

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Bibliographia zoologica

bearbeitet von Dr. **H. H. Field** (Concilium bibliographicum) in Zürich.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

XXIX. Band.

31. Oktober 1905.

Nr. 15.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Bengtsson**, Zur Morphologie des Insektenkopfes. (Mit 5 Figuren.) S. 457.
2. **Zykoff**, Über das Plankton des Saisan-Sees. (Mit 2 Figuren.) S. 477.
3. **Bürner**, Die Gnathopoden der Uro- und Amblypygen. (Mit 4 Figuren.) S. 482.

4. **Honigmann**, Über *Salamaadra atra* Laur. in Ungarn. S. 495.

III. Personal-Notizen.

Berichtigung. S. 496.

Literatur S. 232—248.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Zur Morphologie des Insektenkopfes.

Von Dr. Simon Bengtsson, Lund.

(Mit 5 Figuren.)

eingeg. 29. August 1905.

In seiner in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. Heft 3. erschienenen Arbeit »Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der *Chironomus*-Larve« hat N. Holmgren meine in meinen »Studier öfver insektlarver. I. Till kändedom om larven af *Phalacrocera replicata* (Lin.)«¹ veröffentlichte Untersuchung über den Kopfbau der *Phalacrocera*-Larve einer Kritik unterworfen, auf welche zu antworten mich schon das alte Sprichwort »qui tacet consentire videtur« veranlaßt. Verschiedene Umstände haben mir erst jetzt erlaubt, Zeit zu einer Entgegnung zu finden.

¹ Simon Bengtsson, Studier öfver insektlarver. I. Till kändedom om larven af *Phalacrocera replicata* (Lin.). Mit Zusammenfassung und Tafelerklärung in deutscher Sprache. Lunds Univ. Arsskr. Bd. XXXIII, 1897, 118 S. und 4 Tafeln. 4°. — Es ist zu erwähnen, daß die deutsche Zusammenfassung (S. 103—110) sich nur in dem herausgegebenen Sonderabdruck der Abhandlung findet. Referat von L. A. Jägerskiöld im Zool. Centrbl. 1898, S. 268—272.

In den vier Kiefersegmenten, die ich bei der *Phalacrocera*-Larve unterschieden, kann Holmgren nur die Mandibular- und Maxillar-segmente »als im Bengtssonschen Sinne existierend« (S. 468) anerkennen, und seine Kritik richtet sich deshalb in erster Linie gegen die Grundlage, worauf ich meine Auffassung der beiden andern, des Endo- und Ectolabialsegments, gestützt habe, oder in andern Worten, meine Auffassung von der Extremitätennatur des Endo- und Ectolabiums.

Wir beginnen mit dem Endolabium. Für diese Bildung habe ich gewagt eine so hohe morphologische Bedeutung in Anspruch zu nehmen, erstens infolge seines selbständigen Innervierens durch ein eignes Nervenpaar vom unteren Schlundganglion, sowie wegen gewisser bedeutungsvoller Strukturverhältnisse dieses letzteren, d. h. der Existenz eines besonders abgesetzten, entsprechenden Endolabialganglion. Beide diese Bauverhältnisse sind, sagt Holmgren, »leicht abzufertigen, da sie nach einer von mir vorgenommenen Untersuchung von *Phalacro-cera* gar nicht existieren« (S. 469). »Einen Nervus endolabii gibt es gar nicht« (l. c.). Dieselbe »Kontrolluntersuchung«, wird weiter gesagt, »ergibt auch deutlich, daß sich *Phalacro-cera* im Bau des unteren Schlundganglions prinzipiell ganz wie *Chironomus* verhält« (l. c.). Zwei *Phalacro-cera*-Larven, die ich auf Wunsch an Holmgren sandte, haben das Material für seine Untersuchungen geliefert (vgl. seine Arbeit S. 456). Gegen Holmgrens Behauptungen erlaube ich mir hervorzuheben, daß meine Behandlung der fraglichen Bauverhältnisse, wie ich sie deskriptiv sowohl als graphisch wiedergegeben (angef. Arb. S. 60 u. f. nebst Taf. IV Fig. 38), als Resultat einer sorgfältigen Prüfung eines beträchtlichen Materials hervortritt — mehrere hundert Larven standen mir zur Verfügung, und von einigen vierzig sind Schnittserien mittels Mikrotom hergestellt worden —, und daß eine wiederholte Untersuchung nur die früheren Resultate bekräftigt hat. Ich gebe deshalb hier nochmals (Fig. 1) die Abbildung des unteren Schlundganglion nebst den von da ausgehenden Nerven bei *Phalacro-cera* wieder, die ich in meinen »Studier« geliefert. Was hier als Endolabialnerven bezeichnet ist, sagt Holmgren (S. 456), »scheint mir ein schwaches Muskelfädchen zu sein (M. retractor tubae buccalis inferior). Wenigstens ist dieser dünne Muskel das einzige, was in der Region des von ihm (Bengtsson) abgebildeten Nerven mit einem Nerven verwechselt werden kann«. Es ist wahr, daß es hier ein »schwaches Muskelfädchen« gibt, und zwar nicht nur ein einziges oder ein Paar, sondern mehrere, die sich von der Endolabialpartie rückwärts und aufwärts, innerhalb der Schlundcommissur, zwischen dem Oesophagus und dem Unterschlundganglion, erstrecken und an der Kopfkapsel am Hinter-rande der Pleuralplatten inserieren, Fig. 2 (nur ein Paar der Muskeln

sind hier gezeichnet). Sie laufen also rückwärts am Schlundganglion vorbei, wie die Schnitte am besten zeigen. Medianwärts von den innersten der genannten Muskeln verlaufen jedoch als ein Paar noch feinere Fäden die Endolabialnerven (Fig. 2 *nendl.*) Daß diese Gebilde Nerven sind, geht nicht nur aus ihrem feineren Bau hervor — ich habe nie bei ihnen eine Muskelstruktur beobachten können, während diese doch an demselben Präparat bei den soeben besprochenen Muskelfäden

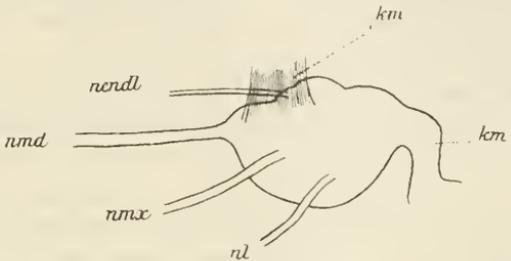


Fig. 1. Unteres Schlundganglion einer älteren Larve von *Phalacrocerca replicata*, herauspräpariert; von der Seite gesehen. Vergr. $\times 50$.

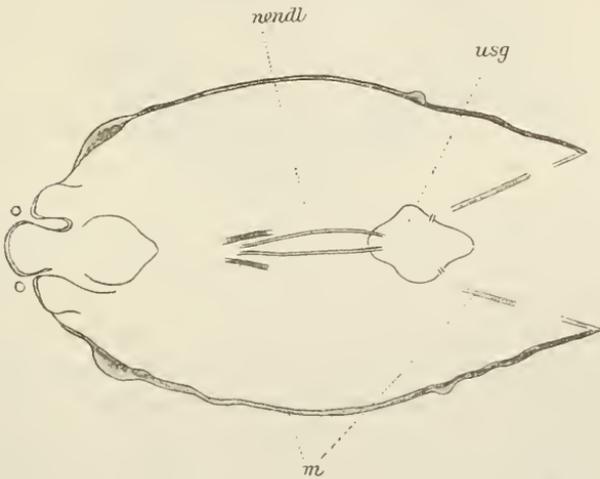


Fig. 2. Frontaler Längsschnitt durch den Kopf einer älteren *Phalacrocerca*-Larve. Vergr. $\times 37$.

und; übrigen wirklichen Muskeln sehr deutlich hervortreten konnte; dagegen wurde wohl eine Struktur sichtbar, die sich keineswegs von derjenigen der drei andern Kiefernervenpaare unterschied. Ihre Nervenatur geht aber auch ganz besonders deutlich aus ihrem Verhältnis zu dem Unterschlundganglion hervor. Sowohl ein sagittaler wie ein frontaler Längsschnitt und auch ein Querschnitt durch dieses zeigt eine deutliche Verbindung zwischen demselben und diesen Gebilden, die sich immer an demselben Punkte des Ganglions, innerhalb der hinteren Hälfte

der Breite oder des Quermaßes der Commissur wiederfinden läßt. An mehreren Präparaten, besonders aber an dem, das der Fig. 3 zugrunde liegt — an Sagittalschnitten wird das Verhältnis natürlich am deutlichsten sichtbar —, sieht man den Nerven sich in das Innere des Ganglion herabsenken und sogar sich in direkte Verbindung mit der inneren Filarmasse setzen, von welcher bei starker Vergrößerung Fäden zu dem Nerven ausstrahlen gesehen werden können. Es mag auch erwähnt sein, daß Dr. Hans Wallengren und andre hiesige Fachgenossen, denen ich die Präparate demonstrierte, die Richtigkeit meiner Beobachtungen nur haben bekräftigen können.

