

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L.

Von

Fritz Schremmer.

Mit 25 Textabbildungen.

Die Mannigfaltigkeit der Dipterenlarven, insbesondere die komplizierten Verhältnisse ihres Kopfbaues, haben immer wieder zu erneuter Bearbeitung angeregt. Trotzdem gibt es auch heute noch viele ungelöste oder strittige morphologisch-funktionelle Probleme. Ich erinnere nur an die Frage der Prämandibeln, die einerseits als extremitätenähnliche Anhänge eines prämandibulären Segmentes (Intercalarsegment), andererseits als Bildungen des Frontoclypeus oder des Epipharynx angesehen werden. Ein zweites umstrittenes Problem betrifft die Frage, ob ein zwischen der Kopfkapsel und dem Prothorax abgegliederter Körperring als ein dem Kopf zugehöriges Segment gedeutet werden kann oder eine sekundäre Abgliederung des Prothorax darstellt. Verwirrend sind die verschiedenen Auffassungen über die Homologisierung des Labiums, das in reduzierter Form als Submentum oder Mentum in der Ventralwand der Kopfkapsel gesucht wurde. Erst die neuere Auffassung von *Anthon* (1943) scheint mir in dieser Richtung wesentlich klarend zu sein.

Die so sehr umstrittene Frage, ob wir in den Mundhaken der Cyclorrhaphenlarven Mandibeln, Maxillen, ein Verschmelzungsprodukt beider oder Neubildungen erblicken dürfen, ist erst in letzter Zeit durch die Arbeiten von *Cook* (1949) und *Ludwig* (1949) dahin entschieden worden, daß wir die Mundhaken zweifellos mit Mandibeln homologisieren müssen.

Die funktionelle Analyse z. B. des Zusammenspiels der Mundteile beim Nahrungserwerb ist erst in wenigen Fällen durchgeführt

worden. Gerade die funktionelle Betrachtung aber der morphologischen Verhältnisse des Kopfbaues erweist sich als heuristisch besonders wertvoll.

Der Fortschritt in der morphologischen Analyse war nur möglich, weil heute in der vergleichenden Anatomie der Insekten, ähnlich wie bei den Wirbeltieren, nicht mehr wie früher reine Skelettmorphologie getrieben wird, sondern gleichzeitig mit dieser auch die Muskulatur und nach Möglichkeit auch das Nervensystem mit untersucht wird. Nicht zuletzt liegt es aber auch daran, daß uns heute bessere Untersuchungsbehelfe zur Verfügung stehen. Die oft stark chitinisierten Larvenköpfe sind mit dem Mikrotom nur sehr schwer schneidbar und außerdem stößt die Rekonstruktion eines kompliziert gebauten Kopfes mit verschieden strukturierten Mundteilen aus einer Schnittserie auf große Schwierigkeiten. Erst die Möglichkeit, die Köpfe bei starker binokularer Vergrößerung sezieren zu können, machte ein weiteres Eindringen in ihren Feinbau möglich.

In der vorliegenden Untersuchung, die sich im speziellen Teil nur mit dem Kopfbau der Larve von *Stratiomys* befaßt, wird ein allgemeiner Teil vorangestellt, der zum Verständnis der Bauverhältnisse des Larvenkopfes der *Brachyceren* und späterhin auch der *Cylorrhaphen* hinführen soll. Vor allem sollen die Mundteile der *Brachycerenlarven* eingehender besprochen werden.

Allgemeiner Teil.

I. Die Prognathie des Dipterenlarvenkopfes und die Stellung der Mandibeln.

Die Kopfkapsel der Dipterenlarven ist im allgemeinen prognath, die Mundöffnung ist nach vorne gerichtet, die Längsachse des Kopfes liegt in der mehr oder minder geraden Fortsetzung der Körperlängsachse. Nur selten, wie z. B. bei *Thaumaleiden* oder terrestrischen *Heleiden* (*Forcipomyia*) findet sich ein orthognather Kopfbau, der aber deutlich sekundärer Art ist.

In der vergleichenden Anatomie des Insektenkopfes wird die orthognathe Kopfstellung mit nach unten gerichteter Mundöffnung, als die ursprüngliche, die prognathe Stellung als abgeleitete betrachtet. Fassen wir bei beiden Kopfstellungen die Lage der

Mandibelgelenke ins Auge, so finden wir, daß das am orthognathen Kopf vorne gelegene Gelenk im prognathen Kopf dorsal, das hinten gelegene ventral zu stehen kommt (Abb. 1 a, b). Ich ziehe es daher zum besseren Verständnis der topographischen Verhältnisse vor, bei prognathem Kopfbau von dorsalem und ventralem Mandibelgelenk zu sprechen, und nicht, wie in der Literatur üblich, auch bei diesem die Bezeichnungen vorderes und hinteres Gelenk zu verwenden.

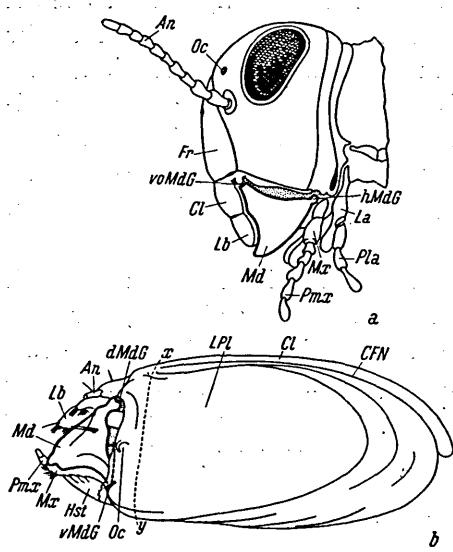


Abb. 1. a) Grundtypus des Insektenkopfes (orthognath.). (Schema nach Snodgrass aus Weber. b) Lateralansicht des Larvenkopfes einer *Tipulide* (*Tanyptera atrata* Meigen, prognath); linke Maxille entfernt. Vgl. in beiden Figuren die Lage der Mandibelgelenke, bzw. die Bewegungsebenen der Mandibeln. *An* = Antenne, *CFN* = Clypeofrontalnaht, *Cl* = Clypeus, *dMdG* = dorsales Mandibelgelenk, *Fr* = Frons, *hMdG* = hinteres Mandibelgelenk, *Hst* = Hypostomium, *La* = Labium, *Lb* = Labrum, *LPl* = Lateralplatte, *Md* = Mandibel, *Mx* = Maxille, *Oc* = Ocellus, *Pla* = Palpus labialis, *Pmx* = Palpus maxillaris, *vMdG* = ventrales Mandibelgelenk, *voMdG* = vorderes Mandibelgelenk, *x...y* = Verwachungsgrenze zwischen Prothorax und Kopfkapsel.

Am typisch prognath gebauten Kopf z. B. eines Ohrwurmes, einer Laufkäferlarve oder bei der Larve der Tipulide *Tanyptera* (*Tipulidae*, *Ctenophorinae*) werden die Mandibeln in einer horizontalen Ebene (Frontalebene) gegeneinander bewegt. Die Drehachsen stehen senkrecht zu dieser Ebene (Abb. 2 a). Bei der Mehrzahl der Dipterenlarven gibt es jedoch keine Zangenbewegung der Mandibeln; sie werden nicht streng seitlich aus- und einwärts bewegt, sondern von schräg außen dorsal nach innen ventral. Die Bewegungsebenen der beiden Mandibeln schließen einen nach dorsal offenen, stumpfen oder spitzen Winkel ein. Ihre Drehachsen sind dorsad zueinander geneigt (Abb. 2 c).

Der Grad der Schrägstellung der Mandibeln ist bei verschiedenen Gruppen der Nematoceren sehr verschieden und man kann eine diesbezügliche morphologische Reihe bilden, die von horizontal beweglichen Mandibeln bis zu fast vertikal beweglichen führt.

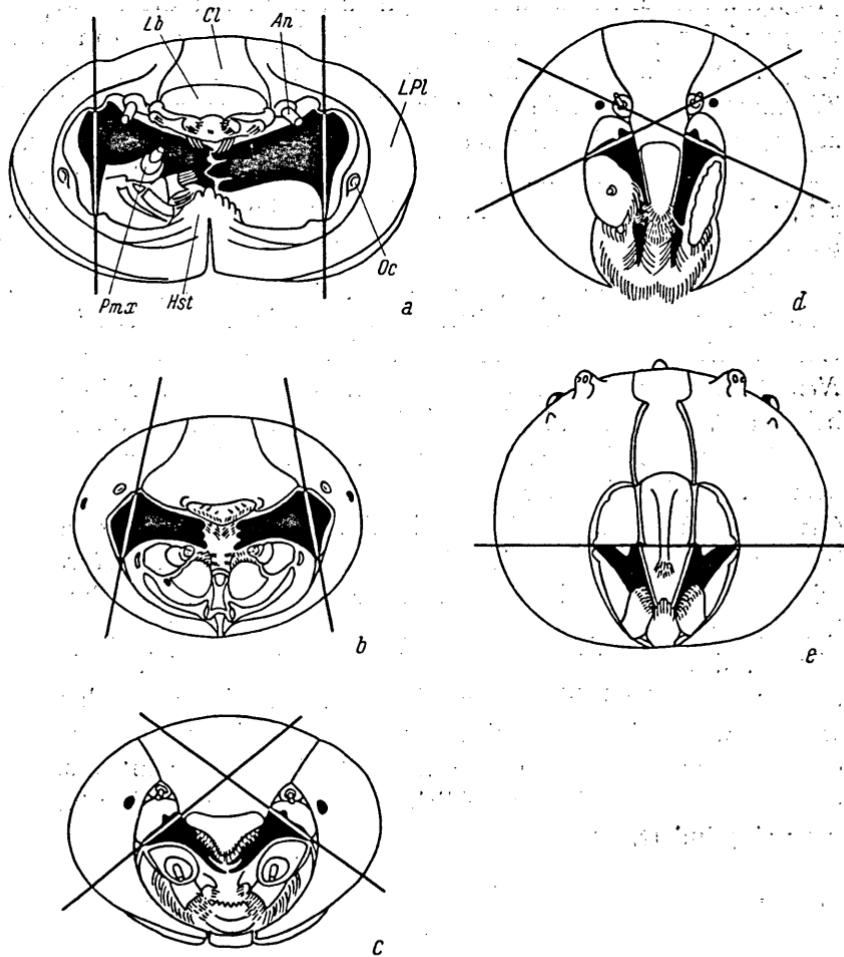


Abb. 2. Köpfe verschiedener Nematoceranlarven in Axialansicht. Drehachsen der Mandibeln eingezeichnet, halbschematisch. Beachte die zunehmende Vertikallistung der Mandibeln! a) *Tanyptera atrata* Meigen, linke Maxille entfernt, b) *Bibio marci*, c) *Liriopae* sp., d) *Phryne fenestralis* Scopoli, linke Maxille entfernt, e) *Thaumalea* sp. An = Antenne, Cl = Clypeus, Hst = Hypostomium, Lb = Labrum, LPl = Lateralplatten, Oc = Ocellus, Pmx = Palpus maxillaris.

Ich habe in Abb. 2 fünf Larvenköpfe von *Nematoceren* zusammengestellt, welche eine solche morphologische (jedoch keine phylogenetische) Reihe veranschaulichen sollen. Die Fig. e fällt insoweit aus der Reihe, als der Kopf der *Thaumalealarve* nicht prognath, sondern sekundär orthognath gebaut ist; die Blickrichtung auf den Kopf fällt also nicht wie bei allen anderen mit der Körperlängsachse zusammen, sondern steht senkrecht dazu. Der *Thaumala*-Kopf wurde aber in diese Zusammenstellung einbezogen, weil er sehr deutlich die Verlagerung des ursprünglich dorsal gelegenen Mandibelgelenkes auf das Innenskelett (Vertikalplatten) zeigt; in diesem Fall muß man schon von innerem (medianem), bzw. äußerem (lateralem) Mandibelgelenk sprechen.

Schließt man die prognathen Köpfe der *Brachycerenlarven* mit ihren vertikal beweglichen Mandibeln in diese Betrachtung ein, so könnte man die verschieden starke Schrägstellung der *Nematocerenmandibel* als Stufen deuten, die zu den Verhältnissen bei den *Brachyceren* hinführen. Eine Ableitung der *Brachyceren* von hochentwickelten *Nematoceren* ist jedoch keinesfalls anzunehmen. Es ist vielmehr an eine basale Verwandtschaft beider Gruppen zu denken. Es sei schon in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß wir gerade bei sehr ursprünglichen *Nematoceren*, wie den heute als „primitivst“ betrachteten *Phryneiden*, sehr steil bewegliche Mandibeln finden und daß wir vielleicht annehmen können, daß die Schrägstellung der Mandibeln schon bei der Stammgruppe der beiden Unterordnungen der Dipteren vorhanden war; sie wäre bei allen *Brachyceren* bis zur Vertikalstellung weiterentwickelt worden, bei den *Nematoceren* jedoch nur in verschiedenen Gruppen erhalten geblieben oder bis zur Horizontalstellung abgeändert.

II. Die Schrägstellung und das Auftreten zweigliedriger Mandibeln.

Aus methodischen Gründen soll hier die horizontal bewegliche Mandibel als Ausgangspunkt der Betrachtung dienen.

Die Schrägstellung kann auf zweierlei Art erreicht werden, entweder durch Hinaufrücken des ventralen Gelenkes auf die Kopfseitenwand (vgl. Fig. a und c in Abb. 2), oder aber durch Verlagerung des dorsalen Gelenkes nach innen, wodurch das Gelenk

von der Kopfkapselwand abrückt und auf das Innenskelett verlegt wird (vgl. Fig. e in Abb. 2). Der in der Kopfkapselwand gelegene Teil des Gelenkes wird hier gleichsam nach innen gezogen, sodaß es zur Ausbildung einer senkrecht ins Innere des Kopfes vorspringenden Leiste oder Platte kommt. Da diese, entsprechend der ursprünglichen Lage des Gelenkes neben der Frontoclypealnaht, vom Kopfdach entspringt, wurde sie von Cook (1949) Paraclypealphragma genannt. In der älteren Literatur (*De Meijere*, 1916) wird der Ausdruck Vertikalplatte verwendet. Ich verwende beide Begriffe als gleichwertig.

Die Verlagerung des dorsalen Gelenkes nach innen scheint also mit der stärkeren Ausbildung eines Innenskelettes, besonders der Vertikalplatten, ursächlich verbunden zu sein. Bei der *Thaumaleidenlarve* und bei *Brachycerenlarven*, die alle vertikal bewegliche Mandibeln besitzen, sind solche Vertikalplatten stets kräftig entwickelt. Da bei der Einstülpung derselben meist auch der Ursprung des vorderen Tentorialarmes von der Kopfkapselwand nach innen gezogen wird (vgl. *Anthon*, 1943, Taf. III, Fig. 15, (14)), ist die Frage, ob in dem einen Fall nur eine Vertikalplatte, im andern nur eine verbreiterte Basis des Tentorialarmes vorliegt, schwer zu entscheiden. Bei der Schrägstellung der Mandibeln kann das dorsale Mandibelgelenk auch auf eine Versteifungsleiste (*Cibarialbar*, Cook, 1949) rücken. Solche Verhältnisse finden wir bei *Culicidenlarven* (Cook, 1949, Schremmer 1949). Es ist dabei noch darauf hinzuweisen, daß auch in diesem Fall die Basis des vorderen Tentorialarmes von der Kopfkapselwand abgerückt ist. In allen Fällen, in denen das dorsale Mandibelgelenk auf das Innenskelett verlegt wurde, ist es topographisch richtiger, nur mehr von innerem und äußerem Mandibelgelenk zu sprechen.

Die Stellungsänderung der Mandibeln ist natürlich auch funktionell von großer Bedeutung. Wollen wir die oben skizzierten Tatsachen in dieser Hinsicht erfassen, so müssen wir nicht nur die Bauformen der verschieden gestellten Mandibeln miteinander vergleichen, sondern auch die Art des Nahrungserwerbes der verschiedenen Larven betrachten.

Die horizontal bewegliche Mandibel, wie wir sie unter den *Dipterenlarven* vor allem bei den *Tipuliden* und *Limoniiden* finden, kann entweder als kräftige Beißmandibel oder als spitze Dolchmandibel ausgebildet sein (Abb. 3 a, b). Beide sehr verschie-

dene Mandibelformen haben funktionell das eine gemeinsam, daß sie zwischen ihren Enden ein Nahrungs- oder Beuteobjekt festhalten können. Die Beißmandibel einer *Tipulide*, z. B. von *Tanyptera* (Abb. 3 a), ist stark sklerotisiert, klobig und mit breiten, stumpfen Zähnen versehen. Sie trägt nur an der Basis der labralen

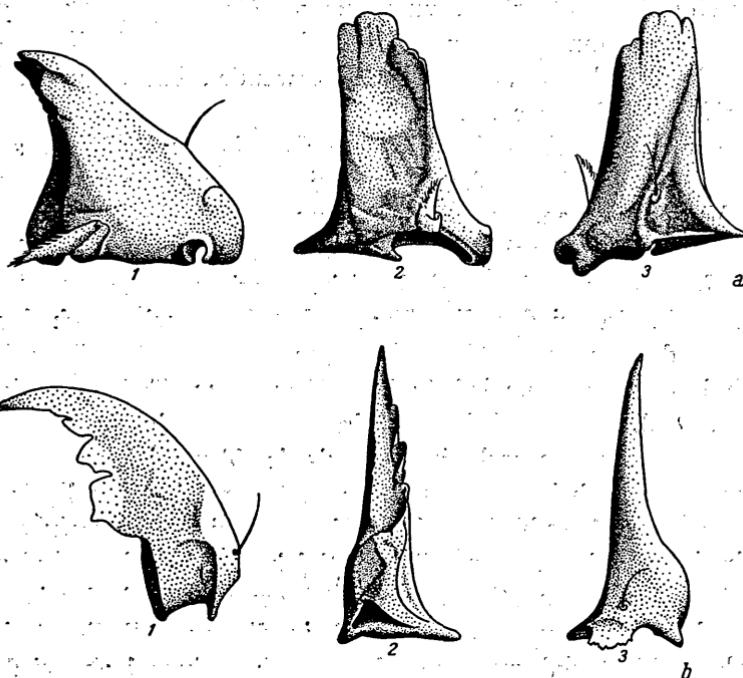


Abb. 3. Zwei Typen horizontal beweglicher Mandibeln. a) Beißmandibel von *Tanyptera atrata* Meigen, b) Raubmandibel einer *Limoniiden*-larve. 1 = Dorsal-, 2 = Medial-, 3 = Lateralansicht einer rechten Mandibel.

Seite einen beborsteten Fortsatz, die sogenannte Prostheka. Mit diesen kräftigen Mandibeln ist die *Tanypteralarve* imstande, zylindrische Fraßgänge ins Holz zu nagen, in Holz allerdings, das durch Pilzbefall schon etwas von seiner ursprünglichen Festigkeit verloren hat. Die sichelförmigen Raubmandibeln vieler *Limoniiden*-larven (Abb. 3 b) werden rasch zangenartig geschlossen, wobei ihre Spitzen das Beutetier durchstechen, sodaß es nicht mehr entkommen kann und der Verletzung erliegt. Sind die Mandibeln ganz adduziert, so überkreuzen sich ihre Spitzen und ragen in den

sehr erweiterungsfähigen Vorderdarm hinein, sie sind also offenbar imstande, die Beute auch in den Pharynx zu befördern. Die spitzen Raubmandibeln dienen also zum Festhalten und Töten des Opfers.

Bei den schwach schräggestellten Mandibeln der *Bibioniden*-larven (Abb. 2 b) handelt es sich noch um derbe Beißmandibeln mit breiten, stumpfen Zähnen, die imstande sind, durchfeuchtetes, weiches Fallaub oder Wurzelfasern zu zernagen.

Werden die Mandibeln noch stärker aus der Horizontalen herausgedreht, sodaß sie nicht mehr in der Frontalebene gegenüber arbeiten, so hat dies, wie leicht einzusehen ist, einen Verlust an Beißkraft zur Folge. Stärker schräg gestellte Mandibeln, wie z. B. die der *Liriopelarve* (Abb. 2 c und 4 c) tragen zwar noch häufig spitze Zähne, sie sind aber flacher und zarter gebaut und viel reicher mit Borsten versehen. Während z. B. der *Tipula*- oder *Tanyptera*-Mandibel nur eine beborstete Prostheka zukommt, besitzt die *Liriope*-Mandibel außerdem auch im distalen Mandibelteil eine reiche Beborstung. Die *Liriope*-Larven sind vorwiegend Schlammbewohner. Ihre Mandibeln sind nicht zum Beißen eingerichtet, sondern nur zum Wühlen im Schlamm und zum Einsammeln dieses nahrungshaltigen Materials geeignet.

Die Funktion der schräggestellten Mandibeln und ihrer Beborstung ist in isolierter Betrachtung, d. h. ohne Bezug auf die entsprechenden morphologischen Strukturen der übrigen Mundteile nicht ganz verständlich. Schräg arbeitende Mandibeln, die ja keine Beißfunktion mehr ausüben können, kommen nicht mehr miteinander in Berührung, sondern sind meist als Kehr- und Kratzapparate ausgebildet, die mit den anderen Mundteilen zusammenarbeiten. Durch die Schrägstellung der Mandibeln wird ein dorsal offener Winkel geschaffen, in welchen die Ventralwand der Oberlippe als Epipharynx hineinragt. Dadurch kommt es zu einer mehr oder minder engen funktionellen Zusammenarbeit zwischen Mandibeln und Labrumepipharynx, die sich in einem gesetzmäßigen Ineinandergreifen von Borsten und Kammapparaten beider Teile ausdrückt. Dieses Zusammenspiel ist bei der *Anopheles*- und *Dixalarve* von mir näher analysiert worden (Schremmer, 1949, 1950). Bei diesen Formen ist eine solche Funktionsbeziehung zwischen Mandibeln und Labrumepipharynx vorhanden. Ähnliche Beziehungen finden wir bei vielen *Nematocerenlarven*.

Es muß hier noch eine Tatsache besonders hervorgehoben werden, weil sie für unsere späteren Betrachtungen bei *Brachycerentlarven* von großem Wert ist. Bei einigen *Nematoceren*-larven mit stark schräggestellten Mandibeln tritt eine sehr merkwürdige Baueigentümlichkeit der Mandibel auf. Sie zeigt bei diesen Formen einen deutlich zweigliedrigen Aufbau. An ein Basalglied, welches mit der Kopfkapsel, bzw. dem Innenskelett gelenkt und an dem die Sehnen der Mandibelmuskeln angreifen, schließt sich ein mit diesem durch eine häutige Membran beweglich verbundenes Distalglied an. Eine Zweigliedrigkeit kann offenbar nur dort auftreten, wo die Mandibeln durch Schrägstellung ihre Beiß- oder Festhaltefunktion verloren haben und wo die Art des Nahrungserwerbes keinen festen Mandibelgriff verlangt. Beißen oder Festhalten ist für zweigliedrige Mandibeln gar nicht möglich, ebensowenig wie eine Pinzette mit gelenkig abgesetztem Spitzenteil zum Fassen und Zerdrücken geeignet wäre. Diese Überlegungen werden bestätigt, wenn man die Art des Nahrungserwerbes bei Larven mit zweigliedrigen Mandibeln betrachtet. Derartige Mandibeln finden wir bei den Larven der primitivsten *Nematoceren*, den *Phryneiden* (*Phryne*, *Mycetobia*). Sie leben in ausfließendem Baumsaft, Rindermist, in faulenden Pflanzenstoffen usw. Es handelt sich also um mehr oder weniger flüssig-breiges Nahrungssubstrat, das nicht zerkleinert, sondern nur, wenn nötig, gelockert werden muß und dann zusammengekratzt und eingesammelt werden kann.

An der zweigliedrigen *Phryneiden*-Mandibel (Abb. 4 a, b) ist das Distalglied vom Basalteil gelenkig abgegliedert; besonders deutlich tritt dies an der stärker sklerotisierten Dorsalkante in Erscheinung. Die Verbindung geschieht durch eine dünne Chitin-haut. Das Distalglied (Abb. 4, *DG*) läuft in zwei Spitzen aus, welche durch eine sehr charakteristische Beborstung überragt werden. Die stumpfen und im Spitzenteil einwärts gebogenen Borsten bilden einen dichten Kehrbesen, welcher das Nahrungsmaterial einsammelt. Die Zähne des Distalgliedes mögen eher als Kratzer oder Schaber funktionieren, während der an der labralen Seite (Innenfläche) stehende Borstenkamm (*BK*), seiner Lage entsprechend, wahrscheinlich mit dem dicht beborsteten Epipharynx zusammenarbeitet und Material in den Pharynx hineinschiebt.

Ganz ähnlich gebaut ist die Mandibel der nahe verwandten Gattung *Mycetobia*. Aber auch die Mandibeln von *Petaurista* (= *Trichocera*), *Liriope* (Abb. 3 c) und andere lassen noch deutlich den zweigliedrigen Bau typus erkennen, obwohl bei diesen das Distalglied nicht mehr gegen den Basalteil beweglich ist.

