

Parningens uppkomst och betydelse hos insekter och närstående djurgrupper.¹

Av

PER BRINCK.

För en entomolog förefaller det förhållandet att insekternas sperma överföres genom parning vara så naturligt, att man däri sett en ursprunglig företeelse. Som en följd därav har förekomsten av ett särskilt överförande organ hos hanen ansetts vara primär, och i de många fall, särskilt bland s. k. *Apterygota*, där dylikt organ saknas, har detta ansetts bero på en sekundär reduktion. Frågan är emellertid om detta ger en riktig förklaring till evolutionen av raden av metoder för spermans överföring. Det är knappast aberrant eller sekundärt i och för sig att det inte finns någon parning hos organismer utan organ eller bihang som gör en kopulation möjlig, och det är säkerligen inget axiom att det skall finnas en intern kopulation i och med att ett spermaöverförande organ utbildas.

De problem, som behandlas nedan, blev aktuella i samband med en undersökning av de lägre insekternas och närstående djurgruppers släktskapsförhållanden och som grund för framställningen måste läggas några av de resultat, som berör ifrågakommande grupperns klassificering.

1. Insekternas ställning inom arthropod-systemet.

Bland leddjuren kan man urskilja en stor utvecklingslinje, som omfattar mångfotingar och hexapoder och denna linje kan lämpligen kallas *Euarthropoda*. En utmärkt grund för indelningen av dessa djur ger antalet i huvudet inkommerade käksegment och man kan sålunda tala om *Dignatha* med två kompletta dylika käkpar och *Trignatha* med tre kompletta käkpar. Som framgår av fig. 1 är *Pauropoda* och *Diplopoda dignatha*, medan (*Chilopoda* och) *Hexapoda* är *trignatha*. Dessa båda senare grupper är emellertid inte närmare släkt med varandra. Man kan bl. a. skilja chilopoderna från hexapoderna på förekomsten av ett fjärde käkpar, som arbetar i anslutning till de redan i huvudet inkommerade, och vidare på att hexapoderna har en mycket karakteristisk underläpp, labium. Detta utmärker också den lilla egendomliga gruppen *Symphyla*,

¹ Föredrag hållet vid Tionde Nordiska Entomologmötet i Stockholm, juni 1957. *Entomol. Ts. Arg.* 78. H. 4, 1957

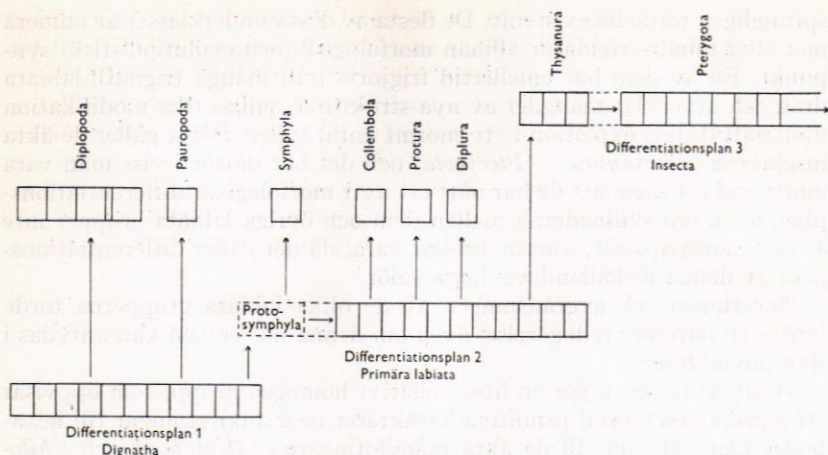


Fig. 1. Schematisk framställning av de plan, i vilka de dignatha och labiata gruppernas differentiation förlöpt.

som har fler än sex benpar. Även i övrigt ansluter denna grupp nära till hexapoderna och bör därför med dessa bilda en enhet, som bör kallas *Labiata*.

Schemat (fig. 1) avser att demonstrera detta förhållande. Man brukar ofta använda ett stamträd för att uttrycka släktskapsrelationer, men i allmänhet utgår man därvid inte från fossilt material, som möjliggör en rekonstruktion av utvecklingslinjen, utan från morfologiska överensstämmelser eller snarare likheter, vilkas tidigare sammanhang är okända, inté minst ur tidssynpunkt. Följderna härav är lätta att spåra i den brokiga mängd av stamträd, som uppställts, och där i synnerhet anknytningarna grupperna emellan bakåt i tiden är mycket växlande. Föreliggande schema söker utgå från våra aktuella kunskaper och strävar att ge de olika gruppernas relationer med hänsyn till deras allmänna differentiering.

Det är uppenbart att då det gäller dignatha och labiata typer har den morfologiska differentiationen förlöpt längs tre plan eller om man så vill i tre sfärer. Den första av dessa, den dignatha differentiationsplattan, är primärt ett mera primitivt utvecklingsstadium. Så vitt vi nu kan se, talar allting för att labiaternas ursprungsgrupp, de hypotetiska proto-symphylerna, uppstod i nära anslutning till detta dignatha differentiationsplan, av vilket nu få grupper återstår. Protosymphylerna »överlevde» i form av den ur evolutionssynpunkt ensartade gruppen *Symphyla*, men huvuddelen av det labiata planet formades troligen av det material, ur vilket de nuvarande hexapoderna framgick. Man kan knappast tvivla på att de nu existerande, mer eller mindre starkt isolerade labiata underklasserna utgör endast små delar av den differentierande sfär, som ur-

sprungligen torde ha existerat. De flesta av dessa underklasser är numera mer eller mindre rigida ur allmän morfologisk (och evolutionistisk) synpunkt. En av dem har emellertid frigjorts från många trignath-labiata drag och utvecklat mängder av nya strukturer, vilkas rika modifikation underlättat dess explosion i ett enormt antal typer. Detta gäller de äkta insekterna (*Thysanura* — *Pterygota*) och det bör därför i viss mån vara motiverat att säga, att de har nått ett nytt morfologiskt differentiationsplan, även om skillnaderna mellan dem och övriga labiata grupper inte är så genomgripande, som de brukar vara, då det gäller differentiationsplan av denna förhållandevis höga valör.

Placeringen och avgränsningen av de olika labiata grupperna torde fordra en närmare redogörelse, även om denna här endast kan antydast i sina huvuddrag.

Symphylerna utgör en liten, relativt homogen grupp, som uppvisar ett ganska stort antal primitiva karaktärer med anknytningar till hexapoder lika väl som till de äkta mångfotingarna (*Diplopoda* och *Chilopoda*). Strukturer av hexapodnatur är ganska talrika: de anknyter vanligtvis till förhållanden bland *Collembola*, *Entognatha* (*Diplura*) samt *Protura*. Spridda myriapoddrag återfinns och har då vanligen en utformning som överensstämmer med förhållandena hos *Diplopoda*. Särskilt intressant är att den postcephala segmentationen är densamma som hos de äkta insekterna, alltså 14 segment plus (ett reducerat) telson. Symphyllerna är jämte proturerna de enda labiata grupper som uppvisar en anamorf utveckling av de bakre kroppsegmenten. Förekomsten av mera än tre par fungerande gångben väger lätt jämfört med övriga överensstämmelser med hexapoderna, inte minst i fråga om extremiteternas byggnad. Som ovan antytts bör symphyllerna efter allt att döma betraktas som en rest av en gammal euarthropodgrupp av myriapodnatur, närbesläktad med de former från vilka hexapoderna utvecklades. Det synes mycket välgrundat att placera dem som en första underklass (*Megadenopoda*) av klassen *Labiata*.