Eine ausgedehnte Untersuchung hat zugleich das interessante Verhältnis zutage gebracht, daß die Endolabialnerven bei der betreffenden Larve in ihrer Ausbildung sehr zu variieren scheinen: bei einigen Individuen sind sie sehr gut entwickelt, bei andern bedeutend schwächer, und ich bin nicht sicher, ob sie nicht vielleicht zuweilen ganz fehlen können. Ihre Entwicklung gibt also ein Bild des allgemeinen Gesetzes für sog. rudimentäre Organe.

Dasselbe Verhältnis herrscht — und zwar noch bestimmter hervortretend —, die Segmentierung oder Abgrenzung in mehrere hintereinander liegende Ganglien betreffend, die ich in einer Mehrzahl von Fällen bei dem Unterschlundganglion konstatierte (Fig. 1), insofern als das mit den Endolabialnerven korrespondierende Ganglion nur schwach abgesetzt gefunden wurde, wenn es nicht, wie öfters der Fall, gar nicht als solches entwickelt war. Über diese Strukturverhältnisse sagt Holmgren (S. 469), wie erwähnt, daß sie »gar nicht existieren«. Doch scheint er wirklich selbst etwas von dieser Struktur gesehen zu haben, denn S. 456 findet sich folgender Ausspruch hierüber: »die dorsalen Auswölbungen des unteren Schlundganglions, welche er (Bengtsson) als einen Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus vier Primärganglien auffaßt, sind von der Segmentierung des unteren Schlundganglions ganz unabhängig und beruhen (vielleicht) auf andern Ursachen«. Man hätte von Seiten des Kritikers, besonders von einem meiner Landsleute, der ohne weiteres den schwedischen Text der Abhandlung lesen kann, erwarten dürfen, nicht verschwiegen zu sehen, daß ich selbst mich in diesem Punkt etwas zweifelnd verhalten, ob nicht die unterschiedenen Ganglien möglicherweise als bloße durch Reagenzeinwirkung hervorgerufene Kunstprodukte aufzufassen sein könnten. Eine wiederholte umfassende Untersuchung mit Bezug auf diese Frage hat jedoch meine früheren Zweifel beseitigt und die Auffassung befestigt, daß die betreffenden Auswölbungen wirkliche, plastische Bildungen oder einen Ausdruck für die Zusammensetzung des Unterschlundganglions aus vier ursprünglichen Ganglien darstellen.

Was mir schon in meinen »Studier« für eine solche Auffassung und gegen die Deutung dieser Bildungen als Schrumpfungsphänomene zu sprechen schien, habe ich da in folgenden Punkten zusammengefaßt: 1) daß das benutzte Material immer den Eindruck guter Konservierung gemacht, und daß sonst keine Schrumpfungen zu bemerken gewesen sind, 2) daß ich fast immer bei den recht zahlreichen Individuen, die ich seziiert, die beschriebene Struktur mehr oder weniger deutlich gefunden habe. Wenn sie doch den Schrumpfungserscheinungen zuzuzählen sein sollte, mußte es unstreitig auffallen, daß sich solche immer nur auf der oberen Seite des Ganglienkomplexes einstellen sollten, wo man auf Grund der Facta der Embryologie zu erwarten hat, bei niedrig stehenden Formen erhaltene Spuren eines ursprünglichen Verhältnisses² zu finden, und zwar hier konstant immer mit denselben Konfigurationen und scharfen Einkerbungen um die Austrittsgebiete der vier Nervenpaare, während die »Artefakten« (d. h. die Ganglien) selbst, sowie die ganze

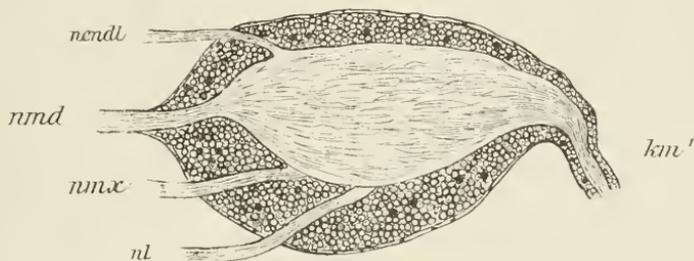


Fig. 3. Sagittalschnitt durch das untere Schlundganglion der *Phalacrocera*-Larve. Das Bild ist auf Grund zweier Schnitte kombiniert. Vergr. $\times 150$.

übrige Oberfläche des Komplexes, sich unter dem Mikroskop vollkommen eben und glatt zeigen; schließlich 3) daß diese Einkerbungen auf der Fläche des Schlundganglions sich nicht allein auf die umgebende Bindegewebshülle beschränken, sondern meistens tiefer durch den peripheren Ganglienbeleg hineingreifen, so daß sie zuweilen sogar Spuren in die zentrale Filarmasse eindrücken (angef. Arb. S. 70, Note). Zu diesen Argumenten kann noch hinzugefügt werden, daß bei einigen Larven an der oberen Seite des unteren Schlundganglions ein andres merkwürdiges Strukturverhältnis in Form einer deutlichen, längslaufenden, medianen Vertiefung oder Furche angetroffen worden ist, wodurch die ursprüngliche Paarigkeit desselben deutlich bezeichnet war, während dann zugleich an jeder Seitenhälfte die vier dorsalen Auswölbungen als Andeutung der vier Primärganglien umgrenzt hervortraten. Andererseits — was auch zu bemerken ist — ist bei andern, in ganz derselben Weise und sogar

² Siehe z. B. A. Weismann, Die Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, 1863. S. 121 u. Taf. VIII Fig. 18.

in demselben Glase konservierten Individuen keine solche Struktur zu bemerken gewesen, oder es sind nur schwache Spuren davon am unteren Schlundganglion beobachtet worden.

An und für sich muß die Möglichkeit der Persistenz solcher mehr primärer Bauverhältnisse während eines kürzeren oder längeren Abschnittes des Larvenzustandes meiner Meinung nach nicht ausgeschlossen sein, denn man weiß ja, daß die embryonalen Bildungsanlagen, aus denen die Ganglienpaare der Kiefersegmente hervorgehen, sowohl bei verschiedenen Insekten verschieden scharf ausgeprägt sind, wie auch verschieden lange während des embryonalen Lebens gesondert bestehen bleiben, so z. B. können sie bei *Simulia*, wie Mecznikow³ gezeigt hat, weit länger unterschieden werden als bei *Chironomus*, und noch länger scheint nach Zaddachs⁴ Untersuchungen dies bei Trichopteren der Fall zu sein. Hiermit ist auch die folgende Darlegung der Entwicklung des Ectolabium bei *Phalacrocera*, mit derjenigen bei *Chironomus* zusammengestellt, zu vergleichen. Von Holmgrens eigner Standpunkte aus sollte, scheint es übrigens, das erwähnte Strukturverhältnis am wenigsten als »von vornherein unwahrscheinlich« charakterisiert werden, da er nicht nur selbst angibt, bei der »*Chironomus*«-Larve »zwei verschiedene Stammganglien des unteren Schlundganglions« gefunden zu haben, aus denen der hier einheitliche »Nervus mandibulo-maxillaris entspringt« (S. 455), sondern auch in dem oberen Schlundganglion derselben Larve die drei primären Stammganglien: Protocerebrum, Dentocerebrum und Tritocerebrum, beobachtet hat, welche Viallanes bei mehreren Orthopteren u. a. — in mehreren Fällen auch im Postembryonalstadium — als in dasselbe eingehende Konstituenten nachgewiesen hat (l. c.).