Die Tatsache, daß bei sehr ursprünglichen Larvenformen unter den *Nematoceren* zweigliedrige Mandibeln vorkommen, ist bei

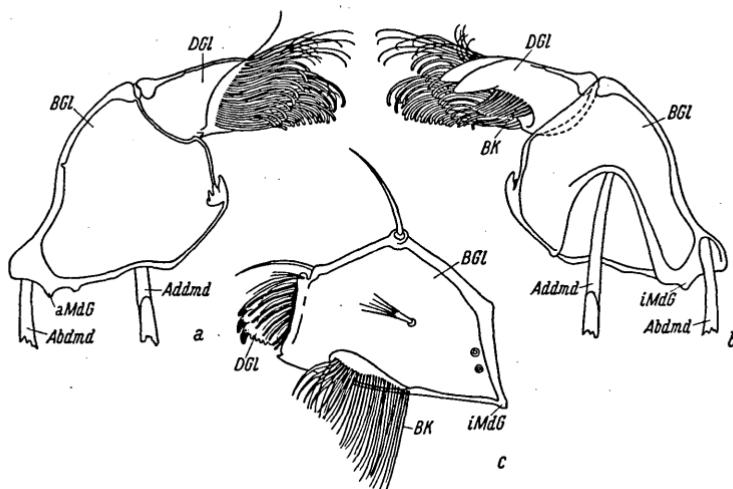


Abb. 4. Typus der zweigliedrigen Mandibel. a) und b) *Phryne fenestrata Scopoli*, a) Lateral-, b) Medialansicht, c) *Liriope* sp. *Addmd* = Sehne des M. abductor mandibulae, *aMdG* = äußeres Mandibelgelenk, *BGL* = Basalglied der Mandibel, *BK* = Borstenkamm, *DGL* = Distalglied der Mandibel, *iMdG* = inneres Mandibelgelenk.

vergleichend-anatomischen Untersuchungen bisher viel zu wenig beachtet worden. Erst *Anthon* (1943) hat darauf besonders aufmerksam gemacht. Er hat nicht nur die vergleichend-morphologische Bedeutung dieser Tatsache gebührend hervorgehoben, sondern auch sehr zutreffende funktionelle Betrachtungen über diese Verhältnisse angestellt. *Anthon* vertritt die Auffassung, daß der *Rhyphidentypus* (*Phryneidentypus*) der Mandibel, wie er die zweigliedrige Mandibel bezeichnet, die ursprüngliche Bauart der *Nematocerenmandibel* darstellt, von der sich die übrigen Mandibel-formen der *Nematocerenlarven* ableiten lassen. Er hebt noch hervor, daß die *Dipterenlarven* mit dieser Mandibelform nicht isoliert

dastehen, sondern daß auch verschiedene *Trichopteren*larven einen zweigliedrigen Mandibelbau erkennen lassen. Sie besitzen nämlich an der entsprechenden Stelle statt eines Gelenkes eine deutlich erkennbare Kerbe oder Naht. Dies ist insoferne bedeutungsvoll, als *Dipteren* und *Trichopteren* mit einer Anzahl anderer Insektenordnungen zu einer Verwandtschaftsgruppe (Überordnung) zusammengefaßt werden.

Bischoff (1922) hält die Zweigliedrigkeit der Mandibel für einen sekundären Zustand, welchen er damit zu erklären versucht, daß die Mandibeln von *Rhyphus* (= *Phryne*) auch zur Fortbewegung benutzt werden und daß sich ihre Zweigliedrigkeit infolge starker Inanspruchnahme herausgebildet hat. Diese Ableitung, bzw. ihre Begründung ist sehr unwahrscheinlich und geht darauf zurück, daß *Bischoff* *Phryne* von *Petaurista* ableitet und in der *Phryneiden*larve ein phylogenetisch jüngeres Entwicklungsstadium erblickt.

Cook (1949), einer der letzten Bearbeiter des *Dipteren*larvenkopfes, ist an dem Problem der Zweigliedrigkeit der *Dipteren*-larvenmandibel vorübergegangen, weil er offensichtlich zufällig keine Form mit zweigliedrigen Mandibeln untersucht hat.

Wie ich später noch zeigen werde, ist die Zweigliedrigkeit der Mandibel deshalb von so großem Interesse, weil auch die *Brachyceren*mandibel einen deutlich zweigliedrigen Bau aufweist, was meines Wissens bisher nicht beachtet wurde. Außerdem spreche ich die begründete Vermutung aus, daß sich diese Auffassung auch bei der Homologisierung der Mundhaken der *Cyclorrhaphen*larven bewähren wird.

Immer wieder hat man versucht, die vertikal beweglichen Mandibeln der *Brachyceren*larven von den *Nematoceren*mandibeln abzuleiten und hat innerhalb der *Nematoceren* nach einer Tendenz zur Aufrichtung der Mandibeln gesucht. Auch die vorliegende Darstellung könnte diesen Eindruck erwecken, da von einer Schrägstellung und Aufrichtung der Mandibeln gesprochen wird. Ich betone daher nochmals, daß ich die aufgestellte morphologische Reihe nicht phylogenetisch deute. Dies wäre gar nicht möglich, da sonst die *Phryneiden* als abgeleitete *Nematoceren* angesehen werden müßten.

Cook (1949) stellt in der Reihe *Bibio*—*Culiseta*—*Chironomus*—*Simulium* eine zunehmende Vertikalstellung (mandibular rota-

tion) der Mandibeln fest und sieht darin eine Entwicklungsrichtung (trend tendency or pattern of evolution), die mit der strengen Vertikalstellung bei den *Brachyceren*larven endet. Dagegen ist folgendes einzuwenden: Wenn man die *Phryneiden*mandibel als ursprünglich zweigliedrig betrachtet, eine Ansicht *Anthons*, mit der ich übereinstimme, dann müssen wir ihre Schrägstellung ebenfalls als ursprünglich werten. Es kann daher innerhalb der *Nematoceren*, wenn man von dem Fall der *Thaumaleiden*larve absieht, nicht von einer Tendenz zur Aufrichtung der Mandibeln gesprochen werden.

Sowohl die Zweigliedrigkeit als die starke Schrägstellung der Mandibeln bei ursprünglichen *Nematoceren*larven weist auf eine Verwandtschaft mit den *Brachyceren* hin. Schräg gestellte Mandibeln finden wir bei sehr vielen *Nematoceren*, wie *Psychodiden*, *Chironomiden*, *Culiciden*.

Das Wesentliche der gegebenen Darstellung läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen: Bei den Dipterenlarven sind horizontal bewegliche Mandibeln entweder als kräftige stumpfzähnige Kauwerkzeuge oder spitze Raubinstrumente entwickelt. Starke Schrägstellung der Mandibeln schließt ihre Kaufunktion aus; derartige Mandibeln sind daher weniger kräftig und als Bürsten, Schabe- oder Kehrapparate entwickelt. Da zweigliedrige Mandibeln aus mechanischen Gründen zum Fassen und Kauen ungeeignet sind, können nur schräg- oder vertikal bewegliche Mandibeln echt zweigliedrig sein. Wird die Schräg- oder Vertikalstellung durch eine Verlagerung des dorsalen Mandibelgelenkes erreicht, so kommt es zur Ausbildung von in den Kopf einspringenden Skelettleisten (Vertikalplatten), die mit dem Tentorium in Verbindung stehen.

Da alle *Brachyceren*larven durch zweigliedrige, vertikal gestellte Mandibeln ausgezeichnet sind, ist an eine Verwandtschaft mit ursprünglichen *Nematoceren*, die zweigliedrige und stark schräggestellte Mandibeln besitzen, zu denken.

Snodgrass (1950) weist die Auffassung *Anthons* von der Ursprünglichkeit der zweigliedrigen Mandibel bei Dipterenlarven zurück. Er betont, daß bei der zweigliedrigen Dipterenlarvenmandibel für die Bewegung des Distalgliedes keine Muskeln vorhanden sind und daß die Beweglichkeit nur durch Desklerotisation der Basis des Distalgliedes herbeigeführt wird. Wenn bei der

Arthropodenmandibel ein echtes Distalsegment auftritt, so ist es als Palpus entwickelt, normalerweise ist jedoch nur die Coxa der mandibularen Extremität als Kiefer ausgebildet.

Es scheint mir jedoch auch eine andere Auffassung durchaus möglich zu sein. Die Zweigliedrigkeit der *Phryneiden*mandibel muß nicht auf eine gegliederte Extremität zurückgeführt werden, sondern kann durchaus als Bautypus an der Basis des *Dipteren*-stammes oder vielleicht sogar der *Neuropteroidea* neu aufgetreten sein. Die Ausbildung einer zweigliedrigen Mandibel war aus mechanischen Gründen erst mit der gleichzeitig eintretenden Änderung der Bewegungsebene der Mandibel und dem Verlust ihrer Greif- oder Beißfunktion möglich. Bei Formen, wo die Mandibeln wieder als Greif- oder Kauwerkzeuge verwendet werden, mußte ihre Gliederung und Schrägstellung aufgegeben werden. Es bleibt aber in manchen Fällen, wie z. B. bei *Trichopteren*- und *Limoniiden*larven eine Kerbe oder Naht an der Mandibel zurück, welche als Anzeichen für ihre frühere Zweigliedrigkeit aufgefaßt werden kann.

Anthons Auffassung kann gelten bleiben, sofern man darauf verzichtet, die zwei Glieder der Mandibel auf zwei Glieder in einer ursprünglichen Arthropodenextremität zurückzuführen. Innerhalb der *Dipteren*larven kann die Zweigliedrigkeit als ursprünglich gelten. Dies werden u. a. die *Brachyceren*larven zeigen.

Nach diesen Betrachtungen über Form und Funktion der *Nematoceren*mandibel, die auch eine kurze Besprechung des Kopfbaues und der Entwicklung des Innenskelettes erforderte, wollen wir uns mit den Mundteilen einiger *Brachyceren*larven beschäftigen. Eine rein deskriptive Behandlung, auch eine rein vergleichende Morphologie der Mundteile führt nicht zum vollen Verständnis ihrer Formbildungen. Die morphologische Betrachtung muß durch eine funktionelle vertieft werden.

Eine funktionsanatomische Zergliederung führt immer wieder zu der Tatsache, daß die Organismen entharmonisch gebaut sind, d. h. ihre Teile stehen morphologisch-funktionell zueinander und zum Ganzen in Korrelation. Darüber hinaus sind die Organismen auch epharmonisch gebaut, d. h., ihre in die Umwelt wirkenden Organe sind funktionell auf diese abgestimmt. Es ist daher für das Verständnis vieler Formbildungen notwendig, daß man weiß, in welchem Biotop ein Organismus lebt. Zunächst soll daher ein kur-

zer Überblick über die Lebensweise der *Brachycerenlarven* gegeben werden und anschließend daran wollen wir uns etwas näher mit den Mundteilen beschäftigen.

Ich bin mir der großen Lückenhaftigkeit der folgenden Darstellung voll bewußt. Eine funktionsanatomische Untersuchung verlangt eigentlich eine monographische Bearbeitung jedes einzelnen Organismus unter Berücksichtigung aller seiner Organsysteme. Nach Möglichkeit soll auch seine Ontogenie mitbehandelt werden. Das Ziel der vorliegenden Abhandlung ist jedoch nur das Verstehenlernen des Kopfbaues und der Form und Funktion der Mundteile der *Stratiomyslarve*.

III. Zur Ökologie der Brachycerenlarven.

Unter den *Brachycerenlarven* gibt es rein aquatische Formen (*Atherix*), Schlammbewohner (*Tabanidae*, *Rhagionidae*) und terrestrische Formen (*Therevidae*, *Erinnidae*).

Mit Ausnahme der *Stratiomyidenlarven*, deren aquatische (z. T. auch hygropetrische) Formen sich von Detritus, Plankton, Neuston oder Kleinalgen ernähren und deren terrestrische Vertreter im Rindermist oder von verrottenden pflanzlichen Abfällen leben, gelten die *Brachycerenlarven* allgemein als Räuber (*Tabanidae* mit Ausnahme von *Chrysops*, *Rhagionidae*, *Erinnidae*, *Therevidae*?), z. T. auch als Parasiten (*Bombyliidae* u. a.), die sich vorzugsweise von anderen Insekten ernähren.

Die Larven leben in einem mehr oder minder lockeren, meist feuchten Substrat (Schlamm, Sand, oberste Bodenschicht, Rindermist, unter Baumrinde), das sie durchwühlen und nach Beutetieren durchsuchen. Ihre Körperhaut besitzt daher eine auffällig dicke, sehr widerstandsfähige Cuticula. Bei den *Stratiomyidenlarven* ist die Körperdecke stark mit Kalk inkrustiert und dadurch erheblich verstieft und gegen mechanische Beschädigung geschützt.

Der meist spindelförmige, vorne in den spitzen Kopf auslaufende Körper ist zum Eindringen in lockeres Erdreich, Schlamm, Sand usw. sehr geeignet.

Die Mundteile sind der verschiedenen Ernährungsart entsprechend unterschiedlich gestaltet. Gemeinsam ist allen *Brachycerenlarven* die Bewegung der Mundteile in zwei parallelen und vertikalen Ebenen und der damit verbundene Verlust ihrer Kau-

funktion. Die räuberischen Formen besitzen kräftige Dolchmandibeln. Bei den *Stratiomyiden* sind die Mundteile als Bürsten oder Kratzapparate ausgebildet, die nicht als Waffen gebraucht werden können, sondern dazu dienen, Schlamm und Detritus aufzuwühlen, Algenbeläge abzuschaben oder abgestorbenes pflanzliches Material zu erfassen. Eine räuberische oder karnivore Lebensweise ist mir bei *Stratiomyidenlarven*, entgegen den sehr verbreiteten Angaben darüber in der Literatur, bisher nicht begegnet, ist aber nach allen morphologischen und anatomischen Gegebenheiten auch nicht zu erwarten.

Da die Mundwerkzeuge zum Kauen nicht geeignet sind, wird die Nahrung unzerkleinert, vielfach in Wasser aufgeschwemmt (z. B. aquatische und hygropetrische *Stratiomyidenlarven*), eingesaugt. Die räuberischen Formen saugen die Säfte ihrer Beutetiere aus; höchst wahrscheinlich — aber meines Wissens noch nicht untersucht — spielt dabei eine extraintestinale Verdauung eine Rolle. Bei allen *Brachycerenlarven* ist daher der Pharynx, der Art ihres Nahrungserwerbs entsprechend, als Saugapparat entwickelt.

IV. Der Kopfbau und die Mundteile der Brachycerenlarven.

Die Larven der *Brachyceren* besitzen im allgemeinen einen sehr langgestreckten, mehr oder weniger flaschen- oder keulenförmigen schlanken Kopf. Das dickere Hinterende desselben ist tief in den Prothorax hineingewachsen. Die Verwachsungsgrenze zwischen Vorderrand des Prothorax und der Kopfkapsel liegt meist vor der Mitte im ersten Drittel des Kopfes, vielfach noch näher der Kopfspitze. Der freie, nicht eingewachsene Kopfteil ist ringsum geschlossen, während der im Prothorax geborgene Abschnitt nur ein Kopfdach hat und ventral offen bleibt.

Das Cerebralganglion liegt außerhalb der Kopfkapsel, dicht hinter dem Caudalrand des Kopfdaches (vgl. Abb. 8 a). Brauer (1869) hat wegen dieser Lage des Ganglions außerhalb des Kopfes nur von einer Mund- oder Kieferkapsel gesprochen und wollte damit zum Ausdruck bringen, daß bei solchen Formen kein Kopf im eigentlichen Sinne vorhanden ist. Diese Ansicht erwies sich aber als unhaltbar, sobald typisch eucephale Larven bekannt wurden, deren Cerebralganglion ebenfalls am Hinterrand des Kopfes liegt.

Das Fehlen des ventralen Abschlusses der Kopfkapsel bringt es mit sich, daß nirgends ein Foramen occipitale vorkommt. Nur bei zwei Familien unter den *Brachyceren* — soweit ich sie aus eigener Anschauung kenne — weicht die Kopfform von der allgemeinen Bauart ab. Die Larven der *Therevidae* und *Erinnidae* haben scheinbar eucephale Köpfe mit großem Foramen occipitale.

Der *Thereva*-Kopf ist gerundet eiförmig, der *Erinniden*-Kopf schlank kegelförmig; beide sitzen mit breiter Basis dem Vorderrand des Prothorax auf. Diese Kopfformen sind wahrscheinlich sekundärer Natur und gehen meiner Ansicht nach auf ein Selbständigenwerden des freien, nicht eingezogenen Kopfteiles zurück. Beim *Thereva*-Kopf ragt vom Dorsalrand des „Foramen occipitale“ median ein Chitinstab nach rückwärts bis in den vorderen Teil des Mesothorax hinein. Dieser sogenannte Metacephalstab (manubrium, Cook, 1949) ist am Caudalende löffelartig verbreitert und dient den Mandibeladduktoren als Ursprungsfläche. Beim *Erinniden*-Kopf ragen zwei solcher lateral gelegener Metacephalstäbe vom Dorsalrand der Kopfkapsel in den Prothorax hinein. Da der Metacephalstab bei der *Thereva*-Larve im Querschnitt einen inneren Hohlraum erkennen läßt, hält man es allgemein für unmöglich, ihn als Rest eines eingewachsenen Kopfdaches zu deuten. Ich kann in diesem Zusammenhang nicht näher auf diese Verhältnisse eingehen, möchte aber doch hier die Ansicht vertreten, daß der Metacephalstab ein Rest des Kopfdaches ist. Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß an ihm die Mandibeladduktoren entspringen. Der Hohlraum im Metacephalstab spricht meines Erachtens nicht gegen diese Annahme. Rufen wir uns in Erinnerung, daß das Einwachsen des Kopfes in den Thorax so erfolgt, daß der Umschlagssaum des Prothoraxvorderrandes bis zum Caudalrand des eingezogenen Kopfdaches reicht, daß also der Kopfkapsel außen eine Epithelschichte (Körperdecke) aufgelagert wird. Diese aufgelagerte, ursprünglich Körperkutikula liefernde Epithelschichte nimmt nun auch an der Bildung des Kopfdaches teil. Die obere Schichte scheidet Chitin nach unten, die untere nach oben aus. Ob die obere Matrixschichte tatsächlich Kopfkapselchitin bildet, habe ich nicht direkt verfolgt, aber ich habe bei der Untersuchung verschiedener *Tipuliden*-köpfe eine dem eingewachsenen Teil des Kopfdaches dicht anliegende Hypodermischichte festgestellt und die Überzeugung gewonnen, daß diese an der Bildung

des Kopfdaches teilnimmt. Ich halte es nun für möglich, daß zwischen beiden Bildungsschichten ein Hohlraum bestehen bleibt, der im Metacephalstab der *Thereva*-Larve als Kanal in Erscheinung tritt. Als einzige Schwierigkeit stellt sich dieser Auffassung die Tatsache entgegen, daß die Metacephalstäbe mit der Kopfkapsel gelenkig verbunden sind und nicht als direkte Fortsätze des freien Kopfdaches auftreten. Der eingewachsene und zu einer schmalen Leiste reduzierte Abschnitt des Kopfdaches müßte also sekundär abgegliedert sein. Dies wäre funktionell insofern verständlich, als dadurch der freie Kopfteil eine größere Selbständigkeit und Beweglichkeit gewinnt.

Der freie Kopfteil kann bei den meisten *Brachyceren*Larven vollständig in den Thorax zurückgezogen werden und zwar so, daß die Verwachungsgrenze zwischen Kopfkapsel und Prothoraxvorderrand eingestülpt wird und ein Umschlagsrand entsteht, der sich vorne vor der Kopfspitze ringwulstartig schließt.

Die spitze Kopfform findet man besonders bei den räuberischen *Tabaniden*- und *Rhagioniden*-Larven; sie ist für diese beim Nahrungserwerb von Bedeutung. Um dies verständlich zu machen, will ich kurz den Vorgang schildern, wie eine *Tabanus*-Larve ihre Beute — meist eine andere Insektenlarve — bewältigt. Die Larven töten ihre Beute durch Einschlagen ihrer sichelförmigen Mandibeln, die, wie wir noch hören werden, von einem Giftkanal durchbohrt sind. Die Mandibeln stechen und reißen zunächst nur ein kleines Loch in die Körperwand des Opfers. Ist der Kopf mit seinen Gifthaken im Beutetier verankert, so zieht die Larve ihren Körper an den Kopf heran, sodaß dieser vom Prothorax überwaltet wird und dessen Umschlagsrand dicht an die Körperwand des Opfers gepreßt wird. In dieser Lage sieht man den Kopf durch den Larvenkörper durchschimmern und drehende Bewegungen nach beiden Seiten ausführen. Dieses Anbohren führt zunächst zum Eindringen des ganzen freien Kopfabschnittes und schließlich auch des Vorderkörpers der Larve in das Beutetier, das schließlich so weit ausgesaugt wird, daß nur mehr die leere schlaffe Körpherhülle übrigbleibt.

Die Kegelform des sehr harten, schwarz pigmentierten Larvenkopfes der *Erimnidae* scheint eher für das Vordringen in die engen Spalträume zwischen Holz und Rinde geeignet zu sein, als für räuberischen Nahrungserwerb.

Die in den obersten, lockeren Bodenschichten und im Wurzelpartien wühlenden Larven der *Thereviden* haben eine ovoide, vorne gerundete, glatte Kopfkapsel.

Die Kopfkapsel der *Stratiomyiden*larven ist relativ weniger tief in den Prothorax eingewachsen, sie kann auch nur wenig in den Prothorax eingezogen werden. Dies hängt offenbar mit der starken Einlagerung von kohlensaurem Kalk in die Haut und der dadurch bedingten Starrheit der Körperdecke zusammen. Der Kopf ist wohl vorne etwas schmäler als hinten, aber nicht so spitz wie bei den räuberischen Larvenformen. Die Larven sind Detritusfresser oder weiden Algenbeläge von Steinen, Wasserpflanzen und dergleichen ab, oder pinseln das Neuston von der Wasseroberfläche ein.

Nach diesem kurSORischen Überblick über Lebensweise und Kopfform der *Brachyceren*larven wollen wir uns mit ihren Mundteilen etwas eingehender befassen. Dies vor allem deshalb, weil gerade die Mundteile in ihrer Morphologie und Funktion sehr verschieden und oft falsch beurteilt wurden, ihre genaue Kenntnis jedoch notwendig ist, um die Mundhaken der *Cyclorrhaphen*larven, sowie ihren Kopfbau überhaupt zu verstehen. Auf die Verhältnisse bei den *Cyclorrhaphen* kann ich noch nicht näher eingehen, da ich erst wenige Formen und diese nur flüchtig untersucht habe, möchte aber meine diesbezügliche Arbeitshypothese schon hier mitteilen, welche mir die bisher bestehenden Schwierigkeiten für die Erklärung des Kopfbaues der *Cyclorrhaphen*larven zu beseitigen scheint.

Die paarigen Mundteile der *Brachyceren*larven arbeiten in zwei zueinander und zur Körpermedianebene parallelen Ebenen. Sie schwingen von oben nach unten, sind also vertikal gestellt. Sie können nicht zum Greifen oder Kauen irgendwelcher Nahrung verwendet werden und sind daher als Enterhaken oder Bürstenapparate entwickelt, welche die Nahrung heranziehen oder in die Präoralhöhle hineinbürsten. Die *Brachyceren*larven haben ein Paar Mandibeln und ein Paar Maxillen. Die Maxille ist basal mit der Mandibel eng verbunden oder verwachsen. Bei den *Stratiomyiden* ist es zu einer merkwürdigen Verbindung von beiden gekommen, sodaß scheinbar nur ein Paar von Mundteilen vorhanden ist (Abb. 22, 23).

Für das Verständnis des Aufbaues der Mandibel bringe ich hier eine Auffassung vor, die meines Wissens bisher noch niemals

vertreten wurde, obzwar sie doch den Tatsachen direkt abgelesen werden kann. Vergleichen wir die Mandibeln verschiedener *Brachyceren*-larven miteinander, so finden wir bei allen einen zweigliedrigen Bau: auf einem Basalglied sitzt, beweglich mit diesem verbunden, ein spitzes und meist sichelförmiges Distalglied, das ich auch Mandibelzahn nenne (Abb. 5, 7, 9, 10). Ich habe schon bei der Besprechung der *Phryneiden*-mandibel darauf hingewiesen, daß Zweigliedrigkeit der Mandibel ihre Kaufunktion ausschließt, oder mit anderen Worten, eine zweigliedrige Mandibel kann nur bei solchen Larven auftreten, die sie nicht zum Greifen oder Kauen der Nahrung verwenden, wie z. B. eben bei den *Brachyceren*. Die Zweigliedrigkeit ist wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal, das sich zufolge der Vertikalstellung der Mandibeln erhalten hat.

