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

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.

XXXII. Band. 20. August 1907. Nr. 3/4.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Holmgren,** Zur Morphologie des Insektenkopfes. (Mit 11 Figuren.) S. 73.
2. **André,** Myiase de la vessie urinaire du Crapaud. S. 98.
3. **Poche,** Über die Kennzeichnung in ihrem Verhältnis zur Gültigkeit eines Namens S. 99.
4. **Poche,** Über den richtigen Gebrauch der Gattungsnamen *Holothuria* und *Actinia*, nebst einigen andern, größtenteils dadurch bedingten oder damit in Zusammenhang stehenden Änderungen in der Nomenclatur der Coelenteraten, Echinodermen und Tunicaten. S. 106.
5. **Metcalf,** Studies on *Opalina*. (With 7 figures.) S. 110.

II. Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.

1. **Linnean Society of New South Wales.** S. 119.
2. **Deutsche Zoologische Gesellschaft.** S. 119.

III. Personal-Notizen S. 120.

Literatur S. 321—352.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Zur Morphologie des Insektenkopfes.

III. Das »Endolabialmetamer« der *Phalacrocera*-Larve.

Von Dr. Nils Holmgren, Stockholm.)

(Aus dem zootomischen Institut zu Stockholm.

(Mit 11 Figuren.)

eingeg. 29. Juni 1907.

Der Hauptzweck dieses Aufsatzes ist, die Extremitätenfrage des larvalen Dipterenkopfes näher zu beleuchten. Da nur das Labium noch Schwierigkeiten darbietet, werde ich mich hier hauptsächlich mit diesem Teile des Kopfes beschäftigen. Für die *Phalacrocera replicata*-Larve hat Bengtsson in zwei Mitteilungen (1897 u. 1905) versucht zu zeigen, daß zu dem Gebiet des unteren Schlundganglions folgende Metameren gehören: 1) das Mandibular-, 2) das Endolabial-, 3) das Maxillar- und 4) das Ectolabialmetamer.

Im Jahre 1904 verteidigte ich die alte Auffassung, daß die Kiefermetamere die folgenden seien: 1) das Mandibular-, 2) das Maxillar- und 3) das Labialmetamer (= Bengtssons Endolabium + Ectolabium).

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

Im folgenden Jahr entwickelte Bengtsson meiner Darstellung gegenüber seine Auffassung noch näher unter Einführung von teilweise neuen Argumenten.

Als Stütze seiner Auffassung über die Extremitätennatur des Endolabiums führt Bengtsson folgendes an:

1) die selbständige Innervierung durch ein eignes Nervenpaar vom unteren Schlundganglion, sowie gewisse »sprechende« Strukturverhältnisse dieses letzteren; 2) sein Verhalten während der Entwicklung, beim Anlegen der imaginalen Mundteile und 3) den Vergleich mit andern Formen.

Im folgenden werde ich diese Argumente näher besprechen.

Die »Endolabialnerven«.

Bei der *Phalacrocera*-Larve beschrieb Bengtsson (1897) an dem unteren Schlundganglion nebst den gewöhnlichen Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven noch ein Paar schwache Nerven, welche aus dem dorsalen Teil zwischen den Schlundcommissuren entspringen sollen. Er nannte diese Nerven die Endolabialnerven, weil sie angeblich das Endolabium innervierten. An der Dorsalfläche des unteren Schlundganglions konnte Bengtsson bei mehreren Larven vier hintereinander gelegene Wölbungen wahrnehmen. Von diesen war die zweite, von vorn gerechnet, kleiner als die übrigen, und aus ihr trat der »Endolabialnerv« hervor. Diese 4 Wölbungen sollten vielleicht Ausdrücke einer ursprünglichen Zusammensetzung des unteren Schlundganglions aus 4 Ganglien sein.

Gestützt auf Untersuchungen an der *Chironomus*-Larve habe ich (1904) das Dasein dieser »Endolabialnerven« angezweifelt. Ich fand damals, daß bei der *Chironomus*-Larve keine »Endolabialnerven« vorhanden sind und drückte auch die Vermutung aus, daß die »Endolabialnerven« der *Phalacrocera*-Larve aus zwei dünnen Muskelfädchen bestehen. Diese Muskelfädchen wären das einzige, welches im Bereiche der Schlundcommissur mit Nerven verwechselt werden könnte. Bei ein Paar *Phalacrocera*-Larven, die ich selbst untersucht habe, fehlten auch die Endolabialnerven. Hingegen konnte ich bei diesen beiden Larven das Vorhandensein solcher Muskelfädchen konstatieren. Meine damaligen Untersuchungen brachten mich dahin, das Dasein dieser Nerven überhaupt zu verneinen.

In einer im Oktober 1905 erschienenen Arbeit hält Bengtsson seine früheren Angaben aufrecht. Er teilt hier seine frühere Abbildung des unteren Schlundganglions wieder mit und bringt auch zwei neue Figuren, welche seine Angaben noch stützen sollen. Meine Vermutung, daß die »Endolabialnerven« Muskelfädchen seien, kann er nicht teilen. Er sagt nämlich (S. 458): »Es ist wahr, daß es hier ein ‚schwaches

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

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 Hinterrande der Pleuralplatten inserieren«, . . . »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. 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 und übrigen wirklichen Muskeln sehr deutlich hervortreten konnte; dagegen wurde eine Struktur sichtbar, die sich keineswegs von derjenigen der drei andern Kiefernervenpaare unterschied. Ihre Nervennatur 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 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 Ganglions herabsenken und sogar sich in direkte Verbindung mit der inneren Filarmasse setzen, von welcher bei starker Vergrößerung Fäden, zu dem Nerven ausstrahlend, 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.«

In der Frage von der persistierenden »Segmentierung« an der Dorsalfläche des unteren Schlundganglions hat Bengtsson eine festere Stellung eingenommen, indem er die Auswölbungen des unteren Schlundganglions nun ganz bestimmt als »einen Ausdruck für die Zusammensetzung des Unterschlundganglions aus vier ursprünglichen Ganglien« angibt.

Für diejenigen, welche in diesen Fragen nicht bewandert sind, scheinen die Angaben Bengtssons über die »Endolabialnerven« auszureichen, um ihre Nervennatur zu beweisen. Ich werde hier jedoch zeigen, daß die Sache sich nicht ganz só verhält, wie aus dem obigen Zitat scheinbar hervorgeht.

Wenn ich hier von der Voraussetzung ausgehe, daß auch bei der *Chironomus*-Larve Endolabialnerven vorhanden sind, so ist es mit keiner

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

Schwierigkeit verbunden, diese Gebilde, besonders an gewöhnlichen Hämatoxylinpräparaten, nachzuweisen. Sowohl an Sagittal-, Horizontal- und Transversalschnitten finde ich diesen »Endolabialnerven« ohne irgendwelche Schwierigkeiten. Von einer an Sagittalschnitten wahrnehmbaren undeutlichen Auswölbung entspringen dünne »Endolabialnerven« ganz in derselben Weise, wie bei der *Phalacrocera*-Larve. Diese Gebilde begeben sich vorwärts nach der Endolabialpartie zu. Sie verhalten sich somit wie diejenigen der *Phalacrocera*-Larve. Die Figur 1, verglichen mit der Fig. 2 Bengtssons, zeigt, daß sich diese Gebilde bei den beiden Gattungen an Horizontalschnitten ganz übereinstimmend verhalten. An Sagittalschnitten aber erhält man prinzipiell andre Bilder, als die von Bengtsson in Fig. 3 abgebildeten. Er demonstriert hier, wie die Endolabialnerven sich in die Filarmasse des unteren Schlundganglions einsenken. Solch ein Verhalten der »Endolabialnerven« dem unteren Schlundganglion gegenüber kommt bei der *Chironomus*-Larve nicht vor. Ich komme aber darauf später zurück.

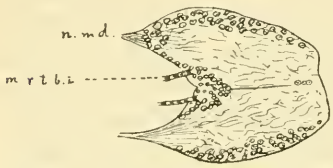

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das untere Schlundganglion der *Chironomus*-Larve. Vergr. 140×.

