

(Zoologisches Institut der Universität Wien.)

Bau und Funktion der Larvenmundteile der Dipterengattung *Dixa* Meigen.

Von

Fritz Schremmer.

Mit 12 Textabbildungen (18 Einzelbildern).

Einleitung.

Die Larve von *Dixa* wurde schon 1774 durch *Reaumur* und wenig später von *De Geer* beschrieben; letzterer bringt auch eine Reihe von Abbildungen, u. a. einen Larvenkopf in Freßstellung. Nach *Staeger* (1842) beschreibt *Gercke* (1884) die Larve von *Dixa maculata* neuerdings und bringt ein Habitusbild. Er weist im Anschluß an eine Mitteilung *Meinerts* darauf hin, daß die in der Abhandlung von *Brauer* (1883) abgebildete Larve nicht, wie dort angegeben, eine *Dixa*-, sondern eine Anopheleslarve darstellt. Die ausführlichste und mit guten Detailbildern versehene Beschreibung der Larve findet sich in der bekannten Abhandlung von *Meinert*: „De eucephale Myggelarver“ (1886). Seither wurde sie in zahlreichen, meist systematischen Bearbeitungen beschrieben, in welche die Abbildungen *Meinerts* übernommen wurden. *Karny* (1934) bringt eine Abbildung des Larvenkopfes, die er von *Malloch* (1917) übernommen hat. In dieser Abbildung wird ein Kopf in Dorsalansicht gezeigt, bei welchem allerdings das Labrum mit seinen Pinselorganen fehlt. Wahrscheinlich wurde es abpräpariert, um die Mandibeln und Maxillen in situ besser darstellen zu können. Es ist daher falsch, den durch die Wegnahme des Labrums sichtbar werdenden Hypopharynx als Oberlippe und seine ventralseits gelegene Beborstung als Epipharynx zu bezeichnen.

Die Larve wird des öfteren als amphipneustisch beschrieben, so von *Gercke* (1884), *Grünberg* (1910, in *Brauer*) und *Karny* (1934). Ich zitiere *Grünberg*: „Vorderstigmen dorsolateral am Vorderrand des 1. Thorakalsegmentes, warzenförmig, mit meh-

renen langen Borsten“. *Karny* spricht von „gut entwickelten, warzenförmigen Vorderstigmen“. Nach *Meinert*, welcher in seiner Arbeit ein Habitusbild der Larve bringt, welches den Verlauf der Tracheenlängsstämme zeigt, ist die Dixalarve metapneustisch. Auch ich konnte nur das auf dem 11. Segment (8. Abdominalsegment) liegende Stigmenpaar auffinden. Ebenso weist *Müller* (1927) im Zuge der Erstbeschreibung der Gattung *Microdixa* auf diese Unstimmigkeit in der Literatur hin.

Die Art des Nahrungserwerbs der Larven wird nur in groben Zügen beschrieben, vor allem wird auf das „Strudeln“, die rasche Bewegung von Labrumanhängen zur Erzeugung eines Wasserstromes, welcher Nahrungsteilchen heranzführt, hingewiesen.

Eine genaue Beschreibung der Mundteilemechanik, vor allem die Analyse von Bau und Funktion aller bei der Nahrungsaufnahme zusammenwirkenden Glieder und ihrer Strukturen liegt meines Wissens nicht vor. In Fortsetzung meiner Untersuchung über den Nahrungserwerb der *Anopheles*larve (*Schremmer* 1949) habe ich mich auch mit der Dixalarve näher beschäftigt und dabei, wie erwartet, eine weitgehende Übereinstimmung in Bau und Funktion der Mundteile beider Larvenformen feststellen können. Im besonderen allerdings finden sich viele bemerkenswerte Unterschiede, die in der vorliegenden Arbeit aufgezeigt werden sollen.

Untersuchungsmethode.

Wie bei der *Anopheles*larve hat sich auch bei dieser Form die Untersuchung der Larvenexuvien mit starker Binokularvergrößerung sehr bewährt. Diese zeigen alle chitinisierten Teile in klarer Sonderung besser als ein Kalilaugepräparat. Die einzelnen Teile wurden unter dem Mikroskop weiter analysiert.

Nach Fixierung der Larven in „Kaformacet“ wurden Schnittpräparate nach der Paraffin-Celloidinmethode hergestellt. Erst die wiederholte Sektion fixierter Larvenköpfe und vergleichende Beobachtungen am lebenden Objekt lassen feinere Einzelheiten in ihrer Funktion klar erkennen.

Die Lebendbeobachtung ist bei Dixalarven zum Teil aufschlußreicher als bei *Anopheles*larven, weil die Tätigkeit der Mundteile nicht nur in der Ventralansicht, sondern auch in Apikalansicht verfolgt werden kann. Schwieriger ist es dagegen, am lebenden Objekt den Verlauf und die Tätigkeit der Muskel innerhalb der

Kopfkapsel zu verfolgen, da dieselbe durchgehend dunkel pigmentiert ist.

Zur Biologie der Larve.

Da die Biologie der Dixalarve nur wenig und unvollständig bekannt ist, will ich einige nicht in den Rahmen dieser speziellen Untersuchung gehörige Beobachtungen über die Biologie dieser Larvenformen mitteilen.

Ich fand die Larven sowohl in stehendem Wasser von Moor-schlenken (Weißensee in Kärnten), als auch in langsam fließenden Quellbächen im Wienerwald und in den Voralpen. In rascher fließenden kleinen Bächen (Lunz, Niederösterreich) sind sie nur an den ruhigsten Stellen in kleinen, meist flachen Seitenbuchten anzutreffen, vielfach an Steinen, die aus dem Wasser herausragen oder an den vom Ufer her überhängenden und ins Wasser tauchenden Pflanzenteilen.

In Kulturgefäßen, wo sich die Tiere wegen der zu geringen Adhäsion des Oberflächenhäutchens an den Glaswänden nicht oder nur wenig über die Wasseroberfläche herausschieben können, um ihre normale U-förmig gekrümmte Lage einzunehmen, bleiben sie häufig auch mit gerade gestrecktem Körper an der Wasseroberfläche haften. Der Körper steht dabei senkrecht von der Wand des Gefäßes ab, wobei die Respirationsschale meist gegen die Wand, der Kopf gegen die Mitte des Gefäßes gerichtet ist. Die Larven bevorzugen schräge oder senkrechte Flächen als Unterlage. Man findet sie aber auch an flach und nur wenig aus dem Wasser ragenden Gegenständen in nahezu horizontaler Lage, aber immer U-förmig gekrümmt.

Wie *Thienemann* (1910) angibt, finden sich Dixalarven auch unter der Fauna hydropetrica.

Da die Larven vom ersten Frühjahr bis zum Herbst zu finden sind, war anzunehmen, daß sie überwintern. Die Art ihrer Überwinterung war jedoch nicht sicher bekannt. *Wesenberg-Lund* (1943) gibt an, daß sie ähnlich wie die Larven von *Anopheles bifurcatus* am Boden der Gewässer überwintern. *Stempell* (1925) vermutet, daß sie vor Eintritt des Frostes hydrophob werden, an Land kriechen und in feuchten Schlupfwinkeln überwintern.

Ich sammelte Dixalarven (*Dixa maculata*) Ende November 1947 und ließ sie in einer zugedeckten Glasschale, die zur Hälfte

mit Wasser gefüllt war und in der sich einige Moospflanzen befanden, in einem ungeheizten Raum im Fenster stehend überwintern. Anfang April 1948 schlüpften die ersten Imagines. Um mich davon zu überzeugen, daß die Larven auch den Winter an den gleichen Biotopstellen zubringen, untersuchte ich an einer mir bekannten Fundstelle am 20. 1. 1949 einen kleinen Wienerwaldbach und fand die Larven so wie im Sommer an aus dem Wasser herausragenden Steinen. Es handelte sich sowohl um kleinere als auch scheinbar erwachsene Larven. Der Beobachtungstag sowie die Tage vorher waren relativ warm und hatten Temperaturen von 0° und etwas darüber. Daß die Tiere auch bei Frost nicht an Land oder auf den Grund des Gewässers flüchten, hatte ich schon im Winter vorher am 28. 2. 1948 beobachtet. Das Bächlein, in dem ich die Larven zu diesem Zeitpunkt fand, war größtenteils zugefroren; es hatte nur an wenigen Stellen frei fließendes Wasser. In der Nacht vor dem Beobachtungstag hatte es -15° C Lufttemperatur. Ich fand zunächst nur eine Larve an einem Stein in der freien Wasserrinne. In großer Zahl bekam ich die Larven dadurch, daß ich aufgestautes nasses und durch Eis zusammengebackenes Laub aus dem Bachbett aufsammelte und in einer großen Glasschüssel durchspülte. Die Larven sammelten sich am Rand des Gefäßes entlang der Wasserlinie. Sie überwintern nach meinen Beobachtungen also nicht am Grund der Gewässer oder an Land, sondern an ihren normalen Aufenthaltsorten an der Grenzlinie des Wasserspiegels gegenüber festen Gegenständen. Wie weit sie ein Einfrieren vertragen können, gelang mir nicht festzustellen.

Auffallend kurz ist die Puppenruhe der Larven. Von vier Larven, die sich in der Nacht vom 16. zum 17. Juli verpuppt hatten, schlüpften zwei am 18. und zwei am 19. Juli. Die Puppenruhe betrug also ungefähr 2 Tage. In den Kulturgefäßen verpuppten sich die Tiere 10—15 mm über der Wasseroberfläche in seitlicher Lage, mittels eines der beiden Atemhörner an der Glaswand festgeheftet.

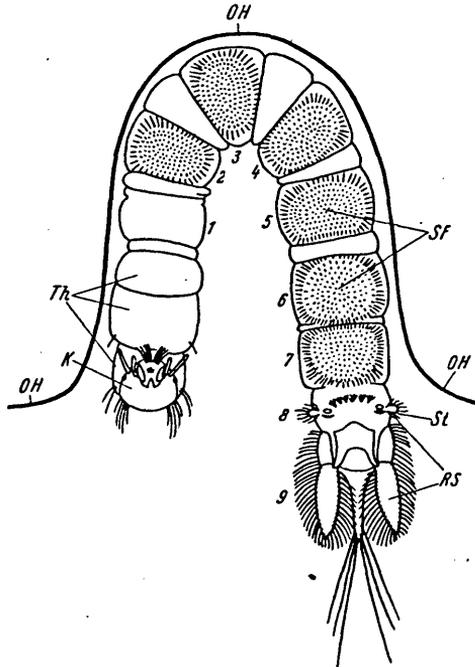
Körperlage und Kopfhaltung der Larven.

De Geer nennt die zur Dixalarve gehörige Mücke noch Amphibienmücke (*Tipula amphibia*), wobei dieser Name auf die merkwürdige Lebensweise der Larve anspielt. Schon *Reaumur* sagt in bezug auf die Dixalarve, „daß die Natur Insekten geschaffen hat,

deren Kopf und Schwanz im Wasser leben, deren übriger Körper aber auf dem Lande lebt“ und daß „bei ihrer Fortbewegung die Körpermitte vorangeht, wie bei anderen der Kopf“.

