©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Beitr. Ent., Berlin 34 (1984)1, S. 3–90

*Zentrales Kontroll-Forschungs-Laboratorium
der M. S. D. S.
Moskau (UdSSR)

**Paläontologisches Institut der
Akademie der Wissenschaften der UdSSR
Moskau (UdSSR)

O. A. Melnikov* & A. P. Rasnitsyn**

Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: Das Acron

Mit 18 Textfiguren

Einleitung und Problemstellung

In den letzten 20 Jahren hat das Problem des Arthropoden-Kopfes die Aufmerksamkeit der Forscher immer mehr auf sich gezogen. Dieses vergleichend morphologische Problem ist aber nicht neu, es begann die Morphologen schon seit Mitte des 19. Jahrhunderts zu interessieren. Die Frage über die den Arthropoden-Kopf bildende Segmentzahl bleibt bis zum heutigen Tage eine Grundfrage sowohl der Ontogenese als auch der Stammesgeschichte. In der vorliegenden Arbeit werden wir auf diese Frage nicht näher eingehen. Die Gesamtheit der zur Zeit vorliegenden morphologischen und embryologischen Befunde läßt unserer Meinung nach folgende endgültige Schlußfolgerung zu: Der Arthropoden-Kopf setzt sich aus dem Acron und sechs Segmenten zusammen. Diese These wurde schon von Huxley (1858) und Heymons (1901) formuliert, und in den letzten Jahren kam Siewing (1963) zur gleichen Schlußfolgerung. Die Verfasser, die in Einklang mit Siewing (1963) den aus Acron und sechs Segmenten bestehenden Arthropoden-Kopf akzeptieren, werfen aufs neue die Frage auf, wie das Acron und das Präantennalsegment abgegrenzt sind, und wie die metamere Zugehörigkeit einer Reihe von morphologischen Strukturen des Arthropoden-Kopfes zu begründen ist.

Bei der vergleichend-morphologischen Analyse lassen wir in Anbetracht der wenigen Literatur die Onychophoren, die Pantopoden, die Tardigraden und andere außer acht. Wir beschränken uns auf die als Arthropoden bekannten Hauptgruppen der Mandibulaten und der Cheliceraten sowie auf einige fossile Arthropoden, deren Zugehörigkeit zu diesem Tierstamm nicht zu bezweifeln ist. Um den Anschluß an die ursprünglichen Articulaten herzustellen, werden die Arthropoden mit den Anneliden verglichen; breitere Vergleiche werden jedoch nicht gezogen.

Unser Beitrag ist wie folgt gegliedert: Zunächst soll der Ausgangsbauplan des aus dem Acron und sechs cephalisierten Körpersegmenten zusammengesetzten Arthropoden-Kopfes dargelegt werden. Die größte Aufmerksamkeit wird dem Acron und dem Präantennalsegment der Arthropoden, insbesondere den Nervenstrukturen zugewendet, deren Deutung die größten Schwierigkeiten für die Bildung einer geschlossenen Theorie des Arthropoden-Kopfes bereitet. Es wird auch eine Lösung des mit dem Mundteil und dem Vorderdarm verbundenen, theoretisch und terminologisch verbundenen Fragenkomplexes gesucht.

Folgende Arbeitshypothese sei vorangestellt: Die mit der Entstehung der Arthropoden einhergehende Cephalisation hat nicht nur eine funktionsmorphologische Vereinigung einiger Vordersegmente zum Procephalon, dem Kopf- oder Prosoma-Hauptabschnitt zur Folge, sondern auch eine Krümmung der morphologischen Körperachse in diesem Bereich, die durch die gegenseitige Segmentverlagerung und die Formänderung eines jeden mitbetroffenen Segmentes bedingt war.

Ehe wir mit der Analyse des Aufbaus des Arthropoden-Kopfes beginnen, postulieren wir, daß die Promorphologie der Articulaten im allgemeinen und der Arthropoden im besonderen jegliche Verlagerung der Anlagen irgendwelcher metameren (und der acronalen) morphologischen Strukturen aus einem Metamer (und dem Acron) in ein anderes Metamer ausschließt. Dies gilt natürlich keinesfalls für nichtsegmentale Strukturen, die den Arti-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

culaten und ihren nichtmetameren Vorfahren gemeinsam sind (endodermaler Mitteldarm, Geschlechtszellen). Diese Postulation bezieht andererseits die Existenz der von der Segmentbildung nicht betroffenen Organe (zum Beispiel den Pharynx der Insekten, siehe IBRAHIM 1958 und andere; das Labralganglion der Copepoden, siehe PEDASCHENKO 1896) mit ein.

In unserem Beitrag werden Erkenntnisse aus der Entwicklungsmorphologie und der experimentellen Morphologie zur Stütze unserer Theorie besonderes Gewicht haben. Die rein morphologischen Befunde (Morphologie des ausgebildeten Tieres) dienen in unserer Abhandlung nur dann als Material für die theoretische Bearbeitung, wenn Angaben über die Entwicklungsmorphologie (zum Beispiel bei Proturen) fehlen, und auch da werden sie nur als Ergänzung betrachtet. Die vergleichend-morphologischen Schlußfolgerungen erhalten für uns erst einen Wert, wenn sie eine auf anderem Weg gewonnene und logisch geordnete Theorie stützen. Die Verfasser setzen voraus, daß schon die Möglichkeit an sich, eine einfache und logische Theorie aufzubauen, deren Glaubwürdigkeit a priori stärkt.

Die Verfasser bringen ihren aufrichtigsten Dank Prof. Dr. M. I. LEVI (Zentrales Kontroll-Forschungs-Laboratorium der M. S. D. S., Moskau) und Prof. Dr. B. B. ROHDENDORF (Paläontologisches Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Moskau) für die Möglichkeit zum Ausdruck, an diesem Beitrag zu arbeiten. Wir danken auch Prof. Dr. M. LINDAUER (Zoologisches Institut der Universität Würzburg) für das Redigieren des deutschen Textes und L. N. PRITYKINA für die Hilfe bei der Bildgestaltung.

I. Das Acron

Eine Definition des Acron muß zum einen auf die Arthropoden bezogen sein, zum andern muß sie diesen Körperabschnitt eindeutig von den anderen unterscheiden. Diesen Bedingungen entspricht folgende Formulierung: Das Arthropoden-Acron ist ein nichtmetamerer unpaarer Abschnitt, der sich am morphologischen Vorderende des Körpers befindet und kein Serialhomologon der hinter ihm liegenden Körperabschnitte ist; auch besitzt jede seiner Strukturen für sich keine entsprechenden Serialhomologa.

Im Gegensatz zu den Arthropoden-Segmenten vermag das Acron Spuren der Radialsymmetrie innerhalb seiner Sinnes- und Nervenbildungen zu zeigen. Ein negatives Kennzeichen des Acron nimmt auf die Mesodermbildungen Bezug: Jeder Körperabschnitt der Arthropoden, dem das eigentliche Mesoderm zugeordnet werden kann, ist kein Acron. Beweise, ob es sich innerhalb des Arthropoden-Kopfes jeweils um Acron-Strukturen handelt oder nicht, sind in erster Linie von der vergleichenden Embryologie und der vergleichenden Morphologie zu erwarten. Solche sind: Anteromediane, ektodermale Bildungen, die am morphologisch vordersten Körperende liegen und keine Serialhomologa bei den nachfolgenden segmentalen Anlagen haben. Als vergleichend-embryologisches Kennzeichen wird bei den verschiedenen Arthropoden-Gruppen die einheitliche embryonale Bildung der erwähnten anteromedianen Strukturen aus der vordersten medianen, streng unpaaren Ektodermregion des Keimes betrachtet, bei dem das Mesoderm immer fehlt. Aber unsere Beweisführung wird erst unanfechtbar sein, wenn es uns gelingt, ein widerspruchsloses Schema des Gesamtbauplanes des Arthropoden-Kopfes aufzustellen, welches das Acron einschließt und dem verwandter Gruppen (Anneliden) entspricht, ferner, wenn sich dieses Schema konstruktiver als mögliche Alternativhypothesen erweist.

1. Vergleichende Morphologie der Pars intercerebralis des ausgebildeten Arthropoden-Gehirns und der in der Frontalregion liegenden Sinnesorgane

Alle Arthropoden besitzen zwischen den Hirnhälften unpaare Einzelstrukturen, deren Gesamtheit gewöhnlich als Pars intercerebralis bezeichnet wird (HALLER 1905). Als derartige Medianbildungen gelten im Gehirn aller Arthropoden ein Zentralkörper, bei der Mehrheit der Vertreter dieser Gruppe eine Protocerebralbrücke und bei allen Arthropoden, welche über Ocellen und Frontalorgane verfügen, ein Gehirnocellenzentrum. Im Oberschlundganglion der Anneliden, das besonders oft mit dem Gehirn der Arthropoden verglichen wird, wurde nichts vorgefunden, was den Strukturen der Pars intercerebralis entsprochen hätte (HANSTRÖM 1928, SIEWING 1963). Alle morphologisch ausreichend unter-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

suchten Arthropoden besitzen Sinnesorgane, die vom Ocellenzentrum aus innerviert werden. Selbstverständlich ist der vollständige Satz dieser Organe bei weitem nicht in allen Arthropoden-Gruppen vertreten.

A. Ocellen

Die Ocellen[1] der Arthropoden stellen die medianen, in der morphologisch vordersten Region des Arthropoden-Körpers (der Frontalregion, ein neutraler Terminus, der auch weiterhin gebraucht wird) liegenden becherförmigen Augen dar. Sie werden immer vom Ocellenzentrum aus oder im einfacheren Fall direkt aus dem Zentralkörper innerviert. Außer einigen Ateloceraten besitzen alle Arthropoden diese Bildungen.

Die Crustaceen besitzen in den meisten Fällen Ocellen in der Form des sogenannten Naupliusauges. Die Vertreter der Mystacocariden haben vier selbständige Ocellen (Pennak & Zinn 1943, Dahl 1952). Im definitiven Zustand besteht das Naupliusauge der meisten Crustaceen aus drei Bechern: zwei lateralen und einem ventralen. Der ventrale Becher wird aber durch zwei Nerven versorgt (Copepoda — Pedaschenko 1896, Lowe 1936; Cladocera — Elofsson 1966b) und embryologisch paarig angelegt (Copepoda — Pedaschenko 1896; Cirripedia — Kühnert 1935), das heißt, er kann als Verschmelzungsprodukt zweier ursprünglich gesonderter Ocellen gelten.

Die Vierteiligkeit des Naupliusauges wird von mehreren Autoren nicht erwähnt; die Ungenauigkeit ihrer Beobachtungen und Schlußfolgerungen kann durch folgende Gegenüberstellungen veranschaulicht werden: Novikoff (1905) beschrieb das vierteilige Naupliusauge bei *Tanymastix* (*Branchipus*); er selbst (1906) sowie Elofsson (1966b) und Benesch (1969) kamen jedoch zur Schlußfolgerung, das Naupliusauge sei dreiteilig, wobei sie einen anderen Anostrakenvertreter — *Artemia* — heranzogen. In der Tat ist die Paarigkeit des Ventralbechers beim erwachsenen Tier mehr oder weniger schwer festzustellen. So beschrieben einige ältere Autoren ein dreiteiliges Naupliusauge bei Noto- und Conchostraken (Claus 1891, von Zograf 1904, Novikoff 1905), während andere ältere, aber auch moderne Forscher (Wenke 1908, Dahl 1959, Elofsson 1966b) dessen Vierteiligkeit feststellten. Fahrenbach 1964, Elofsson 1966b und Dudley 1969 meinten, daß bei Copepoden das Naupliusauge aus drei Teilen besteht, obwohl Lowe schon im Jahre 1936 Merkmale der Vierteiligkeit in dem ausgebildeten Naupliusauge der Copepoden aufdeckte.

In der Ontogenese der Copepoden sind jedoch die vier das Naupliusauge bildenden Teile schon längst entdeckt worden (Pedaschenko 1896). Obwohl also bei morphologischer Untersuchung des erwachsenen Tieres nur drei Teile des Naupliusauges (zum Beispiel bei Malacostraken — Elofsson 1965, 1966a) zu finden sind, wäre es voreilig, einfach zu behaupten, die Zahl seiner Elemente schwanke bei den verschiedenen Crustaceen. Erst Befunde aus der Entwicklungsmorphologie können unsere Frage beantworten.

Aus den vorstehenden Ausführungen ist ersichtlich, daß die Entwicklung der Naupliusauges der Crustaceen (Pedaschenko 1896, Kühnert 1935) mit den Befunden der definitiven Morphologie bei den primitivsten Vertretern dieser Klasse (Mystacocariden, Phyllopoden, Cladoceren, Copepoden) (Pennak & Zinn 1943, Dahl 1952, 1959, Elofsson 1966b, Lowe 1936) gut übereinstimmt. Wir dürfen also das Naupliusauge als Verschmelzungsprodukt von vier ursprünglich selbständigen Ocellen betrachten.

Übrigens können sich Elemente von Ocellen bei einigen Crustaceen zurückbilden: Bei *Cephalophana* (Copepoda) fehlt der Ventralbecher gänzlich (Steuer 1928). Wahrscheinlich sind auch die Anlagen von nur drei gesonderten Ocellen bei Ostracoden (Weygoldt 1960) ein Beispiel solcher Rückbildung.

Das Naupliusauge wird in der Regel durch die dreilappige optische Sehmasse innerviert: die lateralen Becher (zwei seitliche Ocellen) durch ihre Lateralloben, der Ventralbecher (zwei zentrale Ocellen) aus dem Medianlobus (Benesch 1969). Es entwickelt sich im Ektoderm der Frontalregion (Pedaschenko 1896, Hickman 1937, Dahl 1959), und die Nerven wachsen zu ihm vom Gehirn aus (Shiino 1950). Das Ocellenzentrum ist mit dem Zentralkörper eng verbunden (Benesch 1969).

[1] Der Terminus „Ocellus" wird in unserer Arbeit nur auf solche Gebilde bezogen, die mit der Pars intercerebralis verbunden sind.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Wenden wir uns nun dem Linsenauge zu: Bei den Xiphosuren besteht das Linsenauge der Cheliceraten (Medianauge) aus vier Teilen, zu denen vier gesonderte Nerven ziehen (PATTEN 1892, PATTEN & REDENBAUGH 1899, HANSTRÖM 1926a,b, 1931; JOHANSSON 1933). Offensichtlich ist das Linsenauge der Xiphosuren aus vier ursprünglich selbständigen Ocellen verschmolzen. Vier Ocellennerven dringen paarweise ins Gehirn ein und münden in zwei auf den „Hörnern" des Zentralkörpers liegenden Linsenaugensehmassen. Es sei hervorgehoben, daß nach den Angaben von PATTEN (1892), DEMOLL (1914) und HANSTRÖM (1928) die vier das Linsenauge der Xiphosuren bildenden Ocellen ungleich entwickelt sind: Die beiden vorderen stellen normal funktionierende und die beiden hinteren rückgebildete Augen dar.

Die Entwicklung des Linsenauges wurde von KINGSLEY (1893), KISHINOUYE (1893) und JOHANSSON (1933) untersucht. Die erste Beschreibung der Linsenaugenanlagen stammt von KISHINOUYE (1893). Danach sind diese ein blasenförmiger, paariger Zellhaufen an jeder Seite des Einstülpungsortes, an dem sie sich später einbuchten. Aus dieser Ektodermeinstülpung der Frontalregion (diese Region liegt am morphologisch vorderen Rand der Kopfschildanlage der Xiphosuren und nimmt so eine medioventrale Lage vor dem Labrum ein, Figur 1a, b) wachsen die Linsenaugenanlagen in Richtung der künftigen Dorsaloberfläche des Körpers (KISHINOUYE 1893, KINGSLEY 1893, JOHANSSON 1933) (Fig. 1b, auch Fig. 15e). Dabei geht die Linse des Auges (Fig. 1a, 2d) aus dem Ektoderm eines Körperabschnittes hervor, der im übrigen mit der Frontalregion nichts zu tun hat. Allem Anschein nach verhält sich dieses Ektoderm der Lateralteile der Embryonalkopflappen zum Präantennalsegment der Xiphosuren so wie bei den übrigen Arthropoden (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) (Fig. 1b).

Somit haben wir bei den Xiphosuren eine sehr eigentümliche Art der Ocellenbildung, da deren Becher aus dem Frontalektoderm und deren Linse aus dem Segmentalektoderm hervorgehen. Diese ungewöhnliche Entwicklungsart hängt aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Einkrümmung der morphologischen Körperachse zusammen, wobei sich die ehemalige apicale Frontalregion auf die ventrale Körperoberfläche infolge der Kopfschildbildung verlagert.

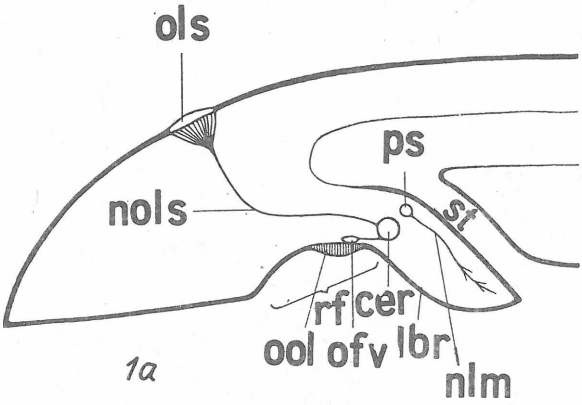
Der Becherbau der definitiven Ocellen der Xiphosuren (Fig. 2d) spiegelt deren Entwicklungsart wider und unterscheidet sich vom Becherbau der Ocellen der Crustaceen und der Pterygoten (Fig. 2c, j), ebenso von den Stemmata[2] der Scorpione, Arachniden, Myriapoden und Pterygoten (Fig. 2g, h, i). Ihr becherförmiger Bau bedingt wahrscheinlich die sekundäre Veränderung der Facettenaugen, dabei scheint er ziemlich ähnlich dem Becherbau der Ocellen (Medianaugen) der Land-Cheliceraten zu sein (Fig. 2e, f).

Bei aller Eigenheit des Linsenauges bleibt dessen Natur erhalten, wie bei den Ocellen der übrigen Arthropoden. Die Homologie des Linsenauges der Xiphosuren mit dem Naupliusauge der Crustaceen (JOHANSSON 1933) findet ihre Bestätigung in der Morphologie des ausgebildeten Linsenauges: vier Becher, die eine Verschmelzung der vier ursprünglich isolierten Ocellen darstellen. Diese Homologie wird auch durch die Innervationsart der Ocellen bei Xiphosuren und Crustaceen unter Beweis gestellt: Ihre Ocellenzentren lassen trotz einiger Bau- und Anordnungsunterschiede die Nervenstrukturen der Pars intercerebralis erkennen, die mit dem Zentralkörper eng verbunden sind. Die Homologie der Xiphosurenocellen mit denen anderer Arthropoden wird ferner durch ihre Entwicklung aus dem Ektoderm der Frontalregion bestätigt (siehe KINGSLEY 1893, KISHINOUYE 1893). Die sie innervierenden Gehirnzentren entwickeln sich in entsprechender Weise aus Neuroblasten, die sich vom Ektoderm der Frontalregion abgespaltet haben (KISHINOUYE 1893). Eine noch weiterführende Homologisierung jeder der vier Ocellen der Xiphosuren mit jedem der vier Ocellen der Mandibulaten würde weitere Untersuchungen erfordern. Sehen wir von jenen Fällen ab, in denen eine volle Rückbildung erfolgt ist, so finden wir bei den anderen Cheliceraten zwei selbständige und median auf der Dorsaloberfläche des Prosoma liegende Ocellen (Median- oder Hauptaugen). Die Auffassung, daß sie den Ocellen, die das Linsenauge der Xiphosuren bilden, homolog seien, was schon LANKESTER & BOURNE (1883)

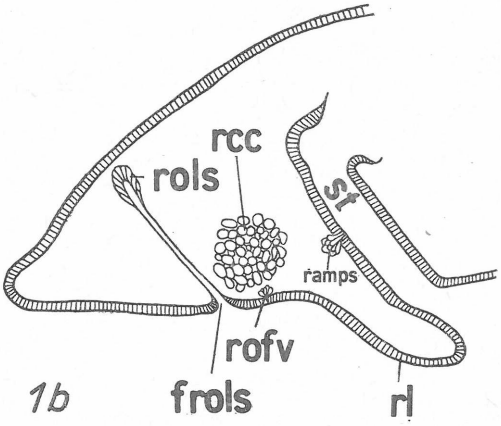
[2] Der Terminus „Stemma" wird in dieser Arbeit nur auf solche optischen Bildungen bezogen, die Homologa der Facettenaugen darstellen. Die den Ommatidien der Facettenaugen entsprechenden ursprünglichen primitiven Epithelaugen der Articulaten werden als Ophthalmen bezeichnet.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

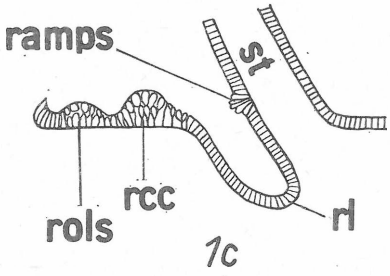
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



1a



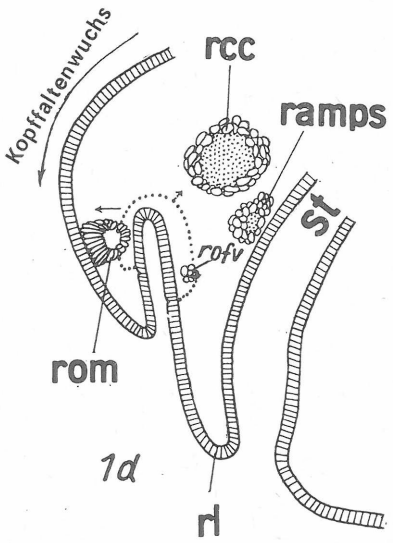
1b



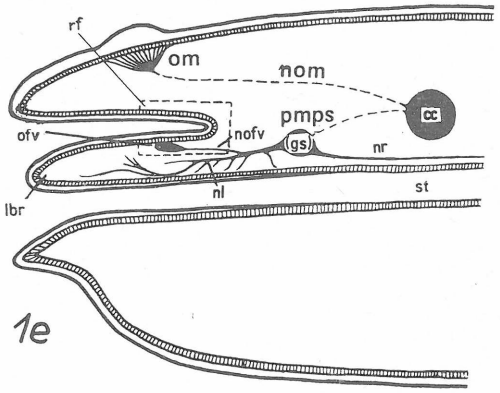
1c

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

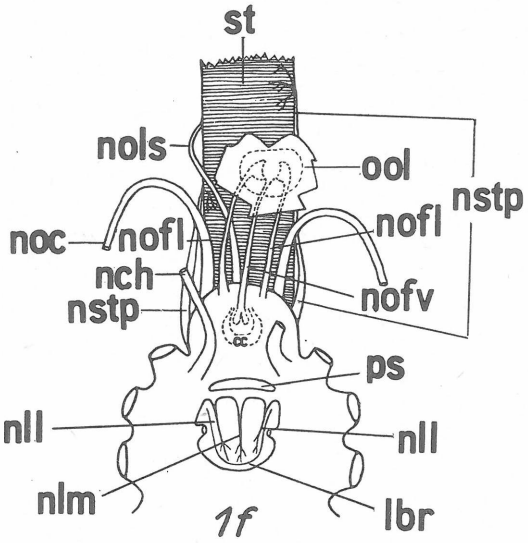
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



1d



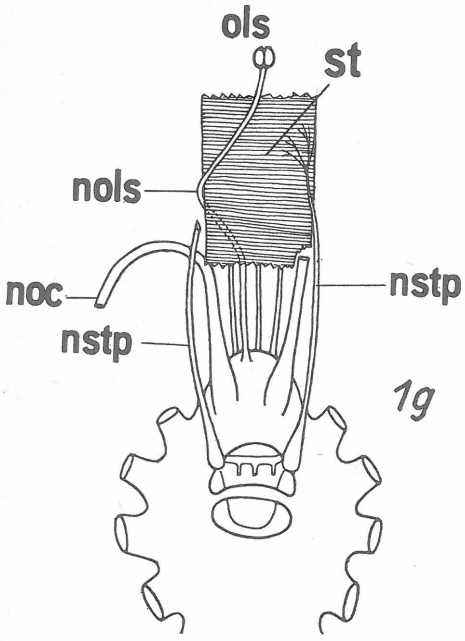
1e



1f

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



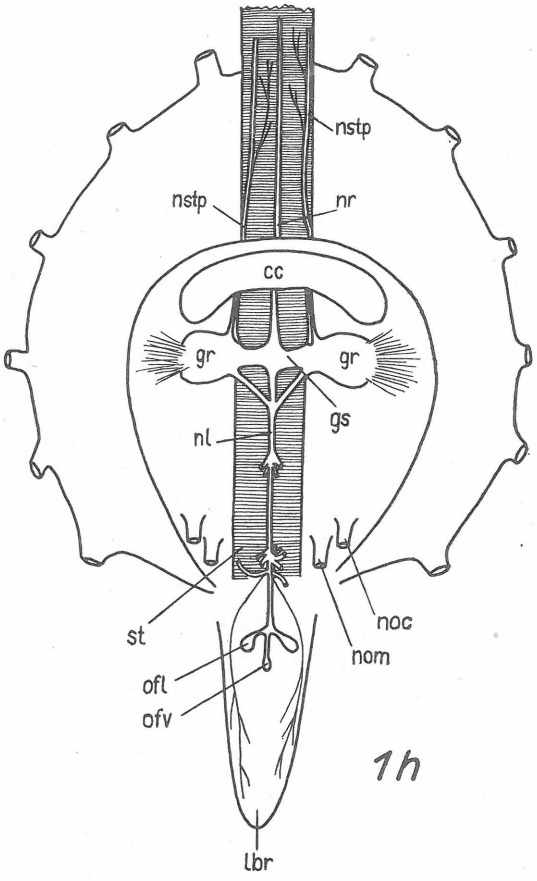
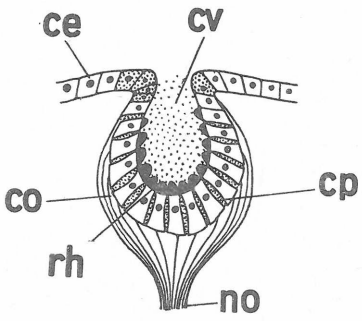


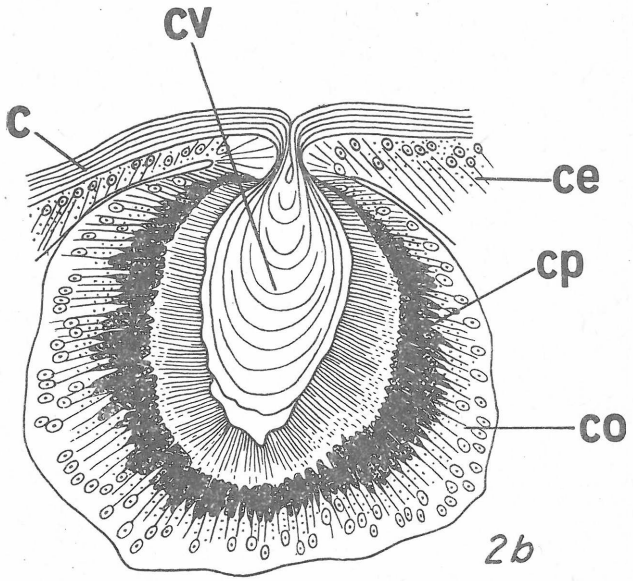
Fig. 1. Lagebeziehungen und morphogenetische Verhältnisse zwischen Zentralkörper, Ocellen, Frontalorganen, Ganglion stomodeale und ihren Nerven im Kopf embryonaler und adulter Xiphosuren und Land-Cheliceraten. a — adulte Xiphosuren nach HANSTRÖM 1928 (verändert); b — Xiphosurenembryo; c — frühembryonales Stadium, das Xiphosuren und Land-Cheliceraten gemeinsam ist; d — älterer Land-Chelicerat-enembryo; e — adulte Land-Cheliceraten; f — Schema der Nervensystemteile der Xiphosuren (Ventralseite); g — wie f (Dorsalseite); h — Schema der Nervensystemteile der Arachniden

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

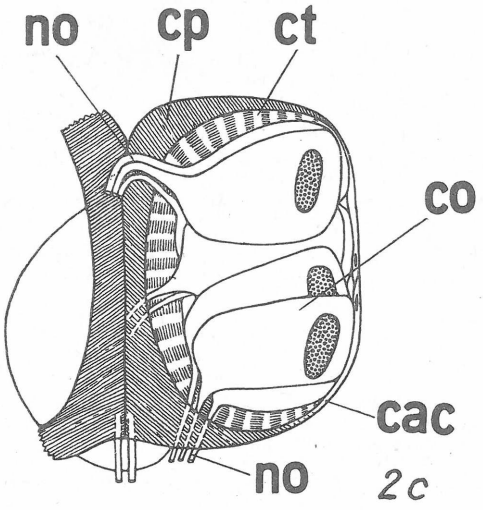
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



2a



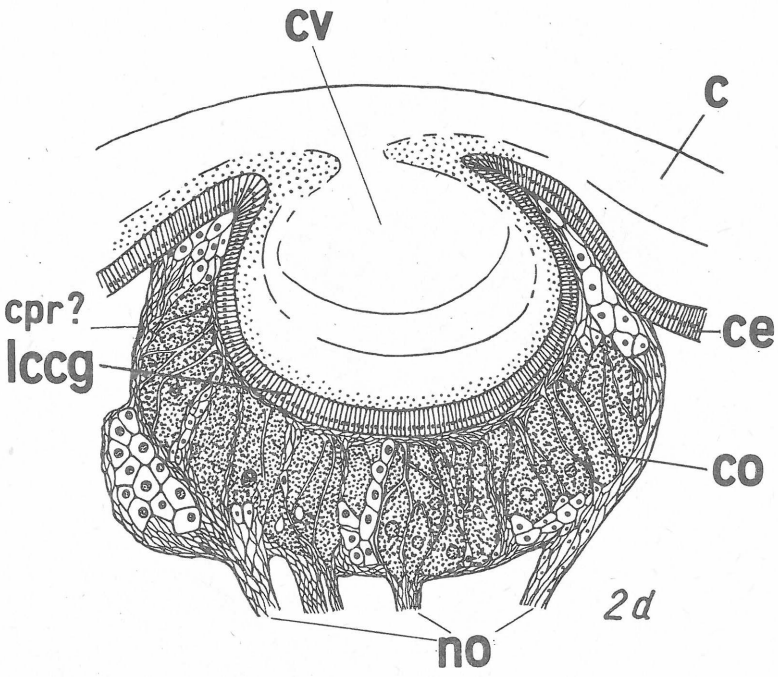
2b



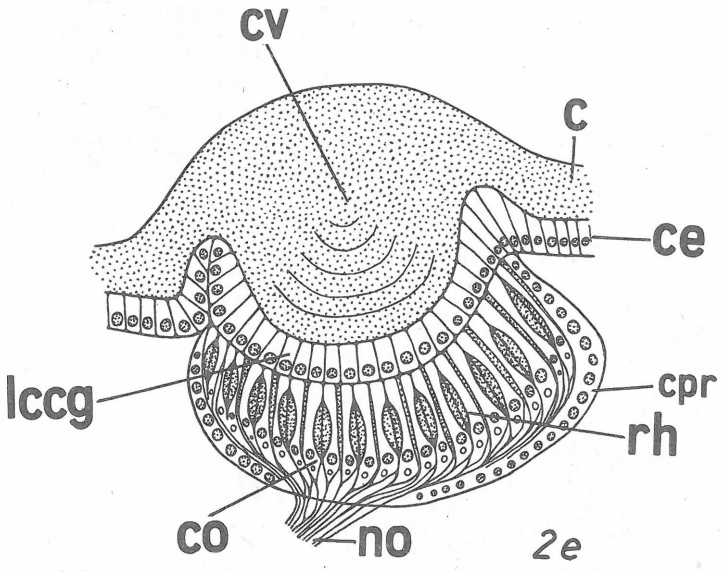
2c

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



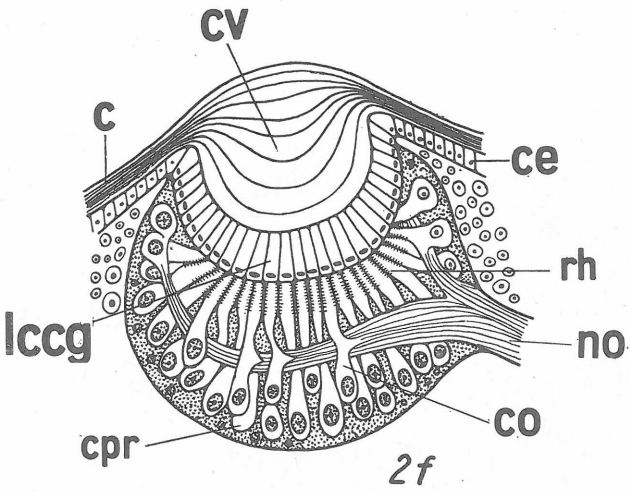
2d



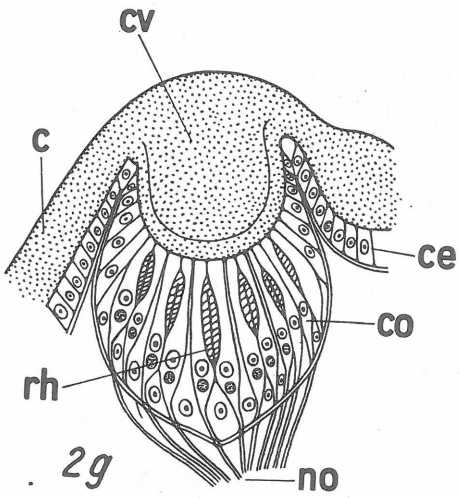
2e

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

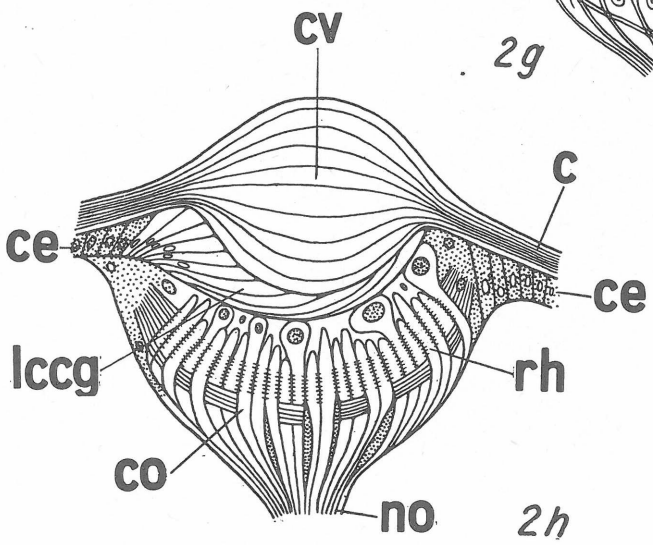
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



2f



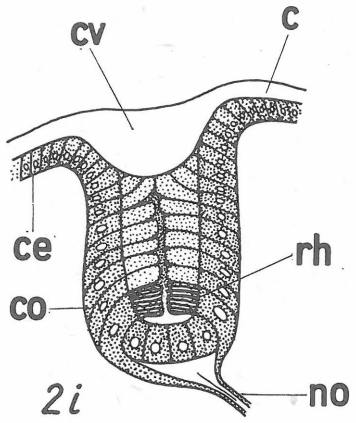
2g



2h

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



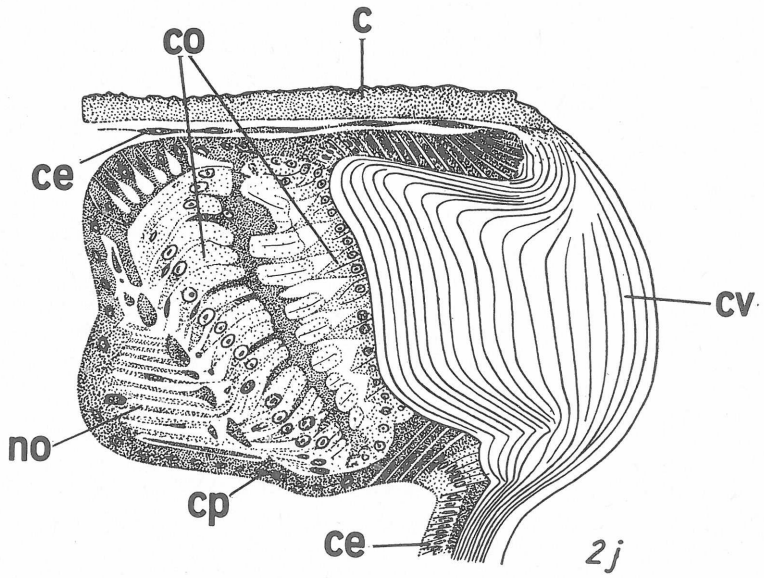


Fig. 2. Becherförmige Augen (schematisiert). a — Epithelauge der Hydromedusen nach BÜTSCHLI, aus DOGIEL 1940; b — Prostomialauge (Ocellus) der Polychaeten (*Eunice*) nach HESSE 1901; c — rechter Dorsalbecher (Ocellus) des Naupliusauges der Copepoden nach DUDLEY 1969; d — Teil des Linsenauges (Ocellus) der Xiphosuren nach DEMOLL 1914; e — Medianauge (Ocellus) der Scorpione nach BÜTSCHLI, aus DOGIEL 1940; f — Medianauge (Ocellus) der Arachniden (*Tegenaria*) nach BÜTSCHLI, aus DOGIEL 1940; g — Nebenauge (Stemma) der Scorpione nach BÜTSCHLI, aus DOGIEL 1940; h — Nebenauge (Stemma) der Arachniden (*Tegenaria*) nach BÜTSCHLI, aus DOGIEL 1940; i — Stemma der Insekten (*Dytiscus*-Larve) nach HESSE 1901; j — Ocellus der Insekten (Odonata) nach HESSE 1901

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

zum Ausdruck brachten, wird durch Vergleich ihres definitiven Baues (Fig. 2d, e, f) vollkommen bestätigt.

Der Vergleich zweier isolierter Medianaugen der Land-Cheliceraten mit dem Linsenauge stößt auf bestimmte Schwierigkeiten. Diese können überwunden werden, wenn man die Befunde der Entwicklungsmorphologie der Ocellen der Xiphosuren mit denen der Land-Cheliceraten vergleicht und die Ergebnisse den Befunden der definitiven Morphologie, des Nervenverlaufs und der Lage der Innervationszentren gegenüberstellt.

Ein Blick auf die in der Figur 2 dargestellten Ocellen und Stemmata verschiedener Arthropoden dürfte überzeugen, daß die Ocellen der Cheliceraten anders als die übrigen becherförmigen Augen gebildet werden. In der Tat sind die Sehzellen, welche die Wände und den Grund des Bechers auskleiden, eine Fortsetzung der Hypodermzellenschicht (Fig. 2b, c, g, j). In den Stemmata der Arachniden (*Tegenaria*, Fig. 2h), die eine Abänderung des gewöhnlichen Bauplanes becherförmiger Augen zeigen, ist die Cornealinse eine Fortsetzung des Epithels, das sich dem Auge von einer Seite nähert. Die weiter proximal liegenden Sehzellen gehen unmittelbar in das vom gegenüberliegenden Auge abgehende Epithel über. In normalen Becheraugen liegen jene Zellen, welche die Cuticula der Linse bilden, in einer Reihe mit den Epithel- und Sehzellen. In den Ocellen der Cheliceraten liegen die Epithel- und Corneagenzellen in einer Schicht; sie bilden die Cuticula und die Ocellenlinse, wobei die Retinal- und die Postretinalzellen einen von der Epithel- und Corneagenaußenschicht durchweg isolierten Ocellenbecher bilden (Fig. 2d, f, e). Die Besonderheiten des Ocellenbaues der Land-Cheliceraten, die hierin mit den Xiphosuren übereinstimmen, werden ohne weiteres verständlich, wenn man die Ontogenese der entsprechenden Bildungen analysiert.

Nach embryologischen Befunden der meisten Autoren entstehen die Medianaugen der verschiedenen Land-Cheliceraten aus zwei medianen Zellansammlungen (Säckchen) von der Gehirnanlage (Zentralkörperanlage) getrennt (PAPPENHEIM 1903, LAMBERT 1909, MONTGOMERY 1909, KAESTNER 1948—1951, YOSHIKURA 1955, REMPEL 1957). Ganz deutlich bilden sie sich bei den Scorpionen aus dem Ektoderm des morphologisch vordersten Medianteils (LOCY 1886, BRAUER 1895) (siehe Fig. 3a). Somit entstehen die Ocellen — mit Rücksicht auf die Befunde von LEGENDRE 1959 — unmittelbar vor dem Bildungsort der Neuroblasten des künftigen Zentralkörpers im Ektoderm der Frontalregion. Die Ocellennerven wachsen ihnen aus dem Gehirn entgegen (KISHINOUYE 1893, vergleiche SHIINO 1950 — Crustacea, CAESAR 1912 — Pterygota).

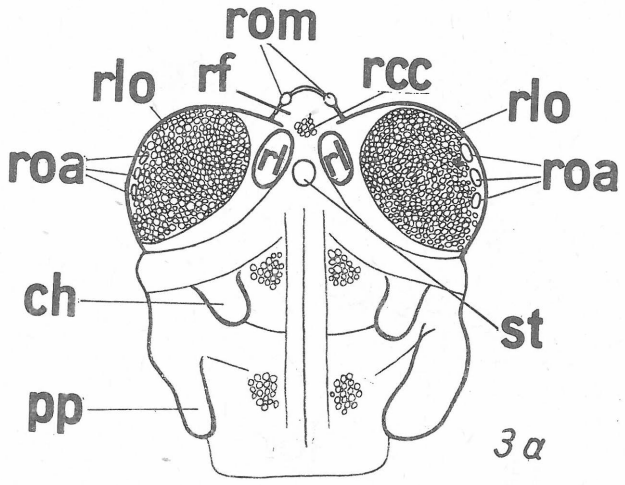
Es ist recht interessant, daß die Ausgangsstufen der Ocellenentwicklung bei Xiphosuren, Scorpionen und Arachniden sehr ähnlich sind (KISHINOUYE 1893, BRAUER 1895, JOSHIKURA 1955, PROSS 1966 und andere). Diese Ähnlichkeit läßt vermuten, daß alle Cheliceraten ursprünglich vier Ocellen hatten, die später paarweise zu zwei bilateral-symmetrischen Gruppen verschmolzen sind. In der Embryogenese bilden sie sich aus den beiden erwähnten Zellansammlungen. In der weiteren Entwicklung bleibt ein Ocellus in jeder dieser Gruppen in alter Form erhalten, oder aber er erfährt Komplikationen; der andere wird rudimentär.

Weitere Untersuchungen müssen ergeben, ob die Rückbildung dieser Ocellen bei Land-Cheliceraten schließlich zu ihrem völligen Verschwinden geführt hat, oder ob nicht doch von den zwei Medianaugen ein ihnen entsprechender Rest verblieben ist.

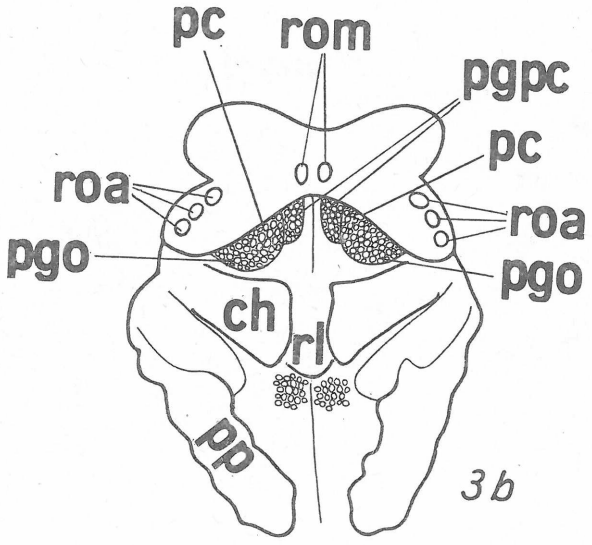
Doch zurück zur Embryonalentwicklung der Ocellen der Land-Cheliceraten: Ihre Morphogenese unterscheidet sich scharf von jener der Stemmata (Seitenaugen = Nebenaugen) dieser Tiergruppe (BRAUER 1895, LAMBERT 1909, REMPEL 1957) sowie der Ocellen und Stemmata anderer Arthropoden. Wenn wir die Beschreibung der Entwicklung der Medianaugen einschließlich der für die Embryonen der Land-Cheliceraten charakteristischen Ausbildung der Kopffalte (die wir als eine Abänderung des Kopfschildes der Xiphosuren und der Eurypteriden betrachten) von verschiedenen Autoren zusammenfassen, zeichnet sich folgendes Bild ab: Die Medianaugen entstehen in der vordersten Medianregion des Keimes, getrennt von der Neuroblastenanlage der Pars intercerebralis (Fig. 1c, 1d, 3). Die darauf vor dieser Region sich zusammenschließenden lateralen Kopffaltenseiten (das die Tergaloberfläche bildende Präantennalsegment, MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) beginnen die die embryonale Ventralseite überlappende Kopffalte zu bilden (Fig. 3b). Diese Falte kommt mit den Ocellenanlagen in Berührung, indem sie posteroventral weiterwächst

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



3a



3b

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

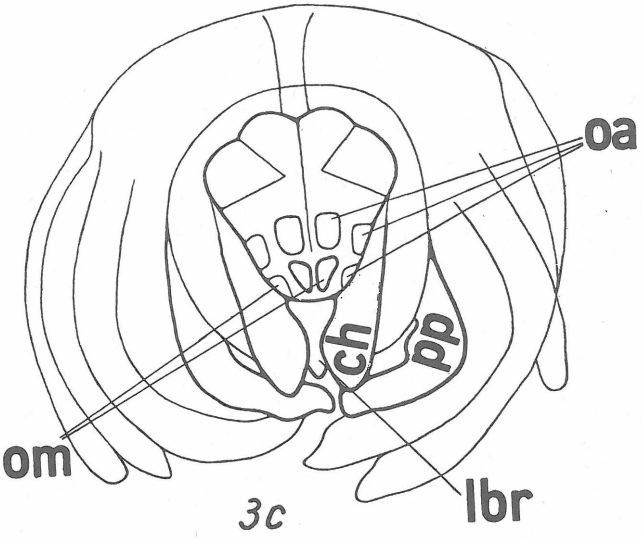


Fig. 3. Einzelne Stufen der Ocellen- und Stemmataentwicklung bei Land-Cheliceraten nach LAMBERT 1909 (vereinfacht und abgeändert). a — Frühstadium des Arachnidenembryos, Vorderende des Keimes (Ventralansicht); b — Stadium der Kopffaltenbildung des Arachnidenembryos (Ventralansicht); c — vollausgebildeter Arachnidenembryo vor dem Schlüpfen (Frontalansicht)

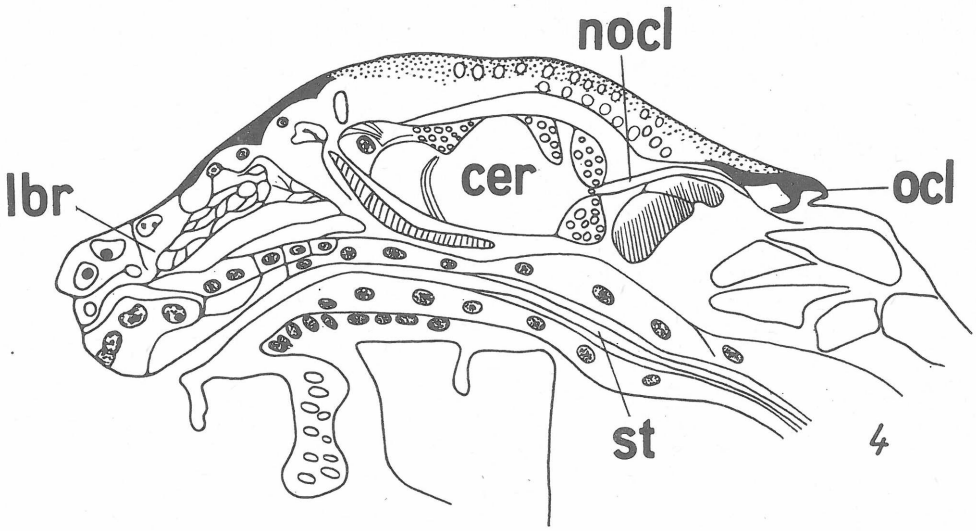


Fig. 4. Ocellen, Frontalorgane und Grenzen der Frontalregion bei Collembolen nach MARLIER 1941 (verändert). Medianschnitt durch den ausgebildeten Collembolenkopf, die vorderen und hinteren Grenzen der äußeren Frontalregion veranschaulichend

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(siehe KOWALEVSKY & SCHULGIN 1886, BRAUER 1895) und letztere mit sich zieht, die Ocellen mit der Außenfläche nach innen wendend. Im Berührungsgebiet mit den Ocellenanlagen verwandelt sich das Kopflappenektoderm in die Corneagenzellenschicht, welche die lichtbrechende Linsencuticula bildet (KOWALEVSKY & SCHULGIN 1886).

Demgegenüber bilden sich die Stemmata auf eine für Becheraugen ganz typische Weise, nämlich direkt im Ektoderm der Kopffalte. Für die weitere Entwicklung der beiden Organe wird die aus dem Kopffaltenektoderm entstehende Außenseite des vorderen Prosomaabschnittes herangezogen (siehe LAMBERT 1909, KAESTNER 1948—51, PROSS 1966, und andere). Schließlich wird die Verbindung mit entsprechenden Nervenzentren hergestellt. Leider ist die Entwicklungsmorphologie der Ocellensehmassen zur Zeit noch nicht genügend geklärt.

