© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Morphologie des Insektenkopfes.

I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der Chironomuslarve.

Von

Nils Holmgren.

Aus dem zootomischen Institut zu Stockholm.)

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

Das Problem der Metamerie des Insektenkopfes ist von verschiedenen Forschern bearbeitet worden; es liegt aber nicht im Bereiche meiner Aufgabe über alle die Versuche zu berichten, welche im Laufe der Zeit das Tageslicht erblickt haben; ich muß mich hier auf einige der jüngsten beschränken. Die älteren erwähne ich nur flüchtig, ohne mich näher auf ihre Angaben einzulassen.

Die Frage ist von drei verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen worden[1]. Die älteren Forscher begnügten sich mit einer rein äußeren Untersuchung des Objekts und schlossen vom Vorhandensein rein äußerer Strukturen, Linien, Nähten, Bindehäuten usw. auf die Zahl und Verbreitung der Segmente. Neueren Forschern wurde es aber bald klar, daß die Frage nicht mit solcher Leichtigkeit gelöst werden konnte. Sie benutzten deshalb die Embryologie und Anatomie des Insektenkopfes als Mittel um Kriterien aufzusuchen.

Zur Orientierung über die Auffassung älterer Forscher mögen folgende summarische Angaben genügen.

So unterschied nach Packard (1898), Burmeister im Insektenkopf zwei, Carus und Auduoin drei, Macleay und Newman vier, Strauss-Dürckheim sieben, Huxley (1878) sechs und Meinert (1881) außer einer »Lamina cephalica« drei Segmente.

Ohne mich über diese Angaben zu äußern, gehe ich zu den

[1] Den meisten »Entomologen«, den zoographischen, ist die Metamerie des Insektenkopfes vollständig gleichgültig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Forschern über, welche die Frage auf embryologischer Basis angegriffen haben.

Newport war der erste, der einen Schritt in dieser Richtung tat, indem er schrieb: »It is only by comparing the distinctly indicated parts of the head in the perfect insect with similar ones in the larva that we can hope to ascertain the exact number of segments of which it is composed[1].« Im Anschluß hieran fand er, daß der Kopf von *Hydrous piceus* aus vier Segmenten zusammengesetzt sei. Er bezeichnete aber diese Segmente als »Subsegmente«, weil sie zusammen ein Ganzes, den Kopf, bilden.

Auf embryologische Befunde gestützt, bestimmte Packard (1871) die Zahl der Kopfsegmente auf vier; zu demselben Resultat kam Graber (1879).

Als grundlegende Arbeiten für die Auffassung des Insektenkopfes muß man die Arbeiten Pattens (1884), Viallanes (1887) und Wheelers (1889) bezeichnen. Sie untersuchten nämlich die Genesis und den anatomischen Bau des Gehirns verschiedener Insekten und fanden, daß das obere Schlundganglion aus drei Primärganglien besteht. (Dazu kommen nach Carrière (1890) und Heider (1889) die Eingeweideganglien.) Da ja zu jeder Neuromere ein Körperabschnitt gehört, so dürfte der primäre Kopfabschnitt aus drei Segmenten bestehen. Da Patten und Wheeler das Ganglion frontale aber zu den Gehirnganglien rechneten, wurde ihre Auffassung etwas verschieden. Hierauf komme ich jedoch unten zurück.

Außer dem primären Kopfabschnitt, über welchen die Meinungen, wie aus der Seite 442 gegebenen Übersicht hervorgeht, ziemlich verschieden sind, gehören, nach der übereinstimmenden Meinung der meisten Forscher [Heymons (1895, 1, 2; 1896; 1897, 1, 2, 5), Heider (1889), Weismann (1863), Wheeler (1889), Carrière (1890), Bürger (1897), Patten (1884), Janet (1899, 2) u. a.], drei Kiefersegmente, das Mandibularsegment, das erste Maxillarsegment und das zweite Maxillarsegment zur Bildung des Kopfes. Nur Bengtson (1897) und Folsom (1899, 1900) sind abweichender Meinung. Die Bengtsonsche Auffassung, welche sich auf Untersuchungen einer Dipterenlarve stützt, werde ich unten näher besprechen; über die Folsomsche kann ich mich leider nicht äußern, da meine Studien über die Apterygoten hierzu nicht ausreichen.

Nur zwei Forscher, Bengtson (1897) und Janet (1899, 2) ver-

[1] Zitiert nach Packard (1898).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

suchten es, den morphologischen Aufbau des Insektenkopfes anatomisch zu begründen.

Die Bengtssonsche Arbeit, welche eine Fülle von topographisch-anatomischen Tatsachen darbietet, bildet sozusagen das Verbindungsglied zwischen den älteren und den jüngeren Forschern über diese Fragen. Seine Arbeit ist nämlich auf äußere Merkmale basiert; er hat aber als Kriterien seiner Auffassungen in verschiedenen Fragen anatomische Verhältnisse verwendet. Da er aber der Anatomie des Kopfes allzu wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat, so kommt er oft zu Schlußfolgerungen, welche nicht zutreffend sind.

Nach Bengtson besteht der Kopf der *Phalacrocera*-Larve außer dem »primären Kopfabschnitt« aus folgenden vier Metameren in nachstehender Ordnung: dem Mandibularsegment, dem Endolabialsegment, dem Maxillarsegment und dem Ektolabialsegment.

In der Metameriefrage des ausgebildeten Insektenkopfes, über welche Packard (1898) sagt: ». . . . if we confine ourselves to the imago alone, it is impossibel to arrive at a solution of the problem,« tritt mit Janet (1899, 2) eine neue Epoche ein.

Die Janetsche Arbeit (1899, 2) bietet einen sehr beachtenswerten und originellen Versuch dar, die Metamerie des völlig entwickelten Insektenkopfes auf rein anatomischem Weg zu bestimmen. Er geht von der ohne Zweifel vollständig richtigen Voraussetzung aus, daß zu jeder Metamere, eine Neuromere, eine (paarige) Myomere und ein Extremitätenpaar gehöre. Nun bestimmt er die Grenzen jeder Metamere in der Weise, daß er an der Kopfkapsel die Ursprungsstellen der Muskeln einzeichnet. Hiernach umgrenzt er die Organe (Muskelursprungsflächen, Appendiculärorgane, Sinnesorgane), welche von ein und derselben Neuromere innerviert werden, mit einer Linie, welche offenbar der Grenzlinie der wirklichen Metamere nahe kommt. Ferner postuliert er mit Recht, daß jede Metamere ursprünglich ringförmig ist.

Auf diese hier skizzierte Weise bestimmt er die Zahl der Kopfmetamere von *Myrmica* und *Vespa* auf neun. Siehe die tabellarische Übersicht.

In der folgenden tabellarischen Übersicht (S. 442) habe ich die wichtigeren Angaben über die Segmentierung des Insektenkopfes zusammengestellt. Aus derselben geht hervor, daß die Frage über den segmentalen Aufbau des Insektenkopfes durchaus nicht gelöst ist, sondern noch die verschiedensten Auffassungen zuläßt.

Im vorliegenden Aufsatz habe ich mir die Aufgabe vorgelegt,

	Weismann (1863), Heymons (1895, 1, 2, 3 u. a.), Heider 1889)	Patten (1884)	Wheeler(1899), Carrière (1890), Carrière und Bürger (1897)	Viallanes (1887) (Holmgren, diese Arbeit)	Bengtson (1897)	Folsom (1899, 1900)	Janet (1899)
Primärer Kopfabschnitt	I. Oralsegment (Ocellarsegm.)	I. Gehirnsegm. (?) II. Oberlippensegment	I. Oberlippensegment II. Gehirnsegm.	I. Augensegm.	Primärer Kopfabschnitt (trägt Augen und Antennen)	I. Oralsegm.	I. Protostomodealsegment II. Deutostomodealsegment III. Tritostomodealsegment IV. Protocerebralsegment V. Deutocerebralsegment (Antennensegment) VI. Tritocerebralsegment (Postantennalsegment)
	II. Antennensegm.	III. Antennensegment	III. Antennensegment	II. Antennensegment		II. Antennensegment	
	III. Vorkiefersegm.	IV. Vorkiefersegment	IV. Vorkiefersegment	III. Oberlippensegment		III. Vorkiefersegment	
Sekundärer Kopfabschnitt	IV. Mandibularsegment	V. Mandibularsegment	V. Mandibularsegment	IV. Mandibularsegment	? Mandibularsegment ? Endolabialsegment	IV. Mandibularsegment V. Superlingualsegm.	VII. Protognathalsegment (Mandibularsegment)
	V. 1. Maxillarsegment	VI. 1. Maxillarsegment	VI. 1. Maxillarsegment	V. Maxillarsegment	? Maxillarsegm.	VI. 1. Maxillarsegment	VIII. Deutognathalsegment (1. Maxillarsegment)
	VI. 2. Maxillarsegment (Labialsegment)	VII. 2. Maxillarsegment	VII. 2. Maxillarsegment (Labialsegm.)	VI. Labialsegm.	? Ektolabialsegment	VII. 2. Maxillarsegment (Labialsegment)	IX. Tritognathalsegment (2. Maxillarsegment, Labialsegment)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von denselben Prinzipien wie JANET ausgehend, die Metamerengrenze an der Kopfkapsel der *Chironomus*-Larve zu bestimmen. Ebenso werde ich hier einige anatomische Fragen zur Behandlung aufnehmen. Daß meine Untersuchung bedeutend an prinzipiellem Wert verliert, nachdem die JANETsche Arbeit erschienen ist, ist klar. Obgleich die leitenden Prinzipien aber dieselben wie die JANETschen gewesen waren, stimmen die daraus hervorgegangenen Resultate doch nicht mit den JANETschen überein. Ich glaube deshalb, daß diese meine Untersuchung mir ein Recht zur Teilnahme an der Diskussion der morphologischen Natur des Insektenkopfes gewährt. Im einzelnen kann für ihre raison d'être die Tatsache sprechen, daß es über die Anatomie des Kopfes der Dipterenlarve keine eingehendere anatomische Untersuchung gibt. Denn die BENGTSONsche scheint schon von vornherein allzu unwahrscheinliche theoretische Begründungen vorzulegen, als daß man sie a priori für zuverlässig halten könnte. Ferner scheint es mir, als wäre diese meine Untersuchung ein notwendiger Ausgangspunkt für das Verständnis des Kopfbaues andrer Dipterenlarven, wie z. B. der mit reduziertem Kopf ausgerüsteten. Ehe man nämlich sich über die Reduktion ein Bild schaffen kann, muß man die Morphologie des wohlentwickelten Kopfes kennen, um aus einer solchen Kenntnis Vergleichungspunkte erhalten zu können.

Der Kopf der *Chironomus*-Larve hat als Gegenstand embryologischer Untersuchungen gedient. WEISMANN (1863) [und MIALL und HAMMOND (1900)] haben die Genese des Kopfes in verdienstvoller Weise behandelt. Ich kann diese Untersuchung somit gut als Kriterium meiner eignen gebrauchen.

Der äußere Bau des *Chironomus*-Kopfes wurde von BRAUER (1883), MEINERT (1886), MIALL et HAMMOND (1892, 1900) u. a. bearbeitet. Diesen Arbeiten entnehme ich, was ich für meinen Zweck brauche. Ebenso war mir die BENGTSONsche Untersuchung in vielen Fällen von nutzen.

Die oben citierten Arbeiten von MIALL und HAMMOND lieferten mir bei der ersten Orientierung meiner Schnitte, besonders betreffend die Lage der imaginalen Organe, gute Dienste. Dasselbe kann ich von der WEISMANNschen Untersuchung (1866) über die postembryonale Entwicklung der Dipterenlarve sagen.

Bei diesen Untersuchungen bediente ich mich hauptsächlich der Schnittmethode. Durch den *Chironomus*-Kopf wurden Schnittserien (von 6 μ Dicke) angefertigt, aus welchen die inneren Organe mittels der Projektionsmethode rekonstruiert wurden. Makroskopische Prä-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

paration habe ich nur seltener, so z. B. beim Studium der Schlundganglien, Nervenwurzeln usw., benutzt.

Äußere Beschreibung des Kopfes der Chironomuslarve.

Ehe wir zum eigentlichen Thema dieser Untersuchung übergehen, möchte es notwendig sein, eine äußere Beschreibung des *Chironomus*-Kopfes vorauszuschicken[1].

Der Kopf ist verhältnismäßig klein, von ovaler Form, nach hinten ein wenig ausgebreitet, in dorso-ventraler Richtung abgeplattet. Der dorsale hintere Rand streckt sich weiter nach hinten als der ventrale. Die Mitte der Dorsalfläche wird von einer schmalen dreieckigen Platte, dem Clypeus (Fig. 1, 18 *Clyp*), eingenommen, dessen Seitenränder nach hinten konvergieren, bis sie nahe am Hinterrande des Kopfes zusammenstoßen. Vorn strekt sich diese Platte zwischen den Antennen hervor, um vor diesen mit einer scharfen queren Kante zu enden. An den beiden Seiten des Clypeus wird der Kopf von einer über den Lateralteil desselben gebogenen Platte (»Ventralplatte«) gebildet, die dorsalwärts vom Clypeus und der Antennenbasis (Fig. 18 *ant.w*), ventralwärts von einer ziemlich breiten, stark chitinisierten Platte, Mentum (Fig. 5 *m*) und Submentum (Fig. 5 *Sm*), begrenzt ist. An den Seitenteilen des Kopfes sind vorn die zwei Paar Augen gelegen, das eine mehr oder weniger dorsal, das andre ein wenig lateral. Vor dem Clypeus liegt das Labrum (Oberlippe, Fig. 18 *Lab*), das nach der Ventralseite des Kopfes so umgebogen ist, daß der freie Rand mehr oder weniger nach hinten gerichtet ist. Dieser ist mit einer Anzahl Zähnchen bewaffnet. In der Mitte dieser ventralwärts gerichteten Fläche ist eine viereckige Partie, Epipharynx (Fig. 1, 18 *Ep*), welche von einer Chitinverdickung umgeben, mit paarig gelegenen Bürsten und Zähnen bewaffnet ist. Die Ventralseite des Kopfes ist von einer großen, vorn in der Quere zweigeteilten Platte, die apical mit einer Anzahl starker, schief nach vorn und oben gerichteter Chitinzähnchen oder Bürsten ausgerüstet ist, gebildet. Diese Platte repräsentiert, wie aus dem Untenstehenden hervorgehen wird, ein Mentum und ein Submentum.

Die Appendicularorgane des Larvenkopfes werden von den Antennen, den Mandibeln, den ersten Maxillen und den zweiten Maxillen (Endolabium) repräsentiert.

Die Antennen sind kurz, fünfgliedrig. Das Basalglied (Fig. 18

[1] Zum Vergleich verweise ich auf die Arbeiten von Miall u. Hammond (1900), Meinert (1886) usw.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ant.w) ist ziemlich breit. An der Seite desselben ist ein ringförmiges Organ gelegen, das von MEINERT (1886) und MIALL und HAMMOND (1900) als ein Sinnesorgan aufgefaßt ist. Die übrigen Antennenglieder sind kurz, schmal. Von der Spitze des Basalgliedes entspringt eine lange blattähnliche Borste.

Die Mandibeln sind ziemlich kräftig, an der Innenseite mit drei bis vier spitzen, groben Zähnchen versehen. Wenigstens bei älteren Larven sind diese Zähne ventralwärts gerichtet, um ihren mentalen und endolabialen Antagonisten zu begegnen.

Die ersten Maxillen sind ziemlich wohlentwickelt. Ihr Basalglied ist ein wenig bläschenförmig. Ihr innerer Rand ist in eine kegelförmige Partie ausgezogen, die einige Bürsten und ein blattähnliches Zähnchen trägt. Die Maxillarpalpe ist schwach kegelförmig, mit kurzen, apicalen Papillen.

Die zweiten Maxillen sind miteinander verschmolzen und bilden das »Endolabium« (Fig. 5 *end*) der Autoren, dessen Vorderrand mit ziemlich kräftigen Zähnchen oder Bürsten bewaffnet ist. Ihre Lage und Aussehen wird durch Taf. XXVIII, Fig. 10 der MIALL und HAMMONDschen Arbeit beleuchtet. Ich weise in bezug hierauf auf diese Tafel hin. Dorsal vom »Endolabium« ist eine wohlentwickelte Ausstülpung, die von MIALL und HAMMOND als »Lingua«, von BENGTSON (für *Phalacrocera*) als »Hypopharynx« (Fig. 5 *hyp*) bezeichnet ist. Zwischen diesem »Hypopharynx« und dem »Endolabium« münden die beiden Glandulae labii (Fig. 5 *gl.lab*).

