

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Halle a. S.)

ÜBER ASYMMETRISCHE FLÜGELLAGE BEI INSEKTEN UND IHRE BEZIEHUNGEN ZU ANDEREN ASYMMETRIEN¹.

Von

ROLF KEILBACH².

Mit 21 Textabbildungen (25 Einzelbildern).

(Eingegangen am 24. Juli 1934.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
Übersicht über die in der Literatur vorhandenen Angaben	2
I. Asymmetrie der Flügellage und der Flügel (Zahlenverhältnisse, Flugversuche, morphologische Asymmetrien der Flügel, Vererbungsversuche)	3
a) <i>Plecoptera</i>	3
b) <i>Orthoptera</i> , 1—7	3
c) <i>Rhynchota</i> , <i>Heteroptera</i> , 1—5	12
d) <i>Coleoptera</i> , 1—2	20
e) <i>Neuroptera</i> und <i>Trichoptera</i>	23
f) <i>Lepidoptera</i>	23
g) <i>Hymenoptera</i>	23
h) <i>Diptera</i> , 1—3	24
i) Zusammenfassung	30
II. Die Beziehungen der Flügellage zu anderen Asymmetrien. Koppelung und Unabhängigkeit von Rechts-Links-Merkmalen	32
a) Die Abdominalasymmetrie der Wasserwanzen (Abdominalsegmente, Copulationsapparat, Copulationsgewohnheit)	33
b) Koppelung und Unabhängigkeit von Inversionen bei <i>Corixa</i>	39
c) Asymmetrien bei <i>Pyrrhocoris</i>	41
d) Zusammenfassung	41
III. Schluß. Entstehung der Asymmetrien und ihre allgemeine Bedeutung für das Rechts-Links-Problem	42
Literaturverzeichnis	44

Einleitung.

In seiner Monographie über das Rechts-Links-Problem weist LUDWIG darauf hin, wie wenige Asymmetrien, die im Tierreich auftreten, im Zusammenhange mit dem Rechts-Links-Problem betrachtet worden sind und gibt einen Überblick über die Unzahl von interessanten Fragen, die in dieser Hinsicht zu bearbeiten sind. Mit einer dieser Asymmetrien,

¹ Mitteilung zum Rechts-Links-Problem IV [III. Mitteilung vgl. Z. Zool. 144 (1933)].

² Dissertation der naturwissenschaftlichen Fakultät der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg.

mit der Flügellage der Insekten und ihren Beziehungen zu anderen Asymmetrien dieser Tiergruppe, befaßt sich die vorliegende Arbeit¹.

Betrachtet man geflügelte Insekten in der Ruhe, so sieht man, daß bei vielen der eine Oberflügel den anderen mehr oder weniger überdeckt. So entsteht eine echte Asymmetrie mit zwei Asymmetriformen: Entweder überdeckt der rechte den linken oder der linke den rechten Flügel. Hierbei auftretende Zahlenverhältnisse sind auch für die Vererbungslehre von Interesse.

Die vorliegende Arbeit basiert auf einem Material von etwa 32000 Individuen aus den verschiedenen Ordnungen der Insekten. Soviel als möglich wurde mit lebendem Material gearbeitet. Nach der Untersuchung wurden die Tiere in Alkohol konserviert, ebenso alle in der Natur gefangenen Formen, die nicht sofort zur Lebenduntersuchung herangezogen werden konnten. Daneben wurde das Trockenmaterial verschiedener Sammlungen auf asymmetrische Flügellage geprüft. Fehler, die durch die Präparation dieses Materiales verursacht sein konnten, wurden nach Möglichkeit ausgeschaltet.

Die in der Arbeit angewendeten Bezeichnungen stimmen mit den von LUDWIG (1932) gegebenen überein. Bei einer Art werden drei Verteilungsmodi zwischen Rechts- und Links-Form unterschieden:

1. *razemisch*, bei dem Rechts- und Links-Form in einer Häufigkeit von je 50% auftreten;

2. *monostroph*, bei dem Rechts- oder Linksform in einer Häufigkeit von 10% oder weniger auftreten. Hierbei wird die in geringerer Zahl auftretende Form als die *inverse* bezeichnet;

3. *amphidrom-nichtrazemisch*, bei dem Rechts- oder Linksform in *weniger als 50%*, aber *mehr als 10%* auftreten.

Diese Begriffe *razemisch*, *monostroph* und *amphidrom-nichtrazemisch* können auf die Individuen, auf Arten oder auf höhere systematische Einheiten angewendet werden. Legt ein Individuum bald den rechten, bald den linken Flügel nach oben, ist es *individuell razemisch*, legt es fast stets einen bestimmten Flügel nach oben, so ist es *individuell monostroph*. Zeigt bei einmaliger Durchsicht die Hälfte der Individuen die R-, die andere die L-Lage, so läßt sich daraus noch kein Schluß auf die Individuen ziehen: es könnten alle Individuen individuell *razemisch* sein oder aber alle *monostroph*, jedoch zu 50% R- bzw. L-konstant. Mit *R* wird die Rechtslage der Oberflügel bezeichnet, d. h. die Lage, bei der der *rechte Oberflügel den linken überdeckt*, mit *L* die Linkslage, bei der umgekehrt der *linke den rechten Oberflügel überdeckt*. Die bei manchen Gruppen auch in Betracht gezogene Lage der Unterflügel wurde entsprechend mit *r* und *l* bezeichnet.

¹ Herrn Prof. JAPHA, Herrn Prof. Dr. RAMME, Herrn Dr. E. MENNER, Herrn Konrektor SCHUMANN und Herrn ROSENBAUM danke ich für die freundliche Erlaubnis zur Bearbeitung ihrer Sammlungen.

Übersicht über die in der Literatur vorhandenen Angaben.

Über die Flügellage der Insekten liegen nur wenige Angaben vor. Meist sind es nur beiläufige Bemerkungen, die darüber gemacht worden sind, Zahlenangaben fehlen zumeist.

Auf die Folgeerscheinungen konstanter Flügellage wurde schon lange aufmerksam gemacht, wie auf die verschiedene Färbung der Oberflügel bei Blattiden (BRUNNER 1882) und Locustiden (REH 1899), sowie auf die Asymmetrie in der Gestaltung der Stridulationsorgane bei Orthopteren (LANDOIS 1867; DARWIN 1871; GRABER 1874; REGEN 1901). In diesem Zusammenhange macht LUTZ (1906) zahlenmäßige Angaben über die Flügellage bei *Gryllus campestris*; GILLAVY weist (1914) in einem Vortrag auf die konstante Flügellage bei Schaben und Wasserwanzen hin, ohne genauere Untersuchungen darüber gemacht zu haben. Bei CUENOT (1921), PORSSON (1924) und CORSET (1931) finden sich Zahlenangaben über Flügeligkeit bei Wasserwanzen und Käfern. LUDWIG (1929, 1931, 1932) führt unter anderen Asymmetrien die Flügellage der Insekten an und hat an *Pyrhocoris* genauere Untersuchungen angestellt. In den Arbeiten über andere Asymmetrien des Insektenkörpers finden sich nirgends Zahlenangaben.

I. Asymmetrie der Flügellage und der Flügel (Zahlenverhältnisse, Flugversuche, morphologische Asymmetrien der Flügel, Vererbungsversuche).

Die Arbeit folgt im Gang der Untersuchungen dem System.

a) *Plecoptera*.

Von dieser Ordnung standen nur wenige trockene Exemplare aus der Gattung *Perla* zur Verfügung. Es waren 12 Individuen, zur Sammlung des Halleschen zoologischen Institutes gehörig, von denen 10 die L-Lage und 2 die R-Lage aufwiesen. Wieweit der Unterschied in der Häufigkeit der beiden Flügellagen hier auf Zufall beruht, kann nicht angegeben werden.

b) *Orthoptera*.

Sehr interessante Befunde ergaben sich in der Ordnung der *Orthoptera*.

1. *Blattidae*.

Die Blattiden überdecken in der Ruhelage den rechten Oberflügel zur Hälfte durch den linken. Aus der Tabelle 1 ersieht man, daß diese Familie ausgesprochen *linksmonostroph* ist. Denn unter den 1379 trockenen Exemplaren aus den verschiedensten Familien und Gattungen, die dort angeführt sind, findet sich kein einziges Exemplar mit inverser Flügellage.

Es konnte hier das trockene Material sehr zuverlässige Auskunft geben, da eine widernatürliche Umlegung bei der Präparation sofort zu erkennen ist. Der bedeckte Flügel ist bei allen Schaben mit Ausnahme der wenigen dünnflügeligen Arten, die bei der Betrachtung unberücksichtigt blieben, mehr oder weniger stark aufgehellt, soweit die Überdeckung reicht (BRUNNER 1882). Es ist das eine häufige Erscheinung bei den Insekten mit konstanter Flügellage (vgl. *Locustidae*, *Corixa*, *Naucoris*). Darüber hinaus zeigen fast alle Exemplare einen deutlichen Abdruck des bedeckenden Flügels auf der Oberseite des bedeckten.

Bei lebendem Material wurden dieselben monostrophischen Verhältnisse gefunden (Tabelle 1). LUDWIG gibt an, daß er bei *Periplaneta americana* ungefähr 1% inverse Tiere fand (1932). Diese Angabe bezieht sich

Tabelle 1.

Gruppe	Art	Lebend		Halle		Berlin		ROSEN- BAUM		SCHU- MANN		Summe	
		R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L
<i>Blattidae</i>	verschieden	0	114	0	593	0	786	—	—	—	—	0	1493
<i>Phasmidae</i>	„	—	—	15	8	52	59	—	—	—	—	67	67
<i>Mantidae</i>	„	—	—	59	71	227	192	—	—	—	—	286	263
<i>Acrididae</i>	„	517	508	266	259	—	—	—	—	—	—	783	767
<i>Gryllacridae</i>	„	—	—	4	2	32	24	—	—	—	—	36	26
<i>Locustidae</i> ♂	„	0	73	0	180	0	186	—	—	—	—	0	439
<i>Locustidae</i> ♀	„	0	38	0	140	0	19	—	—	—	—	0	197
<i>Locustidae</i>	<i>Metrioptera Roeselii</i>												
	♀	7	7	—	—	—	—	—	—	—	—	7	7
	♂	0	13	—	—	—	—	—	—	—	—	0	13
<i>Gryllidae</i> ♂	verschieden	26	0	28	1	93	5	—	—	—	—	147	6
<i>Gryllidae</i> ♀	„	5	2	9	7	67	33	—	—	—	—	81	42
<i>Gryllidae</i>	<i>Gryllotalpa</i> LATR.	—	—	18	12	—	—	—	—	—	—	18	12
	<i>Gryllus domesticus</i>												
	L. ♂	17	16	12	0	12	0	—	—	—	—	41	16
	<i>Gryllus domesticus</i>												
	L. ♀	1	9	3	1	4	2	—	—	—	—	8	12
Fliegende													
<i>Heteroptera</i>													
<i>Pentatomidae</i>	verschieden	70	77	124	113	829	791	86	90	177	129	1286	1200
	<i>Macrina invenca</i>												
	BURM.	—	—	—	—	315	328	—	—	—	—	315	328
<i>Capsidae</i>	verschieden	113	114	38	43	—	—	—	—	—	—	151	157
<i>Lygaeidae</i>	„	5	7	211	182	71	50	254	236	34	25	575	500
	<i>Sphragisticus nebulosus</i> L.	—	—	—	—	—	—	175	159	—	—	175	159
	<i>Trapezonotus arenarius</i> L.	—	—	—	—	—	—	129	141	—	—	129	141
	<i>Lygaeus saxatilis</i> L.	126	119	—	—	—	—	—	—	—	—	126	119
<i>Coreidae</i>	verschieden	29	26	22	22	63	50	73	77	8	22	195	197
<i>Reduviidae</i>	„	—	—	91	80	82	97	84	76	—	—	257	253
<i>Psephenidae</i>	„	—	—	—	—	—	—	36	37	—	—	36	37
<i>Berytidae</i>	„	—	—	—	—	—	—	16	14	—	—	16	14
<i>Hydro-</i> <i>metridae</i>	„	21	22	42	58	50	31	—	—	—	—	113	111

In allen Tabellen bedeutet:

Halle . . Sammlung des Zoologischen Institutes Halle.
 Berlin . . „ „ „ Museums Berlin.
 SCHUMANN „ „ „ Konrektor SCHUMANN, Halle.
 ROSENBAUM „ „ „ Herrn ROSENBAUM, Halle.

auf Tiere, die sich in großer Zahl in einem Gefäß befanden. Hierbei finden sich hin und wieder Tiere mit inverser Flügellage. Es ist dies aber nur eine Folge des Gefangenhaltens, wie aus dem Folgenden hervorgeht. Ich habe an 10 Exemplaren von *Periplaneta americana* je 20 Flugversuche vorgenommen. Bei jedem Fluge wurden die Oberflügel so zusammengelegt, daß der linke den rechten überdeckte. Ausnahmen ergaben sich nur, wenn das Tier beim Fluge an einen Gegenstand stieß, so daß es gewaltsam aus der Flugbahn gerissen wurde. Nach dem nächsten

Flug wurden dann die Flügel in die Normallage gebracht. Es geht daraus hervor, daß normalerweise niemals von einem L-Tier die R-Lage angenommen wird. Hiermit ergibt sich, daß die Tiere, die mit inverser Flügellage gefunden wurden, Normaltiere waren, deren Flügellage in dem in den Gläsern herrschenden Gedränge mechanisch verändert war oder aus mißglückten Flugversuchen stammte.

Die *Unterflügellage* wurde bei den Flügeln ebenfalls geprüft. Es ergab sich, daß bei den 200 Flügeln das Verhältnis $r : l = 91 : 109$ war. Für das einzelne Tier schwankte das Verhältnis $r : l$ zwischen $8 : 12$ und $12 : 8$. Die Oberflügel liegen stets über den Unterflügeln. Gelegentlich fanden sich in den Gefäßen, in denen viele Tiere beisammen waren, Ausnahmen, bei denen ein Unterflügel zwischen die Oberflügel geraten war. Auch dies ist aber nur eine künstlich herbeigeführte Erscheinung. Es wechselt also hier für jedes Tier die Unterflügellage. Trotz konstanter Oberflügellage ist die Lage der Unterflügel *individuell razemisch*, im Gegensatz zu anderen Insektengruppen, bei denen der monostrophen Oberflügellage eine monostrophe Unterflügellage entspricht (*Naucoris* und *Corixa*).

Zusammenfassung: Die Blattiden sind bezüglich der Lage der Oberflügel monostroph. Die Veranlagung, den linken Flügel über den rechten zu legen, muß für die gesamte Gruppe erblich sein. Es wurde kein einziges inverses Tier gefunden. Nur *vorübergehend* kann infolge zufälliger Umstände der rechte Flügel oben liegen. Die Unterflügellage ist razemisch. In Analogie zu späteren genaueren Untersuchungen bei anderen Gruppen ist anzunehmen, daß die Färbungsunterschiede erblich sind, der Abdruck des einen Flügels auf dem anderen aber ist nur sekundär.

2. *Phasmidae* und *Mantidae*.

Wiederum nur getrocknetes Material stand für die *Phasmidae* und *Mantidae* zur Verfügung (Tabelle 1). Es ergibt sich bei den 549 *Mantidae* eine Verteilung $R : L = 286 : 263$, bei den *Phasmidae* eine Verteilung $R : L = 67 : 67$. Unter den *Mantidae* wurden 79 Individuen aus 7 kurzflügeligen Arten untersucht, bei denen die Flügel in ihrer Lage sicher nicht künstlich verändert sind. Jede einzelne dieser Arten weist ein Lageverhältnis $R : L = 1 : 1$ auf. Es ist also an der Richtigkeit der übrigen aus der Sammlung entnommenen Zahlen kein allzu großer Zweifel zu hegen. Die *Phasmidae* weisen nur ganz rückgebildete Oberflügel auf, für die dasselbe gilt wie für die kurzflügeligen Mantidenarten.

Beide Familien sind also bezüglich der Lage der Oberflügel *razemisch*. Das gleiche ist ohne Zweifel für die Unterflügel der Fall, die an getrockneten Exemplaren nicht untersucht wurden; denn bei keiner Insektengruppe wurde der Fall gefunden, daß bei inkonstanter Oberflügellage die Unterflügel sich als konstant erwiesen. Über das individuelle Verhalten läßt sich nichts aussagen.

3. *Acridiidae*.

Bei den *Acridiidae*, deren Oberflügel der Länge nach rechtwinklig geknickt sind, überdecken sich die waagrecht liegenden Oberflügelteile in ganzer Länge. Die Unterflügel liegen fächerartig gefaltet parallel nebeneinander, fallen also für die Betrachtung aus.

Tabelle I enthält (Spalte 1) 1025 Individuen in 7 Untergattungen, die in Spiritus aufbewahrt wurden, nachdem sie in Cyankalidämpfen getötet waren. Auf diese Weise wurde erreicht, daß die Tiere ihre natürliche Flügellage beibehielten. Es ergab sich ein Gesamtverhältnis von $R : L = 1 : 1$. Als Ergänzung sind in Tabelle I (Spalte 2) getrocknete Exemplare aus der Sammlung des Halleschen Zoologischen Institutes aufgeführt. Das Verhältnis ist bei einer Individuenzahl von 525 wie oben $R : L = 1 : 1$.

Einzelne Exemplare wurden lebend betrachtet. Es wurde bei 10 Tieren (1 ♂ *Stauroderus biguttulus*; 2 ♂, 2 ♀ *Oedipoda coerulea*; 2 ♂, 1 ♀ *Gomphocerus maculatus*; 1 ♂, 1 ♀ *Chorthippus elegans*) an je 3 Tagen nach je 20 Flügen (bzw. Sprüngen) notiert, welcher Flügel oben lag, wobei darauf geachtet wurde, daß nur Sprünge protokolliert wurden, bei denen die Flügel tatsächlich gespreizt wurden, was durchaus nicht bei jedem Sprunge der Fall ist. Das Gesamtverhältnis der 600 Flüge betrug $R : L = 285 : 315$. Auch bei den einzelnen Tieren war das Verhältnis razemisch, auch wenn längere Serien von Rechtsflügen mit längeren Serien von Linksflügen wechselten (s. *Hymenoptera*), wie folgendes Protokoll zeigt:

Oedipoda coerulea ♂

1. Tag: R R R R R R R R L L L R L L L R R L L L = 11 R 9 L

2. Tag: L L L L L L L R R R R R R R R L L L L R = 9 R 11 L

3. Tag: R L R L R R R R R L L L L L R R R L R R = 12 R 8 L

32 R 28 L

Die Flügellage der *Acridiidae* ist also individuell razemisch. Irgendwelche konstante Asymmetrien der Flügel fehlen.

4. *Locustidae*.

Die Form der Oberflügel gleicht bei den *Locustidae* derjenigen der *Acridiidae*. Sie sind ebenso geknickt und die Art der Überdeckung ist dieselbe. Auch die Lage der Unterflügel ist die gleiche. Jedoch im Verhältnis $R : L$ zeigt sich ein wesentlicher Unterschied zu den *Acridiidae*. Tabelle I zeigt, daß die gesamte Familie aus *L*-Arten besteht. Bei den trockenen Exemplaren wurden nur Tiere in die Tabelle aufgenommen, deren natürliche Flügellage durch die verschiedene Ausbildung der Zirporgane bei den Männchen, Farbunterschiede beider Flügel oder aus der regelmäßigen Lagerung von Ober- und Unterflügeln mit einiger Sicherheit gewährleistet wurden.