Collembolerna utgör en isolerad grupp, vars insektskaraktär redan förnekats av flera morfologer. Ur anatomisk och embryologisk synpunkt är de säkerligen mycket aberranta och visar anknytningar till de primitiva labiata grupperna, medan få strukturer antyder nära släktskap med vad som nedan betraktas som de äkta insekterna (*Thysanura* och *Pterygota*). En del karaktärer, som t. ex. förekomsten av postantennala (tömösvaryska) organ, är gemensamma med *Symphyla* samt primitiva *Diplopoda* och *Chilopoda*. Det finns endast nio postcephala segment, av vilka de sju första bär extremiteter eller omvandlade rester (troligen coxae) av sådana. Det kan inte vara någon tvekan om att collembolernas närmaste anknytningar är att söka bland de primitiva labiata grupperna, även om det måste vara fråga om en grupp, som inte bara avgränsats utan också nått sin nuvarande utformning mycket tidigt. Detta framgår även av det faktum att det äldsta kända labiata fossilet är en normal represen-

tant för *Arthropleona*: *Rhyniella praecursor* från mellersta devon. Det förefaller därför väl motiverat att låta collembolerna följa symphylerna som den andra underklassen (*Oligoentomata*) av klassen *Labiata*.

Proturererna bildar en märklig och relativt homogen grupp, vilken tyvärr ännu är okänd i vissa betydelsefulla avseenden (ex. embryologien). Av huvudets och särskilt mundelarnas utformning att döma visar gruppen anknytningar till *Collembola* och *Entognatha* (*Diplura*). Allmänna strukturer är av samma generella typ som hos de primitiva labiata grupperna, men åtskilliga avvikelser finns. Antalet postcephala segment är 15 (plus rudimentärt telson), alltså ett mer än hos de äkta insekterna, och detta antal uppnås genom anamorfos: till prelarvens 12 postcephala segment läggs ytterligare tre genom inskjutning mellan nr 11 och 12. Av de postcephala segmenten bär de 6 främsta extremiteter eller rester av sådana. Märkligt är också proturerernas sklerotiserade genitalorgan, vars olika delar förefaller vara homologa hos de båda könen. Motsvarighet saknas bland övriga labiata grupper. — Det är å ena sidan ingen tvekan om att den ursprungliga placeringen av *Protura* bland myriapoderna är oriktig, men å andra sidan uppvisar de en rad primitiva strukturer, som inte förekommer bland avancerade hexapoder. Inom den labiata serien står gruppen mycket isolerad. Det finns dock vissa allmänna anknytningar till andra entotrofa grupper, särskilt *Collembola*, och det förefaller mig därför lämpligt att placera dem som en underklass (*Myrientomata*) i närheten av hoppstjärtarna.

Diplurerna har länge under namnet *Thysanura Entognatha* förts samman med de s.k. *Thysanura Ectognatha*, och man såg ofta i dem en ursprungsgrupp för insekterna, vilket bl. a. ansetts förklara förekomsten av s.k. campodeiforma larver hos många insekter. Det är emellertid synnerligen osannolikt att det skulle ha existerat något närmare samband mellan diplurerna och de äkta insekterna. Efter allt att döma har de campodeiforma larvtyperna inte bara ett polyfyletiskt ursprung utan också en enkel selektionsbetingad uppkomst, framsprungen ur kravet på primärt snabba och rörliga larvtyper. — Embryologiskt och anatomiskt visar gruppen anknytningar huvudsakligen till de primitiva labiata grupperna, i den mån den inte står helt isolerad bland hexapoderna, vilket gäller i fråga om hjärnans och de cephalica sinnesorganens byggnad. Den postcephala segmenteringen och de abdominala bihangen är av särskilt intresse. Embryonalt utvecklas 13 segment plus en anal lob, vilken troligen motsvarar ett 14de segment (plus reducerat telson). Av de embryonala abdominala bihangen tillbakabildas de på segment 11 och 12, medan nr 1-3 blir gångben och nr 4-10 på varierande sätt modifierade rester. Slutligen blir nr 13 cerci. Här föreligger en direkt överensstämmelse med *Symphyla*, vilka är den enda övriga labiata grupp med cerci på segment 13. Liksom hos *Symphyla* penetreras cerci hos primitiva *Diplura* av en lång spinnkörtel. De yttre könsorganens läge och byggnad är av annan typ än hos de äkta *Insecta*. Det kan inte vara någon som

helst tvekan att diplurerna måste separeras från *Thysanura* s.str. De visar vissa överensstämmelser med andra entotrofa grupper (*Collembola* och *Protura*), men i åtskilliga karaktärer står de antingen mycket isolerade eller anknyter till *Symphyla*. I några avseenden visar diplurerna överensstämmelser med avancerade labiata grupper, men det stora flertalet strukturer som undersökts gör en härledning av *Thysanura* s.str. eller *Pterygota* från diplurerna eller omedelbara förfäder omöjlig. Det förefaller mycket sannolikt att vi har att söka diplurernas ursprung i en gammal labiatstam med bevarade (proto)symphyla drag. Det synes mig därför väl motiverat att definitivt skilja *Diplura* från *Thysanura* s.str. och att antyda deras relationer till andra entotrofa grupper och till *Symphyla* genom att klassificera dem som en underklass (*Entognatha*), placerad efter *Protura*.

Thysanurerna utgör en grupp av *Labiata*, som är mera varierad och artrik än övriga aptera grupper. De indelas i två sektioner, av vilka den ena, *Archaeognatha* (*Machiloidea*), innehåller mera primitiva typer, medan den andra, *Zygentoma* (*Lepismatoidea*), visar många anknytningar till *Pterygota*. Huvudets skelettelement och allmänna byggnad antar successivt den pterygota insektens drag, i den mån de inte redan hos *Thysanura* är av samma typ. Så är t.ex. antennerna hos *Thysanura* sekundärt ledade liksom hos *Pterygota*, medan de hos alla övriga labiata grupper är muskelförsedda, primärt ledade. Embryonalutvecklingen hos i synnerhet lepismatiderna visar en mängd nära anknytningar till pterygoterna. Den postcephala segmentationen överensstämmer helt med förhållandena hos primitiva *Pterygota*. Postcephala bihang finns på segment 1-12 och 14, och på genitalsegmenten har de till en del trätt i fortplantningens tjänst. Bihangen på segment 14 är av samma natur som hos *Ephemeroptera* och i princip övriga *Pterygota*. Könnsorganens utveckling, differentiering, läge liksom också det spermaöverförande organets utveckling och läge överensstämmer i detalj med förhållandena hos pterygoterna. — Jämför man thysanurerna med övriga labiata aptera grupper finner man genast betydande skillnader i alla organ och strukturer, som ur klassifikatorisk synpunkt spelar någon större roll. Å andra sidan visar samma organ och strukturer nära anknytning till *Pterygota*. I själva verket är separerandet av thysanurerna från pterygoterna principiellt sett grundat mera på kvantitativa än kvalitativa karaktärer, om man undantar frånvaron av vingar hos de förra, men det är inte svårt att föra vingarna hos pterygoterna tillbaka till ett vinglöst thysanurstadium. Det är därför naturligt att förena *Thysanura* och *Pterygota* till en underklass, för vilken jag skulle vilja behålla det gamla linneanska namnet *Insecta*.

