

(Zoologisches Institut der Universität Wien.)

Zur Morphologie und funktionellen Anatomie des Larvenkopfes von Chaoborus (Corethra auct.) obscuripes v. d. Wulp (Dipt., Chaoboridae).

Von

Fritz Schremmer.

Mit 17 Textabbildungen.

Innerhalb der Nematocera werden die drei Familien der Dixidae, Chaoboridae (Corethridae) und Culicidae zur Überfamilie der Culicoidea zusammengefaßt (*Hendel* 1936—38 in *Kükenthal*, Handb. Zool.). Während die Culicinae und Anophelinae zu den sowohl systematisch wie biologisch und ökologisch bestbekannten Dipteren zählen, sind unsere biologisch-ökologischen Kenntnisse der Dixidae und Chaoboridae noch sehr lückenhaft. Nur die Gattung *Chaoborus* (*Corethra* auct.) ist genauer studiert worden (*Wesenberg-Lund* 1943). Besondere Aufmerksamkeit wurde der Umbildung des geschlossenen Tracheensystems zu einem hydrostatischen Apparat geschenkt (*Krogh* 1911, v. *Franckenberg* 1915, *Jakobs* 1935, *Berg* 1937).

Der allgemeinen Auffassung nach werden die Chaoboridae von den Culicidae abgeleitet. Eine verbindende Stellung scheint die Gattung *Mochlonyx* einzunehmen. Diese vermittelnde Rolle bezieht sich vor allem auf die Ausbildung des respiratorischen Apparates der Larven. In der Reihe: *Culex*-*Mochlonyx*-*Chaoborus* ist eine fortschreitende Reduktion des Tracheensystems zu beobachten und parallel damit erfolgt ein Unabhängigwerden von der Atmung atmosphärischer Luft. Während *Culex* noch stark an die Wasseroberfläche gebunden ist, weil sie zur Atmung atmosphärische Luft braucht, ist dies bei *Mochlonyx* schon nicht mehr so ausgesprochen der Fall; die *Mochlonyx*larve kommt nur in großen Zeitabständen zur Wasseroberfläche. *Chaoborus* schließ-

lich ist vollständig unabhängig von der atmosphärischen Luft, sie ist hautatmend und führt eine rein pelagische Lebensweise (*Weisenberg-Lund* 1908).

Wie weit sich die vermittelnde Rolle der Mochlonyxlarve auch im Bau des Kopfes und der Mundteile ausdrückt, bedarf noch eingehender morphologischer Studien. Die von *Bischoff* 1922 gegebene Darstellung ist in dieser Hinsicht nicht ganz befriedigend, da nur die Chitinmorphologie behandelt wird. Leider war es mir bisher nicht möglich, die Gattung *Mochlonyx*, die in Österreich nicht vorkommt, zur Bearbeitung zu bekommen. Die vermittelnde Stellung von *Mochlonyx* ist wahrscheinlich nicht im phylogenetischen Sinn zu verstehen. Da schon im Oligozoen die beiden Gattungen *Mochlonyx* und *Chaoborus* nebeneinander auftreten, ist eher an eine Parallelentwicklung beider zu denken, und zwar aus den schon im Eozoen auftretenden Culicidae heraus (*Martini* 1931).

Die Morphologie und Anatomie der *Chaoborus*larve wurde zuerst von *Weismann* 1866 genauer beschrieben und abgebildet. Seine Abbildungen werden in der späteren Literatur immer wieder verwendet. Die von *Rymer* 1867 gegebene Darstellung und besonders seine Abbildungen sind voll Fehlbeobachtungen. Diese Arbeit wird heute kaum noch erwähnt. Erst *Meinert* 1886 behandelt in seiner klassisch gewordenen Arbeit über eucephale Mückenlarven die *Chaoborus*larve wieder genauer. Auch seine Abbildungen werden gerne übernommen.

Die späteren zahlreichen Beschreibungen von Larven der Chaoboridae, die meist im Zusammenhang mit einer systematischen Bearbeitung der Gruppe erfolgten, bringen morphologisch wenig Neues. Neuere Arbeiten über die Larven der Chaoboridae stammen von *Peus* 1934 und *Eckstein* 1936. Sie beschäftigen sich unter anderem mit morphologischen Einzelheiten, die besonders für die Systematik der Larven von Bedeutung sind.

Eine ins Detail gehende morphologische Bearbeitung des Larvenkopfes unter Berücksichtigung funktioneller Gesichtspunkte ist mir nicht bekannt geworden.

Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die morphologische und funktionelle Analyse des Larvenkopfes von *Chaoborus obscuripes* v. d. Wulp und *Ch. crystallinus* de Geer im 4. Larvenstadium.

Die Bestimmung der Larvenspezies wurde nach der von *Peus* im Arch. Hydrobiol. 27, 1934 veröffentlichten Tabelle vorgenommen, welche vier paläarktische Arten umfaßt.

Da sich die Speziesunterschiede auf Merkmale beziehen, die funktionell wenig ins Gewicht fallen, kann die folgende Untersuchung für alle Arten der Gattung *Chaoborus* gelten.

Arbeiten auf dem Gebiet der vergleichenden Morphologie des Insektenkopfes, insbesondere auch des Larvenkopfes der Dipteren, die im letzten Dezennium in Dänemark von *Anthon* 1943 und in Amerika von *Ferris* 1943, 1947, 1948 und seiner Schule durchgeführt wurden, geben Anlaß zu einer kurzen Diskussion über den Wert morphologisch-funktioneller Analysen. Die von *Cook* 1944, 1949 und *Ludwig* 1949 geleisteten Arbeiten auf dem Gebiet der vergleichenden Morphologie des Dipterenlarvenkopfes stellen einen sehr bedeutsamen Fortschritt dar, und es ist zu wünschen, daß damit eine Basis gewonnen wurde, die sich auch für weitere Untersuchungen bewährt. Besonders erwähnen möchte ich die guten, für morphologische Untersuchungen wirklich brauchbaren Abbildungen, an denen es auf diesem Gebiet in der bisherigen Literatur sehr mangelt.

Da ich meine Arbeiten über den Dipterenlarvenkopf auf die morphologisch-funktionelle Analyse abstimmte, so mußte mich die Auffassung *Ferris'* über die Methode der vergleichenden Morphologie zunächst etwas befremden. *Ferris* betont in seinen Schriften wiederholt, daß die vergleichende Morphologie nichts mit der Funktion zu tun hat. Er und seine Schüler vermeiden es mit Absicht, funktionelle Gesichtspunkte in ihren Arbeiten zu berücksichtigen. Dies geschieht offenbar aus methodischen Gründen. Es ist dabei eine gewisse Vorsicht im Spiele, die es vermeiden will, ein morphologisches Problem durch funktionelle Interpretation oder durch die große Plastizität des Materials zu erklären. In dem Bemühen, jede Anpassungsfrage, die leicht zu lamarckistischer Deutung verführen könnte, auszuschalten, wird reine vergleichende Morphologie getrieben. Das Ziel dieser Methode ist, das aus der morphologischen Analyse einer Anzahl von Insektenköpfen gewonnene Bild des genetischen Grundbauplanes ("basic genetic pattern" *Ferris'*) auch an anderen, bisher nicht näher untersuchten Formen bestätigt zu finden.

Was für die idealistische Morphologie der Begriff des Typus ist, nämlich ein durch Anschauung und Vergleich vieler Formen gewonnenes Abstractum, das ist für *Ferris* das genetische Grundmuster, das aber im Gegensatz zum Typus als eine reale Basis (Genotypus) betrachtet wird.

Dieses genetische Grundmuster liegt allen phänotypisch verschiedenen Formen zugrunde. Neue Gestaltungen können nicht außerhalb oder ohne die vererbte Basis auftreten.

Da die vergleichende Morphologie von der spezifischen Gestalt des Ganzen und seiner Teile absieht, gleichsam durch sie hindurchsieht, um den Grundbauplan aufzufinden, so endet ihre Zielsetzung bei der Feststellung der Homologien der Teile. Für den vergleichenden Morphologen gewinnt die Einzelform erst dann Leben, wenn es ihm gelingt, sie in eine mehr oder minder abgestufte morphologische Reihe einzuordnen. Betrachtet er die vom gefundenen Grundbauplan gestaltlich wenig abweichenden Formen als historisch älter, die stark abweichenden, spezialisierten dagegen als jünger, so deutet er die morphologische Reihe in eine phylogenetische um. Eine solche aus rezenten Formen gebildete morphologische Reihe soll zumindest die Vorstellung von phylogenetischen Zusammenhängen erleichtern.

Für den Funktionsanatomen liegt das Problem in der spezifischen Gestaltung des Ganzen und seiner Teile. Aufgabe der funktionellen Analyse ist es, uns die Gestaltungen aus ihrer Funktion heraus verständlich zu machen, sie zu beleben. Die Untersuchung eines Organismus in diesem Sinne führt zunächst zu der Feststellung, daß eine Form-Funktionseinheit vorliegt, daß der Organismus ein gestaltlich und funktionell entharmonisches Gebilde ist. Sie führt weiterhin zu der Feststellung, daß der Organismus gestaltliche Beziehungen zu seiner Umwelt erkennen läßt, daß er epharmonisch gebaut ist. Eine kausale Erklärung für die Tatsache des Angepaßtseins kann dabei nicht gegeben werden.

Morphologische und funktionelle Betrachtung unterscheiden sich in ihrer Zielsetzung und damit auch in ihrer Methode. Da die vergleichende Morphologie nach Feststellung der Homologien der Teile ihre Aufgaben erfüllt sieht, braucht sie feinere gestaltliche Besonderheiten gar nicht zu werten. Darin liegt eine gewisse Gefahr, manchen auch für sie wichtigen Anhaltspunkt zu übersehen. Wird die vergleichende Morphologie aber durch funktio-

nelle Gesichtspunkte erweitert, so kann das auch für rein morphologische Probleme förderlich sein. Es kann daher gesagt werden, daß rein morphologische und funktionelle Betrachtungsweise einander ergänzen.

Die Organismen werden uns in ihrer Gestaltung erst verständlich, wenn wir sie als historisch geworden erkennen und sie zugleich als tätige und mit ihrer Umwelt in Beziehung stehende betrachten. Ich glaube, in dieser Hinsicht auch mit *Gouin* 1949 übereinzustimmen, wenn er sagt: „A notre sens organe et fonction sont trop intimement liés, pour que nous puissions faire abstraction de l'un ou de l'autre. Ces deux notions 'organe' et 'fonction' sont deux aspects d'une même réalité et sont complémentaires comme le sont, sur un autre plan, les concepts de matière et de forme.“

Der Bau der Kopfkapsel.

Die Larve von *Chaoborus* ist in vieler Hinsicht sehr spezialisiert. Schon die Kopfform weicht stark von den meist ovoiden Kopfformen anderer eucephaler Larven (*Anopheles*, *Chironomus*, *Tipula* etc.) ab. In der Dorsalansicht ist der Kopf mehr oder minder keilförmig, besonders in seinem vorderen Abschnitt verschmälert und seitlich stark kompreß (s. Abb. 4 c), während der hintere Abschnitt, welcher lateral die großen Komplexaugen und ventral die Mundteile trägt, mehr gerundet erscheint. Man kann daher von einem schmalen rostralen Vorderkopf oder Rostrum und einem voluminösen occipitalen Schädelteil oder Hinterkopf sprechen. In der Seitenansicht hat der Kopf annähernd die Form eines Dreiecks, dessen Spitze die in der Ruhestellung schräg nach unten und hinten gerichteten Antennen trägt, und dessen Basis in der Halsregion caudad durchgebogen ist (Abb. 1).

Das Chitin der Kopfkapsel ist vollständig unpigmentiert und durchscheinend wie die übrige Körperwand. Die Wände des Craniums sind jedoch stärker chitinisiert als der übrige Körper. Dies kann an Schnittpreparaten, besonders deutlich an den Exuvien der Larven festgestellt werden. Der Kopf ist vollständig frei, nicht in den Thorax zurückgezogen; er ist deutlich durch eine tiefe dorsale Einschnürung in der weichhäutigen Halsregion vom mächtig entwickelten Thoraxkomplex getrennt.

Für die vergleichende Morphologie ist die Homologisierung der Regionen und Teile der Kopfkapsel nicht ohne Schwierigkeiten;

z. T. auch deshalb, weil die Morphologie in diesem Fall durch alte, seit *Weismann* eingeführte Bezeichnungen belastet ist.

Am Aufbau der Kopfkapsel sind hauptsächlich die Lateralplatten (Parietales *Snodgrass* 1935, Ocularlobes *Ferris* 1943 b) beteiligt (Abb. 1, *LPl*). Der Clypeus, der bei den verwandten Culicidae, Anophelidae und Dixidae breit und plattig entwickelt ist, tritt stark zurück.

Bezüglich des Clypeus schließe ich mich der von *Ferris* (1943 b) und *Cook* (1944 a) im Anschluß an *Snodgrass'* Definition

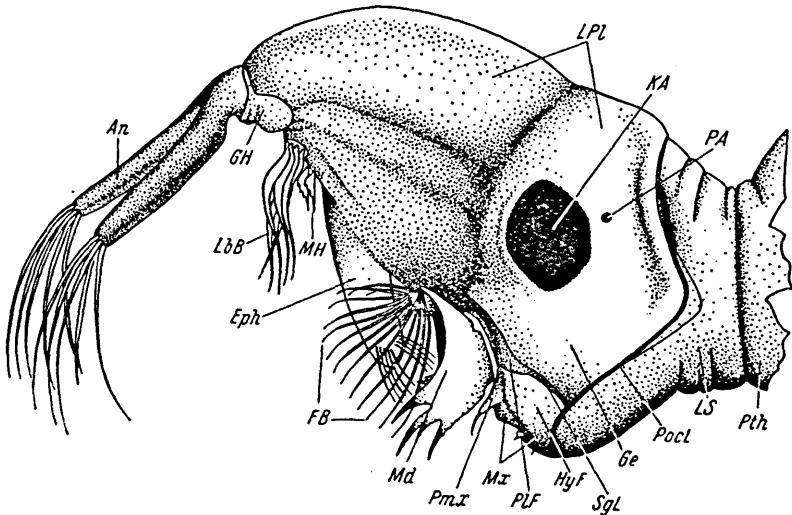


Abb. 1. *Chaoborus obscuripes*, Larvenkopf in Lateralansicht, im Augenblick des Beutefanges: Antennen vorgestreckt, Mandibeln geöffnet und Fangkorb entfaltet. (Es wurde diese Darstellung gewählt, weil es gute Abbildungen des Kopfes in Lateralansicht bei in Ruhestellung befindlichen Mundteilen auch in älteren Arbeiten gibt).

An = Antenne, *Eph* = Epipharynx, *FB* = Fächerborsten der Mandibel, *Ge* = Gena, *GH* = Gelenkhaut, *HyF* = Hypostomalfeld, *KA* = Komplex-
 auge, *LbB* = Labrumborsten, *LPl* = Lateralplatten, *LS* = Labialsagmen-
 t, *Md* = Mandibel, *MH* = Messerhaare, *Mx* = Maxille, *PA* = Punktauge,
PlF = Pleurostomalfeld, *Pmx* = Palpus maxillaris, *PocL* = Postoccipital-
 leiste, *Pth* = Prothorax, *SgL* = Subgenalleiste.

(1935) vertretenen Auffassung an, daß es sich nicht um einen Frontoclypeus, sondern um einen Clypeus allein handelt. Die in meinen beiden früheren Arbeiten über *Anopheles* und *Dixa* als

Frontoclypeus bezeichnete Region ist daher ebenfalls nur als Clypeus anzusehen.