Unter allen Arten fand sich kein inverses Exemplar. PETRUNKEWITSCH (1901) gibt *Plagioptera cincticornis* als R-Form an, bei der auch die Zirporgane invers sind. Indessen ist nicht angegeben, wieviel Individuen zur Beobachtung vorlagen. Möglicherweise hatte er nur ein inverses Exemplar zur Verfügung. Mir selbst stand kein Material davon zur Verfügung.

Bei den Weibchen von *Metrioptera Roeselii* beobachtete ich als einzige Art eine beträchtliche Zahl von Tieren mit inverser Flügellage (Tabelle 1, Zeile 8). Es stellte sich aber heraus, daß sich hier die Flügel infolge ihrer geringen Überdeckung so leicht in ihrer gegenseitigen Lage verändern lassen, daß die geringfügigste äußere Einwirkung bereits eine Umlagerung hervorrufen kann. Dieselbe Erscheinung findet man bei den Weibchen von *Gryllus campestris*, wo Lebendbeobachtungen angestellt wurden (s. S. 10).

Flugversuche wurden an 12 ♂ und 3 ♀ von *Metrioptera grisea* und 14 ♂ und 5 ♀ von *Locusta viridissima* vorgenommen. Nach je 20 Flügen zeigten alle Tiere stets die L-Lage ($R : L = 0 : 680$). Im Augenblick des Verlassens der letzten Larvenhaut *umgelegte Flügel* — dies wurde nur bei Männchen vorgenommen — wurden stets im Laufe des Erhärtungsprozesses wieder in die Normallage zurückgebracht.

Die *Flügellage der Locustidae ist also individuell und gruppenkonstant monostroph L*. Es wird eine inverse Art angegeben. Inverse Tiere wurden sonst nicht gefunden. Es liegt also Erblichkeit der Flügellage vor.

Mit dieser monostrophen Flügellage steht auch die Asymmetrie des *Zirpapparates* im männlichen Geschlecht in Verbindung.

Dieser Apparat befindet sich hier im Gegensatz zu den *Acridiidae* in seinen beiden Teilen auf den Flügeln. Die *Acridiidae* zirpen mit einer an dem Oberschenkel befindlichen Schrilleiste gegen ein Schrillkante der Oberflügel mit Ausnahme von *Psophus stridulus* (nach GRABER) und *Pneumora* (nach WESTWOOD), wo eine Kante des Oberschenkels gegen warzige Erhebungen der seitlichen Teile der Tergite gerieben wird. Die *Locustidae* dagegen tragen auf beiden Flügeln eine Schrilleiste und eine Schrillkante, jedoch ist am linken Flügel die Schrillkante, am rechten die Schrillader schwächer ausgebildet und der sogenannte Spiegel, die Resonanzmembran, am linken Flügel stärker chitinisiert als am rechten. Legt man künstlich einem Tiere die Flügel um, so ist es nicht in der Lage, irgendein Geräusch damit zu produzieren. Diese einseitige stärkere Ausbildung der Teile ist als Folge der einseitigen Flügellage auf dem Wege über einseitige Zirpgewohnheit anzusehen.

Es wurde weiter versucht, ob durch Verletzung oder völlige Entfernung einer Flügelanlage in der Ausbildung des Zirpapparates eine Umstimmung in der Entwicklung zu bewirken sei, wie dies auf Grund mannigfacher Versuche bei anderen Tiergruppen festgestellt wurde (heterochele Krebse). Zu diesem Zwecke wurden 26 Männchen von *Metrioptera grisea* operiert. Je 9 Tieren wurde die rechte oder linke Flügelscheide im Stadium der ersten äußeren Sichtbarkeit amputiert, 8 weiteren Männchen wurde die rechte oder linke Flügelscheide mit einer glühenden Nadel versengt. Nur von den letzteren starben 2 vor der letzten Häutung. Die übrigen überstanden alle Häutungen; Schwierigkeiten, die ich

dabei erwartet hatte, ergaben sich nicht. Irgendeine Regeneration aber fand nicht statt, trotz der Angaben über Regenerationserscheinungen bei Insektenflügeln, die in den Arbeiten KAMMERERS (1908) und ISAAK WERBERS (1908) aus dem gleichen Institut enthalten sind. Da in der übrigen Literatur solche Angaben fehlen, müssen die Ergebnisse der beiden Autoren als sehr zweifelhaft angesehen werden, da es sich dort um Regeneration bei *fertigen Insekten* (Mehlkäfer, Fliegen) handelt. Die unverletzten Flügel entwickeln sich ganz normal.

5. *Gryllacridae*.

Für diese Gruppe macht Tabelle 1 wie bei den *Acridiidae* eine *razemische* Flügellage wahrscheinlich. Endgültiges läßt sich an Hand der geringen Zahl von 62 Tieren, die alle aus Trockensammlungen stammen, nicht sagen. Auch die Zirporgane bieten hier keinen Anhalt, da sie nicht auf den Flügeln liegen, sondern zur Tonproduktion eine Kante der Hinterschenkel an seitlichen Vorsprüngen der Tergite reibt, wie es bei *Pneumora* unter den *Acridiidae* der Fall ist (GRABER 1874). Da die ganze Gruppe *razemisch* ist, ist es wahrscheinlich, daß auch die Einzeltiere *razemisch* sind.

6. *Gryllidae*.

Bei den *Gryllidae* trifft man teils eine *monostrophe* (bei allen außer *Gryllus domesticus* und *Gryllotalpa*), teils eine *razemische* Flügellage an (Tabelle 1). Mit dieser *razemischen* Flügellage bei *Gryllotalpa* stimmen die Angaben REGENS (1903) überein, daß diese auf beiden Oberflügeln einen ganz gleichmäßig ausgebildeten Zirpapparat besitzt. Im Gegensatz zu allen anderen *Gryllidae* wird dieser hier in beiden Geschlechtern und beidseitig benutzt. Es ist also eine Entwicklung in Richtung des Zustandes, wie er bei den *Locustidae* herrscht, noch nicht angedeutet. Bei *Gryllus domesticus* ist die Flügellage in beiden Geschlechtern *razemisch*. Der nur im männlichen Geschlecht ausgebildete Zirpapparat ist beidseitig ausgebildet.

Alle anderen *Gryllidae* besitzen im männlichen Geschlecht stets *monostrophe* Flügellage. Es liegt im Gegensatz zu den *Locustidae* der rechte Flügel oben. LUTZ (1906) gibt an, daß er bei einer Zahl von 696 Männchen von *Gryllus campestris* 1,3% inverse Tiere fand, die bei längerem Halten in seinem Institute diese Flügellage beibehielten und auch in dieser Lage zirpten. Es sind also zweifellos inverse Männchen nachgewiesen.

Unterzieht man nun den *Zirpapparat* von *Gryllus campestris* einer genaueren Untersuchung, so stellt man fest, daß ein Unterschied in der Ausbildung der Zirpapparate beider Flügel nicht vorhanden ist. Ein Unterschied in der Zahl und Größe der Zähnen und der Stärke der Schrillkante beider Flügel ist nicht zu entdecken.

REGEN und LUTZ sind bereits zu diesem Ergebnis gekommen. Diese Tatsache hat dazu geführt, daß früher behauptet wurde (LANDOIS 1867; DARWIN 1871), die

Gryllen könnten in beiden Lagen zirpen, ja sie wechselten während des Zirpens dauernd in der Lage der Flügel ab. Das ist aber nie der Fall (LUTZ, REGEN und eigene Beobachtung). LUTZ (1906) hat an Hand längerer Beobachtung von Hunderten von Männchen festgestellt, daß die Zirpgewohnheit der Tiere entsprechend der Flügellage asymmetrisch und individuell absolut konstant ist, bei regulären Tieren also R über L, bei inversen Tieren L über R. LUTZ hat den Versuch gemacht, die Flügellage zu ändern. Künstlich umgeänderte Flügellage wurde von den Tieren entweder sofort in die ursprüngliche zurückgebracht oder, wenn dies den Tieren nicht gelang, waren sie von da ab stumm bzw. konnten sie nur ganz kurze, kratzende Geräusche hervorbringen. Dasselbe war auch von REGEN beobachtet worden; dieser fand (1903) in seinem Material ein Männchen, welches beidseitig zu zirpen imstande war.

REGEN erklärt das einseitige Zirpvermögen so: Beim Zirpen stehen die Oberflügel dachförmig zueinander, wobei der eine Flügel den anderen etwas überragt. Dabei lastet der obere Flügel auf der Schrillkante des unteren. Der Ton wird dadurch hervorgebracht, daß der untere Flügel um seine Längsachse rotiert, während der obere auf den unteren Flügel drückt. So reibt die scharfe Schrillkante des unteren linken an der zähnenbesetzten Schrilleiste auf der Unterseite des oben liegenden rechten Flügels. Werden nun die Flügel umgelegt, so will das Tier seiner Gewohnheit gemäß mit den Flügeln die Bewegungen ausführen, die für jeden derselben normal sind. Dadurch werden aber die Teile, die durch das Aneinandervorbeistreichen den Ton produzieren, nicht miteinander in Berührung gebracht, sondern sogar voneinander entfernt, und eine Tonproduktion ist unmöglich.

LUTZ hat nun die Flügellage beim Verlassen der letzten Larvenhaut vertauscht und gibt an, daß diese Tiere nunmehr die L-Lage ihr Leben lang beibehielten und wohl auch — es handelt sich um eine kurze Mitteilung ohne genauere Angaben — in dieser Lage imstande waren, so zu zirpen, wie reguläre Tiere.

Solche *Umlegungsversuche* habe ich auch gemacht, zunächst an 21 voll ausgebildeten Tieren mit erhärteten Flügeldecken¹. 15 Tiere brachten sofort die Flügel in die Normallage zurück, 6 behielten die veränderte Flügellage bei, nachdem sie versucht hatten, die Normallage wiederherzustellen, was ihnen aus irgendwelchen Gründen nicht gelang. Bei zweien von diesen Tieren wurde kein Versuch zu zirpen wahrgenommen, die anderen bemühten sich lebhaft zu zirpen, brachten es aber über ein leises kratzendes Geräusch nicht hinaus. Die 15 Tiere, die sofort in die Normallage zurückgegangen waren, wurden mit vertauschter Flügellage gefesselt. Nach einigen Tagen wurden 3 entfesselt mit dem Erfolg, daß sie sogleich die Flügel wieder in die Normallage zurückbrachten. Von den übrigen wurden 9 zu je dreien in Abständen von 3 Wochen entfesselt. Das Resultat war dasselbe, wie nach den ersten Tagen: die Flügel wurden in die Normallage zurückbefördert. *Man kann also die Tiere, deren Flügel einmal in R-Lage erhärtet sind¹, nicht in die L-Lage umgewöhnen.*

Nun unternahm ich den gleichen Versuch an 5 Tieren, die eben die letzte Larvenhaut verließen, und deren Flügel noch ganz weich und weiß und am Ende noch nicht völlig aufgepumpt waren. Es wurde vorsichtig zu Werke gegangen, um nicht Verletzungen an den zarten Flügeln

¹ Diese Tiere hatten in der R-Lage auch bereits gezirpt.

hervorzurufen. 2 von ihnen legten im Verlauf des Erhärtungsprozesses den rechten Flügel wieder nach oben und zirpten ganz normal. Die anderen 3 Männchen behielten die L-Flügellage, also die inverse, bei und brachten scheinbar die gleichen Töne hervor wie Normaltiere. Bei genauerem Abhören jedoch stellte sich heraus, daß doch ein Unterschied gegenüber der Zirpfähigkeit normaler Tiere bestand: die inversen waren nämlich durchweg nicht fähig, die Rivalenlaute hervorzubringen, die man sonst sogleich vernimmt, wenn 2 Männchen in nähere Fühlung miteinander kommen.

Da leider aus der Freiheit keine inversen Männchen zur Verfügung standen, konnte ein Vergleich zwischen dem Zirpen normaler, natürlich inverser und künstlich invers gemachter Männchen nicht vorgenommen werden. Es wäre interessant, ob diese in der Natur gefundenen inversen Tiere die Rivalenlaute hervorbringen können oder nicht. In letzterem Falle würde es sich offenbar ebenfalls um eine sekundäre Umlagerung der Flügel handeln, im ersteren Falle wäre der Verdacht einer wirklichen Inversion gegeben.

Es ist noch zu erwähnen, daß es, soviel bis jetzt bekannt ist, 2 Gattungen von *Gryllidae* gibt, deren Zirporgane sich infolge der einseitigen Benutzung umgebildet haben (*Ocanthus* und *Nemobius*). Bei der ersten ist der unbenutzte Teil des Apparates zum Teil, bei der zweiten ganz rückgebildet (RÆGEN 1903).

Die Weibchen aller übrigen *Gryllidae* (lebend untersucht bei *Gryllus campestris*) zeigen eine scheinbar amphidrom-nichtrazemische Flügellage. Doch überdecken sich die Flügel hier nur wenig und können bei geringstem Anlaß so leicht gewechselt werden, daß die L-Lage häufig passiv eingenommen wird (parallel zu den Weibchen der *Locustide Metrioptera Roeselii*). Um festzustellen, ob diese Vermutung richtig ist, wurde untersucht, welcher Flügel bei *Gryllus campestris*-Weibchen bei der ersten Flügelüberkreuzung unmittelbar nach der letzten Häutung oben liegt. Bei den beiden untersuchten Tieren wurde die R-Lage eingenommen. Im Laute der Tage wurde aber die Flügellage ab und zu gewechselt, was sich auch bei anderen aus der Freiheit gefangenen Weibchen zeigte. Hiermit stimmen auch die Protokolle von LUTZ überein, die sich auf mehrere Monate erstrecken. Vergleicht man die in Tabelle 1 enthaltenen Werte bei Männchen und Weibchen, so zeigen die Männchen in 3%, die Weibchen in 50% die L-Lage. Entsprechend gibt LUTZ für Massenfänge von 5 Fundorten für 696 Männchen einen Prozentsatz von 1,3%, für 1112 Weibchen 30—50% L-Tiere an. Da aber die obigen Befunde zeigten, daß auch die Weibchen von *Gryllus campestris* zunächst den rechten Flügel nach oben legen und die Majorität aller Gryllenweibchen während der größten Zeit ihres Lebens diese Lage beibehalten, so ergibt sich, daß wohl auch die Weibchen erblich rechts veranlagt sind. Da sie weder zirpen noch fliegen können, und eine aktive Bewegung der Flügel nicht beobachtet wurde, ist es sehr wahrscheinlich, daß die L-Lage eine sekundäre ist, zumal die Flügelüberkreuzung eine sehr geringe ist.

7. Zusammenfassung.

Man sieht unter den *Orthoptera* in der Flügellage und bei den *Saltatoria* im besonderen in der damit verbundenen Ausbildung der Zirporgane alle Stufen zwischen razemischen und monostrophen Formen verwirklicht. Die folgende Stufenleiter erhebt aber nicht den Anspruch, eine phylogenetische zu sein.

Acridiidae und Gryllacridae. Flügellage in beiden Geschlechtern individuell razemisch, konstante Flügelasymmetrien fehlen.

Blattidae. Erbliche, gruppenkonstante L-Lage der Oberflügel, Unterflügellage razemisch. Erbliche Asymmetrie der Oberflügel in der Färbung, sekundäre im Abdruck des einen auf dem anderen.

Gryllotalpa. Flügellage in beiden Geschlechtern razemisch, Zirporgane in beiden Geschlechtern auf beiden Flügeln gleichmäßig ausgebildet, Zirpgewöhnheit daher gleichfalls razemisch.

Gryllus campestris. a) Männchen. *Flügellage* im männlichen Geschlecht monostroph, inverse Tiere in 1,3% vorhanden. (Ein Exemplar mit razemischer Flügellage bekannt.) Nur unmittelbar nach Verlassen der Larvenhaut ist die Flügellage mancher Individuen noch umstimmbare, die Inverslage wird von diesen dauernd beibehalten. *Zirporgane* (der Flügellage entsprechend) einseitig benutzt, obgleich beidseitig angelegt. Die Tiere, deren Flügellage unmittelbar nach dem Verlassen der letzten Larvenhaut noch umstimmbare ist, vermögen bei dieser inversen Lage zu zirpen. Jedoch sind die Tiere aus physiologischen Gründen nicht mehr imstande, die Rivalenlaute hervorzubringen. Nach Erhärtung der Decken ist weder Flügellage noch Zirpgewöhnheit mehr umstimmbare. Das einzige Tier mit razemischer Flügellage vermochte in beiden Lagen zu zirpen.

b) Weibchen. Im weiblichen Geschlecht scheinbar amphidrom-nichtrazemische Flügellageverhältnisse. Jedoch ergibt die Untersuchung unmittelbar nach der letzten Häutung, daß auch die Weibchen R-monostroph sind und nur infolge der geringen Überdeckung und des Fehlens des Zirporganes die Flügel passiv leicht in die inverse Lage gebracht werden können.

Oecanthus. Im männlichen Geschlecht monostrophe Flügellage, als Folge davon einseitige Zirpgewöhnheit und teilweise Rückbildung des unbenutzten Teiles des Zirpapparates. Weibchen nicht untersucht.

Nemobius. Monostrophe R-Flügellage, einseitige Zirpgewöhnheit mit fast völliger Rückbildung des unbenutzten Teiles des Zirpapparates bei den Männchen. Weibchen nicht untersucht.

Locustidae. Monostrophe L-Lage der Oberflügel in beiden Geschlechtern (scheinbare Ausnahme *Metrioptera Roeselii*). Flügellage auch unmittelbar nach dem Verlassen der letzten Larvenhaut beim Männchen nicht mehr umstimmbare. Inverse Tiere nicht bekannt. Eine inverse Art angegeben (?).

c) *Rhynchota, Heteroptera.*

Die *Heteroptera* überkreuzen die Oberflügel in deren hinterem Teile, der als Membran bezeichnet wird und bei allen Heteropteren deutlich vom übrigen Flügel abgesetzt ist (Name *Heteroptera*). Bei einigen Arten ist die Membran zum Teil (*Cymatia* und *Pyrrhocoris*) oder ganz (*Plea minutissima*) rückgebildet.

Die *Heteroptera* zerfallen in zwei große Gruppen, die sich in der Flügellage deutlich unterscheiden: die Gattungen, deren Hauptbewegungsart das Fliegen, und die Gattungen, deren Hauptbewegungsart nicht mehr das Fliegen, sondern das Laufen und Schwimmen ist. Zur *ersten Gruppe* gehören alle Landwanzen mit Ausnahme einiger *Lygaeidae*, der *Pyrrhocoridae* und der *Tingitidae* sowie die *Gerridae*.