Wenn man die »Endolabialnerven« der *Chironomus*-Larve an dünnen Schnitten (3—5 μ) nach Eisenhämatoxylinfärbung untersucht, gewinnt die Frage eine außerordentlich abweichende Beleuchtung. An Stelle der »Endolabialnerven« findet man nun nicht länger Bildungen, welche zweideutig erscheinen, sondern man findet, daß die »Endolabialnerven« keine Nerven sind, sondern Muskeln, die in der prägnantesten Weise die Querstreifung aufweisen (Fig. 2).

Diese Muskeln kommen bei der *Chironomus*-Larve von der dorsalen inneren Wand des Hypopharynx. Ich habe diese Muskeln früher (1904) als Mm. retractores tubae buccalis inferiores bezeichnet[1]. Vom Hypopharynx aus verlaufen die Muskeln nach hinten, passieren das Hinterhauptsloch und begeben sich geraden Weges nach dem Schlundringe hin. Hier treten die Muskeln zwischen die Schlundcommissuren und befestigen sich an der Bindegewebsscheide des unteren Schlundganglions in der Höhe des Maxillarganglions an deren Dorsalseite. Die Befestigungspunkte liegen ziemlich nahe aneinander, an jeder Seite der Mittellinie des Schlundganglions (Fig. 1). Die Muskeln

[1] Es kann kaum Zweifel unterliegen, daß sie ein Paar derjenigen Muskeln, welche ich bei der *Mycetophila*-Larve als Tentorialmuskeln beschrieben habe, entsprechen. Mit der Reduktion des Tentoriums bei der *Chironomus*-Larve haben diese Muskeln eine veränderte Anheftungsstelle erhalten und sich an der Nervenscheide befestigt.

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

sind somit an der Dorsalfläche des unteren Schlundganglions an einer entsprechenden Stelle wie die »Endolabialnerven« der *Phalacrocera*-Larve befestigt.

Ich habe die Befestigung der Muskeln an dem unteren Schlundganglion ein wenig näher studiert und dabei gefunden, daß die Muskeln sich etwas kegelförmig verbreitern, ehe sich die Fibrillen an der Neuralscheide anheften. An der Anheftungsstelle bemerkt man eine deutliche Streifung in den äußeren Teilen der Ganglienmasse, indem sich Nerven-Fibrillenbündel wenigstens scheinbar zu der Befestigungsstelle der Muskeln hin erstrecken. Ebenso ist die Neuralscheide hier ziemlich deutlich striiert, genau so, wie die Muskelfibrillen an der Scheide durch Ziehung eine Streifung derselben hervorgerufen hätten, oder innerhalb der Ganglien ausstrahlten (Fig. 2). Man kann somit sogar an

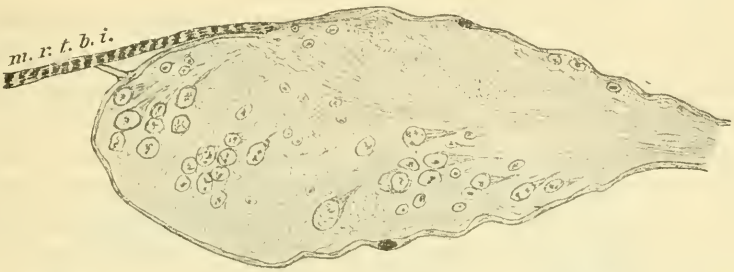

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das untere Schlundganglion der *Chironomus*-Larve. Die Erklärung der Buchstaben-Bezeichnungen findet sich am Schluß der Arbeit.

Eisenhämatoxylinpräparaten Bilder erhalten, welche es entschuldigen könnten, wenn man sich für eine Kontinuität der Nerven- und Fibrillensubstanz der »Endolabialnerven« ausspräche.

Mit der soeben beschriebenen Befestigung der fraglichen Muskeln an dem unteren Schlundganglion ist dieselbe noch nicht erledigt. Denn schon ehe die Muskeln ihre Befestigungsstellen erreichen, zweigen sie dünne Sarcoplasmafädchen ab, welche sich nach dem vordersten Teil des unteren Schlundganglions begeben und hier inserieren. Auf diese Weise entsteht eine doppelte Insertion der Muskeln (Fig. 2). Durch den Fibrillenzug an der Neuralscheide werden kleinste konische Erhebungen hervorgerufen.

Die Folge der Muskelinsertion an der Dorsalfläche des unteren Schlundganglions ist, daß, wenn die Muskeln kontrahiert sind, an der Dorsalseite des Ganglions eine kleine Erhebung entsteht, welche ganz gut als Ausdruck eines primitiven Bauverhältnisses gelten kann. Dadurch, daß die Insertion der Muskeln zweifach ist, werden an der Oberfläche des Ganglions gelegentlich 3 Auswölbungen sichtbar, nämlich eine, welche in ihrer Lage den Mandibulo-Maxillarnerven, eine zweite, welche

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

den »Endolabialnerven« alias Mm. retractores tubae buccalis inferiores, und eine dritte, welche den Labialnerven entspricht.

Für die *Chironomus*-Larve kann ich somit die Angabe Bengtssons bestätigen, daß, wenn Auswölbungen an der Dorsalseite des unteren Schlundganglions vorhanden sind, diese nicht durch die Konservierungsflüssigkeit hervorgerufen werden, sondern »sie beruhen auf andern Ursachen«, und zwar auf physiologischen. Es läßt sich leider nicht bestimmt angeben, ob auch morphologische Ursachen an der dorsalen »Segmentierung teilnehmen oder nicht. Wenigstens gibt es für die *Chironomus*-Larve keine Wahrscheinlichkeit mehr dafür, daß das »Endolabialganglion« eine morphologische Bildung sei. Wenn dies für die *Chironomus*-Larve aber gilt, so besteht wenig Wahrscheinlichkeit dafür, daß das entsprechende »Ganglion« der *Phalacrocera*-Larve der Ausdruck eines primären Bauverhältnisses ist.

Ehe ich die »Endolabialnerven« verlasse, möchte ich hervorheben, daß ich im Jahre 1904 an *Phalacrocera*-Larven keine Spur von Endolabialnerven auffinden konnte. Bei erneuter Untersuchung dieser Präparate finde ich an einer Längsschnittserie 1) daß von der entsprechenden Stelle des Hypopharynx (nach Bengtsson ein Teil der Zunge) wie bei der *Chironomus*-Larve 2 Muskeln ausgehen, welche sich zu zwei von dem Grenzgebiet zwischen Endolabium und Hypopharynx ausgehenden Muskeln gesellen und mit ihnen nach hinten verlaufen. Ich habe diese Muskeln (1904, S. 346) abgebildet, und Bengtsson hat auch 1905 dieselben gesehen. Folgt man diesen Muskeln nach hinten, so findet man 2) daß sie, an dem Oesophagus anliegend, sich zwischen Oesophagus und das Unterschlundganglion hineindrängen; 3) geht es aus dem fraglichen Präparate hervor, daß wenigstens ein Paar dieser Muskeln durch den Schlundring gänzlich hindurchtritt und sich an dem Hinterrande der Pleuralplatten befestigt, ganz wie Bengtsson es (1905) beschrieben hat[2]; 4) daß derjenige Muskel, welcher aus dem Hypopharynx stammt, sich auch zwischen Oesophagus und Unterschlundganglion begibt. Er tritt aber nicht aus dem Schlundring nach hinten heraus, und ich finde auch hier, daß er mit der Neuralscheide in Contact steht. Da aber das Präparat dick und mit Ehrlichs Hämatoxylin gefärbt ist, wage ich nicht ganz bestimmt zu behaupten, daß der Muskel hier inseriert.

---

[2] Außerdem gibt es mehrere Muskelfädchen, die von der Längsmuskelschicht des Oesophagus sich abspalten und durch den Schlundring hindurch zu den Hinterrändern der Pleuralplatten sich begeben. Bengtssons Angabe, daß es mehrere solche Muskeln gibt, »die sich von der Endolabialpartie rückwärts und aufwärts, innerhalb der Schlundcommissur, zwischen den Oesophagus und dem Unterschlundganglion, erstrecken . . .«, ist unrichtig, denn es gibt in der Tat nur zwei solche Muskeln.

