download unter www.biologiezentrum.at

(Zoologisches Institut der Universität Wien).

Morphologische und funktionelle Analyse der Mundteile und des Pharynx der Larve von Anopheles maculipennis Meig.

Von

F. Schremmer.

Mit 14 Textabbildungen.

1. Einleitung und Problemstellung.

Die bisherigen Untersuchungen über die Mundteile der Culicidenlarven waren entweder morphologische Einzelbeschreibungen oder standen im Zusammenhang mit vergleichend-anatomischen Fragestellungen. Meist handelte es sich dabei um eine reine Chitinmorphologie des Kopfes und der Mundteile.

Eine funktionelle Deutung des Baues der Mundteile wurde bisher nur bei solchen Formen versucht, wo sich die Funktion in einer mophologisch auffälligen Ausgestaltung, z. B. der Mandibeln als Fanghaken oder Kauapparat, klar ausprägte.

Durch die Untersuchungen *Storchs* über den Nahrungserwerb bei niederen Krebsen sind wir mit feinsten Mechanismen der Nahrungsaufnahme vertraut geworden, die sich durch rhythmische Tätigkeit und gesetzmäßiges Zusammenspiel, meist von Kopf- und Körperextremitäten, auszeichnen. Es lag nun der Gedanke nahe, ob nicht auch die rhythmisch tätigen Mundteile der Larve von Anopheles einen ähnlich als Filterapparat wirksamen Mechanismus darstellen. Die Anregung zu vorliegender Untersuchung gab mir Prof. *Storch* selbst, der mir auch die Möglichkeit gab, die Arbeit durchzuführen und ihr Fortschreiten mit Interesse und Ratschlägen verfolgte. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. *Storch* dafür, daß er mir seinen Mikrozeitlupenfilm einer fressenden Anopheleslarve zur Verfügung stellte, welcher wesentlich dazu beitrug, die Mechanik der Mundteilebewegung verstehen zu lernen.

download unter www.biologiezentrum.at

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der morphologisch-funktionellen Analyse der Mundteile der Larve von Anopheles maculipennis Meig. mit dem Ziel, einen Einblick in die Mundteilemechanik und die Art des Nahrungserwerbs dieser Tiere zu gewinnen. Die vergleichend-funktionelle Betrachtung der Larvenmundteile bei den verwandten Gattungen Culex, Dixa, Corethra und anderen, die der Untersuchung z. T. parallel gingen, soll in einer späteren Arbeit behandelt werden. Es soll hier nur vorausgeschickt werden, daß sich auf Grund der gewonnenen Einblicke auch eine Anzahl anderer eucephaler Dipterenlarven im Bau ihrer Mundteile funktionell „erklären" lassen und daß dabei Struktureigentümlichkeiten, die im Detail bereits beschrieben und systematisch verwertet wurden, neue Bedeutung erlangen, gleichsam aus ihrer toten Form heraustreten und neue, lebendige Gestalt gewinnen.

Im Zusammenhang mit vergleichend-anatomischen Untersuchungen über die Mundteile der Dipterenlarven wurden auch die Mundteile der Larve von Anopheles wiederholt beschrieben. Eingehendere morphologische Angaben über die Mundteile der Culexlarven und die sehr ähnlich gebauten Mundteile von Anopheles liegen vor von: *Raschke* 1887, *Shipley* und *Nuttal* 1901, *Thomson* 1905, *Wesenberg-Lund* 1920/21. Die genaueste Beschreibung, allerdings Culex beteffend, bringt, soweit ich die Literatur überblicke, *Thomson,* welcher Anopheles nur anhangsweise behandelt, weil sie mit Culex morphologisch weitgehend übereinstimmt.

2. Material und Methode.

Die Anopheleslarven waren in der näheren und weiteren Umgebung von Wien und im Stadtgebiet selbst nicht schwer zu beschaffen. Die Biologie dieser Tiere ist aus der einschlägigen Literatur so gut bekannt, daß *Wesenberg-Lund* in seinem Werk: Biologie der Süßwasserinsekten, 1943, S. 450 ausführen konnte: „Die Larven der Anophelinen sind sicher die Süßwasserorganismen, deren Bau und Lebensweise wir am gründlichsten kennen."

So wie *O. Storch* erst an Hand von Schnittserien eine ins feinste Detail gehende morphologische und funktionelle Analyse durchführen konnte, so wurden auch bei dieser Arbeit Schnitte nach der kombinierten Paraffin-Celloidin-Methode hergestellt, deren Vorteile *O. Storch* 1924, S. 133 kurz aufzeigt. Neben Schnittpräparaten verschiedener Dicke (15 μ bis 100 μ) dienten mir zur

download unter www.biologiezentrum.at

Untersuchung wiederholte Sektionen von Larvenköpfen unter dem Binokular, sowie in Diaphanol aufgehellte Totalpräparate und Larvenexuvien. Die Untersuchungen am toten Material wurden immer wieder durch Beobachtung lebender Tiere ergänzt. Weiters war es mir durch das Entgegenkommen Prof. *Storchs* möglich, die Bewegung der Pinselorgane durch Studium eines Mikro-Zeitlupenfilms, welcher eine Anopheleslarve bei Betrieb ihrer Mundteile, im besonderen der Pinselorgane zeigt, genauer zu beobachten. Erst die wiederholte und abwechselnde Betrachtung von Präparat und lebendem Objekt ermöglichte einen tieferen Einblick in das komplizierte Getriebe der Mundteile. Form und Funktion der Teile werden uns nur wechselseitig verständlich.

Jeder, der Anopheleslarven während der Nahrungsaufnahme unter dem Binokular beobachtet, ist beeindruckt von der raschen Tätigkeit der Mundteile und vor allem von der maschinenmäßigen Präzision und Komplikation ihrer Bewegung.

Es scheint zunächst aussichtslos, diesen Mechanismus im einzelnen zu verstehen, bzw. in seine Teilleistungen auflösen zu können. Das starre, unbewegte Bild sowohl des Ganzen wie seiner einzelnen Teile macht zunächst ein Verstehen der Funktion nicht möglich. Es gelingt nur Schritt für Schritt und erst im Laufe der genauen anatomischen Analyse, verbunden mit der Beobachtung des lebenden und tätigen Organismus, einen Einblick in das komplizierte Getriebe der Mundgliedmaßen zu erhalten. Hat man den richtigen Ansatzpunkt zum Verständnis der Funktion der einzelnen Teile und ihrer Strukturen, so ist der rote Faden gefunden, an Hand dessen sich alle Teilfunktionen zu einem geschlossenen Funktionsbild vereinigen lassen. Am Ende der Untersuchung fügt sich alles eindeutig zusammen. Daß die funktionelle Analyse nicht unmittelbar gelingt, liegt zumeist daran, daß man eine Einzelheit oder Struktur zunächst als unbedeutend wertete, oder an einer falschen Vorstellung über die Funktion haften blieb, sodaß der Weg zum richtigen Verständnis erschwert war.

3. Körperlage und Kopfhaltung der Anopheleslarve.

Um den Bau und die Tätigkeit der Mundteile in der späteren Beschreibung verstehen zu können, sind einige Bemerkungen über die Lebensweise der Anopheleslarve und ihren Nahrungserwerb notwendig. Die Larven von Anopheles sind typische Oberflächen-

download unter www.biologiezentrum.at

tiere und gegenüber den anderen Stechmückenlarven dadurch gekennzeichnet, daß sie in ihrer ganzen Körperlänge mit ihrer Dorsalseite am Oberflächenhäutchen des Wassers haften. Sie besitzen daher auch keinen Atemsipho wie die Culexlarven, welche schräg oder fast senkrecht von der Oberfläche ins Wasser hineinhängen, sondern eine flache Respirationsschale. Das Haften an der Oberfläche wird einerseits durch die unbenetzbare Respirationsschale, anderseits durch besonders gestaltete Haare (sog. palmate Haare), je zwei an den Hinterleibssegmenten 3 bis 7 und durch ein Paar gabeliger Organe am Prothorax ermöglicht. Bei entsprechender Beleuchtung kann man durch die Reflexlichter an der Wasseroberfläche die Aufhängepunkte erkennen, denn dort, wo der Larvenkörper das Oberflächenhäutchen berührt, erscheint dasselbe eingebuchtet. Während der Nahrungsaufnahme berühren auch die Spitzen der Antennen und Maxillarpalpen und die Ränder der Mundteile das Oberflächenhäutchen.

Man faßt die Gesamtheit der Bewohner des Oberflächenhäutchens unter dem Begriff des Neuston zusammen. Neben zahlreichen tierischen und pflanzlichen Bewohnern, die sich in ihm nur vorübergehend oder gelegentlich aufhalten, gibt es eine Anzahl von Organismen, die sich auf das Leben in dieser Grenzschicht zwischen Wasser und Luft spezialisiert haben. Zur genaueren und wesentlichen Charakteristik der Neustonorganismen unterscheidet man noch zwischen epineustonischen und hyponeustonischen Formen (*Geitler* 1943). Während z. B. die einzellige Alge Chromulina Rosanoffi eine epineustonische Form ist, die mittels eines Gallertstieles am Oberflächenhäutchen aufsitzt, sodaß ihr Zelleib in den Luftraum ragt, ist die uns hier im besonderen interessierende Anopheleslarve eine hyponeustonische Form, die an der Unterseite des Oberflächenhäutchens haftet, deren Körper also von Wasser umgeben ist.

Daß das Oberflächenhäutchen vieler Gewässer einen besonderen Nahrungsbereich darstellt, in welchem sowohl zahlreiche Bakterien (Kahmhaut) als auch tierische und pflanzliche Einzeller leben, ist bekannt. Hier sei nur daran erinnert, daß nicht nur Anopheleslarven, sondern auch andere Arthropoden auf den Nahrungserwerb in dieser Wasserschicht spezialisiert sind. Als hyponeustonische Formen finden wir: unter den Ostracoden Notodromas monacha, unter den Cladoceren Scapholeberis mucronata, dann die

download unter www.biologiezentrum.at

Larven der Hydrophilidengattung Sperchaeus, die Larven mancher Helodiden sowie die Dipterenlarven der Gattung Dixa, die allerdings schon einen Sonderfall darstellen, da sie, auf einer festen Unterlage ruhend, das Oberflächenhäutchen weit ausbuchten.

Besonders charakteristisch ist für Anopheles die Kopfhaltung während der Nahrungsaufnahme. Der Kopf ist um die Körperlängsachse im weichhäutigen Halsteil in beiden Richtungen um 180 Grad drehbar. Der Kopf wird in der Ruhe meist in seiner anatomisch normalen Lage gehalten, das heißt, die die Mundteile tragende Ventralseite zeigt dabei wie die Körperventralseite nach unten (Normallage). Geht das Tier aber zur Nahrungsaufnahme über, so dreht es den Kopf ruckartig um 180 Grad nach links oder rechts herum, sodaß die Mundteile das Oberflächenhäutchen von unten her berühren, worauf sofort das rasche Spiel derselben einsetzt (Betriebslage). Die Rückdrehung des Kopfes in die Normallage erfolgt immer im entgegengesetzten Sinn wie die vorausgehende Drehung. Dreht das Tier den Kopf aus der Betriebslage in die Normallage zurück und anschließend im gleichen Drehsinn wieder in die Betriebslage, so macht der Kopf im ganzen eine Drehung um 360 Grad. Durch eine Kopfdrehung um 180 Grad kommen die Mundteile direkt mit dem Oberflächenhäutchen in Berührung. Der rasche, rhythmische Schlag der Pinselorgane erzeugt einen gerichteten, von vorne zur Mundöffnung ziehenden, oberflächlichen Wasserstrom. Er ist an den Strömunglinien und den im Oberflächenhäutchen mitgeführten Teilchen leicht zu erkennen und reicht etwa körperlang über das Tier nach vorne.

Das von den Nahrungsteilchen befreite Wasser strömt größtenteils unter den Antennen in die Tiefe, zum Teil auch oberflächlich seitlich der Pinselorgane horizontal ab.

4. Die Nahrung der Larve.

Die Anopheleslarven treffen keine Nahrungsauswahl, sondern fischen alle faßbaren Teilchen aus dem herangeführten Wasserstrom heraus, gleichgültig, ob verdaulich oder unverdaulich. Eine Nahrungsauswahl, wie sie *Wesenberg-Lund* für die Larven der Culcidengattung Taeniorhynchus festgestellt hat, bei welchen das unbrauchbare Material in Form von kleinen Kügelchen zwischen den Maxillen wieder ausgestoßen wird, konnte ich bei Anopheles

download unter www.biologiezentrum.at

nicht beobachten. Eine Auswahl findet nur nach der Größe statt, und zwar derart, daß größere Nahrungs- oder Detritusbrocken, die nicht mehr zwischen die Mandibeln hineingezogen werden können, durch eine rasche ruckartige Kopfdrehung nach der Seite oder in die Tiefe geschleudert werden. Die Tiere gewinnen aber nicht nur kleinste Nahrungsteilchen aus dem Wasser, sondern können auch lange Algenfäden fressen, die langsam zwischen die Mundteile hineingezogen werden. Sie werden von den Mandibeln zerstückelt und passieren den Darm mehr oder minder unverändert. Der in Form von kleinen Kügelchen abgegebene Darminhalt besteht dann aus wenigzelligen Stücken von Algenfäden.

An Schnittpräparaten konnte ich feststellen, daß die Larven neben zahlreichen Diatomeen und anorganischem Material auch Leichen ihrer Artgenossen verzehren. Dabei war es allerdings nicht zu entscheiden, ob es sich nicht nur um Exuvien handelte. Diese anscheinend karnivore Lebensweise wird auch in der Literatur mehrmals angeführt, z. B. bei *Nuttal* and *Shipley* (1901).

Um das Spiel der Mundteile besser beobachten zu können, vor allem, um eine Verlangsamung ihrer Tätigkeit zu erzielen, versuchte ich, die Tiere mit schleimigem Schneckenfleisch zu füttern. Das Fleisch einer Wasserschnecke sagte ihnen sofort zu, sie stellten allerdings das Pinseln ein und drehten den Kopf in die Normallage oder etwas seitlich zurück, sodaß die Beobachtung der Mundteile wieder erschwert war. Ich konnte dabei aber feststellen, daß das Schlucken der Nahrung bei jeder Kopflage (Verdrehung) möglich ist. Der Nahrungbrocken gleitet dann in gestreckt schraubiger Bahn, entsprechend der jeweiligen Kopfdrehung, durch den Ösophagus hinunter. Um diesen Schluckvorgang deutlich verfolgen zu können, fütterte ich die Larven mit durch Eosin rotgefärbtem Schneckenfleisch. Eine Zufallsbeobachtung soll hier kurz erwähnt werden, weil sie später von Bedeutung sein wird. Ein Tier, welches sich an einem größeren Stück Schneckenfleisch festgefressen hatte, — es konnte offenbar das zwischen die Mandibeln und in den Pharynx hineingewürgte Stück vom Hauptbrocken nicht abbeißen — würgte unter Mitbewegung der Mundteile den bereits verschlungenen Teil in langer, zusammenhängender Wurstform wieder heraus, eine Beobachtung, welche uns zeigt, daß Anopheles auch größere Nahrungsteile unzerkleinert verschlingen kann, sobald eine bestimmte Größe nicht überschritten wird.

download unter www.biologiezentrum.at

Im Vordergrund dieser Untersuchung stand die Frage nach dem Feinbau der Mundgliedmaßen und vor allem nach der Art ihrer harmonischen Zusammenarbeit als eines Apparates zur Gewinnung von Nahrungsteilchen. Im Laufe der Untersuchung stellte sich heraus, daß nicht die überaus fein strukturierten und kompliziert zusammenarbeitenden Mundteile, sondern ein pharyngealer Filterapparat die kleinsten Teilchen aus dem Nahrungswasser abfiltriert.

Um die Mundteile in ihrer gegenseitigen Lagerung und ihrer funktionellen Zusammenarbeit verstehen zu können, ist auch ein Eingehen auf den Bau der Kopfkapsel unerläßlich. Sie bildet einerseits das stabile Widerlager für die Gelenke der paarigen Mundgliedmaßen, andererseits in ihrer Elastizität den Antagonist der Labrummuskeln.

Im folgenden wird der Bau der Kopfkapsel und der Mundteile beschrieben, wobei die äußere Beborstung der Kopfkapsel, die in systematischen Abhandlungen und Bestimmungswerken ausführlich beschrieben wird (Chaetotaxie) hier mit Absicht sowohl in der Beschreibung wie in den Abbildungen weggelassen wurde. Dies scheint mir insofern gerechtfertigt, als diese Beborstung keine funktionelle Beziehung zum Vorgang beim Nahrungserwerb erkennen läßt und die Abbildungen dadurch an Klarheit nichts gewinnen würden.

5. Der Bau der Kopfkapsel.

Die Larven von Anopheles gehören zur Gruppe der eucephalen Larven, wie sie der Mehrzahl der Nematoceren unter den Dipteren zukommen. Als solche sind sie ausgezeichnet durch den Besitz einer freien, ringsum geschlossenen Kopfkapsel und vollausgebildeter Mundteile (*Bischof* 1922).

Der Kopf ist frei beweglich und wird nicht in die Thorakalsegmente zurückgezogen. Die Wand der Kopfkapsel bildet ein starres, stark sklerotisiertes, rundliches Hohlgebilde, welches im Gegensatz zu den hemicephalen Dipterenlarven das Hinterhauptsloch auch ventral abschließt (geschlossenes Hinterhaupt). Der Kopf ist gerundet, in seinem Vorderteil etwas schmäler und erscheint daher länglich-oval (Abb. 1, *a, c*). Der größte Dorsoventraldurchmesser ist wenig geringer als der größte Querdurchmesser (Abb. 1 *d*). Das Hinterende der Kopfkapsel ist gerade abge-

download unter www.biologiezentrum.at

schnitten und wird scharf begrenzt und versteift durch eine hohlkehlenförmige Chitinleiste, die wie ein Kragen um das Hinterhauptsloch herumläuft (Abb. 1 *a* bis *c*). In der dorsalen Mittellinie ist dieser Chitinkragen keilförmig eingeschnitten, sodaß hier ein Schlitz offen bleibt. Auch in der ventralen Mittellinie ist eine Naht erkennbar (Abb. 1 *c*).