Als weitere Stütze für die Annahme der Extremitätennatur des Endolabium habe ich eine Seite der ontogenetischen Entwicklung angeführt, indem ich den Zusammenhang des Endolabium mit den imaginalen Mundteilen und dessen Verhalten bei deren Anlage nachwies. Über dieses Kriterium bricht Holmgren den Stab, indem er erklärt, daß die postembryonale Entwicklung »nicht verwendbar ist, um die morphologische Natur des Endolabiums zu begründen. Denn er (Bengtsson) weiß in der Tat noch weniger über die Extremitätennatur der Proboscis, als er über die Extremitätennatur des Endolabium weiß« (S. 469). Von dem Kapitel in meiner Abhandlung, wo ich in Kürze das weitere Geschick der Mundteile während der Metamorphose

³ E. Mecznikow. Embryol. Studien an Insekten. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVI, 1866.

⁴ G. Zaddach, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. 1. Heft. Die Entwicklung des Phryganideneies. Berlin 1854.

skizzierte (angef. Arb. S. 92 u. f.), scheint Holmgren also keine Kenntnis genommen zu haben. Da habe ich jedoch, als eins der wichtigeren Resultate meiner Studien über diesen Punkt, versucht, gerade auf die morphologische Auffassung der Proboscis Licht zu werfen, und gezeigt, sowohl wie dieselbe als ein gemeinsames Produkt des Endo- und Ectolabium entsteht, wie auch die Art und Weise, in welcher diese Partien in ihrem Aufbau teilnehmen. Ich habe gezeigt, wie die Bildung der Endpartie der Proboscis, der beiden sog. Labellen, keineswegs in Übereinstimmung mit der herrschenden Auffassung in irgendwelcher Weise mit der Unterlippe zusammenhängt, es sei als Palpen oder Ladenbildungen oder andre Teile derselben, sondern im Gegenteil gerade von dem larvalen Endolabium ausgeht, und zwar durch einen ganz gleichartigen Bildungsprozeß, wie der, welcher das Entstehen der imaginalen Thoracalbeine und der imaginalen Maxillarpalpen und Antennen von den entsprechenden larvalen bedingt. Ich habe bewiesen, wie dieses sich dadurch realisiert, daß die Hypodermis sich selbständig in jeder der beiden Hälften des Endolabium nach hinten, einwärts gegen die Körperhöhlung umschlägt, in Form zweier dünnwandiger, fast kolbiger Säcke, und daß von dem Boden, oder genauer von der medialen Wand dieser »peripodalen Höhlen« das definitive Organ in Form dickwandiger Hypodermisausstülpungen, sog. »Imaginalscheiben«, auswächst, welche, in ihrer ersten Entwicklung folglich ganz getrennt, gegen Ende des Larvenlebens in ihren ventralen Teilen verschmelzen, und kurz vor der letzten Häutung, die die Puppenphase einleitet, ausgestülpt werden, und, wie erwähnt, die beiden Labellen des Fliegenrüssels darstellen. Schließlich habe ich auch gezeigt, daß der Grundteil der Proboscis bei *Phalacrocera*, wo derselbe relativ schwach ist, direkt, ohne Hypodermisinvagination und damit folgende »Imaginalscheiben«, aus der larvalen Unterlippe (Ectolabium) hervorgeht, während dagegen bei *Epiphragma picta* F., einer Tipulide, wo ich einen ganz entsprechenden Bildungsmodus der Labellen mittels zwei selbständiger Imaginalscheiben von dem larvalen Endolabium beobachtete, auch der Basalteil der Proboscis, als natürliche Folge der schwachen Entwicklung der Larvenunterlippe, in derselben Weise durch zwei selbständige »Imaginalscheiben« vom Ectolabium entsteht⁵.

Aus meiner Darstellung folgt also, sowohl daß die Teile der Proboscis in geschilderter Weise in einem bestimmten genetischen Zu-

⁵ Eine ähnliche Anlegung der imaginalen Proboscis durch zwei Paare Imaginalscheiben ist schon früher von Weismann (Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, 1866, S. 94 u. Taf. VII, Fig. 31 u. 32) bei *Corethra* beobachtet und beschrieben worden, obgleich er dem Befunde eine etwas abweichende Deutung gegeben hat. Vgl. hierüber meine Diskussion in »Studien« S. 93 ff.

sammenhang mit dem larvalen Endo- und Ectolabium stehen, wie auch, daß der Weg, den beide Konstituenten in ihrer weiteren Entwicklung einschlagen, nicht nur mit der Weise ganz zusammenfällt, in welcher sich die imaginalen Maxillen aus den larvalen und die imaginalen Antennen aus den entsprechenden larvalen bei denselben Formen entwickeln, sondern auch mit dem typischen Entwicklungsgang bei Insekten im allgemeinen für die imaginalen Thoracalbeine und die appendiculären Organe überhaupt aus ihren larvalen Äquivalenten, wie ihn die Untersuchungen Weismanns, Dewitz' und vieler anderer Forscher erwiesen haben. Durch diesen Entwicklungsmodus manifestiert sich, wie ich anzunehmen wage, der morphologische Wert sowohl des Endolabium wie des Ectolabium klar und deutlich. Nach diesem Entwicklungstypus bauen sich nämlich bei den Insekten keine Stammipartien des Körpers auf.

Ich habe also die morphologische Natur des mehrgenannten Gebildes, des Endolabium, zu beleuchten gesucht, nicht nur durch von dem Nervensystem hergeholte Verhältnisse, sondern auch durch seine postembryonale Entwicklung, ein Prinzip, das später auch befolgt worden ist, z. B. von Janet⁶, der auch als »criteriums pouvant guider dans l'étude de la métamerisation de la tête« neben »la composition de système nerveux central et la répartition des nerfs« u. a. »le développement ontogénique« angibt. Wenn ich dies getan habe, soll ich mich nach Holmgren »eines Circulus in demonstrando schuldig« gemacht haben (S. 469). Ich bedaure, in dieser Auffassung Holmgrens nichts Berechtigtes finden zu können.

Als dritte Stütze für die Extremitätennatur des Endolabiums habe ich schließlich den Vergleich mit andern Formen aufgeführt. Dieses Argument ist, sagt Holmgren, »nicht sicherer als die früheren«, und er fügt zu: »er (Bengtsson) 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 Endolabiums bewiesen« (S. 469). In meinen »Studier« (S. 72—80) habe ich dem Endolabium anderer Formen eine ziemlich eingehende vergleichende Behandlung gewidmet. Ich habe das Vorkommen einer morphologisch gleichwertigen Bildung sowohl bei zahlreichen Dipterenlarven (*Ctenophora*, *Epiphragma*, *Corethra*, *Culex* u. a. Genera) wie bei Ephemerenlarven erwiesen, und besondere Aufmerksamkeit auf die große Übereinstimmung gerichtet, die sich zwischen dem fraglichen Gebilde und den beiden sog. Paraglossae bei *Campodea*, *Japyx* u. a. Gattungen der Gruppe *Apterygota* findet. Mit diesen Organen, oder, allgemeiner ausgedrückt, mit den beiden Seitenteilen des sog. Hypopharynx der beiden letztge-

⁶ Ch. Janet, Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris 1899. p. 22.

nannten Gruppen hatte ich deshalb vor allem das Endolabium parallelisiert und darin homologe Bildungen dessen beider Hälften sehen wollen.