Pterygoterna är en polymorf djurgrupp med ett enormt antal arter. I synnerhet de primitiva ordningarna inom densamma utmärkes emellertid av en allmänt sett ganska enhetlig morfologisk grund, trots att de alla måste härledas ur tidiga, nu utdöda enheter. Viktiga grundkaraktärer

har nämnts redan i diskussionen av *Thysanura* ovan och upprepas därför inte här. Det må dock framhållas att praktiskt taget alla dylika strukturer kan återfinnas hos thysanurerna, fullt utvecklade eller antydda, varför en förenig av *Thysanura* och *Pterygota* till underklassen *Insecta* är motiverad.

Såsom framgår av ovanstående kan det inte gärna anses möjligt att det existerar en så nära släktskap mellan de labiata underklasserna, att någon av dem skulle kunna härstamma ur en annan. Så vitt man kan se förefaller det sannolikt, att de har utvecklats ur en mer eller mindre gemensam morfologisk sfär, och några av dem har bibehållit ett stort antal primitiva drag och visar obetydlig art-radiation inom snäva morfologiska gränser, medan andra (de äkta insekterna) utmärkes av en betydande radiation.

Om vi vill sammanfatta vad som ovan sagts i form av en förteckning över underklasser och ordningar och ställa de senare i relation till ett allmänt insektsystem, tar den sig ut som följer:

Klass *Labiata* Snodgrass 1937, emend.

Underklass *Megadenopoda* Verhoeff, 1930

Ordning *Symphyla* Ryder, 1880

Underklass *Oligoentomata* Imms, 1936

Ordning *Collembola* Lubbock, 1862

Underklass *Myrientomata* Berlese, 1909

Ordning *Protura* Silvestri, 1907

Underklass *Entognatha* Imms, 1925

Ordning *Diplura* Börner, 1904

Underklass *Insecta* Linné 1758, emend.

Sektion *Ectotropha* Grassi, 1889

Ordning *Thysanura* Latreille 1796, emend.

Sektion *Pterygota* Lang, 1889

Ordning *Ephemeroptera* Haeckel, 1896

Ordning *Odonata* Fabricius, 1792

Ordning *Dictyoptera* Leach, 1818

Underordning *Blattodea* Brunner v. Wattenwyl, 1882

Underordning *Mantodea* Burmeister, 1838

Ordning *Isoptera* Brullé, 1832

Ordning *Zoraptera* Silvestri, 1913

Ordning *Plecoptera* Burmeister, 1839

Ordning *Notoptera* Crampton, 1915

Ordning *Cheleutoptera* Crampton, 1915

Ordning *Orthoptera* Latreille, 1793

Ordning *Embioptera* Shipley, 1904

Ordning *Dermaptera* Leach, 1817

Ordning *Psocoptera* Latreille, 1810

Ordning *Phthiraptera* Haeckel, 1896

Underordning *Mallophaga* Nitzsch, 1818

Underordning *Anoplura* Lucas, 1840

Ordning *Thysanoptera* Haliday, 1836

Ordning *Hemiptera* Linné, 1758

Underordning *Homoptera* Latreille, 1810

Underordning *Heteroptera* Latreille, 1810

Ordning *Coleoptera* Linné, 1758

Ordning *Strepsiptera* Kirby, 1813

Ordning *Hymenoptera* Linné, 1758

Ordning *Neuroptera* Linné, 1758

Underordning *Megaloptera* Latreille, 1802

Underordning *Raphidides* Leach, 1815

Underordning *Planipennia* Latreille, 1825

Ordning *Mecoptera* Packard, 1886

Ordning *Trichoptera* Kirby, 1813

Ordning *Lepidoptera* Linné, 1758

Ordning *Diptera* Linné, 1758

Ordning *Siphonaptera* Latreille, 1798

I några fall kan de pterygota ordningarnas omfattning vara tveksam, och jag har då även omnämnt därunder ifrågakommande underordningar. *Strepsiptera* torde böra anknytas närmare till *Coleoptera* än vad som skett ovan, men gruppens ställning är ännu oklar, och den har därför bibehållits separat. Oklar är också gränsen mellan *Trichoptera* och *Lepidoptera*. Principiellt sett finns det mycket, som talar för en förening av dessa grupper till en ordning («*Amphiesmenoptera*» Kiriakoff).

Denna klassifikation innebär, att insekterna kommer att utgöra en morfologisk och evolutionistisk enhet. Aberranta grupper har avlägsnats, och jag skulle tro att det är svårt att undvika detta, om vi önskar tillämpa samma principer, som gäller för exempelvis övriga arthropodgrupper. Av systemet framgår även att den indelning av »insekterna» i *Apterygota* och *Pterygota*, som finns i alla läroböcker, kataloger och större publikationer, är onaturlig och bör slopas. Det är ingen tvekan att thysanurerna är nära släkt med pterygoterna, och de bör icke placeras tillsammans med *Collembola*, *Protura* och *Diplura*, och minst av allt på ett sådant sätt att de separeras från pterygoterna.

2. Könsapparatusens differentiering hos de labiata grupperna.

Av stor betydelse för förståelse av uppkomsten av parningen och liknande fenomen hos insekterna och närstående djurgrupper är utformningen av deras könsorgan. Varje labiat grupp visar här en enhetlighet, som är av största intresse. Se fig. 2.