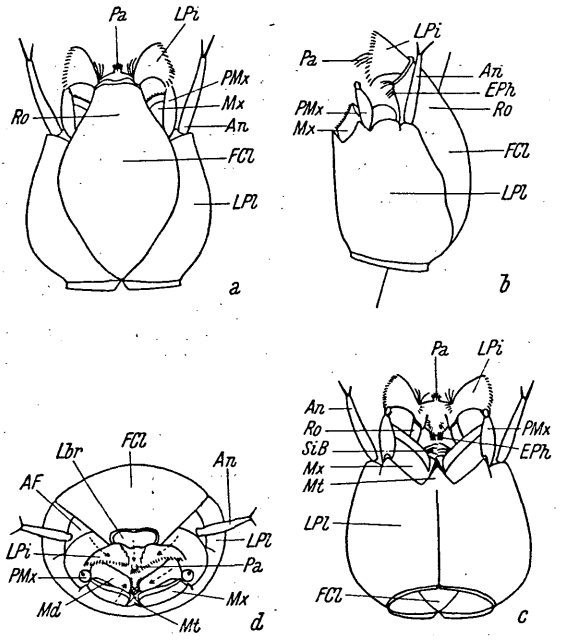


Abb. 1. Larvenkopf, *a*) Dorsal-, *b*) Lateral-, *c*) Ventral-, *d*) Apikalansicht. *AF* = Antennenfeld, *An* = Antenne, *EPh* = Epipharynx, *FCl* = Frontoclypeus, *Lbr* = Labrum, *LPi* = Labrumpinsel, *LPl* = Lateralplatten, *Md* = Mandibel, *Mt* = Mentum, *Mx* = Maxille, *Pa* = Palatum, *PMx* = Palpus maxillaris, *Ro* = Rostralabschnitt des Frontoclypeus, *SiB* = Sichelborsten der Mandibeln.
Die Linie in Fig. 1 *b* gibt die Richtung der Körperlängsachse an. Die Pfeile in Fig. 1 *d* geben die Bewegungsrichtung der Mundteile an.

Der Aufbau der Kopfkapsel aus mehreren Teilen ist leicht und am besten an Hand einer Larvenexuvie erkennbar. Bei der Häutung der Larve werden vor allem die Nähte am Kopfdach gesprengt, sodaß sich die Chitinhülle leicht in ihre Teile zerlegen läßt (Abb. 2 *a*, Abb. 2 *b*). Es sind vor allem drei Stücke erkennbar: der Frontoclypeus (Abb. 2 *a*, *FCL*) und die beiden ventral verwachsenen Lateralplatten (Abb. 2 *b*, *LPl*). Der in seinem Umriß rhombenförmige Frontoclypeus bildet das Kopfdach (Abb. 1 *d*). Seine seitlichen Begrenzungslinien treffen vor dem dorsalen Kragenschlitz median in spitzem Winkel zusammen, sodaß der Frontoclypeus selbst nicht mehr an der Umrahmung des Hinterhauptsloches teilnimmt (Abb 1 *a*). Die beiden Lateralplatten bilden mit

download unter www.biologiezentrum.at

ihrem caudalen Rand die verstärkte Umrahmung des Foramen occipitale (Abb. 4, *Fo* S. 186) und bauen die Seiten- und Ventralwand der Kopfkapsel auf. Sie schließen in der ventralen Mittellinie aneinander (Abb. 1 *c*). Die dadurch entstehende mediane Naht ist deutlich erkennbar, sie zieht jedoch nicht bis zu dem in eine Spitze auslaufenden Vorderrand durch. Diese Tatsache ist deshalb hervorzuheben, weil das als dreieckige Platte vorspringende Stück der Kopfkapselwand als ein Rest der basalen Teile der zweiten Maxille angesehen wird und daher als Mentum bezeichnet wurde (Abb. 1 *c*,

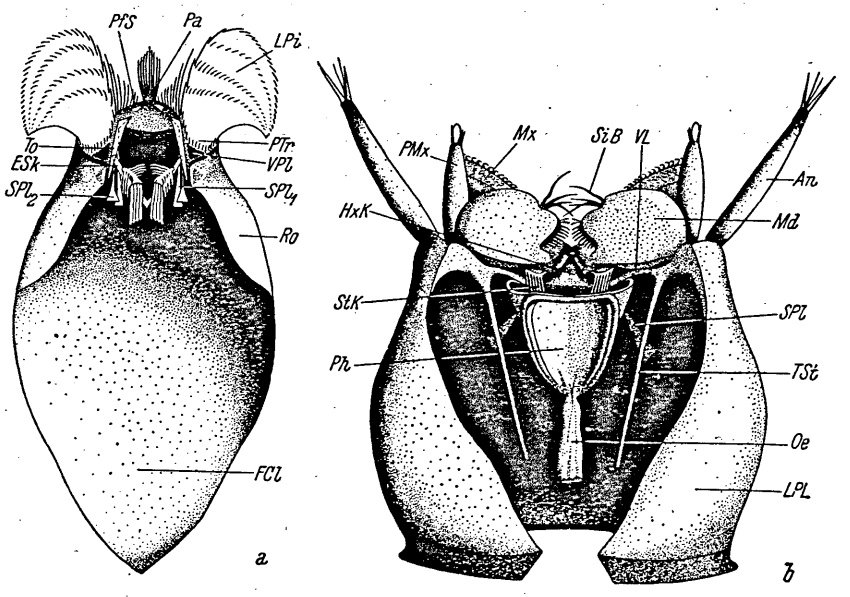


Abb. 2. *a*) Frontoclypeus mit Labrum und Epipharynxapparat von ventral, nur die Chitinteile gezeichnet. *ESk* = Epipharynsklerit, *FCl* = Frontoclypeus, *KlB* = Klingenborsten des Epipharynxapparates, *LPi* = Labrumpinsel, *Pa* = Palatum, *PfS* = Pfeilförmiges Sklerit, *PTr* = Pinselträger, *Ro* = Seitenteile des Rostralabschnittes, SPl_1 = Sehnenplatte der Labrummuskel, SPl_2 = Sehnenplatte der Lateralmuskel, *To* = Tormae, *VPl* = Verbindungsplatte. *b*) Die Chitinteile des Larvenkopfes, Frontoclypeus entfernt. Einblick in die Kopfkapsel von dorsal. *An* = Antenne, *HxK* = Hypopharynxkörper, *LPl* = Lateralplatten, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *Oe* = Oesophagus, *Ph* = Pharynx, *PMx* = Palpus maxillaris, *SiB* = Sichelborsten der Mandibel, *SPl* = Sehnenplatte des Adductor mandibulae, *StK* = Stopfkamm, *TSt* = Tentorialstab, *VL* = Verbindungsleiste.

download unter www.biologiezentrum.at

Mt). Die Lateralplatten bilden außerdem an ihrem seitlichen Vorderrand durch Einbiegen die dreieckigen Ansatzflächen (Antennenfelder) für die Antennen aus (Abb. 1 *d*, *AF*).

Der vor den Ansatzstellen der Antennen gelegene verschmälerte Abschnitt der Kopfkapsel wird Rostralteil genannt (Abb. 1 *a*, *c*, *Ro*). Er wird vom vorderen Abschnitt des Frontoclypeus allein gebildet. Diese Verschmälerung kommt dadurch zustande, daß die Seitenteile desselben nach ventral und etwas einwärts gebogen sind (Abb. 2 *a*, *Ro*). Ein Querschnitt durch diese Kopfregion hat die Gestalt eines stumpfen Kreissektors oder ist etwa trapezförmig, mit gebogener langer Seite (Abb. 7 *e*, S. 193). Der Frontoclypeus setzt sich dorsal über eine querverlaufende Beugelinie (*Bgl*) in die dorsale Wand des Labrums fort, welches den vordersten Abschnitt der Kopfkapsel bildet (Abb. 3, *Lb*). Entsprechend der ventralen Einbiegung seiner Seitenteile bildet der Vorderrand des Frontoclypeus eine kragenförmige, chitinig verstärkte Randleiste aus (Abb. 1 *b*, *e*). Diese ventral offene Kragenleiste begrenzt dorsal und lateral das Labrum (Abb. 1 *d*), welches mit seiner Ventralwand den Kragen schließt. Die verstärkte Randleiste bedingt im Rostralteil eine gewisse federnde Elastizität, welche bei der Bewegung des Labrums von Bedeutung ist. Die Ventralwand des Labrums setzt sich in den Epipharynx fort, welcher den ventralen Abschluß des Rostralabschnittes bildet und geht in das Pharynxdach über (Abb. 3, *EPh*). Zwischen Rostrum und Ventralwand der Kopfkapsel liegt das weichhäutige Mundfeld, in welchem die Mandibeln und Maxillen stehen (Abb. 3, *Md*, *Mx*). Der von der Epipharynxwand und den Mundteilen umstellte Raum bildet die Präoralhöhle, die in der Tiefe in die Pharynxöffnung übergeht (Abb. 7 *c*, *PhÖ*, S. 193).

Die Festigkeit der Kopfkapsel ist nicht nur durch die Versteifungen des Hinterhauptloches und des Vorderrandes des Frontoclypeus gewährleistet, sondern wird noch verstärkt durch ein Innenskelett (Abb. 2 *b*, *TSt*, *VL*). Um den Verlauf desselben zu verstehen, ist noch folgendes vorauszuschicken: an das oberflächlich gelegene Mentum schließt nach dem Inneren der Kopfkapsel zu ein stark chitinisierter Körper an, der als ein Verschmelzungsprodukt der zweiten Maxillen und des Hypopharynx (vergl. *Holmgren* 1904) angesehen werden kann (Abb. 4, *HxK*). Von diesem als Hypopharynxkörper bezeichneten Komplex zieht

download unter www.biologiezentrum.at

jederseits eine chitinige Verbindungsleiste nach den Antennenfeldern, bzw. nach dem unteren Rand der Seitenflächen des Rostrums (Abb. 4, *VL*). Kurz vor dieser Verbindungsstelle ragt jederseits von dieser Leiste aus ein langer dünner, pfriemenförmiger Fortsatz (Tentorialstäbe, *de Meijere* 1916) frei ins Innere der Kopfkapsel, deren Spitzen bis nahe zum Hinterhauptsloch reichen (Abb. 2 *b*, *TSt*). Wie weit sich das Endoskelett mit dem bei den Imagines vieler Insekten auftretenden Tentorium homologisieren läßt, kann ich hier nicht entscheiden. Das Endoskelett verleiht der Kopfkapsel innere Festigkeit, es dient aber gleichzeitig zur Fixierung des Labium-Hypopharynxkomplexes und bildet das Widerlager für das innere Mandibelgelenk. An den Versteifungsleisten (*VL*) des Endoskelettes ist auch der Pharynx mittels besonderer chitiniger Bogenstücke befestigt, welche als elastische Spangen die Winkel der Pharynxöffnung versteifen (Abb. 13, S. 213). Auch bei diesen Stücken ist eine Homologisierung mit den Fulturae oder Suspensorien (*Snodgrass* 1935, S. 115) nicht ohneweiteres möglich.

Von den Mundteilen werden die unpaaren Teile, Labrum, Epipharynx und Labium-Hypopharynxkomplex sowie die paarigen Mandibeln und Maxillen besonders besprochen. Obwohl bei der morphologischen Beschreibung der einzelnen Teile schon ihre Funktion, soweit sie erkannt werden konnte, mitbehandelt wird, soll in einem folgenden Kapitel die Funktion und das koordinierte Zusammenspiel aller Mundteile geschlossen beschrieben werden.

6. Das Labrum.

Die am Kopf der Anopheleslarve zuerst auffallenden Anhänge sind zwei pinselförmige und vom Kopf schräg nach vorn abstehende Organe (Abb. 1 *a*, *LPi*), welche sich bei der Nahrungsaufnahme in rascher rhythmischer Bewegung befinden und im Oberflächenhäutchen eine Wasserströmung erzeugen. Sie werden nach der Ventralseite des Kopfes eingeschlagen und rasch wieder vorgestreckt. Diese Organe werden in der Literatur sehr verschieden als Mundborsten, Strudelorgane, Flabellen und anders bezeichnet. Ich schlage vor, diese Organe Labrumpinsel zu nennen, da dieser Ausdruck ihre Topographie bzw. ihre Zugehörigkeit zu den Mundteilen (zum Labrum gehörig!) anzeigt, sowie über die Funktion keine falschen Vorstellungen erweckt. Die Bezeichnung „Strudelorgan" könnte zum Ausdruck bringen, daß durch ihre Tätigkeit ein Wasserstrudel- oder -wirbel erzeugt wird. Es ist jedoch so,

download unter www.biologiezentrum.at

daß die Labrumpinsel durch ihre Bewegung einen zum Mund führenden, gerichteten Wasserstrom erzeugen. Obwohl jeder Beobachter von Anopheleslarven sofort weiß, welche Organe unter dem jeweiligen Ausdruck gemeint sind, scheint mir der Ausdruck „Labrumpinsel" deshalb geeigneter, weil sie aus einer großen Zahl dünner, weicher Haare bestehen, die pinselartig dicht beisammen stehen. Die Pinselhaare selbst sind nicht gerade, sondern so gebogen, daß die vorgestreckten Pinsel als Ganzes einen nach ventral offenen, distal verbreiterten flachen Löffel bilden (Abb. 1 *d*, *LPi*). Während des wirksamen Schlages werden die Pinsel nicht nur nach ventral und median umgeschlagen, sondern auch seitlich zusammengelegt, sodaß die Haare parallel liegen und ein Bündel bilden.

Das Labrum zeigt in der Dorsalwand eine deutliche Dreigliederung, nämlich in die beschriebenen seitlich liegenden Pinselorgane und einen medianen Abschnitt, das sog. Palatum. (Abb. 1 *a* und *d*, *LPi*, *Pa*). Das Palatum ist trapezförmig, mit seiner längsten Seite an den Frontoclypeus anschließend. Die kürzere Vorderseite trägt median einen knopfartig verbreiterten Zipfel (Abb. 2 *a*, *Pa*). Während die Fläche unbehaart ist, trägt der Palatumzipfel charakteristische starre Borsten, die wesentlich dicker sind als die Pinselhaare. Sie bedecken mit ihrer keulig verdickten Basis besonders den Vorderrand und die Mitte des Zipfels, ohne Zwischenräume freizulassen. Der proximale Borstenabschnitt ist gerade, der distale ventralwärts eingebogen. Die Borsten tragen an ihrer Innenseite einzelne Fiederchen oder Seitenäste, die unter spitzem Winkel abzweigen und gegen das Borstenende gerichtet sind. An der Basis des Palatumzipfels entspringen noch eine Anzahl feiner Pinselhaare, die sich beim Einschlagen desselben über die Palatumborsten legen.

Das Labrum bildet den weichhäutigen vordersten Abschnitt der Kopfkapsel zwischen der kragenartigen chitinigen Versteifung am Vorderrand des Rostrums. Bei vorgestreckten Labrumpinseln überragt es diesen ventral offenen Ring in Form einer flachen Kuppe (Abb. 2 *a*). Bei eingeschlagenen Pinseln liegt die Dorsalwand des Labrums in der Ebene des Versteifungsringes, während die Ventralwand zwischen die Kragenöffnung eingezogen ist. Dorsal wird das Labrum begrenzt durch die Beugelinie (Abb. 3, *Bgl*) gegenüber dem Frontoclypeus, während es sich ventral in den

download unter www.biologiezentrum.at

Epipharynx fortsetzt. Dieser bildet den weichhäutigen ventralen Abschnitt des Rostralteiles (Abb. 3, *Lb*, *EPh*).