Die Terminologie, die ich in dieser Beschreibung gebraucht habe, und die Auffassung von dem Bau des Insektenkopfes, auf welche diese Beschreibung sich stützt, stimmt nicht mit der Auffassung, welche WEISMANN (1863), MIALL und HAMMOND (1900), BRAUER (1883), MEINERT (1886), BENGTSON (1897) u. a. vorher vertreten haben, überein.

Der innere Bau des Chironomuskopfes.

Was bei einer anatomischen Untersuchung des Kopfes der *Chironomus*-Larve sich zuerst bemerkbar macht, ist die übrigens bei Dipterenlarven gewöhnliche Tatsache, daß das Zentralorgan des Nervensystems nicht seine Lage in der Kopfkapsel hat[1]. Es ist aus dieser ausgewandert und man findet es in dem ersten Thorakalsegment. BRAUER (1883) charakterisiert die Gruppe der Eucephalen, wozu er *Chironomus* rechnet, folgendermaßen: »Larven mit vollständig

[1] Vgl. MIALL und HAMMOND (1900, S. 30—31).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

differenziertem Kopf, welcher die ersten Ganglien und zuweilen Augen enthält« usw. Dies ist somit keine Diagnose, welche auf wenigstens alle *Chironomus*-Arten paßt.

Die Auswanderung des Cerebralganglions aus dem Kopf veranlaßt Brauer (l. c.), den Kopf der Dipterenlarven, wo solch eine Auswanderung vorkommt, als eine »Kieferkapsel« zu bezeichnen. Dem Brauerschen Beispiel folgt Bengtson. Diese Verfasser schreiben somit dem Kopf als notwendige Attribute darin eingeschlossene Ganglien zu. Daß diese Betrachtungsart nicht wissenschaftlich berechtigt ist, geht aus der Tatsache hervor, daß beispielsweise bei dem *Chironomus*-Embryo sowohl obere wie untere Schlundganglien in der »Kieferkapsel« liegen. Ich hebe dies hervor, weil ich es für gänzlich unwissenschaftlich halte, rein morphologische Begriffe mit physiologischen Benennungen zu beladen. Dies kann höchstens Verwirrung und Mißverständnis über den wahren morphologischen Wert hervorrufen, wie wir es betreffend »Epipharynx«, »Hypopharynx«, »Lingua« usw. finden. Ich bezeichne also den *Chironomus*-Kopf als einen vollständigen Kopf, obgleich die Schlundganglien daraus ausgewandert sind, denn die Kopfganglien gehören morphologisch zum Kopf, mögen sie im (Thorax oder im) »Kopf« liegen, oder nicht. Es ist nicht nur die äußere lineare Begrenzung, welche die Grenzen des Kopfes bildet, sondern es gibt auch eine innere, und die Begrenzung ist keine Linie, sondern eine krumme Fläche. Diese Fläche umfaßt natürlich auch die Schlundganglien.

Muskulatur des Chironomuskopfes.

Die Muskulatur des Dipterenkopfes ist nie gründlich studiert worden. Freilich teilt Bengtson (l. c.) einiges über diesen Gegenstand mit. Dies ist aber von morphologischem Gesichtspunkt aus so gut wie völlig unverwendbar, wenigstens für meine Zwecke. Er beschreibt nämlich nur die Anhaftstellen an den Appendicularorganen, ohne die Ursprungsstellen an der Kopfkapsel näher zu bestimmen. Ferner bringt er keine Angaben über die Innervation der Muskeln. Ich kann somit von den Bengtsonschen myologischen Beobachtungen nichts für meinen Zweck verwerten[1].

Die Muskelstudien, welche von Pantel und Wandollek in der

[1] Miall hat auch ein wenig über die Muskulatur des *Chironomus*-Kopfes mitgeteilt. Seine Angaben sind auch de facto richtig, nur einige der z. B. in Fig. 19 gezeichneten Muskeln sind nicht diejenigen, welche die Bezeichnungen angeben, Mandibularmuskeln, sondern es sind Labralmuskeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Literatur niedergelegt sind, kann ich auch nicht verwenden, da sie sich auf sehr stark umgewandelte Arten beziehen, die es ganz unmöglich machen, sichere Homologien aufzustellen. Auch hier vermißt man Angaben über die Innervation.

Labrale Muskeln.

Die Labralmuskeln sind zweierlei Art, nämlich solche, welche sowohl am Labrum und Clypeus entspringen als an diesen inserieren, und solche, welche nur am Labrum oder Clypeus entspringen, aber am Darmkanal inserieren.

Die ersteren sind: Musculus retractor labri medialis (Musculus adductor labri) (*m.r.l.m*), M. retractor labri lateralis (M. abductor labri) (*m.r.l.l*) und Musculi constrictores labri (*m.constr.lab*).

M. retractor labri medialis (Fig. 2, 5, 18; *m.r.l.m*) entspringt nahe der Mediallinie des Kopfes nahe der Mitte des Clypeus. Sein Ursprung ist kräftig und die Ursprungsfläche ist ziemlich lang, wenig breit. Der Muskel streckt sich vorwärts, ein wenig lateralwärts gerichtet und inseriert auf der Ventralseite des Labrum, nahe dessen Basis ein wenig lateral von der Mittellinie desselben.

M. retractor labri lateralis (Fig. 3, 18; *m.r.l.l*) ist ein langer gleich breiter, ziemlich kräftiger Muskel, der ein wenig hinter und lateralwärts von dem vorigen entspringt. Er inseriert lateral, nahe dem ventralen Vorderrand des Labrums.

Mm. constrictores labri (adductores epipharyngis) (Fig. 1, 5, 18; *m.constr.lab*) bestehen aus drei Paar kurzen, schwachen Muskeln, welche nahe am Vorderrand des Labrums nahe der Mittellinie so entspringen, daß ihre Ursprungsstellen in einer Reihe, parallel der Mittellinie des Labrums, liegen. Sie inserieren ebenso in einer Reihe auf den verdickten Seitenrändern des Epipharynx (Fig. 1, 5 *Ep*). Sie dienen zur Bewegung des eigentümlichen Zahnapparates, der hier vorhanden ist.

Die Muskeln des Nahrungskanals.

Die Muskeln des Darmes sind von zwei verschiedenen Arten, nämlich teils solche, welche dem Darm allein, teils solche, welche zugleich andern Teilen des Kopfes angehören.

Die ersteren sind die sog. Mm. circumcirculares (Fig. 5 *Drm*) pharyngis und oesophagi. Sie bilden eine einfache Ringmuskellage. Weiter gehört zu dieser Klasse von Muskeln der M. retractor tubae buccalis inferior (Fig. 4, 5 *m.r.t.b.i*). Dieser paarige äußerst schwache

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Muskel entspringt von dem ventralen Teil der Tuba buccalis und streckt sich der Ventralseite des Nahrungsrohres entlang nach hinten in den Thorax hinein. Dieser Muskel bildet die ganze Längsmuskulatur des stomodäalen Teils des Nahrungskanals.

Zu den Muskeln des Nahrungskanals gehören ferner folgende vom Clypeus entspringende Muskeln: M. retractor tubae buccalis superior (Fig. 2, 3, 5, 18 *m.r.t.b.s*) und Mm. dilatatores pharyngis I, II, III, IV und V (Fig. 2, 5, 18 *m.d.ph*).

M. retractor tubae buccalis superior ist ein sehr kräftiger, paariger Muskel, der mit ovaler, nahe der Medianebene gelegener Ursprungsfläche, unmittelbar (obschon der Mittellinie mehr genähert) hinter dem M. retractor labri lateralis entspringt. Er verläuft, sich stark verjüngend, nach vorn ventral- und ein wenig lateralwärts, um an der Grenze zwischen Tuba buccalis und Pharynx zu inserieren.

Die Mm. dilatatores pharyngis sind drei Paar gleich breite, schwache Muskeln, welche vom Clypeus entspringend in ventraler, etwas apicaler Richtung verlaufen, um auf der Dorsalseite des Pharynx zu inserieren.

M. dilatator pharyngis I entspringt nahe der Mittellinie des Kopfes kurz vor dem M. retractor labri lateralis und inseriert medial an der Grenze zwischen Tuba buccalis und pharynx.

M. dilatator pharyngis II entspringt unmittelbar hinter, aber etwas lateralwärts vom vorigen und inseriert in der Nähe, aber etwas lateral von demselben.

M. dilatator pharyngis III entspringt etwas medianwärts vor und in derselben Transversalebene wie der M. retractor tubae buccalis superior. Er verläuft lateralwärts nach vorn und inseriert nahe der Mitte des Pharynx.

M. dilatator pharyngis IV entspringt ziemlich nahe hinter dem M. retractor tubae buccalis, beinahe median und streckt sich ventralwärts und etwas vorwärts, um mit zwei Partien an dem hinteren Teil des Pharynx zu inserieren.

M. dilatator pharyngis V entspringt vom Hinterrande des Clypeus und inseriert bald hinter dem vorigen.

Die Mm. dilatatores können bei verschiedenen Individuen ziemlich stark variieren.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß sowohl die Labral- (ausgenommen die Mm. constrictores labri) wie die Ösophagealmuskulatur auf dem Clypeus ihren Ursprung haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Muskulatur der Antennen.

Es gibt zwei Paar Antennenmuskeln, nämlich M. abductor antennae und M. adductor antennae. (Bei *Phalacrocera* soll die Antennenmuskulatur nach BENGTSON fehlen[?]).

M. abductor antennae (Fig. 18 *m.abd.ant*) ist ein ziemlich kräftiger Muskel, der mit drei Köpfen: Caput I, II und III lateralseits der Clypealnaht seinen Ursprung hat. M. abd. ant. Caput III, ist der kräftigste und entspringt hinter den beiden übrigen ungefähr in derselben Höhe wie M. retractor labri lateralis, aber lateralwärts von dessen Ursprungsstelle. Caput II entspringt nahe vor dem Caput III, etwas medialwärts davon. Caput I nimmt seinen Ursprung vor- und medialwärts von Caput II. Caput II und III vereinen sich bald miteinander, um sogleich mit dem Caput I zusammenzufließen. Der so gebildete einheitliche Muskelteil inseriert lateralwärts an dem Basalteil der Antenne.

M. adductor antennae entspringt von dem vordersten lateroventralen Teil der Tuba buccalis mit drei äußerst schwachen Köpfen, welche sich bald zu einem schwachen Muskel vereinen, der sich in dorsaler Richtung gegen die Antennenbasis streckt, um dort an deren Medialseite zu inserieren.

Die Mandibularmuskulatur.

Die Muskulatur der Mandibeln ist die kräftigste des ganzen Kopfes, was ja mit ihrer wichtigen Funktion im Dienst der Nahrungsaufnahme und Ortsbewegung nahe zusammenhängt. Sie besteht aus zwei Paar kräftigen zusammengesetzten Muskeln: ein Paar Adductoren (Fig. 2, 3, 4, 18 *m.ad.mand*) und ein Paar Abductoren (Fig. 2, 3 *m.abd.mand*) (oder richtiger für *Chironomus*, wo die Kiefer in senkrechter Richtung sich bewegen, ein Paar Depressoren und ein Paar Levatoren).

M. adductor (depressor) mandibulae ist der kräftigste dieser zwei starken Muskeln. Er entspringt mit vier Köpfen, dem Caput I, II, III und IV, von dem hinteren Teil der dorsolateralen, lateralen und ventrolateralen Seite des Kopfes, auf der Dorsalseite lateralwärts vom Clypeus, auf der Ventralseite lateralwärts vom Submentum. Caput I, III und IV entspringen ganz nahe dem Hinterrand des Kopfes. Caput I, das das kräftigste ist, hat seine Ursprungsstätte dorsalwärts in unmittelbarer Nachbarschaft des Hinterrandes des Kopfes nahe dem Lateralrand des Clypeus. Seine Ursprungsfläche ist groß, in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Länge ausgezogen, sowohl in dem vorderen wie im hinteren Teil zugespitzt. Die Längsrichtung des so gebildeten umgrenzten Teils der Kopfkapsel ist ein wenig schief zur Längsachse des Tieres, so daß der hinterste Teil desselben der Medianlinie mehr genähert ist, als der vorderste. Caput III entspringt lateral vom Hinterrande des Kopfes und besitzt eine dreieckige Ursprungsfläche. Es ist dem vorigen an Größe bedeutend unterlegen. Caput IV entspringt vom Hinterrand des Kopfes. Die Ursprungsfläche ist dreieckig. Dieser Muskelkopf ist ebenso kräftig wie Caput III. Caput II beginnt lateralwärts vom Caput I in derselben Höhe wie die Mitte seiner Ursprungsfläche, ein wenig medialwärts und vorwärts vom Caput III. Die Ursprungsfläche dieses Muskelkopfes liegt somit vor dem Hinterrand des Kopfes auf dessen dorsolateraler Seite.

Diese vier Köpfe des M. adductor mandibulae vereinen sich miteinander und inserieren mit einer chitinösen Sehne an der ventromedialen Seite der Mandibel[1].

M. abductor mandibulae entspringt mit drei Köpfen, Caput I, II und III, vor den Adductoren, von den dorsalen und dorsolateralen Teilen des Kopfes. Caput I hat seinen Ursprung unmittelbar vor dem Caput I des M. adductor mand. Es ist ein relativ schwacher Muskel. Caput II, jedenfalls ziemlich schwach, entspringt ein wenig vor dem Caput II des Adductors. Caput III, der kräftigste der Abductorenköpfe, entspringt vor und ein wenig lateralwärts von demselben Adductorenkopf. Diese drei Köpfe vereinen sich, nachdem sie sich ziemlich schnell verjüngt haben, in einer Sehne, die neben dem dorsolateralen Rand der Mandibel inseriert.

Die Muskulatur der Maxillen.

Obgleich die Maxillen ziemlich wohl entwickelt sind, ist ihre Muskulatur doch äußerst schwach. Dies beruht gewiß darauf, daß sie ihre Funktion als Kiefer in eigentlichem Sinne längst eingebüßt haben. Nunmehr sind sie wohl als Träger von Sinnesorganen der einen oder andern Art aufzufassen und brauchen als solche keine größere Beweglichkeit zu besitzen.

---

[1] Die näheren Beziehungen zwischen den Muskeln und den durch sie bewegten Organen zu bestimmen, fand ich vollständig unnütz, da es nur aus vergleichend-anatomischer Hinsicht Interesse beanspruchen kann. Es können aber jetzt keine vergleichenden Gesichtspunkte herausgefunden werden, da es in der Literatur kein Vergleichsmaterial gibt. Ich lasse deshalb alle Vergleiche beiseite, bis solche wirklich durch gesammeltes Material möglich werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Muskulatur beschränkt sich auf einen Musculus adductor maxillae (Fig. 2, 4, 18 *m.add.max*), der mit zwei schwachen Köpfen ventrolateral bald hinter der Mitte des Kopfes ungefähr in derselben Höhe wie M. abductor mand. Caput I entspringt. Er inseriert an der medialen Seite der Basis der Maxille.

Ein Abductor maxillae ist nicht vorhanden.

Die Muskulatur des Labiums (Endolabiums).

Die Muskulatur des Endolabiums und Hypopharynx wird hier im Zusammenhang behandelt werden, weil diese Organe, samt Mentum und Submentum, eine morphologische Einheit, das Labium, bilden.

Die Muskeln des Endolabiums werden durch ein Paar Mm. adductores endolabii (Fig. 2, 3, 4, 18 *m.add.end*) repräsentiert, welche an dem lateralen Teil des Submentums in der nächsten Nachbarschaft des Hinterrandes des Kopfes entspringen. Es sind verhältnismäßig kräftige Muskeln, die nahe dem ventralen hinteren Rand des Endolabiums inserieren. Als Abductor dient wohl ein Muskel, M. endolabii-hypopharyngis (Fig. 5 *m.e.h*), der von der dorsalen Fläche des Hypopharynx entspringt und sich schief nach hinten, nach dem Dorsalrand des Endolabium, streckt, wo er nahe der Mündung der Glandula labii inseriert.

Mentum (Fig. 5 *m*) und Submentum (Fig. 5 *Sm*) entbehren völlig eigner Muskulatur.

