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

Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L.

II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen.

Von

Dr. **R. W. Hoffmann,**

Privatdozent für Zoologie und Assistent am zoologischen Institut der Univ. Göttingen.

Mit Tafel XXXIV und 11 Figuren im Texte.

Eigentlich hatte ich die Absicht, an dieser Stelle eine vollständige Morphologie der Mundwerkzeuge des *Tomocerus* zu geben, die mir zugleich die Basis zu einer embryologischen Untersuchung über denselben Gegenstand bieten sollte. Leider haben mir meine Studien, infolge großer technischer Schwierigkeiten, unerwartet viel Zeit weggenommen, so daß die Fertigstellung der Arbeit bis zu dem gegebenen Termin nicht mehr ermöglicht werden konnte. Ich muß mich deshalb in dem vorliegenden Festband darauf beschränken, nur einen kleinen Teil meiner Resultate zu publizieren. Ich wähle hierzu zwei Organe, die bisher von den Forschern noch sehr wenig berücksichtigt worden sind und deren Gestaltung und Funktion infolgedessen nahezu unbekannt geblieben oder falsch gedeutet worden sind: Ich meine den Epipharynx[1] und das Tentorium.

Ich werde auf den folgenden Blättern nur insofern die Fachliteratur berücksichtigen, als sie die Organisation der Collembolenmundwerkzeuge behandelt, indem ich alle weiteren Erörterungen — zumal alle vergleichend anatomischen Betrachtungen, die auch andre Insektengruppen berücksichtigen sollen — auf meine ausführliche Arbeit verschiebe, die ich im Sommer dieses Jahres abzuschließen gedenke.

[1] Ich werde bei Schilderung des Epipharynx auch zum Teil das Labrum berücksichtigen müssen, da es zum Verständnis des ersteren von wesentlicher Bedeutung ist.

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

Labrum und Epipharynx.

Der Epipharynx stellt in gewisser Weise nur die Fortsetzung des Labrum dar. Letzteres ist, wie bekannt, eine unpaare blattartige Bildung, die, symmetrisch zur Medianlinie, im oberen Drittel des Kopfes beginnt und sich in schiefer Richtung nach abwärts erstreckt; derart, daß sie im Verein mit den zweiten Maxillen (dem Labium) den Eingang zum Mund bildet. Das Labrum gewährt den inneren Mundorganen (Mandibeln, I. Maxillen, Glossa und Paraglossen), die alle mehr oder minder hinter ihm liegen, oder sich dahinter zurückziehen können, einen gewissen Schutz. Im kontrahierten Zustand der Mundteile sind nämlich von den oben erwähnten Kauwerkzeugen nur die Palpen der I. Maxillen sichtbar, die sich durch lange Borsten, an welche Nerven herantreten, als Tastorgane ausweisen.

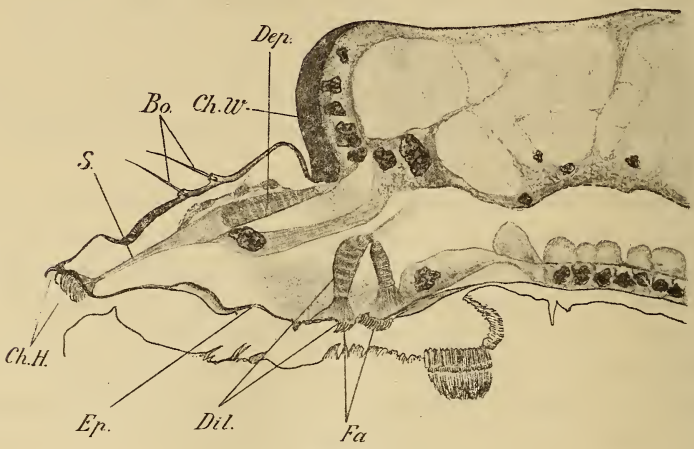
Die zweifellose Symmetrie des Labrum, die oft mit einer augenscheinlichen Betonung der Medianlinie Hand in Hand geht, hat bisher die Embryologen, die sich mit unserm Gegenstand beschäftigten, immer wieder zu Untersuchungen darüber veranlaßt, ob wir in diesem Organ nicht doch ein Gebilde vor uns haben, das ehemals zweiteilig war und phylogenetisch auf ein Extremitätenpaar zurückzuführen sei. Meines Wissens ist diese Ansicht bis jetzt durch keinen Befund, auch nicht bei andern Insektengruppen, bestätigt worden. Die beim erwachsenen Tier manchmal angedeutete Zweiteiligkeit des Labrum ist, aller Wahrscheinlichkeit nach, als sekundäre Erwerbung auf die Funktion gewisser Muskeln zurückzuführen, welche die Aufgabe haben, das Labrum nach abwärts zu ziehen, d. h. es den übrigen vorderen Kopfteilen dicht anzupressen.

Das Labrum hat bei *Tomocerus* etwa die Form eines Trapezes, dessen größere Basis dem Clypeus aufsitzt. Sie zieht sich quer zur Sagittalebene des Tierkörpers in einem flachen Bogen hin, der wiederum in einzelne streng symmetrische Kurven zerfällt. Eine tiefe Falte trennt das Labrum vom Clypeus. Auf seiner Oberfläche finden wir drei Querreihen starker Borsten, an die sich — ähnlich wie bei den Borsten des Klauenteils der Unterlippe — Nervenendigungen heranbegeben, so daß ihre sensorielle Bedeutung außer Zweifel steht: Die zwei oberen Reihen zu je fünf Exemplaren stehen ungefähr alternierend zueinander, mit Ausnahme der mittleren Borsten, die in gerader Linie untereinander angeordnet sind. Die dritte Reihe besteht aus vier Borsten, die unter den vier seitlichen

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

Borsten der zweiten Reihe stehen. Der distale Rand wird ebenso wie der proximale von einem verdickten Chitinstreifen eingefaßt, der ventralwärts dicht mit Haken besetzt ist, wobei in der Medianlinie eine deutliche Lücke gewahrt bleibt, die noch durch eine leichte Einkerbung im eigentlichen Labrum verstärkt erscheint[1].

Am distalen Ende des Labrum schlägt sich seine Vorderwand nach innen um und verläuft nun als Epipharynx bis zum Darmrohr, in dessen dorsale Wandung er auf Sagittalschnitten unmerklich überzugehen scheint (siehe Textfig. 1). In Wirklichkeit ist



Textfig. 1.

Sagittalschnitt durch die obere Partie des Kopfes von *Tomocerus plumbeus* L. *Bo*, Borsten; *Ch.H.*, Chitinhaken; *Ch.W*, Chitinwulst; *Dep*, Depressoren des Labrum; *Dil*, Dilatatoren des Epipharynx; *Ep*, Epipharynx; *Fa*, faserige Differenzierungen; *S*, Chitinsehne der Depressoren.

der Epipharynx ein ziemlich genau begrenztes Gebilde, was sich am besten auf Totalpräparaten erkennen läßt (siehe Taf. XXXIV, Fig. 1). An der Umschlagsstelle finden sich die oben erwähnten Chitinhaken, die in mehrere Reihen angeordnet sind, von denen sich die vorderste durch besonders kräftige Bildungen auszeichnet (Textfig. 1 *Ch.H*). Alle Haken besitzen eine nach hinten gekrümmte Spitze, wodurch sie — wie wir gleich sehen werden — befähigt werden, bei der Nahrungsaufnahme wesentliche Dienste zu leisten. Innerhalb des sich zwischen der oberen Labrumplatte und dem Epipharynx befindlichen Raumes, der nur zum Teil von Gewebs-

[1] Auf die sehr interessanten Chitinbildungen in den beiden seitlichen Winkeln des Labrum (basalwärts), die vielleicht phylogenetische Bedeutung haben, werde ich in meiner Hauptarbeit eingehen.

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

elementen erfüllt ist, verlaufen drei Paar symmetrisch angeordnete Muskeln (*Dep*, *Dil*), die mit beiden Teilen in Beziehung treten. Sie nehmen sämtlich ihren Ursprung an dem dicken Chitinwulste (*Ch. W*), welcher die hintere Wand der Falte bildet, die das Labrum vom Clypeus trennt. Ein Paar der Muskeln (*Dep*) können wir als Labrumdepressoren bezeichnen. Sie entspringen in Gestalt zweier breiter halbkreisförmig gebogener Bänder (siehe auch Textfig. 2 und 3 *Dep*), die ihre Konkavität nach unten kehren, getrennt voneinander und symmetrisch zur Medianlinie an dem vorerwähnten Chitinwulst[1] und begeben sich dann nach der distalen Partie des Epipharynx, wobei sie stark gegeneinander konvergieren. In etwas mehr als der Hälfte des Weges kommt es zum Zusammentreffen beider Muskeln und zur gemeinschaftlichen Insertion an einer »Chitinsehne« (*S*), die sich ihrerseits mit büscheliger Auffaserung an der mit Chitinhaken besetzten vorderen Partie des Epipharynx befestigt. Die Bedeutung der Muskeln ist einleuchtend: Wenn sie sich kontrahieren wird das Labrum mit dem Epipharynx nach unten gezogen. Es kann also hierdurch ein Verschluß des Mundes bewerkstelligt werden. Da die Chitinwand des Labrum am distalen Ende ganz besonders dünn ist, so erfolgt hier bei jeder Kontraktion ein nach innen gerichtetes Abbiegen des Randes. Ein Erschlaffen der Depressoren bedeutet zugleich ein selbständiges Aufrichten des Labralapparates, der, infolge seiner Aussteifung mit Chitinelementen, eine hohe Elastizität besitzt. Antagonisten sind aus diesem Grunde für das Labrum nicht nötig. Infolge von rhythmisch aufeinander folgenden Kontraktionen und Erschlaffungen der Depressoren schlagen sich die Chitinhaken des Epipharynx in gewissen Zeitabschnitten in die von Mandibeln und Maxillen zum Mund geführten Nahrungskörper ein, wodurch deren Weiterbeförderung in die Mundhöhle und von da in die übrigen Darmabschnitte erzielt wird.