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

Gestützt auf das Obige, würde ich es gewiß nicht wagen, die »Endolabialnerven« bei *Phalacrocera*, gegen Bengtssons wiederholte Angaben, als Muskelfäden zu erklären, hätte ich nicht Gelegenheit gehabt, eine erneute Untersuchung der fraglichen Bildungen an neuem Material von *Phalacrocera replicata*[3] unter Benutzung der zweckmäßigsten Methoden vorzunehmen. Aus dieser neuen Untersuchung geht hervor, daß die »Endolabialnerven« der *Phalacrocera*-Larve unstreitig Muskeln sind.

Da die Bauverhältnisse des Schlundringes auch aus andern Gesichtspunkten Interesse verdienen, werde ich sie hier näher besprechen.

Das obere Schlundganglion bietet nichts Besonderes dar. Das Tritocerebrum läuft nach unten hin aus und bildet hier die breiten, sehr flachen Schlundcommissuren. Die tritocerebrale Quercommissur

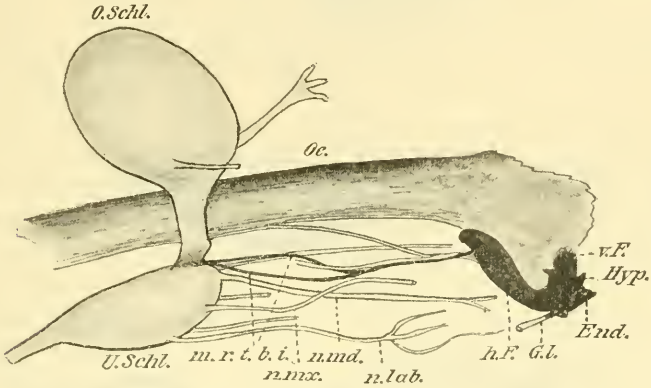

Fig. 3. Schlundring nebst Nerven der *Phalacrocera*-Larve.

ist frei vom Unterschlundganglion und verbindet die beiden Schlundcommissuren unterhalb des Schlundes miteinander, ganz wie z. B. bei den Termiten und den Termitenembryonen. Der Schlundring wird somit durch die tritocerebrale Quercommissur in zwei Abteilungen getrennt, eine dorsale, durch welche der Schlund hindurchgeht, und eine kleinere ventrale, die dorsal von der Tritocerebralcommissur, lateral von den unteren Teilen der Schlundcommissuren und ventral von dem unteren Schlundganglion begrenzt ist.

Ehe die sehr flachen Schlundcommissuren das untere Schlundganglion erreichen, biegen sie sich winkelig nach innen und

---

[3] Das Material war teils von Herrn Prof. Leche bei Ingarön nahe Stockholm gesammelt, teils habe ich selbst bei Karlberg bei Stockholm mehrere Larven im »ersten Stadium« gefunden, welche an Hypnum fluitans lebten. Bengtssons Vermutung (1897, S. 9), daß die Larve »vielleicht immer«, an Fontinalis antipyretica leben sollte, ist somit unrichtig.

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

hinten und befestigen sich nahe am Vorderrande des Unterschlundganglions (Fig. 3). Aus diesem treten drei Paar unzweifelhafte Nerven hervor: die Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven (»Ectolabialnerven«). Außerdem entspringt, ganz wie die von Bengtsson beschriebenen Endolabialnerven, an jeder Seite, von der Dorsalseite des Unterschlundganglions innerhalb des Schlundringes ausgehend, eine fadenförmige Bildung. Diese beiden Fädchen sind die von Bengtsson als »Endolabialnerven« bezeichneten Bildungen. Sie ziehen nach vorn unterhalb der Tritocerebralcommissur, biegen sich schwach nach unten,

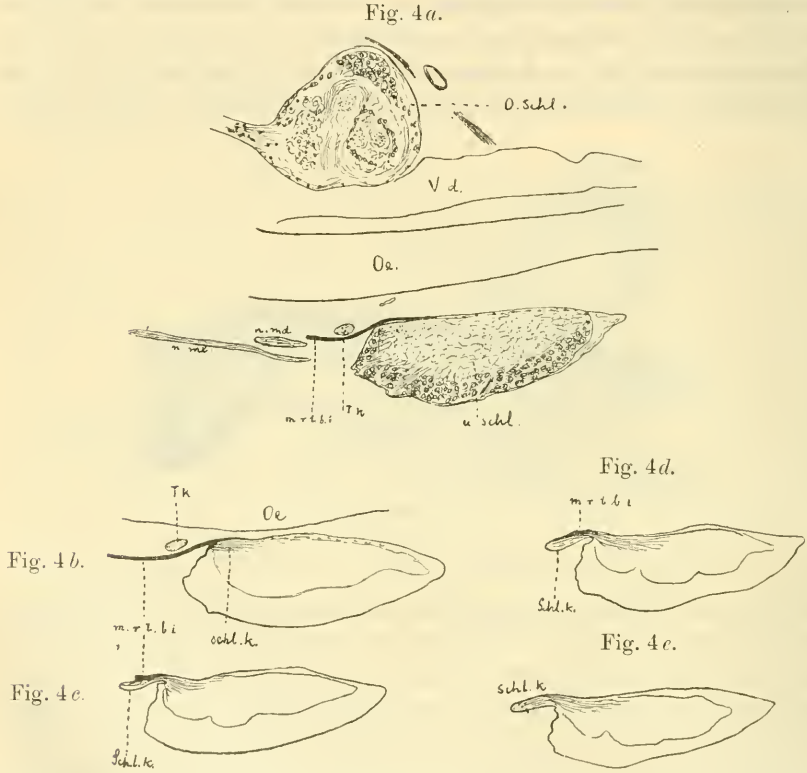

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Schlundring der *Phalaerocera*-Larve. Vergr. 140×. *a*, *b*, *c*, *d* u. *e*. Nacheinander folgende Schnitte von derselben Schnittserie durch das untere Schlundganglion.

nähern sich einander und legen sich halbwegs zum Hypopharynx an zwei gröbere Muskelzweige an, in deren Gesellschaft sie in den Hypopharynx eintreten. Hier trennen sie sich von diesen und befestigen sich dorsal an den Hypopharynx, während die gröberen Fädchen sich nach unten biegen und an dem Ventralteil des Hypopharynx inserieren. Durch Präparation kann aber die Natur dieser dünnen Fädchen nicht

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

klargelegt werden. Ich fertigte deshalb eine lückenlose Serie sagittaler Längsschnitte von 4 μ Dicke an, welche ich mit Eisenhämatoxylin + Kongorot färbte. Ein Blick auf das Präparat genügt, um zu zeigen, daß die fraglichen Fädchen Muskelfädchen sind (Fig. 4*a*), welche von der Neuralscheide des Unterschlundganglions ausgehen, um sich am Hypopharynx zu befestigen. Diese »Endolabialnerven«(!) sind, ganz wie ich 1904 vermutete, die M. retractores tubae buccalis inferiores und nichts andres! Während sich bei dem Färbungsvorgange die Nerven hellrötlich färben, werden die Muskelfädchen tiefschwarz und treten bei schwacher Vergrößerung als sehr distincte schwarze Fädchen hervor. Bei Immersionsvergrößerung sieht man die Muskelfibrillen und hier und da auch die Querstreifen sehr deutlich. Die Befestigungsweise ist hauptsächlich dieselbe wie bei *Chironomus*[4], und die Fädchen verhalten sich auch ganz wie bei dieser Larve. Sie breiten sich ein wenig flach aus und verkleben sich mit dem basalsten Teil der Schlundcommissuren. Vgl. die Abbildungen (Fig. 4 *a, b, c, d, e*).