Die Sinnesorgane des Kopfes.

In diesem Abschnitte ist es nicht meine Meinung, eine erschöpfende Analyse der verschiedenen Sinnesorgane, welche ihren Sitz auf dem Kopfe der *Chironomus*-Larve haben, zu geben. Ich zähle dieselben nur mit Angabe ihrer Lage auf.

1. Frontale Sinnesorgane.

Zu dieser Kategorie der Sinnesorgane gehören zwei Paar Augen und ein Paar große Organe schwer begreiflicher Natur (Fig. 18 *Org.fr*). Die Augen sind eigentümliche, mehrlinsige Punktaugen (Fig. 18 *v.P, h.P*)[1], welche gänzlich unter der Hypodermis liegen und in vielen Beziehungen an die Augen des *Peripatus* erinnern. Da ihr feinerer Bau hier nicht näher interessiert, übergehe ich ihn bis auf weiteres.

[1] Über diese Augen sagt Miall und Hammond (1900, S. 27): »The lateral (epicranial) plates bear two pairs of rudimentary eyes (which are mere pigment-spots without lenses). . .«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sie liegen ziemlich weit nach vorn auf dem Kopfe, hinter und an der Seite der Antennenbasis. Das mediale Auge, welches unbedeutend vor dem lateralen liegt, ist diesem ein wenig an Größe unterlegen.

Hinter diesen Augen und in demselben Sagittalplan, nahe der Mitte des Kopfes liegen auf jeder Seite der Medianlinie die oben erwähnten eigentümlichen Sinnesorgane, denen ich unten einen eignen Abschnitt widmen will.

2. Labrale Sinnesorgane.

Diese werden durch gewöhnliche, auf dem Epipharynx gelegene Sinnesbürsten repräsentiert.

3. Antennale Sinnesorgane.

Diese liegen auf den Antennen und sind zweierlei Art: 1) ein eigentümliches, kreisrundes, auf dem längsten Antennenglied gelegenes, von Meinert (1866) als Gehörorgan aufgefaßtes Sinnesorgan, und 2) die für Antennen gewöhnliche Sinnesbürste.

4. Mandibulare Sinnesorgane.

In den Mandibeln gibt es zahlreiche Nervenendigungen, welche jedoch nicht an Sinnesbürsten gebunden sind.

5. Maxillare Sinnesorgane.

An den kurzen Maxillarpalpen befinden sich zahlreiche Sinnesbürsten.

6. Labiale Sinnesorgane.

An dem Vorderrande des Endolabiums sind zahlreiche Sinnesbürsten und Nervenendigungen. Das Mentum ist durch zahlreiche Nervenendungen charakterisiert. Das Submentum scheint gar keine Sinnesorgane zu besitzen, falls die zwei langen Borsten, welche an dem Submentum gelegen sind, nicht etwa mit einem Nervenapparate verbunden sind.

Der Nahrungskanal und die Glandula labii.

Aus Untersuchungen von Ganin (1874), Witlaczil (1884), Voeltzkow (1889, 1, 2), Graber (1889, 1890), Carrière (1890), Carrière und Bürger (1897), Heymons (1894, 95, 2) u. a. ergibt sich für die Pterygoten, daß der Nahrungskanal aus einer vorderen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Stomodäum) und einer hinteren Einstülpung (Proktodäum) hervorgegangen ist, welche sich im Laufe der Entwicklung miteinander verlöten, um den ganzen Nahrungskanal zu bilden. Dieser ist somit vollständig ektodermal[1]. Immerhin kann man im Stomodäum drei Abschnitte unterscheiden, welche im Kopf topographisch gesondert sind, nämlich: Tuba buccalis, Pharynx und Ösophagus. Ich mache jedoch darauf aufmerksam, daß die Grenzen zwischen diesen Organen bis auf weiteres nicht als strukturelle Grenzen zu betrachten sind, sondern nur postulierte morphologische sein können. Das Verhalten der Darmmuskulatur scheint freilich die Grenzen ungefähr, aber nicht genau angeben zu können.

Die Tuba buccalis bildet den Eingang des Darmkanals. Sie ist ziemlich kurz, steigt dorsalwärts auf und ist von dem Pharynx durch eine Chitinverdickung abgegrenzt.

Der Pharynx ist bedeutend länger als die Tuba buccalis. Er verläuft in der Längsrichtung des Kopfes. An den dorsalen und lateralen Wänden des Pharynx inserieren, wie oben gesagt, einige dem Clypeus entspringende Muskeln. Die Ringmuskellage des Pharynx schließt ihn in einer ziemlich weiten Röhre ein, so daß ein Zwischenraum zwischen dem Pharynxepithel und seinen Ringmuskeln entsteht. Dieser Zwischenraum ist von zahlreichen zerstreuten Muskelfäden durchsetzt, welche sich von der Ringmuskellage abspalten, um sich an der Pharynxintima zu befestigen.

Der Ösophagus ist eine gleich weite Röhre, welche gerade nach hinten verläuft, um im Thorax von dem Schlundringe eingeschlossen zu werden. Er ist von einer dicht anliegenden Ringmuskellage umgeben.

Die Glandula labii (Figg. 2, 3, 5, 9—17 *gl.lab*) ist eine große paarige, wohl entwickelte Drüse, die im Thorax hinter den Ösophagealganglien liegt. Ihre Ausführungsgänge verlaufen parallel nach vorn, um mit einem kurzen gemeinsamen Kanal in der Falte zwischen Endolabium und Hypopharynx zu münden.

Das Nervensystem.

Wie oben hervorgehoben, liegen die Schlundganglien im Prothorax. Die Verlagerung der Ganglien hat zur Folge gehabt, daß die von ihnen stammenden Kopfnerven in die Länge ausgezogen worden sind. Daß diese Verhältnisse als sekundäre zu betrachten

[1] Vgl. Carrière und Bürger (1897, S. 362).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind, ist unzweifelhaft. Ebenso ist nicht zu bezweifeln, daß solch eine Verlagerung bei verschiedenen Insekten ganz unabhängig hat vor sich gehen können[1], und daß also dieser Charakter keine hervorragende phylogenetische Bedeutung haben kann. Die Lage des Gehirns kann somit nicht als systematisches Moment verwendet werden.

Die Schlundganglien (Figg. 7, 8) sind durch breite kurze Kommissuren miteinander verbunden. Das obere Schlundganglion ist in der Längsrichtung des Körpers zusammengedrängt und wölbt sich folglich in der Querrichtung des Körpers herauf. Es besteht aus zwei Hauptloben, welche vorn durch eine ziemlich enge Brücke miteinander in Verbindung stehen. Diese Loben sind von oben gesehen elliptisch. Ihre Längsachsen divergieren nach hinten, so daß ihre Hinterränder weit voneinander entfernt sind. Das untere Ganglion ist breit, oben ziemlich flach, unten aber gewölbt. Es ist vorn ziemlich tief ausgerandet, sogar zweigeteilt und ist von oben gesehen größtenteils vom oberen Schlundganglion bedeckt. Siehe übrigens die Figg. 7 und 8.

Oberes Schlundganglion.

Die äußere Form dieses Ganglions wird aus den Figuren ohne weiteres klar. Ich will hier nur auf die Auswölbung aufmerksam machen, welche nach hinten lateral vorhanden ist und ein Ganglion opticum repräsentiert, von wo ein kräftiger Nervus opticus ausgeht. Von diesem Nervus opticus (Fig. 4, 9, 12, 13, 7, 8 *n.opt*), welcher die Sehorgane, sowohl die imaginalen als die larvalen, versieht, erwähne ich drei Hauptzweige, welche sich im vorderen Teil des Kopfes vom Hauptstamm abzweigen, und von denen sich zwei nach den zwei Punktaugen, der dritte nach dem Frontalorgan begeben.

Basal nahe am Vorderrand des oberen Schlundganglions entspringt jederseits ein kräftiger Nervus antennarum (Figg. 4, 7, 8, 10, 11 *n.ant*), der die imaginale Antennenanlage wie die Larvalantenne innerviert. Bedeutendere Zweige sind nicht zu bemerken. Als dem oberen Schlundganglion angehörend ist ferner der Labrofrontalnerv, Nervus labro-frontalis (Figg. 4, 7, 8, 9—11 *n.lf*) zu notieren. Dieser ist sehr kräftig, verläuft vorwärts seitlich vom Darmtractus

[1] Dies geht auch daraus hervor, daß z. B. bei einigen *Chironomus*-Larven die Schlundganglien im Kopfe, bei andern aber im Thorax liegen. Außerdem liegen die Kopfganglien der Dipterenlarven mit rückgebildetem Kopfe im Thorax. Niemand wird wohl aber diese von den Chironomiden-Larven mit thorakalen Ganglien phylogenetisch ableiten wollen?!

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und sendet einen kräftigen Zweig, N. frontalis, zum Ganglion frontale, während ein andrer Zweig die Labialmuskeln, N. labialis, innerviert.

Vom Vorderrande des unteren Schlundganglions geht ein sehr kräftiger Nervus mandibulo-maxillaris (Figg. 4, 7, 8, 9—11 *n.md.mx*) aus, der mit einem langen kräftigen Proximalteil sich in den Kopf streckt, um sich auf der Höhe des Musculus adductor maxillae in zwei Äste zu verzweigen, von denen der eine, N. mandibularis, die Mandibelmuskeln innerviert, während der andre zu den Maxillenmuskeln und zu den Sinnesborsten der Maxille sich begibt. N. mandibulo-maxillaris entspringt aus zwei verschiedenen Stammganglien des unteren Schlundganglions, nämlich dem Ganglion mandibulare und maxillare, und repräsentiert somit die beiden Nn. mandibularis (Fig. 4 *n.md*) und maxillaris (Fig. 4 *n.mx*).

Unweit hinter der Austrittstelle des vorigen Nerven am hinteren Schlundganglion entspringt der ziemlich schwache Nervus labialis (Figg. 7, 8, 9—12 *n.l*), der sich nach vorn begibt, um die Labialmuskulatur und Sinnesorgane zu innervieren.

Wir finden also, daß *Chironomus* sich nicht wie Insekten im allgemeinen verhält, indem die Nn. frontalis und labralis wie mandibularis und maxillaris nicht frei aus den Schlundganglien entspringen. Daß dies Verhältnis auf eine sekundäre Abänderung zurückzuführen ist, scheint mir unzweifelhaft zu sein.

Aus den Untersuchungen von Viallanes (1887) geht hervor, daß das obere Schlundganglion aus drei primären Stammganglien besteht, Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum. Diese drei Stammganglien kann ich auch bei der *Chironomus*-Larve unterscheiden. Das Tritocerebrum ist aber sehr unbedeutend und liegt an der Schlundkommissur.

Janet (1899, 1, 2) ist der Ansicht, daß Nervus labralis und frontalis bei *Myrmica* und *Vespa* aus dem Protocerebrum ihren Ursprung nehmen. Bei der *Sialis*-Larve, wo diese Verhältnisse am deutlichsten ausgebildet sind (siehe die Fig. 6), gehen diese Nerven unstreitig aus dem Tritocerebrum hervor, ebenso bei der *Chironomus*-Larve, wo die Verhältnisse allerdings nicht so klar liegen, wie bei *Sialis*. Viallanes (1887) hat für *Oedipoda coerulescens* und *Caloptenus italicus* dasselbe festgestellt. Die embryologischen Untersuchungen von Carrière und Bürger (1897) und Heider sagen nichts von einer protocerebralen Verbindung.

Janet (1899, S. 299) fertigt diese Frage folgendermaßen ab: »6. Les connectifs du ganglion frontal c. 3 etc. (pl. III, fig. 1 *Conn.g.fr*).

Cette interprétation suppose que les connectifs qui relient les

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganglions frontaux au cerveau aboutissent à la portion de cet organe qui est, morphologiquement, la plus antérieure, c'est-à-dire au protocérébron. Ces connectifs semblent, il est vrai, sortir de la partie inférieure du trito-cérébron, mais je crois que, en réalité, leur origine réelle se trouve dans le protocérébron et que, jusqu'au point où on les voit devenir libres, ils suivent la commissure primitive du protocérébron, commissure qui va prendre part à la formation de la commissure transverse sous-œsophagienne.«

Dieses Zitat ist alles, was JANET über diese grundwichtige Frage anzuführen hat. Es scheint mir, als wäre dies eine der wichtigsten Grundsäulen seines Gebäudes, und deshalb eine Frage, welche die genaueste Behandlung verdiente. Bis JANET die Belege für seine Auffassung vorlegt, muß man sie als unbegründet auffassen.

Bei der Larve der *Phalacrocera* findet BENGTSON (l. c.), daß das untere Schlundganglion aus vier verschiedenen Ganglien bestehe, nämlich dem Ganglion mandibulare, endolabiale, maxillare und labiale in eben genannter Ordnung.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Privatdozenten BENGTSON, der mir das erforderliche Material überließ, wofür ich ihm hier meinen besten Dank abstatte, wurde ich in die Lage versetzt, seine Angaben einer genauen Prüfung zu unterziehen.

Hierbei zeigte es sich, daß ein Nervus endolabii nebst Endolabialganglion der *Phalacrocera* ganz fehlt. Was von ihm als N. endolabii aufgefaßt wurde, scheint mir ein sehr schwaches Muskelfädchen gewesen zu sein (M. retractor tubae buccalis inferior). Wenigstens ist dieser dünne Muskel das einzige, was in der Region des von ihm abgebildeten Nerven mit einem Nerven verwechselt werden kann. Die dorsalen Auswölbungen des unteren Schlundganglions, welche er als einen Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus vier Primärganglien auffaßt, sind von der Segmentierung des unteren Schlundganglions ganz unabhängig und beruhen (vielleicht) auf anderen Ursachen, z. B. auf der Behandlung des Objekts. Im übrigen sind seine Angaben über das untere Schlundganglion vollständig korrekt.

Im folgenden werde ich die Schlußfolgerungen, welche BENGTSON auf seine Angaben basiert, näher besprechen.

Das Darmnervensystem.

Das Darmnervensystem besteht aus:

1) dem Ganglion frontale (Figg. 2, 5 *g.fr*), das Nerven an die Tuba buccalis und den Epipharynx abgibt. Das Ganglion frontale ist ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ziemlich großes, auf Längsschnitten dreieckiges Gebilde, welches die Ganglienkerne in seinem dorsalen Teil enthält. Wie oben schon hervorgehoben, steht das Ganglion frontale durch den Frontal- resp. Labrofrontalnerven mit dem Tritocerebrum des oberen Schlundganglions in Verbindung.

2) Dem Nervus recurrens (Figg. 3, 4, 5, 9—11 *n.rec*), welcher an der hinteren ventralen Ecke des Ganglion frontale entsteht, sich nach hinten streckt und dorsal vom Darmtractus verläuft. Er liegt anfangs in der Lichtung des Dorsalgefäßes, geht aber, kurz bevor er den Schlundring erreicht, in die ventrale Wand des Dorsalgefäßes (*v.d*) über, um in dieser gelagert in den Schlundring einzutreten.

3) Dem Ganglion oesophagi (Figg. 12, 13 *g.oe*), welches als eine kleine spindelförmige gangliöse Anschwellung des Nervus recurrens in der Höhe des Schlundrings sich bemerkbar macht. Dies Ganglion liegt, wie die hinteren Partien des Nervus recurrens, in der Herzwand.

4) Zwei groben Nervi ventriculares (Figg. 14—17 *n.ventr*), welche von dem hinteren Teil des Ganglion oesophagi ausgehen und sich, unter Abgabe einiger Zweigchen, nach hinten begeben.

5) Dem paarigen Ganglion ventriculare (Magenknoten, Ganglion préstomacal, Ganglion de gésier usw.), welche an den Nn. ventriculares gelegen sind. Im Verhältnis zum Darmtractus ist ihre Lage lateral des Darmes ein wenig vor dem Proventriculus, zu dem von diesen Ganglien Nerven abgehen. Diese Ganglien sind ziemlich wohlentwickelt spindelförmig.

Wie aus dem obigen hervorgeht, verhält sich *Chironomus* bezüglich des Schlundnervensystems wie die meisten andern Insekten.