Was nun die beiden andern Muskelpaare anbetrifft, so sind sie ihrer Funktion nach Dilatatoren desjenigen Darmabschnittes, dessen dorsale Partie vom Epipharynx gebildet wird, nämlich der Mundhöhle[2]. Wie schon oben erwähnt entspringen sie an der Rückwand

[1] Die inneren Partien dieser Bänder reichen an ihren Insertionsstellen etwas weiter nach hinten als die äußeren.

[2] Merkwürdigerweise bezeichnet Folsom (Justus Watson Folsom, The anatomy and physiology of the mouth parts of the collembolan, *Orchesella cincta* L. Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXXV. No. 2. 1899) die Mundhöhle als Pharynx, wobei er nicht angibt, was man bei dieser Auffassung als Mundhöhle anzunehmen hat. Den eigentlichen Pharynx dagegen,

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

der Chitinfalte, die das Labrum vom Clypeus trennt. Das vordere Paar entspringt hinter den Depressoren; es begibt sich dann für eine kurze Strecke in die Konkavität dieser Muskeln und inseriert schließlich am Epipharynx symmetrisch zur Medianlinie an Stellen, die sich durch eine besondere Bezahnung auszeichnen. Das hintere Paar Dilatatoren entspringt ein wenig hinter dem ersten Paar und inseriert weiter hinten am Epipharynx in analoger Weise. Ich werde später die vier Anheftungsstellen der Dilatatoren noch besonders kennzeichnen. Charakteristisch auch für diese Muskeln sind die faserigen Differenzierungen an ihren Insertionsstellen (Textfig. 1 *Fa*). Wir werden diese Erscheinung auch noch bei andern Kopfmuskeln konstatieren können. Die Aufgabe der Epipharynxdilatatoren besteht nun darin, die Mundhöhle zu erweitern. Erschlaffen die Muskeln, so kehrt der Epipharynx, infolge der Elastizität seiner Chitinelemente, in seine ursprüngliche Lage zurück. Ich werde am Schlusse dieses Kapitels, wenn wir die Organisation des Epipharynx etwas näher kennen gelernt haben, darstellen, wie die drei Paar Muskeln zusammenwirken.

Betrachtet man einen Epipharynx, abgelöst von den Organen, die mit ihm in Beziehung treten, von der Fläche, so erscheint er als ein sehr kompliziertes Gebilde, das sich überdies durch eine sehr bemerkenswerte Eigenschaft auszeichnet: es ist nämlich in seinem vorderen Teile stark asymmetrisch. Seine Asymmetrie erstreckt sich indessen nicht auf seine äußere Form, sondern auf die Art der Anordnung einer Anzahl seiner Teile. Ob diese Asymmetrie in Beziehung gebracht werden kann zur Asymmetrie gewisser andrer Teile der Freßwerkzeuge, wie z. B. der Mandibeln, bleibt dahingestellt. Deutlich lassen sich am Epipharynx zwei Partien unterscheiden: Einen vorderen mit allen möglichen spitzen und zackigen Bildungen versehenen Teil, dem bei der Zerkleinerung der Nahrung eine gewisse Rolle zugeteilt ist und einen hinteren durch zwei komplizierte laterale Chitinfalten ausgezeichneten Teil, dem neben obiger Funktion noch die Aufgabe zufällt, die Nahrung zum Pharynx hinzuleiten. Betrachten wir zunächst die vordere Partie. Dort wo das Labrum sich nach innen umschlägt und zum Epipharynx

---

der sich durch seine stärkere Muskulatur, besonders durch seine Dilatatoren, von dem übrigen Darmrohr unterscheidet, faßt er mit der darauffolgenden Darmpartie als Oesophagus auf. Außer von Folsom wird diese Anschauung meines Wissens von keinem andern Forscher vertreten.

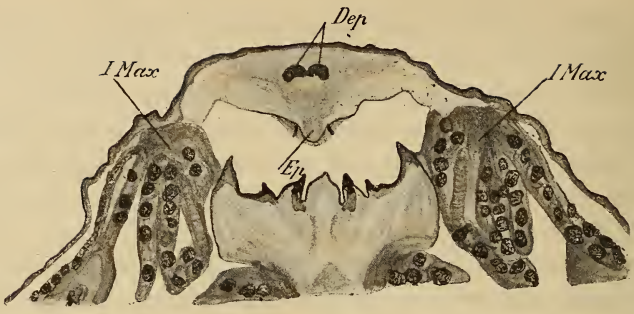
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wird[1], befindet sich die erste asymmetrische Bildung, nämlich ein relativ breiter Saum, der in fünf asymmetrische Felder zerfällt, die dicht mit den bereits oben erwähnten, nach hinten gebogenen Chitinhaken besetzt sind. Hieran schließen sich eine Anzahl schwer zu beschreibender plattenartiger und gezähnelter Bildungen, die auf jeder Seite ein verschiedenes Aussehen haben und sich wohl am besten aus der beigefügten Zeichnung (Taf. XXXIV, Fig. 1) erkennen lassen. Am meisten fällt auf der linken Seite eine sägenartig gezähnelte Platte und auf der rechten eine tomahawkartige Bildung auf, an der sich deutlich ein Schaftstiel von einem Beilteil unterscheiden läßt. Letzterer hat indessen nur äußerlich die Gestalt eines Beils: Er besteht eigentlich aus einer Anzahl büschelförmig angeordneter Chitinhaken. — Beide Apparate (der sägenförmige wie der tomahawkartige) setzen sich nach hinten in ein starkes symmetrisch zur Mittellinie angeordnetes Chitingerüst fort, das als zwei lange, schmale Platten zu betrachten ist, die sich in übereinstimmender Weise durch Fortsätze zum Teil am Epipharynx, zum Teil am Darm und den Paraglossen befestigen und über die sich zwei noch zu beschreibende Chitinplatten weg erstrecken.

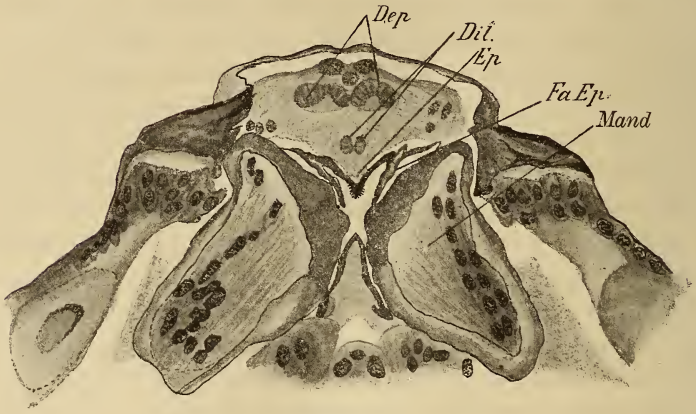
Der mittlere Teil der unteren Epipharynxhälfte zeichnet sich besonders in seinem vorderen Teil durch eine Anzahl streng symmetrisch zur Mediane angeordneter Vorsprünge und Höcker aus, auf denen sich zahlreiche Stacheln und Spitzen befinden. — Sowohl auf Totalpräparaten wie auf Querschnitten — siehe Textfig. 2—4 — läßt sich nachweisen, daß der Epipharynx in der Medianlinie stark gewölbt ist. Der Effekt hiervon ist, daß die stachligen und höckrigen Teile des Organs um so mehr zur Geltung kommen. Noch etwas vor dem Ende der ersten Hälfte des Epipharynx treten an jeder Seite zwei Chitinfalten auf, die deutlich in je vier fächerförmig aneinandergelegte Teile zerfallen, deren letzter am ausgedehntesten ist. Durch diese Chitinfalten wird entlang der Mittellinie des Epipharynx eine Rinne erzeugt, deren Öffnung nach der Ventralseite zu gerichtet ist. Im ersten Drittel dieser Rinne (siehe Taf. XXXIV, Fig. 1)

[1] Ich bezeichne somit als Epipharynx den ganzen oberen Teil der Mundhöhle, der sich von der Umschlagstelle der vorderen Labrumplatte bis zum Beginn des Pharynx hinzieht. Somit wird die Unterseite des Labrum aus dem Vorderteil des Epipharynx gebildet. Wollte man den Epipharynx erst etwa in der Gegend der Dilatatoren beginnen lassen, um der Labrumfalte ein einheitliches Gepräge zu wahren, so wäre dies nicht mit dem Charakter der dorsalen Mundhöhlenwand zu vereinigen, die eine durchaus einheitlich gebaute Bildung darstellt.

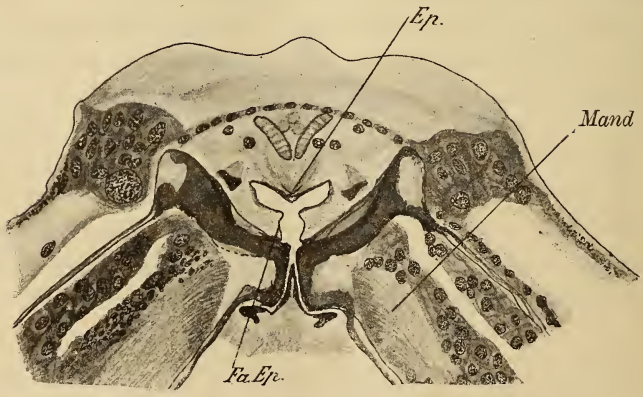
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Textfig. 2.



Textfig. 3.

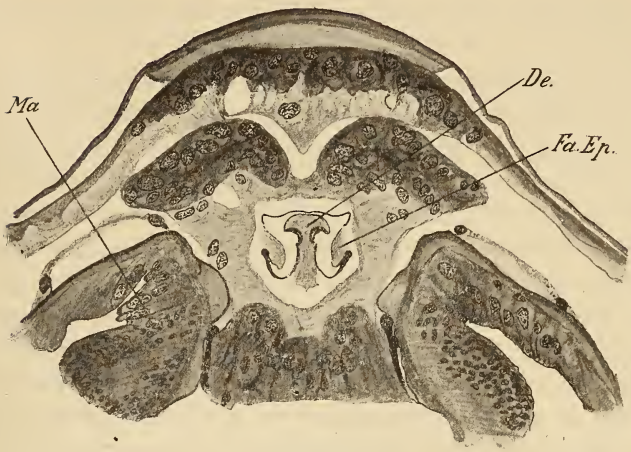


Textfig. 4.