A. Die Mundteile der Tabanidenlarven.

Zunächst sollen die Mundteile einer *Tabaniden*-larve besprochen werden. Abb. 5 zeigt Mandibel und Maxille in Median- und

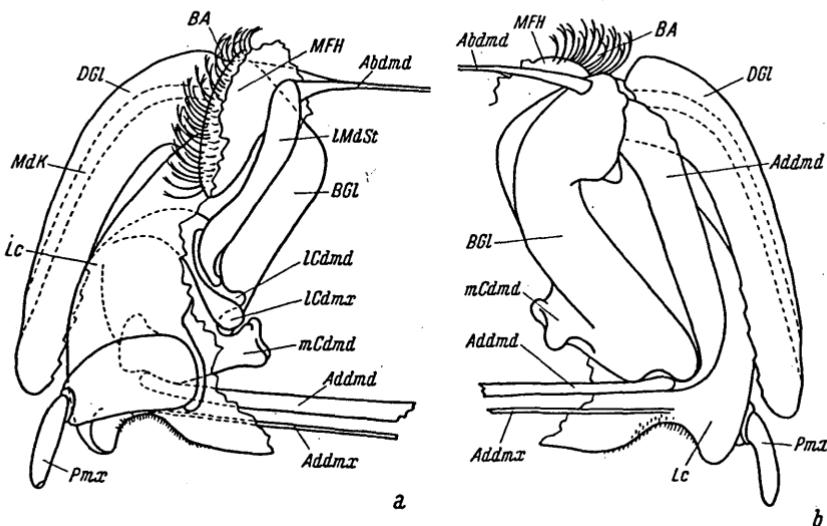


Abb. 5. Mandibel und Maxille einer *Tabaniden*-larve, a) Lateral-, b) Medialansicht. *Abdmd* = Sehne des *M. abductor mandibulae*, *Addmd* = Sehne des *M. adductor mandibulae*, *Addmx* = Sehne des *M. adductor maxillae*, *BA* = Borstenareal, *BGL* = Basalglied, *DGL* = Distalglied, *Lc* = Lacina, *ICdmx* = lateraler Condylus maxillaris, *ICdmx* = lateraler Condylus mandibularis, *LMdSt* = lateraler Mandibelstab, *mCdmd* = medialer Condylus mandibularis, *MdK* = Mandibelkanal, *MFH* = Mundfeldhaut, *Pmx* = Palpus maxillaris.

Lateralansicht. Das Basalglied der Mandibel ist ein hochgestellter flacher Stab, der durch den Gelenkhöcker in einen ungleicharmigen Hebel geteilt wird. Dieser Gelenkhöcker liegt in einer Gelenkpfanne, welche von einem craniad gerichteten Fortsatz der Vertikalplatten gebildet wird. Der längere Hebelarm ist der dorsale Abschnitt, an dessen Vorderkante der Mandibelzahn gelenkt. Dieser ist so gestellt, daß seine Spitze in Ruhelage nach vorne und unten

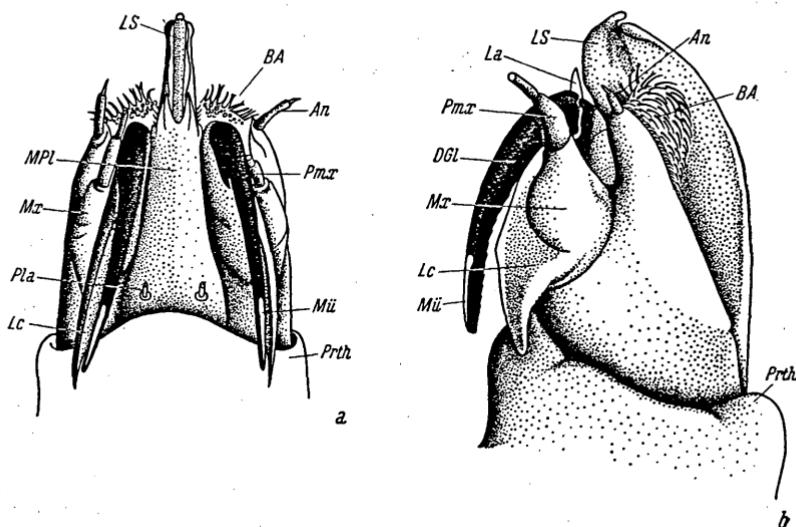


Abb. 6. Der freie Kopfabschnitt einer *Tabaniden*larve mit vorgestreckten Mandibeln und Maxillen. a Ventral-, b Lateralansicht. *An* = Antenne, *BA* = Borstenareal, *DGL* = Distalglied, *La* = Labium, *Lc* = Lacinia, *LS* = Labrumschnabel, *MPl* = Mentalplatte, *Mü* = Mündung des Giftkanals, *Mx* = Maxille, *Pla* = Palpus labialis, *Pmx* = Palpus maxillaris, *Prth* = Prothorax.

weist. Bei extremer Adduktion und Leerlauf der Mandibeln ragen die Spitzen direkt nach hinten, wie dies aus Abb. 6 a und b deutlich hervorgeht. Treffen die Mandibel spitzen bei der Adduktion auf ein Beutetier, so werden sie aufgerichtet und in dieses hineingestoßen. Die Sehne des Abduktors wirkt am oberen Ende des Basalgliedes der Mandibel, also über den langen Hebelarm (Abb. 5). Die Verbindung zum Basalglied erfolgt über die Mundfeldhaut (*MFH*), welche hier eine merkwürdige steife Beborstung trägt, die übrigens auch bei *Rhagioniden*larven in charakteristischer Ausbildung auftritt. Ist die Mandibel in Ruhestellung, so sind diese

Borsten eng zusammengelegt und von einer Hautfalte überdeckt. Erst bei vorgestoßenen Mandibelzähnen wird die Borstengruppe entfaltet. Ihre Funktion konnte ich bisher nicht klären. Die Sehne des Adduktors inseriert ventral vom Mandibelgelenk, zieht aber, indem sie die Unterkante des Basagliedes umgreift und dicker wird, bis zur Ansatzstelle des Mandibelzahnes nach oben. Dadurch wirkt der Adduktor nicht nur über den kurzen, sondern auch gleichzeitig über den langen Hebelarm. Bei der Adduktion wird das Basalglied aus seiner vertikalen in eine mehr oder minder horizontale Lage gedreht, wobei die Spitze des Distalgliedes (Mandibelzahn) zunächst nach unten stößt und nur beim Leerlauf mit nach hinten gedreht wird.

Bei allen *Tabaniden*larven und bei der *Rhagiomide Atherix* (Abb. 7) ist das Distalglied der Mandibel von einem Kanal durchbohrt. *Isaac* (1924 b) glaubt, daß bei *Tabaniden* durch diesen Kanal Nahrungssäfte eingesaugt werden und will durch Sektion eine innere Mündung, welche in den Pharynx führt, festgestellt haben. *Cook* (1949), der diesen Befund sehr mit Recht anzweifelt und nicht bestätigen kann, spricht die Vermutung aus, daß es sich vielleicht bei diesem Kanal um die Ausmündung einer Mandibeldrüse handelt. Prof. *Mainx* (Institut für Allgemeine Biologie, Universität Wien) fand bei der Präparation der Speicheldrüsen einer *Atherix*larve, deren Zellkerne er auf ihre Riesenchromosomenstruktur hin untersuchte, zwei riesige, makroskopisch wahrnehmbare Zellen, mit einem großen Kern und überraschend großen Riesenchromosomen. Diese „Riesenzellen“ liegen unmittelbar am Vorderrand einer mächtigen, in den unpaaren Speicheldrüsengang eingebauten Speichelpumpe. *Mainx* zeigte mir diese Riesenzellen, ich brachte sie in Verbindung mit den Mundwerkzeugen, mit dem Gedanken, daß es sich um Giftdrüsen handeln könnte. Ich suchte nach einem Ausführungsgang und konnte präparatorisch wohl einen dünnen, nach vorne ziehenden Faden erkennen, aber es blieb zunächst ungewiß, ob es sich dabei tatsächlich um den gesuchten Kanal handelte. Erst die Schnitte durch den Kopf einer *Atherix*-larve zeigten deutlich, daß es sich tatsächlich um einen Drüsengang handelt (Abb. 7). Leider ist der Kanal weder auf den Schnitten, noch präparatorisch wirklich bis zur Mandibel zu verfolgen. Ich bin jedoch überzeugt, daß dieser Drüsengang in den Mandibelkanal einmündet, vor allem auch deshalb, weil ich bei *Tabaniden*-

larven, die ja ebensolche Röhrenmandibeln besitzen, vor der Speichelpumpe die Riesenzellen auffinden konnte, und weil der ableitende Kanal parallel zu den Adduktorsehnen nach vorne verläuft, dann allerdings zwischen den dicht liegenden Sehnensträngen nicht weiter verfolgt werden kann. Die anfängliche Vermutung, daß es sich um Giftdrüsen handelt, ist fast zur Gewißheit geworden. Beobachtet man nämlich *Tabaniden*larven, wie sie ihre Beute überwältigen, so zeigt das Opfer deutlich ein Verhalten, das auf Giftwirkung schließen läßt und kaum auf die geringe Verwundung, welche die Mandibeln des Räubers verursachen, allein zurückgeführt werden kann. Eine solche Beobachtung möchte ich hier kurz schildern. Eine erwachsene Larve von *Tabanus autumnalis* griff eine große *Tipuliden*larve an. Sofort nach dem Einschlagen der Mandibelzähne in die Körperwand des Opfers schwoll die Bißstelle beulenartig an und die Larve knickte nach der der Bißstelle gegenüberliegenden Seite ein. Dann verhielt sich die gebissene Larve wie gelähmt, und die *Tabaniden*larve begann in der oben geschilderten Weise mit der Kopfspitze tiefer in den Körper der *Tipula*-Larve einzudringen. Diese fing bald wieder an, sich lebhaft zu bewegen, konnte aber nicht mehr entkommen; sie starb nach wenigen Minuten und wurde im Laufe einer halben Stunde zur Gänze ausgesaugt. Es handelt sich also wahrscheinlich um ein lähmend wirkendes Gift, das es der räuberischen Larve ermöglicht, das Opfer zu überwältigen und tiefer in dieses einzudringen, um dann die Speichelpumpe in Betrieb zu setzen. Vermutlich enthält der Speichel proteolytische Fermente, welche die Beutetiere von innen her verflüssigen, sodaß auch ihre Gewebe eingesaugt werden können. Dafür spricht das Zurückbleiben einer leeren Chitinhülle, falls das Beutetier eine Insektenlarve war. Meines Wissens ist aber eine extractestinale Verdauung bei *Tabaniden*larven noch nicht nachgewiesen.

Auch Stammer (1924) vermutet, daß bei *Tabaniden*larven eine Außenverdauung durch Speichelsekret eine Rolle spielt. Er hebt das Vorkommen einer Speichelpumpe hervor und betont das Fehlen größerer Nahrungsbestandteile im Darmkanal. Auf Grund der Beobachtung, daß von *Tabaniden*larven gebissene Fliegenlarven kurze Zeit nach dem Biß starben, glaubt er, daß das Speichelsekret auch als Gift wirkt. Dies ist jedoch, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, nicht auf das Speichelsekret, sondern auf das Giftdrüsensekret zurückzuführen.

Bemerkenswert ist, daß die Mündung des Giftkanals nicht an der Spitze des Zahnes liegt, sondern als länggestreckte Öffnung an seiner gerundeten Vorderfläche, und zwar der maxillaren Außenseite genähert (Abb. 6). Diese Verhältnisse erinnern sehr an die durchbohrten Giftzähne vieler Schlangen (*Solenoglyphen*). Der Zahn selbst ist an seiner Hinterfläche schwach gesägt; es ist anzunehmen, daß diese Zähnelung ein Zurückgleiten des Zahnes aus der Stichwunde verhindern soll.

Die Maxille liegt der Mandibel seitlich als flache Platte an und trägt einen kräftigen zweigliedrigen Palpus (Abb. 6 b, *Pmx*). Sie ist basal mit dem Grundglied der Mandibel eng verbunden oder verwachsen (Abb. 5 a). Das laterale Gelenk der beweglichen Mundteile (Abb. 5 a, *lCdmx*, *lCdmd*), welches hinter der Antennenbasis in der Kopfkapselwand liegt, wird sowohl von den Mandibeln als auch von den Maxillen gebildet. Die Gelenkverhältnisse sind wegen der Kleinheit der Mundteile und deren räumlich sehr komplizierter Konfiguration in diesem Abschnitt außerordentlich schwer zu analysieren. Ich habe durch wiederholte Sektion der Mundteile verschiedener *Tabaniden*larven feststellen können, daß vom Mandibelgrundglied ein lateraler, zur Kopfwand strebender Fortsatz ausgeht und daß sich diesem eine stärker sklerotisierte und keulig verdickte Partie der Maxillenbasis seitlich anschließt. Es scheint so zu sein, daß nur dieser maxillare Gelenkkopf mit der von der Kopfkapsel gebildeten Gelenkpfanne artikuliert. Der mandibuläre Fortsatz stellt nur die Verbindung zum Maxillargelenk her. Mechanisch ist diese weniger feste, nur mittelbare äußere Gelenkung der Mandibel verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß das innere Gelenk so breit ist, wie das Grundglied selbst, und in einer breiten, von einem sehr kräftigen Fortsatz des Paraclypealphragmas gebildeten Gelenkpfanne ruht.

Eine Gliederung der Maxille in Cardo, Stipes und Laden- teile ist nicht mehr eindeutig durchführbar.

Der der Mandibel lateral dicht anliegende Lobus, der nach unten eine breite Spitze bildet und dessen Ventralkante und zum Teil auch Innenfläche dicht und fein beborstet ist, stellt die Innendade (Abb. 5, *Lc*) dar. Der Stipes ist wahrscheinlich in die basalen Abschnitte, Gelenk und Palpusbasis, eingegangen. Ein relativ kräftiger Skelettstab (Abb. 5 a, *lMdSt*), der vom Maxillargelenk

(*lCdmx*) dorsal zieht und bis in das Innere des dorsal vorgewölbten Borstenareals (*BA*) reicht, entspricht einem abgegliederten lateralen Mandibelteil. Bei der Besprechung der *Rhagioniden* komme ich darauf noch einmal zurück.

Außerordentlich bedeutsam erscheint mir, daß die Vorderkante der Lacinia (Lobus oder Innenlade) besonders im Spitzenteil mediad umgebogen ist, sodaß ein schmaler Streifen entsteht, welcher den Mandibelzahn von vorne her abdeckt. Nur in Ruhestellung der Mundteile liegt der Mandibelzahn geschützt in dieser von der Lacinia gebildeten Nische. In dieser Lage wird durch die Maxille auch die Mündung des Giftkanals verschlossen. Beim Wühlen im Schlamm bestünde sonst die Gefahr, daß die an der Vorderseite des Zahnes gelegene Öffnung verstopft wird. Diese Schutzfunktion übernimmt die Maxille nach meinen Beobachtungen auch bei den *Rhagioniden* larven. Vergleichend morphologisch werden diese Tatsachen noch in einem andern Zusammenhang zur Sprache kommen.

Die Maxille wird durch den *M. adductor maxillae* (Abb. 5, *Addmx*) bewegt. Seine Sehne inseriert ventral vom Gelenk an der Innenseite der Laciniaspitze. Bei Kontraktion dieses Muskels wird die Lacinia nach unten und caudad gedreht, wodurch die Spitze des Mandibelzahns frei wird (Abb. 6 b). Eine mechanische Wirkung der Maxille, etwa beim Anbohren des Beutetieres, ist nicht anzunehmen, da die Lacinia viel zu weich erscheint und ihre Vorderkante außerdem umgeschlagen ist, sodaß auch eine Schneidewirkung nicht in Frage kommen kann. Neben ihrer Bedeutung als Träger von Sinnesorganen (*Palpus maxillaris*) scheint die wichtigste Aufgabe der Maxille ihre Schutzfunktion zu sein.

Die hier vorgetragene Auffassung der paarigen *Tabaniden*-mundteile weicht von älteren Darstellungen bedeutend ab. Da Cook (1949), mit dem ich in allen wesentlichen Punkten übereinstimme, die Auffassung von Snodgrass (1935), welcher in den Tabanidenmundteilen nur Maxillen und keine Mandibeln sieht, schon widerlegt hat, brauche ich hier nicht näher darauf einzugehen.

Das Labrum ist nicht mehr als gesonderter und abgegliederter Teil der Kopfkapsel erkennbar; es ist mit der medianen Kopfspitze, die zwischen den beiden einspringenden Nischen für die Mundteile liegt (Abb. 6 a), fest verschmolzen. Ich nenne diese für

viele *Brachycerenlarven* typische Kopfspitze daher Labrumschnabel (Abb. 6, LS). Er bildet die Körperspitze, welche beim Vordringen in Algenwatten, Schlamm oder Erde vorangeht, und ist daher an seiner abfallenden Vorderfront und freien Ventralfläche stark sklerotisiert. Die Ventralwand des Schnabels wird weiter caudal zum weichhäutigen Mundhöhlendach, dem Epipharynx, der sich in das Pharynxdach fortsetzt. Auf die Muskulatur des Epipharynx soll hier nicht näher eingegangen werden, da ich sie später in einer gesonderten Bearbeitung des *Tabanidenkopfes* auch mit Abbildungen zu erläutern beabsichtige. Auch eine genauere Besprechung des Labiums muß ich mir hier versagen, da sonst das Bildmaterial für diese Abhandlung zu umfangreich würde. Folgendes muß jedoch hervorgehoben werden: Bei keiner *Nematocerenlarve* finden wir ein so vollständiges und gut gegliedertes Labium wie bei den *Tabanidenlarven*, vor allem keinen so gut entwickelten Palpus labialis (Abb. 6 a, Plb). Es ist dies als ein ursprüngliches Merkmal zu werten, das wir auch bei *Rhagionidenlarven* antreffen. Die vorne in zwei durchscheinende, weichhäutige Spitzen auslaufende und durch eine Mediannaht unterteilte Mentalplatte (MPI) nähert sich der Unterfläche des Labrumschnabels so weit, daß gerade die Speichelgangöffnung und die enge Mündung des Pharynxsaugrohres offenbleiben.

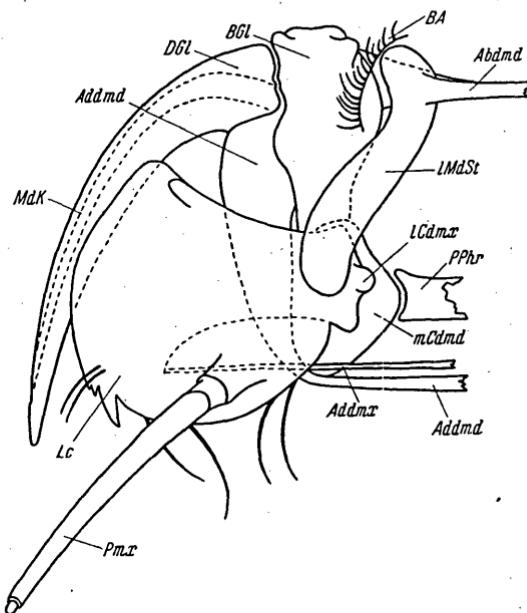
Das über den Kopfbau der *Tabanidenlarven* Gesagte läßt sich folgendermaßen zusammenfassen: In den am Vorderrande des Kopfes zwischen dem starren Labrumschnabel und den Seiten- teilen der Kopfkapselwand bestehenden Einschnitten liegen die vertikal beweglichen Mundteile. Die Mandibel ist zweigliedrig. Das Basalglied gelenkt hauptsächlich mit dem Paraclypealphragma und dient dem Ansatz der Mandibelmuskeln. Das bewegliche Distalglied ist als hakenförmiger Giftzahn entwickelt, der nach vorne und unten hervorgestoßen werden kann. Die zugehörigen Giftdrüsen liegen im Innern des eingewachsenen Kopfteils dicht vor der Speichelpumpe. Die Maxillen, welche basal mit dem Mandibelgrundglied verschmolzen sind, bestehen aus einem breiten, plattig entwickelten Laciniateil und einem kräftig ausgebildeten zweigliedrigen Palpus. Sie liegen den Mandibelhaken, diese seitlich schützend, dicht an und verschließen in der Ruhestellung der Mundteile die Mündung des Giftkanals am Mandibelzahn. Das Labium ist durch deutliche Ausbildung der Labialpalpen ausgezeichnet.

B. Die Mundteile der Rhagionidenlarven.

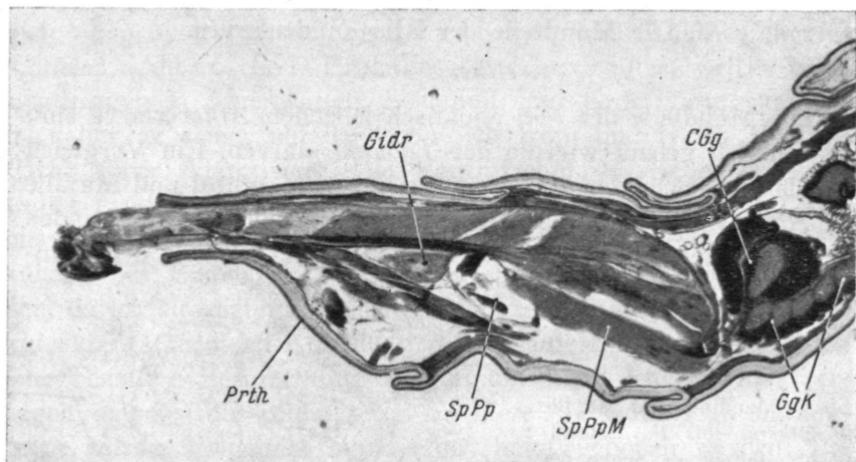
1. *Atherix ibis*.

Die Mundteile der rein aquatisch lebenden *Atherix*larve sind ganz ähnlich gebaut wie die der *Tabaniden*larven. Ein Vergleich der Abb. 7, welche den Komplex der linken Mandibel und Maxille von *Atherix ibis* in Lateralansicht zeigt, mit der entsprechenden Abb. 5 a einer *Tabaniden*larve, demonstriert deutlich den prin-

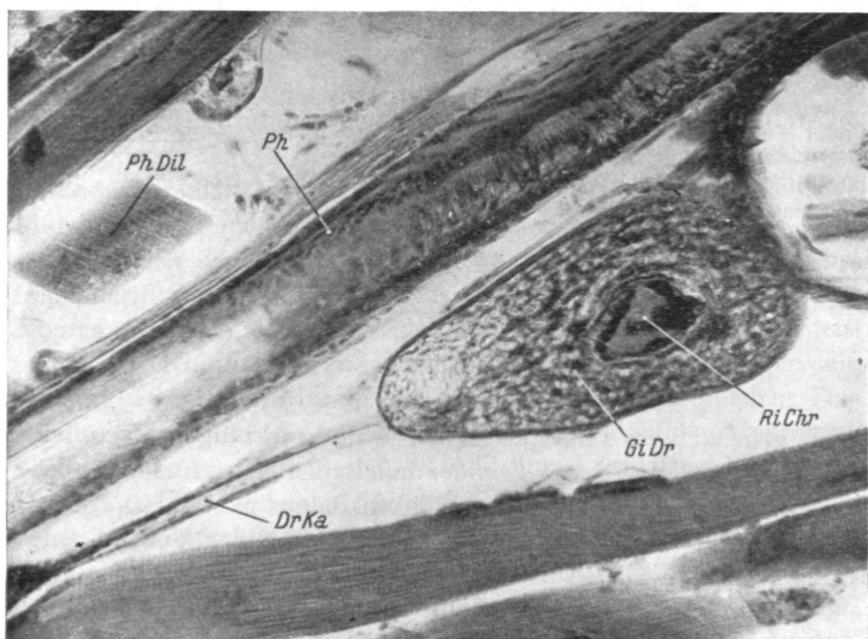
Abb. 7. Mandibel und Maxille von *Atherix ibis* F., Lateralansicht. *Abdmd* = Sehne des M. abductor mandibulae, *Addmd* = Sehne des M. adductor mandibulae, *Addmx* = Sehne des adductor maxillae, *BA* = Borstenareal, *BGl* = Basalglied, *DGl* = Distalglied, *Lc* = Lacinia, *lCdmx* = lateraler Condylus maxillaris, *lMdSt* = lateraler Mandibelstab, *mCdmd* = medialer Condylus mandibularis, *MdK* = Mandibelkanal, *Pmx* = Palpus maxillaris, *PPhr* = Paraclypealphragma.



zipiell gleichartigen Bautypus beider Mundwerkzeuge. Als unterschiedend gegenüber den *Tabaniden*mundteilen fallen hauptsächlich die Ausbildung des langen und schlanken Palpus maxillaris (*Pmx*), sowie die Spitzen und die kräftigen Borsten an der Ventralkante der Lacinia (*Lc*) auf. Auch bei der *Atherix*larve scheint das laterale Gelenk (*lCdmx*) der Mundteile nur von der Maxille gebildet zu werden. Hervorzuheben ist noch die gleichartige Ausbildung des seitlich und dorsal von der Basis des Mandibelzahnes gelegenen Borstenfeldes. (In Abb. 7 nur angedeutet, *BA*). Wie bei der *Tabaniden*larve, so ragt auch hier ein Skelettstab (*lMdSt*) in dieses hinein, der vom Maxillargelenk aufsteigt und an dessen dorsalem Ende ein kräftiger Strang der Sehne des Mandibelabduktors



a



b

Abb. 8. a Sagittaler Längsschnitt durch den Larvenkopf von *Atherix ibis* F. Schnittdicke 20 μ . Hämatoxilin-Eosin. b Giftdrüse mit Ausführungsgang, stärker vergrößert. Schnittdicke 20 μ . Hämatoxilin-Eosin. CGg = Cerebralganglion, DrKa = Drüsennkanal, GiDr = Giftdrüse (Riesenzelle), GgK = Ganglienketten, Ph = Pharynx, PhDil = Pharynxdilatatoren, Prth = Prothorax, RiChr = Riesenchromosomen, SpPp = Speichelhumpumpen, SpPpM = Speichelhumpumpenmuskel.