Der Clypeus bildet einen schmalen Streifen im dorsalen Kiel des Rostrums, der nach hinten zu über dem Occipitalteil etwas verbreitert ist (Abb. 4 c). Vorne, zwischen den Rahmen der beiden Antennenforamina, geht er in eine schmale Spitze aus. In den kurzen schrägen Grenznähten, die er mit ihnen bildet, ist wahrscheinlich die Clypeofrontalnaht zu suchen (Abb. 7, S. 489, *CIFrN*). Caudal läuft der Clypeus ebenfalls in eine Spitze aus, welche gerade den Hinterrand des stärker chitinisierten Craniums erreicht. Eine Coronalnaht tritt daher nicht auf. Die Lateralplatten bilden sowohl die Seitenwände des rostralen wie des occipitalen Schädeltiles. Die unter und hinter den Augen gelegene Region, welche auch als Gena (Abb. 1, *Ge*) bezeichnet wird, ist nach unten zu durch eine deutliche Subgenalnaht (Abb. 1, *SgL*) begrenzt, welche als Versteifungsleiste entwickelt ist. Sie ist über den Mandibeln deutlich verbreitert und verdickt und trägt beide Mandibelgelenke. Dieser Abschnitt der Subgenalleiste und die ventralwärts anschließende Partie wird auch als Pleurostomalfeld bezeichnet (Abb. 1, *PlF*), während der hintere Abschnitt, welcher weniger stark chitinisiert ist, Hypostomalfeld (Abb. 1, *HyF*) genannt wird (*Snodgrass* 1935). Die Subgenalleiste erstreckt sich vom vorderen Mandibelgelenk, bzw. dem Ursprung des vorderen Tentorialarmes bis zur hinteren Grenze (der Postoccipitalleiste, Abb. 1, *PocL*) des sklerotisierten Craniums.

Das Tentorium ist nur sehr schwach entwickelt. Die vorderen Tentorialarme bilden äußerst zarte, fast fadendünne Chitinstäbchen, die über den vorderen Mandibelgelenken aus der Wand des Craniums entspringen und mit ihrer feinen Spitze nach hinten gegen den Occipitalrand, bzw. die Nackenleiste gerichtet sind (Abb. 3, Abb. 17, *voTA*, S. 507).

Die Tentorialarme sind an Sektionspräparaten oder Mikrotomschnitten nur schwer zu sehen. Ihre Auffindung verdanke ich dem Umstand, daß ich auch Larvenexuvien untersuchte, an welchen man alle, auch die feinsten Chitinteile in klarer Sonderung erkennen kann.

Die Kopfkapsel bietet in ihrer hinteren Begrenzung vergleichend-morphologisch außerordentlich interessante Verhältnisse, die mir bedeutsam genug erscheinen, um sie hier ausführlicher zu besprechen.

Das Hinterende der Kopfkapsel ist durch einen stärker chitinierten Rand ausgezeichnet (Abb. 2). Vergleichend-morphologische Überlegungen machen es sehr wahrscheinlich, daß diese Randleiste nicht als die wahre, morphologische Hintergrenze des Kopfes zu betrachten ist, sondern als Postoccipitalnaht (*PocL*) anzusehen ist, welche das Maxillar- vom dahinter anschließenden Labialsegment trennt. Dies trifft zunächst nur für den ventralen

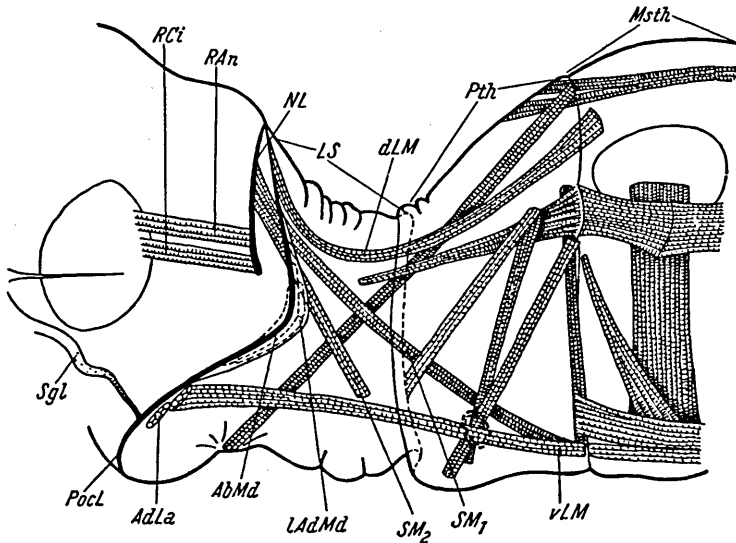


Abb. 2. Hintere Kopf- und Halsregion. Hals und Thoraxwand durchscheinend gedacht, nur die Muskeln der linken Körperhälfte dargestellt. Um die Übersichtlichkeit zu wahren, wurden in der dorsalen Halspartie zwei von links nach rechts einander überkreuzende Muskelbänder nicht eingezeichnet. *AbMd* = M. abductor mandibulae, *AdLa* = M. adductor labii, *dLM* = dorsaler Längsmuskel, *lAdMd* = laterales Bündel des M. adductor mandibulae, *LS* = Labialsegment, *Msth* = Mesothorax, *NL* = Nackenleiste, *PocL* = Postoccipitalleiste, *Pth* = Prothorax, *RAn* = M. retractor antennae, *RCi* = M. retractor cibarii, *SgI* = Subgenalleiste, *SM₁*, *SM₂* = Schrägmuskeln, *vLM* = ventraler Längsmuskel.

Abschnitt der Randleiste zu. Dorsal von der nach hinten gerichteten Durchbiegung derselben sind die Verhältnisse komplizierter.

Ausschlaggebend für die Begründung dieser Auffassung der Hinterrandleiste als echte Segmentgrenze waren zunächst folgende Tatsachen:

1. Der bei der Chaoboruslarve relativ kräftig entwickelte M. adductor labii hat seinen Ursprung knapp hinter der Randleiste (Abb. 2, *AdLa*), würde also, wenn die Randleiste als hintere Kopfgrenze aufgefaßt wird, schon hinter der Kopfgrenze in der Halsregion entspringen.

2. Die Randleiste bildet an ihrer Biegungsstelle gar nicht den Hinterrand, sondern eine schwächer chitinierte flügelartige Verbreiterung ragt caudal über sie hinaus (Abb. 2). An dieser Verbreiterung und der Randleiste selbst liegen die Ursprünge eines kräftigen Bündels des Mandibeladduktors (*lAdMd*) sowie des Mandibelabduktors (*AbMd*) und die einer Gruppe lateraler Pharynxdilatoren (Abb. 14 b, S. 498). Es schien mir zunächst merkwürdig, daß so bedeutsame Muskeln des Kopfes ihre Ursprünge über die hintere Kopfgrenze hinaus verlagert haben sollten. Es lag also der Gedanke nahe, daß der verstärkte Rand des Craniums die Postoccipitalleiste und nicht den Hinterrand des Kopfes darstellt, also anschließend an sie noch ein Kopfsegment liegt.

Die morphologische Deutung der Verhältnisse in der Nackenpartie war durch folgende Feststellung erschwert: Die Halshaut ist in der Nackengegend an beiden Seiten in den Kopf hineingestülpt, sodaß jederseits eine Invaginationsfalte entsteht (Abb. 3, *NF*). Die Tiefe dieser Falte, sozusagen ihr Boden, und ihre Lateralwand sind stärker chitiniert, sodaß der Eindruck erweckt wird, als wäre ein kurzer Chitinstab, der am dorsolateralen Rand des Craniums befestigt ist und dem seitlichen Kopfrand parallel nach unten läuft, mit seinem freien Ende in den Kopf hineingedrückt worden (s. Abb. 17 c). An dieser Nackenleiste (Abb. 2, *NL*), wie ich sie nenne, setzen nun mehrere Muskeln an, und zwar sowohl Muskeln des Kopfes als auch Muskeln des Rumpfes. An erster Stelle ist hier der M. retractor antennae (Abb. 2, *RAu*) anzuführen. Ein zweiter ebenso kräftiger Muskel zieht zur Dorsalwand des Cibariums (Abb. 2, *RCi*). Bei den in den Rumpf ziehenden Muskeln handelt es sich um zwei relativ schmale Muskelbänder, die schräg nach hinten ventral verlaufen. Der eine (Abb. 2, *SM₁*) setzt an der ventralen Grenze von Pro- und Mesothorax an und zwar gemeinsam mit einem ventralen Längsmuskel (Abb. 2, *LM*), der knapp neben dem M. adductor labii entspringt. Der zweite Muskel (Abb. 2, *SM₂*) inseriert ventrolateral etwas vor der vorderen Prothoraxgrenze. Welche morphologische Interpre-

tation kommt nun dieser Nackenleiste zu? Folgende Überlegung führte zum Ziel. Der Antennenmuskel (*M. retractor antennae*) entspringt bei den verwandten Culiciden am Ende des vorderen Tentorialarmes (*Schremmer* 1949, *Cook* 1944) oder am hinteren Tentorialarm (*Cook* 1949, pag. 33, Fig. 11). Nun sehen wir aber, daß bei *Chaoborus* der vordere Tentorialarm sehr schwach entwickelt ist (Abb. 3, Abb. 17, S. 507) — für den Ansatz des kräftigen Antennenmuskels also gar nicht in Frage kommt — und mit seiner feinen Spitze genau in die Richtung des tiefsten Punktes der

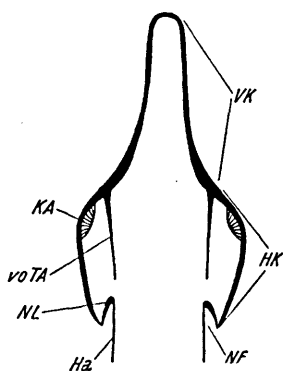


Abb. 3. Schematischer Horizontalschnitt durch die Kopfkapsel in Höhe der vorderen Tentorialarme.

Ha = Hals, *HK* = Hinterkopf (occipitaler Schädelabschnitt), *KA* = Komplexauge, *NF* = Nackenfalte, *NL* = Nackenleiste, *VK* = Vorderkopf (Rostrum), *voTA* = vordere Tentorialarme.

stellt also, so wie der ventrale Abschnitt der Hinterrandleiste des Kopfes, die Grenze zwischen Maxillar- und Labialsegment dar, ist also ein Teil der Postoccipitalleiste. Das dahinter anschließende Labialsegment (Abb. 2, *LS*) ist fast vollständig häutig und in die Bildung des Halses eingegangen. Die laterale Wand der Nackenfalte stellt einen hinteren Abschnitt des Maxillarsegmentes dar und das stärker chitinisierte Cranium schließt hier schon innerhalb des Maxillarsegmentes ab.

Nackenfalte zeigt, an welcher der Antennenmuskel entspringt. Diese Feststellung brachte die Lösung. Die Nackenfalte ist nichts anderes als die hintere Tentorialinvagination. Der Antennenmuskel hat also seinen Ursprung vom vorderen auf den hinteren Tentorialarm verlegt. Bei anderen Insekten liegt die hintere Tentorialinvagination in der Postoccipitalnaht, aber normalerweise meist ventrolateral (*Snodgrass* 1935, pag. 159). Handelt es sich also bei *Chaoborus* um eine Tentorialinvagination, so ist sie weit nach dorsal verschoben worden. Wahrscheinlich liegt gleichzeitig eine echte, primäre Intersegmentalfalte vor, die im Zusammenhang mit der Bildung der hinteren Tentorialinvagination erhalten geblieben ist. Die Nackenleiste selbst

Die anatomischen Verhältnisse in der Halsregion der Insekten sind nach der Darstellung von *Snodgrass* 1935, pag. 159, folgende: Die dorsalen Hauptlängsmuskel sind an der Postoccipitalleiste des Kopfes befestigt, durchziehen den Prothorax und heften erst an der Antecosta oder dem Phragma des Mesothorax an. Die ventralen Hauptlängsmuskel erstrecken sich von der Postoccipitalnaht oder dem Tentorium zu den Apophysen des Prosternums. Weder dorsale, noch ventrale Muskeln haben demnach eine Verbindung im Prothorax, welche der gewöhnlichen antecostalen Befestigung von Intersegmentalmuskeln entspricht (vgl. *Snodgrass* 1935, pag. 162, Fig. 87).

Die bei *Chaoborus* in der Halsregion auftretenden Muskel können mit diesen von *Snodgrass* dargelegten Verhältnissen in Übereinstimmung gebracht werden. Die dorsalen Längsmuskel (Abb. 2, *dLM*) des Rumpfes entspringen am dorsalen Hinterrand der Postoccipitalleiste des Craniums median von der Nackenfalte und ziehen durch die Halsregion und den Prothorax zur Prothorax-Mesothoraxgrenze. Eine Antecosta oder ein Phragma ist nicht ausgebildet.

Die ventralen Hauptlängsmuskel (Abb. 2, *vLM*) setzen ebenfalls knapp hinter der Postoccipitalleiste an — dort, wo die Subgenalleiste in diese einmündet — und durchziehen die Halsregion bis zur Prothorax-Mesothoraxgrenze. Die an der Nackenleiste ansetzenden Muskelbündel (Abb. 2, *SM*₁, *SM*₂) ziehen von dorsal schräg nach ventral hinten. Möglicherweise handelt es sich bei dem lateral gelegenen dieser Muskel (*SM*₂) um einen primären Intersegmentalmuskel. Der schräge Verlauf dieser beiden Muskelzüge resultiert aus der Verschiebung der hinteren Tentorialinvagination nach dorsal. Mit dieser Verlagerung wurden nämlich diejenigen Muskelbündel des ventralen Längsmuskels, welche am Tentorium anheften, abgespalten und nach dorsal mitgenommen, während ihre hintere ventrale Anheftungsstelle unverrückt blieb. Die anderen in der Halsregion noch auftretenden Muskel sollen hier nicht weiter behandelt werden. Hervorzuheben ist noch die deutliche Grenze zwischen Labialsegment (Postocciput) und Prothorax, die nicht nur als Falte auftritt, sondern auch durch die Anhaftungsstellen prothoracaler Muskelbündel gekennzeichnet ist (Abb. 2).

Zusammenfassend kann also die hintere Schädelgrenze der *Chaoborus*larve folgendermaßen beschrieben werden: Das stärker

chitinisierte Cranium des Chaoboruskopfes schließt mit dem Hinterrand des Maxillarsegmentes, also mit der Postoccipitalleiste, ab, während die morphologische Hintergrenze, die durch die rückwärtige Begrenzung des Labialsegmentes gegeben ist, in der weichhäutigen Halspartie liegt. Das letzte Kopfsegment oder Labialsegment ist mit Ausnahme eines ventralen sklerotisierten Feldes, welches das reduzierte Labium (Praementum) darstellt, zur Gänze häutig entwickelt. Es bildet zusammen mit dem Prothoraxsegment die weichhäutige Halsregion. Die Nackenfalte stellt eine offenbar mit der Bildung der hinteren Tentorialinvagination im Zusammenhang stehende Intersegmentalfalte dar.

Es ist hier noch anzuführen, daß die Nackenleiste bei der Mehrzahl der Larven, die in 75% Alk. konserviert wurden, nach hinten oben herausgedrückt ist, sodaß die Falte verschwindet (S. Abb. 11, S. 494). Es handelt sich dabei um eine postmortale Erscheinung, die vermutlich darauf zurückzuführen ist, daß die an der Nackenleiste ansetzenden Rumpfmuskeln bei der Konservierung stark kontrahiert werden, und zwar vor der Kontrahierung der Kopfmuskeln, die die Nackenleiste in ihrer Lage halten könnten; wahrscheinlich dringt der Alkohol in die dünne Halsregion rascher ein als durch die Wand des Craniums. An lebenden Larven konnte ich ein Ausstülpfen der Nackenfalte niemals beobachten. Auf einer Abbildung einer Chaoboruslarve von *Weismann* 1866 ist die Nackenfalte wohl nach hinten herausgestreckt eingezeichnet, aber nicht näher beschrieben worden.

Kehren wir zur Betrachtung des Kopfbaues zurück. Um mit der von *Cook* 1944, 1949 bei der Beschreibung von Dipterenlarvenköpfen eingeführten Terminologie in Übereinstimmung zu kommen, werde ich die jeweils entsprechenden *Cook*'schen Bezeichnungen in Klammern setzen.