Es ist leicht ersichtlich, daß sich die unterschiedliche Entwicklung der Ocellen der Land-Cheliceraten auf die Xiphosuren zurückführen läßt (Fig. 1b, d). Die Medianaugen der Eurypteriden scheinen ebenso wie das Linsenauge der Xiphosuren gut entwickelt zu sein. Davon kann der Aufbau des Prosoma bei den Eurypteriden und dementsprechend die Einkrümmung ihrer morphologischen Körperachse überzeugen: beides ist bei den Xiphosuren identisch (STÖRMER, PETRUNKEVITSH, HEDGPETH 1955). Die Unterschiede in der Entwicklungsweise der Ocellen der Xiphosuren (sehr wahrscheinlich auch der Eurypteriden) und der rezenten Land-Cheliceraten sind mit einer erneuten Krümmung der morphologischen Körperachse der Cheliceraten verbunden, die mit dem Übergang zum Landleben erfolgte, und entsprechende morphologische Abwandlungen in der Entwicklung des vorderen Körperabschnittes (Kopffalte und anderes) mit sich brachte.

Die Medianaugen der Land-Cheliceraten werden aus einer Medianaugensehmasse innerviert, die im Zusammenhang mit den erwähnten Veränderungen der Kopfmorphogenese einen mehr oder weniger engen Kontakt mit den Medullae der optischen Ganglien und der optischen Nerven gewinnt. Jedes Medianauge wird auf diese Weise über ein optisches Ganglion mit den Stemmata seiner Seite verbunden (JOHANSSON 1933). Die aus den Ocellen zusammen mit den Stemmatanerven verlaufenden Nervenstränge münden in den Zentralkörper (JOHANSSON 1933, HANSTRÖM 1935, LEGENDRE 1959). Diese sekundäre Verbindung der Ocellennerven mit den Stemmatanerven ist gut bei den Opiliones zu erkennen: Wenn die Stemmata fehlen, bleiben auch ihre Nerven und Ganglien unentwickelt, und die Ocellen (Medianaugen) werden direkt vom Zentralkörper aus innerviert (HOLMGREN 1916). Das alles bestätigt die Homologie der Ocellen der Land-Cheliceraten mit denen der Xiphosuren und darüber hinaus mit den Ocellen der anderen Arthropoden.

Unter den Ateloceraten sind morphologische Gebilde, welche den Ocellen bei Crustaceen und Cheliceraten entsprechen können, nur von Collembolen, Archaeognathen und Pterygoten beschrieben. Nach HANSTRÖM (1940) und MARLIER (1941) gibt es bei den Collembolen einen rückgebildeten, unter der Cuticula und der Hypodermis liegenden „frontalen Stirnocellus", der neben den median zusammengerückten Antennenbasen liegt; außerdem existiert ein rückgebildeter „dorsaler Stirnocellus", der an dem Knick liegt, welcher die dorsale Kopffläche dieser Tiere von der occipitalen trennt (Fig. 4). Die dieses Gebilde versorgenden Nerven werden dem Ocellenzentrum zugeleitet (HANSTRÖM 1940, MARLIER 1941, PAULUS 1972). HANSTRÖM (1940) und MARLIER (1941) fanden Anzeichen für eine paarige Herkunft des „dorsalen Stirnocellus", dessen Nerv das Ocellenzentrum in zwei Wurzeln verläßt. HANSTRÖM (1940) vertrat die Ansicht, daß jedes dieser Gebilde ein Verschmelzungsprodukt zweier ursprünglich gesonderter Ocellen ist.

Obwohl weitere Untersuchungen ausstehen, nehmen wir an, daß bei den ursprünglichen Collembolen vier Ocellen vorhanden waren. Die Collembolen scheinen im Verlaufe der Evolution zwei Paare von Ocellen, ein ventrales Paar („frontaler Stirnocellus") und ein dorsales Paar („dorsaler Stirnocellus") gebildet zu haben. Sollte sich diese Annahme bestätigen lassen, so würde damit die Ocellenaggregation bei den Collembolen von der anderer Arthropoden-Gruppen scharf unterschieden sein.

Es ist bekannt, daß Archaeognathen und Pterygoten im Grunde drei Stirnocellen (Fig. 2j) haben. Dabei entsteht der „Medianocellus" in der Embryogenese als paarige Bildung; sie wird von einem Doppelnerv versorgt (PATTEN 1887, PACKARD 1898, REDIKORZEV 1900, ZAVŘEL 1902, LINK 1909, VON ALTEN 1910, CAESAR 1912, TILLYARD 1917, PFLUGFELDER 1936, HANSTRÖM 1940, WADA 1966). SEILER (1909) meinte, daß bei Eintagsfliegen (*Ephe-*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

mera)[3] der „Medianocellus" aus der Vereinigung von drei Ocellen hervorgeht. Dabei stützte er sich auf die Tatsache, daß sein Becher drei Nervenäste aufnimmt. LINK (1909) zeigte, daß sich in diesem Fall die aus dem „Medianocellus" abgehenden Äste in zwei ins Gehirn verlaufende Nerven vereinigen. Dieses Nervenpaar vom „Medianocellus" mündet in den Medianocellenglomerulus der Pars intercerebralis (HOLMGREN 1916).

Die Lateralocellen sind mit Einzelnerven versehen (HOLMGREN 1916, HANSTRÖM 1940); somit beträgt die Ocellengrundzahl für Insekten = 4 : 2 Lateralocellen und zwei Ocellen, die sich in den „Medianocellus" vereinigen. Aufbau und Innervation der Ocellen der Archaeognathen und der Pterygoten sprechen ganz deutlich für eine Homologie der vier Ocellen, wie sie auch für Crustaceen, Cheliceraten und Collembolen gefordert wurde. Die Verbindung der Ocellenanlagen mit dem Ektoderm der Frontalregion, wo sich, wie wir weiter sehen werden, die Neuroblasten der Pars intercerebralis bilden, wurde bei Pterygoten unzureichend untersucht (siehe MALZACHER 1968). Auf jeden Fall liegen die Ocellen bei den Isopteren in der Frontalregion des Keimes (MELNIKOV & BELJAEVA, in Vorbereitung).

Die sich auf die Entwicklung, den Bau und die Innervation von Ocellen bei verschiedenen Arthropoden-Gruppen beziehenden Befunde lassen somit die Schlußfolgerung zu: Die ursprünglichen Arthropoden haben vier selbständige, vom Ocellarzentrum der Pars intercerebralis innervierte Ocellen besessen. Diese vier Ocellen befanden sich in der Frontalregion des vordersten Abschnittes des Urarthropoden-Körpers.

Diese Schlußfolgerung über die Homologie der Ocellen aller Arthropoden vertraten auch HANSTRÖM (1931) und SHAROV (1966). Die acronale Zugehörigkeit dieser morphologischen Gebilde wurde von LEGENDRE (1959) und SHAROV (1966) für möglich gehalten. Es sei betont, daß sich die Theorie vom Bau des Arthropoden-Kopfes historisch so entwickelt hat, daß die Ocellen bei vergleichend-morphologischen Untersuchungen vernachlässigt blieben. Für HOLMGREN (1916) und HANSTRÖM (1928) — SNODGRASS (1938) galt die acronale Natur der Ocellen als etwas Selbstverständliches; denn nach einer lange vorherrschenden Meinung endete das Acron hinter den 1. Antennen („ersten Antennen"). Die theoretischen Ansichten von SIEWING (1963), die zur Zeit recht gewichtig sind, erhielten die Auffassungen von HOLMGREN — HANSTRÖM — SNODGRASS über die Zugehörigkeit der Facettenaugen zum Acron aufrecht; die Ocellen blieben dabei von den Überlegungen ausgenommen: SIEWING (1963), der sich nur auf fragmentarische Befunde von WEYGOLDT (1961) (siehe

Tabelle 1
Die Homologien der Arthropoden-Ocellen

Arthropoden-Gruppe	Zahl der Ocellen	Benennung der Ocellen in einzelnen Arthropoden-Gruppen	Innervation	Ontogenetischer Entwicklungsbereich
Mystacocarida	4	Ocellen	?	?
andere Crustacea	4	Becher des Naupliusauges	4 Nerven aus der dreiteiligen Nauplius-augensehmasse	vorderster medianer Ektodermbereich des Keimes
Xiphosura	4	Teile des Linsenauges	4 paarweise verlaufende Nerven aus 2 Linsenaugensehmassen	vorderster medianer Ektodermbereich des Keimes, in diesem Fall ventral gelegen
Land-Chelicerata	2	Medianaugen (Hauptaugen)	2 mit den optischen Nerven aus 2 Median-augensehmassen oder direkt aus dem Zentralkörper zusammengehende Nerven	vorderster medianer Ektodermbereich des Keimes, in diesem Fall dorsal und innerhalb gelegen
Collembola	4	frontaler Stirn-ocellus (2 Ocellen); dorsaler Stirnocellus (2 Ocellen)	2 jeweils mit einem Wurzelpaar im Ocellenzentrum versehene Nerven	— ?
Archaeognatha und Pterygota	4	2 Lateralocellen und paariger „Medianocellus"	2 vom Ocellenzentrum ausgehende einzelne Lateralocellennerven und ein paariger Nerv des Medianocellus	vorderster medianer Ektodermbereich des Keimes

[3] Es ist notwendig zu sagen, daß bei Eintagsfliegen eine Abänderung des typischen Ocellenaufbaues vorliegt: Die Ocellenlinse wird von speziellen durchsichtigen Ektodermzellen, nicht aber von lichtbrechender Cuticula gebildet (HESSE 1901). Andere Sonderbildungen des Ocellenaufbaues wurden bei Lepidopteren- und Neuropteren-Puppen geschildert (LINK 1908).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

auch MALZACHER 1968) stützte, schrieb sie dem morphologisch 1. Segment zu. Wir werden auf diese Fragen noch zurückkommen.

Homologieverhältnisse der Arthropoden-Ocellen sind in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

B. Die Frontalorgane

Die meisten Arthropoden haben in der einen oder anderen Form Frontalorgane (CLAUS 1863, 1873, NOVIKOFF 1905, 1906, HOLMGREN 1916, HANSTRÖM 1924—1940, siehe auch JOHANSSON 1933, LEGENDRE 1959, ELOFSSON 1965, 1966a, b, 1971 und andere). Sie stellen spezifische Gebilde dar, die in der Kopffrontalregion der Vertreter der verschiedenen Arthropoden-Gruppen liegen. Morphologisch bestehen sie aus Gruppen von Uni- oder Bipolarzellen (HANSTRÖM 1931, 1933, 1934, 1937, 1940, GICKLHORN 1930a, b, ELOFSSON & LAKE 1971), welche sich als solche beziehungsweise deren distale Axone in dem äußeren Ektoderm der Frontalregion befinden; man darf sie daher für irgendwelche Sinnesgebilde halten. Die Frontalorgane werden von Nervenzentren der Pars intercerebralis innerviert, im typischen Fall vom selben Gehirnzentrum, das auch die Ocellen versorgt.

Die Frontalorgane der Arthropoden wurden am eingehendsten von HANSTRÖM (1931, 1933, 1940) erforscht. Nach HANSTRÖM können die Arthropoden folgende Frontalorgane in der einen oder anderen Form haben:

1) ein Paar „dorsale" oder „laterale", ursprünglich aus dem Ocellenzentrum innervierte Organe, die im Evolutionsverlauf infolge funktioneller Vereinigung mit dem Neurohämalsystem Lage oder Innervation verändern konnten; bei Crustaceen geschah nach HANSTRÖM die Verlegung der „dorsalen" Frontalorgane, die zum Bestandteil der X-Organe wurden, auf die Augenstiele, und ihre Nerven begannen in die Medullae terminales einzudringen; bei Thysanuren und Pterygoten verbanden sich ihre Nerven nicht direkt mit dem Ocellenzentrum, sondern sie bildeten Synapsen mit den Nervi corporis cardiaci I, die in die Ganglia pharyngea = Corpora cardiaca einmünden;

2) das unpaare „mediane" oder „ventrale" Frontalorgan, dessen paariger Nerv im typischen Fall ins Ocellenzentrum verläuft. HANSTRÖM homologisierte das „ventrale" Frontalorgan mit dem unpaaren Fühler, die paarigen „dorsalen" oder „lateralen" mit den paarigen Fühlern der Anneliden. Die Palpen der Anneliden betrachtete dieser Forscher als Homologa der 1. Arthropoden-Antennen, was in Verbindung mit der Homologie der Anneliden-Antennen seine Theorie stützte.

Dieses recht einfache und auf seine Art logische Schema von HANSTRÖM stieß anfänglich auf ernsten Widerspruch. Dieser führte zur heutigen theoretischen und terminologischen Verworrenheit in den Fragen, die an die Frontalorgane der Arthropoden anknüpfen. Eine Reihe von Autoren (zum Beispiel DAHL 1952, ELOFSSON 1966), die dem HANSTRÖMschen Schema folgten, verneinte sogar die Existenz jener Gebilde, die durch Ocellenzentren innerviert werden und folglich als mögliche Homologa der Frontalorgane gedeutet werden: zum Beispiel die lateralen Frontalorgane bei den Copepoden nach GICKLHORN (1930) = „lateral frontal nerves" nach LOWE (1936), ferner das zweite mit einem Sondernervenpaar am zweiteiligen Rostrum versehene Setaepaar bei den Mystacocariden nach DAHL (1952).

Erst vor kurzem versuchte DAHL (1965) auf Grund neuer morphologischer Befunde den Widerspruch zu HANSTRÖM zu beheben, indem er die Homologa der X-Organe von den Homologa der dorsalen Frontalorgane trennte, was unseres Erachtens im großen und ganzen gerechtfertigt ist.

Der erwähnte Widerspruch entstand auf folgende Weise: bei den Vertretern der Noto- und Conchostraken, deren Frontalorgane HANSTRÖM in seiner grundlegenden Arbeit (1931) theoretisch untersuchte, wurden von verschiedenen Autoren (CLAUS 1873, NOVIKOFF 1905, WENKE 1908, HOLMGREN 1916 und andere) unter Frontalorganen verschiedene Gebilde beschrieben, für die vorerst neutrale Namen vergeben wurden: unterocellares Frontalorgan (NOVIKOFF 1905), oberocellares unpaares Frontalorgan oder paarige Frontalorgane (NOVIKOFF 1905, HOLMGREN 1916); es gibt auch Angaben über die Existenz eines Paares isolierter nebenocularer Frontalorgane (CLAUS 1873, WENKE 1908).

Es fällt indessen auf, daß die Lage dieser Organe bei Noto- und Conchostraken mit dem HANSTRÖMschen Schema nicht übereinstimmt. Um diesem Widerspruch aus dem Weg zu

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

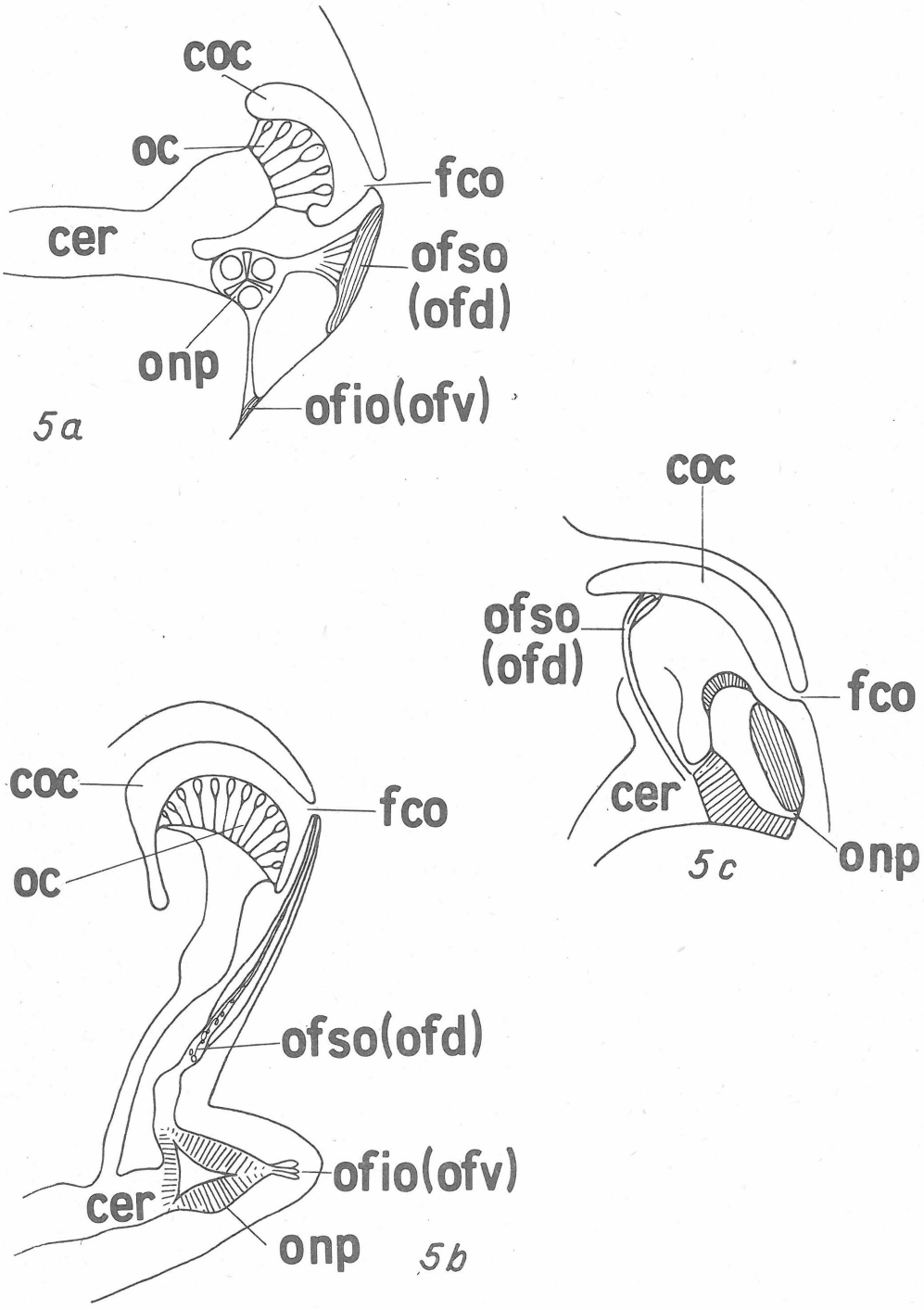


Fig. 5. Frontalorgane und anliegende Kopfgebilde bei Euphyllopoden nach NOVIKOV 1905 (vereinfacht). a – Frontalorgane von *Lynceus* (*Limnetis*); b – Frontalorgane von *Limnadia*; c – Frontalorgane von *Lepidurus* (*Apus*)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

gehen, machte HANSTRÖM (1931, S. 102—103) folgende Annahme: Die Frontalorgane, deren ursprünglicher Zusammenhang mit dem Naupliusauge nicht bezweifelt werden kann, liegen auch bei der Gattung *Lepidurus* ungewöhnlich weit hinten; bei *Branchipus*, *Tanymastix* und *Artemia* hat das unpaare ventrale Frontalorgan (unterocellares Frontalorgan) seine ursprüngliche Lage vor dem Naupliusauge, die auch unter den Conchostraken bei *Lynceus* (*Limnetis*) (Fig. 5a) und anderen Arten vorkommt; bei *Limnadia* (Fig. 5b: medianer Teil des oberocellaren Frontalorgans) beginnt eine Verlagerung des Frontalorgans, die später bei *Lepidurus* (oberocellares Frontalorgan in Fig. 5c) vollzogen ist. Bei *Limnadia* liegt nämlich das unpaare, hier in zwei Partien geteilte Frontalorgan hinter dem Naupliusauge und endet in der Vorderseite der Augenkammeröffnung (Fig. 5b), und bei *Lepidurus* schließlich findet man dasselbe Organ auch hinter dem Naupliusauge, aber noch weiter hinten und in der Augenkammer selbst (oberocellares Frontalorgan in Figur 5c). Das dorsale paarige Frontalorgan (oberocellare Frontalorgan) liegt bei Anostraken jederseits des Naupliusauges, so auch bei *Lynceus* (*Limnetis*) und *Limnadia* (Fig. 5a, oberocellare Frontalorgane; Fig. 5b, laterale Teile des oberocellaren Frontalorgans), bei der letztgenannten Gattung jedoch an der Vorderseite der Augenkammeröffnung. Bei *Lepidurus* aber liegt es weiter hinten, ist auch im Verhältnis zu *Lynceus* (*Limnetis*) von rudimentärer Größe und endet in der Hypodermis der Augenkammer zwischen den hinteren inneren Enden der Komplexaugen (nebenoculare Frontalorgane). Ein Vergleich der Abbildung 9 bei HANSTRÖM (unsere Fig. 5) mit der hier gegebenen Beschreibung der verschiedenen Lage des Frontalorgankomplexes von *Lepidurus* zeigt, wie weit nach hinten sowohl das Naupliusauge als auch die Frontalorgane bei der letztgenannten Gattung verlagert sind.

Abgesehen davon, daß eine so markante Lageveränderung der Frontalorgane innerhalb der Phyllopoden sehr unwahrscheinlich ist — da sie auch bei anderen Arthropoden, nur in schwächerem Ausmaß auftritt — im Gegensatz zu erheblichen Verlagerungen, denen andere Kopfstrukturen ausgesetzt sind, sei auch betont, daß das HANSTRÖMsche Schema einen versteckten, aber gewichtigen Fehler aufweist.

Die Frontalorgane von *Lynceus* (*Limnetis*), die auf unserer Figur 5a dargestellt werden (HANSTRÖM 1931, Abb. 9) und *Limnadia* (l. c., Abb. 8, unsere Fig. 5b) wurden von NOVIKOFF (1905) beschrieben. Wenn ein Übergang des „unpaaren, medianen" Frontalorgans aus der unterocellaren (bei *Lynceus*) in die oberocellare (bei *Limnadia*) Lage tatsächlich geschehen wäre, so hätte bei *Limnadia* nichts vorliegen können, was dem Frontalorgan unter dem Naupliusauge entsprochen hätte. NOVIKOFF beschrieb und stellte im Grunde genommen jedoch ein unterocellares Frontalorgan bei *Limnadia* dar (1905, Fig. 3, siehe auch HANSTRÖM 1931, Abb. 8). HANSTRÖM (1931, Abb. 8) ließ diese Struktur auf seinem Schema unberührt, bezeichnete sie überhaupt nicht und besprach diesen Teil der Beschreibung und Abbildung von NOVIKOFF (1905) in seinem Text gar nicht. Ein Vergleich unserer Figuren 5b und 5a, die NOVIKOFFS (1905) Figur 3 und Figur 5 sowie HANSTRÖMS (1931) Abbildungen 8 und 9 entsprechen, macht ersichtlich, daß die unterocellaren und oberocellaren Frontalorgane von *Limnadia* und *Lynceus* sowohl der Lage nach gegenüber den Naupliusaugen, als auch bezüglich der Vorderseite der Augenkammer einander entsprechen. Folglich betrachtete HANSTRÖM (1931) irrtümlicherweise dasselbe oberocellare Frontalorgan von *Lynceus* und *Limnadia* (Conchostraca) bei *Lynceus* als ein „dorsales, paariges" und bei *Limnadia* als ein „medianes, unpaariges", „ventrales" (!) Frontalorgan.

Ehe wir zur vergleichenden Analyse der Entwicklungsmorphologie, des definitiven Baues und verschiedener Lageveränderungen der Frontalorgane der Arthropoden übergehen, sei erwähnt, daß, isoliert betrachtet, weder der Bauplan (Paarigkeit oder Unpaarigkeit) noch die Lage eines Frontalorgans eine Möglichkeit für die richtige Homologisierung bietet. Nur die Vollständigkeit der vorliegenden Untersuchungsergebnisse über Entwicklung, Aufbau und Lagebeziehungen aller Frontalorgane der Repräsentanten einer Arthropoden-Gruppe im Vergleich mit den anderen Gruppen kann uns der Aufklärung dieser Frage näher bringen. Da wir das Schema von HANSTRÖM aufgeben mußten, stellten wir die Arbeitshypothese auf, daß die Arthropoden drei Paare von Frontalorganen besitzen: dorsale (oberocellare), ventrale (unterocellare = ein äußerlich oft unpaares, ventrales Frontalorgan, das in den meisten Fällen dem Schema von HANSTRÖM entspricht, sowie laterale (nebenoculare) Frontalorgane.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

a. Dorsale Frontalorgane

Als dorsale Frontalorgane werden hier jene in Betracht gezogen, die ursprünglich (bei Crustaceen) ungefähr auf einer Ebene mit den Naupliusaugen liegen. Die dorsalen Frontalorgane werden von Laterallappen des Ocellenzentrums aus zusammen mit den Lateralbechern des Naupliusauges innerviert. Sind noch weitere Frontalorgane vorhanden, so liegen die dorsalen gegenüber den ventralen Organen mehr lateral und dorsal, gegenüber den lateralen Organen mehr median.

Unsere vergleichende Betrachtung der dorsalen Frontalorgane der Arthropoden beginnen wir am besten mit der Besprechung der schon erwähnten oberocellaren Frontalorgane der Concho- und Notostraken; denn es wurden bei den Vertretern dieser Gruppen noch zwei andere Paare von Frontalorganen entdeckt. Die dorsalen Frontalorgane dieser Tiere sind in paariger Gestaltung an den Seiten des Naupliusauges oder unpaar an der Vorderseite der Augenkammeröffnung zu finden (siehe NOVIKOFF 1905, HOLMGREN 1916, DAHL 1959). ELOFSSON (1966b) beschreibt dieselbe Struktur als „posterior medial frontal organ". Die dorsalen Frontalorgane der Notostraken werden durch die sensorischen Glomeruli innerviert („nauplius eye centre" — DAHL 1959, 1965). Sie entwickeln sich aus der „frontal growth zone" = embryonale Frontalregion (DAHL 1959). Die Anordnung dieser Organe im Epithel läßt ihre sensorische Funktion vermuten, ihr Charakter bleibt aber ungeklärt.

Da DAHL (1952) die Innervation der Setae im Rostrum der Mystacocariden durch das Ocellarzentrum nur vermutete, kann ihre Homologie mit den Frontalorganen auch nur mit einem Einwand akzeptiert werden. DAHL (1952) homologisierte ein mit nicht verzweigten Nerven versorgtes laterales Paar Setae mit „dorsalen" Frontalorganen im HANSTRÖMschen Sinne und zwei mediane Paare Setae im Rostrum der Mystacocariden (mit unverzweigten Nerven) mit einem „medianen" „unpaaren" (!) Frontalorgan (siehe Fig. 6a).

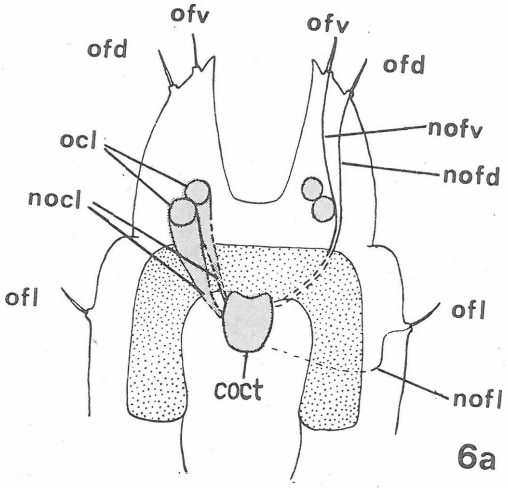
Von dem in dieser Arbeit dargelegten Standpunkt aus läßt sich ein viel einsichtigeres Anordnungsschema der Frontalorgane der Mystacocariden vereinbaren. Diese sehr primitiven Crustaceen besitzen sowohl laterale Frontalorgane = „dorsale" Frontalorgane nach DAHL (1952), als auch dorsale Frontalorgane = ein laterales Paar Setae im Rostrum, und schließlich ventrale Frontalorgane = das „medianste" Setaepaar. Künftige Untersuchungen der Mystacocaridenmorphologie werden zeigen, inwieweit diese Ansicht zutrifft.

Recht kompliziert und verworren ist die Frage nach den dorsalen Frontalorganen der Anostraken. Verschiedene Forscher entdeckten bei Vertretern dieser Gruppe an beiden Seiten des Naupliusauges (beziehungsweise an den Augenstielbasen bei Formen, die solche besitzen) liegende Bildungen, die als „dorsale" Frontalorgane oder als X-Organe (Homologa der SPX-Organe der Malacostraken, siehe Seite 56) im HANSTRÖMschen Sinne gedeutet wurden. Etwas vorgreifend möchten wir darauf hinweisen, daß, wenn diese Strukturen den SPX-Organen der Malacostraken homolog sind, es sich um Homologa der lateralen Frontalorgane (in unserem Sinne) der Notostraken, Malacostraken und anderer Arthropoden handelt. Die dorsalen Frontalorgane stellen nämlich ein Sonderpaar der Frontalorgane gemäß unserer Hypothese dar. Daraus folgt, daß sich einige auf verschiedene Weise angeordnete Strukturen des Anostrakenkopfes als laterale oder dorsale Frontalorgane (die den oberocellaren oder nebenocellaren Frontalorganen der Noto- und Conchostraken homolog sind) erweisen können.

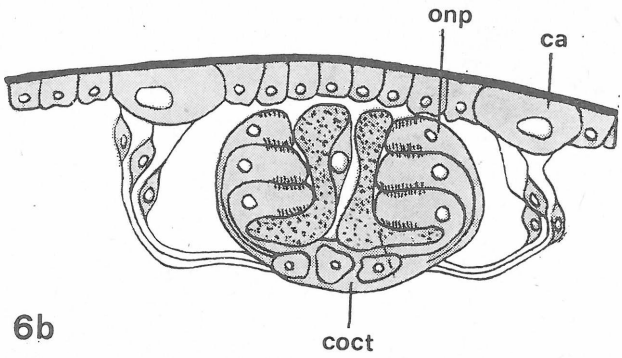
HANSTRÖM (1931, Abb. 14, unsere Fig. 6b) beschrieb bei *Tanymastix stagnalis* (Anostraca) eine an den lateralen Becherseiten des Naupliusauges liegende Struktur. Sie besteht aus einer mit distalen Axonen verbundenen Epithelzelle (1), die von einer Gruppe von Bipolarneuronen abgeht (2), welche wiederum auf einer Ebene und posterolateral zu den lateralen Naupliusaugenbechern liegen; proximale Axone dieser Neurone verlaufen zur Naupliusaugensehmasse. Bei *Tanymastix* wurden die Bestandteile (1) und (2) von CLAUS (1886) und NOVIKOFF (1905) beschrieben. HANSTRÖM (1931) erkannte auf das Vorhandensein einer identischen Struktur bei *Artemia*. Es genügt, die HANSTRÖMsche (1931) Abbildung 14 (unsere Fig. 6b) und die Figur 2 von ELOFSSON und LAKE (1971) (unsere Fig. 6c) miteinander zu vergleichen, um sich zu überzeugen, daß das von ELOFSSON & LAKE (1971), siehe auch RASMUSSEN (1971, „X-Organ"), ultrastrukturell untersuchte Organ bei *Artemia* und das, was HANSTRÖM bei derselben Gattung und bei *Tanymastix* (1931) beschrieben hatte, eine und dieselbe Struktur ist. ELOFSSON & LAKE (1971) fanden in die-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

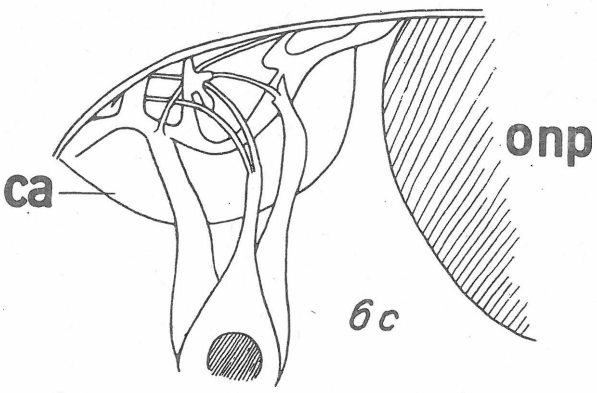
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



6a



6b



6c

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

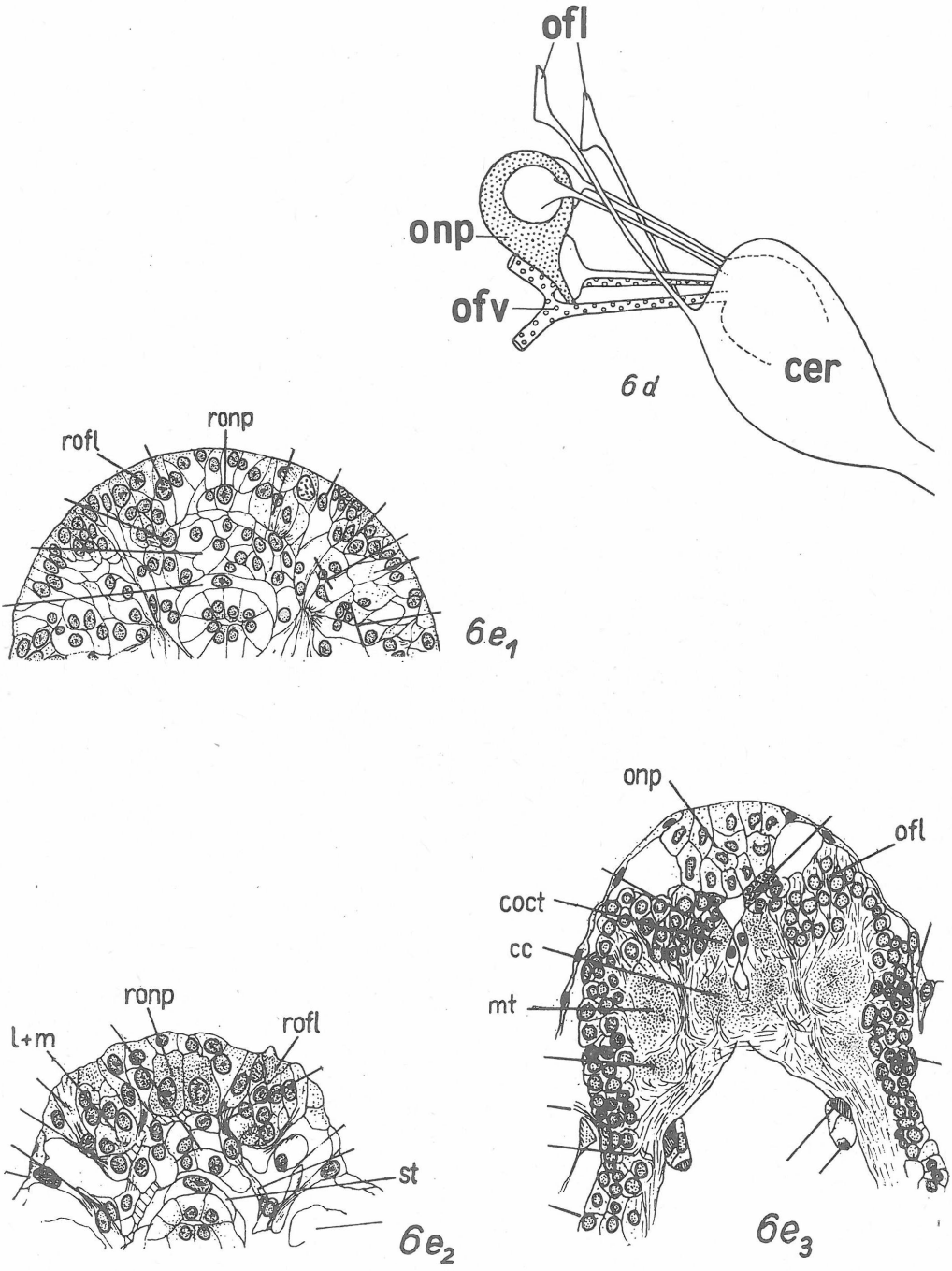


Fig. 6. Frontalorgane bei Mystacocariden und Anostraken. a — setae-tragende Frontalorgane der Mystacocariden; b — dorsale Frontalorgane der Anostraken (*Tanymastix*) nach HANSTRÖM 1931, Fig. 14; c — wie bei 6b („cavity receptor organ") nach ELOFSSON & LAKE 1971; d — laterale Frontalorgane der Anostraken (*Branchinecta*), „X-Organe" nach ELOFSSON 1966b; e_{1-3} — einige Entwicklungsstadien der lateralen Frontalorgane der Anostraken (*Artemia*) nach BENESCH 1969

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sem von ihnen als „cavity receptor organ" bezeichneten Organ (Fig. 6c) folgende Bestandteile: 1. eine große Epithelzelle („accompanying cell"), welche die distalen Axone besitzt, 2. eine Gruppe von Bipolarneuronen, lateral zum Naupliusauge. Eine Stelle, wo die proximalen Axone dieser Neuronen enden, ist von den Autoren nicht gefunden worden. Sie vermuten diese in den Medullae terminales.

Für uns ist wichtig, daß nach ELOFSSON & LAKE (1971) die Anordnung des „cavity receptor organ" auf der Ebene der Naupliusaugenbecher erfolgt und gemäß 1. und 2. mit dem Aufbau der dorsalen Frontalorgane nach HANSTRÖM (1931) zusammenfällt. Es sei betont, daß NOVIKOFF (1905), HANSTRÖM (1931) und ELOFSSON & LAKE (1971), die Entdecker dieser Organe bei den Anostraken, erwachsene Tiere untersucht haben. Es wird hierauf noch zurückzukommen sein.

Wenn wir alle diese Befunde zusammenfassen, kommen wir zu der Schlußfolgerung, daß die dorsalen Frontalorgane der Anostraken denen anderer Phyllopodengruppen und aller übrigen Arthropoden homolog sind.

Einige Autoren erwähnten unter dem Namen „dorsale Frontalorgane" (MENON 1962, HENTSCHEL 1965) oder X-Organe (ELOFSSON 1966b, BENESCH 1969) bei Vertretern der Anostraken eine unseres Erachtens ganz andere Struktur (Fig. 6d). Die hier zur Diskussion stehenden Organe zeigen eine sehr starke Entwicklung bei Larven (MENON 1962, BENESCH 1969), werden dann aber weitgehend rückgebildet, so daß man sie bei erwachsenen Anostraken nicht mehr finden kann[4] — MENON (1962). HENTSCHEL (1965) und ELOFSSON (1966b) aber beschrieben diese Organe nur bei erwachsenen Tieren.

Im Gegensatz zu den besprochenen echten dorsalen Frontalorganen haben die von den genannten Autoren untersuchten Organe keine Nervenverbindungen mit dem Ocellenzentrum, oder die Hinweise auf diese Verbindungen fehlen (HENTSCHEL 1965, BENESCH 1969; siehe auch MENON 1962). Auf der anderen Seite gibt es Angaben über ihre Verbindung mit den Medullae terminales (BENESCH 1969). Ein Teil der proximalen Axone dieser Organe endet in jener Neurosekretzellengruppe, die zwischen den sensorischen Glomeruli und den Medullae terminales liegt (siehe MENON 1962, HENTSCHEL 1965, auch BENESCH 1969); ein anderer Teil mündet in die Medullae terminales selbst ein (BENESCH 1969), die eigene Neurosekretzellen haben (siehe MENON 1962).

Der Aufbau dieser „dorsalen Frontalorgane" oder X-Organe mitsamt ihrer Anordnung gegenüber dem Naupliusauge unterscheidet sich erheblich von dem der echten dorsalen Frontalorgane der Anostraken. Bei den ersteren ist eine große Epithelzelle von „ganglion cells" umgeben (MENON 1962). Von diesen ziehen distale Axone der Neurosekretzellen, die zwischen der Naupliusaugensehmasse und den Medullae terminalis liegen (MENON 1962, HENTSCHEL 1965), zum Gehirn.

Aus den Befunden von BENESCH (1969) ist ersichtlich, daß sich die Epithelabschnitte dieser Organe nicht an die Wände der Lateralbecher des Naupliusauges anschließen, sondern sich „lateral" befinden, sogar schon beim Embryo mit überhaupt nur wenigen Zellen (Abb. nach BENESCH 1969, unsere Fig. 6e). Figur 24 bei ELOFSSON (1966b) und unsere Figur 6d, welche die Rekonstruktion dieser Organe bei einem Vertreter der Anostraken (*Branchinecta*) in Beziehung zum Naupliusauge darstellt, zeigen, daß die besprochenen Epithelenden etwas dorsaler liegen als die der echten dorsalen Frontalorgane der Anostraken (vergleiche Fig. 6d mit Fig. 6c) — die hier dargestellten Strukturen liegen nicht in einer Ebene! Die von MENON (1962), HENTSCHEL (1965), ELOFSSON (1966b) und BENESCH (1969) beschriebenen morphologischen Strukturen können daher den dorsalen Frontalorganen, wie sie NOVIKOFF (1905), HANSTRÖM (1924a, 1931), ELOFSSON & LAKE (1971) beschrieben haben, nicht entsprechen. Wir werden sie weiterhin den lateralen Frontalorganen der übrigen Arthropoden homolog setzen.[5]

Die dorsalen Frontalorgane der Copepoden wurden von HANSTRÖM (1924a), GICKLHORN (1930a, b), LOWE (1936), DAHL (1953) (siehe auch CLAUS 1863, ESTERLY 1908) untersucht. Ihre Nerven verlaufen in das Ocellenzentrum (HANSTRÖM 1924a, 1931; LOWE 1936). DAHL

[4] Dieser Umstand bedingt im wesentlichen die Interpretationsschwierigkeiten der Anostraken-Frontalorgane. Jeder Deutung sollte eine eingehende Untersuchung der Entwicklung der Frontalorgane bei diesen Tieren vorangehen.

[5] Die bei Cladoceren (LEDER 1914 und andere), Cirripediern (KAURI 1962 und andere) und Brachyuren (ELOFSSON 1966b) beschriebenen Frontalorgane werden in unserer Abhandlung nicht analysiert. Wir halten sie für nicht hinreichend bekannt, um unter anderem die Frage beantworten zu können, ob sie dorsale oder ventrale Frontalorgane sind, und infolgedessen für schwer deutbar.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(1965) und ELOFSSON (1966b) waren geneigt, diese Frontalorgane als „X-Organe" zu betrachten, wobei sie auf die von DAHL (1965) in ihnen entdeckten Spuren einer neurosekretorischen Tätigkeit hinwiesen. Diese Neurosekretion ist aber, wie wir sehen werden, keineswegs auf die X-Organe (und ihre Teile, die lateralen Frontalorgane) beschränkt. ELOFSSON (1971) selbst gab später diese Deutung auf und bezeichnete die dorsalen Frontalorgane der Copepoden als Chemorezeptoren (siehe auch GICKLHORN 1930). Aus der Abhandlung von ELOFSSON (1971) ergibt sich ganz deutlich, daß diese Frontalorgane recht komplizierte Sinnesorgane darstellen (siehe auch DUDLEY 1972), die aus der Seta („first unit" — wahrscheinlich ein Mechanorezeptor), dem „cavity receptor organ" („second unit" — wahrscheinlich ein Chemoreceptor) und dem wahrscheinlich neurosekretorischen „Organ von Bellonci" („third unit") bestehen.

Die Existenz der dorsalen Frontalorgane bei den Malacostraken, die sich nach DAHL (1957) und ELOFSSON (1963, 1965, 1966a) etwas ventral liegend, oft median zusammenschließen (HANSTRÖM 1931, 1933, 1934), kann für erwiesen gelten, wenn auch ihre Topographie einer Präzisierung bedarf. Obwohl oft voneinander isolierte Paare der Frontalorgane vorliegen (siehe HANSTRÖM 1934, S. 135), beschrieb der genannte Autor die dorsalen Frontalorgane der Decapoden unter dem Namen „medianes Frontalorgan", wohl auch im Hinblick darauf, daß bei den Decapoden auch laterale Frontalorgane = SPX-Organe (siehe S. 56) existieren. Die dorsalen Frontalorgane werden durch das Ocellenzentrum innerviert (HANSTRÖM 1931, 1933; DAHL 1957).

Die bei Mysidaceen beschriebenen Frontalorgane (HANSTRÖM 1933, 1947 — *Eucopia*: „medianes Frontalorgan"; ELOFSSON 1965 — *Boreomysis*: „ventral frontal organs") sind unseres Erachtens als dorsale Frontalorgane anzusehen. HANSTRÖM und ELOFSSON homologisierten diese Organe mit ventralen („medianen" nach HANSTRÖM) Frontalorganen anderer Crustaceen, wobei sie ausschließlich deren Tendenz zum Zusammenschluß zu einem äußerlich unpaaren Gebilde (HANSTRÖM) und deren Lage (ventral vom Naupliusauge) heranzogen (HANSTRÖM, ELOFSSON). Beide Erscheinungen können jedoch sekundär begründet sein. Außerdem gibt es indirekte Gründe, die bei den Peracariden und den Decapoden das Vorkommen von ventralen Frontalorganen in besonderer Form vermuten lassen. Davon soll im weiteren die Rede sein.

Das Gesagte gilt wohl auch für die bei Stomatopoden (*Squilla*) von HANSTRÖM (1947) als „medianes" Frontalorgan (siehe auch ELOFSSON 1965 — „ventral frontal organs") beschriebenen Organe, welche denen der Mysidaceen sehr ähnlich sind. Es ist bemerkenswert, daß GRÄBER (1933) und WALKER (1935) bei Isopoden ein durch ein Nervenpaar mit dem Gehirn verbundenes unpaares Organ erwähnten, das dem äußerlich unpaaren dorsalen Frontalorgan der Mysidaceen[6] entspricht.

Den dorsalen Frontalorganen der Xiphosuren lassen sich „ventrale Hautnerven" zuordnen, die von HANSTRÖM (1926b, 1929; siehe auch PACKARD 1880, Seite 30) beschrieben worden sind. Diese Nerven verlaufen median von den „lateralen Riechnerven" (siehe JOHANSSON 1933), sie münden in die Pars intercerebralis ein und enden, soweit unsere Figur 7 zu urteilen erlaubt, in unmittelbarer Nähe von den Linsenaugensehmassen. Die „ventralen Hautnerven" wenden sich den letzteren zu von den lateralen Seiten her. Die besprochenen Nerven wurden von JOHANSSON (1933), der die Gehirnentwicklung bei Xiphosuren untersucht hatte, nicht erwähnt. Wahrscheinlich bilden sich die Epithelstrukturen, welche von diesen Nerven versorgt werden, erst in späteren Stadien der Xiphosurenontogenese aus. Die Annahme, daß die HANSTRÖMschen „ventralen Hautnerven" dorsale Frontalorgane sind, kommt den wirklichen Befunden über die Frontalorgane der Xiphosuren entgegen.

Dorsale Frontalorgane wurden bei Cheliceraten nicht gefunden. Darum gehen wir zu den entsprechenden Bildungen bei anderen Arthropoden-Gruppen über.

Die Zygentomen besitzen nach HANSTRÖM (1940), CAZAL (1948), CHAUDONNERET (1950), DE LERMA (1951), GABE (1953) dorsale Frontalorgane X[7], die denen der niederen Crustaceen homolog sind. Diese Organe liegen vor der Pars intercerebralis über dem Gehirn. Ihre Nerven münden dorsal ins Gehirn ein und verbinden sich in der Pars intercerebralis

[6] Von großem Interesse wäre eine Untersuchung, die sich mit den sogenannten Statozysten von *Cumacea* befaßt, da diese topographisch an die vereinigten dorsalen (oder gar lateralen?) Frontalorgane einiger Decapoden und Peracariden erinnern (siehe OELZE 1931).

[7] Dorsale (paarige) Frontalorgane der Zygentomen, Archaeognathen und Pterygoten decken sich im HANSTRÖMschen und in unserem Sinne.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

mit den Nervi corporis cardiaci I. Die letzteren durchdringen die Gehirnmasse und enden in den Ganglia pharyngea = Corpora cardiaca. Die dorsalen Frontalorgane der Zygentomen werden so Teil des neurosekretorischen Systems (HANSTRÖM 1940, WATSON 1963 und andere), und es ändert sich vermutlich damit die Struktur ihrer Nervenverbindungen. Trotz dieser Veränderungen ist ihre Homologie mit den dorsalen Frontalorganen der übrigen Arthropoden kaum zu bezweifeln: Ihre Lage, ihr Nervenverlauf und daß bei den Vertretern dieser Gruppe ein ventrales Frontalorgan vorhanden ist, dessen paariger Nerv ventral in die Pars intercerebralis mündet, reichen für eine Homologisierung jedoch nicht aus.

Die dorsalen Frontalorgane der Archaeognathen stellen zwei Zellengruppen dar, die dem Gehirn frontal anliegen und an das Neurohämalsystem wie bei den Zygentomen Anschluß finden. Mit ihnen sind die Nervi corporis cardiaci I verbunden (HANSTRÖM 1940, CAZAL 1948, GABE 1953, BITSCH 1963, BART 1963). HANSTRÖM (1940) und BITSCH (1963) konstatierten einen sehr wesentlichen Umstand in bezug auf die Nervenverbindungen der Frontalorgane der Archaeognathen: Die Nervi cardiaci I verlaufen nicht ununterbrochen aus den dorsalen Frontalorganen bis zu den Corpora cardiaca. Nach ihrer Überkreuzung in der Pars intercerebralis treten die Nerven der dorsalen Frontalorgane in synaptische Verbindung mit den Nervi corporis cardiaci I (N.c.c. I).

Nach BART (1963) sind die dorsalen Frontalorgane der Archaeognathen mit dem Ocellenzentrum verbunden. Dies ist ein wichtiger Beweis dafür, daß sie denen anderer Arthropoden entsprechen. Aus Angaben von HANSTRÖM (1940) geht hervor, daß die dorsalen Frontalorgane der Archaeognathen eine Mittelstellung in der morphogenetischen Reihe: Zygentoma → Archaeognatha → Pterygota einnehmen.[8] In der Tat liegen diese Organe bei den Zygentomen über dem Gehirn und verbinden sich mit ihm durch Nerven; bei einem Teil der Archaeognathen liegen sie auch über dem Gehirn oder, was sehr wesentlich ist, jedes dorsale Frontalorgan liegt teils über, teils im Gehirn (BART 1963); bei anderen Vertretern der Archaeognathen versenken sie sich jedoch ganz in die Pars intercerebralis (HANSTRÖM 1940) und werden so praktisch identisch mit den beiden entsprechenden medianen Neurosekretzellengruppen (NSG I) in der Pars intercerebralis (im „Protocerebrum") der Pterygoten. Interessant ist, daß nach einigen Befunden die NSG I der Pterygoten Nervenverbindungen mit anderen Strukturen der Pars intercerebralis haben (WILLEY 1961, BROUSSE-GAURY 1971). Die Homologie der medianen NSG I der Pterygoten mit den dorsalen Frontalorganen der Archaeognathen und der Pterygoten findet sowohl in der engen Beziehung mit den N.c.c. I, als auch in der histochemischen Ähnlichkeit der sie bildenden Zellen ihre Bestätigung (GABE 1953).