Aber, wird man einwenden, Bengtsson hat ja abgebildet (1904, Fig. 3), wie diese Bildungen sich im Unterschlundganglion einsenken und wie die Fibrillen der »Endolabialnerven« mit den Fibrillen der Filarmasse zusammenhängen. Hierauf antworte ich: »Die an der Fig. 3 (Bengtsson 1904) abgebildeten »Endolabialnerven« haben nichts gemeinsam mit den in seiner Fig. 1 und 2 abgebildeten. Was Bengtsson in Fig. 3 als N. endolabii bezeichnet, ist tatsächlich die an ihrer Wurzel abgeschnittene flache, nach außen und vorwärts gerichtete Schlundcommissur (!) die in den Präparaten wirklich den Eindruck eines in das untere Schlundganglion eintretenden Nerven macht (siehe meine Fig. 4 *b, c, d, e*). In den abgebildeten Schnitten (Fig. 4*a, b, c, d*) ist sowohl das Muskelfädchen wie die Schlundcommissur vorhanden, was ja jede unrichtige Deutung unmöglich macht. Das Muskelfädchen schmiegt sich dicht an die Schlundcommissur an, und dies erklärt, wie Bengtsson sie für dieselbe Bildung hat halten können. Hätte er nur dünne Schnitte näher studiert, so würde er gesehen haben, daß der vermeintliche »Endolabialnerv« (seine Fig. 3), sehr nahe am Gehirn plötzlich endet und nach vorn sich gar nicht erstreckt. Hätte er ferner die ganze Schnittserie durchmustert, so würde die Identität der Schlundcommissur und der »N. endolabii« seiner Fig. 3 unmittelbar darauf folgen müssen, und die Ungleichwertigkeit der »Endolabialnerven« der Fig. 1 und 2 einerseits und derjenigen der Fig. 3 anderseits wäre ihm dann auch bewiesen.

---

[4] Die vorderen Fädchenbefestigungen habe ich bei *Phalacrocera* nicht gefunden. Es sollte mich jedoch gar nicht wundern, wenn sie auch da vorhanden wären.

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

Ich kann somit heute als unwiderlegliche Tatsache hervorheben, was ich im Jahre 1904 schon gesagt habe: »**Einen Nervus endolabii gibt es gar nicht**«, und das von Bengtsson als Endolabialnerv bezeichnete, »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 abgebildeten Nerven mit einem Nerv verwechselt werden kann«. Diesen letzten Ausspruch kann ich heute dahin abändern: Die »Endolabialnerven« sind die Mm. retractores tubae buccalis inferiores, welche Bengtsson mit Nerven verwechselt hat.

Demjenigen, welchen diese Frage interessiert, erkläre ich mich bereit, diese Verhältnisse an Präparaten zu demonstrieren. Besonders an dem Präparate, das der Zeichnung zugrunde liegt, sind die Verhältnisse außerordentlich klar und können absolut nicht mißverstanden werden[5].

Daß »die sprechenden Strukturverhältnisse« des unteren Schlundganglions der *Phalacrocera*-Larve aller Wahrscheinlichkeit nach in derselben Weise interpretiert werden dürfen, wie bei der *Chironomus*-Larve, folgt selbstverständlich aus dem oben Gesagten. Gegen den Hintergrund dieser Verhältnisse bei der *Chironomus*-Larve werden die theoretischen Erwägungen über die Möglichkeit der Persistenz einer äußeren Segmentierung des unteren Schlundganglions, welche Bengtsson (1905, S. 462) hervorhebt, völlig bedeutunglos. Außerdem ist es sehr unwahrscheinlich, daß die äußere Segmentierung des Unterschlundganglions dorsal persistieren sollte, während sie ventral verschwunden wäre. Das entgegengesetzte wäre das wahrscheinlichste. Wenn ich von einer Zusammensetzung der Kopfganglien aus Primärganglien gesprochen habe, so habe ich damit nicht gesagt, daß diese Segmentierung eine äußerlich wahrnehmbare sei, wie Bengtsson meint (1905, S. 462).

Die Unterlippe.

Als Unterlippenbildungen, oder der Lippenmetamere angehörend, habe ich früher folgende Teile bezeichnet:

1) Das Labium, welches ich nebst Mentum und Submentum als aus zwei Extremitätenanlagen hervorgegangen auffasse,

2) Den dem Labium zugehörenden Hypopharynx oder »Zunge«, »Lingua« usw.[6]

---

[5] Die Verhältnisse sind so klar, daß ein Blick auf das Präparat genügt, um jeden Zweifel zu beseitigen. Die hiesigen Fachgenossen, denen ich ein Präparat vorgelegt habe, sahen schon bei schwacher Vergrößerung die Sache so, wie ich sie oben geschildert habe. Es zeigt sich somit, um Bengtssons Wort zu benutzen, daß sie »die Richtigkeit meiner Beobachtungen nur haben bekräftigen können«.

[6] Nach neuen noch nicht publizierten Untersuchungen gehört der ganze Hypopharynx nicht dem Lippenmetamer an, sondern nur der unterste Teil desselben.

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

3) Die zu einer Platte verschmolzenen vorderen Basalteile des Labiums, das Mentum [Ectolabium (Bengtsson)].

4) Das Submentum.

Auf Grund der Verhältnisse der oben behandelten sog. »Endolabialnerven«, ferner auf Grund des Verhaltens der Imaginalscheiben während der postembryonalen Entwicklung und zuletzt aus vergleichend anatomischen Gründen hatte Bengtsson schon 1897 eine andre Auffassung der fraglichen Bildungen bei der *Phalacrocera*-Larve vertreten. Und diese Auffassung hält er im Jahre 1905 noch aufrecht. Er findet nämlich, daß dem obenerwähnten Organkomplex zwei Metameren angehören, und zwar ein Endo- und ein Ectolabialmetamer. Die Extremitätenbildungen der ersteren repräsentiert das Endolabium und die der letzteren das Ectolabium.

»Das selbständige Innervieren«, sowohl des Endo- wie des Ectolabiums, verliert wesentlich an Bedeutung, wenn man die Verhältnisse der nahe verwandten *Chironomus*-Larve in Betracht zieht, wo das »Endo«- und »Ectolabium«, aus dem Labialganglion innerviert sind. Wenn man dieses Verhältnis mit der oben gegebenen Auseinandersetzung betreffs der »Endolabialnerven« zusammenstellt, scheint es mir, als wäre »das selbständige Innervieren« des Endo- und Ectolabiums schon definitiv zu dem Mythologischen verwiesen. Wir werden jedoch sehen, daß die Abwesenheit der »Endolabialnerven« nicht der einzige Grund ist, der mich zu meiner Auffassung über das Labialmetamer veranlaßt.

»Als weitere Stütze für die Annahme der Extremitätennatur des Endolabium habe ich (Bengtsson) eine Seite der ontogenetischen Entwicklung angeführt, indem ich (Bengtsson) den Zusammenhang des Endolabiums 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 des Endolabium weiß.« Hier fügte ich aber hinzu: »und nicht die Natur der Proboscis soll die Natur des Endolabium beleuchten, sondern gar das Entgegengesetzte«. Bengtsson hat schon 1897 in einer Abteilung seiner Arbeit ohne irgendwelche Belege skizziert, wie bei der Metamorphose sich Imaginalscheiben mit »Peripodalhöhlen« bei der *Phalacrocera*-Larve im Endolabium und bei der *Epiphragma*-Larve sowohl im Endo- wie im Ectolabium anlegen[7]. Aus diesen Verhältnissen schließt er, daß

[7] Da dieser Teil der Bengtssonschen Arbeit nach seiner eignen Bemerkung die Natur einer vorläufigen Mitteilung hat und diese von der angekündigten aus-

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

sowohl Endo- wie Ectolabium aus Extremitäten hervorgegangen sind. Für das Endolabium trifft dies tatsächlich gewissermaßen zu, für das Ectolabium, wie aus dem weiteren hervorgehen soll, ist es aber nicht zutreffend. Die Imaginalscheiben mit »peripodalen Höhlen« sind nicht immer auf Extremitätenbildungen zu beziehen, denn es gibt am Insektenkörper Bildungen, welche während der Metamorphose von solchen Imaginalscheiben entstehen, die gar keine Extremitäten sind, wie z. B. die Facettenaugen und besonders die Flügel. Aus diesem Verhalten geht hervor, daß mir nicht die Veranlassung fehlte, wenn ich (1904) den Gebrauch, welchen Bengtsson von der Postembryonalentwicklung als Kriterium seiner Extremitätentheorie des Endo- und Ectolabium machte, nicht anerkennen konnte. Durch den Entwicklungsmodus der imaginalen Mundteile manifestiert sich bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft nicht dringend der morphologische Wert, weder des Endo- noch des Ectolabiums.