Die Form des Kopfes und die Differenzierungen seiner Anhängen werden beherrscht von der Anpassung an die räuberische Lebensweise. Die Übereinstimmung zwischen Form und Funktion der Einzelteile sowie des Ganzen wird uns erst dann verständlich, wenn wir alle Teile in ihrer Gesamtheit betrachten, denn sie sind in ihrem Bau aufeinander und auf eine Gesamtfunktion, in unserem Fall auf den Beutefang, abgestimmt.

Die Kopfform wird verständlich aus der Verlagerung der Antennen an den Vorderrand des Kopfes. Diese Verlagerung steht offensichtlich in Beziehung mit der Funktionsänderung der Antennen, die als Greif- und Fangorgane ausgebildet sind. Ihr Aktionsraum liegt vor der Kopfspitze, also vor den Augen. Die Antennenforamina liegen am Vorderende des Clypeus und sind einander bis zur Berührung genähert. Dies ist dadurch möglich,

daß das Labrum dorsal und in seinen seitlichen Abschnitten reduziert wurde; nur sein mittlerer Teil wurde nach ventral abgedrängt und blieb als ein unbewegliches Büschel schilfblattförmiger Borsten erhalten (Abb. 1, *LbB*). Die Reduktion des Labrums war von größtem Einfluß auf die Gestalt des Kopfes insoferne, als die Reduktion des Labrums und seiner Muskulatur eine bedeutende Verschmälerung des Clypeus nach sich zog.

Bei einem Vergleich der Köpfe von *Anopheles*, *Dixa* und *Chaoborus* in ihrer Dorsalansicht (Abb. 4), fällt auf, daß bei den beiden ersten, die ein wohlentwickeltes Labrum besitzen, der

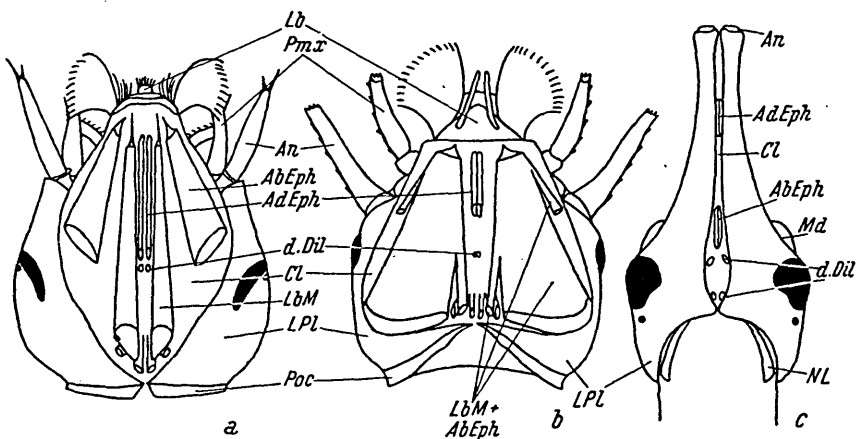


Abb. 4. Dorsalansicht des Kopfes von: a) *Anopheles*, b) *Dixa*, c) *Chaoborus*.

Es sind nur die vom Clypeus entspringenden Muskeln eingezeichnet.

AbEph = M. abductor epipharyngis, *AdEph* = M. adductor epipharyngis, *An* = Antenne, *Cl* = Clypeus, *d.Dil.* = dorsale Dilatoren des Pharynx, *Lb* = Labrum, *LbM* = Labrummuskel, *LPl* = Lateralplatten, *Md* = Mandibel, *NL* = Nackensteife, *Pmx* = Palpus maxillaris, *Poc* = Postocciput.

Clypeus ein breites Kopfdach bildet, an dem auch die kräftigen Muskeln (Labrummuskel *Schremmer* 1949, Tormalmuskel *Cook* 1944, Messorialmuskel *Cook* 1949), welche das Labrum bewegen, entspringen. Mit dem Ausfall dieser Muskeln bei *Chaoborus* wird auch der Clypeus stark verschmälert. Daraus wird die schmale, seitlich komprimierte Form des Vorderkopfes, die Rostrumbildung, verständlich.

Mit der Auffassung von der Reduktion des Labrums stehe ich im Gegensatz zu allen bisherigen Beschreibungen des *Chaoborus*-

kopfes, welche einen fingerartigen, aus der Ventralwand des Rostriums schräg gegen die Mandibeln vorragenden Mundteil als Oberlippe (Labrum) bezeichneten. Der Nachweis für die Richtigkeit meiner Auffassung soll im Folgenden gebracht werden, und zwar einerseits durch den Versuch, das an der Kopfspitze ventral von den Antennen vorragende Borstenbüschel als einen Rest des Labrums kennzuzeichnen, andererseits durch den Nachweis der Homologie des erwähnten fingerartigen Gebildes mit dem Epipharynxapparat (Palatum *Cook*) anderer Culiciden.

Bei vielen Larvenformen der nematoceren Dipteren bildet der Epipharynx einen in der Fortsetzung der Ventralwand des Labrums gelegenen, gut abgrenzbaren differenzierten Mundteil. Bei den Culicidae, Anophelidae und Dixidae bildet er einen integrierenden Bestandteil des automatisch und rhythmisch arbeitenden Mechanismus der Mundteile. Er stellt bei diesen Formen einen von Chitinskleriten gestützten Borstenapparat dar, der durch eigene Muskeln (Messorialmuskeln *Cook* 1949) bewegt werden kann. Bei der Nahrungsaufnahme z. B. der Anopheleslarve hat er im Zusammenspiel mit den Mandibeln folgende Aufgabe: Während der Öffnungsphase der Mandibeln ragt er vom Dach der Präoralhöhle nasenartig gegen die Mandibeln vor, sodaß seine klingenförmigen, mundeinwärts gerichteten Borsten in die Mandibelkämme eingreifen und die in diesen haftenden Partikel herauslösen und übernehmen. Während der Schließphase der Mandibeln ist der Epipharynxapparat nach dorsal zurückgezogen; die Mandibeln streichen während dieser Bewegungsphase nicht durch den Epipharynx, sondern durch die eingeschlagenen Labrumpinsel und kämmen dabei die in diesen haftenden Partikel heraus. Der Epipharynxapparat arbeitet also als beweglicher Mundteil mit den Mandibeln zusammen und verschließt während der Öffnungsphase der Mandibeln die Präoralhöhle von vorne (vgl. *Schremmer* 1949).

Es war nun naheliegend und wird auch von der vergleichend-morphologischen Betrachtungsweise gefordert, diesen bedeutsamen Mundteil auch bei der Chaoboruslarve zu suchen. Der Epipharynx müßte den eben diskutierten Verhältnissen zufolge in der Fortsetzung der Ventralwand des Labrums unmittelbar vor oder zwischen den Mandibeln stehen. Ist nun die seit *Weismann* 1866 als Oberlippe bezeichnete Bildung tatsächlich das Labrum, so gäbe es bei Chaoborus keinen Epipharynx. Die vor dieser „Oberlippe“

stehenden Gebilde, vor allem das ventral von den Antennensockeln stehende Borstenbüschel, muß dann als „accessorisches“ Anhängsel betrachtet werden und scheidet somit aus der vergleichend-morphologischen Betrachtung aus; dies umso mehr, als mir keine Insektenart bekannt ist, wo es vor der Oberlippe noch irgendwelche Bildungen gibt.

Halten wir zunächst an der alten Ansicht fest, so ist zu prüfen, ob die für die Insekten allgemein gültige Charakteristik der Oberlippe für diesen Mundteil überhaupt zutrifft. *Eidmann* 1941, pag. 35, bezeichnet als Oberlippe „ein unpaares, abgegliedertes Stück der Kopfkapsel, das als breiter, flacher Lappen vor der Mundöffnung herabhängt und durch die Clypeolabralnaht mit dem Clypeus wie durch ein Scharniergelenk beweglich verbunden ist und die Mundhöhle von vorne her abdeckt“. Nach *Snodgrass* 1935, pag. 127, ist das Labrum „the preoral lobe of the head suspended from the clypeus, with muscles arising on the frons“. Diesen Definitionen entsprechend stellt die Oberlippe den terminalsten Abschnitt der Kopfkapsel dar. Es können sich also vor ihr keine Mundteile, auch keine accessorischen, befinden. In der Fortsetzung der Vorderwand (Dorsalwand) des Labrums kann nur der Clypeus, jedenfalls ein Teil der Kopfkapselwand, gelegen sein. Die für Insekten allgemein gültige Definition für die Oberlippe trifft also für die Chaoboruslarve nicht zu, wenn die Auffassung von *Weismann* zu Recht besteht.

Schon *Weismann* selbst hat bei der Beschreibung der Mundteile der Chaoboruslarve die Besonderheit dieser „Oberlippe“ gesehen, ist aber nicht bis zur richtigen Auffassung vorgedrungen, da sein Augenmerk vor allem auf die Metamorphose und nicht auf vergleichend-anatomische oder funktionelle Untersuchung gerichtet war. *Weismann* 1866, pag. 49, schreibt: „Die Oberlippe entfernt sich am weitesten von der bei den Larven gewöhnlichen Bildung. Sie stellt einen frei herabhängenden, schräg nach hinten gerichteten fingerförmigen Fortsatz dar von beträchtlicher Länge, der zwar kein besonderes Gelenk besitzt, sondern unmittelbar aus der Chitinhaut der unteren Kopffläche hervorgeht, dennoch aber sehr beweglich ist und zum Festhalten der einmal ergriffenen Beute und zu ihrer Fortbewegung in den Mund verwendet wird“.

Meine Auffassung ist nun die, daß der von *Weismann* als Oberlippe bezeichnete Mundteil ein fingerförmig verlängerter Epi-

pharynx ist. Das früher als accessorischer Mundteil angesehene Borstenbüschel stellt einen Rest des reduzierten Labrums dar.

Zuerst soll die Homologisierung des Epipharynxfingers der Chaoboruslarve mit dem Epipharynxapparat anderer Culicidae versucht werden. Ist meine Auffassung richtig, so muß die Lagebeziehung des Epipharynx zu den anderen Mundteilen, z. T. vielleicht auch seine Form und Funktion, mit den Epipharynxbildungen anderer Larven aus der Verwandtschaftsgruppe der Culiciden

vergleichbar sein. Dies trifft tatsächlich zu, denn der Epipharynxfinger steht so wie der Epipharynx etwa von Anopheles oder Dixia zwischen Mandibeln und Labrum (Borstenbüschel) und ragt aus der ventralen Kopfwand gegen die Mandibeln vor (Abb. 1).

Was die Form betrifft, so weicht sie durch die starke fingerartige Verlängerung von der Form anderer Epipharynxbildungen ab, aber die am gerundeten distalen Ende stehende Beborstung entspricht wieder derjenigen des Epipharynx anderer Culicidenlarven. In diesem Zusammenhang ist besonders auf die zweiseitig symmetrische Anordnung der langen Borsten hinzuweisen und die Ausbildung der in der Mitte der Epipharynxkuppe stehenden Borsten als gegabelte Dornen und mehrspitzige Borstenschuppen hervorzuheben (Abb. 5, *GaD*, *BS*).

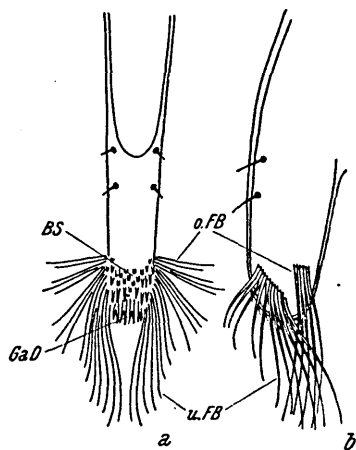


Abb. 5. Epipharynxfinger.
a) Ansicht von vorne, b) Lateralansicht.

BS = Borstenschuppen, *GaD* = Gabeldornen, *o.FB* = obere Federborsten, *u.FB* = untere Federborsten.

Vergleichbare Bildungen habe ich beim Epipharynxapparat der Anopheles- und Dixalarve als Klingenborsten bezeichnet. Die Ähnlichkeit des Epipharynxfingers mit dem Epipharynxapparat der Culicini oder Anophelini wird besonders deutlich, wenn man sich ihn so weit verkürzt denkt, daß nur mehr das borstenbesetzte Ende als Kuppe aus der Kopfwand vorragt. Im übrigen finden wir auch bei Dixia und Anopheles, daß der Epipharynx nasenartig

aus der Ventralwand des Rostrums vorragt, nur eben nicht so weit wie bei Chaoborus.

Vergleichen wir nun noch die Funktion der Epipharynxbildungen bei Chaoborus und verwandten Larvenformen, so ergibt sich ebenfalls eine weitgehende Übereinstimmung. Der Epipharynx hat die Präoralhöhle zwischen den Mandibeln von vorne her abzuschließen. Bei *Culex*, *Anopheles* oder *Dixa* kommt ihm u. a. diese Aufgabe schon deshalb zu, weil das Labrum, das bei der Mehrzahl anderer Insekten diese Aufgabe erfüllt, als Pinselorgan sehr stark nach vorne bewegt wird, so daß ohne Dazwischentreten des Epipharynx die Präoralhöhle zwischen den Mandibeln offen bliebe. Bei Chaoborus ist ein so dichter Verschuß der Präoralhöhle, wie er bei diesen Mikroorganismenfressern und Filtrierern notwendig ist, nicht erforderlich. Prinzipiell aber hat er die gleiche Aufgabe, nämlich den von den geöffneten Mandibeln und ihren Borstenfächern umstellten Präoralraum nach vorne abzuschließen (s. Abb. 1), damit eine einmal eingefangene Beute nicht mehr entweichen kann.

Als dritten und wichtigsten Punkt zur Begründung der durchgeführten Homologisierung führe ich die Muskelversorgung an.

Der Epipharynxfinger der Chaoboruslarve wird durch zwei antagonistisch wirkende bandförmige Muskelpaare bewegt (Abb. 6b), und zwar durch die Mm. adductores epipharyngis (*AdEph*), welche ihn

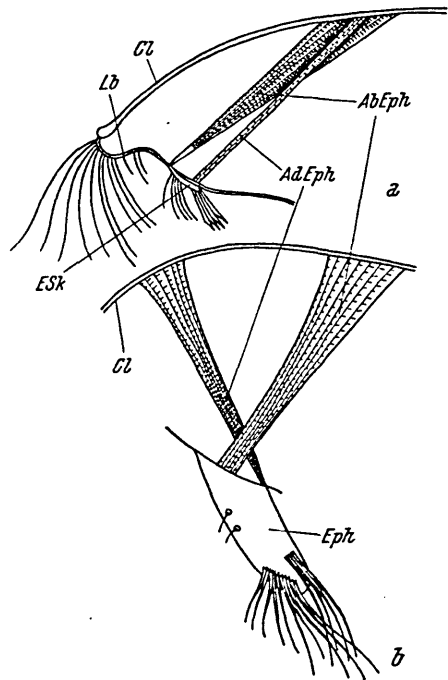


Abb. 6. Epipharynxmuskulatur, a) von *Anopheles*, b) von *Chaoborus*, schematische Sagittalschnitte.

AbEph = M. abductor epipharyngis,
AdEph = M. adductor epipharyngis,
Cl = Clypeus, *Eph* = Epipharynx,
Esk = Epipharynxsklerit, *LB* = Labrum.

gegen die Mundöffnung ziehen, und die Mm. abductores epipharyngis (*AbEph*), die ihn von dieser wegbewegen, so daß er noch steiler gegen ventral vorragt. Die Adductores epipharyngis inserieren median an der oralseitigen Basis des Fingers und ziehen schräg nach vorn zum Clypeus, während die Abduktoren lateral an der Fingerbasis inserieren und schräg nach hinten zum Clypeus ziehen (s. Abb. 11, S. 494). Beide Muskelpaare finden wir auch am Epipharynxapparat der Anopheleslarve (Abb. 6 a); ich bezeichnete 1949 bei dieser die Abduktoren als Lateralmuskeln, die Adduktoren als Epipharynxheber. *Cook* 1949 bezeichnet bei *Culiseta incidens* die Abduktoren als Messorialmuskeln und die Adduktoren als mediane Palatummuskeln.

