Abkürzungen in den Figuren.

A = Auge
C = Cardo der Maxille
emds = Sehne des Musculus extensor mandibulae (Antagonist des Kaumuskels)
F = Fühler
Fm = Hinterhauptloch (Foramen magnum)
fmds = Sehne des Musculus flexor mandibulae (Kaumuskel)
H = Hypopharynx
L = Maxillarlade
Lb = Unterlippe (Labium)
Lr = Oberlippe (Labrum)
Lt = Lateralia
M = Mentum
Md = Mandibel
Mx = Maxille
Mxt = Maxillartaster
O = Mundöffnung
Ph = Pharynx
Pfr, Prf = Praefrons
Prm = Praementum
Prmd = Praemandibeln
Sm = Submentum
St = Stipes der Maxille
Str = Strudelapparat
T = Tentorialstab

Über die Deutung der Mundhaken der Cyclorhaphalarven.

Von

Dr. W. Bischoff,
Greifenberg in Pommern.

(Mit 3 Figuren.)

Die Mundhaken der Cyclorhaphalarven haben bisher in der Literatur eine sehr verschiedene Deutung erfahren. Die einen Forscher (z. B. Weißmann als erster und Br. Wahl) wollen sie keinem der Mundwerkzeuge homologisieren, sondern sehen in ihnen Neubildungen. Weißmann glaubt, bei gewissen jugendlichen Larven die teils noch getrennten, teils zu einer Spitze verschmolzenen, paarigen Gebilde, welche späterhin bei der Häutung verloren gehen und zwischen den Mundhaken und diesen vorgelagert zu sehen sind, als die rudimentären Mandibeln ansprechen zu dürfen. Andere Forscher glauben in den Mundhaken die Mandibeln vor sich zu haben, ohne jedoch einen positiven Befund als Grundlage ihrer Ansicht zu besitzen. Lowne hält die Mundhaken für sekundäre Integumentverdickungen auf der Maxillarpartie der Mundhöhlenwand; de Meijere schließlich sieht in ihnen wahrscheinlich den stark chitinisierten Maxillenlobus.

Unter den Cyclorhaphalarven-Totalpräparaten von G. W. Müller befindet sich ein Exemplar, welches seitlich orientiert ist und anscheinend vier Mundhaken besitzt. Da es sich um ein Quetschpräparat handelt, ist leider das Cephalopharyngealskelett zertrümmert und daher die sichere Orientierung nicht möglich (Quetschpräparate haben sonst den Vorteil, die meist eintretende Schrumpfung in eine bestimmte Richtung zu leiten; auf diese Weise erlangt man brauchbare Habitusbilder der Larven). Da ich mich damals gerade näher mit dem Kopfskelett einiger Cyclorhaphalarven beschäftigte, gab mir Geheimrat G. W. Müller auch dieses Präparat zur Beurteilung. Die Untersuchung konnte aus besagtem Grunde nicht zu einem Resultate kommen. Vor allem konnte nicht entschieden werden, ob das vermeintliche zweite Mundhakenpaar nicht etwa nur Abspaltungsprodukt der normalen Mundhaken war, wie sie bei *Sepedon*-Larven z. B. auftreten. Auch hätte es sich um eine Larve kurz vor der Häutung handeln können, daß also das alte Cephalopharyngealskelett mit Mundhaken noch nicht abgestoßen war, während das neue mit Mundhaken sich schon gänzlich ausgebildet hatte; derartige Zustände findet man in der Tat gelegentlich.

Ich aber entschloß mich, weiterhin nach besagter Larve zu fahnden, um mir Klarheit über ihre Kopfbildung zu verschaffen. G. W. Müllers Larve stammte aus einem Waldchampignon. In solchen suchte ich nach ihnen. In der Tat gelang es mir, einige zu erbeuten; die Aufzucht mißlang jedoch leider, weswegen ich nicht in der Lage bin, die Art zu identifizieren. Aus der Betrachtung guter Präparate erhellt ganz zweifelsohne, daß man es in der Tat mit zwei Paar Mundhaken zu tun hat. Hier folge nun zunächst die Beschreibung des Cephalopharyngealskelettes mit Mundhaken der Larve an Hand meiner Präparate und Originalzeichnungen (bei der Beschreibung berücksichtigen wir vorläufig die Bezeichnungen der Figuren nicht, da ihre Berechtigung erst im Lauf der Erörterungen ersichtlich wird.)