»Als dritte Stütze für die Extremitätennatur des Endolabiums habe ich (Bengtsson) schließlich den Vergleich mit andern Formen aufgeführt. Dieses Argument ist, sagt Holmgren, ‚nicht sicherer als die früheren', und er fügt hinzu, ‚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'. In meinen ‚Studien' (1897) (S. 72—80) habe ich dem Endolabium andrer 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 Ephemeridenlarven 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 letztgenannten Gruppen hatte ich deshalb vor allem das Endolabium parallelisiert und darin homologe Bildungen dessen beider Hälften sehen wollen.«

Das obige Zitat gibt uns eine gute Übersicht des Bengtssonschen Standpunktes im Jahre 1897, und diesem bleibt er noch im Jahre 1905 treu. Dann aber kann er noch andre Argumente zu den vergleichend-morphologischen vom Jahre 1897 hinzufügen. Er hat nun besonders die Folsomschen embryologischen Untersuchungen benutzt, und sich

führlichen Abhandlung 1904 noch nicht gefolgt war, so habe ich ihr früher keine größere Aufmerksamkeit gewidmet.

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

somit auch eine embryologische Stütze verschafft. Folsom hat tatsächlich gezeigt, daß die »Superlinguae« (»Paraglossae«, »Maxillulae«, »Seitenteile des Hypopharynx« usw.) sich als wahre Mundgliedmaßen embryonal anlegen, und daß sie deshalb als Extremitätenbildungen zu betrachten sind. Außerdem scheint Folsom gezeigt zu haben, daß das Unterschlundganglion aus 4 Stammganglien bestehe, was ja wenigstens scheinbar mit Bengtssons Angaben für die *Phalacrocera*-Larve übereinstimmt. Nach von mir vorgenommenen, noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen muß das erste Unterschlundganglion Folsoms mit dem Tritocerebrum identisch sein. Neuerdings hat auch Haller (1904) für *Blatta* versucht zu zeigen, daß das untere Schlundganglion aus 4 Ganglien zusammengesetzt sei. Für *Blatta* kann ich aber ganz bestimmt behaupten, daß das 1. dieser Ganglien mit dem Tritocerebrum identisch ist. Durch die Folsomsche Arbeit scheint es,

Fig. 5.

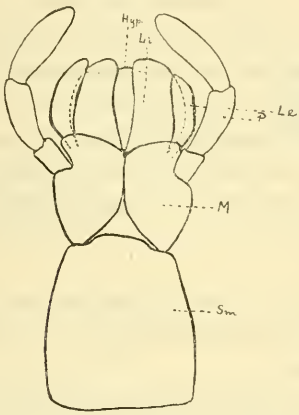

Fig. 6.

Fig. 5. Unterlippe von *Eutermes chaquimayensis* Holmgren, Soldat. Vergr. 40×.
Fig. 6. Kopf eines jungen Termitenembryos.

als hätte Bengtsson das fehlende Glied seiner Beweiskette gefunden, indem er nun die durch Folsom bewiesene Extremitätennatur der »Paraglossen« als festen Ausgangspunkt seiner Auseinandersetzungen benutzen kann, natürlich jedoch nur unter der Voraussetzung, daß das Endolabium mit den Paraglossen homologisierbar ist. Heute wäre es deshalb unberechtigt, wenn ich für meinen Satz von 1904: »er mag nämlich den Bau des Endolabiums usw.« noch Geltung beanspruchen wollte. Heute gibt es wirklich einen festen Ausgangspunkt, von dem man bei der Beweisführung ausgehen kann, vorausgesetzt, daß man ihn zu benutzen versteht.

Die Beweiskette, welche Bengtsson in seinen beiden Schriften hervorgebracht hat, ist aber dadurch ganz verfehlt, weil das

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

Endolabium der Dipterenlarven nicht mit den Paraglossen weder der Phryganiden noch der Apterygoden homologisierbar ist. Die Belege für diese meine Auffassung werde ich weiter unten erbringen.

Als Ausgangspunkt meiner vergleichend-anatomischen Untersuchung wähle ich aus praktischen Gründen[8] die Unterlippe nebst Hypopharynx einer Termite (*Eutermes chaquimayensis* Holmgren, Soldat). Ich habe diesen Organkomplex an der Fig. 5, von unten gesehen, bei 40facher Vergrößerung dargestellt. (Unwesentliche Charaktere, wie Borsten usw. sind nicht eingezeichnet.) Basch (1865) hat die fragliche Bildung als ein Organ, die untere oder hintere Kopfdecke, aufgefaßt. Es besteht nach seiner Auffassung aus folgenden Teilen: dem Submentum (Pars praebasilaris), Mentum (Pars basilaris) und Labium. Wir können diese Bezeichnungen hier auch benutzen.

Das Submentum ist eine länglich viereckige, nach vorn ein wenig verschmälerte Platte, welche vorn an dem Mentum schließt und eine Gleitfläche für dieses Organ besitzt. Das Mentum besteht bei *Eutermes* aus zwei in der Mittellinie zusammenstoßenden und sich vereinigenden Platten. In den vorderen seitlichen Einkerbungen desselben sind die dreigliedrigen Labialtaster und am Vorderende derselben, aber unterhalb des Vorderrandes, die beiden Seitenhälften des Labiums eingefügt. Wie gewöhnlich bei diesen Insekten, sind an jeder Seite ein Lobus internus oder Lacinia und ein Lobus externus oder Galea ausgebildet.

Um über die morphologische Natur dieser Bildungen eine Aufklärung zu erhalten, habe ich die Embryonalentwicklung der Labialteile der genannten Termitenspecies untersucht.

Diese Untersuchungen ergaben: 1) Daß alle paarigen Mundteile als runde Höcker an den beiden Seiten der Kopfwülste entstehen, ganz wie bei Insekten im allgemeinen.

2) Daß die Anlagen der beiden Maxillenpaare sich bald in je zwei Bläschen, ein vorderes und ein hinteres, abschnüren.

3) Das vordere Bläschen teilt sich in zwei hintereinander gelegene Bläschen.

4) Aus dem hintersten, nunmehr keulenförmigen Bläschen geht die Anlage der Labialpalpen hervor, aus den beiden vorderen ebenso geformten Bläschen die Anlagen der beiden Lobi des Labiums (Fig. 6).

5) Bei der Zusammenziehung der Kopfwülste werden die Anlagen der Labialteile nach vorn geklappt, so daß dieselben ihre Spitze nach vorn kehren.

---

[8] Ich besitze davon ein sehr gutes anatomisches und embryologisches Material.

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

6) Das Submentum entsteht ungefähr gleichzeitig aus den verschmolzenen Basalteilen (Cardines) des Labiums (zweiten Maxillen).

7) Unmittelbar hiernach geschieht an dem dorsalen Teil der Palpenblase ein wichtiger Vorgang. Es wächst nämlich von dem Basalteil der Palpenblase von jeder Seite eine Scheibe medialwärts aus. Die beiden Scheiben stoßen in der Mittellinie zusammen und bedecken mit ihren Vorderrändern die Basalteile der Lobenbläschen.

8) Diese Scheiben sind die ersten Anlagen des Mentums.

9) Erst dann, nachdem das Mentum vom Palpus abgesetzt worden ist, beginnt dieses sich zu gliedern.

Nachdem wir also gesehen haben, daß alle 3 Labialbildungen aus der einheitlichen Anlage der zweiten Maxillen entstehen und die Bedeutung des Submentums, Mentums und der Labialanhänge klargelegt,

Fig. 8.

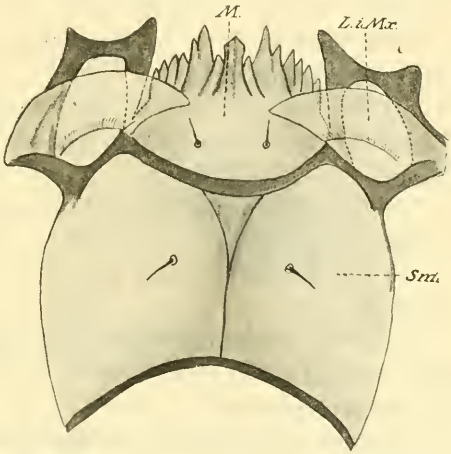

Fig. 7.