DAHL (1965) schlug vor, die dorsalen Frontalorgane der Thysanuren sowohl mit dem Medianpaar der NSG I, als auch mit dem an den Lateralgrenzen der Pars intercerebralis der Pterygoten liegenden Paar Neurosekretgruppen II (die N.c.c. II absendenden NSG II) zu homologisieren. HANSTRÖM (1953) und DAHL (1965) homologisierten die dorsalen Frontalorgane der Thysanuren und beide Paare der NSG der Pterygoten (NSG I und NSG II) mit den X-Organen der Crustaceen. Sie begründeten dies damit, daß alle diese Gebilde Neurosekretalorgane mit ähnlicher Funktion sind. Das letztere Kriterium kann für eine konkrete Homologisierung jedoch nicht benutzt werden; denn die Umwandlung von Sinnesorganen in neuro-endokrine Drüsen ist im Tierreich weit verbreitet (siehe BARRINGTON 1963 und andere). Nach HANSTRÖM (1953) und DAHL (1965) wären dieselben Frontalorgane der Thysanuren jenen zwei abgesonderten Paaren von Zellansammlungen (NSG I und NSG II) der Pterygoten homolog, zu denen zwei einzelne Nervenpaare (N.c.c. I und N.c.c. II) ziehen. Da die Thysanuren aber auch NSG II mit von ihnen abgehenden N.c.c. II haben (YASHIKA 1960, WATSON 1963 und andere), die denen der Pterygoten identisch sind, ist der Widerspruch in der Homologie von HANSTRÖM (1953) und DAHL (1965) ganz offensichtlich. Auf die Frage, inwieweit Beziehungen zwischen den (SP) X-Organen der Crustaceen und den NSG II der Zygentomen, Archaeognathen und Pterygoten bestehen, wird auf Seite 56 weiter eingegangen. Eine endgültige Klärung ist von der Entwicklungsmorphologie zu erwarten. Die derzeitigen Befunde sind noch recht lückenhaft. Auf jeden Fall sind die dorsalen Frontalorgane der Thysanuren nach YASHIKA (1960) und BART (1962)

[8] Es ist interessant, daß unter den Pterygoten die Homologa der dorsalen Frontalorgane wahrscheinlich nicht nur in Form der NSG I existieren (siehe PAVLOVA 1895 — Frontalnerven, FURIHATA & KOYAMA 1974 — unbekanntes Organ).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

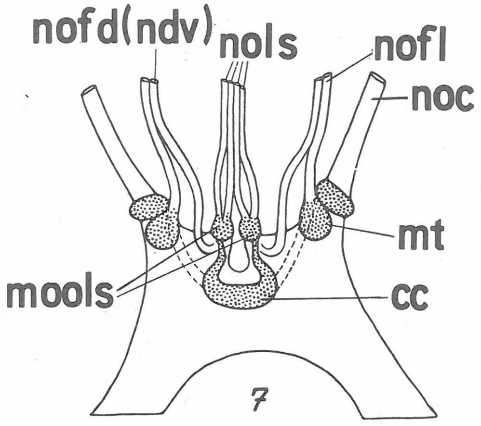
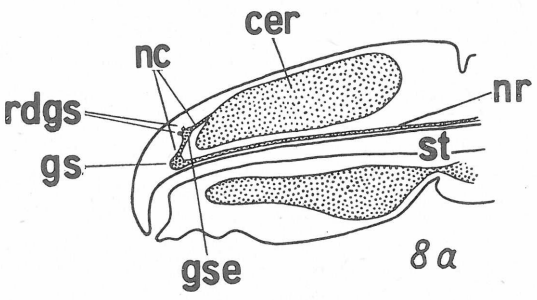


Fig. 7. Schema des Gehirnteils der Xiphosuren mit der Ausgangsstelle der „ventralen Hautnerven" (vermutliche Dorsofrontalorgannerven) und der „lateralen Riechnerven" (= Lateralfrontalorgannerven) nach HANSTRÖM 1928 und JOHANSSON 1933 (vereinigt und etwas verändert)



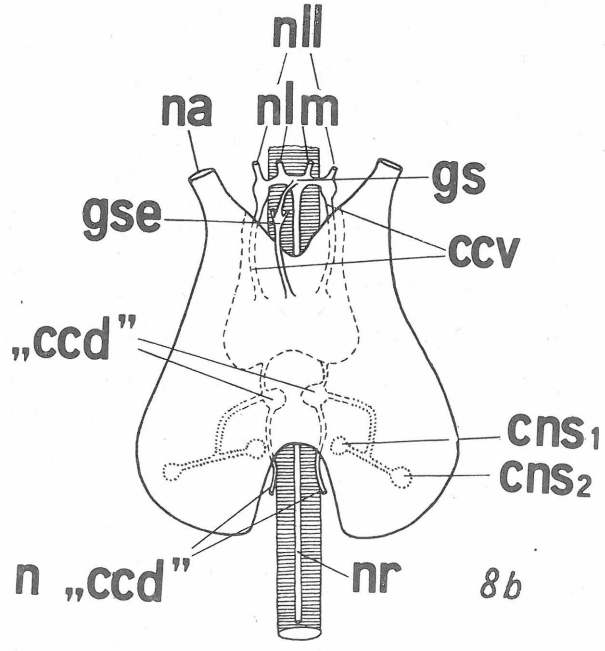


Fig. 8. Einige Kopfstrukturen der Dipluren. a — schematischer Medianschnitt; b — Dorsalansicht nach HOLMGREN 1916, HANSTRÖM 1940, CAZAL 1948a und BARETH 1962, kombiniert

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

während ihrer ontogenetischen Entstehung mit der Pars intercerebralis verbunden, genauso wie ihre Homologa bei den Pterygoten (siehe ANDO 1962, MALZACHER 1968).

Die noch von HOLMGREN (1916) als Frontalorgane beschriebenen „Cerebraldrüsen" bei Diplopoden und Chilopoden bereiten einer Deutung ernste Schwierigkeiten. Sie sind funktionell-analog dem X-Organ-Komplex der Crustaceen (siehe JUBERTHIE-JUPEAU & JUBERTHIE 1973). Angaben über die Entwicklungsmorphologie dieser Gebilde fehlen; die morphologischen Daten über ihre Nervenverbindungen, die zu den „visceral ganglia" ziehen, sind widerspruchsvoll (Ergebnisse von PRABHU 1961/62; siehe auch SAHLI & PETIT 1973; dergleichen SEIFERT 1972). Die Homologie der „Cerebraldrüsen" der Chilopoden mit paarigen, im HANSTRÖMschen Sinne dorsalen Frontalorganen anderer Arthropoden war von FAHLANDER (1938) und DE LERMA (1951) vorgeschlagen worden.

Um wenigstens einigermaßen begründete Annahmen zur Homologie der Frontalorgane bei Diplopoden und Chilopoden vertreten zu können, erscheint es zweckmäßig, zuerst auf einige Kopfstrukturen der Collembolen einzugehen. Wie erwähnt, haben die Arthropoden drei Paar Frontalorgane: dorsale, ventrale und laterale. Da für die Ateloceraten außer den Zygentomen, Archaeognathen und Pterygoten als wesentliches Kriterium der Homologie die Lagebeziehungen der Frontalorgane herangezogen werden müssen (REMANE 1952, 1962), stellen die Collembolen die Ausgangssituation dar. Es liegen bei ihnen Angaben über ein ventrales Frontalorgan vor (HANSTRÖM 1940, PAULUS 1972), ferner über dorsale Frontalorgane, die durch eine paarige Gruppe von Neurosekretzellen im Raum des sogenannten Nackenlobus des Gehirn repräsentiert werden. Sie sind den NSG I der Pterygoten homolog und mit den N.c.c. I verbunden (CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967a, b). Schließlich sind die Postantennalorgane (= TÖMÖSVARYsche Organe) bei Diplopoden, Chilopoden und Symphylen zu nennen, die wahrscheinlich laterale Frontalorgane darstellen und NSG II-Homologa sind (CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967a, b). Diese befinden sich neben den Eingangsstellen der Nerven des Postantennalorgans (siehe CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967b, vergleiche BART 1963).

Das äußerlich unpaare NABERTsche Organ von *Tomocerus* ist mit dem Gehirn durch den äußerlich unpaaren kurzen Mediannerv (NABERT 1913, HOLMGREN 1916, PAULUS 1972) oder durch einen über das Gehirn nach vorn ziehenden langen Nerv (PAULUS 1972) verbunden. PAULUS (1972) bewies die Homologie zwischen dem NABERTschen Organ von *Tomocerus* und den dorsalen Stirnocellen (siehe Seite 17) der übrigen Collembolen; er betrachtete dieses Organ wie früher CAZAL (1948a) als Homologon zu den dorsalen Frontalorganen anderer Arthropoden. Die erste Homologisierung ist sicher richtig, jedoch erscheint uns die von PAULUS — die dorsalen Stirnocellen der Collembola seien den dorsalen Frontalorganen homolog — weniger überzeugend, weil MARLIER (1941) für die dorsalen Stirnocellen eine Lichtreaktion festgestellt hat. Außerdem sind weder die NABERTschen Organe, noch die dorsalen Stirnocellen der Collembolen mit den NSG I und N.c.c. I verbunden (siehe CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967a, b; PAULUS 1972).

Das Gesagte führt uns zu folgender Schlußfolgerung: Die dorsalen Frontalorgane der Collembolen scheinen das mediane Paar von Neurosekretzellgruppen (NSG I) zu sein, das durch Versenkung der primären äußeren Frontalorgane ins Gehirn (wie bei Archaeognathen und Pterygoten) entstanden ist.

Beachtung verdienen schließlich die sogenannten Cerebraldrüsen der Diplopoden und Chilopoden. Das Bauschema der „Cerebraldrüsen" bei Diplopoden ist so zu beschreiben: In der Pars intercerebralis gibt es zwei zur Medianebene symmetrische Neurosekretzellgruppen. Sie entsenden ein Nervenpaar in die Körper der eigentlichen „Cerebraldrüsen", die in der Kopfkapsel liegen (PRABHU 1961, 1962; siehe auch SEIFERT 1971, SEIFERT & EL-HIFNAWI 1972a, b). Von diesen geht ein zweites Nervenpaar ins Gehirn ab (PRABHU 1961, 1962); es endet nach PRABHU in den „visceral ganglia" (siehe auch SAHLI & PETIT 1973). Weitere Untersuchungen sind zur Lösung dieser noch ungeklärten Frage nötig. Mit Rücksicht darauf, daß die Diplopoden laterale Kopforgane (TÖMÖSVARYsche Organe) haben und der Aufbau des Cerebraldrüsenkomplexes dem der dorsalen Frontalorgane ähnlich ist, halten wir es für gerechtfertigt, vorerst HOLMGREN (1916) zu folgen und diese Gebilde für dorsale Frontalorgane zu halten.

HANSTRÖM (1928), GABE (1952b), (siehe auch PALM 1956) wiesen auf einen ähnlichen Cerebraldrüsenkomplex bei Chilopoden hin, der aus einem Paar NSG besteht und über

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

Tabelle 2
Die Homologien der dorsalen Frontalorgane bei Arthropoden

Arthropoden-Gruppe	Benennungen der Gebilde, die mit den dorsalen Frontalorganen homologisierbar sind	Innervation	Funktion	Ontogenetischer Entwicklungsbereich
Anostraca	dorsale, paarige Frontalorgane nach HANSTRÖM = cavity receptor organs nach ELOFSSON	zwei Nerven aus dem Ocellarzentrum	höchstwahrscheinlich Chemorezeptoren	?
Noto- und Conchostraca	überocellare Frontalorgane = posterior median frontal organs nach ELOFSSON	?	wahrscheinlich sensorisch	?
Mystacocarida	ein am zweiteiligen Rostrum befindliches mehr laterales Setaepaar	?	wahrscheinlich Tangorezeptoren	?
Copepoda	mediane Frontalorgane nach GICKLHORN = X-Organe, später chemoreceptor-organs nach ELOFSSON	zwei Nerven aus dem Ocellarzentrum	wahrscheinlich Chemorezeptoren	?
Decapoda	dorsale Frontalorgane	zwei Nerven aus dem Ocellarzentrum	wahrscheinlich sensorisch	?
Mysidacea Stomatopoda	medianes Frontalorgan nach HANSTRÖM = ventral frontal organs nach ELOFSSON	zwei Nerven aus der Pars intercerebralis	wahrscheinlich sensorisch	?
Xiphosura	wahrscheinlich die Terminalien der HANSTRÖMschen „ventralen Hautnerven“	zwei Nerven aus der Pars intercerebralis, wahrscheinlich aus den Linsenaugensehmassen	wahrscheinlich sensorisch	?
Land-Chelicerata	?	?	?	?
Thysanura Pterygota	dorsale Frontalorgane oder mediane Neurosekretzellengruppe (NSG I)	zwei Nerven, die mit den N.c.c. I und dem Ocellarzentrum verbunden sind	sensorisch und neurosecretorisch	höchstwahrscheinlich vorderster medianer Keimbereich
Diplura Collembola	mediane Neurosekretzellengruppe	mit zwei durch das Gehirn zu den Corpora cardiaca verlaufenden Nerven verbunden	sensorisch und neurosecretorisch	?
Diplopoda Chilopoda	Frontalorgane nach HOLMGREN = Cerebraldrüse = Neurohämalorgane	zwei Nerven aus der Pars intercerebralis	neurosecretorisch	?

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Nerven mit dem Cerebraldrüsenkörper verbunden ist. SCHEFFEL (1961) konnte keine Verbindungen zwischen den medianen Zellgruppen und den Cerebraldrüsenkörpern finden, aber JOLY & DESCAMPS (1968) haben solche gefunden. Die Ähnlichkeit der „Cerebraldrüsen" der Diplopoden und Chilopoden kann als Beleg für die von FAHLANDER (1938) und DE LERMA (1951) vorgeschlagene Homologie dieser Organe mit den dorsalen Frontalorganen anderer Arthropoden auch in unserem Sinne dienen.

Zum Abschluß unserer Besprechung der dorsalen Frontalorgane bei den Arthropoden wäre es am Platze, einiges über die NSG im Gehirn der Dipluren und ihre Verbindungen mit anderen Kopfstrukturen zu sagen. Laut BARETH (1962) haben diese Tiere ein medianes Zellgruppenpaar, das sich in den „Nackenloben" befindet und ein Nervenpaar ins Gehirn entsendet. Diese Gebilde scheinen den von HANSTRÖM (1940) erwähnten, im Diplurengehirn liegenden Gebilden zu entsprechen und den dorsalen Frontalorganen homolog (siehe auch HANSTRÖM 1940) zu sein. Das von ihnen ins Gehirn verlaufende Nervenpaar endet in den sogenannten Corpora cardiaca am Stomodaeum (BARETH 1962, unsere Fig. 8). Eine interessante Frage ist die Homologisierung dieser Corpora cardiaca bei Dipluren (BARETH 1962) und Collembolen (CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967a, b). Sie sind nicht durch Nerven mit irgendeinem stomatogastrischen unpaaren Ganglion, wie die Corpora cardiaca = Ganglia pharyngea der Thysanuren und Pterygoten, verbunden. Sie erinnern an die von PRABHU (1961, 1962), SAHLI & PETIT (1973) beschriebenen extrastomodealen Gebilde bei den Diplopoden, die sich auch über Nerven mit Gebilden verbinden, die als dorsale Frontalorgane angesehen werden. Die Antwort auf diese Fragen müssen künftige Untersuchungen über die Entwicklungsmorphologie der dorsalen Frontalorgane und der damit verbundenen Strukturen bei verschiedenen Repräsentanten der Ateloceraten geben.

b. Die ventralen Frontalorgane

Die ventralen Frontalorgane der Arthropoden treten sehr oft als unpaare Gebilde auf. Ihre Innervation durch ein Nervenpaar, das vom Ocellenzentrum der Pars intercerebralis ausgeht, läßt aber keine Zweifel an ihrer ursprünglichen Paarigkeit. Die Nerven der ventralen Frontalorgane münden gewöhnlich in die Pars intercerebralis und ziehen stets ventral zu den Nerven anderer Frontalorgane.

Das äußerlich unpaare ventrale Frontalorgan der Anostraken wurde von SPENCER (1902), NOVIKOFF (1906), MENON (1962), ELOFSSON (1966b), BENESCH (1969) und LAKE (1969) beschrieben. Sein Nervenpaar (MENON 1962, ELOFSSON 1966b, BENESCH 1969, LAKE 1969, RASMUSSEN 1971) verläuft in den Ventromedianlobus des Ocellenzentrums zusammen mit den Nerven des ventralen Bechers des Naupliusauges (BENESCH 1969). Aus den Befunden von BENESCH (1969) ergibt sich, daß das ventrale Frontalorgan während seiner Morphogenese beim Keim mit der Frontalregion verbunden ist. Wie alle übrigen Frontalorgane ist dieses Organ epithelial gelegen, was auf eine Sinnesfunktion schließen läßt.

Als ventrale Frontalorgane der Conchostraken können jene Gebilde gelten, die ihrer Anordnung nach anderen Frontalorganen und ventralen Naupliusaugenbechern entsprechen; sie wurden von NOVIKOFF (1905) und ELOFSSON (1966b) erwähnt. Es gibt jedoch keine Angaben zur Entwicklungsmorphologie dieser Strukturen; sie scheinen Sinnesfunktion auszuüben.

VON ZOGRAF (1904) wies bei Notostraken auf Gebilde hin, die ihrer Lage nach ventralen Frontalorganen entsprechen; HOLMGREN (1916), HANSTRÖM (1931) und ELOFSSON (1966b) haben sie jedoch nicht beschrieben.

Wie erwähnt, kann man das mediane Paar Setae am Rostrum (Frontalregion) der Mystacocariden (DAHL 1952, unsere Fig. 6a) als Homologon der ventralen Frontalorgane anderer Crustaceen betrachten. Epithelorgane der Kopffrontalregion, die den ventralen Frontalorganen der übrigen Arthropoden entsprechen könnten, wurden beim Studium der definitiven Morphologie wenigstens bei freilebenden Copepoden nicht festgestellt (DAHL 1953). Noch unwahrscheinlicher wäre das Vorhandensein von ähnlichen Bildungen bei parasitischen Copepoden, und man kann annehmen, daß die ventralen Frontalorgane in gegebner Form beim definitiven Bau der Copepoden fehlen. Es wurde aber eine morphologisch entsprechende Vorstufe (Entwicklung aus der Frontalregion, Innervation, Lage hinsichtlich der Anlage der Pars intercerebralis = Scheitelplatte) beim Studium der Embryo-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

genese dieser Tiere entdeckt (PEDASCHENKO 1896). Wir kommen später auf die Entwicklung der ventralen Frontalorgane der Copepoden zurück, die unseres Erachtens einen Schlüssel für die vergleichend-morphologische Analyse des Kopfnervensystems der Arthropoden enthält. Um unserer Darstellung ein abgerundetes Bild zu geben, soll daselbst alles im Zusammenhang besprochen werden, was sich auf die ventralen Frontalorgane der betreffenden Gruppen der Malacostraken, Thysanuren und Pterygoten bezieht.

Außer bei Thysanuren liegen Angaben über die ventralen Frontalorgane der Ateloceraten nur für die Collembolen vor. Die ventrale Zellgruppe des von HESSE (1901) und anderen beschriebenen „frontalen Stirnocellus "(Fig. 4) wurde von HANSTRÖM (1940) als Frontalorgan betrachtet. PAULUS (1972) beschrieb ein isoliertes, unter dem frontalen Stirnocellus liegendes Gebilde, das seiner Lage nach dem ventralen Frontalorgan anderer Arthropoden entspricht.

JOHANSSON (1933) meinte, daß der Medianteil des Riechorgans der Xiphosuren ein ventrales Frontalorgan dieser Tiere darstellt. In der Tat sprechen die entwicklungsmorphologischen und vergleichend-morphologischen Befunde für diese Annahme (Entstehung aus dem Ektoderm der Frontalregion; Versorgung durch einen paarigen Nerven nach PATTEN 1892, PATTEN & REDENBAUGH 1899, der in die Pars intercerebralis von ventraler Seite aus eingeht und sich weiter zum Zentralkörper hinzieht; Anordnung dieses Organs unter anderen Frontalorganen). Das Riechorgan der Xiphosuren besteht aus drei Teilen (siehe PATTEN 1892, HOLMGREN 1916, JOHANSSON 1933): dem medianen Teil, der das paarige ventrale Frontalorgan darstellt, und zwei lateralen Teilen, den lateralen Frontalorganen (Fig. 1f). Letztere sollen bei den Land-Cheliceraten genauer beschrieben werden. Die lateralen Teile des Riechorgans werden wir noch vom vergleichend-morphologischen Standpunkt aus zu betrachten haben (siehe laterale Frontalorgane). Der Geschlossenheit der Darstellung wegen werden wir dieses Riechorgan und seine Innervation mit einigen Bildungen bei Land-Cheliceraten im Zusammenhang darstellen.

An der Basis des Rostrum-Labrum der Arachniden liegt das mediane „organe rostrale", lateraler und etwas proximaler die paarige „glande du rostre" (LEGENDRE 1959, unsere Fig. 1e, h). Diese Gebilde werden während der Embryogenese passiv in die Labrumbasis einbezogen (LEGENDRE 1959, unsere Fig. 1c, d, e), sie entstammen mithin dem Ektoderm der Keimfrontalregion. LEGENDRE (1959) hielt sie für acronal, wobei die Annahme zugrunde gelegt werden könnte, daß das „organe rostrale" und die paarige „glande du rostre" der Arachniden dem Riechorgan der Xiphosuren entsprechen.

Dieses Riechorgan dient nach PATTEN (1892) und HANSTRÖM (1926) zum Auffinden des Geschlechtspartners. STÖRMER, PETRUNKEVITCH & HEDGPETH (1955) vermuteten ein ähnliches Riechorgan bei den Eurypteriden. Bei den Arachniden dürfte ein weiteres Riechorgan im Labrum vorhanden sein (DAHL 1885), das dieselbe Funktion wie bei den Xiphosuren besitzt (siehe LEGENDRE 1956). Jedenfalls hat die paarige „glande du rostre" Sinnesfunktion (LEGENDRE 1959).

Das „organe rostrale" und die „glande du rostre" der Arachniden werden von außen her mit dem Labrumnerv versehen, der durch Zusammenschluß von drei Ästen, die von der Stomodealbrücke ausgehen, gebildet worden ist (Fig. 1e, h). Das dreiteilige Riechorgan der Xiphosuren entsendet drei Nerven, die schließlich in den Zentralkörper münden; ihr Labrum wird auf drei Bahnen innerviert, die von der Stomodealbrücke ausgehen (Fig. 1e, h). Figur 1 läßt erkennen, wie die ins Labrum einmündenden Nerven sich mit Nerven zusammenschließen, welche das Riechorgan versorgen. Bei der schon erwähnten Verlagerung infolge morphologischer Krümmung der Körperachse, die mit der terrestrischen Lebensweise der Cheliceraten einhergegangen ist, änderte das Labrum seine Ventrokaudalrichtung in eine Anteriorrichtung. Infolge dieser Veränderungen verlagerte sich der ursprünglich mit dem Riechorgan verbundene Zentralkörper kaudalwärts. Dabei gelangte die Stomodealbrücke, wie Figur 1 zeigt, in den Nervenkanal zum Riechorgan. Es gibt also unseres Erachtens triftige Gründe für eine Homologie der Riechorgane der Xiphosuren und der Arachniden.

Aus denselben Gründen erweist sich das mediane „organe rostrale" der Arachniden (LEGENDRE 1959) — um auf die ventralen Frontalorgane zurückzukommen — als Homologon zu den ventralen Frontalorganen der Xiphosuren, Crustaceen und anderen. Die paarige Spur in seinem Mediannerv, der in den Rostralnerv mündet, ist schwer zu entdecken; man

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

muß nur bedenken, daß sich die Homologa der bei Xiphosuren noch isolierten Nerven in den lateralen Teilen des Riechorgans der Arachniden in einen von außen her unpaaren Nerv zusammenschließen.

Das Ganglion frontale

Die Entwicklung der ventralen Frontalorgane im Verlaufe der Embryogenese der Copepoden ist recht aufschlußreich (PEDASCHENKO 1896, unsere Fig. 9a). Das hier zu behandelnde Organ schnürt sich vom Ektoderm der Keimfrontalregion ab und verlagert sich ins Labrum, indem es sich ins Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems verwandelt (PEDASCHENKO 1896). Dieses Ganglion, das also ein Derivat des ventralen Frontalorgans ist, wurde von PEDASCHENKO nach seinem Entstehungsort Ganglion frontale genannt. Seine Verbindung mit der Pars intercerebralis über einen Nerv, der in der vorliegenden Arbeit als Nervus azygos bezeichnet wird, bleibt auch im definitiven Zustand erhalten (HARTOG 1888, RICHARD 1891, GIESBRECHT 1913, LOWE 1936). Offensichtlich ist dieser Nerv ein Homologon zu dem Nervenpaar der ventralen Frontalorgane der übrigen Arthropoden. Etwas vorgreifend ist darauf hinzuweisen, daß das Ganglion stomodeale im definitiven Zustand verschmilzt und das „labral ganglion" bildet (LOWE 1936, unsere Fig. 10d). Daß im „labral ganglion" der Copepoden zwei Bestandteile vorhanden sind, wird durch zwei Konnektivpaare erwiesen, die von ihm zu den paarigen Cerebralfaserstämmen hin verlaufen (LOWE 1936).

Einer der Verfasser der vorliegenden Arbeit (MELNIKOV 1970) (MELNIKOV & BELJAEVA, in Vorbereitung) gelangte beim Studium der Embryogenese der Isopteren über die Entstehung des Ganglion frontale zum selben Befund wie bei den Copepoden (Fig. 11): Eine das Ganglion frontale bildende Neuroblastengruppe trennt sich vom Ektoderm der medianen Keimfrobtalregion (dem ursprünglichen Frontoclypeus der Isopteren) etwas ventral von jener medianen Neuroplastengruppe ab, welche die Anlage der Pars intercerebralis abspaltete. Nach der Trennung vom Ektoderm der Frontalregion verlagert sich die Anlage des Ganglion frontale ins Labrum wie bei den Copepoden. Im Labrum kommt sie in Berührung mit dem dorthin vom Ganglion stomodeale ausgehenden, etwas verdickten Ende des Nervus stomodealis[9] und tritt somit in Verbindung mit dem Nervensystem der Eingeweide (vergleiche Copepoda nach PEDASCHENKO 1896, LOWE 1936).

Eine Reihe von Befunden über die Entwicklungsmorphologie des Frontalganglions bei Pterygoten [10] kann als Bestätigung der Ergebnisse von MELNIKOV & BELJAEVA (in Vorbereitung) dienen. Unsere Befunde wurden insbesondere von SINGH (1971) bestätigt. Bereits die Abbildungen von PATTEN (1888) können eine Vorstellung über die Bildungsstelle des Ganglion frontale verschaffen. Die Schnitte von HEIDER (1889, unsere Fig. 9b) zeigen die Verbindung des entstehenden Ganglion frontale bei Coleopteren mit dem Ektoderm der Keimfrontalregion (= Vorderkopfteil, die Clypeusanlage der älteren deutschen Autoren). Die Abbildungen von CARRIÈRE & BÜRGER (1898, Figuren 165 und 166a; unsere Fig. 9d) zeigen überzeugend an Medianschnitten den Prozeß der Formierung des Ganglion frontale aus Neuroblasten, die aus der Keimfrontalregion stammen, und dessen Verschmelzung mit den zum Ganglion stomodeale ziehenden Enden des Nervus stomodealis.

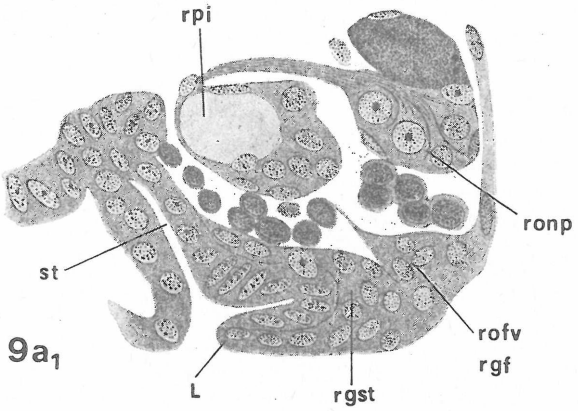
Die PATERSONsche Abbildung (1935, Fig. 21; unsere Fig. 9c) stellt einen Querschnitt dar, der ventral von jenem in Figur 26 (unsere Fig. 15k) verläuft; er zeigt den Abspaltungsprozeß von medianen Neuroblasten in der Anlage der Pars intercerebralis aus dem Ektoderm der Keimfrontalregion. Der zuerst erwähnte Schnitt (Fig. 21 von PATERSON 1935, unsere Fig. 9b) kann den Entstehungsort des Ganglion frontale aus ventral liegenden medianen Neuroblasten verdeutlichen. Dieser gelungene Schnitt zeigt ferner den dem Ganglion frontale entgegenkommenden Nervus stomodealis. BADEN (1937) veranschau-

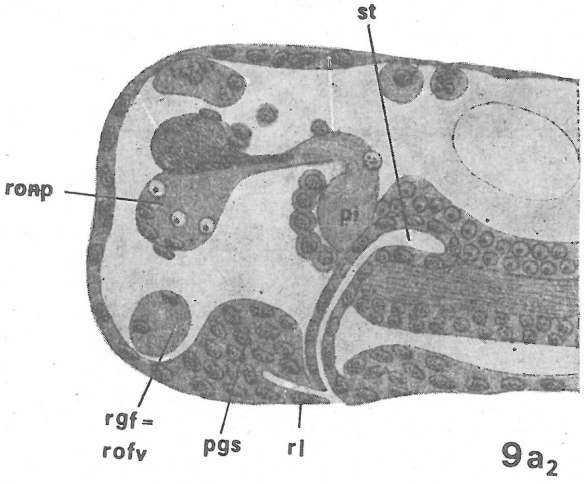
[9] Gewöhnlich wird der Nerv, der das Frontalganglion mit dem Ganglion stomodeale und darüber hinaus mit dem Ganglion ventriculare verbindet, als Nervus recurrens, und der abzweigende Nerv, der aus dem Ganglion frontale zum Distalende des Labrum verläuft, als Nervus procurrens bezeichnet. Wir halten es für morphologisch richtiger, als recurrens den zwischen den Ganglia stomodeale und ventriculare hin ziehenden Nerv, als procurrens den zum Labrumende abgehenden Nerv und die Verbindung zwischen Frontalganglion und Ganglion stomodeale als Nervus stomodeale zu bezeichnen.

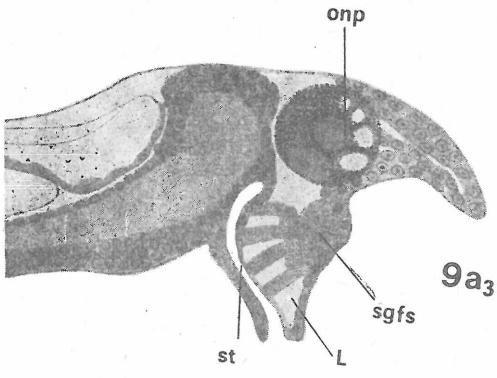
[10] Die Entwicklung des Ganglion frontale bei Lepidopteren (EASTHAM 1930, PRESSER & RUTSCHKY 1957, OKADA 1960) wird hier außer Acht gelassen; denn dort zeigt die Morphogenese der Frontalregion, des Labrums und des Stomodaeums sekundäre Veränderungen, die schwer zu deuten sind.

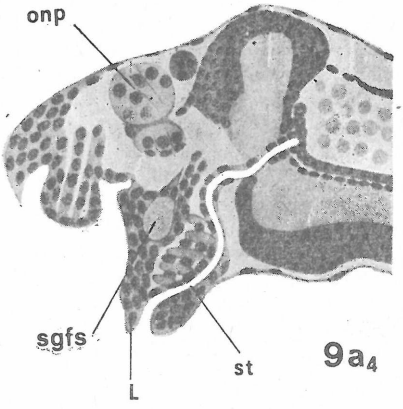
DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



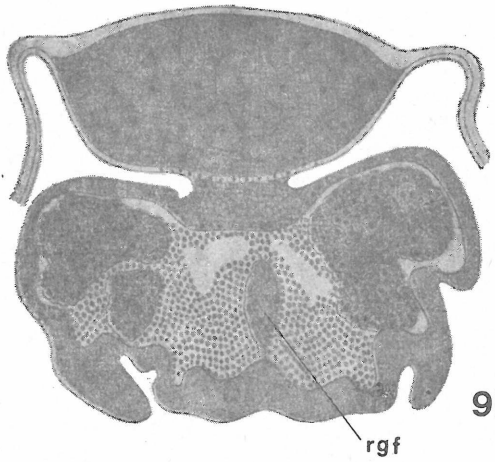




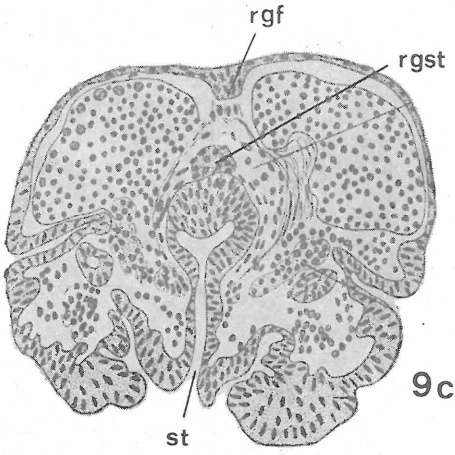


DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

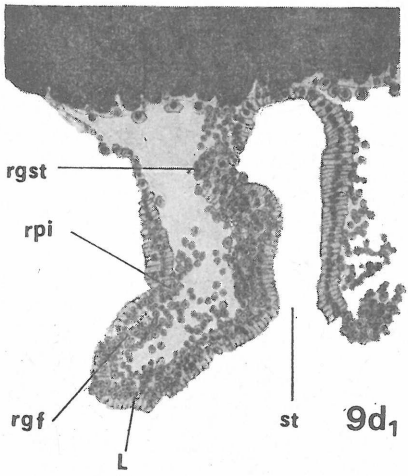
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



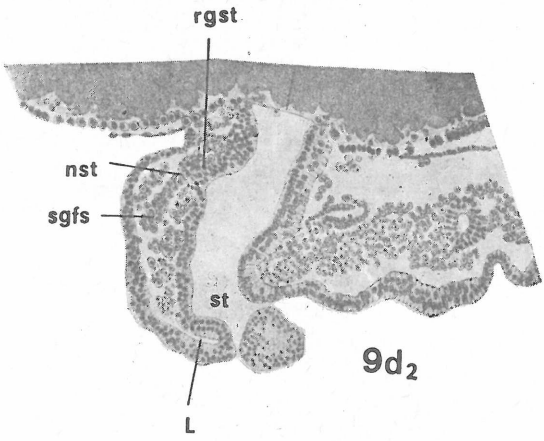
9b



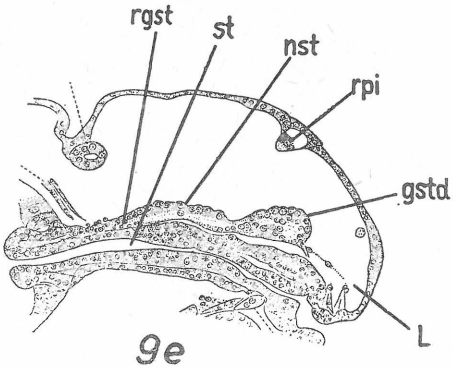
9c



$9d_1$



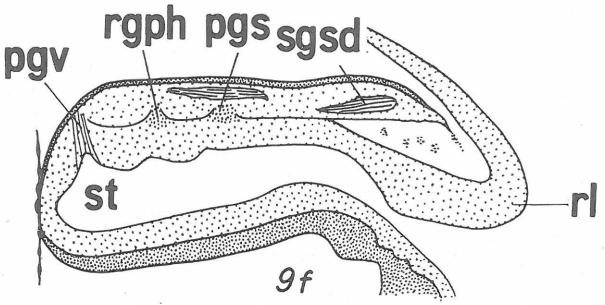
$9d_2$

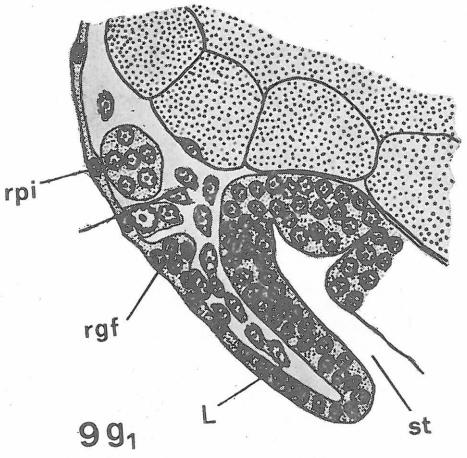


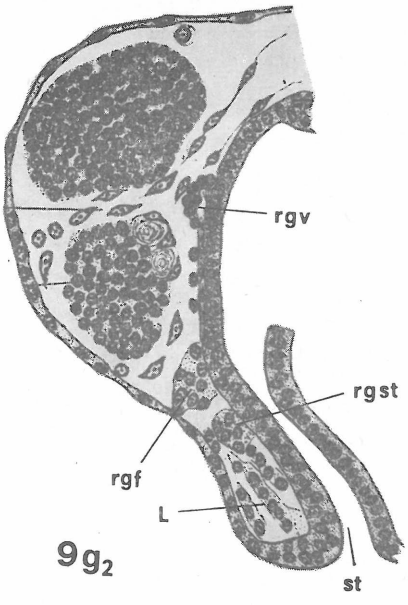
9e

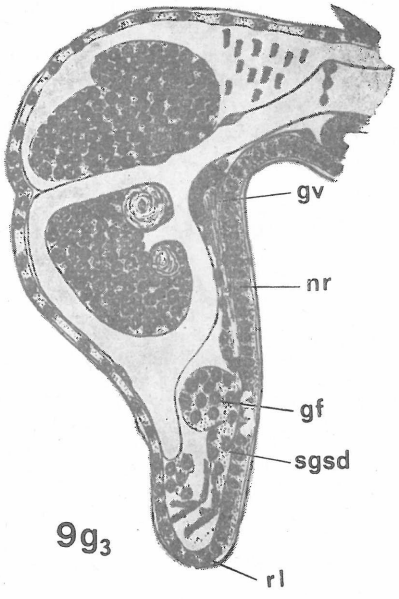
DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



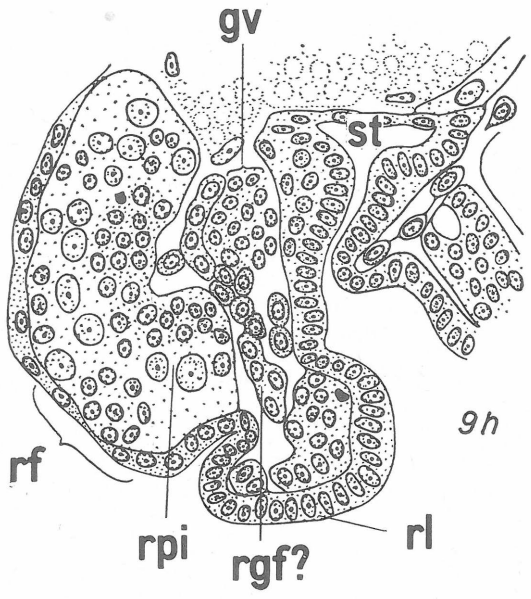






DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



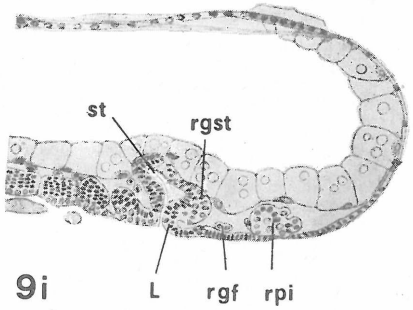


Fig. 9. Zum Bildungsprozeß des Ganglion frontale (ventrales Frontalorgan → Ganglion frontale, Übergang) und anderer Teile des stomatogastrischen Nervensystems bei Vertretern der Crustaceen und der Insekten. a — Copepoden nach PEDASCHENKO 1896; a_1 — (Fig. 123), a_2 — (Fig. 151), a_3 — (Fig. 164): alle vordere Teile medianer Schnitte; a_4 — (Fig. 199); b — Coleopteren nach HEIDER 1889, Fig. 121: Querschnitt durch die Basis der Antennen; c — Coleopteren nach PATERSON 1935, Fig. 21: „transverse section of 9-day-old embryo, passing through second cephalic invagination"; d_1 — Hymenopteren nach CARRIÈRE & BÜRGER 1898, Fig. 165: Vorderende eines medianen Sagittalschnittes; d_2 — wie d_1, Dig. 166a: vorderes Ende eines annähernd median verlaufenden Sagittalschnittes (fragmentarisch); e — Hymenopteren nach NELSON 1915, Fig. 45: „median agittal section through the head of a newly hatched larva, intersecting the supraoesophageal commissure, the frontal ganglion", (fragmentarisch); f — Orthopteren nach ROONWAL 1937, Textfig. 134; g — Amphipoden nach WEYGOLDT 1958; g_1 — (Abb. 31), g_2 — (Abb. 32), g_3 — (Abb. 33), alle fast mediane Sagittalschnitte; h — Tanaidaceen nach SCHOLL 1963, Abb. 23: fast medianer Sagittalschnitt; i — Mysidaceen nach WAGNER 1896, Fig. 51: Medianschnitt (fragmentarisch)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

lichte mit seinen Figuren 21 und 22 (Platte 3) eine charakteristische Einstülpung des Ektoderms der Keimfrontalregion ventral von der Entstehungszone der Anlage der Pars intercerebralis. Dies läßt sich sehr wohl als Bildungsprozeß des Ganglion frontale deuten. Endlich demonstrierte STRINDBERG (1916, Fig. 5), wenn auch sehr undeutlich, die Einheit zwischen den Anlagen der Pars intercerebralis und dem Ganglion frontale.

Die experimentell gewonnenen Angaben stimmen mit den Daten über die Morphogenese des Ganglion frontale der Pterygoten gut überein. Diese korreliert vollständig mit dem äußeren Frontalektoderm (der Frons nach Angabe von WADA 1966; WADA, persönliche Mitteilung zur verwendeten Terminologie). Das zeugt von der morphologischen Einheit zwischen der Frons, die bei Orthopteren einen mehr ventral liegenden (näher zum Labrum gelegenen) Teil der Kopffrontalregion und dem Ganglion frontale darstellt, was unsere eigenen Befunde über das Ganglion frontale der Pterygoten (MELNIKOV 1970, MELNIKOV & BELJAEVA, in Vorbereitung) bestätigt.

Das Frontalganglion und der Zentralkörper (das Hauptnervengebilde der Pars intercerebralis) reagieren auf experimentelle Eingriffe nicht widersprüchlich, wie WADA (1966) gezeigt hatte. So verdoppelten sich im Experiment Sch 102 von WADA (1966; unsere Tab. 3) praktisch alle Kopfgebilde, unter anderem Clypeolabrum, Vorderarm und Tritocerebrum. Frons, Frontalganglion und Zentralkörper verbleiben jedoch unverdoppelt. Und umgekehrt: Bei der Verdoppelung der Frons verdoppelte sich auch das Frontalganglion, aber alle übrigen Kopfgebilde schienen unverändert zu bleiben (l.c., EX 75; unsere Tab. 3).

Der oben dargelegte Standpunkt über die Entwicklung des Frontalganglions der Pterygoten widerspricht den Auffassungen der meisten Autoren, die auf diese Frage beim Studium der Entwicklung des Nervensystems bei den Vertretern dieser Gruppe eingegangen

Tabelle 3
Morphogenetische Beziehungen des Zentralkörpers und des Frontalganglions bei Vertretern der Pterygota nach experimentellen Eingriffen von WADA (1966)

Experiment-index nach WADA	Einwirkung	Äußere Veränderungen	Veränderungen zum Nervensystem	Zentral-körper	Frontal-ganglion
Ex377	der obere Rand des linken Kopflappens des Keimstreifs ist angestochen worden	ein drittes Komplexauge ist auf dem medianen Occiput erschienen . . . Clypeolabrum und Frons fehlen . . . Postfrons ist vorhanden	anormal vermehrte Nervenfasern entspringen der normalen Pars intercerebralis und dem verdoppelten Protocerebrallappen		nicht erwähnt erwähnt
Ex75	die Mitte des vorderen Teils der Keimanlage wurde einmal eingestochen	vollständig verdoppelte zwei Frontes . . . Postfrons und Frontalocellus sind nur einfach vorhanden	Proto- und Deutocerebrum erscheinen normal	nicht erwähnt	zwei Frontalganglien
Sch102	der mittellange Keimstreif ist in der Mediane zerschnitten worden	die Frons ist normal ausgebildet; das Clypeolabrum, besonders sein labraler Anteil ist aberrant vergrößert; der ventrale Teil der Präoralhöhle, die ventrale Buccawand und der ihm folgende weitere Vorderdarmabschnitt sind vollkommen verdoppelt	ein überzähliger Pilzkörper und daran angeschlossene Protocerebrallappen sind in der Mitte zwischen den beiden Vorderdärmen zu sehen, Tritocerebrum verdoppelt	Zentralkörper erscheint normal	Frontalganglion erscheint normal
Ex410	der vordere Protocoelteil eines ziemlich alten Keimstreifs wurde median angestochen	die Frons mit dem Clypeolabrum ist völlig ausgefallen, drei Ocellen (Postfrons) sind vorhanden	die Becher der beiden Pilzkörper liegen getrennt, sind jedoch mit den tiefer gelegenen Teilen der an beiden Seiten liegenden Ganglienzellschichten von Proto- und Deutocerebrum verschmolzen	nicht erwähnt	nicht erwähnt

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Experiment-index nach WADA	Einwirkung	Äußere Veränderungen	Veränderungen zum Nervensystem	Zentralkörper	Frontalganglion
Ex365	durch den Anstich im Mittelteil der Keimanlage sind größere Teile des vorderen Keimbereichs ausgeschaltet worden	die beiden Komplexaugen stoßen in der Mitte zusammen	die beiden stark gegeschädigten Protocerebra sind in der Mitte miteinander verschmolzen	nicht erwähnt	nicht erwähnt
UV115	der längliche Keimstreif wurde in den medianen Feldern des Procephalons durch eine breite Spalte bestrahlt	die Frons mit Juxtafrons sowie die Oberlippe bilden sich nicht	die beiden Protocerebra und ein Pilzkörper sind vorhanden, die beiden Tritocerebra sind zurückgebildet	nicht erwähnt	nicht erwähnt
Ex215	die linke Kopflappenseite eines alten Keimstreifs wurde angestochen	die Ursprungsstelle des linken Frontalmuskels und des Frontalocellus können nicht festgestellt werden, die anderen frontalen Muskeln sind aber sämtlich vorhanden	der linke Protocerebrumlappen, Corpus pedunculatum und Lobus opticus sind ausgefallen	Zentralkörper ist nur auf der normalen rechten Seite zu erkennen	nicht erwähnt

sind. Die allgemeingültige Auffassung, daß das Frontalganglion der Pterygoten aus der distalen der drei Ektodermausstülpungen des Stomodaeums hervorgeht (STRINDBERG 1913, Fig. 35, unsere Fig. 15; NELSON 1915, Fig. 45, unsere Fig. 9h; SMRECZYNSKI 1932, TIEGS & MURRAY 1937, ROONWAL 1937, Fig. 134, unsere Fig. 9i; BRONSKILL 1959, Fig. 37, unsere Fig. 15m; STRIEBEL 1960, FAROOQI 1963, ULLMANN 1967, Fig. 19A, unsere Fig. 15n; REMPEL & CHURCH 1969, LARINK 1970) gibt den tatsächlichen Zustand nur teilweise wieder. Im nächsten Teil unserer Abhandlung wird die Frage über die Nervenderivate der Dorsalwand des Stomodaeums bei Arthropoden im allgemeinen und den Pterygoten im einzelnen analysiert. Vorgreifend kann verlauten, daß aus der distalsten der drei geläufigen Ausstülpungen vom Stomodaeum nicht das Frontalganglion, sondern das Ganglion stomodeale (= Hypocerebralganglion = Occipitalganglion etc.) hervorgeht. Etwas proximaler (siehe zum Beispiel ROONWAL 1937) oder auf einer Ebene mit dem Ganglion stomodeale (siehe zum Beispiel YASHIKA 1961) bilden sich die Ganglia pharyngea (sie vereinigen sich mit dem die Kopfaorta bildenden Antennalcoelom und formieren den Nerventeil der Corpora cardiaca) und noch proximaler das Ganglion ventriculare. Als Anlage des Frontalganglions betrachteten die genannten Autoren im Grunde genommen eine Verdickung auf dem Distalende des zukünftigen Nervus stomodealis, der aus dem Ganglion stomodeale ins Labrum hinüberwächst. Dieser Vorgang wird durch Beobachtungen von ANDO (1962) sowie WHEELER (1889) und MELLANBY (1936) bestätigt. Ein Vergleich der PATERSONschen Figur 21 (unsere Fig. 9c) mit Illustrationen anderer Autoren (NELSON 1915, Fig. 45; ROONWAL 1937, Fig. 134; siehe unsere Fig. 9 und 15) zeigt, daß im ersten Fall sowohl die Endverdickung am Nervus stomodealis, als auch das aus den Medianneuroblasten der Frontalregion entstehende echte Ganglion frontale als solches wiedergegeben ist; im zweiten Fall wird nur diese Verdickung von den Autoren als Frontalganglion bezeichnet.