Für den Ansatz der Muskulatur und die Art der Beweglichkeit des Labrums sind vor allem die in der Ventralwand desselben und im anschließenden Epipharynxteil liegenden chitinigen Versteifungen oder Sklerite von Bedeutung (Abb. 2 *a*). Am Labrum sind zu unterscheiden: dorsal das mediane Palatum (*Pa*) und die seitlichen Pinselträger (*PTr*), das sind zwei chitinige Platten, welche ganz dicht mit den Pinselhaaren besetzt sind, anschließend an diese zwei lateral gelegene Verbindungsplatten (*VPl*) ohne Haarbesatz und die ventral und medianwärts anschließenden Tormae (*To*). *Fortner* (1937) bezeichnet die den Tormae offenbar homologen Teile bei der Larve von Simulium treffend mit Zugleisten. Diese Sklerite sind morphologisch verschieden gedeutet worden, unter anderem auch als Prämandibeln. Es handelt sich um langgestreckte Gebilde, welche an ihrem apikalen Ende drei Zacken tragen (Abb. 3,

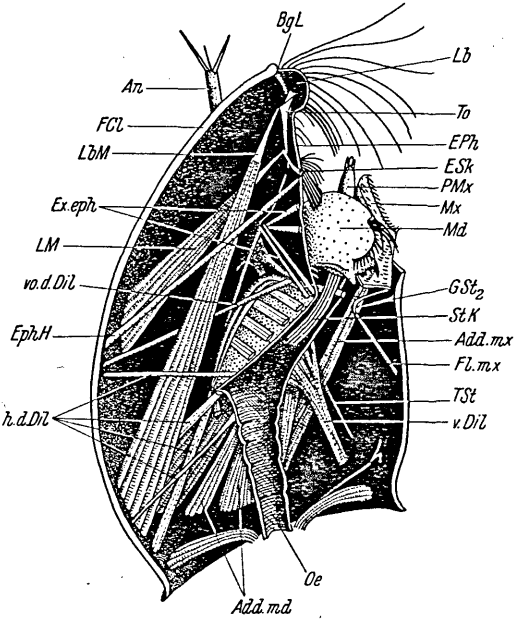


Abb. 3. Sagittalschnitt durch den Larvenkopf (Schnittebene etwas links von der Mediane), Chitinteile und Muskulatur. *Add.md.* = Adductor mandibulae, *Add.mx.* = Adductor maxillae, *An* = Antenne, *BgL* = Beugelinie zwischen Labrum und Frontoclypeus, *EPh* = Epipharynx, *EphH* = Epipharynxheber, *ESk* = Epipharynxsklerit, *Ex.eph* = Extensores epipharyngei, *FCl* = Frontoclypeus, *Fl.mx.* = Flexor maxillae, *GSt₂* = Gelenkstab, *h.d.Dil* = hintere dorsale Dilatatoren des Pharynx, *Lb* = Labrum, *LbM* = Labrummuskel, *LM* = Lateralmuskel, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *Oe* = Oesophagus, *PMx* = Palpus maxillaris, *StK* = Stopfkamm, *To* = Tormae, *v.Dil* = ventrale Dilatatoren des Pharynx, *vo.d.Dil* = vordere dorsale Dilatatoren des Pharynx.

download unter www.biologiezentrum.at

To). Zwei dieser Zacken liegen in der Ventralwand des Labrums, der eine mediad gegen das Palatum gerichtet, der andere nach dem Vorderrand der Pinselträger zeigend (Abb. 2 *a*, *To*). Der dritte, etwas tiefer gelegene Zacken weist nach innen (dorsad) und bildet den Ansatzpunkt der langen Labrummuskel (Abb. 3, *LbM*). Ich habe mich an verschiedenen Schnittpräparaten, sezierten Larvenköpfen und Exuvien wiederholt davon überzeugt, daß der Labrummuskel, bzw. seine schlank-dreieckige Sehnenplatte an dem Innenzahn der Tormae ansetzt. Das caudale Ende der Tormae ist seitlich mittels einer dünnen Gelenkhaut mit den Seitenteilen des Rostrums verbunden, welches an dieser Stelle jederseits ein durch dünne Chitinstellen abgegrenztes dreieckiges Feld besitzt (Abb 2 *a*, *To*). An den mediad gerichteten apikalen Zacken der Tormae

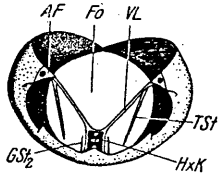


Abb. 4. Einblick in die Kopfkapsel von apikal, Frontoclypeus entfernt, um die Lage des Endoskelettes zu zeigen. *AF* = Antennenfeld, *Fo* = Hinterhauptsloch, GSt_2 = Gelenkstab, *HxK* = Hypopharynxkörper, *TSt* = Tentorialstäbe, *VL* = Verbindungsleisten.

schließt ein pfeilförmiges kleines Sklerit (Abb. 2 *a*, *PfS*) an, welches die Verbindung zum Palatum herstellt. Es ist mit Haaren von der Natur der Pinselhaare besetzt. Unmittelbar unter und vor den caudalen Enden der Tormae liegen die Enden des winkeligen Epipharynxsklerites (Abb. 2 *a*, *ESk*).

Zur Morphologie dieser Skeletteile ist noch zu bemerken, daß sie in der Literatur oft als Prämandibeln gedeutet werden. Im Anschluß an die Besprechung der eucephalen Larven führt *Weber* (1933, S. 105) ganz allgemein aus: „Als accessorische Chitinverdickungen in der Region des Labrums treten bei diesen Formen nicht selten die sogenannten Prämandibeln auf (*Goetghebuer*), die aber mit den Prämandibeln der Collembolen nichts zu tun haben." *Hendel* (*Kükenthal*, Hdb. Zool. 2. Hfte., Bd. 4, S. 1769) gibt an, daß bei Culiciden und anderen ebenfalls deutlich entwickelte Prämandibeln vorkommen, meist aber unbeweglich, oft gezähnt und verschieden behaart. *Bischoff* (1922) bringt mehrere Abbildungen der Köpfe eucephaler Dipterenlarven und weist besonders auf die Prämandibeln hin. Dabei wird die Bezeichnung bei offensichtlich homologen Teilen nicht streng eingehalten. *Hendel* (l. c., S. 1904) spricht sogar die Pinselorgane als Prämandibeln an.

Es handelt sich hier um Chitinversteifungen in der ventralen Wand des Labrums und des Epipharynx, die sich wahrscheinlich bei der Mehrzahl der eucephalen Dipterenlarven finden lassen

download unter www.biologiezentrum.at

werden. Auch bei der Larve von Simulium ist an dieser Stelle des Labrums (Epipharynx) eine Chitinversteifung zu finden. *Fortner* (1937) rechnet diesen Teil, den ich zum Epipharynx gehörig betrachte, noch zur Oberlippe und spricht von einer T-förmigen Leiste, an welcher ein Muskel ansetzt, der die Oberlippe median nach unten bewegt. Da die Muskeln, welche die Bewegung der Labrumpinsel bewirken, an den Tormae inserieren, so sind die Tormae der Oberlippe zuzurechnen. Ob die anschließenden Skleritteile, oder, wie bei Anopheles, das unpaare Sklerit, welches ich im weiteren als Epipharynxsklerit bezeichne, wirklich als Prämandibeln anzusprechen sind, kann ich nicht entscheiden, da ich keine embryologischen Untersuchungen über Segmentgrenzen, Innervation oder Coleomsäckchenbildung angestellt habe. Eine Deutung als Prämandibeln scheint mir trotzdem unwahrscheinlich. Ich betrachte die am Epipharynx auftretenden Sklerite als sekundäre Bildungen, die sich funktionell verstehen lassen.

Durch Kontraktion der langen Labrummuskeln (Abb. 3, *LbM*, Abb. 7 *c*, S. 193) wird ein Zug auf die Tormae ausgeübt, wobei sie eine Einwärtsdrehung um die Längsachse erfahren und gleichzeitig die Ventralwand des Labrums einfalten (Abb. 7 *d*, S. 193). Dieses Einfalten der weichhäutigen Ventralwand erzeugt den wirksamen Schlag der Pinsel, deren Drehachse jederseits von der schräg verlaufenden Gelenkhaut zwischen Pinselträger und Verbindungsplatte gebildet wird (Abb. 2 *a*, *PIr*, *VPl*). Gleichzeitig mit dem Einfalten der Ventralwand des Labrums wird auch die Dorsalwand desselben bis in die Ebene des Rostralkragens zurückgezogen und auch das Palatum nach ventral eingeklappt. Die Bewegung der Pinsel erfolgt nicht einfach von dorsal nach ventral wie die des Palatums, sondern von schräg oben außen (dorsolateral) nach ventral und median. Die beiden mit Pinselhaaren besetzten pfeilfömigen Sklerite (Abb. 2 *a*, *PfS*) die sich zwischen Tormae und Palatum einschalten, stehen ihrer Beweglichkeit nach zwischen Palatum und Pinselträger; ihre Haare werden ventromediad bewegt, sodaß sie sich den steifen Palatumborsten seitlich anlegen. Bei vorgestreckten Pinseln stehen sie fast senkrecht zur Körperachse, ragen nach ventral vor und sind nicht so weit aufgeklappt wie die Haare der Pinselorgane. Das Vorstrecken der Pinsel erfolgt mit dem Erschlaffen der Labrummuskel und wird durch die Entspannung der elastischen

download unter www.biologiezentrum.at

Chitinteile bewirkt, besonders des chitinigen Versteifungsringes am Rostralrand und wahrscheinlich auch durch den Druck der Blutflüssigkeit im Innern des Kopfes. Daß für das Vorstrecken der Pinsel vor allem Spannungen in den Chitinteilen ausschlaggebend sind, zeigt die Tatsache, daß man auch an Köpfen von Larvenexuvien, die nur aus den Chitinteilen bestehen, durch Druck auf die Ventralseite der Exuvie die Pinsel bewegen kann.

In der Ruhe hält die Larve die Labrumpinsel vorgestreckt; ebenso zeigen verendete Larven und alle Exuvien die Pinsel im entfalteten Zustand.

Während also der wirksame Schlag der Labrumpinsel durch Muskelzug bewirkt wird, erfolgt das Vorholen und Entfalten derselben rein passiv.

Die Labrumpinsel schlagen mit ziemlich hoher Frequenz. Die Schlagzahl pro Minute wechselt mit der Temperatur des Wassers. Während ich im Sommer schätzungsweise 240 Schläge pro Minute zählte, waren es im Oktober bei wesentlich niedrigerer Wassertemperatur nur mehr ca. 180. Eine genaue Zählung war mir bei der Schnelligkeit der Bewegungen nicht möglich. Das Palatum wird passiv mitbewegt und schlägt daher im gleichen Rhythmus wie die Pinsel. Bei längerer Lebendbeobachtung hat man allerdings den Eindruck, daß es in der Bewegung gegenüber den Pinseln etwas zurückbleibt. Wenn diese schon zum Vorholen ansetzen, ist das Palatum mit der Einfaltung noch nicht zu Ende.

Die Labrumpinsel werden nicht als kompakte Masse bewegt, sondern ihre Haare werden während des Einschlagens in fächerartigen Schichten wie die Blätter eines Buches nach innen geschlagen. Diese Beobachtung war vor allem an Tieren möglich, die schon im Absterben waren und welche die Pinsel nur mehr langsam oder nur mehr einen der beiden Pinsel bewegten. Würden die Pinsel als Ganzes bewegt, so müßte man einen ziemlichen Wasserwiderstand annehmen und es wäre verwunderlich, daß die Larven während der raschen Schlagtätigkeit derselben an Ort und Stelle verharren. Dies wird uns aber dadurch verständlich, daß die Pinselhaare, wie beschrieben, in einzelnen dünnen Schichten nach innen geblättert werden. Diese Beobachtung erscheint mir deshalb erwähnenswert, weil sich *Wesenberg-Lund* (1920) in einer längeren Beschreibung mit dem Problem der langsamen Fortbewegung der Culexlarven auseinandersetzt, ohne zu endgültiger Klarheit zu kommen. *Wesen-*

download unter www.biologiezentrum.at

berg-Lund hat beobachtet, daß Culexlarven, die mit dem Atemsipho am Oberflächenhäutchen hängen, an Ort und Stelle verharren, sich aber auch gleichmäßig und langsam fortbewegen können. Er sucht nun in seinen Beobachtungen nach dem Motor dieser Vorwärtsbewegungen und vermutet ihn zunächst im Palatum, muß aber diese Ansicht aufgeben. Auch die Annahme, daß kaum merkbare Schläge des Schwanzfächers die Fortbewegung bewirken, bestätigt sich nicht. Das ruhige, gleichmäßige Weiterziehen der Larven unter der Wasseroberfläche bleibt in seiner motorischen Ursache ungeklärt. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß es bei Culexlarven dann zu einer gleichmäßigen Vorwärtsbewegung kommt, wenn die Labrumpinsel durch Zusammenschluß der einzelnen Pinselhaare als eine geschlossene Einheit und nicht in einzelnen Haarschichten bewegt werden. Es ist leicht möglich, daß bei der hohen Schlagfrequenz dieser Organe eine Umstellung vom Pinselorgan zum Ruderorgan sich der unmittelbaren Beobachtung entzieht.

7. Die Antennen.

(Abb. 1 u. Abb. 2 *b*, *An*).

Die Antennen sind eingliedrige, schlanke, gegen das Ende konisch zulaufende Gebilde, welche an einem dreieckigen, etwas medianwärts geneigten Abschnitt (Antennenfeld) (Abb. 1 *d*, *AF*) der Lateralplatten an der Grenze dieser gegenüber dem Rostrum eingelenkt sind. An ihrer Außenseite tragen sie eine Reihe spitzer Dörnchen und eine verzweigte Borste. Am freien Ende tragen sie zwei längere, gelenkig eingefügte Dornen. Die Antennen werden normalerweise schräg nach vorne abstehend getragen (Abb. 1 *d*), werden aber während jeder Kopfwendung an die Seiten des Kopfes angelegt. Dieses Anklappen der Antennen wird bewirkt durch Kontraktion eines feinen Muskelstranges, der an der Antennenbasis inseriert und am distalen Endabschnitt der tief ins Innere der Kopfkapsel hineinragenden Tentorialstäbe (Abb. 2 *b*, *TSt*) entspringt. Das Anlegen der Antennen bei der Kopfbewegung hat offenbar den Vorteil, daß bei dieser Antennenlage der Reibungswiderstand während der Bewegung geringer ist als bei schräg abstehenden Antennen.

download unter www.biologiezentrum.at

8. Die Mandibeln.

(Abb. 5, Abb. 6 *a*).

Die Mandibel besteht wie bei allen Insekten aus einem Stück und ist über der flachen Basis nach vorne zu kuppelartig gewölbt. Ihre Dorsalwand (Epipharynxseite) und Ventralwand (Maxillarseite) sind abgeflacht (Abb. 7 *c*, S. 193, *Md*). Jede Mandibel besitzt an der Basis zwei Gelenke, ein inneres (dorsales) und ein äußeres (ventrales), (Abb. 5, *i.MdG*, *a.MdG*). Innen gelenkt die Mandibel mit den Verbindungsleisten des Endoskeletts (Abb. 7 *a*, S. 193), außen mit der Kopfkapselwand. Da zwischen Mandibel und ventraler Kopfkapselwand noch die Maxillen zu stehen kommen, bildet die Mandibelbasis für das äußere Gelenk einen deutlichen, keulig verdickten Gelenksfortsatz (Abb. 5, *GF*) aus, der hinter dem lateralen Rand der Maxille und unter dem Maxillarpalpus (Abb. 7 *a*, S. 193, *GF*) durchzieht und mit einer verdickten Leiste der Kopfkapselwand artikuliert. Das innere Gelenk ist an einer verdickten Stelle der Mandibelbasis erkennbar. Die Mandibel ist also dikondyl und nur in einer Ebene beweglich. Die Exkursionsebenen beider Mandibeln liegen so zueinander, daß sie ein median und nach ventral vorspringendes Dach bilden (Abb. 7 *e*). In einer Apikalansicht des Kopfes ist die Lage der Drehachsen und Exkursionsebenen gut erkennbar (Abb. 1 *d*).

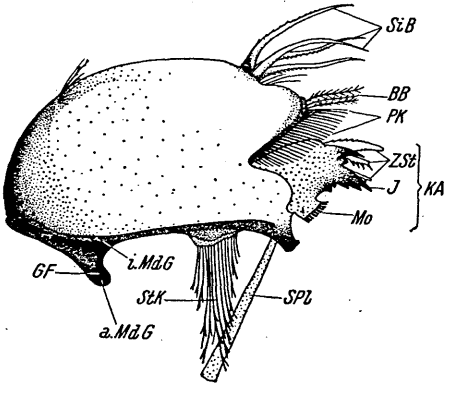


Abb. 5. Mandibel von dorsal. *a.MdG* = äußeres Mandibelgelenk, *BB* = Bogenborsten, *GF* = Gelenkfortsatz, *I* = Incisivi, *i.MdG* = inneres Mandibelgelenk, *KA* = Kauabschnitt, *Mo* = Molarteil, *PK* = Putzkamm, *SiB* = Sichelborsten, *SPl* = Sehnenplatte des Adductor mandibulae, *StK* = Stopfkamm, *ZSt* = Zahnstangen.

Beachtet man nicht nur die Bewegungsart der Mandibeln, sondern auch die Bewegungsrichtungen von Palatum und Labrumpinseln, sowie die Einwärtsbewegung der Maxillen (Pfeile in Abb. 1 *d*), so ist deutlich erkennbar, daß alle Mundteile in ihrer

download unter www.biologiezentrum.at

Bewegung nach einer zentralen, im Innern des Kopfes gelegenen Stelle hin orientiert sind. Diese zentrale Stelle wird von dem in die Tiefe des Mundfeldes (Präoralhöhle) versenkten Pharynxeingang eingenommen (Abb. 2 *b*, 7 *c*, *PhÖ*).

Öffnen und Schließen der Mandibeln geschieht durch getrennte, antagonistisch wirkende Muskelgruppen. Da die Drehachse der Mandibel näher ihrem lateralen Rand gelegen ist, bildet sie einen ungleicharmigen Hebel, an dessen langem Arm der Mandibelschließer und an dessen kurzem die Mandibelöffner angreifen (Abb. 5 *a*, *Add. md. Abd. md.*). Der Adduktor mandibulae ist bedeutend kräftiger als die beiden Abduktoren (Abb. 6 *a*). Er inseriert mittels einer langen Sehnenplatte nahe dem Medianteil, direkt

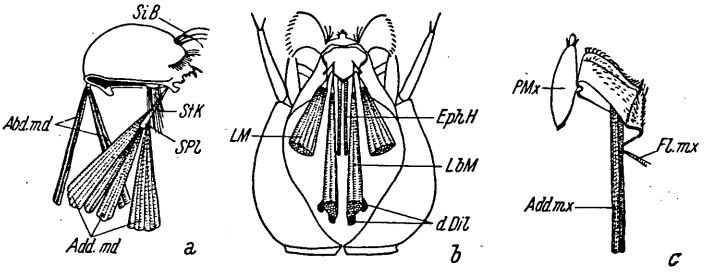


Abb. 6.

a) Mandibel mit Muskulatur. *Abd.md* = Abductor mandibulae, *Add.md* = Adductor mandibulae, *SiB* = Sichelborsten, *SPl* = Sehnenplatte, *StK* = Stopfkamm.

b) Kopf von dorsal, Frontoclypeus durchscheinend gedacht, um die Muskulatur des Labrums und Epipharynxapparates zu zeigen. *d.Dil* = dorsale Dilatatoren des Pharynx, *EphH* = Epipharynxheber, *LbM* = Labrummuskel, *LM* = Lateralmuskel.

c) Maxille mit Muskulatur. *Add.mx* = Adductor maxillae, *Fl.mx* = Flexor maxillae, *PMx* = Palpus maxillaris.

unter dem Kauabschnitt der Mandibel. Der Muskel verbreitert sich von der Sehnenplatte aus pyramidenartig und spaltet sich in vier ungleiche, nahe beisammenbleibende Muskelbündel auf (Abb. 6 *a*), die hinter den Augen an der Kopfkapsel entspringen. Die beiden Öffnermuskel sind schmale Bänder, welche am lateral gelegenen Mandibelrand gemeinsam inserieren und stark divergierend nach dem dicht neben den Adduktorenansatzstellen gelegenen Teil der Kopfkapsel ziehen. Der Adduktor mandibulae ist nicht nur der

download unter www.biologiezentrum.at

kräftigere Muskel, sondern greift außerdem auch am längeren Hebelarm der Mandibel an, sodaß man auf einen bedeutenden Kaudruck schließen kann. Da, wie wir noch sehen werden, die Mandibel nicht nur „Kaufunktion" besitzt, sondern während der Schließbewegung auch die Labrumpinsel und den Epipharynxapparat sowie die Innenseite der Maxille durchzukämmen hat, ist die Arbeitsleistung beim Mandibelschluß eine bedeutend größere als beim Öffnen und die stärkere Ausbildung des Adduktors verständlich. Der median gelegene Abschnitt der Mandibel ist in seiner Gliederung und Ausstattung mit verschiedenen Borsten und Kämmen so kompliziert gestaltet, daß eine Beschreibung nur an Hand von Abbildungen anschaulich gemacht werden kann (Abb. 5). Der eigentliche Kauabschnitt (Abb. 5, *Ka*) der Mandibel zeigt deutlich eine Gliederung in die Kauzähne oder Incisivi (*I*) und einen Molarteil (*Mo*). Die Incisivi sind stark chitinisierte, spitze Zähne und stehen an der Mandibel median einwärtsgerichtet und zwar so, daß zwischen den drei größeren je ein kleinerer Zacken vorspringt. Bei geschlossenen Mandibeln stehen die Zähne der beiden Mandibeln alternierend derart, daß ein längerer Zahn der einen Mandibel einem kürzeren der andern gegenübersteht (Abb. 7 *a*). Die Molarteile, die unter den Incisivi etwas näher dem Pharynxeingang zu liegen, sind dicht bürstenartig mit gedrungenen, steifen Haaren besetzt (Abb. 5, *Mo*); sie berühren einander beim Mandibelschluß nicht (Abb. 7 *b*, *Mo*).