Ventralansicht: Senken wir den Tubus, so werden zunächst die vier Spitzen der in den Mundhakentaschen liegenden zwei Paar Kiefer deutlich, hierauf jederseits zwei kleine Chitinstücke, die am Ende der unteren Hälften des inneren Mundhakenpaares liegen, wie man bei tieferem Einstellen alsbald erkennt. Gleichzeitig ungefähr mit besagten kleinen Chitinstückchen werden die unteren Enden des äußeren Kieferpaares deutlich und das Chitinstück, auf dem sie sitzen; es hat H-förmige Gestalt, die Brücke zwischen den beiden Seitenästen ist aber sehr weit oralwärts verlagert. Dieses zeigt kurze, breite orale Schenkel, die Sockel für das äußere Mundhakenpaar, und lange, anscheinend in ganzer Länge schlanke kaudale Schenkelstäbe, die lateral dem Pharynx entlang ziehen; ihre Stabnatur bleibt aber bei der Seitenansicht nur im vorderen Teile gewahrt (s. u.). Etwas tiefer eingestellt erscheint ein zweites H-förmiges Chitinstück, auf dessen oberen annähernd gleich breiten Schenkeln das innere Mundhakenpaar ruht. Es liegt also gegenüber dem ersterwähnten mehr dorsal und ist außerdem von wesentlich geringerer Breite, so daß das zweite Kieferpaar median

dicht aneinander gerückt ist. Seine unteren Enden stoßen jederseits auf ein mehr oral schon beginnendes, in seinem oralen Teile mehr median gelagertes Chitinstück, dessen Gestalt in dieser Ansicht als ein kaudalwärts etwas sich verbreiternder Stab erscheint; die Lateralansicht wird uns jedoch eines Besseren belehren. Bei genauerer Untersuchung erkennt man, daß das letztgenannte H-förmige Stück noch eine mehr dorsalwärts liegende Spange besitzt, die mit der ventralen einen Ring bildet; durch diesen zieht der Ösophagus hindurch. Eine

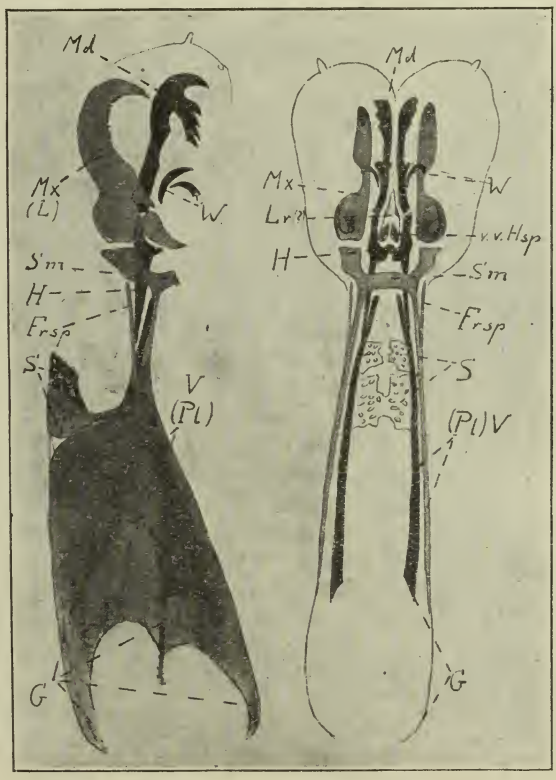

Fig. 1. Cephalopharyngealskelett der cyclorhaphen Dipterenlarve mit 4 Kieferhaken. Links lateral, rechts ventral.