Es ist hervorzuheben, daß *Cook* 1944 b bei *Anopheles* jederseits zwei Muskeln als Messorialmuskeln bezeichnet. Da ich, übereinstimmend mit *Farnsworth* 1947, feststellen konnte, daß die am Clypeus lateral entspringenden Muskeln am Epipharynxskrit (posterior palatal bar *Cook* 1944 b) inserieren, die weiter caudal und mehr median am Clypeus entspringenden aber an den Tormae, so ist die gleichlautende Bezeichnung dieser Muskeln besser zu vermeiden. Die hier als Abductores epipharyngis bezeichneten Muskeln sind nur mit den lateral gelegenen Messorialmuskeln *Cook*'s zu homologisieren. Die bei *Anopheles* median von diesen verlaufenden Muskeln inserieren an den Tormae und dienen der Einklappbewegung der Labrumpinsel, sie sind bei *Chaoborus* gleichzeitig mit der Reduktion des Labrums verschwunden. Soviel ich aus der englischen Zusammenfassung der russisch geschriebenen Arbeit von *Becker* 1938 entnehmen kann, stimme ich in der funktionellen Interpretation der lateral gelegenen „messorial muscles“ (Mm. abductores epipharyngis *Schremmer*) als Antagonisten zu den „median palatal muscles“ (Mm. adductores epipharyngis) mit diesem überein. *Farnsworth* 1947 scheint, da sie sich in der funktionellen Auffassung *Becker* anschließt, zu dem gleichen Resultat gekommen zu sein.

Die bei *Chaoborus* so auffällige Kreuzung der beiden Epipharynxmuskelpaare ist bei anderen Culicidae nur imaginär vorhanden, das heißt, sie überkreuzen einander nicht tatsächlich, sondern erst in ihrer gedachten Verlängerung (Abb. 6 a und b). Zu betonen ist nochmals, daß die Mm. adductores epipharyngis median

von den *Mm. abductores epipharyngis* verlaufen; auch die Lage ihrer Insertionsstellen zueinander ist bei *Chaoborus* die gleiche wie bei anderen *Culicidae*.

Es bleibt nun noch die Aufgabe, das früher als „accessorischer Mundteil“ bezeichnete Borstenbüschel als einen Rest des Labrums nachzuweisen.

Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß wir durch Vergleich des Kopfbaues von *Anopheles* und *Dixa* mit dem von *Chaoborus* zu der Ansicht kommen, daß bei *Chaoborus* durch Vorverlagerung und gleichzeitige mediane Annäherung der beiden Antennenforamina das Labrum nicht nur in seinen seitlichen Abschnitten reduziert wurde, sondern auch der Medianteil desselben von der Kopfspitze nach ventral abgedrängt ist. Der Rest des Labrums wird nur mehr durch ein unbewegliches, ventral von den Antennensockeln nach unten vorragendes Borstenbüschel repräsentiert. Entfernt man die Antennen in ihrem Gelenk und blickt von unten her auf die Rostrumspitze (Abb. 7), so sieht man, daß die beiden ovalen Antennenforamina (Abb. 7, *AnF*) median bis fast zur Berührung aneinanderstoßen und daß von den schrägen Nähten der Clypeusspitze (*ClFrN*) aus zwei dorsoventral verlaufende Flächen entspringen, die sich vorne median treffen (Abb. 7, *VFl*). Es handelt sich um antennale Versteifungsflächen, die vermutlich den von *Cook* 1944 als „postantennal buttress“ beschriebenen Stützflächen vergleichbar sind. Wahrscheinlich ist zwischen den beiden Foramina, bzw. ihren Stützflächen noch eine direkte Verbindung vom Clypeus zur Basis des Borstenbuschels erhalten, also die ursprüngliche Beziehung Clypeus—Labrum vorhanden.

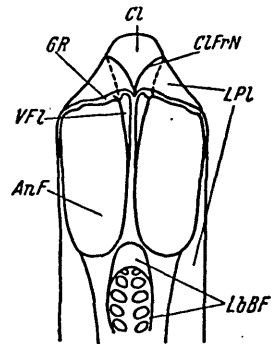


Abb. 7. Rostrumspitze von vorne unten gesehen, Einblick in die beiden Antennenforamina.

AnF = Antennenforamen, *Cl* = Clypeus, *ClFrN* = Clypeofrontalnaht (?), *GR* = Gelenkrand, *LbBF* = Labrumborstenfeld, *LPl* = Lateralplatten, *VFl* = antennale Versteifungsflächen.

Einen weiteren Anhaltspunkt für die Beurteilung der Labrumnatur des Borstenbüschels liefert uns die gestaltliche Ähnlichkeit

seiner Borsten mit den Borsten des Medianabschnittes des Anopheleslabrums (des sogenannten Palatums)¹⁾.

Die Borsten des „Labrums“ von Chaoborus (Abb. 8, b, c) und die medianen Labrumborsten von Anopheles (Abb. 8, e, f) sind in ihren basalen Abschnitten in ganz ähnlicher Weise blasig oder keulig erweitert. Die Abb. 8 a und d stellen eine Aufsicht auf die Basis der Borstengruppen dar und sollen die bei beiden Larvenformen dichte Stellung der Borsten demonstrieren. In Abb. 8 d sind der Deutlichkeit halber nur die Schäfte der randständigen Borsten eingezeichnet, während von den zentral stehenden nur der optische Querschnitt durch die erweiterten Borstenbasen dargestellt ist. Abb. 8 a stellt das von Borsten entblößte Borstenfeld der Chaoboruslarve dar.

Abb. 8. Labrumborsten. a, b, c von Chaoborus, d, e, f von Anopheles. a und d Aufblick auf das Borstenfeld, b und e Borstengruppe von der Seite, c und f einzelne Borste. In den Fig. d, e und f (Anopheles) sind nur die Borsten des medianen Labrumzipfels gezeichnet.

Die Lage des Borstenbüschels vor dem Epipharynx und seine Verbindung mit dem Clypeus (allerdings durch die vordere Grenzlinie des Borstenfeldes von diesem getrennt)

liefern uns, zusammen mit der spezifischen Borstengestalt, die Anhaltspunkte für die Beurteilung desselben als eines Labrumrestes.

¹⁾ Es sei darauf hingewiesen, daß Cook 1944 a den Terminus Palatum für eine Region des Daches der Präoralhöhle verwendet und den im älteren Schrifttum eingebürgerten Ausdruck Palatum für den Medianteil des Labrums nicht mehr gebraucht.

Auf Grund der dargestellten Verhältnisse glaube ich das Borstenbüschel als Labrumrest, das frühere „Labrum“ als Epipharynx auffassen zu können.

Nach diesem Exkurs wenden wir uns wieder der Betrachtung des Kopfbaues zu. Wie schon gesagt wurde, sind am Aufbau des Craniums im wesentlichen nur die Lateralplatten beteiligt. Sie bilden sowohl die Seitenwände des Rostrums als auch die des occipitalen Schädelteiles. In der ventralen Wand des Rostrums bleibt für den Ansatz des Epipharynx fingers ein langgestrecktes, weichhäutiges, vorn schmales und gegen die Mundhöhle zu breiter werdendes Feld ausgespart (Abb. 9 c, S. 492). Im occipitalen Schädelteil stoßen die beiden Lateralplatten (Genae) ventral nicht aneinander, sondern die von ihnen durch die Subgenalnaht (Abb. 9, *SgL*) abgegrenzten Hypostomalfelder (*Snodgrass* 1935, pag. 112) bleiben getrennt (Abb. 9, *HyF*). Diese werden durch eine weichhäutige, z. T. gefaltete Membran verbunden, die in der ventralen Mittellinie den stärker chitinisierten keilförmigen Labiumrest (Abb. 9, *Prmt*) trägt. Es kommt also bei Chaoborus nicht zur Bildung eines geschlossenen Occipitalkragens wie bei *Culex*, *Anopheles* oder *Dixa*. Das Hinterhaupt ist gewissermaßen ventral „offen“, wobei aber nicht das „offene Hinterhaupt“ des ursprünglich orthognathen Kopfes z. B. der Orthopteroiden gemeint ist. Wir werden sehen, daß bei Chaoborus offenbar ein sekundärer Zustand vorliegt, indem das offene Hinterhaupt bei dieser Larve von funktioneller Bedeutung ist. Die dünne Chitinhaut zwischen Labiumkeil und Hypostomalfeld ist normalerweise an beiden Seiten des Labiumkeiles in Falten gelegt (Abb. 9 a). Diese Falten ermöglichen ein seitliches Auseinanderweichen der Seitenwände der Kopfkapsel, wobei natürlich diese Falten geglättet werden (Abb. 9 b). Diese laterale Exkursionsmöglichkeit der Kopfseiten ist — wie die Beobachtung fressender Tiere zeigt — beim Verschlingen größerer Beutetiere von Bedeutung. Beim Hineinstopfen z. B. einer großen Daphnie in den Vorderpharynx durch die Mandibeln werden die Kopfseiten merklich auseinandergetrieben. Die Abb. 9 zeigt in Fig. a den Kopf in normalem, in Fig. b in expandiertem Zustand.

Die Beobachtung der Schädelkinetik führte auch zur Auffindung der entsprechenden Muskulatur. Der passiven Erweiterung der Kopfkapsel wirken die beiden fast in einer Geraden, aber in entgegengesetzter Richtung verlaufenden *Mm. adductores labii*

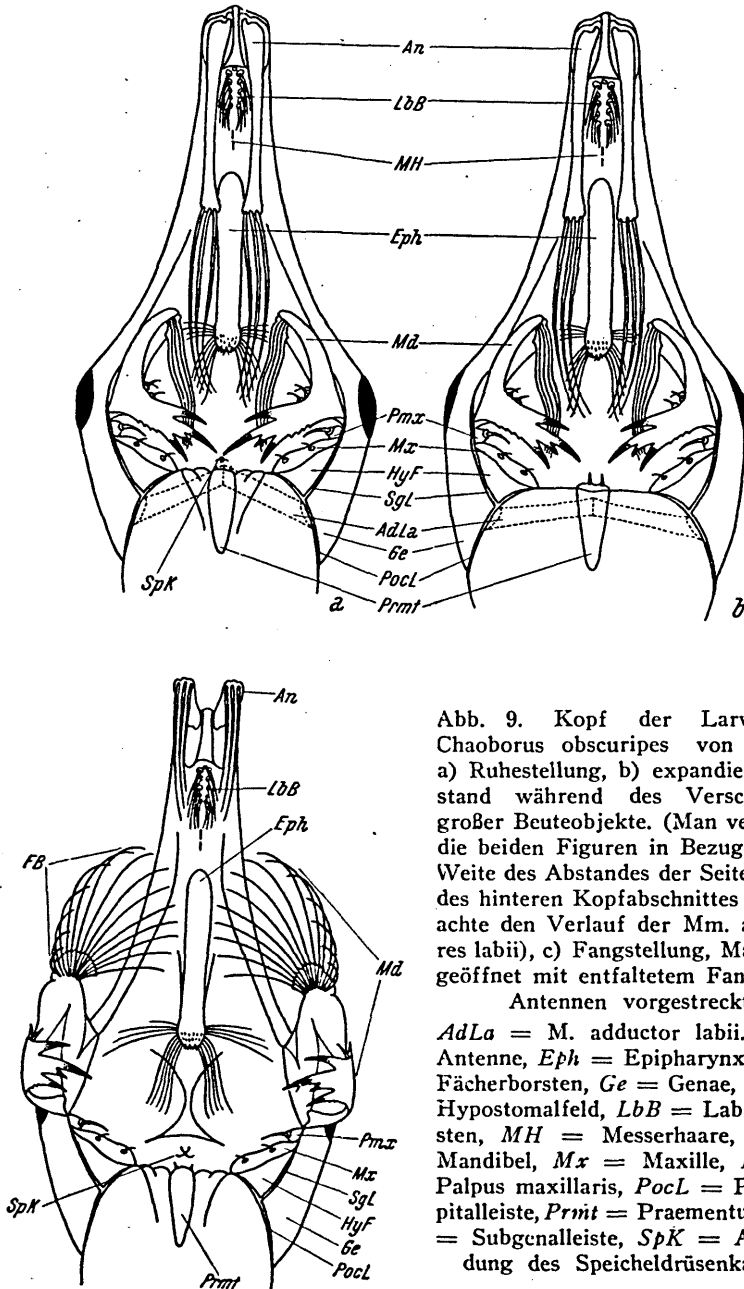


Abb. 9. Kopf der Larve von *Chaoborus obscuripes* von ventral. a) Ruhestellung, b) expandierter Zustand während des Verschlingens großer Beuteobjekte. (Man vergleiche die beiden Figuren in Bezug auf die Weite des Abstandes der Seitenwände des hinteren Kopfabschnittes und beachte den Verlauf der Mm. adductores labii), c) Fangstellung, Mandibeln geöffnet mit entfaltetem Fangfächer, Antennen vorgestreckt.

AdLa = M. adductor labii. *An* = Antenne, *Eph* = Epipharynx, *FB* = Fächerborsten, *Ge* = Genae, *HyF* = Hypostomalfeld, *LdB* = Labrumborsten, *MH* = Messerhaare, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *Pmx* = Palpus maxillaris, *PocL* = Postoccipitalleiste, *Prmt* = Praementum, *SgL* = Subgenalleiste, *SpK* = Ausmündung des Speicheldrüsenkanals.

(Abb. 9 a, b, Abb. 10, *AdLa*) entgegen. Trotz weitgehender Reduktion des Labiums blieben diese Muskel zufolge ihrer Funktionsänderung erhalten. Die beiden Muskel entspringen jederseits knapp hinter der Postoccipitalleiste an der Einmündungsstelle der Subgenalleiste, ziehen zum Mundboden und inserieren an diesem median zwischen Labiumkeil (Praementum) und der auf einer dreispitzigen Erhebung liegenden Ausmündung des Speichelkanals (Abb. 9 a, *SpK*). Auf diese Art bilden sie miteinander ein unter dem Mundboden quer durch den Schädel ziehendes Muskelband.

Wenn man sich von der Kinetik des Schädels überzeugen will, so füttere man hungrige Larven mit mittelgroßen Daphnien und beobachte sie während des Schlingaktes unter dem Binokular. (Kleinere Daphnien oder Cyclops werden so rasch verschluckt, daß das Verschlucken nur schwer verfolgt werden kann, außerdem tritt dann die Kinetik gar nicht in Erscheinung.) Größere Daphnien können auch von erwachsenen Chaoboruslarven nicht in einem Zuge verschluckt werden. Die Beute wird mit den Fangborsten der Antennen und mittels des Epipharynx am Mundeingang festgehalten und durch abwechselndes Öffnen und Schließen von rechter und linker Mandibel in den Vorderpharynx hineingestopft. Dabei wird der gefangene Krebs oft stark deformiert, durch die scharfen Spitzen der Mandibeln angestochen und gequetscht. Sobald das Beutetier ein Stück weit im Vorderpharynx steckt, bemerkt man, daß die Seitenwände des Kopfes ventral etwas auseinanderweichen, sodaß der Kopf in Ventral- oder Dorsalansicht deutlich breiter erscheint. Während die Beute langsam in den Pharynx hineingestopft wird, sieht man, wie die Kopfseiten abwechselnd zusammengezogen und wieder auseinandergetrieben werden. Ist die Beute zur Gänze verschlungen, so arbeiten die Mandibeln manchmal noch im Leerlauf weiter, beide werden aber jetzt gleichzeitig und extrem bis zum völligen Ausbreiten des Mandibelfächers geöffnet und rasch wieder eingeklappt (Abb. 9 c). Während der Stopfbewegung dagegen werden sie nur halb geöffnet, sodaß die Fangfächer geschlossen bleiben.