Die erwähnten Paraglossae hatte schon Lubbock⁷ als »a second pair of maxillae« in Anspruch genommen, und später führten vergleichend-anatomische Gründe Hansen⁸ zu einer entsprechenden Auffassung dieser Bildungen als ein selbständiges Kieferpaar, welches er als das zweite Gnathitenpaar bezeichnete, das den Mandibeln zunächst folgt und den vorderen Maxillen (»Maxillulae« Hansen) der Crustaceen homolog ist⁹.

Eine vollständige Bekräftigung der Richtigkeit dieser Auffassung Hansens und zugleich die kräftigste Stütze für meine Deutung der Endolabiumbildung bei *Phalacrocera* wurde 1900 von Folsom¹⁰ in seiner ausgezeichneten Untersuchung über die Entwicklung der Mundteile bei einem Repräsentanten der Apterygoten geliefert. Hier wird

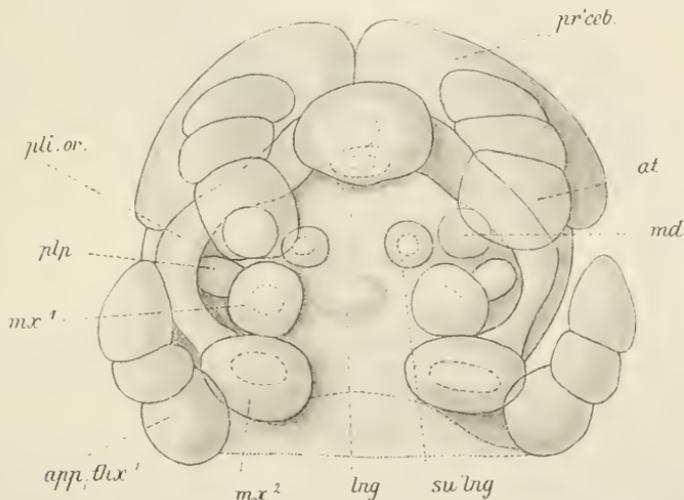


Fig. 4. Ventralansicht der Kopfreion des Embryo von *Anurida maritima* Guér. Vergr. $\times 480$. Kopie nach Folsom.

gezeigt, daß der sog. Hypopharynx »a compound structure, the components of which originate independently« ist, daß die beiden »Paraglossae« oder »Superlinguae«, wie Folsom vorschlägt sie zu nennen,

⁷ J. Lubbock. Monograph of the Collembola and Thysanura. Ray Soc. London 1873. p. 65.

⁸ H. J. Hansen, Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. 1893.

⁹ Beide Verf. unterscheiden natürlich neben diesen Paraglossae noch immer ein selbständiges Labium (Ectolabium).

¹⁰ J. W. Folsom, The development of the mouth parts of *Anurida maritima* Guér. Bull. of the Museum of Comp. zoölogy at Harvard College. Vol. XXXVI. Cambridge, Mass. 1900.

als letztes der Kieferpaare angelegt werden, und zwar als »a pair of simple papillae — like the mandibles and maxillae — intermediate between the mandibles and so-called first maxillae«, und daß der mittlere Teil des Hypopharynx, die sog. »Ligula« (»Lingua« Folsom) oder der eigentliche Hypopharynx »quite independently of the superlinguae as a median, unpaired evagination on the first maxillary segment« entsteht, und zwar später als diese (siehe Fig. 4, die eine Kopie von Folsoms Fig. 21 darstellt und gerade das Stadium erkennen läßt, wo der erste Anfang des Hypopharynx hinter den schon angelegten »Paraglossae« sichtbar wird).¹¹ Bei den Apterygota, sagt Folsom, »the superlinguae never become appendages of the lingua«, sondern bleiben immer frei. Folsom hat weiter gezeigt, daß die Paraglossae »represent a distinct though reduced, segment, equivalent in morphological value to the other primary somites«, weil »a distinct primitive ganglion«, »a distinct neuro-mere exists for the superlinguae« (S. 147) — siehe Fig. 5, welche eine Kopie von Folsoms Fig. 28 ist. Dieses Ganglion wird als das fünfte der Kopfganglien erklärt, »representing the fifth, or first maxillary, ganglion of decapod Crustacea« und »is eventually incorporated with the suboesophageal ganglion, and no superlingual nerves develop« (S. 118). Die Superlinguae werden deshalb von Folsom als zweites Kieferpaar und als »homologous with the first maxillae of Crustacea« aufgefaßt¹².

Dieselbe selbständige Anlegung der »Paraglossae« in Form zweier

¹¹ Über den Hypopharynx oder »Lingua« spricht Folsom ferner aus, daß »it is not supplied with a primitive ganglion or distinct nerves, and can no more be regarded as a distinct segment than can the labrum«, und daß »the lingua of insects is homologous with the crustacean hypopharynx and probably also with the median constituent of the gnathochilarium of Diplopoda« (S. 118, 119).

¹² Wenn Verhoeff (K. W. Verhoeff, Über vergl. Morphologie des Kopfes niederer Insekten. Nova Acta Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforsch. Bd. LXXXIV. Halle 1904, S. 114) gegen Folsoms Beweisgründe für ein Superlingualegment anführt, daß von den von Folsom erwiesenen sieben »ventralen Hirnwölbungen« oder Ganglien »ebensogut das 5. dem Mandibel- und das 4. dem Prämandibularsegment beigestellt werden kann«, so scheint mir diese Anmerkung nicht stichhaltig, da 1) das 4. Hirnganglion durch seine Lage deutlich mit den Mandibularanlagen korrespondiert, gleichwie das 6. und 7. Ganglion mit resp. den vorderen und hinteren Maxillaranlagen, weshalb auch das 5. Ganglion zum Superlingualegment gehören muß, dessen Exponente, die »Superlinguae«, wie sowohl Folsoms, wie vielleicht noch deutlicher Uzels Untersuchungen über *Campodea* (siehe unten) zeigen, gerade zwischen den Mandibeln und »dem ersten Maxillenpaar« angelegt werden, und 2) die Möglichkeit, das 4. Ganglion dem Prämandibular- oder Inter-calarsegment zuzuteilen ausgeschlossen ist, weil das 3. Ganglion (Tritocerebrum) bei den Apterygoten augenscheinlich ein solches repräsentiert, weshalb es auch, wie Folsom anführt, »ultimately fuses with the deutocerebrum to form a part of the supraoesophagealganglion« (l. c. S. 99), während dagegen das 4. Ganglion dem Suboesophagealganglion inkorporiert wird, um im Verein mit dem 5.—7. Ganglion dieses aufzubauen.

anfangs »einander sehr genäherter, ziemlich großer, flacher Platten« zwischen den hier ebenfalls schon fertigen Anlagen der Mandibeln und Maxillen hatte schon 1898 Uzel bei der Gattung *Campodea* erwiesen, obgleich er auf dem älteren Standpunkt stehen blieb und die »Paraglossae« nebst der »Ligula« als einen »Hypopharynx« auffaßte¹³.

Über die Entwicklung dieser Mundpartie bei den Ephemeridenlarven, wo sie in der Regel besonders wohl ausgebildet ist¹⁴, hat Hey-

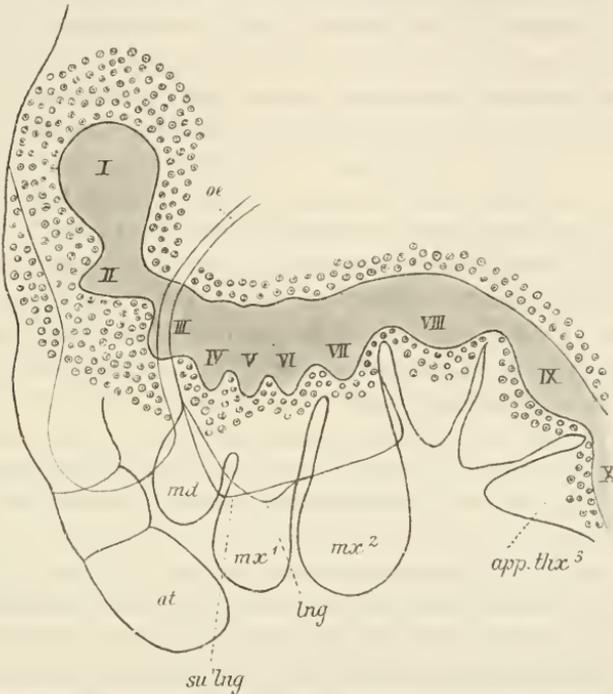


Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf des Embryo von *Anurida maritima* Guér., um die primitiven Kopfganglien zu veranschaulichen. Vergr. $\times 762$. Kopie nach Folsom.

mons¹⁵ 1896 Aufschluß gegeben und eine Abbildung derselben bei einer jungen *Ephemera*-Larve geliefert (angef. Arb. Taf. II Fig. 29),

¹³ H. Uzel, Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898, S. 35, Taf. VI Fig. 81 und 82. — Auf die Entwicklung der inneren Organsysteme hat sich Uzel nicht eingelassen, weshalb er auch nichts über das Innere der Mundteile angibt.