solche dorsale Spange fehlt aber dem erstgenannten Halsstücke gänzlich. Gleichzeitig mit der ventralen Brücke des mehr dorsal gelagerten H-förmigen Chitinstückes erscheinen zwischen dessen oralen Schenkeln zwei dunkle Chitinblättchen, schließlich bei etwas dorsalerer Einstellung darüber ein oralwärts dreieckiges Chitinstückchen und entlang dem Pharynx jederseits noch ein dünner kurzer Chitinstab. Bei erheblich tieferer Einstellung sieht man dann noch eine eigentümlich siebartig durchlöcherte Chitinbrücke zwischen den oben erwähnten nur an-

scheinenden Stäben. Von der Gestalt der Mundhaken erkennt man nur, daß das äußere Paar viel breiter und kompakter ausgebildet ist und ungefähr in der Mitte eine starke Einschnürung erfährt. Die völlige Gestalt dieser, wie die wahre Natur der Stäbe erhellt erst aus der Seitenansicht. Die äußeren Mundhaken erscheinen lateral gesehen äußerst kräftig, stark ventralwärts gekrümmt, in dieser Krümmung schwach gesägt. Ihr Basalstück, dorsalwärts noch stärker verbreitert, zeigt nach der Ventralseite zu ein fast selbständig gewordenes dreieckiges Gebilde. Die hier ansetzenden Sockel des H-förmigen Stückes sind ebenfalls stark dorso-ventral verbreitert, die Brücke ist gekennzeichnet durch den ventralwärts gerichteten anscheinenden Fortsatz. Die inneren Mundhaken bestätigen sich auch hier als viel schlankere Gebilde; ihre oberen Hälften, ebenfalls stark nach unten gekrümmt, entsenden aus der Mitte der Krümmung ventralwärts je einen mit vier kräftigen Zacken versehenen breiten Fortsatz. Den unteren Hälften vorgelagert finden wir wieder die beiden oben schon erwähnten, isolierten schlanken Chitinstückchen. Die Sockel ihres H-förmigen Chitinstückchens sind nicht verbreitert, die Stelle ihres Ringes ist erkenntlich an dem ventralwärts gerichteten Vorsprung. An den „Stäben" der Ventralansicht, sowohl den unteren Schenkeln des ventralen H-förmigen Stückes wie den an das dorsale H-förmige Stück ansetzenden, sieht man schließlich, daß sie diesen stabartigen Charakter nur soweit bewahren, wie die unteren Schenkel des H-förmigen Stückes der inneren Mundhaken sie begleiten — hier sieht man auch dorsalwärts wieder die schon oben gekennzeichneten zarten Chitinstäbchen wieder —; dann aber verbreitern sie sich plötzlich zu dorsoventral gerichteten Platten, die in ihren hinteren Teilen dorsal einen längeren, ventral einen kürzeren flügelartigen Fortsatz kaudalwärts senden und in ihren oralen Teilen verbunden sind durch die siebartig durchlöcherten Brücken. Dabei liegen die Gebilde der unteren Schenkel des ventralen H-förmigen Stückes den inneren gleichartigen unmittelbar auf.

Um ein Abspaltungsprodukt eines der beiden Mundhakenpaare von den anderen kann es sich hinsichtlich dieser nach dem bisher Dargelegten auf keinen Fall handeln. Nun wäre aber die Frage zu beantworten: warum können wir keine Larven kurz vor einer Häutung vor uns haben, bei denen ja auch — wie oben erwähnt — das neue Kieferpaar schon ausgebildet ist, während das alte noch nicht abgeworfen, also auch vier Kiefer zu sehen sind?

Erstlich spricht hiergegen die gänzlich verschiedene Ausbildung des äußeren und inneren Kieferpaares; die Mundhaken pflegen während der Häutungen nicht ihre Gestalt wesentlich zu verändern. Dann aber müßten in diesem Falle alle Teile doppelt und gleich ausgebildet sein. Dem bei oberflächlicher Betrachtung so gleich dem dorsaler gelegenen H-förmigen Stücke ausgebildeten ventralen der äußeren Mundhaken fehlt aber die dorsale Spange, welche die ventrale zu dem Ringe ergänzen müßte. Ferner sind auch die kleinen Chitinplättchen und das dreieckige Chitinstück zwischen den oralen Schenkeln des inneren