Die *Dixalarven* leben an der Grenzlinie von Wasseroberfläche und festen, aus dem Wasser ragenden Gegenständen, wie Steinen oder Pflanzenteilen. Diese bilden die Unterlage, an welcher sich die Larve mit ihren an der Bauchseite befindlichen Stummelfüßen und Häkchensäumen anheftet. Der Körper ist dabei seitlich zu-

Abb. 1. Dorsalansicht der Larve in normaler Körperhaltung. Die dorsal beborsteten Stellen (Sattelflecke) der Abdominalsegmente 2 bis 7 und die Respirationsschale durchbrechen das Oberflächenhäutchen, alle übrigen Teile des Körpers sind von Wasser bedeckt. Der Kopf befindet sich in Betriebslage. K = Kopf, OH = Oberflächenhäutchen, RS = Respirationsschale, SF = Sattelflecke, St = Stigmen, Th = Thorakalsegmente, 1—9 = Abdominalsegmente.



sammengebogen, der Kopf befindet sich knapp unter der Wasseroberfläche, der Schwanzabschnitt mit seiner Respirationsschale liegt auf der Wasseroberfläche (Abb. 1). Durch das Umbiegen des Körpers im 5. bis 7. Segment kommen vordere und hintere Körperhälfte nahezu parallel zueinander zu liegen und bilden auf diese Art die Schenkel eines U. Diese Körperhaltung ist für die *Dixalarven* charakteristisch. Während der Larvenkopf dicht unter dem Oberflächenhäutchen liegt, bleibt die unbenetzbare Respirationsschale an der Oberfläche desselben, sodaß durch die Stigmen atmosphärische Luft aufgenommen werden kann. Der mittlere

Abschnitt des Larvenkörpers ragt unter Ausbuchtung des Oberflächenhäutchens über die Wasseroberfläche hinaus. Das 5. bis 10. Segment zeigen auf ihrer Dorsalseite schildförmige, mit dichtstehenden Haaren besetzte Sattelflecke, die unbenetzbar sind und immer mit der Luft in Berührung bleiben. (Abb. 1, *SF*). Zwischen Bauchseite des Tieres und Unterlage befindet sich eine dünne Wasserschichte, die es den Tieren ermöglicht, sich einige Zentimeter weit vom freien Wasserspiegel zu entfernen. Sie tun dies jedoch nur dann, wenn sie gestört werden. Bei ihrer Flucht ins Trockene hinterlassen sie eine feuchte Kriechspur; das Haftwasser wird dabei rasch verbraucht.

Ihre Fortbewegung auf einer Unterlage hat *Stempell* (1925) näher beschrieben und als Schiebebewegung bezeichnet. Sie ist spannerartig und erfolgt so, daß Vorder- und Hinterende abwechselnd festgestemmt und wieder gelöst werden, wobei die Umbiegungsstelle des Körpers vorangeht und einmal gegen das Hinterende, das anderemal gegen das Vorderende verlegt wird. Die beiden Körperhälften bleiben dabei annähernd parallel. Für die Fortbewegung außerhalb des Wassers dienen dem Tier die am 1. und 2. Abdominalsegment stehenden hakenbesetzten Fußstummel (Abb. 2, *FS*), und die am 8., 9. und 10. Segment stehenden, in der Mitte unterbrochenen Querreihen feiner Häkchen. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Häkchen der auf der vorderen Körperhälfte sitzenden Fußstummel kopfwärts, die Häkchen der rückwärtigen Körperhälfte analwärts gerichtet sind. Bei der U-förmig gekrümmten Lage weisen sie alle in die gleiche Richtung. Ihre gestaltliche Ausbildung und die nach den Körperenden gerichtete Stellung läßt ihre Funktion, nämlich bei der Fortbewegung am Land die beiden Körperenden abwechselnd an der Unterlage zu fixieren, deutlich erkennen.

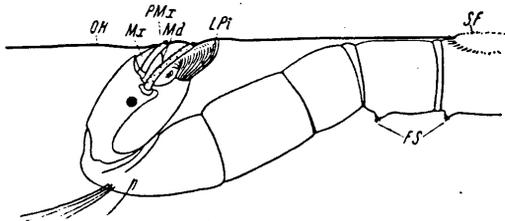
Flüchtet das Tier ins Wasser, so schwimmt es an der Oberfläche und bewegt sich durch peitschenartiges Schlagen des vorderen Körperdrittels vorwärts. *Stempell* (1925) nennt diese Fortbewegungsart Knickbewegung. Binokulare Betrachtung läßt erkennen, daß bei dieser Bewegung der vordere Körperabschnitt bis einschließlich des 1. Abdominalsegmentes unter der Wasseroberfläche liegt, während der hintere bis zur Respirationsschale mit der Dorsalseite über die Wasserfläche hinausragt. Die unbenetzbaren Sattelflecke und die Respirationsschale verhindern das Unter-

sinken des Tieres. Der ins Wasser tauchende Körperabschnitt wirkt also bei seinem Ausschlagen nach den Seiten wie ein ins Wasser tauchendes Ruder.

Die U-förmig gekrümmte Körperhaltung ist die Normallage der Tiere, die sie auch während der Nahrungsaufnahme beibehalten. Sehr charakteristisch ist dabei die Kopfstellung. Ein Vergleich mit der entsprechenden Kopfhaltung der Anopheleslarve soll diese Verhältnisse veranschaulichen. Beide Larvenformen gewinnen ihre Nahrung von der Unterseite des Oberflächenhäutchens. Da aber bei beiden die Dorsalseite des Körpers, bzw. des Kopfes in der Normallage nach oben sieht, ergibt sich für die Tiere das Problem, wie sie die Mundteile, also die Ventralseite des Kopfes, mit dem Oberflächenhäutchen in Kontakt bringen. Sie lösen diese Aufgabe

Abb. 2. Seitenansicht des Vorderkörpers mit Kopf in Betriebslage; die Larve hängt flach an der Wasseroberfläche.

FS = Fußstummel, LPi = Labrumpinsel, Md = Mandibel, Mx = Maxille, OH = Oberflächenhäutchen, PMx = Palpus maxillaris, SF = Sattelflecke.



auf verschiedene Art. Während die Anopheleslarve ihren Kopf um 180° in der Körperlängsachse nach links oder rechts herumdreht, schlägt die Dixalarve ihren Kopf in den Nacken und zwar so weit, daß die Mundteile das Oberflächenhäutchen (OH) von unten her berühren (Abb. 2). Bei der Dixalarve wird der Körper also in der Längsachse nach oben geknickt, sodaß Kopf- und Körperlängsachse einen mehr oder weniger spitzen Winkel miteinander bilden. Diese Kopfstellung, in welcher die Mundteile zu arbeiten beginnen, bezeichne ich als Nacken- oder Betriebslage.

Die Beschreibungen der Kopfhaltung während des Nahrungserwerbs in der vorhandenen Literatur sind zum Teil ganz unrichtig. Ich zitiere *Blanchard* (1905): „Tout lui paraissant calme, elle fait accomplir à sa tête, tantôt à droit, tantôt à gauche, une rotation de 90° , de façon à ce que sa face inferieure soit tournée en haut: la face superieure est alors la continuation directe de la face ventrale, et c'est pour cette raison selon toute vraisemblance, que Reaumur et De Geer ont cru les Pattes implantées sur la face dorsale. Dans cette posture bizarre, la larve fait une chasse active aux animalcules, dont elle se nourrit:

elle reste immobile et n'est nullement troublée, si l'on suit à la loupe son curieux manège. Les organes ciliés qui entourent la bouche entrent en mouvement; ils déterminent dans l'eau un remous, qui projette les animalcules contre la surface; ceux-ci sont alors renvoyés, comme par un plan résistant, vers la bouche, qui les engloutit aussitôt, grâce aux rapides mouvements, qu'accomplissent les mandibules. Quand la larve est rassasiée, elle fait accomplir à sa tête une brusque rotation en sense inverse et reprend sa position naturelle.“ Bei dieser Beschreibung *Blanchards* liegt offensichtlich eine Verwechslung mit *Anopheles* vor. Die Nackenlage kommt bei *Dixa* keineswegs durch eine Rotation um 90° zustande (was übrigens auch bei *Anopheles* 180° heißen müßte), sondern einfach durch Umknicken der Körperachse in der Halsregion nach dorsal.

Meist wird nur von einer großen Beweglichkeit des Kopfes gesprochen. So *Johannsen* (1903): „The head is very mobil as in *Anopheles*“ Bei *Wesenberg-Lund* (1943) findet sich folgende Angabe: „Der Kopf ist äußerst beweglich, er wird bald gegen den Rücken geschlagen, bald hochkantig aufgerichtet.“ Diese Beschreibung stimmt mit meinen Beobachtungen insofern überein, als der Kopf nicht immer in die extreme Nackenlage gebracht, sondern manchmal nur steil aufgerichtet wird.

Der Grad der Rückbeugung des Kopfes hängt ab von der mehr oder weniger stark geneigten Lage des Tieres gegenüber dem Wasserspiegel. Der Kopf wird immer in die gleiche Stellung zum Oberflächenhäutchen gebracht; er wird nämlich nur so weit zurückbeugt, bis die Mundteile dasselbe von unten her berühren. Daher ist der Winkel, den Kopf- und Körperachse miteinander bilden, entsprechend der Neigung des Larvenkörpers, das heißt also seiner Unterlage, verschieden groß.

Die Stellung des Kopfes wird reguliert durch die an den Spitzen der Antennen und Maxillarpalpen sitzenden Sinnesstifte (Abb. 2, Abb. 3, *SiSt*). Sobald diese das Oberflächenhäutchen (*OH*) berühren oder durchstoßen, wird der Kopf in seiner Lage festgehalten. Diese Sinnesorgane sprechen wahrscheinlich u. a. auf die mechanischen Reize an, die bei Berührung des Oberflächenhäutchens entstehen; vermutlich haben sie außerdem die Funktion, chemische Reize aufzunehmen.

Daß es zu einem direkten Kontakt der Palpenspitzen und der Mundteile mit dem Oberflächenhäutchen kommt, ist leicht zu beobachten und auf Grund der Verteilung der am Wasserspiegel auftretenden Glanzlichter feststellbar. Die in Tätigkeit befindlichen Pinselorgane buchten das Oberflächenhäutchen leicht aus, ohne es indes zu durchstoßen (Abb. 2, *LPi*). Gegen das „Mentum“ zu erscheint es etwas gegen die Präoralhöhle eingezogen (Abb. 2) und schmiegt sich den Mundteilen überall wie eine elastische Haut an.

Für die Annahme, daß die Maxillarpalpen den Kopf in seiner Lage gegenüber dem Oberflächenhäutchen orientieren, sprechen zwei morphologische Tatsachen. Erstens die relativ mächtige Entwicklung der Palpen (Abb. 2, *PMx*), — sie sind nämlich genau so lang, daß sie in der Betriebslage mit ihrem distalen Ende das Oberflächenhäutchen berühren — und zweitens ihre Abschrägung an

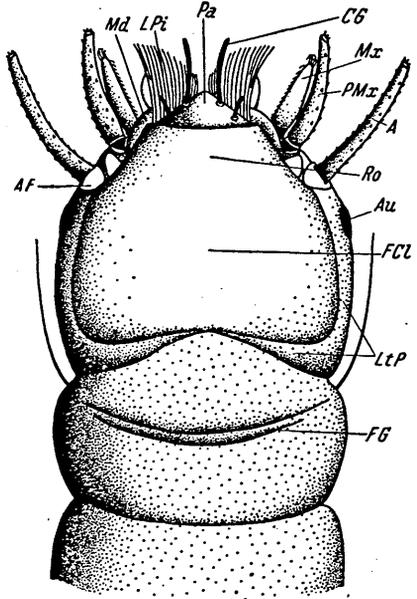
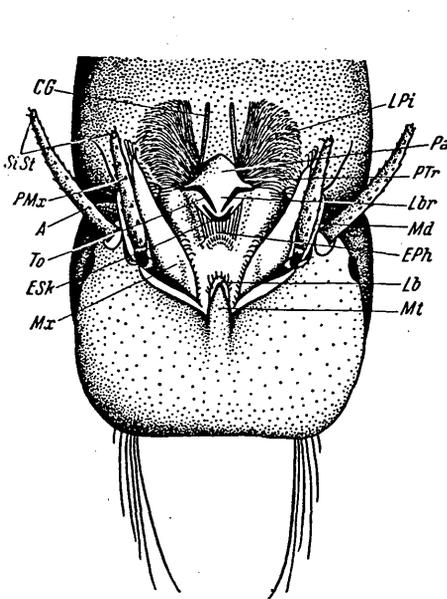


Abb. 3. Kopf in Ventralansicht.

Abb. 4. Kopf in Dorsalansicht.