Der Kopfbau der Chaoboruslarve ist aus der Chitinmorphologie allein nicht verständlich. Es ist deshalb schon in diesem Zusammenhang notwendig, auch die Muskeln zu besprechen, die funk-

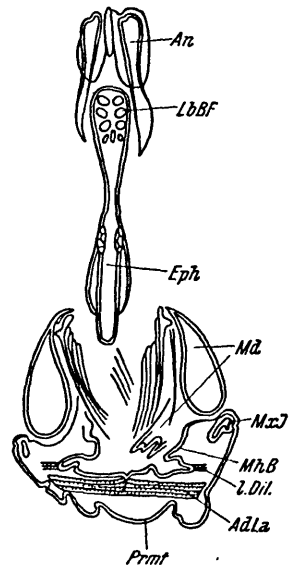


Abb. 10. Frontalschnitt durch den Larvenkopf von vorne oben nach hinten unten.

L.Dil = lateraler Pharynxdilator, *MhB* = Mundhöhlenboden, *MxJ* = Imaginalanlage der Maxille. Andere Bezeichnungen wie früher.

lumen zu erweitern, sondern die der Bewegung der Kopfkapselwände dienen. Diese Muskeln stellen aber keine Neuerwerbung dar, sondern sind von den Muskeln des Labiums ableitbar. Im Zusammenhang mit dem kinetischen Bau des Kopfes steht auch die Ausbildung eines außerordentlich kräftigen Muskelpaares, welches die Basis des Rostrums durchquert; ich bezeichne sie als *Mm. transversi rostrales* (Abb. 11, Abb. 12, *TrRo*). Ihre Ansatzpunkte liegen schräg dorsal vor den vorderen Mandibelgelenken, also vor den Augen, und zwar dort, wo die Subgenalleiste in der Wand des Rostrums verstreicht. Beide Muskeln liegen parallel und laufen dicht beieinander; der vordere ist kräftig und liegt in einer flachen Bucht des hinteren Muskels (s. Abb. 13). Für ihre Homologisierung ist von Bedeutung, daß diese Muskel vor dem Frontalganglion liegen (Abb. 11, Abb. 13). Da ihre Ursprünge in der Seitenwand des Rostrums liegen, ist die Homologie nicht ganz eindeutig. Vergleicht man aber die Pharynxmuskulatur einer Culicide, z. B. *Anopheles*, mit derjenigen von *Chaoborus* (Abb. 14 a und b), so gewinnt man die Überzeugung, daß die Quermuskelbänder im Rostrum von *Chaoborus* den Extensores epipharyngis von *Anopheles* (*Schremmer* 1949) entsprechen. Um mit der Terminologie von *Snodgrass* und *Cook* in Übereinstimmung zu kommen, muß ich hier anfügen, daß bei *Anopheles* die vor dem Frontalganglion befindlichen Muskeln, die vom Dach der Präoralhöhle zum Clypeus (bzw. zur Paraclypealfalte) ziehen, als Cibarialmuskel zu bezeichnen wären (*Farnsworth* 1947, *Cook* 1944, 1949); die von mir als *Mm. extensores epipharyngis* bezeichneten sind mit den Cibarialmuskeln (*Cook* 1944) identisch.

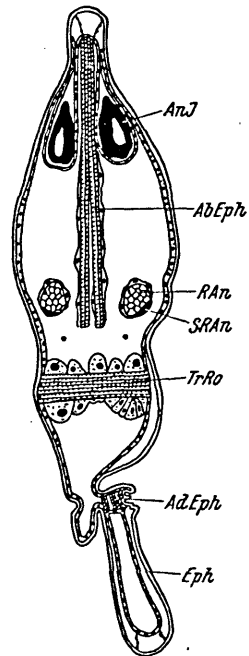


Abb. 12. Querschnitt durch den Vorderkopf (Rostrum) in der Region des Epipharynx. *AbEph* = M. abductor epipharyngis, *AdEph* = M. adductor epipharyngis, *AnJ* = imaginale Antennenanlage, *Eph* = Epipharynx, *RAn* = M. retractor antennae, *SRAn* = Sehne d. M. retractor antennae, *TrRo* = *Mm. transversi rostrales*.

Die vier Cibarialmuskelbänder (Mm. extensores epipharyngis Schremmer 1949) der Anopheleslarve (Farnsworth 1947) entspringen von der Seitenwand des Clypeus bzw. der sogenannten Paraclypealfalte und inserieren median am Dach des Cibariums. Diese Verhältnisse sind bei Chaoborus insoferne stark abgeändert, als wir annehmen müssen, daß diese symmetrisch zur Medianebene gelegenen Muskeln median miteinander verschmolzen sind und damit auch ihre Insertion an der Wand des Cibariums verloren haben. Außerdem haben sie ihren Ursprung vom Clypeus auf die Lateralplatten verlegt. Die Verminderung von vier auf zwei Muskel wird insoferne leichter verständlich, als die vier Muskelzüge bei Anopheles deutlich ein vorderes und hinteres Paar bilden, die leichter miteinander verschmelzen konnten.

Wenn ich hier immer wieder eine Ableitung der Verhältnisse bei Chaoborus von anderen Culiciden, z. B. Anopheles annehme, so soll das nicht im Sinne einer phylogenetischen Ableitung gemeint sein — vielleicht ist Anopheles sogar phylogenetisch jünger als Chaoborus —, sondern Anopheles bietet uns einen morphologisch allgemeineren Bauplan, aus dem heraus sich die Zustände bei der Chaoboruslarve leichter verstehen lassen.

Welche Funktion kommt nun diesen Mm. transversi rostrales zu? Ich bin der Auffassung, daß sie zunächst die Rostralbasis festigen; sie verhindern ein zu starkes Übergreifen der Kinetik vom occipitalen Schädelteil auf das Rostrum. Ihre Hauptaufgabe besteht jedoch darin, die Seitenwände des Rostrums durch rasche, ruckartige Kontraktion einander anzunähern, also den Kopfbinnenraum einzuengen und dadurch die Hämolymphe unter Druck zu setzen. Dieser Druck wirkt sich im blitzartig raschen Vorstrecken der Fangantennen aus. Bei der Analyse der Antennenbewegung werde ich darauf noch zurückkommen.

Nun haben wir schon zwei spezifische Baumerkmale am Chaoboruskopf kennengelernt, die mit der räuberischen Ernährungsweise der Larve in Beziehung stehen: erstens die Stellung der Antennen an der Kopfspitze, zweitens den kinetischen Bau des occipitalen Schädelteiles, welcher sich in der Ausbildung des ventral offenen Hinterhauptes und der Ausbildung einer Quermuskulatur manifestiert.

Bei einem weiteren Vergleich des Kopfbaues von Chaoborus mit anderen Culiciden ergeben sich noch folgende charakteristische

Unterschiede. Während bei *Culex*, *Anopheles* und *Dixa* im Kopf ein Innenskelett auftritt, fehlt ein solches bei *Chaoborus* vollständig: — Innenskelett und Kinetik schließen einander aus. In engstem Zusammenhang mit der Kinetik steht auch die Lage des vorderen Mandibelgelenkes. Bei den untersuchten Formen der *Culi-*

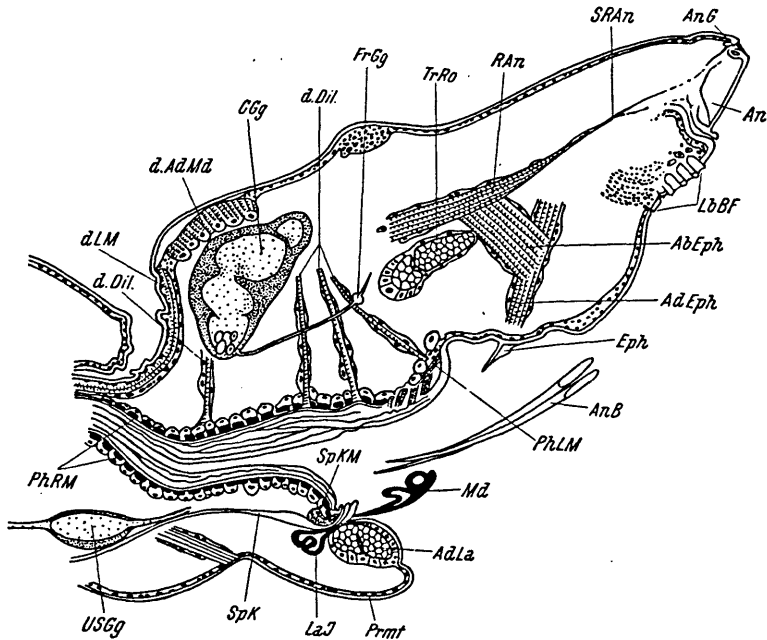


Abb. 13. Sagittaler Längsschnitt durch den Larvenkopf von *Chaoborus*. *AbEph* = M. abductor epipharyngis, *AdEph* = M. adductor epipharyngis, *AdLa* = M. adductor labii, *An* = Antenne, *AnB* = Antennenborsten, *AnG* = Antennengelenk, *CGg* = Cerebralganglion, *d.AdMd* = dorsales Bündel des M. adductor mandibulae, *d.Dil* = dorsale Dilatatoren des Pharynx, *dLM* = dorsale Längsmuskeln des Rumpfes, *Eph* = Epipharynx, *FrGg* = Frontalganglion, *LaJ* = Imaginalanlage des Labiums, *LbBF* = Labrumborstenfeld, *Md* = Mandibel, *PhLM* = Längsmuskel des Pharynx (Cibarium), *PhRM* = Ringmuskulatur des Pharynx, *Prmt* = Praementum, *RAn* = M. retractor antennae, *SpK* = Speicheldrüsenkanal, *SpKM* = Muskel vor der Ausmündung des Speichelganges, *SRAn* = Sehne des M. retractor antennae, *TrRo* = Mm. transversi rostrales, *USGg* = Unterschlundganglion.

cidae tritt ein charakteristisches Endoskelett auf, das aus dem Paraclypealphragma, dem Cibarialarm (Cook 1949) und dem Tentorium gebildet wird. Bei diesen artikuliert nun die Mandibel vorne nicht mit der Kopfkapsel, sondern ist ein Stück weit nach innen

gerückt und gelenkt an der Übergangsstelle vom Paraclypeal-phragma zum Cibarialarm. Bei *Chaoborus* dagegen artikuliert das vordere Mandibelgelenk mit der Wand der Kopfkapsel — was dem ursprünglicheren Zustand entsprechen würde —, speziell mit der verbreiterten Subgenalleiste (Pleurostomalfeld). Beim Auseinanderweichen der Genae wird daher auch der Abstand zwischen beiden Mandibeln etwas vergrößert.

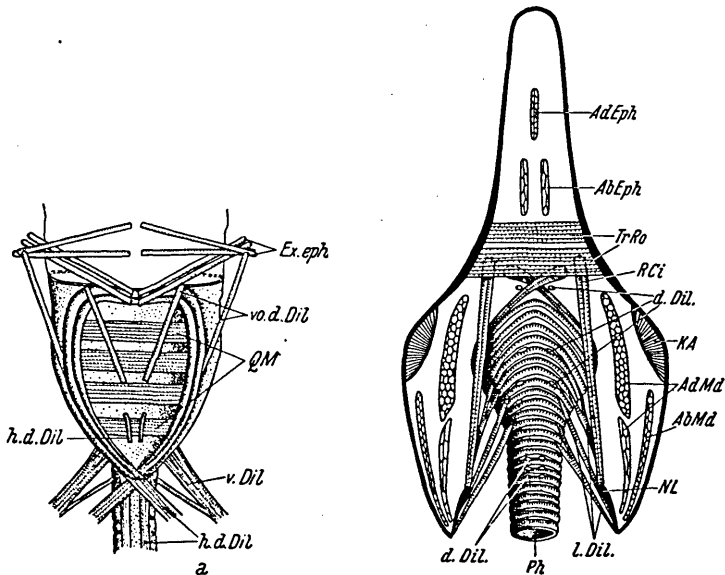


Abb. 14. Pharynxmuskulatur, a) von *Anopheles*, b) von *Chaoborus*.

AbEph = M. abductor epipharyngis, *AbMd* = M. abductor mandibulae, *AdEph* = M. adductor epipharyngis, *AdMd* = M. adductor mandibulae, *d.Dil* = dorsale Pharynxdilatoren, *ExEph* = Mm. extensores epipharyngis, *h.d.Dil* = hintere dorsale Pharynxdilatoren, *KA* = Komplexauge, *l.Dil* = laterale Pharynxdilatoren, *NL* = Nackenleiste, *Ph* = Pharynx, *QM* = Quermuskel des Pharynx, *RCi* = M. retractor cibarii, *TrRo* = Mm. transversi rostrales, *v.Dil* = ventrale Pharynxdilatoren, *vo.d.Dil* = vordere dorsale Pharynxdilatoren.

Da die Lage des Ursprungs (Invaginationspunktes) der vorderen Tentorialarme vergleichend-morphologisch von großer Bedeutung ist, so sei hier nochmals darauf eingegangen. Die vordere Tentorialinvagination liegt normalerweise in der Epistomalnaht — die eine Fortsetzung der Subgenalnaht auf die Vorderfront des Kopfes darstellt — oder in der Subgenalnaht selbst über der vorderen Mandibelartikulation (*Snodgrass* 1935, pag. 110).

Diese Lagebeziehung ist auch bei Chaoborus erhalten geblieben: der vordere Tentorialarm entspringt am auslaufenden Vorderende der Subgenalleiste über dem vorderen Mandibelgelenk (Abb. 17 c, *oTA*). Der Tentorialarm ist so zart ausgebildet, daß ihm keine Funktion mehr zuzukommen scheint; der Antennenretraktor hat seinen Ursprung auf die hintere Tentorialinvagination verlegt. Die hintere Tentorialinvagination bildet, wie schon ausgeführt wurde, eine vom Nacken her seitlich in die Kopfkapsel vorspringende Falte (Abb. 17 c, *NH*), die am Grunde stärker chitinisiert ist und dem Ansatz verschiedener Muskel dient.

Die Antennen.

Die Antennen der Culicidenlarven stellen im allgemeinen Träger von Sinnesorganen dar. An dem meist stumpfen distalen Ende stehen einige Sinneskegel oder gelenkig eingefügte Borsten, die als Chemoreceptoren oder als Tastsinnesorgane gedeutet werden. Bei der Larve von *Dixa* haben sie wahrscheinlich die Aufgabe, dem Tier die richtige Kopflage zum Oberflächenhäutchen des Wassers anzuzeigen. Sobald nämlich die Sinnesstifte an der Antennenspitze das Oberflächenhäutchen durchstoßen, wird der Kopf nicht weiter geneigt, und so der Kopf für die Tätigkeit der Mundwerkzeuge in der richtigen Lage festgehalten.

Bei der Larve von Chaoborus sind die Antennen jedoch in besonderer Weise in den Dienst des Nahrungserwerbes getreten. Sie bilden kräftige, von der Kopfspitze nach unten und hinten gerichtete Fanghaken (Abb. 11, S. 494). Im Vergleich zu anderen Culicidenlarven sind sie weit nach vorne verlagert. Dies steht offensichtlich mit der räuberischen Ernährungsweise in Zusammenhang. Dabei scheint nicht so sehr die Verlagerung an die Kopfspitze, als die Stellung vor den Augen von Bedeutung zu sein. Erinnern wir uns an die Raubbeine der Mantiden oder die von *Ranatra* oder die Fangmaske der Libellenlarven, so beherrschen diese Fangapparate immer einen vor den Augen liegenden Raum.

Welchen bedeutsamen Einfluß die Funktionsänderung und Vorverlagerung der Antennen auf die Morphologie des Kopfes hat, wurde schon dargelegt.

Die Antennen sind eingliedrig, langgestreckt, im Querschnitt etwa gerundet dreikantig. Sie gelenken an der von den beiden Lateralplatten gebildeten Rostrumspitze. An ihrem distalen Ende

tragen sie fünf kräftige, kopfwärts gebogene Fangborsten, die mit dem Schaft einen konstanten Winkel einschließen, aber seitlich auseinandergespreizt werden können. In der Ruhelage sind die Antennen nach unten und hinten gerichtet, sodaß die Fangborsten bis vor die Mitte der Mundöffnung reichen (Abb. 9 a, S. 492).