Textfig. 2—4.

Eine Reihe von etwas schiefen Querschnitten durch den Epipharynx und den oberen Teil der Zunge. Fig. 2. Querschnitt durch die vordere Hälfte des Epipharynx. Fig. 3. Querschnitt in der Gegend des Endes der vorderen Hälfte der Epipharyngealrinne. Fig. 4. Querschnitt durch den hinteren Teil der Epipharyngealrinne.

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



Textfig. 5.

Textfig. 6

Textfig. 5 und 6.

Eine Reihe von etwas schiefen Querschnitten durch den Epipharynx und den oberen Teil der Zunge. Fig. 5. Querschnitt durch den Teil mit dem Pharynxdeckel. Fig. 6. Querschnitt kurz hinter dem Teil mit dem Deckel geführt. Bezeichnungen wie bei Fig. 1, sonst noch: *Da*, Darm (Pharynx); *De*, Deckel des Pharynx; *Fa.Ep*, Faltenbildung, durch welche die Epipharyngealrinne zustande kommt; *Mand*, Mandibeln; *I. Max*, erste Maxille.

ist der Spalt noch sehr ansehnlich. Etwas vor der Mitte ihres Verlaufs nähern sich die Ränder beider Faltenbildungen um ein Bedeutendes und gehen dann für eine ziemliche Strecke parallel nebeneinander her, um sich schließlich gegen ihr Ende wieder voneinander zu entfernen. Untersuchen wir die lateralen Falten der Rinne — ich will sie »Epipharyngealrinne« nennen — auf Querschnitten (Textfig. 3 und 4), so finden wir, daß sie sich nach hinten zu

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

stetig verdicken, um endlich in die Paraglossen überzugehen (Textfig. 5)[1].

Der so eigenartig beschaffenen Epipharyngealrinne kommen nun zwei Funktionen zu: sie dient als Leitungsbahn der aufgenommenen Nahrung und hilft mit, sie zu verkleinern. An jenen Stellen, wo sie mit der Mundhöhle kommuniziert, tritt sie noch mit andern Kauwerkzeugen in Berührung, nämlich mit den Mandibeln und mit der Zunge oder, genauer ausgedrückt, mit demjenigen oberen Teil der Zunge, den man als die Paraglossen bezeichnet hat (siehe Textfig. 3 u. 4). Schon in seinem vorderen Teil, wo die Rinne noch nicht vorhanden ist, sehen wir den Epipharynx in funktionelle Beziehungen zu der Zunge treten (siehe Textfig. 2). Letztere steht dem ersteren mit ihrem dorsalen Teil genau gegenüber, wobei gewisse zahnartige Chitinbildungen beider Organe sich einander entgegenwirken. Indem nun lateralwärts die zwischen beiden Organen liegende Höhle von den ersten Maxillen geschlossen wird, haben wir auch vor der Epipharyngealrinne einen Kanal, durch welchen die Nahrungsstoffe nach hinten befördert werden. — Ich werde unten darauf zu sprechen kommen, wie das Zusammenwirken der einzelnen Mundwerkzeuge zu denken ist.

Ein sehr merkwürdiger Apparat bleibt noch zu beschreiben übrig, der zwar nicht als Teil des Epipharynx angesehen werden darf, mit diesem jedoch in innige Beziehung tritt. Es ist dies eine epiglottisartige Bildung, die von den Paraglossen ausgeht und sich quer über die Pharynxöffnung legt. Dort, wo die eigentliche Darmröhre beginnt, befindet sich auch die Basalstelle der Paraglossen. Demnach liegt die Mündung ersterer zwischen dem Epipharynx (dorsal) und den Paraglossen (ventral), wie das ja zum Teil schon aus den vorhergehenden Schilderungen hervorging (siehe auch Taf. XXXIV, Fig. 2). Der Pharynxdeckel stellt sich somit als ein unpaarer, medianer Lappen des dorsalen Teils der Zunge (der Paraglossen) dar, der sich quer über die eigentliche Eingangspforte des Pharynx legt und hierdurch dessen Verschluß bewerkstelligen kann. Da sich bis zum Beginn des Darmes die Falten der

---

[1] Die letzterwähnten Beziehungen zwischen den Epipharyngealfalten und den Paraglossen werden wohl nur Lesern klar werden, die selbst Spezialstudien über die Collembolenmundwerkzeuge getrieben haben. Es würde den Rahmen, den ich meiner Arbeit gezogen habe, überschreiten, wollte ich auf diese Verhältnisse hier näher eingehen. Ich muß ihre eingehende Berücksichtigung auf meine Hauptarbeit verschieben.

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

Epipharyngealrinne hinziehen, so ist es verständlich, daß erstere sich auch über den Pharynxdeckel hinwegerstrecken (Taf. XXXIV, Fig. 2 sowie Textfig. 5)[1]. Hierdurch wird zweierlei bewirkt: einmal, daß die Verschiebung des Deckels nicht einen gewissen Winkel übersteigt, weiterhin, daß auch die Bewegung der Paraglossen, die ja mit dem Deckel in inniger Verbindung stehen, nicht über ein bestimmtes Maß hinausgehen kann. Welche Bedeutung hat nun dieser Deckel? — Ich denke, daß er eine Art Schluckapparat darstellt. Eine Erklärung, wie er wirkt, läßt sich meines Erachtens nur aus der Morphologie, den Lageverhältnissen und der Funktion der andern Mundapparate gewinnen. Eine direkte Beobachtung der inneren Mundwerkzeuge der Collembolen ist am lebenden Objekt aus technischen Gründen wohl ausgeschlossen.

Nachfolgend will ich nun darzustellen versuchen, welche Funktionen der Epipharynx in Gemeinschaft der an ihn herantretenden Mundorgane zu verrichten hat:

Soll Nahrung aufgenommen werden, so wird sie zuerst mit Hilfe der Mandibeln und Maxillen zum Munde geführt. Hier wird sie von dem vorderen Teil des Epipharynx ergriffen, der sich, infolge der Kontraktion der Depressoren, nach abwärts senkt und seine nach rückwärts gekrümmten Chitinhaken in sie einschlägt, wodurch sie zugleich ein Stück weiter in die Mundhöhle getrieben wird. Durch rhythmische Aufeinanderfolge von Kontraktionen und Erschlaffungen der Depressoren werden auf diese Weise die Nahrungskörper immer weiter nach hinten geschafft. Zugleich wird die Mundhöhle in ihrem vorderen Teil durch Hebung und Senkung des Epipharynx abwechselnd erweitert und verengt, wodurch eine Art Schluckbewegung zustande kommt. Entsprechend verstärkt werden die Erweiterungen und Verengerungen des vorderen Teils der Mundhöhle durch Auf- und Abwärtsbewegungen der Paraglossen, auf deren Ursache ich unten zu sprechen kommen werde. Im hinteren Teil der Mundhöhle sind es die vier Dilatatoren, die auf ähnliche Weise deren Verengerung oder Erweiterung verursachen. Daß diese Vorgänge nicht nur das Hinunterschlingen der Nahrung bewerkstelligen sollen, sondern auch ihre Verkleinerung verursachen, geht schon aus dem Vorhandensein und der Anordnung der zahnartigen Chitinelemente am Epipharynx und der Zunge hervor,

[1] Bei Textfig. 5 muß beachtet werden, daß hier auf dem Schnitt nur die mittlere Partie des Deckels getroffen ist, weil dieser gewölbt ist, somit seine Fläche nicht in einer Ebene liegt.

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

auch wohl aus der Art, wie die Dilatatoren inserieren. Die Insertionsstellen der vier Muskeln befinden sich nämlich in der Gegend der mit Zacken besetzten, symmetrisch gelegenen Wülste in der Mitte des Epipharynx[1]. Dort wo die Epipharyngealfalten auftreten liegen seitlich — gleichsam als ihre Fortsetzung — die Mandibeln (siehe Textfig. 4 u. 5), welche die in der Rinne fortgeführte Nahrung durch Bewegungen, die ⊥ zur Hauptachse des Organs vor sich gehen, zu verkleinern suchen. An dieser Stelle erfolgt demnach eine Bewegung von oben nach unten (Epipharynx) und seitwärts von rechts nach links und umgekehrt. Da nun hierdurch abwechselnd eine Verengerung oder eine Erweiterung des nahrungsleitenden Kanals erzeugt wird, so findet hier außer der Zerkleinerung der Nahrungssubstanzen zugleich ihre Weiterbeförderung statt. Erreichen sie endlich die Mündung des Pharynx, so verhindert der Deckel über ihm zunächst ihren Eintritt in den eigentlichen Darm. Infolge des oben beschriebenen Schluckmechanismus drängen jedoch unaufhörlich Nahrungssubstanzen nach hinten, die aus schon angeführten Gründen nicht mehr zurücktreten können. Die Folge davon ist, daß schließlich der Widerstand des Deckels überwunden und dieser nach hinten gedrückt wird, so daß nun die Nahrung den Pharynx passieren kann. Da nun der Deckel eine Fortsatzbildung der Paraglossen ist und mit diesen in sehr fester Verbindung steht, so ist es einleuchtend, daß jede Verschiebung des Deckels zugleich eine Bewegung der Paraglossen auslöst. — Deckel und Paraglossen bilden zusammen ja einen Hebel, wobei die Ursprungsstelle des ersteren zugleich den Drehpunkt des letzteren darstellt. Die Bewegung der Paraglossen beim Wegdrücken des Deckels aus seiner Ruhelage besteht aber in ihrer Annäherung an den Epipharynx. Da der Deckel mit großer Elastizität stets wieder sucht seine Ruhelage einzunehmen, so wird hierdurch eine regelrechte Auf- und Abwärtsbewegung der Paraglossen — das ist aber eine Kaubewegung — hervorgerufen. Neben dieser Funktion scheint dem Deckel noch die Aufgabe zuzufallen, eine Stauung und ein Zurücktreten der Nahrung aus dem Pharynx in die Mundhöhle zu verhindern. Was schließlich den Modus der Fortbewegung der Nahrung im Pharynx anbetrifft, so ist er bereits bekannt. Er ist zurückzuführen auf die Wirkung von Ringmuskeln und Dilatatoren.