¹⁴ Siehe z. B. die Abbildungen einer *Heptagenia*-Larve in Vayssièrè, Recherches sur l'organisation des larves des Éphémères. Annal. d. Sc. Natur. Sér. 6. Zool. Tom. XIII. Paris 1882. Pl. V Fig. 46 und von zahlreichen Gattungen in A. E. Eaton, A revis. Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. Trans. Linn. Soc. of London. Ser. 2. Vol. III. Zool. London 1883—1888.

¹⁵ R. Heymons, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang zu den Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1896. Dieser Band der Zeitschrift war noch nicht erschienen, als meine Abhandlung 1897 in den Druck geliefert wurde.

eine Figur, die, wie Folsom sagt, »might fairly represent those structures (lingua and superlinguae) of *Anurida* in stage 7 (Pl. 4 Figure 27)« (l. c. S. 116). Die Homologie zwischen diesen Organen bei den Ephemeriden und Apterygoten ist folglich ganz unzweifelhaft. Auch hatte schon Vayssière in seinen soeben zitierten »Recherches« den »Hypopharynx« als »une seconde lèvre inférieure plus interne que l'autre« (l. c. S. 113) konstituierend angesehen. Fügt man dann hinzu, daß er ausdrücklich angibt, daß dieser »est toujours innervée par deux troncs, qui viennent directement du ganglion sous-oesophagien et non par des ramifications des nerfs se rendant à la lèvre inférieure« (l. c.), so mag man wohl mit Recht sagen können, daß der Vergleich des Endolabium von *Phalacrocer* mit dem entsprechenden Gebilde bei andern Formen das kräftigste Kriterium für die Richtigkeit meiner Deutung über dessen morphologische Natur abgegeben hat, und daß in dieser Hinsicht, um Folsoms Worte zu entlehnen, »more conclusive proof could hardly be expected«. Gegen den historischen Hintergrund aller dieser meine Resultate stützenden Untersuchungen steht Holmgrens zitierte Äußerung von 1904: »er (Bengtsson) mag den Bau des Endolabiums mit dem jeder andern Art vergleichen« usw. in einer zum wenigsten eigentümlichen Beleuchtung da¹⁶.

Wir gehen jetzt zur Unterlippe, Ectolabium (»labium« autt., über. Die Extremitätennatur desselben ist nun, sagt Holmgren, »ganz falsch« (S. 470). Eins der Kriterien, von denen ich mich bei der Deutung der morphologischen Natur dieses Gebildes habe leiten lassen, ist der Vergleich mit der *Chironomus*-Larve gewesen, in dem Lichte, das Weismanns obenerwähnte Untersuchung auf die Entwicklung der entsprechenden Bildung bei dieser geworfen hat. Die Resultate Weismanns in diesem Punkt sind für die Deutung Holmgrens besonders ungünstig, und deshalb richtet sich ein wesentlicher Teil seiner Kritik (S. 465 ff.) gegen Weismanns Begründung, die er als »an einem gewissen Irrtum leidend« erklärt.

Holmgrens Versuch, die von Weismann dargestellten embryonalen Verhältnisse anders zu deuten, erweist sich bei genauerer Prüfung als wenig glücklich. Erstens erfahren die Weismannschen Befunde bei Holmgren nicht die richtige Darstellung. »Die Anlagen der zweiten Maxille« sind nämlich nach Weismann keineswegs nur die »zwei Extremitätenanlagen«, die Holmgren unter Hinweis auf Weismanns Fig. 42 u. 43 *mx*² angibt, sondern »das hintere Maxillenpaar« findet sich weit früher angelegt, schon auf dem Stadium, das Weismanns Figuren 19 und 20 darstellen. Von dem Basalteil desselben wird nach Weis-

¹⁶ Vgl. O. Bütschli, Erwiderung auf N. Holmgrens Kritik. *Anatom. Anz.* Bd. XXIV, 1904, S. 556 ff.

mann das Kinn der Larve aufgebaut. Wenn also Holmgren diese Partie als »den Basalteil des Labialmetamers« bezeichnet, d. h. als eine Stammartie, so ist dieses nicht der Standpunkt Weismanns, sondern diese Deutung beruht auf der Ansicht als ihre Voraussetzung, die ich in meinen »Studier« S. 88 ff. ausgesprochen und ausführlich motiviert habe. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung ist Weismanns »Unterlippe« *sens. lat.* oder »hintere Maxillen« als eine heterogene Bildung, von einer Kopfpattie (ihrer Basis, »Mentum«) und einem Extremitätenpaar (ihrem Endstück, oder der »eigentlichen Unterlippe«) zusammengesetzt, anzusehen. Holmgren hat folglich hierin meine Auffassung akzeptiert, und somit ist doch etwas in meiner Arbeit, was Holmgren brauchbar erscheint — aber seine Darlegung in diesem Punkt entspricht leider nicht dem Sachverhalt.

Der distale Teil der hinteren Maxillen (Weismann, l. c. Taf. X Fig. 42 *l*) entwickelt sich, wie Weismann gezeigt hat, zur eigentlichen Unterlippe. Nach Holmgren ist dagegen das Endolabium »das Produkt der verwachsenen zweiten Maxillenpaare«. Daß diese Deutung unannehmbar ist, lehrt der einfachste Vergleich. Wir können erstens die *Phalacrocera*-Larve zum Vergleich heranziehen. Jenes Stadium in der Entwicklung der betreffenden Mundpartie, das durch Fig. 43 in Weismanns Untersuchung erläutert wird, wo am vorderen Rande noch eine Einkerbung als Spur der ursprünglichen Paarigkeit stehen geblieben ist, finden wir bei der jungen *Phalacrocera*-Larve im ersten Stadium wieder — in meinen »Studier« Taf. IV Fig. 39, wo der mit *lb* bezeichnete Teil ein deutliches Äquivalent der mit *mx*₂ signierten »eigentlichen Unterlippe« in der betreffenden Figur Weismanns ist, zugleich finden wir aber, wie ich erwiesen habe (angef. Arb. S. 65 u. Taf. IV Fig. 33), ein gut entwickeltes Endolabium und einen ebenfalls deutlichen Hypopharynx ausgebildet. Und dieselbe Furche, die Holmgren postuliert, von deren Auftreten Weismann aber gar nichts sagt, und die »an der Fig. 43 den basalen Teil des Maxillarsegments von dem apicalen trennen« soll, diese ist auch bei der *Phalacrocera*-Larve deutlich stehen geblieben (l. c. Taf. IV Fig. 39); sie begrenzt den jetzt in die Cranialwand aufgegangenen »Basalteil« scharf vom »Apicalteil« oder der eigentlichen Unterlippe (Ectolabium). Die mehrgenannte Furche wird übrigens ganz gewiß auch nicht bei der *Chironomus*-Larve ausgewischt, wie Holmgren mit scheinbarer Stütze durch Weismanns Fig. 44 glaublich zu machen sucht, sondern sie existiert immerfort bei *Chironomus*, *Tanyptus* u. a. Larven, wie eine Untersuchung dieser erkennen läßt. — Zwischen Ecto- und Endolabium findet sich bei der *Phalacrocera*-Larve (l. c. Taf. III, Fig. 28 *kl*) u. a. zugleich eine wohl entwickelte Artikulationsmembran.