1. Die fliegenden *Heteroptera*.

Für die erste Gruppe (*Pentatomidae*, *Capsidae*, *Coreidae*, *Reduviidae*, *Piesmatidae*, *Berytidae*, *Lygaeidae* und *Hydrometridae*) ergibt sich aus den Sammlungen (Tabelle 1) bei 5888 Individuen ein Verhältnis R : L = 3060 : 2828. Die Verteilung auf die einzelnen Familien ist folgende:

<i>Pentatomidae</i> . .	2982 R : L = 1531 : 1451
<i>Capsidae</i>	81 R : L = 38 : 43
<i>Coreidae</i>	337 R : L = 166 : 171
<i>Reduviidae</i> . . .	510 R : L = 257 : 253
<i>Piesmatidae</i> . .	73 R : L = 36 : 37
<i>Berytidae</i> . . .	30 R : L = 16 : 14
<i>Lygaeidae</i> . . .	1714 R : L = 924 : 790
<i>Hydrometridae</i> .	161 R : L = 92 : 69

Zur Kontrolle der Sammlungsbefunde wurden 729 Exemplare dieser Familien lebend gefangen, mit unveränderter Flügellage getötet und die Flügellage festgestellt. Es ergab sich ein Verhältnis R : L = 364 : 365, also genau 1 : 1.

Zur Feststellung der individuellen Verhältnisse wurden mit je 5 Exemplaren von *Eurydema oleraceum*, *Calocoris biclavatus* und *Corizus miriformis* Flugversuche vorgenommen. Bei je 30 Flügen ergab sich ein Verhältnis R : L = 1 : 1 (R : L = 218 : 232). Für *Gerridae* gibt Poisson (1921) ein gleiches an.

Bei 62 Exemplaren aus den Familien der *Pentatomidae*, *Capsidae*, *Coreidae* und *Lygaeidae* wurde auch die Lage der Unterflügel untersucht. Es ergibt sich ein razemisches Verhältnis (r : l = 28 : 34).

Alle gutfliegenden Arten, die den Hauptteil der *Heteroptera* ausmachen, sind also bezüglich der Ober- und Unterflügellage *individuell razemisch*.

2. *Pyrrhocoridae.*

Die zweite große Gruppe der *Heteroptera*, die alle übrigen Familien umfaßt, zeigt andere Verhältnisse. Hier ist die monostrophe und auch

die amphidrom-nichtrazemische Verteilungsart (*Pyrrhocoris apterus*) vertreten, die bisher nur selten gefunden wurde.

Über *Pyrrhocoris apterus* gibt LUDWIG Näheres an. Er hat 14600 Exemplare untersucht, die von 8 Fundorten stammen, und ein durchschnittliches Flügellageverhältnis $\varrho = R : L = 4 : 1$ gefunden. Das Verhältnis $R : L$ schien für jeden Fundort sowohl während einer Saison als auch mehrere Jahre hindurch ungefähr konstant zu sein. Verschiedene Fundorte ergaben verschiedene Verhältniszahlen, die zwischen $3 : 1$ und $5 : 1$ schwankten, wobei die Linksflügler in beiden Geschlechtern gleich häufig oder im männlichen Geschlecht geringer an Zahl waren.

Diese Untersuchungen wurden weitergeführt. Es wurde zunächst der Befund LUDWIGS bestätigt, daß die Flügel von der ersten Überdeckung an niemals bewegt, also die Art der Überkreuzung niemals geändert wird.

Als Ursache dieser absolut konstanten Flügellage ergab sich folgendes: Außer wenigen langflügeligen Individuen (die dann in der Regel auch völlig ausgebildete Unterflügel besitzen oder Rudimente hiervon) zeigen die Flügel der meisten Tiere nur ganz schwach ausgebildete Membranen, die sich nur sehr wenig gegenseitig überdecken. Weil die Unterflügel in der Regel fehlen, liegen die Oberflügel dem ebenen Rücken des Tieres gleichmäßig an. Infolgedessen ist es fast unmöglich, durch Druck von oben die Art der Flügelüberdeckung zu verändern, wie es z. B. bei *Gryllus campestris*-Weibchen der Fall war. Da infolge der geringen Angriffsmöglichkeit eine passive Umlagerung der Flügel auch aus anderen Ursachen kaum in Frage kommen kann, und eine aktive Flügelbewegung fehlt, bleibt die Flügellage konstant.

Als nächstes wurde das erstmalige Zustandekommen der Flügelüberkreuzung beim Schlüpfen beobachtet (18 Tiere). Es ergab sich, daß zunächst beide Flügel nebeneinander liegen und ganz gleichmäßig aufgepumpt wurden, bis ihre Innenränder sich berührten. Jetzt wurde der eine Flügel etwas angehoben und glitt im Verlauf der weiteren Entfaltung über den anderen. Diese erste Überkreuzung ist endgültig. Eine sekundäre Umlagerung der Flügel, wie sie z. B. bei Dipteren vorkommt, wurde nie wahrgenommen.

LUDWIG glaubt festgestellt zu haben, daß derjenige Flügel nach unten gelangt, der sich zuerst der Mitte des Rückens anpreßte. Diese Auffassung ist aber durch die einwandfreie Beobachtung hinfällig, daß der später oben liegende Flügel im Moment, wo er den anderen berührt, sich über diesen schiebt.

Legt man unmittelbar nach der ersten Überkreuzung die Flügel, solange sie noch weich sind, oder auch beliebig später, um, so wird diese inverse Lage beibehalten. Wäre nun die Art der ersten Flügelüberkreuzung erblich festgelegt (gäbe es also bezüglich der Flügellage genotypische R- und L-Tiere), so könnte es sich trotzdem bisweilen ereignen, daß infolge zufälliger Faktoren bei der ersten Überkreuzung entgegen der Veranlagung der falsche Flügel nach oben kommt; dieser würde infolge des Fehlens aktiver Bewegung fortan auch oben bleiben. Derartige wäre nachträglich festzustellen, wenn erbliche *morphologische Unterschiede* der Flügel vorhanden wären, wie dies z. B. bei *Naucoris* der Fall ist. Solche Unterschiede fanden sich aber nicht. Der einzige Unterschied liegt im Clavus, wo beim oben liegenden Flügel die Randlamelle

Tabelle 2. *Pyrrhocoris apterus*.

Fundort	Tag	Gesamt	♂:♀	ρ	ρ♂	ρ♀	ρ♂:ρ♀	♂u.	♀u.	R♂	L♂	R♀	L♀
Lauchstädt	23. 4. 30	1895	1 : 1,15	4,73	6,2	3,9	2,0	20	26	740	120	786	203
„	4. 5. 32	465	1 : 1	2,72	2,7	2,7	1	1	3	172	63	165	61
„	15. 9. 33	822	1 : 1	3,47	3,4	3,7	1,1	9	12	311	83	311	96
Stadtfriedhof	Frühj. 29	625	1 : 1	3,90	3,9	3,9	1	8	14	256	65	224	58
„	„ 30	4845	1 : 1	3,95	4,6	3,5	1,3	18	33	1915	414	1911	554
„	„ 31	500	1 : 1	3,9	—	—	1,2	—	—	—	—	—	—
„	9. 31	4850	1 : 1	3,3	3,7	2,9	1,3	74	63	1948	527	1673	565
„	Frühj. 32	2698	1 : 1,06	3,18	3,8	2,7	1,4	18	19	1022	267	1003	369
„	8. 32	140	1 : 1,26	2,48	2,8	2,3	1,2	2	2	44	16	53	23
„	13. 3. 33	319	1 : 1,84	3,09	2,7	3,2	0,9	0	0	83	29	158	49
„	30. 3. 33	344	1,11 : 1	2,45	2,4	2,7	0,9	0	0	128	53	119	44
„	5. 9. 33	622	1 : 1,07	3,9	4	3,9	1,0	0	0	240	60	256	66
Saaleufer	5. 30	297	1,56 : 1	3,37	3,5	3,2	1,1	1	3	140	40	86	27
„	3. 5. 32	165	1 : 1	2,66	2,8	2,5	1,1	0	0	65	23	55	22
Cottbus, Damm	9. 31	864	1 : 1,27	2,4	2,8	2,2	1,3	15	35	226	80	349	159
„	20. 5. 32	251	1 : 1	2,85	2,7	3,1	0,7	4	4	88	33	92	30
„ Friedhof	21. 5. 32	386	1 : 1,08	3,7	4,9	2,9	1,7	1	4	153	31	147	50
„	29. 8. 33	364	1 : 1,56	4	2,7	5,6	0,5	1	3	102	39	186	33
Niemberg	2. 5. 32	94	1 : 1,09	3,08	2,2	4,4	0,5	0	0	31	14	40	9
Cottbus, Garten Ludwig, Rest	18. 5. 33	81	1 : 2	2,24	2,6	2	1,3	0	0	20	7	36	18
		3079						52	75	1148	273	1180	351
Total		23706	0,95	3,52	3,9	3,2	1,2	224	296	8832	2237	8830	2787

weiter nach hinten reicht als beim anderen, so daß man an einem isolierten Flügel ohne weiteres erkennen kann, ob er oben oder unten lag. An Tieren, deren Flügel nach der letzten Häutung künstlich an der Überdeckung verhindert wurden, zeigte sich dieser Unterschied nicht. Wurden schlüpfenden Tieren die Flügel vor dem Erhärten umgelegt, so erwies sich später auch die Ausbildung der Randlamelle invers. Diese Verschiedenheit entsteht also erst nachträglich durch den Druck des oben lastenden Flügels, ähnlich wie es für die Schaben der Fall war.

Das Verhältnis zwischen R- und L-Tieren wurde durch Massenfänge an Fundorten, die zum Teil bereits LUDWIG in den Vorjahren besucht hatte, verfolgt (Tabelle 2). Bei den bereits von LUDWIG besuchten Fundorten sind dessen Ergebnisse (bis Frühjahr 1931) mit angegeben. Die von LUDWIG an anderen Fundorten gesammelten Tiere sind summarisch in der letzten Zeile der Tabelle aufgeführt, ausgenommen 500 Tiere, über die keine exakten Zahlen vorliegen (vgl. LUDWIG 1931, Tabelle 2). An den Folgerungen, die LUDWIG gezogen hat, ändert sich nichts: an allen Fundorten (insgesamt 22686 Tiere) überwiegen die Rechtser. Das Durchschnittsverhältnis R : L durch alle Tiere ist 3,52. Die Variationsgrenzen sind 2,4 bis 4,73. Im männlichen Geschlecht sind L-Tiere relativ seltener (Totalverhältnis $\rho \text{ ♂} : \rho \text{ ♀} = 1,24$). Eine größere L-Häufigkeit bei dem weiblichen Geschlecht wurde nur 5mal gefunden (s. Tabelle 2), wobei es sich um relativ kleine Fälle handelt.

Tabelle 3. *Pyrrhocoris apterus*.

P	R · R		P	L · R	
F ₁	R ♂ + R ♀	L ♂ + L ♀	F ₁	R ♂ + R ♀	L ♂ + L ♀
	2 + 5	0 + 3		8 + 5	5 + 4
	0 + 1	—		0 + 2	0 + 1
	0 + 2	2 + 1		1 + 1	1 + 1
	1 + 1	1 + 1	F ₁ von 5 P	3 + 6	3 + 4
	1 + 1	1 + 4			
	1 + 3	0 + 3			
	—	2 + 0			
	4 + 3	0 + 4			
	—	0 + 1			
	1 + 0	1 + 0			
	1 + 3	3 + 0			
F ₁ von 16 P	29 + 32	12 + 20			

P	R · L		P	L · L	
F ₁	R ♂ + L ♀	L ♂ + L ♀	F ₁	R ♂ + R ♀	L ♂ + L ♀
	0 + 1	0 + 1		1 + 1	1 + 0
	3 + 3	1 + 0		1 + 0	2 + 0
	0 + 1	—		2 + 5	—
				—	1 + 0
			F ₁ von 5 P	9 + 14	7 + 6

Diese Ergebnisse zeigen, daß an allen Fundorten und Jahre hindurch die Rechtser überwiegen. Es liegt also ohne Zweifel Erblichkeit in allgemeinem Sinne vor. Das durchschnittliche Verhältnis R : L, welches nicht allzu große Schwankungen zeigt und nahe an 3 : 1 liegt, macht einen mendelnden Erbgang wahrscheinlich, für den auch andere bei LUDWIG angeführte Gründe sprechen.

Züchtungen sind ziemlich schwer durchzuführen (vgl. LUDWIG), da die Jungtiere trotz steter Sorge für frische Lindenblätter und Insektennahrung (Mehlwurmbrei), und obgleich sie von der dritten Häutung ab in sehr geräumigen Aquarien gehalten wurden, in den verschiedensten Stadien (meist nach einer Häutung) eingingen. Die Ergebnisse sind daher spärlich. Von insgesamt 200 Paaren (etwa gleich viel R ♂ · R ♀, R ♂ · L ♀, L ♂ · R ♀, L ♂ · L ♀) wurde nur bei 46 Paaren erwachsene Nachzucht erhalten (Tabelle 3). Die Tiere wurden aus der Winterruhe ausgegraben, da zweifellos feststeht, daß überwinterte Tiere erst nach Beendigung der Winterruhe kopulieren. Bei den in Tabelle 3 unter dem Strich aufgeführten Paaren handelt es sich indessen um solche, die erst im Mai gefangen waren und möglicherweise bereits kopuliert hatten. Die hieraus erhaltenen Nachkommenschaften sind daher nicht einwandfrei, wenn auch die Schlauchform des Receptaculum und die sehr große bei einer Copula überführte Spermamenge es wahrscheinlich machen, daß in der Regel nur die vom letzten Männchen gelieferten Spermien zur Befruchtung kommen (vgl. LUDWIG 1926, *Drosophila*). Überdies haben alle Weibchen noch viele Wochen hindurch mit den ihnen beigegebenen Männchen kopuliert, ehe sie zu einer Eiablage schritten.

Um etwas über den Erbgang zu sagen, sind die Resultate zu spärlich. Außerdem wurde ja nur eine Generation gezogen. Für eine Erklärung des amphidromen Flügellageverhältnisses kommen von den bei LUDWIG

(1932, S. 434) aufgeführten Typen offenbar nur II und IV in Frage. IV bedeutet, daß genotypische R- und L-Tiere existieren, die miteinander mendeln, wobei hinzukommen kann, daß bei der erstmaligen Überkreuzung infolge sekundärer Umstände einmal der falsche Flügel nach oben gelangt. II bedeutet, daß genotypisch entweder (a) nur Rechtser existieren oder (b) daß die Art grundsätzlich razemisch ist und das wirkliche Flügellageverhältnis erst durch sekundäre Gründe zustande kommt. Liegt eine mendelnde Vererbung vor (mit einem Allelenpaar R L, wie LUDWIG fürs erste annahm), so folgt zunächst aus der Tatsache, daß bei L-Pärchen R-Nachkommen auftreten, die Existenz sekundärer Faktoren. Falls diese nicht allzu stark ins Gewicht fallen, muß die L-Nachkommenschaft aus L-Paaren prozentuell größer sein als die aus R-Paaren. Eine Durchrechnung aller Werte (einschließlich der LUDWIGschen Befunde sind es 326 Nachkommen) ergibt keine derartigen Unterschiede zwischen den Nachkommen von R · R-, R · L-, L · L-Eltern. Weiter ist auffällig, daß sich unter den eigenen Zuchten ein so außerordentlich hoher Prozentsatz von L-Tieren ergab: $q = 1,68$ unter Zugrundelegung aller, $q = 1,55$ unter Zugrundelegung der einwandfreien Pärchen (bei LUDWIG $q = 2,7$). Hieraus könnte man allerdings auf Außeneinflüsse schließen (Gefangenschaft). Da es andererseits doch Indizien gibt, die für eine Erblichkeit sprechen (z. B. das Pärchen h bei LUDWIG, bei dem unter 6 Nachkommen 5 keine Flügelüberkreuzung zeigten), könnte man noch untersuchen, ob unter den Nachkommen der Pärchen mit mindestens einem L-Elter, sich relativ häufig der Fall findet, wo nur oder fast nur Linkser auftreten. Derartige kommt vor (z. B. 0 : 4, 1 : 3, 0 : 3 bei LUDWIG), jedoch findet sich Ähnliches auch bei den R-Pärchen (1 : 9 bei LUDWIG)¹.

Trotz der verschiedenen für einen modifizierten mendelnden Erbgang sprechenden Indizien, die sich aus dem gesammelten Material ergeben, führten also die Vererbungsversuche infolge des durch die schwierige Aufzucht bedingten kleinen Materials zu keiner Klärung.

Bei anderen *Pyrrhocoridae* liegen die Verhältnisse ähnlich. Für eine afrikanische *Pyrrhocoris* ergab sich ein Verhältnis R : L = 23 : 13.

3. *Tingitidae* + *Drymus* (*Lygaeide*).

Von *Tingitidae*, einer Familie von sehr geringer Körpergröße, deren Hauptbewegungsart das Laufen ist, und von der Gattung *Drymus* (*Lygaeide*), für die das letztere ebenfalls gilt, bekam ich nur getrocknete Exemplare in die Hand; doch ist unveränderte Flügellage verbürgt. Es ergab sich eine monostrophe R-Lage der Oberflügel (Tabelle 4). Untersuchungen über die morphologische Beschaffenheit der Flügel, sowie über die Unterflügellage konnten hier nicht gemacht werden.

¹ Man könnte in solchem Falle allerdings annehmen, daß es sich ursprünglich um ein L-Pärchen handelt, bei dem bei der letzten Häutung der falsche Flügel nach oben kam.

Tabelle 4. *Heteroptera*.

Familie	Gattung und Art	Berlin		ROSEN-BAUM		Summe		Gesamt R+L
		R	L	R	L	R	L	
<i>Tingitidae</i>	<i>Tingis cardui</i> L.	—	—	28	1	28	1	—
	<i>Copium cornutum</i> THBG.	—	—	427	29	427	29	—
	<i>Catoplatus carthusianus</i> FAB.	—	—	28	3	28	3	—
	<i>Monanthia echii</i> F.	—	—	4	0	4	0	—
	<i>Serenthia confusa</i> PUT.	—	—	131	15	131	15	—
	<i>Serenthia jallaax</i> HORVAT.	—	—	8	1	8	1	—
		—	—	626	49	626	49	675
<i>Lygaeidae</i>	<i>Drymus sylvaticus</i> F.	—	—	17	3	17	3	—
	<i>Drymus brunneus</i> SAHLB.	—	—	24	1	24	1	—
		—	—	41	4	41	4	45
<i>Pyrrhocoridae</i>	1 Art aus Nordost-Afrika	23	13	—	—	23	13	—
	<i>Pyrrhocoris apterus</i> FALL. langflüglig	—	—	55	23	—	23	—
		23	13	55	23	78	36	114
Gesamtzahl R + L aller Familien								834

4. *Wasserwanzen*.

Es verbleiben von den *Heteroptera* nur mehr die Wasserwanzen. Hier ist, die *Notonectidae* ausgenommen, die Flügellage konstant (Tabelle 5). Alle Tiere sind Rechtser. Inverse Exemplare finden sich unter den getrockneten Exemplaren in etwa 0,4%. (Die Wasserläufer, welche auch fliegen, sind unter die Landwanzen eingerechnet.)

Tabelle 5. *Wasserwanzen*.