---

[1] Leider habe ich auf Taf. XXXIV, Fig. 1 vergessen, die Insertionsstellen der Dilatatoren einzuzeichnen.

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

Sehen wir uns in der Literatur nach Angaben über die oben geschilderten Verhältnisse um, so finden wir nur sehr wenig darüber berichtet; selbst in den wenigen Arbeiten, die sich speziell mit der Anatomie der Collembolenmundwerkzeuge beschäftigen. Tullberg[1] ist es, der den Epipharynx für die Collembolen, und zwar bei *Tomocerus vulgaris*, entdeckt hat. Er begnügte sich jedoch damit, zu konstatieren, daß die Mundhöhle oben vom Gaumen (Epipharynx) begrenzt werde, der aus einer Chitinmembran bestehe, die mit mehreren gezähnten Erhöhungen versehen sei. Über die Mundhöhle und ihre Beziehungen zum Pharynx erwähnt er noch folgendes: »Die Mundhöhle wird oben und vorn von der Oberlippe begrenzt. Die über ihr eingebogene Haut bildet den oberen Teil der Mundhöhle oder den Epipharynx. Dieser hängt nach hinten mit den beiden oberen Hypopharynxscheiben (d. h. den Paraglossen) zusammen. Zwischen diesen und dem Epipharynx wird eine ziemlich große Höhlung gebildet, die von den Mandibeln ausgefüllt ist, und im hintersten Teil dieser Höhlung öffnet sich der Pharynx.« Entsprechend diesen spärlichen Angaben geben auch die zugehörigen Figuren nur ein flüchtiges Umrißbild der betreffenden Organe. Wie wir gesehen haben, stimmen diese Befunde mit meinen Ergebnissen gut überein.

Sommer[2], der wie ich über die Anatomie von *Tomocerus plumbeus* L. gearbeitet hat, erwähnt nicht einmal den Epipharynx. Ich will noch bemerken, daß er die Dilatatoren des Pharynx als Antagonisten der Ringmuskulatur betrachtet und beide als »in den Dienst der Schluck-, zum Teil auch in den des Kaugeschäfts gezogen« ansieht, eine Anschauung, die er allerdings nicht weiter begründet, der aber auch ich, wie oben zu sehen ist, beistimme. Wie aus seiner Fig. 21 Taf. XXXIV hervorgeht, hat er ebenfalls nichts von der gemeinschaftlichen Chitinsehne der Labrumkompressoren gesehen: diese Muskeln inserieren bei ihm etwa in der Mitte der inneren Fläche des Labrumschildes. Auch die Dilatatoren des Epipharynx hat Sommer wohl gesehen; seine Abbildung zeigt jedoch nichts von ihren Beziehungen zu gewissen Chitinelementen des Epipharynx — desgleichen nichts von ihren faserbüscheligen Differenzierungen an den Insertionsstellen.

---

[1] Tycho Tullberg, Sveriges Podurider. Kongl. Svenska, Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bandet 10. No. 10. Stockholm 1872.

[2] Albert Sommer, Über *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Diese Zeitschr. XLI. Bd. 1885.

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

Was endlich die Hauptarbeit über unsern Gegenstand, die von Folsom[1], anbetrifft, so finden wir auch in ihr nur wenige hierher gehörige Beobachtungen. Folsom hat die Zahnreihe am distalen inneren Rand des Labrum schon gesehen; auch erwähnt er, daß sie in der Mitte eine Unterbrechung erleidet, doch spricht er nicht von der Bedeutung, die ihr bei der Nahrungsaufnahme zukommt[2]. Was der Autor sonst noch über den Epipharynx berichtet, ist recht wenig. Nachdem er die Angabe Tullbergs zitiert hat, fährt er folgendermaßen fort: »The teeth of the epipharynx are directed towards those of the paraglossae in conjunction with which they appear to hold the food.« Sehr interessant für uns ist hierbei die Figur, auf die er sich bei diesen Angaben bezieht (Taf. IV, Fig. 30). Man sieht nämlich aus dem hier abgebildeten, allerdings sehr schematischen und nur die Umrisse gebenden Querschnitt, daß der Epipharynx bei *Orchesella cincta* L. in gewisser Hinsicht ganz ähnlich beschaffen sein muß wie bei *Tomocerus*. Folsom zeichnet nämlich deutlich die beiden lateralen Falten des Epipharynx, welche die Epipharyngealrinne bilden, nur hält er sie eben für Zähne (auf einem Querschnitt sieht das ja auch so ähnlich aus), die zum Halten der Nahrung bestimmt sind. Von den wirklichen Zahnbildungen scheint er — außer der oben erwähnten distalen Zahnreihe — gar nichts gesehen zu haben[3]. Auch Folsom beschreibt die beiden Depressoren des Labrum, wobei er jedoch ebensowenig wie Sommer eine gemeinschaftliche Sehne beider Muskeln erwähnt. Er gibt vielmehr an, daß sie dicht nebeneinander an einem inneren Vorsprung der Labrumplatte, etwa in deren Mitte inserieren, was ein ähnliches Bild wie das von Sommer in seiner Fig. 21 dargestellte abgibt. Die Endpartien der Dilatatoren des Epipharynx zeigen ebensowenig wie bei Sommer fädige Differenzierungen sowie Beziehungen zu Zahnbildungen am Epipharynx.

---

[1] l. c. S. 4.

[2] Allerdings ist die beigegebene Figur (Taf. II, Fig. 9) nicht leicht mit den von mir angegebenen Verhältnissen durchaus in Einklang zu bringen.

[3] Um eine richtige Vorstellung von dem Epipharynx zu erlangen genügt das Anfertigen von Schnitten nicht. Es ist hierzu unbedingt erforderlich, daß man auch Totalpräparate von dem isolierten Organ herstellt, was allerdings bei der Kleinheit des Objekts mit nicht geringen technischen Schwierigkeiten verknüpft ist.

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

Das Tentorium.

Daß so ein wichtiger Apparat, wie das Tentorium einer ist, bis vor fünf Jahren bei den Collembolen ganz unbekannt war, zeigt, wie wenig eingehend bisher die Mundwerkzeuge dieser Gruppe studiert worden sind. Folsom[1] gebührt das Verdienst, das Tentorium für *Orchesella cincta* L. entdeckt und näher beschrieben zu haben. Seit dieser Zeit hat sich meines Wissens kein Forscher mehr mit diesem interessanten und komplizierten Apparat beschäftigt.

Nach dem eben Gesagten könnte der Leser wohl auf den Gedanken kommen, daß das Tentorium einen außerordentlich kleinen Apparat darstelle, der eben hierdurch der Aufmerksamkeit der Forscher entschlüpft sei. Dies ist indessen durchaus nicht der Fall. Im Verhältnis zum Kopf des Tieres hat er sogar recht beträchtliche Dimensionen. Seine Länge beträgt mehr als die Hälfte der Längsausdehnung des Kopfes. Es sind vielmehr einige technische Gründe, welche das Studium des Tentoriums ungünstig beeinflussen. Zunächst schon die Schwierigkeit, eine kontinuierliche Serie gut erhaltener Schnitte durch den Collembolenkopf mit allen seinen Organen zu bekommen. Sodann das Erfordernis einer Färbemethode, die das Tentorium gut differenziert, so daß es sich leicht von den oft in innigste Beziehung mit ihm tretenden übrigen Mundteilen und Muskeln unterscheiden läßt. Durch mikroskopische Präparation läßt sich ja leider — im Gegensatz zum Epipharynx — kein Einblick in unser Organ gewinnen und zwar aus folgenden Gründen: Wie wir noch sehen werden, befestigen sich am Tentorium eine Unmenge von Muskeln. Diese von dem Apparat einzeln abzulösen, halte ich geradezu für unmöglich, da sie so fest daran haften, daß ihre Entfernung ohne Verletzung des Organs nicht zu erreichen ist. Und doch ließen sich ohnedies nicht einmal gröbere Details an ihm erkennen, da die Muskeln alle Flächen des Tentoriums bedecken. Von einer Behandlung des Objekts mit Kalilauge zur Entfernung der plasmatischen Elemente muß aber schon deshalb abgesehen werden, weil — wie schon Folsom bemerkt — hierdurch die feineren Teile des Organs zerstört werden.

Ich habe mir die große Mühe gemacht, das Tentorium zweimal nach gut erhaltenen Schnittserien durch Plattenmodelle zu re-

---

[1] l. c. S. 4. Folsom behandelt allerdings das Tentorium auch in seiner späteren embryologischen Arbeit l. c. S. 25, doch geht er hierbei auf die Morphologie des fertigen Apparates nicht näher ein.

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

konstruieren — einmal nach Querschnitten, das andre Mal nach Frontalschnitten. Wenngleich ich hierdurch auch eine befriedigende Vorstellung von der Morphologie des Gebildes erlangt habe, so bestehen doch zwischen den einzelnen Teilen der Modelle zu große Lagendifferenzen, als daß ich nach ihnen an dieser Stelle ein Habitusbild des Organs geben möchte. Die Gründe für diese Ungenauigkeiten liegen in seiner Kompliziertheit und in den starken Vergrößerungen, die bei Anfertigung der Modelle angewandt wurden und welche die Anbringung von Richtungsebenen oder -Linien nicht zuließen.

Ich hoffe, diese Lücke in meiner nächsten Publikation ausfüllen zu können.

Das Tentorium besteht aus einem langgestreckten chitinösen Apparat, der sich unterhalb des im Kopf verlaufenden Darmteils hinzieht, mit letzterem jedoch an keiner Stelle in direkte Beziehung tritt. Wir können an ihm einen eigentlichen Körper von plattenartiger Gestalt und eine ganze Reihe von armartigen Bildungen unterscheiden. Sowohl am Körper wie an den Armen befestigen sich Muskeln in großer Zahl, denen die verschiedensten Funktionen zukommen. Alle Mundapparate mit alleiniger Ausnahme von Labrum und Epipharynx treten durch Muskelzüge mit dem Tentorium in Verbindung. Außer den von den Kauwerkzeugen herkommenden Muskeln existieren jedoch noch andre, die allein dem Tentorium zukommen, insofern sie den Apparat unmittelbar an der Kopfwand befestigen und keine Verbindung mit andern Mundteilen eingehen.