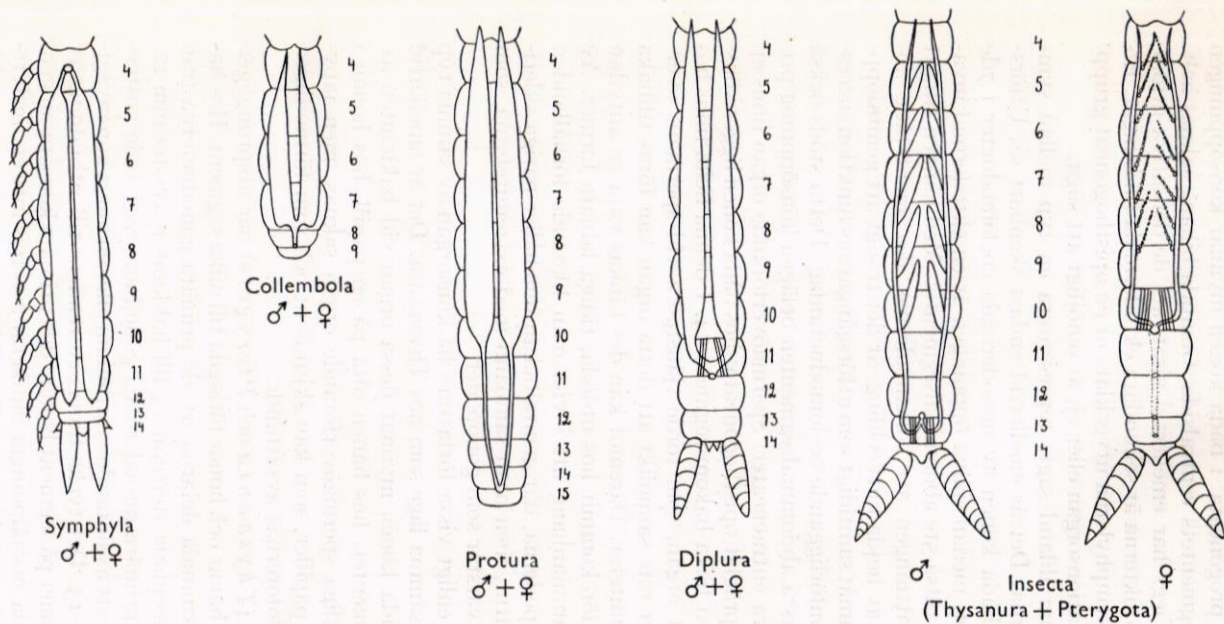


Fig. 2. Diagram över gonaderna och deras utförelsgångar i relation till bakkroppens segmentering hos de olika labiata underklasserna. — *Symphyla*: progoneata med sekundära ektodermala utförelsgångar i det fjärde postcephala segmentet. 14 segment med cerci på nr 13. — *Collembola*: opisthogeneata med primära utförande gångar i segment 7 och en sekundär ektodermal gång i nr 8. Nio segment, inga cerci. — *Protura*: opisthogeneata med utförande gångar i segment 14. 15 segment, inga cerci. — *Diplura*: opisthogeneata med utförande gångar i segment 11. Troligen 14 segment, cerci på nr 13. — *Insecta* (*Thysanura* plus *Pterygota*): Opisthogeneata. Gonoporerna är primärt på olika segment hos hanar och honor. ♂: genitalgångarna öppnar sig på segment 12 under omständigheter, som antyder att detta ursprungligen skett på segment 13. ♀: genitalgångarna öppnar sig primärt på segment 10; sekundärt kan öppningen via en ektodermal median gång flyttas till ett bakomliggande segment. Insekterna har 14 postcephala segment och cerci sitter på sista segmentet. Telson är rudimentärt hos alla grupperna och hänsyn till detta tagits inte i diskussionen.

Symphylerna är progoneata: i båda könen mynnar könsöppningen på 4de postcephala segmentets ventralsida. Genitala bihang saknas helt. Undersökningar av Tiegs har emellertid visat, att de definitiva utförsångarna för könsprodukterna är sekundära ektodermala bildningar. Efter allt att döma har symphylerna utvecklats ur en opisthogoneat grupp. Om denna haft kopulationsorgan eller ej, är omöjligt att säga.

Collembolerna har ibland sagts representera en typ mellan symphylerna och insekterna. Det är emellertid endast skenbart så. Utförsångarna bildas hos båda könen av mesodermala coelomoducter i 7de postcephala segmentet, medan själva öppningen är en ektodermal invagination i segment 8, alltså 5te abdominalsegmentet. Med hänsyn till att mycket stöder uppfattningen att collembolernas fåsegmenterade abdomen är ett resultat av hejdad utveckling, är det troligt att genitalöppningen har skjutits framåt samtidigt som utförsångarnas funktion successivt övertagits av framförliggande coelomoductanlag. Detta stöds också av att en på de mellersta abdominalsegmenten belägen könsöppning primärt saknas hos andra eutracheater. Spermaöverförande organ finns ej.

Proturerna är utpräglat opisthogoneata: hos båda könen ligger könsorganens mynning i en ficka bakom segment 14. I denna ficka finns hos båda ett sklerotiserat organ, som torde tjänstgöra vid spermans överförande. Det förefaller inte sannolikt att detta organ kan föras tillbaka på omvandlade extremiteter. Däremot kan det tänkas vara en antydning om att dylika organ förekommit hos utdöda, tidiga labiata former. Av intresse är i detta sammanhang att i viss mån liknande förhållanden förekommer hos chilopoderna, där genitalfickan innehåller pariga skleriter av hypodermal natur, men utan samband med extremiteterna, som hos primitiva typer kvarstår som gonopoder.

Diplurerna skall enligt vissa författare ha könsorgan av samma typ och med öppningar i samma läge som hos Thysanura. Det är emellertid ingalunda så. Hos båda könen mynnar dessa organ vid bakkanten av 11te postcephala segmentet, hos hanen ofta på en papill, hos honan i en kort bursa. Egentliga spermaöverförande organ saknas, men japygidhanarna har ofta papiller, som kan skjutas ut och som förmodligen tjänstgör vid spermatoforernas avsättande.

De äkta insekterna (*Thysanura* och *Pterygota*) har ursprungligen könsöppningarna hos hanar och honor förlagda till olika segment. Hos hanarna migrerar de terminala delarna av de primära gonoducterna från bakre kanten av postcephala sternum 13 till bakkanten av sternum 12. Hos honan slutar de primära mesodermala gonoducterna i 10de postcephala segmentet, men ett avslutande vestibulum eller en bursa kan invagineras i segmenten 10-13. Det tycks finnas en tendens till utbildning av sekundära invaginationer på segment bakom den primära könsöppningen, men dessa ektodermala instjälpningar indikerar givetvis inte en förflyttning av de mesodermala gonoducterna. Utvecklingen av utförsångar för könsprodukterna från skilda coelomoducter hos hanar och honor före-

kommer inom klassen *Labiata* endast hos de äkta insekterna. Det kan inte vara något tvivel om att det är en deriverad företeelse, men dess ursprung är svårt att förklara. Hos en del primitiva pterygotgrupper kvarstår hos hanen båda ifrågakommande coelomoductpar en tid, tills det ena reduceras. Det förefaller som om hos honan det 10de paret coelomoducter på ett tidigt stadium i underklassens utveckling övertagit transporten av könsprodukterna, i stället för det 14de, som av olika orsaker synes vara det primärt fungerande.

De äkta insekterna är primärt försedda med ett »kopulationsorgan», som hos primitiva former har ett enkelt ursprung: på det 12te postcephala segmentet uppträder pariga penislober, vilka emellertid efter allt att döma anläggs inom segment 13. Utom hos vissa primitiva pterygoter förenas de båda penisanlagen till en median aedeagus. De ursprungliga loberna utvecklas efter föreliggande fakta att döma ur embryonala extremitetrudiment, men de undergår hos avancerade grupper en stigande komplikation resp. reduktion, som ofta åtföljes av modifikationer av de omedelbara omgivningarna.