Bevor zur weiteren Analyse der dem Frontalganglion entsprechenden Kopfgebilde bei Pterygoten, Thysanuren und Crustaceen übergegangen wird, ist eine einführende theoretische Betrachtung notwendig. Im weiteren Verlauf werden als Ganglion (Proganglion) nur solche Nervengebilde bezeichnet, die sich unabhängig infolge Loslösung lokaler Neuroblastengruppen vom Ektoderm gebildet haben. Die sich sekundär absondernden Neuroblastengruppen werden von uns Subganglion genannt. Um alle sekundären Veränderungen der an gegebener Stelle aus dem Ektoderm hervorgegangenen Neuroblasten zu kennzeichnen, ist eine möglichst einfache Nomenklatur nötig, welche die Herkunft der Neuroblasten sowie ihre definitive Lage zum Entstehungsort (Locus) berücksichtigt. Wir schlagen vor:

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

1. Wenn ein Ganglion (zum Beispiel das Ganglion mandibulare) keine Subganglia bildet, kann man es nach wie vor einfach als Ganglion bezeichnen.
2. Sind jedoch Subganglia vorhanden, so soll die Gruppe der Neuroblasten, die an einem Abspaltungslocus entstehen, Proganglion genannt werden.
3. Wenn sich das Proganglion in mehrere Teile aufspaltet, die alle in verschiedene Richtungen verlagert werden, und wenn außerdem an der Abspaltungsstelle keine Ganglionmasse übrig bleibt, so nennen wir alle diese Teile Subganglia; dabei wird die Bezeichnung eines jeden Subganglions zwei Wörter umfassen: das erste Wort soll den Namen jenes Proganglions angeben, aus dem es hervorgegangen ist, das zweite soll es spezifisch kennzeichnen..
4. Wenn sich nur einige Proganglionteile verlagern, andere an der ektodermalen Abspaltungsstelle aber verbleiben, nennen wir die letzteren Euganglia, die ersteren Subganglia.
5. Das Verschmelzungsprodukt mehrerer Neuroblastengruppen, die aus verschiedenen Proganglien entstanden sind, wird als Synganglion (zum Beispiel Unterschlundganglion) bezeichnet. Es soll die Proganglien einschließen, von deren Neuroblasten es gebildet wurde.
Es sei betont, daß die vorgeschlagene Nomenklatur der Ganglien nur deren Entwicklungsmorphologie widerspiegelt, ohne ihre funktionellen Aufgaben zu berühren; funktionsmorphologisch kann man ein Ganglion erst dann deuten, wenn Fasern und Neuronkörper in die Betrachtung mit einbezogen werden.

Kommen wir zurück zur entwicklungsmorphologischen Analyse des Ganglion frontale bei Copepoden und Pterygoten. Es ist bekannt, daß das verdickte Ende des Nervus stomodealis der Pterygoten Ganglienzellen enthält. Wir können also nach der vorgeschlagenen Nomenklatur eine Gruppe von Neuroblasten, die sich von der Stomodaeumwand loslöst, als Proganglion stomodeale benennen; eine andere Neuroblastengrupe, die sich von jener absondert und am Ende des Nervus stomodealis in distaler Richtung weiter ausdehnt, bezeichnen wir als Subganglion stomodeale distale. Das definitive Gebilde jedoch, das an der Trennungsstelle des Proganglion stomodeale verbleibt, soll Euganglion stomodeale heißen (Fig. 10—12).

Somit schließt sich das Ganglion frontale, das aus der Frontalregion entsteht, bei der Embryogenese der Pterygoten mit dem Subganglion stomodeale distale zusammen und bildet ein definitives distales Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems dieser Tiere; wir nennen es Synganglion fronto-stomodeale. Es sei betont, daß bei den Copepoden nach Angaben von PEDASCHENKO (1896) und LOWE (1936) die gleiche Entwicklung vorliegt; jedoch entsendet das Proganglion stomodeale keine Subganglia in distaler Richtung, sondern schließt sich einfach mit dem Ganglion frontale zum Synganglion fronto-stomodeale (= „labral ganglion" nach LOWE 1936) zusammen (unsere Fig. 10—12).

Die meisten Autoren, die auf die Morphogenese des stomatogastrischen Nervensystems der Pterygoten eingegangen sind, beschrieben nur das Subganglion stomodeale distale (WHEELER 1889, STRINDBERG 1913, NELSON 1915, SMRECZYNSKI 1932, MELLANBY 1936, TIEGS & MURRAY 1937, ROONWAL 1937, BRONSKILL 1959, STRIEBEL 1960, ANDO 1962, FAROOQI 1963, ULLMANN 1967, REMPEL & CHURCH 1969, LARINK 1970). Die Befunde einer kleineren Autorengruppe belegten jedoch, wie erwähnt, eine weitere Komponente des Synganglion fronto-stomodeale: das Ganglion frontale (CARRIÈRE & BÜRGER 1898, PATERSON 1935, MELNIKOV 1970, SINGH 1971). Es ist interessant, daß schon HEIDER (1889) im Grunde genommen eine durchaus zutreffende Illustration der Entstehung des Synganglion fronto-stomodeale vorlegte: Seine Schnitte zeigen die Verbindung eines Ganglions, das er „Ganglion frontale" nannte, sowohl mit dem Proganglion stomodeale, als auch mit dem Ektoderm der Frontalregion (seine Fig. 121, unsere Fig. 9b).

Wir wollen die Erörterung der Entwicklungsmorphologie des Ganglion frontale und des Synganglion fronto-stomodeale bei Copepoden und Pterygoten mit folgender Schlußfolgerung beenden: Der Bildungsprozeß des Ganglion frontale (HEIDER 1889, PEDASCHENKO 1896, CARRIÈRE & BÜRGER 1898, PATERSON 1935, MELNIKOV 1970, SINGH 1971) und seine morphogenetischen Korrelationen (WADA 1966) überzeugen uns, daß das Ganglion frontale ein ektodermales Derivat der Frontalregion ist. Das Ganglion frontale beteiligt sich an der Bildung des definitiven stomatogastrischen Synganglion fronto-stomodeale. Da das Ganglion frontale der Copepoden nichts anderes ist als ein ganglionisiertes

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

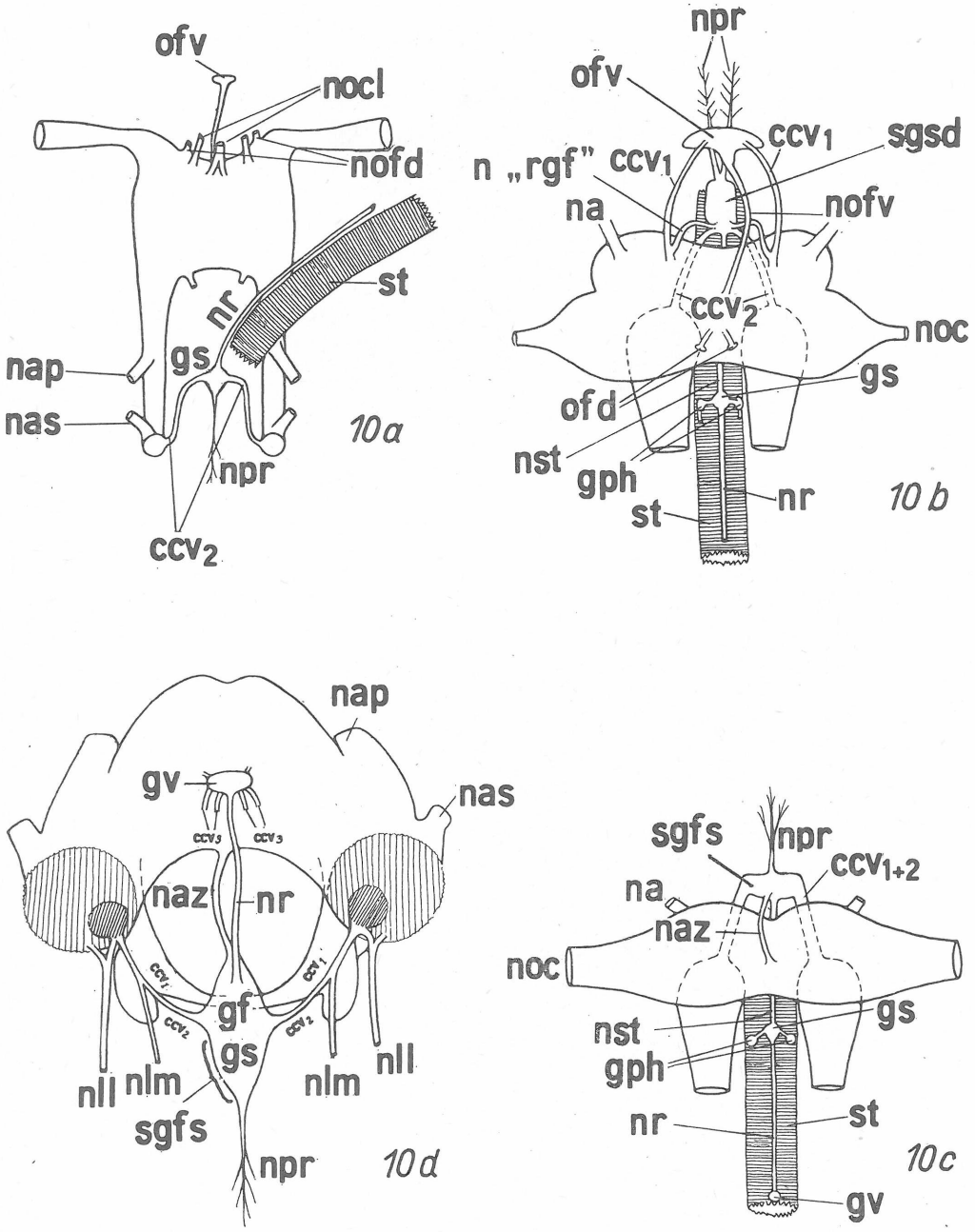
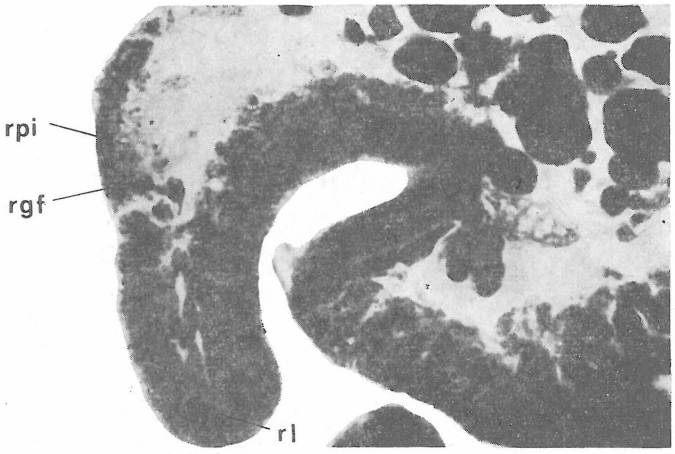


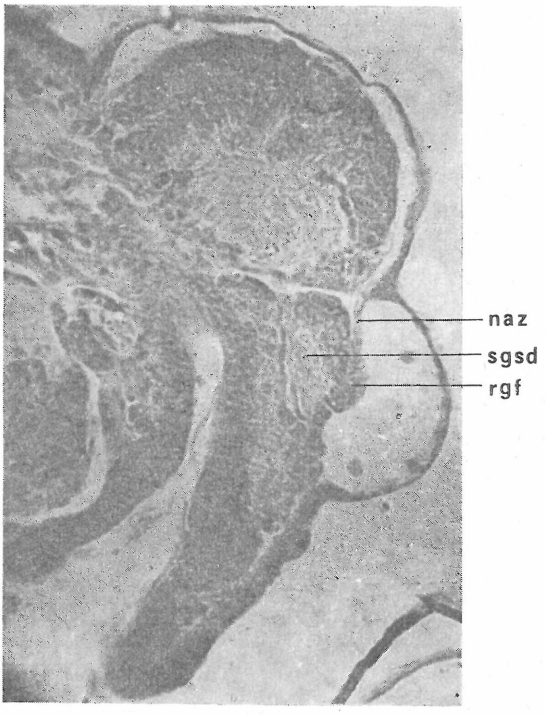
Fig. 10. Ventrale Frontalorgane und stomatogastrisches Nervensystem. a — Phyllopoden; b — Zygentomen c — Pterygoten; d — Copepoden

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



11 (links)



11 (rechts)

Fig. 11. Entwicklungsstufen der Pars intercerebralis und des Ganglion frontale bei Isopteren nach MELNIKOV & BELJAEVA, in Vorbereitung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ventrales Frontalorgan (PEDASCHENKO 1896), ist auch das Ganglion frontale der Pterygoten als eine Sonderbildung des ventralen Frontalorgans zu betrachten.

Ein wichtiger Beweis, daß das Synganglion fronto-stomodeale nur auf diese Weise entstanden ist, geht aus dem Aufbau der entsprechenden Gebilde bei den Zygentomen (Fig. 10b, 12c) hervor. Leider sind die Angaben über die Entwicklungsmorphologie dieser Tiere so fragmentarisch (HEYMONS 1897, SHAROV 1953, WOODLAND 1957), daß sie für die Analyse nicht verwendet werden können.

HOLMGREN (1916) hat das Frontalorgan bei den Zygentomen als erster beschrieben und auf die Einmündung seiner Nerven in die sensorischen Glomeruli der Pars intercerebralis, und zwar in einen von den medianen und lateralen Ocellarglomeruli isolierten besonderen Unteren Glomerulus hingewiesen.

Nach Angaben von DE LERMA (1951, siehe auch YASHIKA 1970) ist der Nerv des ventralen Frontalorgans paarig. Auf die neurosekretorische Funktion dieses Organs wiesen schon DE LERMA (1947) und GABE (1953, siehe auch WATSON 1963, YASHIKA 1970) hin. Die Homologie dieser Bildung mit den Frontalorganen anderer Arthropoden, in erster Linie mit den Frontalorganen der Crustaceen, wurde in allgemeinen Zügen von HOLMGREN (1916) und später von HANSTRÖM (1933, 1940), DE LERMA (1951) und MENON (1962) gefordert. HANSTRÖM (1933, 1940), DE LERMA (1951) und MENON (1924) homologisierten sie mit den ventralen (unpaaren, medianen gemäß dem HANSTRÖMschen Schema) Frontalorganen der übrigen Arthropoden. Zweifellos ist dieses Organ bei den Zygentomen nach seiner Innervation (HOLMGREN 1916), seinem Bau (siehe zum Beispiel YASHIKA 1970a, b) und seiner Lage im ventralen Bereich der Frontalregion unmittelbar über (morphologisch vor) dem Labrum (HOLMGREN 1916, HANSTRÖM 1940, CHAUDONNERET 1950, 1971, DE LERMA 1951) den ventralen Frontalorganen anderer Arthropoden homolog. Seine epitheliale Lage (es nimmt eine recht große Fläche in der Frontalregion ein) zeugt für seine ursprüngliche sensorische Natur; es fehlen aber Nachweise über seine Funktion.

Getrennt vom ventralen Frontalorgan findet sich bei Zygentomen das „Frontalganglion" (Fig. 10b, 12c). Das „Frontalganglion" wird durch den Nervus stomodealis (Nervus recurrens anderer Autoren) mit dem (Eu)Ganglion stomodeale verbunden (CHAUDONNERET 1950). Außerdem ist es wie das Synganglion fronto-stomodeale bei Archaeognathen und Pterygoten durch ein Konnektivpaar mit dem Tritocerebrum verbunden (CHAUDONNERET 1950) und entsendet den distal verzweigten Nervus procurrens (siehe CHAUDONNERET 1950, unsere Fig. 10b). Das ventrale Frontalorgan steht mit den paarigen Hirnhauptfaserstämmen durch ein Konnektivpaar („deutocerebrals nerfs d'organe frontal median" = „dof" nach CHAUDONNERET 1950, 1971) in Verbindung (Fig. 10b). Diese letzteren dringen ins Gehirn im deutocerebralen Bereich[11] ein (CHAUDONNERET 1950) und verbinden sich mit dem „Frontalganglion" durch ein Nervenpaar („racines dorsales du ganglion frontal" = „rgf" nach CHAUDONNERET 1950, 1971, DE LERMA 1951). PIPA, NISHIOKA & BERN (1964) und ELOFSSON (1970) verneinten die Existenz der CHAUDONNERETschen Nerven „dof" und „rgf". Sie wurden auch von HANSTRÖM (1940) nicht erwähnt. Andererseits war bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen des „Frontalganglions" und des ventralen Frontalorgans, die PIPA et al. (1964) vorgenommen haben, aus rein methodischen Gründen nicht zu erwarten, daß die Konnektive ausgemacht werden konnten: die „dof" und „rgf"-Diameter übertreffen erheblich die Sehfeldbreite des Elektronenmikroskops und sind auch von intraganglionären Nervenfasern nicht zu unterscheiden, da sie nur teilweise ins Sehfeld geraten.

Jedenfalls weisen die Schnitte von CHAUDRONNERET (1971) unverkennbar auf die Existenz von mindestens einem Konnektivpaar hin, das vom ventralen Frontalorgan der Zygentomen zu den paarigen Hirnhauptfaserstämmen = „deutocerebrals nerfs d'organe frontal median" verläuft. Wir haben also bei den Zygentomen 1. ein ventrales Frontalorgan, das zum einen äußerlich durch einen unpaaren Nerv mit dem Unteren Glomerulus (HOLMGREN 1916), jedenfalls mit der Pars intercerebralis (nach HANSTRÖM 1940, siehe auch CHAUDONNERET 1950, 1971, PIPA et al. 1964, DE LERMA 1951, ELOFSSON 1970), zum anderen durch ein Konnektivpaar mit dem deutocerebralen Hirngebiet (CHAUDONNERET 1950) verbunden ist und 2. ein Frontalganglion, das sich durch ein Konnektivpaar an das Tritocerebrum (CHAUDONNERET 1950 und andere) und durch den Nervus stomodealis an das

[11] Hervorzuheben ist, daß bei den Copepoden das vordere der Konnektivpaare, die das Synganglion fronto-stomodeale mit dem Gehirn vereinigen, auch in den Deutocerebralbereich eindringen (GIESBRECHT 1913).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(Eu)Ganglion stomodeale anschließt, sowie den Nervus procurrens in distaler Richtung entsendet.

Um das Bild der Homologien der ventralen Frontalorgane und ihrer Beziehungen zum stomatogastrischen Nervensystem innerhalb der Arthropoden zu vervollständigen, ist eine Analyse der morphologischen Befunde über den schon erwähnten Nervus azygos bei Copepoden[12], Archaeognathen und Pterygoten notwendig. Dieser Nerv verbindet das Synganglion fronto-stomodeale (genauer: das sich darin befindliche Ganglion frontale) mit der Pars intercerebralis (Fig. 12c, e, f). Wir beginnen mit den am meisten untersuchten Gruppen Archaeognatha und Pterygota. Ein Nervus azygos (= Nervus connectivus der Insekten anderer Autoren) wurde bei den meisten Pterygoten, hauptsächlich bei den Vertretern der phylogenetisch ursprünglichen Ordnungen gefunden (Odonata — BALDUS 1924, HANSTRÖM 1940, CAZAL 1948, MATHUR 1972; Ephemeroptera, Dermaptera — HANSTRÖM 1940, CAZAL 1948a; Isoptera — HOLMGREN 1909, STRINDBERG 1913, THOMPSON 1916; Blattoptera am Beispiel von BRETSCHNEIDER 1914 — PAVLOVA 1895, CAZAL 1948a, WILLEY 1961; Psocoptera — BADONNEL 1934, JENTSCH 1940, CAZAL 1948a; Mallophaga — CAZAL 1948a, BUCKUP 1959; Anoplura — YOUNG 1953; Mantodea, Embioidea, Megaloptera — CAZAL 1948a; Neuroptera — CAZAL 1948a, WUNDT 1961; Mecoptera — BIERBRODT 1942). Es sei erwähnt, daß bei den Orthopteren trotz ihrer Primitivität ein Nervus zygos fehlt (WADA 1966, VADEHRA 1972, MALABRE 1973); gleiches ist bei den Hemipteren der Fall (PFLUGFELDER 1936). Dieser Nerv zieht, wie sein Homologon, der Nerv des ventralen Frontalorgans, von der ventralen Seite her in die Pars intercerebralis (HANSTRÖM 1940). Für die Archaeognathen gibt es genauere Angaben über die Endigung des Nervus azygos (HANSTRÖM 1940, BITSCH 1963): Er mündet im ventralen Bereich der Pars intercerebralis („lobus anterior medialis" dieser Autoren) und, obwohl seine Endigungsstelle dort nicht genau verzeichnet ist, nahm man an, daß sie in der Nähe des Ocellenzentrums der Synapsen der dorsalen Frontalorgannerven und der N.c.c. I liegt. WILLEY (1961) schließlich fand eine unmittelbare Verbindung des Nervus azygos mit der vorderen Zellgruppe des Ocellenzentrums.

Im Gegensatz zu den Archaeognathen und Pterygoten hat das „Frontalganglion" der Zygentomen keine Verbindung mit der Pars intercerebralis durch den Nervus azygos. Somit ist die Homologie der ventralen Frontalorgannerven bei Zygentomen und einer Reihe niederer Crustaceen einerseits und des Nervus azygos bei Copepoden, Archaeognathen und Pterygoten andererseits ganz offensichtlich. Das „Frontalganglion" der Zygentomen ist als Subganglion stomodeale distale zu betrachten, das nach unseren Kriterien nicht mit dem ventralen Frontalorgan homolog sein kann.

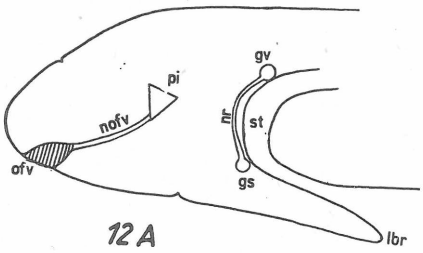
Die Beziehungen zwischen dem ventralen Frontalorgan und seiner Sonderbildungen — dem Ganglion frontale, dem (Pro-) und (Eu-)Ganglion stomodeale und dessen Wucherung, dem Subganglion stomodeale distale, dem Nervus azygos, den ventralen Nerven des Frontalorgans und den beiden Paaren der Cerebrovisceralkonnektive sind in Fig. 12 dargestellt.

Es sei erwähnt, daß sich die Sonderbildungen der Frontalorgane bei Copepoden und Insekten, ebenso wie die ihnen entsprechenden Bildungen einiger anderer Arthropoden (siehe unten), von den typischen ventralen Frontalorganen durch freiverlaufende Konnektive, die zu den paarigen Gehirnteilen ziehen, unterscheiden. Man kann daraus folgern, daß diese Nervenbahnen bei allen Arthropoden vorkommen, wobei sie in einigen Fällen über die Pars intercerebralis hinausreichen, in anderen Fällen infolge Krümmung der morphologischen Gehirnachse die Pars intercerebralis passieren. Damit ziehen sie auf dem kürzesten Weg zu den paarigen Gehirnganglien. Es muß betont werden, daß sich die von uns vertretene schematische Umwandlung ventrales Frontalorgan → Ganglion frontale, die bei gewissen Crustaceen und Insekten eingetreten ist, aus der Entwicklungsmorphologie der ausgebildeten Tiere herleitet, jedoch einer zusätzlichen wichtigen Annahme bedarf, nämlich, daß jene Nervenbahn zwischen den ventralen Frontalorganen und den paarigen Gehirnganglien phylogenetisch ursprünglich ist (Fig. 12a—d). Die Umwandlung des ventralen Frontalsinnesorgans in eine gangliöse Sonderbildung, die schematisch auf den Fi-

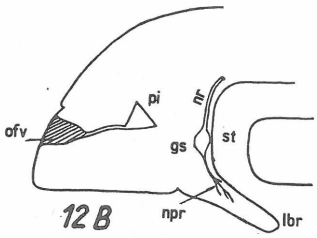
[12] Es sei darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich nicht alle Copepoden in bezug auf die Entstehung des Ganglion frontale weiter in Betracht kommen können. LANG (1948) beschrieb den Nervus azygos bei Harpacticiden nicht, sondern nur ein Konnektivpaar, das „Ganglion labrii", das mit dem Gehirn vereinigt ist. Andererseits gibt es bei diesen Tieren ein im Ocellenzentrum endendes Nervenpaar, das in seinem Verlauf an die Nerven der ventralen Frontalorgane erinnert (LANG 1948).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

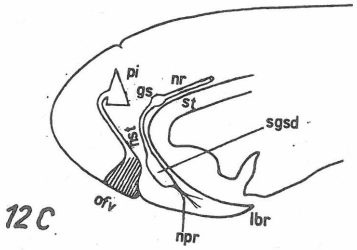
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



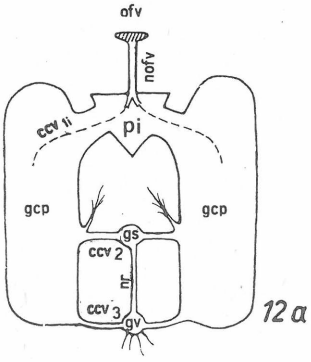
12 A



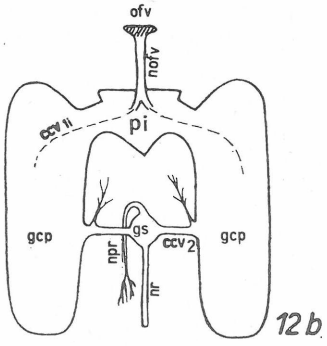
12 B



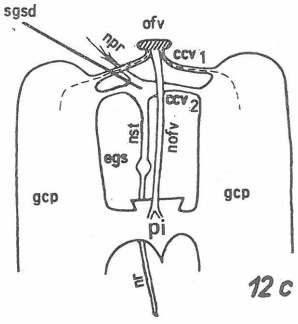
12 C



12 a



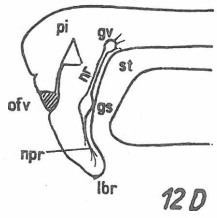
12 b

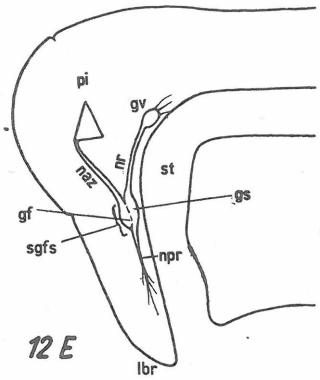


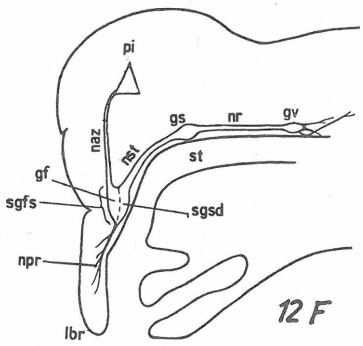
12 c

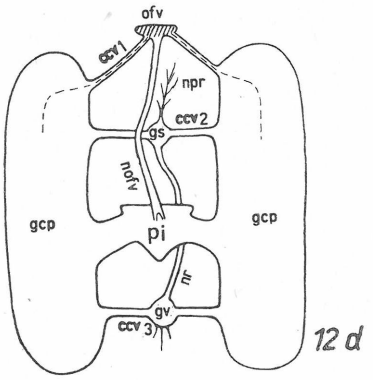
DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

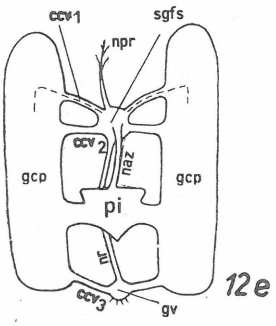
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/











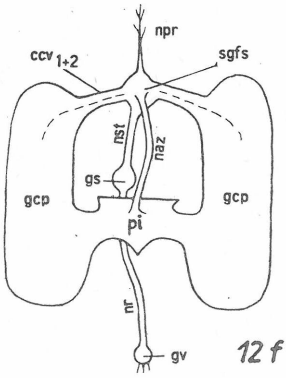


Fig. 12. Morphologische Reihen der Veränderungen im Kopfnervensystem bei Crustaceen und Insekten: die Beziehungen zwischen der Pars intercerebralis, den paarigen Gehirnganglien, den ventralen Frontalorganen, den stomatogastrischen Ganglien und ihren Nervenverbindungen. A—F: schematisierte Medianschnitte; a—f: stark schematisierte Dorsalansichten. A, a — hypothetischer Ausgangstyp der Arthropoden; B, b — Phyllopoden; C, c — Zygentomen; D, d — hypothetische Zwischenform der Crustaceen/Zygentomen; E, e — Copepoden; F, f — Insekten

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

guren 12a—d, A—D dargestellt ist, steht wahrscheinlich mit einer Veränderung der Krümmung der morphologischen Körperachse und einem Funktionswechsel in Verbindung.

Das ventrale Frontalorgan und die Sonderbildungen des Proganglion stomodeale bei Zygentomen (Fig. 12C, c) stellen ein Mittelglied in der morphologischen Reihe von gewissen Ausgangsformen (Fig. 12A, a) bis zu den Archaeognathen und den Pterygoten (Fig. 12F, f) dar. Die hypothetischen Ausgangsformen dürften in gewissem Sinne den Phyllopoden nahestehen (Fig. 12B, b). In der Crustaceenreihe finden wir neben den ursprünglichen Formen bei Phyllopoden hypothetische zygentoma-ähnliche Formen bei Copepoden (Fig. 12E, e).

Die Umwandlung des ventralen Frontalorgans in ein Ganglion frontale wird mit folgenden Kriterien belegt:

1. Morphologisches Hauptkennzeichen für ein ventrales Frontalorgan im stomatogastrischen Nervensystem ist ein unpaarer Nervus azygos, der das distale stomatogastrische Ganglion mit der Pars intercerebralis verbindet.

2. Als zweites Kennzeichen kann die Ganglienzahl in diesem System dienen. Sie wird durch die Zahl n ausgedrückt, wenn das Ganglion frontale fehlt und durch n + 1, wenn es vorhanden ist. Die Anzahl der aus dem dorsalen Ektoderm des Stomodaeums hervorgehenden stomatogastrischen Proganglien ist im typischen Fall n = 2: ein distales Proganglion stomodeale und ein proximales, im Grenzgebiet des Stomodaeums und des Mitteldarms gelegenes Proganglion ventriculare.

Das Proganglion ventriculare ist variabler als das Proganglion stomodeale. Wie das letztere (siehe oben) bildet es oft Subganglia. Diese sind entweder in einer Reihe von Ganglienverdickungen zu finden, die, wie bei den Decapoden (siehe Police 1908), in der Bahn des Nervus recurrens im Grenzbereich des Stomodaeums und des Mitteldarms liegen, oder sie bilden wie bei den Insekten (siehe Baden 1937, Roonwal 1937, Bickley 1942 und andere) ein laterales Subganglienpaar aus dem gemeinsamen medianen Proganglion. Im Gegensatz zu den Sonderbildungen des Proganglion stomodeale, wie sie bei allen untersuchten Arthropoden vorkommen, werden Sonderbildungen dieses Proganglions zumeist gar nicht, nicht einmal in der Embryogenese gefunden (zum Beispiel bei Anostraken — Benesch 1969). In allen diesen Fällen jedoch entsendet das Ganglion stomodeale den Nervus recurrens, der entlang dem Stomodaeum verläuft und weiter die Innervation des Mitteldarms übernimmt. Zweifellos handelt es sich hier um eine Rückbildung des Proganglion ventriculare, und wir nehmen n = 2 bei Vorliegen des Nervus recurrens an.

3. Schließlich existieren drei Paar Konnektive, welche die stomatogastrischen Ganglien mit paarigen Gehirnganglien verbinden. Während ein Paar Cerebrovisceralkonnektive, das mit dem Proganglion stomodeale verbunden ist, ständig bei allen Arthropoden („Frontalkonnektive", „Stomodealbrücke" verschiedener Autoren) vorkommt, variieren die Konnektive des Proganglion ventriculare erheblich — vom totalen Fehlen bei Insekten (Fig. 10c) bis zu einzelnen Nervenpaaren bei Copepoden (Lowe 1936, Fig. 10d) oder bis zum Zusammenschluß zu einem unpaaren Gebilde (Nervus ventriculus impar superior bei Crustaceen (nach Keim 1915, Orlov 1925)). Als typische Fälle sind unseres Erachtens Ventricularkonnektive bei Cumaceen (Oelze 1931 — „nervi cerebroviscerali") und Tanaidaceen (Siewing 1953) beschrieben worden. Das heißt, daß bei vergleichend-morphologischer Analyse die Angaben der Autoren über Ventricularkonnektive erst zuletzt berücksichtigt werden dürfen. Wenn sie fehlen, kann man sich als Beweis für eine Existenz des Ganglion frontale (in unserem Sinne) auf zwei Paare von Cerebrovisceralkonnektiven berufen, wobei das proximale Paar die Verbindung mit dem stomatogastrischen Ganglion herstellt, das vom Stomodaeum-Mitteldarm-Grenzgebiet entfernt ist.

Außer bei Copepoden wurde das Homologon des Nervus azygos (= Nervus connectivus) der Insekten bei anderen Crustaceen unter den Bezeichnungen Nervus cerebralis (Police 1908 — Decapoda) und Nervus ventriculus impar inferior (Keim 1915, Orlov 1925 — Decapoda; Gräber 1933 — Amphipoda und Isopoda; Hanström 1924b, Walker 1935 — Isopoda; Weygoldt 1960 — Ostracoda) beschrieben. Nach Beobachtungen von Police (1908) geht der Nervus azygos vom stomatogastrischen distalen Ganglion der Decapoden

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ab (Fig. 13A, a). Viel seltener verläßt dieser Nerv[13] das mittlere stomatogastrische Ganglion (Fig. 13B; siehe auch POLICE 1908). Die Anordnung der stomatogastrischen und zentralen Nervensysteme bei Decapoden läßt keinen Zweifel aufkommen, daß sie sekundär entstanden sind: Wenn der Nervus azygos ursprünglich mit dem Mittelganglion verbunden wäre, würde sein Abgang vom Distalganglion überhaupt nicht zustande gekommen sein (Fig. 13); denn dieser Nerv, der ins Gehirn geht, läuft fast parallel zu dem die stomatogastrischen Distal- und Mittelganglien vereinigenden Nerv. Daraus folgt, daß das Distalganglion des stomatogastrischen Nervensystems der Decapoden höchstwahrscheinlich mit dem Ganglion frontale identisch ist.

Nach der Ganglienzahl im stomatogastrischen Nervensystem (n) lassen sich die Crustaceen in zwei Gruppen aufteilen.[14] Die Phyllopoden (einschließlich der Anostraken) besitzen entsprechend unserer Definition n = 2 Ganglien (GRUBE 1853, LANKESTER 1881, PELSENEER 1885, HOLMGREN 1916, BENESCH 1969) und die Copepoden n = 3 Ganglien (LOWE 1936) mit Ausnahme der Harpacticiden (LANG 1948 — n = 2 ?). Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei Isopoden n = 3 Ganglien vorliegen (siehe NEMEC 1895, Abb. 32). Bei den Cumaceen rechnen wir den Medianteil der Kommissur zwischen den „Lippenganglien" zu den stomatogastrischen Ganglien (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) und haben folglich n = 3 Ganglien (siehe OELZE 1931). N = 3 Ganglien postulieren wir auch für das den Cumaceen sehr ähnliche stomatogastrische System der Tanaidaceen (siehe SIEWING 1953). Bei den Decapoden gilt im typischen Fall n = 3 Ganglien (POLICE 1908, ORLOV 1925); aber es können auch Veränderungen vorkommen, zum Beispiel eine Annäherung, die fast zum Zusammenschluß der stomatogastrischen Distal- beziehungsweise Mittelganglien führt (KEIM 1915, ORLOV 1925). Das gleiche gilt für die Mittel- beziehungsweise Proximalganglien (POLICE 1908 — *Homarus*); in diesem Fall schließt sich der Nervus azygos gänzlich mit den Ventricularkonnektiven (Nervus ventriculus impar superior) zu einem zum Gehirn verlaufenden unpaaren Nerv zusammen. Für die Cerebrovisceralkonnektive (m) nehmen wir bei Phyllopoden m = 2 beidseitig an. Stomodealkonnektive sind von GRUBE (1853), LANKESTER (1881), PELSENEER (1885), HOLMGREN (1916) und BENESCH (1969) beschrieben worden. Für die Copepoden gilt m = 3. Alle drei Paare Cerebrovisceralkonnektive sind von LOWE (1936) erwähnt worden. Bei den Cumaceen finden wir ebenfalls m = 3 (siehe OELZE 1931); das gleiche gilt wohl auch für die Tanaidaceen, obwohl bei ihnen das stomatogastrische Mittelganglion und seine Konnektive von SIEWING (1953) nicht beschrieben worden sind. Für die Decapoden gilt m = 3; denn zwei Konnektivpaare, welche die stomatogastrischen Distal- und Mittelganglien mit dem Gehirn verbinden, sind hier eine konstante Struktur (POLICE 1908, KEIM 1915, ORLOV 1925). Außerdem haben sie oft einen Nervus ventriculus impar superior (KEIM 1915, ORLOV 1925), der unseres Erachtens den Konnektiven des Proximalganglions (Ganglion ventriculare) homolog ist. Die Anzahl der stomatogastrischen Ganglien (n) und der Konnektivpaare (m), beide = 3, läßt darauf schließen, daß die erwähnten Crustaceengruppen über ein ganglionisiertes ventrales Frontalorgan, das Ganglion frontale verfügen.

Inwieweit das veränderte ventrale Frontalorgan[15] in der Morphogenese des stomatogastrischen Systems bei Malacostraken beteiligt ist, läßt sich den Schnittdarstellungen verschiedener Autoren entnehmen (Amphipoda — WEYGOLDT 1958, Abb. 31—33; TURQUIN 1967, Abb. 4; Tanaidacea — SCHOLL 1963, Abb. 22, 23; Mysidacea — NUSBAUM 1887, Fig. 78; WAGNER 1896, Fig. 51; siehe unsere Fig. 9g, h, i und 15c). Dabei verweisen wir auf den Übergang der Neuroblasten aus dem Ventralgebiet der Keimfrontalregion ins Labrum und begründen damit unsere obige Annahme erneut.

Bei Zygentomen, Archaeognathen und Pterygoten scheinen die sogenannten Frontalkonnektive, die nach HEIDER (1889) und anderen aus dem Frontalganglion im Verlaufe der Embryogenese des stomatogastrischen Systems herauswachsen, das Verschmelzungsergebnis zweier Konnektivpaare, der Frontalkonnektive und der Stomodealkonnektive,

[13] Da die Entwicklungsmorphologie der stomatogastrischen Ganglien aller Malacostraken unklar bleibt, ist es besser für ihre Beschreibung die neutralen Termini distal, mittel und proximal zu verwenden.

[14] Einige Crustaceengruppen, zum Beispiel Cladocera, Cirripedia, Stomatopoda, werden hier nicht betrachtet, da wir zur Morphologie des stomatogastrischen Nervensystems bei ihnen über keine Angaben verfügen.

[15] Die morphologischen Gebilde im Bereich des Naupliusauges, die von ELOFSSON (1966) als ventrale Frontalorgane bei Decapoden beschrieben worden sind, werden hier nicht besprochen. Der genannte Forscher untersuchte nicht Embryonen, sondern Larven; seine Befunde sind unklar und bedürfen unserer Meinung nach einer Bestätigung.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

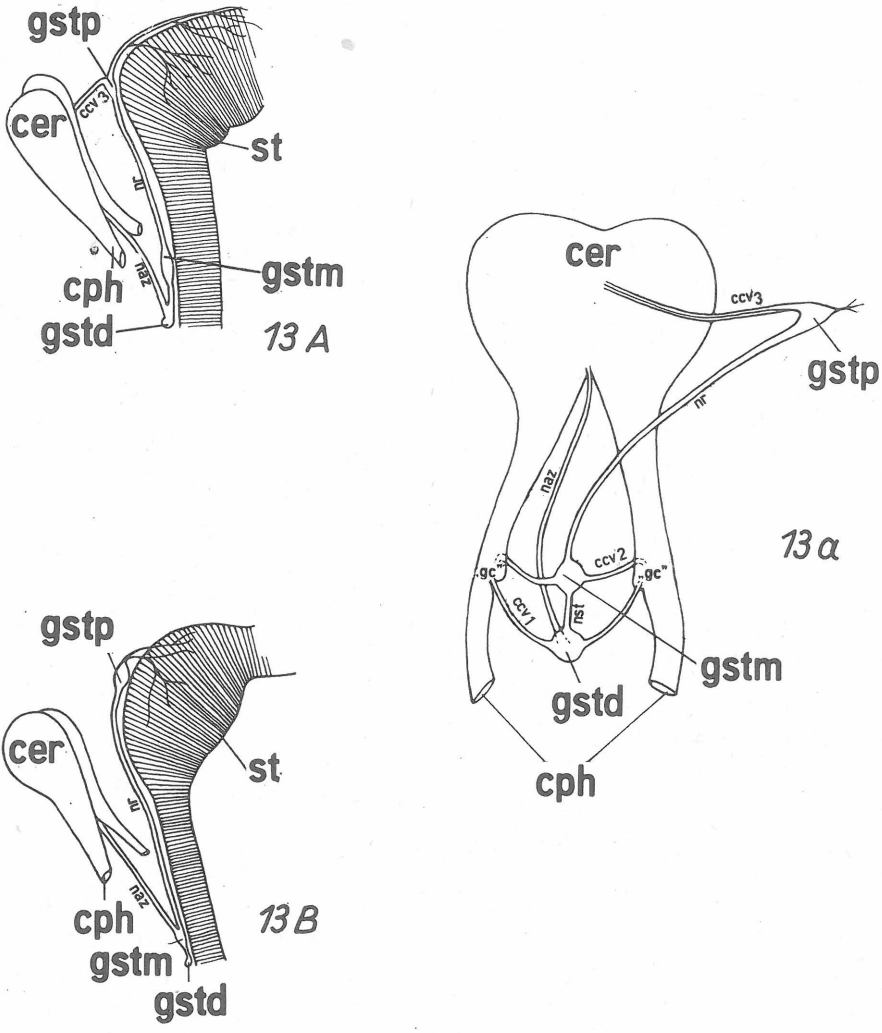


Fig. 13. Lagebeziehungen zwischen dem zentralen und dem stomatogastrischen Nervensystem der Decapoden. A — ursprünglichster Zustand (Lateralansicht): der Nervus azygos geht vom distalsten Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems ab; a — ursprünglicher Zustand (hintere Dorsalansicht); B — veränderter Zustand (Lateralansicht): der Nervus azygos geht schon vom mittleren stomatogastrischen Ganglion ab

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

zu sein. Dafür spricht auch, daß die Zygentomen zwei Konnektivpaare, die paarigen Konnektive des ventralen Frontalorgans (= „deutocerebrals nerfs d'organe frontal median" nach CHAUDONNERET 1950, 1971) und ein Konnektivpaar des „Frontalganglion" (= „racines ventrales du ganglion frontal" CHAUDONNERET 1950) besitzen. Außerdem sind bei den Copepoden, die, wie wir gesehen haben, einen mit dem der Pterygoten sehr ähnlichen Aufbau des Synganglion fronto-stomodeale aufweisen, Frontalkonnektive auch von den stomodealen Konnektiven getrennt zu finden (siehe GIESBRECHT 1913, LOWE 1936).

Bei den Cheliceraten ergibt sich nach unseren drei Kriterien (siehe Seite 47) n = 2 Ganglien (Ganglion stomodeale = „Frontalganglion" nach HOLMGREN 1920 und LEGENDRE 1956, 1959 und Ganglion ventriculare = „ganglion suprapharyngien" nach LEGENDRE 1954). Der bei Arachniden dem Rostralnerv, der dem Nervus procurrens der Insekten homolog ist, angeschlossene Nerv des ventralen Frontalorgans (= „organe rostrale" nach LEGENDRE 1959; unsere Fig. 1h) ist mit dem stomatogastrischen System dieser Tiere nicht enger verbunden. Der unpaare Nerv, der das Ganglion stomodeale („Frontalganglion") mit der Pars intercerebralis verbindet, und der als Hinweis auf diese Verbindung dienen und als Homologon des Nervus azygos der Mandibulaten betrachtet werden könnte, ist bei den Arachniden nicht beschrieben worden, obwohl ein unpaarer Ast aus dem Ganglion stomodeale in den Rostralnerv einmündet (LEGENDRE 1959). Wahrscheinlich erfolgt die Verbindung „organe rostrale" (ventrales Frontalorgan) → Zentralkörper über das Neuropilem der paarigen „Rostralganglien".

Für eine Reihe von Ateloceratengruppen (die schon besprochenen Insekten ausgenommen) erlauben morphologische Beobachtungen und einige Angaben über die Entwicklungsmorphologie wenigstens die Frage der Ganglienzahl (= n) zu lösen. Unter den Ateloceraten gilt für die Pauropoden n = 2. Dasselbe kann man nach Angaben von TIEGS (1940) für die Symphylen annehmen. Wenn man die Beobachtungen von HOLMGREN (1916), HANSTRÖM (1940) und CAZAL (1948) zusammenfaßt (unsere Fig. 8a), ist bei Dipluren im Grunde genommen n = 3, m (= Paare Cerebrovisceralkonnektive) jedoch wohl gleich 2; denn bei diesen Tieren werden infolge Krümmung ihrer morphologischen Vorderachse die mutmaßlichen Frontalkonnektive eher mit dem Nervus connectivus als mit dem Nervus frontostomodealis zusammenlaufen (siehe Fig. 8a).

Besondere Deutungsschwierigkeiten ergeben sich bei Diplopoden und Chilopoden. Bei den Diplopoden (DOHLE 1964, SEIFERT 1966) setzen wir n = 2, bei den Chilopoden (HEYMONS 1901, SEIFERT 1967) ebenfalls n = 2. Im übrigen liegt bei allen Chilopoden, außer den Lithobiomorphen, das von FAHLANDER (1938) und SEIFERT (1967) beschriebene Ganglion entsprechend dem Verlauf des Nervus recurrens recht nah am Ganglion stomodeale (medianer Teil der Stomodealbrücke), was Zweifel über seine Homologie mit dem Ganglion ventriculare der übrigen Arthropoden aufkommen läßt. Ernste Schwierigkeit bereitet ein Nervenpaar, das bei Chilopoden und Diplopoden aus dem „Gehirnboden" hervorgeht und in die Stomodealbrücke an beiden Seiten seines Medianteils (= „Frontalganglion" nach HEYMONS 1901, Ganglion stomodeale nach DOHLE 1964) einmündet (HOLMGREN 1916, FAHLANDER 1938, SEIFERT 1966). Des weiteren ist die Homologisierung dieses Nervenpaares der Chilopoden und Diplopoden (und des unpaaren Nervs der Dipluren) mit dem Nervos azygos der Archaeognathen und der Pterygoten (FAHLANDER 1938, HANSTRÖM 1940, SEIFERT 1966) nicht ganz befriedigend. Bei Lithobiiden entsendet der Nervus connectivus seine Abzweigung zur Kopfaorta (SEIFERT 1967).

————	Labrum – Stomodaeum – Mitteldarm-Achse ▶
.....	Nervensystemachse
+	Vorhandensein
–	Fehlen
)(	die in Widerspruch mit den theoretischen Kriterien stehenden (Literatur)Angaben und Befunde
()	die in Übereinstimmung mit denselben stehenden Angaben und Befunde
?	Kontrolluntersuchungen sind erforderlich
(2)	die auf Grund unserer Definition erkannte Zahl der stomatogastrischen Ganglien (n) beziehungsweise Cerebrovisceralkonnektivpaare (m)
0	Beobachtungen fehlen.

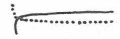
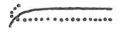
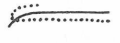
* Bei den Zygentomen sind beschrieben: „Frontalganglion" – Subganglion stomodeale distale und „Hypocerebralganglion" – Euganglion stomodeale; Ganglion ventriculare ist bei ihnen nicht beschrieben, kann aber entsprechend unserer Einstellung berücksichtigt werden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 4

Beziehungen zwischen den verschiedenen Kopfgebilden, die mit dem morphogenetischen Übergang im Zusammenhang stehen: ventrales Frontalorgan → Ganglion frontale

Arthropoden-Gruppe	Achsenkrümmung	embryonaler Übergang ventrales Frontalorgan → Ganglion frontale	ventrales Frontalorgan und sein Nerv	Nervus azygos = Nervus connectivus	Frontalkonnektive = Cerebrovisceralkonnektive 1	Ganglion frontale	Zahl der n stomatogastrischen Ganglien	Zahl der m Cerebrovisceral-Konnektivpaare
Phyllopoda		–	+	–	–	–	1(2)	1(2)
Mystacocarida		0	+	–	–	–	2	2
Copepoda		+	–	+	+	+	3	3
Ostracoda		0	–	+	0	0	2(?)	1(?)
Amphipoda		(+?)	–	+	0	(+?)	0	0
Isopoda		(+?)	–	+	0	(+?)	3 ?	0
Tanaidacea		(+?)	0	0	0	(+?)	2(3)	2(3)
Cumacea		0	0	)–(	(+?)	(+?)	3	3
Mysidacea		(+?)	–	0	0	0	0	0
Decapoda		0	(–?)	+	(+?)	(+?)	3	3
Zygentoma *		(–?)	+	–	+	–	1(2)	1(2)
Archaeognatha		0	–	+	)–(	+	2(3)	1(3)
Pterygota		+	–	+	)–(	+	3	1(3)
Collembola		(–?)	(+?)	–	(–?)	–	1(2)	1(2)
Diplura		0	0	+?	0	–?	1(?)	1(?)
Pauropoda		–	–	–	–	–	2	2
Protura		0	–	–	–	–	1(2)	1(2)
Symphyla		–	–	–	–	–	1(2)	1(2)
Diplopoda		–	–	–	–	–	1(2)	1(2)
Chilopoda		–	–	–	–	–	1(2)	1(2)
Xiphosura		–	+	–	–	–	1(2)	1(2)
Arachniden		–	(+?)	–	0	–	2	1(2)

4*

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Zwei Lösungen bieten sich für dieses Problem an:
1. Das Vorhandensein eines Nervenpaares oder des ihm entsprechenden unpaarigen Nervs von der Stomodealbrücke zum „Gehirnboden" wird als Kriterium für das Vorliegen des ganglionisierten ventralen Frontalorgans zusätzlich zum Ganglion stomodeale in der Stomodealbrücke angesehen, und diese Nerven selbst gelten als Homologa zum Nervus azygos.
2. Diese Nerven sind nicht mit dem Medianteil der Stomodealbrücke = Ganglion stomodeale, sondern eher mit seinen lateralen Teilen verbunden, deren Homologiebeziehungen später beschrieben werden sollen (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung). Die endgültige Lösung kann nur durch Untersuchung der Entwicklungsmorphologie der uns interessierenden Gebilde bei Diplopoden und Chilopoden (sowie auch bei Dipluren und Pauropoden) erzielt werden. Zur vergleichenden Analyse der dorsalen Frontalorgane kann der Bau der Kopfgebilde der Collembolen dienen.