H-förmigen Stückes nicht in doppelter Ausfertigung da. Schließlich könnte noch eingewendet werden: es wurden ja jugendliche Larven gefunden, die zwischen den Mundhaken eine unpaare dreieckige Spitze besaßen (von einigen Autoren als Oberlippe, von Weißmann als aus den rudimentären Mandibeln durch Verschmelzung entstandene Spitze aufgefaßt), die bei späterer Häutung verloren geht. Es könnte sich also um eine jugendliche Larve solcher Art kurz vor der Häutung

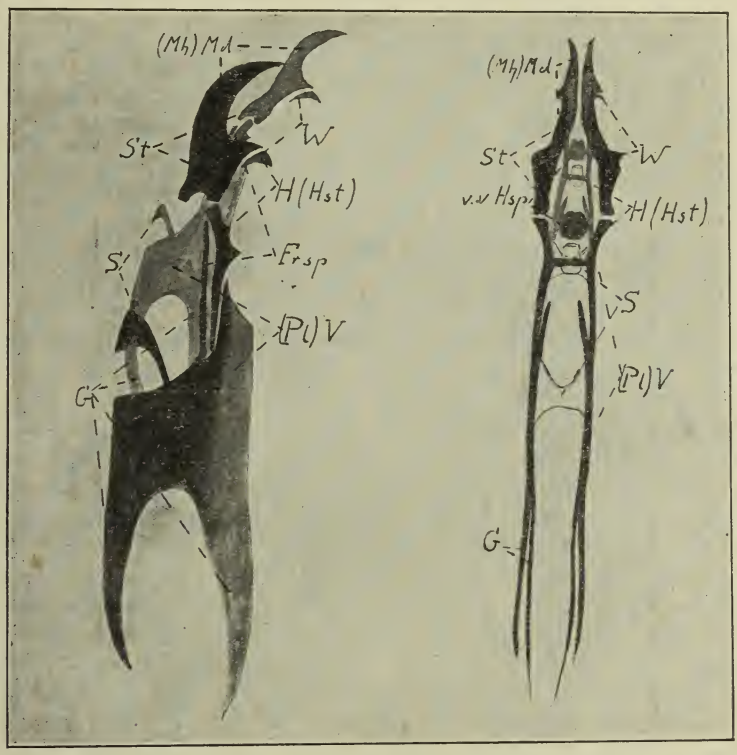

Fig. 2. Cephalopharyngealskelett einer cyclorhaphen Dipterenlarve kurz vor der Häutung. Links lateral, rechts ventral.

handeln, bei der besagte Spitze verschwindet. Dem ist zunächst entgegenzuhalten mein an erster Stelle angeführter Grund: es ist kein Fall bekannt, bei dem gleichzeitig auch eine wesentliche Formänderung der Mundhaken bei einer solchen Häutung nebenher geht. Dann möchte ich bemerken, daß die von mir untersuchten Larven in verschiedenen Jahren gefunden wurden, ich aber keine einzige Larve in beiden Jahren fand, die z. B. etwa nur Kiefer der inneren Mundhakenform ohne das äußere Paar besaß. Diese vorangegangene Larvenform müßte aber immer doch häufiger gewesen sein, wie gerade ein solch merkwürdiges Häutungsstadium. Was in den Augen mancher eine

Schwierigkeit bei meiner Auffassung, eine normale Larve vor mir zu haben, sein dürfte, ist die ohne Zweifel doppelte Ausbildung der breiten Chitinplatten längs des Pharynx mit siebartiger dorsaler Brücke. Ich bemerkte oben schon, daß beide Gebilde dicht über einander gelagert sind; darin liegt auch der Schlüssel für die zwanglose Erklärung dieser Erscheinung: wie bekannt sind diese „Cephalopharyngealplatten und -Gräten" der Literatur Chitinausscheidungen, die als Matrix die inneren Wandzellen einer umfangreichen Einstülpung, des „Frontalsackes", besitzen. Da aber eine solche Einstülpung immer zwei Innenseiten besitzt — die in unserem Falle allerdings nur ein ganz geringes Lumen zwischen sich lassen —, so muß auch notwendigerweise bei einer Ausscheidung von Chitin dieser Zellen ein doppeltes Gebilde zunächst entstehen, welches bei der engen Aneinanderlagerung sekundär miteinander verschmelzen kann. Der primäre Zustand liegt bei unserer Larve noch vor, während der sekundäre bei sehr vielen Cyclorhaphalarven schon erreicht ist; indessen sollen in der Tat bei einigen Formen auch noch die beiden Chitinschichten nachweisbar sein. Die Verschmelzung ist ohne Zweifel ein Rückbildungsprozeß, der mit der Reduktion des zweiten H-förmigen Stückes und des darauf sitzenden zweiten Mundhakenpaares Hand in Hand geht.