Att med visshet avgöra vilken typ av sperma-överföringsorgan som fanns hos de tidiga *Labiata* är knappast möjligt. Den absoluta avsaknaden av dylika organ hos symphylerna har sannolikt sin orsak i den sekundära förskjutningen av könsöppningen framåt. Å andra sidan tyder allt på att en omvandling av gångben i spermaöverförande syfte är en sekundär företeelse. Hos primitiva diplopoder är organet i fråga parigt, av hypodermal natur (jfr. exempelvis Tiegs' undersökningar av dessa förhållanden hos *Pauropoda*). Samma gäller primitiva *Chilopoda* och troligen också den enda primitiva labiata gruppen med bevarat kopulationsorgan: *Protura*.

Reduktionen av ett hypodermalt organ sker uppenbarligen lätt. Hos många avancerade diplopoder är de pariga primitiva penes reducerade eller helt försvunna och i stället har gångben övertagit spermaöverföringen. Ett analogt förhållande kan mycket väl ha existerat även inom den labiata serien.

Att de primitiva grupperna inom de olika eutracheata differentiationsfärerna kan reducera eller förlora ett hypodermalt sperma-överföringsorgan, torde ha sin grund i de använda metoderna för spermas överföring. Som framhålles nedan är dessa indirekta hos de primitiva grupper, som närmare studerats ur denna synpunkt; där finns ingen intim kontakt mellan hanar och honor. Organet användes endast för avsättning av spermatorer, och detta torde innebära, att det är mera utsatt för en negativ selektion, än om det hade använts för intern kopulation.

Hos honan finns vanligen inget särskilt organ för underlättandet av själva överföringen av sperman, med undantag av en säck i anslutning till könsöppningen. Denna säck, från vilken receptaculum seminis vanligen utvecklas, förekommer hos flertalet här nämnda grupper och kallas

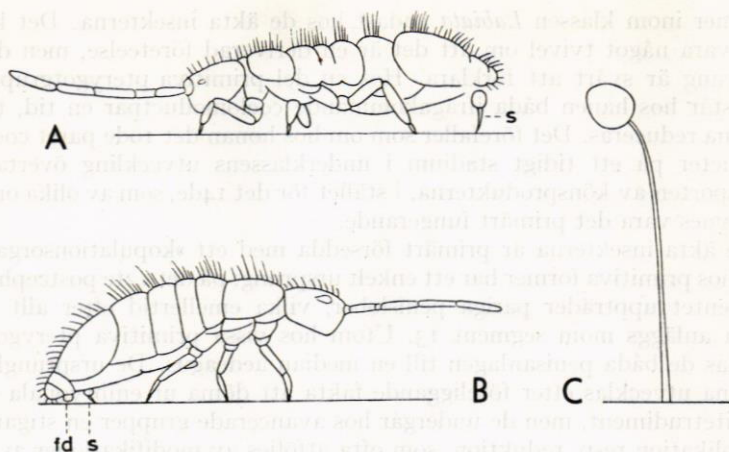


Fig. 3. Spermaöverföring hos collembolen *Orchesella villosa*, enligt Schaller. — A. Hane i färd med att avsätta den skaftade spermatoforen. — B. Hona vid upptagandet av en spermatofor. — C. Spermatofor (skaftets längd 0,2 mm). — fd = vätskedroppe i genitalöppningen, s = spermatofor.

nästan alltid »bursa copulatrix». Som sådan tjänstgör den endast hos pterygoter. Inom andra grupper upptar den spermatoforen. I stället för att byta term torde man där enklast kunna stryka sista ordet och benämna instjälplningen i fråga bursan.

3. Spermaöverföringen hos de labiata grupperna och dess utveckling.

Det torde vara lämpligt att inledningsvis definiera några termer, som användes i det följande. Med indirekt spermaöverföring menas här att sperman deponeras (i spermatoforer) utan någon kontakt mellan hanar och honor, dvs. vanligtvis på marken eller på döda föremål. Direkt spermaöverföring innebär att sperman överföres från hane till hona. Detta behöver emellertid inte betyda att inre parning förekommer. Det kan också innebära att spermatoforer fästes på honans kropp, mer eller mindre tätt intill hennes könsöppning. En inre kopulation förekommer när ett hanligt parningsorgan överför sperman till honans könsorgan.

Förhållandena hos symphyler och proturer är okända. Allt talar emellertid för en befruktning via spermatoforer eller fria spermaklumpar. Bland diplopoder med i princip likartad byggnad och ekologi (paupoderna) avsätter hanen droppar av sperma, vilka upptas av honan, sedan hon hittat dem med hjälp av ett av hanens spinnkörtlar producerat spår.

Bland collembolerna (fig. 3) producerar hanarna, som Schallers undersökningar visar, spermatoforer under mer eller mindre regelbundna pe-

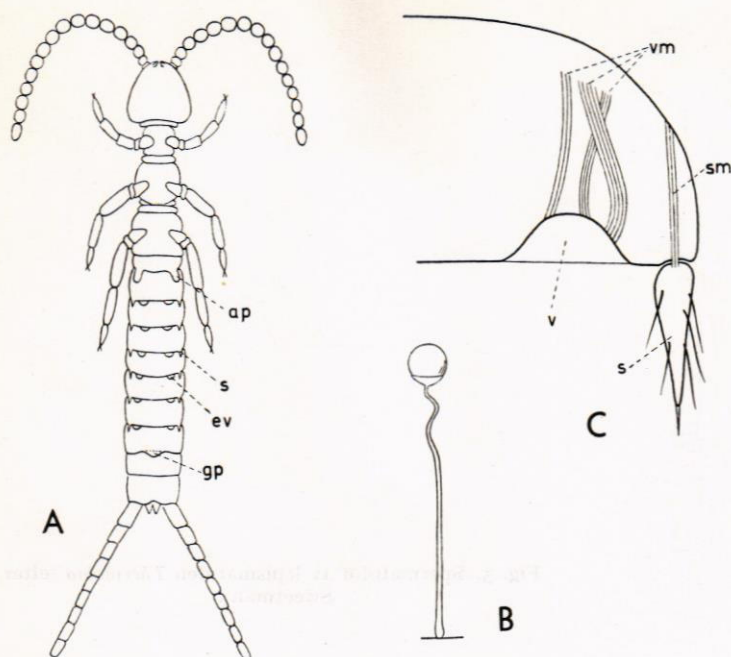


Fig. 4. *Campodea fragilis* Mein. Hane sedd från buksidan. — B. Spermator av *Campodea* sp. (Schaller). — C. Högra halvan av ett av de mellersta abdominalsegmenten av *Campodea wallacei* Bagn. ♀ med bihang och deras muskulatur inritade. ap = det fjärde postcephala segmentets ventrala bihang, ev = utskjutbar vesikel (extremitetblåsa), gp = genitalpapill, s = stylus, sm = stylusmuskel, v = indragen vesikel, vm = vesikelmuskler.

rioder av sexuell aktivitet. Spermatorerna är små, skaftade och avsättas planlöst. Eftersom collembolpopulationerna vanligen är täta och eftersom en hane under den sexuellt aktiva tiden kan avsätta mer än 300 dylika spermatorer, blir deras antal inom populationens förekomstområde ofta betydligt. När honorna är sexuellt aktiva, är de ej mera inriktade på kontakt med hanarna än vanligt, med de är oroliga och strövar livligt omkring. De kommer härigenom lätt i kontakt med avsatta spermatorer och upptar då dessa på grund av den karakteristiska ställning, som bakkroppen har under denna period. Bland sminthuriderna har förhållandet modifierats därefter att hanen med sina gripantenner omklamrar honans antenner. Till en början står de båda individerna panna mot panna, och hanen drar eller skjuter honan omkring i ett område, där spermatorerna avsatts. Sekundärt kan hanen komma att bäras av den tillväxande honan.