Die Collembolen besitzen, wie wir erwähnt haben, ventrale Frontalorgane (PAULUS 1972). DENIS (1928, 1949) beschrieb bei Collembolen die von den „ganglions epipharyngiens" (= Lateralteile der Stomodealbrücke von Diplopoden und Chilopoden, MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) bis zum „Gehirnboden" ziehenden sogenannten Y-Nerven, die den Nervi connectivi der Diplopoden und Chilopoden homolog sind. Diese Y-Nerven wurden auch mit dem Nervus azygos der Archaeognathen und Pterygoten homologisiert (siehe DENIS 1949). Wenn wir die Homologie der Y-Nerven der Collembolen mit den Nervi connectivi der Diplopoden und Chilopoden annehmen, so entheben wir uns einerseits der Schwierigkeit der Homologisierung des ventralen Frontalorgans = Ganglion frontale; denn bei den Collembolen liegen sowohl Nervi connectivi (= Y-Nerven) als auch der Nerv des ventralen Frontalorgans = Nervus azygos vor. Andererseits erlaubt diese Homologisierung, den Zusammenhang mit dem Bau einer Reihe von Kopfgebilden herzustellen, die mit der Stomodealbrücke und dem Ganglion stomodeale der Pauropoden verbunden sind („median nerve from deutocerebrum to frontal ganglion" nach TIEGS 1947), worauf wir später zu sprechen kommen (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung). Wenn das oben Angeführte stimmt, wird m für alle Ateloceraten, außer den Archaeognathen und den Pterygoten, gleich 2 (Anzahl Paare Cerebrovisceralkonnektive).

Die Ergebnisse der vergleichend-morphologischen Analyse des ventralen Frontalorgans faßt Tabelle 4 zusammen.

Mit Ausnahme der Vertreter einiger Ateloceratengruppen sind bei den übrigen untersuchten Arthropoden ventrale Frontalorgane in der einen oder der anderen Form vorhanden. Alle ventralen Frontalorgane und ihre Derivate sind mit dem Ektoderm der Frontalregion verbunden und entsprechen einander nach Maßgabe ihrer Innervation und ihrer Lage gegenüber anderen Kopfgebilden.

c. Laterale Frontalorgane

Die Homologisierung der lateralen Frontalorgane mit den frontalen Sinnesorganen dürfte viele Gegenmeinungen hervorrufen. Als laterale Frontalorgane bezeichnen wir solche Kopfbildungen, die auf Grund ihrer Entwicklung in den lateralen Gebieten der unpaaren medianen Ektodermanlage der Frontalregion liegen. Die Nerven der lateralen Frontalorgane münden in diesem Fall in das Ocellenzentrum oder in den Zentralkörper, wobei sie lateral von den Nerven der dorsalen Frontalorgane verlaufen.

Tabelle 5.
Die Homologien der ventralen Frontalorgane bei den Arthropoden

Arthropoden-Gruppe	Benennung der Gebilde, die mit den ventralen Frontalorganen homologisierbar sind	Innervation	Funktion	Ontogenetischer Entwicklungsbereich
Phyllopoda	paariges ventrales Frontalorgan = unterocellares Frontalorgan	paariger Nerv aus dem medianen Lappen der Nauplius-augensehmasse	wahrscheinlich sensorisch	Keimfrontalregion
Mystacocarida	das am zweiteiligen Rostrum befindliche medianste Setaepaar	?	wahrscheinlich Tangorezeptor	?

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Arthropoden-Gruppe	Benennung der Gebilde, die mit den ventralen Frontalorganen homologisierbar sind	Innervation	Funktion	Ontogenetischer Entwicklungsbereich
Copepoda	Ganglion frontale	durch den N. azygos mit der Pars intercerebralis und durch Cerebrovisceralkonnektivpaar 1 (frontal) mit den Hauptcerebralfaserstämmen verbunden	Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems	wahrscheinlich eine aus dem Frontalregionektoderm ins Labrum übergehende Neuroblastengruppe
Amphipoda	wahrscheinlich eines der stomatogastrischen Ganglien	durch den N. azygos	wahrscheinlich dasselbe Ganglion	wahrscheinlich dieselbe Gruppe
Isopoda	Wahrscheinlich eines der stomatogastrischen Ganglien	durch den N. azygos	wahrscheinlich dasselbe Ganglion	wahrscheinlich dieselbe Gruppe
Tanaidacea	wahrscheinlich eines der stomatogastrischen Ganglien	?	wahrscheinlich dasselbe Ganglion	wahrscheinlich dieselbe Gruppe
Cumacea	eines der stomatogastrischen Ganglien	N. azygos ist nicht gefunden	?	?
Decapoda	wahrscheinlich distales stomato-. gastrisches Ganglion	N. azygos geht aus dem distalen stomatogastrischen Ganglion aus	wahrscheinlich Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems	?
Zygentoma	ventrales Frontalorgan	vom unteren Glomerulus des Ocellenzentrums ausgehender paariger Nerv und ein Paar Cerebrovisceralkonnektive 1	wahrscheinlich sensorisch	?
Archaeognatha	Ganglion frontale	ein in die Pars intercerebralis verlaufender N. azygos und ein Cerebrovisceralkonnektivpaar, das dieses Ganglion mit dem Tritocerebralbereich verbindet	wahrscheinlich ein Teil des stomatogastrischen Synganglion frontostomodealis	?
Pterygota	Ganglion frontale	ein in die Pars intercerebralis verlaufender N. azygos und ein Cerebrovisceralkonnektivpaar, das dieses Ganglion mit dem Tritocerebralbereich verbindet. N. azygos, der im Ocellenzentrum mündet	Teil des stomatogastrischen Synganglion frontostomodealis	Keimfrontalregion
Xiphosura	ventrales Frontalorgan	der in Richtung des Zentalkörpers verlaufende paarige Nerv	Chemorezeptor	Keimfrontalregion
Arachniden	wahrscheinlich ,,organe rostrale"	ein Zweig des Rostralnervs	wahrscheinlich Chemorezeptor	Keimfrontalregion
Collembola	ventrales Frontalorgan	ein mit dem Nerv des frontalen Stirnocellus zusammengehender paariger Nerv, der in das Ocellenzentrum einmündet	wahrscheinlich eine sensorische	?
Diplura	wahrscheinlich ,,sensorisches Ganglion" nach HOLMGREN (1916) ?	,,N. connectivus" ?	wahrscheinlich eine sensorische! und ganglionäre ?	?

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Für die lateralen Frontalorgane ist die Tendenz zur Bildung einer Nervenverbindung mit den Medullae terminales (die aus den Proganglia optica hervorgehenden Subganglia) charakteristisch. Sie lassen ferner eine große Tendenz zur Änderung der primären Sinnesfunktion in Richtung Neurosekretion erkennen.

Bei den Copepoden haben die lateralen Frontalorgane (= laterale „dorsale" Frontalorgane nach GICKLHORN 1930a = Distalendigungen der „lateral frontal nerves" nach LOWE 1936 = „organs of GICKLHORN" nach ELOFSSON 1966b) wohl die ursprünglichste Anordnung und Innervation beibehalten, was offensichtlich mit der Rückbildung der optischen Ganglien zusammenhängt. Sie liegen im Ektoderm der Frontalregion dorsolateral von den dorsalen Frontalorganen (HANSTRÖM 1931, 1933, GICKLHORN 1930b, LOWE 1936, ELOFSSON 1966b, 1971) und ihre Nerven münden mehr Lateral von den Nerven der dorsalen Frontalorgane in die Naupliusaugensehmasse (LOWE 1936). GICKLHORN (1930a) entdeckte in den lateralen Frontalorganen der Copepoden Spuren einer Neurosekretion. ELOFSSON (1966b) betrachtete die dorsalen Frontalorgane der Copepoden als „X-Organe" und ihre lateralen Frontalorgane als „organs of GICKLHORN", die diesen Tieren eigen sind. Leider berührte ELOFSSON in seiner letzten Arbeit (1971) diese Frage überhaupt nicht mehr. Es scheint, daß sein Standpunkt vom HANSTRÖMschen Schema (siehe oben) beeinflußt worden ist; aus den schon erwähnten Gründen können wir ihm nicht beipflichten. Es ist möglich, daß PEDASCHENKO (1896) in der Entwicklung der Copepoden die lateralen Frontalorgane gerade so beschrieb, wie es ihre Entstehung an den „lateralen" Grenzen der Keimfrontalregion (Scheitelplatte) zeigt. Dieser Autor ging jedoch nicht auf die Homologa der dorsalen Frontalorgane ein und darum blieb die Frage offen.

Wie schon erwähnt, sind die von DAHL (1952) bei Mystacocariden als „dorsale" Frontalorgane beschriebenen Sinnesorgane, die je eine Seta tragen und lateral von der Rostralwucherung liegen, mit großer Wahrscheinlichkeit Homologa der „lateral frontal nerves" der Copepoden (LOWE 1936), das heißt der lateralen Frontalorgane. Gerade bei den Mystacocariden haben wir wahrscheinlich das einmalige Beispiel, daß hierselbst die primitivste Ausbildung und Anordnung der Frontalorgane überhaupt vorliegt: Die Mystacocariden besitzen sechs voneinander getrennte Frontalorgane, die in drei Paaren — dorsale und laterale, ventrale Frontalorgane — vereinigt sind. Weitere detaillierte Untersuchungen zum Bau und zur Innervation der Frontalorgane der Mystacocariden wären sehr notwendig.

Neben der Beibehaltung der im Grunde ursprünglichen Innervation und, was sehr wichtig ist, ihrer primären Funktion, verfügen die lateralen Frontalorgane der Xiphosuren über eine Verbindung mit den Medullae terminales. Diese Verbindung ist allem Anschein nach sekundär und durch die starke Entwicklung der Ganglia optica sowie der gegenseitig bedrängten Anordnung der Pars intercerebralis und der optischen Ganglien im Syncerebrum bedingt. Auf Entwicklung, Bau, Funktion und Innervation der lateralen Frontalorgane der Xiphosuren wird bei der Lösung vieler theoretischer Fragen der vergleichenden Arthropoden-Morphologie und zur Begründung weitgehender Homologien zurückgegriffen werden müssen.

Wie sich aus den Befunden von JOHANSSON (1933) ergibt, bilden sich die Anlagen der lateralen Frontalorgane der Xiphosuren im Ektoderm der Frontalregion des Keimes lateral von der Einstülpung der Linsenaugenanlagen, wie wir sie im Frühlarvenstadium vorfinden (JOHANSSON 1933, Fig. 6, 9). Bei genauem Studium der Präparate (JOHANSSON 1933) kann man feststellen, daß die aus Pigmentzellgruppen hervorgehenden lateralen Frontalorgane infolge der dorsokaudalen Verlagerung der Pars intercerebralis und der Anteriorverschiebung der Proganglia optica und des übrigen „Protocerebrum" (JOHANSSON 1933, Fig. 2, 3, 4, 11) von ihren Nervenzentren getrennt werden. Höchstwahrscheinlich gelangen die Nerven der lateralen Frontalorgane („laterale Riechnerven") aus diesem Grunde in die „Medullae ganglionares", das heißt in die proximalen Teile der optischen Ganglien (JOHANSSON 1933; Medulla ganglionaris = Medulla terminalis). Es entstehen wie auch bei den Crustaceen nach HANSTRÖM (1924b) durch Aufteilung der gemeinsamen Anlage eine „innere Sehmasse" = Medulla interna und eine „äußere Sehmasse" = Medulla externa. Trotzdem enden die Nerven der lateralen Frontalorgane der Xiphosuren im Zentralkörper (JOHANSSON 1933; unsere Fig. 7).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

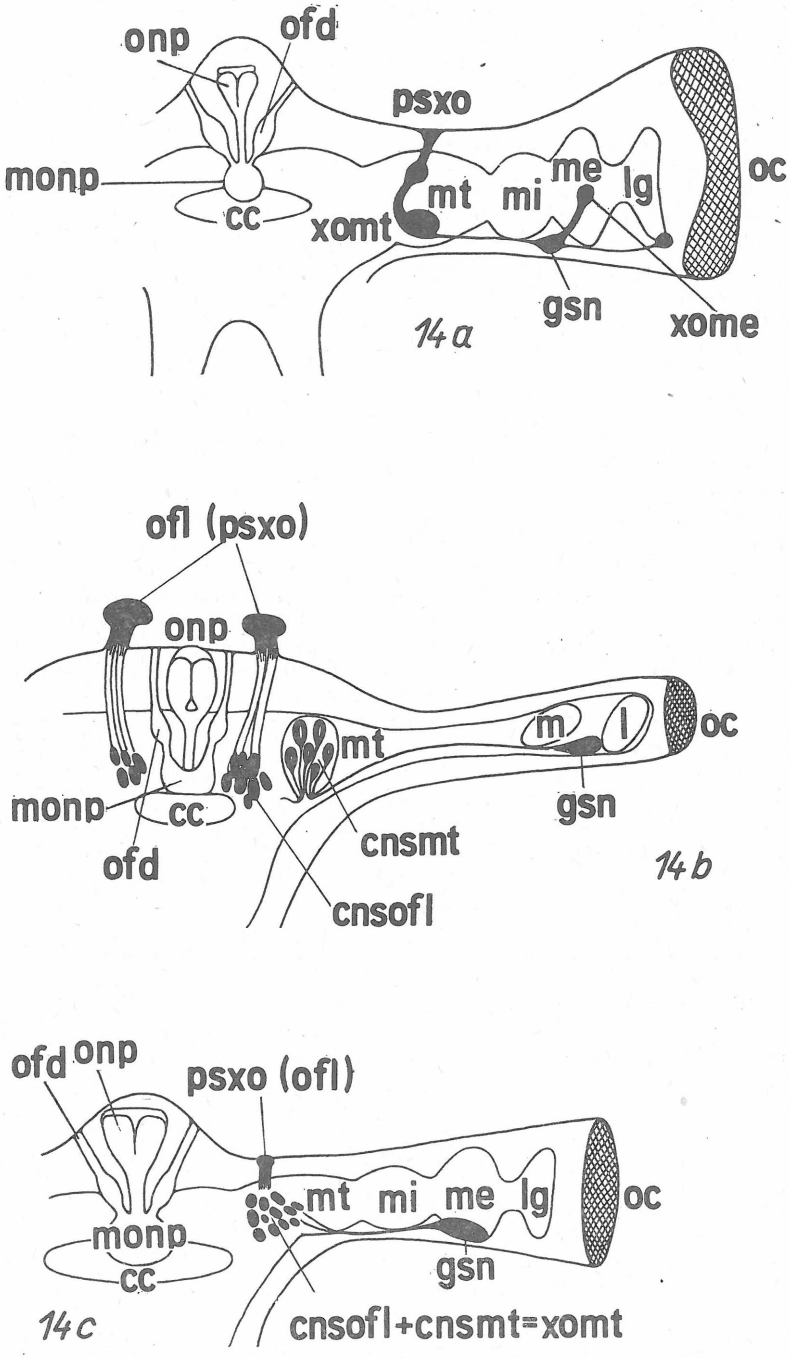


Fig. 14. X-Organ der Crustaceen. a — X-Organ der Decapoden nach DAHL 1965; b und c — vermutlicher Evolutionsprozeß (etwa in der Reihe Anostraken → Decapoden): laterales Frontalorgan → sensorische Poren des X-Organs, wobei sich die zum lateralen Frontalorgan und zur Medulla terminalis gehörenden Neurosekretzellengruppen miteinander vereint haben

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Der innere Bau der lateralen Frontalorgane der Xiphosuren haben DEMOLL (1914) und einige andere Autoren dazu veranlaßt, sie für „Ventralaugen"[16] zu halten. Die über ihnen liegende Cuticula ist leicht verdickt, ihre verlängerten Zellen besitzen „rhabdomähnliche" Strukturen. Nach JOHANSSON (1933) bilden diese Organe laterale Teile eines Riechorgans der Xiphosuren, dessen olfaktorische Funktion schon in Experimenten von PATTEN (1892) und HANSTRÖM (1926a) ermittelt wurde.

Wenn die Homologie des Riechorgans der Xiphosuren mit den an der Basis des Labrum bei Arachniden liegenden Sinnesorganen (siehe DAHL 1885, LEGENDRE 1956a, 1959) richtig ist, sind diese Organe nach Herkunft (Keimfrontalregion), Funktion und Anordnung im Vergleich mit dem ventralen Frontalorgan (= „organe rostrale", „glande du rostre" nach LEGENDRE 1959) auch homolog den lateralen Frontalorganen der übrigen Arthropoden. Der gemeinsame Verlauf der Nerven der lateralen Frontalorgane der Arachniden und der Labralnerven ist wohl ebenso wie der gleichartige Nervenverlauf des ventralen Frontalorgans begründet zu erklären (siehe oben, Fig. 1h).

Das X-Organ

Bei den Crustaceen soll nunmehr die komplizierte Frage des sogenannten X-Organs von HANSTRÖM beziehungsweise des X-Organkomplexes behandelt werden. Zuvor sei erwähnt, daß der neurosekretorische X-Organkomplex in seiner vollständigen Zusammensetzung bei Decapoden von CARLISLE (1953) und DAHL (1965) beschrieben worden ist. Er umfaßt: 1. die Sinusdrüse, 2. das mit dieser verbundene ganglionäre X-Organ der Medulla terminalis (MTGX) und das ganglionäre X-Organ der Medulla externa (MEGX), 3. das Sinnesporen-X-Organ (SPX), das den in die Medulla terminalis verlaufenden Nerv entsendet (Fig. 14a).

Die Kopfgebilde der Anostraken, die als Homologa lateraler Frontalorgane einzuschätzen sind, wurden von MENON (1962), HENTSCHEL (1965), ELOFSSON (1966b), LAKE (1969) und BENESCH (1969) beschrieben (siehe oben). Die Entwicklung dieser Frontalorgane wurde von BENESCH (1969) untersucht, der sie als „X-Organe" bezeichnete. BENESCH meinte, daß sich diese Gebilde im Zusammenhang mit den Medullae terminales entwickeln; gemäß seiner Abbildung 29b (unsere Fig. 6i) jedoch entsenden die lateralen Frontalorgane Nervenfasern nicht nur in die Medullae. Die lateralen Frontalorgane der Anostraken entstehen zwischen der Frontalregion des Keimes und den Proganglia optica; damit erinnern sie an die bei Copepodenembryonen beschriebenen (PEDASCHENKO 1896) Gebilde (siehe oben). Die lateralen Frontalorgane der Anostrakenlarven haben sensorische Wucherungen (MENON 1962, BENESCH 1969). Ihre Nerven ziehen insbesondere in jene Gruppen der Neurosekretzellen, die zwischen der Naupliusaugensehmasse und den Medullae terminales liegen (BENESCH 1969). Wahrscheinlich konnte BENESCH bei *Artemia*, die keine Augenstiele besitzt, die Gruppen der Neurosekretzellen nicht unterscheiden, nämlich jene Gruppe, die mit dem lateralen Frontalorgan, und die andere Gruppe, die mit der Medulla terminalis verbunden ist, wie es MENON (1962) bei *Streptocephalus* dargestellt hatte. Die letztere Neurosekretzellgruppe lagert sich an die Sinusdrüse an, die bei den Anostraken zwischen der Medulla (= Medulla externa + Medulla interna der Decapoden) und der Lamina liegt (MENON 1962, HENTSCHEL 1965; unsere Fig. 14b). KULAKOVSKIJ (1973) verneinte die Existenz einer Sinusdrüse bei den Anostraken, aber seine Befunde sind sehr unklar.

Die den lateralen Frontalorganen entsprechenden Organe bei Notostraken heißen nach HANSTRÖM (1931) „dorsale" paarige Frontalorgane; unter den Phyllopoden sind sie in dieser Form ausschließlich den Notostraken eigen: „Die genannten Organe . . . treten als Anhänge des Lobus opticus der Komplexaugen auf, wo sie wie Gruppen von plasmatischen Zellen liegen . . . an der Medianseite der hinteren Bündel der Komplexaugennerven, sind bipolar und senden ihre äußeren Ausläufer, zu einem Strang verbunden, nach der dorsalen

[16] Es gibt zwei neuere Arbeiten, die sich mit morphologischen (CLARCK, MILLECHIA & MAURO 1969) und physiologischen (FEIN & DE VOE 1973) Untersuchungen über die „Ventralaugen" der Xiphosuren beschäftigen. Nun wird in der ersteren ohne Beweisführung die Existenz der „Ventralaugen" behauptet, und es bleibt sehr unverständlich „warum zu diesen „Sehorganen" noch ein „median olfactory nerv" zieht. Die zweite Arbeit ist allzu phantastisch: Man entdeckt eine vollständige Unabhängigkeit der Lichtadaptation der „Ventralaugen" von photochemischen Prozessen; die „Ventralaugen" der Xiphosuren werden für wunderbare, besonders scharfe Sehorgane im Vergleich zu allen übrigen Tieren gehalten. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann aber gesagt werden, daß die Autoren eine unspezifische Lichtreaktion des nicht lichtsensorischen Organs beobachtet haben.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Hypodermis median vom Ausgangspunkt derjenigen Muskeln, die nach innen vom Komplexauge entspringen und nach dem Lobus opticus ziehen. Die zentripetalen Ausläufer gehen zentralwärts längs der Oberfläche der Komplexaugenbündel und des distalen Teiles des Lobus opticus . . . und verschwinden sie bald unter den optischen Faserbündeln . . ." (zitiert nach HANSTRÖM 1931, Seite 90). HANSTRÖM (1931) berief sich auf ähnliche Beobachtungen von WENKE (1908) und CLAUS (1873); dabei berichtete der letztere über das Vorhandensein der Cuticularwucherungen der lateralen Frontalorgane bei Notostrakennauplien. DAHL (1959) erwähnte dieselben Gebilde und homologisierte sie später (1965) mit den X-Organen der übrigen Crustaceen. ELOFSSON (1966b) hat neurosekretorische „giant cells" beschrieben, die mit den Medullae terminales verbunden sind.

Wie bei den Anostraken gibt es auch bei den Decapoden eine Sinusdrüse, die zwischen der Medulla interna und der Medulla externa liegt (DAHL 1965 und andere). Ihrer Anordnung nach entspricht die Sinusdrüse der Decapoden durchaus jener der Anostraken, wenn man berücksichtigt, daß die Medulla der Anostraken identisch mit der Medulla interna und der Medulla externa der Decapoden (HANSTRÖM 1924b) ist. Ohne auf das MEGX einzugehen, möchten wir hervorheben, daß die Neurosekretzellen des MTGX als die in der Medulla terminalis der Anostraken zu findende Zellengruppe gelten können (siehe MENON 1962).

Die Lösung des Problems der Homologien des X-Organkomplexes innerhalb und außerhalb der Crustaceen wird mit der Frage entschieden, ob die sensorischen Wucherungen der lateralen Frontalorgane der Anostraken (in unserem Sinne) und das SPX der Decapoden untereinander homolog sind. Nach DAHL (1957) entwickelt sich der ganze X-Organkomplex aus Neuroblasten der Medulla terminalis. A priori scheint es sehr unwahrscheinlich, daß sich die sensorische Ektodermbildung (SPX) auf diese Weise formiert hat. Nach PYLE (1943) entwickeln sich das SPX und das MTGX völlig unabhängig voneinander. Das MTGX bildet sich natürlich aus entsprechenden Neuroblasten (HUBSCHMANN 1963), und in bezug auf das SPX verfügen wir über die Befunde von COUTIÈRE (1914) und ORLAMÜNDER (1942). Aber in bezug auf das MTGX widersprechen sich die Befunde von COUTIÈRE und ORLAMÜNDER einerseits mit denen von HUBSCHMAN andererseits. Die ersteren beschrieben die Entstehung dieses Organs aus Ektoderm(drüsen)zellen, die im Laufe der Embryonalentwicklung in den Bereich der Medulla terminalis übergehen oder sich dort einlagern. Der Nerv des SPX-Organs verläuft nach COUTIÈRE (1914) geradewegs ins Gehirn, obgleich er beim Wachstumsvorgang in Kontakt mit der Medulla terminalis kommt (vergleiche JOHANSSON 1933 — *Limulus*).

Beim Vergleichen der wenigen Angaben über die Entwicklung und den Aufbau des X-Organkomplexes bei Anostraken und Decapoden fällt eines sofort auf: Damit alle diese ohnehin ähnlichen Gebilde morphologisch fast identisch werden, genügt die Annahme, daß das MTGX nicht nur von den aus den Neuroblasten der künftigen Medulla terminalis entstehenden Neurosekretzellen, sondern auch von den aus dem Ektoderm der Keimfrontalregion hervorgegangenen Neurosekretzellen gebildet wird. Es muß ferner angenommen werden, daß sich das MTGX im Verlaufe der Evolution durch Vereinigung zweier Neurosekretzellgruppen bilden konnte, welche denen der rezenten Anostraken ähnlich sind, nämlich aus einer mehr medianen Neurosekretzellgruppe des lateralen Frontalorgans und aus einer mehr lateralen Gruppe der gleichen Zellen im Bereich der Medulla terminalis, die mit der Sinusdrüse verbunden war (Fig. 14b, c). In diesem Zusammenhang ist es interessant, daß auch die Decapodennauplien sensorische Wucherungen der lateralen Frontalorgane haben, die denen der Phyllopodennauplien ähnlich sind (siehe COUTIÈRE 1914, HANSTRÖM 1933).

In gewissem Sinne sind wir mit HANSTRÖM (1931—1953) einig, der forderte, daß die lateralen Frontalorgane der Anostraken dem SPX-Organ der Decapoden homolog seien (siehe auch CHAIGNEAU 1973). Die von uns vertretene Homologie wird auch durch die bei den Decapoden aus dem Ocellenzentrum innervierten Frontalorgane (DAHL 1957, ELOFSSON 1966a; siehe auch HANSTRÖM 1931, 1933) = dorsale Frontalorgane in unserem Sinne erhärtet.

Es scheint weiterhin von Interesse, daß JOHANSSON (1933) die Existenz eines „den Ventralaugen zugehörenden großzelligen Bereiches" (laterale Frontalorgane in unserem Sinne)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

erwähnte. Es ist möglich, daß diese Zellen neurosekretorisch sind, wodurch sich die ohnehin große Ähnlichkeit der lateralen Frontalorgane bei Xiphosuren und Crustaceen noch mehr verstärkt.

Erwähnt sei auch, daß das MTGX und die Sinusdrüse bei den meisten Malacostraken vorhanden sind. Bei Leptostraken hat STÅHL (1938) gefunden, daß das MTGX über einen Nerv mit der zwischen der Medulla externa und der Medulla interna liegenden Sinusdrüse verbunden ist. STÅHL berief sich auf CLAUS (1889), der bei Vertretern dieser Gruppe Höcker der „frontalen Sinnesorgane" beschrieben hatte; CHAIGNEAU (1973) homologisierte diese Organe mit dem SPX auf Grund ihres inneren Aufbaues.

Amphipoden, Isopoden und andere Peracariden besitzen Sinusdrüsen (= Frontalorgan nach HOLMGREN 1916 = Pseudofrontalorgan nach GRÄBER 1933; WALKER 1935, STÅHL 1938, GABE 1952). Dabei verfügen die Tanaidaceen, Mysidaceen und Stomatopoden über SPX (= laterale Frontalorgane) und MTGX (HANSTRÖM 1931, 1933; DAHL & VON MECKLENBURG 1969; JACQUES 1969a, b; siehe auch CHAIGNEAU 1972b). Das gleiche gilt für die Anaspidaceen (HANSTRÖM 1931, KAURI & LAKE 1972). Nach WALKER (1935) finden sich bei Amphipoden und Isopoden die Statozysten in morphologisch identischer Lage. Der Nerv der Isopodenstatozyste mündet in die Medulla interna (WALKER 1935; siehe auch ZÁVADSKÝ 1915), wo sich das MIGX befindet (GABE 1952). HANSTRÖM (1931, 1933) vertrat die Meinung, daß sich der Nerv der Amphipodenstatozyste mit der Medulla terminalis verbindet; damit läßt sich dieses den Amphipoden und Isopoden eigene Organ mit dem SPX (= laterales Frontalorgan) homologisieren. DAGUERRE DE HUREAUX (1967) und CHAIGNEAU (1969, 1971a, c) beschrieben ein SPX-Homologon bei Isopoden, ohne indessen die Beziehungen zwischen ihm und den Statozysten zu erwähnen.

Tabelle 6
X-Organ der Crustaceen

Crustaceen-Gruppe	Homologa der lateralen Frontal-organe (SPX)	MTGX	MIGX	MEGX	Sinusdrüse	Nicht in der Frontalregion liegende Statozysten
Anostraca	+	in der Medulla terminalis liegende Neurosekretzellen	–	–	+	0
Leptostraca	+	+	–	–	+	0
Anaspidacea	+	+?	+?	0	0	0
Stomatopoda	+	+	–	–	+	
Mysidacea	+	+	–	–	+	+ (im Telson)
Tanaidacea	+	0	0	0	+	+ (im antennalen Basalglied)
Amphipoda	+ (Statozyste)	0	0	0	+	–
Isopoda	+ (Statozyste)	–	+	–	+	–
Decapoda	+	+	–	+	+	+ (im antennalen Basalglied)

\+ vorhanden
– fehlen
0 keine Angaben

SPX = Sinnesporen-X-Organ
MTGX = X-Organ der Medulla terminalis
MIGX = X-Organ der Medulla interna
MEGX = X-Organ der Medulla externa

Im Hinblick auf die Grenzlage der lateralen Frontalorgane der Arthropoden kann die Tendenz zur Innervationsänderung dieser ursprünglich sensorischen Organe, die sich im Ektoderm der Frontalregion des Keimes entwickeln, theoretisch dadurch erklärt werden, daß das Ektoderm der Frontalregion und deren Nervenderivate verschiedenen Verlagerungen ausgesetzt waren. Bei einer größeren Ausdehnung der äußeren ektodermalen Frontalregion gegenüber den von ihren Neuroblasten ausgebildeten Nervenzentren könnten sich die Derivate der optischen segmentären Proganglien unter den am meisten lateral gelegenen Bereichen des Frontalektoderms lokalisieren. Auf diese Weise erreichten die in Richtung der Pars intercerebralis wachsenden Nerven der sensorischen lateralen Frontalorgane auf ihrem Weg segmentäre Nervenbildungen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Tömösvaryschen (= Postantennal-)Organe, Pseudoculi; das laterale Paar der Neurosekretzellansammlungen im „Protocerebrum" der Insekten, Collembolen und Dipluren

Hypothetisch kann man auf der Homologie der für Diplopoden, Chilopoden, Symphylen und Collembolen charakteristischen Tömösvaryschen Organe mit den lateralen Frontalorganen der Malacostraken (SPX, Statozyste), der Xiphosuren und der anderen Arthropoden bestehen. Die Entwicklungsmorphologie dieser Organe ist jedoch kaum untersucht worden (Hennings 1904, Tiegs 1940). Die metamere Zugehörigkeit des Ektoderms, aus dem sie hervorgehen, ist noch unklar. Ihre Innervation aus den Bereichen der „lateral protocerebral lobes" (Tiegs 1940), die wir als Derivate der Proganglia protocerebralia ansehen (Melnikov & Rasnitsyn, in Vorbereitung), könnte auch sekundär sein (siehe oben).

Die Morphologie der Tömösvaryschen Organe der Diplopoden und Chilopoden wurde v. Zograf (1901), Hennings (1904, 1906) und anderen beschrieben. Die Ähnlichkeit des Baues dieser Gebilde bei den Symphylen (Pflugfelder 1933) mit dem Bau des SPX der Decapoden wurde von Orlamünder (1942) erwähnt. Die weitere Bahn der diese Organe versorgenden Nervi tömösvaryi nach ihrem Einmünden in die optischen Gehirnloben wurde in den meisten Fällen nicht verfolgt.

Übrigens beschrieben Marlier (1941) und Paulus (1972) unter „ocelles lateraux" beziehungsweise „Scheitelocellen" bei Collembolen als erste die Homologa der Tömösvaryschen Organe (Postantennalorgane). Ihre Nerven treten nach diesen Autoren in das Ocellenzentrum ein. Paulus (1972) beschrieb bei einem Vertreter der Familie Poduridae neben Stemmata noch „Scheitelocellen" und berichtete, daß bei diesem Tier die Postantennalorgane fehlen (Paulus, persönliche Mitteilung). Andererseits erwähnten Tullberg (1872) und Becker (1910, 1932; siehe auch Paclt 1956, Karuhize 1971) bei Poduriden Postantennalorgane neben Stemmata. An der Einmündung der Nerven der Postantennalorgane der Collembolen findet sich eine paarige Ansammlung von Neurosekretzellen = NSG II (Cassagnau & Juberthie 1967b). Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Petrobius* (Archaeognatha) vor, wo äußere dorsale Frontalorgane mit Zellen der NSG I verbunden sind (Bart 1963).

Holmgren (1916) und Hanström (1928) wiesen auf die Einmündung der Nervi tömösvaryi bei Myriapoden in die innere Sehmasse hin, die als vermutliches Homologon der Medullae betrachtet werden kann; Hennings (1906) und Fahlander (1938) beschrieben jedoch, daß die Nerven nur die „Gehirnfrontalloben" erreichen.

Die Homologie des Tömösvaryschen Organs mit dem Frontalorgan wurde von Heymons (1901), Hennings (1906), Fahlander (1938) und anderen als grundsätzlich möglich angesehen. Die Funktion der Tömösvaryschen Organe ist ihrer Morphologie nach wahrscheinlich hygrorezeptorischer Natur (Marcus 1949, Paclt 1956, Haupt 1971, 1972, Karuhize 1971), jedenfalls liegt keine Riechfunktion vor (siehe Becker 1910, Friedel 1928). Eine solche wird bis heute noch von mehreren Forschern angenommen, aber schon Hennings (1904) und später Tichy (1973a, b) haben eine Riechfunktion experimentell widerlegt. Tichy (1973) konnte eine Hygrorezeption der Tömösvaryschen Organe bei Chilopoden im Experiment bestätigen.

Pauropoden und Proturen haben Pseudoculi („Scheinaugen") des gleichen Bauplanes (siehe Berlese 1910, Tiegs 1947, François 1969). Ihre Anordnung auf der Kopfkapsel erinnert an die Tömösvaryschen Organe, mit denen sie von Becker (1910), Prell (1913), Handschin (1926), Denis (1928), Bedini & Tongiorgi (1971), Haupt (1973) homologisiert wurden. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich diese Organe als etwas anderes als Frontalorgane erweisen könnten, ist sehr gering; denn keinerlei Sinnesbildungen außer den Facettenaugen (beziehungsweise den Stemmata) sind mit segmentären Ganglien des I. Segmentes verbunden.

Die Morphologie der Pseudoculi läßt nach Tiegs (1947) auf eine Erschütterungsrezeption schließen. Bedini & Tongiorgi (1971) und Haupt (1973) jedoch behaupteten, wie vordem Schmidt (1895), daß die Pseudoculi Chemo- beziehungsweise Hygrorezeptoren seien.

Die in den Lateralgrenzen der Pars intercerebralis (im „Protocerebrum") befindlichen Neurosekretzellgruppen (= NSG II), die mit dem Nervus corporis cardiaci II (= N.c.c. II) verbunden sind

Man kann mit gutem Grund die NSG II aller (siehe Panov 1972) Thysanuren und Pterygoten als Homologa zu den lateralen Frontalorganen der übrigen Arthropoden ansehen (siehe Hanström 1940, Cazal 1948, Watson 1963, Bitsch 1963, Bart 1963). Einige Angaben

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

über ihre Entwicklungsmorphologie machte BART (1962) für Archaeognathen: Die NSG II bilden sich in der „frontal zone" lateral von den NSG I (= dorsale Frontalorgane); der Herkunft dieser „frontal zone" wurde leider nicht weiter nachgegangen. Jedoch legt die Tatsache, daß im gleichen Hirngebiet zwei Neurosekretzellgruppen vorhanden sind (siehe BROUSSE-GAURY 1971) den Gedanken nahe, daß die Bildung der NSG II ebenso auf einer schon bei den entwicklungsgeschichtlichen Vorfahren eingeleiteten Verlagerung der lateralen Frontalorgane in das Gehirn beruht, wie sich dies auch bei „unseren Augen" als dorsale Frontalorgane vollzogen hat. In der Tat sind Bau und Funktion der NSG I und der NSG II fast identisch. Immerhin besteht für die NSG I eine vollständige Homologisierreihe der dorsalen Frontalorgane, angefangen bei den Zygentomen bis zu den Pterygoten (siehe oben). In diesem Zusammenhang sind die Befunde von WILLEY (1961) und BROUSSE-GAURY (1971) (siehe auch BART 1963) über die bei Archaeognathen und Pterygoten vorhandenen Nervenverbindungen des Ocellenzentrums sowohl mit den NSG I, als auch mit den NSG II bemerkenswert.

Bei einer abschließenden Übersicht (Tab. 7) der möglichen Homologien der lateralen Frontalorgane der Arthropoden ist für die Dipluren ein noch mehr lateral gelegenes Paar

Tabelle 7
Die Homologien der lateralen Frontalorgane der Arthropoden

Arthropoden-Gruppe	Bennung der Gebilde, die mit den lateralen Frontalorganen homologisierbar sind	Innervation	Funktion	Ontogenetischer Entwicklungsbereich
Anostraca	distale Teile der „X-Organe"	zwei Nerven, die in die Hauptfaserstämme und in die Medullae terminales einmünden	wahrscheinlich sensorisch und neurosekretorisch	Zwischenbereich neben der Naupliusaugenanlage und den Medullae terminales
Notostraca	„giant cells"	Nervenverbindung mit den Medullae terminales	neurosekretorisch	?
Copepoda	Endigungen der „superior frontal nerves"	zwei Nerven aus dem Ocellenzentrum	wahrscheinlich sensorisch (und neurosekretorisch ?)	höchstwahrscheinlich Scheitelplatte = Keimfrontalregion
Mystacocarida	laterales Setaepaar = „dorsale" paarige Frontalorgane	?	wahrscheinlich Tangorezeptor	?
Leptostraca	die Höcker der frontalen Sinnesorgane nach CLAUS	aus den Medullae terminales abgehende Nerven	wahrscheinlich sensorisch	?
Mysidacea, Stomatopoda, Decapoda	sensorische Poren der X-Organe (SPX)	aus den Medullae terminalis abgehende Nerven	wahrscheinlich sensorisch	?
Amphipoda, Isopoda	Statozysten oder SPX	aus den Medullae terminales abgehende Nerven	wahrscheinlich sensorisch	?
Zygentoma, Archaeognatha, Pterygota	laterale Neurosekretzellgruppen II (NSG II)	in der Pars intercerebralis mit dem Ocellenzentrum verbundene Nerven	neurosekretorisch	?
Symphyla, Collembola, Chilopoda, Diplopoda	TÖMÖSVARYsche Organe = Postantennalorgane (+ NSG II ?)	aus den „inneren Sehmassen" oder direkt vom Ocellenzentrum ausgehenden Nerven	Hygrorezeptor	?
Pauropoda, Protura	Pseudoculi	?	sensorisch	?
Diplura	laterale NSG	?	neurosekretorisch	?

SPX = sensorische Poren der X-Organe
NSG II = (laterale) Neurosekretzellgruppen II

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

der Neurosekretzellansammlungen zu erwähnen (BARETH 1962), das seiner Lage nach im Gehirn an die NSG II der Collembolen und der Pterygoten (vergleiche CASSAGNAU & JUBERTHIE 1967) erinnert.

d. Kritischer Nachtrag

Nach Besprechung der vorliegenden Befunde und Angaben über die Frontalorgane der Arthropoden ist es geboten, auf eine gewisse Interpretation der Morphologie einzugehen, um bei weiteren theoretischen Erörterungen der Frontalregion im ganzen nicht mehr auf den ersten Teil dieser Arbeit (das Acron) zurückkommen zu müssen.

In letzter Zeit verbreitete sich (siehe BENESCH 1969, CHAUDONNERET 1971, KAURI & LAKE 1972, LAKE & ONG 1972) die Auffassung des schwedischen Forschers ELOFSSON (1965, 1966a, b, 1970), daß eine Reihe von Gebilden, die auch von uns als ventrale und dorsale Frontalorgane gedeutet werden, reduzierte Ocellen darstellt. Diese Auffassung von ELOFSSON stützt sich hauptsächlich darauf, daß die Zellgruppen einiger Frontalorgane rhabdomähnliche Strukturen haben. DEMOLL (1914), MARLIER (1941), BARRA (1969), CLARCK, MILLECHIA & MAURO (1969), YASHIKA (1970) und PAULUS (1972) vertraten die gleiche Meinung. Daß andere Sehstrukturen in den Frontalorganen fehlen, wird von ELOFSSON damit erklärt, daß sie reduziert worden seien. Der Auffassung dieses Forschers kann unseres Erachtens nicht zugestimmt werden. Erstens fehlt der Nachweis einer Lichtwahrnehmung, wie er für reduzierte Ocellen einiger Insekten zwar vorliegt, zum Beispiel bei einigen Lepidopteren; hierbei ist zu betonen, daß diese Ocellenrudimente unter der Cuticula auf dem halben Weg zum Gehirn liegen (EATON 1971). Zweitens können rhabdomähnliche Strukturen in den Zellen (siehe MARLIER 1941, ELOFSSON 1965, 1966, 1970; PAULUS 1972) an sich noch kein Beweis für eine Sehfunktion sein, ebensowenig wie die Zellanordnung in Form eines Becherauges oder das Auftreten von Pigmentzellen. Die lateralen Frontalorgane der Xiphosuren besitzen alle diese Merkmale, doch DEMOLL (1914) und andere bezeichneten sie als Ocellen = „Ventralaugen". Auf experimentellem Weg ist jedoch eine Riechfunktion dieser Organe nachgewiesen worden (siehe JOHANSSON 1933).

Es ist ferner bemerkenswert, daß rhabdomähnliche Strukturen beim Studium offenbar nicht Lichtperzipierender Organe, zum Beispiel der TÖMÖSVARYschen Organe der Diplopoden (BEDINI & MIROLLI 1967) und der Collembolen (DALLAI 1971), entdeckt worden sind (sogenannte Microvilli). Außerdem fand CHAIGNEAU (1971, 1972, 1973) im Organ von Bellonci (SPX-Komplex) bei Isopoden, Stomatopoden und Leptostraken auch Microvilli; er kam aber zur Schlußfolgerung (1973), daß dieser Organkomplex seiner Morphologie nach Chemorezeptor sei.

Wenn wir der Annahme folgen, daß die Frontalorgane tatsächlich reduzierte Ocellen sind, muß eingeräumt werden, daß diese Reduktion schon vor recht langer Zeit erfolgt ist (zum Beispiel ventrale Frontalorgane der Anostraken oder der Zygentomen) und dennoch die rhabdomähnlichen Strukturen in den Sehzellen bis heute erhalten geblieben sind, was bedeuten würde, daß diese Strukturen mit fortgeschrittener Rückbildung um so deutlicher persistieren. In den erwähnten reduzierten Ocellen einiger Lepidopteren fehlen jedoch jegliche rhabdomähnliche Strukturen; trotzdem ist ihre Lichtreaktion festgestellt worden (EATON 1971).

Aus einer der letzten Abhandlungen von ELOFSSON (1970) ergibt sich, daß dieser Forscher bei der Homologisierung nach PIPA, NISHIOKA & BERN (1964) gewissen Annahmen folgte, ohne die Befunde anderer Autoren besprochen oder gar widerlegt zu haben. ELOFSSON (1970), der eine Homologisierung des „Medianocellus" der Archaeognathen und des ventralen Frontalorgans der Zygentomen („reduced median ocellus" ihrer Lage nach vornahm, meinte, daß diese Gebilde gleichermaßen aus den sensorischen Glomeruli der Pars intercerebralis innerviert seien. Doch schon HOLMGREN (1916) zeigte, daß der „Medianocellus" der Archaeognathen und das ventrale Frontalorgan der Zygentomen aus verschiedenen Glomeruli innerviert werden. Selbst wenn die beiden Organe aus demselben sensorischen Glomerulus der Pars intercerebralis innerviert würden, wäre das noch kein Beweis für ihre Homologie; denn bei den Anostraken zum Beispiel münden die Nerven von demselben Medianlobus des Ocellenzentrums aus sowohl in den dem „Medianocellus" der Archaeognathen homologen Ventralbecher des Naupliusauges, als auch in das ventrale Frontalorgan.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Ein letzter Punkt: *Tricholepidion*, das von ELOFSSON (1970) untersucht worden ist, erweist sich als primitivster Vertreter der Zygentomen, da bei ihm nicht nur ventrale, sondern auch ähnliche epitheliale dorsale Frontalsinnesorgane vorliegen. WYGODZINSKY (1961), der triftige Argumente für die Zugehörigkeit dieses Tieres zu den Zygentomen (zum Beispiel auf Grund des Mandibelbaues) anführte, beschrieb drei nicht pigmentierte „Flecke" auf der Oberfläche der Frontalregion. ELOFSSON (1970) wies in diesem Zusammenhang auf die Neurosekretzellen der über dem Gehirn liegenden dorsalen Frontalorgane hin. Er legte jedoch keine Abbildungen vor, die eine Vorstellung über den Bau und die Innervation der lateralen „Flecken" geben könnten, und beschränkte sich im Text auf den Hinweis des ähnlichen Baues medianer und lateraler „Flecken".

Die Morphologie des medianen Frontalfleckens von *Tricholepidion* (siehe ELOFSSON 1970 sowie den „median ocellus" von *Ctenolepisma* nach YASHIKA 1970) unterscheidet sich wesentlich von der Morphologie eines typischen Becherocellus: Sie zeigt eine unmittelbar unter der Cuticula liegende selbständige Epithelzellschicht, die nicht in die Retinazellschicht übergeht. Weitere Untersuchungen der Kopfgebilde bei *Tricholepidion* wären äußerst notwendig.

2. Zur Entwicklungsmorphologie der Pars intercerebralis des Arthropoden-Gehirns

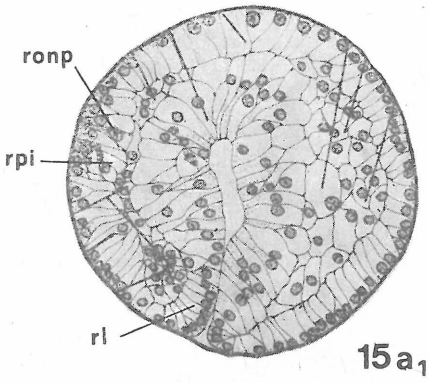
Die Pars intercerebralis bildet sich bei allen untersuchten Arthropoden aus Neuroblasten, die sich vom Ektoderm des vordersten, unpaaren, medianen, nur ektodermalen Keimabschnittes = Keimfrontalregion absondern; in diesem Ektoderm liegen die Ocellen und Frontalorgane. Dieser Prozeß wird oft als Ausbildung der „embryonalen Protocerebralkommissur" aus einer „medianen Verdickung" dargestellt. Die Anlagen der Sinnesorgane bleiben dabei mit dem Ektoderm verbunden, während sich die Neuroblasten der Pars intercerebralis zentripetal verlagern, als würden sie mit den lateral gelegenen Metamerteilen des „Protocerebrum" verschmelzen. Die „Protocerebralkommissur" ist nur ein embryologischer Terminus; die Pars intercerebralis bildet gar keine Kommissur zwischen den lateral anliegenden paarigen Ganglien aus. Letztere werden durch Kommissuren miteinander verbunden, welche von den Strukturen der Pars intercerebralis unabhängig sind. Einige ältere Autoren haben die rein äußerliche Ähnlichkeit der formalen Bildung der Pars intercerebralis mit dem Entstehungsprozeß einer tatsächlichen Kommissur vom sogenannten Mittelstrang aus (HATSCHEK 1877 und andere) als homolog angesehen. Wir werden auf den Mittelstrang später eingehen (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung), um nachzuweisen, daß es zwischen dem Mittelstrang und der Pars intercerebralis nichts Gemeinsames gibt. Da nur wenige Literaturangaben über die Entwicklung der Sinnesorgane der Frontalregion zur Verfügung stehen, haben wir in Verbindung mit morphologischen Beobachtungen weiterhin vorzugsweise die Entwicklungsmorphologie der Nervenbildungen der Pars intercerebralis in Betracht gezogen.