Der Antagonist beider Kauabschnitte ist der dachförmige, stark chitinisierte Labium-Hypopharynxkomplex (Abb. 7 *b*, *Hxk*). Seine medianen Zacken und die Oberflächenstruktur seiner Schrägflächen (Abb. 7 *d*, *HxK*) werden uns erst aus dem Zusammenwirken mit den Mandibeln verständlich. Die Firstzacken des Hypopharynx (Abb. 7 *d*, *HxK*) ragen in die Lücken hinein, welche beim Mandibelschluß zwischen den Incisivi freibleiben (Abb. 7 *a*), während die warzigen Dachflächen den Molarabschnitten beider Mandibeln gegenüberstehen (Abb. 7 *b*, *Mo*, *HxK*).

Da die Mandibeln in ihrer Bewegung auf eine Ebene beschränkt sind und nicht gegeneinander, sondern gleichzeitig gegen den Hypopharynx hämmern, können sie keine Mahl- oder Reibbewegungen ausführen. Größere Nahrungsbrocken werden zwischen den Incisivi und den Zähnen des Hypopharynxkomplexes zerschnitten oder zerquetscht, wobei der Molarteil der Mandibel die feinere

dowload unter www.biologiezentrum.at

Arbeit zu leisten hat. Wie aus den Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme hervorging, werden Algenfäden in kleine Stücke zerteilt, nicht aber weiter zermahlen. Bei Fütterung mit Schneckenfleisch zeigte es sich gleichfalls, daß das zäh-schleimige Fleisch nur durchgequetscht wird, daß aber die Larve meist nicht imstande ist, direkt abzubeißen.

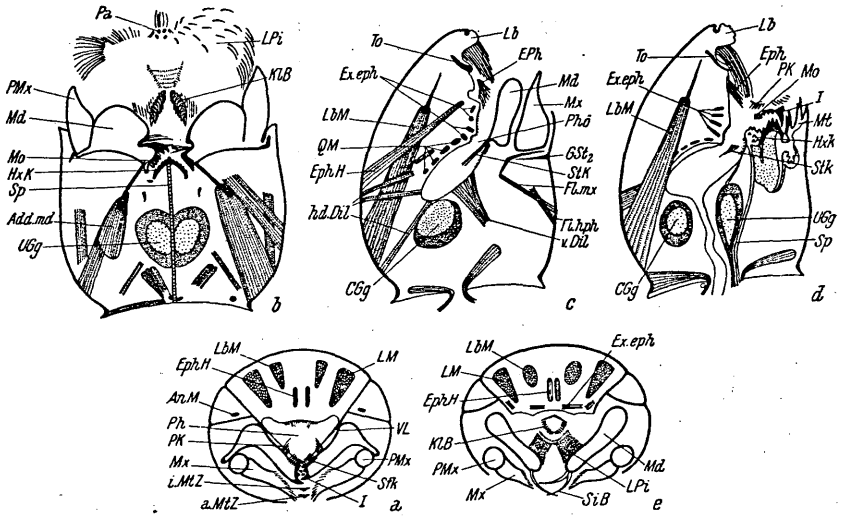


Abb. 7. Schnittbilder des Larvenkopfes.

a) Querschnitt durch den Larvenkopf in der Höhe des inneren Mandibelgelenkes. *b*) Frontalschnitt durch die Mandibelregion. *c*) Sagittalschnitt, dorsal median, ventral etwas links von der Mediane. *d*) Sagittalschnitt, ventral median, dorsal etwas links von der Mediane. *e*) Querschnitt in der Höhe des Epipharynxapparates, Labrumpinsel eingeschlagen. — *Add.md* = Adductor mandibulae, *a.MtZ* = äußerer Mentumzahn, *AnM* = Antennenmuskel, *CGg* = Cerebralganglion, *EPh* = Epipharynxapparat, *EphH* = Epipharynxheber, *Ex.eph* = Extensor epiharyngei, *Fl.hph* = Flexor hypopharyngei, *Fl.mx* = Flexor maxillae, *GF* = Gelenkfortsatz der Mandibel, GSt_2 = Gelenkstab, *h.d.Dil* = hintere dorsale Dilatatoren des Pharynx, *HxK* = Hypopharynxkörper, *I* = Incisivi, *i.MtZ* = innerer Mentumzahn, *KlB* = Klingenborsten, *Lb* = Labrum, *LbM* = Labrummuskel, *LM* = Lateralmuskel, *LPi* = Labrumpinsel, *Md* = Mandibel, *Mo* = Molarteil der Mandibel, *Mt* = Mentum, *Mx* = Maxille, *Pa* = Palatum, *Ph* = Pharynx, *PhÖ* = Pharynxöffnung, *PK* = Putzkamm der Mandibel, *PMx* = Palpus maxillaris, *QM* = Quermuskelbänder des Pharynxdaches, *SiB* = Sichelborsten, *Sp* = Speicheldrüsenkanal, *StK* = Stopfkamm, *To* = Tormae, *UGg* = Unterschlundganglion, *v.Dil* = ventrale Dilatatoren des Pharynx, *VL* = Verbindungsleiste.

download unter www.biologiezentrum.at

Über dem Kauabschnitt der Mandibel befindet sich eine an den Rändern stärker chitinisierte Furche, in welcher ein kräftiger Borstenkamm steht (Abb. 5, *PK*). Dieser Borstenkamm erstreckt sich von der Pharynxseite bis zur Medianseite der Mandibel und ist bei geschlossenen Mandibeln gegen den Hypopharynx, also caudad geneigt (Abb. 2*b*, S. 181). Er hat die Aufgabe, die einwärtsgeschlagenen Labrumpinsel und Palatumborsten während des Schließens der Mandibeln durchzukämmen. Soweit ich die Bewegung der Mandibeln und Pinselorgane durch unmittelbare Beobachtung analysieren konnte, befinden sich die Mandibeln noch in Schließbewegung, während die Labrumpinsel schon die Vorstreckbewegung beginnen, sodaß also das Auskämmen der Pinsel durch die gleichzeitige, aber gegensinnig verlaufende Bewegung beider erfolgt. An der Medianseite, eng angelegt an den Mandibelkamm, stehen noch eine Anzahl beweglicher, äußerst fein und eng gefiederter Bogenborsten (Abb. 5, *BB*), deren Funktion nicht unmittelbar beobachtet, wohl aber aus ihrer Struktur und Stellung erschlossen werden kann. Sie verschließen nämlich den zwischen den geschlossenen Mandibeln median freibleibenden Spalt der Präoralhöhle und halten alle in ihr befindlichen Partikel fest.

Die Mandibeln besitzen außerdem an ihrer maxillaren Seite ventral von den Incisivi drei mediad gerichtete längere Dornen, die an ihrer der Mandibelbasis zugekehrten Seite sägeartig gezähnt sind (Abb. 5, *ZSt*). Diese Zahnstangen, wie ich sie nenne, haben vor allem die Funktion, die Innenseiten der Maxillen zu reinigen. Beim Schließen der Mandibeln kehren sie mit ihren Zähnen wie ein Rechen die Nahrungsteilchen aus der Borstenflur der Maxille heraus (Abb. 8, S. 196) und schieben sie gegen den Hypopharynx, wo sie vom Kauabschnitt der Mandibeln weiter bearbeitet werden. Größere Nahrungsbrocken oder Algenfäden werden von den Zahnstangen auch während des Abbeißens festgehalten. Sie wirken also als Rechenorgan, bzw. als Zubringer oder Förderstangen.

Weiters finden wir nahe dem Vorderrand der Mandibeln vier kräftige, beweglich eingelenkte Sichelborsten (Abb. 5, *SiB*). Sie sind nach ventral konvex gebogen und ragen daher aus der Ebene der ventralen Wand der Mandibel vor (Abb. 7*e*, *SiB*). Beim Schließen der Mandibeln überkreuzen sie sich mit jenen der Gegenseite und kommen dann in den Winkel zwischen den Vorderrändern beider Maxillen zu stehen (Abb. 2*b*, S. 181). In dieser Lage

download unter www.biologiezentrum.at

berühren sie das Oberflächenhäutchen von unten her. Zwei dieser Sichelborsten sind weniger stark vorgewölbt und tragen an ihrer Innenseite eine Zeile feiner, kurzer Börstchen (Abb. 5, *SiB*). Frißt die Larve größere Nahrungs- oder Detritusbrocken, so kann man gut beobachten, daß die Sichelborsten zum Erfassen und Weiterbefördern großer Teile dienen. Wird durch den erzeugten Wasserstrom ein größerer Nahrungsbrocken herangeführt, so wird er im Medianstrom von den steifen Palatumborsten erfaßt und bis in den Winkel zwischen den Maxillen vorgetrieben, wo er von den Sichelborsten festgehalten und dann an der Innenseite derselben in die Tiefe gezogen wird. Dabei tritt meist eine kurzdauernde merkliche Verlangsamung im Betrieb der gesamten Mundteile ein. Beim Einwärtsschlagen der Mandibeln streichen die inneren Sichelborsten über die Dorsalseite der Labrumpinsel und kämmen dabei die an dieser Pinselseite haftenden Partikel ab.

An der Pharynxseite der Mandibel, und zwar an ihrem basalen Rande, steht ein langborstiger Kamm, welcher bei geschlossenen Mandibeln tief in den Pharynx hineinragt (Abb. 5, Abb. 2 *b*. Abb. 3, Abb. 7 *c*, *StK*). Die Borsten desselben sind an ihrem Ende mehrmals gespalten, bzw. mit kleinen Seitenfiedern versehen, sodaß der ganze Kamm einem flachen Pinsel vergleichbar ist. Dieser basal stehende Mandibelkamm wurde in früheren Beschreibungen öfter übersehen, wahrscheinlich deshalb, weil er bei der Präparation der Mundteile leicht als Ganzes abbricht. Andererseits wurde er als Sehnenplatte angesprochen (*Martini* 1941), eine Verwechselung, die deshalb leicht möglich ist, weil dicht neben diesem Kamm tatsächlich die lange Sehnenplatte des Adduktor mandibulae zu stehen kommt. Dieser flach pinselartige Kamm streicht bei der Schließbewegung der Mandibel durch die Borsten und Haare des Epipharynxapparates sowie an der beborsteten Wand des Epipharynx entlang nach unten bis tief in den offenen Pharynx hinein. Er wirkt also als Förderbürste oder Stopfkamm. Hier ist noch zu erwähnen, daß der an den Epipharynxapparat anschließende Abschnitt und der Pharynxeingang selbst dicht mit kurzen, einwärtsstreichenden Haaren besetzt sind (Abb. 3, Abb. 7 *c*).

Es lassen sich also zusammenfassend folgende Teile der Mandibel unterscheiden: 1. ein zweigliedriger Kauabschnitt, bestehend aus Incisivi und Molarteil, 2. vier Sichelborsten zum Festhalten größerer Nahrungsteile, 3. drei Zahnstangen zum Reinigen der

download unter www.biologiezentrum.at

Maxillen, 4. ein Putzkamm für die Labrumpinsel und die Palatumborsten, 5. eine Anzahl gefiederter beweglicher Bogenborsten, die die Präoralhöhle abschließen, 6. ein langborstiger Stopfkamm, welcher die Nahrung in den Pharynx hineinbürstet.

9. Die Maxillen.

(Abb. 8, Abb. 6 *c*).

Die Maxillen werden in der beschreibenden Literatur meist als breite Platten bezeichnet, welche die Mundhöhle ventral begrenzen. Bei einer Ventralansicht des Kopfes (Abb. 1 *c*) hat man tatsächlich den Eindruck, daß es sich um Platten von rhombischem Umriß handelt. An Schnittpräparaten ist jedoch leicht zu erkennen, daß die Maxillen an ihrer Basis ebenso breit sind wie die Mandibeln (Abb. 7 *a*). Sie gleichen in ihrer Gestalt einem liegenden dreiseitigen Prisma. Ihre dem Hypopharynxkomplex zugekehrten medianen Flächen haben demnach dreieckigen Umriß (Abb. 8, Abb. 3). Der apikale Vorderrand ist etwas schneidenartig vorgezogen und längs einer Linie, die dem Vorderrand parallel läuft, nach innen beugbar (Abb. 6 *c*). Am lateralen Rand der Maxille sitzt der eingliederige, relativ mächtig entwickelte Palpus maxillaris (Abb. 8, *PMx*). Er ist in seiner Gestalt walzenförmig gedrungen und trägt am freien Ende vier Dornen und ein Plättchen (Abb. 8, *PMx*). Der Palpus ist in eigenartiger Weise mit dem Gelenkfortsatz der Mandibel verbunden, sodaß er bei Sektionspräparaten häufig an der Mandibel hängen bleibt. Diese Verbindung besteht auch bei der Bewegung der Mundteile. Die Maxillen und der Palpus werden synchron mit der Mandibel bewegt und zwar sind Mandibel und Maxille beim

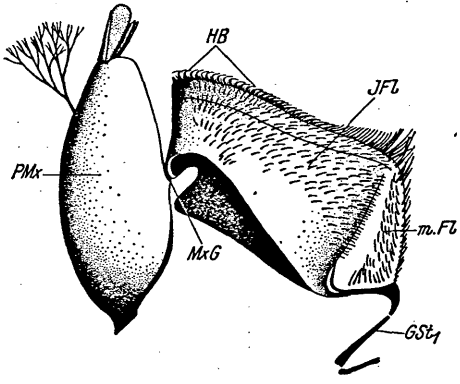


Abb. 8. Maxille von dorsal (Mandibelseite). GSt_1 = Gelenkstab, *HB* = Hakenborsten, *IFl* = Innenfläche, *mFl* = mentale Fläche, *MxG* = Maxillargelenk, *PMx* = Palpus maxillaris.

download unter www.biologiezentrum.at

Öffnen gekoppelt. Wir finden daher bei der Maxille keinen eigenen Öffnermuskel, sondern nur zwei eng beisammenliegende und parallel laufende starke Muskelbänder (Abb. 6 *c*, *Add. mx*), welche nahe dem Medianrand der Maxillen ansetzen. Die Maxille ist also ein einarmiger Hebel, dessen Drehachse mit dem äußeren Mandibelgelenk zusammenfällt. Die Maxillenmuskeln können die Maxillen geschlossen halten, sodaß nur die Mandibeln allein bewegt werden. Außerdem besitzt die Maxille an ihrer medialen Seite eine gelenkige Verbindung mit der Kopfkapsel (Abb. 3, Abb. 4, GSt_2). Sie wird durch zwei Chitinstäbe gebildet. Der eine ragt von der medialen Maxillenbasis schräg nach innen (Abb. 8, GSt_1) und legt sich mit seinem caudalwärts gekrümmten Ende an das innere Ende eines Chitinstäbchens an, das von der Basis des „Mentums" aus nach innen ragt (Abb. 7 *c*). Beide Stäbe bilden auf diese Weise ein scharf abgewinkeltes, einwärts gerichtetes Gelenk. Am caudalwärts gekrümmten Ende des Maxillarfortsatzes inseriert ein zweiteiliges schmales Muskelbündel (Flexor maxillae) (Abb. 3, 6 *c*, 7 *c*, *Fl. mx*), welches schräg zur ventralen Kopfkapselwand zieht und neben der Ursprungsstelle eines Muskels entspringt, welcher den Hypopharynxkomplex bewegt (Flexor hypopharyngei) (Abb. 7 *c*, *Fl. hph*). Der Flexor maxillae bewirkt bei Kontraktion ein Einwärtsbeugen der geöffneten Maxille (Abb. 11, *III*, S. 207). Richtet man bei Lebendbeobachtung sein Augenmerk vor allem auf deren Tätigkeit, so sieht man, daß sie mit ihrem medialen und apikalen Vorderrand auch nach innen gezogen wird und zwar derart, daß der vordere Winkel am tiefsten nach innen gegen den Hypopharynxpomplex geneigt wird. Dadurch resultiert eine Pendelbewegung der Maxille von außen nach innen und umgekehrt, welche ein ständiges Abfegen der Nahrungsteilchen vom Hypopharynxkörper nach innen zu bewirkt. Die Kombination von Öffnungsbewegung und Pendelbewegung der Maxille ergibt ein kompliziertes Rotieren der medialen Maxillenfläche. Wahrscheinlich sind Neigebewegungen des Hypopharynxkörpers damit gekoppelt, sodaß ein gegenseitiges Zusammenspiel beider Bewegungen die Bürstenfunktion der Maxille ergibt. Von Zeit zu Zeit ist auch ein Umbiegen des apikalen Randsaumes der Maxille und ein über das normale Maß hinausgehendes Einwärtsziehen derselben zu beobachten. In diesen Augenblicken entsteht ein auffallender Zwischenraum zwischen Kopfkapselwand und ventraler Maxillenfläche,

download unter www.biologiezentrum.at

durch welchen jetzt ein Einblick ins Innere der Kopfkapsel und besonders auf das oben beschriebene Kniegelenk möglich wird.