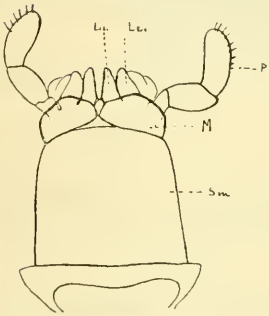

Fig. 7. Unterlippe des *Petrobius maritimus* (*Machilis maritimus*). Vergr. 40×.
Fig. 8. Unterlippe (Submentum und Mentum) der *Chironomus*-Larve. Vergr. 56×.

und uns somit eine Grundlage für die vergleichende Anatomie der Mundgliedmaßen verschafft haben, gehen wir zu einem Vergleich der Termitenmundteile mit denjenigen der Apterygoten über.

Bei den Thysanuren finden wir die fraglichen Mundteile ganz in derselben Weise ausgebildet wie bei den Termiten. Nehmen wir als Vergleichsmaterial zum Beginn einen *Petrobius* (Fig. 7), so finden wir, daß die Unterlippe desselben aus:

1) einem länglich viereckigen Submentum,

2) zwei kurzen, breiten, in der Mitte sich berührenden Mentalplatten

und 3) den Spitzteilen, die unterhalb des Vorderrandes des Mentums befestigt und teilweise von diesem bedeckt sind, besteht.

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

Die Teile sind prinzipiell wie bei den Termiten entwickelt.

Bei Campodea, die den Übergang zu den Poduriden gewissermaßen vermittelt, sind die Labialteile sehr von der ursprünglichen Bauart verschieden. Dies hängt offenbar mit der Bildung einer sekundären Mundhöhle zusammen. Man kann jedoch wenigstens ein Submentum und die Appendicularteile unterscheiden. Die Sinnespolster sehe ich als Labialpalpen an, die kleinen zapfenförmig vorragenden Höcker repräsentieren meiner Meinung nach die Lobi interni und die flachen, nach vorn gerichteten Platten sind wohl die Lobi externi.

Bei der *Ephemera*-Larve sind die beiden Hälften des Mentums miteinander verwachsen und der Vorderrand der Gebilde ist schwach lobiert. Die Apicalteile sind stets unterhalb des Vorderrandes des Mentums befestigt. Bei Perliden-Larven kann das Mentum in eine vordere und eine hintere Hälfte geteilt sein, wie z. B. bei *Pteronarcys californica* (s. Packards Textbook p. 69 u. 70):

Wir möchten hier die Hauptpunkte der Morphologie der 2. Maxillen rekapitulieren:

1) Sie besteht aus 3 Teilen: dem Submentum, Mentum und den Labialteilen: Lobus externus (Galea), Lobus internus (Lacinia) und Palpus.

2) Das Mentum zeigt am Vorderrande bei *Ephemera* Andeutung zu Zahnbildungen.

3) Die Labialteile sind unterhalb des Vorderrandes des Mentums befestigt.

4) Dazu kommt die wahrscheinlich für alle Insekten geltende Ausmündungsstelle der Labialdrüsen an der Grenze (Falte) zwischen Labium und Hypopharynx.

Dehnen wir nun unsre Vergleiche noch weiter aus, indem wir die Unterlippe des *Petrobius* mit der der *Chironomus*-Larve vergleichen, so finden wir:

1) Das Submentum des *Petrobius* entspricht dem aus zwei Seitenteilen gebildeten Submentum der *Chironomus*-Larve (Fig. 8).

2) Das Mentum des *Petrobius* entspricht dem vorn stark bezahnten Mentum (Bengtssons »Ectolabium«) der *Chironomus*-Larve (Fig. 8).

3) Die Appendicularteile des *Petrobius* entsprechen denjenigen der *Chironomus*-Larve, d. h. nach meiner Auffassung dem »Endolabium« derselben. Das Endolabium wird aber bei *Chironomus* von dem Mentum ganz bedeckt, während die fraglichen Teile bei *Petrobius* und *Ephemera* nur basal vom Mentum überdacht sind. Dies ist aber nur eine relative Verschiedenheit. Das Endolabium der *Chironomus*-Larve besteht aus 4 Loben (Fig. 9*a*): zwei breiten Lobi externi und zwei kleinen, jedoch voneinander gut abgesetzten Lobi interni. An den

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

Außenloben kann man zwei oder drei schwache Lobenbildungen wahrnehmen. Palpen sind freilich nicht entwickelt, aber solche fehlen bekanntlich sehr oft bei Insekten.

Der Labialdrüsengang mündet bei *Chironomus* wie bei *Petrobius* zwischen Labium und Hypopharynx. An und für sich muß man somit annehmen, daß die 2. Maxille (wie ich es auffasse) der *Chironomus*-Larve nach demselben Plan gebaut ist wie bei *Petrobius*.

Vergleichen wir nun die Labialteile der *Chironomus*-Larve mit den von Bengtsson abgebildeten Mundteilen der *Phalacrocera*-Larve, so finden wir dieselben Teile bei den beiden Larvenformen entwickelt. Besonders gilt dies von dem Mentum und den Appendiculartеilen; das Submentum scheint bei *Phalacrocera* rückgebildet zu sein. Über die Homologie des Mentums der *Chironomus*-Larve mit dem Ectolabium der *Phalacrocera*-Larve kann kein Zweifel entstehen. Ebenso-

Fig. 9 a.

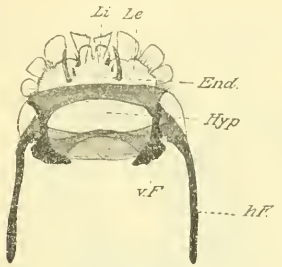

Fig. 9 b.

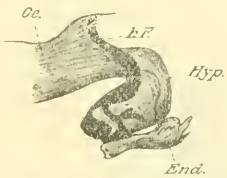

Fig. 9. Endolabium + Hypopharynx der *Chironomus*-Larve; a, von oben; b, von der Seite. Vergr. 56×.

wenig ist es möglich zu verneinen, daß das Labium der *Chironomus*-Larve mit dem Endolabium der *Phalacrocera*-Larve homolog ist. Bei *Phalacrocera* wie bei *Chironomus* besitzt das Labium zwei Seitenloben (von Bengtsson als Paraglossen aufgefaßt). Die beiden Mittelloben der *Chironomus*-Larve fehlen entweder bei *Phalacrocera*, oder es sind vielleicht die medialen Zähne des Endolabiums als solche aufzufassen.

Dieselben Haltepunkte für die vergleichende Untersuchung bieten die Mundteile der *Tipula*-Larve dar. Das Labium dieser Larve ist jedoch den entsprechenden Teilen der *Phalacrocera*-Larve bedeutend ähnlicher als das der *Chironomus*-Larve. Das sog. Endolabium der *Tipula*-Larve besitzt fünf gut entwickelte Zähne, einen medialen und jederseits dieses zwei laterale. Ferner gibt es basal an der unteren Fläche, wie bei *Phalacrocera* und *Chironomus* eine Partie, welche mit vorwärts gerichteten gelblichen Borsten besetzt ist (Fig. 10).

Wie man aus dem obigen sehen kann, so spielt in dieser Homologisierungsreihe der Hypopharynx und die Paraglossen keine Rolle.

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

Nach Bengtsson sollte aber das Endolabium der *Phalacrocera*-Larve mit den Paraglossen und dem Hypopharynx der Apterygoten homolog sein. Gestaltete sich das Verhältnis so, so wäre meine Homologisierungsreihe sicher ganz fehlerhaft. Ich versuche deshalb zu beweisen, daß das Endolabium der *Phalacrocera*- oder der *Chironomus*-Larve nicht mit dem Hypopharynx und den Paraglossen homolog ist.

Börner (1904) hat ein sehr konstantes Bauverhältnis der Insektenzunge besonders hervorgehoben, nämlich das Vorhandensein der »Fulturae«, d. h. der Chitingräten, welche selten bei einer Insektenzunge fehlen. Diese Gräten sind unter andern bei den Apterygoten, Termiten, bei der *Chironomus*- und *Tipula*-Larve für die Zunge sehr charakteristische Gebilde. Bengtsson hat auch diese Gebilde (die »Fulcren«) bei der *Phalacrocera*-Larve eingehend beschrieben und sie als dem Endolabium zugehörende angeführt.