Es geht aus dem Gesagten unstreitig hervor, daß das Ectolabium von *Phalacrocera* ein Äquivalent der »eigentlichen Unterlippe« in Weismanns Sinne ist, aber gar nicht dem »Mentum« der *Chironomus*-Larve, wie dies von Holmgren aufgefaßt wird, entspricht.

Wenn Holmgren hinzufügt: »wird die Richtigkeit der vorstehenden Begründung nicht als zutreffend anerkannt, so gibt es schwerlich irgend eine Möglichkeit ein Endolabium im Insektenkopf (!) einzuräumen«, so erlaube ich mir die Aufmerksamkeit auf die von Weismann unter dem Namen »Lippenrand der Kopfwülste« (l. c. S. 131 ff. und Taf. X Fig. 40—42 m) beschriebene postorale Partie zu lenken, welche bei der Bildung der Unterlippe von dieser überwachsen wird und sodann als »ein herzförmig eingeschnittener Doppelwulst« »in die Tiefe« gedrängt wird. Als aus diesem Doppelwulst hervorgehend mag wohl, wie ich schon in meinen »Studier« S. 76 ff. angedeutet habe, das Endolabium nach aller Wahrscheinlichkeit angenommen werden, und Weismanns Worte: »man könnte versucht sein, ihn (d. h. den fraglichen Doppelwulst) für die Anlage der Unterlippe zu halten«, scheinen anzugeben, daß derselbe in bezug auf seine Anlegung und erste Entwicklung gut als ein Kieferpaar in Anspruch genommen werden könnte. Kölliker¹⁷ scheint auch wirklich gerade diesen Doppelwulst sich zur Unterlippe der *Chironomus*-Larve entwickeln zu lassen¹⁸.

Wie stimmt es weiter mit Holmgrens Deutung zusammen, wenn der Vergleich auf andre Gruppen mit ebenfalls wohlentwickeltem Endolabium, wie Ephemeridenlarven und Apterygoten, ausgedehnt wird! Da existiert ja ein hoch entwickeltes homologes Gebilde, die sog. »Paraglossae«, und ein ebenfalls deutlicher Hypopharynx neben einer fortwährend gut ausgebildeten Unterlippe (Ectolabium), und die Anlegungs- und Entwicklungsweise des Endolabium bei diesen Formen zeigt allzugesamt die Möglichkeit, »ein Endolabium im Insektenkopf einzuräumen«, ohne daß dieses, wie Holmgren als nötig anzunehmen scheint, während seiner Entwicklung die Anlage eines Ectolabium verschlingen müßte.

Die ferneren Gründe, worauf ich meine Auffassung der Extremitätennatur des Ectolabium gestützt habe, waren seine postembryonale

¹⁷ A. Kölliker, *Observationes de prima insectorum genesi*. Diss. inaug. Turici 1842. S. 5, Tab. I. Fig. 7.

¹⁸ In diesem Zusammenhang dürfte auch an eine Äußerung von Heymons (R. Heymons, *Die Segmentierung des Insektenkörpers*. Anh. zu d. Abhandl. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1895. S. 22) zu erinnern sein: »Bei einem Versuche, die Entwicklung des Hypopharynx festzustellen, stößt man auf ganz außerordentliche Schwierigkeiten. Es vollzieht sich nämlich einmal die Anlage desselben mit großer Schnelligkeit, so daß es nicht ganz leicht ist, die geeigneten Stadien zu finden, und zweitens spielt sich die ganze Bildung des Hypopharynx gewissermaßen im Verborgenen ab.«

Entwicklung, wie ich sie bei mehreren Dipteren schildere, und sein selbständiges Innervieren bei der *Phalacrocera*-Larve von einem oft deutlich abgesetzten besonderen Ganglion am Unterschlundganglion (Fig. 1), aber da diese Beweisgründe mit den entsprechenden, das Endolabium betreffend, zusammenfallen, und deshalb schon vorher im Zusammenhange mit diesen beleuchtet worden sind, so ist hier nur auf die da vorgebrachte Motivierung hinzuweisen.

Das die vier Kieferpaare in der Ordnung aufeinander folgen, wie ich angegeben, und daß das Endolabium deshalb, zwischen Mandibeln und Maxillen eingeschaltet, das zweite repräsentiert, hat auch die vorstehende Schilderung zur Genüge gezeigt. Die Grundlosigkeit der Behauptungen Holmgrens in diesem Punkte (S. 469) liegt deshalb, sollte ich glauben, klar zu Tage.

Die Annahme von vier in den Insektenkopf eingehenden Kiefersegmenten ist übrigens eine Auffassung, die nicht nur von mir (1897) und Folsom (1900) ausgesprochen worden ist, wie Holmgren angibt (S. 440), sondern, wie aus dem obigen hervorgeht, hatten schon Lubbock und H. J. Hansen denselben Standpunkt eingenommen, und später haben auch Comstock¹⁹ und Börner²⁰ sich demselben angeschlossen.

Über die Anzahl von Segmenten, die außer den vier Kiefersegmenten als an dem metameren Aufbau des Kopfes beteiligt anzusehen sind, habe ich mich in meiner Arbeit nicht ausgesprochen. Es ist deshalb eine Entstellung meiner Beschreibung von seiten Holmgrens, wenn er in den von mir in Anschluß an Korschelt und Heiders bekanntes Lehrbuch²¹ gebrauchten Ausdruck »primärer Kopfabschnitt« die Bedeutung »erster Metamer« hineinlegt (S. 468). Meine Worte: »In den Kopf der *Phalacrocera*-Larve denke ich mir neben dem embryonalen »primären Kopfabschnitt« mit seinen lateralen Ausbreitungen, den Kopflappen, vier Segmente eingehen« usw. (l. c. S. 27) und: »dazu (d. h. zu den vier Kiefersegmenten) kommt weiter die aus dem »primären Kopfabschnitt« entstandene Kopfpartie« (S. 71), geben hierzu keinerlei Anlaß²². Und wenn Holmgren sagt, daß »die Antennen nicht die Appendicalorgane des »primären Kopfabschnittes« sein können« (l. c.), so hat man wohl Grund zu fragen, wohin sie dann gehören. Ich habe folglich, wie Holmgren bei richtiger Deutung meiner Angaben gleich verstanden

¹⁹ J. H. Comstock, The skeleton of the head of insects. Americ. Naturalist. Vol. XXXVI. Boston 1902.

²⁰ C. Börner, Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. XXVIII, 1904.

²¹ E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Theil. Zweites Heft, Jena 1892.

²² Holmgren benutzt selbst in seiner Arbeit (S. 440) ganz denselben Ausdruck »außer dem primären Kopfabschnitt gehören drei Kiefersegmente zur Bildung des Kopfes«, ohne seine Bedeutung so zu verändern.

hätte, den Ausdruck »primären Kopfabschnitt« nicht als mit dem von Janet später eingeführten »acron« identisch benutzt, um so mehr, da dieses nach Janet²³ nur »comprend l'ensemble de tout ce qui précède morphologiquement le somite antennaire«, sondern in einer viel umfassenderen Bedeutung, als Inbegriff dessen, was morphologisch dem Mandibularsegment vorangeht. Ob dann ein oder mehrere Segmente als in diese Partie eingehend anzunehmen sind, darüber habe ich, wie gesagt, mich in meinen »Studier« wegen Mangel vollgültiger Begründung nicht aussprechen wollen²⁴.

Ich gehe sodann zur Entgegnung auf Holmgrens Kritik meiner Auffassung der Kopfkapsel der *Phalacrocera*-Larve über. Ich habe diese in Übereinstimmung mit Brauer²⁵ als einen unvollständig differenzierten Kopf beschrieben und als einen ursprünglicheren Typus aufgefaßt, u. a. weil ein größerer Teil ihrer unteren und hinteren Begrenzung oder Wand offen ist. Nach Holmgren dagegen ist sie »ein starkreduzierter Kopf und folglich in dieser Hinsicht weniger ursprünglich als der *Chironomus*-Kopf« (S. 468). »Die Unhaltbarkeit« meiner Auffassung, sagt Holmgren, »wird unmittelbar ersichtlich, wenn wir bedenken, daß in allen Insektengruppen, wenigstens im Embryonalstadium, der vollständige Kopf vorkommt«. Das vermag ich in keiner Weise anzuerkennen.