Der apikale Randsaum der Maxille ist mit charakteristischen Borsten besetzt; besonders auffällig ist eine Reihe von Hakenborsten (Abb. 8, *HB*), die mit ihren feinen, umgebogenen Enden gegen das Mentum weisen. Die dreieckige Medianfläche oder mentale Fläche (Abb. 8, *m. Fl*) der Maxille ist dicht mit Borsten besetzt, die vorderen sind nach vorne und außen gerichtet, die flächenständigen weisen nach innen. Auffällig sind die an der Biegung, wo medialer und apikaler Vorderrand der Maxille zusammenlaufen, stehenden Borsten. Sie bürsten bei der Einwärtsneigung der Maxille, die im Augenblick der Öffnung der Mandibel erfolgt, die Mandibelzähne ab (Abb. 11, *III*, S. 207). Die besondere Beweglichkeit der Maxille und die Art ihrer Beborstung wird uns aus ihrer Funktion verständlich. Sie hat die Aufgabe, mit ihrer Medianfläche während der Einwärtsbewegung die Mandibelzähne zu reinigen und die am Hypopharynx haftenden Nahrungsteilchen nach innen gegen den Pharynxeingang zu kehren. Die Teilchen kommen dadurch bis auf die warzigen Schrägflächen des Hypopharynx, wo sie erforderlichenfalls vom Molarteil der Mandibel zerquetscht werden und von Zeit zu Zeit durch das tiefe Einziehen der Maxille weiter nach innen gebürstet werden. Die mandibulare Innenfläche der Maxille ist mit Borsten besetzt, die alle gegen das Mentum, bzw. gegen den Hypopharynx gerichtet und in Bogenlinien angeordnet sind (Abb. 8, *IFl*). Die Streichungsrichtung stimmt genau mit der Bewegungsrichtung der Zahnstangen der Mandibel überein, welche bei ihrer Schließbewegung der Maxilleninnenfläche entlang geht. Bevor die Larve die eigenartigen Putzbewegungen ausführt, von denen später die Rede sein wird, kann man häufig beobachten, daß bei offenstehenden Mandibeln die Labrumpinsel einige Male rasch vorgeholt und eingeschlagen werden, daß dabei aber das Vorstrecken nicht ganz durchgeführt wird, sondern nur bis zum lateralen Ende der Maxille reicht. In der Beschreibung, die *Nuttal* und *Shipley* geben, wird die Maxille als eine Art Bürste beschrieben, welche die Nahrungsteilchen aus den Pinselorganen herauszubürsten hat. Nach allen meinen Beobachtungen kann ich diese Auffassung nicht teilen, da wir schon in den Mandibelkämmen einen Reinigungsapparat für die Labrumpinsel erkannt haben und außerdem diese nur mit ihren Spitzen die Hakenborsten am Vorderrand

download unter www.biologiezentrum.at

der Maxillen berühren. Ebenso spricht die Streichungsrichtung der ganzen Borstenflur an der Innenseite der Maxille gegen eine solche Auffassung. Der Vorgang ist vielmehr so, daß die Nahrungsteilchen, die sich während der Tätigkeit der Mundteile in den Maxillarborsten verfangen haben, durch die Zahnstangen der Mandibeln herausgefegt und gegen den Hypopharynxkörper weiterbefördert werden.

10. Mentum und Hypopharynx.

(Abb. 9 *a*, *b*).

Die Ventralwand der Kopfkapsel setzt sich an ihrem Vorderrand median in einen keilfömigen Vorsprung fort, welcher den zwischen den beiden Maxillen freibleibenden Raum ausfüllt (Abb. 1 *c*, *Mt*). Dieses Stück wird seit *Meinert* (1886) und *Raschke* (1887) als Mentum (Abb. 9 *a*, 9 *b*) oder Unterlippe bezeichnet, jedenfalls als Rest der zweiten Maxille aufgefaßt. Eine genauere Untersuchung zeigt, daß von diesem dreieckigen Keil aus ein dachförmiger Chitinkörper ins Innere der Kopfkapsel hineinragt (Abb. 4, *HxK*, S. 186), der hier Hypopharynxkomplex oder kurz Hypopharynx genannt wird. Aus einer morphologischen Untersuchung von *Holmgren* (1904) über den Kopf der Chironomuslarve geht hervor, daß es sich hier um einen Organkomplex handelt, in welchem Mentum, Submentum, Endolabium und Hypopharynx enthalten sind. Wahrscheinlich sind bei Anopheles am Aufbau dieses Körpers die gleichen Elemente beteiligt, ihre Grenzen aber nicht ohne weiteres angebbar, außer einer, die durch die Beugelinie (Abb. 9 *a*, *Bl*) zwischen innerem Mentumzahn und Hypopharynxkomplex gekennzeichnet ist. Der Ausdruck Hypopharynx ist hier also in einem erweiterten Sinne und nicht streng morphologisch zu verstehen. Der zwischen den Maxillen stehende Fortsatz zeigt in ventro-dorsaler Richtung eine deutliche Dreiteilung (Abb. 9 *a*, Abb. 7 *d*). Der ventral gelegene Teil ist weniger spitz als die darüber folgenden und nicht stärker chitinisiert als die Wand der Kopfkapsel. Nach innen zu folgt ein längerer, an seiner Spitze stark chitinisierter Zahn (Abb. 9, *a. MtZ*) und noch weiter innen steht ein bis zur Basis kräftig chitinisierter Zahn (Abb. 9, *i.MtZ*), der an seinen schrägen Seitenrändern jederseits wieder drei Zähnchen trägt und etwas nach innen zu geneigt ist. Diese Teile entsprechen wahrscheinlich dem Verschmelzungsprodukt von

download unter www.biologiezentrum.at

Mentum und Submentum. Daran schließt der ebenfalls stark chitinisierte und in seiner Architektonik kompliziert gebaute Hypopharynxkomplex an (Abb. 9 *a*, *HxK*), wahrscheinlich ein Verschmelzungsprodukt von Endolabium und Hypopharynx. Der feinere Bau dieses Abschnittes wird uns erst verständlich, wenn wir seine passive Rolle bei der Kautätigkeit kennen lernen. Er bildet nämlich den feststehenden Antagonist der Kauabschnitte bei der Mandibel und wirkt, bildlich gesprochen, als feststehender Amboß, auf den die Mandibeln hämmern. Der Körper des Hypopharynxkomplexes ist ungefähr dachförmig und trägt in seiner apikalen

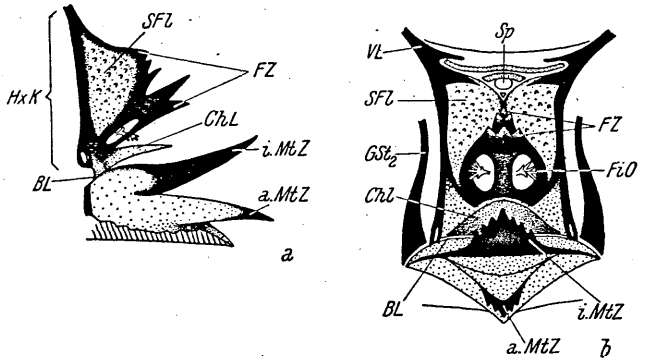


Abb. 9. Mentum und Hypopharynxkomplex. *a*) von lateral, *b*) von apikal. *aMtZ* = äußerer Mentumzahn, *BL* = Beugelinie zwischen Mentum und Hypopharynxkörper, *ChL* = Chitinlamelle, *FiO* = Fingerförmiges Organ, *FZ* = Firstzacken, GSt_2 = Gelenkstab, *HxK* = Hypopharynxkörper, *i.MtZ* = innerer Mentumzahn, *SFl* = Seitenflächen des Hypopharynxkörpers, *Sp* = Speicheldrüsenkanal, *VL* = Verbindungsleisten des Endoskelettes.

Mittellinie (First) chitinige, schräg nach innen ragende Zähne (Abb. 9 *a*, *b*, *FZ*). Die Seitenflächen sind im inneren Abschnitt mit warzigen Erhebungen besetzt (Abb. 9 *a*, *b*, *SFl*). Während die Firstzacken das Widerlager für die inneren Incisivi der Mandibeln bilden, fungieren die warzigen Schrägflächen als Gegenspieler der feiner strukturierten Molarteile der Mandibeln (Abb. 7 *b*, Abb. 7 *d*). Die ventrale, äußere Front des Hypopharynxkörpers ist mir in ihrer Ausgestaltung nicht verständlich geworden, da die Funktion der hier befindlichen Strukturen nicht geklärt werden konnte. Der Rand dieser Ventralfront ist so wie der innere Mentumzahn stark chitinisiert und ähnlich gezähnt wie dieser. Er wirkt, wie schon

download unter www.biologiezentrum.at

beschrieben, als Antagonist der Mandibelzähne. An der Vorderfläche fallen vor allem zwei ovale, dünn-chitinige Stellen auf, die wie fensterartige Öffnungen aussehen und die durch einen schmalen Pfeiler stärkeren Chitins getrennt bleiben. Aus diesen ovalen Fenstern ragen fingerförmig verzweigte, dünn chitinige und nur schwer erkennbare Gebilde vor (Abb. 9 *b, fiO*). In dem schmalen Raum zwischen Mentumzahn und Hypopharynxkomplex erhebt sich eine dünnhäutige Chitinlamelle (Abb. 9 *a, b, ChL*), deren Homologie und Funktion mir nicht klar wurde. Einen Anhaltspunkt zu ihrer Deutung gibt uns vielleicht die Tatsache, daß der am weitesten ventral stehende Mandibelzahn und die darüber befindlichen Zahnstangen bei geschlossenen Mandibeln in diesem Einschnitt zwischen innerstem Mentumzahn und Vorderfront des Hypopharynxkomplexes hineinragen. Auf diese Weise entsteht eine Schere, wobei der Mentumzahn der feststehende Teil, der Mandibelzahn der bewegliche (Abb. 7 *d*) ist. Wahrscheinlich ist es von Bedeutung, daß dieser vorderste Mandibelzahn und die Zahnstangen mit dem erwähnten fingerförmigen Organ und der Lamelle beim Mandibelschluß in Berührung kommen. *Wesenberg-Lund* vermutet, daß in diesem Abschnitt des kompliziert strukturierten Hypopharynxkomplexes die Ausmündung einer Drüse liegt, mit der Aufgabe, ein Sekret abzusondern, mit dessen Hilfe die Larven ihren Atemsipho — er spricht von Culexlarven — unbenetzbar erhalten.

Innerer Mentumzahn und Hypopharynxkomplex sind nur an ihrer Basis miteinander verbunden (Abb. 9 *a*). Die querlaufende Verbindungsnaht zwischen beiden erweist sich als ein Gelenk, um das der Hypopharynxkomplex etwas nach caudal geneigt werden kann. Diese Neigung gegenüber der Kopfkapselwand konnte ich nicht unmittelbar beobachten, sie muß aber als sehr gering angenommen werden, und zwar deshalb, weil der Hypopharynxkomplex mit dem Innenskelett des Kopfes verbunden ist. Diese Verbindung zu den Kopfseiten erfolgt über die Versteifungsleisten, welche eine elastische Verbiegung zulassen. Jedenfalls entspringt zu beiden Seiten der Unterfläche des Hypopharynxkomplexes ein feines Muskelbündel (Flexor hypopharyngei), das zur Ventralwand der Kopfkapsel zieht (Abb. 7 *c, Fl. hph*). Bei Kontraktion dieses Muskels wird der Hypopharynxkomplex etwas caudad gezogen und durch die dabei auftretenden Spannungen im Innenskelett in seiner Lage fixiert.

download unter www.biologiezentrum.at

11. Der Epipharynxapparat.

(Abb. 2 *a*, Abb. 10 *a*, 10 *b*).

In der weichhäutigen Ventralwand des Rostrums (Abb. 3, *EPh*) liegt im Anschluß an die Zugleisten (Tormae) des Labrums ein Sklerit (Abb. 2 *a*, 10 *a*, ESk), das dem Epipharynx zuzurechnen ist. Es hat die Gestalt eines mit seiner Spitze gegen den Pharynxeingang weisenden V. An jedem Schenkel desselben sitzen eine große dreieckige Platte und zwei kleinere bewegliche Wimperplatten (Abb. 10 *a*, *BPl*, *WPl*). Die beiden großen Platten ragen aus der Ebene des Sklerits schräg gegen die Mediane vor. Sie tragen an ihrer caudalen Kante sehr charakteristische klingen- oder messerförmige Borsten (Abb. 10 *a*, 10 *b*, *KlB*). Diese stehen mit ihren Flächen zueinander parallel, ihre Schneiden zeigen aber nach schräg außen (ventrolateral) (Abb. 7 *b*, 10 *c*, *KlB*). Die beiden Borstenplatten bilden in ihrer Gesamtheit eine Art Rechen, dessen Zahnleiste nicht gerade, sondern nach ventral, also gegen die Mandibeln, vorspringend gedacht werden muß (Abb. 7 *e*, *KlB*). Durch diese Winkelung erhalten die Klingenborsten eine solche Stellung, daß sie mit ihren Schneiden genau in die Zwischenräume der gegenüberstehenden Mandibelkämme hineinragen (Abb. 10 *c*, *PK*). Während die median stehenden Klingenborsten an ihrem freien Ende breit und mehrspitzig sind, sind die etwas längeren und lateral stehenden gegen ihr Ende zu allmählich verschmälert und einspitzig (Abb. 10 *a*, 10 *b*).

Das Sklerit mit dem vorspringenden rechenförmigen Apparat ist bei Ventralansicht des Kopfes nicht gut sichtbar, da es von den Haaren der vier beweglichen Wimperplatten (Abb. 10 *a*, *WPl*) überdeckt wird. Die winkelförmige Gestalt desselben und die Anordnung der Borsten ist erst an Schnitten und Sektionspräparaten zu erkennen.

Da das Sklerit mit seinen Anhängen durch besondere Muskeln bewegt werden kann und bei der Nahrungsaufnahme eine bedeutsame Rolle spielt, soll es weiterhin als Epipharynxapparat bezeichnet werden. Seine Funktion wird uns aber aus seinem Aufbau und der Struktur seiner Teile allein nicht verständlich, sondern erst im Zusammenhang mit seiner Beweglichkeit und der dafür notwendigen Muskelversorgung. Der Epipharynxapparat wird vor allem durch zwei antagonistisch wirkende Muskelpaare bewegt. Er kann aus der Wand des Epipharynx vorgestreckt werden, sodaß er in der Mediane nasenartig gegen die beiden Mandibeln vorspringt,

download unter www.biologiezentrum.at

und wieder zurückgezogen werden. Das Vorstrecken wird bewirkt durch die Kontraktion zweier kräftiger Muskelbänder (Lateralmuskel) (Abb. 6 *b*, *LM*), die an den Schenkelenden des Sklerits mit breiter Sehnenplatte (Abb. 10 *a*, *SP*) inserieren und im seitlichen Winkel des Frontoclypeus (Kopfdach) entspringen. Das Zurückziehen erfolgt durch Kontraktion eines Paares zarter, parallel laufender Muskelbänder (Epipharynxheber), die an der Epipharynx-

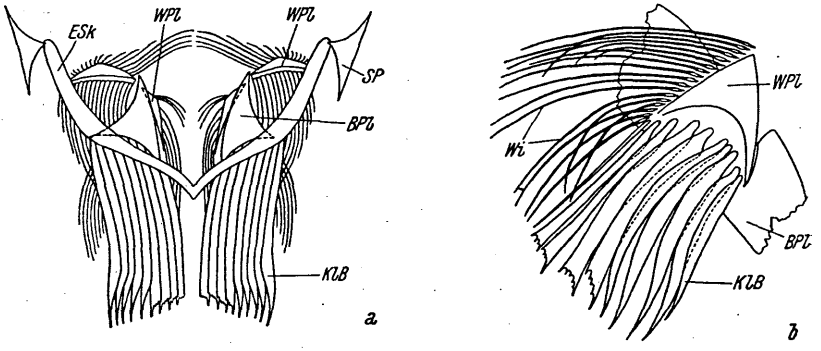
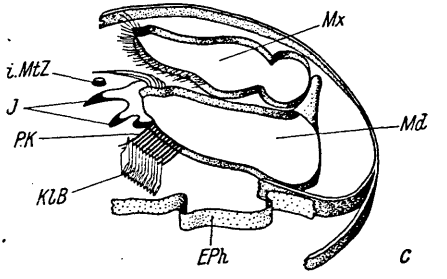


Abb. 10.

a) Epipharynxapparat von dorsal.

b) Teilstück des Epipharynxapparates (Quetschpräparat) mit Klingenborsten und Wimpern. *BPl* = Borstenplatte, *ESk* = Epipharynxsklerit, *KlB* = Klingenborsten, *SP* = Sehnenplatte des Lateralmuskels, *Wi* = Wimpern, *WPl* = Wimperplatte.



c) Querschnitt durch den Epipharynxapparat, halbschematisch und plastisch, zeigt das Eingreifen der Klingenborsten in den Putzkamm der Mandibel. *EPh* = Epipharynxwand, *I* = Incisivi, *i.MtZ* = innerer Mentumzahn, *KlB* = Klingenborsten, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *PK* = Putzkamm.

wand genau an der Stelle, wo die Spitze des Sklerits liegt, inserieren und zwischen den beiden Labrummuskeln hindurch steil zum Kopfdach ziehen, um sich in der Mitte desselben anzuheften (Abb. 6 *b*, 7 *c*, *EphH*). Bei dieser Rückziehbewegung werden die Epipharynxheber unterstützt durch die Extensores epipharyngei, vier Muskelbänder, die oralwärts vom Epipharynxapparat in der Wand des Epipharynx liegen und von den Seitenwänden des Rost-

download unter www.biologiezentrum.at

rums entspringen (Abb. 3, 7 *c*, 7 *d*, *Ex. eph*). Zwei dieser Muskel setzen schon an der dorsalen Pharynxlippe an. Alle vier Muskelbänder zusammen bilden eine elastische Brücke zwischen den Seitenwänden des Rostrums (Abb. 7 *e*) und ziehen bei ihrer Kontraktion den ganzen Epipharynx nach dorsal und vorne, sodaß gleichzeitig mit dem Zurückziehen des Epipharynxapparates der Pharynxeingang geöffnet wird.