(*Abdmd*) ansetzt. Die Sehne des Mandibeladduktors (*Addmd*) inseriert zunächst an der Ventralfäche des Mandibelgrundgliedes und zieht als knorpelig-elastischer Strang bis an die Basis des Mandibelzahns (*DGl*). Das Distalglied ist wie bei den *Tabaniden*-larven als durchbohrter Giftzahn entwickelt. Die Giftdrüsen sind bei der Atherixlarve leichter auffindbar, weil sie oberflächlicher liegen (bei den *Tabaniden* durch die Adduktorsehne von unten her eingedellt) und als deutlich kugelige bis birnförmige Gebilde hervortreten. Es sind einzellige Drüsen; ihr Ausführungskanal läßt sich präparatorisch, besonders an histologisch fixiertem Material, bis knapp hinter das Mandibelgelenk verfolgen.

Was die Funktion der Maxille betrifft, so war es mir an der *Atherix*larve, entgegen meinen Erwartungen, nicht möglich, festzustellen, ob sie in Ruhestellung den Mandibelzahn überdacht, so daß der Giftkanal verschlossen wird. Es scheint hier seine Mündung, die mehr an der labralen Seite des Zahnes liegt, von einer vorspringenden Leiste des Labrumschnabels überdacht zu werden.

2. *Rhagio scolopaceus*.

Die Mundteile von *Rhagio* und *Chrysopilus* bieten sowohl morphologisch wie funktionell außerordentlich interessante Verhältnisse. In morphologischer Hinsicht ist die Tatsache bemerkenswert, daß die Maxille noch eine deutliche Gliederung erkennen läßt und von der Seite her auf das Grundglied der Mandibel hinaufgerückt erscheint, so daß die Ladenteile neben dem Mandibelzahn gelenken.

Die Mandibel von *Rhagio* ist deutlich zweigliedrig. Das Grundglied besteht aus einer winkelig gebogenen Platte mit dorsal gelegener Bugkante (Abb. 9 a, b, c, *iMd*, *aMd*) und nach unten seitlich offenem Winkel. Der innere Schenkel der Platte (*iMd*) liegt parallel zur Körpermedianebene und trägt in der Mitte seines Caudalrandes einen deutlichen Condylus (*mCdmd*), welcher mit dem Paraclypealphragma artikuliert. Der laterale Schenkel ist ungefähr dreieckig und steigt schräg lateral abwärts, um mit seiner Spitze das äußere, in der Kopfkapselwand gelegene Mandibelgelenk (*lCdmd*) zu bilden. Die Mundfeldhaut ist über der Bugkante und seitlich davon mit kurzen, plattigen Borsten (*BA*) besetzt, die bei Ruhelage der Mundteile unter eine Falte zu liegen kommen. Dieses Borstenareal ist dem der *Tabaniden*- und *Atherix*larve homolog

(vgl. Abb. 5 und 7, BA). Am Caudalende der Bugkante inseriert die Sehne des Mandibelabduktors. Diese Verhältnisse ermöglichen die gesuchte Erklärung der Herkunft des Skelettstabes (*iMdSt*), der bei *Atherix* und *Tabanus* vom lateralen (maxillaren) Gelenk zum Borstenareal (BA) zieht. Er ist nichts anderes als der selbstständig gewordene laterale Schenkel (*aMd*) des Grundgliedes einer Mandibelform, wie wir sie jetzt bei *Rhagio* kennengelernt haben und auch bei *Chrysopilus* finden. Bei dieser Larve, deren Mundteile wir anschließend noch besprechen, artikuliert die Maxille, und zwar ihr Stipes, noch gemeinsam mit dem lateralen Mandibelschenkel in der Wand der Kopfkapsel. Es ist also die enge Anlehnung des Skelettstabes an das maxillare Gelenk schon vor seiner Isolierung vorhanden gewesen. Der laterale Schenkel wurde dorsal, also in der Bugkante, vom übrigen Grundglied abgetrennt; dabei wurde auch die Insertionsfläche des Mandibelabduktors zweigeteilt. Daher inseriert die Abduktorsehne bei *Tabanus* und *Atherix* teils an diesem Sklerit, teils an der Dorsalkante des Mandibelgrundgliedes. Der Lagebeziehung des Sklerits zum lateralen Gelenk und der Insertion des Mandibelabduktors entsprechend können wir den freien Skelettstab mit einem lateralen Schenkel des Mandibelgrundgliedes homologisieren.

Die mediane Platte der *Rhagio*-Mandibel (Abb. 9 a, *iMd*) ist an ihrer gerundeten Ventralkante kreissägenartig gezähnt und zwar so, daß die Zahnspitzen in der Bewegungsrichtung der Mandibel arbeiten. Die Zähne selbst stehen an einer Leiste (Abb. 9 a, *KSk*), die durch stärkere Sklerotisierung vom Mandibelgrundglied abgegliedert erscheint. Funktionell schwierig zu verstehen ist die Tätigkeit dieser Viertelkreissäge insofern, als sie mit dem Mandibelzahn gleichzeitig arbeitet. Während die Mandibel spitze eine Stichwunde erzeugt, verursacht die Kreissäge gleichzeitig eine darunter liegende Schnittwunde. Eine direkte Beobachtung der Mandibeltätigkeit ist allerdings nicht möglich und wir sind gezwungen, allein auf Grund der Form, Lagerung und Bewegungsweise der Teile auf ihre Funktion zu schließen. Vergleichend morphologisch ist das Kreissägesklerit (*KSk*) deshalb von Bedeutung, weil wir bei *Stratiomyiden*larven eine kleine, an der Kante gezähnte Platte finden, die ihrer Lage nach und wegen dieser Form als reduziertes Homologon dieses Sklerites gedeutet werden kann.

Das bewegliche Distalglied der Mandibel (Abb. 9 a, *DGl*) ist ein solider, im Querschnitt runder, spitzer Zahn, der nach vorne konvex gebogen ist und daher den Namen Mandibelhaken verdient.

Die Maxille liegt der Mandibel seitlich dicht an (Abb. 9 b, *Mx*) und ist in den offenen Winkel des Mandibelgrundgliedes eingewachsen. Sie läßt eine deutliche Gliederung in einen basalen Teil, an dem der mächtig entwickelte Palpus (*Pmx*) entspringt, und in die beiden Läden- teile erkennen. Die Lacinia (*Lc*) schmiegt sich dem Mandibelhaken (*DGl*) von außen her an und bildet für diesen eine passende Nische (Abb. 9 a, *Lc*), sodaß die Mandibel vollkommen abgedeckt wird. Durch Umschlagen der Laciniaränder nach innen entsteht also eine Art Mandibelfutteral. Der Lacinia sitzt die halbkugelförmige Galea auf (Abb. 9 a, *Ga*). Sie ist charakterisiert durch ihr breites, gerundetes Ventralende, das mit kurzen kegelförmigen Zähnen besetzt ist. Lateral von der Galea liegt an der Palpusbasis noch ein Skleritstreifen, der wahrscheinlich den Stipes (Abb. 9 b, *Sti*) repräsentiert. Die stark verbreiterte Basis des Palpus zieht als weichhäutige Partie bis zum lateralen Mandibelgelenk (Abb. 9 b und c). Ventral erhebt sie sich noch zu einem gerundeten Buckel,

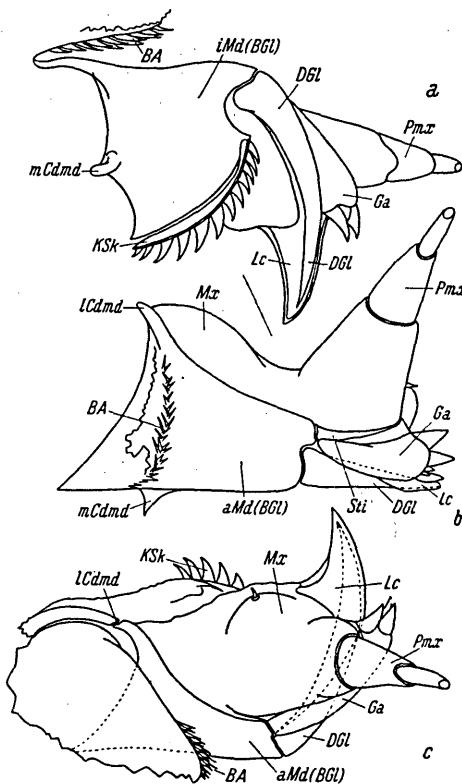


Abb. 9. Mandibel und Maxille von *Rhagio scolopaceus*. a) Medial-, b) Dorsal-, c) Lateralansicht. *aMd* = äußerer Mandibelschenkel, *BGl* = Basalglied, *Ga* = Galea, *iMd* = innerer Mandibelschenkel, *KSk* = Kreissägesklerit, *lCdmd* = lateraler Condylus mandibularis, *mCdmd* = medialer Condylus mandibularis, *Sti* = Stipes. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

(Abb. 9 b, *Sti*) repräsentiert. Die des Palpus zieht als weichhäutige Mandibelgelenk (Abb. 9 b und c). Partie bis zum lateralen Mandibelgelenk (Abb. 9 b und c). Ventral erhebt sie sich noch zu einem gerundeten Buckel,

der eine Borste trägt (Abb. 9 c). Hervorzuheben ist, daß die Ladenteile der Maxille und auch der Stipes von der Seite her auf das Grundglied der Mandibel hinaufgerückt sind und neben dem Mandibelzahn mit diesem gelenken (Abb. 9 b). Wir werden bei der *Stratiomystrarve* noch darauf zurückkommen. Funktionell ist die Aufgabe der Maxille, vor allem ihrer Ladenteile, nicht klar ersichtlich. Werden die Mundteile nach vorne und unten gedreht, so muß die Maxille in der Bewegung gegenüber dem Mandibelzahn etwas zurückbleiben und seitlich abgehoben werden, damit der Mandibelzahn aus dem Futteral der Lacinia frei werden kann. Da aber beide am Grundglied gelenken, kann dies meiner Ansicht nach nur so erfolgen, daß der Mandibelzahn, an dessen Basis die verbreiterte Fortsetzung der Adduktorsehne inseriert, stärker aufgerichtet wird als Galea und Lacinia.

Die Muskulatur der Mundteile ist offenbar komplizierter als bei der *Tabaniden-* und *Atherixlarve*; sie ist mit Ausnahme der beiden Mandibelmuskeln präparatorisch schwer darstellbar und verfolgbar.

Da für den funktionellen Vergleich der Mundteile von *Rhagio* mit denen von *Chrysopilus* die Ausbildung der Pharynxmündung von Bedeutung ist, so sei hier noch angeführt, daß das Vorderende des sklerotisierten Pharynxbodens verbreitert und am Rande mit senkrecht stehenden Zähnchen versehen ist. Es liegt direkt unter der Ventralwand des Labrumschnabels und zwischen den beiden Mandibelhaken. Am Pharynxboden ist unten der Speichelgang und an diesem das Labium angewachsen. Dieses ist durch den Besitz von zwei reduzierten, aber deutlich als solchen erkennbaren Labialpalpen ausgezeichnet.

Da der Kopfbau der Larve von *Rhagio scolopaceus*, besonders die eigenartige Sklerotisierung des eingewachsenen Kopfdaches und die Entwicklung des Tentorialskeletts vergleichend morphologisch sehr bedeutsame Besonderheiten zeigen, die vor allem in Hinblick auf den Kopfbau der *Thereviden* und *Erinniden* von großem Interesse sind, werde ich den Larvenkopf von *Rhagio* in einer besonderen Abhandlung bearbeiten, vorausgesetzt, daß mir genügend Larvenmaterial zur Verfügung steht.

3. *Chrysopilus sp. (auratus?).*

Die Mundteile der *Chrysopilus*larve zeigen den gleichen Bau-typus (Abb. 10), wie die eben besprochenen von *Rhagio scolopaceus*. Funktionell bieten sie ein für die Brachycerenlarven ganz neues Prinzip der Verwendung der Mandibelhaken im Dienste des Nahrungserwerbs, ein Prinzip, das wir auch bei *Erinniden*larven noch kennenlernen werden, aber auch, und das halte ich für be-

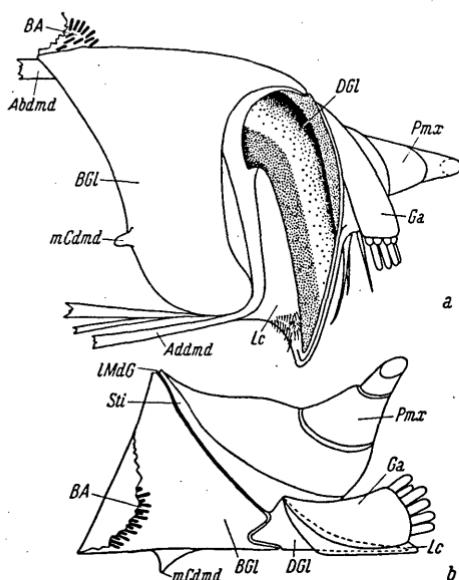


Abb. 10.

Abb. 10. Mandibel und Maxille von *Chrysopilus auratus*. a Medial-, b Dorsalansicht. *Ga* = Galea, *LMdG* = laterales Mandibelgelenk, *Sti* = Stipes. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Abb. 11. Schema der Saugschnabelbildung durch die vorgestreckten Mandibeln, z. B. einer *Rhagioniden*larve. *DGl* = Distalglied, *LS* = Labrumschnabel, *Ph* = Pharynx.

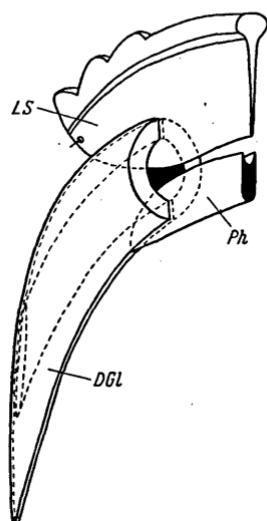


Abb. 11.

sonders bedeutsam, unter den *Cylorrhaphen* wiederfinden. Es besteht darin, daß sich die beiden Mandibelhaken als Hälbrinnen aneinanderlegen und auf diese Art einen spitzen Saugschnabel bilden (vgl. Abb. 11). Das Saugrohr mündet als längliche Spalte an der Vorderseite des Schnabels. Von hinten oben ragt der schmale löffelartige Pharynxboden in das Saugrohr hinein.

An der Mandibel fällt gegenüber *Rhagio* das Fehlen des gesägten Sklerits an der Ventralkante auf (Abb. 10, *BGl*), sowie die viel flachere und breitere Ausbildung des Distalgliedes (*DGl*). Dieses ist außerdem an der medialen Fläche vertieft, sodaß eine Halbrinne entsteht. In der Ruhelage, bei zurückgezogenen Mundteilen, stehen die Mandibelhaken seitlich vom Labrumschnabel, d. h. dieser schiebt sich als schmaler Keil von oben her zwischen die beiden Halbrinnen. Werden die Mundteile vorgestreckt, so treten die Mandibelhaken vor; da der sie trennende Labrumschnabel nach unten zu dünner wird und endet, nähern sich die beiden Haken und bilden in der vorgestreckten Lage, indem sie ihre Rinnen zu einem Rohr schließen, einen sehr harten und spitzen Saugschnabel (Abb. 10). Das Ende des Pharynxbodens ist stark kompress und ragt von hinten her in dieses Rohr hinein. Etwas spitzenwärts von der Einmündungsstelle des Pharynx schiebt sich von hinten her die Speichelgangmündung vor. Sie scheint aber nicht in das Saugrohr selbst, sondern an der Hinterfläche des Saugschnabels zu münden. Der *Chrysopilus*-kopf ist jedoch so klein, daß bei der Sektion der Teile leicht Verschiebungen eintreten und mir daher eine sichere Beurteilung der genauen Lage nicht möglich war.

An der Maxille der *Chrysopilus*-larve ist bemerkenswert, daß sie ein Sklerit (Abb. 10 b, *Sti*) besitzt, das an der Basis des Palpus (*Pmx*) liegt und an der Bildung des lateralen Mandibelgelenkes (*lMdG*) teilhat. Dieses Sklerit, das ich als Stipes (*Sti*) auffasse, zieht also vom Gelenk aus, dem lateralen Mandibelschenkel anliegend, bis zum Gelenk des Mandibelhakens (*DGl*) und folgt als schmaler, spitz auslaufender Streifen der Laciniabasis (*Lc*).

Galea und Lacinia bieten gegenüber *Rhagio* keine Besonderheiten. Die Lacinia bildet auf die gleiche Art wie bei *Rhagio* ein Futteral für den in Ruhestellung befindlichen Mandibelzahn (Abb. 10 a). Die komplizierte Muskulatur dieser Mundteile habe ich bis auf die Hauptsehnen bisher nicht näher analysieren können.

C. Die Mundteile der Erinnidenlarven.

Sie sind wegen ihrer Kleinheit und der außerordentlich harten Kopfkapsel schwer zu präparieren. Wir wollen sie nur in den Grundzügen kennenlernen. Ihr Bautypus entspricht den bisher behandelten *Brachyceren*-mundteilen. Die Mandibel (Abb. 12 b) ist zweigliedrig, ihr Grundglied (*BGl*) stellt aber eine einfache, ver-

tikal gestellte Platte dar, welche nur mit dem Paraclypealphragma articuliert (*Cdmd*). Die gerundete Ventralkante des Grundgliedes ist stark beborstet. Das Distalglied der Mandibel (*DGl*) ist ein hakenförmiger Zahn, der medianseits rinnig vertieft ist (Abb. 12 b). Beide Mundhaken legen sich zu einem Saugschnabel zusammen, so wie wir es bereits bei der *Chrysopilus*larve kennengelernt haben. Die Maxille ist basal als Platte entwickelt (Abb. 12 a, *Mx*), die sich dorsal und ventral eng an das Mandibelgrundglied anschließt. Sie gelenkt scheinbar allein mit der Kopfkapsel. Der gut ausgebildete Palpus (Abb. 12 a, *Pmx*) ist zweigliedrig. Die Lacinia (Abb. 12 a, *Lc*) schmiegt sich dem Mandibelhaken seitlich an und bildet mit ihrem Spitzenteil eine Nische für jenen. Ihre nach unten ragende Spitze ist an der Kante und an der Innenfläche ähnlich beborstet wie bei *Rhagio* und *Chrysopilus*. Ebenso erinnert die Ausbildung einer kräftigen langen Borste, welche auf einer kleinen Erhebung hinter der Palpusbasis steht (Abb. 12 a), an die Maxille von *Rhagio*.

Bei dieser Form wollen wir an Hand der Abb. 13 auch kurz die Ausbildung des Pharynxendes, wie es in den Saugschnabel einmündet, betrachten. Vom sklerotisierten Pharynboden (*PhB*) erheben sich die dünnwandigen, oben etwas stärker gerandeten Seitenwände (*PhSW*) des stark kompressen Endabschnittes. Kurz vor der Mündung trennt sich der Speichelgang (*SpG*) vom Pharynboden; seine Wände sind stark sklerotisiert. An seiner Mündung stehen fünf lange, kräftige Borsten. Unterhalb der Pharynxmündung fällt ein dichtes Haarpolster auf, das die Speichelgangmündung überdacht. Die Haare gehen aus gezähnten schuppenartigen Chitinplättchen hervor, wie sie im hinteren Abschnitt des Borstenfeldes noch deutlich erkennbar sind. Funktionell sind diese subtilen Strukturen nicht ohne weiteres zu deuten, man kann darüber nur Vermutungen äußern. Vielleicht stellt das Haarpolster eine Reinigungsbürste dar, die rein passiv beim Zurückziehen des Saugschnabels die Rinnen der Mandibelhaken ausfegt.

D. Die Mundteile der Thereva-Larve.

Der Saugschnabeltypus findet sich unter den *Brachycerelarven* auch bei der *Therevalarve*, deren Mundteile hier noch kurz besprochen werden sollen. Wie die Abb. 14 zeigt, bietet der Bau typus nichts Neues. Das Grundglied der Mandibel ist eine Winkel-

platte wie bei *Rhagio*. Der Mandibelhaken (*DGl*) bildet bei dieser eine relativ sehr breite Rinne. Die Maxillenbasis ist größtenteils häutig (Abb. 14 a), sie wird nur von einem schmalen Sklerit

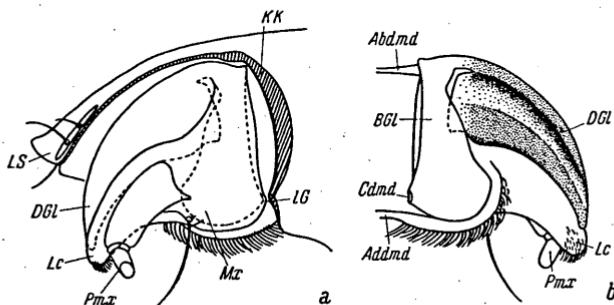


Abb. 12. Mandibel und Maxille einer *Erinniden*-larve. a) Lateralansicht, Mundteile in ihrer Lage in der Kopfkapsel, b) Medialansicht. KK = Kopfkapsel, Ig = laterales Gelenk, LS = Labrumschnabel. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

durchquert, welches an seinem unteren Ende an das laterale Mandibalgelenk (*lMdG*) grenzt. Dort, wo es in das Laciniasklerit (*Lc*) einmündet, steht eine kräftige Borste (Abb. 14 a). Es handelt sich wahrscheinlich um das Stipessklerit, das im Gegensatz zu *Chrysopilus* im an die Mandibel angrenzenden Teil häutig geworden ist. Die Lacinia bildet mit ihrem Spitzenteil wieder eine Nische für den Mandibelhaken (Abb. 14 b). Vor dem zweigliedrigen Palpus maxillaris steht noch ein kräftiger Sinneskegel (Abb. 14 a, *SiK*), ein weiterer kleinerer Sinneskegel steht an der Vorderkante der Lacinia.

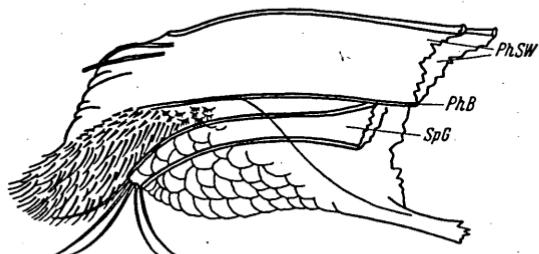


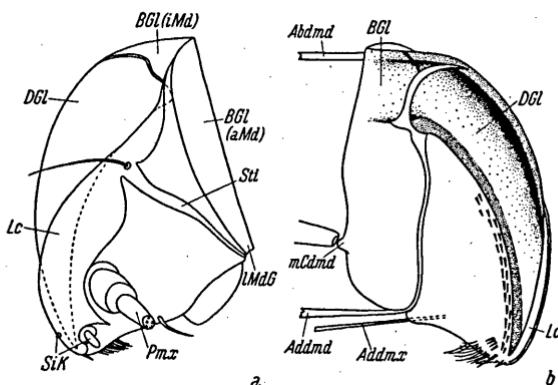
Abb. 13. Vorderes Pharynxende einer *Erinniden*-larve. PhB = Pharynxboden, PhSW = Pharynxseitenwand, SpG = Speichelgang.

Vor dem zweigliedrigen Palpus maxillaris steht noch ein kräftiger Sinneskegel (Abb. 14 a, *SiK*), ein weiterer kleinerer Sinneskegel steht an der Vorderkante der Lacinia.

Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß die *Therivediden*-larven zeitweilig als landwirtschaftliche Schädlinge bezeichnet wurden. Auf Grund des Baues ihrer Mundteile wurden sie jedoch schließlich als räuberische, karnivore Larven betrachtet.

Die Meldung über ihre schädliche Wirkung an Pflanzen wurde daher angezweifelt und vermutet, daß die Larven die eigentlichen Schädiger verfolgen und daher an den geschädigten Pflanzen gefunden wurden. Eine oberflächliche Untersuchung der Mundteile zeigt ja auch tatsächlich zuerst nur die spitzen Mandibelhaken und es ist nicht verwunderlich, daß man die Larven für Räuber hielt. Es ist aber jetzt, nachdem wir die Funktion der Mundhaken er-

Abb. 14. Mandibel und Maxille einer *Thereva*-larve. a) Lateral-, b) Medialansicht. *aMd* = äußerer Mandibelschenkel, *iMd* = innerer Mandibelschenkel, *IMdG* = laterales Mandibelge- lenk, *SiK* = Sinneskegel, *Sti* = Stipes. Übrige Bezeichnungen wie vorher.



kannt haben, wohl die Vermutung berechtigt, daß die *Thereva*-larven mit ihrem spitzen harten Schnabel Pflanzenwurzeln anstechen und die Säfte aussaugen.

V. Die Brachycerenmundteile im Hinblick auf die Cyclorrhaphen.

Vor der Behandlung der *Stratiomyiden*-mundteile will ich die hier dargelegten Verhältnisse über Morphologie und Funktion der Larvenmundteile einiger *Brachyceren* in ihrer Bedeutung für das Problem des *Cyclorrhaphen*-larvenkopfes und seiner Mundteile aufzeigen und damit meine diesbezügliche Arbeitshypothese darstellen.

