selektionist wird die Trommelfellkörperchen auf zufällige Mutation zurückführen, während der Lamarckist vermuten wird, daß die Epidermiszellen an den Anheftungsstellen der Hörzellen besonders stark durch die Schwingungen des Trommelfells gereizt wurden und daher hier einen Stielkörper (143 StK) ausschieden oder sich zum Zapfenkörper (aaK) einstülpten.

Von physiologischen Prinzipien der phyletischen Differenzierung seien genannt:

1) die Funktionsverstärkung resp. -Rückbildung,

2) die Funktionserweiterung: z. B. die ursprüngliche Tastzelle wird für Erschütterungen besonders empfindlich, wobei die Tastempfindlichkeit nicht aufgehoben zu sein braucht bei einem dicht unter der Haut liegenden Chordotonalorgan,

3) der Funktionswechsel: z. B. die tief liegenden Chordotonalorgane haben eine rein seismische Funktion übernommen, während die dicht unter der Haut gelegenen an gewissen Stellen zu akustischen Apparaten wurden.

Kapitel VI.

Die stato-akustischen Organe der Wirbeltiere.

1. Morphologische Grundzüge des häutigen Labyrinths.

Mit Ausnahme des *Amphioxus* besitzen alle Wirbeltiere eine Statocyste, welche wegen ihres komplizierten Baus als häutiges Labyrinth