Sind wir zur Überzeugung gelangt, tatsächlich eine Larve mit vier Kiefern vor uns zu haben, so gibt sich die Homologisierung der beiden Mundhakenpaare mit den Mundwerkzeugen anderer Dipterenlarven ungezwungen (s. Bezeichnungen der Figuren!). Das äußere Paar, dessen H-förmiges Stück ventraler liegt, muß das Maxillenpaar sein und zwar wahrscheinlich die Maxillenlade; das innere Paar, dessen H-förmiges Stück dorsaler gelegen im Brückenring den Ösophagus umfaßt, die Mandibeln. Das den Maxillen zugehörige ventrale H-förmige Stück ist der Rest eines Submentums, nicht eines Mentums (Nomenklatur von de Meijere), weil dieses als meist gezähnte Platte in der Höhe der Maxillen liegt, das dorsalwärts gelegene H-förmige Stück ähnlichen chitinisierten Gebilden bei anderen Dipterenlarven homolog, die ebenfalls in der hypopharyngealen Region den Pharynx ringförmig umfassen (z. B. Mycetophiliden). Die dreieckige Spitze zwischen den Mandibeln ist vielleicht als Labralrest aufzufassen. Die Cephalopharyngealplatten sind schon in früherer Literatur (s. de Meijere 1916) richtig als „Vertikalplatten" gedeutet worden.

Jetzt ist noch die sehr schwierige Aufgabe zu lösen, festzustellen, welchem der beiden Mundhakenpaare unserer Larve das Kieferpaar der übrigen Cyclorhaphalarven homolog ist. Die Lösung ist nur möglich, wenn es gelingt, eine Cyclorhaphalarve zu entdecken, deren Cephalopharyngealskelett mit Mundhaken fast gänzlich einem Teile des unserer Larve gleicht, sonst steht der morphologische Vergleich auf zu unsicherer Basis. Eine beträchtliche Anzahl von verschiedenen Larven unterzog ich der Untersuchung, und es gelang mir in der Tat, eine Larve zu finden, die besagter Anforderung überraschend genügt,

die Larve von *Coenosia decipiens*. Die gegebenen Figuren sind Wiedergaben von nach Dauerpräparaten der Sammlung von G. W. Müller (in Greifswald) gezeichneten Zeichnungen meiner Hand.

Für die Beschreibung des Cephalopharyngealskelettes von *Coenosia decipiens* will ich die Nomenklatur befolgen, die Br. Wahl (l. c., 1914) in die Literatur eingeführt hat. Bei meiner Larve mit vier Kiefern aus dem Waldchampignon war dies nicht angängig, ist doch nach dem