Familie	Gattung und Art	Lebend		Halle		Berlin		SCHU-MANN		Summe	
		R ♂	R ♀	L ♂	L ♀	R	L	R	L	R	L
<i>Nepidae</i>	<i>Nepa</i> , mehrere Arten	28	1	43	3	103	3	12	1	186	8
	<i>Ranatra</i> „ „	2	0	25	0	87	3	4	0	118	3
<i>Naucoridae</i>	<i>Naucoris cimicoides</i> L.	135	0	40	0	—	—	5	0	180	0
	<i>Limnocoris</i> STAL.	—	—	3	0	—	—	—	—	3	0
<i>Corixidae</i>	<i>Mononyx</i> F., 11 Arten	139	0	—	—	—	—	—	—	139	0
	<i>Macrocorixa Geoffroyi</i> LEACH.	125	0	—	—	—	—	10	0	135	0
	<i>Corixa Geoffroyi</i> LEACH.	756	796	0	—	—	—	—	—	1552	0
Summe		1981	1	364	3	190	6	31	1	2566	11
Gesamtzahl R + L										2577	
<i>Notonectidae</i>	<i>Notonecta glauca</i> L.	47	53	26	27	—	—	33	30	106	110
Gesamtzahl R + L										216	
Gesamtzahl aller Familien R + L										2793	

Corixa: Lebendversuche ergeben bei *Corixa*, daß die inverse Flügellage, die sich mitunter findet, nur eine vorübergehende ist: versuchten die (in Glasschalen befindlichen) Tiere wegzufliegen, so gelang ihnen dies meist nicht, da ein hinreichend langer Startweg fehlte; sie fielen sogleich auf das Wasser zurück und dabei gelangte oft der falsche Flügel nach oben (vgl. die Schaben). In Flugversuchen an unbehinderten Tieren wurde stets, auch von diesen scheinbaren Linksern, der rechte Flügel nach oben gelegt (15 Tiere je 20 Flüge). Bei dieser Gattung sind auch *morphologische Flügelunterschiede* vorhanden. Die linke Membran ist aufgeheilt, soweit die Überdeckung durch den rechten Flügel reicht. Schon hieran kann man ersehen, daß bei den Tieren mit inverser Flügellage der falsche Flügel oben lag.

Nepa. Bei *Nepa cinerea* L. fand ich unter 28 lebenden Tieren *ein* inverses. Es ist mir nicht gelungen, Nepiden zum Fluge zu veranlassen. POISSON (1921) gibt an, *Nepa* könne nicht fliegen; hiermit stimmt überein, daß diese Tiere auch bei Bestrahlung unter einer elektrischen Birne keinen Flugversuch machten, im Gegensatz zu allen anderen Formen, die auf diese Weise binnen kurzer Zeit zum Flug veranlaßt werden konnten. Indes habe ich von verschiedenen Seiten die glaubhafte Angabe erhalten, daß Nepiden doch fliegen; vielleicht kommt das Flugvermögen nicht allen Tieren zu. Sicher scheint aber zu sein, daß sie die Flügel sehr selten bewegen. Daher zeigt die Membran des oben liegenden Flügels stets einen typischen Schlammüberzug. Da unter dem Trockenmaterial (100 Tiere der Sammlung des Berliner Museums) sich 3 inverse befanden, bei denen sich auch der Schlammüberzug auf der inversen Membran fand, scheint es sich hier offenbar doch um inverse Tiere zu handeln. Hiermit stimmt überein, daß POISSON für *Nepa* (je nach den Fundorten) 2—10% inverse Tiere angibt, doch fehlt eine Angabe, für wieviel Tiere diese Feststellung jeweils gemacht wurde. Bei gezüchteten Tieren erfolgte die Häutung stets in der Nacht bzw. in den frühen Morgenstunden, es kam ausnahmslos der rechte über den linken Flügel zu liegen. Erbliche morphologische Unterschiede fehlen hier.

Naucoris besitzt mit Sicherheit kein Flugvermögen, wie aus POISSONs Untersuchung der Flügelmuskulatur hervorgeht. Hierzu paßt sehr gut der Befund, daß unter 135 Exemplaren kein L-Tier gefunden wurde. Hier ist (als Folge der einseitigen Flügellage) die Membran des linken Flügels stark aufgeheilt und in ihrer ganzen Fläche unpigmentiert. Bei 3 Exemplaren wurde beim Verlassen der letzten Larvenhülle die Flügellage umgeändert, was hier mit gewissen Schwierigkeiten verbunden ist.

Das Tier muß nämlich solange in der Larvenhaut verbleiben, bis das Chitin einigermaßen erhärtet ist. Anderenfalls würden die noch weichen Haare an der Unterseite des Körpers durch den Wasserdruck diesem angepreßt und wären dann nicht imstande, Luft zwischen sich zu speichern, so daß das Tier erstickt.

Stört man nun eine *Naucoris* beim Schlüpfen, so verläßt sie unter heftigen Bewegungen die Larvenhaut und geht zugrunde.

Ist das Umlegen der Flügel gelungen, so wird diese künstliche Lage *nicht mehr verändert*. Indessen zeigt sich, daß die jetzt oben liegende linke Membran vollkommen pigmentlos, die untere dunkel ist. Gleiches ist auch der Fall, wenn die Überkreuzung der Flügel ganz verhindert wird. *Die Flügellage ist also noch umkehrbar*. Es liegt das nun nicht etwa daran, daß das Tier infolge Rückbildung der Flugmuskulatur die Flügel überhaupt nicht mehr bewegen könnte; vielmehr vermag dasselbe, die Flügel noch in gewisser Weise zu bewegen. Bei Bestrahlung mit einer

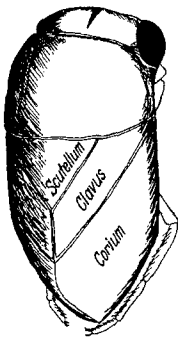


Abb. 1. *Plea minutissima*.
40 × vergr. red. auf $\frac{2}{3}$.

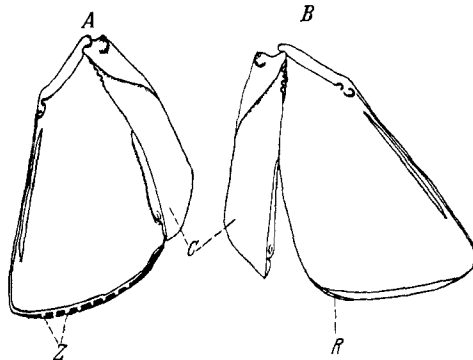


Abb. 2. *Plea minutissima*, Oberflügel von unten. 40 × vergr. red. auf $\frac{1}{2}$. c clavus, Z Zähnenreihe, R Rinne.

Lampe werden die Oberflügel um 45° um die Längsachse gedreht, wie es bei fliegenden Arten vor dem Abfluge geschieht; dabei könnte sehr wohl die Flügellage vertauscht werden. Die Pigmentunterschiede sind indes erblich und von der Flügellage unabhängig. *Corixa* und *Naucoris* zeigen als die einzigen Fälle auch für die Unterflügel eine monostrophe mit den Oberflügeln übereinstimmende Lage ($r : l = 1223 : 112$ für frisch getötete Tiere). Es treten hier aber häufiger Fehlflüge auf (10%).

Notonecta zeigt als einzige Wasserwanze razemische Flügellage (Tabelle 5). Eine Prüfung der individuellen Verhältnisse bei *Notonecta glauca* ergab (3 Tiere je 7 Tage, 3 Tiere je 1 Tag; je 40 Flügel) ein individuell razemisches Verhältnis ($R : L = 552 : 408$). Die Unterflügel sind wie bei fast allen Insekten razemisch ($r : l = 47 : 53$ für frisch getötete Tiere).

Plea minutissima, die einzige neben *Notonecta* noch vorkommende Notonectide, weist, wie alle Angehörigen dieser Familie, eine entsprechend ihrer Rückenlage kielförmig gestaltete Dorsalseite auf. Bei *Notonecta* sind die Flügelmembranen in der Ruhe längs geknickt, der größere Teil derselben liegt auf der entgegengesetzten Seite des Kieles. Bei *Plea* fehlen die Membranen und infolge der Kürze und Wölbung des Körpers stehen die hinteren Teile des Coriums in ganzer Länge winklig aufeinander (Abb. 1). Diese beiden Ränder zeigen nun asymmetrische Ausbildung

(Abb. 2): auf der Unterseite des einen Flügels stehen am hinteren Rande eine Reihe von Zähnchen, auf der Unterseite des anderen Flügels findet sich an derselben Stelle eine Chitinlamelle, die nach hinten zu eine Rinne zwischen sich und der Flügeldecke entstehen läßt. In diese Rinne greifen in der Ruhe die Zähnchen des anderen Flügels ein (typische irreziproke Asymmetrie), wodurch beide Flügel verankert werden. An 53 Tieren ergab die Untersuchung, daß die Lamelle stets an dem linken, die Zähnchen stets am rechten Flügel sitzen. Eine Eigentümlichkeit entdeckte ich noch an den Flügeln von *Plea* darin, daß der Clavus zur Hälfte vom Corium abgespreizt werden kann (Abb. 2B), was mit der starken Wölbung der Flügel zusammenhängt.

5. Zusammenfassung.

Alle untersuchten in der Regel gut fliegenden Landwanzen (einschließlich der Wasserläufer) sind individuell razemisch, mit Ausnahme der meist laufenden Tingitiden und *Drymus (Lygaeide)* (diese beiden Gruppen monostroph rechts) und der flugunfähigen *Pyrrhocoridae*. *Pyrrhocoris* ist amphidrom-nichtrazemisch (R : L = 1 : 3 bis 1 : 5). Die Wasserwanzen zeigen gruppenkonstante R-Lage, die einzige Ausnahme macht die gutfliegende *Notonecta* (razemisch). Anzumerken ist, daß *Corixa* als einzige der nichtrazemischen Formen auch sehr gut fliegt. Die Unterflügel liegen bei *Corixa* und *Naucoris* monostroph rechts (konform mit den Oberflügeln), der einzige bei Insekten wahrgenommene Fall monostropher Unterflügellage. Echte Inversionen bei *Nepa* wahrscheinlich.

Morphologische Unterschiede: Unten liegende Flügelmembran bei *Corixa* pigmentarm, bei *Naucoris* pigmentlos, erblich, unabhängig von einer Invertierung der Flügellage. Irreziprok asymmetrischer Flügelrand bei *Plea* (monostroph).

d) Coleoptera.

1. Überkreuzung der Unterflügel.

Hier überkreuzen sich nur die Unterflügel. Sie zeigen eine razemische Lage, wie an getöteten Exemplaren festgestellt wurde (Tabelle 6. Gesamtverhältnis r : l = 398 : 325). Flugversuche an *Hydrophilus* und *Colymbetes* ergaben, wie zu vermuten, ein individuell razemisches Verhältnis.

2. Flügelrand der Coleoptera.

Seit AMANS (1884) ist bekannt, daß der Innenrand der rechten Flügeldecke bei den Käfern anders ausgebildet ist als der der linken. Auch GILLAVRY (1912) führt diese Asymmetrie an und spricht dabei von einer gegenseitigen Überdeckung der Oberflügel („dat het partiell bedekken der elytra ook bij *Coleoptera* voorkomt“). Indessen handelt es

sich um kein eigentliches Überdecken, die Erscheinung läßt sich aber vielleicht daraus entstanden denken. Ein echtes Überdecken, aber in sehr geringem Maße und nur im allerhintersten Teile der Oberflügel kommt zwar vor, doch lohnt sich eine genaue zahlenmäßige Untersuchung desselben nicht.

Die Beschaffenheit der Flügelränder in den einzelnen Familien wurde erstmalig von CORSET (1931) studiert.

Die beiden Flügelränder bilden einen Verschlußapparat, indem eine vorspringende Leiste des einen in eine entsprechende Rinne des anderen eingreift. Dieser Verschluß (Abb. 3) ist sehr gut, so daß vorsichtig abpräparierte Flügeldecken noch in Zusammenhang miteinander bleiben; er findet sich in allen von mir untersuchten Familien, außer bei den *Cantharidae*. Dasselbe fand auch schon CORSET. Auch der Bau des Apparates ist bei allen Käfern prinzipiell gleich. Vor dem



Abb. 3. *Dorcus parallelepipedus* L. Flügelnaht. Querschnitt. 48,6 × vergr. (nach CORSET). red. auf $\frac{1}{2}$.



Abb. 4. Schema einer Flügelnaht im Querschnitt. a vor der Erhärtung, b nach der Erhärtung der Flügel (nach CORSET).

Schlüpfen sind bei den meisten Arten die beiden Flügelränder noch völlig spiegelbildlich gleich (Abb. 4). Jeder besitzt eine Längsfalte, so daß unterhalb des eigentlichen Flügelrandes jederseits eine mehr oder weniger selbständige Längsleiste entsteht. Es kann nun nach dem Schlüpfen, solange die Flügel noch weich sind, die rechte Leiste in die linke Furche eingreifen oder umgekehrt. Bei der Erhärtung der Flügel werden die beiden Flügelränder so deformiert, daß bei dem Flügel, dessen Leiste in den anderen vorspringt, die Leiste deutlich wird, die Falte aber zurücktritt, während der reziproke Flügel eine breite Furche besitzt. Ein solches Bild zeigt Abb. 3. Bei gewissen Arten ist indes diese unterschiedliche Ausbildung schon auf dem Puppenstadium ausgebildet (vorspringender Zapfen am einen, breite Rinne des anderen), so daß bereits zu diesem Zeitpunkt feststellbar ist, wie später die Flügel ineinandergreifen.

Es sind also 2 spiegelbildliche Formen in der Randausbildung möglich: Entweder greift eine Leiste am linken Flügel in eine Rinne am rechten, oder es ist das Umgekehrte der Fall. Beide Formen treten auf. (CORSET nennt eine Form, die am rechten Flügelrand die Leiste trägt, Rechtser und die Form mit der Leiste am linken Flügel Linkser.) Über die Zahlenverhältnisse beider Formen bringen jedoch CUENOT (1921) und CORSET (1932) nur die folgende Notiz: *Rhizotrogus ater* 13 R : 7 L; *Carabus auratus* 11 R : 5 L; *Melolontha vulgaris* 89 R : 53 L. Daraus geht hervor, daß bei Käfern auch andere als razemische Verhältnisse vorkommen. Meine eigenen Untersuchungen an 2801 Coleopteren aus den verschiedensten Familien sind in Tabelle 6 zusammengestellt. Man findet razemische

Tabelle 6. *Coleoptera*.

Familie	Gattung und Art	Fundort	Ge- samt- zahl	R r + 1	L r + 1	ϕ
<i>Hydrophilidae</i>	<i>Hydrophilus caraboides</i>	Ammendorf	101	34 + 19	30 + 18	1,1
	<i>Hydrobius fuscipes</i>	„	18	9 + 3	4 + 2	2
<i>Dytiscidae</i>	<i>Colymbetes fuscus</i>	„	45	7 + 8	16 + 14	2
	<i>Hyphydrus ferruginosus</i>	„	10	10	0	—
	<i>Ilybius ater</i>	„	6	1 + 3	2	—
	<i>Ilybius fuliginosus</i>	„	4	0 + 1	2 + 1	—
	<i>Ilybius fenestratus</i>	„	19	3 + 3	11 + 2	2
	<i>Dytiscus marginalis</i>	Maslau	12	8	4	—
	<i>Dytiscus circumcinctus</i>	„	8	7	1	—
	<i>Rhantus exoletus</i>	Ammendorf	33	2 + 5	16 + 10	3,7
	<i>Rhantus punctatus</i>	„	9	0 + 2	3 + 4	—
	<i>Acilius sulcatus</i>	„	12	0 + 1	6 + 5	—
	<i>Acilius canaliculatus</i>	„	31	2 + 6	10 + 13	2,9
	<i>Hydaticus transversalis</i>	„	16	9 + 1	4 + 2	—
<i>Agabus undulatus</i>	„	14	6 + 5	1 + 2	—	
<i>Chrysomelidae</i>	<i>Agelastica alni</i>	Goyatz	1601	247	1354	5,5
	<i>Agelastica alni</i>	Ammendorf	127	14	113	7
	<i>Agelastica alni</i>	Maslau	3	0	3	—
	<i>Chrysomela polita</i>	„	234	119 + 100	10 + 5	14,6
<i>Coccinellidae</i>	<i>Plagioderia versicolor</i>	Ammendorf	43	6 + 7	15 + 15	2,3
	<i>Coccinella septempunctata</i>	Goyatz	164	7	157	22,8
	<i>Coccinella septempunctata</i>	Düben	18	1	17	—
	<i>Coccinella quinquepunctata</i>	Goyatz	17	0	17	—
	<i>Adonia variegata</i>	„	17	0	17	—
<i>Carabidae</i>	<i>Carabus auratus</i>	Halle	6	4	2	—
<i>Tenebrionidae</i>	<i>Tenebrio molitor</i>	„	99	25 + 27	27 + 20	1,1
<i>Scarabaeidae</i>	<i>Geotrupes stercorarius</i>	Goyatz	39	15 + 17	5 + 2	4,5
	<i>Melolontha vulgaris</i>	Halle	34	9 + 10	6 + 9	—
<i>Curculionidae</i>	<i>Otiorhynchus gemmatus</i>	Maslau	61	61	0	—
Summe			2801	824	1977	

Arten (z. B. *Hydrophilus*), *R*-monostrophe Arten (wie *Otiorhynchus*), *L*-monostrophe Arten (wie *Coccinella*), *amphidrom-nichtrazemische* Arten mit Überwiegen der Linkser (wie *Agelastica alni*) und mit Überwiegen der Rechtser (wie *Melolontha vulgaris*). Die Verteilung ist ausgesprochen gruppeninkonstant. Nur die Arten einer Gattung scheinen bezüglich des R-L-Verhältnisses übereinzustimmen (*Coccinella*), nicht aber die Gattungen einer Familie: *Agelastica alni* *R*-monostroph, *Chrysomela polita* *L*-monostroph. Möglicherweise ist *Plagioderia* *razemisch*. *Hyphydrus*, eine Form mit außerordentlich festem Flügelverschluß, scheint im Gegensatz zu den übrigen *Dytiscidae* monostroph zu sein. Eine Zufälligkeit der Befunde erscheint wohl ausgeschlossen, da für *Coccinella septempunctata* und *Agelastica alni* die Befunde an verschiedenen Orten übereinstimmen. Über den Zusammenhang zwischen Flügellageverhältnis und der Ausbildung des Verschlusses sind Untersuchungen im Gange und bleiben einer späteren Publikation vorbehalten. Es ist zu vermuten, daß eine bereits auf dem Puppenstadium asymmetrische Ausbildung nur bei nichtraze-

mischen Arten vorkommt. Bisher ergab sich, daß sowohl bei dem später razemischen Mehlkäfer, als auch bei dem später monostrophen *Chrysomela* die Flügel im Puppenstadium noch nicht asymmetrisch sind. Verhindert man z. B. bei *Chrysomela polita* unmittelbar nach dem Schlüpfen eine gegenseitige Berührung, so bleiben die Flügelränder symmetrisch, und das Tier ist nach Erhärtung der Decken nicht fähig, den Verschuß durchzuführen.

Für das Rechts-Links-Problem sind die Flügellageverhältnisse der *Coleoptera* von besonderem Interesse, weil bei ihnen sämtliche R-L-Verteilungsmodi auftreten und Erblichkeit wahrscheinlich ist.

e) Neuroptera und Trichoptera.

Bei den Ordnungen *Neuroptera* und *Trichoptera*, wo nur wenig Material zur Verfügung stand, ist razemische Flügellage anzunehmen (*Sialis flavilatera* 14 R : 15 L, *Phryganiden* 20 R : 22 L). Lebend wurde nur eine *Phryganea grandis* L. untersucht; sie ergab ein Verhältnis 1 : 1 (20 Flüge).

f) Lepidoptera.