Bei den *Cyclorrhaphen*-larven, — insbesondere trifft dies für das gewöhnliche Untersuchungsobjekt, für die Larve von *Calliphora* zu, — scheint keine Spur eines Kopfes mehr vorhanden zu sein; die Maxillartaster stehen knapp vor den Antennen und scheinen auf den Prothorax hinaufgerückt zu sein. Die Region über den sogenannten Mundhaken, welche heute als Mandibeln betrachtet werden, wurde als durch komplizierte Wachstumsvorgänge ein-

gestülpft angesehen und auf diese Weise die Bildung des sog. Atriums erklärt.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß es *Cyclorrhaphen*-larven gibt, die einen deutlichen, nicht eingewachsenen, aber einziehbaren Vorderkopf haben und daß schon bei diesen Maxillarpalpen und Antennen knapp hintereinander an der oberen Vorderkante des Kopfes stehen. Diese Verhältnisse sind ohne große Schwierigkeit so entstanden zu denken, daß sich die Maxillen, wie wir es bei den *Brachyceren*larven kennengelernt haben, von der Seite her an die Mandibeln anlegen. Beim engen Zusammentreten der Mundhaken zu einem Saugschnabel — und einen solchen bilden sie zweifellos bei vielen *Cyclorrhaphen* — nähern sich die Maxillen von beiden Seiten und verschmelzen dorsal miteinander, so daß sie ein geschlossenes Dach über dem Saugschnabel bilden. Der Labrumschnabel wurde gleichzeitig mit der Bildung des Saugschnabels reduziert.

Die Schutzfunktion der Maxillen, vor allem die Bildung eines Futterals für die Mandibelhaken durch Umschlagen des Lacinia-saumes gegen die Medianseite war ja schon vorhanden. Mit dem Verlust einer äußeren Sklerotisierung des Kopfes ist die Gelenkungsmöglichkeit für die Maxille verschwunden, sie bleibt daher, wie wir es schon bei vielen *Brachyceren* angebahnt finden, durchaus häutig und verwächst, unbeweglich geworden, mit dem Kopf. Einzelne Sklerite der Maxille können jedoch erhalten bleiben. Die Verschmelzung der Maxillen über den Mundhaken erklärt die Entstehung des Atriums.

Im Extremfall der Kopfreduktion, wie er bei *Calliphora* vorliegt, ist keine erkennbare Kopfkapsel mehr vorhanden und Maxillarpalpen und Antennen sitzen am Vorderrand des Prothorax. Das weitere Einwachsen des Kopfes, d. h. die Vorverlegung der Verwachsgrenze zwischen Prothoraxvorderrand und Kopf hat dazu geführt, daß diese Verwachsgrenze schließlich bis vor die Antennen reicht und daher liegen die Sinnesorgane jetzt an der Vorderfront des Prothorax.

Ich werde in einer späteren Arbeit diese hier in den Grundzügen skizzierte Hypothese zu einer Theorie über die Entstehung des *Cyclorrhaphen*larvenkopfes durch neue Untersuchungen auszubauen versuchen.

Spezieller Teil.

Der Kopfbau der Larvengattung *Stratiomys*.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung wurde ausgeführt an den Larven der Arten *Stratiomys chamaeleon* L. und *St. potamida*, zum Vergleich würden auch eine Reihe anderer *Stratiomyiden*-gattungen herangezogen.

Die Bauart des Kopfes ist im Prinzip bei allen *Stratiomyiden*-larven die gleiche, in bezug auf die feinere Architektur der Mundteile (vergl. Schremmer 1951) und des pharyngealen Kauapparates gibt es jedoch beträchtliche Unterschiede, besonders, wenn neben aquatischen auch terrestrische Formen in Betracht gezogen werden. Bischoff (1924) hat diese Verhältnisse an zehn verschiedenen Arten aus acht Gattungen von *Stratiomyiden*larven beschrieben, doch wäre eine weiter ins Detail gehende Untersuchung mit guten Abbildungen noch sehr notwendig und vom funktionellen Standpunkt sicher sehr aufschlußreich.

Die hier folgende Beschreibung, die sich hauptsächlich auf *Stratiomys chamaeleon* L. gründet, kann in den Grundzügen in morphologischer und funktioneller Hinsicht für die ganze Gattung *Stratiomys*, und, soweit ich aus der Arbeit von Cook (1949) ersehe, auch für die Gattung *Odontomyia* gelten. Im feineren Detail lassen sich natürlich auch die einzelnen Spezies am Kopfbau unterscheiden.

Die Kopfkapsel.

Die Kopfkapsel ist länglich, stumpf birnförmig, hinten breiter als vorne (Abb. 15). Der hintere Abschnitt ist in den Prothorax hineingewachsen. Die Verwachsungsgrenze zwischen Prothorax-vorderrand und Kopfkapsel liegt etwas hinter der Mitte des Kopfes (vergl. Abb. 15). Der vordere freie Kopfabschnitt, der nicht vom Prothorax umhüllt wird, ist so wie die übrige Körperwand stark mit Kalk inkrustiert (vergl. Müller 1925) und dadurch verfestigt. Diese Kalkeinlagerung in die Cuticula wirkt wie eine Panzerung, sodaß der Kopf nicht so tief in den Prothorax eingezogen werden kann, wie das bei vielen anderen Dipterenlarven mit hemicephalen Köpfen der Fall ist (z. B. *Tipulidae*, *Limoniidae*,

Tabanidae, Rhagionidae). Der im Prothorax liegende Kopfabschnitt ist unvollständig, d. h. es ist nur das breite, hinten gerundete Kopfdach ausgebildet (vergl. Abb. 17); eine Ventralwand fehlt und es kommt daher auch nicht zur Bildung eines Foramen occipitale.

Am Aufbau des Craniums sind beteiligt: eine dorsale, median gelegene, langgestreckte Platte, der Clypeus (Abb. 15, *Cl*), der durch die Clypeofrontalnaht (*CFN*) begrenzt wird. Das caudale Ende des Clypeus ist nicht genau feststellbar, da die Clypeofrontalnaht hinten unkenntlich wird und nicht bis zum Hinterrand des Kopfdaches verfolgt werden kann (Abb. 15). Die Seitenteile des Kopfes sowie die abfallenden Seitenwände des freien Kopfabschnittes werden von den Lateralplatten (*ocular lobes Cook's*) gebildet. Sie tragen vorne seitlich die durch ihre kugelig vorgewölbte und glasige Cornea ausgezeichneten Punktaugen (Abb. 15, *OC*) und die eingelidrigen Antennen (*An*).

Im frei vorragenden Abschnitt wird das Cranium ventral durch eine ovale, wohl umgrenzte Platte (Abb. 16, *VPl*) verschlossen, die von früheren Autoren, zuletzt auch von *Cook* (1949) mit dem

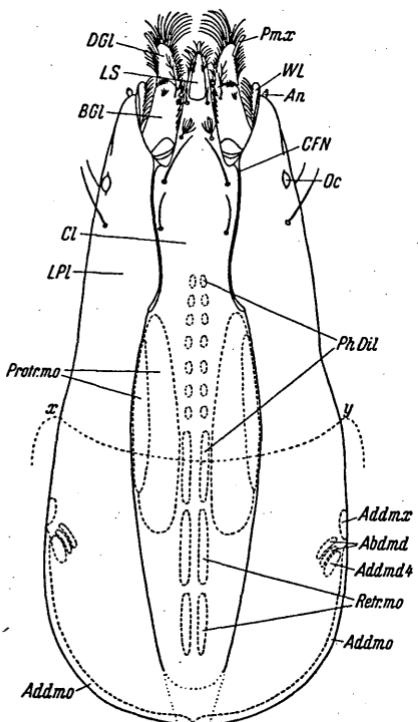
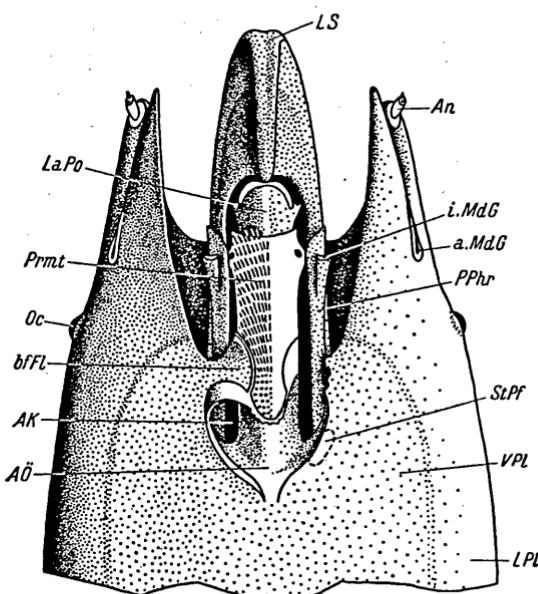


Abb. 15. Larvenkopf von *Stratiomyces chamaeleon* L. Aufsicht mit eingezeichneten Muskelursprüngen. *Add.mo* = M. adductor molaris, *Cl* = Clypeus, *CFN* = Clypeofrontalnaht, *LPl* = Lateralplatten, *PhDil* = Pharyndilatatoren, *Protr.mo* = M. protractor molaris, *Oc* = Ocellus, *Retr.mo* = M. retractor molaris, *WL* = Wangenlappen. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Submentum des Labiums homologisiert wurde. Ich halte diese Ventralplatte, wie ich sie bezeichne, für eine eigene Bildung, die auch nicht mit einem Hypostomium (vergl. *Anthon* 1943) gleichgesetzt werden kann. Daß die Ventralplatte nichts mit dem Labium

zu tun hat und daher auch nicht als Submentum bezeichnet werden kann, geht unter anderem daraus hervor, daß ihr Vorderrand mit zwei median vorragenden beilförmigen Verbreiterungen (Abb. 16, *bFl*) dem reduzierten und ins Innere des Kopfes gerückten Labiumhypopharynx aufgelagert ist. Schon bei den *Tabaniden*-larven findet sich diese Ventralplatte; sie ist durch eine deutliche Quernaht von dem craniad davon liegenden Mentum, das durch die

Abb. 16. Ventralansicht der Kopfspitze von *Stratiomy chamaeleon* L. Mundteile und Wangenlappen entfernt, der linke beilförmige Flügel der Ventralplatte abgebrochen, Labiumbeborstung nur in der rechten Hälfte ange-deutet. In der Bucht der herzförmigen Ausströmungsöffnung ist die Abrißlinie der Ventilklappe sichtbar. *AK* = Abzugs-kanal, *aMdG* = äußeres Mandibelgelenk, *AÖ* = Ausströmungsöffnung, *bFl* = beilförmiger Flügel der Ventralplatte, *iMdG* = inneres Mandibelgelenk, *LaPo* = Labiumpolster, *PPhr* = Paraclypealphragma, *Prmt* = Praementum, *StPf* = Strebepfeiler, *VPl* = Ventralplatte. Übrige Bezeichnungen wie vorher.



beiden Labialpalpen gekennzeichnet ist, abgegliedert. Auch hier liegt das Mentum eine Schichte tiefer als die Ventralplatte; eine Überlappung findet jedoch nicht statt. Bei der *Stratiomy*larve werden die Verhältnisse dadurch außerordentlich kompliziert, daß die Ventralplatte im vorderen Abschnitt sowohl mit den Vertikalplatten (Abb. 17, *PPhr*) durch deren vertikale Strebepfeiler (Abb. 16, 17, *StPf*), als auch mit dem Pharynxboden (Abb. 17, *PhB*) in starre Verbindung tritt. Die Ventralplatte ist wahrscheinlich als ein Sternit des Labialsegmentes aufzufassen, nicht aber als Submentum.

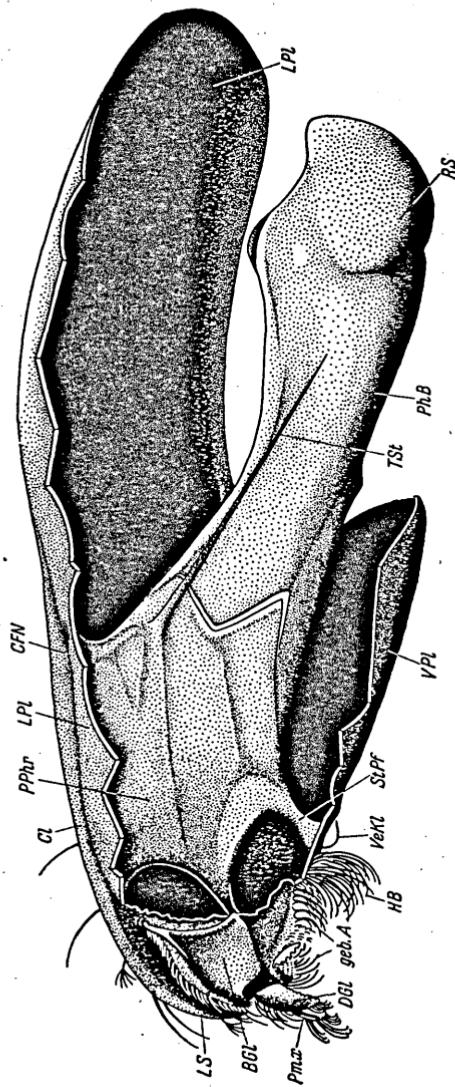


Abb. 17. Chitinskelett des Larvenkopfes von *Stratiomy chamaeleon* L. Lateralansicht. Kopfkapsel seitlich aufgebrochen. *Cfn* = Clypeofrontalnaht, *geb.A* = gebänderter Abschnitt, *HB* = Haarbusch, *PhB* = Pharynxboden, *PPhr* = Paraclypealpharynx, *RS* = Reibrachia, *StPf* = Strebepeilern, *TSt* = Tentorialstab, *VeKl* = Ventilklappe. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Zwischen der Verbindungsbrücke Pharynxboden—Ventralplatte (Abb. 18, *PhB*₁) und den seitlich davon stehenden Strebepfeilern liegen die Abzugskanäle (Abb. 18, *AK*) für das aus den Filterräumen des Pharynx abströmende Wasser. Beide schräg mediad absteigende Kanäle vereinigen sich in der Ebene der Ventralplatte zu einer gemeinsamen Ausströmungsöffnung von herz-

förmigem Umriß (Abb. 16, *AÖ*). Diese wird von einer dünnen durchsichtigen, nach außen uhrglasartig vorgewölbten Membran (Abb. 17, *VeKl*) überdacht, die nur cranial angewachsen ist und auf diese Art eine bewegliche Klappe bildet, welche als Ventil funktioniert. Die Klappe wird während der Filtrationsphase durch das ausströmende Wasser aufgestoßen und bei der Saugphase, welche im Pharynx einen Unterdruck erzeugt, wieder geschlossen. Ein dichter Verschluß der Öffnung wird dadurch erreicht, daß die Ränder der Ausströmungsöffnung die Ventilklappe im geschlossenen Zustand wallartig umsäumen.

An der Grenze zwischen Clypeus und Lateralplatten ist die Kopfkapsel jederseits tief eingeschnitten (Abb. 15, 16), sodaß ein medianer starrer schnabelartiger Fortsatz stehen bleibt, den ich wie bei den anderen *Brachycerenlarven* als Labrumschnabel (*LS*) bezeichne, weil das unbeweglich gewordene Labrum ohne erkennbare Naht mit diesem Abschnitt verschmolzen ist. Die nach dorsal vorgewölbte Wand des Schnabels sowie die untere Hälfte seiner Seitenflächen sind weichhäutig geblieben; diese sind mit Borsten und Haarreihen besetzt. Die Einschnitte, in denen die vertikal beweglichen Mundwerkzeuge liegen, werden seitlich von den Lateralplatten begrenzt, welche in diesem Abschnitt durch eine Furche in einen dorsalen und ventralen Teil geschieden werden. Am caudalen Ende dieser Furche liegt das äußere Mandibelgelenk (Abb. 16, *a.MdG*). Am Vorderende des dorsalen Teiles liegt die kurze eingliedrige Antenne (Abb. 16, *An*).

Nahe der Vorderkante der Lateralplatten entspringt von ihrer Innenfläche ein beborsteter Hautlappen (Abb. 15, *WL*), der etwas über den Vorderrand vorragt. Ich habe diese Bildungen in der Beschreibung der hygropetrisch lebenden *Stratiomyidenlarve Hermione* (Schremmer 1951) als Wangenlappen bezeichnet. Diese Bildungen sind beim Nahrungserwerb insoferne von Bedeutung, als sie, besonders bei fließwasserbewohnenden *Stratiomyidenlarven*, die Wasserströmung von den Mundteilen abhalten und dadurch ein Wegspülen der von der Unterlage abgelösten Nahrungspartikel verhindern.

Die im Kopfdach verlaufende Clypeofrontalnaht beginnt vorne am Grunde der Mundteilnischen und ist im ersten Drittel ihres Verlaufes leicht rinnenartig vertieft (Abb. 15, *CFN*); sie markiert

äußerlich den Ursprung zweier das Kopfinnere durchziehender vertikaler Platten (Abb. 17, *PPhr*) (Paraclypealphragma, *Cook*), die sowohl mit dem stark sklerotisierten Pharynxboden als auch mit der Ventralplatte in feste Verbindung (Abb. 17, *StPf*) treten.

Auf Abb. 17 ist der Verlauf der Verbindungsnaht zwischen Paraclypealphragma (*PPhr*) und sklerotisiertem Pharynxboden (*PhB*) an dem nach vorne einspringenden Winkel deutlich erkennbar. Der zackige Verlauf der Naht bedingt eine Verzahnung und dadurch feste Verbindung beider Teile, welche wahrscheinlich ein Abknicken des Pharynxbodens gegen das Pharynxdach verhindern soll. Da der Pharynx einerseits als Saugfilterpumpe, andererseits als Reibmühle arbeitet, ist seine stabile Lagerung notwendig, vor allem deshalb, weil er eine feststehende Reibschale bildet.

Die Vertikalplatten (Paraclypealphragma) erreichen mit einem kräftigen Strebepfeiler (Abb. 17, 18, *StPf*), welcher der Pharynxseitenwand außen dicht anliegt und sich basal etwas verbreitert, die Ventralwand der Kopfkapsel. Der freie Kopfabschnitt wird dadurch sehr verfestigt und zu einer stabilen Kapsel. Die Kopfkapsel wird dadurch aber auch in einen zentralen Pharynxraum (Abb. 18, *PhR*) und zwei seitliche Kopfräume getrennt.

In der Mitte der Seitenwand ihres cranialen Abschnittes bilden die Vertikalplatten eine lateral vorragende Verdickung (Gelenkstab), welche an ihrem vorderen Ende die Gelenkpfanne für das innere Mandibelgelenk (Abb. 16, *i.MdG*) bildet. Es muß hervorgehoben werden, daß die Vertikalplatten selbst weiter nach vorne reichen als dieser Gelenkstab und daß sich ihr vorne freies Ende dem Labrumschnabel dicht anlegt, ohne jedoch mit diesem zu verwachsen; es tritt nur eine Überlappung ein (Abb. 16).

Die Wand zwischen Strebepfeiler, Gelenkstab und Labrumschnabel wird von einer dünnen, durchscheinenden Chitinhaut gebildet; auf diese Weise wird der Pharynxraum überall gut gegen die seitlichen Kopfräume abgeschlossen.

Vom Tentorium ist nur der vordere Arm vorhanden (Abb. 17, *TSt*). Er ist gegenüber der mächtigen Entwicklung der Vertikalplatten nur schwach ausgebildet. Er entspringt von der Vertikalplatte nahe deren Hinterrand, etwas vom Kopfdach abgerückt und zieht als dünner, caudad spitz auslaufender Stab schräg nach hinten unten und legt sich der Außenwand der sklerotisierten Pharynxrinne dicht an. Eine Festigungsaufgabe hat er nicht mehr.. Ver-

gleichend morphologisch ist sein Vorhandensein insoferne von Bedeutung, weil trotz seiner Zartheit von seiner Spitzenregion einzelne Muskelbündel entspringen, die auch bei Formen mit relativ mächtig entwickelten Tentorialstäben den gleichen Ursprung haben.

Der Pharynx als Filterpumpe und Kauapparat.

Der Pharynx ist in seinem morphologischen Aufbau und in seinen Funktionen wohl der interessanteste und bemerkenswerteste Teil des *Stratiomyidenkopfes*. Seine Funktionen waren bisher nur

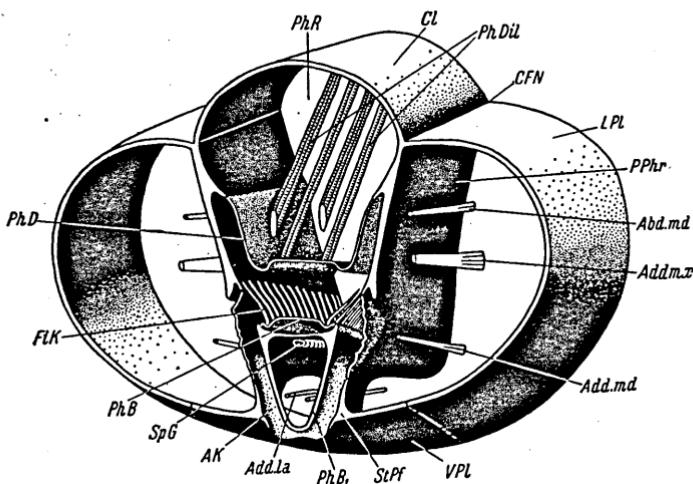


Abb. 18. Plastisches Querschnittsdiagramm durch den Kopf einer *Stratiomys*-larve, in Höhe der Abzugskanäle. *Add.la* = M. adductor labii, *AK* = Abzugskanal, *FiK* = Filterkamm, *LPl* = Lateralplatte, *PhB* = Pharynxboden, *PhD* = Pharynxdach, *PhDil* = Pharyndilatatoren, *PhR* = Pharynxraum, *SpG* = Speichelgang, *StPf* = Strebepfeiler, *VPl* = Ventralkammer. Ubrige Bezeichnungen wie vorher.

teilweise bekannt. Der Kauapparat wurde 1902 von *Vaney* wohl das erstmal beschrieben; daß der Pharynx außerdem eine fein durchgebildete Filterpumpe mit Ventilen und Verschlußeinrichtungen usw. darstellt, wird hier zum erstenmal bekannt gemacht.

Der Pharynx besteht aus einem stark sklerotisierten, im Querschnitt U-förmigen Boden (Pharynxrinne) und einem elastischen in diese Rinne einspringenden Dach (Abb. 18, *PhB*, *PhD*). Während der Boden durch seine Verbindung mit den Vertikal-

platten (Abb. 17) in seiner Lage fixiert ist, ist das elastische Dach durch Dilatatormuskeln beweglich, vor allem hebbbar (Abb. 18, *PhDil*).

Die Pharynxrinne ist am caudalen Ende halbkugelig oder schöpflöffelartig verbreitert und gerundet abgeschlossen (Abb. 17, 19). Bei genauerer Analyse erweist sich diese halbkugelige Erweiterung als Reibschale, in welcher ein mächtiger Zahn bewegt wird (Abb. 20). Dieser Mahlzahn (*MaZ*), der aus dickem Chitin besteht, ist nichts anderes als ein kompliziert gefalteter Teil des Pharynxdaches. Dieser Mahl- oder Reibeapparat ist schon mehrfach beschrieben und auch abgebildet worden. Die meisten Abbildungen sind jedoch wenig aufschlußreich und auch die funktionelle Analyse ist nicht sehr weit vorgedrungen (*Vaney* 1902, *Jusbaschjanz* 1910, *Becker* 1910, *Bischoff* 1924). Bevor ich jedoch diesen Reibeapparat näher beschreibe, soll die Filtereinrichtung des Pharynx besprochen werden. Es ist erstaunlich, daß an diesem schon so oft untersuchten Larvenkopf ein Filterapparat übersehen wurde. Auf Querschnittsbildern (Mikrotomschnitte durch den Larvenkopf von *Stratiomys*) in der Abhandlung von *Jusbaschjanz* (1910) sind die im Querschnitt sich als einfache Linien darstellenden Filterkämme schon eingezeichnet. Sie wurden aber nicht als solche erkannt und werden weder im Text erwähnt noch in der Abbildung bezeichnet. Auch *Cook* (1949) erwähnt nichts von einer Filtrationseinrichtung.