Miall und Hammond (1900) bilden das Schlundnervensystem der *Chironomus*-Larve ab. Diese Abbildung ist ganz unrichtig. Ihre »dorsal vessel ganglia« sind die Ganglia ventricularia und stehen mit dem Ganglion oesophagi, das übrigens von Miall und Hammond übersehen wurde, in Verbindung. Die »paired ganglia«, welche sie an den Nervi ventriculares liegen lassen, sind die Corpora allata und haben nichts mit dem Nervensystem zu tun.

Corpora allata.

Die Corpora allata (Fig. 17 *c.al*) der *Chironomus*-Larve sind zwei breit ellipsoidische Körper, welche, dem Darmtractus ziemlich dicht anliegend, ein wenig hinter dem Schlundringe ungefähr mitten zwischen dem Ganglion oesophagi und ventriculare liegen. Die Corpora allata sind ganz unabhängig vom Schlundnervensystem. Hingegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

steht jedes Corpus allatum mit einem Trachealzweig (Fig. 17 *Tr*) in Verbindung. Der Nervus ventricularis schmiegt sich dem Corpus allatum nahe an, jedoch, wie es scheint, ohne es zu innervieren. Der Nervus ventricularis wird an der Berührungsfläche ganglionär, ohne jedoch ein ausgesprochenes Ganglion zu bilden.

Der feinere Bau des Corpus allatum ist sehr bemerkenswert. Dasselbe besteht 1) aus einer dünnsten Peritonealbekleidung, 2) aus einer Lage beinahe kubischer großkerniger Zellen, welche das Lumen des Bläschens auskleiden. Diese Zellen sind wahre sezernierende Drüsenzellen, welche mehr oder weniger mit Exkrettropfen gefüllt sind. Im Lumen des Bläschens gibt es solche Tropfen in ziemlich großer Menge. Infolgedessen muß ich den Corpora allata eine sezernierende resp. exkretorische Tätigkeit beilegen. Aber die Bauverhältnisse und Lagebeziehungen der fraglichen Organe sind derartige, daß man die Art der Tätigkeit anatomisch nicht bestimmen kann. In dieser Hinsicht sind mir die Corpora allata ebenso problematisch geblieben, wie sie es den übrigen Autoren gewesen sind, welche versucht haben, sich über die Natur der Corpora allata eine Vorstellung zu machen. Der Nachweis der Drüsennatur der Organe scheint mir jedoch die Frage ihrer Lösung einen wesentlichen Schritt näher gefördert zu haben. Ich will hier bemerken, daß mir die nähere Begründung der Funktion der Organe nicht so überaus schwierig erscheint. Ich stelle mir nämlich vor, daß man durch vitale Einspritzungen von Farbstofflösungen, vielleicht Exkretionsvorgänge in den Corpora allata wird studieren können. Leider bin ich augenblicklich nicht imstande, eine solche Untersuchung vorzunehmen; ich muß eine solche auf eine künftige Gelegenheit verschieben.

Die Corpora allata wurden von Brandt (1835), Leydig (1864), Pavlova (1895) und Packard (1898, S. 230) als paarige Ganglien des Schlundnervensystems aufgefaßt, während Meinert (1860), Forel (1814), Janet (1894, 98, 99, 1), Heymons (1897a, 99)[1] und Bürger und Carrière (1897) sie als nicht dem Nervensystem angehörende Gebilde auffassen.

Ihre Genesis wurde von Heymons (1895, 2) und Carrière und Bürger (1897) studiert. Die Resultate stimmen ganz miteinander überein. Sie haben konstatiert, daß sie an der Grenze zwischen den

[1] Heymons (1895, 2) spricht diese Corpora allata als Ganglien an, betont jedoch, daß sie von einem andern Bau wie die andern Ganglien sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mandibular- und den Maxillarmetameren aus einer ektodermalen Zellwucherung entstehen. Die Zellen wuchern nach innen und verlieren bald ihren hypodermalen Zusammenhang. Der so gebildete Epithelkörper wandert nach hinten und lagert sich endlich hinter den Schlundganglien als anfangs solider, später ausgehöhlter Körper. Nach Heymons (1899) bildet sich in diesem Körper bei Phasmiden Chitin.

Janet (1899, 1) sucht die Corpora allata morphologisch als die Reste einer Furca mandibularis zu begründen. Während die Furca maxillaris sich als Stützorgan der Muskeln zur Tentorialpartie ausbildet, blieb die Furca mandibularis ganz frei als rudimentäres Organ stehen. Den von Heymons gebrachten Nachweis von Chitin in den Corpora allata bei Phasmiden verwendet Janet als Stütze seiner Meinung, ebenso die gleichartige Entwicklung des Tentoriums und der Corpora allata. Meinesteils finde ich die Janetschen Auseinandersetzungen sehr geistvoll, muß aber bemerken, daß sie nicht als hinreichend begründet anzusehen sind.

Die Funktion der Corpora allata ist den Forschern, welche diese Organe studiert haben, problematisch. Nur Janet (1899) hat versucht, sie als Bildungsstätte der cephalen Tracheen anzusprechen. Für eine solche Auffassung spricht meiner Meinung nach ihre Verbindung mit Tracheen. In ihrem anatomischen Aufbau findet sich aber nichts, was eine solche Auffassung stützen kann. In einem Organ, aus welchem Trachealzellen produziert werden, müssen lebhafte Zellteilungen vorhanden sein; solche gibt es hier aber gar nicht. Mehr aber als eine theoretische Begründung zum Vorteil oder Nachteil der einen oder andern Auffassung scheint mir die Drüsennatur der Corpora allata auszusagen.

Die Gebiete der Innervation.

Am Protocerebrum werden folgende Teile innerviert:
durch N. opticus:
die beiden Paar Punktaugen und das Frontalorgan, sowie die Imaginalorgane der Facettenaugen.
Am Deutocerebrum werden innerviert:
durch N. antennarum:
die beiden Antennen nebst Sinnesorganen, Muskulatur und Imaginalanlagen.
Am Tritocerebrum werden innerviert:
durch N. frontalis der Labro-Frontalnerv:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Schlundnervensystem mit Nerven: Ganglion frontale, oesophagi, ventriculare,
der stomodäale Teil des Darmtractus und die Sinnesorgane des Epipharynx,
durch N. labri der Labro-Frontalnerv:
die Muskulatur des Labrum.
Am Ganglion mandibulare werden innerviert:
durch N. mandibulare der Mandibulo-Maxillarnerv:
die Mandibeln nebst Sinnesorganen und Muskulatur.
Am Ganglion maxillare werden innerviert:
durch N. maxillare der Mandibulo-Maxillarnerv:
die Maxillen nebst Sinnesorganen und Muskulatur.
Am Ganglion labii werden innerviert:
durch N. labii:
das »Endolabium« nebst Sinnesorganen und Muskulatur,
der »Hypopharynx«,
das Mentum
und die Glandula labii (?). (Ob wirklich die ganze Drüse durch N. labii innerviert ist, ist fraglich.)

Die Metamerie des Kopfes (Fig. 18)[1].

Auf das Vorhergehende gestützt, können wir nun leicht sowohl die inneren, wie die äußeren Grenzen der im Kopf integrierenden Metameren bestimmen. Ehe ich aber zu diesem Versuch übergehe, will ich kurz die hier maßgebenden Prinzipien rekapitulieren.

Zu jedem Metamer gehören wenigstens ein Neuromer und ein Myomer. Alle Organe, welche aus demselben Neuromer innerviert werden, gehören zu dem entsprechenden Metamer. Die Partie der Hypodermis (oder des Nahrungskanals), an welcher ein Organ befestigt ist, das von einem gewissen Neuromer innerviert wird, gehört zum Metamer dieses Neuromers.

Der Kopf der Insekten war ursprünglich aus einander gleichwertigen Metameren zusammengesetzt, welche in sich ein Ganglion einschlossen, und welche von einem Abschnitt des Nahrungskanals durchbohrt wurden. Also muß man in jedem Metamer einen subösophagealen und einen supraösophagealen Teil unterscheiden können. Jeder Körperring muß somit ringförmig die Mundöffnung umfassen.

[1] Ich weise für das Verständnis der Metamerieeinteilung auf die Fig. 18 und die derselben gegebenen Bezeichnungen hin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nach diesen Auseinandersetzungen ist es leicht, mit Stütze aus dem vorigen Kapitel die Begründung der Metamerie des *Chironomus*-(und Insekten-)Kopfes vorzunehmen.

1. Metamer. Augenmetamer.

Zum ersten Metamer gehören:

Neuromer: Protocerebrum mit Nervus opticus.

Myomer: Fehlt.

Übrige Organe: Die Punktaugen Fig. 18 (*v.P*, *h.P*) und das Frontalorgan (*Org.fr.*).

Infolgedessen rechne ich vom Kopfintegument bis zum ersten Metamer: Eine ziemlich ausgedehnte Integumentpartie lateral vom Clypeus, welche die Augen und das Frontalorgan enthält. Ferner postuliere ich für dieses Metamer ein hypothetisches Integumentstreifchen, das unter der Antennenwurzel sich nach vorn gegen die von derselben umfaßte Mundöffnung streckt.

Unter den Untersuchern, welche die morphologische Zusammensetzung des Insektenkopfes begründet haben, ist Viallanes (1887) der einzige, dessen Auffassung des ersten Metamers mit der meinigen übereinstimmt. Er sagt nämlich (S. 117): »2) Le premier zoonite porte les yeux composés et les ocelles«.

Heymons (1895, 1, 2; 1896; 1897, 1, 2, 5) rechnet zu dem ersten Metamer sowohl die Augen wie Labrum, Epipharynx und Clypeus. Daß diese Auffassung, welche sich auf embryologische Untersuchungen stützt, nicht richtig ist, geht meiner Meinung nach ohne weiteres aus der doppelten Innervation, aus Protocerebrum und Tritocerebrum, hervor.

Das erste Metamer, wie es Heymons auffaßt, wurde von Patten (1888) für *Acilius*, von Wheeler (1889) für *Doryphora*, von Carrière (1890) und von Carrière und Bürger (1893) für *Chalicodoma* als aus zweien zusammengesetzt aufgefaßt. Nach diesen Angaben, welche sich etwas von den Pattenschen unterscheiden, sind diese zwei Segmente das Oberlippensegment und das Gehirnsegment. Wheeler, Carrière und Carrière und Bürger stützen ihre Ansicht auf das Vorhandensein von vier Kopfganglien, nämlich: Ganglion frontale, Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum. Sie fassen somit das Eingeweidenervensystem als Ganglien im Verlaufe der Ganglienkette auf, wie es Janet (1899, 2) später getan hat. Es scheint mir, daß das Stehen oder Fallen der Theorie der Zweiteilung des Heymonsschen ersten Segmentes ganz auf der Auffassung des Eingeweidenervensystems beruhe. Sind die Darmganglien als gewöhnliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ganglien im Verlauf der Ganglienkette anzusehen oder nicht, ist somit die erste Frage, welche wir uns hierbei stellen müssen. Janet (1899, 1) beantwortet diese Frage mit einem Ja. Betrachten wir aber die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems, so finden wir, daß sowohl die Bauchganglienkette wie die Gehirnganglien gleichzeitig gebildet werden (Patten, Heider, Graber), während die Darmganglien erst sekundär mit dem übrigen Nervensystem in Verbindung treten (Heider, Carrière). Anatomisch sind die Darmganglien auch von den Ganglien der Ganglienkette verschieden. Die Entwicklungsgeschichte lehrt somit, daß die Darmganglien nicht mit den übrigen Ganglien gleichzustellen sind. — Ihre Argumente für die Zweiteilung des ersten Heymonsschen Segmentes sind somit nicht stichhaltig. Das schwerwiegendste Argument für die Zweiteilung des Heymonsschen ersten Segments liefert, scheint mir, die doppelte Innervation desselben. Obgleich die obengenannten Forscher ein unverwendbares Argument gebraucht haben, haben sie doch das Richtige getroffen. — Ich will jedoch betonen, daß sie, wenn sie, wie es Janet (1899) aus denselben Prämissen tut, die Schlußkonsequenzen gezogen hätten, nämlich das Ganglion oesophagi und ventriculare als mit den übrigen Ganglien homolog hielten, zu der Janetschen Auffassung gekommen wären. Wie aus der Tabelle S. 442 hervorgeht, teilt Janet (1899) das erste Segment von Heymons in vier Segmente ein: nämlich eins für jedes der Ganglien: Protocerebrum, Ganglion frontale, oesophagi und ventriculare. Ich habe oben mein Bedenken gegen eine solche Auffassung im Prinzip hervorgehoben.

Als Extremitäten des ersten Segments faßt Carrière (1890) die Oberlippe auf. Gegen eine solche Auffassung tritt Heymons (1895) unter Hinweis auf das Verhalten, daß die Anlage der Oberlippe sich zwischen den seitlichen Ausbreitungen der Neuralwülste entwickelte, entschieden auf.

Das zweite Metamer: Antennenmetamer.

Neuromer: Deutocerebrum; Nervus antennarum.

Myomer: Musculus abductor antennae (M. adductor antennae).

Übrige Organe: Die Antennen und die Ursprungsflächen der Antennenmuskeln. Hierzu füge ich ein postuliertes hypothetisches Integumentstreifchen, welches in allen Teilen den Grenzen der ersten Metamere folgend und dieselben sowohl dorsal wie ventral von der Mundöffnung dies umfassend, die Ursprungsflächen der Antennenmuskeln mit der Ansatzstelle der Antennen verbindet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das zweite Metamer ist somit bedeutend reduziert. Das Verhalten dieses Metamers erinnert an das entsprechende der *Myrmica*, ist aber wesentlich mehr reduziert, indem das »organe chordotonale des antennes« hier auf den Antennen gelegen ist.

Die Extremitätenanlagen des zweiten Metamers sind die Antennen. Sie erweisen sich als solche sowohl durch ihre Genesis wie auch durch sonstige morphologische Eigenschaften.

Das dritte Metamer: Oberlippenmetamer.
(Prämandibular- oder Postantennalmetamer.)

Neuromer: Tritocerebrum, N. labri, frontalis, Ganglion frontale, N. recurrens, Ganglion oesophagi, N. ventricularis, Ganglia ventricularia.

Myomer: Die von Clypeus und Labrum entspringenden Muskeln.

Übrige Organe: Clypeus, Labrum, Epipharynx (mit Sinnesorganen) und der stomodaeale Teil des Nahrungskanals. Für dieses Metamer postuliere ich ein hypothetisches Integumentstreifchen, welches das erste und zweite Metamer lateral umfaßt und in welchem etwa vorhandene Extremitätenrudimente liegen. Dieses Streifchen umfaßt die Mundöffnung ventral. Dorsal wird die Mundöffnung von dem Labrum und dem Epipharynx umfaßt. Bei der *Chironomus*-Larve fehlen Extremitätenanlagen auf diesem Metamer.

Nur Viallanes (1887) stimmt mit mir in der Auffassung des dritten Metamers überein, er sagt nämlich: »Le troisième (zoonite), qui est dépourvu d'appendices, porte le labre, pièce qui, pas plus chez les Insectes que chez les Crustacés, ne peut être considérée comme le résultat de la soudure de deux appendices.« Seine Argumentation ist auch dieselbe wie die meinige.

Extremitätenanlagen auf dem dritten Metamer (Vorkiefersegment, Prämandibularsegment, Postantennalsegment) der Autoren sind von folgenden Forschern bei verschiedenen Insekten gefunden: von Claypole (1898), Wheeler (1893) und Folsom (1900) für *Anurida*, von Heymons (1897, 1) für *Lepisma*, von Uzel (1897, 98) für *Campodea*, von Zograf (1883) für *Geophilus*, von Folsom (1899) für *Tomocerus* und *Orchesella*, von Heymons (1897, 2) für *Scolopendra* und *Glomeris*, von Bütschli (1870) und Grassi (1884) für die Honigbiene, von Carrière und Bürger (1897) für *Chalicodoma*, von Tichomiroff (1882) für *Bombyx mori* usw.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das vierte Metamer: Mandibularmetamer.

Neuromer: Ganglion mandibulare und Nervus mandibularis.

Myomer: M. adductor und abductor mandibulae.

Übrige Organe: Die Mandibeln, eine verbreitete Partie des Daches und der Seiten der Kopfkapsel, welche die Ursprungsflächen der Mandibelmuskeln enthält. Außerdem rechne ich zu diesem Metamer ein schmales Band, das nahe am Hinterrande des Kopfes den dorsomedialen Teil des Metamers bildet. Zu diesem Metamer rechne ich weiter ein schmales Band des Integuments, das die Mundöffnung ventral umschließt.