Bei den *Lepidoptera* gibt es eine Anzahl Arten, insbesondere unter den Kleinschmetterlingen, deren Vorderflügelrand sich in der Ruhe etwas überdeckt (Abb. 5). An je einer Art aus der Familie der *Tortricidae* (*Tortrix viridana*, der *Lymantriidae* [*Lymantria dispar*] und der *Notodontidae* [*Phalera bucephala*]) wurden Untersuchungen vorgenommen. Von *Tortrix* wurden an zwei Fundorten 25 + 60 Exemplare gefangen. Davon zeigten 11 + 34 die R-Lage, 14 + 26 die L-Lage: Das Verhältnis R : L ist also razemisch. Flugversuche an 5 Tieren ergaben bei zweitägiger Wiederholung für je 40 Flüge ein Flügellageverhältnis R : L = 1 : 1 (168 : 232). Bei *Lymantria* konnten wegen der Trägheit der Weibchen nur die Männchen untersucht werden. Es ergab sich der gleiche Befund (4 Männchen, je 2 Tage je 10 Flüge, R : L = 33 : 47). *Phalera* zeigt eigentümliche Verhältnisse. Für die Weibchen, bei denen wegen ihrer Trägheit Flugversuche schwer durchzuführen waren (vielleicht, weil sie bereits kopuliert hatten), ergab sich, daß weit häufiger die L- als die R-Lage eingenommen wurde, jedoch war das Verhältnis kein festes. Unter den Männchen wiesen 4 von 5 untersuchten Tieren bei 5tägiger Beobachtung die L-Lage auf (je 20 Flüge). Nur 2mal wurde die R-Lage unter den 400 Flügen eingenommen. Das 5. Männchen zeigte stets die R-Lage (100 Flüge). Die beobachteten Tiere stammen alle aus einer Zucht. Es hat den Anschein, als ob hier eine individuell einseitige Flügellage vorhanden ist, ein Fall, der sonst nirgends beobachtet wurde (nur gewisse *Drosophila*-Individuen zeigen dieses Verhalten). Indessen muß eine endgültige Feststellung späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.



Abb. 5. *Phalera bucephala*, Männchen in Ruhestellung.

g) Hymenoptera.

Bei den *Hymenoptera* kommt eine Überkreuzung der Oberflügel häufig vor: wohl bei allen *Symphyla* und bei einem großen Teil der *Apocrita*

(Ausnahme: die Faltenwespen). Lebendbeobachtungen ergaben bei allen untersuchten Formen eine razemische Lage: *Chrysis neglecta* (*Chrysidide*), (10 Tiere à 6 Tage zu 20 Flügen), *Macropis* (*Apide*) (1 Tier à 20 Flüge), *Cimbex femorata* (*Tenthredinide*), *Apanteles* (*Braconide*) (23 Tiere à 2 Tage zu 60 Flügen). Die Flugversuche wurden im Gegensatz zu allen bisherigen Flugversuchen im 1-Liter-Kolben vorgenommen. Bei *Apanteles* wechselten längere Reihen von R-Flügen mit längeren Reihen von L-Flügen ab. (Vgl. *Acridiidae*; WEYRAUCH: Aufhäufungstendenz.) Von *Perilampus* (*Braconide*) zeigten 185 in Alkohol getötete Exemplare ein Verhältnis R:L = 100:85. Bei 22 Exemplaren von *Cimbex femorata*, die sehr schlecht fliegt, wurde an 10 aufeinander folgenden Tagen mehrmals die jeweilige Flügellage notiert, auch hier war das Verhältnis razemisch. Auch eine kurze Prüfung der Ameisen ergab den gleichen Befund.

Die Unterflügel konnte ich nicht beobachten, da sie bei lebenden Tieren nicht kontrollierbar sind.

b) *Diptera*.

Die Flügel der *Diptera* überdecken sich in den meisten Arten nur an der Basis ganz wenig; sie wurden außer Betracht gelassen. Einige Arten aber schieben die Flügel so weit übereinander, daß eine Überdeckung in der ganzen Fläche zustande kommt. Vier von ihnen wurden auf die Flügellage geprüft: *Bibio marci* und *Bibio hortulanus* (*Nematocera*), *Drosophila melanogaster* (*Brachycera*, *Ephydridae*) und *Anthomyia* (*Brachycera*, *Muscidae*).

1. *Bibio*.

Für beide *Bibio*-Arten ergab sich in Flugversuchen eine individuell razemische Verteilung (20 Exemplare à 20 Flüge).

2. *Drosophila*.

Bei *Drosophila* sind die Ergebnisse anders. Es gibt Übergänge von Tieren mit monostropher R- oder L-Lage über solche, bei denen die R- oder L-Lage überwiegt, bis zu Tieren mit völlig intermediärem Flügellageverhältnis. Für die Tiere mit individuell monostropher Flügellage benutze ich die Bezeichnung R bzw. L, für Tiere mit amphidromer Verteilung SR bzw. SL (schwach rechts bzw. links), für Tiere mit razemischer Flügellage die Bezeichnung I (intermediär). Da alle Tiere Fehlflüge machen, die von der ihnen sonst eigenen Gewohnheit abweichen, sei noch angegeben, wie die Tiere in die einzelnen Klassen eingeteilt wurden:

R bzw. L: höchstens 2 inverse Flüge unter 20 (im Mittel).

SR bzw. SL: 3 höchstens 6 inverse Flüge unter 20 (im Mittel).

I: mindestens 7 inverse Flüge unter 20 (im Mittel).

Drosophila melanogaster wurde nach der üblichen Technik gezüchtet (Pflaumenmus). Die frisch geschlüpften Jungtiere (3malige Nachschau pro Tag) wurden paarweise isoliert. Zur Prüfung der Flügellage wurden sie in einen Glaskolben von 1 Liter

Tabelle 7. *Drosophila*.

Nr.	Familie	Lebens- tage	Beob- achtungs- tage	M	m	Nr.	Familie	Lebens- tage	Beob- achtungs- tage	M	m
1	A ₃	51	19	3,4	0,93	Übertrag		1464	595		
2	A ₉	42	15	99,65	0,34	27	B ₁₄	51	20	87,75	1,64
3	A ₁₂	46	15	94,5	1,32	28	B ₁₅	39	15	94,65	1,29
4	A ₁₄	59	20	88,75	1,75	29	B ₁₆	39	15	20	2,88
5	A ₀	45	35	19,3	1,49	30	B ₁₉	48	19	98,7	1,02
6	G ₀	34	24	16,45	1,69	31	B ₂₀	48	19	95,8	1,05
7	I ₀	20	15	97,65	0,87	32	B ₂₁	51	20	72,5	2,23
8	I ₀	30	22	43,4	2,47	33	B ₂₃	53	19	44,45	2,55
9	D ₀	68	38	27,9	2,79	34	B ₂₇	43	16	80,3	2,04
10	D ₀	67	29	33,3	1,95	35	B ₂₈	43	17	61,75	2,61
11	A ₂₀	85	26	30,2	2,01	36	B ₂₉	53	19	95,8	1,79
12	A ₂₁	68	21	64	2,34	37	B ₃₀	46	17	34,7	2,58
13	A ₂₂	77	23	78,9	1,85	38	B ₃₁	61	21	73,55	1,15
14	A ₂₃	79	25	85	1,45	39	B ₃₂	64	23	24,55	2,07
15	B ₃₃	66	23	84,75	1,67	40	B ₃₅	48	17	82,35	2,07
16	B ₃₄	86	28	30,5	1,52	41	B ₃₆	58	20	14	2,46
17	B ₃₅	76	21	93,55	1,19	42	B ₄₁	41	15	63,35	3,62
18	B ₃₆	74	27	85,2	1,53	43	B ₄₂	51	18	90	1,58
19	B ₁	54	22	61,35	2,42	44	B ₄₄	58	20	80,25	1,99
20	B ₂	52	24	23,3	1,96	45	B ₄₅	57	17	93,55	1,37
21	B ₃	53	24	87,3	1,51	46	B ₄₆	52	19	66,3	2,43
22	B ₄	40	16	32,15	1,27	47	B ₄₉	60	20	85,5	1,76
23	B ₅	47	19	23,15	2,11	48	B ₅₂	49	16	53,75	2,79
24	B ₇	45	15	89,35	1,72	49	B ₅₃	22	16	77,8	2,52
25	B ₁₂	53	21	56,65	2,41	50	C ₀	23	18	29,45	2,39
26	B ₁₃	47	18	77,75	2,13	51	E ₀	59	33	62,1	1,88
		1464	595					2681	1064		

M = durchschnittlicher Prozentsatz der Rechtsflüge.
 m = sein mittlerer Fehler.

Inhalt überführt, in dem sie reichlich Platz zum freien Fluge hatten; die Flügellage wurde nach jedem Flug protokolliert. Wegen der Zartheit der Flügel erfolgte die Beobachtung bei künstlichem Licht, welches schräg von oben auf den Kolben fiel und ein Irisieren der Flügel hervorrief. Da die Tiere dem Lichte zustreben und daher stets auf der nach oben gewandten Seite des Kolbens landeten, wurden sie von der Unterseite her betrachtet (Lupe). Bei der Länge der Flügel ist so eine Feststellung der Flügellage möglich. Aus einer Wildkultur wurden von 8 Pärchen (A, B, ... I) Nachkommen gezogen. Die Elterngeneration ist als A₀, B₀ ..., die F₁ aus A₀ mit A₁, A₂ ... bezeichnet, die F₂ mit Aa₁, Aa₂ ..., Ab₁, Ab₂, Ab₃ ...

Zunächst wurden bei einzelnen Tieren vom Moment des Schlüpfens an das ganze Leben hindurch in Abständen die Flügellageverhältnisse geprüft (Tiere A₀—I₀, ferner A₁ ..., B₁ ...) im ganzen 96 Tiere zu insgesamt 1504 Beobachtungstagen à 20 Flüge, also in Summe 30080 Flüge bzw. im Durchschnitt 15,7 Tage und 313,3 Flüge pro Tier. Die Resultate sind im Wesentlichen in Tabelle 7 enthalten.

Verteilt man die Tiere in die oben benannten 5 Klassen, so ergibt sich: 96 Individuen: 26 R 28 SR 20 I 16 SL 6 L.

Es sind also etwa 30% aller Tiere in ihrer Flügellage konstant, etwa 46% bevorzugen eine Lage und 21% sind individuell razemisch. Indes ist die Verteilung der Individuen innerhalb dieser 5 Klassen keine symmetrische, sondern es überwiegen die *R-* und *SR-Tiere gegenüber den L- und SL-Tieren* (54 : 22). Auch im Gesamtergebn kommt dies zum Ausdruck, indem unter 30080 Flügen die *R-Flüge 59,62%* ausmachen. Hierbei ist als wesentlich anzumerken, daß (vgl. Tabelle 7) der mittlere Fehler von *M* (welcher bei dieser alternativen Variation für *M* wie für 100-*M* derselbe ist) sehr klein ist (Durchschnitt 1,86%).

Verfolgt man die Flügellage eines einzelnen Tieres das ganze Leben hindurch, so kann man *4 Typen* feststellen, die in den Kurven *A—D* (Abb. 6)

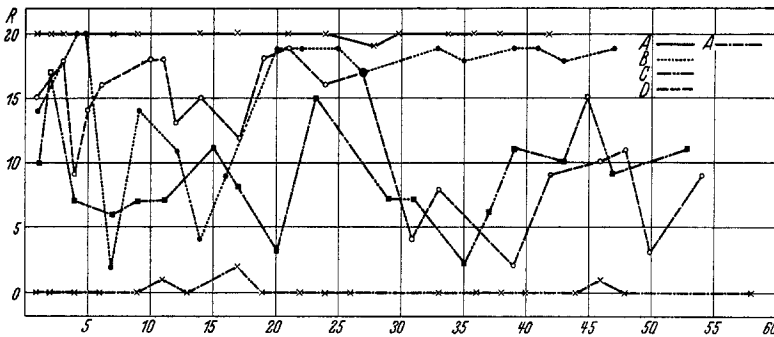


Abb. 6. *Drosophila*, Lebenskurven. Typen *A—D*. Abszisse Lebensstage, Ordinaten *RL*-Prozentsatz.

graphisch wiedergegeben sind: *A* vom ersten Lebenstag an konstant *R* oder *L*, *B* anfangs schwankend, von der zweiten Hälfte des Lebens ab konstant werdend (für ein später *R*-konstantes Tier), *C* während des gesamten Lebens schwankend, *D* einen Teil des Lebens *R*-, während des anderen *L*-konstant. Die 96 Tiere verteilen sich folgendermaßen auf die 4 Kurventypen:

Type A	Type B	Type C	Type D
54 R + 19 L	2 L + 2 R	17	1

Es ergibt sich also, daß die konstanten Tiere (*Type A*) den weitaus größten Teil ausmachen. Es sind dies die *R-*, die *L-*, sowie ein Teil der *SR-* und *SL-Tiere*. Individuen, die erst im Laufe der Zeit eine feste Lage einnehmen (*Type B*) sind selten; sie stammen aus der Gruppe der *SR-* und *SL-Tiere*. Ein Umschwenken aus anfänglicher *R*-Bevorzugung wurde nur einmal beobachtet (*Type D*). Das Überwiegen der Rechter kommt auch bei dieser Typeneinteilung deutlich zum Ausdruck (54 : 19).

Beobachtungen beim Schlüpfen ergeben, daß das erstmalige Überkreuzen der Flügel nach dem Schlüpfen ohne Bedeutung für die spätere Flügellage ist; vielmehr wurde bei allen Tieren während der Periode des Aufpumpens der Flügel die Lage häufig gewechselt. Auch nach voll-

Tabelle 8. *Drosophila*.

	Nr.	Familie der Eltern	Eltern ♂ · ♀	Nachkommen						M	m
				n	R	SR	I	SL	L		
Normalzucht	15	A ₀	SR I	23	6	9	5	2	1	69,6	2,15
	2	A ₁	I SR	136	47	23	35	19	12	62,8	0,65
	3	B ₀	SR SR	56	17	16	10	10	3	64,5	1,04
	4	B ₁	SR R	99	23	23	20	19	14	53,5	0,79
	5	B ₁	R I	99	23	20	16	17	23	49,2	0,79
	6	B ₁	R I	82	14	19	22	20	7	52,3	0,87
	7	D	SL I	89	18	21	19	22	9	52,7	0,81
	8	G	SL L	60	18	13	10	9	10	56,9	1,12
	9	H	L R	145	17	29	34	31	34	45,8	0,66
	10	I	R I	92	28	17	18	15	14	56,5	0,81
	11	N	R SR	135	46	35	21	20	13	62,6	0,65
	12	N ₁	SL R	79	15	12	23	15	14	49,6	0,88
	12			1095	272	237	233	199	154		
Kältezucht	13	N ₁	R R	57	17	9	12	14	5	56	1,04
	14	N ₁	SL SL	50	15	9	10	7	9	54,5	1,04
	15	L ₁ M ₁	SR I	127	33	22	25	23	24	53,1	0,7
				234	65	40	47	44	38		
Total				1329	337	277	280	243	192		

M = prozentuelle durchschnittliche Häufigkeit der R-Flügelage.
 m = mittlerer Fehler.

ständiger Entfaltung werden sie noch in längeren Zwischenräumen umgelegt, ohne daß ein Flug stattgefunden hat (vielleicht, damit beide Flügel gleichmäßig erhärten können). Die einseitige Lage wurde bei den später konstanten Tieren erst nach Stunden eingenommen.

Um zu erkennen, ob *erbliche Verhältnisse* vorliegen, wurden weitere Züchtungen vorgenommen. Die gesamte Nachkommenschaft der angesetzten Paare wurde zwischen 3. und 6. Lebenstag einer einmaligen Prüfung unterzogen (je 40 Flüge pro Tier). Es kann sich hierbei zwar der Fall ereignen, daß das geprüfte Tier zufällig während dieser 40 Flüge sich ausnahmsweise anormal verhält, indem bei einem Tier, das sich bei lebenslänglicher Kontrolle als R-Tier erweisen würde, einmal die L-Schläge überwiegen. Indessen ergibt die Durchsicht der Protokolle der 96 lebenslänglich geprüften Tiere, daß derartiges nur sehr selten vorkommt; außerdem ist die Häufigkeit dieses Vorkommnisses weiter herabgesetzt durch die Erhöhung der Flugzahl auf 40. In Tabelle 8 sind die Ergebnisse zusammengestellt. Dabei ist anzumerken, daß alle Eltern lebenslänglich geprüft wurden. Es zeigt sich, daß die Flügelage offenbar kein mendelndes Merkmal ist, vielmehr *überwiegen* in fast allen F₁- und F₂-Generationen *die Rechtser* (worunter hier die R und SR zusammengefaßt sind) gegenüber den Linksern, *unabhängig von der Flügelage der Eltern*:

P	F ₁				F ₂					
	R · R	Gesamt	R	I	L	R · R	Gesamt	R	I	L
R · R	56	33	10	13	R · R	99	46	16	37	
R · R	135	81	19	35	R · I	99	43	14	42	
R · I	92	45	17	30	R · I	82	33	21	28	
L · I	23	15	5	3	L · R	79	27	23	29	
L · I	89	39	19	31	I · L	136	70	33	33	
L · R	146	46	35	65	—	—	—	—	—	
L · L	60	31	9	20	—	—	—	—	—	

Deutlich kommt dies auch in der Gesamtziffer aller Nachkommen zum Ausdruck (509 R : 366 L) sowie in der relativen Häufigkeit der Rechtslage unter sämtlichen beobachteten Flügellagen (F₁- und F₂-Tiere: 43800 Beobachtungen, R : L = 24155 : 19645 = 55,2 % R). Nur ein

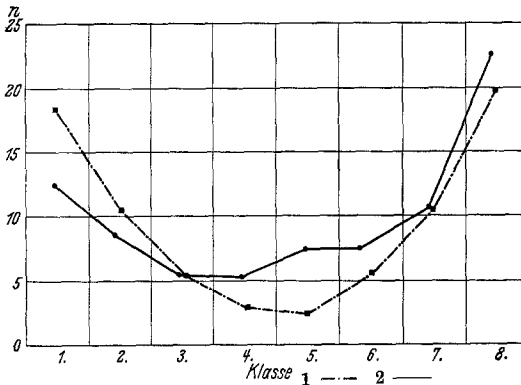


Abb. 7. Durchschnittskurven der Verteilung der F₁-Generation auf die 8 Flugklassen.

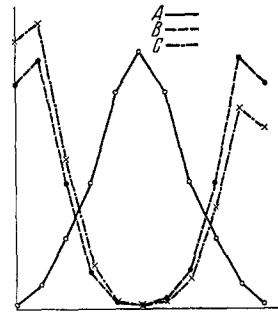


Abb. 8. Wahrscheinlichkeitskurven für $W_R = W_L = 1/2$ (A), für $W_R = 1/10$, $W_L = 1/10$ (B und C) (vgl. Text).

einziges Paar (Nr. 9) hatte mehr Links- als Rechts-Tiere unter seiner Nachkommenschaft. Bei allen übrigen war es umgekehrt. Ebenfalls nur bei diesem einen Paar war der Wert M (der durchschnittliche Prozentsatz der Rechtsflüge) kleiner als 50%, in 2 weiteren Fällen im Bereiche der Fehlerbreiten gleich. Es liegt also hier offenbar einer jener bereits bekannten Fälle vor (vgl. LUDWIG 1932), wie z. B. beim Chiasma der Knochenfische (LARRABEE 1906), oder bei der Faltigkeit der Gräser (COMPTON 1910—1913), wo gleichfalls eine der beiden Asymmetrieformen durch alle Generationen hindurch überwiegt, ohne daß bisher (hinsichtlich der Asymmetrieform) ein Einfluß der Eltern auf die Nachkommenschaft hätte festgestellt werden können. Nur in einem einzigen Falle, beim Mais, glaubt COMPTON eine Beziehung zwischen R- und L-Faltigkeit des Keimlings und der Lage des Samens im mütterlichen Kolben gefunden zu haben. Die bisherigen Untersucher solcher Merkmale (z. B.