Der Pharyxeingang wird vom Labrumschnabel überdacht und kann durch das polsterförmige Labium verschlossen werden, indem dieses mit seiner Kuppe gegen die Wölbung der Ventralwand des Schnabels gedrückt wird (Abb. 20). An der Grenze, wo die harte Ventralwand des Schnabels in das weichhäutige Pharynxdach übergeht, befindet sich eine nach dorsal vorspringende, permanente querstehende Falte (Abb. 20, *QF*). In diese ragt eine vom Pharynxboden dicht hinter dem Labium aufsteigende Zunge (Abb. 20, *EZ*) hinein, welche diesen Verschluß abdichtet. Während der Ansaugphase klappt diese Zunge nach innen um und gibt den Pharyxeingang frei; bei der Filtrationsphase wird die Zunge durch das nach außen drückende Wasser aufgestellt und ragt nun in die Querfalte hinein. Das Umklappen der Zunge nach außen wird dadurch verhindert, daß das Labium während dieser Phase dicht an den Pharynschnabel gedrückt ist. Die Bewegung des

Labiums wird durch dem M. adductor labii (Abb. 20, *Addla*) geregelt. Der Pharynx selbst ist komplizierter gebaut, als es die zunächst einfache Beschreibung darzustellen vermag. Der Boden der Pharynxrinne ist nicht durchgehend sklerotisiert. In seiner Mitte bleibt ein schmaler Streifen als weichhäutige Chitinmembran bestehen; erst kurz vor der Reibschale ist der Boden im ganzen Umfang stark sklerotisiert (Abb. 19). Diese Chitinmembran springt jederseits längs der harten seitlichen Einfassung in schmalen Längsfalten etwas gegen das Pharynxlumen vor (Abb. 18). Von jeder der beiden Längsfalten erhebt sich ein Filterkamm, der dicht hinter der Eingangszunge (*EZ*) beginnt und kurz vor der Reibschale des Kauapparates endet (Abb. 19, 20). Die Filterhärchen stehen so schräg nach außen, daß ihre Enden die Seitenwände des Pharynx berühren (Abb. 18). Auf diese Art

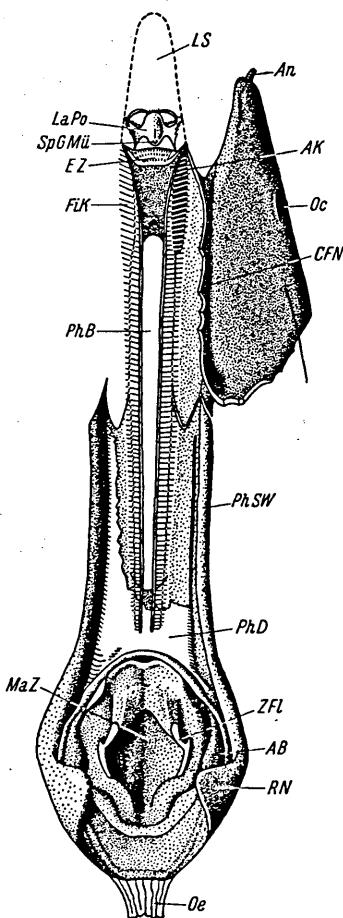


Abb. 19. Dorsalansicht des isolierten Pharynx. Linkes Paraclypealphragma und ein Großteil des weichhäutigen Pharynxdaches entfernt, von den beiden Zahndächern nur die Basis gezeichnet. *AK* = Abzugskanal, *AB* = Aufhängeband, *EZ* = Eingangszunge, *FiK* = Filterkamm, *LaPo* = Labiumpolster, *MaZ* = Mahlzahn, *Oe* = Oesophagus, *PhB* = Pharynxboden, *PhD* = Pharynxdach, *PhSW* = Pharynxseitenwand, *RN* = Reibschalennase, *SpGMÜ* = Speichelgangmündung, *ZFL* = Zahndach. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

wird vom zentralen Nahrungskanal jederseits eine durch die Filterkämme abgedeckte seitliche Nische gebildet. Durch diese fließt das überschüssige von Nahrungsteilchen befreite Wasser nach vorne; dort enden die Nischen in den schräg medial absteigenden Abzugskanälen (Abb. 18, 19, *AK*). Beide Kanäle ver-

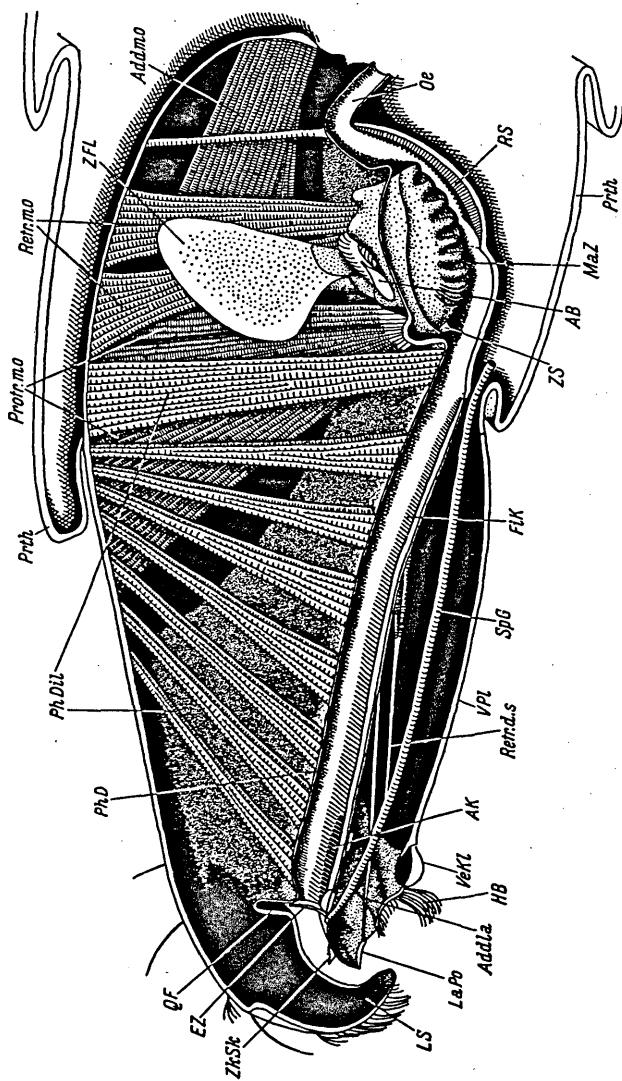


Abb. 20. Medianer Längsschnitt durch den Larvenkopf von *Straionys chamaelon* L. Mahlzahn nicht halbiert. Rechter Mandibular-Maxillarapparat nicht eingezeichnet. *AB* = Aufhängeband, *Addla* = M. adductor labii, *Add.mo* = M. adductor molaris, *EZ* = Eingangszunge, *FiK* = Filterkamm, *HB* = Haarbüsch, *LaPo* = Labiumpolster, *MaZ* = Mahlzahn, *Oe* = Oesophagus, *PhD* = Pharynxdach, *PhDiL* = Pharynxdilatatoren, *Protr.mo* = M. protractor molaris, *Prth* = Prothorax, *QF* = Querfalte, *Retr.d.s.* = M. retractor ductus salvari, *Retr.mo.* = M. retractor molaris, *RS* = Reibschale, *SpG* = Speichelgang, *VeKI* = Ventilklappe, *ZFl* = Zahnschäule, *ZkSk* = Zackensklerit, *ZS* = Zahnschäufel.

einigen sich, wie bereits oben beschrieben, zu einer gemeinsamen Ausströmungsöffnung, über die sich eine Ventilklappe wölbt. Wie Abb. 19 und 20 zeigen, sind diese Abzugskanäle nichts anderes als von der Basis des Labiums aus caudad weit ausgedehnte Mundwinkel.

Das elastische Pharynxdach ist an der Innenseite des wulstig verdickten Oberrandes der Pharynxrinne befestigt und springt in der Ruhelage (bei erschlafften Dilatatormuskeln (= Cibarialmuskeln)) gegen das zentrale Pharynxlumen vor (Abb. 18, *PhD*). Acht Paare kräftiger dorsaler Dilatatormuskeln, welche in der mittleren Region des Clypeus entspringen (Abb. 15, 20, *PhDil*) und am Pharynxdach inserieren, ziehen bei Kontraktion das Dach nach oben und erweitern das Pharynxlumen. Erschlaffen die Dilatatoren, so kehrt das Pharynxdach zufolge seiner Elastizität und Spannung wieder in seine einspringende Lage zurück.

Nun können wir die Funktion des Pharynx als Saugpumpe und Filtrationseinrichtung verstehen und kurz zusammenfassen. Die Tätigkeit des Pharynx läßt sich in zwei Phasen gliedern, in eine Saugphase und eine Filtrationsphase. In der ersten Phase wird durch Kontraktion der Pharynxdilatatoren das Lumen des Pharynx erweitert, so daß in ihm ein Unterdruck entsteht. Da sich gleichzeitig der Adductor labii kontrahiert, wird das Labiumpolster nach unten gezogen und der Pharyxeingang freigegeben, sodaß das einströmende Wasser jetzt die Eingangszunge nach innen drückt. Mit dem Wasser wird nahrungshaltiges Material, das zwischen den Mundteilen und vor dem Labium liegt, in den Pharynx hineingespült. Die Ventilklappe über der Ausströmungsöffnung wurde schon mit Beginn der Saugphase durch Sog geschlossen. In der darauffolgenden Filtrationsphase erschlaffen die Dilatatoren und der Adductor labii, sodaß sich das Pharynxdach nach unten senkt und auf den Pharynxinhalt drückt. Da aber der Ausgang nach vorne durch Aufrichten der Eingangszunge und Andrücken des Labiumpolsters an den Labrumschnabel verschlossen ist, kann das Wasser nur durch die Filterkämme durchtreten, wobei alle in ihm aufgeschwemmten Teilchen in diesen hängen bleiben. Das Wasser fließt entlang der seitlichen Pharynxnischen nach vorne und gelangt über die absteigenden Kanäle zur Ausströmungsöffnung, stößt die Ventilklappe auf und strömt an der Unterseite des Kopfes nach hinten ab. Ein kräftiger, nach vorne gerichteter dichter Haarbusch (Abb. 17, *HB*), der vor der Ausströmungsöffnung steht und von der Basis des Labiums entspringt, trennt das Abzugswasser vom Aktionbereich der Mundteile, sodaß das nahrungsreiche Wasser nicht wieder eingesaugt wird.

Damit glaube ich den Filtrationsprozeß im Prinzip dargestellt zu haben, wenn auch nicht alle Einzelheiten vollständig analysiert werden konnten.

Nicht nur der feine Mechanismus der Filtrationseinrichtung verdient unsere Aufmerksamkeit, sondern auch der pharyngeale Kauapparat. Wie schon kurz erwähnt wurde, bildet der Pharynx mit seinem caudalen Endabschnitt eine Quetschschreibmühle, die aus einer

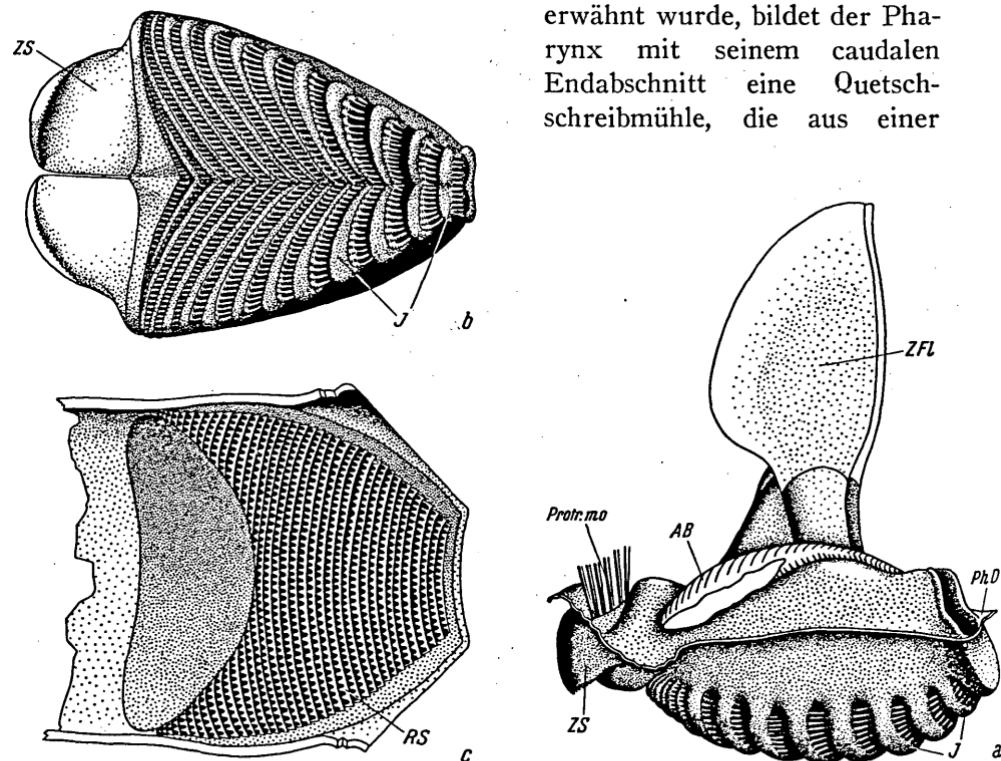


Abb. 21. Der pharyngeale Reibapparat der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. a) Mahlzahn in Lateralansicht, b) Aufsicht auf die Mahlfläche des Zahnes, c) Aufsicht auf den Reibschenlenboden. J = Joch, Protr.mo = M. protractor molaris, RS = Reibschenle, ZS = Zahnschaufel. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Reibschenle (RS) und einem mächtigen Mahlzahn (MaZ) besteht (Abb. 20, 21, 22). Die Reibschenle wird von der feststehenden, halbkugelschalig erweiterten Pharynxrinne gebildet und zeigt folgenden Aufbau. Ihr Boden ist stark verdickt und mehrschichtig gebaut (Abb. 20, 22). Die äußerste Schicht der Schale ist „homo-

genes“ sklerotisiertes Chitin, die nächstfolgende Schichte ist aus stäbchenartigen Elementen aufgebaut, die an ihren zum Zentrum der Schale weisenden Enden die dritte aus Zäpfchen und Zähnchen gebildete Schichte tragen. Blickt man von oben her auf den Boden der Reibschale (Abb. 21 c), so sieht man, daß eine vordere, etwa mondsichel förmige Partie glänzend glatt ist, während der größere caudale Abschnitt der Schale eine besondere Struktur besitzt, die sich aus gebogen verlaufenden Querreihen craniad gerichteter Zähnchen zusammensetzt (Abb. 21 c).

Gegen den Boden der Reibschale wirkt ein beweglicher, kräftiger Mahlzahn, der durch Faltung und besonders starke Chitinisierung des Pharynxdaches gebildet wird (Abb. 20, 21 a, b). Die gewölbte Kaufläche oder Mahlfläche des Zahnes ist in Aufsicht etwa trapezförmig mit breiterer cranialer und schmälerer caudaler Seite (Abb. 21 b). Die Mahlfläche ist in der Mediane vertieft und zeigt schräg verlaufende Querjoch, welche an ihren caudalen Flächen zahnartige Vorsprünge besitzen (Abb. 21 a, b, 22 b), so daß die Räume zwischen den einzelnen Querjochen durch dieselben nahezu vollständig überbrückt werden. Die Querjoch stehen im breiteren Zahnabschnitt dichter und sind dünner als die im schmäleren hinteren Abschnitt. Vor der Mahlfläche bildet der Zahn eine nach unten offene, durch die Mittellinie in zwei Buchten geteilte Schaufel (Abb. 21 a, ZS). Das caudale Zahnende wird von der nach schräg hinten abfallenden Fläche des letzten Querjoches gebildet (Abb. 21 a).

Der Zahn ragt als Verdickung des Pharynxdaches in die Reibschale so tief hinein, daß er ihren Boden berührt. Er ist in der dorsalen Mittellinie tief eingefaltet (Abb. 19); aus dem Boden dieser Falte entspringen zwei aufsteigende Chitinplatten (Abb. 21 c, ZFl), welche sich flügelartig verbreitern und dem Ansatz kräftiger Muskeln dienen. Der Zahn hängt wie eine Schaukel in die Reibschale hinein; seine Aufhängung ist ziemlich kompliziert. Sie erfolgt mittels zweier dicker, strangartiger Sehnen (Aufhängebänder) (Abb. 20, 22 a, AB), die von der Innenfläche der dorsalen Zahnfalze zur Unterfläche einer vom Oberrand der Reibschale gebildeten nach vorne vorspringenden Nase (Abb. 19, RN) ziehen. Diese Nase verengt die Reibschale, sodaß der Zahn weder nach oben noch nach hinten ausgleiten kann. Diese Aufhängung

erlaubt dem Zahn nur eine Art Schaukelbewegung von vorne nach hinten und umgekehrt.

Wird der Zahn nach vorne gezogen, so wird die Zahnschaufel (Abb. 20, 21 a, b, 22 b, ZS) an seinem Vorderende gehoben, beim Zurückziehen kippt sie nach unten und nimmt nach Art einer Baggerschaufel eine Portion des vor der Reibschale liegenden Pharynxinhaltes mit nach hinten. Dieses Material wird am Boden der Reibschale abgelagert. Während die Baggerschaufel Material von vorne nach hinten bringt, schiebt der Zahn mit seiner Hinterfläche durchgequetschtes Material in den dünnen, vom oberen Hinterrand der Schale entspringenden Ösophagus (Abb. 20, Oe). Das Durchquetschen des neuen Materials erfolgt bei der darauf folgenden Vorwärtsbewegung des Zahnes.

Bei der Sektion des Mahlapparates verschieden konservierter und auch frisch getöteter Larven oder von Larvenexuvien fiel mir auf, daß die Rillen der Reibschale wie die der Mahlfläche des Zahnes mit feinstem Sand verklebt waren. Um die feineren Strukturen dieser Teile zu sehen, wollte ich diesen Sand aus den Rillen entfernen, was mir jedoch auch mit feinsten Borsten oder Nadeln nicht gelang. Schließlich zerstückelte ich die Reibsschale, und dabei fiel mir die weiche Beschaffenheit des Chitins auf. Der Boden der Reibschale hatte eine gummiähnliche Konsistenz, war also nicht spröde wie sklerotisiertes Chitin, sondern elastisch und zähe. Die Elastizität wird, soweit man dies bei der groben Behandlung mit Seziernadeln feststellen kann, wahrscheinlich durch die aus Stäbchen oder Säulen aufgebaute Schichte noch erhöht. Nach diesen Erfahrungen deutete ich den Mechanismus des Mahlapparates etwas anders, als man es sich zunächst beim bloßen Anblick der Strukturen oder an Hand von Mikrotomschnittbildern (vergl. Abb. 22 a, b) vorzustellen geneigt ist. Folgende Überlegung scheint mir den Schlüssel zum richtigen Verständnis der Funktionsweise zu geben: Bestünde der Reibapparat aus hartem, sklerotisierten Chitin, so müßte er durch feine Quarzkörnchen und die Schalen der Kieselalgen, die ja sehr zahl-

Abb. 22. Kauapparat der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. a) Querschnitt. Schnittdicke 30 μ . Hämatoxylin-Eosin. b) Sagittaler Längsschnitt, Schnittdicke 20 μ . Hämatoxylin-Eosin. *Dal* = Darminhalt, *RN* = Reibschalennase.
Übrige Bezeichnungen wie vorher.

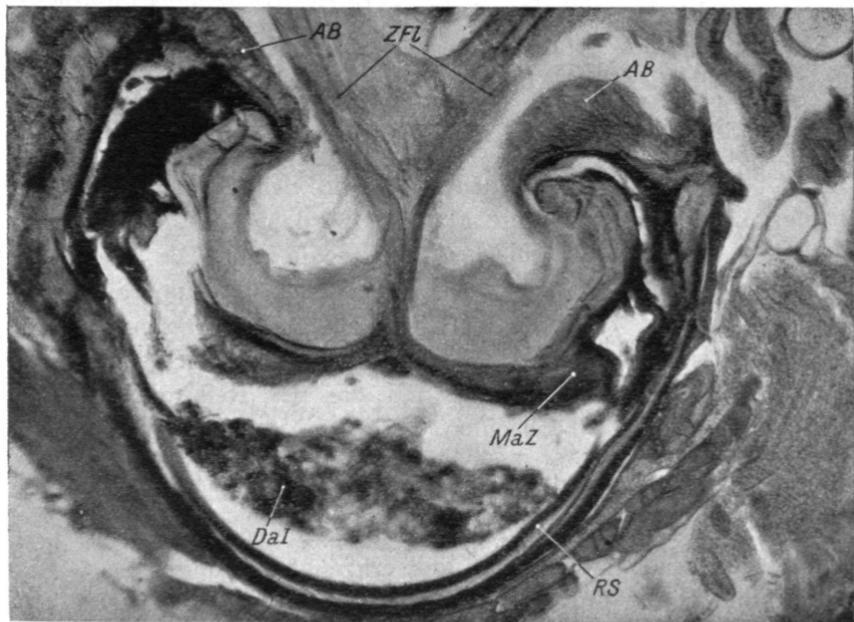


Abb. 22 a.

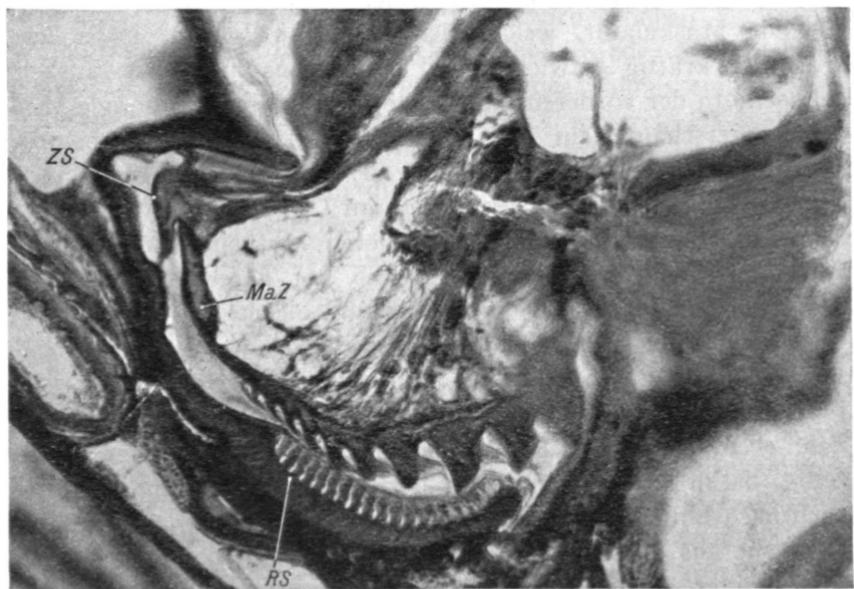


Abb. 22 b.

reich im Schlamm und Detritus enthalten sind, rasch abgescheuert werden und jedes größere Teilchen würde Rillen in das Chitin eingravieren oder den Apparat zum Stocken bringen.

Der feine Sand, welcher in den Rillen zwischen den Zähnchen und Jochen des Zahnes sowie in der Reibschale festgehalten wird, macht die beiden Mahlflächen rauh wie Schmirgel- oder Glas-papier. Das nahrungshaltige Material wird also im Reibeapparat zwischen zwei Schmirgelflächen durchgequetscht. Die Elastizität des Reibschenabodens verhindert ein Stocken des Apparates, falls sich ein größeres Teilchen zwischen den Rillen verklemmt, wird es wieder frei und langsam durchgeschleust. Leider ist es nicht möglich, die Pharynx-tätigkeit und die des Reibeapparates an lebenden Larven zu beobachten, sodaß wir weder über die Frequenz der Pharynxfilterpumpe, noch über die Schnelligkeit der Mahlzahnbewegungen etwas Sichereres aussagen können. Ich vermute jedoch, daß die Frequenz der Bewegungen ziemlich hoch ist und vielleicht sogar der Mundwerkzeugbewegung gleicht.

Schnittbilder durch die bei der Häutung abgestreifte alte Reibschale zeigen, daß sie einer deutlichen Abnutzung unterlegen ist; sie ist im ganzen erheblich dünnwandiger geworden als eine neu in Betrieb genommene Reibschale.

Die Muskulatur, welche den Mahlzahn bewegt, ist außerordentlich kräftig entwickelt und besteht aus folgenden Muskelgruppen: In der vorderen Zahnhälfte inseriert median gerade über der Baggerschaufel ein sehr kräftiges Muskelpaar, die Mm. protractores molaris (Abb. 20, 21 a, *Protr. mo*). Ihre langgestreckten elliptischen Ursprungsflächen liegen am Clypeus (Abb. 15, *Protr. mo*). Die Fasern verlaufen im vorderen Muskelteil schräg nach vorne, im hinteren steil aufwärts (Abb. 20). Diese Muskel ziehen den Mahlzahn nach vorne und heben ihn gleichzeitig etwas hoch. In der hinteren Zahnhälfte inserieren zwei weitere, bedeutend schwächere Muskelpaare, die Mm. retractores molaris, welche ziemlich steil zum Kopfdach ziehen (Abb. 20, *Retr. mo*) und den Zahn ebenfalls von der Reibschenenfläche abheben, ihn aber gleichzeitig, da sie hinter dem Punkt der Sehnenaufhängung ansetzen, auch nach hinten ziehen. An den beiden Zahnflügeln (Abb. 20, 21, *ZFl*), die aus je einem median aufsteigenden Stab mit nach oben flügelartiger Verbreiterung bestehen, inserieren zwei kräftige Muskel, die Mm. adductores molaris (Abb. 20, *Add. mo*), deren

Ursprungsflächen den ganzen Bogen des hinteren gerundet abfallenden Kopfdaches ausfüllen (Abb. 15). Da die Ursprungsfläche dieses Muskels am Kopfdach etwas tiefer liegt als seine Insertion am Zahnflügel, verlaufen die Fasern schräg abwärts bis horizontal (Abb. 20). Dieser sehr breite und kräftige Muskel ist der eigentliche Kaumuskel, welcher den Zahn in die Reibschale hineinpreßt.