Nach PEDASCHENKO (1896, Fig. 67; unsere Fig. 15b) und KÜHN (1912) beteiligen sich Derivate der Scheitelplatte (= Keimfrontalregion), aus der auch das Naupliusauge hervorgeht, an der Bildung des Syncerebrums der Copepoden. Indessen haben diese Autoren ihre Beobachtungen bis auf einzelne Nervengebilde der Pars intercerebralis nicht konkreti-

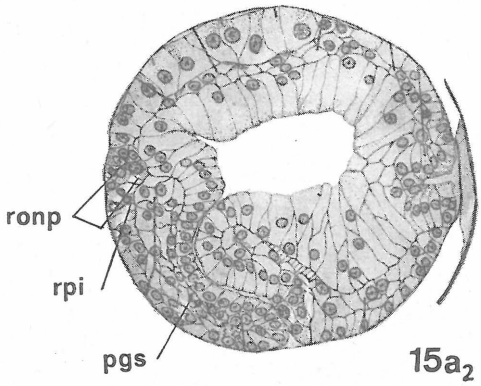
Fig. 15. Zum Bildungsprozeß der Pars intercerebralis bei: a — Anostraken nach BENESCH 1969; a_1 — Abb. 8a, a_2 — Abb. 9a, a_3 — Abb. 10f (fast mediane Sagittalschnitte); b — Copepoden nach PEDASCHENKO 1896, Fig. 67 (vorderer Teil eines Oberflächenschnittes auf der Bauchseite . . .); c — Tanaidaceen nach SCHOLL 1963, Abb. 23 (medianer Sagittalschnitt); d — Coleopteren nach HEIDER 1889, Fig. 144 (Querschnitt durch die Region der Antennenbasen. Das Oberschlundganglion steht in direkter Verbindung mit einer medianen Einstülpung, welche an der Bildung der Querkommissur Anteil zu haben scheint); e — Xiphosuren nach KINGSLEY 1893, Fig. 82 (longitudinal section), Medianschnitt (fragmentarisch); f — Arachniden nach PROSS 1966, Abb. 19 (Totalpräparat); g — Symphylen nach TIEGS 1940; g_1 — Pl. 6, Fig. 84 (sagittal section along the head . . .; Medianschnitt: Stomodaeum ist in ganzer Länge dargestellt); g_2 — Textfig. 31B (dorsal view of brain . . . left protocerebral ganglion not drawn); h — Pauropoden nach TIEGS 1947, Pl. 6, Fig. 103 (approximately sagittal section . . .; Medianschnitt: Stomodaeum und Proctodaeum liegen in einer und derselben Ebene); i — Isopteren nach STRINDBERG 1913, Fig. 35 (Medianschnitt); j — Hymenopteren nach NELSON 1915, Fig. 59B (part of transverse section . . ., showing the formation of the supraoesophageal commissure); k — Coleopteren nach PATERSON 1935, Fig. 26 (transverse section through the third cephalic invagination . . .); l — Heteropteren nach BUTT 1949, Fig. 51 (Querschnitt, Fragment); m — Hymenopteren nach BRONSKILL 1959, Fig. 37 (Medianschnitt); n — Coleopteren nach ULLMANN 1967, Fig. 19A (serial longitudinal section through the stomodaeum and labral rudiments . . ., Fragment); o — Archaeognathen nach LARINK 1969, Fig. 34 (Medianschnitt, Fragment) ▶

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

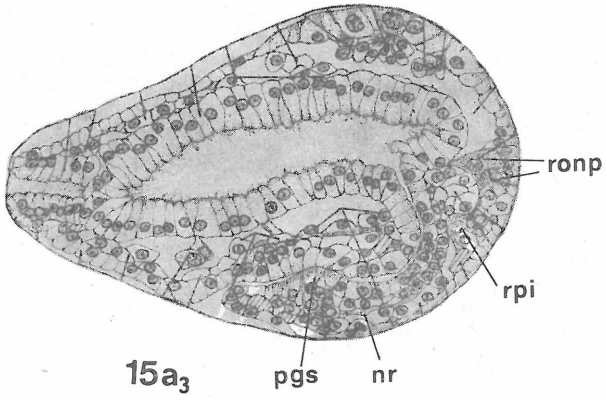
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



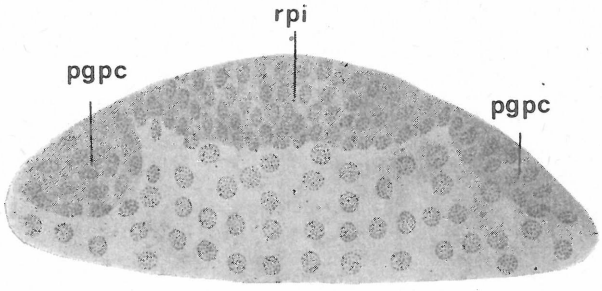
15a$_1$



15a$_2$



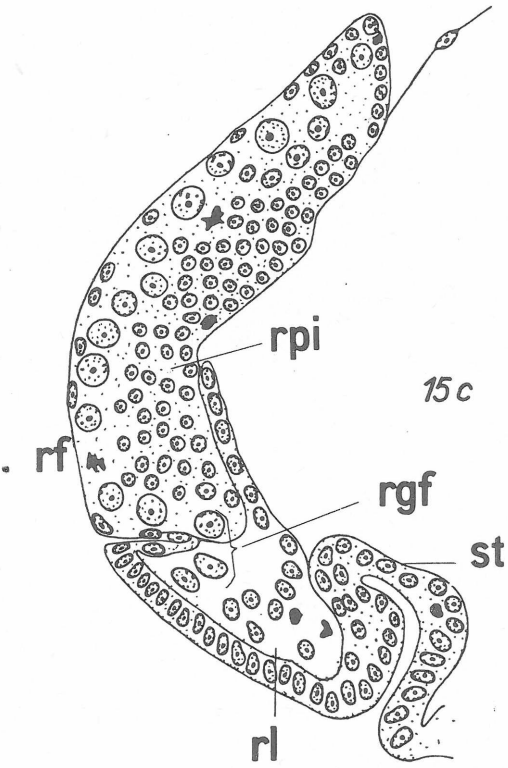
15a$_3$

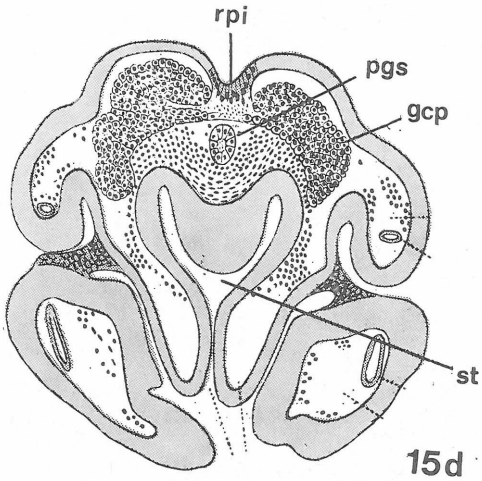


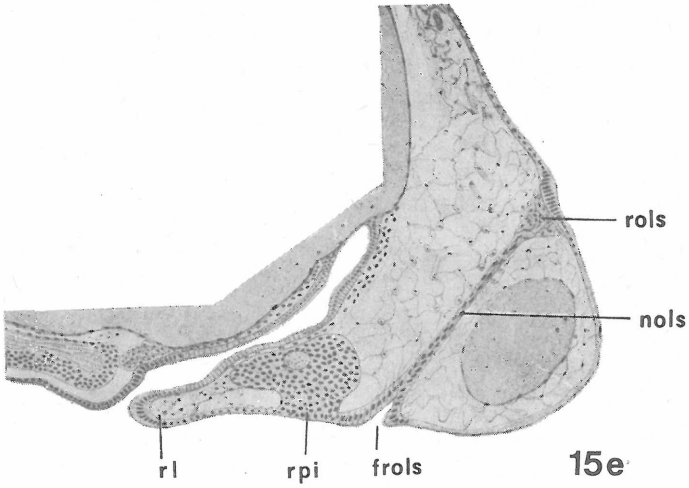
15b

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

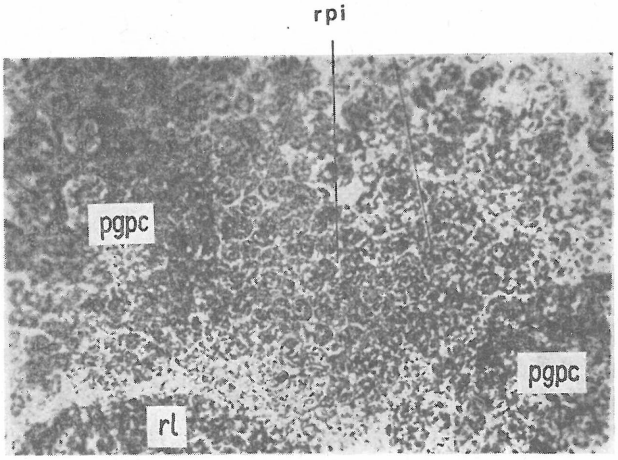




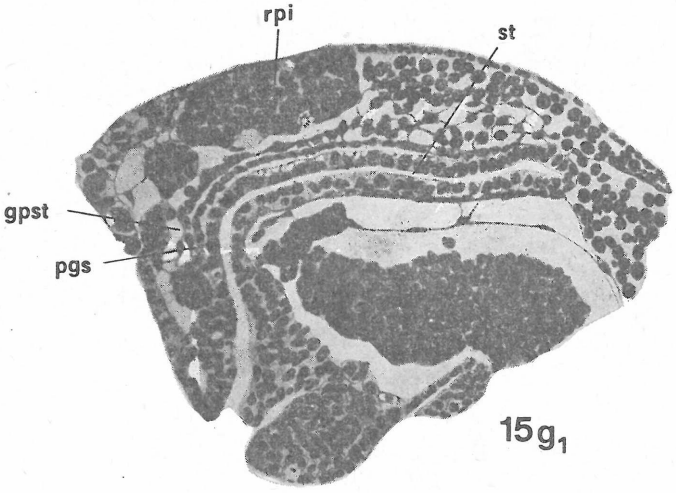


DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

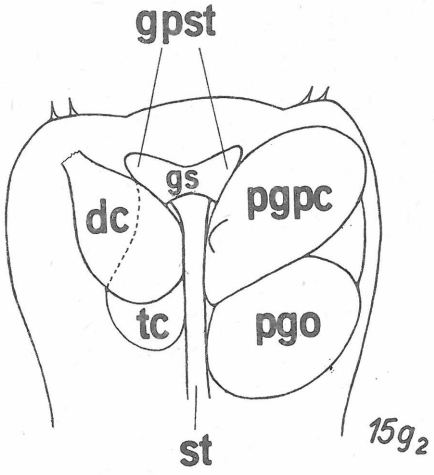
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



15 f



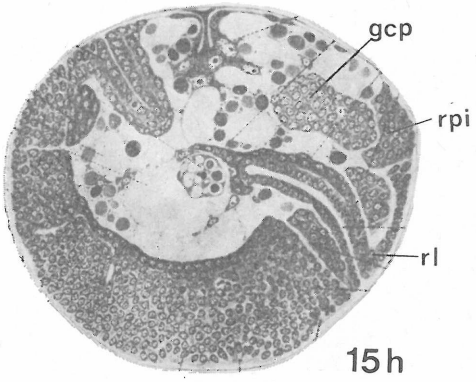
$15g_1$



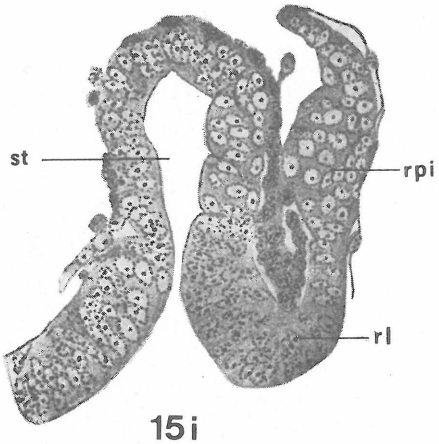
$15g_2$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

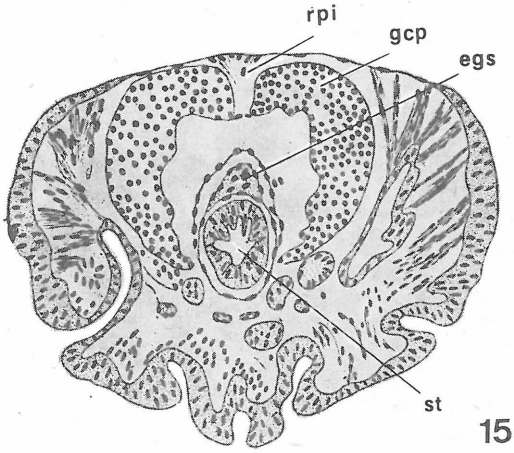
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



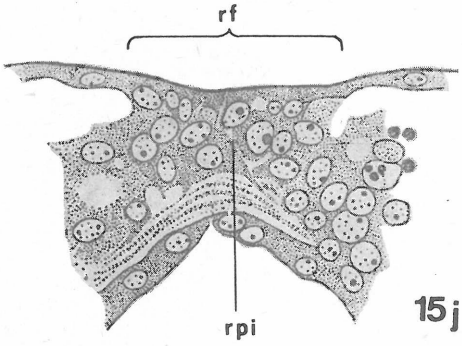
15 h



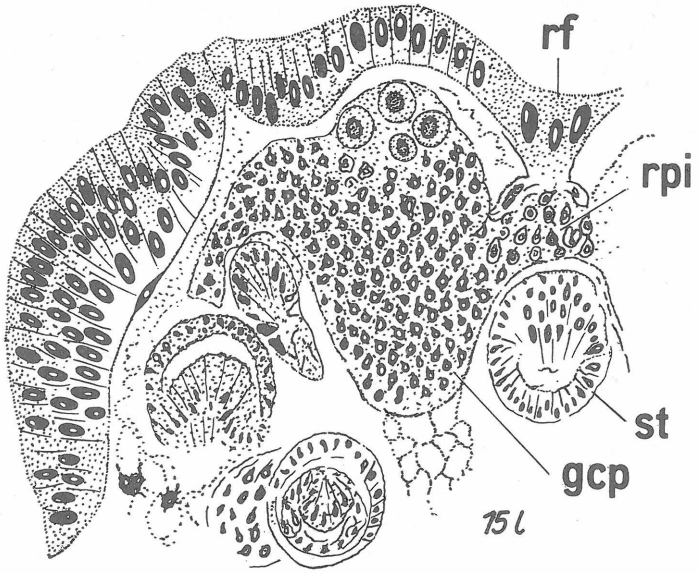
15 i



15 k



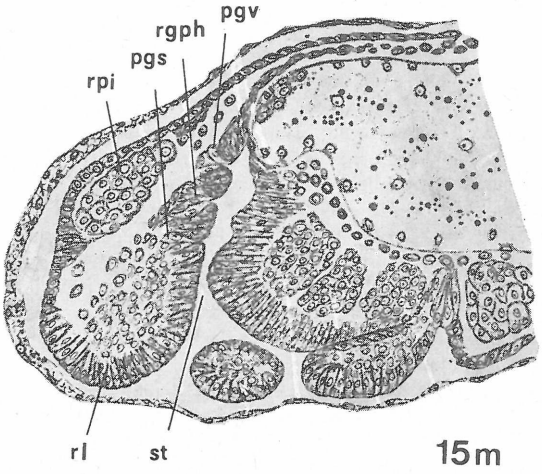
15 j



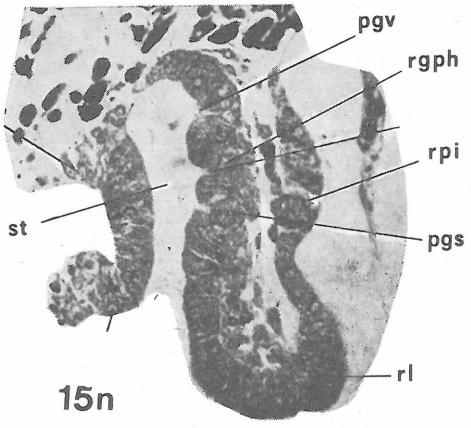
15 l

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

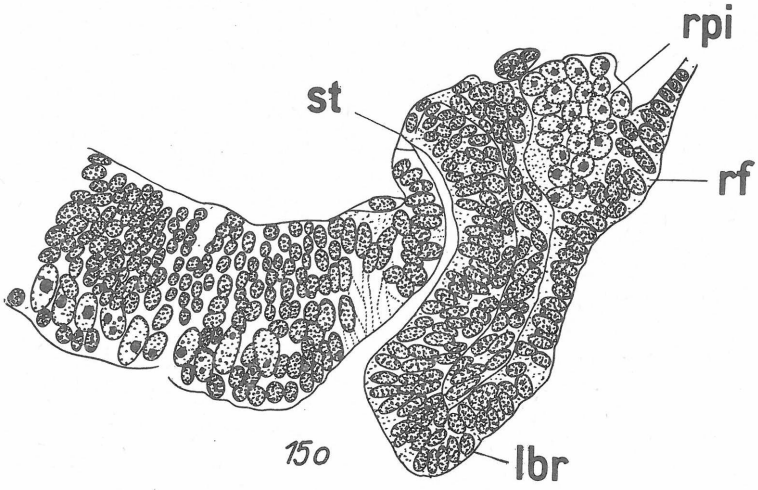
©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



15m



15n



15o

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

siert. Ähnliche Befunde hatte schon GROBBEN (1879, 1881) vorgelegt, WAGNER (1896, Fig. 51, 70) wies auf die medianen „Gehirnganglien" bei Mysidaceen hin, die aus medianen Neuroblasten als erste „Protocerebralkommissur" hervorgehen (Fig. 15d). Er hielt sie für paarig, NUSBAUM (1887) jedoch für unpaar. NUSBAUM (1887) und HOLMGREN (1916) wiesen auf die Beteiligung der medianen Neuroblasten der Keimfrontalregion an der Bildung des Syncerebrums hin. Nach Meinung von HOLMGREN bildet sich so der Zentralkörper. Nach BROOKS & HERRICK (1891) kann man folgern, daß an der Gehirnentwicklung der Stomatopoden die mediane Neuroblastengruppe beteiligt ist. Das gleiche gilt nach TERAO (1929) für die Decapoden, nach ANDERSON (1969) für die Cirripedier. Eine Keimfrontalregion in unserem Sinne haben bei Isopodenembryonen NAIR (1941) und STRÖMBERG (1965) beschrieben. Die Bildung der medianen Neuroblasten während der Decapodenentwicklung wurde von REICHENBACH (1877, 1886) erwähnt. Mediane Sagittalschnitte bei Anostrakenembryonen weisen auf die Bildung der Pars intercerebralis durch Derivate der Keimfrontalregion hin (BUTSCHINSKY 1894, Fig. 148; BENESCH 1969, Abb. 8a, 9a, 10f, 121 — „Pcg"; unsere Fig. 15a). WEYGOLDT (1958, 1961) und SCHOLL (1963, siehe auch STRÖMBERG 1969) lehnten die Bildung eines unpaaren medianen Gehirnbereichs im Entwicklungsverlauf der Amphipoden, Tanaidaceen und Decapoden ab. Jedoch dürfte eine Gegenüberstellung von SCHOLLS Abbildungen 22 und 23 (unsere Fig. 9h, 15c) genügen, um eine Vorstellung über das typische Bild der ersten Bildungsetappen zur Anlage der Pars intercerebralis zu bekommen. Wie schräg der auf SCHOLLS Abbildung 22a (unsere Fig. 15c) dargestellte Sagittalschnitt auch verlief, müßte zwischen dem Lateralganglion G_1 und dem Ektoderm der Keimfrontalregion eine Spalte vorhanden sein, die über die mediane Verlagerung des viel lateraler von der Neuroblastengruppe hervortretenden G_1 aussagt, wenn die von SCHOLL (1963) als G bezeichnete Neuroblastengruppe wirklich ein Rand des lateralen Ganglion G_1 wäre. Die gleiche Spalte müßte sich zwischen diesen Neuroblasten und dem Oberrand des Labrums auftun. Da dies alles nicht erkennbar ist, erreichte SCHOLLS Schnitt (1963) wohl eher die in Bildung begriffene Anlage der Pars intercerebralis durch die Neuroblasten der Keimfrontalregion, die vor dem Labrum in medianer Richtung liegen. Die von SCHOLL (1963) vorgenommenen und erwähnten medianen Sagittalschnitte der Kopfregion des Tanaidaceenembryos sind den medianen Sagittalschnitten der entsprechenden Region des Mysidaceenembryos sehr ähnlich, so wie sie von WAGNER (1896 Fig. 51, 70; unsere Fig. 9i) angeführt wurden, der die Gehirnmorphogenese gründlicher studiert hatte und der Bildung der Anlage der Pars intercerebralis durch mediane Neuroblasten nachgegangen war (siehe oben).

KINGSLEY (1893) beschrieb bei der Gehirnentwicklung der Xiphosuren „einen dem Annelidenoberschlundganglion entsprechenden Teil." Auf dem medianen Sagittalschnitt (KINGSLEY 1893, Pl. XII, fig. 82; unsere Fig. 1, 15e) erkennt man die Abspaltung der Neuroblasten zur Anlage der Pars intercerebralis von der Keimfrontalregion (an der Ventralseite des Kopfschildes vor dem Labrum). (Vergleiche auch KISHINOUYE 1893).

Beim Studium der embryonalen Entwicklung der Arachniden entdeckten SCHIMKEWITSCH (1911), KAESTNER (1948—1951), LEGENDRE (1959) und PROSS (1966), daß der Zentralkörper sowie die ventralen und lateralen Frontalorgane (siehe LEGENDRE 1959) aus den vordersten (vor dem Labrum gelegenen) medianen Neuroblasten der Keimfrontalregion gebildet werden (Fig. 15f, siehe auch Fig. 1). Der den hintersten Gehirnteil bildende Zentralkörper wurde von SCHIMKEWITSCH (1911), KAESTNER (1948—1951), YOSHIKURA 1955, LEGENDRE (1959) und PROSS (1966) als Nervenstruktur des Acron gedeutet. PROSS (1966) beschrieb die Entstehung des Zentralkörpers in medianer Richtung vor der Labrumanlage und die nachfolgende Rückverlegung dieser Bildung. Auf Grund der kaum bemerkbaren paarigen Anlage des Zentralkörpers kam PROSS (1966, Abb. 19; unsere Fig. 15f) zu der Schlußfolgerung von dessen paarigem Aufbau. Diese sehr schwachen Strukturen können wahrscheinlich auch als Anlagen zur Entstehung der Medianaugen in den anterolateralen Teilen der Keimfrontalregion gedeutet werden. PROSS (1966) vertrat die Auffassung, daß die Anlagen des Zentralkörpers und der Medianaugensehmasse aus dem Bereich der Fossae semilunares stammen. Letztere stellen eine Vertiefung dar, die von einer latero-median herüberwachsenden Kopffalte gebildet wird. Wie erwähnt, bildet sich die Kopffalte der Cheliceraten aus segmentalen Kopfteilen. YOSHIKURA (1955), der wie PROSS (1966) die Bildung des Zentralkörpers mit den Fossae semilunares in Verbindung

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

brachte, hielt diese Struktur für unpaar, ohne auf ihre Anordnung gegenüber anderen Kopfgebilden der Arachniden bei ihrer Formierung einzugehen. Schließlich erwähnte auch WEYGOLDT (1964, 1965) beim Studium der Entwicklung der Pseudoscorpione die unpaarige Zentralkörperanlage in Frühstadien gar nicht, obwohl er die Entstehung des Zentralkörpers am Ende der Embryogenese beschrieb. Es muß auch gesagt werden, daß die Pseudoscorpione ein unbequemes Objekt für das Studium der Entwicklung der abgeleiteten Frontalregionen und ihrer Verbindung mit segmentären Nervengebilden darstellen; das ist sowohl dem Vorhandensein solch provisorischer Gebilde wie dem Pumporgan, als auch dem Fehlen von Ocellen und Stemmata zuzuschreiben. Das letztere dürfte zu der Auffassung führen, daß die Hauptmasse des Gehirns dieser Tiere aus dem Cheliceralganglion gebildet wird (siehe WEYGOLDT 1964, 1965).

Zu der in dieser Hinsicht wenig untersuchten Gehirnentwicklung der Diplopoden läßt sich nur sagen, daß LIGNAU (1912) und DOHLE (1964) den unpaaren Medianteil des Gehirns übergehen und keine Beschreibung der „Protocerebralkommissurbildung" geben, obwohl der letztere Autor ihr Vorhandensein in den späten Etappen der Embryogenese beschrieben hat.

TIEGS (1940) entdeckte keine Beteiligung der medianen unpaaren Neuroblastengruppe an der Gehirnbildung der Symphylen und verneinte auch ihre Existenz. Vergleichen wir jedoch seine Figur 84, Pl. 6 und die Textfigur 31 b (unsere Fig. 15 g) miteinander: Die erste Abbildung stellt einen medianen Sagittalschnitt durch einen neun Tage alten Embryo von *Hanseniella* dar — das Stomodaeum ist in seiner ganzen Länge durchschnitten. Die zweite Abbildung zeigt die Ganglienanordnung des stomatogastrischen und des zentralen Nervensystems von dorsal bei einem 10tägigen Embryo; sie veranschaulicht die Ansicht des Autors, daß im Symncerebrum der Symphylen die unpaare Mediananlage der Pars intercerebralis fehlt. Jedoch ist auf der ersten Abbildung eine Neuroblastengruppe gut zu erkennen, die sich vom Ektoderm noch nicht abgesondert hat (unsere Fig. 15 g). Beim medianen Sagittalschnitt (siehe oben) können jene Abspaltungsstellen der Neuroblasten vom Ektoderm, wie sie den Anlagen der lateral anliegenden Ganglien entsprechen, nicht erwartet werden; denn die letzteren können gar nicht in der medianen Schnittebene und der ihr nahen Paramedianschnitte liegen. Wenn die Ganglienschichten, die aus den paarigen Lateralproganglia hervorgehen, jedoch in die Ebene der paramedianen Sagittalschnitte geraten, kann bei ihnen keine unmittelbare Verbindung mit dem Ektoderm beobachtet werden. Mithin zeigt diese Abbildung nichts anderes als die Herausspaltung der Anlage der Pars intercerebralis aus dem Ektoderm der Keimfrontalregion.

Aufbau und Entwicklung des Pauropodengehirns wurden von TIEGS (1947) untersucht. Ebenso wie für die Symphylen verneinte TIEGS auch bei den Pauropoden einen unpaaren Bestandteil des Syncerebrums. Ohne bei seinen „horizontalen" Schnitten auf eine Auseinandersetzung über die Deutung einer Reihe von Ganglienzellenschichten einzugehen, die ganz offensichtlich nicht den „Protocerebralloben" zuzuordnen sind, soll nur auf jenen medianen Sagittalschnitt verwiesen werden, der in der Figur 103, Pl. 9 (unsere Fig. 15 h) dargestellt ist. Was diesen Schnitt anbelangt, wäre nur zu wiederholen, was oben über die TIEGSsche Figur 84, Pl. 6(1940) — den medianen Sagittalschnitt durch den Symphylenkeim betreffend — gesagt wurde. Unsere Darlegung läßt die Annahme zu, daß auch die Pauropoden demselben Bildungsprozeß bei der Anlage der Pars intercerebralis unterworfen sind wie alle übrigen Arthropoden.

In der Embryogenese der Collembolen konnte PHILIPTSCHENKO (1912) keinen unpaaren medianen Teil im Gehirn finden. Beim Studium der äußeren Entwicklungsmorphologie dieser Gruppe weist BRUCKMOSER (1965) auf die unpaare mediane Keimfrontalregion vor dem Labrum hin. Wahrscheinlich werden eingehendere Untersuchungen eine Mediananlage der Pars intercerebralis auch bei den Collembolen ergeben.

HEYMONS (1901) zeigte bei Chilopoden ein typisches Bild der „Protocerebralkommissurbildung" aus Neuroblasten, die in der „Clypeusanlage" (= Keimfrontalregion) gebildet werden.

Bei der embryonalen Morphogenese der Thysanuren und der Pterygoten wurde der Abspaltungsprozeß der Neuroblasten zur Anlage der Pars intercerebralis aus der am morphologisch vordersten Körperende liegenden Frontalregion so oder anders von den meisten Autoren erwähnt, zum erstenmal wohl von TIKHOMIROFF (1882). HEIDER (1889, Fig. 144;

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

unsere Fig. 15d) gab als erster ein für Thysanuren und Pterygoten typisches Bild der Anlagenbildung der Pars intercerebralis. In der Folge wurde ein identischer Prozeß von WHEELER (1889, 1893), HEYMONS (1895, 1897), NELSON (1915, fig. 45, 59B; unsere Fig. 9e, 15j), EASTHAM (1930), PATERSON (1935, fig. 26; unsere Fig. 15k), SANDER (1956), ANDO (1962), FAROOQI (1963), SINGH (1971), MELNIKOV & BELJAEVA (in Vorbereitung) nachgewiesen. CARRIÈRE & BÜRGER (1898) wiesen darauf hin, daß ein unpaarer Gehirnabschnitt zwischen den „Protocerebralhemisphären" vorhanden ist (siehe unsere Fig. 9d). Der Verlauf der Morphogenese der Pars intercerebralis wurde in den von STRINDBERG (1913, Fig. 35; unsere Fig. 15i; siehe auch 1916, Fig. 5), BADEN (1937, Pl. 3, fig. 21, 22), BUTT (1949, fig. 51; unsere Fig. 15l), BRONSKILL (1959, Fig. 37; unsere Fig. 15m), ULLMANN (1967, Fig. 19A; unsere Fig. 15n), LARINK (1969, Fig. 34, unsere Fig. 15o), REMPEL & CHURCH (1971) vorgelegten Abbildungen und Photos von Median- und Querschnitten durch das Vorderende des Keimstreifs von Pterygotenembryonen beschrieben. Obwohl die eben aufgezählten Autoren auf die Tatsache stießen, daß mediane Neuroblasten an der Bildung des Syncerebrums beteiligt sind, ein Befund, der in ihren eigenen Illustrationen wiedergegeben wurde, reagieren sie darauf in unterschiedlicher Weise. Die einen bemerkten diese Tatsache überhaupt nicht (zum Beispiel BRONSKILL 1959), die anderen schenkten ihr keine Aufmerksamkeit (zum Beispiel BUTT 1949), und einige verneinten sie sogar (beispielsweise ULLMANN 1967).

Auch die Untersuchungen zur Morphogenese des Kopfes bei Thysanuren und Pterygoten von MALZACHER (1968) und LARINK (1970) sprechen für die Bildung der Anlage der Pars intercerebralis durch Neuroblasten der Keimfrontalregion, ob die Autoren sie nun als paarige „Protocerebralloben" (MALZACHER) oder einfach als „Protocerebralloben" (LARINK) bezeichneten. MALZACHER (1968) beschrieb diesen Bildungsprozeß so: Der fronto-mediane Bereich der 4. Protocerebralloben formiert eine Protocerebralbrücke, den Zentralkörper und die ersten Fasern des Nervus corporis cardiaci I; in denselben Bereich wachsen die Ocellennerven hinein. LARINK (1970) kennzeichnete die Bildung der Keimfrontalregion auf folgende Weise: (Seite 2) „Sie (die Kopflappen, Verfasser) sind seitlich vorgebuchtet und zeigen vor dem Labrum einen Einschnitt . . ."; weiter (Seite 9) schilderte er die Bildung des Zentralkörpers: „Er entsteht aus den frontalen Ganglienzellen, die zum Lobus 3 gehören".

Es ist notwendig, das entstandene terminologische Durcheinander, welches das Verständnis der Beziehungen der Derivate der Keimfrontalregion und der anliegenden paarigen Lateralbereiche erschwert, zu entwirren. Den Terminus „4. Protocerebralloben" verwendete STRINDBERG (1913) als erster zur Bezeichnung der Anlage der Pars intercerebralis, weil diese Neuroblastengruppe auf den Querschnitten durch die Kopflappen des Embryos von *Eutermes* als leicht zweilappige Neuroblastenschicht zwischen den „3. Protocerebralloben" erscheint. Damit gab STRINDBERG den Nervenderivaten der Keimfrontalregion der Anlage der Pars intercerebralis eine andere Bezeichnung.

Zwangsläufig vorgreifend, wollen wir noch kurz auf die paarigen segmentalen Ganglion-gebilde eingehen, die im zweiten Teil unserer Arbeit (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) beschrieben werden: die Proganglia optica und die Proganglia protocerebralia. Es bestanden festgelegte Termini zur Kennzeichnung der Verdickungen der Neuroblastenschicht, die im Kopflappenbereich entdeckt wurden, und aus denen der größere Teil des definitiven „Protocerebrum" hervorgeht: 1., 2. und 3. Protocerebrallobus an jeder Seite. 1. Loben und 2. Loben stellen die künftigen optischen Bereiche dar, die 3. Loben die künftigen Corpora pedunculata und die Nebenlappen. MALZACHER (1968) (siehe auch SCHOLL 1964) und ROHRSCHNEIDER (1968) hoben bei den 3. Loben medianere Teile als 4. Loben hervor. MALZACHER (1968) bringt die „Protocerebralloben" in nähere Übereinstimmung mit den Abspaltungsstellen einzelner Proganglienpaare aus dem Kopflappenektoderm. Nach ihm werden die 1. und 2. Loben, welche die Laminae und Medullae bilden, und die 3. Loben, aus denen die Corpora pedunculata = Medullae terminales hervorgehen, von den Neuroblasten der Proganglia optica formiert, und „. . . der caudal-laterale Bereich des 4. Protocerebrallobus entspricht der Anlage der Nebenlappen" (MALZACHER 1968, Seite 149). Die Nebenlappen entstehen jedoch aus den Proganglia protocerebralia. Indessen bezog MALZACHER (1968), wie erwähnt, auf die 4. „Protocerebralloben" auch die Anlage der Pars intercerebralis („fronto-medianer Bereich der Lobi 4") und kehrte damit

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

in gewissem Sinne zu den Ansichten von STRINDBERG (1913) zurück. Doch zunächst wollen wir unsere oben unterbrochenen Ausführungen wiederaufnehmen.

VIALLANES (1891), WIESMANN (1926), MELLANBY (1936), TIEGS & MURRAY (1937), ROONWAL (1937), MILLER (1940), IVANOVA-KASAS (1959), SCHOLL (1964), ROHRSCHNEIDER (1968) und MIYAKAWA (1974b) gaben weder Abbildungen noch Schilderungen, die von einer Bildung der Pars intercerebralis durch die Neuroblasten der Keimfrontalregion Zeugnis ablegen können. Von den früher und oben erwähnten Autoren behaupteten VIALLANES (1891), TIEGS & MURRAY (1937), ROONWAL (1937), SCHOLL (1964), ULLMANN (1967), MALZACHER (1968), ROHRSCHNEIDER (1968) und LARINK (1969, 1970), daß die Strukturen der Pars intercerebralis aus lateralen Neuroblastengruppen hervorgehen, die wiederum aus dem Ektoderm der Lateralteile des Kopflappens bei Insektenembryonen entstehen. Es ist zu bemerken, daß die ersten vier Autoren das Vorhandensein einer „Medianverdickung" erwähnen; und die ULLMANNsche (1967) Figur 19A (unsere Fig. 15n) zeigt sogar den Prozeß ihrer Abspaltung von medianen Neuroblasten der Keimfrontalregion, welche zu einer Formierung der Pars intercerebralis führt.

Wir stehen mithin entsprechend den Ansichten der einen Forschergruppe (REICHENBACH 1877, 1886, NUSBAUM 1887, HEIDER 1889, WHEELER 1893, HEYMONS 1895, 1897, 1901, WAGNER 1896, PEDASCHENKO 1898, SCHIMKEWITSCH 1911, NELSON 1915, HOLMGREN 1916, EASTHAM 1930, PATERSON 1935, KAESTNER 1948—1951, LEGENDRE 1959, ANDO 1962 und FAROOQI 1963) der Erkenntnis gegenüber, daß sich die Formbildung jenes der definitiven Pars intercerebralis entsprechenden Syncerebrumbereiches der Arthropoden-Embryonen durch eine unpaarige mediane Neuroblastengruppe vollzieht, die sich von dem morphologisch vordersten unpaarigen Ektodermbereich des Keimes abspaltet. Andererseits verneinten VIALLANES (1891), LIGNAU (1912), PHILIPTSCHENKO (1912), WIESMANN (1926), MELLANBY (1936), TIEGS & MURRAY (1937), ROONWAL (1937), MILLER (1940), TIEGS (1940, 1947), WEYGOLDT (1958, 1961, 1964, 1965), SCHOLL (1963, 1964), DOHLE (1964), PROSS (1966), ULLMANN (1967), MALZACHER (1968), ROHRSCHNEIDER (1968), LARINK (1969, 1970) und MIYAKAWA (1974) in der einen oder anderen Form diese Tatsache; dabei vertrat eine Reihe der genannten Autoren die Auffassung, daß die Strukturen der Pars intercerebralis (die „Protocerebralkommissur"), insbesondere der Zentralkörper, von lateralen segmentalen Neuroblasten gebildet werden (VIALLANES 1891, ROONWAL 1937, WEYGOLDT 1958, 1961, SCHOLL 1963, 1964, PROSS 1966, ULLMANN 1967, MALZACHER 1968, ROHRSCHNEIDER 1968 und LARINK 1969, 1970). Wie erwähnt, widerlegen die Schilderungen und Präparate von SCHOLL (1963), ULLMANN (1967), MALZACHER (1968) und LARINK (1969) im Grunde genommen deren eigenen Standpunkt über die Bildung der Pars intercerebralis.

Wichtig ist unseres Erachtens der Umstand, daß die erstere Forschergruppe den gesamten Bildungsprozeß der Pars intercerebralis verfolgt hat: die Abspaltung der Neuroblastengruppe vom Ektoderm der Keimfrontalregion, ihre Einlagerung zwischen die lateralen Neuroblastengruppen, den sich differenzierenden Zentralkörper, die Entstehung der Protocerebralbrücke usw. Zugleich aber verfolgten WEYGOLDT (1958, 1961), SCHOLL (1963, 1964) und ROHRSCHNEIDER (1968), wie vordem VIALLANES (1891), ROONWAL (1937) und andere, den Bildungsprozeß der Strukturen der Pars intercerebralis aus den segmentalen lateralen Ganglien gar nicht. Obwohl sie in einem bestimmten Entwicklungsstadium die definitive „Protocerebralkommissur" beziehungsweise den Zentralkörper vorfanden, nahmen sie lediglich an, daß diese Strukturen aus den lateralen Neuroblastengruppen (G_1 = Nebenlappenganglien) hervorgehen.

Die ungereimten Schlußfolgerungen einiger Autoren über die Möglichkeit der Bildung der Pars intercerebralis durch Neuroblasten der Keimfrontalregion und ihre Vermutungen über die Entwicklung der Pars intercerebralis aus lateralen Proganglien sind wohl auf Materialmangel zurückzuführen, wodurch beim Studium der Entwicklungsmorphologie die kurze Phase der Abspaltung medianer Neuroblasten der Beobachtung entging. Wenn das nämlich der Fall ist, wird die mit dem Ektoderm nicht mehr verbundene Anlage der Pars intercerebralis oft von den lateralen Ganglienanlagen bei der Syncerebrumbildung nur schwer unterscheidbar. Eben damit lassen sich die falschen Schlußfolgerungen eines Teiles der Bearbeiter zum Beispiel über die Zugehörigkeit des Zentralkörpers zu den Nebenlappenganglien etc. erklären.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Da Nichtbeobachtung eines morphologischen Prozesses noch kein Beweis für sein Fehlen sein kann und solange kein anderer Bildungsvorgang der betreffenden Strukturen aufgedeckt worden ist, bleiben die Befunde und Schlußfolgerungen von REICHENBACH (1877, 1886), HEIDER (1889), WHEELER (1889, 1893), KINGSLEY (1893), HEYMONS (1895, 1897, 1901), PEDASCHENKO (1898), SCHIMKEWITSCH (1911), NELSON (1915), HOLMGREN (1916), EASTHAM (1930), PATERSON (1935), KAESTNER (1948—1951), LEGENDRE (1959), ANDO (1962) und FAROOQI (1963) über die Entstehung der Pars intercerebralis verbindlich.

Schließlich seien noch die Experimente von WADA (1966) herangezogen. Aus der Tabelle 3 ergibt sich, daß bei Beschädigung des Medianbereiches des Embryos von *Tachycines* (Pterygota, Orthoptera, l. c.; Ex 365) weder ein Zentralkörper, noch Frons und Postfrons gebildet werden, sondern nur „Protocerebralteile". Andererseits erfährt der Zentralkörper keine Veränderungen bei der Bildung überzähliger lateraler „Protocerebralteile". Erwähnt sei auch, daß die experimentellen Befunde von WADA (1966a) mit den Schlußfolgerungen, die wir an Hand der Abbildungen von HEIDER (1889) und PATERSON (1935) getroffen haben, sowie mit den Ergebnissen von MELNIKOV & BELJAEVA (in Vorbereitung; unsere Fig. 11), übereinstimmen: Die Anlage der Pars intercerebralis bildet sich aus den mehr dorsal gelegenen Neuroblasten der Keimfrontalregion und das Ganglion frontale aus den mehr ventral befindlichen Neuroblasten. Aus den Angaben von WADA geht hervor, daß der dorsale ocellentragende Anteil der Frontalregion (= Postfrons) mit dem Zentralkörper korreliert: (S. 321) „Die Postfrons ordnet sich syngenetisch in die medianen Teile der Oculareinheiten mit den Scheitelocellen (Lateralocellen) ein . . ."; und die Frons (= der ventrale Anteil der Frontalregion) korreliert vollständig mit dem Frontalganglion (WADA, persönliche Mitteilung), das heißt direkt mit dem Ganglion frontale, dem veränderten ventralen Frontalorgan.

WADA (1966a, b) selbst kommt zu keinen Schlußfolgerungen über das Vorhandensein einer „Frontalregioneinheit" entsprechend seiner Terminologie, und er vereinigt die Keimfrontalregion mit den paarigen segmentalen Labrumanlagen zur „Clypeolabraleinheit". Leider sind die von diesem Forscher vorgesehenen weiteren Experimentalarbeiten (WADA 1966a, Literaturverzeichnis: WADA, in Vorbereitung) bisher nicht veröffentlicht worden. Man kann nur hoffen, daß die Notwendigkeit, die Arbeiten in dieser Richtung fortzusetzen, Anreiz für künftige experimentelle Untersuchungen sein wird.

3. Die Lage der äußeren Ektodermderivate der Keimfrontalregion

Abschließend ist zu untersuchen, welcher Teil der definitiven Kopfkapsel aus den vorderen Ektoblasten hervorgeht.

Über die Crustaceen haben wir in der Literatur keine speziellen Angaben zu dieser Frage gefunden. Nach REICHENBACH (1886), PEDASCHENKO (1896), MANTON (1934), NAIR (1941) und STRÖMBERG (1965) wäre die äußere definitive Frontalregion ein Bereich, der das Naupliusauge trägt und ventral von der Basis des Labrum begrenzt ist. Da die Cuticularnähte vergleichend morphologisch nicht als zuverlässiges Kennzeichen für Segmentgrenzen dienen können (SNODGRASS 1960), ist es schwer zu sagen, wodurch sich die Frontalregion der Crustaceen beiderseits von der lateralen äußeren Region abgrenzt. Jedenfalls reicht die definitive Frontalregion dorsal und caudal kaum über eine Linie hinaus, welche den Frontalrand der Facettenaugen verbindet. Wie wir im zweiten Teil unserer Arbeit (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) darstellen werden, erstreckt sich die Region hinter dieser Linie über die Tergaloberfläche der Kopfsegmente. Wahrscheinlich fällt die Frontalregion, die hier als die äußere Frontalregion bezeichnet wird, meistens mit jenem Kopfbereich der Crustaceen zusammen, den ELOFSSON (1966) als „bec ocellaire" benannt hat. Die Hinter- und Seitengrenzen der Frontalregion der Crustaceen sind deswegen so schwer auszumachen, weil bei ihnen die Ocellen zurückgebildet und Augenstiele vorhanden sind.

Wie mehrfach erwähnt, liegt die definitive Frontalregion bei den Xiphosuren vor dem Labrum an der ventralen Oberfläche des Kopfschildes (siehe Fig. 1). Sie trägt das Riechorgan (laterale Frontalorgane und ventrales Frontalorgan), die Endigungen der „ventralen Hautnerven" (dorsale Frontalorgane) und die Einstülpungsstelle des Linsenauges (= 4 Ocellen). Die Frontalregion der Eurypteriden dürfte analog zu deuten sein (siehe STÖRMER, PETRUNKEVITCH, HEDGPETH 1955).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Soweit es sich beurteilen läßt, fand sich bei den Trilobiten im Gegensatz zu den Eurypteriden und den Xiphosuren die äußere Frontalregion an der dorsalen Oberfläche des Kopfschildes; denn ihr Labrum (Hypostom) lag sehr nahe dessen Vorderrand (siehe HUPÉ 1953 und andere; unsere Fig. 16). An der Ventralseite könnte die Frontalregion der Trilobiten nur auf eine mediane Umfaltung vor dem Labrum übergreifen. An der Dorsalseite des Kopfschildes dieser Tiere nahm die Frontalregion wohl den vordersten Teil der Glabelle und vollständig oder teilweise den Frontallymbus ein. Wahrscheinlich kann der Vorderrand der Basis des Labrums als markante Grenze der Frontalregion für andere fossile Arthropoden-Gruppen dienen, bei denen die Lage des Labrums bekannt ist.

Infolge einer besonderen Krümmung der morphologischen Körperachse und der speziellen Entwicklungsweise des Kopfes lassen die Land-Cheliceraten keine äußere Frontalregion (siehe Fig. 1) erkennen. Die Ocellenlinsen entstammen nicht dem Ektoderm der Frontalregion. Die ektodermale definitive Frontalregion liegt bei diesen Tieren unter der Kopffalte (Prosomaschild) an der Basis des Labrums.

Die Thysanuren und Pterygoten haben eine äußere Keimfrontalregion (STRIEBEL 1960, MELNIKOV 1970, SINGH 1971) und eine definitive Frontalregion, die in den meisten Fällen dorsal vom sogenannten Clypeolabrum liegt. Der Clypeus stellt nach Meinung der meisten Autoren (siehe KORSCHELT 1912, BROOCKES 1952, WADA 1966) einen Teil des Labrums dar; im übrigen sind noch ausführliche Untersuchungen zur Morphogenese des Clypeus der Pterygoten erforderlich. Lateral wird die Frontalregion (unten) durch die tritocerebrale Juxtafrons (siehe WADA 1966) und (oben) durch die Basis der Antennen und die Facettenaugen begrenzt. Die Frontalregion trägt Ocellen und, bei Zygentomen, Frontalorgane (siehe CHAUDONNERET 1950, WADA 1966 und andere). Die hintere dorsale Grenze der Frontalregion ist schwer festzulegen. Jedenfalls verläuft sie bei den Thysanuren vor den Facettenaugen und bei den Pterygoten vor der Tergaloberfläche der Mandibeln (siehe WADA 1966). Wie bei den Crustaceen, kann man auch bei Thysanuren und Pterygoten ursprünglich eine hintere dorsale Grenze der Frontalregion, das heißt eine die vorderen Ränder der Facettenaugen verbindende Linie als sicherste Grenzmarke ansprechen.

Was die Oberfläche der definitiven Kopfkapsel der Collembolen einschließt, soweit sie ihrer Keimfrontalregion (siehe BRUCKMOSER 1965) entspricht, läßt sich auf Grund der Angaben von HANSTRÖM (1940), MARLIER (1941) und PAULUS (1972) über das Vorkommen von Ocellen und Frontalorganen bei den Vertretern dieser Gruppe nur vermuten.

Bei den Collembolen erstreckt sich die Frontalregion von der Basis der Antennen aus bis zur Übergangzone der Dorsaloberfläche ihres Kopfes in die Nackenoberfläche, wo sich ein „dorsaler Stirnocellus" befindet (siehe Fig. 4).

Die äußere Frontalregion bei Pauropoden, Proturen, Diplopoden, Dipluren, Chilopoden und Symphylen soll (ebenso wie bei den Collembolen) gemäß der Krümmung der morphologischen Achse und nach Ergebnissen von TIEGS (1940, 1947) die dorsale Oberfläche ihrer Kopfkapsel einnehmen. Die zusammenliegenden Insertionspunkte der Antennen trennen die äußere Basis des Labrums von der prospektiven Frontalregion ab. Die lateralen Grenzen der Frontalregion sind in diesem Fall schwer festzustellen, weil Ocellen fehlen. Wenn die Homologie : laterale Frontalorgane = TÖMÖSVARYsche Organe stimmt, können die letzteren als laterale Grenzmarke der Frontalregion dienen.

4. Theoretischer und kritischer Teil

Dem ausschließlich ektodermalen, morphologisch vordersten Keimbereich der Arthropoden (das heißt der äußeren Frontalregion und den in ihren Grenzen liegenden Sinnesorganen: Ocellen und Frontalorganen sowie den Nervenstrukturen der Pars intercerebralis, also der Protocerebralbrücke, dem Ocellenzentrum und dem Zentralkörper) soll abschließend das Acron (siehe Seite 4) gegenübergestellt werden. Wir gehen dabei von der begründeten Forderung aus, daß der Komplex Frontalregion-Pars intercerebralis dem Acron der Arthropoden gleichzusetzen ist. Solche Überlegungen wurden schon von PEDASCHENKO (1896) und HEYMONS (1901) angestellt. Der vergleichend-anatomische Komplex Frontalregion — Pars intercerebralis, der allen Arthropoden (siehe HALLER 1905 und andere) eigen ist, stellt morphologisch einen vorderen, unpaaren, ektodermalen Abschnitt dar, der in keiner Struktur den hinter ihm liegenden (Kopf) Segmenten serialhomolog ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Zu dieser These steht im Widerspruch, daß die Stemmata den Ocellen morphologisch sehr ähnlich sind. Wenn man die Stemmata als Rekapitulation des für Facettenaugen ursprünglichen Zustandes betrachtet, können sie als Serialhomologa der Ocellen gelten. (Übrigens besitzen die primitivsten rezenten und fossilen Vertreter der heutigen und der ausgestorbenen Arthropoden-Gruppen bekanntlich Facettenaugen, und Stemmata scheinen das Ergebnis einer sekundären Veränderung zu sein, die durch ökologische Umstände hervorgerufen wurde). Andererseits haben aber die Facettenaugen keine Serialhomologa in den nachfolgenden Segmenten. Wir werden auf die Morphologie der Facettenaugen in einer nachfolgenden Arbeit (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung) näher eingehen. Die vergleichend-morphologische und die entwicklungsmorphologische Analyse der Arthropoden geben keine Möglichkeit, die Frage nach der Herkunft der Facettenaugen zu entscheiden. Die vorliegenden Befunde über ihre Entwicklung und Innervation beweisen ihre Zugehörigkeit zum präantennalen Körpersegment der Arthropoden (siehe unten). Da diese Organe den übrigen (Kopf) Segmenten fehlen, schrieben viele Autoren die Komplexaugen dem Acron zu. Die Ocellen und die Facettenaugen lassen sich nur mit ähnlichen Gebilden im Rahmen anderer Articulatengruppen vergleichen, wenn man dieser Schwierigkeit begegnen will. Die Ocellen sind ihrer Lage, ihrer Innervation und ihrem Bau nach den Prostomialaugen der Anneliden homolog (Fig. 2b). Die (ursprüngliche) Ausgangszahl der Ocellen, die am Acron = Frontalregion der Arthropoden und am Prostomium der Anneliden liegen, ist konstant: bei Arthropoden, wie wir gesehen haben, gleich 4, bei Anneliden gleich 6 (siehe DOGIEL 1940, TAMPI 1949, KORN 1958, SVESHNIKOV 1972). Diese Stabilität und die morphologische Ähnlichkeit der Ocellen bei allen Articulaten bezeugen, vor allem wenn man bedenkt, wie einfach primitive epitheliale Sehorgane im Tierreich unabhängig voneinander entstanden sind, ein hohes Alter dieser Gebilde; sie waren wohl schon bei den Vorfahren der Articulaten vorhanden.