LARRABEE) hatten auch versucht, *durch veränderte Außeneinflüsse* das R-L-Verhältnis zu verschieben, jedoch mit negativem Ergebnis. Gleichfalls negativ fielen eigene Versuche aus, durch Erniedrigung der Temperatur das Flügellageverhältnis bei *Drosophila* zu verändern.

Zunächst wurden 8 Paare bei einer Temperatur von 9—12° gehalten; indes war die Temperatur zu niedrig, die Tiere schritten nie zur Copula. Hierauf wurden von 3 Paaren die frisch abgelegten (höchstens 12 Stunden alten) Eier für 12 Stunden einer Temperatur von 0 bis —3° ausgesetzt und dann in eine Normaltemperatur von 22° zurückgebracht. Ein Paar, und zwar ein Geschwisterpaar von 2 Kältepaaren, wurde als Kontrolle gehalten. Die Ergebnisse dieser Züchtungen zeigt Zeile 13—15 der Tabelle 8. Wiederum überwiegen in allen 3 Paaren die Rechtser.

Da jedes F₁- und F₂-Tier 40mal auf seine Flügellage geprüft wurde, sind also 41 verschiedene R-L-Verhältnisse möglich. Es wurden nun die Nachkommen jedes Paares nach ihrer Flügellage in die folgenden 8 Klassen eingeteilt: Unter 40 Flügen 40—35,5mal R, 34,5—30,5mal R . . . , 9,5—5,5mal R, 4,5—0mal R, so daß jedes Tier genau einmal gezählt wird. Für die beiden symmetrischen Paare (Nr. 5 und 12) ergab sich eine symmetrische Häufigkeitskurve (Abb. 7, 1). Von den 12 Paaren mit überwiegender R-Nachkommenschaft ergibt sich je eine Kurve, die mit der Durchschnittskurve (Abb. 7, 2) durch diese 12 Paare in allen Besonderheiten übereinstimmt: die Frequenz der beiden starken Rechtserklassen ist viel größer als die der entsprechenden Linkserklassen, das Minimum der Kurve ist nach links (gegen die Linkser zu) verschoben und jede Kurve besitzt in Klasse 5 oder einer der beiden benachbarten Klassen eine charakteristische Ausbuchtung nach oben. Für das eine Paar mit überwiegender Linksern ergab sich eine andere Kurve. Sie ist nicht reziprok, sondern zeigt bei sonst der Rechtserkurve entsprechendem Bau nur ein ganz bedeutend höheres Ansteigen auf der linken gegenüber der rechten Seite.

Eine Analyse der Kurven bestätigt die bisherigen Feststellungen: Wäre jedes Individuum individuell razemisch, wäre also für jedes von ihnen die Wahrscheinlichkeit, den linken oder den rechten Flügel nach oben zu legen, gleich $W = \frac{1}{2}$, so ergäbe sich die Kurve A der Abb. 8. Bestände eine Population aus gleichviel je untereinander gleichen R- und L-Tieren, und wäre für ein R-Tier $W_R = \frac{9}{10}$, $W_L = \frac{1}{10}$, für ein L-Tier $W_R = \frac{9}{10}$, $W_L = \frac{1}{10}$, so käme Kurve B zustande. Besteht die Population aber aus $\frac{2}{3}$ R- und $\frac{1}{3}$ L-Tieren, so ergäbe sich Kurve C. Weil nun die empirische Kurve einerseits die beiden Maxima an den beiden Enden besitzt und weil außerdem die mittleren Klassen viel stärker vertreten sind als in den theoretischen Kurven, so folgt, daß es sehr konstante R- und L-Tiere, weniger konstante R- und L-Tiere, sowie eine beträchtliche Anzahl wirklich intermediäre Tiere gibt, und nicht, wie bei den Kurven B und C, nur je eine Sorte untereinander gleicher R- und L-Tiere. Übertrifft die Anzahl der R-konstanten Tiere die der L-konstanten, so ist das R-Maximum größer als das L-Maximum, übertrifft gleichzeitig die Zahl der nach rechts überwiegender intermediären Tiere die der nach links neigenden, so muß die in Abb. 7, 2 beobachtete sekundäre Erhebung auftreten.

Die Befunde bei *Drosophila* sind deswegen interessant, weil angenommen die absolut flugunfähige *Pyrrhocoris* und einen vorläufigen

Befund an Schmetterlingen sich bei allen übrigen Insektengruppen entweder individuell razemische oder gruppenkonstant monostrophe (und zwar R- oder L-Lage) Flügellage findet; die erstere ist offenbar die ursprüngliche. Die monostrophe Lage kann (vgl. das Schlußkapitel) entweder aus der individuell razemischen plötzlich durch Mutation entstanden sein oder aber durch allmählichen Übergang. Über das Auftreten dieser beiden Möglichkeiten, die vor allem für die zahlreichen Asymmetrien des Menschen (LUDWIG, § 40) von großer Bedeutung sind, ist nichts bekannt. Insbesondere scheint die zweite Möglichkeit, „ein allmähliches Monostrophwerden“, schwer vorstellbar; trotzdem scheinen die Befunde bei *Drosophila* vielleicht einen Fall dieser Art vorzustellen. Es ist hier die Flügellage nicht erblich festgelegt, andererseits wird sie auch nicht durch die erstmalige Flügelüberkreuzung bestimmt, vielmehr liegt eine Art Gewöhnung vor, die bei den einzelnen Individuen verschiedene Grade erreicht: Einige sind sehr bald R- oder L-konstant, andere werden es erst im Laufe ihres Lebens, ein dritter wesentlich kleinerer Teil bleibt intermediär. Das fast überall mit einer einzigen Ausnahme feststellbare Überwiegen der Rechtser bzw. der nach rechts neigenden Tiere kann vielleicht morphologische Gründe haben, so daß die Erscheinung sekundärer Art ist; möglicherweise aber bahnt sich in einer vorläufig unvorstellbaren Art eine Bevorzugung von R an, da ja der andere Fall, ein allmähliches Sichgewöhnen in je $\frac{1}{2}$ der Fälle an die R- und L-Lage zu einer Art führen würde, die zur Hälfte aus individuell konstanten Linksern, zur anderen Hälfte aus ebensolchen R-Tieren bestände, und gerade eine solche Art wurde nirgends gefunden (vgl. Schlußkapitel).

3. *Anthomyia*.

Für *Anthomyia* ergaben Flugversuche (im Kolben, 17 Tiere zu je 7 Beobachtungen à 20 Flüge, Beobachtungsdauer 11 Tage) folgendes Verhältnis: 17 Tiere: 0 R, 2 SR, 6 I, 6 SL, 3 L. Es überwiegen also anscheinend die Linkser, im Gegensatz zu *Drosophila*, doch ist das Material für endgültige Feststellungen zu gering. Ein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen war nicht zu erkennen.

i) Zusammenfassung.

1. Für die asymmetrische Flügelruhelage (Flügelüberkreuzung) der Insekten, als R-L-Merkmal betrachtet, wurden folgende R-L-Verteilungen gefunden:

I. Oberflügel. a) *Individuell razemisch*: bei *Phasmidae*, *Mantidae*, *Acrididae*, *Gryllacridae*, Landwanzen (außer *Tingitidae*, *Drymus* und *Pyrrhocoris*), *Neuroptera*, *Trichoptera*, *Hymenoptera* (sofern Überkreuzung stattfindet), *Diptera* und *Lepidoptera* (sofern Überkreuzung stattfindet, *Phalera* vielleicht ausgenommen), ferner bei den isolierten Gattungen *Gryllotalpa*, *Gryllus domesticus* und *Notonecta*. — b) *Monostroph und dann*

stets gruppenkonstant: Rechter Flügel oben bei *Gryllidae* (außer *Gryllotalpa* und *Gryllus domesticus*; inverse Tiere in etwa 1%; ein razemisches Tier in der Literatur angegeben), Wasserwanzen (außer *Notonecta*) und *Plagioptera* (?) (inverse Locustidengattung). Linker Flügel oben bei *Locustidae* (außer *Plagioptera* nach PETRUNKEWITSCH 1901) und *Blattidae*. — c) *amphidrom-nichtrazemisch*: *Pyrrhocoris apterus*. — d) *Individuen der gleichen Art sich verschieden verhaltend* (R-monostrophe, L-monostrophe, individuell razemische Individuen, sowie solche mit Bevorzugung von rechts und links): *Drosophila melanogaster*.

II. *Unterflügel*. Stets individuell razemisch außer bei *Naucoris* und *Corixa* (R über L).

2. Von den 3 isolierten, individuell razemischen Arten bzw. Gattungen, die zu sonst monostrophen Gruppen gehören, ist *Gryllus domesticus* zweifellos sekundär razemisch geworden. Über *Gryllotalpa* und *Notonecta* läßt sich nichts aussagen.

3. Eine nichtrazemische Lage findet sich fast nur bei Formen, deren Hauptbewegungsart nicht das Fliegen ist bzw. die ganz flugunfähig sind.

4. Arten, die zum Teil aus L-, zum Teil aus R-Individuen (d. h. Individuen, die stets oder vorzugsweise den rechten oder linken Flügel nach oben legen) bestehen, wurden nicht gefunden, außer einem zweifelhaften Fall bei Schmetterlingen.

5. *Pyrrhocoris*. Für *Pyrrhocoris* wurden die Befunde LUDWIGS bestätigt. Sie bewegt die Flügel nie, die erstmalige (beim Zustandekommen beobachtete) Flügelüberkreuzung ist entscheidend. Es überwiegt im Durchschnitt (24000 Exemplare) die R- über die L-Lage im Verhältnis 3,15 : 1 bei den Weibchen und 3,9 : 1 bei den Männchen. Trotz verschiedener Indizien für eine mendelnde Vererbung ergab sich bei Vererbungsversuchen kein sicheres Resultat.

6. Die Individuen von *Drosophila* zerfallen in solche, die binnen weniger Stunden nach dem Schlüpfen eine konstante zeitlebens beibehaltene Flügellage einnehmen (30%), solche, die erst im Laufe des Lebens sich an eine bestimmte Lage gewöhnen und einen geringen Teil razemisch bleibender Tiere. Dabei überwiegen in allen Zuchten die R- über die L-Tiere im Verhältnis 509 : 366 bei den einmal (40 Flügel) beobachteten und 54 : 22 bei den lebenslänglich untersuchten Tieren. Unter insgesamt 83240 Flügeln waren 56,6% Rechtslagen. In Erbversuchen erwies sich die Rechtsbevorzugung unabhängig vom Verhalten der Eltern, ein Erbgang konnte nicht nachgewiesen werden, auch hängt die Flügellagegewohnheit nicht von der ersten Überkreuzung nach dem Schlüpfen ab. Durch schädigenden Einfluß konnte keine Verschiebung des R-L-Verhältnisses erreicht werden (unter 43800 Normalzuchtflügelschlägen 55,2% R, unter 9360 Kältezuchtflügelschlägen 54,2% R). (Diskussion vgl. S. 30 und Schlußkapitel.)

7. Morphologische Asymmetrien der Flügel entstehen entweder paratypisch als Folge der individuell konstanten Flügellage (Schaben, *Pyrrhocoris*) und werden dann bei experimenteller Umkehr der Flügellage unmittelbar nach dem Schlüpfen invertiert oder sie sind idiotypisch bedingt (erblich) und dann von der experimentellen Flügellageumkehr unabhängig; die letzteren sind stets Rückbildungen (Zirpapparat einer Seite: *Oecanthus* → *Nemobius* → *Locustidae*), Pigmentverlust am bedeckten Flügel (*Blattidae*, *Locustidae*, *Corixa*, *Naucoris*), Verlust der Membran eines Flügels (*Micronecta* nach GILLAVRY).

8. Einen Sonderfall stellt die Flügelasymmetrie der *Coleoptera* (Asymmetrieform entweder paratypisch oder erblich festgelegt) und von *Plea* dar. Die Asymmetrie der Flügeldeckenverankerung ist individuell konstant. Bezüglich der Verteilung innerhalb einer Art sind alle möglichen Typen verwirklicht. Die Verteilung ist ausgesprochen gruppenverzweigt, höchstens die Arten einer Gattung verhalten sich übereinstimmend.

9. Inversionen: Bei den monostrophen Arten fanden sich Inversionen der Flügellage mit Sicherheit nur bei *Gryllus campestris*, mit hoher Wahrscheinlichkeit bei *Tingitidae* und *Drymus* (*Heteroptera*). Ein Teil der *Gryllus campestris*-Individuen, deren Flügellage im Moment des Schlüpfens invertiert wird, zeigt während des ganzen Lebens inverse Flügellage und inverse Zirpgeohnheit (vgl. Schlußkapitel). Morphologische Inversionen nur bei *Coleoptera* (Flügelrand). Von *Gryllus campestris* ist bezüglich Flügellage und Zirpgeohnheit ein razemisches Exemplar gefunden worden (REGEN). *Plagioptera* (*Locustidae*) ist entweder eine inverse Art, oder es treten dort Inversionen auf (PETRUNKEWITSCH).

II. Die Beziehungen der Flügellage zu anderen Asymmetrien. Koppelung und Unabhängigkeit von R-L-Merkmalen.

Es ist für das Rechts-Links-Problem von großem Interesse, wie sich verschiedene an demselben Tier vorhandene erbliche Asymmetrien zueinander verhalten. Das bisher bekannte spärliche Material wurde bei LUDWIG (1932, § 48) aufgeführt. Es handelt sich vor allem darum, wie sich verschiedene gleichzeitig vorhandene monostrophe Asymmetrien bei genotypischen oder phänotypischen Inversionen verhalten. Aus den bisherigen Befunden¹ konnte LUDWIG 4 Regeln ableiten:

1. Daß neu auftretende monostrophe Asymmetrien wesentlichen Ausmaßes die Tendenz haben, bisher vorhandene razemische Asymmetrien an sich zu koppeln und so gleichfalls monostroph zu machen;

2. daß mehrere monostrophe Asymmetrien, die zusammen in gewissem Sinne eine Einheit bilden, in der Regel aneinander gekoppelt sind;

3. daß durch phänotypische Inversion entweder die Gesamtheit aller oder nur eine einzelne Asymmetrie invertiert wird, während

¹ Worin ein Teil der hier mitgeteilten bereits einbezogen ist.

4. bei genotypischer Inversion in der Regel die Gesamtheit aller aneinander gekoppelter Asymmetrien invertiert wird. Doch ist hierbei neben den noch nicht völlig gesicherten Befunden beim Menschen eine Ausnahme bekannt (Plattfische) und eine weitere im folgenden mitgeteilte (bereits bei LUDWIG aufgeführte). Es wurden deshalb einige Asymmetrien auf diese Zusammenhänge hin studiert.

a) Die Abdominalasymmetrie der Wasserwanzen (Copulationsorgane, Abdominalsegmente, Copulationsgewohnheit).

Corixa Geoffroyi. Während bei den Weibchen dieser Gattung das ganze Abdomen einschließlich des Copulationsapparates bilateral symmetrisch ist, sind bei den Männchen die Abdominalsegmente vom 4. ab

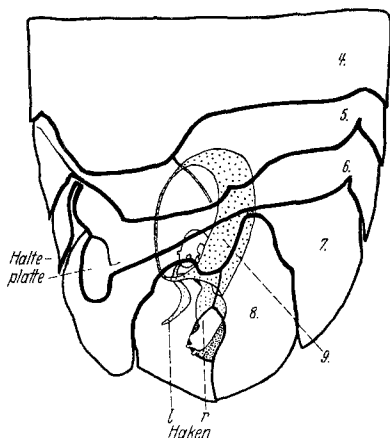


Abb. 9. *Macrocorixa Geoffroyi*. Männchen. 4.—8. Segment und Copulationsapparat in situ. Aufsicht. 40 × vergr., red. auf 1/3.

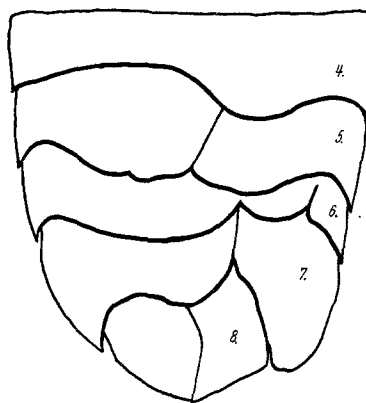


Abb. 10. *Macrocorixa Geoffroyi*. Männchen. 4.—8. Segment. Unterseite. 40 × vergr., red. auf 1/3.

stark asymmetrisch umgebildet (HAHN 1853). HAGEMANN (1910) weist zuerst darauf hin, daß diese Abdominalasymmetrie der Männchen spiegelbildlich ist bei den Angehörigen der beiden Untergattungen von *Corixa*, und zwar liegt der auffällige Einschnitt bei der Untergattung *Macrocorixa* links, bei der Untergattung *Microcorixa*¹ rechts. Auch auf die Beziehungen dieser Asymmetrien zu der Paarungsstellung geht HAGEMANN ein. In den Abb. 9 und 10 ist das Abdomen von *Macrocorixa* vom 4. Segmente ab dargestellt. Bei der Dorsalansicht ist der innen liegende Copulationsapparat eingezeichnet. Nur das Ende des rechten Copulationshakens (Abb. 9) ist bei äußerer Betrachtung direkt sichtbar.