Der eigentliche Tentoriumkörper, d. h. das Tentorium ohne die Arme, ist ein recht schwer zu beschreibendes Gebilde. Cum grano salis kann man es sich als eine im Querschnitt ∿-förmig gebogene Platte vorstellen, die ihre Konkavität der dorsalen Kopfwand zukehrt. Sie ist jedoch in verschiedenen Bezirken der Medianfläche mit Löchern versehen, durch welche gewisse Muskeln ziehen. Der Darm verläuft zumeist eine ziemliche Strecke über der Konkavfläche, doch ist er verschiedentlich durch chitinisierte dünne Membranen mit dem Tentorium verbunden. Der Tentoriumkörper beginnt, von vorn gerechnet, dicht hinter dem Schlundring, dem er sich innig anschmiegt; die vorderen Armbildungen hingegen ragen noch weit über das Nervensystem hinaus. Im ganzen gibt es dreizehn Arme, denen zum Teil recht wichtige Funktionen zukommen. Zwölf davon treten als paarige Bildungen auf, ein einziger Arm, der hintere, ist unpaar, hat jedoch einen paarigen, symmetrisch gelegenen

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

Endabschnitt, so daß auch hier eine gewisse Duplicität gewahrt bleibt. Gehen wir jetzt zur Besprechung der einzelnen Armbildungen über:

Das vorderste Armpaar ist gleich eines der interessantesten. Es zweigt sich an der vorderen und unteren Endpartie des Tentoriumkörpers ab, wobei es mit dessen Längsachse nach unten zu einen stumpfen Winkel bildet. Beide Arme divergieren etwas in ihrem Verlauf (siehe Taf. XXXIV, Fig. 3 *v.T*). Sie schmiegen sich dicht an die untere Partie des Schlundringes an. Schließlich vereinigen sie sich mit den Paraglossen an deren Basalstelle (siehe auch Taf. XXXIV, Fig. 2).

Ich habe die eben beschriebenen Gebilde als vordere Tentoriumarme bezeichnet, weil sie Folsom so genannt hat und ich mich später mit diesem Forscher über diesen Gegenstand auseinandersetzen muß. In Wirklichkeit müssen sie je und je als Bildung sui generis betrachtet werden, da sie weder dem **Tentorium** noch den **Paraglossen** zugehören. Sie unterscheiden sich zunächst von den übrigen Tentoriumarmen schon auffällig dadurch, daß sie im wesentlichen aus zwei Teilen bestehen — einem plasmatischen und einem eigentümlich geformten chitinösen Anteil (siehe Textfig. 7—11). Der plasmatische Teil ist als Matrix des chitinösen anzusehen. Er enthält von Strecke zu Strecke umfangreiche Kerne (siehe Textfig. 9 u. 10). Der Chitinteil stellt eine stabartige Bildung dar, die im Inneren einen Hohlraum besitzt und die sich — wie man wohl aus ihrem intensiven Färbevermögen schließen darf — durch ein besonders festes Gefüge auszeichnet. Dieser Stab geht nun weder unmittelbar in das Chitin des Tentoriums noch in das der Paraglossen über. An letzterem erstreckt es sich vielmehr in je einer grubenartigen Vertiefung mit seinem plasmatischen Anteil noch eine ganze Strecke weit an der unteren Fläche des Körpers hin, bis er — sich immer mehr verjüngend — endlich frei aufhört (siehe Tafelfig. 3). Eigentümlich ist die Art, wie der Stab an dem Tentorium verankert wird (siehe Textfig. 7 u. 8). Es erstrecken sich nämlich von ihm aus radiär angeordnete fadenartige Differenzierungen durch das Plasma bis zur Chitinfläche. Sie erinnern lebhaft an die Faserbündel, die wir bereits am Ende der Depressoren des Labrum und den Dilatatoren des Epipharynx kennen gelernt haben.

Ebensowenig wie in das Tentorium gehen die beiden Arme in die Paraglossen über. Es fällt nicht schwer, auch an dieser Stelle deutlich die Grenzen beider Teile festzustellen, wie das

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

sowohl aus Tafelfig. 3 als aus Textfig. 11 mit genügender Klarheit hervorgeht. Die Arme zeigen hier eine keulenförmige Anschwellung, die noch dadurch von Interesse ist, daß sie an ihren freien lateralen Partien von einer Chitinmasse umgeben werden, die als direkte Fortsatzbildung des Chitinstabs anzusehen ist. Diese Chitinwülste haben eine praktische Bedeutung für die Mandibeln: Sie stehen nämlich gewissen Verdickungen dieser Mundwerkzeuge gerade gegenüber, so daß man wohl nicht fehlgeht, wenn man sie als deren Drehpunkte ansieht; um so mehr als letztere durch eine Chitinmembran, die sich ebenfalls von dem Stab abspaltet, und die sich unterhalb des Höckers befestigt, gewaltsam in der Nähe der Armendigungen festgehalten werden.

Trotz allem bisher Gesagten besteht eine direkte, wenn auch äußerst dünne Brücke zwischen Tentorium und Paraglossen: Wie Textfig. 7—11 zeigen, geht vom Tentoriumkörper dorsal ein stets sich verschmälernder Chintinstreifen aus, der in der Kante verläuft und sich schließlich an den keulenförmigen Enden der Arme plattenartig verbreitert[1].

Auf die Art und die Bedeutung der Muskeln, die sich am Tentorium befestigen, werde ich in allgemeinen Zügen in dem Abschnitt über die Funktion des Gebildes zu sprechen kommen.

Die nächsten Arme, die wir nun vornehmen wollen, erstrecken sich nach vorn dorsalwärts. Es sind zwei Paare, deren Abzweigungsstellen ungefähr in derselben Ebene liegen. Letztere sind sehr gut auf Textfig. 7 (die beiden dorsalen Spitzen) zu sehen. Die beiden der Mediane genäherten Arme verlaufen am Schlundring dicht an dessen innere, d. h. dem Darm genäherten Fläche angeschmiegt. Sie konvergieren hierbei stark und vereinigen sich noch innerhalb des Nervenringes in einer umfangreichen klotzartigen Chitinmasse, an die sich zahlreiche Muskeln befestigen. Jenseits der Vereinigungsstelle teilt sich erstere in eine Anzahl symmetrisch angeordneter Stäbe, die sich rechts und links in weitem Bogen durch den dorsalen Teil des Kopfes ziehen, um mit dem dort befindlichen plasmatischen Gewebe zu verwachsen.

Das äußere Paar der vorderen dorsalen Arme verläuft lateral vom Schlundring, ohne ihn zu berühren. Es divergiert sehr stark, wobei jeder Teil sich etwas flächenhaft verbreitert. Gegen Ende

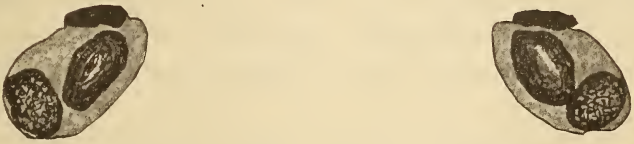
---

[1] Er besitzt das Färbevermögen des Tentoriums, unterscheidet sich deshalb leicht von der Chitinmasse des Stabes.

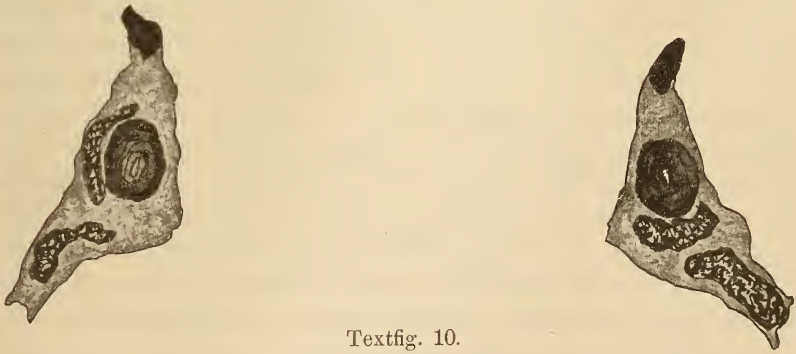
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Textfig. 7.

Textfig. 8.



Textfig. 9.



Textfig. 10.

Textfig. 7—10.

Querschnitte durch die »vorderen Tentoriumarme«. Fig. 7. Vorderes Ende des Tentoriumkörpers. Die »vorderen Tentoriumarme« liegen nach unten in einer grabenartigen Vertiefung. Jeder Chitinstab ist von einer Plasmamasse umgeben und durch faserige radiär gerichtete Stränge mit dem Körper des Tentoriums verbunden. Die beiden oberen Spitzen stellen die Basalstellen des zweiten und dritten Armpaares dar. Fig. 8. Gegend, wo der Nervenring beginnt. Fig. 9. Mittlere Armgegend. Der plasmatische Teil enthält große Kerne. Oben erkennt man die feinen stabartigen Fortsätze des Tentoriumkörpers. Fig. 10. Gegend kurz vor der Vereinigung der Arme mit den Paraglossen. Der plasmatische Teil der Arme hat an Umfang gewonnen. An der oberen Ecke findet sich der Tentoriumfortsatz.

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

Textfig. 11.

Querschnitt durch die »vorderen Tentoriumarme«. Fig. 11. Stelle der Vereinigung der Arme mit den Paraglossen. Seitlich ist die Ursprungsstelle eines I. Maxillenmuskels getroffen. (Diese Figur wurde aus Raumrücksichten, im Verhältnis zu den übrigen Bildern der Serie, auf 2/3 der Originalgröße reduziert.)

des Verlaufs teilt jeder Arm sich in eine Anzahl Nebenarme, die sich an dem chitinösen inneren Teil der Stemmata oder in deren Umkreis befestigen. Diese Arme stehen allein von allen andern in keiner Beziehung zu Muskeln. Sie dienen deshalb nur zur Befestigung des Tentoriums am vorderen dorsal seitlichen Teil des Kopfes.