A = Antenne, *CG* = Clypealgriffel, *AF* = Antennenfeld, *Au* = Auge, *CG* = Clypealgriffel, *EPh* = Epipharynxapparat, *ESk* = Epipharynxklerit, *Lb* = Labium, *FCL* = Frontoclypeus, *FG* = Faltungsgrenze, *LtP* = Labrum, *Lbr* = Labrum, *Md* = Mandibel, *Lateralplatten*, *Pa* = Palatum, *Ro* = Rostrum. Übrige Bezeichnungen wie vorher.
Pa = Palatum, *PTr* = Pinselträger, *Mx* = Maxille, *Mt* = „Mentum“, *Mx* = Maxille, *To* = Tormae. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

den distalen Enden (Abb. 9 a), sodaß ihre Endflächen bei Betriebslage parallel zum Oberflächenhäutchen zu liegen kommen. Die Sinnesstifte stehen dabei senkrecht zu ihm (Abb. 2).

Aus der Kopf-lage während des Nahrungserwerbs werden auch einige Besonderheiten in der gestaltlichen Ausbildung der Kopfkapsel verständlich. Sie ist im Vergleich mit anderen Culiciden stark verkürzt und sogar wenig breiter als lang (Abb. 4, Abb. 5).

Gegen die Hinterhauptsöffnung zu ist sie dorsoventral abgeflacht. Die dorsale Umrahmung des Hinterhauptsloches ist eingebuchtet (Abb. 4). Um die Verkürzung der Kopfkapsel funktionell verständlich zu machen, betrachten wir das Tier bei der Nahrungsaufnahme, flach am Wasserspiegel liegend (Abb. 2). Während der Vorderkörper ganz unter Wasser liegt, ragt der Hinterkörper dorsal über die Wasseroberfläche hinaus. Wird nun der Kopf in die Betriebslage gebracht, so muß das Vorderende des Körpers tiefer ins Wasser getaucht werden. Eine langgestreckte Kopfkapsel würde dabei, da sie den Vorderkörper tiefer unter Wasser drücken müßte, jedenfalls mehr Widerstand zu überwinden haben als eine verkürzte. Ebenso erscheint die querovale Form der Occipitalöffnung als eine Anpassung an die Beweglichkeit des Kopfes. Bei *Anopheles*, die ihren Kopf nur um die Längsachse dreht, ist die Occipitalöffnung kreisrund, bei *Dixa* ist sie der anders gearteten Beweglichkeit entsprechend queroval, sodaß die Beugeachse gleichzeitig die Längsachse des Ovals bildet. Auch die Einbuchtung am dorsalen Rand der Occipitalöffnung (Abb. 4) kann als eine Anpassung an die Betriebslage gelten. Sie ermöglicht den Tieren das Zurückbeugen des Kopfes, ohne daß das 1. Thorakalsegment bei der starken Rückbeugung des Kopfes bis zum Absperren des Oesophagus zusammengepreßt wird. Dieser bleibt auch in der Betriebslage für die Nahrungsballen durchgängig. Schon bei Normallage ist im vorderen Abschnitt des 1. Thorakalsegmentes die Stelle der Eindellung an einer querverlaufenden Faltungsgrenze erkennbar (Abb. 4, *FG*).

So werden uns nicht nur die gestaltlichen Besonderheiten der Kopfkapsel aus der Funktion verständlich, sondern auch einzelne Details, wie z. B. die kräftige Entwicklung der Palpen, gewinnen ihre Bedeutung erst im Zusammenhang mit der Beweglichkeit des Kopfes und der Eigentümlichkeit der Betriebslage.

Der Nahrungserwerb.

So wie bei den *Culex*- und *Anopheles*larven wird auch bei der *Dixalarve* zum Heranbringen der Nahrungsteilchen durch rasches Hin- und Herbewegen paariger Haarpinsel im Oberflächenhäutchen ein Wasserstrom erzeugt, der median gegen die Mundöffnung zieht. Die Strömungslinien sind an den mitgeführten Partikeln zu erkennen. Sie ziehen zunächst an beiden Seiten des in den Nacken

geschlagenen Kopfes caudalwärts, biegen vor dem Kopf, also über den ersten Thorakalsegmenten, gegen die Mediane ein und verlaufen schließlich in entgegengesetzter Richtung zwischen den Pinselorganen gegen die Mundteile. Die *Dixalarve* besitzt also einen ähnlich funktionierenden Mechanismus zum Herbeischaffen der Nahrung wie die *Anopheleslarve*.

Die Mundteile der *Dixa*- und *Anopheleslarve* zeigen im Prinzip die gleiche Bauart. Im Feinbau derselben lassen sich jedoch bedeutende Unterschiede feststellen. Diese werden dadurch verständlich, daß die *Dixalarven*, wie ich bei Lebendbeobachtungen feststellen konnte, in ihrer Nahrung viel mehr auf planktonische oder neustonische Ernährung spezialisiert sind als *Anopheleslarven*. Während letztere fast regelmäßig Algenfäden und öfter auch tote Artgenossen verzehren, habe ich niemals eine *Dixalarve* Algenfäden fressen sehen, obwohl ich ihnen solche reichlich bot. Auch an den natürlichen Fundstellen der *Dixalarven* fand ich keine merkbare Vegetation von Algenfäden. Die *Dixalarven* sind offenbar reine Neustonfresser. Sie können so wie die *Anopheleslarven* als mobile Filtratoren bezeichnet werden, die auf Massenerbetrieb eingestellt sind und in der Regel keine Nahrungsauswahl treffen.

Bei Fütterungsversuchen mit der einzelligen epineustonischen Alge *Chromulina Rosanoffi* beobachtete ich, daß einzelne Larven von Zeit zu Zeit unter Beugen des Kopfes in die Normallage grüne Ballen ausspuckten, die sich im Wasser sofort nebelig auflösten. Dies ist aber durchaus nicht die Regel, und man kann Larven stundenlang beobachten, ohne ein solches Ausspucken wahrzunehmen.

Im allgemeinen ist das Verhalten während des Nahrungserwerbs dem der *Anopheleslarve* sehr ähnlich. So wie diese heranschwimmende größere Nahrungsteilchen, die von den Mundteilen nicht erfaßt werden können, durch ruckartiges Drehen des Kopfes aus der Strömung schleudert, so befördert auch die *Dixalarve* solche Detritusbrocken durch rasches Umschlagen des Kopfes in die Normallage aus dem Strom des Nahrungswassers.

Der Bau der Kopfkapsel.

Der Kopf der *Dixalarve* ist typisch eucephal und von den Thorakalsegmenten wohl abgesetzt; er stellt eine schwarzbraune, chitinisierte Kapsel dar. Er ist von dorsal betrachtet breiter als lang

(Abb. 4). Sein caudaler Abschnitt bildet die geschlossene Umrahmung der elliptischen Occipitalöffnung. Diese wird von einer stärker chitinisierten Leiste kragenartig eingefasst (Abb. 5, *OK*) und dadurch ringsum etwas verengt.

Die Wand der Kopfkapsel wird lateral und ventral von den beiden Lateralplatten (Abb. 4, Abb. 5, *LtP*) gebildet, welche am caudalen Rand in keilförmigen Streifen nach dorsal reichen (Abb. 4), sodaß sie allein an der Bildung des Occipitalkragens be-

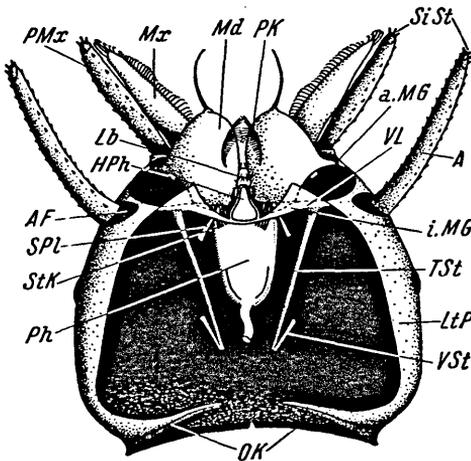


Abb. 5. Einblick in die Kopfkapsel von dorsal nach Entfernung des Frontoclypeus, Labrums und Epipharynxapparates.

AF = Antennenfeld, *a.MG* = äußeres Mandibelgelenk, *HPh* = Hypopharynx, *i.MG* = inneres Mandibelgelenk, *Lb* = Labium, *OK* = Occipitalkragen, *Ph* = Pharynx, *PK* = Putzkamm, *SPL* = Sehnenplatte des *M. adductor mandibulae*, *StK* = Stopfkamm, *TSt* = Tentorialstab, *VL* = Verbindungsleiste, *VSt* = Ventralstab. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

teiligt sind. Das Dach der Kopfkapsel bildet der Frontoclypeus (Abb. 4, *FCI*). Er ist trapezförmig, hinten breit und nach vorne zu verschmälert. Vor der Antennenregion biegen seine Seitenteile stark nach ventral um und bilden so den verschmälerten vorderen Abschnitt oder Rostralteil (Abb. 4, *Ro*) der Kopfkapsel. Während er caudal und lateral an die Seitenplatten grenzt, bildet der kurze, gerade abschneidende Vorderrand die Grenze gegenüber dem Labrum.

Die Ventralwand des Labrums (Abb. 3, *Lbr*) setzt sich in den Epipharynx (Abb. 3, *EPh*) fort, welcher den Rostralabschnitt ventral abschließt (Abb. 12). In dem Raum zwischen Epipharynx und ventraler Kopfkapselwand liegt das weichhäutige Mundfeld, in welchem die gut ausgebildeten Mandibeln und Maxillen liegen. Das Labium ist in seinen bauplanmäßigen Teilen nicht mehr zu erkennen; es stellt ein polsterförmiges, ventral mit den Lateralplatten, dorsal mit dem Hypopharynx verbundenes Stück dar.

Der von den Lateralplatten aus median zwischen die Maxillen vorragende keilförmige Abschnitt (Abb. 3, *Mt*) wird in der Literatur als Mentum bezeichnet. Wenn ich diese Bezeichnung weiterhin verwende, so soll in diesem Fall damit nicht gesagt sein, daß es sich tatsächlich um einen Abschnitt des ursprünglichen Labiums handelt. (Vergleiche Seite 403.)

Die Festigkeit der Kopfkapsel wird durch ein Innenskelett wesentlich erhöht. Dieses besteht aus einer quer durch die Kopfkapsel verlaufenden chitinen Brücke, welche von zwei Verbindungsleisten (Abb. 5, *VL*) gebildet wird, die jederseits von der Lateralwand der Kopfkapsel, und zwar von der Region der Antennenbasis aus zum Hypopharynx ziehen. Durch diese Anheftung am Hypopharynx wird auch eine indirekte Verbindung zur Ventralwand der Kopfkapsel hergestellt. Im lateralen Abschnitt der Verbindungsleisten entspringt jederseits ein pfriemenförmiger Chitinstab (Abb. 5, *TSt*); sie ziehen caudad ins Innere der Kopfkapsel, um sich im hinteren Drittel derselben mit den Spitzen zweier haarfeiner, ebenfalls caudad ziehender Stäbe (Abb. 5, *VSt*) zu treffen, die von der ventralen Kopfkapselwand entspringen (Ventralstäbe). *De Meijere* (1916) bezeichnet die langen pfriemenförmigen Chitinstäbe als Tentorialstäbe. Median von der Ursprungsstelle dieser Tentorialstäbe liegt an der Verbindungsleiste das innere Mandibelgelenk.

Der Bau der Kopfkapsel der *Dixalarve* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem von *Anopheles* überein. Was ihre verkürzte Form, die ovale Occipitalöffnung und die Einbuchtung am caudalen Rand des Kopfdaches betrifft, so wurde schon darauf hingewiesen, daß diese gestaltlichen Besonderheiten funktionell gedeutet werden können.

Die Antennen.

Die gut entwickelten Antennen gelenken an einem schwach chitinisierten Feld (Antennenfeld, Abb. 5, *AF*) der Lateralplatten in der Höhe der Rostralbasis. Sie sind eingliedrig, nach außen leicht konvex gebogen und reichlich mit kleinen Dornen besetzt (Abb. 3, Abb. 5, *A*). Ihr distales Ende ist ebenso wie das der Maxillarpalpen schräg nach ventral abgestutzt und trägt einige Sinnesstifte (Abb. 3, Abb. 5, *SiSt*). Diese kommen bei Betriebslage

mit dem Oberflächenhäutchen in engen Kontakt. Ihre Aufgabe dabei wurde bereits besprochen.

Die Antennen können durch ein zartes Muskelbündel, das an ihrer Basis anheftet und vom distalen Abschnitt der Tentorialstäbe entspringt, bewegt werden.