Betrachten wir zuerst die Verhältnisse bei den fertigen Insekten, so finden wir gerade bei den meist primitiven Gruppen: Apteriygota und den niedriger stehenden Pterygota (Dermaptera u. a.) eine entsprechende Cranialform mit unten und hinten offener Wand oder, wie es Verhoeff²⁶ nennt, der am letzten die Aufmerksamkeit auf die scharfen Differenzen zwischen höheren und niederen Gruppen in dieser Hinsicht gelenkt hat, ein »Posteranium apertum«, im Gegensatz zu dem geschlossenen Hinterkopf (Posteranium clausum) der höheren Gruppen. Das fragliche Bauverhältnis betreffend hat Verhoeff weiter folgenden allgemeinen Ausspruch getan: »Die Kopfkapsel des Insektenkopfes ist überhaupt unten um so offener, je phylogenetisch niedriger die betreffende Gruppe steht. An die unten vollkommen offene Kopfkapsel der

²³ l. c. S. 32.

²⁴ Meine Auffassung war, als ich meine »Studier« niederschrieb, und ist fortwährend, daß in den embryonalen »primären Kopfabschnitt« höchst wahrscheinlich, besonders Viallanes und Folsoms Untersuchungen zufolge, drei Metameren eintreten, nämlich ein Oral- oder Augensegment (Acron), ein Antennensegment und ein Vorkiefersegment.

²⁵ Fr. Brauer, Die Zweiflügler des Kais. Museums zu Wien. III. System. Studien auf Grundlage der Dipterenlarven. Denkschr. d. Akad. d. wiss. Math. Naturw. Cl. Bd. XLVII. Wien 1883.

²⁶ l. c. S. 7 ff.

Chilopoden schließt sich die unten ebenfalls noch sehr weit geöffnete Kopfkapsel der Thysanuren und Dermapteren sehr schön an, und von ihr aus kommen wir erst allmählich durch immer weitere Konzentration des Kopfes zu den zylindrischen Kopfformen der höheren Insekten « (l. c.).

Zu demselben Schluß, den die vergleichende Morphologie den Aufbau der Kopfkapsel betreffend mit sich bringt, leitet auch die Embryologie. Holmgren fährt fort: »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.« Hierauf muß ich antworten: dies entspricht nicht den Tatsachen. Im Gegenteil zeigt gerade die Embryologie in bezug auf die Bildungsweise der Kopfkapsel der Insekten, daß der unvollständige Kopf ein Stadium ist, das während der Entwicklung gewöhnlich passiert wird, und daß die beiden Pleuralplatten, sie mögen nun in embryonaler Hinsicht mit Heymons²⁷ als »die verschmolzenen Tergite der Kiefersegmente« aufgefaßt werden, oder, wie wohl die herrschende Ansicht ist, die beiden Kopflappen des »primären Kopfabchnittes« ausmachen, in einem Stadium noch frei liegen und nicht in der Medianlinie vereint sind. Schon in einem solchen frühen Stadium können, wie Heymons²⁸ gezeigt hat, »die verschiedenen Teile beginnen eine äußere Chitinlage abzusondern, und zwar noch ehe sie sich zur Bildung der Schädelkapsel vereinigen«. Die Y-förmige Nahtlinie, die sich an der Kopfkapsel der meisten Insekten wiederfindet und das Cranialdach in drei Platten einteilt, ist weiter, wie wohl Heymons²⁹ am schärfsten pointiert hat, eben »ein untrügliches Merkmal, um selbst noch am ausgebildeten Insektenkopf die ursprüngliche Zusammensetzung desselben nachweisen zu können«. Untersuchen wir nun den Bau der Schädelkapsel zuerst bei einem Vertreter der eucephalen Diptera, z. B. einer *Chironomus*-Larve. in dieser Hinsicht näher, so finden wir eine solche Saumlinie deutlich markiert, und die von den beiden Gabelzweigen begrenzte mediale oder Notalplatte, die hier groß und breit ist, erreicht nicht ganz den hinteren Kopfrand, weshalb der in der Medianlinie verlaufende, die beiden Pleuralplatten trennende Sagittalsaum sehr kurz wird und bei der fraglichen Larve in der Tat von einer mit dünner Haut bedeckten Öffnung vertreten wird. Ein weiterer Schritt gegen einen loseren Zusammenhang rückwärts zwischen den betreffenden drei ursprünglichen Kopfpartigen begegnet uns bei vielen Tipulidenlarven, z. B. bei *Ctenophora pectinicornis* L., wo die Schädelkapsel in ihrer Totalform allerdings einen relativ vollständigen Abschluß rückwärts erkennen läßt, wo aber sowohl der ganze Sagittal-

²⁷ R. Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. S. 19.

²⁸ l. c. S. 21.

²⁹ l. c.

saum als der hintere, größere Teil der beiden Furcalsäume, von schmalen, aber wirklichen Öffnungen gebildet wird. Ein recht beträchtlicher Teil der Ventralseite zeigt sich in Verbindung hiermit auch offen³⁰. Der Übergang von diesem Stadium zu der Struktur, die wir bei der *Phalacrocera*-Larve finden, ist nicht weniger augenfällig, weshalb es, scheint es mir, schwerlich bezweifelt werden kann, daß wir in der *Phalacrocera*-Larve eine im wesentlichen mehr ursprüngliche Kopfform vor uns haben, welche noch am allermeisten unter den in Vergleich gezogenen die embryonale Genesis des Insektenkopfes widerspiegelt. Es scheint in der Tat, als ob hier fast derselbe Typus von hinten offenem Occiput vorläge, der noch bei der Gattung *Machilis* unter den Apterygoten vorzufinden ist, welchen Verhoeff³¹ mit dem Ausdruck »Postcranium apertum disjectum« bezeichnet.

Eine solche Auffassung des *Phalacrocera*-Kopfes, als unvollständiger differenziert, steht ja außerdem mit einer Summe von andern Bauverhältnissen bei derselben Larvenform in voller Übereinstimmung, welche unzweideutig nach derselben Richtung weisen³². Von diesen sind einige im Vorhergehenden schon näher beleuchtet worden, jetzt muß ich zuletzt auf die Kritik, die Holmgren auch einigen der übrigen gewidmet, noch mit einigen Worten eingehen.

Daß die Lage der Schlundganglien im Kopfe eine primitive ist, erkennt Holmgren an, bestreitet jedoch, daß sie bei der *Phalacrocera*-Larve diese Lage haben, sie liegen nämlich, wie er sagt, »auf der Grenze zwischen Kopf und Prothorax«, und er fügt zu: »wenigstens ist dies bei den Larven der Fall, die ich untersucht habe« (S. 471). Aber dennoch finden sie sich bei Holmgren nicht so abgebildet. Dann kann die Figur im Zool. Anzeig. Bd. XXVII, Nr. 11, 1904, S. 346³³, welche sie

³⁰ Ich will hiermit keineswegs gesagt haben, daß die betreffende Gruppe überhaupt als ursprünglicher oder niedriger stehend als die Gruppe *Eucephala* zu betrachten sei.

³¹ l. c. S. 87.