Das vierte Metamer ist somit auf den Seiten ausgebreitet, während es dorsal und ventral reduziert ist. Dies hängt natürlich mit der Lage der Mandibularmuskulatur zusammen.

Die Appendicularorgane des vierten Metamers sind die Mandibeln.

Das vierte Metamer der *Chironomus*-Larve stimmt in seiner Verbreitung nicht mit dem vierten der *Myrmica*, wie es von Janet (1899, 2) definiert ist. Bei *Myrmica* umfaßt es einen gleich breiten Ring des Lateral- und Dorsalteils des Kopfes. Bei *Chironomus* ist es dagegen dorsal verengt (sogar hypothetisch?). Diese Differenzen sind aus dem Verhältnis leicht erklärlich, daß die Kiefer der *Myrmica* gegeneinander wirken, während sie bei der *Chironomus*-Larve vertikale Bewegungen ausführen. Ebenso hängt es mit der Form des Kopfes zusammen. Jedem der einen *Myrmica*-Kopf und einen *Chironomus*-Kopf vergleicht, wird dies Verhältnis ohne weiteres klar. Ich brauche deshalb über diese Frage keine Worte mehr zu verlieren.

Das fünfte Metamer: Maxillenmetamer.

Neuromer: Ganglion maxillare und Nervus maxillaris.

Myomer: Musculus adductor maxillae.

Übrige Organe: Die Maxillen mit ihren Sinnesorganen. Von dem Integument gehören zu diesem Metamer die ventralen und lateralen Teile des Kopfintegruments, die Ursprungsstellen des Maxillarmuskels einschließend, und den Dorsalteil des Kopfes mit einer postulierten verengten Partie umfassend. Ferner postuliere ich einen ventral von der Mundöffnung sich streckenden verengten bandförmigen Teil. Es ist somit dorsal und ventral reduziert, lateral aber ausgebreitet, und stimmt somit mit dem entsprechenden Metamer der *Myrmica* gut überein.

Appendiculäre Organe sind die Maxillen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das sechste Metamer (Labialmetamer).

Neuromer: Ganglion labii, Nervus labii.

Myomer: M. adductor endolabii und M. endolabii-hypopharyngis.

Übrige Organe: Hypopharynx, Ganglion labii, Endolabium, Mentum, Submentum und eine verengte, postulierte dorsale Partie des lateralen und dorsalen Hinterrandes des Kopfes. Dieses Metamer ist somit ventral ausgebreitet, lateral und dorsal reduziert. Es stimmt somit relativ ziemlich gut mit dem Janetschen sechsten Metamer.

Ein appendiculäres Organ ist das Endolabium.

Kritische Bemerkungen über die spezielle einschlägige dipterologische Literatur.

Nachdem ich also definiert habe, wie die verschiedenen Metameren nach meiner Auffassung aussehen, möchte ich einen Blick auf die Ansichten, welche von älteren Verfassern über den Aufbau des Dipterenkopfes publiziert worden sind, werfen.

Hierbei kann es sich jedoch nicht darum handeln, Vergleichungen mit Untersuchungen, wie z. B. den Meinertschen (1881) u. a., welche keine eigentlichen Stützen für die supponierte Richtigkeit ihrer Resultate vorgebracht haben, zu ziehen. Ich will mich also an diejenigen Untersuchungen über die Metamerie des Kopfes der Dipterenlarven halten, welche für ihre raison d'être Belege anzuführen vermögen. Diese Arbeiten sind meines Wissens nur zwei, nämlich die Weismannsche (1863) über die Entwicklung der *Chironomus*-Larve und die Bengtssonsche (1897) über den Bau der *Phalacrocera*-Larve[1].

Aus der Weismannschen Arbeit geht hervor, daß der Kopf der *Chironomus*-Larve aus fünf verschiedenen Metameren, nämlich »primärem Kopfabschnitt«, Antennenmetamer, Mandibularmetamer, erstem Maxillarmetamer und zweitem Maxillarmetamer oder Labialmetamer besteht. Abgesehen von meiner Auffassung über die Segmente des primären Kopfabschnittes stimmt dies auch mit meinen Befunden. Gehen wir aber zu Einzelheiten über, so finden wir, daß bei Weismann die zweiten Maxillen den Teil des Kopfes bilden, den ich als Mentum bezeichnet habe. Während ich also das Endolabium als das Produkt der verwachsenen zweiten Maxillenpaare bezeichne, faßt Weismann das »Mentum« als dieses Produkt auf. Das Endolabium wird nicht erwähnt, die Annahme wäre deshalb nicht unmöglich, daß Weismann

[1] Miall u. Hammond beschäftigen sich nicht mit den fraglichen Problemen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieses Organ überhaupt nicht gesehen habe. Dies scheint aber, wie aus dem Untenstehenden mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgehen wird, nicht der Fall zu sein.

Studieren wir nämlich die Figg. 42, 43 und 44, welche Weismann seinem Werke beigefügt hat, so finden wir, daß die Ontogenese, die er beschreibt, nicht unzweideutig aus seinen Figuren hervorgeht. Vielmehr laden sie zu einer andern Deutung ein. Wenden wir uns zuerst zur Fig. 42, so sehen wir, daß unmittelbar von der Spitze des Basalteils des Labialmetamers zwei Extremitätenanlagen ausgehen. Dies sind die Anlagen der zweiten Maxille. An der Fig. 43 wird dies Verhältnis auf einem späteren Stadium beleuchtet. Die Anlage der Maxillen ist in der Mediallinie miteinander vereint und bildet eine einheitliche, vorn ein wenig eingeschnittene Platte, die basalwärts durch eine Furche von der Basalpartie abgesondert ist. An der Fig. 44 (mx^2), welche ein noch späteres Stadium repräsentiert, soll nach Weismann ersichtlich gemacht werden, wie die Maxillenanlagen mit dem Basalteil des Metamers wieder verschmolzen sind und das »Labium« bilden. Dieser Entwicklungsgang ist ziemlich unverständlich. Ein ursprünglich einheitliches Organ (die Maxillenanlagen + der Basalteil) wird zuerst durch eine Furche in zwei Teile abgeteilt, um bald wieder durch Auslöschung dieser Furche einheitlich zu werden. Dies Verhältnis hat mich auf den Gedanken gebracht, daß der auf Fig. 44 mit mx^2 bezeichnete Teil nicht dem ganzen Labium entspricht. Die Deutung seiner Figuren, welche ich ihnen beilegen will, st folgende: Die Furche, welche an der Fig. 43 den basalen Teil des Maxillarsegments von dem apicalen trennt, vertieft sich im Laufe der Entwicklung auf einem Stadium zwischen Figg. 43 und 44 immer mehr. Dadurch, daß diese Vertiefung in der Richtung nach hinten geschieht, wird das Appendicularorgan nach hinten gezogen, und kommt auf einem Stadium, wie Fig. 44, hinter dem Basalteil versteckt zu liegen. Der Vorderrand des auf Fig. 44 mit mx^2 bezeichneten Organs möchte somit dem Vorderrand des durch eine Furche vom Appendicularorgan abgegrenzten Basalteil entsprechen.

Auf diesem Wege werden die Resultate der Weismannschen embryologischen Untersuchung in dieser Hinsicht mit den meinigen in Einklang gebracht. Wird die Richtigkeit der vorstehenden Begründung nicht als zutreffend anerkannt, so gibt es schwerlich irgend eine Möglichkeit, ein Endolabium im Insektenkopf einzuräumen, da man ja kaum vermuten kann, daß ein Forscher wie Weismann bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seiner Untersuchung die Anlagen eines der größeren Organe des *Chironomus*-Kopfes übersehen haben könnte.

Ich halte es also nicht für unberechtigt, wenn ich für meine Resultate über das Labialmetamer der *Chironomus*-Larve meine Deutung der Weismannschen Untersuchung als eine fernere Stütze benutze.

Die Auffassung der Zusammensetzung des Kopfes, welche Bengtson verfochten hat, ist so eigenartiger Natur, daß ich es nicht unterlassen kann, ihnen eine eingehendere Kritik zu widmen. Er sagt nämlich in seiner Abhandlung S. 27: »I *Phalacrocera*-larvens hufvud tänker jag mig fyra segmenter ingå jemte det embryonala »primärer Kopfabschnitt« med dess laterala utbredningar, »Kopflappen«, hvilket sista äfven hos larven och den utbildade insekten tager största andelen i hufvudets bildning. Å denna region äro, såsom förut anfördt, clypeus och labrum att uppfatta som en senare, ur ett antagligen gemensamt »Vorderkopf«-anlag framgången, differentiering, samt antennerna såsom samma hufvuddels appendikulära bildningar. Äfven ögonen ha å denna sin plats.

De 4 käksegmenten äro:

1) ett främsta (?) eller mandibularsegment, uppbärande mandiblerna;

2) ett endolabialsegment, uppbärande endolabium;

3) ett maxillarsegment, bärande maxillerna; samt

4) ett bakersta eller understa ectolabialsegment, uppbärande ectolabium.«

Auf der folgenden Seite (S. 28) lesen wir:

»Hufvudkapseln hos *Phalacrocera*-larven, liksom hos *Tipulid*-larverna m. fl. uppfattas med rätta såsom ett ofullständigt afslutadt och differentieradt hufvud, eftersom ju en större del af dess undre och bakre begränsning eller vägg saknas och i stället intages af öppningar.«

Wir begnügen uns vorläufig mit diesen zwei Zitaten!

Bleiben wir zuerst bei dem letzten Zitate. Wenn Bengtson von dem Kopfe der *Phalacrocera*-Larve sagt, er sei »unvollständig abgeschlossen und differenziert«, kann er wohl nichts andres meinen, als daß er einen ursprünglichen Typus bilde, welcher seine volle Entwicklung noch nicht erreicht habe, da »ein größerer Teil seiner unteren und hinteren Begrenzung oder Wand nicht vorhanden ist und anstatt dessen durch Öffnungen eingenommen ist«.

Der unvollständige *Phalacrocera*-Kopf wäre somit ein Kopf, der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der Entwicklung begriffen ist, und würde demnach einen ursprünglicheren Charakter als die vollständigen Dipterenköpfe aufweisen.

Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung wird unmittelbar ersichtlich, wenn wir bedenken, daß in allen Insektengruppen, wenigstens im Embryonalstadium, der vollständige Kopf vorkommt. Wäre ein unvollständiger Kopf das Primäre, so wäre zu erwarten, daß wir im Embryonalstadium solch eine Unvollständigkeit wiederfinden würden. Dies ist aber nicht der Fall. Schon aus diesem Grunde wird völlig klar, daß der *Phalacrocera*-Kopf kein »unvollständig abgeschlossener und differenzierter« Kopf ist. Er ist vielmehr ein stark reduzierter Kopf und folglich in dieser Hinsicht weniger ursprünglich als der *Chironomus*-Kopf. Ich mache also darauf aufmerksam, daß das oben Gesagte nur von der Kopfkapsel, nicht aber von den Appendicularorganen, worauf ich unten bald zurückkomme, gilt. — Daß die Antennen nicht die Appendicularorgane des »primären Kopfabschnittes« sein können, geht aus ihrer Innervation aus dem Deutocerebrum so deutlich hervor, daß ich darüber kein Wort mehr zu verlieren brauche.

Gehen wir nun zur Bengtsonschen Metamereinteilung über, um sie mit der meinigen zu vergleichen, so finden wir, daß sie nicht miteinander übereinstimmen. In dem Bengtsonschen ersten Metamer, »primärer Kopfabschnitt« (ein Ausdruck, der wohl verschwinden dürfte), ist sowohl mein erstes, wie mein zweites und drittes Metamer einbegriffen, da sie ja sowohl mit Augen wie Antennen ausgerüstet sind. Daß die Auffassung Bengtsons des »primären Kopfabschnittes« völlig unrichtig ist, geht ohne weiteres aus der zweifachen Innervation von Protocerebrum und Deutocerebrum hervor.

Bei der *Phalacrocera*-Larve unterscheidet Bengtson vier Kiefersegmente. Von diesen Segmenten kann ich nur die Mandibel- und Maxillensegmente, als im Bengtsonschen Sinne existierend, anerkennen. Bengtson muß, um zu seiner Auffassung kommen zu können, einen Irrtum begangen oder sich in irgend einem Bauverhältnis geirrt haben. Im folgenden werden wir die Argumente näher besprechen, welche ihn zum Aufstellen seiner Endolabial- und Ektolabialsegmente geführt haben. Wir beginnen somit mit dem Endolabialsegment. Als Stütze seiner Auffassung über die Extremitätennatur des Endolabiums führt Bengtson an:

1) sein selbständiges Innervieren aus einem eignen Nervenpaar vom unteren Schlundganglion, sowie gewisse sprechende Strukturverhältnisse dieses letzteren; 2) sein Verhalten während der Entwicklung, beim Anlegen der imaginalen Mundteile; und 3) den Vergleich mit andern Formen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es kann überflüssig sein die Bengtsonschen Argumente näher zu besprechen, da ich über die Extremitätennatur des Endolabiums zu übereinstimmenden Resultaten gekommen bin. Ich tue es aber, um zu zeigen, daß die oben angeführten Gründe nicht genügend stichhaltig sind, um zu beweisen, was Bengtson damit beabsichtigt.

Das Endolabium der *Chironomus*-Larve wird von einem Nervenpaar innerviert, nämlich N. labii, das auch Mentum (Ectolabium) und Hypopharynx innerviert.

Über die Nerven, welche vom unteren Schlundganglion ausgehen, ist zu bemerken, daß sie sich prinzipiell wie bei der *Chironomus*-Larve verhalten. Einen N. endolabii gibt es somit gar nicht. Abgesehen also vom »selbständigen Innervieren« des Endolabium, so bleiben die »talande strukturförhallande« (sprechenden Strukturverhältnisse) des unteren Schlundganglion übrig. Diese sind leicht abzufertigen, da sie nach einer von mir vorgenommenen Untersuchung von *Phalacrocera* gar nicht existieren. (Dieselbe Kontrolluntersuchung ergibt auch deutlich, daß sich *Phalacrocera*, im Bau des unteren Schlundganglions, prinzipiell ganz wie *Chironomus* verhält und daß somit die Ordnung der Bengtsonschen Segmente ganz fehlerhaft ist.)

Ferner ist die postembryonale Entwicklung, wie Bengtson es tut, nicht verwendbar, um die morphologische Natur des Endolabiums zu begründen. Denn er weiß in der Tat noch weniger über die Extremitätennatur der Proboscis, als er über die Extremitätennatur des Endolabium weiß, und nicht die Natur der Proboscis soll die Natur des Endolabium beleuchten, sondern gar das Entgegengesetzte. Er geht somit von einem Satze aus, den er beweisen soll, macht sich also eines »circulus in demonstrando« schuldig.

Was nun das letzte Argument betrifft, so ist es nicht sicherer als die früheren. Er mag nämlich den Bau des Endolabiums mit dem jeder andern Art vergleichen, es wird doch ebenso fruchtlos sein, denn bei keiner Art ist vorher die Extremitätennatur des Endolabium bewiesen.

Als labiale Teile habe ich im vorigen die Glandula labii und den Hypopharynx in Anspruch genommen, und die Argumente hierfür entwickelt. Diese sind die Innervation aus dem Ganglion labii und die Lage des Musculus endolabii hypopharyngis. Dies streitet gegen die Bengtsonsche Auffassung der fraglichen Organe. Er faßt nämlich den Hypopharynx als eine pharyngeale Ausstülpung auf und läßt die Glandula labii sich im Pharynx öffnen, d. h. ein pharyngeales Derivat sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für diese seine Auffassung der beiden Organe gibt er aber keine wirklich stützenden Gesichtspunkte an. Er führt freilich an, daß die Speicheldrüsen der »*Ctenophora*-Larve« in die zarte untere Pharyngealwand über dem »Endolabium« münden. Dies ist gut und schön, aber welches Kriterium gibt es wohl für die Auffassung, daß diese Partie wirklich die Pharyngealwand ist. Bei der *Chironomus*-Larve gehört die entsprechende Partie wenigstens nicht der Pharyngealwand an.