Die Zusammenarbeit dieser vier am Zahn angreifenden Muskelpaare (1 M. protractor molaris, 2 Mm. retractores molaris, 1 M. adductor molaris) ist nicht leicht vorstellbar, vor allem, weil der Zahn nicht in zwei fixen Punkten oder Gelenken aufgehängt ist, sondern mittels dicker Sehnenstränge am Dorsalrand der Reibschale befestigt ist. Außerdem wirkt der M. adductor molaris über einen steil zur Kaufläche stehenden Hebelarm. Die einzelnen Drehmomente werden während der Bewegung wahrscheinlich geändert oder verschoben, sodaß die Mechanik der Mahlbewegung nicht ohneweiteres auflösbar ist. Meiner Ansicht nach wirken der M. adductor molaris und der M. protractor molaris gleichzeitig, sodaß beim Vorziehen des Zahnes die Reibwirkung zustandekommt, die erst bei einer bestimmten Stellung und Neigung des Zahnes aufhört. Von diesem Punkt an schwingt der Zahn, ohne Druck auszuüben, weiter nach vorn und wird gehoben. Es ist also die Vorholphase als die eigentliche Reibphase oder Hauptarbeitsphase zu betrachten. Das Zurückziehen des Zahnes erfolgt ohne Reibwirkung durch die Mm. retractores molaris. Da während dieser Bewegungsphase die Zahnschaufel Material aus dem Pharynxboden nach hinten in die Reibschale mitnimmt und gleichzeitig die Hinterfläche des Zahnes zerriebenes Material aus der Schale in den Ösophagus schiebt, so ist die Rückwärtsbewegung des Zahnes als die Förderphase anzusehen. Sie beansprucht keine so bedeutsame Muskelkraft; dementsprechend sind auch die beiden Mm. retractores molaris viel schwächer ausgebildet als Adductor und Protractor.

Dafür, daß diese Auffassung von der Mechanik des Mahlapparates richtig ist, spricht auch der Feinbau der Mahlflächen. Die Querjoche an den Mahlflächen des Zahnes tragen an ihrer Hinterfläche Zacken (Abb. 21 a, b, 22 b), deren Spitzen caudad gerichtet sind. Diese Stellung der Zacken spricht dafür, daß die Vorwärtsbewegung des Zahnes die Reibphase darstellt, vor allem

aus der Überlegung heraus, daß bei Anbringung der Zacken an der Vorderfläche der Joches jedes gröbere Teilchen durch diese dauernd festgehalten oder immer wieder nach vorne geschoben würde. Im vorliegenden Fall werden jedoch die Teilchen während der Reibphase von den caudad gerichteten Zacken freigegeben und nicht nach vorne mitgenommen, sodaß sie in der darauffolgenden Förderphaes weiter nach hinten geschoben werden können.

Was wird im Reibeapparat tatsächlich zerkleinert? Ich habe darüber nur eine kurze orientierende, keine genaue Untersuchung angestellt. Eine mikroskopische Untersuchung des Darminkhaltes zeigte, daß er von einer durchlaufenden peritrophischen Membran umhüllt wird und aus feinstkörnigem Material besteht. Zwischen zahllosen Sandteilchen und undefinierbarem Material findet man wenigzellige Stücke von Algenfäden, Gewebereste höherer Pflanzen, dickwandige Sporen, einzelne Pollenkörper, zahlreiche unversehrte und zertrümmerte Diatomeenschalen u. a. m. Eine Zerkleinerung, die eindeutig auf die Wirkung des Reibeapparates zurückgeht, konnte ich nicht feststellen. Es scheint jedoch so zu sein, daß alle größeren Teilchen, z. T. auch Kieselalgen zwischen den zahlreichen Quarzteilchen und den Schmirgelflächen des Reibeapparates zerquetscht werden. Das abfiltrierte Material wird wahrscheinlich nicht in einfacher Lage, sondern in dickeren Schichten (vergl. Abb. 22 a) durch den Reibeapparat durchgeschleust, und dabei werden die lebenden pflanzlichen und tierischen Zellen zerdrückt oder verletzt, sodaß sie für die Verdauungssäfte leichter angreifbar werden.

Zum Schluß soll noch die Frage erörtert werden, wie die Filterfunktion mit der Kaufunktion koordiniert ist. Es ist anzunehmen, daß die Saugphase des Filterpharynx gleichzeitig mit einer Reibphase des Kauapparates erfolgt, und zwar aus folgendem Grunde: Während der Saugphase muß — abgesehen von dem weiter hinten gelegenen Verschluß des Darms durch die Valvula cardiaca — der Pharynx hinten verschlossen werden, damit kein Nahrungsmaterial zurückgesaugt wird. Dieser Verschluß wird während der Reibphase durch Anpressen des Zahnes an die Reibscheide hergestellt. Die Filtrationsphase fällt mit der Förderphase des Kauapparates zusammen, d. h. während die im Pharynx befindliche Aufschwemmung unter Druck abfiltriert wird, nimmt die Baggertschaufel des Mahlzahnes am Ende des Filterpharynx bereits abgelagertes Material mit nach hinten in die Reibscheide.

Die Mundteile.

Die beweglichen Mundteile der *Stratiomyiden*larven sind so abweichend und kompliziert gebaut, daß ihre Homologisierung nicht ohne eingehende Kenntnis der Mundteile anderer *Brachyceren*larven möglich ist. Scheinbar ist nur ein Paar von beweglichen Mundteilen vorhanden. Tatsächlich handelt es sich aber, wie wir erfahren werden, um einen zweigliedrigen Komplex, der aus Mandibel und Maxille besteht. Dieser wurde im Laufe der Zeit vergleichend morphologisch sehr verschieden beurteilt. Ich möchte hier diese älteren Auffassungen, soweit sie mir bekannt sind, kurz referieren, bevor ich meine eigenen Untersuchungsergebnisse darstelle.

Brauer's (1883) Beschreibung der *Stratiomyiden*mundteile läßt uns darüber im unklaren, wie er den Komplex deutet, da er offenbar zwei Paar Mundteile beobachtet und von kleinen Oberkiefern und von häutig-borstigen Maxillen spricht, welche außen von den Oberkiefern gelegen seien.

Becker (1910) vermutet, daß der ganze Komplex — er verwendet mit Absicht den neutralen Ausdruck Kiefer — der Maxille der *Eucephalen* entspricht, hält aber ein solche Deutung doch für zu gewagt und fordert daher weitere vergleichend-anatomische oder embryologische Untersuchungen an verwandten *Dipteren*larven. Auf Grund von Schnittpräparaten kommt er zu der irriegen Auffassung, daß Ober- und Unterlippe vorne verwachsen sind, sodaß die ursprüngliche Mundöffnung in zwei seitlich gelegene Spalten geteilt wurde.

Sein Irrtum wird auch von *Jusbaschjanz* (1910) übernommen. *Bischoff* (1924) hat diese den Tatsachen widersprechende Ansicht *Becker's* bereits widerlegt.

De Meijere (1916) beschreibt die Mundteile einer *Stratiomyiden*larve (*Pachygaster minutissima*) und deutet den großen, beweglichen Komplex als Maxille. Er homologisiert das große längliche Basalglied mit dem Cardo und den distalen Abschnitt mit einem Verschmelzungsprodukt von Stipes, Lade und Palpus der Maxille. Ein kleines beborstetes Chitinsklerit an der Basis des „Cardo“ wird als reduzierte Mandibel betrachtet.

Malloch (1917) hat sich in der Deutung der Mundteile scheinbar der ältesten Beschreibung der *Stratiomyiden*mundteile von *Heeger*

(1856) angeschlossen, wenn er unbewegliche, offensichtlich zur Kopfkapsel gehörige Bildungen als Mandibeln bezeichnet und die median von diesen stehenden beweglichen Teile als Maxillen deutet, eine vergleichend-morphologisch ganz unverständliche, weil in der Lagebeziehung falsche Homologisierung.

Erst Bischoff (1924) bringt eine gewisse Klärung in die Verhältnisse. Auf Grund eingehender, vergleichend-morphologischer Studien an den Larven einer größeren Zahl von verschiedenen Gattungen der Familie *Stratiomyidae* und vor allem auch an den Larven anderer *Brachyceran*-familien erkennt Bischoff, daß es sich bei den Mundteilen dieser Larven um ein inniges Verschmelzungsprodukt von Mandibel und Maxille handelt. Er homologisiert die Teile des Komplexes in seinen Abbildungen vielfach richtig, bleibt aber im einzelnen noch unklar. Ich werde darauf später noch zurückkommen. Es fehlt ihm die genauere Kenntnis von der Funktion des Komplexes, d. h. die Gelenkung, Muskelversorgung und die Beweglichkeit zwischen Basal- und Distalteil waren ihm ungenügend bekannt. Bischoff hatte offenbar nur konserviertes Material zur Verfügung und hat daher nur das Chitinskelett und die bei der Präparation erhaltenen Sehnen studiert.

Müller (1925), dem die ausführliche Arbeit Bischoffs bekannt war, beschreibt u. a. die Mundteile der Larve von *Sargus cuprarius* und unterscheidet bei dieser Mandibeln und Maxillen. Die Mandibeln sollen behaarte, ventrad gerichtete Fortsätze an der Spitze des Kopfes sein. Weder seine Beschreibung noch die Abbildungen sind sehr aufschlußreich.

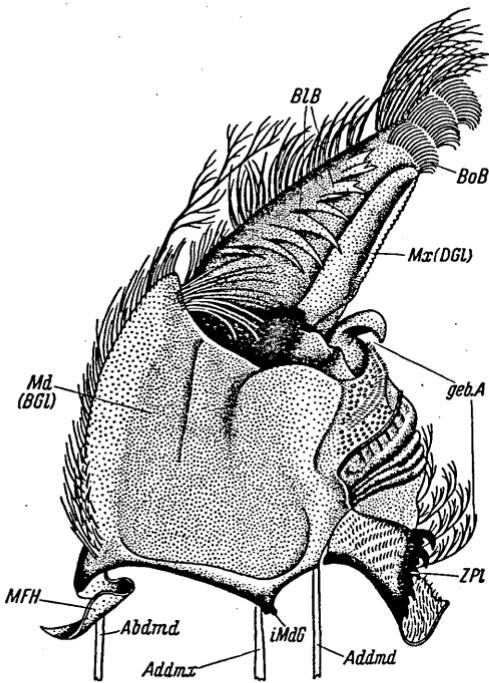
Die neueste, mir bekannte Bearbeitung des Larvenkopfes einer *Stratiomyide* stammt von Cook (1949). Es ist zweifellos die bisher beste Beschreibung, vor allem die erste Anatomie des Kopfes, welche Skelett und Muskulatur in gleicher Weise berücksichtigt. Die Arbeit wird im Rahmen einer vergleichend-anatomischen Untersuchung verschiedener *Dipteren*-larvenköpfe durchgeführt. Cook gelingt es daher auch, den Mundteilkomplex im großen und ganzen richtig zu beurteilen. Ich stimme mit ihm überein, wenn er sagt, daß die terminale Lage des Palpus anzuseigen scheint, daß sich die Maxille entlang der Verschmelzung mit der Mandibel nach vorne verschoben hat. Er hält es für wahrscheinlich, daß der apikale Teil der Mandibel größtenteils reduziert wurde und die

Maxille sich nach vorn verlängert hat. Er läßt aber in Fig. 35 a die Bezeichnung der Mandibel und Maxille weg, sodaß kein klarer Entscheid über die Auflösung des Komplexes getroffen wird. Dies geht auch aus folgendem Zitat (Cook 1949, pag. 18) hervor: „In *Odontomyia alticola* (figures 34 a and b, 35 a) the fusion of the maxilla and mandibula has proceeded so far that the elements of neither can be distinguished except for the maxillary palpus located near the apex of the complex“. Cook begnügt sich mit der Feststellung, daß eine Kombination von Mandibel und Maxille vorliegt. Seine Bezeichnung der Mundteile als Mandibular-Maxillarapparat werde ich beibehalten, da die Komplexität und der morphologisch verwinkelte Bau dieser Teile darin zum Ausdruck kommt.

Um die Zusammensetzung des Mandibular-Maxillarapparates zu verstehen, muß der Aufbau der Mundteile anderer *Brachyceren*-larven berücksichtigt werden. Vor allem ist die Tatsache festzuhalten, daß die *Brachyceren*mandibel zweigliedrig gebaut ist. Den Schlüssel zum Verständnis der *Stratiomyiden*mundteile liefert uns im besonderen der Bau der Mundteile der *Rhagio*-Larve (vergl. Abb. 9 a, b, c). Ich hebe nochmals hervor, daß bei dieser Larve die Maxille von der Seite her auf das Mandibelgrundglied hinaufgerückt ist und daß ihre sklerotisierten Teile neben dem hakenförmigen Distalglied der Mandibel gelenken. Es ist also schon eine Gelenkung zwischen Basalglied der Mandibel und der Maxille vorhanden. Diese Konfiguration der Mundteile ist außerordentlich aufschlußreich. Wenn wir nun die Annahme machen, daß das zahnförmige Distalglied der Mandibel reduziert wird, so gelenkt dann nur mehr die Maxille mit der Mandibelbasis und wir haben damit jene Verhältnisse vor uns, wie wir sie im Mandibular-Maxillarapparat der *Stratiomyiden*larven verwirklicht finden. Bei diesen ist es zu einer einzigartigen Verbindung zwischen Mandibel und Maxille gekommen, die, wie wir noch sehen werden, eine neue funktionelle Einheit darstellt. Die Reduktion des Mandibel-Distalgliedes bei *Stratiomyiden*larven erklärt sich aus der Art ihres Nahrungsverwertes. Als Detritus-, Algen- oder Pflanzenfresser brauchen sie keine dolchartige Raubmandibel, wie wir sie sonst bei *Brachyceren*larven finden. Das Distalglied wurde reduziert und an seine Stelle ist die Maxille getreten, welche zu einem Bürsten- oder Kratzapparat umgebildet ist. Der Mandibular-Maxillarapparat

dient zum Aufwirbeln abgelagerten Detritus, zum Abschaben von Algenbelägen oder Zerfasern von zerfallenden Pflanzenteilen; er wirkt aber auch als Strudelapparat, welcher im Wasser schwimmende Teilchen an die Mundöffnung heranbringt.

Die Abb. 23 stellt den Mandibular-Maxillar-Apparat von der Innenseite (labraler oder medianer Seite) her dar. Das breite, etwa trapezförmige Grundglied (*Md*) des Komplexes bildet ungefähr in der Mitte der caudalen Kante einen



zapfenförmigen Vorsprung, welcher die Gelenkfläche für das innere Mandibelgelenk (*i. MdG*) trägt. Der dorsale, nach oben konvexe Rand ist mit kräftigen, nach vorne gerichteten Borsten besetzt. Eine charakteristisch

Abb. 23. Mandibular-Maxillarapparat der Larve von *Stratonyx chamaeleon* L., Medialansicht. *BLB* = Blattborsten, *BoB* = Bogenborsten, *gebA* = gebänderter Abschnitt, *MFH* = Mundfeldhaut, *ZPl* = Zahnplättchen. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

baumartig verzweigte Borste ragt besonders weit nach vorne über die Mitte des Distalgliedes hinaus. Dieser dorsale Borstensaum legt sich den Seitenwänden des Labrumschnabels dicht an (vergl. Abb. 17) und verhindert das Eindringen von Fremdkörpern zwischen Labrumschnabel und Mandibel. Am ventralen Rande des Grundgliedes (Mandibel) fällt besonders ein deutlich stärker sklerotisiertes und an der Unterkante gezähntes Sklerit (*ZPl*) auf, das seiner Lage entsprechend mit dem Kreissägesklerit am Basalglied der Rhagionidenmandibel (vergl. Abb. 9) homologisiert werden kann. De Meijere (1916, pag. 259) sieht in diesem Sklerit allein die reduzierte Mandibel und deutet die übrigen Teile des

Komplexes als Cardo und Stipes der Maxille. Die nach vorne an dieses Zahnplättchen anschließende Partie ist weichhäutig und in Querfalten gelegt, die mit sehr verschiedenen Haaren, Warzen und Börstchen besetzt sind (vergl. Abb. 23, *geb.A*). Dieser Abschnitt ist bei terrestrischen *Stratiomyiden*larven besonders gut ausgebildet und *Bischoff* (1924) spricht allgemein vom „gebänderten Abschnitt“. Da die Sehne des Mandibeladductors dorsal von diesem Abschnitt (*geb.A*) in das Grundglied eintritt und weil sich die Borstenquerreihen auch auf die Lateralfläche des Abschnittes fortsetzen, bin ich der Ansicht, daß dieser Abschnitt der Maxille zuzurechnen ist, u. zw. ihrem Cardoteil, welcher von außen her so wie bei der *Rhagiolarve* mit dem winkeligen Grundglied der Mandibel verwachsen ist.

Das Distalglied (Maxillarteil) (Abb. 23, 24, *Mr*) des Komplexes bildet mit der dorsalen Kante (Bugkante) des Mandibelgrundgliedes ein stabiles Gelenk, während die Verbindung an den Seiten und ventral durch eine elastische Chitinhaut erfolgt (Abb. 23, 24). Wird der Maxillarteil nach unten gegen den Mandibularteil geklappt, so wird diese Verbindungshaut zwischen beiden Teilen sowohl an der Innen- wie an der Außenseite (besonders tief aber an der Ventalseite) in den hohlen Teil des Grundgliedes eingestülpt. Der Maxillarteil ist ungefähr dreieckig und an der Spitze mit einer charakteristischen Borstenaussteuer versehen. Seine Ventalseite wird von einer länglichen, apikal abgerundeten Fläche gebildet, welche an der Außenkante eine schwache, gerundete Zähnelung erkennen läßt (Abb. 24). Diese Fläche ist etwas einwärts gedreht und kommt, wenn der Komplex eingeklappt ist, mit dem „gebänderten Abschnitt“ (Abb. 23, *geb.A*) in engste Berührung, vor allem arbeitet die gezähnelte Kante mit einem etwas größer gekerbten Sklerit (Abb. 24, *KeSk*), welches der Maxille zuzurechnen ist, zusammen. Es liegt an der Lateralfläche des Grundgliedes vor den Borstenreihen des gebänderten Abschnittes. Diese Konfiguration gibt Anlaß, die Funktion des gebänderten Abschnittes zu besprechen. Sicherer kann ich darüber allerdings nicht mitteilen, da die Strukturen so kompliziert und subtil sind, daß ihre Aufgabe beim Nahrungserwerb nicht ohne weiteres verständlich wird. Eine *Stratiomys*larve, die aus einem Tümpel stammte, in dem sich zahlreiche Trümmer roter Mauerziegel befanden, hatte offenbar von solchen Ziegeln den Algen-

bewuchs abgekratzt. An den Mundteilen dieser Larve waren nämlich die gezähnelte Kante am Distalglied, die Borstenspitzen und die Wärzchengruppen des gebänderten Abschnittes ziegelrot gefärbt, woraus man schließen kann, daß diese Partien mit der Unterlage in engste Berührung kommen. Auch die kurzen Borsten an der Dorsalkante des Distalgliedes, welche sich in einer dichten Reihe bis nahe zum Gelenk erstrecken (Abb. 23, 24), waren an ihren Enden rot gefärbt. Vielleicht wirken die beiden Glieder des Mandibular-Maxillarapparates nicht nur schabend, sondern auch quetschend und teilweise auch als Schere.

Die auffällige Apikalbeborstung des Distalgliedes besteht aus drei Reihen von Bogenborsten (Abb. 23, 24, *BoB*). Die Borstenreihen laufen von der Medianseite über die Ventralkante zur Lateralseite und sind in drei Etagen übereinander angeordnet. Diese Bogenborstengruppe wird von einem Busch längerer Haare überragt (Abb. 22, 23), der hinter ihnen an der Dorsalseite des Distalgliedes entspringt. Diese Apikalbeborstung stellt zweifellos einen Wühl- und Kratzapparat dar, der auch als wirksamer Strudelapparat verwendet wird.

An der Außenfläche des Distalgliedes sitzt, der Dorsalkante genähert, der eingliedrige Maxillarpalpus (Abb. 24, *Pmx*), der spitzenwärts etwas gekrümmmt ist und die Dorsalbeborstung kaum überragt. Der Medianfläche dicht angeschmiegt, fallen noch flache, durchscheinende und breite „Borsten“ (Abb. 22, *BIB*) auf, die an der Dorsalkante des Maxillarteiles aus einer Chitinlamelle entspringen und deren Spitzen nach unten weisen. Die Funktion dieser Gebilde konnte ich nicht deuten.

Der Komplex wird einerseits durch die beiden Mandibelmuskeln, welche das Grundglied um eine horizontale Achse auf und ab bewegen, andererseits durch den Maxillenadduktor, welcher das Distalglied an das Grundglied anklappt, in Bewegung gesetzt. Wenn der am Grundglied dorsal angreifende *M. abductor mandibulae* (Abb. 23, 24, *Abdmd*) dieses hebt, schnellt der Maxillarteil wie die Klinge beim Öffnen eines Federmessers nach vorne, sodaß jetzt der apikale Bürstenapparat am weitesten nach vorne greift und vor die Spitze der Kopfkapsel vorragt (vgl. Abb. 17). In diesem Zustand wird das Distalglied durch den *M. adductor maxillae* (Abb. 23, 24, *Addmx*) an das Grundglied angeklappt und unmittelbar darauf, bzw. gleichzeitig damit erfolgt das Einholen des Komplexes

durch Kontraktion des M. adductor mandibulae (Abb. 23, 24, *Addmd*). Außerordentlich interessant ist die Mechanik der Bewegung des Distalgliedes. Die Sehne des M. adductor maxillae läuft, nämlich im Hohlkörper der Mandibel über eine vom Mandibelgrundglied gebildete Führungsrolle, welche wie eine feststehende Rolle gebaut ist (Abb. 24, *Ro*). Verfolgen wir an Hand der Abb. 24, welche den Mandibular-Maxillarapparat in Lateralansicht, mit aufgebrochener Seitenwand des Mandibularteiles darstellt, die Sehne des Maxillenadduktors (*Addmx*), so verläuft diese von der ventralen Spitze des dreieckigen Maxillarteiles mit ihrem keulig verdickten Endabschnitt schräg nach innen, legt sich als zylindrischer Strang in die Führungsrolle (*Ro*) und zieht dann caudad weiter. Bemerkenswert ist dieser sicherlich mecha-

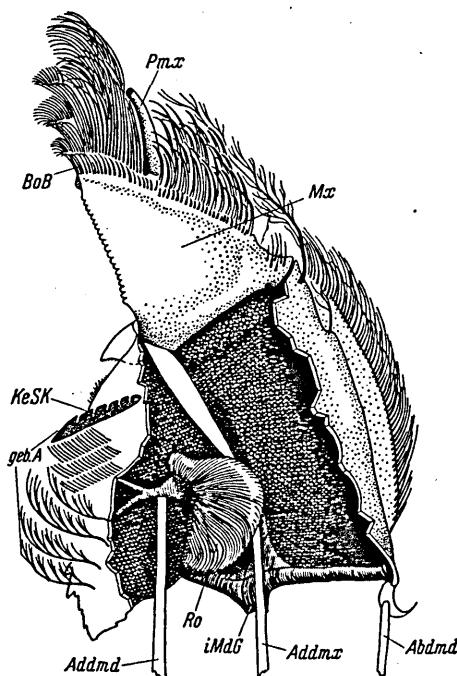


Abb. 24. Mandibular-Maxillarapparat der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L., Lateralansicht. Lateralwand des Grundgliedes aufgebrochen. *KeSk* = Kerbensklerit, *Ro* = Rolle. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

nisch begründete Verlauf dieser Sehne deshalb, weil sie den Komplex genau in der Höhe der beiden Mandibelgelenke verlässt (Abb. 23, 24). Dadurch wird die Bewegung des Distalgliedes auch unabhängig von der Bewegung des Grundgliedes möglich. Würde nämlich die Sehne höher oder tiefer austreten, so entstünde bei der Kontraktion ihres Muskels ein Drehmoment, welches am Grundglied angriffe, d. h. die Bewegung des Maxillarteiles hätte eine Auf- oder Abwärtsbewegung des Grundgliedes zur Folge. Es ist nun zu erklären, wieso die Sehne des Maxillenadduktors durch den

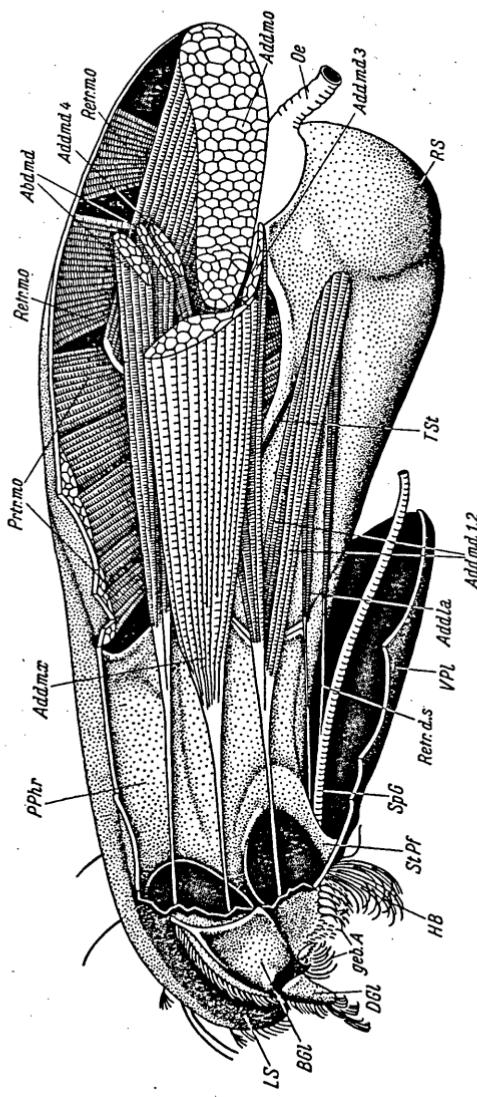


Abb. 25. Muskulatur des Larvenkopfes von *Stratiomys chamaeleon* L. Linke Wand der Kopfkapsel entfernt. HB = Haarbusch, $Retr.d.s.$ = M. retractor ductus salivarii, $Retr.mo$ = M. retractor molaris, TSt = Tentorialstab. Übrige Bezeichnungen wie vorher.