Das vierte und fünfte Armpaar gehört zu den wichtigsten Teilen des Tentoriums. Das eine Paar erstreckt sich etwas schief zur Vertikalen nach oben; das andre ungefähr in derselben Richtung nach abwärts. Es ist deshalb möglich, auf einem schiefen Querschnitt beide Gebilde zu treffen (siehe Tafelfig. 4). Beide Armpaare divergieren etwas in ihrem Verlauf. Sie stehen nicht in direkter Beziehung zu der Kopfwand, sondern indirekt erst durch Vermittelung von Muskeln. In der Art und Weise, wie die Muskeln sich an der Kopfwand befestigen, ergibt sich jedoch ein Unterschied zwischen beiden Armpaaren: Während die Muskeln der ventralen Arme direkt an der Kopfwand ihren Ursprung nehmen, geschieht dies bei den Muskeln der dorsalen Arme durch Vermittelung einer Sehne. Auch bei diesen Muskeln treffen wir wieder an den Enden die eigentümlichen faserigen Differenzierungen. Die einzelnen Fäden lassen sich dabei deutlich bis in die inneren Chitinlamellen hinein verfolgen. Die sich dunkler färbende Substanz zwischen je zwei Fäden erscheint infolgedessen auf dem Schnitte wie je ein Knötchen. Mit dem oben Gesagten sind indessen die Differenzen zwischen den dorsalen und den ventralen Armen noch nicht erschöpft. An Sagittalschnitten zeigt sich nämlich ein ganz andres Bild als das durch

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

Tafelfig. 4 dargestellte. Hier treten deutlich einige Besonderheiten der ventralen Arme auf. Zunächst erweisen sich ihre Muskeln als bedeutend mächtiger als die dorsalen; sie bestehen aus zwei umfangreichen Partien. Sodann inseriert an der Terminalfläche der ventralen Arme je ein dem Tentorium nicht zugehöriger Muskel, der sich nach hinten zieht. Die interessanteste Bildung stellt aber eine Abzweigung jedes Armes nach vorn dar und zwar an der Stelle, wo die eigentlichen Tentoriummuskeln inserieren. Diese Zweigbildung läuft eine Strecke lang an der Seite des Nervensystems hin und befestigt sich schließlich mit büscheliger Auffaserung an der vorderen inneren Partie der Zungenbeine.

Von dem sechsten Armpaar gebe ich in Tafelfig. 5 eine Abbildung. Es entwickelt sich aus einem unpaaren, schmalen Medianteil des Tentoriumkörpers als zwei lange starke Chitinstäbe, die sich nach hinten und ventralwärts erstrecken. Auch an sie befestigen sich echte Tentoriummuskeln, welche sich an ihrem Ende in zwei starke Chitinsehnen verlängern, die einerseits mit den großen tubulösen Kopfdrüsen[1] verwachsen sind, anderseits sich mit ihren faserig differenzierten Endteilen an der Chitinhaut der ventralen hinteren Kopfwand anheften. Sehr kompliziert werden die Verhältnisse dadurch, daß in der Nähe des Ausgangspunktes der sechsten Arme der Fußabschnitt der Glossa mit den seitlichen Teilen des Tentoriumkörpers verwächst und jederseits durch mehrere Muskeln mit den Armen in Beziehung tritt. Doch davon werden wir später einiges erfahren.

In direktem Anschluß an die auf Tafelfig. 5 gezeichnete winklige Partie des Tentoriumkörpers (von der die beiden Arme ausgehen) setzt sich nach hinten und etwas nach unten gerichtet eine im Durchschnitt ovale lange Stange an, die genau in der Mediane liegt und mit einer wagenbalkenartigen Querstange endigt. Die seitlichen Enden dieser Querstange befestigen sich schließlich jederseits mit einer hell sich färbenden faserbüscheligen Partie an dem am meisten nach innen reichenden winkeligen Teil der tubulösen Drüse.

---

[1] Siehe R. W. Hoffmann, Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbeus* L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Collembolen*. Zoolog. Anzeiger. XXVIII. Bd. Nr. 3. 1904.

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

Wenden wir uns nun zu den Leistungen des Tentoriums, so lassen sich zweifellos zwei Funktionen nachweisen: eine passive — wenn ich so sagen darf —, die darin besteht, daß der Apparat zahlreichen Muskeln als Ursprungsstelle dient und eine aktive, die ihn in den Stand setzt, sich selbsttätig zu verschieben, was natürlich eine Lageveränderung aller jener Mundwerkzeuge zur Folge haben muß, die mit dem Tentorium in irgendeiner Weise verbunden sind.

Ich kann hier natürlich nur einen flüchtigen Überblick über die Muskelzüge geben, die sich an dem Tentorium befestigen, da zum vollen Verständnis ihres Verlaufs die Kenntnis ihrer Insertionsstellen an den betreffenden Mundteilen gehört. Desgleichen wird es mir nicht möglich sein, eine erschöpfende Darstellung der aktiven Funktion des Tentoriums ohne Berücksichtigung der Organisation und Lage der gesamten Kauwerkzeuge zu geben. Alle diese Dinge werde ich eingehend in meiner ausführlichen Arbeit berücksichtigen.

Einer großen Anzahl der Tentoriummuskeln fällt bei der Bewegung des Kopfes eine hier nicht näher zu charakterisierende Aufgabe zu. Es sind deren nicht weniger als zehn Paare. Sie haben ihre Ursprungsstellen im Thorax, zumeist an seiner ventralen Seite. Die Insertionsstellen liegen dagegen an den verschiedensten Stellen des Tentoriums. Schon gleich der unpaare letzte Arm dient in seinem Medianpunkt als Insertionsstelle für derartige Muskeln. Andre wieder inserieren an den lateralen Partien des hinteren Tentoriumkörpers. Überhaupt überschreiten die Insertionsstellen dieser Muskeln nicht das Territorium der mittleren Arme. Zwei Paare der Kopfbewegungsmuskeln haben sehr merkwürdige Insertionsstellen, nämlich die Endteile der ventralen mittleren Arme, und zwar hinter der Stelle, wo sich die ventralen Tentoriummuskeln anheften. Eine Kontraktion dieser vier Kopfbewegungsmuskeln muß nun jedesmal außer der betreffenden Kopfbewegung auch eine Rückwärtsverschiebung des Tentoriums und des mit ihm verbundenen vorderen Teils der Glossa hervorrufen. Doch davon werden wir später noch etwas Näheres hören.

Sodann treten fünf Paare Mandibelmuskeln an das Tentorium, zwei Paar I. Maxillenmuskel und sechs Paar Fühlermuskel. Interessant ist es, daß nicht nur der Tentoriumkörper als Ursprungsstelle dient, sondern auch gewisse Tentoriumarme, siehe z. B. Textfig. 11. Am vorderen Teil des Zungenkörpers entspringen eine ziemliche Menge der Dilatatoren des Pharynx. Einen höchst sonderbaren Ursprungsort hat eine andre Gruppe dieser Muskeln:

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

nämlich die Vereinigungsstelle der ersten (inneren) Tentoriumarme. Dieser Teil der Arme bildet — wie wir schon gesehen haben — eine klotzartige kompakte Chitinmasse. Außer den Dilatatoren dient er noch einer größeren Anzahl von Fühlermuskeln als Anheftungsstelle. Sehr komplizierte Verhältnisse treten an jener Partie auf, wo der Fußteil der Glossa mit dem Tentorium verwachsen ist. Die beiden Verwachsungsstellen liegen in ziemlicher Nähe des Gipfelpunktes des letzten Armpaares. Mit diesen stehen auch die Glossateile in inniger Beziehung. In Tafelfig. 5 habe ich durch ein † die Stellen angegeben, wo sich zwei Muskeln von dem Sehnenteil der Arme abzweigen. Sie treten einerseits mit der seitlichen Tentoriumlamelle, anderseits mit dem Fußteil der Glossa in Beziehung. Sodann gibt es noch folgende Muskeln an letzterem. Ein dickerer und ein dünnerer Muskel, die beide seitlich vom Muskel † an dem Fußteil inserieren und sich nach der tubulösen Drüse hinziehen, an der sie seitlich von den sechsten Armen inserieren. (Der dünne Muskel ganz am lateralen Ende der Drüse.) Ein sehr merkwürdiges Gebilde stellt endlich noch ein quer zur Mediane des Kopfes gerichteter unpaarer Muskel dar, der die inneren Partien der Fußteile der Glossa miteinander verbindet und dem zweifellos die Aufgabe zufällt, beide Fußteile einander zu nähern.

An einer größeren Anzahl von Stellen erscheint das Tentorium fest fixiert: 1) durch das erste Tentoriumarmpaar an der dorsalen Kopfwand; 2) durch das zweite Tentoriumarmpaar in der Augengegend des Kopfes; 3) durch den unpaaren letzten Arm (den dreizehnten) am ventralen Hinterende des Kopfes. Sodann existieren zwei Befestigungsmoden, die das Tentorium in Beziehung zu einem andern Mundorgan — nämlich der Zunge — bringt; und zwar durch die »vorderen Tentoriumarme« und durch die Ausläufer der mittleren ventralen Arme. Ich will gleich hier gestehen, daß ich bis jetzt noch nicht klar darüber bin, welche Wirkung diese letzten beiden Verbindungen auf das Tentorium auszuüben vermögen, da ich die Art und den Grad der Bewegungsfähigkeit des gesamten Zungenapparates noch nicht genau beurteilen kann.

Schon aus den vorhergehenden Zeilen wird der Leser den Eindruck gewonnen haben, daß das Tentorium kein rein passiver Apparat sein kann: Den festen, oder — wie die beiden letzten — vielleicht halbfesten Verbindungen des Tentoriums mit der Kopfwand (bzw. der Glossa) stehen Verbindungen entgegen, welche eine

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

freie Beweglichkeit des Apparates ermöglichen. Die Muskeln der dorsalen und ventralen mittleren Arme erlauben entsprechend seine Verschiebung nach oben oder nach unten. Die Muskeln des sechsten Armpaares eine solche nach hinten. Eine Komplikation letzterer Bewegung kann aber hier durch Aktion der Fußmuskulatur der Zunge eintreten, insofern hierdurch der ganze Tentoriumapparat nicht nur nach hinten geführt, sondern auch in seinen hinteren Teilen auseinander gedehnt werden muß, da er ja fest mit dem Fußteil der Glossa verwachsen ist. Einen dieser Wirkung entgegengesetzten Effekt erzeugt wohl die Kontraktion des unpaaren, die beiden Fußenden der Glossa verbindenden Muskels.