Die beiden Antennenforamina liegen so eng beisammen, daß sie vorne nur durch eine schmale Leiste getrennt bleiben. Innen werden die Foramina durch dorsoventrale Strebeflächen, die nach vorne konvergieren, also schräg zur Sagittalebene verlaufen, versteift (Abb. 7, S. 489, *VFl*). Es wurde schon darauf hingewiesen,

daß es sich dabei vielleicht um die Strebe- bzw. Versteifungsleisten handelt, die auch bei anderen Culiciden auftreten und die von Cook 1944 als „postantennal butress“ bezeichnet wurden. Die dorsale Umrahmung der Antennenforamina (Abb. 7, S. 489, *GR*) ist verdickt, stärker chitiniert, so daß eine Querleiste gebildet wird, die nicht ganz senkrecht zur Sagittalebene steht, sondern ein wenig nach hinten gerichtet ist. Mit diesem verstärkten Rand artikuliert die Antenne. Es handelt sich um ein hochentwickeltes, sehr stabiles monocondyles Gelenk, bei welchem der Condylus vom Rand des Foramens, das Acetabulum von der ebenfalls dorsal ver-

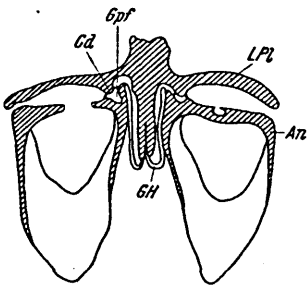


Abb. 15. Querschnitt durch die Rostrumspitze in der Region der Antennengelenke. *An* = Antennenschaft, *Cd* = Condylus, *GH* = Gelenkpfanne, *Gpf* = Gelenkpfanne, *LPl* = Lateralplatten (dorsaler Rand des Antennenforamens).

stärkten Basis des Antennenschaftes gebildet wird (Abb. 15, *Cd*, *Gpf*). Die Gelenkpfanne ist sehr tief und umgreift die Condyli seitlich mehr als oben und unten. Neben dem median gelegenen Kugelgelenk ist die Verbindung von Antenne und Foramenrand als einfaches syndetisches Gelenk entwickelt. Die Drehachsen der beiden Antennen stehen, entsprechend dem Verlauf des dorsalen Foramenrandes, nicht normal zur Sagittalebene, sondern sind leicht nach hinten geneigt. Die vorgestreckten Antennen stehen daher nicht parallel zueinander, sondern divergieren unter spitzem Winkel nach vorne. Diese Stellung der vorgestreckten Antennen erscheint im Zusammenhang mit ihrer Funktion als Greiforgane insofern sinnvoll, als sie dadurch einen breiteren Raum beherrschen, als sie dies bei paralleler Stellung zueinander tun würden.

Die Antennenbasis ist ventral dünnhäutig und weich (Abb. 16 a, *GH*). Diese Konstruktion ist mechanisch begründet und findet sich ganz allgemein bei den Gelenken der Arthropodengliedmaßen (vgl. Weber 1933, pag. 30). Es handelt sich also um ein typisches Kniegelenk.

Versuchen wir nun den Mechanismus der Antennenbewegung zu analysieren. Der Antennenmuskel entspringt als kräftiges Bündel von der Nackenleiste (hintere Tentorialinvagination), durchzieht den Kopf und geht in der vorderen Rostrumhälfte in eine Sehne über. Das Vorderende dieser Sehne ist keulig verdickt und inseriert an der Antennenbasis und zwar an der ventralen Einbuchtung derselben

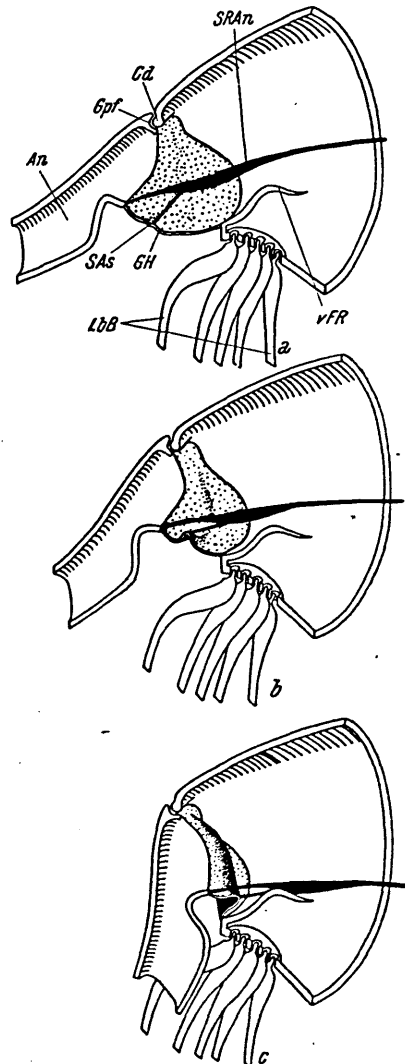


Abb. 16. Darstellung der Einklappbewegung der Antenne in drei aufeinanderfolgenden Phasen, halbschematisch. *a* Antenne vorgestreckt, Gelenkhaut durch Blutdruck vorgetrieben. *b* ein Seitenast der Sehne des *M. retractor antennae* zieht die Gelenkhaut in das Antennenforamen zurück. *c* Gelenkhaut weitgehend eingestülpt. Die Sehne des *M. retractor antennae* liegt dem ventralen Rand des Antennenforamens auf.

An = Antennenschaft, *Cd* = Condylus, *GH* = Gelenkhaut, *Gpf* = Gelenkpfanne, *LbB* = Labrumborsten, *SAs* = Seitenast der Retractorsehne, *SRAn* = Sehne des *M. retractor antennae*, *vFR* = ventraler Foramenrand.

(Abb. 11, Abb. 16). Aus dieser Lage der Sehneninsertion ventral vom Gelenk ergibt sich aus rein mechanischen Gründen, daß der Antennenmuskel als Retraktor funktioniert, die Antennen also nur gegen den Kopf zu bewegen kann.

Die Ansicht *Weismanns* 1866, daß der Antennenmuskel das Aufrichten der Antenne bewirkt, „während die Rückkehr in die alte Stellung lediglich durch die Elastizität der derben Gelenkhaut zustandekommt“, muß also richtiggestellt werden. Von der Tatsache, daß der Antennenmuskel als Retraktor arbeitet, kann man sich leicht überzeugen, wenn man an einem geeigneten Sektionspräparat die Sehne des Muskels caudad zieht, was ein Anklappen der Antennenspitze gegen den Kopf zu bewirkt. Wenn nun der Antennenmuskel nur als Rückziehmuskel funktioniert, ein antagonistisch wirkender Muskel für die Vorstreckbewegung aber nicht vorhanden ist, so ergibt sich zwangsläufig die Frage, wie denn das Vorstrecken der Antenne erfolgt. Die Vermutung, daß dies durch Blutdruck geschieht, konnte durch genaue Analyse des anatomischen Baues der Antennengelenke und durch das Experiment bestätigt werden. An frisch getöteten Tieren läßt sich leicht feststellen, daß das Vorstrecken durch Blutdruck bewirkt wird. Drückt man nämlich am Kopf frisch getöteter Tiere das Rostrum mit Hilfe einer Nadel ungefähr an der Stelle, wo die beiden *Mm. transversi rostrales* inserieren, leicht zusammen, so bewirkt dies ein Vorschnellen der Antennen. Das kann man öfter wiederholen und auf diese Weise gelingt es, auch die Vorgänge in der Region des Gelenkes zu verfolgen. Das leichte Zusammendrücken des Rostrums soll eine Kontraktion der *Mm. transversi rostrales* ersetzen. Dadurch wird die Hämolymphe im Kopf unter Druck gesetzt. Da Flüssigkeiten inkompressibel sind, pflanzt sich der Druck allseitig fort und findet in der dünnhäutigen Kehle des Antennengelenkes eine Ausweichmöglichkeit, das heißt, die Hämolymphe treibt die Gelenkhaut bläschenartig vor, wodurch das Gelenk gestreckt, also die Antennenspitze gehoben wird (Abb. 16 a). Beim Einschlagen der Antenne, was durch den *M. retractor antennae* bewirkt wird, wird die Gelenkhaut ins Innere der Antennenforamina zurückgestülpt und in Falten gelegt. Die Abb. 16 a, b, c stellt den Vorgang des Anklappens der Antenne in drei aufeinanderfolgenden Phasen dar. Folgende anatomische Einzelheit ist noch bemerkenswert: vom verdickten Endabschnitt der Retractorsehne zweigt ein kurzer bindegewebiger Faserstrang (Abb. 16 a, *S4s*) ab, welcher in der Mitte der Gelenkhaut inseriert, sodaß die Haut des Gelenkbläschens gleichzeitig mit der Kontraktion des Antennenmuskels eingefaltet und zurückgezogen wird. Gegenüber der

Bewegung der Antenne bei *Culex*, *Anopheles* oder *Dixa* besteht der Unterschied, daß bei diesen die Antennen in der Ruhelage vom Kopf abgespreizt getragen werden. Der Antennenmuskel, ein zarter Strang, welcher am Ende des vorderen Tentorialarmes entspringt, arbeitet auch bei diesen als Retractor, bei seiner Kontraktion werden also die Antennenspitzen an den Kopf heranbewegt. Die Rückkehr in die (abgespreizte) Ruhelage wird hier durch die Elastizität des Antennenfeldes, in welches die Antennen eingepflanzt sind, bewirkt. Vielleicht ist auch hier beim Abspreizen der Antennen der Blutdruck im Kopf mitbeteiligt; die Drucksteigerung könnte durch leichtes Nach-Innen-Drücken des Antennenfeldes bei der Antennenadduktion bewirkt sein.

Fassen wir das über den Mechanismus der Antennenbewegung Gesagte kurz zusammen. Die Antennen werden beim Beutefang blitzartig vorgeschneilt und ebenso rasch wieder an den Kopf heranbewegt, wobei die Beute von den Fangborsten vor die Mundteile befördert wird. Das Antennengelenk ist nach dem Typus des Arthropodenkniegelenkes gebaut. Das Vorstrecken geschieht durch Blutdruck, welcher durch Kontraktion der *Mm. transversi rostrales* im Kopf, besonders aber im Rostralabschnitt erzeugt wird und die Füllung der Gelenkkehle mit Blut bewirkt. Bei Kontraktion des kräftig entwickelten *M. retractor antennae* wird die Antennenspitze an den Kopf herangezogen. Ein von der Sehne dieses Muskels abzweigender Faserstrang bewirkt gleichzeitig mit der Rückbewegung der Antenne das Einfalten der ausgestülpten Gelenkhaut.

In diesem Zusammenhang möchte ich nochmals auf die Funktion der *Mm. transversi rostrales* zu sprechen kommen. Wie aus den bisherigen Darlegungen zu entnehmen ist, bin ich der Auffassung, daß diesen Muskeln zweierlei Aufgaben zukommen: einerseits haben sie durch rasche, ruckartige Kontraktion das Vorschnellen der Fangantennen zu bewirken, andererseits kommt ihnen eine mehr passive Aufgabe zu, nämlich die Kopfkapsel in der Region vor den Mandibeln zu festigen. Aus dieser doppelten Funktion erklärt sich ihre kräftige Ausbildung. Wenn nämlich im Augenblick des Beutefanges die Antennen vorgeschneilt und gleichzeitig beide Mandibeln maximal bis zur vollen Entfaltung ihrer Fangfächer geöffnet werden, so werden bei diesen Bewegungen

an die Festigkeit der Kopfkapsel größte Anforderungen gestellt, die auch während des Verschlingens einer größeren Beute und der dabei auftretenden Kinetik vorhanden sind.

Das Labrum und die accessorischen Kopfanhänge.

Die Morphologie und Reduktion des Labrums wurde schon bei der Beschreibung des Kopfbaues näher besprochen. Es ist bis auf ein Büschel charakteristisch geformter Borsten zurückgebildet. Die Borsten sind symmetrisch zur Körperlängsachse in ein ventral von den Antennenforamina gelegenes, stärker chitiniertes Feld eingepflanzt (Abb. 8 a S. 490). Bei der untersuchten Art sind es fünf Borstenpaare. Die vordersten Borsten sind im proximalen Abschnitt nicht nur verbreitert, sondern auch stark nach vorne durchgebogen (Abb. 8 b, S. 490); über die Funktion dieser Borstengruppe kann nichts Sicheres ausgesagt werden. Sie sind nur wenig beweglich und haben möglicherweise die Aufgabe, den Raum zwischen den Antennen abzuschließen.

Zwischen der Basis der Labrumborsten und dem Ansatz des Epipharynx fingers stehen hintereinander, in der ventralen Mittellinie eingepflanzt, zwei charakteristische, flache Chitingebilde, die in der Literatur als Messerhaare (Abb. 1, MH, S. 476) beschrieben werden. Ihre bei den verschiedenen Arten wechselnde Umrißform wird im Zusammenhang mit anderen Merkmalen für die Artbestimmung der Larven systematisch ausgewertet (vgl. *Peus* 1934). Über ihre Funktion oder über homologe Bildungen bei anderen Culicidenlarven ist nichts bekannt. Vielleicht handelt es sich um Sinnesborsten besonderer Funktion. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, das Nervensystem vital oder postmortal selektiv zu färben, sodaß ich über eine eventuelle Nervenversorgung nichts aussagen kann.

Der Epipharynx.

Der Epipharynx ist ein distinkt ausgebildeter Mundteil, der durch seine fingerartige Verlängerung besonders auffällig ist. Er entspringt ohne Bildung besonderer Gelenke aus der weichhäutigen Ventralwand des Rostrums und ragt schräg gegen den Eingang zur Präoralhöhle vor (Abb. 11). Sein transversaler Durchmesser ist geringer als der sagittale, sodaß der Querschnitt länglich-oval erscheint. Das freie gerundete Ende ist von symmetrisch

angeordneten Borstengruppen besetzt, welche eine Art Fächer bilden (Abb. 5). *Eckstein* 1936 unterscheidet in einer systematischen Untersuchung über Chaoborinae am Epipharynx (*Eckstein* spricht noch von Labrum) vier verschiedene Borstenarten, welche in bestimmter Weise angeordnet sind. An der Spitze des Epipharynx steht dorsal eine dichte Gruppe von schwach ventral gebogenen Dornen, die in zwei- oder mehrspitzige Enden auslaufen, die sogenannten Gabeldornen (Abb. 5 a, *GaD*). Ober- und unterhalb dieser stehen breite, schuppenähnliche Gebilde mit Stiel und verbreitertem Ende, die Borstenschuppen (Abb. 5 a, *BS*). Weiters unterscheidet *Eckstein* Labral- und Sublabralfedern. Diese Bezeichnungen müssen jetzt aber geändert werden; ich nenne sie obere und untere Federborsten (Abb. 5, *o.FB*, *u.FB*) des Epipharynx. Es sind dies die auffälligen, in den Seitenwänden des Epipharynx eingepflanzten Borsten, welche bei starker Vergrößerung einen feinen federartigen Bau erkennen lassen. Diese Borsten sind an ihrer Basis verbreitert und werden meist fächerartig gespreizt getragen. Die Struktur dieser Borsten erinnert an die als Klingenborsten beschriebenen Gebilde des Epipharynxapparates bei der Anopheles- und Dixalarve (*Schremmer* 1949). Bei Anopheles sind diese Borsten breiter und flacher und laufen an ihren distalen Ende in mehrere Spitzen aus, bei Dixa sind sie an ihrer Innenseite gröber gezähnt.