Der Bauplan des Articulatenocellus kann auf das primitive Epithelauge der Coelenteraten zurückgeführt werden (siehe DOGIEL 1940; unsere Fig. 2a). Wahrscheinlich ist ihre Phylogenie in folgender Homologisierung zu verstehen: Acron (Frontalregion) = Prostomium der Anneliden (Episphäre der Trochophora = aborale Hemisphäre der Vorfahren pelagischer Coelenteraten (siehe REMANE 1949, BEKLEMISHEV 1964, C. BEKLEMISHEV 1970). Die Facettenaugen der Arthropoden können nur mit segmentalen Augenbildungen bei Anneliden verglichen werden, wobei es nicht besonders wichtig ist, ob die Vorläufer der Facettenaugen von stemmataähnlichem Bau waren. Da die Anzahl der Stemmata-Becheraugen nicht konstant ist, ebenso wie die Ommatidienzahl der Facettenaugen, läßt sich die entwicklungsgeschichtlich spätere Entstehung der Facettenaugen der Arthropoden durch Aggregation einzelner lichtempfindlicher Epitheleinheiten zu Ophthalmen vermuten. Die Ophthalmen bilden sich bei Anneliden an jedem Körpersegment, praktisch überall, wie es für Neubildungen charakteristisch ist (siehe DOGIEL 1940, BEKLEMISHEV 1964).

Ähnlich wie die Branchialaugen von *Branchiomma* (Annelida) (siehe DOGIEL 1940) sind auch die Facettenaugen der Arthropoden durch Aggregation mehrerer segmentaler Ophthalmen entstanden. Diese Sehorgane blieben aber nur am vordersten (Kopf)Segment erhalten, da die anderen mit Ophthalmen versehenen Segmente nach dem Oligomerisationsprinzip allmählich verschwanden (DOGIEL 1947, 1954; siehe auch BRONN 1858, REMANE 1952 und andere). Gleichzeitig wurden die Facettenaugen immer komplexer ausgestaltet. Die phylogenetisch spätere Entwicklung der Facettenaugen der Arthropoden und der segmentalen Ophthalmen der Anneliden läßt sich gut mit der Theorie von BEKLEMISHEV (1964; siehe auch C. BEKLEMISHEV 1970, MINICHEV & STAROBOGATOV 1972, MINICHEV & BUBKO 1973, MELNIKOV 1971) vereinbaren: Die spätere Entstehung der segmentalen Körperabschnitte der Articulaten (= blastoporaler Körperabschnitt der Coelenteraten = Hyposphäre der Trochophora) sei mit Prostomium der Anneliden = Acron der Arthropoden = aboraler Körperabschnitt der Coelenteraten gleichzusetzen. Diese Auffassung ermöglicht es, eine dem Einwand zuvorkommende Schlußfolgerung über die eventuell verschiedenartige Entstehung der einmaligen Bildung von Ocellen und Segmentalaugen bei Arthropoden zu treffen. Eingehendere Untersuchungen zur Entwicklungsmorphologie von Arthropoden- und Annelidenocellen dürften eine exakte Homologie zwischen beiden Organsystemen nachweisen und darüber entscheiden, welche vier der sechs Anneliden-Ocellen den vier Arthropoden-Ocellen entsprechen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

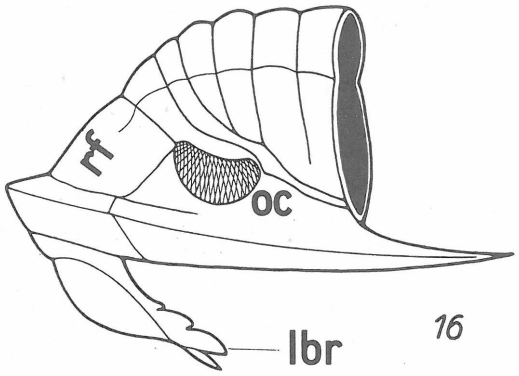
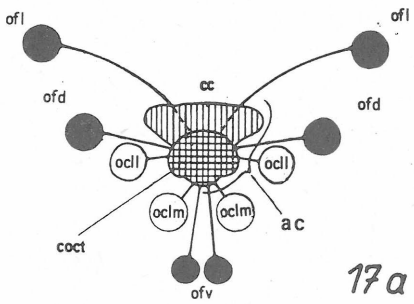


Fig. 16. Schematische Lateralansicht des Trilobitenkopfes mit der Lage der äußeren Frontalregion nach HUPÉ 1953 (abgeändert)



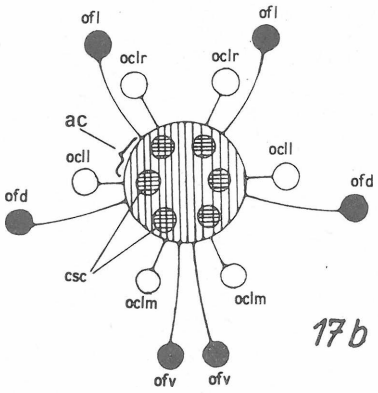


Fig. 17. Schema der Acronalstrukturen und ihrer Symmetrie: a — das primitivste rezente Arthropoden-Acron; b — vermutlich radialsymmetrisches Acron der Arthropoden-Vorfahren

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Homologie der Frontalorgane der Arthropoden mit den Prostomialanhängen (Antennen, Tentakeln, Palpen) der Anneliden wurde von HANSTRÖM (1931; siehe auch DAHL 1959) verdeutlicht. Vorher hatten sich PEDASCHENKO (1896) und HEIDER (1927) in gleichem Sinne geäußert. Die von uns vorgenommene Analyse stützt diese Homologie auf Grund von Entwicklung, Innervation und Anordnung der Frontalorgane.

Obwohl die exakte Homologisierung jedes der sechs Frontalorgane der Arthropoden mit jedem entsprechenden der sechs ursprünglichen Prostomialanhänge der Anneliden auf Schwierigkeiten stößt, ist jedoch schon sicher, daß der äußerlich unpaare Tentakel der Polychaeten aus einer paarigen Anlage hervorgeht (siehe VON HAFFNER 1959 und andere).

Die Auffassung, daß die Frontalorgane anfänglich Sinnesorgane waren, wurde schon von früheren Autoren (siehe SPENCER 1902, VON ZOGRAF 1904) vertreten. Ähnlich wie ihre Homologa bei den Anneliden waren auch die Frontalorgane der Arthropoden wohl Riech- und Tangorezeptoren. Unter den primitivsten rezenten Arthropoden besitzen die Xiphosuren laterale und ventrale Frontalorgane, welche diese Urfunktionen vollständig beibehalten haben. Die Umbildung der Frontalorgane zu Sinnesorganen und ihr mehrmaliger Übergang von einer Funktion zur anderen deckt sich gut mit der Tatsache, daß ursprünglich lokomotorisch tätige Segmentalgliedmaßen, zum Beispiel die Antennen der Arthropoden, nach und nach Träger von Tango- und Riechrezeptoren wurden und sich zu vollkommeneren Sinnesorganen differenzierten, als es die Frontalorgane sind. Es sei an die weitgehende Umwandlung der Frontalorgane bei einer Reihe von Crustaceen-Nauplien erinnert, die in diesem Stadium noch lokomotorische Antennen haben (siehe COUTIÈRE 1914, HANSTRÖM 1931, 1933, MENON 1962, BENESCH 1969). Die Rückbildung der 1. Antennen bei den Cheliceraten unter gleichzeitiger Beibehaltung der primären chemorezeptorischen, wenn auch etwas eingeengten Funktionen der Frontalorgane fügt sich gut in diese These ein: die vielfache Ausbildung von Chemorezeptoren an den Pedipalpen und den Laufbeinen dieser Tiere (siehe HAYES 1966) ergab wohl kein Äquivalent zu den Antennalrezeptoren der übrigen Arthropoden.

Die Strukturen der Pars intercerebralis dürfen weder mit dem Syncerebrum der Arthropoden, noch mit dem Oberschlundganglion der Anneliden homologisiert werden (HANSTRÖM 1928, SIEWING 1963). Als Derivat homologer, ausschließlich ektodermaler Körperabschnitte ist die Pars intercerebralis fast dem gesamten Oberschlundganglion der Anneliden homolog, ausgenommen dessen anteroventralem Abschnitt, der bei hochentwickelten Polychaeten stomatogastrische Nerven entsendet, und der wohl ein sekundär an das Oberschlundganglion angeschlossener, segmentaler Teil ist (siehe GILPIN-BROWN 1958, KORN 1959 und andere).

Einen unmittelbaren Vergleich mit Strukturen des Oberschlundganglions der Anneliden erlauben die sensorischen Glomeruli (Ocellen- und Frontalorganzentren). Was den Zentralkörper anbelangt, der die Verbindung der acronalen Pars intercerebralis mit den segmentalen Abschnitten des Gehirns herstellt, ist seine Homologisierung mit irgendeinem Teil des Oberschlundganglions der Anneliden weitaus schwieriger. Dasselbe kann man von der Protocerebralbrücke (pons cerebri) sagen, deren Rolle völlig unbekannt ist.

Die Topographie der acronalen Derivate bei den Arthropoden fordert eher eine radiäre, als eine bilaterale Promorphologie. In der Tat ordnen sich diese Organe, obwohl sie Paare bilden, quasi radiärsymmetrisch an. Wie unsere Figur 17 zeigt, kann die sechsstrahlige Ausgangssymmetrie in der Anordnung der Acronderivate bei den Arthropoda leicht rekonstruiert werden.

Die Annahme, daß die Arthropoden zwei Ocellen eingebüßt haben, die ihren Articulatenvorfahren eigen waren und sich bei Anneliden erhalten haben, ergänzt das Schema der Tabelle 8. Es stellt im Grunde genommen einen Versuch dar, die Anordnung der Nerven- und Rezeptorbildungen des aboralen Körperabschnittes der Articulatenausgangsform zu rekonstruieren. Demnach wird die Ausbildung der den Arthropoden eigenen Ocellenpaare und der Frontalorganpaare bis zu ihrer äußeren Verbindung durch eine Achsenregulierung (BEKLEMISHEV 1964) sowie die Anordnung des Acron an dem morphologisch vorderen Pol des bilateralsymmetrischen Körpers verursacht.

Zusammenfassend ergibt sich:

1. Der Komplex Frontalregion—Pars intercerebralis der Arthropoden kann als Acron sowohl im Sinne unserer eigenen Definition (siehe oben) als auch im Sinne der allgemein-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

geläufigen Auffassung betrachtet werden: Sie bekundet, daß das Acron ein Homologon des Anneliden-Prostomiums ist und eine Reihe von dessen Merkmalen beibehält.
2. Die vergleichend-embryologischen und vergleichend-morphologischen Befunde über die Entwicklung und den Aufbau des Frontalregion-Pars intercerebralis-Komplexes der Arthropoden führen zu einem widerspruchslosen Schema des Gesamtbauplans dieses Körperabschnittes, welcher dem Bauplan des Prostomiums der Anneliden, diesem zweiten Hauptast der Articulaten, entspricht.
3. Die allen Articulaten promorphologisch gemeinsamen Acronstrukturen sind Ansatzpunkte für morphologische Reihen, die verschiedenen Umbildungen innerhalb einzelner Arthropoden-Gruppen stattgeben.

Gleichwohl müssen wir noch auf einige Acrontheorien anderer Autoren eingehen. Die Theorie von Holmgren (1916), Hanström (1928), Snodgrass (1938), wie auch die von Dahl (1954, 1956) und Butt (1957, 1960) vertretene Variante, betrachtete als Acron jenen Abschnitt des Arthropoden-Kopfes, der vor dem Tritocerebralsegment (= Segment der 2. Antennen = Intercalarsegment) liegt. Diese Theorie geriet jedoch mit den neueren Erkenntnissen der Entwicklungsmorphologie in immer größeren Widerspruch. Die Kritiken von Manton (1960) und von Siewing (1963) an dieser Theorie bedürfen keiner Ergänzung; die Schlußfolgerungen dieser beiden Autoren über die Unhaltbarkeit der Holmgren-Hanström-Snodgrassschen Theorie wird von uns voll und ganz geteilt.

Roonwal (1937; siehe auch Wiesmann 1926) kam an Hand eigener Befunde seinerzeit zu dem Ergebnis, daß das Acron bei den Arthropoden überhaupt fehle; aber dieser Autor, dessen Theorie wir oben einer kritischen Betrachtung unterzogen haben, untersuchte die Entwicklungsmorphologie ausschließlich bei Vertretern der Pterygoten. Ferris (1942), Henry (1948) und Nachfolger lehnten grundsätzlich alle zuvor ermittelten Befunde aus der Entwicklungsmorphologie und der vergleichenden Morphologie ab. Da sie die Embryogenese ignorierten und damit von der modernen Grundrichtung in der Morphologie (Bullock & Horridge 1965) abwichen, hat es keinen Sinn, die Schlußfolgerungen dieser Autoren zu kritisieren. Bei Besprechung des Problems der Kopfsegmentierung enthielt sich Manton (1960) leider einer Schlußfolgerung über das Acron.

Denis (1928, 1949), Chaudonneret (1950, 1958) und weitere Vertreter ihrer Schule beurteilten das Merkmal „acronal" praktisch nur auf Grund „anteriorer" beziehungsweise „präoraler" Lage beim voll ausgebildeten Tier. Denis (1928, 1949) betrachtete als acronal einige mit dem Ganglion stomodeale („Frontalganglion") und den Proganglia protocerebralia verbundene Nerven- und Sinnesgebilde bei Collembolen. Chaudonneret (1950) meinte, daß die im Labrum der erwachsenen Zygentomen liegenden „ganglions epipharyngiens" und der ektodermale „Epipharynx" Acronreste seien. Die von beiden Forschern für acronal angesehenen Bildungen des Arthropoden-Kopfes werden von uns im 2. Teil der vorliegenden Arbeit mit anderen dem Präantennalsegment gehörenden Gebilden im Zusammenhang abgehandelt. Die „präorale" Lage eines Kopfgebildes ergibt ohne Untersuchung seiner Entwicklung keinen Beweis für dessen acronale Zugehörigkeit.

Sharov (1966) deutete mit Recht die Ocellen der Arthropoden als acronale Sinnesorgane. Seine Nachfolgerin Puchkova (1972) vermutete, daß der Zentralkörper auch zum Acron gehört. Leider berücksichtigte Sharov (1966) nicht die Nervenstrukturen der Pars intercerebralis und der Frontalorgane. Diesem Autor ist daher eine Reihe großer Irrtümer unterlaufen, indem er zum Beispiel das „vierzellige" Organ am Mandibeltergit der Anaspidaceen (Hickman 1937) als Ocellenhomologon auffaßte; dieses Organ läßt sich allenfalls mit den von Hanström (1931) analysierten Nackenorganen einiger niederer Crustaceen vergleichen. Sharov hielt es für möglich, daß sich Anteile des Acron in andere Kopfabschnitte verlagern könnten. Damit entwertete er eine Reihe von ihm selbst vertretener richtiger Homologisierungen.

Siewing (1963) hielt sich an die Definition des Arthropoden-Acrons, wonach jener Keimbereich und der ihm entsprechende Kopfabschnitt der erwachsenen Tiere als Acron zu betrachten ist, der das Anneliden-Prostomium repräsentiert sowie a) an seinem morphologisch vorderen Pol liegt und die Augen als Hauptsinnesorgan trägt; b) unsegmentiert ist und ein primär unsegmentiertes Ganglion enthält, das wohl ursprünglich Sehhirn war; c) kein eigenes Mesoderm besitzt; d) dessen hintere Grenze die embryonale Stomodealöffnung sein kann, die aber bereits im 1. echten Kopfsegment liegt; e) schließlich als nega-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

tives Kriterium: alles, was nicht den echten Segmenten angehört, ist Acron; denn alles, was vor dem segmentalen Keimbereich, vor der Stomodealöffnung liegt, ist Acron. Diese Postulierungen erscheinen uns durchaus berechtigt (siehe Seite 4). Dennoch gibt unseres Erachtens die SIEWINGsche Verwendung dieser Prämissen keine befriedigende Lösung für das Acronproblem. SIEWING (1963) betrachtete als Acron jenen Kopfbereich, der die Facettenaugen und die optischen Ganglien umfaßt, weil er seiner Meinung nach a) am vordersten Körperende liegt; b) Facettenaugen als Hauptsinnesorgane trägt, die dieser Forscher scheinbar homolog den Becherocellen der Anneliden setzte; ferner Sitz des primären Sehhirnes, das heißt der optischen Ganglien ist; das Fehlen von Serialhomologa zu den Facettenaugen und den optischen Ganglien in allen übrigen Körperabschnitten der Arthropoden stimmt mit dieser Ansicht überein; c) kein eigenes Mesoderm hat und d) vor der Stomodealöffnung liegt.

Hierzu ist Folgendes zu sagen:

Zu a): Die Facettenaugen und die optischen Ganglien liegen zwar morphologisch am beziehungsweise im vorderen Körperende, jedoch zu d): nicht vor der Stomodealöffnung. Gleichwohl liegen sie nicht vor den „Nebenlappenganglien" = G_1 der Crustaceen nach WEYGOLDT (1958, 1961) und SCHOLL (1963) und vor dem „caudal-lateralen Bereich der Lobi 4" nach MALZACHER (1968). Da, wo während der Ontogenese der Arthropoden die Nervenganglien entstehen, befinden sich die Anlagen der Facettenaugen und der Proganglia optica lateralwärts von den Anlagen der Nebenlappenganglien (Fig. 18). Abwandlungen kommen indessen bei einer Reihe von Crustaceen vor (Fig. 18a), die sehr stark entwickelte optische Zentren haben. Auch findet sich eine anterolaterale Lage bis hin zur posterolateralen Lage bei den Arachniden (Fig. 18c), die sekundär vereinfachte, wenig entwickelte optische Zentren besitzen. Diese Anordnung der optischen Regionen bei Arachnidenembryonen scheint mit der durch die Rückbildung des Antennalsegmentes einhergegangenen Formveränderungen der Kopflappen in Beziehung zu stehen. Morphologisch vor der Stomodealöffnung und vor der Basis des Labrums am vordersten Keimende liegt die Frontalregion, deren Derivate die Pars intercerebralis bilden (Fig. 18). Zu b): Wie schon erwähnt, ist die Homologie der Facettenaugen mit den becherförmigen Prostomialaugen der Anneliden keineswegs gesichert. Uns scheinen letztere eher den Ocellen der Arthropoden homolog zu sein. Ergänzend zu c) sei bemerkt: Durch die Tatsache, daß ein eigenes Mesoderm fehlt, wird ein weiterer, noch nicht erwähnter Beweis dafür erbracht, daß die Facettenaugen nicht acronaler, sondern segmentaler Natur sind.

Die Befunde von MANTON (1934, 1960), NAIR (1939), WEYGOLDT (1958, 1961), STRÖMBERG (1965) und PETRICONI (1968), wonach sich das Präantennalmesoderm (Somiten des 1. Kopfsegmentes) bei einer Reihe von Crustaceen-Embryonen von jenem Ektoderm abspaltet, aus dem sich wenig später Neuroblasten der Proganglia optica bilden (Fig. 18a), macht die Deutung der optischen Bereiche des Arthropoden-Kopfes als acronale Anteile unmöglich und bezeugt ihre Zugehörigkeit zum Präantennalsegment.

Bei der Entwicklung der Phasmiden entsteht das Mesoderm des Präantennalsegments nach MALZACHER (1968) so, daß es den Bildungszonen der optischen Ganglien und der Facettenaugen nicht unterlagert ist. Diese Frage benötigt jedoch einer Präzisierung: Aus den Befunden von MELNIKOV (1970) geht hervor, daß die gut entwickelten Mesodermsomiten des Präantennalsegmentes bei Vertretern der Isopteren dem Hauptteil der optischen Bereiche unterlagert sind[17] (Fig. 18b). Daß die optischen Bereiche zum 1. Segment und nicht zum Acron gehören, kann auch dadurch veranschaulicht werden, daß sie sich bei allen Arthropoden, die eine superfizielle Furchung aufweisen, genauso verhalten wie die Lateralränder der übrigen Metamere: Sie legen sich und wachsen in dorsaler Richtung aufeinander, wodurch die Tergaloberfläche gebildet wird (MELNIKOV & RASNITSYN, in Vorbereitung). Die äußere Frontalregion verbleibt dabei vor dem sich auf diese Weise bildenden präantennalen Segmentring (siehe HEIDER 1889), BRONSKILL (1959), BRUCKMOSER (1965) und MELNIKOV (1970). Mit diesen Befunden steht die negative Kennzeichnung des Acron „alles, was zu den Segmenten gehört und ein eigenes Mesoderm hat, ist kein Acron" in direktem Einklang. Daher kann dem Standpunkt von SIEWING (1963) nicht zugestimmt

[17] Es ist bemerkenswert, daß sich nach ULLMANN (1964) bei *Tenebrio* das Präantennalmesoderm wie bei den Malacostraken ganz selbständig vom Ektoderm absondert.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

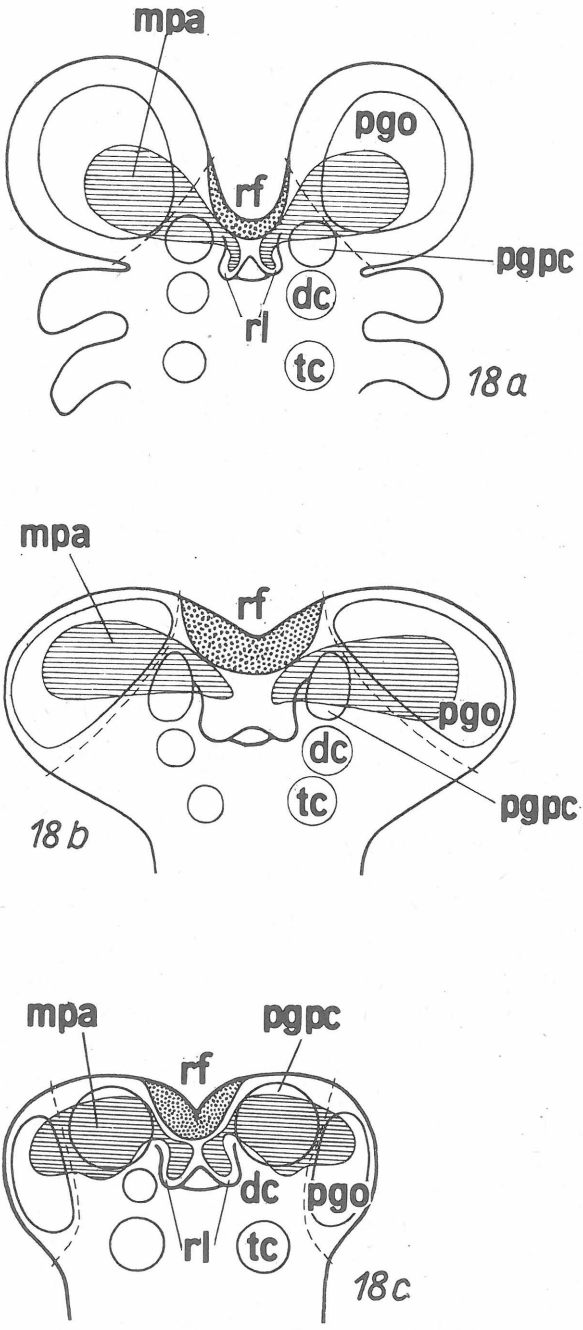


Fig. 18. Lagebeziehungen zwischen dem Frontalregion-Pars intercerebralis-Komplex, den Proganglia optica, dem präantennalen Mesoderm und einigen anderen Kopfgebilden bei Arthropoden-Embryonen: a — Vorderteil des Malacostrakenembryos nach WEYGOLDT 1958 und MANTON 1960 (wenig verändert); b — Vorderteil des Insektenembryos nach MELNIKOV 1970 (verallgemeinert); Vorderteil des Arachnidenembryos nach LAMBERT 1909 und PROSS 1966 (verändert)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

werden. SIEWING (1963) identifiziert sich in seiner Theorie mit den Auffassungen von WEYGOLDT (1958, 1961) und SCHOLL (1963) über die Entwicklung der Kopfstrukturen bei den Crustaceen (siehe oben). Die Einbeziehung der optischen Bereiche in das Acron führte unvermeidlich dazu, daß SIEWING sich WEYGOLDT (1958, 1961) und SCHOLL (1963, 1964) anschließen mußte, nach denen die Nervenstrukturen der Pars intercerebralis und auch die Ocellen zum 1. Kopfsegment zu rechnen sind (siehe auch MALZACHER 1968, ROHRSCHNEIDER 1968, LARINK 1970). Wenn man diesen Autoren soweit folgt, daß die ocellentragende ektodermale Frontalregion und die Pars intercerebralis zum Präantennalsegment gehören und die optischen Loben Acron sind, müßte man zwangsläufig zwei acronale Bereiche unterscheiden, die an den Lateralrändern der Kopflappen liegen und durch den medianen Bereich des 1. Kopfsegmentes geteilt sind.

Eine Aufteilung des Acron ist jedoch unwahrscheinlich. Bei Aufgabe der angeführten Nachweise von der segmentalen Natur der optischen Gebilde und der acronalen Natur des Komplexes Pars intercerebralis-Frontalregion entsteht folgender Widerspruch: Auf der einen Seite wäre das Annelidenprostomium und das Acron im SIEWINGschen Sinne auf einen einheitlichen Bauplan zurückzuführen, dem auf der anderen Seite begründete theoretische Auffassungen (REMANE 1949, BEKLEMISHEV 1964) entgegen ständen, wonach in der Promorphologie der Articulaten ein absolut zweiteiliges Homologon zum Prostomium, das überdies am morphologischen Vorderende des Arthropoden-Körpers liegt, unmöglich ist.

Wie erwähnt, ist bei vielen Crustaceen, Archaeognathen und Pterygoten ein Prozeß des Überganges des ventralen Frontalorgans in das Ganglion frontale zu erkennen. Das bedeutet, daß dem Archicerebrum dieser Tiere nicht nur die Pars intercerebralis, sondern auch ein Teil des stomatogastrischen Nervensystems zuzurechnen ist. In all diesen Erwägungen offenbaren sich die Schwierigkeiten, die beim Studium der Entwicklungsmorphologie und der Interpretation der Natur des Acron der Arthropoden zu überwinden sind.

Zum Schluß sei vermerkt, daß das Acron der Arthropoden im Vergleich mit dem Prostomium der Anneliden in gewissem Sinne rückgebildet ist. Das Prostomium der Anneliden behält seine Funktion als wichtigstes Sinnes- und Assoziationszentrum bei. Das Archicerebrum (= Oberschlundganglion) der primitiven Anneliden ist mit den metameren Ganglien noch nicht verschschmolzen. Das Arthropoden-Acron jedoch verliert in größerem Ausmaß seine Bedeutung als Sinneszentrum, und das Archicerebrum (= Pars intercerebralis) ist nur ein kleiner Abschnitt des Syncerebrums, dessen Hauptmasse von metameren Ganglien gebildet wird (siehe DAHL 1954).

Tabelle 8
Die Homologiebeziehungen des Acron der Arthropoden

Arthropoda	Acron	Archicerebrum Pars intercerebralis: Zentralkörper, Ocellenzentrum, Protocerebralbrücke	4 Ocellen	6 Frontalorgane: 2 dorsale, 2 ventrale, 2 laterale
Annelida	Prostomium	Archicerebrum (Oberschlundganglion ohne seinen stomatogastrischen Teil)	6 Becheraugen	6 Prostomialanhänge (Tentakeln, Antennen, Palpen)

Abkürzungen

ac — Archicerebrum
c — Cuticula
ca — „accompanying cell"
cac — accessorische Zellen
cc — Zentralkörper
„ccd" — „Corpora cardiaca" der Dipluren
ccv$_{1-3}$ — Cerebrovisceralkonnektive: *ccv*$_1$ — frontale; *ccv*$_2$ — stomodeale; *ccv*$_3$ — ventriculare
ccv$_{1i}$ — vermutliche innere Verbindungen zwischen den ventralen Frontalorganen und den paarigen Gehirnfaserstämmen
ce — Epithelzellen
cer — Gehirn
ch — Cheliceren
cns$_{1,2}$ — Neurosekretzellengruppen nach BARETH 1962
cnsmt — zu den Medullae terminales gehörende Neurosekretzellenansammlungen
cnsofl — zu den lateralen Frontalorganen gehörende Neurosekretzellenansammlungen
co — Sehzellen
coc — Augenkammer
coct — Ocellarzentrum
cp — Pigmentzellen
cph — Schlundkonnektive
cpr — Postretinalzellen
csc — Gehirnsinneszentren
ct — Tapetumzellen
cv — Glaskörper
dc — Deutocerebrum
egs — Euganglion stomodeale

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

fco — Augenkammeröffnung
frols — Linsenaugeneinstülpung
„gc" — Konnektivganglien
gcp — paarige Hirnganglien
gf — Ganglion frontale
gph — Ganglia pharyngea
gpst — paarige stomatogastrische Ganglien
gr — „Rostralganglien"
gs — Ganglion stomodeale
gse — „sensorisches Ganglion" der Dipluren
gsn — Sinusdrüse
gstd — distales Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems
gstm — mittleres Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems
gstp — proximales Ganglion des stomatogastrischen Nervensystems
gv — Ganglion ventriculare
l — Lamina der Anostraken
lbr — Labrum
lccg — Corneagenzellenschicht
lg — Lamina ganglionaris
m — Medulla der Anostraken
me — Medulla externa
mi — Medulla interna
mools — Linsenaugensehmasse
monp — Naupliusaugensehmasse
mpa — präantennales Mesoderm
mt — Medulla terminalis
na — Antennal- (Antennular-)nerv
nap — Nerven der I. Antennen
nas — Nerven der II. Antennen
naz — Nervus azygos
nc — Nervus connectivus
n „ccd" — „Corpora cardiaca" — Nerven der Dipluren
nch — Cheliceralnerv
ndv — „ventrale Hautnerven"
nl — Labralnerv
nll — laterale Labralnerven
nlm — medianer Labralnerv
no — Sehnerv (nervöse Ausläufer der Sehzellen)
noc — Facettenaugennerven
nocl — Ocellarnerven
nofd — dorsale Frontalorgannerven
nofl — laterale Frontalorgannerven
nofv — ventrale Frontalorgannerven
nols — Linsenaugennerv
nom — Medianaugennerv
npr — Nervus procurrens
nr — Nervus recurrens
n „rgf" — „racines dorsales du ganglion frontal" nach CHAUDONNERET 1950
nst — Nervus stomodealis
nstp — paarige Stomodealnerven
oa — Nebenaugen
oc — Facettenaugen
ocl — Ocellen
ocll — Lateralocellen
oclm — Medianocellen
oclr — hypothetische, rückgebildete Ocellen
ofd — dorsale Frontalorgane
ofio — unterocellares (ventrales) Frontalorgan
ofl — laterale Frontalorgane
ofso — überocellare (dorsale) Frontalorgane
ofv — ventrale Frontalorgane
ols — Linsenauge
om — Medianaugen
onp — Naupliusauge
ool — Riechorgan
pc — Kopffalte
pgo — Propanglia optica
pgpc — Proganglia protocerebralia
pgs — Proganglion stomodeale
pgv — Proganglion ventriculare
pi — Pars intercerebralis
pmps — medianer Teil der Stomodealbrücke
pp — Pedipalpen
ps — Stomodealbrücke
psxo — sensorische Pore vom X-Organ (SPX)
ramps — vermutliche Anlage des medianen Stomodealbrückenteils
rcc — Zentralkörperanlage
rdgs — sensorische Nerven, die in dorsaler Richtung aus dem „sensorischen Ganglion" der Dipluren verlaufen
rf — (Keim)Frontalregion
rh — Rhabdom
rgf — Anlage des Ganglion frontale
rgph — Anlagen der Ganglia pharyngea
rgst — Anlage des Ganglion stomodeale
rgv — Anlage des Ganglion ventrale
rl — Labrumanlage
rlo — Opticlobenanlagen
roa — Nebenaugenanlagen
rofl — Anlagen der lateralen Frontalorgane
rofv — Anlage des ventralen Frontalorgans
rols — Linsenaugenanlage
rom — Medianaugenanlagen
ronp — Naupliusaugenanlage
rpi — Pars intercerebralis-Anlage
sgfs — Synganglion fronto-stomodeale
sgsd — Subganglion stomodeale distale
st — Stomodaeum
tc — Tritocerebrum
xomt — Medulla terminalis — ganglionäres X-Organ — MTGX
xome — Medulla externa — ganglionäres X-Organ — MEGX

Zusammenfassung

Die Arbeit betont die große Bedeutung der entwicklungsmorphologischen (embryologischen, ontogenetischen) Befunde und der Ergebnisse der experimentellen Morphologie für die Lösung jener Fragen, welche die Metamerie der morphologischen Strukturen bei den Arthropoden betreffen. Demgegenüber wird den gestaltlichen Merkmalen der erwachsenen Stadien und den darauf basierenden vergleichend-morphologischen Betrachtungen lediglich die Bedeutung von Hilfsfunktionen eingeräumt. Grundsätzlich ist zu postulieren, daß es für jede ontogenetische Anlage, die sich stets einem bestimmten Metamer (beziehungsweise dem Acron) zuordnen läßt, in der Promorphologie der Arthropoden ausgeschlossen ist, sie auf ein anderes Metamer (respektiv das Acron) zurückzuführen. Jedoch ist nicht auszuschließen, daß sich die morphologischen Strukturen ohne Rücksicht auf ihren metameren Ursprung miteinander vereinen.

Der Prozeß der Kopfbildung (Cephalisation) beschränkt sich nicht auf die funktionsmorphologische Vereinigung von Acron und mehreren vorderen Segmenten schlechthin. Eine Krümmung der morphologischen Körperachse und diesbezügliche Veränderungen der Form und der gegenseitigen Lage der Kopfsegmente und des Acron sind an diesem Prozeß mitbeteiligt. Die Autoren betrachten das Problem der segmentalen Zusammensetzung des Arthropoden-Kopfes so, wie es bereits früher von Morphologen und Embryologen als gleichsam endgültig gelöst angesehen worden ist (das Acron + 6 Segmente). Es wird eine Definition für das Acron der Arthropoden vorgeschlagen, die nichts enthält, was über die Morphologie und die Entwicklung der Arthropoden hinausgeht, und welche es ermöglicht, diesen Teil ihres Körpers von anderen Körperabschnitten zu unterscheiden. Das Acron wird definiert als der unpaare, mediane, morphologisch vorderste Teil des Arthropoden-Körpers, ein Ganzes, das keine serialen Homologa unter den nachfolgenden Körperabschnitten hat; alle Strukturen, die zum Acron gehören, haben gleichfalls keine Serialhomologa bei den übrigen Körperabschnitten der Arthropoden; das Acron besitzt kein eigenes Mesoderm und ist der einzige Teil des Arthropoden-Körpers, der Spuren der Radialsymmetrie in der Anordnung seiner Strukturen erkennen läßt. Sowohl die äußere Frontalregion des Arthropoden-Kopfes, als auch die Pars intercerebralis des Syncerebrum (einschließlich Protocerebral-Brücke, Ocellar- und Frontalorgan-Zentrum, Zentralkörper) entsprechen vollständig der Definition. Das Auftreten verschiedener Änderungen in der Anordnung der Frontalregion gegenüber anderen Kopfteilen bei den Arthropoden wird untersucht. Die Autoren gelangen zu dem Schluß, daß der anterofrontale Rand des äußeren Labrum (beziehungsweise des Clypeolabrum bei den Insekten; das Labrum wird nicht als acronale Struktur angesehen) als brauchbare Markierung für die morphologische Lage der cephalen Frontalregion in all jenen Fällen dienen kann, in denen nur Befunde [= data] der äußeren Morphologie vorliegen. Dieser Schluß kann beim Studium der Metamerie des Kopfes, insbesondere der Lage des Acron bei fossilen Arthropoden nützlich sein.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Vergleichend-morphologisch gesehen hat die Frontalregion des Arthropoden-Kopfes ursprünglich vier (isolierte) Ocellen und sechs sensorische Frontalorgane hervorgebracht; später haben sich die Ocellen zu verschiedenen Kombinationen miteinander und die Frontalorgane zu je einem ventralen, dorsalen und lateralen Paar angeordnet; es wird angenommen, daß diese drei Paare in der einen oder anderen Ausbildung in der cephalen Frontalregion oder im Gehirn bei jeder Hauptgruppe der rezenten Arthropoden persistieren. — Die Autoren homologisieren die Ocellen innerhalb der Arthropoden einerseits sowie mit den Ocellen und Prostomial-Augen der Anneliden andererseits. Die Ocellen sind weder Serialhomologa der Facetten-Augen, noch Derivate (Stemmata) oder Teile (Ammatidien) der letzteren. Die Facetten-Augen der Arthropoden werden als nicht-acronal angesehen, sondern als segmentale Sinnesorgane.

Die ursprünglichen sechs Frontalorgane der Vorderregion der Arthropoden werden mit den sechs ursprünglich isolierten Prostomial-Fühlern (Antennen, Tentakeln, Palpen) der Anneliden homologisiert. Es kommen bei allen Arthropoden einige Kopfstrukturen vor, die mit typischen Frontalorganen der niederen Crustaceen und der Cheliceraten homologisierbar sind. Die Autoren machen in diesem Sinne auf die X-Organe der Crustaceen und die TÖMÖSVARYschen Organe einiger Ateloceraten aufmerksam. Diese Strukturen scheinen lateralen Frontalorganen zu entsprechen. — Es ist wahrscheinlich, daß bei der Reduktion einiger Frontalorgane die Umwandlung ihrer ursprünglich sensorischen in eine neuro-endocrine Funktion mit fortschreitender Ausbildung weiter entwickelter Sinnesorgane einhergegangen ist. (Antennalanhänge, die ihre ursprünglich lokomotorische Funktion eingebüßt haben.)

In allen untersuchten Embryogenesen bei Arthropoden wird das endgültige Nervenzentrum des Acron (die Pars intercerebralis) von medianen Neuroblasten angelegt, welche sich von der vordersten, medianen, rein ectodermalen Region des Embryo absondern. Ektoblasten derselben Region bilden auch das äußere Acron des erwachsenen Tieres mitsamt Ocellen und Frontalorganen. — Das supravesophageale Ganglion (Archicerebrum) der primitiven Anneliden kann mit der Pars intercerebralis des Arthropoden-Gehirns verglichen werden, jedoch nicht mit dem Syncerebrum als Ganzem: Das letztere ist das Verschmelzungsprodukt der acronalen Anlage der Pars intercerebralis (Archicerebrum) und mehrerer paariger Segmentalganglien.

Bei einigen Crustaceen (Copepoden und wahrscheinlich alle Malacostraken) und bei den Insekten (Archaeognathen und Pterygoten) ist auch ein Teil ihres stomatogastrischen Nervensystems acronaler Herkunft. In diesen Fällen „ganglionisiert" die Anlage der ursprünglich paarigen ventralen Frontalorgane, „versinkt" in die nicht-acronale Labrum-Anlage und vereinigt sich hier mit der am weitesten distal gelegenen Anlage des stomatogastrischen Ganglions, welche von der Wand des Stomodaeums abgeschnürt wird. Der Vorgang dieses Entwicklungsprozesses wird durch die Versuchsergebnisse von WADA (1966a) bestätigt. Vergleichend-morphologisch signalisieren die Existenz des Nervus azygos (= Nervus connectivus der Insekten = Nervus ventricularis impar inferior der Crustaceen) und das Vorkommen von nicht zwei, sondern drei unpaaren stomatogastrischen Ganglien, daß die ventralen Frontalorgane in ein stomatogastrisches Ganglion umgewandelt worden sind. Es wird der Versuch gemacht, ein promorphologisches Schema des stomatogastrischen Nervensystems bei den Arthropoden (unter prototypischen Verhältnissen) aufzustellen.

Eine neue Nomenklatur für alle Organe ganglionärer Natur wird vorgeschlagen, um deren Herkunft und Morphogenese, nicht aber ausschließlich ihre definitive morphologische Position zu betonen. Abschließend diskutieren die Autoren die wesentlichen Ansichten zum Problem des Arthropoden-Acron.

Summary

The paper emphasizes the great significance of the findings of developmental (embryological, ontogenetic) morphology and of the results of experimental morphology for the solution of the problems concerning the metamerism of the morphological structures in Arthropoda. In contrast, the bodily characteristics of the adult stages and the comparative morphological observations based on them are allowed to have the significance of auxiliary functions only. It is postulated as a principle that each ontogenetic primordium, which always can be associated with a definite metamere (or the acron) cannot in the promorphology of Arthropoda be traced back to another metamere (or the acron). It cannot be excluded, however, that morphological structures unite irrespective of their metameric origins.

The process of the formation of the head (cephalization) is not limited simply to the union with regard to functional morphology of acron and several anterior segments. A bending of the morphological axis of the body and corresponding changes in the form and relative position of the head segments and the acron participate in this process. The authors regard the problem of the segmental composition of the head in Arthropoda in the same way in which morphologists and embryologists have considered it as finally solved (the acron plus 6 segments). A definition of the acron of Arthropoda is suggested which in no way exceeds the morphology and the development of the Arthropoda and which makes it possible to distinguish this part of their body from other segments. The acron is defined as the unpaired, median, morphologically foremost part of the body of Arthropoda, a whole not having serial homologues among the other segments; all structures belonging to the acron also have no serial homologues in the other segments of Arthropoda; the acron has no mesoderm of its own and is the only part of the body of Arthropoda to show traces of radial symmetry in the organization of its structures. Both the external frontal region of the head of Arthropoda and the pars intercerebralis of the syncerebrum (including the protocerebral bridge, the ocellar and frontal organs centres, the central body) entirely conform to this definition. The occurrence of several changes in the organization of the frontal region in relation to other parts of the head in Arthropoda is examined. The authors conclude that the antero-frontal border of the external labrum (or the clypeolabrum in insects; the labrum is not regarded as an acronal structure) may serve as a suitable marker of the morphological position of the cephal frontal region in all cases in which data exist of the external morphology only. This conclusion can be useful in the study of the metamerism of the head, especially of the position of the acron in fossil Arthropoda.

From the point of view of comparative morphology, the frontal region of the head of Arthropoda originally produced four (isolated) ocelli and six sensory frontal organs; later the ocelli arranged themselves in different combinations and the frontal organs in a ventral, dorsal and lateral pair each; it is assumed that these three pairs persist in one formation or the other in the cephal frontal region or the brain in every main group of recent Arthropoda. — The authors homologize the ocelli among the Arthropoda on the one hand and with the ocelli and prostomial eyes of the Annelida on the other hand. The ocelli are neither serial homologues of the compound eyes nor derivatives (stemmata) or parts (ommatidia) of the latter. The compound eyes of Arthropoda are regarded not as acronal but as segmental sense organs.

The original six frontal organs in the anterior region of Arthropoda are homologized with the six originally isolated prostomial feelers (antennae, tentacles, palps) of the Annelida. In all Arthropoda some structures of the head occur that can be homologized with typical frontal organs of the lower Crustacea and the Chelicerata. In this connection the authors point to the X-organs of the Crustacea and the TÖMÖSVARY's organs of some Atelocerata. These structures seem to correspond to lateral frontal organs. — It is probable that in the reduction of some frontal organs the conversion of their originally sensory function into a neuro-endocrine one was balanced by a gradual formation of more highly developed sense organs (antennal appendages that lost their originally locomotive function).

In all embryogeneses of Arthropoda that were examined the final nerve centre of the acron (the pars intercerebralis) is formed by median neuroblasts which separate themselves from the foremost median, purely ectodermal region of the embryo. Ectoblasts of the same region also form the external acron of the adult animal including ocelli and frontal organs. — The supraoesophageal ganglion (archicerebrum) of the primitive Annelida can be compared to the pars intercerebralis of the brain of Arthropoda, but not to the syncerebrum as a whole: the latter is the product of the fusion of the acronal primordium of the pars intercerebralis (archicerebrum) with several paired segmental ganglia.

In some Crustacea (Copepoda and probably all Malacostraca) and in insects (Archaeognaths and Pterygota) also a part of their stomatogastric nervous system is of acronal origin. In these cases the primordium of the originally paired ventral frontal organ is "ganglionized", it "sinks" into the non-acronal primordium of the labrum and fuses here with the most

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

distal primordium of the stomatogastric ganglion which is tied off from the wall of the stomodaeum. The occurrence of this process of development is confirmed by the results of experiments made by WADA (1966a). From the viewpoint of comparative morphology the existence of the nervus azygos (= nervus connectivus of insects = nervus ventricularis impar inferior of Crustacea) and the occurrence of three (not two) unpaired stomatogastric ganglia indicate that the ventral frontal organs have been transformed into a stomatogastric ganglion. An attempt is made to establish a promorphological scheme of the stomatogastric nervous system in Arthropoda (under prototypical conditions).

A new nomenclature for all organs of ganglionary nature is suggested which emphasizes their origins and morphogeneses and not exclusively their definitive morphological positions. Finally the authors discuss the essential aspects of the problem of the acron in Arthropoda.

Резюме

В настоящей работе при решении вопросов, касающихся метамерии морфологических структур Arthropoda, особое внимание уделяется данным по морфологии развития и результатам экспериментальной морфологии. Особенностям взрослых стадий и основанному на них сравнительно-морфологическому анализу, напротив, отводится лишь вспомогательная роль. Постулируется, что для онтогенетической закладки, принадлежащей определенному метамеру (или акрону) в проморфологии членистоногих исключен переход на другой метамер. Однако не исключается объединение морфологических структур, принадлежащих разным метамерам (и акрону).

Процесс образования головы (цефализация) не ограничивается только функционально-морфологическим объединением акрона и нескольких передних сегментов. Этот процесс сопровождается изгибанием морфологической оси головы и связанным с ним изменением формы и взаимного расположения головных сегментов и акрона. Вслед за многими другими авторами принимается, что голова членистоногих состоит из акрона и 6 сегментов. Предлагается определение акрона членистоногих, целиком основанное на данных морфологии и развития и, насколько это возможно, позволяющее отличить эту часть тела от других. Акрон определяется как непарная, расположенная медиально морфологически передняя часть тела членистоногих, не имеющая сериальных гомологов среди следующих за ней участков тела. Равным образом все структуры, принадлежащие акрону, не имеют сериальных гомологов среди структур других отделов тела членистоногих; акрон лишен собственной мезодермы и является единственной частью головы членистоногих, которая в расположении своих структур обнаруживает следы радиальной симметрии. Как наружная фронтальная область головы членистоногих, так и pars intercerebralis синцеребрума (включая протоцеребральный мост, центр оцеллярного и фронтальных органов, центральное тело) полностью соответствуют данному определению. Были изучены случаи различных изменений в расположении фронтальной области относительно других частей головы членистоногих. Авторы приходят к заключению, что антерофронтальный край наружного лабрума (или же клипеолабрума у насекомых) лабрум не рассматривается как акрональная структура) может служить хорошим маркером передней границы фронтальной области головы во всех тех случаях, когда имеются соответствующие данные наружной морфологии. Этот вывод может быть полезным при изучении метамерии головы, в особенности положения акрона у ископаемых членистоногих.

Фронтальная область головы членистоногих первоначально несла 4 простых глазка и шесть сенсорных фронтальных органов; позже глазки сливались в различных комбинациях друг с другом, а фронтальные органы расположились попарно; предполагается, что эти три пары (вентральная, дорзальная и латеральная) сохраняются в том или ином виде в фронтальной области головы или в мозгу каждой из основных групп современных членистоногих. Авторы гомологизируют глазки членистоногих с глазками и простомиальными глазами аннелид Глазки н е являются сериальными гомологами фасеточных глаз, их дериватов (стемм) или частей (омматидиев). Сложные глаза членистоногих рассматриваются как неакрональные, сегментальные органы чувств.

Шесть первичных фронтальных органов членистоногих гомологизируются с шестью первично изолированными простомиальными щупиками (антенны, тентакули и пальпы) аннелид. У всех членистоногих обнаруживаются отдельные структуры, которые могут быть гомологизированы с типичными фронтальными органами низших ракообразных или хелицеровых. В частности, х-органы ракообразных и томошвариевы органы некоторых Atelocerata, по-видимому, могут соответствовать латеральным фронтальным органам. При редукции некоторых фронтальных органов, связанной с развитием новых органов чувств (антенн, сменивших первичную локомоторную функцию на сенсорную), рудименты фронтальных органов могли приобрести нейросекреторную функцию. Во всех изученных случаях в эмбриогенезе членистоногих нервный центр акрона (pars intercerebralis) образуется из медиальных нейробластов, которые отделяются от самой передней, медиальной, чисто эктодермальной области эмбриона. Эктобласты той же самой области образуют также наружный акрон взрослых животных вместе с глазками и фронтальными органами. Надглоточный ганглий (archicerebrum) примитивных аннелид можно сравнивать с pars intercerebralis мозга членистоногих, но не с синцеребрумом в целом: последний представляет собой результат слияния акрональных зачатков pars intercerebralis (archicerebrum) и нескольких парных сегментальных ганглиев.

У некоторых Crustacea (Copepoda и, вероятно, всех Malacostraca) и у насекомых (Archaeognatha и Pterygota) часть их стоматогастрической нервной системы также имеет акрональное происхождение. В этих случаях зачатки первичных парных вентральных фронтальных органов „ганглионизируются", „погружаются" в не акрональный зачаток лабрума и здесь объединяются с наиболее дистально расположенными зачатками стоматогастрического ганглия, отшнуровывающегося от стенки стомодеума. Это подтверждается экспериментальными данными Вада (WADA 1966a). Существование nervus azygos (= nervus connectivus у насекомых = nervus ventricularis impar inferior у ракообразных) и наличие не двух, а трех непарных стоматогастрических ганглиев представляет сравнительно-морфологическое доказательство превращения вентральных фронтальных органов в стоматогастрический ганглий. Предпринята попытка создания проморфологической схемы стоматогастрической нервной системы членистоногих.

Предлагается новая номенклатура для органов ганглионарной природы с целью подчеркнуть особенности их происхождения и морфогенеза, а не только их окончательное морфологическое положение. В заключение авторы обсуждают существующие взгляды на проблему акрона членистоногих.

Literatur

VON ALTEN, H. Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jenaische Ztschr. Naturwiss. 46, 511–590; 1910.

ANDERSON, D. T. On the embryology of the Cirripede Crustaceans *Tetraclita rosea* (KRAUSS), *Tetraclita purpurascens* (WOOD), *Chthalamus antennatus* (DARWIN) and *Chamaesipho columna* (SPENGLER) and some considerations of Crustacean phylogenetic relationships. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 256, 183–235; 1969.