Der Apparat, der unter allen Umständen durch aktive Verschiebungen des Tentoriums betroffen wird, ist zweifellos die Glossa mit ihren Anhängen, den Paraglossen. An nicht weniger als dreimal zwei Stellen hängen ja beide Organe miteinander zusammen. — Welche Art von Bewegung durch Kontraktion der Tentoriummuskeln an dem Zungenapparat hervorgerufen werden, will ich an dieser Stelle nicht weiter untersuchen. — Anderseits ist es klar, daß jede aktive Verschiebung des Zungenapparates auch wiederum nicht ohne Einfluß auf das Tentorium sein kann. Ebenfalls nicht unbeeinflußt können bei Verschiebungen des Tentoriums alle die Apparate bleiben, die durch Muskeln mit ihm in Verbindung stehen, wenngleich die weiche und nachgiebige Masse der Muskeln Lageveränderungen des Tentoriums nicht ebenso an den zugehörigen Mundwerkzeugen fühlbar machen wird, wie wenn die Verbindung von festen Chitinstäben übernommen würde. Sodann ist es klar, daß bei Verschiebungen des Tentoriums nicht alle Kauwerkzeuge gleichmäßig beeinflußt werden. Die Art und Intensität der hierdurch hervorgerufenen Bewegung wird für jedes einzelne Mundwerkzeug von der Lage der Insertionsstellen seiner Muskeln sowie von der Tatsache abhängen, welche der Tentoriummuskeln gerade in Aktion sind. Es sind indessen nicht nur die Kauapparate, die mit dem Tentorium in Verbindung stehen, sondern auch — wie wir gesehen haben — die Fühler und der Thorax (letzterer durch die Kopfbewegungsmuskeln). Aus dieser Tatsache können wir den sehr interessanten Schluß ziehen, daß Bewegungen des **Tentoriums** auch Bewegungen des ganzen Kopfes und der Fühler hervorrufen müssen. Da aber Verschiebungen des **Tentoriums** zweifelsohne mit irgendwelchen Kaufunktionen in Beziehung zu bringen

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

sind, so wird kein Tier imstande sein zu fressen, ohne hierbei Kopf und Fühler zu bewegen.

Es ist nun an der Zeit, auf die Arbeit Folsoms — die einzige, die sich mit unserm Gegenstand beschäftigt — etwas näher einzugehen: Das Tentorium ist nach seiner Beschreibung bei *Orchesella cincta L.* »a chitinised structure in the middle of the head, underlying the oesophagus, extending upward on either side of it, and held in place by three pairs of arms diverging from the median plane«. Zwei dieser Arme sind unschwer als unsre »vorderen Tentoriumarme« zu erkennen, die beiden andern entsprechen unsern mittleren dorsalen und mittleren ventralen Armen. Alle andern Armbildungen sind Folsom entgangen. Was die vorderen Arme anbetrifft, so erwähnt der Forscher nicht, daß sie als besondere Gebilde anzusehen sind; er gibt auch weder Details über ihren inneren Bau, noch über die Art ihrer Befestigung am Tentorium und den Paraglossen, doch lassen gewisse Bemerkungen mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß die Verhältnisse für *Orchesella cincta L.* ganz ähnlich liegen wie für *Tomocerus plumbeus L.* Aus der Art, wie das Tentorium auf Färbungen und Behandlung mit Kalilauge reagiert, schließt er auf drei Grade der Chitinisierung. Gewisse »Ligamente«, von denen ich unten reden werde, sind nach seinen Angaben am wenigsten chitinisiert, eine mittlere Stellung hierin nimmt der Tentoriumkörper ein, während den »vorderen Tentoriumarmen« der höchste Grad der Chitinisierung zukommt.

Ich will hier nicht untersuchen, inwieweit der Grad der Färbung Schlüsse auf die Dichte einer Substanz zuläßt, da ich mich ohne dies, schon aus technischen Gründen, der Ansicht anschließe, daß die vorderen Arme von festerem Chitin sind als das eigentliche Tentorium; natürlich nur insofern, als hiermit die röhrenförmige Bildung im Inneren der Arme verstanden wird. Folsom führt nun als Beleg für seine Ansicht die Tatsache an, daß bei mit Kalilauge behandelten Präparaten keine Spur vom eigentlichen Tentorium, sondern nur dessen vorderen Arme zu sehen seien. Es scheint mir deshalb wahrscheinlich zu sein, daß diese Gebilde bei Orchesella ebenfalls nur durch einen Plasmamantel, und durch radienartig angeordnete Chitinfäden am eigentlichen Tentorium befestigt sind, um so mehr als Folsom noch folgende Bemerkung macht: »When the tentorium is intact, the union of these arms with the rest of the endoskeleton is distinctly indicated by two curving sutures.«

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

Wie ich schon erwähnte lassen sich die beiden andern von Folsom angegebenen Armpaare mit den von mir als dorsale und ventrale mittlere Arme bezeichneten Bildungen homologisieren. Der Forscher hat jedoch nicht erkannt, daß sie durch echte Muskeln mit der dorsalen und ventralen Kopfwand in Verbindung stehen. Er hält diese Bildungen vielmehr für chitinisierte Ligamente. Die Folge hiervon ist, daß ihm »the tentorium appears to be immovably fixed in place by means of the chitinous arms and ligaments«.

Auch in seiner embryologischen Arbeit[1] scheint er für *Anurida maritima* Guér. noch derselben Ansicht zu huldigen, wie das wohl aus seiner Fig. 35, Taf. VI, hervorgeht. Wahrscheinlich ist diese Auffassung allein der ungünstigen Konservierung und Färbung seiner Objekte zuzuschreiben. Weitere Angaben von Belang macht Folsom in seinem Kapitel über das Tentorium nicht.

Erklärung der Abbildungen.

A.d.t.Dr, Ausführgang der tubulösen Drüse;
B, beilförmiger Anhang am Epipharynx;
d, dorsal;
Da, Darm;
De, Deckel über dem Pharynx;
E, Epipharynx;
G, Glossa;
l.F, laterale Falten des Epipharynx;
Ma, Mandibel;
N, Nervensystem;
Pa, Paraglossen;
T, Tentorium;
t.Dr, tubulöse Drüse;
Ve, Ventralrinne;
v.T, die vorderen Tentoriumarme;
W, Wülste am Labrum.

Tafel XXXIV.

Alle Figuren stellen Schnitte durch den Kopf von *Tomocerus plumbeus* L. dar. Sie wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat und bei Anwendung eines Zeissschen Mikroskopes mit apochromatischen Linsensystemen entworfen.

Fig. 1. Der Epipharynx von der Fläche gesehen. Nach einem Totalpräparat. Die Paraglossen sind an ihrer Basalstelle abgeschnitten; desgleichen ist der Pharynxdeckel entfernt. Vergr. 150.

Fig. 2. Die untere Partie des Epipharynx. Nach einem Totalpräparat. Der Deckel, sowie ein Teil der »vorderen Tentoriumarme« sind erhalten. Vergrößerung 300.

Fig. 3. Etwas schiefer Frontalschnitt durch die vordere Hälfte des Kopfes. Die »vorderen Tentoriumarme« mit dem Tentoriumkörper sind haarscharf getroffen. Man sieht deutlich, daß die Tentoriumarme, trotz ihrer Ver-

---

[1] Justus Watson Folsom, The development of the mouth-parts of *Anurida maritima* Guér. Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy at Harvard College Vol. XXXVI. No. 5. 1900.

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

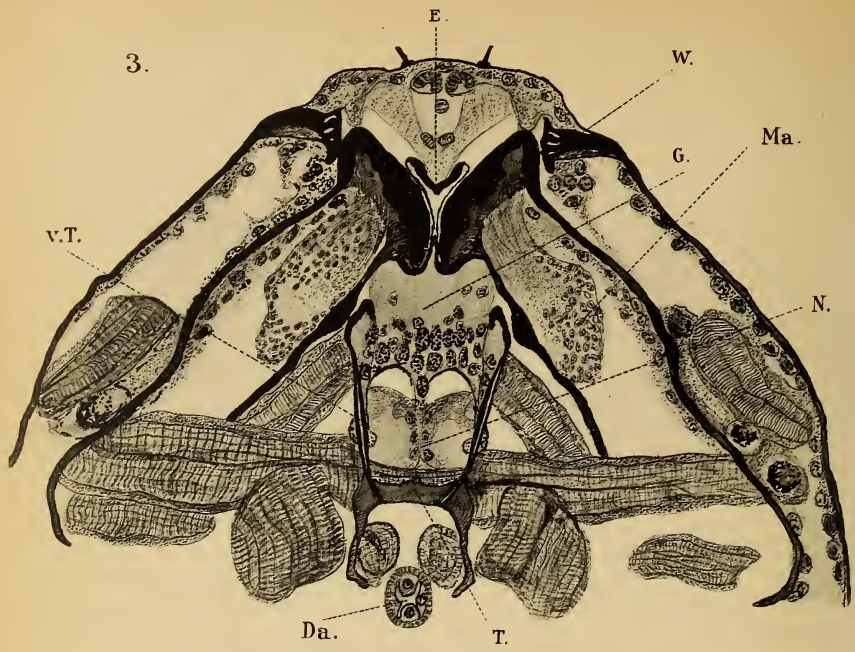
schmelzung mit der Zunge, noch eine gewisse Selbständigkeit bewahren. Die keulenförmigen lateralen Verdickungen der Arme in dieser Gegend bilden die Artikulationsstellen für die Mandibeln, die ihrerseits, letzteren gegenüber, Chitinwülste aufweisen. Ein chitinöses Band zwischen den vorderen Tentoriumarmen und den Mandibeln wurde leider vergessen in die Zeichnung einzutragen. Es hat die Bedeutung, zu verhindern, daß die beiden Artikulationsstellen sich nicht zu weit voneinander entfernen. Vergr. 146.