Die Beweglichkeit des Epipharynx ist aus seiner Muskelversorgung ohneweiteres erschließbar. Zwei einander überkreuzende, antagonistisch arbeitende Muskelpaare, die schon weiter oben besprochen wurden, bewegen ihn wie ein Pendel zur Mundöffnung hin und wieder weg. Die Adduktion gegen die Mundhöhle ist beim Festhalten eines gefangenen Beuteobjektes von Bedeutung. Wenn die Mandibeln beim Beutefang geöffnet werden, so entfalten sich automatisch ihre Fangfächer, sodaß sie den Präoralraum seitlich umstellen. Vorne wird dieser durch die gespreizten Borsten des Epipharynx fingers abgeschlossen. Auf diese Art kommt es zur Bildung eines geschlossenen präoralen Fangkorbes, der von unten her einerseits durch die Mandibelzähne, andererseits durch die Spitzen der Antennenfangborsten umstellt ist.

Beim Beutefang schnellen die Antennen plötzlich vor und werden ebenso rasch wieder in ihre Ausgangslage unter dem Kopf zurückgezogen. Durch diese Bewegung wird das Beutetier von den

Antennenborsten von vorne und unten her in den Fangkorb befördert. Im Augenblick, wo sich das Opfer dort befindet, wird die Spitze des Epipharynx an die Mundhöhle herangezogen und gleichzeitig klappen die Mandibeln zu und drücken die Beute in die Mundöffnung hinein. Ohne den Epipharynxfinger bestünde die Gefahr, daß das gefangene Objekt zwischen den Mandibeln nach vorne entschlüpft.

Die Mandibeln.

Die Mandibeln verraten durch die Ausbildung von stark chitinisierten, scharfen Spitzen (Abb. 1, Abb. 9) die räuberische Lebensweise der Chaoboruslarve. Sie zeigen keine Gliederung in Incisiv- und Molarteil und dienen nicht dem Zerkleinern der Nahrung, sondern dem Beutefang und dem Festhalten sowie der Weiterbeförderung der Nahrung in den Pharynx. Die Mandibeln sind proximal breit plattenförmig und laufen distal in drei kräftige Haupt- und eine kleinere Nebenspitze aus. Am Vorderrande, wo der erste Zahn in die sich verbreiternde Mandibelplatte übergeht, steht eine Gruppe von einwärts geneigten, gelenkig eingefügten Borsten (Abb. 9 a, Abb. 11). Die auffälligste Differenzierung an der Mandibel ist ein während des Öffnens derselben sich automatisch öffnender Borstenfächer (Abb. 1, Abb. 9 c, FB). Die Borsten sind nahe der Vorderkante an der Innenfläche der Mandibelbasis eingepflanzt. Die einzelne, spitz auslaufende Borste ist in ihrem proximalen Abschnitt verbreitert und trägt einen abstehenden Zahn, bis zu welchem sie in der Haut steckt (s. Abb. 17). Da die einzelnen Borsten gleichartig lateral ausgebogen sind, bilden sie im entfalteten Zustand einen seitlich vorgewölbten Korb (Abb. 9 c). Der Entfaltungsmechanismus dieses Fangkorbes ist nicht leicht zu analysieren, beruht aber darauf, daß die Innenfläche der Mandibel in verschiedenen Partien häutig bleibt und diese mit dem Mundfeld in Verbindung stehende Haut beim Öffnen der Mandibel in gesetzmäßiger Weise gespannt wird. An Schnittpräparaten kann man erkennen, daß die an die Borstenbasis anschließende Haut bei zusammengelegten Fangborsten in enge Falten gelegt ist. *Peus* 1934 hat die Bewegung der Borsten beim Entfalten des Fangkorbes genau beschrieben und vergleicht sie sehr treffend mit der Bewegung der Meridianrippen beim Entfalten eines kugeligen Papierlampions. Es erfolgt demnach kein einfaches Auseinanderfalten der

Borsten, wie beim Öffnen eines Fächers, sondern jede einzelne Borste dreht sich gleichzeitig um die als Achse gedachte Sehne ihres Bogens. Dabei führt die den Mandibelzähnen zunächst stehende Borste die geringste Bewegung aus, während die äußerste,

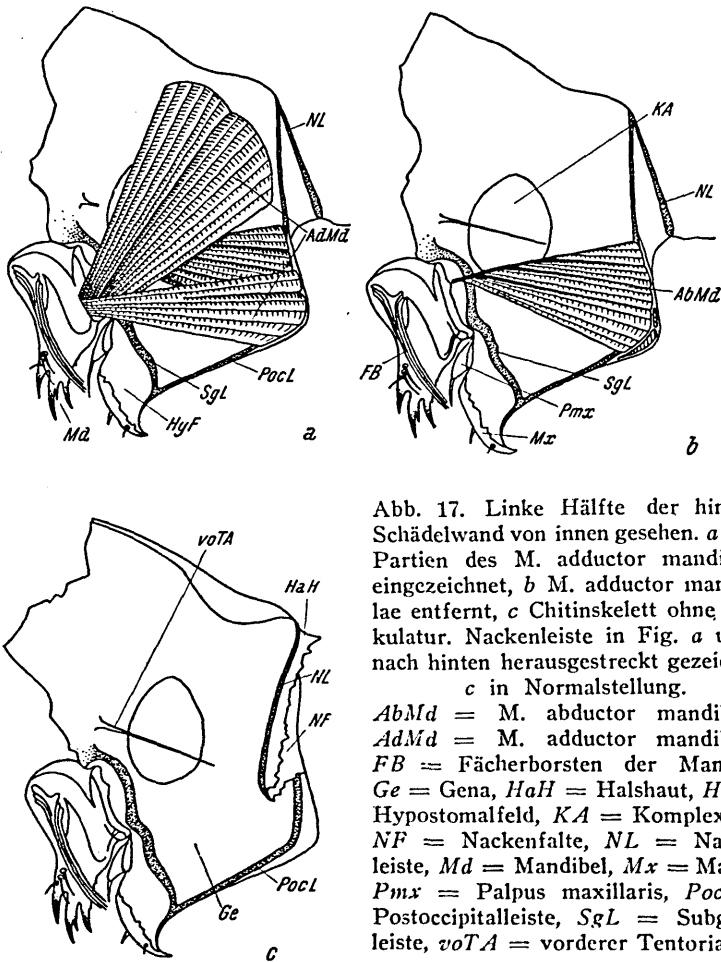


Abb. 17. Linke Hälfte der hinteren Schädelwand von innen gesehen. *a* beide Partien des *M. adductor mandibulae* eingezeichnet, *b* *M. adductor mandibulae* entfernt, *c* Chitinskelett ohne Muskulatur. Nackenleiste in Fig. *a* und *b* nach hinten herausgestreckt gezeichnet, *c* in Normalstellung.

AbMd = *M. abductor mandibulae*,
AdMd = *M. adductor mandibulae*,
FB = Fächerborsten der Mandibel,
Ge = Gena, *HaH* = Halshaut, *HyF* =
Hypostomalfeld, *KA* = Komplexauge,
NF = Nackenfalte, *NL* = Nackenleiste,
Md = Mandibel, *Mx* = Maxille,
Pmx = Palpus maxillaris, *PocL* =
Postoccipitalleiste, *SgL* = Subgenalleiste,
voTA = vorderer Tentorialarm.

dem Epipharynx zugekehrte Borste die weiteste Drehung um ihren Fußpunkt ausführt. Beim Schließen der Mandibel fällt der Fangkorb wieder zusammen und legt sich als dicht geschlossenes Paket parallel liegender Borsten mit caudad gerichteten Spitzen an die Innenfläche der Mandibeln (Abb. 17 *a* und *b*).

Es wurde im Zuge der Besprechung der Kinetik des Chaoboruskopfes schon darauf hingewiesen, daß beide Mandibelgelenke in der Wand der Kopfkapsel liegen. Unter der Annahme, daß sich die Chaoboridae von den Culicidae ableiten, würde dies einen sekundären Zustand bedeuten, denn bei den andern Culicidae ist das vordere Mandibelgelenk im Zusammenhang mit der Bildung eines Paraclypealphragmas und Cibarialarmes von der Kopfkapselwand nach innen gerückt. Die Lage des vorderen Gelenkes bei Chaoborus ist aus der kinetischen Konstruktion der Kopfkapsel verständlich. Wäre dieses Gelenk nämlich so wie bei Anopheles oder Dixia innerhalb der Kopfkapsel am Endoskelett gelegen, so wäre eine Kinetik wie die besprochene aus mechanischen Gründen unmöglich; eine seitliche Exkursion der Genae wäre ohne Zerreißung der inneren Gelenkverbindung ausgeschlossen. Der kinetische Bau der Kopfkapsel erforderte die Reduktion des Versteifungsskelettes und damit auch die Verlagerung der vorderen Mandibelgelenke. Da beide Gelenke in der Wand liegen, behalten die Mandibeln auch während der Expansion des Hinterkopfes ihre Gelenkung und volle Beweglichkeit. Eine solche Lage der Mandibelgelenke ist auch insofern vorteilhaft, als der Abstand zwischen den Innenflächen der geöffneten Mandibeln möglichst groß wird (Abb. 9 c), was für einen Räuber, der seine Beute unzerkleinert verschlingt, von großer Bedeutung ist. Die Subgenalleiste (Abb. 17, *SgL*) bildet für die Mandibelgelenke ein nach dorsal und außen vorgewölbtes, stärker chitinisiertes Widerlager, und zwar so, daß die Mandibelbasis diese Vorwölbung sehnenartig überbrückt (Abb. 17, b, c). Die Gelenke liegen an den Endpunkten der Sehne, welche daher gleichzeitig die Drehachse der Mandibel darstellt. Diese Achse ist von vorne nach hinten geneigt und vorne etwas einwärts gedreht. Beim Schließen der Mandibeln legen sich ihre Spitzen von beiden Seiten her wie die starr gespreizten Finger zweier Hände vor die Präoralhöhle (Abb. 9, a, b); sie können bei geöffnetem Pharynx so weit nach innen gezogen werden, daß die Spitzen bis in den Anfangsteil des Pharynx hineinragen. Die Mandibeln arbeiten beim Hineinstopfen einer Beute alternierend, werden dabei aber nicht wie beim Fang der Beute maximal geöffnet, und es unterbleibt auch die Entfaltung der Fangborsten.

Die Mandibelmuskeln sind kräftig ausgebildet. Besonders stark entwickelt ist der Adduktor, der sich aus drei Bündeln aufbaut

(Abb. 17 a, *AdMd*). Zwei Adduktorbündel entspringen von den gewölbten Lateralplatten dorsal vom großen Komplexauge, das dritte ebenfalls kräftige Bündel entspringt an der caudal verbreiterten Postoccipitalleiste. Die Verbreiterung dieses Muskels ist derart groß, daß die Randfasern der beiden seitlichen Muskelzüge einen Winkel von 75 bis 80° einschließen (Abb. 17 a). Der Adduktor inseriert an der inneren Mandibelbasis nahe dem hinteren Mandibelgelenk, sodaß sich die Schließkraft dieses Muskels besonders in der spitzenbewehrten Region der Mandibel auswirkt.

Der schwächer ausgebildete Abduktormuskel (Abb. 17 b, *AbMd*) entspringt ebenfalls von dem caudad gerichteten Bogen der Postoccipitalleiste und inseriert außen an der Mandibelbasis, an einem kleinen Vorsprung, der etwas näher dem vorderen Mandibelgelenk liegt. Die Insertion erfolgt mittels eines dünnen Sehnenstranges, in welchen die vier Muskelzüge des Abduktors einseitig einmünden.

Die Maxillen.

Die Maxillen (Abb. 17 b, *Mx*) sind stark reduziert und basal mit dem ventral der Subgenalleiste liegenden Hypostomalfeld (Abb. 17 a, *HyF*) fest verschmolzen (s. Abb. 9, *Mx*, *HyF*). Sie treten daher nicht mehr als bewegliche Mundgliedmaßen in Erscheinung. Ihre Aufgabe ist es, die Präoralhöhle im Abschnitt zwischen Mandibeln und Labium seitlich zu begrenzen.

Sie lassen eine deutliche Zweigliederung erkennen (Abb. 9, Abb. 17). Anschließend an das hintere Mandibelgelenk befindet sich ein stumpfkegeliger Zapfen, welcher einen schwach einwärtsgekrümmten und schräg gegen das Labium geneigten Dorn trägt. In dieser Bildung dürfen wir mit Sicherheit den Maxillarpalpus erblicken (Abb. 9, 17 b, *Pmx*). An diesen schließt sich der größere, langgestreckte Teil der Maxille (Abb. 9, Abb. 17, *Mx*) an, der wahrscheinlich dem Stipes homolog ist, während die beiden Ladenteile vollständig eingeschmolzen wurden. Die Innenwand dieses Maxillarschnittes geht ohne Grenze in die Wand der Präoralhöhle über. Am freien Rand trägt dieser Teil (Stipes) zwei wahrscheinlich als Sinnesstifte fungierende kurze Haare. Das größere der beiden steht ungefähr in der Mitte, das kleinere mehr an der Innenseite am labialen Endabschnitt der Maxille (Abb. 17).

Daß es sich tatsächlich um die reduzierte Maxille handelt, geht nicht nur aus der vergleichend morphologischen Betrachtung hervor, sondern wird auch bestätigt durch das Auftreten einer Imaginalanlage (Abb. 10, *MxI*) innerhalb des Maxillartasters, welche man als Anlage der imaginären Maxille ansehen muß. Diese Verhältnisse hat *Weismann* 1866 besonders behandelt.

Das Labium.

Das Labium ist noch weitgehender reduziert als die Maxillen. Es stellt ein keilförmiges, scharf begrenztes Chitinstück dar (Abb. 9, *Prmt*), das in der ventralen Mittellinie liegt und von weichhäutigem Chitin umgeben ist. Der Vorderrand desselben ist gegen die Präoralhöhle zu umgeschlagen und trägt zwei symmetrisch stehende Sinnesstifte (Abb. 9). Weiter gegen den Pharynxeingang zu erhebt sich vom Mundboden eine kleine, etwa dreispitzige, durch stärkere Chitinisierung versteifte Vorwölbung, in deren Mitte der Speichelkanal ausmündet (Abb. 9c, *SpK*). Vielleicht sind in dieser Erhebung noch Reste des Hypopharynx erhalten.

In der Verbindungslinie zwischen „Labium“mitte und Speichelgangmündung inserieren am Mundboden zwei relativ kräftige, hinter der Postoccipitalnaht entspringende Muskel, die ich schon früher als *Mm. adductores labii* bezeichnet habe (Abb. 9a, b, *AdLa*). Sie sind, wie ich im Zusammenhang mit der Kinetik der Kopfkapsel bereits ausgeführt habe, diejenigen Muskel, welche der passiven Expansion der Kopfkapsel entgegenwirken, bzw. eine Erweiterung des Kopfes wieder rückgängig machen. Diese Muskel geben uns einen Anhaltspunkt für die Homologisierung des keilförmigen Labiumrestes. Beim typischen, relativ ursprünglich ausgebildeten Labium inserieren die von der Kopfkapsel oder vom Tentorium entspringenden Muskel an der Dorsalwand des Praementums (*Snodgrass* 1935, pag. 152). Man kann daher in unserem Falle annehmen, daß das chitinierte keilförmige Stück die Ventralwand des Praementums (Abb. 9, *Prmt*) darstellt, während die Dorsalwand in der Verbindungshaut zwischen diesem und der Speichelgangmündung zu suchen ist (s. Abb. 9a, *AdLa*, *Prmt*). Die an der Vorderkante des Praementums stehenden Sinnesstifte können als Reste der Labialpalpen gedeutet werden.

Eine besondere funktionelle Aufgabe besitzt das reduzierte Labium nicht. Es bildet nur den mittleren bei der Kinetik unbe-

wegt bleibenden ventralen Abschnitt des Kopfes. Das Ausschwenken der Genae wird ermöglicht durch die jederseits zwischen Praementum und Hypostomalfeld befindliche dünne Chitinhaut. Diese ist in der Ruhelage längs der Praementumseiten eingefaltet und im expandierten Zustand zwischen Praementum und Hypostomalfeld ausgespannt. Die Fig. a und b der Abb. 9 zeigen die Veränderlichkeit dieses Abstandes zwischen Praementum und Hypostomalfeld.