Das Labrum.

Das Labrum bildet den vorderen Abschluß der Kopfkapsel. Sein dorsaler Hinterrand gelenkt mit dem Clypeus (Abb. 4, *FCl*), während sich die weichhäutige Ventralfläche in die Epipharynxwand fortsetzt (Abb. 3, *EPh*).

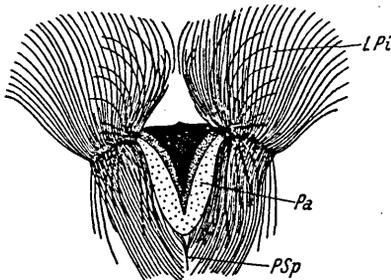


Abb. 6. Das isolierte Labrum mit teilweise eingeschlagenen Pinseln.

PSp = Palatumspitze. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Es läßt einen medianen, etwa dreieckigen Abschnitt, das Palatum (Abb. 3, Abb. 6, *Pa*), und zwei seitliche Abschnitte, die Pinselorgane (Abb. 3, Abb. 6, *LPi*), unterscheiden. Das Palatum trägt dorsal, am lateralen Rand nahe seiner Spitze zwei stäbchenförmige Borsten, die *Martini* (1929) als Clypealgriffel bezeichnet hat (Abb. 3, Abb. 4, *CG*). Außerdem trägt es am caudalen Rand zwei kurze, dickere Borsten. Vorne

läuft es in eine feine Spitze aus, die von wenigen Borsten gebildet wird (Abb. 6, *PSp*).

Auf den wohlumgrenzten, dünn chitinierten Seitenteilen des Labrums stehen die Pinsel (Abb. 3, Abb. 6, *LPi*), die aus dichtstehenden, langen und schmiegsamen Borsten gebildet werden. Die einzelnen Borsten sind je nach ihrer Stellung auf diesem schwach chitinierten Feld (Pinselträger, Abb. 3, *PTr*) dorsad oder laterad konvex gebogen, sodaß sie in ihrer Gesamtheit als Pinsel und in vorgestrecktem Zustand löffel- oder schaufelartige Organe bilden (vgl. Abb. 2). Während des wirksamen Schlages werden sie ventromediad bewegt, wobei jeder Pinsel auch seitlich zusammengelegt wird, sodaß sie nun nicht mehr löffelartig, sondern seitlich kompreß erscheinen.

Die Labrumpinsel werden so rasch hin- und herbewegt, daß ich ihre Schlagfrequenz nicht genau feststellen, sondern nur auf 180 bis 200 Schläge pro Min. schätzen konnte.

Das zwischen beiden Pinseln gelegene Palatum macht diese Bewegungen mit, nur ist seine Exkursion nicht so groß, d. h. der distale Zipfel desselben wird nicht so weit vorgestreckt wie die Pinsel.

Während das ventromediane Einklappen der Pinsel, also ihr wirksamer Schlag, durch Kontraktion der beiden kräftigen Labrummuskeln (Mm. retractores labri) bewirkt wird, erfolgt das Vorstrecken rein passiv durch die Lösung der beim Einklappen entstandenen Spannkraften in der Chitinwand des Rostrums, wahrscheinlich unterstützt durch den Gegendruck der Blutflüssigkeit im Innern der Kopfkapsel.

Die Retractoren ziehen von der Ventralwand des Labrums zum caudalen Abschnitt des Kopfdaches (Frontoclypeus, Abb. 12). Sie inserieren mittels nagelförmiger Sehnenplatten (Abb. 7, *SPI*) an den Tormae, (Abb. 3, Abb. 7, *To*), paarigen Skleriten in der ventralen Labrumwand, und verbreitern sich von der Sehnenplatte ausgehend pyramidenartig bis zu ihrer Ursprungsstelle am Frontoclypeus.

Die beiden Tormae (Zugleisten) sind relativ stark entwickelt; sie sind stumpf abgewinkelt und liegen so, daß ihre medianen Schenkel ungefähr parallel zur Körperlängsachse liegen und gegen die Pharynxöffnung gerichtet sind, ihre lateralen Schenkel dagegen nach den Seitenteilen des Rostrums ziehen (Abb. 3, Abb. 7). Von diesen entspringt ein dünnes Chitinstäbchen (Abb. 7, *VS*), welches mediad nach vorne gerichtet ist und die Verbindung mit den Pinselträgern verstärkt. An der Dorsalfläche der beiden lateralen Schenkel inseriert die stark chitinisierte Sehnenplatte des Labrummuskels (Abb. 7, *SPI*). Sie beginnt mit einer Spitze und verbreitert sich zu einer nagelkopfförmigen Ansatzplatte (Abb. 7, *API*), die eine auffällige, wabenartige Gliederung zeigt. Diese kommt wahrscheinlich dadurch zustande, daß die Platte nur an den Grenzen der einzelnen Muskelbündel, welche den Labrummuskel zusammensetzen, stärker chitinisiert ist.

Am Labrummuskel fällt ein Bündel von Muskelfasern auf, das an der Ansatzplatte medial vorbeizieht und erst mit dem vorderen dünnen Teil der Sehne zusammenläuft oder unmittelbar am Late-

ralschenkel der Zugleiste ansetzt. Diese Tatsache ist insoferne von Bedeutung, als wir bei der Anopheleslarve im dorsalen Schädelraum zwei Paare parallel verlaufender Muskel finden, nämlich die median gelegenen *Mm. retractores labri*, die an den Tormae inserieren, und die breiteren und kürzeren Muskelbänder der Lateral-

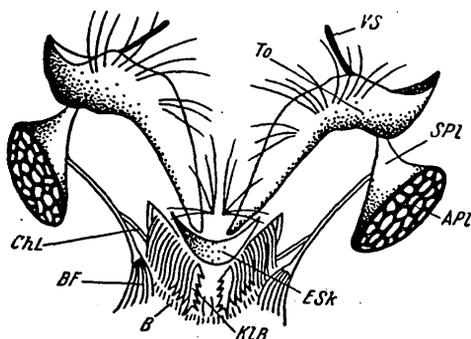


Abb. 7. Tormae und Epipharynxapparat. *APL* = Ansatzplatte des *M. retractor labri*, *B* = dorsale Boisten des Epipharynxapparates, *BF* = Borstenfächer, *ChL* = Chitinleiste, *ESk* = Epipharynxsklerit, *KLB* = Klingenborsten, *SPL* = Sehnenplatte des *M. retractor labri*, *To* = Tormae, *VS* = Verbindungsstäbchen.

termuskeln, welche an den Schenkelenden der Epipharyngealsklerite ansetzen. (Vgl. Schremmer 1949, Abb. 6b). Da die Insertionsstellen beider Muskeln sehr nahe beisammen liegen, ist anzunehmen, daß sie bei *Dixa* im Zusammenhang mit der Verkürzung des Epipharynxsklerits miteinander vereinigt wurden. Wir finden daher bei *Dixa* auch keine getrennten Muskelzüge, die den Lateralmuskeln der Anopheleslarve entsprechen. Auch die me-

chanisch engere Verbindung von Tormae und Epipharyngealsklerit bei *Dixa* kann als Erklärung für die Verschmelzung beider Muskel herangezogen werden.

Der Epipharynxapparat.

Das unpaare Epipharynxsklerit (Abb. 3, Abb. 7, *ESk*), das dem V-förmigen Sklerit bei *Anopheles* entspricht, liegt anschließend an die Spitzen der medianen Tormaeschenkel, also oralwärts von diesen, und hat die Gestalt eines mit der Krümmung gegen den Pharynxeingang weisenden Viertelmondes. Es bildet die zentrale Stelle eines Borstenfeldes, welches ventrad vorgewölbt ist, sodaß es erkerartig aus der Wand des Epipharynx vorragt. Es bildet mit der anschließenden Beborstung des Epipharynx eine funktionelle Einheit, die bei der Nahrungsaufnahme eine bedeutende Rolle spielt, und weiterhin als Epipharynxapparat (Abb. 7) bezeichnet werden soll. Die Beborstung desselben ist äußerst kom-

pliziert. Es lassen sich vor allem zwei Arten von Borsten unterscheiden, die in Schichten übereinander liegen und mit ihren distalen Enden gegen den Pharynxeingang gerichtet sind: ventral, also oberflächlich, stehen flache, an ihrer Innenschneide gezähnte Klingenborsten (Abb. 7, *KIB*), und darunter, also dorsal von ihnen, findet sich ein Feld kürzerer Borsten (Abb. 7, *B*), das etwas weiter nach oralwärts reicht.

Das merkwürdigste Detail des ganzen Epipharynxapparates ist ein handförmiger Borstenfächer (Abb. 7, *BF*), der sich diesem seitlich anlegt. Er sitzt an einem langen, dünnen Stiel, welcher proximal mit der Sehne des *M. retractor labri* in Verbindung steht. Seine Verbindung mit dem Epipharynxapparat wird durch dünne Chitinleisten (Abb. 7, *ChL*) hergestellt, die vom Stiel des Borstenfächers in mediader Richtung abzweigen und sich dem Borstenfeld des Sklerits von dorsal her anlegen.

Der Epipharynxapparat kann durch ein Paar zarter Muskelbündel (*Mm. adductores epipharyngei*, Abb. 12, *Add. eph.*), die unter dem Sklerit von der Wand des Epipharynx entspringen und steil caudad zum Kopfdach ziehen, dorsal gehoben werden. Ein entsprechendes Muskelpaar findet sich auch bei der *Anopheles*-larve. Antagonisten dazu, wie sie diese in den Lateralmuskeln besitzt, finden sich, wie besprochen, bei *Dixa* nicht. Bei *Dixa* erfolgt das Vorstrecken des Epipharynxapparates gleichzeitig mit dem Erschlaffen der Retraktoren des Labrums. Diese Koppelung wird hergestellt einerseits durch das enge Anschließen der medianen Schenkel der *Tormae* an das Epipharynxsklerit, andererseits durch den Stiel des Borstenfächers, der eine direkte Verbindung zur Sehne des *M. retractor labri* bildet.

Gleichzeitig mit der Kontraktion der Labrummuskeln, also während des wirksamen Schlages der Pinsel, wird der Epipharynxapparat etwas nach oral gezogen; sobald die Pinsel die Vorstreckphase beginnen, tritt er wieder erkerartig vor und stellt sich, wie noch gezeigt werden wird, den Mandibeln in den Weg.

Die Mandibeln.

Die Mandibel ist etwas höher als breit (Abb. 8 a); in Lateralansicht (Abb. 8 c) erscheint sie konkav-konvex, da ventrale und dorsale Begrenzungsfläche nach dorsal gewölbt sind. Diese Form

wird z. T. aus der Lage der beiden Mandibelgelenke verständlich. Das innere (Abb. 8 a, *iMG*), zwischen Mandibelbasis und den Verbindungsleisten des Innenskeletts (Abb. 5, *VL*) befindliche liegt weiter caudal als das äußere Mandibelgelenk (Abb. 8 b, c, Abb. 9 b, *aMG*), sodaß die Gelenkachse nicht in einer senkrecht geführten Querschnittsebene des Kopfes liegt. Das äußere Mandibelgelenk

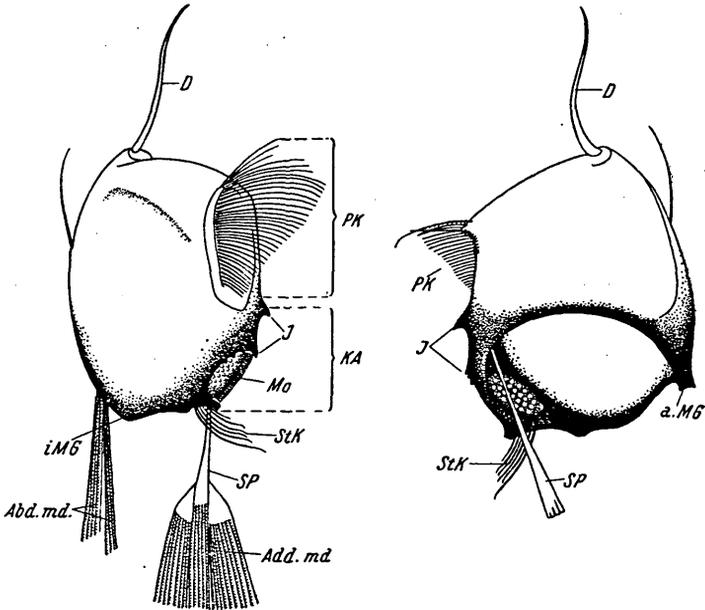


Abb. 8 a.