Die Bewegungen von Epipharynxapparat und Mandibeln sind aufeinander abgestimmt. Beim Schließen der Mandibeln ist der Epipharynxapparat zurückgezogen, der Pharynxeingang offen; beim Öffnen der Mandibeln ragt er nasenartig aus der Wand des Epipharynx vor und tritt den Mandibelkämmen in den Weg und zwar so, daß diese durch die Klingenborsten gereinigt werden (Abb. 10 *c*). Der Epipharynxapparat ist somit als ein Rechen anzusehen, an welchem sich die vorbeistreichenden Mandibelkämme reinigen.

Stellung und Bau der Klingenborsten entsprechen durchaus ihrer Funktion und sind auf Festigkeit in der Richtung ihrer Beanspruchung abgestimmt. Nahrungsteilchen, die an der Oralseite der Mandibelkämme haften, werden beim Öffnen der Mandibel durch die Klingenborsten festgehalten. Die jetzt an diesen haftenden Teilchen werden beim Schließen der Mandibeln von deren langborstigen Stopfkämmen erfaßt und direkt ins Pharynxinnere hineingestreift. Gleichzeitig wird auch der Pharynxeingang geschlossen und die Stopfkämme zwischen die Lippen der Pharynxöffnung eingeklemmt (Abb. 3, S. 185). Beim Öffnen der Mandibeln werden die Stopfkämme durch die Lippenränder, welche mit einwärtsgerichteten Haaren besetzt sind, von anhaftenden Teilchen wieder befreit.

12. Das Zusammenspiel der Mundteile bei der Nahrungsaufnahme.

Bisher wurde die Funktion der einzelnen Mundteile getrennt und im Zusammenhang mit ihrem Bau besprochen. Im folgenden soll nun versucht werden, die gleichzeitige Tätigkeit und das Zusammenspiel aller Mundteile während der Nahrungsaufnahme zu beschreiben.

Während der anatomischen Normallage (Ruhelage) berührt der Kopf das Oberflächenhäutchen nicht. Durch eine Kopfdrehung

download unter www.biologiezentrum.at

um 180° kommen die Mundteile mit ihm in direkte Berührung (Betriebslage). Es wird dadurch an den Berührungsstellen eingebuchtet und schmiegt sich dem borstentragenden Vorderrand beider Maxillen und den Mentumzähnen an. Auch die nach ventral konvex vorgebogenen Sichelborsten der Mandibel berühren das Oberflächenhäutchen. Bei der Tätigkeit der Mundteile spannt es sich als dreieckiges Feld zwischen den Maxillen aus und zwar so, daß die Vorderseite dieses dreieckigen Häutchens durch die Verbindungslinie zwischen den Enden der Maxillarpalpen gebildet wird. Seine mediane Spitze steht dem Mentumzahn gegenüber und ist an dieser Stelle am meisten gegen das Kopfinnere eingezogen. Besonders bei Fütterung mit der einzelligen Alge Chromulina Rosanoffi läßt sich der Weg der Nahrungsteilchen schön verfolgen. Bei binokularer Betrachtung und geeigneter Beleuchtung sieht man, daß alle Algen als kleine goldglänzende Pünktchen an der Stelle, wo sich die beiden Maxillen median am meisten nähern, in die Tiefe wandern, und zwar noch vor den Sichelborsten der Mandibeln. Das dreieckige Feld des Oberflächenhäutchens bildet aber keine ebene Fläche, sondern ist in der Medianlinie etwas vorgewölbt. Dies wird bewirkt durch die Bewegung der Borsten des Palatums, welche die wichtige Funktion haben, die seitlich einströmenden Nahrungsteilchen zuletzt in den Medianstrom zu bringen, wo sie von den distalen Enden der Palatumborsten erfaßt und in die Tiefe gezogen werden. Das Oberflächenhäutchen, welches sich den Palatumborsten und medianen Pinselhaaren äußerlich anschmiegt, wird im Raum vor den Maxillen in das Innere gezogen, sodaß die an und auf ihm haftenden Teilchen durch die Mandibelkämme erfaßt werden können. Es findet also nicht nur ein Abbürsten des Oberflächenhäutchens von unten her statt, sondern ein Hineinziehen des ganzen Oberflächenhäutchens, sodaß auch auf der Wasseroberfläche schwimmende Teilchen von den Mundteilen erfaßt werden.

Versuchen wir nun die Tätigkeit der Mundteile in ihrem Zusammenspiel und die Aufgabe der einzelnen Strukturen beim Festhalten und Weiterbefördern der heranströmenden Nahrungsteilchen zusammenzufassen. Die rasche rhythmische Bewegung der Labrumpinsel erzeugt einen Wasserstrom, welcher die oberflächliche Wasserschicht und mit dieser Nahrungsteilchen heranführt. Der Wasserstrom wird in seinem letzten, vor den Mundteilen gelegenen Abschnitt durch die Bewegung der Palatumborsten zu

download unter www.biologiezentrum.at

einem streng median gerichteten. Dadurch, daß die Haare der Labrumpinsel in einzelnen Schichten einwärts geschlagen werden, wird das Wasservolumen, das vor und zwischen den Pinseln liegt, durchgefegt. Die darin enthaltenen Nahrungsteilchen bleiben an den Haaren haften. Während des wirksamen Schlages der Pinselorgane werden im gleichen Tempo Mandibeln und Maxillen bewegt, welche aber nicht synchron mit den Pinseln arbeiten, sondern eine Phasendifferenz aufweisen, und zwar derart, daß die Mandibeln erst einwärts geklappt werden, wenn die Pinselorgane schon eingeschlagen sind. Diese sind aber schon wieder in der Phase der Vorstreckbewegung, bevor die Mandibeln ihre Einwärtsbewegung beendet haben (Abb. 11, *I*). Die Bewegungen erfolgen also gegensinnig. Nun wissen wir, daß die Mandibeln an ihrer medio-dorsalen Seite einen Kamm tragen, der bei ihrer Schließbewegung durch die Pinselhaare streicht (Abb. 11, *IV*). Die an und zwischen diesen haftenden Nahrungsteilchen werden dabei auf der oralen Seite der Mandibelkämme festgehalten. Wenn die Mandibeln ihre Einwärtsbewegung beendet haben, sind die Labrumpinsel schon wieder halb entfaltet. In dieser Phase der Bewegung wird der Epipharynxapparat durch Kontraktion der Lateralmuskel vorgeschoben und tritt jetzt den sich öffnenden Mandibeln in den Weg, sodaß die Zwischenräume der Mandibelkämme von den Klingenbosten gereinigt werden (Abb. 11, *II*). Die Nahrungsteilchen werden also vom Epipharynxapparat übernommen. Die über den Klingenborsten stehenden Wimperplatten desselben werden so bewegt, daß die Haare (Abb. 10 *b*, *Wi*) alle Teilchen gegen die Wand des Epipharynx schleudern. Nun schlagen die Pinsel einwärts, wobei der Epipharynxapparat zurückgezogen wird (Abb. 11, *III*, *IV*). Es folgt darauf die Einwärtsbewegung der Mandibeln, bei welcher der basale Stopfkamm derselben den Epipharynxapparat und die darunter anschließende beborstete Wand des Epipharynx abstreift (Abb. 11, *IV*, *I*). Die Nahrungsteilchen werden auf diese Weise ins Innere des Pharynx befördert. Die Mandibel führt also bei ihrer Schließbewegung zunächst zweierlei durch: erstens das Auskämmen der Pinselorgane mit den Mandibelkämmen und zweitens das Reinigen des Epipharynxapparates und Hineinbürsten der Nahrung in den Pharynx mittels des basalen Stopfkammes (Abb. 11, *IV*). Während der Tätigkeit der Mandibeln arbeiten die Maxillen synchron mit. Sie werden durch jene passiv mitgeöffnet,

download unter www.biologiezentrum.at

da sie eigener Öffnermuskel entbehren. Ihre Exkursion ist aber nicht so groß wie die der Mandibeln, da sie durch eine mediale Gelenkverbindung in ihrer Auswärtsbewegung begrenzt sind. Die Maxillen besitzen nur Schließmuskeln, welche sie geschlossen halten können, während die Mandibeln allein geöffnet werden. Die Maxille wird aber mittels eines Muskels, der ihr mediales Gelenk caudad zieht, nach innen geneigt (Abb. 11, *III*). Dadurch kommt es zu einer eigenartig schwingenden Bewegung der medialen Maxillenfläche. Da die Maxille früher in die Ausgangslage zurück-

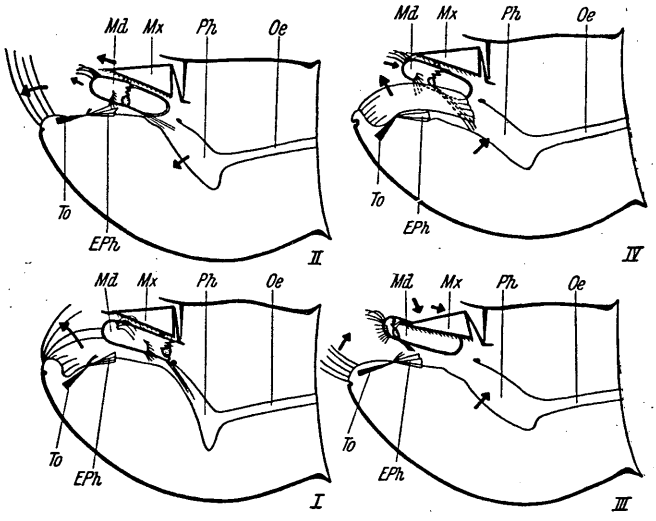


Abb. 11. Schema der Bewegung der Mundteile in vier Phasen. *I.* Mandibel geschlossen, Pinsel in Entfaltung. *II.* Öffnungsphase, Epipharynxapparat greift in den Putzkamm ein. Pinsel am Wendepunkt. *III.* Mandibel geöffnet, Pinsel und Maxille in Einwärtsbewegung. *IV.* Schließphase. Epipharynx zurückgezogen, der Putzkamm streicht durch die Pinsel und der Stopfkamm durch den Epipharynxapparat, die Zahnstangen streichen durch die Maxillarborsten. *EPh* = Epipharynxapparat, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *Oe* = Oesophagus, *Ph* = Pharynx, *To* = Tormae.

kehrt als die Mandibel, streicht die Mandibel während der Schließbewegung mit ihren Zahnstangen durch die Borstenflur an der inneren Maxillenseite und kehrt die darin verfangenen Teilchen heraus (Abb. 11, *IV*). Diese bleiben wahrscheinlich an der Vorderfront des Hypopharynxkomplexes haften und werden erst bei der nächstfolgenden Einwärtsbewegung der Maxille weiter nach innen

download unter www.biologiezentrum.at

gekehrt. Größere Nahrungsteilchen, die sich nicht auf den Pinselhaaren oder an der Maxille verfangen, werden durch die Palatumborsten median nach vorne gebracht und von den Sichelborsten der Mandibeln festgehalten, welche sie in die Tiefe ziehen. Die Teilchen geraten dadurch in die Schere zwischen Mandibelzahn und Mentumzahn, bzw. in die Quetschmühle zwischen Molarabschnitt der Mandibel und Seitenflächen des Hypopharynx und werden dort zerkleinert. Die mediale Maxillenfläche ist mit einwärts gerichteten Haaren besetzt und wirkt nun während ihrer Einwärtsneigung als Bürste, welche die am Hypopharynx haftenden Teilchen nach innen gegen die Pharynxöffnung schiebt.

Beobachtet man an einer fressenden Larve die Tätigkeit der Mundteile, so bemerkt man, daß von Zeit zu Zeit, meist unter Rückdrehung des Kopfes in die Normallage, ihre Bewegungsart sich ändert. Dieser geänderte Bewegungsmodus stellt einen Putz- und Reinigungsvorgang dar, an welchem man zwei Phasen unterscheiden kann: in der ersten werden die Pinsel rasch hin- und herbewegt, aber nicht wie sonst ganz weit vorgestreckt, sondern nur bis zum Maxillarpalpus. Sie streichen dabei bei geöffneter Mandibel mit ihren Spitzen am Vorderrand der Maxillen entlang und reinigen die Hakenborsten derselben. Nach etwa zehn bis fünfzehn Pinselschlägen folgt die zweite Phase des Reinigungsvorganges, bei welcher die Pinsel eingeschlagen bleiben, die Mandibeln dagegen rasch hin- und herbewegt werden. Diese kämmen jetzt die Pinsel und die Borstenflur an der Innenfläche der Maxillen durch. Die eingeschlagenen Pinsel bleiben aber nicht in Ruhe, sondern werden in sagittaler Richtung hin- und hergezogen, was den Eindruck einer Stopfbewegung erweckt; die Vorderenden der Pinsel stoßen dabei in den Pharynxeingang vor, was nicht direkt beobachtet werden kann, aber aus Querschnittspräparaten ersichtlich ist.

Wenn es auch nicht gelingt, sämtliche Strukturen und Anhänge der Mundgliedmaßen in ihren detaillierten Funktionen zu erklären, so ist es doch im wesentlichen möglich, den komplizierten Mechanismus der Mundteile aus ihrer Struktur, gegenseitigen Lagerung und Beweglichkeit verständlich zu machen.

Der Versuch, den Vorgang in einzelne Phasen zu zerlegen, würde folgendes Bild geben:

1. Labrumpinsel vorgestreckt (Ausgangslage).
2. Kopfdrehung um 180° (Betriebslage).

download unter www.biologiezentrum.at

3. Vortreten des Epipharynxapparates (Abb. 11, *I*), Öffnen der Mandibeln und Maxillen (Abb. 11, *II*).

4. Einschlagen der Pinsel und des Palatums, Zurücktreten des Epipharynxapparates, Öffnen des Pharynxeinganges, Einwärtsbewegen der Maxillen (Abb. 11, *III*).

5. Schließen der Mandibeln und Maxillen (Abb. 11, *IV*).

6. Vorstrecken der Pinsel und des Epipharynxapparates. Schließen des Pharynxeinganges (Abb. 11, *I*).

7. Öffnen der Mandibeln und Öffnen und Einwärtsbewegung der Maxillen.

8. Einschlagen der Labrumpinsel und des Palatums, Zurücktreten des Epipharynxapparates, Öffnen des Pharynxeinganges.

In der Normallage, die die Ruhestellung ist, zeigt die Ventralseite des Kopfes nach unten, die Labrumpinsel sind vorgestreckt. Während der ruckartigen Drehung des Kopfes werden die Antennen an den Kopf angelegt. Nach erfolgter Kopfdrehung stehen die Mundteile direkt mit dem Oberflächenhäutchen von unten her in Berührung, sodaß es sich eng an jene anschmiegt. In dieser Lage, „Betriebslage", beginnen die Mundteile zu arbeiten. Zuerst werden Mandibeln und Maxillen geöffnet. Während die Mandibeln offen sind, neigen sich die Maxillen nach innen und kehren mit ihrer medialen Fläche den Hypopharynxkomplex nach innen zu gegen den jetzt offenen Pharynxeingang ab. Die Borsten der Vorderkante der Maxille streichen über die Incisivi der Mandibeln. Dann folgt der wirksame Schlag der Labrumpinsel und des Palatums, gleichzeitig wird der Epipharynxapparat zurückgezogen. Es schließen sich Maxillen und Mandibeln. Während der Schließbewegung führen sie gleichzeitig das Durchkämmen der Labrumpinsel, Auskämmen der Maxilleninnenseiten und Reinigen des Epipharynxapparates durch. Während dieser Schließbewegung sind die Pinsel bereits in der Vorholphase begriffen. Sobald die Mandibeln ganz geschlossen sind, schließt sich auch der Pharynxeingang und der Epipharynxapparat tritt nasenartig aus der Wand vor, sodaß er sich den jetzt öffnenden Mandibeln in den Weg stellt und die Mandibelkämme durch die Borsten des Epipharynxapparates gereinigt werden. Nun erfolgt wieder das Einwärtsbeugen der Maxillen, das Einschlagen der Labrumpinsel und das Schließen von Maxillen und Mandibeln usf.

download unter www.biologiezentrum.at

Der Weg eines Nahrungsteilchens ist demnach folgender: Labrumpinsel — Mandibelkamm — Epipharynxapparat — Mandibelstopfkamm — Pharynx. Oder: Innenfläche der Maxillen — Zahnstangen — Hypopharynxkomplex — Maxille — Pharynx. Bei größeren Teilchen: Mandibelsichelborsten — Incisivi — Hypopharynxkomplex — Maxille — Pharynx. Diese Trennung des Beförderungsweges von Nahrungsteilchen verschiedener Größe wird uns sofort verständlich, wenn wir überlegen, daß die feine Kammstruktur durch grobe Teilchen in ihrer Tätigkeit nicht nur gehemmt, sondern auch beschädigt würde.

Aus den Strukturen der Mandibelanhänge, besonders des mediodorsalen Putzkammes und der Beborstung der Maxillen hat man schon früher ganz allgemein auf ihre Funktion als Kehr- und Reinigungsvorrichtung geschlossen. Eine Analyse der Mundteilemechanik, wie sie in der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurde, ist meines Wissens bei eucephalen Dipterenlarven überhaupt noch nicht versucht worden. Wurde früher die Aufgabe der Mandibeln richtig gedeutet, so ist die Funktion der Maxillen und der Sklerite des Epipharynx bisher überhaupt nicht oder unrichtig dargestellt worden. Ebensowenig wurde die Bedeutung des Hypopharynxkörpers in seiner Funktion als Antagonist der Mandibeln richtig erkannt. Dies wahrscheinlich deshalb, weil man annahm, daß beide Mandibeln so wie bei der Mehrzahl der Insekten mit kauenden Mundteilen gegeneinander arbeiten. Wir haben aber gesehen, daß die Mandibeln mit ihren Kauabschnitten einander nicht berühren, sondern gegen den Hypopharynx wie gegen einen Amboß hämmern.