Versucht man ein Abdomen von *Macro-* oder *Microcorixa* auseinanderzuziehen, so fällt sofort auf, daß die Segmente auf der einen Seite bedeutend mehr nach-

¹ Diese Untergattung wird in der Systematik mit *Corixa* bezeichnet. Zur besseren Unterscheidung von der Gattungsbezeichnung *Corixa* benutze ich in Parallele zur Untergattung *Macrocorixa* den Namen *Microcorixa*. *Macrocorixa* kommt in 3 Arten in Betracht (ungefähre Körpergröße 15 mm), *Microcorixa* (= *Corixa*) in 16 Arten (durchschnittliche Körpergröße 5 mm).

geben als auf der anderen (bei *Macrocorixa* mehr auf der linken, bei *Microcorixa* auf der rechten). Bei genauerer Untersuchung stellt man fest, daß die Intersegmentalhäute auf der einen Seite, die leichter nachgab, breiter sind als auf der anderen und die Einschnitte zwischen den einzelnen Segmenten von der Seite her viel tiefer. Zwischen den Segmenten 5 und 6 reicht der Einschnitt sogar bis in die Mitte des Abdomens. Diese Besonderheiten sind bei der Copula von Bedeutung. Hier klammert sich das Männchen (im

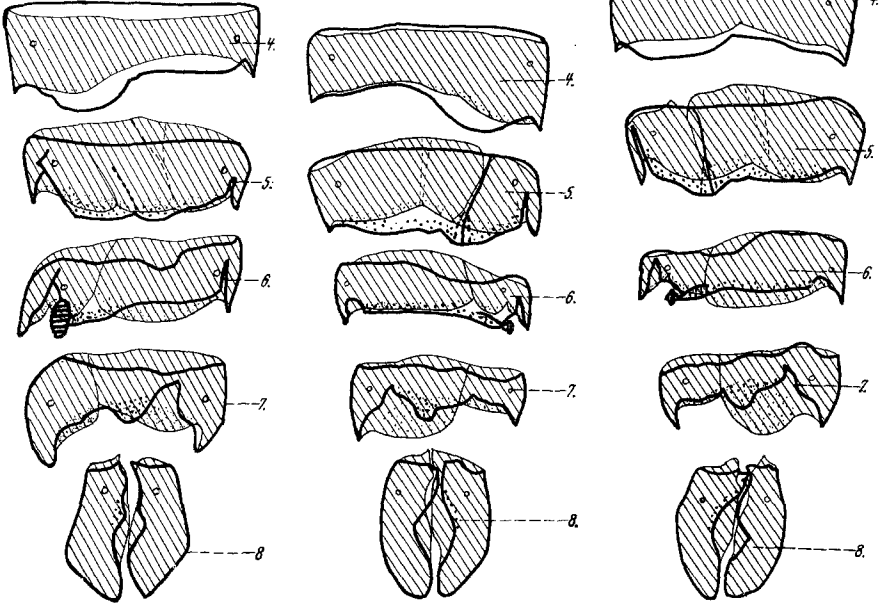


Abb. 11. *Macrocorixa Geoffroy*. Männchen. 4.—8. Segment. Sternite schraffiert. 20 × vergr., red. auf $\frac{1}{2}$.

Abb. 12. *Corixa nigrolineata*. Männchen. 4.—8. Segment. Sternite schraffiert. 40 × vergr., red. auf $\frac{1}{2}$.

Abb. 12a. *Corixa nigrolineata*. Männchen. 4.—8. Segment eines inversen Exemplares. Sternite schraffiert. 40 × vergr., red. auf $\frac{1}{2}$.

folgenden für *Macrocorixa* beschrieben mit linksseitigem Spalt) am Rücken des Weibchens fest, läßt den hinteren Teil seines Abdomens an der rechten Seite des Weibchens herabgleiten und klemmt das Hinterende des Weibchens in den Abdominalspalt ein, so daß der vor dem Spalt liegende Teil des männlichen Körpers über, der hinter dem Spalt befindliche Teil unter dem Weibchen liegt. Hierbei kommt, ohne daß das männliche Abdomen um seine Längsachse tordiert wird, die männliche Geschlechtsöffnung direkt auf die weibliche zu liegen. Eine mit Chitinplättchen besetzte Platte des 6. Segments (Abb. 10) dient der besseren Verankerung beider Körper (von HANDLERSCH anfangs als Stridulationsorgan beschrieben). Bei *Microcorixa* verhält sich alles genau spiegelbildlich.

Für das Folgende war wesentlich, festzustellen, daß diese spiegelbildliche Ausbildung des Abdomens zwischen *Macro-* und *Microcorixa* sich auch auf Einzelheiten, insbesondere auch auf den eigentlichen Copulationsapparat erstreckt. Wenn dies der Fall ist, so wird die Vermutung, daß eine der beiden *Corixa*-Gruppen aus der anderen durch geno-

typische Inversion hervorgegangen ist, zur Gewißheit. In Abb. 11 und 12 sind bei den beiden *Corixa*-Gruppen die Sternite und die Tergite (von dorsal gesehen) einzeln dargestellt. Es zeigt sich, daß alle Tergite und Sternite asymmetrisch gebaut sind, wobei bis in Einzelheiten der Gestaltung und der Pigmentierung *Macro-* und *Microcorixa* sich genau spiegelbildlich verhalten. Eine absolute spiegelbildliche Asymmetrie ist zwar nicht vorhanden, doch liegen die Differenzen innerhalb der Grenzen, wie sie auch innerhalb der verschiedenen Arten bei *Microcorixa* vorkommen.

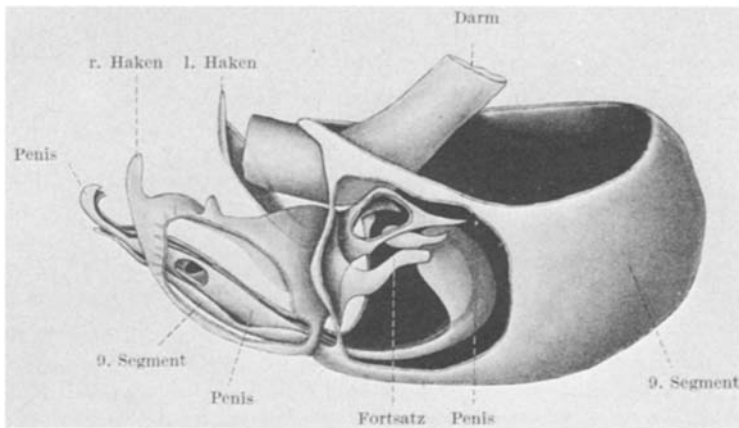


Abb. 13. *Macrocorixa Geoffroyi*. Copulationsapparat. 60fach vergr., red. auf $\frac{1}{2}$. Das 9. Segment ist aufgebrochen und der rechte Copulationshaken, sowie das Penisrohr gefenstert, um die Lage der dahinter befindlichen Teile zu zeigen.

Die Copulationsapparate von *Macro-* und *Microcorixa* sind in Abb. 13 und 14 dargestellt. Den Copulationsapparat von *Microcorixa* haben SINGHRUTHI (1925) und EKBLÖM (1930) beschrieben. Da jedoch diese Autoren nur einfache Skizzen bringen und vom Copulationsapparat von *Macrocorixa* eine bildliche Darstellung überhaupt fehlt, sind in den Abb. 13 und 14 die beiden Apparate in plastischen Darstellungen gegenübergestellt. Der ganze Apparat läßt sich kurz in folgender Weise beschreiben. Er ist eingeschlossen in das kapselförmige 9. Segment, das vermittels der in der Abbildung nach oben gewandten breiten Öffnung mit dem 8. Segment kommuniziert. Durch eine zweite Öffnung tritt die Afterröhre (10. und 11. Segment) sowie darunter der Copulationsapparat nach außen. Der Hinterrand des 9. Segmentes ist nach innen umgekrempelt. Diese umgekrempelte Wand läuft jederseits innen in einen Haltefortsatz auf, an dem der eigentliche Penis wie eine Schaukel befestigt ist. An diesen beiden Fortsätzen sind auch die Copulationshaken eingelenkt, die als Taster und zur Direktion des Penis dienen. In der Ruhe bildet der größere Haken und ein nach hinten gerichteter Fortsatz des 9. Segmentes eine Scheide zum Schutze des Penisrohres.

Aus den Abb. 13 und 14 geht hervor, daß auch die Copulationsapparate der beiden Untergattungen genau spiegelbildlich geformt sind: Bei der Ruhelage im Abdomen wendet das kapselförmige 9. Segment seine große Öffnung, durch die Darm und Samenleiter eintreten, bei

Macrocorixa nach links, bei *Microcorixa* nach rechts. Der ventrale Fortsatz des 9. Segmentes ist bei *Macrocorixa* nach links, bei *Microcorixa* nach rechts gerichtet. Der große mit Borsten versehene Copulationshaken ist bei *Macrocorixa* der rechte, bei *Microcorixa* der linke, bezüglich des kleinen verhält es sich umgekehrt. Auch die beiden Haltefortsätze sind spiegelbildlich verschieden. Diese genau spiegelbildliche Übereinstimmung, die sich noch in weitere Einzelheiten verfolgen ließe, läßt keinen Zweifel, daß der eine Apparat aus dem anderen durch Inversion hervorgegangen sein muß. Zwar zeigen beide Apparate nicht, wie es für ein

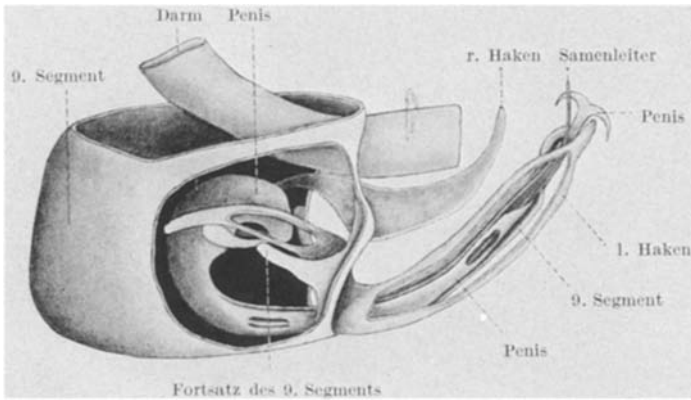


Abb. 14. *Corixa Sahlbergi*. Copulationsapparat. 90fach vergr., red. auf $\frac{1}{2}$. Das 9. Segment ist aufgebrochen und der linke Copulationshaken, sowie das Penisrohr gefensteret, um die Lage der dahinter befindlichen Teile zu zeigen.

weiter unten beschriebenes inverses Exemplar von *Microcorixa nigrolineata* gegenüber regulären Individuen dieser Art der Fall ist, eine absolut spiegelbildliche Gestalt, doch liegen auch hier wieder die Unterschiede zwischen *Macro-* und *Microcorixa* durchaus im Bereich der Unterschiede, wie sie einzelne Arten jeder der beiden Untergattungen gegeneinander aufweisen.

Der übrige Geschlechtsapparat ist symmetrisch gebaut, nur ist in der Gegend des Einschnittes Samenleiter und Darm passiv zur Seite gedrängt (nach links bei *Microcorixa*, nach rechts bei *Macrocorixa*).

Auf die wichtigste Frage, welche von beiden Untergattungen die ursprüngliche ist, d. h. aus welcher die andere durch Inversion sekundär hervorging, kann auf Grund von Indizien eine Antwort gegeben werden. Unsere bisherigen paläontologischen Kenntnisse (HEER, ZITTEL) oder ein Studium der Chromosomengarnitur (PROKOFIEWA) geben hierzu zwar keinen Anhalt, der Beweis gründet sich vielmehr auf einen Vergleich der Copulationsstellung und Copulationsorgane bei allen Wasserwanzen. Literaturstudien und zahlreiche eigene Beobachtungen ergaben, daß bei *Notonecta*, *Nepa*, *Naucoris*, *Cymatia*, *Micronecta* und *Microcorixa* das

Männchen bei der Copula eine linksseitige Stellung einnimmt, nur bei *Macrocorixa* ist das Gegenteil der Fall. Über *Ranatra* kann ich keine Angaben machen, während für *Plea minutissima*, die ich nicht selbst

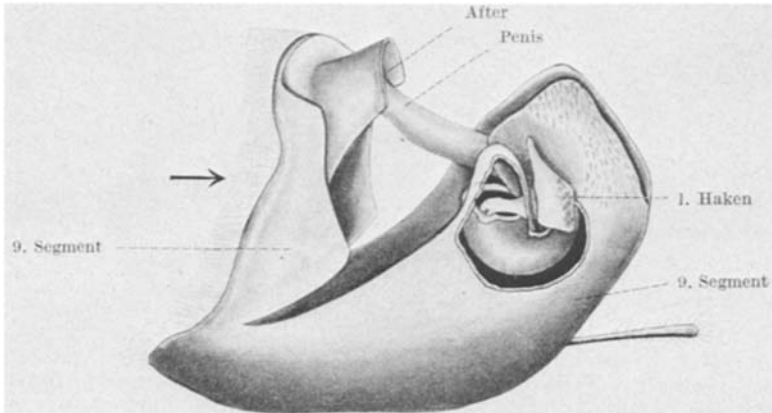


Abb. 15. *Notonecta glauca*. Copulationsapparat. 60fach vergr., red. auf $\frac{1}{2}$. Darm, Samenleiter und die dünnhäutigen Teile sind entfernt. Das 9. Segment ist seitlich aufgebrochen, um die Lage des Penis zu zeigen.

bei der Copula beobachten konnte, WEFELSCHIED (1912) zwar im Text rechtsseitige Copulationsstellung angibt, seine dazugehörige offenbar nach der Natur gezeichnete Abbildung aber ein linksseitig kopulierendes Männchen zeigt. Da die beiden anderen (neben *Macrocorixa* und *Microcorixa* noch existierenden Untergattungen von *Corixa*) den Spalt gleichfalls auf der rechten Seite zeigen, also linksseitig kopulieren müssen, ist also von dem zweifelhaften Fall der *Plea* abgesehen, *Macrocorixa* die einzig rechtsseitig kopulierende Untergattung der Wasserwanzen.

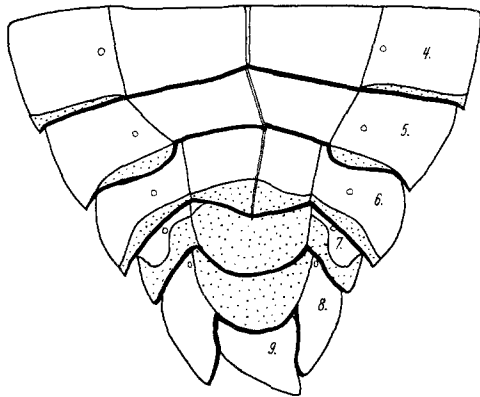


Abb. 16. *Naucoris cimicoides*. 4.—8. Sternit in situ. 40 × vergr., red. auf $\frac{1}{2}$.

Aus diesem Befund über die Copulationsstellung kann nun aus dem Grunde mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß *Microcorixa* die primäre und *Macrocorixa* die sekundäre inverse Art ist, weil Copulationsstellung und morphologische Asymmetrien stets parallel gehen bzw. weil die letztere stets als Folge der ersteren angesehen werden muß (vgl. die Angaben LUDWIGS über verschiedene Tiergruppen, 1932, § 39).

Ein Überblick über die Copulationsapparate und die Paarungsgewohnheiten der Wasserwanzen zeigt folgende Stufenleiter:

Das Männchen von *Notonecta* besitzt einen vollständig symmetrischen Copulationsapparat. In Abb. 15 ist das 9. Segment dargestellt. Der Pfeil zeigt die Öffnung,

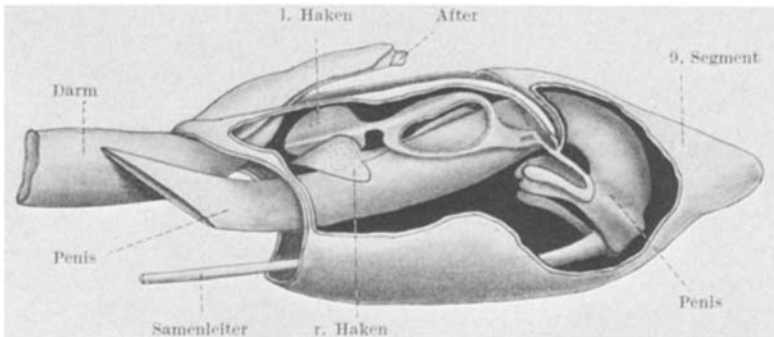


Abb. 17. *Naucoris cimicoides*. Copulationsapparat. 60fach vergr., red. auf $\frac{1}{2}$. Seitenansicht. Die linke Seite des 9. Segmentes ist aufgebrochen und der linke Copulationshaken gefenestert, um die Lage des Penis und des Copulationshakens zu zeigen.

die an das 8. Segment anschließt, der nach rechts weisende Fortsatz ist ohne Bedeutung. Der Penis ist ebenso wie bei *Corixa* schaukelartig aufgehängt. Da der Penis bei Ruhestellung des Abdomens nach oben herausragen würde, die weibliche

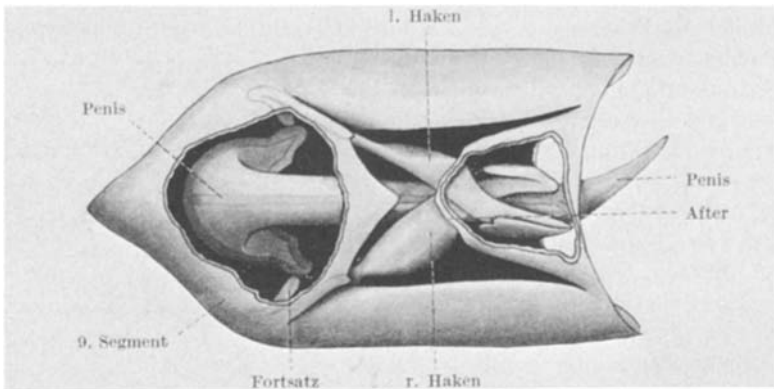


Abb. 18. *Naucoris cimicoides*. Copulationsapparat. 60fach vergr., red. auf $\frac{1}{2}$. Aufsicht. Das 9. Segment und die Afterklappe sind aufgebrochen, um den Penis und die Lage der Copulationshaken zu zeigen.

Geschlechtsöffnung aber hinten unten liegt, muß das kopulierende, auf dem Rücken des Weibchens festgeklammerte Männchen sein Abdomen seitlich um den weiblichen Körper herumbiegen, was nur vermittels der langen Intersegmentalhäute möglich ist. Das Männchen sitzt also schief auf dem Weibchen und, obwohl der Copulationsapparat vollständig symmetrisch ist und ohne Zweifel eine Copula von jeder Seite her möglich wäre, sitzt das Männchen ausnahmslos linksseitig auf dem Weibchen.

Bei *Naucoris cimicoides* sind die Tergite vollständig symmetrisch. Die Sternite 5 und 6 zeigen dagegen bereits eine deutliche Asymmetrie (Abb. 16): ihre rechten

Hälften sind etwas eingedrückt und die Linie der höchsten Wölbung zeigte eine schwache Ausbuchtung nach links. Der Copulationsapparat (Abb. 17 und 18) zeigt Asymmetrien nur in der Penisspitze (nach links gebogen) und in der Form und Ruhelage der Genitalhaken. Bei der Copula heftet sich das Männchen auf dem Rücken des Weibchens fest, biegt sein Abdomen wieder *linksseitig* um das Weibchen herum, ohne daß dieses um seine Längsachse tordiert wird. Die eben beschriebene Abflachung der rechten männlichen Sternithälfte begünstigt das Zustandekommen dieser seitlichen Umschlingung. Gleichzeitig wird das weibliche Abdomen etwas, aber nur sehr wenig, zwischen das 6. und 7. Segment des Männchens eingeschoben. Zur Compensation dieser bogenförmigen Lage des männlichen Abdomens wird das 9. männliche Segment etwas um seine Längsachse tordiert nach rechts und der Penis gleichfalls nach rechts neben dem After herausgeklappt, *wobei dann die nach links gebogene* asymmetrische Penisspitze genau nach *oben weist* und der weiblichen Geschlechtsöffnung direkt *gegenüber liegt*.

Man sieht, daß die Asymmetrien des männlichen Abdomens sich bis ins kleinste aus der einseitigen Copulastellung ergeben, also letzten Endes physiologisch begründet sein müssen. Man erkennt eine direkte Stufenfolge *Notonecta*, *Naucoris*, *Microcorixa* mit steigender morphologischer Anpassung an die linksseitige Paarungsstellung. Auch *Nepa* mit linksseitiger Copulastellung und schwach asymmetrischem Copulationsapparat gehört hierher; nur *Macrocorixa* verhält sich absolut spiegelbildlich.

b) Koppelung und Unabhängigkeit von Inversionen bei Corixa.