Bland diplurerna (fig. 4) har *Campodea* undersökts av Schaller, som visat att hanen avsätter skaftade spermatorer på marken. Det sker

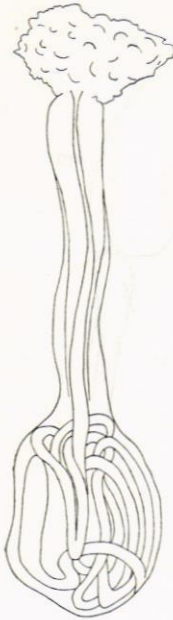


Fig. 5. Spermatofor av lepismatiden *Thermobia* (efter Sweetman).

här inte planlöst utan en viss stimulans är nödvändig, som emellertid uppfylls om en hona är närvarande. Hon visar dock inget intresse för hanen och upptagandet av spermatoforen bestäms i hög grad av slumpen.

Bland thysanurerna råder mycket egendomliga förhållanden. Hos lepismatiderna (*Thermobia* och *Lepisma*) avsätter hanen en spermatofor (fig. 5) på underlaget, sedan han genom att trumma med palperna stimulerat honans uppmärksamhet och därefter spunnit och på marken avsatt några signaltrådar. Efter deras avsättande vrider sig honan som regel så, att hon upptar spermatoforen. Hos machiliderna är förhållandet betydligt mera komplicerat, som visats av Sturm och Schaller. Hanen närmar sig honan och vidrör henne med palperna. Hon lyfter på abdomen och vrider sig mot hanen, som med genitalierna producerar en tråd, vars fria ända han fäster vid marken eller något föremål. När hanen vrider sig runt honan förlängs tråden, och samtidigt avsätter han en eller flera spermadroppar på den. Honan pressas mot tråden och vrider sig så att hennes kropp är parallel med den. Med hjälp av gonapofyserna söker hon nu uppsamla dropparna från tråden, vilket vanligtvis lyckas. Hanen drar så antingen terminalfilamentet eller en av antennerna längs tråden, så att ev. kvarsittande spermadroppar överföres till bihanget ifråga, och på grund av parets läge stryks dessa droppar vanligen av mot honans genitalområde, när antennen eller filamentet dras tillbaka. Det hela av-

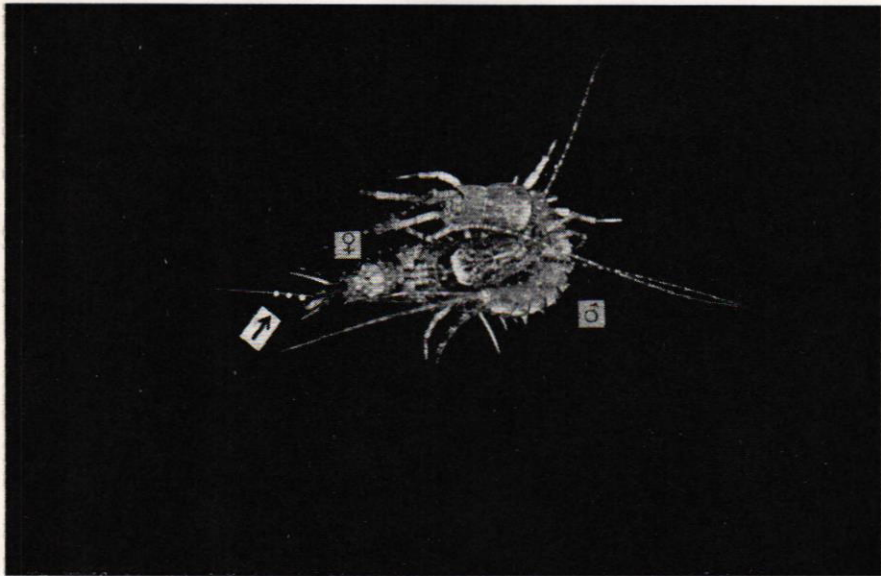


Fig. 6. Sperma-överföring hos *Machilis sp.* Den starkt bågböjda hanen har avsatt en tråd, som sträcker sig från anfastningspunkten (i bildens vänstra avsnitt) till hans på sidan vilande bakkroppsspets. På denna tråd hänger tre spermadroppar (vid pilen). Honan är beredd att med utspärrade ovipositorer uppta dessa droppar. (H. Sturm fot.)

slutas med att honan pressas så kraftigt mot den spända tråden, att den brister. Se fig. 6.

Det är sålunda tydligt att bland de labiata grupper, som är primärt vinglösa, är närvaron eller frånvaron av ett »parningsorgan» utan betydelse för spermans överförande. Organet i fråga tar icke aktiv del i handlingen och införes aldrig i honans kropp. Enligt min åsikt är detta ett primärt förhållande: de primärt vinglösa labiaterna är inte några deriverade thysanurer eller pterygoter. Märkligt är att detta förhållande kvarstår även efter det ett morfologiskt sett fullvärdigt parningsorgan utvecklats (hos *Thysanura*).

Om vi tillåter oss att generalisera, kan vi inom den labiata serien spåra en successiv komplikation i utvecklingen av spermans överförande. Från de primitiva collembolerna, där hanarna avsätter spermatoforerna planlöst och honan påträffar dem av en slump, via diplurerna och lepismatiderna, där honans närvaro stimulerar avsättning av en spermatofor, till *Machilidae*, där en »parningslek» utvecklas under vilken sperman överföres med hjälp av en av hanen producerad tråd eller via ett av hans kroppsbihang, dock inte penis.

Nästa steg bör sökas bland pterygoterna.