Vergleichen wir nun das Ectolabium der *Phalacrocera* mit dem Mentum des *Chironomus*, so finden wir sogleich, daß sie völlig gleichwertig sein müssen. Für das Mentum der *Chironomus*-Larve habe ich soeben bewiesen, daß es die Basalpartie des Labiums ist. Bengtson hält diese Partie der *Phalacrocera*-Larve als aus zwei Extremitätenanlagen gebildet. Hierbei stützt er sich in erster Linie auf die Weismannsche oben zitierte Abhandlung über die Entwicklung der *Chironomus*-Larve im Ei. Indessen wurde vorher nachgewiesen, daß die Begründung Weismanns an einem gewissen Irrtum leide. Indem ich dies nachwies, gab ich auch dem Bengtsonschen »Ectolabialsegment« den Todesstoß. Die »undisputablen« Labialnerven, welche aus dem unteren Schlundganglion ausgehen, und das »Ectolabium« innervieren, gehen beim *Chironomus* nicht direkt aus dem unteren Schlundganglion heraus, sondern sind Äste des N. labii, welcher auch das Endolabium innerviert. Diese Nerven können somit nicht als Stütze einer »Ectolabialsegment-Theorie« dienen. Ich habe somit der Bengtsonschen Theorie der Extremitätennatur des Endo- und Ectolabiums jede Stütze entzogen. Immerhin ist die Extremitätennatur des Endolabium durch meine Deutung der Weismannschen Resultate hinreichend begründet, während die des »Ectolabiums« ganz falsch ist.

Oben versuchte ich zu zeigen, daß die *Phalacrocera*-Larve sich, betreffend die Stammteile des Kopfes, nicht ursprünglich verhält. Wenden wir uns nun zu den Appendicularorganen, so finden wir, und hier stimmt uns Bengtson bei, daß die Antennen der *Phalacrocera*-Larve bedeutend reduziert sind. Sie haben nach Bengtson ihre Muskulatur eingebüßt. Die vermeintliche Ursprünglichkeit des Baues der Mandibeln, welche Bengtson hervorhebt, ist leicht zu widerlegen. Er beschreibt, daß die *Phalacrocera*-Larve vor der zweiten Häutung gegenständige Mandibeln hat, während sie nach dieser vertikal bewegliche aufweist. Diese Angabe wäre gewiß von Bedeutung, wenn die »Erucaeformia« wirklich allein mit solchen Mundteilen da ständen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dies scheint aber nicht der Fall zu sein. Aus den Untersuchungen Weismanns geht hervor, daß die *Chironomus*-Larven gegenständige Kiefer besitzen, wenn sie das Ei verlassen. Die Kiefer sind nun schon stark chitinisiert und können somit nicht vor der ersten Häutung ihre Form verändern. Ältere *Chironomus*-Larven haben vertikal bewegliche Mandibeln. Die *Chironomus*-Larven verhalten sich somit mit der *Phalacrocera*-Larve ziemlich übereinstimmend.

Bengtson vergleicht ferner die Mandibeln der *Phalacrocera*-Larve mit denen der Thysanuren. Ohne auf diese Frage näher einzugehen, wage ich doch die Vermutung auszusprechen, daß ein Vergleich in dieser Hinsicht zwischen der *Chironomus*-Larve und den Thysanuren dieselben Anknüpfungspunkte ergeben sollte.

Aus dem vorigen geht aber hervor, daß die dem Kopfbau entnommenen Gründe, welche Bengtson beim Konstruieren seines Stammbaumes (S. 102) verwendet, nicht im Bengtsonschen Sinne für diesen Zweck verwertet werden können.

Der Kopf der *Phalacrocera*-Larve ist ein stark abgeänderter Larvenkopf, in welchem die Mundteile (wie bei Larven überhaupt), sich primitiv verhalten. Die Lage der Schlundganglien in der Kopfkapsel[1] ist freilich primitiv, ihre Lage im Thorax sekundär, aber diese Verhältnisse als systematischen Grund zu verwerten, wie es Brauer tut, ist nicht zulässig, da ja die Verlagerung dieser Teile wohl bei verschiedenen Arten hat parallel geschehen können[2].

Das Frontalorgan (Fig. 19).

Ehe ich diesen Aufsatz zum Abschluß bringe, möchte ich einige Worte über das für die *Chironomus*-Larve neuentdeckte Frontalorgan sagen.

Schon im voraus will ich hervorheben, daß die Natur des Organs mir wenig klar geworden ist. Nur das kann ich bestimmt aussagen, daß es ein Sinnesorgan ist.

Betrachten wir es von der Fläche heraus, so erscheint es als eine abgerundete Scheibe, in welcher wir eine Zahl vom Mittelpunkt

[1] Die Schlundganglien der *Phalacrocera*-Larve liegen auf der Grenze zwischen Kopf und Prothorax, und haben somit keine typische Lage im Kopfe, wie es Bengtson behauptet. Wenigstens ist dies bei den Larven der Fall, die ich untersucht habe.

[2] Dies wird durch die Tatsache angedeutet, daß es in der Gattung *Chironomus* sowohl Arten gibt, welche die Ganglien in der Kopfkapsel haben, wie solche, wo die Ganglien thorakale Lage haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ausstrahlender dunkler Bänder sehen. Außerdem sieht man bei hoher Einstellung des Mikroskoptubus in der Mitte der Scheibe, in dem sie bekleidenden Chitin einen runden scharf begrenzten ziemlich unansehnlichen Körper (oder Borste?).

Ein Querschnitt durch das betreffende Organ zeigt:

1) daß die cellulären Bestandteile von einer doppelten Chitinschicht überlagert sind. Die äußere Schicht ist basophil, die innere acidophil.

2) daß sich in der Mitte des Organs in der äußeren Chitinlage eine Vertiefung befindet. In diese Vertiefung eingesenkt ist ein sphärischer Chitinkörper, zum größten Teil aus basophilem Chitin gebildet. An dessen äußerer Seite ist aber eine kleinere Partie nicht färbbares Chitin (siehe die Fig. 19).

3) daß das Organ im Innern aus einem konischen Teil besteht, welcher aus bipolaren Ganglienzellen gebildet ist, die in unmittelbarer Verbindung mit Nervenfasern stehen; diese bilden einen ziemlich kräftigen Nerv, der sich mit dem Nervus opticus vereint. Außerdem beteiligen sich Hypodermiszellen am Aufbau des Organs.

und 4) daß die radialen dunklen Bänder ziemlich rätselhaft sind. Sie bestehen aus einem körnigen Zellprodukt. Als Pigmentbänder kann ich sie nicht anerkennen, denn sie sind nicht scharf gefärbt, glänzend, sondern nur dunkel graufarbig (bei ungefärbtem Material). Von Eisenhämatoxylin werden sie schwarz, von Ehrlichs Hämatoxylin werden sie nicht gefärbt, Kongorot färbt sie stark rot.

Das so aufgebaute Organ möchte eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Punktauge besitzen. Die Chitinlinse macht die Annahme, daß es ein Punktauge ist, nicht unwahrscheinlich. Wäre es aber ein normal fungierendes Punktauge, würde es normales Pigment besitzen.

Ich möchte die Auffassung des Organs vertreten, daß es ein reduziertes Punktauge sei, welches im früheren Larvenleben funktioniert hat.

Bei den Dipteren sind einfache Augen nur selten gesehen worden. So sagen Miall und Hammond (1900) in ihrer Monographie über *Chironomus* (S. 91): »There are no functional simple eyes, but between the compound eyes and near the top of the head are a pair of small stalks, which in the pupa are connected with the brain by a single median nerve. Dufour (1851, p. 178) has described, in the crane-fly (*Tipula oleracea*), a minute ocellary nerve terminated by a pigmented retina, and also a small rounded prominence behind the insertion of each antenna. These he regards as the functionless

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

representatives of the ocelli of other Dipterous families. The Culicidae, Chironomidae, Psychodidae, Tipulidae, like the Simulidae and most Cecidomyidae, have as a rule no ocelli. Schiner (1862—64) has however found traces of ocelli in some Chironomidae, especially *Tanypus*. Osten-Sacken (1887, p. 169) notes that Trichocera has distinct ocelli, and he thinks that Pedicia has something like them.«

Miall und Hammond (l. c.) bilden einen Schnitt durch die frontalen Fortsätze der *Chironomus*-Puppe ab, aus dem zu sehen ist, daß damit ein ziemlich kräftiger Nerv in Verbindung steht und daß sie einen mit dem Nervenendapparat der Frontalaugen der *Chironomus*-Larve analog gebauten Endapparat besitzen. Es scheint mir deshalb außer Zweifel zu sein, daß die Stirnhöcker der voll entwickelten Fliege mit den Frontalaugen der Larve homolog sind. Die frontalen Fortsätze der entwickelten Fliege sind somit morphologisch mit den Punktaugen identisch.

Stockholm, im Dezember 1903.

Verzeichnis der zitierten Litteratur.

S. Bengtson, 1897. Studier öfver Insektlarver. I. Till kännedomen om Larven of Phalacrocera replicata (Lin.). Akad. Afhandl. Lund. (Lunds universitets Årsskrift, Bd. XXXIII). S. 1—117. Pl. I—IV.

Joa. Friedr. Brandt (1835). Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mem. Acad. imp. des Sc. de St. Pétersbourg. S. 6, T. III, part 2. (Sc. nat., T. I.)

F. Brauer, 1883. Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. III. Systematische Studien der Dipterenlarven usw. Wien. Akad. Denkschr. XLVII. 100 S. Pl. I—V.

O. Bütschli, 1870. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. S. 519—564. Taf. XXIV—XXVII.

J. Carrière, 1890. Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. S. 141—165. Taf. VIII, VIIIa.

J. Carrière, (1893) 1897. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Herausgegeben und vollendet von O. Bürger. Nova Acta Akad. Leop.-Carol. der Naturforscher. Bd. LXIX. Nr. 2. S. 255—419. Taf. XIII—XXV.

N. Cholodkowsky, 1891. Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Ac. St. Pétersbourg. Bd. XXXVIII.

A. M. Claypole, 1898. The Embryology and Oögenesis of Anurida maritima (Guér.). Journ. of Morph. Vol. XIV. S. 219—300. Pl. XX—XXXV, 11 Fig.

L. Dufour, 1851. Recherches anatomiques sur les Diptères. Acad. des Sciences, Sav. Etr. X 1. p. 171—360. Pl. I—XI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

J. W. Folsom, 1899. The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of the Collembolan, Orchesella cincta L. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Vol. XXXV. No. 2. p. 7—39. 4 pl.

J. W. Folsom, 1900. The Development of the Mouth-Parts of Anurida maritima Guér. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard College. Vol. XXXVI. No. 5. p. 87—157. Pl. I—VIII.

Auguste Forel (1874). Les Fourmis de la Suisse. 1874.

M. Ganin, 1874. Hoffmann und Schwalbe, Jahresber. S. 395—397.

V. Graber, 1889. Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVI.

V. Graber, 1890. Vergleichende Studien vom Keimstreif der Insekten. Ibid. Bd. LVII.

B. Grassi, 1884. Studi sugli Artropodi. Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioen. Sci. Nat. Catania. Ser. 3. T. XVIII. p. 145—222. 10 Tav.

K. Heider, 1889. Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. 98 S. 13 Taf. Jena.

R. Heymons, 1894. Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

R. Heymons, 1895. 1) Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anhang zu der Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 39 S. 1 Taf.

R. Heymons, 1895. 2) Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.

R. Heymons, 1896. Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. zu der Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 66 S. 2 Taf.

R. Heymons, 1897. 1) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Bd. LXII. S. 583 - 631. Taf. XXIX u. XXX, 3 Fig.

R. Heymons, 1897. 2) Mittheilungen über die Segmentirung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XL. S. 915—923. 2 Fig.

R. Heymons, 1897. 3) Über die Organisation und Entwicklung von Bacillus rossii Fabr. Ebenda. Phys.-math. Klasse. S. 363.

R. Heymons, 1897. 4) Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin.

R. Heymons, 1897. 5) Über die Zusammensetzung des Insektenkopfes. Ebenda.

R. Heymons, 1899. Über die bläschenförmigen Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. der K. Preuß. Akad. der Wiss. zu Berlin. T. XXX. S. 563.

T. H. Huxley, 1878. A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals. 596 S. 158 Fig. New York.

Charles Janet, 1894. Etudes sur les Fourmis. Note 4. Pelodera des glandes pharyngiennes de Formica rufa. Mem. Soc. Zool. de Fr. T. VII. p. 45. Paris.

Charles Janet (1898). Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 19. Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine. Ibid. T. XI. p. 393. Paris.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Charles Janet, 1899. 1) Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (Myrmica rubra L.). Ibid. T. XII. p. 295. Paris 1899. 40 pag., 3 fig., 4 pl.

Charles Janet, 1899. 2) Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insect. Paris. 74 pag. 2 fig., 7 pl.

Franz Leydig (1864). Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen.

Fr. Meinert (1860). Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Det Kong. danske Videnskab. Selskabs Skrifter. 5. R. Naturv. og Mathem. Afdeling. T. V. Kjöbenhavn.

Fr. Meinert, 1881. Fluernes Munddele (Trophi Dipterorum). Pp. 91, Pl. VI. Kjöbenhavn. 4°.

Fr. Meinert. 1886. De encephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. 6 Række, naturvid. og math. Afd. III, 5. p. 373—493. Pl. I—IV.

L. C. Miall and A. R. Hammond, 1892. The Development of the Head of the Imago of Chironomus. Linn. Trans., Zool. 2nd ser. V. p. 265—279. Pl. XXVIII—XXXI.

L. C. Miall and A. R. Hammond, 1900. The Structure and Life-History of the Harlequin Fly (Chironomus). Oxford. p. 1—196. 1 Taf., 129 Fig.

C. R. v. Osten-Sacken, 1886—1887. Studies on Tipulidae. Part I. Berlin. Ent. Zeitschr. XXX. p. 153—188. Part II. Ibid. XXXI. p. 163—242.

A. S. Packard, 1871. Embryological Studies on Diplax, Perithemis and the Thysanurous Genus Isotoma. Mem. Peabody Acad. Sci. No. 2. 21 pag. 3 pl., 6 fig.

A. S. Packard. 1898. A Text-Book of Entomology. New York. p. 1—729. 2 pl., 654 fig.

W. Patten, 1884. The Development of Phryganids, with a Preliminary Note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXIV. p. 549—602. Pl. XXXVI *A*—XXXVI *C*.

Mlle Maria Yvan Pavlova (1895). Sur la structure de l'appareil circulatoire et du système nerveux sympathique des Insectes, et en particulier des Orthoptères (russisch). Trav. du Lab. de Zool. de l'Univ. de Varsovie.

J. R. Schiner, 1862—1864. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). 2 Vols. Pl. I, II. Wien. 8°.

A. Tichomiroff. 1879. Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. II. Jahrg. Nr. 20. S. 64.

A. Tichomiroff, 1882. Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei (russisch). Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. 1 Bd.

H. Uzel, 1897. 1) Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. Bd. XX. S. 125—132.

H. Uzel, 1897. 2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus Westw. Ibid. Bd. XX. S. 232—237.

H. Uzel, 1898. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. VI. 58 S. 6 Taf., 5 Fig. Berlin.

A. Voeltzkow, 1889. 1) Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Würzburger Arbeiten. IX. Bd. S. 1—48. Taf. I—IV.

A. Voeltzkow, 1889. 2) Melolontha vulgaris, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Ibid. IX. Bd. S. 49—64. Taf. V.

H. Viallanes, 1887. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. Sci. Nat. Sér. 7. Zool. T. IV. 120 pag. pl. I—VI.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. Weismann, 1863. Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec. Musca vomitoria und Pulex canis. Diese Zeitschr. XIII. Bd. S. 107—210. Taf. VII—XIII.