Abb. 8 b.

Abbildungsbeschriftung s. nächste Seite.

wird einerseits von einem kleinen zahnartigen Vorsprung des Vorderrandes der Lateralplatten, andererseits von dem nach ventral vorragenden Gelenkfortsatz der Mandibeln (Abb. 8 b, c, *aMG*) gebildet. Die Exkursions Ebenen beider Mandibeln schließen miteinander einen stumpfen Winkel ein, der ventromedian vorspringt (Abb. 8 d, *Md*).

Die mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehenden Differenzierungen der Mandibel bestehen im wesentlichen aus einem basalen Kauabschnitt (Abb. 8 a, *KA*) und einem apikal davon an der Dorsalfläche stehenden steifen Borstenkamm (Abb. 8 a, b, *PK*). Dieser zieht vom Kauabschnitt der Mandibel zunächst in einer geraden Linie bis zur Apikalseite und wendet sich dann,

der konkav-konvexen Wölbung der Mandibel folgend, nach ventral. Von der Basis gegen die Apikalseite nehmen die Borsten des Kammes rasch an Länge zu (Abb. 8 a).

Der Kauabschnitt ist relativ schwach entwickelt, läßt jedoch deutlich einen mehr gegen die Basis zu gelegenen Molarteil (Abb. 8 a, b, Abb. 9 b, *Mo*) von den stärker chitinisierten, weiter apikal

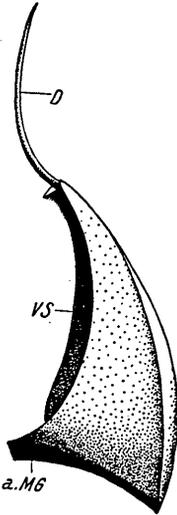


Abb. 8 c.

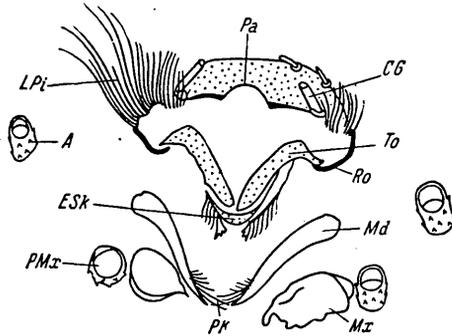


Abb. 8 d.

Abb. 8. Die Mandibel a) von dorsal (Pharynxseite), b) von ventral (Maxillar-seite), c) von lateral, d) Querschnitt in der Region des Epipharynx bei geschlossenen Mandibeln. Der von den Mandibeln eingeschlossene Winkel ist zufolge der Schrumpfung-des Präparates durch die Fixierung spitzer als beim lebenden Objekt. Die Labrumpinsel sind vorgestreckt, der Epipharynx ragt gegen die Mandibeln vor.

Abd.md. = *M. abductor mandibulae*, *Add.md.* = *M. adductor mandibulae*, *a.MG* = äußeres Mandibelgelenk, *D* = Dorn, *I* = Incisivi, *i.MG* = inneres Mandibelgelenk, *KA* = Kauabschnitt, *Mo* = Molarteil, *PK* = Putzkamm, *Ko* = Rostrum, *SP* = Sehnenplatte des *M. adductor mandibulae*, *StK* = Stopfkamm, *VS* = Ventralseite. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

stehenden Incisivi (Abb. 8 a, b, Abb. 9 b, *J*) unterscheiden. Der Molarabschnitt bildet an der Basis der Mandibel median eine abgeschrägte Fläche, welche dicht mit feinen warzigen Erhebungen besetzt ist (Abb. 8 a, *Mo*). Von den wenigen, spitzkegelförmigen Incisivi ragen vor allem zwei an der Medianseite stehende (Abb. 8 a, Abb. 9 b, *J*) stärker vor. An der Pharynxseite der Mandibel-

basis steht unterhalb des Molarabschnittes ein aus wenigen Borsten gebildeter Kamm (Abb. 8 a, *StK*).

Außerdem findet sich an der Apikalseite der Mandibel ein beweglich eingelenkter, sehr langer, nach ventral gebogener Dorn (Abb. 8 a, b, c, *D*). Er entspricht den bei *Anopheles* in Vierzahl ausgebildeten Bogenborsten.

Alle Abschnitte der Mandibel lassen sich mit den bei *Anopheles* auftretenden leicht homologisieren: der Kauabschnitt ist bei der *Dixalarve* viel schwächer ausgebildet und weniger differenziert, vor allem fehlen die Zahnstangen und Fiederborsten; ebenso ist der basale Stopfkamm relativ schwach entwickelt, und die bei *Anopheles* in Vierzahl ausgebildeten Bogenborsten sind nur durch einen starken Dorn vertreten.

Die Mandibel wird durch zwei antagonistisch wirkende Muskel bewegt. Der *M. adductor mandibulae* (Abb. 8 a, *Add.md.*) inseriert mittels einer schlanken, dreieckigen Sehnenplatte (Abb. 8 a, b, *SP*) an der Innenseite des Molarteils und zieht zur lateralen Wand der Kopfkapsel. Er ist dreiteilig; die mittlere Portion ist die kräftigste. Der *M. abductor mandibulae* (Abb. 8 a, *Abd.md.*) ist viel schwächer ausgebildet, seine beiden Portionen divergieren schon von der am lateralen Mandibelrand gelegenen Ansatzstelle aus und ziehen ebenfalls zur seitlichen Kopfkapselwand, und zwar so, daß die beiden Ursprungsstellen etwas vor der des Adduktors zu liegen kommen.

Da die beiden Mandibelgelenke nicht in einer Querschnittsebene des Kopfes liegen, sondern das innere weiter caudal und mehr median liegt als das äußere, ist das Öffnen der Mandibeln bei Kontraktion der Abduktoren kein einfaches seitliches Aufklappen, sondern erfolgt parallel der Vorstreckbewegung der Pinsel, also in latero-dorsaler Richtung. Bei Kontraktion der kräftigen Adduktoren werden die Mandibeln ventromediad bewegt.

Sowohl Lebendbeobachtungen als auch das Studium des Feinbaues der Mundteile, die im wesentlichen die gleichen Differenzierungen wie bei *Anopheles* aufweisen, zeigen, daß bei beiden das gleiche funktionelle Prinzip vorliegt.

Der über dem Kauabschnitt befindliche Mandibelkamm (Abb. 8 a, *PK*), den wir als Mandibelputzkamm bezeichnen können, hat die Aufgabe, beim Schließen der Mandibeln die eingeschlagenen Labrumpinsel auszukämmen. Daß dieser Putzkamm im Gegensatz

zu *Anopheles* parallel zur Mediankante der Mandibel steht, wird aus der unterschiedlichen Bewegungsart der Mandibel verständlich. Die Kammborsten haben jedenfalls eine solche Stellung, daß sie bei der Schließbewegung der Mandibeln senkrecht zu den eingefalteten Pinselhaaren zwischen diesen durchstreichen. Auch die Längenzunahme der Kammborsten von der Basis gegen die Apikalseite wird so verständlich: da bei geöffneten Mandibeln ihre apikale Spitze am weitesten von der Median-Sagittalebene entfernt ist, sind an dieser Stelle die Kammborsten am längsten; auf diese Weise greifen beim Schließen der Mandibeln alle Putzkammborsten gleichzeitig in die eingeschlagenen und zusammengelegten Pinsel ein.

Während der Öffnungsbewegung der Mandibeln, die bei vorgestreckten Pinseln erfolgt, tritt der Epipharynxapparat erkerartig aus der Wand des Epipharynx vor und stellt sich den Mandibelkämmen in den Weg und zwar so, daß seine Klingenborsten (Abb. 7. *KIB*) in die Lücken des Putzkammes hineinragen.

Während der Schließbewegung streicht der aus wenigen Borsten gebildete basale Mandibelkamm (Abb. 8 a, b, *StK*), der als Stopfkamm bezeichnet werden soll, über den Epipharynx, bürstet die oralwärts gerichteten Borsten desselben durch und befördert alle an ihnen haftenden Partikel in den Pharynx. Bei geschlossenen Mandibeln ragt dieser Kamm in die Pharynxöffnung hinein.

Die funktionelle Deutung der Strukturen des Kauabschnittes wird erst nach Besprechung ihrer antagonistisch wirkenden Teile verständlich und soll später im Zusammenhang mit diesen dargestellt werden.

Die Maxillen.

Die Maxillen bilden den ventralen Abschluß der Präoralhöhle (Abb. 3). Bei Ventralansicht entspricht ihr Umriß einem schiefen stumpfwinkligen Dreieck (Abb. 9 a), dessen Spitze schräg nach vorne gerichtet ist. An ihrer Lateralseite sitzt der sehr gut entwickelte Palpus maxillaris (Abb. 9 a, b, *PMx*). Er ist unter allen *Culicoidea*-Larven der relativ größte; daß diese mächtige Entwicklung mit seiner Funktion in Zusammenhang steht, wurde schon dargelegt.

Die Maxille ist nicht, wie in den Beschreibungen meist angegeben wird, flächig ausgebildet, sondern erstreckt sich an ihrer

Basis ziemlich weit gegen das Innere des Kopfes, sodaß sie räumlich etwa einer schiefen dreiseitigen Pyramide gleicht. Die gegen das „Mentum“ weisende Ecke der Pyramide ist abgestutzt, sodaß an dieser Stelle eine schiefe dreieckige Fläche, die Medianfläche (Abb. 9 a, *MFL*) entsteht. Die schräg zur Palpuspitze aufsteigende

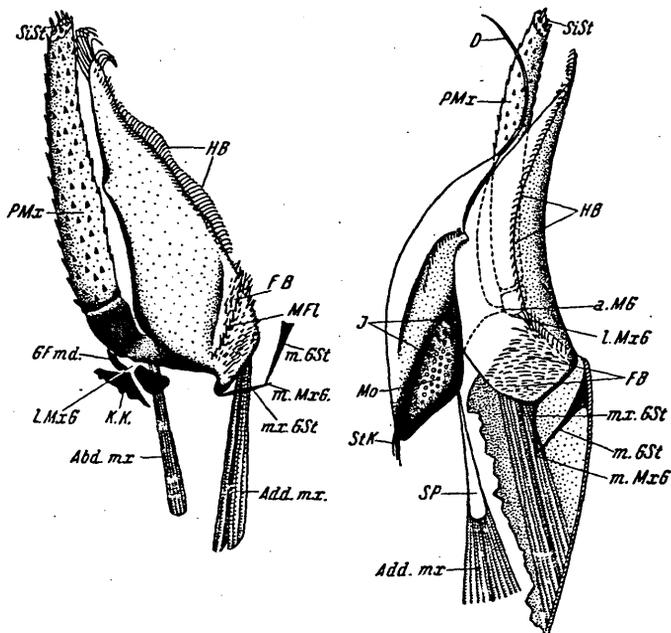


Abb. 9 a.

Abb. 9 b.

Abb. 9. a) Rechte Maxille von ventral (außen) gesehen, b) Medianansicht der linken Maxille und Mandibel.

Abd.mx = M. abductor maxillae, *Add.mx* = M. adductor maxillae, *FB* = Fegeborsten, *GF.md* = Gelenkfortsatz der Mandibel, *HB* = Hakenborsten, *I* = Incisivi, *KK* = Kopfkapsel, *LMxG* = laterales Maxillargelenk, *m.GSt* = raentaler Gelenkstab, *mx.GSt* = maxillarer Gelenkstab, *m.MxG* = mediales Maxillargelenk, *MFL* = Medianfläche der Maxille, *Mo* = Molarteile. *Add.mx* in Abb. 9 b = Adductor mandibulae. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Vorderkante ist schneidenartig dünn und mit einem Saum feiner Hakenborsten (Abb. 9 a, b, *HB*) besetzt. An der Spitze der Maxille sind diese Häkchenborsten besonders lang und bilden eine fächerartig angeordnete Gruppe (Abb. 9 a). Die umgebogenen Enden der Häkchenborsten sind schräg basal nach innen gerichtet. Der Häkchensaum erstreckt sich von der Spitze der Maxille nur

über etwa zwei Drittel der Vorderkante (Abb. 9 a). Da die mittleren Borsten kürzer sind, entsteht eine wellige Begrenzung dieser Kante.