13. Der Pharynx.

(Abb. 12, Abb. 13, Abb. 14).

Im Laufe der Untersuchung hat sich herausgestellt, daß nicht nur die Mundgliedmaßen bei der Nahrungsaufnahme, das heißt beim Festhalten der herangeführten Nahrungsteilchen eine Rolle spielen, sondern daß daneben auch der Pharynx beteiligt ist. Um das Ergebnis vorwegzunehmen, sei schon jetzt gesagt, daß der Pharynx als Filterpumpe arbeitet. Während der rhythmischen Tätigkeit der Mundteile führt er im gleichen Tempo Pumpbewegungen aus, wobei die jeweils eingesogene Wassermenge beim Auspressen durch seitlich im Pharynx eingebaute Filterkämme von

download unter www.biologiezentrum.at

mitgeführten kleinsten Nahrungsteilchen befreit wird. Diese Arbeitsteilung zwischen Mundteilen und Pharynx wird uns unter der Annahme erklärlich, daß der Mechanismus der Mundteile nicht alle Partikel aus dem Nahrungswasser herausfischen kann, sondern nur solche bis zu einer gewissen unteren Größe. Feinere werden durch die Filterkämme des Pharynx festgehalten.

Der in seinem Anfangsteil trompetenartig erweiterte Pharynx geht am Grunde in den röhrenförmigen Ösophagus über (Abb. 3, Abb. 2 *b*). Er zieht von der in der Tiefe der Präoralhöhle gelegenen Pharynxöffnung schräg nach dorsal, sodaß er mit dem in der Körperlängsachse verlaufenden Ösophagus einen stumpfen Winkel bildet (Abb. 3, Abb. 7 *d*). Die Ränder der Pharynxöffnung sollen als obere (dorsale) und untere (ventrale) Pharynxlippe bezeichnet werden. Die obere bildet die Grenze zwischen Epipharynx und Pharynxdach, die untere diejenige zwischen Hypopharynx und Pharynxboden. Die untere Lippe befestigt den Pharynx am Endoskelett der Schädelkapsel. Der Mittelteil ist am hinteren Abfall des sklerotisierten Hypopharynxkörpers, ihre Seitenteile an den Versteifungsleisten befestigt. Beim Schließen der Pharynxöffnung treffen also Epi- und Hypopharynx in einer Linie aufeinander (Abb. 12 *b*), welche zufolge der Anheftung der unteren Pharynxlippe am Endoskelett einen breit V-förmigen Verlauf nimmt. Der Verschluß der Pharynxöffnung ist aber kein vollständiger, da sie in den seitlichen Winkeln jederseits durch eine U-förmige medial offene Chitinspange (Abb. 13, 12 *b*) wie durch eine elastische Feder offen gehalten wird. Ob diese bogenförmigen Chitinstücke mit den

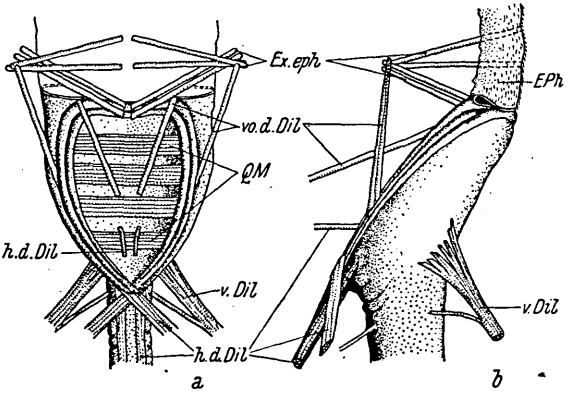


Abb. 12. Pharynx, Totalansicht. *a*) von dorsal, *b*) von lateral. *EPh* = Epipharynxwand, *Ex.eph* = Extensores epipharyngei, *h.d.Dil* = hintere dorsale Dilatatoren, *QM* = Quermuskelbänder, *v.Dil* = ventrale Dilatatoren, *vo.d.Dil* = vordere dorsale Dilatatoren.

download unter www.biologiezentrum.at

sogenannten Fulturae oder Suspensoria homolog sind, kann ich nicht entscheiden, ich halte es aber für wahrscheinlich. Sie entspringen von den Versteifungsleisten des Endoskeletts (Abb. 2 *b*, S. 181), also an der seitlichen Anheftungsgrenze der unteren Lippe und ziehen zur oberen, wo sie mit den Chitinbogen der Filterkammbasen, bzw. dem Pharynxdach in Verbindung treten (Abb. 2 *b*, S. 181).

Das Öffnen des Pharynxeinganges geschieht vor allem durch Heben der Epipharynxwand bei Kontraktion der dorsalen Pharynxdilatatoren (Abb. 3, Abb. 12, *d. Dil*). Dabei wird die obere Pharynxlippe schräg nach vorne oben gehoben. Die untere Pharynxlippe bleibt infolge ihrer Anheftung am Endoskelett in ihrer Lage fixiert.

Das Pharynxdach stellt eine flache Deckplatte von breit-herzförmigem Umriß dar (Abb. 2 *b*, Abb. 12 *a*), wobei der gerundete vordere Abschnitt die obere Pharynxlippe bildet. Diese Deckplatte ist in ihrem vorderen Teil stärker chitinisiert und besitzt deshalb eine gewisse Elastizität und Festigkeit. Parallel zum Seitenrand der Deckplatte und unmittelbar unter ihr verlaufen jederseits drei Filterkämme (Abb. 12, Abb. 13). Diese Kämme stehen in der Seitenwand des Pharynx und stellen kutikulare Differenzierungen dar. Die Kammbasen, als stärker chitinisierte Bogen erkennbar, verlaufen in der Wand des Pharynx, während die Kammflächen unter verschiedenem Winkel gegen das Innere geneigt sind. Die hinteren Enden der Filterkämme sind einander genähert und gegen den Pharynxboden geneigt.

Die Muskulatur des Pharynx ist entsprechend den Anforderungen der rhythmisch und im Tempo der Pinselschläge erfolgenden Bewegungen überaus kompliziert. Bei der Erweiterung des Pharynx durch Heben des Pharynxdaches und gleichzeitiges Senken des Pharynxbodens wird Wasser eingesaugt, bei der darauffolgenden Filtrationsphase ausgepreßt und zwar durch Verengung des Pharynxlumens. Dabei wird das Pharynxdach in der Mediane nach unten durchgebogen, sodaß seine Bewegung mit einer Einfaltung verglichen werden kann. Die Basen der Filterkämme, welche ein gegen den Ösophagus zu offenes U bilden, werden dabei mit ihren Schenkeln einander fast bis zur Berührung genähert.

Der Pharynx besitzt eine kräftige Ringmuskelschicht, ein Paar kräftiger ventraler (Abb. 3, Abb. 12 *b*, *v. Dil*) und fünf Paare

download unter www.biologiezentrum.at

dorsaler (*d. Dil*) Dilatatoren, sowie vier querverlaufende Muskelbänder am Pharynxdach (Abb. 12 *a*, *QM*). Während die Ringmuskulatur eine Einengung des ganzen Vorderabschnittes bewirkt, dienen die vier querverlaufenden Muskelbänder dem Einfalten des Pharynxdaches. Indem sie die Ränder desselben, bzw. die Kammbasen gegen die Mittellinie hin zusammenziehen, biegt sich der unter ihnen befindliche Teil des Pharynxdaches nach unten gegen den Pharynxbodden durch. Als Antagonisten dieser Quermuskelbänder wirken die dorsalen Pharynxdilatatoren und die Exten-

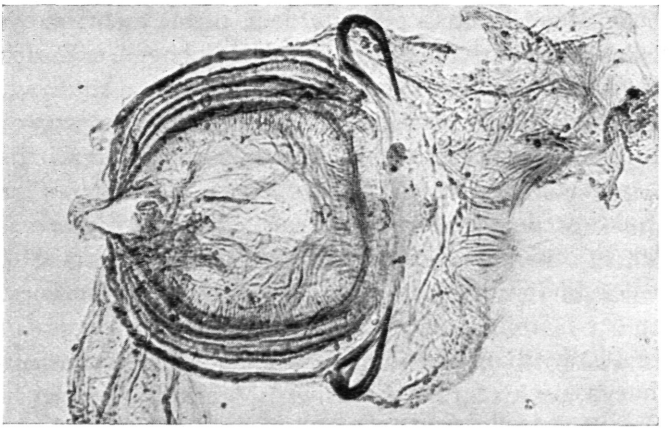


Abb. 13. Mikroaufnahme des Pharynx (Exuvie, nur die Chitinteile). Präparat leicht gequetscht und dadurch verbreitert erscheinend. Die seitlichen Pharynxlippenspangen sind deutlich sichtbar. 160mal vergr.

soren des Epipharynx. Die Extensoren sind gleichzeitig die Öffner des Pharynxeinganges. Die dorsalen Dilatatoren kann man in vordere und hintere trennen. Das vordere Paar derselben setzt seitlich am Vorderrand der Deckplatte an und zieht steil nach hinten zum Kopfdach. Es bewirkt bei Kontraktion ein Hochziehen der Deckplatte und gleichzeitiges Öffnen des Pharynxeinganges. In der Mitte des Seitenrandes des Pharynxdaches setzt ein weiteres Paar von Muskeln an, das so wie die Extensoren des Epipharynx nach den Seitenteilen des Rostrums zieht und bei Kontraktion ein Heben der Seitenteile der Deckplatte hervorruft. Von den drei Paaren der hinteren Dilatatoren ist zunächst ein Paar von zarten Muskelbändern zu erwähnen, die median auf dem rückwärtigen Teil der Deck-

download unter www.biologiezentrum.at

platte selbst entspringen und zum Kopfdach ziehen (Abb. 12 *a*, Abb. 3). Dieser Muskel unterstützt das Heben der Deckplatte, welche schon zufolge ihrer chitinigen Elastizität das Bestreben hat, gestreckt und flach zu bleiben. Ein Paar kräftiger Dilatatoren zieht vom Hinterende der Filterkämme aus parallellaufend zum Kopfdach und setzt im caudalen Winkel des Frontoclypeus an (Abb. 12, Abb. 7 *c*). Am auffälligsten ist das letzte Paar dieser Muskel, welches sich nahe dem Pharynxhinterrand überkreuzt (Abb. 12 *a*). Diese Muskelkreuzung kommt dadurch zustande, daß der an den rechten Kammenden inserierende Muskel nach links und der entsprechende Muskel der Gegenseite nach rechts zieht; sie verlaufen in der gedachten Verlängerung der Kammbogen und ziehen zum hinteren Seitenrand des Frontoclypeus.

Eine genaue und detaillierte Analyse der Wirkung und Aufgabe all dieser Muskel ist nicht möglich, doch dürfen wir mit Recht annehmen, daß sie alle im Zusammenhang mit der Pump- und Filterfunktion des Pharynx stehen. Die verschiedene Zugrichtung der einzelnen Muskelbündel bewirkt neben dem Heben und Senken des Pharynxdaches wahrscheinlich auch eine verschiedene Stellung der Kämme während dieser Tätigkeit.

Der Pharynx arbeitet ähnlich wie eine Membranpumpe, wobei das Pharynxdach der beweglichen Membran vergleichbar ist. Durch das Einbiegen des Pharynxdaches nach innen wird der Binnenraum des becherförmigen Pharynxabschnittes in seinem mittleren Teil bedeutend verkleinert. Bei Verschluß der Pharynxlippen wird das Wasser in die nischenartigen Seitenräume des Pharynx gedrängt und muß durch die offenbleibenden Lippenwinkel vorne wieder ausströmen. In diesem Zusammenhang ist noch hervorzuheben, daß die Wand des Epipharynx seitlich über den Spangen der Pharynxlippen eingebuchtet erscheint (nur aus Schnittpräparaten ersichtlich, Abb. 10 *c*, *Eph*). Es entsteht dadurch zwischen Mandibelinnenfläche und Epipharynxwand ein Abzugskanal für das aus dem Pharynx austretende Speisewasser. Das Wasser strömt dann in den Raum zwischen den Seitenteilen des Rostrums und der Antennen seitlich vom Kopf in die Tiefe. Durch Heben des Pharynxdaches wird der Pharynx wieder erweitert und das Wasser strömt durch den geöffneten Pharynx ein.

Bei Fütterungsversuchen mit pulverisiertem Karmin konnte ich mich wiederholt durch unmittelbare Beobachtung von der

download unter www.biologiezentrum.at

Filterfunktion der Pharynxkämme überzeugen. Die unmittelbare Beobachtung war zunächst nur an Culexlarven möglich, da diese während der Nahrungsaufnahme eine anatomisch normale Kopfhaltung einnehmen und weniger stark pigmentiert sind als die Anopheleslarven und daher einen Einblick in die Kopfkapsel von dorsal her zulassen. Ich fütterte Culexlarven in Embryoschalen, die mit einer Aufschwemmung von fein pulverisiertem Karmin beschickt waren. Sie pinseln dabei nicht nur die schwebenden Karminteilchen ein, sondern wirbeln auch das am Boden und den schrägen Seitenwänden abgesetzte Karmin auf. Bei dieser Tätigkeit kommen die Tiere mit dem Kopf des öfteren in eine solche Lage, daß man an einer Stelle der dorsalen Kopfkapselwand einen Einblick in das Innere gewinnt und so die Tätigkeit des Pharynx beobachten kann. Später beobachtete ich auch frisch gehäutete und deshalb noch weniger stark pigmentierte Anopheleslarven bei dieser Tätigkeit. Der Pharynx vollführt im gleichen Tempo der Pinselbewegung Einfaltungen, die man deutlich sehen kann. Dabei ist gut erkennbar, daß sich das aus dem Nahrungswasser gewonnene Karmin in den Seitennischen des Pharynx in bogigen Streifen ansammelt und zwar zuerst blaßrötlich und später, gegen Ende einer Filtrationsperiode, immer stärker rot werdend. Waren die Pharynxkämme eine zeitlang als Filterflächen wirksam, so macht der Pharynx eine über das normale Maß hinausgehende starke Einfaltung und durch einen nicht näher verfolgbaren Vorgang wird alles Karmin plötzlich aus den den Seiten des Pharynx entfernt und erscheint nun als kleines Klümpchen am Pharynxgrund, gerade über dem Eingang des Ösophagus, durch den es dann weiterbefördert wird.

Um mich auch bei Anopheles eindeutig von der Filterfunktion der Pharynxkämme zu überzeugen, tötete ich einige Larven, die schon eine zeitlang (mehrere Sekunden) Karmin filtriert hatten, rasch durch Dekapitieren, sezierte den Pharynx unter dem Binokular heraus und untersuchte ihn dann unter dem Mikroskop. Auch am herauspräparierten Pharynx war, wenn man nur den richtigen Zeitpunkt der Unterbrechung des Filtrationsprozesses getroffen hatte, deutlich zu sehen, daß die feinen Karminteilchen größtenteils an den seitlichen Kämmen hafteten. Dabei war aber auffällig, daß mehrmals nur ein Kamm mit Karminkörnchen belegt war, die beiden anderen jedoch frei von Teilchen waren. Die Filterfunktion der Pharynxkämme steht außer Zweifel. Eine große

download unter www.biologiezentrum.at

Schwierigkeit besteht allerdings darin, wie man sich ihre Stellung während des Filtrationsprozesses vorzustellen hat. Da die Kämme an verschiedenen Schnittpräparaten nur sehr unklar oder kaum sichtbar waren, konnte auch aus diesen kein Anhaltspunkt für ihre Stellungsmöglichkeiten gewonnen werden. Es ist jedoch die Annahberechtigt, daß die Filterkämme während ihrer Funktion an den Seitenwänden des Pharynx so stehen, daß sie einen in der Mitte gelegenen Raum von den seitlichen Abzugsnischen trennen. Während der Einfaltung des Pharynxdaches, also im Zeitpunkt des Auspressens des teilchenführenden Wassers aus dem Mittelraum, müssen die Pharynxkämme eine solche Stellung haben, daß sie als trennende Filterflächen wirksam sind. Das teilchenfreie Abzugswasser wird auf der anderen Kammseite durch die Seitennischen des Pharynx nach außen geleitet. Den Reinigungsvorgang der Kämme stelle ich mir so vor, daß sich die unter verschiedenen Winkeln nach innen geneigten Pharynxkämme mit ihren Zähnen verschränken. Beim Hochziehen der Pharynxränder während der starken Einfaltung werden die tiefer liegenden Kämme durch den dorsal gelegenen Pharynxkamm gereinigt. Die an den unteren Kämmen haftenden Teilchen werden durch den oberen Kamm gegen die Mitte des Pharynx geschoben.

Bei weitgeöffnetem Pharynx liegen die Kämme der Pharynxwand dicht an, sodaß sie durch vorbeigleitende größere Nahrungsbrocken nicht verletzt werden können. Während eines Schlingaktes sind die Kämme außer Funktion gesetzt. Ob sie aber während der normalen Tätigkeit der Mundteile und des Pharynx immer als Filter arbeiten, ist nicht ohneweiteres feststellbar.