A. Weismann, 1866. Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ibid. XVI. Bd. S. 45—127. Taf. III—VII.

W. M. Wheeler, 1889. The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. III. p. 291—386. Pl. XV—XXI, 16 Fig.

W. M. Wheeler, 1893. A Contribution to Insect Embryology. Ibid. Vol. VIII. p. 1—160. Pl. I—VI, 7 Fig.

E. Witlaczil, 1884. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. S. 559. Taf. XXVIII—XXXIV.

N. Zograff, 1883. Contributions to the Knowledge of the Embryological Development of Geophilus ferrugineus L. K. and Geophilus proximus L. K. Studies Lab. Zool. Mus. Moscow Univ. Vol. II. Pt. 1. 77 pag. 108 fig.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Figurenbezeichnungen:

ant, Antenne;
ant.w, Antennenwurzel;
c.al, Corpora allata;
clyp, Clypeus;
conn.I, erstes Konnektiv (zwischen unterem Schlundganglion und erstem Thoraxganglion);
D, Darmtractus;
D.rm, Ringmuskeln des Darmes;
Dt.m.IV—VI, Dorsalteil des IV.—VI. Metamers;
end, das Endolabium;
Ep, der Epipharynx;
Ff, Fußfalte;
g.fr, Ganglion frontale;
gl.lab, Glandula labii;
g.oe, Ganglion oesophagi;
g.opt, Ganglion opticum;
g.tr.f.im, Leitband (Muskel) der Transversalfalte des imaginalen Kopfes;
h, Hals des Kopfes;
h.K, hinterer Kopfrand;
h.P, hinteres Punktauge;
hyp, der Hypopharynx;
im, Imaginalorgan;
im.ant, Imaginalorgan der Antennen;
im.end, Imaginalorgan des »Endolabiums«;
im.F, Imaginalorgan der Facettenaugen;
K, Kopffalte;
lab, Labrum (Oberlippe);
l.d, Deutocerebrum;
Lg.clyp, Lateralgrenze des Clypeus;
Lg.m.I—V, Lateralgrenze des I.—V. Metamers;
l.pr, Protocerebrum;
l.t, Tritocerebrum;
m, Mentum;
m.abd.mand, Musculus abductor mandibulae;
m.add.end, Musculus adductor endolabii;
m.add.mand, Musculus adductor mandibulae;
m.add.max, Musculus adductor maxillae;
m.constr.lab, Musculus constrictor labri;
md, Mandibula;
m.d.ph.I—V, Musculus dilatator pharyngis I—V;
m.e.h, Musculus endolabii hypopharyngis;
M.gl.lab, Mündung der Speicheldrüse;
m.r.l.l, Musculus retractor labri lateralis;
m.r.l.m, Musculus retractor labri medialis;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

m.r.t.b.i, Musculus retractor tubae buccalis inferior;
m.r.t.b.s, Musculus retractor tubae buccalis superior;
mx, Maxilla;
n.ant, Nervus antennarum;
n.fr, Nervus frontalis;
n.l, Nervus labii;
n.lab, Nervus labralis;
n.lf, Nervus labro-frontalis;
n.md, Nervus mandibularis;
n.md.mx, Nervus mandibulo-maxillaris;
n.mx, Nervus maxillaris;
n.opt, Nervus opticus;
n.rec, Nervus recurrens;
n.ventr, Nervus ventricularis;
Org fr, Frontalorgan;
proth, Prothorax;
Schlg, Schlundganglion;
Sk, Schlundkonnektiv (Schlundring);
Sm, Submentum;
Th.g.I, erstes Thoracalganglion;
Tr, Trachee, welche in Verbindung mit den Corpora allata steht;
tr.f.im, Transversalfalte der imaginalen Kopfanlage;
u.Schlg, unteres Schlundganglion;
v.clyp, Vorderrand des Clypeus;
v.d, Dorsalgefäß (Herz);
v.P, vorderes Punktauge.

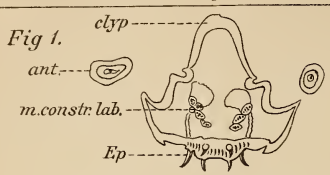
Tafel XXVII.

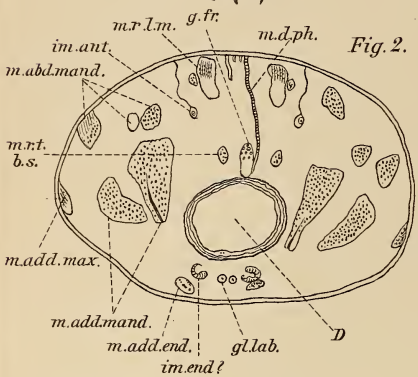
Fig. 1. Vierter Querschnitt aus einer Schnittserie von 95 Schnitten durch den Kopf.
Fig. 2. 43. Querschnitt daher.
Fig. 3. 58. Querschnitt daher.
Fig. 4. Horizontalschnitt durch den Kopf; ein wenig schief.
Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf.
Fig. 6. Oberes Schlundganglion von der *Sialis*-Larve.
Fig. 7. Schlundganglion von unten gesehen.
Fig. 8. Schlundganglion in seitlicher Ansicht.
Fig. 9. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des hinteren Kopfrandes.
Fig. 10 u. 11. Querschnitte durch den Thorax auf der Höhe der imaginalen Facettenaugen.

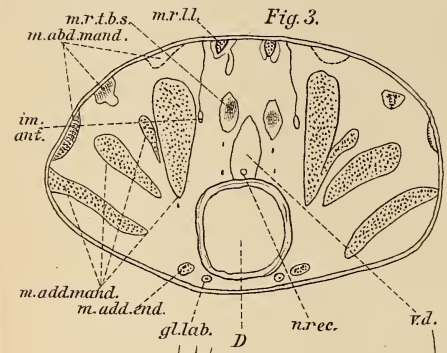
Tafel XXVIII.

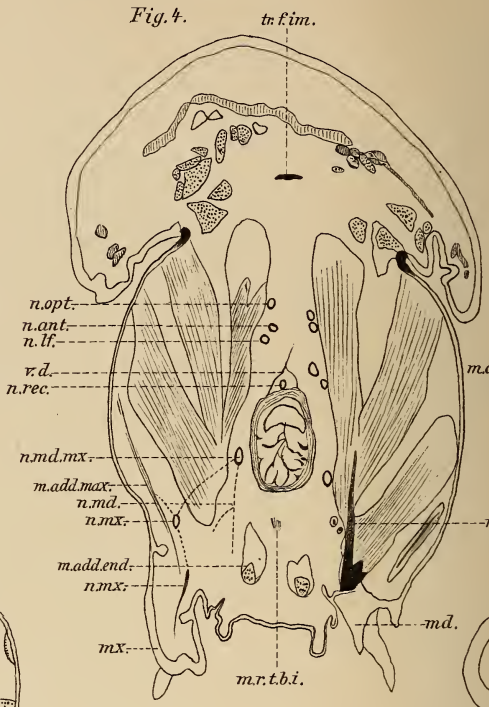
Fig. 12. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des Schlundringes.
Fig. 13. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des Ganglion oesophagi.
Fig. 14. Querschnitt des Thorax durch das Ganglion opticum.
Fig. 15. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des ersten Konnektivs.
Fig. 16. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des ersten Thoracalganglions.
Fig. 17. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe der Corpora allata (*c.al*).
Fig. 18. Schematische Darstellung der Kopfmetameren.
Fig. 19. Frontalorgan.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at









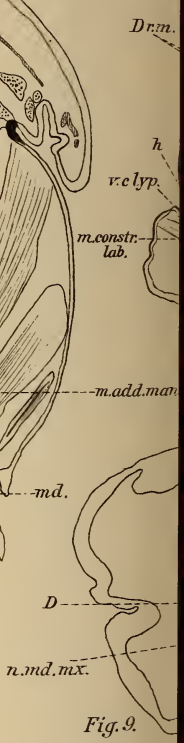
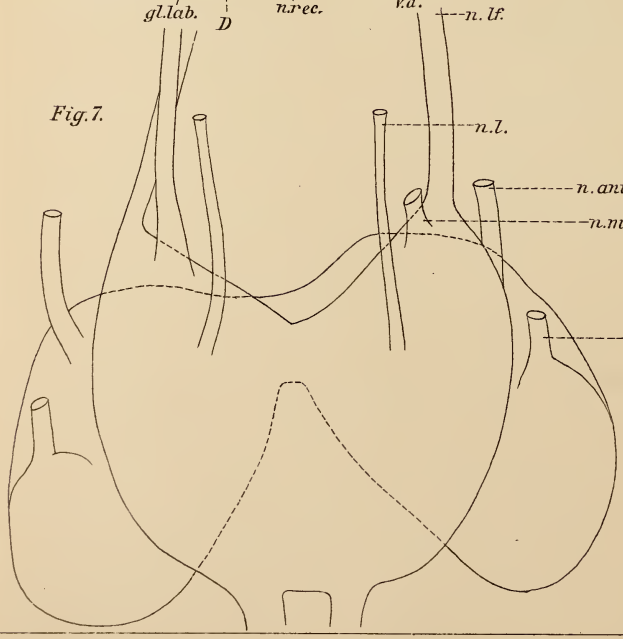


Fig. 9.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 5.

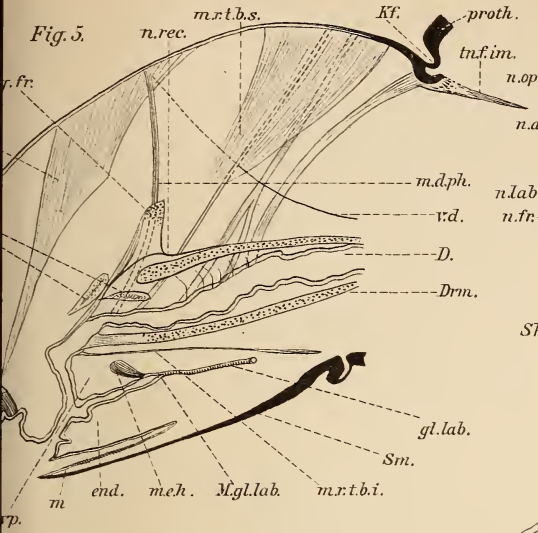
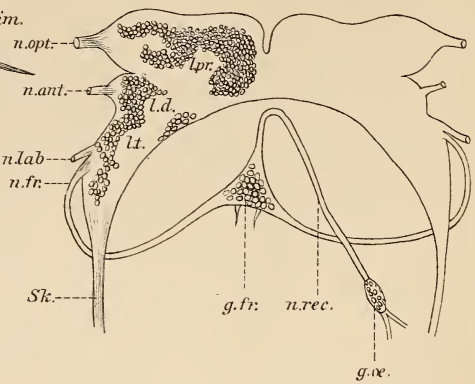


Fig. 6.



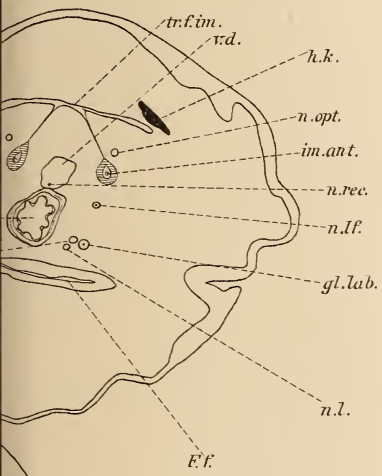


Fig. 10.

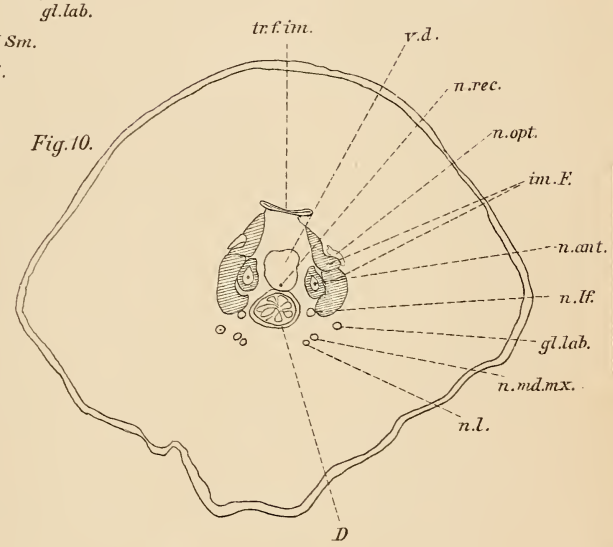


Fig. 8.

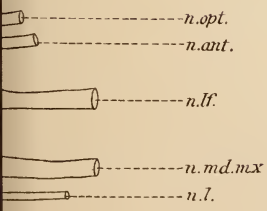
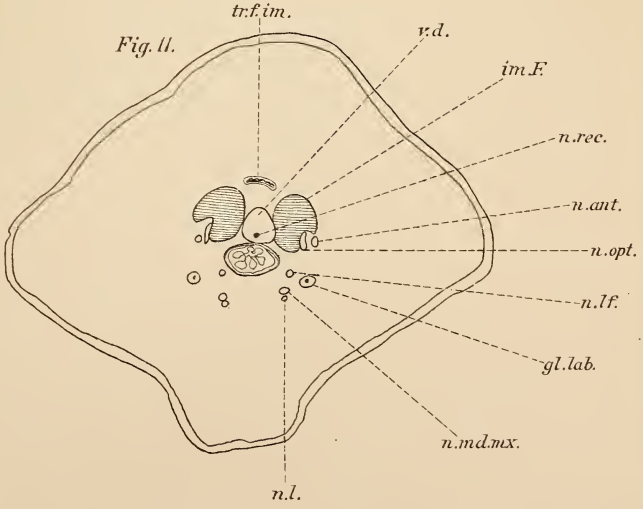


Fig. 11.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

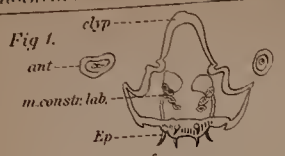


Fig. 2.

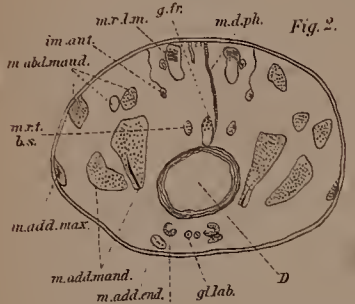


Fig. 3.

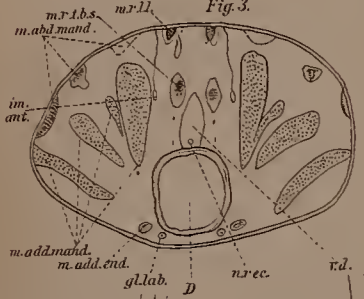


Fig. 4.

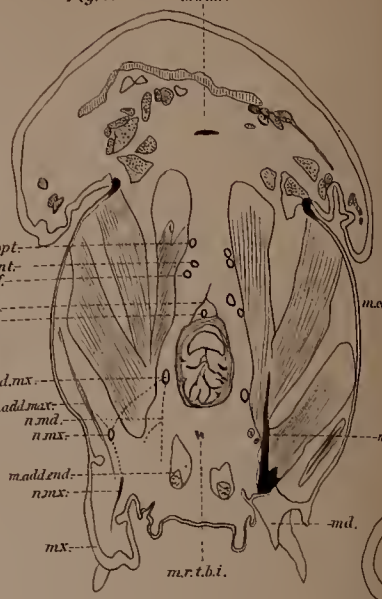


Fig. 5.

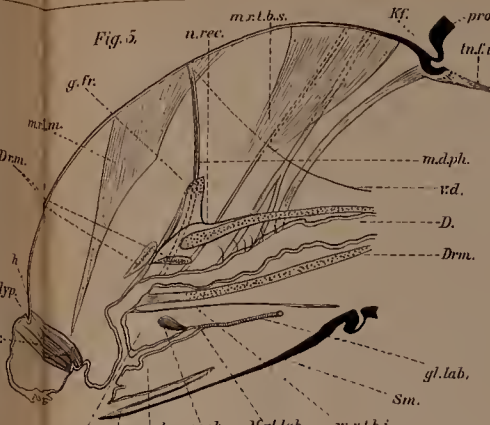


Fig. 6.

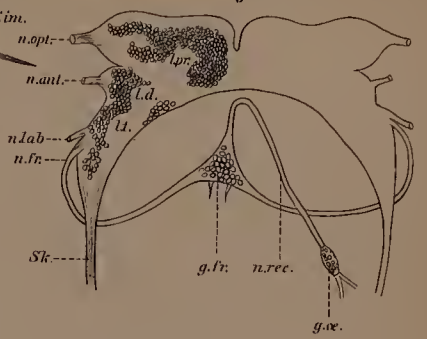


Fig. 7.