Im Anschluß hieran ist noch zu erwähnen, daß knapp vor der Ausmündungsstelle des Speichelkanals zwei zarte Muskel (Abb. 13, *SpKM*) am Mundboden entspringen und am Speichelkanal so ansetzen, daß sie ihn verschließen, bzw. erweitern können.

Der Pharynx.

Der Pharynx ist ein sehr erweiterungsfähiger, stark muskulöser Schlauch, der sich bis zum Ende des Thoraxkomplexes erstreckt und dort mit einer bulbusartigen Anschwellung endet, in welcher sich eine Reusenvorrichtung befindet.

Sein trichterförmig erweiterter Anfangsteil bildet die von den Mundteilen umstellte Präoralhöhle, deren vorderster Abschnitt auch als Cibarium bezeichnet wird. Das Dach des Cibariums reicht bis zur Wurzel des Epipharynx fingers, die Seiten der Präoralhöhle bis zur Mandibelbasis und zum inneren Maxillenrand, der Boden bis zum Umschlagsaum des Praementums.

Die Muskulatur des Pharynx besteht aus verschiedenen Dilatoren und einer kräftigen Ringmuskulatur (Abb. 11, 13, 14 b, *d.Dil.*, *PhRM*). Eine Längsmuskulatur wurde vermißt, nur im vordersten Abschnitt am Übergang in das Dach des Cibariums scheinen noch kurze Längsmuskelzüge vorhanden zu sein (Abb. 13, *PhLM*). Von den Dilatoren sind besonders kräftig die Retraktoren des Cibariumrandes ausgebildet (Abb. 11, *RCi*). Sie entspringen von der Nackenleiste, dicht unterhalb des Antennenretraktors und inserieren am Cibariumdach etwas vor und zwischen den beiden vorderen Mandibelgelenken unter der Anheftungsstelle der *Mm. transversi rostrales* (Abb. 11, Abb. 14 b). Der äußerste Abschnitt der Präoralhöhle, also das Cibarium, kann nicht durch Ringmuskeln verengt werden, wohl aber durch Retraktoren und Dilatoren, welche die Präoralhöhlenwand an die Kopfwand heranziehen, erweitert werden. Die an die Maxillen- und Mandibel-

innenfläche anschließende Pharynxwand wird durch einen Muskel, der nahe der lateralen Postoccipitalleiste entspringt, sich in drei Bündel aufspaltet und seitlich am Pharynxanfang inseriert, gegen die Kopfwand gezogen (Abb. 11, Abb. 14 b, *l.Dil.*). Median von den Insertionspunkten der kräftigen Mm. retractores cibarii entspringt ein Muskelpaar, das, sich überkreuzend und eng an den vordersten Ringmuskelzug anschließend, ventrad zieht und an der Seitenwand des Cibariums inseriert (Abb. 14 b). Diese Muskel arbeiten z. T. als Antagonisten zu den Mm. retractores cibarii.

Der Erweiterung des Pharynx dienen die dorsalen und lateralen Dilatormuskeln. Von den dorsalen (Abb. 11, 13, 14 b, *d.Dil.*) sind vier Paar entwickelt, drei vordere und ein hinteres Paar. Diese beiden Gruppen werden durch das Gehirn getrennt. Die zarten Muskelbänder entspringen vom Clypeus (s. Abb. 4 c) und inserieren zwischen den kräftigen Ringmuskelzügen des Pharynx (Abb. 14 b). Diese dorsalen Pharynxdilatatoren liegen hinter dem Frontalganglion (s. Abb. 11). Die lateralen Dilatormuskeln entspringen an der caudal verbreiterten Biegung der Postoccipitalleiste und inserieren, sich mehrmals aufspaltend, längs der Seitenwand des Vorderpharynx (Abb. 14 b, *l.Dil.*). Ventrale Dilatatoren sind nicht ausgebildet.

Zusammenfassung.

Der hohen Spezialisierung der Larve als pelagisch lebendes Tier geht eine nicht minder hohe für den räuberischen Nahrungserwerb parallel, die besonders im Bau des Kopfes und seiner Anhänge zum Ausdruck kommt.

Der Angelpunkt für das Verständnis der gestaltlichen Besonderheiten des Kopfes gegenüber verwandten Larvenformen liegt in der Tatsache der Funktionsänderung der Antennen, welche von Sinnesorganträgern zu Werkzeugen des Nahrungserwerbes umgestaltet wurden. Als Fangorgan ausgebildet, sind sie an die Spitze des Kopfes verlagert worden und kommen auf diese Art weit vor den Augen zu stehen. Mit ihrer Vorverlagerung wurde das terminal stehende Labrum weitgehend reduziert und funktionslos; nur ein medianer Abschnitt blieb als Borstenbüschel ventral von den Antennenforamina erhalten. Gleichzeitig mit der Reduktion des Labrums verschwand auch seine Muskulatur. Dadurch konnte der Clypeus, an dem diese Muskeln ihren Ursprung hatten, eine starke

Verschnälerung erfahren, und im Zusammenhang damit steht die Zuspitzung des vor den Augen befindlichen Kopfabschnittes zu einem schnabelartigen Rostrum.

Mit der Reduktion des Labrums, das ursprünglich die Präoralhöhle von vorne her abschließt, gewinnt der Epipharynx an Bedeutung. Er wird fingerartig verlängert und übernimmt die ursprüngliche Labrumfunktion.

Die Mundteile sind so weitgehend spezialisiert, daß nur mehr die Mandibeln als bewegliche Mundwerkzeuge auftreten. Die Maxillen sind mit der Wand des Kopfes fest verschmolzen und das Labium ist bis auf ein ungegliedertes keilförmiges Praementum reduziert.

Die morphologische Differenzierung der Mandibel wird beherrscht von der Funktion des Beutefanges. Sie hat keine Kaufunktion, sondern zeigt in der Ausbildung scharfer, stark chitinisierter Spitzen, die sich wie die gespreizten Finger einer Hand von der Seite her vor und in die Präoralhöhle legen, nur eine Festhalte- und Stopffunktion. Als Fangmandibel dokumentiert sie sich vor allem auch durch die Ausbildung eines Fangfächers, der sich beim Öffnen der Mandibel automatisch entfaltet und beim Schließen eng zusammengefaltet an die Innenseite derselben gelegt wird. Die geöffneten Mandibeln bilden mit ihren gespreizten Fächern, zusammen mit der terminalen Beborstung des Epipharynxingers, vor der Mundhöhle einen Fangkorb, in welchem die von den Antennen eingeholte Nahrung festgehalten wird. Die Chaoboruslarve verschlingt ihre Beute unzerkleinert. Die Spezialisierung für diese Art der Ernährung geht nun so weit, daß sich auch der Kopfbau als funktionell darauf abgestimmt erweist. Der Kopf bildet nämlich keine ringsum geschlossene, starre Kapsel, wie wir sie sonst bei den Larven der Culicoidea finden, sondern ist ventral häutig geschlossen. Die beiden Seitenwände des occipitalen Schädelabschnittes schließen mit ihren Genae oder Subgenalabschnitten in der ventralen Mittellinie nicht mit einer Naht — wie bei *Anopheles* oder *Dixa* — oder unter Zwischenschaltung des Labiums (Mentum) aneinander, sondern sind durch eine weiche, in der Ruhelage eingefaltete Chitinhaut verbunden. In dieser liegt, allerdings ohne feste Verbindung mit den Seitenwänden des Kopfes, ein Rest des Labiums, das Praementum. Diese Konstruktion des ventralen Schädelabschlusses ist nun insofern von Bedeutung, als beim Verschlingen

größerer Beuteobjekte die Genae ventral auseinandergetrieben werden, wobei die Falten der dünnen Chitinhaut beiderseits des Praementums verstreichen. Diese Erweiterung der Kopfkapsel ist natürlich mit einer Erweiterung des Pharynxeinganges verbunden.

Die kinetische Konstruktion des Kopfes drückt sich auch im Fehlen eines inneren Versteifungsskelettes (Paraclypealphragma, Cibarialarm) sowie in der schwachen Ausbildung des vorderen Tentorialarmes aus. Das vordere Mandibelgelenk ist in die Kopfkapselwand verlagert worden; die Mandibel behält dadurch während des Schlingaktes und der dabei auftretenden Kinetik ihre volle Bewegungsfreiheit.

Wahrscheinlich steht auch die Ausbildung des hinteren Kopfabschnittes mit der kinetischen Bauart der Kopfkapsel in Zusammenhang. Der caudale Abschnitt des Chaoboruskopfes, das Postocciput oder Labialsegment, bleibt häutig und ist in die Bildung des Halses eingegangen. Das chitinierte Cranium schließt also schon mit der Hintergrenze des Maxillarsegmentes, bzw. der Postoccipitalleiste ab.

In Bezug auf die Ausbildung der Muskulatur im Chaoboruskopf sind noch einige Besonderheiten hervorzuheben. Das Vorstrecken der Antenne wird durch Blutdruck bewirkt; indirekt geschieht dies durch die *Mm. transversi rostrales*, welche bei ihrer Kontraktion die Basis des Rostrums zusammenziehen und das Blut in die Kehle des knieartig gebauten Antennengelenkes pressen. Die Retraktion der Antenne geschieht durch den langen Antennenmuskel.

Die *Mm. adductores labii* haben insofern eine Funktionsänderung erfahren, als sie nicht mehr der Bewegung des Labiums dienen, sondern der passiven Erweiterung des Kopfes entgegenwirken. Die Funktion dieser Muskel erinnert an die elastische Verbindung der Unterkieferhälften bei den Schlangen, eine Einrichtung, die dort ebenfalls in Zusammenhang mit dem Verschlucken unzerkleinerter Beute steht.

Die morphologisch-funktionelle Analyse des Chaoboruskopfes liefert uns ein anschauliches Bild nicht nur von der inneren Form-Funktionsganzheit, sondern auch von der Form-Funktions-Umwelt-Harmonie, in der uns das Rätselhafte des Lebens entgegentritt.

Literatur.

- Akehurst, S.: (1922), Larvæ of *Chaoborus crystallinus*. Journ. Roy. Micr. Soc. (Mir z. Z. nicht zugänglich.) — Anthon, H.: (1943), Der Kopfbau der Larven einiger nematocerer Dipterenfamilien. Spolia zoologica Musei Hauniensis III, pag. 7—60. — 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, Tom. 17, Fasc. 3, pag. 427—440, Fasc. 5, pag. 741—762. — Berg, K.: (1937), Contribution to the Biology of *Corethra*. Kgl. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. 13. — Bischoff, W.: (1922), Über die Kopfbildung der Dipterenlarven I. Arch. Natg. A., Vol. 88. — Börner, C. (1909), Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Zoolog. Anz. Bd. 34, S. 100—125. — Cook, E. F.: (1944 a), The morphology and musculature of the Labrum and Clypeus of Insects. Microentomology, Vol. 9, Part. 1, pag. 1—35. — Ders.: (1944 b), The Morphology of the larval heads of certain Culicidae (Diptera). Microentomology, Vol. 9, Part 2, pag. 38—68. — Ders.: (1944 c), On the morphology of the larval head of *Chironomus* (Diptera: Chironomidae). Microentomology, Vol. 9, Part 2, pag. 69—77. — Ders.: (1949), The evolution of the head in the larvae of Diptera. Microentomology, Vol. 14, Part 1, pag. 1—57. — Eickstein, F.: (1936), Beiträge zur Kenntnis exotischer Chaoborinae nebst Bemerkungen über einige einheimische Formen. Arch. Hydrobiol. Suppl. 14. — Eidmann, H.: (1941), Lehrbuch der Entomologie. Berlin. — Farnsworth, M. W.: (1947), The morphology and musculature of the larval head of *Anopheles quadrimaculatus* Say. Ann. Entomol. Soc. America, Vol. 40, No. 1, pag. 137—151. — Felt, E. P.: (1904), Mosquitos or Culicidae of New York State. Published monthly by the University of the State of New York, Bull. 323. — Ferris, G. F.: (1943 a), Some fundamental concepts in insect morphology. Microentomology. Vol. 8, Part 1, pag. 2—7. — Ders.: (1943 b), The basic materials of the insect cranium. ibid., pag. 8—24. — Ders.: (1944), On certain evolutionary tendencies in the heads of insects. Microentomology Vol. 9, Part 2, pag. 78—84. — Ders.: (1947), The contradictions of the insect head. Microentomology Vol. 12, Part 3, pag. 59—64. — Ders.: (1948), The principles of comparative morphology. Microentomology Vol. 13, Part 3, pag. 49—56. — v. Frankenberg, G.: (1915), Die Schwimmblasen von *Corethra*. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol. Vol. 35. — Gouin, F.: (1949), Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. Mem. Mus. Nat., N. S., Tome 28, Fasc. 4, pag. 167—269. — Hendel, F.: (1936—38), Diptera. Kükenthal, Handb. der Zoologie, Insecta, Vol. 4, 2. Hälfte, 2. Teil. — Jacobs, W.: (1935), Das Schweben der Wasserorganismen. Erg. Biol. 11. — Kärny, H. H.: (1934), Biologie der Wasserinsekten. Wien. — Krogh, A.: (1911), On the hydrostatic mechanism of the *Corethra* larva. Skandin. Arch. Physiol. Vol. 25. — Leydig, F.: (1851), Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. Z. wiss. Zool. Vol. 3. — Ludwig, C. E.: (1949), Embryology and morphology of the larval head of *Calliphora erythrocephala* Meigen. Microentomology Vol. 14, Part 3, pag. 75—111. — Martini, E.: (1931), Culicidae in Lindner E., Die Fliegen der paläarktischen Region, Chaoboridae. Liefrg. 33, pag. 33—58. — Meinert, F.: (1866), De eucephale myggelarver. Vidensk. Selsk., Vol. 6, Række, naturvidensk. og. mathem. Afd. III. 4. — Miall, L. C.: (1903), The natural history of aquatic insects. London. — Feus, F.: (1934), Zur Kenntnis der Larven und Puppen der Chaoborinae. (Corethrinae auct.). Arch. Hydrobiol., Vol 27. — Prashad, Bainsi: (1919), Contribution to the anatomy of aquatic Diptera I.

Larval and pupal stages of an indian Chaoborus and Dixia. Records of the Indian Museum, Vol. 15; pag. 153—158. — *Querner, F.*: (1927), Larve und Puppe der Büschelmücke (*Sayomya plumicornis* Fabr.). Die Natur, 3. Jahrg., H. 3. — *Rymer, J.*: (1867), On the Structure and Metamorphosis of the Larva of *Corethra plumicornis*. Quart. Journ. Micr. Sci., Vol. 7, N. S. — *Schremmer, F.*: (1949), Morphologische und funktionelle Analyse der Mundteile und des Pharynx der Larve von *Anopheles maculipennis* Meig. Öst. Zool. Ztschr. Vol. 2, H. 3, pag. 173—222. — *Ders.*: (1949), Bau und Funktion der Larvenmundteile der Dipterengattung *Dixa* Meigen. Öst. Zool. Ztschr. Vol. 2, H. 4. — *Snodgrass, R. E.*: (1928), Morphology and Evolution of Insect Head and its Appendages. Smithsonian Misc. Coll. 81, No. 3. — *Ders.*: (1932), Evolution of the Insect Head and the Organs of Feeding. Amer. Rep. Smithsonian Inst. — *Ders.*: (1935), Principles of Insect Morphology. New York and London. — *Weber, H.*: (1933), Lehrbuch der Entomologie. Jena. — *Weismann, A.*: (1866), Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Ztschr. wiss. Zool. Vol. 16. — *Wesenberg-Lund, C.*: 1908), *Culex*, *Mochlonyx*, *Corethra*, eine Anpassungsreihe. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. Vol. 1, pag. 513—516. — *Ders.*: (1943), Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin-Wien.

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: [Zur Morphologie und funktionellen Anatomie des Larvenkopfes von Chaoborus \(Corethra auct.\) obscuripes v.d. Wulp \(Dipt., Chaoboridae\). 471-516](#)