³² Daß die niedrigeren Gruppen der orthorrhaphen Diptera mehrere Anknüpfungspunkte an die niedriger stehenden Repräsentanten der Insektenklasse liefern, ist eine Auffassung, der auch Korschelt und Heider folgendermaßen Ausdruck geben: »Wenn wir betrachten, wie geringfügig die inneren Umwandlungen während der Metamorphose der Tipuliden, für welche uns *Corethra* als Beispiel diene, sind, so werden wir kaum daran zweifeln, daß wir hier Verhältnisse vorliegen haben, welche den Übergang zwischen der unvollkommenen und vollkommenen Verwandlungsweise darstellen. Hierfür spricht unter anderm auch die kurze Dauer des Puppenstadiums und die freie Beweglichkeit desselben, sowie auch die frühzeitige Anlage des zusammengesetzten Auges, ein Charakter, welchen *Corethra* mit den Hemimetabolen gemein hat« (angef. Arb. S. 863). Hier könnte noch zugefügt werden die ebenfalls an die Hemimetabolen erinnernde große Anzahl — wahrscheinlich 9—10 — von Häutungen, die ich bei *Phalacrocera* nachgewiesen habe (»Studier«, S. 12).

³³ N. Holmgren, Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven.

bei derselben Larve deutlich ganz innerhalb des Kopfes liegend abbildet, nicht richtig sein! Bei der Menge von Larven, die ich untersuchte, habe ich konstant gefunden, daß die betreffenden Ganglien ihren Platz deutlich innerhalb des Kopfes haben, und daß sogar eher das erste Thoracalganglion als an der Grenze zwischen Kopf und Thorax liegend bezeichnet werden kann.

Den Mandibeln der *Phalacrocera*-Larve habe ich, gleichwie dem Endolabium, große Aufmerksamkeit gewidmet, da sie u. a. eine Menge von Anknüpfungspunkten an entsprechende Organe niederer Gruppen zu liefern scheinen. Besonders habe ich sie mit denen der Thysanuren verglichen und die merkwürdige Übereinstimmung betreffs der allgemeinen Gestaltung (die große charakteristische Öffnung auf der inneren Seite und die Insertionsweise der Muskeln, besonders abgesetzte Cardo-partie, das Vorhandensein einer »Lacinia mobilis« u. a.), die Artikulationsverbindung mit dem Cranium, usw. aufgewiesen. Es mag deshalb auf meine Darstellung S. 51—64 in meinen »Studier« hingewiesen sein. Diese »vermeintliche Ursprünglichkeit« im Bau der Mandibeln ist nun, sagt Holmgren, »leicht zu widerlegen« (S. 470). Die ganze »Widerlegung« erfolgt dann folgendermaßen: »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.«

Daß nahestehende Gruppen: Tipulidae, Chironomidae u. a. in vielleicht vielen der von mir bei *Phalacrocera* als, mehr als bei irgendwelcher bis jetzt untersuchten Dipterenlarve, primitiv nachgewiesenen Bauverhältnissen, eine mehr oder weniger große Übereinstimmung mit dieser zeigen können, das habe ich sowohl selbst an mehreren Stellen in meinen »Studier« als wahrscheinlich bezeichnet, als teilweise auch direkt eine solche Ähnlichkeit nachgewiesen.

Das Strukturverhältnis, welches Holmgren besonders als Übereinstimmung mit *Phalacrocera* anführt, nämlich, daß »ältere« *Chironomus*-Larven³⁴ vertikal bewegliche Mandibeln haben« — ein Verhältnis, das ich, im Gegensatz zu dem, was Holmgren zu tun scheint, als rein sekundär betrachte —, existiert jedoch in der Wirklichkeit nicht. Weder Meinert³⁵ noch Miall und Hammond³⁶ schildern, sei es in

³⁴ Holmgren gibt leider mit keinem Worte an, auf welche *Chironomus*-Art sich seine Untersuchung bezieht, weshalb ich seine diesbezüglichen Angaben als auf keinem festen wissenschaftlichen Grunde beruhend ansehen muß.

³⁵ Fr. Meinert, De eucephale Myggelarver. Danske Vidensk. Selsk. Skrift. R. 6. Naturv. o. Mathem. Afdel. Bd. III. Kjöbenhavn 1886, S. 69 (437 ff. Taf. III. Fig. 79. 81. 82.)

³⁶ L. C. Miall and A. R. Hammond, The development of the head of the imago of *Chironomus*. Trans. Linn. Soc. of London. Sec. Ser. Vol. V. Zool. London 1892. p. 268, Fig. 7—9.

Text oder Abbildungen, das Verhältnis der Mandibeln so bei den von ihnen untersuchten und zugleich bestimmt angegebenen Arten. Untersucht man ältere *Chironomus*-Larven³⁷, so findet man, daß die Mandibeln deutlich an den Seiten des Kopfes stehen, eingelenkt und an der Basis weit entfernt sind (Meinert, Fig. 79, Miall und Hammond, Fig. 7 und 8), und beim Schließen bewegen sie sich nicht vertikal, sondern schräg abwärts. Im eingezogenen Zustande bilden sie einen Winkel von 45° gegen die Vertikalebene oder von 90° gegeneinander (Miall und Hammond, Fig. 9, vgl. Meinert, Fig. 79) und berühren einander mit den Spitzen. Bei der *Phalacrocera*-Larve dagegen, in den von mir untersuchten 2. und 3. Stadien (l. c. S. 16), stehen die Mandibeln mit ihren inneren, medialen Rändern ganz parallel und einander in der Mittellinie des Kopfes stark genähert, und sie bewegen sich deshalb auch ganz vertikal, ohne daß ihre Spitzen gegeneinander gerichtet werden³⁸. Der Unterschied zwischen den beiden Typen ist, morphologisch betrachtet, in der Tat ganz augenfällig.

Die Resultate von Holmgrens Untersuchung lasse ich übrigens bis auf weiteres in ihrem Wert bestehen.

Erklärung der Figurenbezeichnungen.

*app. thx*¹, erstes Thoracalbeinpaar; *app. thx*³, drittes Thoracalbeinpaar; *at*, Antenne; *Km*, Schlundkommissur; *Km*¹, Kommissur zwischen dem unteren Schlundganglion und dem ersten Thoracalganglion; *lug*, Hypopharynx (*»lingua«* Folsom; *m*, Muskel; *md*, Mandibel; *mx*¹, erste Maxille; *mx*², zweite Maxille; *neudl*, Nervus endolabialis; *nl*, Nervus ectolabialis; *nmd*, Nervus mandibularis; *nmx*, Nervus maxillaris; *oc*, Oesophagus; *pl. or*, Plica oralis; *plp*, Palpus maxillaris; *su'lug*, Endolabium (*»superlinguae«* Folsom); *usg*, unteres Schlundganglion; *I*, erstes Kopfganglion (Protocerebrum, *pr'ceb*); *II*, zweites Kopfganglion (Deutocerebrum); *III*, drittes Kopfganglion (Tritocerebrum); *IV*, Mandibularganglion; *V*, Superlingualganglion; *VI*, vorderes Maxillarganglion; *VII*, hinteres Maxillarganglion; *VIII*, erstes Thoracalganglion; *IX*, zweites Thoracalganglion; *X*, drittes Thoracalganglion.

³⁷ Die von mir untersuchten Larven schienen mir der Art *Ch. plumosus* L. anzugehören.

³⁸ Wenn Müggenburg (F. H. Müggenburg, Larve und Puppe von *Cylindrotoma glabrata* (Meigen) 1818, ein Beitrag zur Kenntnis der Tipuliden. Arch. f. Naturg. Jahrg. 1901, Beiheft. S. 175) angibt, daß er bei der Larve von *Cylindrotoma glabrata* (Meig.) nicht die von mir bei der *Phalacrocera*-Larve nachgewiesene vertikale Mandibelstellung hat bekräftigen können, so läßt seine ganz oberflächliche Untersuchung (seine Arbeit ist auch von keiner einzigen Abbildung von Mundteilen begleitet) annehmen, daß er sich hierin geirrt hat. Ich habe jedenfalls bei der Larve von *Cylindrotoma distinctissima* F. konstatieren können, daß die Mandibeln der älteren Larve ganz dieselbe vertikale Stellung und Bewegungsrichtung aufzeigen wie bei der *Phalacrocera*-Larve. — Andre Angaben in Müggenburgs Arbeit hoffe ich Gelegenheit zu finden, in einer späteren Publikation näher zu beleuchten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Bengtsson Simon

Artikel/Article: [Zur Morphologie des Insektenkopfes. 457-476](#)