Die »Fulturae« sind zwei Paar in der Buccalwand gelegene Chitinverdickungen, welche gewöhnlich den Stützpunkt des Hypopharynx oder der Zunge bilden oder, wenn Paraglossen vorhanden, auch diese stützen. Börner sagt, daß ihre Lageverhältnisse bei *Machilis* derart interpretiert werden können, »daß sie die selbständig gewordenen ‚Cardines der Maxillulen (Paraglossen)' darstellen, so daß die Fulturae bei Hexapoden allein schon als letzte Reste der ehemals vorhandenen typischen Maxillulen aufgefaßt werden dürften«.

Bei der *Chironomus*-Larve gibt es eine wohlentwickelten Hypopharynx, welcher wohlentwickelte Fulcren besitzt (Fig. 9 *a*, *b*). Diese stehen mit dem Endolabium in keinerlei morphologischen Beziehungen. An diesen Fulcren kann man zwei besonders hervortretende Teile unterscheiden, nämlich einen hinteren, welcher den Stützpunkt des hinteren Endes des Hyphopharynx bildet und einen weniger gut entwickelten vorderen, der das vordere untere Ende des Hypopharynx stützt. Mit dem Teil, mit welchem die beiden Stützbalken aneinander stoßen, berührt der Hypopharynx das Endolabium und bildet hier eine Articulationsmembran.

Es gibt somit bei der *Chironomus*-Larve einen von dem Endolabium morphologisch ganz unabhängigen Hypopharynx (Zunge, Lingua), welcher ganz wie bei andern Insekten die charakteristischen »Fulturae« (»Fulcren«) besitzt.

Wenn wir den Hypopharynx und das Endolabium der *Tipula*-Larve untersuchen, finden wir (Fig. 10), daß sie erstens voneinander in demselben Grad frei sind, wie bei der *Chironomus*-Larve und zweitens, daß der Hypopharynx einen in derselben Weise prinzipiell ausgebildeten Stützapparat besitzt. Die Fulturae sind aber hier viel kürzer als bei der

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

Chironomus-Larve und außerordentlich verbreitet, so daß sie flache Balken bilden (s. Fig. 10). Der vorderste Teil des Hypopharynx ist mit einer Gruppe nach vorn gerichteter Borsten versehen.

Vergleichen wir nun den Hypopharynx der *Tipula*-Larve mit den wahrscheinlich entsprechenden Bildungen der *Phalacrocera*-Larve, so finden wir: Daß die Fulcren der *Tipula*-Larven auch mit denjenigen der *Phalacrocera*-Larve prinzipiell übereinstimmen. Da die Fulcren der *Tipula*-Larve dem Hypopharynx angehören, so müssen sie es meiner Meinung nach auch bei der *Phalacrocera*-Larve.

Der Endolabialkomplex der *Phalacrocera*-Larve muß somit als aus zwei morphologisch ungleichwertigen Bildungen hervorgegangen betrachtet werden, nämlich dem Hypopharynx oder der Zunge, zu denen die Fulcren (Fulturae) gehören, und der eigentlichen Lippenbildung, welche aus einem medialen Teil, der nichts mit dem Hypopharynx zu

Fig. 10.

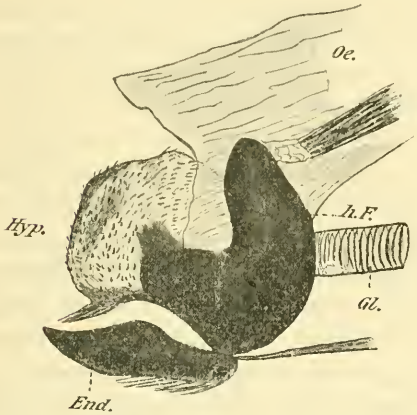

Fig. 11.

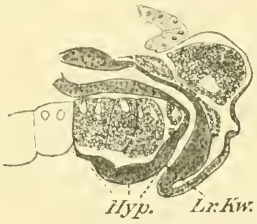

Fig. 10. Endolabium + Hypopharynx der *Tipula*-Larve von der Seite.
Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Kopf eines Termitenembryos. Vergr. 140 ×.

schaffen hat und aus zwei lateralen Teilen besteht, die nicht als Paraglossenbildungen des Hypopharynx aufgefaßt werden können.

Bei der *Phalacrocera*-Larve scheint sich, nach Bengtssons Angaben, die Zunge mit der Lippe vereinigt zu haben, um eine physiologische Einheit zu bilden. Dies kann nur als eine sekundäre Abänderung betrachtet werden, und es ist sonderbar, daß Bengtsson, mit den primitiveren Verhältnissen der *Ctenophora*-Larve vertraut (1897 S. 73—75), nicht diese einfachen Schlußfolgerungen gezogen hat.

Ich möchte hier noch auf ein andres sehr bedeutungsvolles Verhältnis aufmerksam machen, nämlich, daß, wenn wirkliche Paraglossen bei einem Insekt vorhanden sind, so liegen diese dorsal vom Hypopharynx und an seinem Hinterrand, nie aber ventral am Vorderrande desselben. Dies

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

scheint eine unwichtige Lagebestimmung zu sein, aber sie ist eine grundlegende Schlußfolge vom morphologischen Aufbau des Hypopharynx. Wäre der Hypopharynx nichts andres als eine vordere Ausstülpung der Pharynxwand, wie Bengtsson u. a. sie auffassen, so wäre eine Wanderung der Paraglossen von seiner Dorsal- nach seiner Ventralseite kein besonders merkwürdiger Vorgang. Nun verhält es sich aber so, daß der Hypopharynx allein eine unerwartet komplizierte Bildung ist. Ich spare die näheren Angaben für eine spätere Arbeit, und teile hier vorläufig nur mit, daß der Hypopharynx die nach vorn gedrängte, ausgestülpte Ventralseite des Mandibel-, Maxillar- und Labialsegments oder, mit andern Worten, die primäre Unterseite des Kopfes ist (Fig. 11). Hat sich die sekundäre Kopfdecke (2. Maxillen) herausgebildet, so wird die primäre in die Mundhöhle eingeschoben und hier zum Hypopharynx umgebildet. Der Lippenrand der Kopfwülste wird bei den Termiten zum mandibulo-maxillaren Teil des Hypopharynx. Wenn Paraglossen entwickelt sind, gehören sie dem Prämandibularmetamer an und sind von den Schlundcommissuren, d. h. von dem Tritocerebrum innerviert. Dies gilt sowohl für die Apterygoten, wie für die Ephemeriden. Bei den Ephemeriden gehen die Paroglossennerven vom N. labro-frontalis, d. h. vom Tritocerebrum und nicht wie Vayssière (1882) angibt, vom Unterschlundganglion aus. Im Termitenembryo legt sich das Tritocerebrum als U-förmiges Ganglion an, das die Mundöffnung ventral umfaßt. Hinter dem mandibularen Hypopharynxteil folgt somit das Prämandibular- oder Tritocerebralsegment, welches ringförmig die Mundöffnung umfaßt. Der stomodäale Teil des Darmkanals ist somit eine Einstülpung des Tritocerebralsegments, und nicht, wie ich früher mit Janet (1899) geglaubt habe, eine Einstülpung des Proto-cerebralsegments.

Wenn somit der Hypopharynx aus den 3 Kiefersegmenten entstanden ist und die Paraglossen die appendiculären Teile des Tritocerebralsegments sind, so folgt daraus, daß sie notwendigerweise dorsal liegen müssen und unmöglich die Wanderung ventralwärts haben ausführen können, um als ein »Endolabium« auftreten zu können. Sie haben unmöglich drei Segmente durchwandern können! Schon wegen diesen Verhältnissen ist die Bengtssonsche Endolabiumtheorie unhaltbar.

In einer späteren Arbeit werde ich die oben gegebene Darstellung mit zahlreichen Abbildungen beleuchten und die Konsequenzen daraus ziehen. Für heute bemerke ich nur, daß die Darstellung Folsoms vom Bau des Schlundringes und somit dem ganzen Aufbau des Kopfes der Anurida sehr wohl einer kritischen Beleuchtung bedarf.