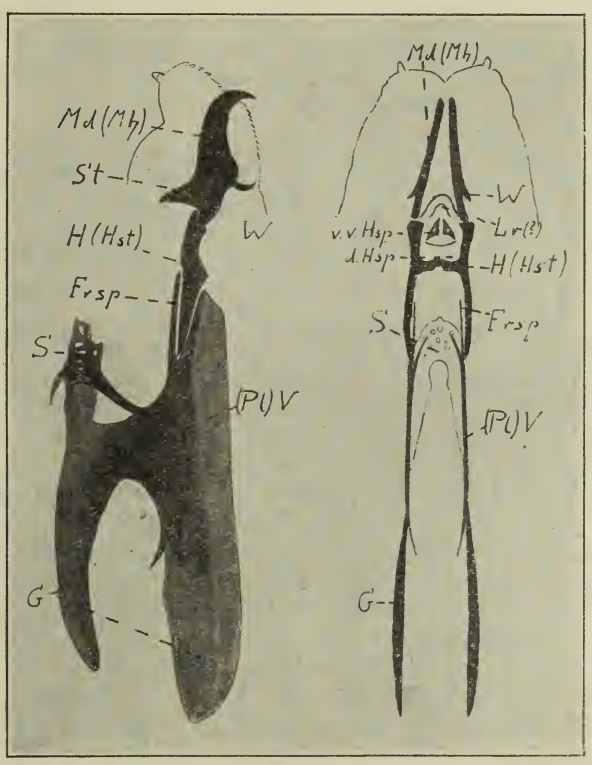

Fig. 3. Cephalopharyngealskelett der *Coenosia decipiens* - Larve. Links lateral, rechts ventral.

bisher Erörterten nicht feststehend, welche Teile bei meiner Cyclorhaphalarve denen der übrigen homolog sind. Ventral gesehen sieht man zunächst die beiden Mundhaken. Die über ihren „Stützplatten" liegenden „Mundwinkelstücke" scheinen mit den Mundhaken verschmolzen, was die Lateralansicht bestätigen wird. Gleichzeitig erscheinen das „Halsstück" mit der „hinteren ventralen Halsspange" u. zwischen den oralen Ästen des „Halsstückes" die beiden dunklen Chitinplättchen der „vorderen ventralen Halsspange", tiefer eingestellt, oralwärts davon, ein Oberlippenstück, kaudalwärts an-

schließend, die „dorsale Halsspange". Die „Cephalopharyngealplatten und -Gräten", kaudalwärts vom Halsstück sich erstreckend, sehen in dieser Ansicht stabförmig aus. Von ihnen geht nach vorne ein dorsales „Frontalsackspangenpaar", was bei tiefster Einstellung zu sehen ist; am weitesten dorsalwärts gelegen findet sich eine siebartig durchlöcherte Brücke zwischen ihnen.

Die Lateralansicht bestätigt zweifelsfrei die Verwachsung der Mundwinkelstücke mit den Mundhaken. Gleichzeitig zeigt sie genau, wie die kaudalen Schenkel des „Halsstückes" genau die Winkel zwischen den „Frontalsackspangen" und dem oralsten Teile der „Cephalopharyngealplatten" ausfüllen, und gibt ein klares Bild von der Ausbildung der letzteren.

Besonders günstig für den Vergleich sind die Ventralansichten beider Larven. Schon auf den ersten Blick scheint das Cephalopharyngealskelett mit Mundhaken der *Coenosia* dem inneren Mundhakenpaare mit seinem Cephalopharyngealskelett meiner Larve zu gleichen; die genaue Untersuchung bestätigt dies hinsichtlich der Mundhaken und des Halsstückes mit den zwischen ihren oberen Schenkeln liegenden Gebilden. Das innere Mundhakenpaar ist nur komplizierter gebaut und ihre Mundwinkelstücke gespalten und von den Mundhaken losgetrennt. Die ansetzenden H-förmigen Stücke sind voll und ganz das „Halsstück" mit „hinterer ventralen und der dorsalen Halsspange", die kleinen Chitinplättchen kennzeichnen die „vordere ventrale Halsspange". Ein Punkt muß nun zunächst befremdlich wirken: die kleinen dünnen dorsalen und oralwärts gerichteten Chitinstäbe der Larve mit vier Kiefern, die ohne Zweifel den „Frontalsackspangen" der *Coenosia*-Larve homolog sind, gehen in die äußeren Cephalopharyngealplatten über, während wir bei *Coenosia* die betreffenden Gebilde mit den dortigen Cephalopharyngealplatten kaudalwärts verschmolzen sehen. Dies findet aus der oben (p. 56) schon gemachten Bemerkung seine Erklärung: bei der Reduktion des einen Mundhakenpaares verschwindet gleichzeitig das obere H-förmige Stück, während die übereinander und dicht aneinander gelagerten „Cepalopharyngealplatten und -Gräten" miteinander verschmelzen. Es sind also die „Cephalopharyngealplatten und -Gräten" von *Coenosia* nicht etwa homolog den inneren unserer Larven, sondern beiden dieser, ein Verschmelzungsprodukt beider. Dasselbe gilt natürlich auch für die dorsale siebartige Brücke zwischen ihnen. In der Lateralansicht macht es in der Tat auch bei unserer Larve den Eindruck, als füllten die kaudalen Schenkel des Halsstückes die Winkel zwischen den „Frontalsackspangen" und den oralwärts gerichteten, hier stabförmigen Teilen der Cephalopharyngealplatten aus. Aus dem Angeführten folgt umgekehrt aber auch: die Mundhaken der *Coenosia*-Larve sind Mandibeln! Das kleine Chitinstück zwischen ihnen ist — was noch sehr ungewiß — vielleicht mit der Oberlippe zu homologisieren. Das Halsstück ist eine hypopharyngeale Bildung.