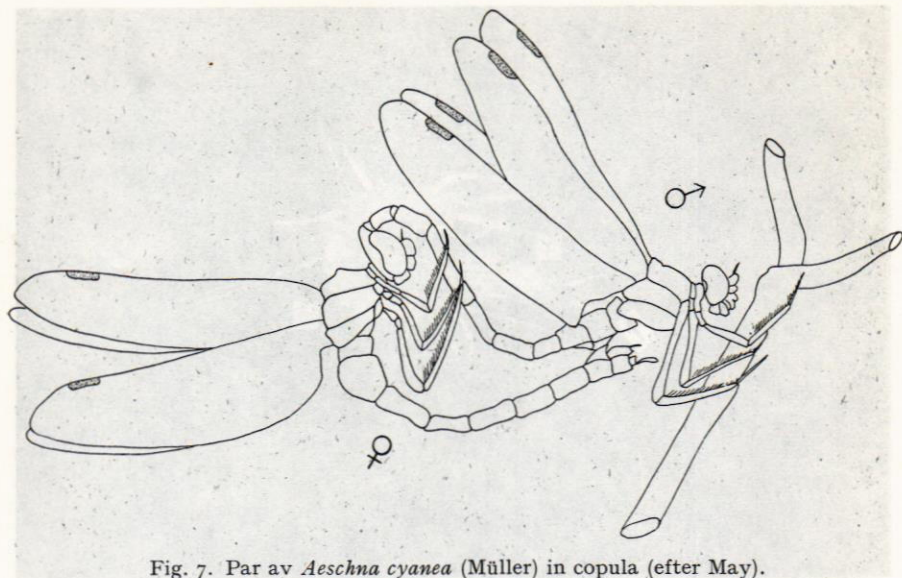


Fig. 7. Par av *Aeschna cyanea* (Müller) in copula (efter May).

En indirekt överföring av sperman är relativt effektiv så länge parterna vistas på marken. Men i och med att de börjar flyga ändras förhållandena. Man antar allmänt att flykten är primär och monofyletisk i den utvecklingsserie som slutar med pterygoterna. Eftersom de tidigaste pterygota insektordningarna är utdöda, är de inte tillgängliga för studier i detta sammanhang. Två existerande grupper har emellertid bevarat ett stort antal primitiva karaktärer, och det är *Odonata* och *Ephemeroptera*. Även om de inte är närmare släkt, har dessa grupper ibland tillsammans med ett antal utdöda primitiva pterygoter klassificerats som *Paleoptera* (Martynov).

Om vi börjar med odonaterna, finner vi att i denna grupp är förhållandena mycket aberranta. Det primära hanliga genitalorganet på 9de abdominalsegmentet är starkt reducerat och funktionslöst. Hanen överför sperman till en sekundär struktur på andra abdominalsegmentet och honan parar sig med detta organ. Se fig. 7.

Fraser försökte 1939 förklara uppkomsten av det nya organet och den funktionsväxling som enligt honom ägt rum. Han antog sålunda »that the male had contracted the habit of masturbating on to the ventral surface of the 2nd abdominal segment», vilket resulterade i att sperman avsattes på detta segment. Den fortsatta tankekonstruktionen fordrar, att honan »became cognizant of the fact and made use of it», och Fraser antog därför att de båda könen varit förenade »at the genesis of the act and its subsequent repetitions». Ursprungligen skulle denna förbindelse under flykten ha skett på så sätt att hanen i superposition grep om ho-

nans thorax med sina ben och »possibly the end of her abdomen curling upwards and forwards would come into contact with the ventral surface of the male's 2nd segment, or the efforts of the male in attempting coitus would press the female abdomen upwards and forwards towards this spot». Genom en komplicerad serie växlingar skulle så den nuvarande tandemflykten ha nåtts.

Det är tydligt att Fraser liksom tidigare författare lägger som grund för diskussionen det antagandet, att det spermaöverförande organet på segment 9 har använts för parning av nutida pterygot typ hos protodonaterna, men sedan av okända orsaker degenererat. I samband härmed har den sexuella aktiviteten överflyttats till ett främre segment, där ett nytt organ utbildats.

Frågan är emellertid om en dylik rekonstruktion är nödvändig eller ens sannolik. I och för sig är en reduktion av det primära hanliga parningsorganet ingen orimlighet, eftersom detta är känt från olika pterygota ordningar, men när det sker hos grupper, där det fungerat vid en inre kopulation, säkrar modifikationer av organets omgivning överföringen av sperman. Selektionsvärdet för varje dylik mutativ förändring måste vara mycket högt, och just genitalområdet hos pterygoterna uppvisar mängder av sådana specialiseringar. I själva verket är inte den primära aedeagus nödvändig för spermans överförande ens vid intern kopulation, förutsatt att antingen närliggande strukturer eller parningsvanorna förhindrar avsevärd förlust av sperma. Så har t. ex. bland *Ephemeroptera* familjen *Baetidae* en mer eller mindre starkt reducerad aedeagus, men parternas fixering vid parningen säkrar spermans överföring.

Om ingen annan mera bärande grund förebringas, är jag rädd att det är mycket svårt att acceptera Frasers organväxlingsteori på grundval av hypotesen om onani bland odonaternas förfäder, även om »sexual perversions are habits probably the most easily acquired and the most difficult to control» (Fraser).

Det förefaller emellertid som om förhållandena hos odonaterna lät sig lätt förklaras från en annan utgångspunkt.

Från thysanurerna vet vi att tillkomsten av en aedeagus inte innebär omedelbar övergång till direkt och inre spermaöverföring. Det är emellertid uppenbart, att när rörligheten hos individerna i en population ökas och deras spridning därmed blir avsevärt större, då är en närmare kontakt mellan kontrahenterna nödvändig. När *Protopterygota* utvecklade vingar och avancerade så långt, att den fullvuxna insektens liv till stor del förlöt i luften, var en ännu högre grad av kontakt nödvändig för att säkra spermaöverföringen. Denna kan ha förvärvats på tre sätt:

1. Avsättandet av spermatoforeser på marken upphörde och i stället fästes dessa på hanens kropp. Ett dylikt stadium är lätt att acceptera, eftersom det redan förekommer hos machiliderna, att hanen inte längre använder marken eller andra främmande föremål för spermatoforesens placering.

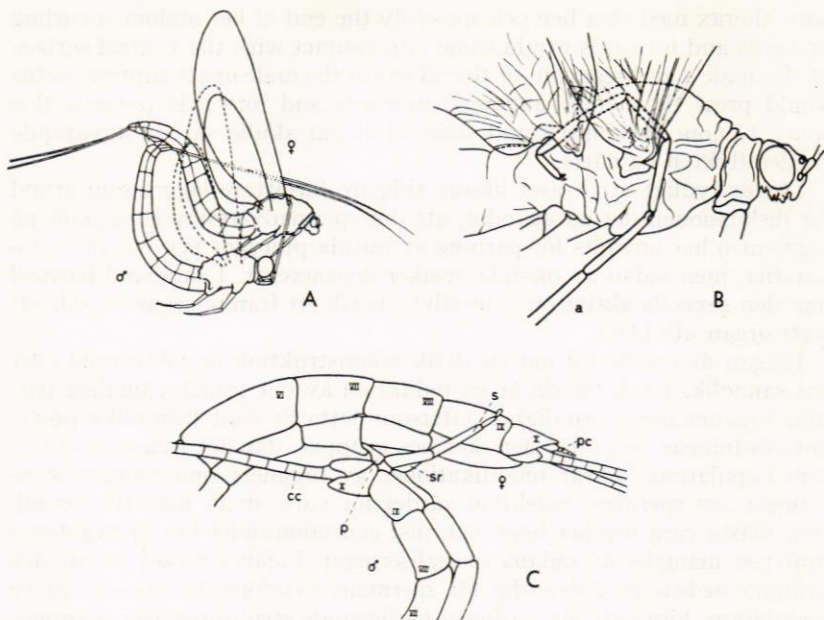


Fig. 8. Par av dagsländan *Parametelus chelifer* in copula. — A. Parningsflykt. — B. Honans framkropp med den runt hennes vingbas gripande hanliga framtarsen. — C. Bakkroppsspetsarnas läge vid spermaöverföringen. — a = hanens framtars, cc = cercus, p = penis, pc = paracercus, s = stylus, sr = styliger. De romerska siffrorna anger resp. bakkroppssegments nummer. Efter Brinck.