Die dreieckige Medianfläche trägt eine nach vorne und innen weisende Beborstung (Abb. 9 a, b, *FB*), die bei der Zusammenarbeit mit dem Labium-Hypopharynxkomplex von Bedeutung ist.

Die Maxille besitzt zwei Gelenke; ein laterales und ein mediales. Das lateral gelegene wird von der Basis des Palpus und dem Vorderrand der Lateralplatten gebildet (Abb. 9 a, *l.MxG*) und liegt unmittelbar neben dem äußeren Mandibलगelenk. Die zweite, mediale Gelenkverbindung kommt dadurch zustande, daß von der medialen Maxillenbasis aus ein Chitinstab (Abb. 9 a, b, *mx.GSt*) nach innen ragt, der sich mit seinem distalen Ende an die Spitze eines zweiten Chitinstabes (Abb. 9 a, b, *m.GSt*) anlegt, der von der Kopfkapselwand, und zwar von der Basis des „Mentums“ aus etwas caudad geneigt nach innen ragt.

Im Gegensatz zur Maxille der Anopheleslarve besitzt die von *Dixa* außer einem kräftigen zweiteiligen Adduktor (Abb. 9 a, b, *Add.mx*) auch einen *M. abductor maxillae* (Abb. 9 a, *Abd.mx*). Der Adduktor inseriert an der medialen Seite und ist aus zwei schwach divergierenden Bündeln zusammengesetzt. Der nicht viel schwächere Abduktor inseriert an der lateralen Seite und läßt ebenfalls eine Zweiteilung erkennen. Beide Maxillenmuskeln ziehen zur ventralen Kopfkapselwand. Einen besonderen Muskel für das mediale Maxillargelenk (*M. flexor maxillae*), wie er bei *Anopheles* ausgebildet ist, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Die Maxillen sind beweglicher als die von *Anopheles*; ihrer Funktion nach sind sie gleichwertig.

Die Bewegung der Maxillen ist äußerst kompliziert und schwer zu beschreiben. Da das laterale Gelenk monokondyl ist und an der ventralen (äußeren) Seite der Maxille liegt, kann sie gleichzeitig geöffnet und einwärts bewegt werden; ihre Exkursion ist allerdings durch die mediale (innere) Gelenkverbindung begrenzt und daher nicht so groß wie die der Mandibeln. Die Maxillen arbeiten im gleichen Rhythmus wie die anderen paarigen Mundteile. Richtet man bei Lebendbeobachtung sein Augenmerk besonders auf die Tätigkeit der Maxillen, so sieht man, daß die Medianseiten beider in raschem Tempo in dorsoventraler Richtung hin- und herbewegt werden. Die Borsten dieser Maxillenseiten

(Abb. 9 a, b, *FB*) fegen den Labium-Hypopharynxkomplex ständig nach innen zu ab; wir finden sie daher, mit dieser Funktion übereinstimmend, nach innen gerichtet. Damit die am Hypopharynx haftenden Partikel bei der Auswärtsbewegung der Maxillen nicht wieder gegen das „Mentum“ zu gekehrt werden, werden diese bei ihrer ventrad gerichteten Bewegung vom Labium-Hypopharynxkörper abgehoben, also seitlich etwas aufgeklappt. Dieses Aufklappen ist an der ständigen seitlichen Pendelbewegung der Maxillarpalpen zu verfolgen. Da die dorsoventrale Bewegung mit der lateralen Öffnungsbewegung gekoppelt ist, entsteht ein kompliziertes Rotieren der medialen Maxillenfläche.

Von Zeit zu Zeit wird die regelmäßige rhythmische Arbeit der Mundteile durch einen offensichtlich ihrer Reinigung dienenden Bewegungsakt abgelöst. Die Pinsel bleiben dabei eingefaltet, die Mandibeln werden kräftig hin- und herbewegt, und zwar bedeutend langsamer als bei ihrer normalen Tätigkeit während der Nahrungsaufnahme. Bei der maximalen Exkursion der Mandibeln werden ihre Putzkämme lateral vom Maxillarpalpus sichtbar. Die Maxillen werden an ihren Medianseiten so stark dorsad und gleichzeitig auch caudad gezogen, daß ihre Vorderkanten parallel zur Körperachse zu stehen kommen, die Palpen sogar nach vorne zu konvergieren. Es sieht so aus, als ob die Maxillen um ihre dem Palpus anliegende Längsseite als Achse wie Türen nach innen zu geöffnet würden.

Der Labium-Hypopharynxkomplex.

Zuletzt bleibt von den Mundteilen noch die Beschreibung und funktionelle Auflösung des Labium-Hypopharynxkomplexes. Das „Mentum“ (Abb. 3, *Mt*) als ein Teil der ventralen Kopfkapselwand springt keilförmig median zwischen die Maxillen vor. An die Innenseite desselben (Abb. 10 b, *Mt*) legt sich in ventro-dorsaler Richtung ein sattelförmiges Stück (Abb. 10 a, b) an, dessen innerster Abschnitt mit der ventralen Pharynxwand in Verbindung steht (Abb. 10 a, *Ph*) und den Hypopharynx darstellt. Zwischen „Mentum“ und Hypopharynx liegt das stark reduzierte Labium (Abb. 10 a, b, *Lb*); die Grenze zwischen ihm und Hypopharynx wird durch die Ausmündung des Speicheldrüsenganges (Abb. 10 a, *Sp*) bezeichnet.

Holmgren (1904) nennt diesen Abschnitt Endolabium. Die genaue Homologisierung des ganzen Teiles ist infolge der weitgehenden Umgestaltung nicht möglich. Daß es sich dabei überhaupt um Reste der zweiten Maxille handelt, ist jedoch mit Sicherheit daraus zu erkennen, daß an der Basis dieses Abschnittes ein schwaches Muskelbündel (Abb. 10 b, 12, *Add. lhph.*) ansetzt, das

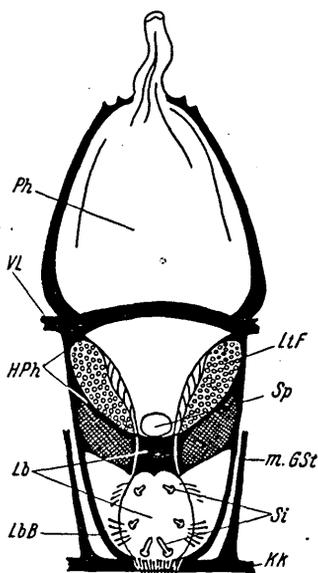


Abb. 10 a.

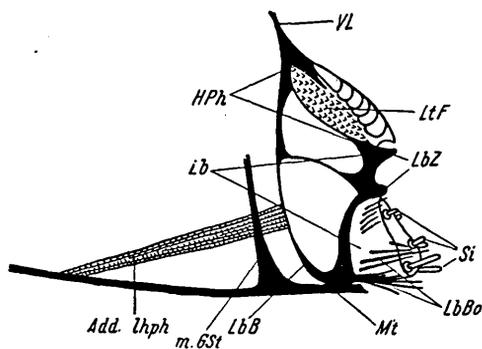


Abb. 10 b.

Abb. 10. Labium—Hypopharynx. a) von apikal, b) von lateral.
Add.lhph = M. adductor labio-hypopharyngis, *HPh* = Hypopharynx, *Lb* = Labium, *LbB* = Labiumbasis, *LbBo* = Labiumborsten, *LbZ* = Labiumzähne, *LtF* = Lateralflächen, *m.GSt* = mentaler Gelenkstab, *Sp* = Ausmündung des Speicheldrüsenganges, *Si* = Sinnesstifte, *VL* = Verbindungsleisten. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

von der ventralen Kopfkapselwand entspringt. Der Labiumrest (Abb. 10 a, b, *Lb*) ist polsterförmig und trägt an seiner apikal vorgewölbten Fläche drei Paar Sinnesstifte (Abb. 10 a, b, *Si*). Caudal (basal) wird er von einem chitinierten Rahmen umgeben (Abb. 10 b, *LbB*), der diesen Abschnitt auch deutlich vom „Mentum“ absondert. Diese Selbständigkeit des Labiumrestes dem „Mentum“ gegenüber und seine, wenn auch geringe Beweglichkeit

gegenüber diesem ließ in mir Zweifel an der Richtigkeit der Auffassung des „Mentums“ als eines Teiles des ursprünglichen Labiums aufkommen. Ich halte das „Mentum“ vielmehr für einen Teil der Kopfkapselwand.

Das Labiumpolster trägt ventral und seitlich eine nach apikal gerichtete Beborstung (Abb. 10 b, *LbBo*). An seiner Innenseite schließt sich ein stark chitinisierter Abschnitt an, der apikalwärts zwei zahnartige Vorsprünge (Abb. 10 b, *LbZ*) trägt. Der Hypopharynx bildet an der Dorsalseite einen etwa dreieckigen, schräg nach ventrad geneigten Rahmen (Abb. 10 a, b), der sich rückwärts beiderseits in die Verbindungsleisten des Innenskelettes fortsetzt (Abb. 10 a, *VL*). Die Lateralfächen des Hypopharynx sind dachförmig zueinander geneigt und besitzen eine warzige Oberflächenstruktur (Abb. 10 a, b, *LtF*).

Die Differenzierungen des Labium-Hypopharynxkomplexes werden erst im Zusammenhang mit den Strukturen der Kauabschnitte der Mandibeln verständlich. Der stärker chitinierte Labiumabschnitt bildet mit seinen Zacken (Abb. 10 b, *LbZ*) das Widerlager für die Incisivi, die warzigen Schrägflächen für die Molarabschnitte der Mandibeln (Abb. 12, *Mo*). Die beiden Mandibeln berühren einander bei ihrer Bewegung nicht, sondern arbeiten gemeinsam gegen einen dritten, feststehenden Teil, nämlich gegen den Labium-Hypopharynxkörper, auf welchen sie gleichzeitig wie gegen einen Amboß hämmern.

Die Differenzierungen von Mandibelkauabschnitt und Labium-Hypopharynxkörper korrespondieren vollständig miteinander; harte Incisivi arbeiten gegen harte Labiumzacken, warzige Molarabschnitte gegen warzige Hypopharynxflächen.

Die Funktion der am Labiumrest inserierenden Muskel (Mm. *adductores labio-hypopharyngis*, Abb. 10 b, 12, *Add. lhph*) kann durch direkte Beobachtung nicht ermittelt werden. Sie haben wahrscheinlich die Aufgabe, den etwas beweglichen Labium-Hypopharynxkomplex in seiner Stellung zu fixieren, damit er überhaupt als Amboß funktionieren kann; bei ihrer Kontraktion wird er nämlich etwas caudad und ventrad gezogen, und da er dorsal mit dem Endoskelett in Verbindung steht, entsteht eine Spannung im Chitinskelett des Kopfes, die seine Fixierung bewirkt.

Der Pharynx.

Im Anschluß an die Beschreibung der einzelnen Mundteile und ihrer Funktion muß noch der Pharynx, da er bei der Nahrungsaufnahme eine bedeutende Rolle spielt, eingehender behandelt werden.

Er stellt den erweiterten Anfangsteil des Darmes dar (Abb. 5, *Ph*). Er liegt nicht in der Längsachse der Kopfkapsel, sondern

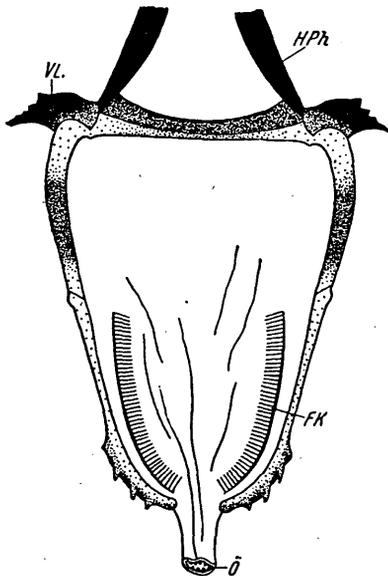


Abb. 11 a.