Coenosia ist aber ein Vertreter der *Schizophora*. Auf diese ganze große Abteilung der *Cyclorhapha* dürfen wir ungezwungen besagte Homologien ausdehnen. Umformungen, die innerhalb einiger Gruppen mit den einzelnen Teilen des Cephalopharyngealskelettes vor sich gehen, werde ich in einer im Entstehen begriffenen Arbeit über die Cephalopharyngealskelette der *Cyclorhapha* besprechen. Ob jedoch eine Ausdehnung unserer Resultate auch auf die *Aschiza* erfolgen darf, erscheint mir noch zweifelhaft, da mir die Abstammung der *Schizophora* von dieser Abteilung der *Cyclorhapha* nicht feststehend ist.

Wenn die Mundhaken nun die Mandibeln sind, wie haben wir die von Weißmann zuerst nachgewiesene Reduktion von paarigen Gebilden zwischen ihnen innerhalb der Larvenhäutungen zu deuten? Ich erinnere an eigentümliche von Goetghebuer zum erstenmal als „Prämandibeln" aufgefaßte, paarig auftretende Gebilde, die am Epipharynx verschiedener Dipterenlarven sich finden. Es ist möglich, daß besagte Erscheinung als eine Reduktion solcher Prämandibeln anzusehen ist. Hiermit will ich diese Erörterung vorläufig abschließen.

Literaturverzeichnis.

1861 **Leuckart:** Die Larvenzustände der Musciden; in Arch. f. Naturgesch., 27. J., Bd. 1, p. 60/62. — 1863 **Weißmann:** Die Entwicklung der Dipteren im Ei; in Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 13, p. 107—220. — 1864 **Weißmann:** Die nachembryonale Entwicklung der Musciden; in Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 14, p. 187—336. — 1889 **Van Rees, J.:** Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria; in Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 3, p. 1—134. — 1899 **Wahl, Br.:** Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larven von Eristalis tenex; in Arb. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 12, p. 43—49. — 1890/92 **Lowne:** The anatomy, physiology and morphology and development of the Blowfly (Calliphora erythrocephala). — 1903 **Trägårdh:** Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Larven von Ephydra riparia; in Ark. Zool., Bd. 1. — 1904 **Holmgren, N.:** Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion der Köpfe der Dipterenlarven; in Zool. Anz., Bd. 27, p. 343—355. — 1910 **Becker, R.:** Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 29. — 1914 **Wahl, Br.:** Über die Kopfbildung cyclorhapher-Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes; in Arb. des zool. Inst. Wien, Bd. 20, Heft 2. — 1916 **de Meijere:** Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und -Puppen; in Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 40, Heft 3 u. 4.

Abkürzungen in den Figuren.

d Hsp = dorsale Halsspange
Frsp = Frontalsackspange
G = Cephalopharyngeal-Gräten
H = Hypopharynx
Hst = Halsstück
L = Maxillarlade
Lr = Oberlippe
Md = Mandibel
Mh = Mundhaken
Mx = Maxille
Pl = Cephalopharyngeal-Platten
S = dorsale Brücke der Cephalopharyngeal-Platten (Siebplatte)
Sm = Submentum
St = Stützplatte der Mandibeln
V = Vertikalplatten
W = Mundwinkelstück
v. v. Hsp = vordere ventrale Halsspange

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Naturgeschichte

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 88A_6

Autor(en)/Author(s): Bischoff W.

Artikel/Article: Über die Deutung der Mundhaken der Cyclorhaphalarven. 51-60