Mandibularteil hindurchzieht. Diese zunächst scheinbar unerklärliche Konstruktion wird aber verständlich, wenn wir, wie schon oben angedeutet, den gebänderten Abschnitt als zur Maxille gehörig betrachten und die Verschmelzungsgrenze zwischen Mandibelgrundglied und basalem Maxillarabschnitt in der Außenfläche des Grundgliedes suchen. Daß diese Auffassung zutrifft, ist im Hin-

blick auf die Verhältnisse bei anderen Brachycerenlarven wohl anzunehmen. Die feststehende Sehnenführungsrolle gehört zweifellos noch zur Mandibel, die laterale Außenwand in dieser Region ist aber schon zur Maxille zu rechnen. Es ist also zu einer Verschmelzung zwischen Cardoteil der Maxille und der Außenwand (Lateralschenkel) der Mandibel gekommen. Wir haben sowohl bei *Rhagio* (Abb. 9) wie bei *Chrysopilus* (Abb. 10) und den anderen besprochenen Brachycerenlarven immer eine enge Beziehung der Maxille zum äußeren (lateralen) Mandibelgelenk festgestellt; die Maxille legt sich von der Seite und von unten her in den offenen Winkel zwischen beide Mandibelschenkel hinein, sodaß auch die Sehne des Maxillenadductors in den offenen Mandibelteil zu liegen kommt.

Über die Muskeln des Mandibular-Maxillarapparates ist folgendes auszuführen (Abb. 25): Der M. adductor mandibulae (*Addmd*) spaltet sich in vier Bündel auf, wovon zwei ihren Ursprung an der Außenfläche der Pharynxrinne nehmen (*Addmd 1, 2*), bevor diese zur Reibschale anschwillt. Ihre Ursprünge liegen dicht beisammen und, was besonders hervorzuheben ist, gerade über der Spitze des Tentorialarmes, von dem auch der M. adductor labii (Abb. 25, *Addla*) und der M. retractor ductus salivarii (Abb. 25, *Retr.d.s.*) entspringen. Die Ursprungsflächen der beiden andern Bündel des Mandibeladduktors (*Addmd 3 u. 4*) liegen lateral am Kopfdach und werden durch die Ursprungsfläche des M. adductor molaris (*Add.mo*) voneinander getrennt.

Der M. abductor mandibulae (*Abdmd*) spaltet sich in zwei Bündel, die dicht über der Ursprungsfläche der dorsalen Adduktorbündel (*Addmd 3 u. 4*) am Kopfdach entspringen.

Der M. adductor maxillae ist ein kräftiger, breiter Muskel, dessen Ursprung seitlich am Kopfdach vor dem des M. adductor molaris liegt (*Addmo*). Die relativ kräftige Ausbildung dieses Muskels ist darin begründet, daß bei Adduktion des Maxillarteiles (Distalgliedes) des Mandibular-Maxillarapparates die Hauptarbeit beim Wühlen im Schlamm und beim Abkratzen von Algenbewuchs geleistet wird.

Zusammenfassend ist über den Mandibular-Maxillarapparat folgendes zu sagen: Er besteht aus zwei gelenkig miteinander verbundenen Teilen, und zwar einem Grundglied, das im wesentlichen

aus dem Basalglied der zweigliedrigen *Brachycerentemandibel* besteht, und einem Distalglied, welches, da es den Maxillartaster trägt, wahrscheinlich dem Stipes der Maxille entspricht. Die Verschmelzung im Grundglied des Komplexes ist so erfolgt, daß das Basalglied der Mandibel als Träger der Gelenke und Muskelinsertionen erhalten geblieben ist. An seiner ventralen und lateralen Seite ist der Cardoteil der Maxille angewachsen; die Sehne des M. adductor maxillae ist dadurch von der Seite her in das Grundglied eingeschlossen worden und durchzieht scheinbar die Mandibel.

Das Grundglied des Komplexes wird durch die Mandibelmuskel auf und ab bewegt, das Distalglied durch den M. adductor maxillae angeklappt und durch die Elastizität der Verbindungshaut beider Teile wieder vorgestreckt. Beim Nahrungserwerb wird zunächst das Grundglied aufwärts gedreht und das Distalglied vorgeschnellt, wodurch der Bürstenapparat in seine wirksame Lage vor die Kopfspitze kommt. Bei der darauffolgenden Einholbewegung wird das Distalglied angeklappt und der Komplex nach unten gedreht, sodaß der aufgewühlte Detritus oder abgelöste Algenbewuchs vor den Pharynxeingang befördert werden, von wo sie während der Saugphase des Pharynx eingesaugt werden.

Linker und rechter Maxillar-Mandibularapparat arbeiten alternierend, sodaß ihre Bewegung, die ziemlich rasch ist, an ein Laufen erinnert. Tatsächlich hat *Swammerdamm* (Bibel der Natur 1752), einer der ersten Beschreiber der *Stratiomys*-larve, die Mundteile für Füßchen gehalten und als Besonderheit derselben hervorgehoben, daß sie an der Innenseite der Wangen entspringen. Diese Auslegung ist nicht so sehr verwunderlich, denn die Larve bewegt sich durch die Tätigkeit der Mundteile, indem sie sie abwechselnd auf die Unterlage aufsetzt, verhältnismäßig rasch vorwärts. Liegt sie beim Fressen still, so erinnert das rasche Vorschneilen und Zurückziehen an eine Züngelbewegung.

Die Mundteile werden nicht nur zum Aufwirbeln von Detritus oder Abschaben des Aufwuchses von Steinen und Blättern verwendet, sondern dienen auch als Strudelorgane. Die Tiere können, im flachen Wasser liegend, ihren Körper so verdrehen, daß die vorderen Körpersegmente und der Kopf mit der Unterseite nach oben schauen. In dieser Lage ragen die Mundteile zum Teil über das

Wasser hinaus und erzeugen im Oberflächenhäutchen einen Wasserstrom, aus dem offenbar alle Teilchen, insbesondere auch die Mikroorganismen (Neuston) herausgefischt werden. Ob dabei schon die Mundteile als Sammelbürsten arbeiten, oder ob hauptsächlich der Filterpharynx als Ausleseapparat funktioniert, konnte ich bisher nicht entscheiden.

Wenn wir uns die Gestalt des Mandibular-Maxillarapparates der *Stratiomyiden* vor Augen halten, drängt sich unwillkürlich der Vergleich mit der zweigliedrigen Mandibel der *Phryneiden*larve auf (Abb. 4 a, b). In beiden Fällen sind die Mundteile zweigliedrig und besitzen am beweglichen Distalglied eine auffällige Beborstung. Funktionell sind es durchaus vergleichbare Bildungen. Die Apikalbeborstung greift bei vorgestreckten Mundteilen in beiden Fällen über die Kopfkapsel hinaus nach vorne unten und stellt einen Kratzapparat oder eine Art Kehrbesen dar, mit dem Nahrungsmaterial in den Praeoralraum hineingefegt wird.

Vergleichend morphologisch handelt es sich aber, abgesehen von der teilweisen morphologischen Gleichwertigkeit des Grundgliedes, bei beiden Formen um ganz verschiedene Bildungen. Bei den *Stratiomyiden* ist das Distalglied des Komplexes nicht ein Teil der Mandibel wie bei den *Phryneiden*, sondern ein Teil der Maxille. Außerdem bestehen bedeutsame Unterschiede in der Muskelversorgung. Während die Bewegung des Distalgliedes der *Phryneiden*mandibel rein passiv durch elastische Kräfte erfolgt, wird das Distalglied des Mandibular-Maxillarapparates der *Stratiomyiden* durch einen kräftigen Muskel aktiv bewegt, vor allem an das Grundglied angeklappt. Demnach sind die *Stratiomyiden*mundteile als die wirksameren zu betrachten. Das gleiche funktionelle Prinzip wird einmal durch die Unterteilung der Mandibel, das anderemal und auf höherer Stufe durch Kombination und Verschmelzung von Mandibel und Maxille erreicht.

In diesem Zusammenhang soll noch ein weiterer funktioneller Vergleich zwischen den Larven der *Phryneiden* und *Stratiomyiden* erwähnt werden. *Anthon* (1943) beschreibt u. a. auch bei den *Phryneiden* einen pharyngealen Filterapparat, der strukturell und in den Einzelheiten wohl anders gebaut ist als der der *Stratiomyiden*larven, aber er hat die gleiche Bedeutung, nämlich die im Wasser aufgeschwemmte eingesaugte Nahrung im Vorderpharynx,

vor ihrem Weitertransport in den verdauenden Darmtrakt, einzudicken.

Wir kennen heute pharyngeale Filterapparate bei den Larven aus allen drei Untergruppen der *Dipteren*, den *Nematoceren* (*Anthon* 1943, *Schremmer* 1949, 1950), den *Brachyceren* und den *Cyclorrhaphen* (*Hennig* 1935). Es handelt sich dabei um Larven, die ihre Nahrung aus dem Wasser, Schlamm oder faulenden Substanzen gewinnen. Sie sind Partikelfresser, deren Mundteile nicht oder nur in geringem Maße (*Schremmer* 1949) zum Zerkleinern der Nahrung geeignet sind. Von einer eingehenden, weitgespannten Untersuchung dieser Verhältnisse wären noch interessante Ergebnisse zu erwarten.

Das Labrum.

Es ist ohne sichtbare Grenze mit dem zwischen den Mundteilen stehenden Teil der Kopfkapsel fest verschmolzen, sodaß der schon mehrfach erwähnte Labrumschnabel entsteht. Dorsal ist er etwas vertieft und trägt besonders an der nach unten gebogenen Spitze divergierende Borsten. Die Ventralwand des Schnabels ist dorsad gewölbt, stark sklerotisiert und glatt; vom weichhäutigen Pharynxdach ist sie durch eine tiefe Querfalte getrennt (Abb. 20, *QF*).

Das Labium.

Es ist in seinem Aufbau außerordentlich schwer zu analysieren, da es, besonders in seinem caudalen Abschnitt, mit dem Boden der Pharynxrinne eng verwachsen ist. Dieser caudale Abschnitt, den ich als Mentum betrachte, trägt einen dichten, über die Kontur der Kopfkapsel vorragenden Haarbusch (Abb. 20, 24, *HB*), dessen verzweigte Haare sich in ihrem Endteil nach vorne umbiegen. Davor ist das Mentum dicht mit kurzen vorwärtsstreichenden Haaren besetzt. Im distalen Abschnitt ist es etwas verbreitert und trägt in dieser Region eine querelliptische Sinnesplatte, in welcher sich vielleicht der Palpus labialis erhalten hat.

An das Mentum schließt sich das bewegliche Praementum an, das ein dorsad vorgewölbtes Polster bildet (Abb. 20, *LaPo*) und wahrscheinlich auf die verschmolzenen Glossae und Paraglossae zurückgeht. Seitlich wird dieses Zungenpolster von gezähnten Chitinskleriten begrenzt (Abb. 20, *ZkSk*) und trägt an der vor-

deren Rundung zwei bis drei querlaufende Falten oder Lamellen. Das Praementum wird durch den M. adductor labii (Abb. 20, *Addla*) bewegt, der von der Spitze des Tentorialstabes entspringt (Abb. 20). Bei seiner Kontraktion wird das Labiumpolster vom Labrumschnabel entfernt und der Pharynxeingang freigegeben.

An der Basis des Polsters mündet der Speichelgang (Abb. 20, *SpG*) aus. Hinter seiner Mündung erhebt sich vom Pharynxboden eine Lamelle (Abb. 20, *EZ*), die schon erwähnte Eingangszunge, welche vielleicht eine Bildung des Hypopharynx darstellt. Ihre Funktion wurde schon bei der Besprechung der Filtrationseinrichtung des Pharynx behandelt.

Das Mentum erscheint insoferne aus der Ebene der Kopfkapselwand nach innen abgerückt, als sich die Ventralplatte, wie bereits erwähnt wurde, vor der Ausströmungsöffnung mit zwei beilförmigen Flügeln (vgl. Abb. 16, *bffl*) auf dasselbe auflagert, ohne jedoch mit ihm zu verwachsen. Die hinter dem Mentum in der Ebene der Kopfkapselwand liegende Ventralplatte ist möglicherweise ein Sternit des Labialsegmentes.

Vergleichend morphologisch ist im Hinblick auf die Muskulatur der Speichelpumpe bei den *Tabaniden*- und der *Atherix*larve (welche allerdings in dieser Arbeit nicht besprochen wurde), bemerkenswert, daß am Speichelkanal ein zarter Muskelstrang ansetzt (Abb. 25, *Retr.d.s.*), der M. Retractor ductus salivarii, dessen Ursprung an der Seitenwand der sklerotisierten Pharynxrinne liegt. In der Abb. 25 ist der Ursprung durch den M. adductor mandibulae verdeckt. Insertion und Ursprung dieses Muskels liegen entsprechend denen der mächtig entwickelten Muskeln der Speichelpumpe bei den beiden erwähnten *Brachyceren*larven.

Zusammenfassung.

Im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit wird zunächst an Hand der Larvenköpfe verschiedener *Nematoceren* versucht, den Zusammenhang zwischen Form und Funktion der Mandibel in bezug auf ihre Gelenkungsart am Kopf darzustellen.

Die horizontal bewegliche Mandibel ist entweder als stumpf-zähnige, derbe Beißmandibel oder als scharfspitzige Raubmandibel ausgebildet. Arbeiten die beiden Mandibeln nicht mehr in einer Ebene gegeneinander, sondern bilden ihre Bewegungsebenen einen

stumpfen dorsal offenen Winkel (schwach schräg gestellte Mandibel), so wird die Bauart der Mandibel flacher und zeigt auch eine relativ reichere Borstenausstattung. Sie arbeitet einerseits mit dem Labrumeipharynx, andererseits mit dem Labiumhypopharynx zusammen. Wird die Schrägstellung der Mandibeln stärker, sodaß ihre Bewegungsebenen einen spitzen Winkel einschließen, so können sie nicht mehr als Greif- oder Beißorgane zum Halten oder Zerkleinern der Nahrung verwendet werden. Sie dienen zum Wühlen im Schlamm, Zusammenfegen von Detritus oder faulenden Stoffen. Stark schräg gestellte Mandibeln findet man schon bei ursprünglichen *Nematoceren*larven. Bei diesen tritt auch zum erstenmal der zweigliedrige Bautypus der steilgestellten Mandibel auf. Er beruht auf einer Unterteilung der Mandibel in ein Basalglied und ein beweglich abgesetztes beborstetes Distalglied. Dieser Mandibeltypus wird u. a. auch als Ausgangspunkt für die Entwicklung der zweigliedrig gebauten *Brachyceren*mandibel betrachtet, die streng vertikal arbeitet.

Im zweiten Abschnitt der Arbeit werden die Mundteile verschiedener *Brachyceren*larven behandelt. Die Mandibel zeigt bei allen untersuchten Formen einen zweigliedrigen Bau. Eine Greif- oder Beißfunktion kommt diesen Mandibeln nicht mehr zu.

Es werden vier funktionell verschiedene Typen besprochen:

1. Die Gifthakenmandibel bei *Tabaniden*larven und der Larve der *Rhagionidengattung Atherix*. Das von einem Giftkanal durchbohrte, als sichelförmiger Zahn ausgebildete Distalglied dient zum Verwunden und Vergiften der Beutetiere. Die Auffindung der Giftdrüsen bekräftigt die Auffassung von der Gifthakennatur der Mandibel.

2. Die Hakenmandibel ohne Giftkanal. Sie ist prinzipiell gleichartig gebaut, das Distalglied dient aber nur als Stichwaffe. Bei der untersuchten Form *Rhagio scolopaceus* besitzt das Basalglied ein Sägesklerit, das ebenfalls mechanisch wirkt.

3. Die Saugmandibel. Sie ist an der Innenseite halbrinnenförmig ausgehöhlt. Beide Mandibeln schließen sich in Aktionsstellung zu einem Saugschnabel zusammen, in welchen von hinten her die Spitze des als Saugpumpe arbeitenden Pharynx hineinragt. Dieser Typus erweist sich als unter den *Brachyceren*larven sehr verbreitet. Er wurde bei *Rhagioniden* (*Chrysopilus*), *Erinniden* und *Thereviden* festgestellt.

Bei den hier aufgezählten Typen sind die Maxillen mit ihrem basalen Teil mit dem Grundglied der Mandibeln verschmolzen, die übrige Maxille legt sich den Mandibeln seitlich dicht an und bildet für diese eine Art Schutzhülle. Die Ladenteile der Maxille gelenken bereits mit dem Mandibelgrundglied.

Aus dieser Konfiguration der Mundteile ergibt sich der erst im Zusammenhang mit der Bearbeitung des *Stratiomyskopfes* im 3. Abschnitt besprochene vierte Typus.

4. Die *Stratiomyiden*-Mundteile stellen eine Kombination von Mandibel und Maxille dar, welche zu einer neuen funktionellen Einheit, dem Mandibular-Maxillarapparat, verbunden sind. Diese Verbindung geht darauf zurück, daß mit der Reduktion des Mandibeldistalgliedes seine Stelle durch den palpustragenden Teil der Maxille eingenommen wird. Die Mundteile der *Stratiomyiden*-Larven repräsentieren einen in der vergleichenden Anatomie der Insektenmundteile einzigartigen Bautypus.

Im 3. Abschnitt wird der Bau des *Stratiomyslarvenkopfes* morphologisch-funktionell behandelt. Der Pharynx wird bei dieser Larve nicht nur als Saugpumpe, sondern auch als fein durchkonstriuierte Filtereinrichtung verwendet. Die Funktion der Mundteile und des pharyngealen Kauapparates wird näher analysiert.

Schließlich wird im Anschluß an die Besprechung der *Brachyceren*-Mundteile eine Arbeitshypothese mitgeteilt, welche als Ausgangspunkt für eine künftige Bearbeitung des *Cyclorrhaphen*-Larvenkopfes dienen soll.

Literatur.

- Alexander, C. P.: (1919/20), Crane-Flies of New York I and II. Cornell Univ. Agric. Mem. 25, pag. 767—993, Mem. 38, pag. 695—1133. — Anthon, H.: (1943), Der Kopfbau der Larven einiger nematocerer Dipterenfamilien. Spolia zool. Mus. Haun. pag. 7—60. — Anthon, H.: (1943), Zum Kopfbau der primitivsten bisher bekannten Dipterenlarve: Olbiogaster sp. (Rhyphidae). Ein Beitrag zur Phylogenie der nematoceren Dipteren. Ent. Medd. XXIII (Jubiläumsbd.). — Becker, R.: (1910), Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb. Anat. 29. — Beling, Th.: (1878), Zweiter Beitrag zur Naturgeschichte (Metamorphose) verschiedener Arten aus der Familie der Tipuliden. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 28, pag. 45—46. — Bischoff, W.: (1922), Über die Kopfbildung der Dipterenlarven I. Arch. Natg. Abt. A, 88. — Bischoff, W.: (1924), Über die Kopfbildung der Dipterenlarven III. Die Köpfe der Orthorrhapha — Brachycera — Larven. Arch. Natg. Abt. A, 90, pag. 1—105. — Brauer, F.: (1883), Die Zweiflügler des kaiserlichen Museums. Systematische Studien der Dipterenlarven. Denkschr. Akad. Wiss. Naturw. Kl. Wien, 47. — Cook, E. F.: (1949) The evolution of the head in

the larvae of Diptera. Microentomol. 14/1, pag. 1—57. — Ferris, G. F.: (1948), The principles of comparative morphology. Microentomol. 13/3, pag. 49—56. — Grünberg, K.: (1910), Diptera, Zweiflügler in Brauer A., Süßwasserfauna Deutschlands, H. 2 a. — Heeger, E.: (1856), Neue Metamorphosen einiger Dipteren. Sitz Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 20, pag. 335—350. — Hendel, Fr.: (1928), Diptera, Allgemeiner Teil, in Dahl, F., Tierwelt Deutschlands. — Hendel, F. Fr.: (1936/38), Diptera, in Kükenthal, Handbuch d. Zoologie, 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3. — Hennig, W.: (1935), Der Filterapparat im Pharynx der Cyclorrhaphenlarven und die biologische Deutung der Madenform. Zool. Anz. 111, pag. 131—139. — Hennig, W.: (1949/50), Die Larvenformen der Dipteren I und II. Berlin, Akademie-Verlag. — Irwin-Smith, V.: (1920—23), Studies in life histories of Australian Diptera, Brachycera. Proc. Linn. Soc. N. S. W. 45—48, Part. I., Stratiomyidae 1, pag. 505—530. — Isaac, P. V.: (1924 a), The head and mouth-parts of the larva of *Tabanus rubidus* Wied. (*albimedicus* Wlk.). Mem. Dep. Agr. India Ser. 8/10, pag. 93—96. — Isaac, P. V.: (1924 b), The mechanism of suction in the larva of *Tabanus teneus* Wlk. Mem. Dep. Agr. India Ent. Ser. 8/10, pag. 97—102. — Johannsen, O. A.: (1935), Aquatic Diptera, Part II. Orthorrhapha, Brachycera and Cyclorrhapha. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Mem. 177. — Jusbuschjanz, S.: (1910), Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyiden. Jen. Z. Naturwiss. 46, pag. 681—736. — Kleine: (1918), *Thereva nobilata* Fabr. (Ein neuer Roggenschädling). Z. angew. Entomol. 4. — Lindner, E.: (1925), Rhagionidae (Leptidae) in: Die Fliegen der palaearktischen Region IV/1. Stuttgart. — Lindner, E.: (1938), Stratiomyidae, in: Die Fliegen der palaearktischen Region IV/1, pag. 1—218. Stuttgart. — Ludwig, C. E.: (1949), Embryology and morphology of the larval head of *Calliphora erythrocephala* Meigen. Microentomol. 14/3, pag. 75—111. — Malloch, J. R.: (1917), A preliminary classification of Diptera exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. Part 1. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 12, Art. 111, pag. 161—409. — De Meijere, J. C. H.: (1916), Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und -puppen. Zool. Jahrb. Syst. 46, pag. 177—322. — Müller, G. W.: (1920): Ist *Thereva nobilata* Fabr. ein Roggenschädling? Z. angew. Entomol. 6. — Müller, G. W.: (1925), Kalk in der Haut der Insekten und die Larve von *Sargus cuparius* L. Z. Morph. Ökol. 3, pag. 542—566. — Oldham, J. N.: (1923—29), On the larval stage of *Pedicia rivosa* L. Proc. Roy. Soc. 21, Edinburgh. — Oldham, J. N.: (1923—29), The final larval instar of *Tipula paludosa* Meigen and *Tipula lateralis* Meigen. Proc. Roy. Soc. 21, Edinburgh. — Olsoufiev, N. G.: (1937), Tabanidae, in Faune de l'URSS, Vol. 7/2, Moskau. — Schremmer, F.: (1949), Morphologische und funktionelle Analyse der Mundteile und des Pharynx der Larve von *Anopheles maculipennis* Meig. Öst. Zool. Z. 2/3, pag. 173—222. — Schremmer, F.: (1950), Bau und Funktion der Larvenmundteile der Dipterengattung *Dixa* Meigen. Öst. Zool. Z. 2/4, pag. 379—413. — Schremmer, F.: (1950), Zur Morphologie und funktionellen Anatomie des Larvenkopfes von *Chaoborus* (*Corethra* auct.) *obscuripes* v. d. Wulp. (Dipt., Chaoboridae). Öst. Zool. Z. 2/5, pag. 471—516. — Schremmer, F.: (1951), Zur Biologie der Larve von *Hermione* (*Oxycera*) *calceata* und *Hermione* Meigeni Staeg. (Diptera, Stratiomyidae). Zugleich ein Beitrag zur Fauna hygropetrica. Öst. Zool. Z. 3/1. — Snodgrass, R. E.: (1935), Principles of Insect morphology. New York and London. — Snodgrass, R. E.: (1950), Comparative studies on the jaws of mandibulate Arthropodes. Smiths Misc. Coll. Vol. 116/1, pag. 1—85. — Stammer, H. J.:

(1924), Die Larven der Tabaniden. Z. Morph. Ökol. 1, pag. 121—170. — *Swammerdamm*: (1752), Bibel der Natur. Leipzig. — *Towarnicki, R. M.*: (1936), Über den Hakenapparat am Vorderende der Schmeißfliegenlarven (Calliphora vomitoria). Bull. Int. Acad. Polon. Sci. Lett. Cl. Sci. Math. Nat., Ser. B, Sci. Nat. II. — *Vaney, C.*: (1902), Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Ann. Univ. Lyon N. S. I, Fasc. 9, pag. 1—178. — *Verall, G. H.*: (1909), British Flies. Vol. 5, Stratiomyidae etc. London. — *Wahl, B.*: (1914), Über die Kopfbildung cyclorrhapher Dipterenlarven. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. — *Weber, H.*: (1933), Lehrbuch der Entomologie. Jena. — *Weber, H.*: (1939), Vergleichend-funktionsanatomische Untersuchungen an atypischen Beißmandibeln von Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Phyllotoma-Larve (Hymenoptera, Tenthredinidae). Biol. Zbl. 59, pag. 541—566. — *Wesenberg-Lund, C.*: (1943), Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin—Wien.