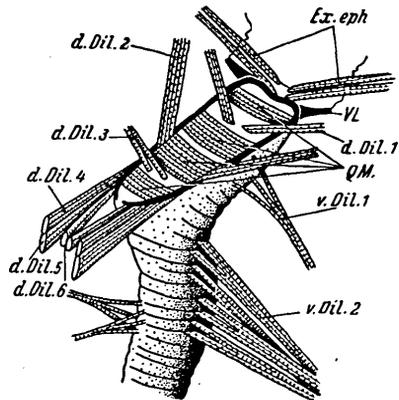


Abb. 11 b.

Abb. 11. Der Pharynx. a) Chitintteile, b) Pharynx mit Muskulatur. Rekonstruktion aus Schnitten und Sektionspräparaten.

d. Dil. 1, 2, 3, 4, 5, 6 = dorsale Dilatatore, *Ex. eph.* = Mm. extensores epipharyngis, *FK* = Filterkämme, *Ö* = Oesophagus, *QM* = Quermuskulatur, *v. Dil. 1, 2* = ventrale Dilatatore. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

zieht diagonal von der mehr ventral gelegenen Öffnung schräg caudad in Richtung gegen das Kopfdach und bildet mit dem gerade verlaufenden Oesophagus einen stumpfen Winkel. Die Pharynxöffnung liegt am Grunde der Präoralhöhle (Abb. 12 a, *PhÖ*). Sie stellt einen querverlaufenden Spalt dar, dessen ventrale Lippe vom Innenrand des Hypopharynx gebildet wird (Abb. 12, *v. Li*) und daher nahezu unbeweglich ist, während die epipharyngeale Lippe

(Abb. 12, *d. Li*) nach dorsal gehoben werden kann. Der Pharynx ist entsprechend seiner querverlaufenden Öffnung dorsoventral abgeplattet. Seine Seitenwände sind durch Chitinleisten (Abb. 11 a, b) versteift, die zunächst nur schwach konvergieren, aber vor dem Übergang in den röhrenförmigen Oesophagus stark einbiegen, so daß der Pharynx eine sackförmige Gestalt bekommt (Abb. 11 a). Diese Leisten tragen am caudalen Rand jederseits drei kleine Zacken (Abb. 11 a), welche verschiedenen Muskeln als Ansatzpunkte dienen. In der hinteren Hälfte des Pharynx befindet sich innerhalb des seitlichen Chitinrahmens jederseits ein sehr feiner Chitinkamm (Abb. 11 a, *FK*), dessen Borsten gegen das Pharynxlumen gerichtet sind. Die entsprechenden Kämme bei *Anopheles* erstrecken sich längs der ganzen Pharynxseiten; ihre Filterfunktion wurde dort näher beschrieben (Schremmer 1949). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Kammstücke bei *Dixa* die gleiche Funktion besitzen. Die stark pigmentierte Kopfkapsel von *Dixa* erlaubt keinen direkten Einblick, so daß die Tätigkeit des Pharynx während der Nahrungsaufnahme nicht wie bei *Anopheles* und *Culex* direkt beobachtet werden kann. Es ist jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß auch bei *Dixa* der Pharynx im gleichen Tempo, in dem die Mundteile bewegt werden, Pumpbewegungen ausführt. Zur Annahme einer solchen Funktionsgleichheit kommt man vor allem bei Betrachtung der Muskulatur, die weitgehend mit der von *Anopheles* übereinstimmt.

Das Öffnen des Pharynxeinganges geschieht durch Hochziehen der dorsalen Pharynxlippe. In der Mitte dieser inserieren zwei Paare symmetrisch nach dorsolateral und vorne zu den Seiten des Rostrums ziehende, parallel laufende Muskelbänder (Abb. 11 b, *Ex. eph*), die bei ihrer Kontraktion die Epipharynxwand dorsad heben und damit ein Öffnen des Pharynx bewirken. Gleichzeitig wird auch das Pharynxdach durch drei Paare von Dilatoren dorsad gezogen (Abb. 11 b, *d. Dil. 1, 2, 3*). Das vordere Paar dieser inseriert am Pharynxdach selbst, das mittlere an den Seitenleisten (Abb. 11 b, *d. Dil. 2*), das hintere median im letzten Drittel des Pharynxdaches (Abb. 11 b, *d. Dil. 3*, Abb. 12 a, *d. Dil. 3*). Kräftiger ausgebildet sind die an den Zacken des caudalen Randes der Pharynxleisten ansetzenden drei Paare von Dilatoren (Abb. 11 b, Abb. 12, *d. Dil. 4, 5, 6*). Das mediane Paar (*d. Dil. 6*) zieht schwach konvergierend, die seitlich von diesem inserierenden (*d. Dil. 4, 5*)

parallel zum Hinterrand des Kopfdaches. Die konvergierenden Muskeln sind einem bei *Anopheles* sich überkreuzenden Muskel-paar homolog. Bei *Dixa* sind diese Muskeln im Zusammenhang mit der Verkürzung der Kopfkapsel so kurz, daß sie das Kopfdach schon erreichen, bevor es zur Überkreuzung kommt, außerdem schwächer konvergierend als bei *Anopheles*, was durch die verschiedene Gestalt des Pharynx bedingt ist.

Neben den dorsalen dienen der Erweiterung des Pharynx auch ventrale Dilatato ren (Abb. 11 b, *v. Dil. 1, 2*). Diese entspringen seitlich in der caudalen Hälfte der ventralen Kopfkapselwand und ziehen schräg zum Pharynxboden. Bevor sie hier anheften, spalten sie sich mehrfach in feine Bündel auf.

Als Antagonist zu den Pharynxdilato ren wirkt die Ringmuskulatur des Pharynx (Abb. 11 b, *QM*). Sie ist ventral nur schwach entwickelt, am Pharynxdach jedoch zu querlaufenden, die Seitenleisten verbindenden Muskelbändern (Quermuskel, Abb. 12, *QM*) differenziert. Ihre Anzahl konnte ich nicht genau feststellen, wahrscheinlich sind es aber so wie bei *Anopheles* vier.

Diese Muskeln bewirken bei ihrer Kontraktion eine starke Annäherung beider Seitenleisten und dadurch ein Durchbiegen des Pharynxdaches gegen den Pharynxboden. Das Pharynxlumen wird dadurch bedeutend eingeengt und das darin befindliche Wasser ausgepreßt. Dabei funktionieren die Pharynxkämme als Filter, die die im Nahrungswasser mitgeführten Partikelchen festhalten. Man

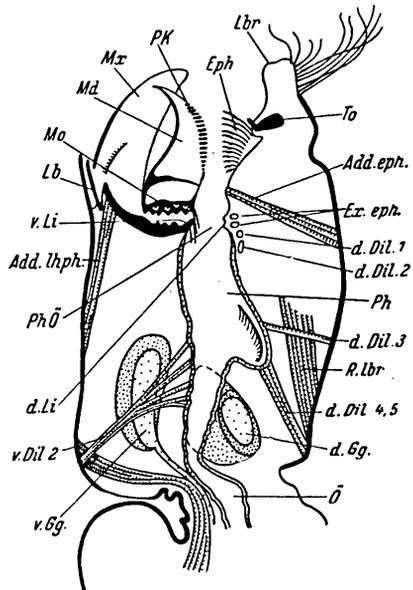


Abb. 12. Sagittalschnitt durch den Kopf etwas links von der Medianebene. *Add.lhph.* = M. adductor labio-hypopharyngis, *Add.eph.* = M. adductor epipharyngis, *d.Dil. 1, 2, 3, 4, 5* = dorsale Dilatato ren, *d.Gg.* = Gehirn, *d.Li* = dorsale Pharynxlippe, *Ex.eph.* = Mm. extensores epipharyngis, *O* = Oesophagus, *PhÖ* = Pharynxöffnung, *R.lbr.* = M. retractor labri, *v.Dil. 2* = ventrale Dilatator, *v.Gg.* = subösophageales Ganglion, *v.Li* = ventrale Pharynxlippe. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

muß also annehmen, daß sie während des Auspressens mit ihren Flächen so zu stehen kommen, daß das abziehende Wasser durch sie hindurchströmen muß.

Die Analyse des Filtrationsprozesses ist bei *Dixa* insofern erschwert, als die bei *Anopheles* ausgebildeten *Fulturae*, welche bei Verschuß der Pharynxlippen seitlich Lücken für das Ausströmen des Wassers offenhalten, nicht ausgebildet sind. Es ist aber anzunehmen, daß auch bei *Dixa* solche Austrittspforten gebildet werden.

Die Tätigkeit des Pharynx kann zusammenfassend folgendermaßen beschrieben werden: Durch Kontraktion der dorsalen und ventralen Dilatatoren wird das Pharynxlumen bei gleichzeitigem Öffnen seines Einganges stark erweitert und das Nahrungsteilchen führende Wasser aus der Präoralhöhle eingesaugt. Durch Kontraktion der dorsalen Quermuskelbänder sowie der ventralen Ringmuskelschicht wird der Pharynxraum bedeutend eingeengt, und, da der Eingang zum Ösophagus durch Ringmuskeln verschlossen ist, das Wasser wieder nach vorne ausgepreßt. Das Nahrungswasser passiert dabei die seitlich im Pharynx stehenden Kämme, welche die mitgeführten Partikelchen abfiltrieren. Der Pharynx von *Dixa* stellt demnach eine Filterpumpe dar. Im Vergleich mit *Anopheles* ist die Filtrationsfläche bei *Dixa* allerdings bedeutend geringer. Vielleicht ist dies aus der Biologie der Larven, insbesondere aus ihrer Ernährungsweise erklärbar.

Das Zusammenspiel der Mundteile bei der Nahrungsaufnahme.

Wenn es auch nicht gelungen ist, alle strukturellen Feinheiten der Mundteile funktionell zu erfassen, so ist doch eine Darstellung ihres koordinierten Zusammenspiels und eine Beschreibung der Mechanik der Nahrungsaufnahme in weitgehendem Maße möglich.

Sobald die *Dixalarve* ihren Kopf in die Betriebslage gebracht hat, beginnen die Mundteile, die jetzt das Oberflächenhäutchen berühren, mit großer Geschwindigkeit (180 bis 200 Schläge/min) zu arbeiten. Der rasche Schlag der Labrumpinsel erzeugt einen oberflächlichen, zur Präoralhöhle ziehenden Wasserstrom, der vor allem die am Oberflächenhäutchen haftenden Mikroorganismen und Detritusteilchen heranführt.

Bei der Tätigkeit der Pinsel bleiben an und zwischen ihren Haaren Nahrungspartikelchen haften. Sobald die Pinsel nach medial und ventral eingeschlagen sind, werden beide Mandibeln geschlossen; sie greifen mit ihren Putzkämmen von beiden Seiten her in die Haarpakete der zusammengelegten Pinsel und kämmen die in ihnen haftenden Teilchen heraus. Die Pinsel werden wieder vorgestreckt, sobald die Mandibeln geschlossen sind, sodaß an diesem Auskehren Pinsel und Mandibeln in entgegengesetztem Bewegungssinn beteiligt sind. Gleichzeitig damit tritt der Epipharynxapparat erkerartig aus seiner Wand vor; in dieser Phase werden die Mandibeln wieder geöffnet, wobei ihre Putzkämme zwischen den vorstehenden Borsten des Epipharynxapparates durchstreifen. Auf diese Weise werden die in den Mandibelkämmen haftenden Teilchen von den Epipharynxborsten übernommen. Bei der darauffolgenden Schließbewegung der Mandibeln streichen die basalen Stopfkämme derselben an der Epipharynxwand entlang und schieben alle dort haftenden Partikel in den Pharynx hinein.