ANDO, H. The comparative embryology of Odonata with special reference to a relict Dragonfly *Epiophlebia superstes* SELYS. Tokyo, 1962.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

BADEN, V. Embryology of the nervous system in the grashopper *Melanoplus differentialis* (Acrididae, Orthoptera) Journ. Morph. **60**, 159–190; 1937.
BADONNEL, A. Recherches sur l'anatomie des Psoques. Bull. Biol. Fr. Belg. Suppl. **18**, 1–241; 1934.
BALDUS, K. Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirns der Larve und Imago von Libellulen. Ztschr. wiss. Zool. **121**, 557–620; 1924.
BARETH, C. Neurosécrétion cérébrale et corpora cardiaca chez *Campodea* (*C.*) *remyi* DENIS (Diploures, Campodéides). C.R. Acad. Sci. Paris **255**, 1792–1794; 1962.
BARRA, J. A. Les photorécepteurs des Collemboles. Nouvelles formations à structure "rhabdomerique" propres au genre *Tomocerus* (Insectes, Collemboles). C.R. Acad. Sci. Paris (D) **268**, 2088–2090; 1969.
BARRINGTON, E. J. W. An introduction to General and Comparative Endocrinology. Clarendon Press, Oxford; 1963.
BART, A. Sur le système neurosécréteur de *Petrobius maritimus* (LEACH). C.R. Acad. Sci. Paris **254**, 3244–3246; 1962.
– Donneés histologiques et expérimentales sur le système neurosécréteur de l'Insecte Aptérygote *Petrobius maritimus*. Gen. Comp. Endocr. **3**, 398–411; 1963.
BECKER, E. Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Ztschr. wiss. Zool. **94**, 327–399; 1910.
– Zur Frage über den Bau des Postantennalorgans bei Collembola. Zool. Journ. **12**, 130–135; 1932.
BEDINI, C. & MIROLLI, M. The fine structure of the temporal organs of a pill millipede, *Glomeris marginata* VERHOEFF. Monit. zool. ital. (N.S.) **1**, 41–63; 1967.
BEDINI, C. & TONGIORGI, P. The fine structure of the pseudoculus of Acerentomids Protura (Insecta, Apterygota). Monit. zool. ital. (N.S.) **5**, 25–38; 1971.
BEKLEMISHEV, C. V. Relationships of morphological axes and the taxonomic relations between the major groups of the Protostomia. Journ. Ob. Biol. **31**, 302–315; 1970. [In Russisch].
BEKLEMISHEV, V. N. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Наука, Москва, 1964.
BENESCH, R. Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* L. Zool. Jb. Anat. **86**, 307–458; 1969.
BERLESE, A. Monografia dei Myrientomata. Redia **6**, 1–182; 1910.
BICKLEY, W. E. On the stomodeal nervous system of Insects. Ann. Ent. Soc. Amer. **35**, 343–354; 1942.
BIERBRODT, E. Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Umwandlung mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. Zool. Jb. Anat. **68**, 49–136; 1942.
BITSCH, J. Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanura). Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 12) **5**, 501–706; 1963.
BRAUER, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Ztschr. wiss. Zool. **59**, 351–435; 1895.
BRETSCHNEIDER, F. Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jenaische Ztschr. Naturwiss. **52**, 269–360; 1914.
BRONN, H. G. Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der organischen Welt. Stuttgart, 1858.
BRONSKILL, J. F. Embryology of *Pimpla turionellae* L. (Hymenoptera, Ichneumonidae). Canad. Journ. Zool. **37**, 655–688; 1959.
BROOKES, H. M. The morphological development of the embryo of *Gryllulus commodus* WALKER (Orthoptera, Gryllidae). Trans. Roy. Soc. South. Austr. **75**, 150–159; 1952.
BROOKS, W. K. & HERRICK, F. H. The embryology and metamorphosis of the Macroura. Mem. Nat. Acad. Sci. **5**, 321–576; 1891.
BROUSSE-GAURY, P. Description d'arcées reflexes neuroendocrines partant des ocelles chez quelques Orthoptères. Bull. Biol. Fr. Belg. **105**, 83–93; 1971a.
– Influence de stimuli externes sur le comportement neuro-endocrinien des Blattes. I. Les organs sensoriels céphaliques point de départ de reflexes neuro-endocrinien. Ann. Sci Nat. Zool. (Ser. 13) **2**, 181–332; 1971b.
BRUCKMOSER, P. Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembole *Orchesella villosa* L. Zool. Jb. Anat. **82**, 299–364; 1965.
BUCKUP, L. Der Kopf von *Myrsidea cornicis* (DE GEER) (Mallophaga, Amblycera). Zool. Jb. Anat. **77**, 241–288; 1959.
BULLOCK, T. H. & HORRIDGE, G. A. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. London, 1965.
BUTSHINSKY, P. Наблюдения над эмбриональным развитием Malacostraca. Зап. Новоросс. Общ. Естествоисп. **19** (2), 5–216; 1894.
BUTT, F. H. Embryology of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera). Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Ithaka **283**, 1–43; 1949.
– The role of premandibular or intercalary segment in head segmentation of insects and other arthropods. Trans. Amer. Ent. Soc. **83**, 1–30; 1957.
– Head development in the Arthropods. Biol. Rev. **35**, 43–91; 1960.
CAESAR, C. J. Die Stirnaugen der Ameisen. Zool. Jb. Anat. **35**, 161–242; 1912.
CARLISLE, D. B. Studies on *Lysmata seticulata* RISSO (Crustacea, Decapoda). VI. Notes on the structure of the neurosecretory system of the eyestalk. Pubbl. Staz. Zool. Napoli **24**, 434–446; 1953.
CARRIÈRE, J. & BÜRGER, O. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*) im Ei. Nova Acta caes. Leop. Carol. **69**, 257–419; 1898.
CASSAGNAU, P. & JUBERTHIE, C. Structures nerveuses neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. II. Le complex cérébral chez Entomobryomorphes. Gen. Comp. Endocr. **8**, 498–502; 1967a.
– Structures nerveuses neurosécrétions et organes endocrines chez les Collemboles. (I.) Le complexe cérébral des Poduromorphes. Bull. Soc. Nat. Hist. Toulouse **103**, 178–222; 1967b.
CAZAL, P. Les glandes endocrines retro-cérébrales des Insectes (étude morphologique). Bull. Biol. Fr. Belg. Suppl. **32**, 1–227; 1948a.
– Recherches sur les glandes endocrines retro-cérébrales des Insectes II – Odonata. Arch. Zool. Exp. Gen. **85**, 55–82; 1948b.
CHAIGNEAU, J. Étude ultrastructurale de l'organe de Bellonci de *Sphaeroma serratum* (FABRICIUS), Crustacée Isopode Flabellifère. C. R. Acad. Sci. Paris (D) **268**, 3177–3179; 1969.
– L'organe de Bellonci du Crustacée Isopode *Sphaeroma serratum* (FABRICIUS). Ultrastructure et signification. Ztschr. Zellforsch. **112**, 166–187; 1971a.
– Étude préliminare de l'ultrastructure des corps en bulbe d'oignon présents dans l'organe de Bellonci de certains Crustacées. Observations faites chez *Palaemon elegans* RATHKE, Crustacée Décapode Natantia. C. R. Acad. Sci. Paris (D) **272**, 303–306; 1971b.
– Particularités ultrastructurales de l'organe de Bellonci d'*Anilocra frontalis* MILNE-EDWARDS, Crustacée Isopode Flabellifère Cymothoïde. C. R. Acad. Sci. Paris (D) **274**, 1194–1197; 1972a.
– Observation ultrastructurale de l'organe de Bellonci de la larve de *Squilla mantis* LATREILLE, Crustacée Stomatopode. C. R. Acad. Sci. Paris (D) 1697–1700; 1972b.
– Données ultrastructurales sur le complexe pore sensoriel – organe de Bellonci de *Nebalia bipes* FABRICIUS, Crustacée Leptostracée. C. R. Acad. Sci. Paris (D) **276**, 1753–1756; 1973.
CHAUDONNERET, J. La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (PACKARD) (Insecte Aptérygote Thysanoure). Ann. Sci. Nat. Zool. (Ser. 11) **12**, 145–302; 1950.
– A propos de l'origine embryonnaire du crane des insectes. II. Quelques réflexions sur la notin de metamere. Bull. Soc. Zool. France **83**, 413–422; 1958.
– Les racines dorsales du ganglion frontal chez les Insectes Thysanoures Zygentomes. C. R. Acad. Sci. Paris (D) **272**, 1876–1878; 1971.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

CLARCK, A. W.; MILLECHIA, R. & MAURO, A. The ventral Photoreceptor Cells of *Limulus*. I. The microanatomy. Journ. Gen. Physiol. **54**, 289–309; 1969.
CLAUS, C. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. W. ENGELMANN, Leipzig, 1863.
– Über die Organisation und Entwicklung von *Artemia salina* und *Apus productus*. Göttingen, 1873.
– Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien **6**, 1886.
– Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. [Zit. nach STÅHL, 1938]. 1889.
– Das Medianauge der Crustaceen. Wien, 1891.
COUTIÈRE, H. Sur les „tubercles oculaires" des Crustacées Podophthalmes. C. R. Acad. Sci. Paris **158**, 886–888; 1914.
DAGUERRE DE HUREAUX, N. Étude experimentale du role de l'organe de Bellonci et du lobe optique sur le comportement chromatique et la mue de *Sphaeroma serratum*. Incidence des ablations sur son comportement sexuel. Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc **47**, 33–115; 1967.
DAHL, E. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948–49. 7. Mystacocarida. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. (N. F.) **63** (6), 3–41; 1952.
– Frontal organs in free-living Copepods. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund. Förh. **23** (5), 32–38; 1953.
– To the question of larval segments and brain structure and their bearing upon Crustacean phylogeny. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. **24** (6), 59–67; 1954.
– On the differentiation of the topography of the crustacean head. Acta Zool. **37**, 123–192; 1956.
– Embryology of X-organs in *Crangon allmanni*. Nature **179**, 4557, 482; 1957.
– The ontogeny and comparative anatomy of some protocerebral sense organs in Notostracan Phyllopods. Quart. Journ. micr. Sci. **100**, 445–462; 1959.
– Frontal organs and Protocerebral Neurosecretory Systems in Crustacea and Insecta. Gen. Comp. Endocr. **5**, 614–617; 1965.
DAHL, E. & MECKLENBURG, C. V. The Sensory Papilla X-organ in *Boreomysis* (KRÖYER) (Crustacea, Malacostraca, Mysidacea). Ztschr. Zellforsch. **101**, 88–97; 1969.
DAHL, F. Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Arch. mikr. Anat. **24**, 1–10; 1885.
DALLAI, R. First data on the ultrastructure of the postantennal organ of Collembola. Rev. Écol. Biol. Sol. **8** (1), 11–29; 1971.
DEMOLL, R. Die Augen von *Limulus*. Zool. Jb. Anat. **38**, 443–464; 1914.
DENIS, J. R. Études sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suives de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes. Arch. Zool. Exp. Gen. **68**, 1–291; 1928.
– Sous-classe des Aptérygotes. In: Traité de Zoologie, Tome 9. P. P. GRASSÉ, S. 111–275; Paris, 1949.
DOGIEL, W. A. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ленинград, 1940.
— Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. Изв. АН СССР сер. биол. **4**, 471—485; 1947.
— Олигомеризация гомологичных органов. Ленинград, 1954.
DOHLE, W. Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (VILLERS) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. Zool. Jb. Anat. **81**, 241–310; 1964.
DUDLEY, P. L. The fine structure and development of the nauplius eye of the copepod *Doropygus seclusus* ILLG. Cellule **68** (1), 5–42; 1969.
– The Fine Structure of a Cephalic Sensory Receptor in the Copepod *Doropygus seclusus* ILLG. (Crustacea: Copepoda: Notodelphyidae). Journ. Morph. **138**, 407–431; 1972.
EASTHAM, L. E. S. The embryology of *Pieris rapae*. Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Serie B, **219**, 1–50; 1930.
EATON, J. L. Insect Photoreceptor: An Internal Ocellus is present in Sphynx Moths. Science **173**, 882–883; 1971.
ELOFSSON, R. The nauplius eye and frontal organs in Malacostraca (Crustacea). Sarsia **19**, 1–54; 1965.
– Notes on the development of the nauplius eye and frontal organs of Decapod Crustaceans. Acta Univ. Lund. (Sect. II) **27**, 1–23; 1966a.
– The nauplius eye and frontal organs of the Non-Malacostraca (Crustacea). Sarsia **25**, 1–128; 1966b.
– Brain and eyes of Zygentoma (Thysanura). Ent. scand. **1**, 1–20; 1970.
ELOFSSON, R. & LAKE, P. S. On the Cavity Receptor Organ (X-Organ or Organ of Bellonci) of *Artemia salina* (Crustacea: Anostraca). Ztschr. Zellforsch. **121**, 319–326; 1971.
– The Ultrastructure of a Chemoreceptor Organ in the Head of Copepod Crustaceans. Acta Zool. **52**, 299–315; 1971.
ESTERLY, C. O. The Light Recipient Organs of the Copepod *Eucalanus elongatus*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. **53** (1), 1–56; 1908.
FAHLANDER, K. Beiträge zur Anatomie und systematischen Einstellung der Chilopoden. Zool. Bidr. Uppsala **17**, 1–148; 1938.
FAHRENBACH, W. H. The fine structure of a nauplius eye. Ztschr. Zellforsch. **62**, 182–197; 1964.
FAROOQI, M. M. The embryology of the Mustard sawfly *Athalia proxima* KLUG. (Tenthredinidae, Hymenoptera). Indian insect types VI. Aligarh Muslim Univ. Publ. **1963**, 1–68; 1963.
FEIN, A. & DE VOE, R. D. Adaptation in the Ventral Eye of *Limulus* is Functionally Independent of the Photochemical Cycle, Membrane Potential, and Memrbane Resistance. Journ. Gen. Physiol. **61**, 273–289; 1973.
FERRIS, G. F. Some observations on the head of insects. Microent. **7**, 25–62; 1942.
FRANÇOIS, J. Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (Insecta Apterygota). Mem. mus. Nat. Hist. Natur. (A) **59**, 3–145 ; 1969.
FRIEDEL, H. Ökologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigerella immaculata* (NEWP.) Ztschr. Morph. Tiere **10**, 738–797; 1928.
FURIHATA, Y. & KOYAMA, N. Morphological observation on sense organs of head in two species of plant hoppers *Laodelphax striatellus* (FALLÉN) and *Sogatella furcifera* (HORVÁTH) (Hemiptera, Delphacidae). New Ent. **23** (1), 1–6; 1974.
GABE, M. Sur l'existence d'un cycle sécrétoire dans la glande du sinus (organe pseudofrontal) chez *Oniscus asellus* L. C. R. Acad. Sci. Paris **235**, 900–902; 1952a.
– Sur l'emplacement et les connexions des cellules neuro-sécrétrices des ganglions cérébroïdes de quelques Chilopodes. C. R. Acad. Sci. Paris **235**, 1430–1432; 1952b.
– Données histologiques sur les glandes endocrines céphaliques de quelques Thysanoures. Bull. Soc. Zool. France **78**, 177–193; 1953.
– Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. Arch. anat. micr. Paris **44**, 351–383; 1955.
GICKLHORN, J. Zur Kenntnis der Frontalorgane von *Cyclops strenuus* FISCHER. Zool. Anz. **90**, 209–215; 1930a.
– Notiz über die sogenannten Cornealinsen von *Cyclops strenuus* FISCHER. Zool. Anz. **90**, 250–258; 1930b.
GILPIN-BROWN, J. B. The development and structure of the cephalic nerves in *Nereis*. Journ. Comp. Neurol. **109**, 317–348; 1958.
GIESBRECHT, W. Crustacea. In: A. LANG: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Jena, 1913.
GRÄBER, H. Über die Gehirne der Amphipoden und Isopoden. Ztschr. Morph. Tiere **26**, 334–371; 1933.
GROBBEN, C. Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Wien, 1879.
– Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septemtrionalis* GOODSIR. Wien, 1881.
GRUBE, A. E. Bemerkungen über die Phyllopoden, nebst einer Übersicht ihrer Gattungen und Arten. Arch. Naturgesch. **19** (1), 71–172; 1853.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

VON HAFFNER, K. Über den Bau und den Zusammenhang der wichtigsten Organe des Kopfendes von *Hyalinoecia tubicola* MALMGREN (Polychaeta, Eunicidae, Onuphidinae) mit Berücksichtigung der Gattung *Eunice*. Zool. Jb. Anat. **77**, 133–192; 1959.
HALLER, B. Über den allgemeinen Bauplan des Tracheaten-Syncerebrums. Arch. mikr. Anat. **65**, 181–279; 1905.
HANDSCHIN, E. Myrientomata, Protura. Beintastler. Biol. Tiere Deutschlands **20**, 1–6; 1926.
HANSTRÖM, B. Beitrag zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Ostracoden und Copepoden. Zool. Anz. **61**, 31–38; 1924a.
– Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. Ark. Zool. **16**, 1–119; 1924b.
– Das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Limulus polyphemus*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. (N. F.) **37**, 5, 1–78; 1926a.
– Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. (Ser. 3) **4**, 1–176; 1926b.
– Neue Beobachtungen über die Augen und Sehzentren von Entomostraken, Schizopoden und Pantopoden. Zool. Anz. **70**, 236–251; 1927.
– Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. SPRINGER Verlag Berlin, 1928.
– Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. I. Ztschr. Morph. Tiere **23**, 80–236; 1931.
– Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. II. Zool. Jb. Anat. **56**, 387–520; 1933... III., **58**, 101–144; 1934.
– Fortgesetzte Untersuchungen über das Araneengehirn. Zool. Jb. Anat. **59**, 455–478; 1935.
– Die Sinusdrüse und der hormonal bedingte Farbwechsel der Crustaceen. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. (Ser. 3) **16**, 1–99; 1937.
– Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. **18** (8), 1–266; 1940.
– The brain, the sense organs, and the incretory organs of the head in the Crustacea Malacostraca. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. (N. F.) **58**, 9, 1–44; 1947.
– Neurosecretory pathways in the head of Crustaceans, Insects and Vertebrates. Nature **171**, 4341, 72–73; 1953.
HARTOG, M. Morphology of *Cyclops* and the Relations of the Copepoda. Trans. Linn. Soc. Zool. London **5** (1), 1–46;1888.
HATSCHEK, B. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Ztschr. Naturwiss. **11**, 115–148; 1877.
HAUPT, J. Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda). II. Feinstruktur der TÖMÖSVARYschen Organe von *Scutigerella immaculata* NEWPORT. Ztschr. Zellforsch. **122**, 172–189; 1971.
– Ultrastruktur des Pseudoculus von *Eosentomon* (Protura, Insecta). Ztschr. Zellforsch. **135**, 539–551; 1972.
[HAUPT, J.] Die Ultrastruktur des Pseudoculus von *Allopauropus* (Pauropoda) und die Homologie der Schläfenorgane. Ztschr. Morph. Tiere **76**, 173–191; 1973.
HAYES, W. F. Chemoreceptor Sensillum Structure in *Limulus*. Journ. Morph. **119**, 121–141; 1966.
HEIDER, K. Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena, 1889.
– Vom Nervensystem der Ctenophoren. Ztschr. Morph. Tiere **9**, 638–678; 1927.
HENNINGS, C. Das TÖMÖSVARYsche Organ der Myriapoden. Ztschr. wiss. Zool. **76**, 26–52; 1904 ... **80**, 576–641; 1906.
HENRY, L. M. The nervous system and the segmentation of the head in the Annulata. Microent. **13**, 27–48; 1948.
HENTSCHEL, E. Neurosecretion und Neurohämalorgan bei *Chirocephalus grubei* DYBOWSKI und *Artemia salina* LEACH. (Anostraca, Crustacea). Ztschr. wiss. Zool. **171**, 44–79; 1965.
HESSE, R. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren VII. Von den Arthropoden-Augen. Ztschr. wiss. Zool. **70**, 347–473; 1901.
HEYMONS, R. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. G. FISCHER Verlag Jena, 136pp.; 1895.
– Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Lepisma saccharina* L. Ztschr. wiss. Zool. **62**, 583–631; 1897.
– Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Bibl. Zoologica **33**, 1–244; 1901.
HICKMAN, V. V. The embryology of the Syncarid Crustacean *Anaspides tasmaniae*. Pap. Roy. Soc. Tasmania **1936**, 1–55; 1937.
HOLMGREN, N. Termitenstudien: 1. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. **44**, (3), 1–215; 1909.
– Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. **56** (1), 1–303; 1916.
– Zur Ontogenie der Stomodealbrücke bei den Spinnentieren. Ark. Zool. **13** (1), 1–19; 1920.
HUBSCHMAN, J. H. Development and function of neurosecretory sites in the eyestalks of larval *Palaemonetes* (Decapoda, Natantia). Biol. Bull. Woods Hole **125**, 96–113; 1963.
HUPÉ, P. Classe de Trilobites. In: Traité de Paléontologie, Tome 3. J. PIVETAU, S. 44–136; Paris, 1953.
HUXLEY, T. H. On the agamic reproduction and morphology of *Aphis* II. Trans. Linn. Soc. London **22**, 221–236; 1858.
IBRAHIM, M. M. Grundzüge der Organbildung im Embryo von *Tachycines* (Saltatoria). Zool. Jb. Anat. **76**, 541–594; 1958.
IVANOVA-KASAS, O. M. Die embryonale Entwicklung der Blattwespe *Pontania capreae* L. (Hymenoptera, Tenthredinidae). Zool. Jb. Anat. **77**, 193–228; 1959.
JACQUES, F. Existence d'un organe sensoriel dans le pédoncle oculaire des larves de Stomatopodes (Crustacés). C. R. Acad. Sci. Paris (D) **268**, 89–90; 1969a.
– Histogenèse des pédoncules oculaires des larves de Stomatopodes. Vie et Milieu, Serie A, **20**, 565–593; 1969b.
JENTSCH, S. Zur Morphologie des Gehirns und der Lichtsinnesorgane der Psocopteren. Zool. Jb. Anat. **66**, 403–436; 1940.
JOHANSSON, G. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklung des Gehirns von *Limulus polyphemus*. Acta Zool. **14**, 1–100; 1933.
JOLY, R. & DESCAMPS, M. Étude comparative du complexe endocrine céphalique chez les Myriapodes Chilopodes. Gen. Comp. Endocr. **10**, 364–375; 1968.
JUBERTHIE-JUPEAU, L. & JUBERTHIE, C. Étude ultrastructurale de l'organe neurohémal céphalique chez un Symphyle *Scutigerella silvatica* (Myriapode). C. R. Acad. Sci. Paris (D) **276**, 1577–1580; 1973.
KAESTNER, A. Zur Entwicklungsgeschichte von *Telyphonus caudatus* L. (Pedipalpi). I. Zool. Jb. Anat. **69**, 493–566; 1948–49 ... II., **70**, 169–197; 1950 ... III., **71**, 1–55; 1951.
KARUHIZE, G. R. The structure of the Postantennal Organ in *Onichiurus* sp. (Insecta: Collembola) and its Connection to the Central Nervous System. Ztschr. Zellforsch. **118**, 263–282; 1971.
KAURI, T. On the frontal filaments and nauplius eye in *Balanus*. Crustaceana 4, 131–142; 1962.
KAURI, T. & LAKE, P. S. The structure of the Organ of Bellonci of the Syncarid Crustacean, *Anaspides tasmaniae* (THOMSON). Ztschr. Zellforsch. **132**, 431–450; 1972.
KEIM, W. Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Ztschr. wiss. Zool. **113**, 485–545; 1915.
KINGSLEY, J. S. The embryology of *Limulus*. Part II. Journ. Morph. **8**, 195–268; 1893.
KISHINOUYE, K. On the development of Araneina. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **4**, 55–88; 1891.
– On the Development of *Limulus longispina*. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **5**, 53–100; 1893.
KNOWLES, F. G. W. The Structure of Neurosecretory Systems in Invertebrates. In: Comparative Endocrinology II. Acad. Press, New York–London, 1963.
KORN, H. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an *Harmothoe* KINBERG, 1857 (Polychaeta, Annelida). Organogenese und Neurosekretion. Ztschr. wiss. Zool. **161**, 346–443; 1959.
KORSCHELT, E. Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis* L. Zool. Jb. Anat. **15**, 499–532; 1912.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

KOWALEVSKI, A. & SCHULGIN, M. Zur Entwicklungsgeschichte des kaukasischen Scorpions (*Androctonus ornatus*). Mem. Soc. Nat. Nouv. Russie **11** (1), 40–55; 1886.
KÜHN, A. Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus* DE GEER. Zool Jb. Anat. **35**, 243–340; 1912.
KÜHNERT, L. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Alcippe lampas* HANCOCK. Ztschr. Morph. Tiere **29**, 45–78; 1935.
KULAKOVSKII, E. E. On the "neurohemal organ" in low-organized Crustacea. Dokl. Akad. Nauk SSSR **209**, 246–248; 1973.
LAKE, P. S. Neurosecretion in *Chirocephalus diaphanus* PREVOST. (Anostraca). I. Anatomy and cytology of the neurosecretory system. Crustaceans **16**, 273–287; 1969.
LAKE, P. S. & ONG, J. E. Observations of the Organ of Bellonci of the shrimp *Paratya tasmaniensis* RIEK. (Crustacea: Decapoda: Atydidae) with particular reference to the structure of the onion body cells. Austral. Journ. Zool. **20**, 215–234; 1972.
LAMBERT, A. E. History of the procephalic lobes of *Epeira cinerea*. A study in Arachnid embryology. Journ. Morph. **20**, 413–460; 1909.
LANG, K. Monographie der Harpacticiden I. A. B. Nord. Bokh. Stockholm, 1948.
LANKESTER, E. R. Observations and Reflections on the Appendages and the Nervous System of *Apus cancriformis*. QUART. Journ. micr. Sci. **21**, 343–376; 1881.
LANKESTER, E. R. & BOURNE, A. G., The minute structure of the lateral and the central eyes of *Scorpio* and of *Limulus*. Journ. micr. Sci. **23**, 177–212; 1883.
LARINK, O. Zur Entwicklungsgeschichte von *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta). Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch. **19** (1), 111–155; 1969.
– Die Kopfentwicklung von *Lepisma saccharina* L. (Insecta, Thysanura). Ztschr. Morph. Tiere **67**, 1–15; 1970.
LEDER, H. Über den feineren Bau des Nervensystems der Cladoceren. Zool. Anz. **43**, 279–283; 1914.
LEGENDRE, R., Données anatomiques sur le complexe neuro-endocrine rétrocérébral des Aranéides. Ann. Sci. Nat. Zool. **16** (11), 419–426; 1954.
– Localisation d'un organe olfactif non encore décrit chez les Aranéides. C. R. Acad, Sci. Paris **243**, 1237–1240; 1956a.
– Sur la genèse du pont stomodéal chez les Araignées. Bull. Soc. Zool. France **81**, 318–323; 1956b.
– Contribution a l'étude du systeme nerveux des Aranéides. Ann. Sci. Nat. Zool. **1** (12), 339–473; 1959.
DE LERMA, B. L'organo frontale mediale di *Ctenolepisma targionni*: suo valore di organo endocrino. Arch. zool. Ital. **32**, 251–269; 1947.
– Note originali e critiche sulla morfologia comparata degli organi frontali degli Arthropodi. Annuar. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli **3** (1), 1–25; 1951.
LIGNAU, N. История эмбрионального развития *Polydesmus abchasicus* ATTEMS. Зап. Новоросс. Общ. Естеств. **38**, 57–303; 1912.
LINK, E. Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Zool. Jb. Anat. **27**, 281–376; 1909.
LOCY, W. A. Observations on the Development of *Agelena naevia*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. **12** (3), 63–103; 1886.
LOWE, E. On the anatomy of a Marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). Trans. Roy. Soc. Edinburgh **52** (3), 561–603; 1936.
MALABRE, A. M. Étude anatomique du système nerveaux central et stomatogastrique de l'Insecte Orthoptère *Orphanis scutata* (Tettigoniidae). Insect. Sociaux **20** (1), 41–64; 1973.
MAZACHER, P. Die Embryogenese des Gehirns paurometaboler Insekten. Untersuchungen an *Carausius morosus* und *Periplaneta americana*. Ztschr. Morph. Tiere **62**, 103–161; 1968.
MANTON, S. M. On the embryology of the Crustacean *Nebalia bipes*. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) **223**, 163–238; 1934.
– Concerning head development in the arthropods. Biol. Rev. **35** (2), 265–282; 1960.
MARCUS, H. El organo postantennal en Apterygota, Termitas y Hormigas. Folia Univ. **3**, 44–51; 1949.
MARLIER, G. Recherches sur les organes photorécepteurs des Insectes Aptilotes. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. **72**, 204–236; 1941.
MATHUR, B. N. Stomodeal Nervous Systems of *Crocothemis servilia* (BRULLE) (Odonata). Dtsch. Ent. Ztschr. (N. F.) **19**, 1–6; 1972.
MELLANBY, H. The later embryology of *Rhodnius prolixus*. Quart. Journ. micr. Sci. London (N. S.) **79**, 1–42; 1936.
MELNIKOV, O. A. Embryogenesis of *Anacanthotermes ahngerianus* JACOBS (Isoptera, Hodotermitidae); larval segmentation and nature of labrum. Zool. Zhurn. **49**, 837–854; 1970. [In Russisch].
– Primary Heteronomy of body in *Articulata*. Zhurn. Ob. Biol. **32**, 597–612; 1971. [In Russisch].
MELNIKOV, O. A. & BELJAEVA, N. V. Über die Entwicklung der Pars intercerebralis, des Frontalganglions und einiger anderer cephaler Nervengebilde von *Anacanthotermes ahngerianus* JACOBS. (Insecta, Isoptera.) [In Vorbereitung].
MELNIKOV, O. A. & RASNITSYN, A. P. Zur Metamerie des Arthropodenkopfes II. Präantennalsegment, Mund, Vorderdarm und einige Bemerkungen über die hinteren Kopfsegmente. [In Vorbereitung].
MENON, M. Neurosecretory System of *Streptocephalus* sp. (Anostraca, Branchiopoda). Mem. Soc. Endocr. **12**, 411–416; 1962.
MILLER, A. Embryonic membranes, yolk cells, and morphogenesis of stonefly *Pteronarcys proteus* NEWMAN. Ann. Ent, Soc. Amer. **33**, 437–477; 1940.
MINICHEV, Y. S. & STAROBOGATOV, Y. I. The problem of torsion process and promorphological rearrangement in larvae of trochophore animals. Zool. Zhurn. **51**, 1437–1449; 1972.
MINICHEV, Y. S. & BUBKO, O. V. Some patterns of the evolution of the nervous system of trochophore animals. Zool. Zhurn. **52**, 637–648; 1973. [In Russisch].
MIYAKAWA, K. The Embryology of the Caddisfly *Stenopsyche griseipennis* MACLACHLAN (Trichoptera, Stenopsychidae) III. Organogenesis: Ectodermal Derivatives. Kontyů **42**, 305–324; 1974.
MONTGOMERY, T. The development of *Theridium*, an Aranead, up to stage of reversion. Journ. Morph. **20**, 297–352; 1909.
NABERT, A. Die Corpora allata der Insekten. Ztschr. wiss. Zool. **104**, 181–358; 1913.
NAIR, K. B. The reproduction, oogenesis and development of *Mesopodopsis orientalis* TATT. Proc. Ind. Acad. Sci. (B) **9**, 175–223; 1939.
– On the embryology of *Squilla*. Proc. Ind. Acad. Sci. (B) **14**, 543–570; 1941.
NELSON, J. A. The embryology of the Honey-Bee. Princeton and London, 1–282; 1915.
NĚMEC, B. Studie o Isopodech I. Vestn. Kral. Ceske Společn. Nauk. Tr. math.-přírodov. **45**, 1–46; 1895.
NOWIKOFF, M. Über die Augen und über die Frontalorgane der Branchiopoden. Ztschr. wiss. Zool. **79**, 432–464; 1905.
– Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. Ztschr. wiss. Zool. **81**, 691–698; 1906.
NUSBAUM, J. К эмбриологии *Mysis chameleo*. Зап. Новоросс. Общ. естест. **12**, 1, 149—236; 1887.
OELZE, A. Beiträge zur Anatomie von *Diastylis rathkei* KR. (Blutgefäß- und Respirationssystem, Nervensystem, Drüsen). Zool. Jb. Anat. **54**, 235–294; 1931.
OKADA, M. Embryonic development of the Rice Stem-Borer, *Chilo suppressalis*. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daig. (B) **9**, 143, 243–296; 1960.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ORLAMÜNDER, J. Zur Entwicklung und Formbildung des *Birgus latro* L. mit besonderer Berücksichtigung des X-Organs. Ztschr. wiss. Zool. **155**, 280–316; 1942.
ORLOV, J. Die Innervation des Darmes des Flußkrebses. Ztschr. mikr. Anat. Forsch. **4**, 101–148; 1925.
PACKARD, A. S. The anatomy, histology and embryology of *Limulus polyphemus*. In: Anniversary Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 1830–1880; 1880.
– A Textbook of Entomology. Macmillan Co., New-York, 729 pp; 1898.
PACLT, J. Biologie der primär flügellosen Insekten. G. FISCHER Verlag, Jena, 258 pp.; 1956.
PALM, N. B. Neurosecretory cells and associated structures in *Lithobius forficatus* L. Ark. Zool. **9** (4), 115–129; 1956.
PANOV, A. A. Organization of the cephalic nervous system in insects. In: N. A. CHOLODKOVSKY ... **25**, 16–38. Nauka, Moskau 1972.
PAPPENHEIM, P. Entwicklungsgeschichte von *Dolomedes fimbriatus* CLERCK. Ztschr. wiss. Zool. **74**, 109–154; 1903.
PATERSON, N. F. Observations on the Embryology of *Corynodes pusis* (Coleoptera, Chrysomelidae). Quart. Journ. micr. Sci. **78**, 91–131; 1935.
PATTEN, W. Studies on the Eyes of Arthropods. I. Development of the Eyes of *Vespa* with observation on the Ocelli of some Insects. Journ. Morph. **1**, 193–226; 1887.
– Studies on the Eyes of Arthropods. II. Eyes of *Acilius*. Journ. Morph. **2**, 97–190; 1888.
– On the Origin of Vertebrates from Arachnids. Quart. Journ. micr. Sci. **21**, 317–378; 1890.
– On the morphology and physiology of the brain and sense organs of *Limulus*. Quart. Journ. micr. Sci. **35**, 1–96; 1892.
PATTEN, W. & REDENBAUGH, W. A. Studies on *Limulus* II. The nervous system of *Limulus polyphemus*, with observation upon the general anatomy. Journ. Morph. **16**, 91–200; 1899.
PAULUS, H. F. Die Feinstruktur der Stirnaugen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Insekten. Ztschr. Zool. Syst. Evolut. Forsch. **10**, 81–122; 1972.
PAVLOVA, M. К строению кровеносной и симпатической нервной систем насекомых, преимущественно прямокрылых. Раб. Лабор. Зоол. Каб. Имп. Варшав. Унив. 1895 г., 1—96; 1895.
PEDASCHENKO, D. D. Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis* L. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersbourg, Sect. Zool. Physiol., **26** (4), 1–307; 1896. [In Russisch].
PELSENEER, P. Observation on the Nervous System of *Apus*. Quart. Journ. micr. Sci. **25**, 433–442; 1885.
PENNAK, R. W. & ZINN, D. J. Mystacocarida, a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut. Smiths. Misc. Coll. **103** (9), 1–11; 1943.
PETRICONI, V. Zur Bildung des präantennalen Mesoderms bei *Neomysis integer* in Hinblick auf die Kopfsegmentierung. Zool. Jb. Anat. **85**, 579–596; 1968.
PFLUGFELDER, O. Über den feineren Bau der Schläfenorgane der Myriapoden. Ztschr. wiss. Zool. **143**, 127–155; 1933.
– Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. Zoologica **34** (93), 1–102; 1936.
PHILIPTSHENKO, J. Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten III. Die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea* NIC. Ztschr. wiss. Zool. **103**, 519–660; 1912.
PIPA, R. L., NISHIOKA, R. S. & BERN, H. A. Thysanuran median frontal organ: its structural resemblance to photo receptors. Science **145**, 3634, 829–831; 1964.
POLICE, G. Sul sistema nervoso viscerale dei Crostacei decapodi. Mitt. zool. Stat. Neapel **19**, 1, 69–116; 1908.
PRABHU, V. K. K. The structure of the cerebral glands and connective bodies of *Jonospeltis splendidus* VERHOEFF (Myriapoda, Diplopoda). Ztschr. Zellforsch. **54**, 717–733; 1961.
– Neurosecretory System of *Jonospeltis splendidus* VERHOEFF (Myriapoda, Diplopoda). Mem. Soc. Endocr. **12**, 417–420; 1962.
PRELL, H. Das Chitinskelett von Eosentomon, ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Zool. Stuttg. **25** (4), 1–58; 1913.
PRESSER, B. D. & RUTSCHKY, C. W. The embryonic development of the corn earworm, *Heliothis zea* (BODDIC) (Lepidoptera, Phalaenidae). Ann. Ent. Soc. Amer. **50**, 133–164; 1957.
PROSS, A. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Araneae (*Pardosa hortensis* THORELL) unter besonderer Berücksichtigung des vorderen Prosomaabschnittes. Ztschr. Morph. Tiere **58**, 38–108; 1966.
PUCHKOVA, L. V. Larval and postlarval segments of insect head. Vestn. Zool. 4, 52–58; 1972. [In Russisch].
PYLE, R. W. The histogenesis and cyclic phenomena of the sinus gland and X-organ in Crustacea. Biol. Bull. Mar. Lab. **85**, 87–102; 1943.
RASMUSSEN, S. Die Feinstruktur des Mittelauges und des ventralen Frontalorgans von *Artemia salina* L. (Crustacea, Anostraca). Ztschr. Zellforsch. **117**, 576–596; 1971.
REDIKORZEV, W. Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Ztschr. wiss. Zool. **68**, 581–624; 1900.
REICHENBACH, H. Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flußkrebses. Ztschr. wiss. Zool **29**, 123–196; 1877.
– Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebses. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **14**, 1–137; 1886.
REMANE, A. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Mainz **1949**, 16–25; 1949.
– Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952.
– Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäßen, Nerven) und Hohlräumen. Zool. Anz. **170**, 481–489; 1962.
REMPEL, J. G. The embryology of the black widow spider, *Latrodectus mactans*. Canad. Journ. Zool. **35**, 35–74; 1957.
REMPEL, J. G. & CHURCH, N. S. The embryology of *Lytta viridina* LE CONTE (Coleoptera, Meloidae). Canad. Journ. Zool. **47**, 1157–1171; 1969. l.c. **49**, 1563–1581; 1971.
RICHARD, J. Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce. Ann. Sci. Nat. Zool., Ser. 7, **12**, 113–270; 1891.
ROHRSCHNEIDER, I. Beiträge zur Entwicklung des Vorderkopfes und der Mundregion von *Periplaneta americana*. Zool. Jb. Anat. **85**, 537–578; 1968.
ROONWAL, M. L. Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* REICHE and FRM. II. Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) **227**, 175–244; 1937.
SAHLI, F. & PETIT, J. Observations sur l'ultrastructure des corps paraoesophagiens des Diplopodes Iulides. C.R. Acad. Sci. Paris (D) **276**, 2019–2022; 1973.
SCHEFFEL, H. Untersuchungen zur Neurosekretion bei *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Zool. Jb. An t. **79**, 529–556; 1961.
SCHIMKEWITSCH, L. & W. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. Bull. Acad. imp. sci. St. Petersbourg **1911**, 537–790; 1911.
SCHMIDT, P. Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. Ztschr. wiss. Zool. **59**, 436–510; 1895.
SCHOLL, G. Embryologische Untersuchungen an Tanaidaceen (*Heterotanais oerstedi* KRÖYER). Zool. Jb. Anat. **80**, 500–554; 1963.
– Die Kopfentwicklung von *Carausius* (= *Dixippus*) *morosus*. Zool. Anz. Suppl. **28**, 580–596; 1964.
SEIFERT, G. Das stomatogastrische Nervensystem der Diplopoden. Zool. Jb. Anat. **83**, 448–482; 1966.
– Das stomatogastrische Nervensystem der Chilopoden. Zool. Jb. Anat. **84**, 167–190; 1967.
– Ein bisher unbekanntes Neurohämalorgan von *Craspedosoma rawlinsii* LEACH (Diplopoda, Penicillata). Ztschr. Morph. Tiere **70**, 128–140; 1971.
SEIFERT, G. & EL-HIFNAWI, E. Die Ultrastruktur des Neurohämalorgans am Nervus protocerebralis von *Polyxenus lagurus* L. (Diplopoda, Penicillata). Ztschr. Morph. Tiere **71**, 116–127; 1972a.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

— Die Ultrastruktur des GABEschen Organs von *Schizophyllum sabulosum* L. (Diplopoda, Iuliformia). Ztschr. Zellforsch. **132**, 273–285; 1972b.
— Eine bisher unbekannte Drüse von *Polyxenus lagurus* L. (Diplopoda, Penicillata). Experientia **28**, 74–75; 1972c.
SEILER, W. Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jb. Anat. **22**, 1–40; 1906.
SHAROV, A. G. Развитие щелиноxвосток (Thysanura, Apterygota) в связи спроблемой филогении насекомых. Тр. ИМЖ **8**, 63—127; 1953.
— Basic Arthropodan Stock with special Reference to Insects. Pergamon Press, 1966.
SHIINO, S. M. Studies on the Embryonic Development of *Panulirus japonicus* (VON SIEBOLD). Journ. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie **1**, 1, 1–168; 1950.
SIEWING, R. Morphologische Untersuchungen an Tanaidaceen und Lophogastriden. Ztschr. wiss. Zool. **157**, 333–426; 1953.
— Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz. **171**, 429–468; 1963.
SINGH, S. Morphology of the head of Homoptera. Research Bull. (N.S.) Panjab Univ. **22**, 261–316; 1971.
SMRECZYŃSKI, S. Embryologische Untersuchungen über die Zusammensetzung des Kopfes von *Silpha obscura* L. (Coleoptera). Zool. Jb. Anat. **55**, 233–314; 1932.
SNODGRASS, R. E. Evolution of the Annelida, Onychorphora and Arthropoda. Smiths. Misc. Coll. **97** (6), 1–159; 1938.
— Facts and theories concerning the insect head. Smiths. Misc. Coll. **142**, 4, 1–61; 1960.
SPENCER, K. W. Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane. Ztschr. wiss. Zool. **71**, 508–524; 1902.
STÅHL, F. Über das Vorkommen und inkretorischen Organe und Farbwechselhormonen im Kopf einiger Crustaceen. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl. (N.F.) **49**, 12, 1–20; 1938.
STEUER, A. Über das sogenannte Leuchtorgan des Tiefsee-Copepoden *Cephalophana* G.O. Arb. zool. Inst. Innsbruck **3** (1), 9–16; 1928.
STÖRMER, L., PETRUNKEVITCH, A. & HEDGPETH, J. W. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part P. Arthropoda 2. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press., 1955.
STRIEBEL, H. Zur Embryonalentwicklung der Termiten. Acta Trop. **17**, 421–473; 1960.
STRINDBERG, H. Embryologische Studien an Insekten. Ztschr. wiss. Zool. **106**, 1–227; 1913.
— Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte von *Sialis lutaria* L. Zool. Anz. **46**, 167–185; 1916.
STRÖMBERG, J.-O. On the embryology of the Isopod *Idothea*. Ark. Zool. **17**, 421–473; 1965.
— Segmentation and organogenesis in *Limnoria lignorum* (RATHKE) (Isopoda). Ark. Zool. **20** (5), 91–139; 1968.
SVESHNIKOV, V. A. Morphological axes in ontogenesis of Annelida. On the significance of promorphological criterium in comparative anatomy. Zhurn. Ob. Biol. **33**, 157–165; 1972. [In Russisch].
TAMPI, P. R. S. On the eyes of Polychaetes. Proc. Ind. Acad. Sci. (B) **29**, 130–142; 1949.
TERAO, A. On the Embryonic Development of the Spiny Lobster, *Panulirus japonicus* (v. SIEBOLD). Jap. Journ. Zool. **2**, 387–449; 1929.
THOMPSON, C. B. The Brain and the Frontal Gland of the castes of the "White Ant". Journ. Comp. Neurol. **26**, 553–603; 1916.
TICHY, H. Das TÖMÖSVARYsche Sinnesorgan des Hundertfüßers *Lithobius forficatus* – ein Hygrorezeptor. Naturwiss. **59** (7), 315; 1972.
— Untersuchungen über die Feinstruktur des TÖMÖSVARYschen Sinnesorgans von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda) und zur Frage seiner Funktion. Zool. Jb. Anat. **91**, 93–139; 1973a.
— Bau und Funktion des TÖMÖSVARYschen Sinnesorgans von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Verh. Dtsch. Zool. Ges. **66**, 53–56; 1973b.
TIEGS, O. W. The embryology and affinities of the Symphyla based on a study of *Hanseniella agilis*. Quart. Journ. micr. Sci. **82**, 1–225; 1940.
— The development and affinities of the Pauropoda based on a study of *Pauropus silvaticus*. Quart.Journ. micr. Sci. **88**, 165–267; 1947.
TIEGS, O. W. & MURRAY, F. V. The embryonic development of *Calandra oryzae*. Quart. Journ. micr. Sci. **80**, 159–284; 1937.
TIKHOMIROFF, A. История развития тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) в яйце. Изв. Имп. О-ва Люб. Естеств. Антроп. Этногр. **32** (4), 1—80; 1882.
TILLYARD, R. J. The biology of Dragonflies (Odonata). Cambridge Univ. Press, 1917.
TULLBERG, T. Sveriges Podurider. Kungl. Sven. Vetens. Akad. Handl. (Ser. 10) **10**, 1–70; 1872.
TURQUIN, M. J. Le dévéloppement du système nerveaux de *Niphargus virei* (Crustacée, Amphipode, Hypogée). Bull. Soc. Zool. Fr. **94**, 649–656; 1967.
ULLMANN, S. L. The origin and structures of the mesoderm and the formation of the coelomic sacs in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) **248**, 245–277; 1964.
— The development of the nervous system and other ectodermal derivatives in *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) **252**, 1–25; 1967.
VADEHRA, N. P. Stomodeal nervous system of *Hieroglyphus nigrorepletus* (Orthoptera). Dtsch. Ent. Ztschr. **19**, 369–374; 1972.
VIALLANES, M. H. Sur quelques points de l'histoire de dévéloppement embryonnaire de la Mante religieuse (*Mantis religiosa*). Ann. Sci. Nat. Zool. **11** (7), 283–328; 1891.
WADA, S. Analyse der Kopf-Hals-Region von *Tachycines* (Saltatoria) in morphogenetische Einheiten. II. Mitteilung: Experimentell-teratologische Befunde am Kopfskelett mit Berücksichtigung des zentralen Nervensystems. Zool.Jb. Anat. **83**, 235–326; 1966a.
— Topographie der Anlagenkomplexe der Cephalregion von *Tachycines* (Saltatoria) beim Keimstreif. Naturwiss. **53**, 44; 1966b.
WAGNER, J. Einige Beobachtungen über die embryonale Entwicklung von *Neomysis vulgaris* var. *baltica* CZERN. Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersburg, Sect. Zool. Physiol., **26** (1), 1–176; 1896. [In Russisch].
WALKER, R. The central nervous system of *Oniscus* (Isopoda). Journ. Comp. Neurol. **62**, 197–238; 1935.
WATSON, J. A. L. The cephalic endocrine system in the Thysanura. Journ. Morph. **113**, 359–373; 1963.
WENKE, W. Die Augen von *Apus productus*. Ztschr. wiss. Zool. **91**, 236–265; 1908.
WEYGOLDT, P. Die Embryonalentwicklung des Amphipoden *Gammarus pulex pulex*. Zool. Jb. Anat. **77**,51–110; 1958.
— Embryologische Untersuchungen an Ostracoden: Die Entwicklung von *Cyprideis litoralis* (G. S. BRADY) (Ostracoda, Podocopa, Cytheridae). Zool. Jb. Anat. **78**, 369–426; 1960.
— Beitrag zur Kenntnis der Ontogenie der Decapoden: Embryologische Untersuchungen am *Palaemonetes varians*
— (LEACH). Zool. Jb. Anat. **79**, 223–270; 1961.
Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Pseudoscorpionen I (Chelonethi). Ztschr. Morph. Tiere **54**, 1–106; 1964.1.c. III., **55**, 321–382; 1965.
WHEELER, W. The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. Morph. **3**, 291–386; 1889.
— A contribution to insect embryology. Journ. Morph. **8**, 1–160; 1893.
WIESMANN, R. In: LEUZINGER, H., WIESMANN, R. & LEHMAN, F. E. Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus* BR. G. FISCHER Verlag, Jena, 1926.
WILLEY, R. B. The morphology of the stomodeal nervous system in *Periplaneta americana* L. and other Blattaria. Journ. Morph. **108**, 219–261; 1961.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

WOODLAND, J. T. A contribution to our knowledge of lepismatid development. Journ. Morph. **101**, 523–577; 1957.
WUNDT, H. Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuroptera, Planipennia). Zool. Jb. Anat. **79**, 557–662; 1961.
WYGODZINSKY, P. On a Surviving Representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). Ann. Ent. Soc. Amer. **54**, 5, 621 bis 627; 1961.
YASHIKA, K. Studies on the Neurosecretory System in Apterygota I. Histological Observation on the Corpus allatum and Neurosecretory Cells in *Ctenolepisma*. Mem. Coll. Sci. Kyoto **27** (1), 1–7; 1960.
– Median ocellus of silverfish. Hassei seibutsugaku **23**, 73; 1970a.
– The fine structure of median ocellus of silverfish, *Ctenolepisma villosa*. Jap. J. Devel. Biol. **24**, 18–19; 1970b.
YOSHIKURA, M. Embryological studies on the liphistid spider *Heptathela kimurai* KISH. Kumamoto Journ. Sci. (B) **2**, 1–86; 1955.
YOUNG, J. H. Embryology of the mouthparts of Anoplura. Microent. **18**, 85–133; 1953.
ZÁVADSKÝ, K. Die Frontalorgane der Amphipoden. Zool. Anz. **45**, 65–73; 1915.
ZAVŘEL, J. Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von *Vespa*. Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges, Wiss. (Jg. 1902) **13**, 1–36; 1902.
VON ZOGRAF, N. Материалы к познанию генеалогии членистоногих. Изв. Имп. Общ. Любит. Ечтеств. Антроп. Этиогр. **98** (2), 1–6; 1901.
– Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin, 1904.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.34.1.3-90

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Melnikov O.A., Rasnitsyn Aleksander P.

Artikel/Article: Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: Das Acron. 3-90