Fig. 4. Schiefer Querschnitt, derart geführt, daß er die dorsalen und ventralen Tentoriumarme der Länge nach trifft. Vergr. 150.

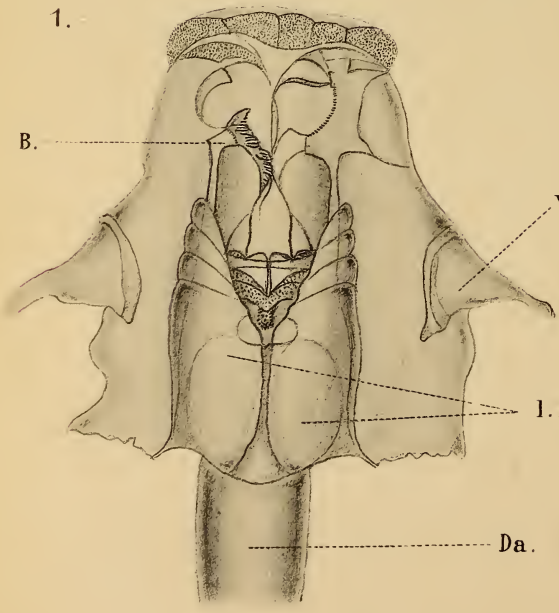
Fig. 5. Schiefer Querschnitt durch das sechste Armpaar. Die durch † gekennzeichneten Muskeln treten je und je an den Fußabschnitt der Glossa. Die mit einem O versehenen Muskeln inserieren weiter vorn am Tentorium. Vergrößerung 150.

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

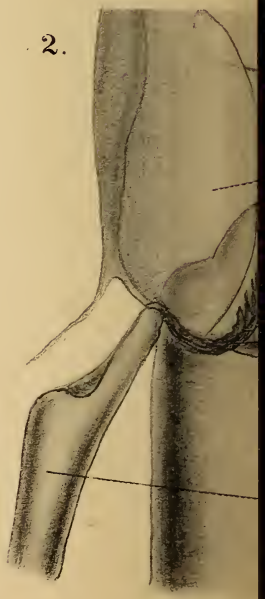
3.



1.



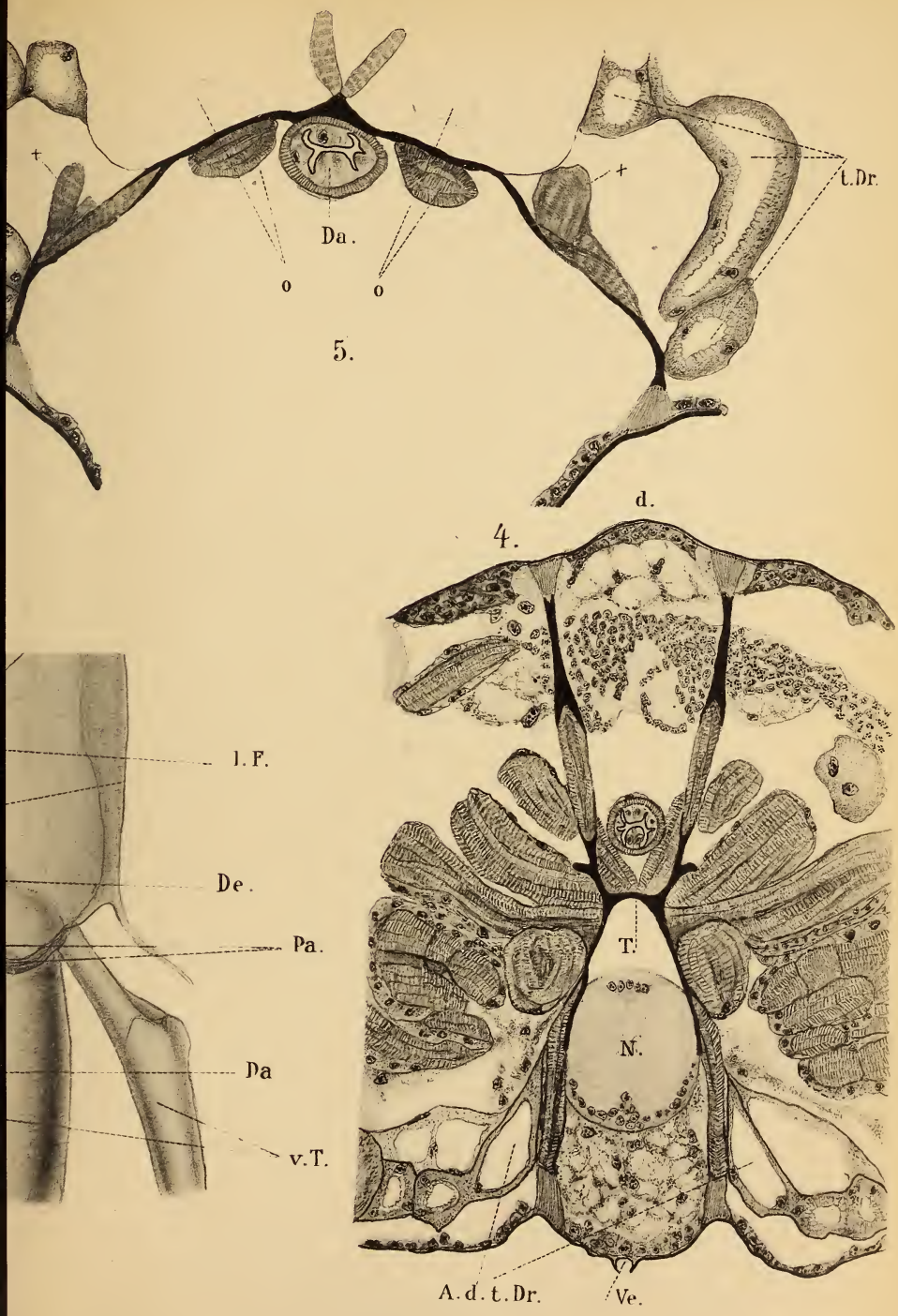
2.



R. W. Hoffmann del.

Verlag von Wilhelm

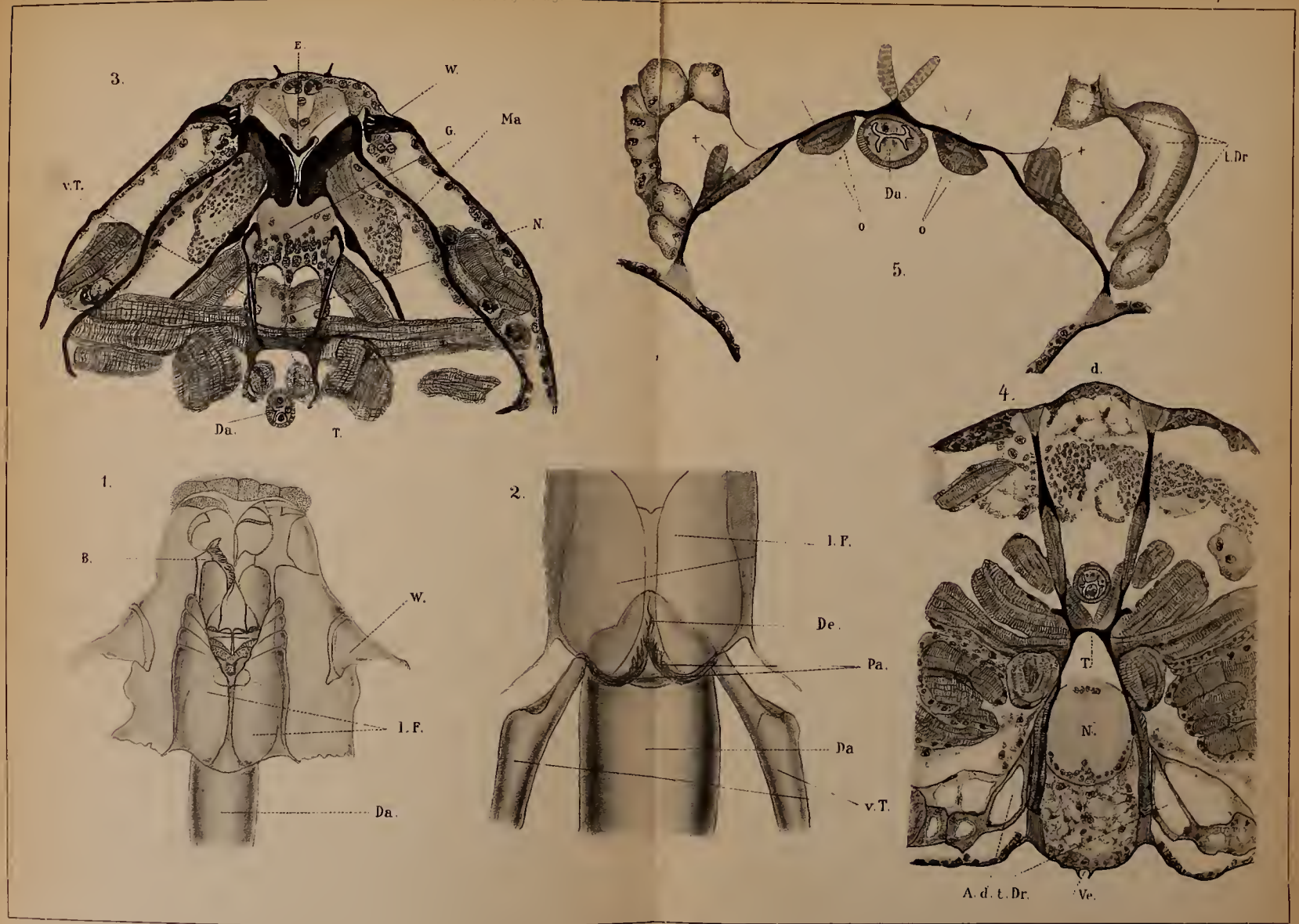
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig.

nann in Leipzig.

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



R. W. Hoffmann del.

Lichtdruck von C. G. Röder G. m. b. H., Leipzig

Verlag von 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: 1905

Band/Volume: 82

Autor(en)/Author(s): Hoffmann R. Wolfgang

Artikel/Article: Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L 638-663