Wenn die *Macrocorixa*-Gruppe einen bezüglich des Copulationsapparates genotypisch inversen Seitenzweig innerhalb der Familie der *Corixidae* darstellt, ist von Interesse, zu untersuchen, wie sich hierbei andere Asymmetrien verhalten, falls solche vorhanden sind. Auch läßt sich das Verhältnis zwischen regulären *Macrocorixa*-Individuen zu *Microcorixa* vergleichen mit dem Verhältnis von regulären *Microcorixa*-Individuen zu inversen Tieren dieser Art, die gelegentlich beobachtet wurden. Zunächst wurde *Microcorixa* auf weitere Asymmetrien untersucht. Asymmetrisch sind zunächst die *beiden Maxillen* (rechte mit, linke ohne Borsten), während die Mandibeln spiegelbildlich symmetrisch sind. Diese Maxillenasymmetrie ergab sich als *monostroph* und *gleichartig bei Macrocorixa* und *Microcorixa* (70 Individuen aus verschiedenen *Corixa*-Arten). Auch *Plea* zeigt eine ganz homologe Maxillenasymmetrie (Abb. 19). 10 Individuen trugen rechts Borsten, links keine. Dasselbe ist nach Literaturangaben (EKBLÖM 1930) bei den verschiedensten anderen Wanzenfamilien der Fall, offenbar innerhalb der *Heteroptera* eine weit verbreitete und gleichsinnige Asymmetrie. Der Darm beschreibt eine charakteristische Schraubenwindung, die gleichfalls bei den Untergattungen gleichsinnig (rechtsgewunden) ist (Abb. 20). Über die in beiden *Corixa*-Gruppen gleichsinnige Lage der Ober- und Unterflügel sowie über die gleichsinnige Asymmetrie der Oberflügel wurde im ersten Teil berichtet. Andere Asymmetrien, außer der bereits erwähnten Verlagerung von Darm und Genitaltraktus wurden nicht gefunden.

Es liegt also bei *Macrocorixa* gegenüber *Microcorixa* eine alleinige Inversion des Copulationsapparates einschließlich der zugehörigen Muskeln, sowie der chitinenen Teile der ihn umkleidenden Segmente (4—9, eventuell auch die aus 10 und 11 bestehende Afterröhre) vor. Es ist nicht anzunehmen, daß die in den letzten Segmenten liegenden Organe mit in diese Inversion einbezogen sind (Darm).

Von jeder Asymmetrie ist das gelegentliche Auftreten inverser Exemplare anzunehmen (vgl. LUDWIG 1932). Für *Corixidae* existiert eine

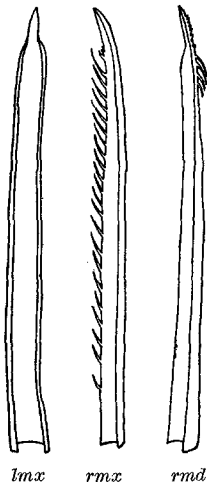


Abb. 19.

Plea minutissima. rmd rechte Mandibel, rmx rechte Maxille, lmx linke Maxille.

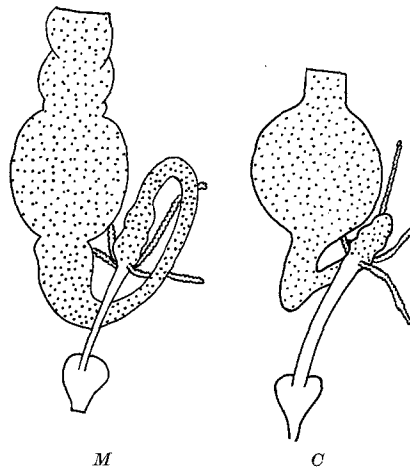


Abb. 20.

Darmschlingen von *Macrocorixa M* und *Corixa C*.

einzigste Abgabe von HUNGERFORD (1928), der unter einer Sendung *Arctocorixa edulis* (Asymmetriegruppe *Microcorixa*) mehrere inverse Tiere fand. Diese Exemplare waren nicht zugänglich, auch gibt HUNGERFORD nichts Näheres an. Unter meinem eigenen Material (1532 Individuen) fand ich nur ein einziges inverses Tier, das zu *Corixa nigrolineata* gehörte (*Microcorixa*-Gruppe). Eine genaue Untersuchung zeigte, daß die Abdominalsegmente sowie der Copulationsapparat genau spiegelbildlich zu denen eines regulären Tieres ausgebildet sind, während Flügellage, morphologische Asymmetrie derselben, Maxillen und Darmwindung regulär waren. Es handelt sich also hier auch um eine isolierte Inversion derjenigen Teile, die bei *Macrocorixa* invertiert sind. Vergleicht man die Chitinteile dieses inversen Exemplares mit einem regulären *Corixa nigrolineata*-Individuum, so zeigt sich (Abb. 12 und 12a) exakte spiegelbildliche Asymmetrie, während *Macrocorixa* (wie bereits erwähnt) gegenüber *Microcorixa* außer dieser Asymmetrienumkehr noch gewisse kleine Unterschiede zeigt, die im Bereich normaler Artunterschiede liegen.

c) Asymmetrie bei *Pyrrhocoris*.

Bei *Pyrrhocoris* wurden außer der Flügelage noch 2 Asymmetrien gefunden (Darmkanal und Corpus allatum). Der *Darmkanal* war bei allen Individuen gleichsinnig asymmetrisch. Für das *Corpus allatum* gibt NABERT (1913) an, daß es bei *Pyrrhocoris* im Gegensatz zu den übrigen Insekten, wo es paarweise auftritt, unpaar ausgebildet ist und zumeist auf der linken Seite liegt, er „habe es aber auch auf der rechten Seite gefunden“. Eigene Untersuchungen bestätigten diesen Befund. Es liegt hier über dem Unterschlundganglion zwischen Aorta und Darm, und zwar liegt der Hauptteil des Organes neben dem Darm (Abb. 21). Über Herkunft und Bedeutung desselben ist nichts Sicheres bekannt. Bei 23 Tieren, von denen 12 in Serienschnitte zerlegt und bei 10 das *Corpus allatum* unter dem Binokular von oben (nach Art der Abb. 21) freigelegt wurde, ergab sich 19mal die Links- und 4mal die Rechtslage, ohne Zusammenhang mit Flügelage und Geschlecht, wie folgende Tabelle zeigt:

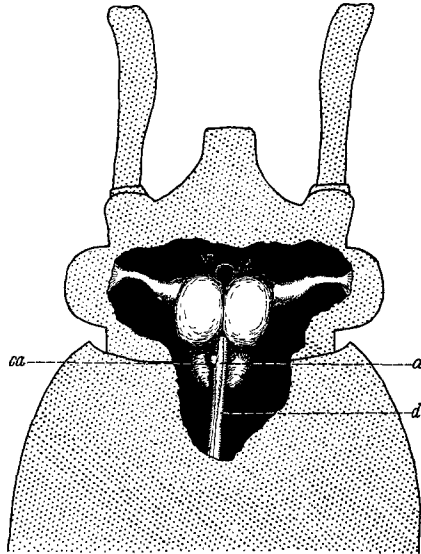


Abb. 21. *Pyrrhocoris apterus*. *Corpus allatum* in situ. a Arterie, d Darm, ca *Corpus allatum*.

	Rechter Flügel oben	Linker Flügel oben	Summe
<i>Corpus allatum</i> links	5 ♂ + 5 ♀	3 ♂ + 6 ♀	19
„ „ rechts	1 ♂ + 2 ♀	1 ♂ + 0 ♀	4

d) Zusammenfassung.

Die asymmetrische *Paarungsstellung* der Wasserwanzen ist monostroph, und zwar bei allen untersuchten Arten, außer *Macrocorixa*, linksasymmetrisch, auch bei *Notonecta* mit vollkommen symmetrischem Copulationsapparat. Die *Abdominalasymmetrie* der übrigen Wasserwanzen ist eine Anpassung an die Paarungsstellung. Die Gruppe *Macrocorixa* ist ein sekundärer, genotypisch inverser Zweig der *Corixidae*. Sie ist nur bezüglich des Copulationsapparates und der zugehörigen Segmentteile invers, alle übrigen monostrophen Asymmetrien (Darmkanal, Flügelasymmetrie, Mundteile) sind bei *Macrocorixa* und *Microcorixa* gleichsinnig asymmetrisch. Ein inverses Exemplar von *Corixa nigrolineata* war gleichfalls

nur bezüglich des Copulationsapparates invertiert. Bei *Pyrrhocoris apterus* sind Darmsitus (monostroph), Lage des Corpus allatum (amphidrom oder monostroph) und Flügellage (amphidrom-nichtazemisch) unabhängig voneinander.

III. Schluß.

Zusammenfassungen sind am Ende von Kapitel I und II gegeben. Es bleibt noch, die Befunde von zwei allgemeinen Gesichtspunkten zu betrachten: nach der Art der *Entstehung der Asymmetrien* und nach der *Bedeutung für das allgemeine Rechts-Links-Problem*. Fast alle im obigen aufgeführten morphologischen Asymmetrien (Pigmentrückbildung am bedeckten Flügel, Rückbildung des unbenutzten Teiles des Zirppapparates, Flügelrand der *Coleoptera*, Abdominalasymmetrie der Wasserwanzen) sowie die Verteilung der monostrophen Flügellage selbst, würden früher unbedenklich für die Wirksamkeit eines lamarckistischen Prinzipes aufgefaßt worden sein. Denn bei alleiniger Wirksamkeit der Selektion ist im Falle der Pigmentrückbildung kein Angriffspunkt für die Selektion (kein „Vorteil“) einzusehen, andererseits ist mit Sicherheit das Pigment vor der Flügelüberkreuzung vorhanden gewesen (so daß der Fall einer direkten Bewirkung ausschaltet). Unter den Wasserwanzen hat sich bereits bei symmetrischen Formen eine konstant-asymmetrische Paarungsgewohnheit herausgebildet; morphologische Asymmetrien des Abdomens sind in verschiedenem Maße vorhanden, und zwar stets in genauester Korrelation zur Paarungsgewohnheit. Beim Zirppapparat der monostroph zirpenden Formen läßt sich hinsichtlich der Rückbildung der unbenutzten Teile eine Reihe bis zum vollständigen Verschwinden desselben aufstellen. Wäre schließlich die monostrophe Flügellage durch zufällige Mutation entstanden (polyphyletisch), so bleibt unerklärt, warum sie sich nur bei Gruppen findet, die flugunfähig sind, oder bei denen zumindest die Hauptbewegungsart nicht mehr das Fliegen ist¹. Es soll hierauf nicht näher eingegangen werden. Im Hinblick darauf, daß sich neuerdings die Stimmen zugunsten der Existenz eines (anscheinend mehr aus prinzipiellen als aus Beweisgründen abgelehnten) lamareckistischen Prinzipes mehren, scheint es zweckmäßig, zu betonen, daß für die Entstehung der oben aufgeführten Merkmale nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse eine andere befriedigende Erklärung nicht gegeben werden kann.

Für das allgemeine *Rechts-Links-Problem* seien folgende Punkte angemerkt: Das erstmalige Studium einer physiologischen Asymmetrie innerhalb einer großen Tiergruppe zeigt die Mannigfaltigkeit der R-L-Verhältnisse, die offenbar polyphyletische Herausbildung einer gruppenmonostrophen Asymmetrie aus der ursprünglich individuell razemischen,

¹ Ein weiteres Indizium dieser Art scheint nach CORSET bei Käfern vorzuliegen, doch sind die betreffenden Ausführungen nicht völlig klar.

jedoch das Fehlen razemischer Arten mit individuell konstanten Individuen, verschiedene Stufen einer „Gewöhnung“ bei *Drosophila*, sowie die Herausbildung morphologischer Asymmetrien im Gefolge physiologischer. Auch für die seltene amphidrom-nichtrazemische Verteilung wurde ein weiteres Beispiel gefunden (*Coleoptera*). Die Untersuchungen an *Corixa* führten zu dem Ergebnis, daß hier der asymmetrische Genitalkomplex unabhängig von den übrigen Asymmetrien invertieren kann, und daß auf diesem Wege der genotypischen Inversion eine inverse Artengruppe entstanden ist. Die Inversion der Zirpgewöhnheit bei *Gryllus campestris* als Folge der experimentellen Flügelumkehr beim Schlüpfen muß zu der Forderung führen, daß bei normalerweise nur rechts über links zirpenden Grillen auch die instinktiv festgelegten Bewegungskoordinationen der inversen Zirptätigkeit *latent* vorhanden sind. Bei der Flügelumkehr während des Schlüpfens ist infolge der inversen Lage der *erhärtenden* Flügel von vornherein nur eine inverse Zirptätigkeit möglich: Als Folge hiervon werden die zu den normalen spiegelbildlichen Zirpbewegungen ausgelöst. Tiere, deren Flügel erst nach dem Erhärten umgelegt wurden, und die sie aus besonderen Gründen nicht in die Normallage zurückbrachten, vermochten nicht zu zirpen, weil sie die regulären Zirpbewegungen ausführten, die bei inverser Flügellage zu keinem Zirpgeräusch führen. Hier ist also das reguläre „Zentrum“ in Aktion getreten, eine nachträgliche Unstimmung zur inversen Bewegung nicht mehr möglich. Man hat es also anscheinend mit einer echten phänotypischen Inversion zu tun, wie sie beim Menschen für die Einzelkomponenten der Seitigkeit (Händigkeit, Beinigkeit, Äugigkeit und Hirnigkeit, vgl. LUDWIG 1932) vorkommen, und das Auffinden eines solchen Parallelfalles ist für die Beurteilung der menschlichen Verhältnisse, wo zielbewußte Experimente nicht möglich sind, von großem Wert. Auch in anderer Beziehung sind die hier gefundenen Ergebnisse für die Beurteilung der menschlichen Asymmetrien von Interesse. Man hat verschiedentlich versucht, bei Säugtieren (z. B. Ratten) eine „Händigkeit“, d. h. eine Bevorzugung einer „Hand“ festzustellen, und die menschliche Händigkeit hiermit verglichen. Selbst wenn — was bisher noch nicht der Fall ist — eine gesicherte Untersuchung bekannt würde, wo ein Teil der Tiere die rechte, ein Teil die linke „Hand“ bevorzugt, brauchte, auch wenn der Rechtserprozentsatz überwiegt, doch keine „Vorstufe“ der menschlichen Händigkeit vorzuliegen; denn die Herausbildung der monostrophen Flügellage ist polyphyletisch und die Gewöhnungserscheinungen bei *Drosophila* sind sicher unabhängig von diesen ausgebildet. Auch die morphologischen Asymmetrien des Insektenflügels, die im Gefolge monostropher Flügellage auftreten und mit dieser gekoppelt sind, sind ein Parallelfall zum Menschen (vgl. LUDWIG 1932, S. 304), wo mit angeborener Rechts- bzw. Linkshändigkeit die Anlage zu bevorzugtem Wachstum des gleichsinnigen Armes gekoppelt ist.

Literaturverzeichnis.

- Alluand:** Cicindélides et Buprestides, coaptation du bord sutural. Bull. Soc. entomol. France **1902**. — **Brunner:** *Prodromus* der europäischen Orthopteren. 1882. — **Compton, R. H.:** Right- and Left-Handedness of Barley. Proc. Cambridge philos. Soc. **15** (1908/10). — On Right- and Left-Handedness of cereals. LV. Conference international de Genétique. 1911. — A further Contribution to the study of Right- and Left-Handedness. J. Genet. **1912/13**. — **Corset, Jean:** Les coaptations chez les Insectes. Bull. biol. France et Belg. Suppl. **13** (1931). — **Cuénot, M. L.:** Coléoptères droits et gauches. Association française pour l'avancement des sciences. 45. session Rouen. Paris 1921. — **Darwin, Ch.:** Die Abstammung des Menschen. — **Eklblom, Tore:** Morphological and biological studies of the Shwedish families of *Hemiptera-Heteroptera*. Zool. Bidrag fran Uppsala **10** (1926); **12** (1930). — **Gillavry, M.:** Versl. van de Negen-en-zestige Zomervergadering der Nederlandsche entomol. Vereeniging. 1914. — **Graber, V.:** Über den Bau und die Entstehung einiger noch wenig bekannter Stridulationsorgane der Heuschrecken und Spinnen. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **1874**. — **Hagemann, J.:** Beitrag zur Kenntnis von *Corixa*. Zool. Jb. **30** (1910). — **Handlirsch, H.:** Zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Rhynchoten. Ann. naturwiss. Hofmus. Wien **15** (1900). — **Heer, O.:** Über Rhynchoten der Tertiärzeit. Mitt. naturforsch. Ges. Zürich **5** (1853). — Die Insektenfauna der Tertiärgebirge von Oeningen und Radoboj in Kroatien. III. Rhynchoten. Neue Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Wiss. **5** (1853). — **Hungerford, H. B.:** Some recent studies in aquatic *Hemiptera*. Ann. entomol. Soc. America **21** (1928). — **Kammerer, P.:** Regeneration des Dipterenflügels beim Imago. Arch. Entw.mechan. **25** (1908). — **Landois, H.:** Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Z. Zool. **1867**. — **Larrabee, A. P.:** The optic chiasma of Teleosts, a study of inheritance. Proc. Amer. Acad. Sci. **42** (1906). — **Ludwig, W.:** Untersuchungen über den Kopulationsapparat der Baumwanzen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **5** (1926). — Über die Bevorzugung von Rechts und Links in der Tierreihe. Verh. dtsh. zool. Ges. **1929**. — Die Flügellage der Feuerwanze. Verh. dtsh. zool. Ges. **1931**. — Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. Berlin 1932. — **Lutz, E.:** The tegminal position in *Gryllus*. Canad. Entomologist **38** (1906). — **Nabert, A.:** Die *Corpora allata* der Insekten. Z. Zool. **104** (1913). — **Packard, A.:** A textbook of entomology. New York 1898. — **Petrunkewitsch, A. u. v. Guaita:** Über den geschlechtlichen Dimorphismus bei den Tonapparaten der Orthopteren. Zool. Jb., Abt. Syst. **14** (1901). — **Poisson, R.:** Contribution a l'étude des Hemiptères aquatiques. Bull. biol. France et Belg. **1921**. — **Prokofiewa, A.:** Vergleichende karyologische Studien von 11 Arten der Familie *Corixidae*. Z. Zellforsch. **19** (1933). — **Regen, J.:** Neue Beobachtungen über Stridulationsorgane der saltatoren Orthopteren. Arb. zool. Inst. Wien **1903**. — **Reh, L.:** Asymmetrie und Symmetrie im Tierreich. Biol. Zbl. **19** (1899). — **Singh-Pruthi, H.:** The morphology of the male genitalia in *Rhynchota*. Trans. entomol. Soc. **1925**. — **Wefelscheid:** Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima*. Zool. Jb., Abt. Syst. **32** (1912). — **Werber, I.:** Regeneration des extirpierten Flügels beim Mehlkäfer. Arch. Entw.mechan. **25** (1908). — **Westwood:** Modern Classification of Insekts. Vol. 1. 1840. — **Weyrauch, W. K.:** Anhäufungstendenz. Biol. Zbl. **53** (1933).