2. Avsättandet av spermatorfer på marken upphörde och i stället fästes dessa på honans kropp.

3. Inga fria spermatorfer avsattes utan en intim kontakt mellan de hanliga och honliga könsorganen etablerades, dvs. en begynnande inre överföring av sperman. Detta är i själva verket ett avancerat stadium av punkt 2.

Om vi antar att protodonaterna bibehöll den primitiva metoden att avsätta spermatorfer, är det naturligt att dessa placerades på den egna kroppen. Den del av den hanliga kroppen som är kanske lättast att nå ur denna synpunkt är de främre abdominala sternerna. Om förhållandet började på detta sätt, är det lätt att förstå att det positiva selektionsvärdet var högt för varje modifikation, som främjade fasthållandet av spermatorferna på segmentet, tills de övertogs av honan. Det sekundära kopulationsorganet skulle alltså egentligen vara att uppfatta som en behållare för spermatorfer.

Uppkomsten av griporgan hos hanarna för att fasthålla honan torde få förstås på samma sätt, alltså som en metod att underlätta sperma-

spridning. Redan hos de sminthurida collembolerna finns för övrigt organ av principiellt samma typ: gripantennerna. Hos forntida odonater utvecklades hanens terminala bihang till griporgan, som hos de recenta odonaterna fattar honan om nacke eller prothorax, vilket medför att hon (på samma sätt som vid en avvärjningsreaktion) böjer abdomen framåt och uppåt och så mottar sperman.

Punkt 2 och 3 är stadier i samma utvecklingskedja. Det är tydligt, att om spermatorer fästes på honans kropp, bör detta ske så, att sperman kan överföras till och intränga genom könsöppningen, och den största säkerheten vinnas här säkerligen genom att applicera dem vid eller i denna öppning. Det innebär dock inte att en intern parning är en omedelbar nödvändighet.

Hos den andra av de båda ovannämnda insektgrupperna, *Ephemeroptera*, hänger hanen vid kopulationen i frambenen under honan och den tång, som gde abdominalsegmentets bihang bildar, griper om honans bakkroppsspets (fig. 8). Detta innebär att en intim kontakt etableras mellan de båda genitalöppningarna, trots att det hos primitiva former inte finns någon säcklik instjälplning i vilken aedeagus kan intränga, i den mån någon dylik aedeagus är utvecklad (reducerad hos *Baetidae*). Hanens upphängning fixerar tydligen parterna i en sådan position, att sperman ejakuleras nära honans gonoporer.

Den andra metoden för spermaöverföringen har sålunda realiserats hos dagsländorna. Härifrån och till den inre spermaöverföringen är ett mycket kort steg, som tagits redan inom denna grupp.

Av ett visst intresse i detta sammanhang är den utbredda förekomsten av spermatorer hos många insektordningar. Sådana finns exempelvis även hos odonaterna och överföres till det accessoriska organet från könsorganets öppning på segment 9. Det är givet att om sperman avsättes fritt på sätt som sker från *Collembola* till lepismatiderna, är det skydd mot omvärlden, som spermatoreren ger, mycket fördelaktigt. I samma ögonblick en inre deponering av sperman inträder, är spermatoreren mindre nödvändig och kan till och med bli till nackdel. Hos en del *Orthoptera* fäster hanen sålunda en stor spermator med kraftig kapsel vid honans genitalier, varefter honan biter sönder höljet så att innehållet sprider sig i vulvan.

Man kan därför fråga sig, om inte det förhållandet, att spermatorer är en rätt allmänt förekommande bildning hos pterygota insekter, är att uppfatta som ett arv från de pterygoternas förfäder, som avsatt fria spermatorer.

Resumé.

Sammanfattningsvis må det tillåtas mig att rekapitulera några punkter av vad som ovan sagts:

1. *Symphyla*, *Collembola*, *Protura*, *Diplura* och *Insecta* bildar en taxo-

nomisk och utvecklingshistorisk enhet, som bör kallas *Labiata*. Inom denna enhet (klass) bör de nämnda grupperna lämpligen klassificeras som underklasser.

2. *Thysanura* är äkta insekter och bör förenas med *Pterygota* men skiljas från övriga primärt aptera labiata grupper.

3. Den ofta förekommande indelningen i *Apterygota* och *Pterygota* är onaturlig och bör icke användas i klassifikatoriska sammanhang.

4. Pariga, hypodermala bildningar kan hos de tidiga labiata grupperna ha tjänstgjort som organ för avsättning av spermatoferer. De saknas dock nu hos alla grupper, möjligen med undantag för proturererna, där ett till sin natur ännu oklart, sklerotiserat genitalorgan finns hos båda könen.

5. De äkta insekternas (*Thysanura* och *Pterygota*) spermaöverföringsorgan är efter allt att döma en nybildning, som icke har någon homolog motsvarighet inom andra labiata underklasser och som torde ha sin grund i deriverade extremitetanlag.

6. Den indirekta spermaöverföringen hos primitiva *Labiata* synes vara ett ursprungligt drag.

7. Uppkomsten av en aedeagus hos tidiga thysanurer (eller förfäder) har varit en morfologisk händelse, som inte åtföljdes av övergång till inre överföring av sperman.

8. Utvecklingen av den inre parningen i insektserien torde ha varit ett resultat av att pterygoterna fick förmåga att flyga, varigenom individerna blev mycket rörliga och populationerna spreds.

9. Den inre parningen var inte allmänt utbredd bland de tidiga pterygoterna. Åtminstone en del av dem överförde fortfarande sperman genom fria spermatoferer.

10. Utvecklingen av ett accessoriskt kopulationsorgan hos odonaterna synes primärt ha varit en modifikation för upptagande av spermatoferer, innan de övertogs av honan. Detta innebär alltså, att hos *Odonata* (och omedelbara förfäder) aldrig funnits en normal inre spermaöverföring.

II. Den allmänna förekomsten av spermatoferer hos *Pterygota*, särskilt mera primitiva grupper, kan vara ett drag som nedärvt från underklassens förfäder och som sålunda minner om den fria avsättningen av dessa spermatoferer.