Das Auskämmen der Pinsel und Abkehren des Epipharynxapparates geschieht also gleichzeitig. Da aber bei eingeschlagenen Pinseln der letztere zurückgezogen ist, kann das Abkehren desselben nur so erfolgen, daß die Stopfborsten der Mandibeln die Epipharynxwand dorsal von den Labrumpinseln erreichen; es müßten also alle Teilchen, die an ihm haften, oberflächlich zu liegen kommen. Dies wird wahrscheinlich dadurch erreicht, daß während des Zurückziehens des Epipharynxapparates alle Partikelchen durch die seitlich an ihm angelagerten Borstenfächer herausgelöst werden und oberflächlich haften bleiben.

Die Maxillen arbeiten synchron mit den Mandibeln. Ihre Bewegung ist äußerst kompliziert, da die laterale Öffnungs- und Schließbewegung mit einer dorsoventralen Ein- und Auswärtsbewegung gekoppelt ist. Bei geöffneten Mandibeln werden die Maxillen an ihrer Medianseite nach innen gezogen, sodaß die an dieser Seite stehenden Fegeborsten (Abb. 9 a, b, *FB*) den Labium-Hypopharynxkomplex nach innen zu abkehren. Während dieser Maxillenstellung und bei geöffneten Mandibeln werden die Labrumpinsel eingeschlagen, wobei die Spitzen der Pinselhaare durch die Häkchensäume der Maxillen streichen und darin haftende Partikel gegen den Hypopharynxkörper zu herausfegen.

Größere Nahrungsteilchen, die sich nicht in den feinen Häkchenborsten der Maxillen oder in den Pinseln verfangen und an der Oberfläche des Wasserhäutchens bleiben, werden von den beiden Dornen der Mandibeln, die das Oberflächenhäutchen berühren, bis vor das „Mentum“ geschoben; hier werden sie an den Medianseiten der Maxillen nach innen gezogen und auf den rauhen Schrägflächen des Hypopharynx von den Molarteilen der Mandibeln zerquetscht.

Bei der Putzbewegung der Mundteile, die den normalen Betrieb derselben zeitweilig unterbricht, wird der Hypopharynx durch tiefes Einwärtsziehen der Maxillen gereinigt, und die an ihm haftenden Partikel bis zur unteren Pharynxlippe geschoben.

Führt der Nahrungswasserstrom einen großen Brocken heran, der nicht mehr zwischen den Mundteilen in die Präoralhöhle hineingezogen werden kann, so beugt die Larve ihren Kopf ruckartig in die Normallage und schleudert ihn dadurch aus dem Wasserstrom, freilich nicht immer mit vollem Erfolg; häufig taucht der gleiche Brocken seitlich des Kopfes wieder auf und gerät von neuem in den zuführenden Wasserstrom, und das Spiel beginnt von vorne.

Beachtet man die Bewegung aller Mundteile, so fällt auf, daß der wirksame Schlag der Pinsel, die Schließbewegung der Mandibeln und die Einwärtsbewegung der Maxillen gegen die zentral in der Tiefe der Präoralhöhle gelegene Pharynxöffnung gerichtet sind. Die von den Pinseln und Häkchensäumen der Maxillen eingefangenen Teilchen gelangen über die Mandibeln, den Epipharynx und die dorsale Pharynxlippe, die zwischen den Maxillen und dem „Mentum“ in die Tiefe gezogenen Partikel über den Hypopharynx und die ventrale Pharynxlippe in den Pharynx. Dieser saugt das teilchenführende Wasser aus der Präoralhöhle durch Erweiterung seines Lumens an und preßt es bei der unmittelbar darauf folgenden Verengung wieder aus, wobei seine Filterkämme die suspendierten Teilchen zurückhalten. Diese Pumpbewegungen des Pharynx erfolgen im gleichen Tempo wie die Bewegungen der Mundteile.

Der Einblick in die komplizierte Mechanik der Mundteile und ihr koordiniertes Zusammenarbeiten macht uns ihre morphologische Ausprägung verständlich; mit der funktionellen Analyse ge-

winnen die an sich toten Formen und Strukturen Leben und erscheinen uns sinnvoll und zweckmäßig.

Erst nach Fertigstellung des Manuskriptes wurde mir eine Arbeit von *H. Anthon*: Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien: Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae und Ptychopteridae, Spolia zool. Mus. Haun. III, Kopenhagen 1943, bekannt. Diese ausgezeichnete Abhandlung enthält die bisher exaktesten Abbildungen und Beschreibungen von Larvenköpfen nematocerer Dipteren. Es handelt sich dabei im wesentlichen um die Chitinmorphologie der Köpfe, wobei *Anthon* aber hin und wieder auch auf die funktionelle Bedeutung der einzelnen Teile und ihrer Strukturen eingeht. Es ergeben sich dabei wesentliche Berührungspunkte mit der hier vorliegenden Arbeit und ebenso mit meiner bereits früher abgeschlossenen Arbeit über die funktionelle Analyse der Larvenmundteile und des Pharynx der *Anopheles*larve.

Ohne die Mechanik der Nahrungsaufnahme im einzelnen zu analysieren, hat *Anthon* die Funktion des „Labrum-Epipharynx“ an der *Mycetobialarve* direkt beobachtet und auch auf die Zusammenarbeit desselben mit den Mandibeln hingewiesen. Weiters fand *Anthon* bei allen von ihm untersuchten Formen die prinzipiell gleiche Ausbildung des Pharynx als Filterapparat. Er erwähnt unter anderem, daß auch bei den Culiciden ähnliche Filterapparate vorkommen und bei diesen besonders schön und leicht zu beobachten sind; für die Gattungen *Anopheles* und *Dixa* habe ich diesen pharyngealen Filterapparat und die komplizierte Muskulatur des Pharynx näher beschrieben.

Der in der vorliegenden Arbeit geäußerte Zweifel an der Natur des „Mentums“ als eines Teiles des ursprünglichen Labiums, wie dies der bisherigen Auffassung entsprach, wurde von *Anthon* insofern geklärt, als er die Auffassung vertritt, daß es sich bei den nematoceren Dipterenlarvenköpfen mit ventral verwachsenen Lateralplatten bei dieser Bildung nicht um ein Mentum, sondern nur um ein Hypostomium handelt. Das reduzierte Labium wird durch dieses ins Innere des Kopfes gedrängt und verschmilzt mit dem Hypopharynx. Ich schließe mich dieser Auffassung *Anthons* an und kann zu ihrer Stützung zwei weitere Tatsachen anführen, nämlich die Beweglichkeit des Labium-Hypopharynx gegenüber

dem Hypostomium und die bei der Dixa- und Anopheleslarve beobachtete Versorgung des ventralen Abschnittes des Labium-Hypopharynxkomplexes mit einem *Musculus adductor labio-hypopharyngis*.

Erst nach Drucklegung dieser Arbeit lernte ich folgende Untersuchungen kennen: *Cook, F. E.* (1944, *The Morphology and Musculature of the Labrum and Clypeus of Insects. Microentomology, Vol. 9, part 1, pag. 1—35.* — *Cook, F. E.* (1949), *The Evolution of the Head in the Larvae of Diptera. Microentomology, Vol. 14, part 1, pag. 1—57.* — *Farnsworth, M.* (1947), *The Morphology and Musculature of the larval Head of Anopheles quadrimaculatus Say. Annals of the Entomol. Soc. of America, Vol. 40, part 1, pag. 137—151.*

Ebenso wurde mir die schon früher bekannte Arbeit: *Becker, E.* (1938), *The Mouth Apparatus of the Anopheles Larva and its Movements in Feeding upon Organisms of the Surface Film of Water. Zoologitscheskij Journal Vol. 17, Fasc. 3 u. 4, erst jetzt zugänglich.*

Es war mir leider nicht mehr möglich, diese Arbeiten in der vorliegenden Publikation zu berücksichtigen.

Literatur.

- Anthon, H.*, (1943), *Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien: Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae und Ptychopteridae, Spol. Zool. Mus. Haun., 3.* — *Becker, R.*, (1910), *Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 29.* — *Rischhoff, W.*, (1922), *Über die Kopfbildung der Dipterenlarven I. Arch. Naturg. Abt. A, 88.* — *Ders.:* (1924, *Über die Kopfbildung der Dipterenlarven III. Arch. Naturg. Abt. A, 89.* — *Blanchard, R.*, (1905), *Les Moustiques, Histoire naturelle et médicale. Paris.* — *Brauer, F.*, (1883), *Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. III. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, 47.* — *De Geer, K.* (1782), *Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Übersetzt und hrsg. von J. A. E. Goeze, 6, Nürnberg.* — *Eidmann, H.*, (1925), *Vergleichend-anatomische Studien über die Pharynxmuskulatur der Insekten. Zool. Anz. 62.* — *Gercke, G.*, (1884), *Zur Metamorphose von Dixa. Wr. Entomol. Ztg., 3.* — *Goetghebuer, M.*, (1925) *Contribution à l'étude de Praemandibules chez les Larves des Diptères nématoceres. Encyclop. Entomol., Diptera I, 3.* — *Grünberg, H.* (1902—10), *Diptera. In Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands. 8., 2a.* — *Heikertinger, F.*, (1926), *Züchtung von Dipteren. In Abderhalden, Handb. der biol. Arbeitsmethoden Teil I, 2. Hälfte, H. 2, Lieferg. 204.* — *Hendel, F.*, (1936—38), *Diptera in Kükenthal, Handb. der Zool., Insecta, Vol. 4, 2. Hälfte, 2. Teil.* — *Holmgren, N.*, (1904), *Morphologie des Kopfes der Chironomuslarve. Z. wiss. Zool., 76.* — *Johannsen, O. A.*, (1903), *Aquatic nematoceros Diptera. Reprinted from N. Y. State Mus. Bull., 68, Aquatic Insects in N. Y. State. Albany.* — *Karny, H.*, (1934), *Biologie der Wasserinsekten. Wien.* — *Martini, E.*, (1929), *Culicidae. In: Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region. Lfg. 33.* — *Meijere, De, J. C. H.*, (1917), *Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen. Zool. Jhrb. Abt. Syst., 40.* — *Meinert, F.*, (1886), *De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk., Vol. 6, Raekke, naturvidensk. og mathem. Afd. III. 4.* — *Müller, G. W.*, (1927), *Microdixa nov. gen. der Dixidae und ihre Verwandlung. Z. Morph. Ök. d.*

Tiere, 7. — *Oldham, J. N.*, (1923—29), On the final larval Instar of *Tipula paludosa* Meig. and *Tipula lateralis* Meig. Proc. Roy. phys. Soc., 21. — *Raschke, W.*, (1887), Die Larve von *Culex nemorosus*. Arch. Naturg. Abt. A., 53. — *Reaumur, de, M.*, (1714), Observations sur une petite Espèce des Vers Aquatiques assèz singulières. Mem. Acad. Roy. Paris. — *Schiner, J. R.*, (1862 bis 64), Fauna austriaca. Die Fliegen (Diptera). Wien. — *Schremmer, F.*, (1949), Morphologische und funktionelle Analyse der Mundteile und des Pharynx der Larve von *Anopheles maculipennis* Meig. Österr. Zool. Z. II, 3. — *Seguy, E.*, (1925), Faune de France, XII, Diptères (Nématocères piqueurs). Paris. — *Snodgrass, R. E.*, (1935), Principles of Insect Morphology, New York and London. — *Stempell, W.*, (1925), Zur Physiologie und Ökologie der *Dixalarve*. Arch. Hyrobiol. 16. — *Storch, O.*, (1924), Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. Erg. Fortschr. Zool., 6. — *Thiennemann, A.*, (1909—10), Orphnephila testacea Macq. Ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna hygropetrica. Ann. Biol. lac., 4. — *Vimmer, A.*, (1912), Über den Hypopharynx einiger Dipterenlarven aus der Unterordnung Orthorrhapha. Bibl. Soc. Entomol. 27. — *Weismann, A.*, (1864), Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig. — *Wesenberg-Lund, C.*, (1943), Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin-Wien. — *Zavřel, J.*, (1931), Praemandibeln einiger Dipterenlarven. Arch. Zool. Ital. Padova. — *Ders.*: (1941), Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Podonominenlarven (Diptera, Chironomidae). Zool. Anz., 134.

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: [Bau und Funktion der Larvenmundteile der Dipterengattung *Dixa* Meigen. 379-413](#)