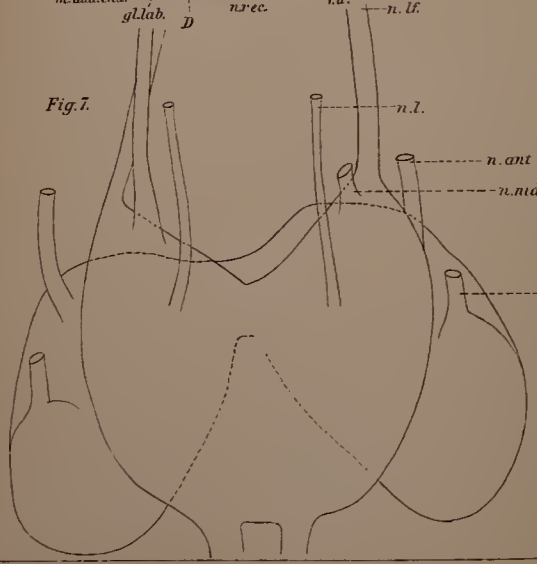


Fig. 8.

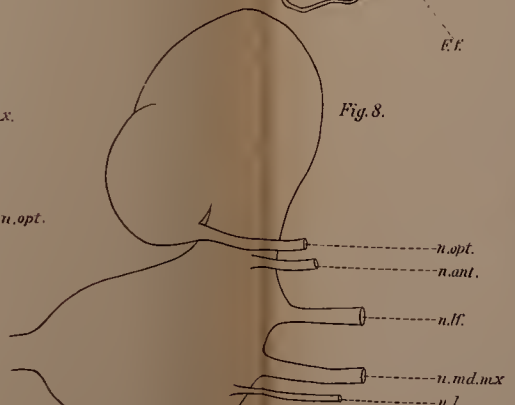


Fig. 9.

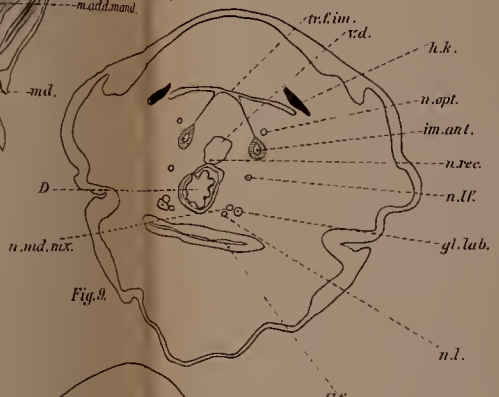


Fig. 10.

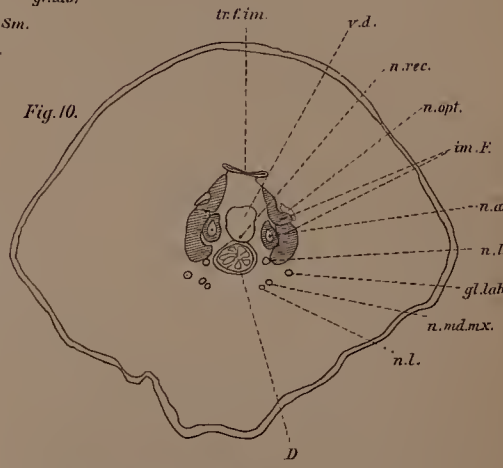
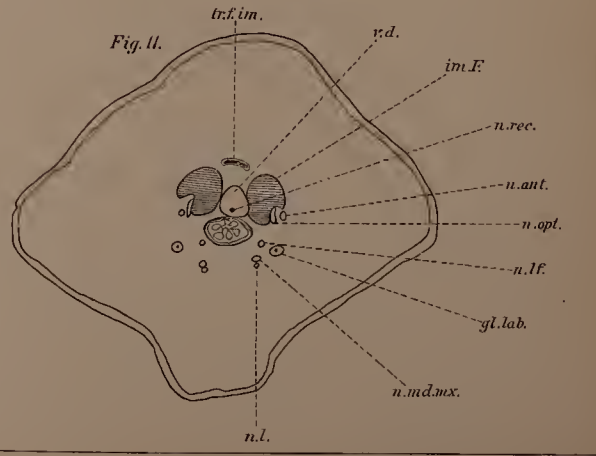


Fig. 11.



N.H.m.gren. gez. Verl. v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 12.

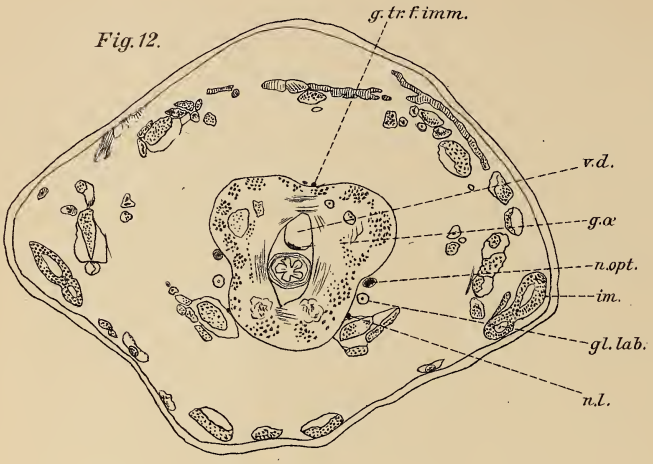


Fig. 13.

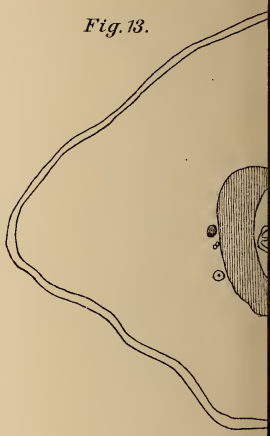


Fig. 15.

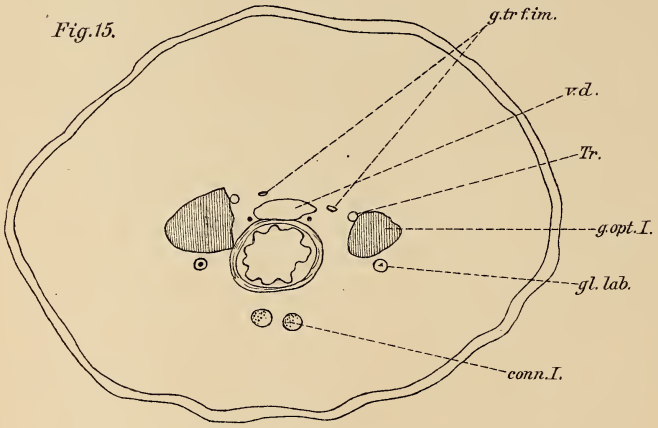


Fig. 16.

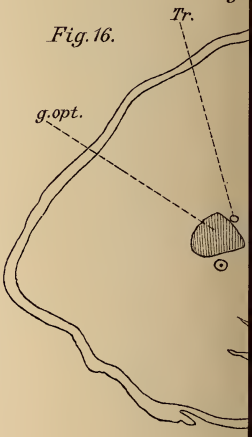
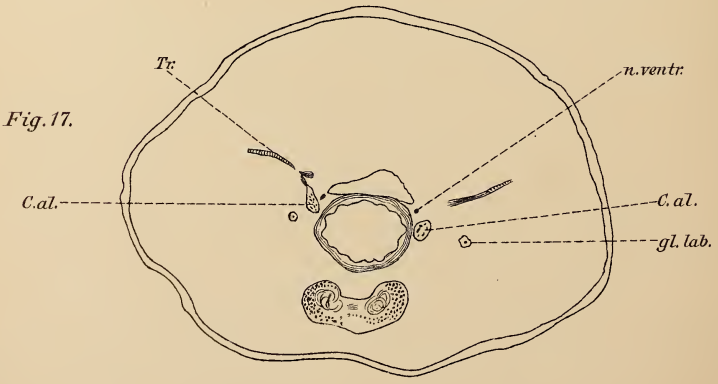


Fig. 17.



N. Holmgren gez.

Verlag von Wilhel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

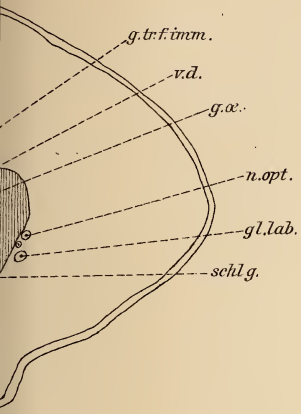
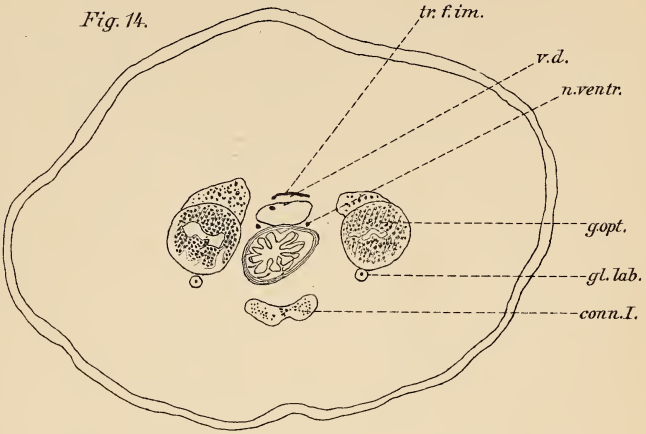
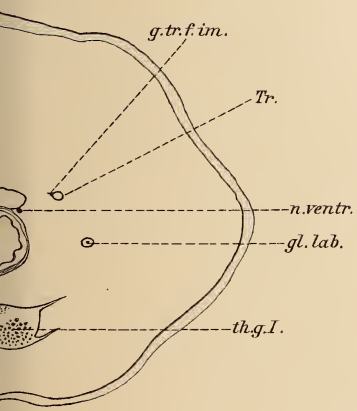


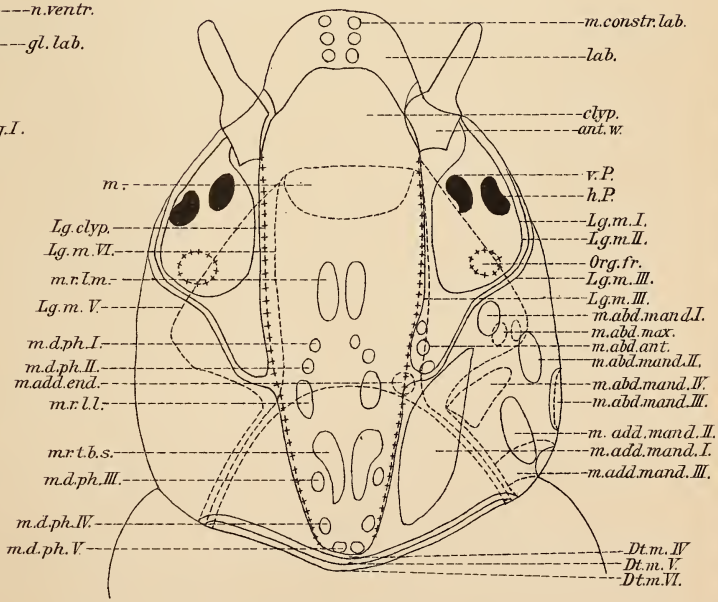
Fig. 14.





. 19.

Fig. 18.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

ann in Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 12.

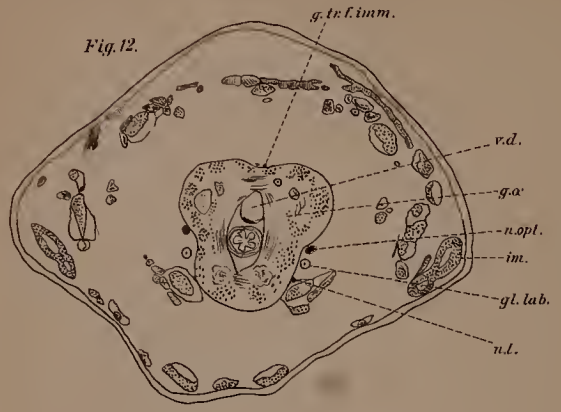


Fig. 13.

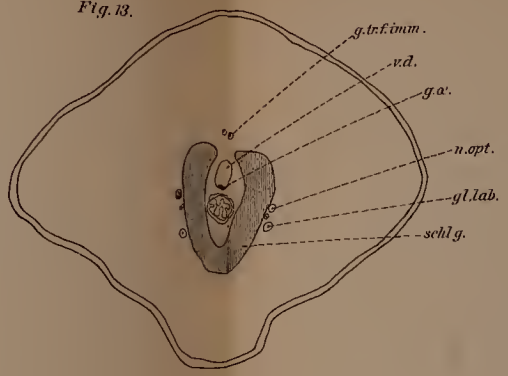


Fig. 14.

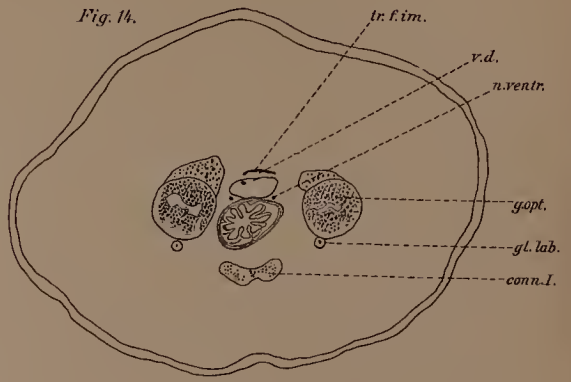


Fig. 15.

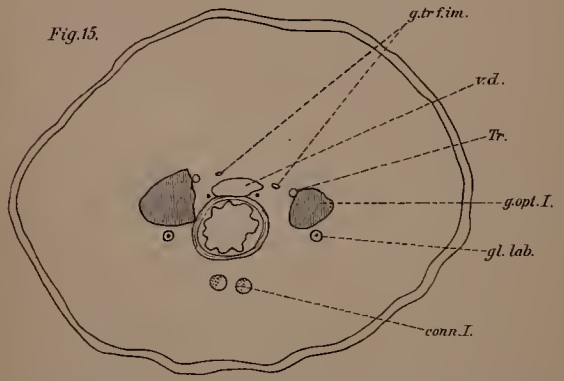


Fig. 16.

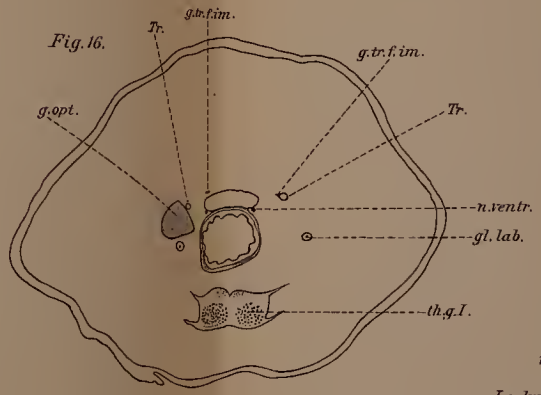


Fig. 17.

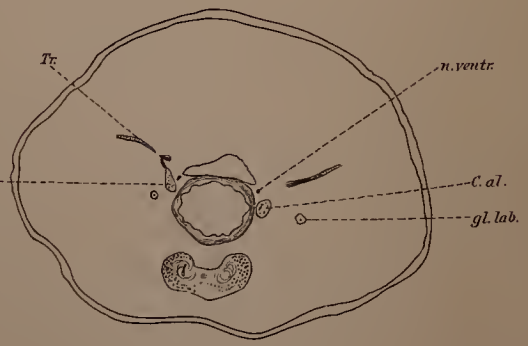
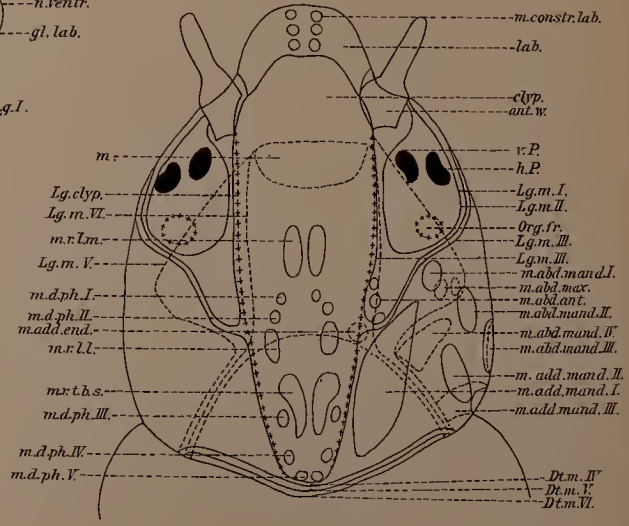


Fig. 19.

Fig. 18.



Verl. v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 76

Autor(en)/Author(s): Holmgren Nils

Artikel/Article: Zur Morphologie des Insektenkopfes 439-477