Die bei einer Filtrationsphase abströmende Wassermenge ist nicht sehr groß. Beachtet man jedoch die rasche Folge der Pharynxkontraktionen, so muß man annehmen, daß ein nahezu kontinuierlicher Wasserstrom durch die Seitenlücken der Pharynxöffnung ausströmt. Die bei einer Pumpphase eingesaugte Wassermenge ist jedenfalls kleiner als die durch einen Pinselschlag herangeführte. Ein Teil des herangeführten Wassers muß also, ohne in Pharynx zu gelangen, wieder abströmen, und zwar fließt es seitlich vom Rostrum aus und trifft dabei mit dem aus dem Pharynx ausströmenden Wasser zusammen. Es entsteht dadurch ein seitlich vom Kopf weg in die Tiefe ziehender Wasserstrom, der sich bei Fütterungsversuchen mit Tusche gut beobachten läßt.

download unter www.biologiezentrum.at

Die Pharynxkämme sind mir schon bei einer der ersten mikroskopischen Untersuchungen von Larvenexuvien aufgefallen, aber erst im Zusammenhang mit den beschriebenen Lebendbeobachtungen und dem Studium der Pharyxmuskulatur an Sektions- und Schnittpräparaten kam ich zur Überzeugung, daß der Pharynx einen außerordentlich fein arbeitenden Pumpenfilterapparat darstellt. Die Abstände zwischen den einzelnen Filterkammzähnen betragen 1,5 μ (Abb. 14). Die Anopheleslarven können also Teilchen bis zum Durchmesser von 1,5 μ aus dem Nahrungswasser abfiltrieren. Da die Filterkämme nicht nach jeder Filtrationsphase, sondern erst nach einer gewissen Anzahl solcher gereinigt werden,

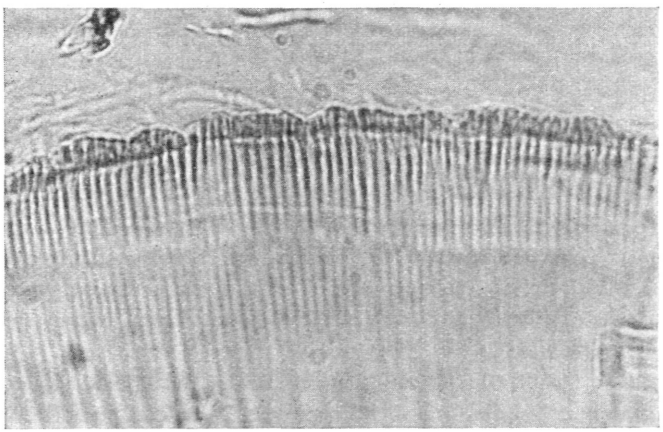


Abb. 14. Teilstück eines Filterkammes aus dem Pharynx. 1300mal vergr.

kann man annehmen, daß gegen Ende einer Filtrationsperiode die Kämme schon zum Teil durch Partikel verstopft sind und dann noch weit kleinere Teilchen festhalten können.

Naumann (1924) teilt die Wassertiere nach der Art ihres Nahrungserwerbs in verschiedene Gruppen. Nachdem wir erkannt haben, daß die Anopheleslarve im Pharynx eine Pumpenfilteranlage besitzt, können wir nach der *Naumann*schen Einteilung diese zu der Gruppe der aktiven Filtratoren rechnen. *Naumann* definiert diese als „Tiere, welche das sie umgebende Wasser in Strömung versetzen und sodann den Wasserstrom auf sein Gesamtseston filtrieren.“ Nach der Unterteilung in mobile und sessile aktive Filtratoren zählt Anopheles zu den ersteren. Als Beispiel für einen sessilen passiven Filtrator sei die Larve von Simulium erwähnt, die am Grunde rasch fließender

download unter www.biologiezentrum.at

Gewässer festsitzt und einen als Filter wirksamen Fangfächer der Strömung entgegenhält.

In diesem Zusammenhang ist es nicht uninteressant, einiges über die Art der Nahrung der Anopheleslarve zu sagen. Es wurde schon in einem früheren Abschnitt erwähnt, daß die Larven von Anopheles keine Nahrungsauswahl in Bezug auf Genießbares und Ungenießbares treffen. Was die Ausnützung der Nahrung betrifft, so möchte ich auf die Ausführungen *Naumanns* hinweisen: „Es ist ja im Voraus sehr wahrscheinlich, daß ein wahlloser Nahrungserwerb mit einer schlechten Ausnützungstechnik kombiniert wird, daß somit nicht wählende Tiere vor allem auf einen ausgedehnten Massenbetrieb, aber mit einer geringen Ausnützungstechnik ausgerüstet sind." *Howland* (1930) hat in diesem Zusammenhang erwähnenswerte Untersuchungen über die Algennahrung der Mückenlarven angestellt und gefunden, daß die Algen meist sehr unvollständig verdaut werden, und daß verschiedene Algen von den Verdauungssäften verschieden stark angegriffen werden. Die Algen seien für die Mückenlarven eine mehr oder minder gute Zusatzkost (Balance), aber keine spezielle Nahrung.

Trager (1936) hat mit Larven von Aedes aegypticus Wachstumsversuche angestellt. Sie entwickeln sich nach seinen Angaben in sterilen Nährlösungen, welche neben echt gelösten Nahrungsstoffen (Kasein, Hefe, Leberextrakte) auch Salze ($CaCl_2$) enthielten, bis zum vierten Larvenstadium.

Hinman (1930/32) züchtete die Larven von Aedes in Berkefeldfiltraten, die aus den natürlichen Wohngewässern der Larven gewonnen wurden. Sie blieben in solchen filtrierten Lösungen elf Tage am Leben und erreichten das zweite Larvenstadium.

Shipitsina (1930) arbeitete in Anopheleslarven und erhielt ähnliche Resultate wie *Hinman*. Da die Larven aber nur ein kurz andauerndes Wachstum zeigten, schließt sie, daß organische Kolloide bei der Ernährung zwar mitspielen, aber in der Hauptsache doch geformte Nahrung notwendig ist. Sie stellte weiterhin fest, daß die Larven Silberkolloidteilchen mit 20 μμ Durchmesser noch abfiltrieren können, nicht aber solche von gelöster Stärke mit 5 μμ Durchmesser.

Howland (1930) hat gezeigt, daß gelöste Farbstoffe aus der umgebenden Flüssigkeit in den Darmtrakt der Larve gelangen und hier absorbiert werden. Es ist möglich, daß auch gelöste Nahrungsstoffe den gleichen Weg nehmen können.

Wigglesworth (1933) stellte fest, daß Salze aus dem umgebenden Medium in die Analkiemen eindringen, daß sie aber die Zellen nicht in der Richtung zur Haemolymphe passieren können.

Wir haben erfahren, daß Anopheleslarven mit ihrem pharyngealen Filterapparat Teilchen bis zu 1.5 μ abfiltrieren können. Das Problem des Nahrungserwerbs ist damit keineswegs erschöpft. Die Frage der Nahrungsaufnahme bei

download unter www.biologiezentrum.at

Wassertieren ist besonders durch *Pütter* (1907) aufgerollt worden, der auch eine parenterale Nahrungsaufnahme von gelöster organischer Substanz, besonders durch die respiratorischen Oberflächen, für viele Wassertiere annimmt.

Lassen wir die Möglichkeit einer parenteralen Nahrungsaufnahme bestehen, so ist sie doch nicht eindeutig bewiesen. Für die Gewinnung feinster Nahrungsteilchen sind die mechanischen Voraussetzungen vorhanden, und zwar in dem feinen Mechanismus der Bürsten- und Kammapparate der Mundteile und in der Ausbildung der pharyngealen Filteranlage.

Zusammenfassung.

Die Larven von Anopheles sind typische Bewohner des Oberflächenhäutchens, und zwar hyponeustonische Formen. Nach der Art ihres Nahrungserwerbs zählen sie zu den aktiven Filtratoren im engeren wie im weiteren Sinn. Sie erzeugen durch rasche Bewegungen ihrer Mundteile einen oberflächlichen, zur Mundöffnung ziehenden Wasserstrom, aus dem sie das darin herangeführte Neuston durch verschiedene Kamm- und Bürstenapparate der kompliziert zusammenarbeitenden Mundteile herausfischen, bzw. mittels eines pharyngealen Filterapparates abfiltrieren.

In der Ruhestellung der Larve zeigt die Ventralseite des Kopfes nach unten, die Labrumpinsel werden vorgestreckt getragen. Beginnt die Larve zu fressen, so dreht sie den Kopf ruckartig um 180 Grad in den Nacken und bringt ihn dadurch in die Betriebslage, bei welcher die Mundteile das Oberflächenhäutchen von unten her berühren. Unmittelbar darauf beginnen die Mundteile und die Pharynxfilterpumpe mit der beträchtlichen Geschwindigkeit von 180—240 Schließ-, bzw. Pumpbewegungen pro Minute zu arbeiten. Die Bewegung der Labrumpinsel erfolgt von schräg vorne außen nach median-innen und erzeugt einen kontinuierlichen, zur Präoralhöhle führenden Wasserstrom, der durch die in der Sagittalebene bewegten Borsten des Palatums streng median gerichtet wird. Die paarigen Mundgliedmaßen, Mandibeln und Maxillen, öffnen und schließen sich im gleichen Tempo, aber in ihrer Bewegung gegenüber den Labrumpinseln um eine Bewegungsphase verschoben, sodaß die Mandibeln sich erst schließen, wenn die Labrumpinsel schon eingeschlagen sind, bzw. die Vorholphase einsetzt. Durch dieses Zusammenspiel von Labrumpinseln, Mandibeln und Maxillen

download unter www.biologiezentrum.at

werden die herangeführten Nahrungsteilchen festgehalten. Die an und zwischen den Pinselhaaren und den Maxillenborsten haftenden Partikel werden bei der Schließbewegung der Mandibeln aus den Pinselhaaren durch einen Kammapparat und aus der Maxilleninnenfläche durch die Zahnstangen herausgekehrt. Bei der Öffnungsbewegung der Mandibeln werden die Nahrungsteilchen durch den aus steifen Borsten und Wimperplatten bestehenden Epipharynxapparat aus den Mandibelkämmen herausgekämmt und bei der folgenden Schließbewegung durch einen basalen Stopfkamm der Mandibel in den Pharynx hineingebürstet. Die Teilchen, die von den Zahnstangen aus den Maxillenborsten herausgelöst wurden, kommen gegen den Hypopharynxkomplex und werden bei der Einwärtsbewegung der Maxille nach innen gegen den offenen Pharynxeingang geschoben. Größere Nahrungsbrocken werden von den vier großen und an der Mandibel beweglich eingelenkten Sichelborsten beim Mandibelschluß in die Tiefe der Präoralhöhle gezogen und geraten unter den Kauabschnitt der Mandibeln. Dieser bildet zusammen mit dem stark chitinisierten Mentumzahn eine Schere, bzw. im Zusammenwirken mit dem Hypopharynxkomplex eine Art Quetschmühle, die in ihrem inneren Abschnitt aus rauhen Flächen besteht, nämlich dem Molarteil der Mandibel und den warzigen Schrägflächen des Hypopharynxkörpers. Bei geöffneten Mandibeln wird die zunächst ebenfalls geöffnete Maxille nach einwärts gezogen, sodaß ihre beborstete Medianfläche die am Hypopharynx verbliebenen Teilchen nach innen schiebt; ihre an der medianen Vorderecke stehenden Borsten streichen dabei über die Unterseite der Incisivi der Mandibeln. Es besteht also ein wechselseitiges Zusammenspiel von Mandibeln und Maxillen, wobei die Mandibeln bei ihrer Schließbewegung die Maxilleninnenflächen reinigen, die Maxillen aber bei geöffneten Mandibeln die Mandibelincisivi abbürsten.

Der in seinem Vorderabschnitt trompetenartig erweiterte Pharynx arbeitet während der Tätigkeit der Mundteile als Filterpumpe. Durch Vergrößerung des Pharynxlumens, welches durch Abheben des Pharynxdaches vom Pharynxboden zustandekommt, wird Wasser eingesaugt. Beim darauffolgenden Durchbiegen des Daches gegen den Boden wird das Lumen wieder verengt und Wasser ausgepreßt, welches dabei die an den Seitenwänden des

download unter www.biologiezentrum.at

Pharynx stehenden Filterkämme passieren muß, wobei es von den mitgeführten Teilchen befreit wird.

Als wesentlichste Ergebnisse der Untersuchung können angeführt werden: die Erkenntnis, daß die Mandibeln nicht gegeneinander, sondern gegen einen mehr oder minder feststehenden Teil, nämlich das ins Innere der Kopfkapsel verlagerte Verschmelzungsprodukt der Reste der zweiten Maxille und des Hypopharynx arbeiten, die Feststellung, daß der Epipharynxapparat einen integrierenden Bestandteil des komplizierten Mechanismus der Mundteile darstellt und im weiteren der Nachweis des Pharynx als einer Pumpenfilteranlage, welche Nahrungsteilchen bis zu einer Größe von 1,5 μ aus dem Nahrungswasser herausfiltriert.

Literatur.

Becker, R.: (1910), Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jb. Abt. Anat., Vol. 29. — *Bischoff, W.:* (1922), Über die Kopfbildung der Dipterenlarven I. Arch. Naturg. Abt. A, Vol. 88. — *Ders.:* (1924), Über die Kopfbildung der Dipterenlarven III. Arch. Naturg. Abt. A, Vol. 89. — *Blanchard, R.:* (1905), Culex pipiens larva as an internal Parasite. Bull. Soc. Zool. France, Vol. 16. — *Ders.:* (1905), Les Moustiques, histoire naturelle et médicale. Paris. — *Brauer, F.:* (1883), Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien III. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, Vol 47. — *Fortner, G.:* (1937), Zur Ernährungsfrage der Simuliumlarve. Z. Morph. Ökol. Tiere, Vol. 32. — *Geitler, L.:* (1943), Zur Kenntnis der Bewohner des Oberflächenhäutchens einheimischer Gewässer. Biol. gen., Vol. 16. — *Giles, G. M.:* (1902), A Handbook of the Gnats or Mosquitos. London. — *Goetghebuer, M.:* (1925), Contribution à l'étude de Praemandibules chez les Larves des Diptères némoceres. Encyclop. Entomol., Diptera I, Vol. 3. — *Grünberg, K.:* (1907), Die blutsaugenden Dipteren. Jena. — *Hendel, F.:* (1936—38), Diptera. Kükenthal, Hdb. Zool., Insecta, Vol. 4., 2. Hälfte, 2. Teil. — *Hinman,* N.: (1932), The role of solutes and volloids in the nutrition of anopheline larvae. Am. Journ. Trop. Med., Vol. 12. — *Holmgren, N.:* (1904), Morphologie des Kopfes der Chironomuslarve. Z. wiss. Zool., Vol. 76. — *Howard, L., O., Dyar* and *Knab:* (1912), The mosquitoes of North and Central America and the West Indies. 4. Bde. Washington. — *Howland, L. J.:* (1930), The nutrition of mosquito larvae, with special reference to their algal food. Bull. Ent. Res., Vol. 21. — *Ivanova, L. W.:* (1940), The influence of temperature on the behaviour of the Anopheles maculipennis larvae. Med. Parasitol. Vol. 9. — *Johannsen, O. A.:* (1903), Aquatic nematocerous Diptera. Z. Insektenbiol. Vol. 6. — *Karny, H.:* (1934), Biologie der Wasserinsekten. Wien. — *Lang, W. D.:* (1920), A Handbook of British Mosquitoes. London. — *Marshall, J. F.:* (1938), The British Mosquitues. London. — *Martini, E.:* (1929), Culicidae. Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region. Lfg. 33. —

download unter www.biologiezentrum.at

Ders.: (1941), Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Jena. — *Meijere, de, J. C. H.:* (1917), Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen. Zool. Jb. Abt. Syst., Vol. 40. — *Meinert, F.:* (1886), De eucephale myggelarver. Vidensk. Selsk., Vol. 6, Raekke, naturvidensk. og. mathem. Afd. III. 4. — *Miall, L. C.:* (1903), The natural history of aquatic insects. London. — *Mitchell, E.:* (1907), Mosquito Life. New York and London. — *Naumann, E.:* (1923), Notizen zur Ernährungsfrage der limnetischen Fauna. Ark. Zool. Vol. 16. — *Nuttal, G.* and *Shipley, A.:* (1901), Studies in Relation to Malaria II, III. Journ. Hyg., Vol. 1. — *Prell, H.:* (1917), Biologische Beobachtungen in Anopheles in Württemberg. Z. Insektenbiol., Vol. 13. — *Pütter, A.:* (1909), Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena. — *Raschke, W.:* (1887), Die Larve von Culex nemorosus. Arch. Natg. Abt. A, Vol. 53. — *Schiner, J. R.:* (1862—64), Fauna austriaca. Die Fliegen (Diptera). Wien. — *Shipitsina, G. K.:* (1930), The role of organic colloids in the nutrition of larvae of Anopheles maculipennis. Bull. Inst. Rech. Biol. Perm, Vol. 7. — *Snodgrass, R. E.:* (1935), Principles of Insect Morphology. New York and London. — *Storch, O.:* (1924), Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. Erg. Fortschr. Zool., Vol. 6. — *Tänzer, E.* (1921), Morphogenetische Untersuchungen und Beobachtungen an Culicidenlarven I. Arch. Natg. Abt. A, Vol. 87. — *Theobald, F. A.:* (1901—10), A Monograph of the Culicidae. British Mus. London, Vol. 1—5. — *Thienemann, A.:* (1909—10), Orphnephila testacea Macq. Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna hygropetrica. Ann. Biol. lac., Vol. 4. — *Thomson, M. T.:* (1905), Alimentary Canal of the Mosquito. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 32. — *Trager, L.:* (1936), The utilisation of solutes by Mosquito larvae. Biol. Bull., Vol. 71. — *Varga, L.:* (1933), Wandelweg und heutiger Stand der Pütter'schen Theorie. Arch. Hydrobiol., Vol. 26. — *Vimmer, A.:* (1912), Über den Hypopharynx einiger Dipterenlarven aus der Unterordnung Orthorapha. Bibl. Soc. Entomol., Vol. 27. — *Weismann, A.:* (1864), Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig. — *Wesenberg-Lund, C.:* (1920—21), Contribution to the Biology of the Danish Culicidae. Kgl. D. Vid. Selskr. Skr. Math.-nat. Afd. (8). — *Ders.:* (1943), Biologie der Süßwasserinsekten, Berlin—Wien. — *Weyer, F:* (1942), Medizinisch wichtige Insekten. XII. Bestimmungsschlüssel für die Anopheles-Weibchen und -Larven in Europa, Nordafrika und Westasien. Dtsch. Tropenmed. Z., Vol. 46. — *Wigglesworth, V. B.* (1933), The function of the anal gills of mosquito larva. Journ. Exp. Biol., Vol. 10. — *Zavřel, J.:* (1931), Prämandibeln einiger Dipterenlarven. Archivio Zool. Ital. Padova, Vol. 16.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Zoologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: 02

Autor(en)/Author(s): Schremmer Friedrich (Fritz)

Artikel/Article: Morphologische und funktionelle Analyse der Mundteile und des Pharynx der Larve von Anopheles maculipennis Meig. 173-222