Nach Bengtssons Meinung soll der »Lippenrand der Kopfwülste«, welcher bei der *Chironomus*-Larve nach Weismann (1863) in der Mitte

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

herzförmig eingeschnitten ist und also zwei Hervorwölbungen aufweist, die Anlage des Endolabiums sein. Weismann hat die weitere Entwicklung nicht verfolgt, er sagt nur, daß diese Bildungen sich in der Tiefe einsenken und für die Bildung der Mundteile jede Bedeutung verlieren. Bei den Termiten ist der »Lippenrand der Kopfwülste« genau so entwickelt wie bei der *Chironomus*-Larve. Bei den Termiten aber geht, wie ich dies auch konstatiert habe, aus dem »Lippenrand der Kopfwülste« ein Teil des Hypopharynx hervor. An dem in Fig. 11 abgebildeten Schnitt durch ein Termitenembryo sieht man deutlich, daß der Lippenrand der Kopfwülste in keinerlei Beziehung von den Kopfwülsten im übrigen abweicht. Bei der Zusammenziehung der Kopfwülste werden sie ausgebuchtet, und aus dieser Ausbuchtung, welche ihrer Länge nach mit einer Medialfurche versehen ist, geht der Hypopharynx der Termiten hervor. Wenn Bengtsson also (1905, S. 470) sagt: »Als aus diesem Doppelwulst (»Lippenrand der Kopfwülste«) hervorgehend mag wohl, wie ich schon in meinen »Studien« (1897, S. 76ff.) angedeutet habe, das Endolabium nach aller Wahrscheinlichkeit angenommen werden, . . .«, so ist dies offenbar eine ganz verfehlte Annahme, welche den Tatsachen nicht entspricht, denn aus dem fraglichen Doppelwulst geht ein Teil des Hypopharynx, wie ich ihn aufgefaßt habe, unstreitig hervor.

Wenn nun der Doppelwulst »des Lippenrandes der Kopfwülste« nicht als Anlage des Endolabiums der *Chironomus*-Larve anzusehen ist und das Ectolabium (Bengtsson) aus den beiden Appendicularteilen des Labialmetamers oder der 2. Maxillen entstanden wären, so muß man sich fragen, »wo entsteht denn das Endolabium?« Unter den gegebenen Voraussetzungen ist es unmöglich eine Antwort auf diese Frage zu geben; es gibt unter diesen Bedingungen schwerlich irgend eine Möglichkeit ein Endolabium im Insektenkopf einzuräumen. Ich habe dies schon 1904 gesagt. Entweder muß das (nicht mit dem Hypopharynx und den Paraglossen homologe) Endolabium oder das Ectolabium aus Extremitätenanlagen entstanden sein, für beide aber gibt es keinen Raum, wenn wir sie beide als Derivate von verschiedenen Extremitätenbildungen auffassen wollen. Wenn ich im Jahre 1904, von Bengtssons Standpunkt in der Ectolabialfrage ausgehend, schloß, daß ein Endolabium im Bengtssonschen Sinne nicht im Kopf einzuräumen wäre, so geschah es, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, nicht ohne Grund.

Als kräftigste Stütze seiner Endolabialtheorie benutzt Bengtsson die Arbeit Folsoms (1900) über die Entwicklung der Mundteile der *Anurida maritima*. Folsom hat gezeigt, daß die Paraglossen der Apterygoten als Extremitäten entstehen. Dieses Resultat benutzt

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

Bengtsson, um die Extremitätennatur des Endolabiums zu beweisen. Daß die Extremitätennatur der Paraglossen nichts über die Extremitätennatur des Endolabiums aussagen kann, geht daraus hervor, daß die Paraglossen und das Endolabium durchaus keine homologen Bildungen sind.

Ich habe oben im Detail gezeigt, daß die Gründe, welche Bengtsson für seine Homologisierung des Endolabiums der *Phalacrocera*-Larve mit den Paraglossen der Apterygoten und andrer Insekten anführt, nicht stichhaltig sind, und ebenso, daß sie nicht ausreichen, um die Extremitätennatur des Endolabiums zu beweisen. Der Beweis des letzten Satzes kann nur dadurch hervorgebracht werden, wenn man das Endolabium mit dem Labium andrer Insekten vergleicht und homologisiert, wie ich oben in meiner Homologisierungsreihe getan habe (vgl. Raschke 1887). Aber dieser Vergleich muß ohne jeden Zweifel die Extremitätennatur des Ectolabiums »verschlingen« (vgl. Bengtsson [1905, S. 464][9]).

Da der »Lippenrand der Kopfwülste« nicht mehr als Anlage des Endolabiums aufgefaßt werden kann, so gibt es im embryonalen Kopfe der *Chironomus*-Larve keine Anlagen, welche zum Aufbau des Endolabiums dienen können, wenn man dazu nicht die verwachsenen Apicalteile der 2. Maxillen in Anspruch nimmt. Ich habe dies schon im Jahre 1904 getan, indem ich eine andre Deutung der Weismannschen Angaben versuchte. Damals war diese Deutung vielleicht nicht hinreichend motiviert, heute aber kommt sie als notwendiges Postulat zurück. Übrigens gibt es an Weismanns Figuren, sowie in seinem Texte gute Haltepunkte für diese Deutung. Ich nahm 1904 an, daß die Apicalteile sich hinter den Basalteil der 2. Maxille (Weismanns) ziehen und von diesem bedeckt werden. Für diesen Zweck nahm ich an, daß sich zwischen Apical- und Basalteil eine Furche bilde. Auf S. 136 schreibt Weismann: »Letzterer (Basalteil der 2. Maxille) hat die Form eines Halbkreises und zeigt zu dieser Zeit bereits sehr deutlich eine Trennung der Zellenmasse in eine tiefe und eine oberflächliche Schicht, nachdem er sich anfänglich von den unter ihm gelegenen Kopfwülsten gar nicht abgegrenzt und mit ihnen eine einzige Masse gebildet hatte. Zwischen der oberflächlichen und der tiefen Schicht entsteht eine Spalte, die sich im Laufe der Entwicklung noch erweitert und sowohl im Profil, als auch in der Bauchansicht im ganzen Umfang des Basalstückes wahrgenommen wird, im letzteren Fall als zwei schmale, meniscusartige helle Räume (Fig. 43), zwischen welchen die tiefe Zellenmasse als eine

---

9 Eigentlich sind sie beide Teile der zweiten Maxillen, und es wäre deshalb unrichtig, von der Extremitätennatur der einen oder andern zu sprechen. Ich habe aber aus Zweckmäßigkeitsgründen die Bezeichnung »Extremitätennatur des Ectolabiums«, »des Endolabiums usw.«, beibehalten.

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

große, breite, kugelige Masse liegt. Letztere ist nichts andres als das 2. Ganglion des sich bildenden Nervenstranges: das untere Schlundganglion.« Aus diesem Zitate geht deutliche hervor, daß der Basalteil der 2. Maxille (= Mentum + Submentum nach meiner Auffassung) zweiblättrig wird und sich somit von den Kopfwülsten abhebt. Dies kann kaum anders gedeutet werden, als daß das Kinn (Weism.) durch eine Faltenbildung vom Kopfwulste abgetrennt wird. Wenigstens muß das Kinn an den Seiten frei liegen, denn wenn das nicht der Fall wäre, könnten die beiden meniscusartigen Räume nicht entstehen. Ich muß deshalb die Abbildungen (34), 36, (42) und 43 Weismanns so deuten, daß das Kinn (Weism.) hier als nach vorn hervorragende flache Falte aufzufassen sei, an dem man ein unteres und ein ziemlich dicht anliegendes oberes Blatt unterscheiden kann. Von dieser Annahme ausgehend, vergleichen wir nun den Bau der ausgebildeten *Chironomus*-Larve. Hierbei finden wir, daß derjenige Teil, welcher dem Kinn (Weism.) entsprechen soll, nämlich das Submentum (Holmgren), nur aus einem einfachen Blatt besteht und gar keine faltenförmige Bildung ist. Von einer Sonderung in zwei Blätter ist hier nichts zu sehen, wohl aber in der Bildung des Mentums (Holmgren), welches deutlich aus zwei Blättern besteht, einem unteren und einem oberen. Wenn Weismanns Deutung die richtige wäre und die Spitzteile der 2. Maxillen zur eigentlichen Unterlippe (mein Mentum) und der Basalteil zum Kinn (mein Submentum) wurde, so wäre zu erwarten, daß beide Teile derselben frei hervorspringen sollten. Dies stimmt aber bei der entwickelten Larve nur für die Unterlippe (Weism. = Mentum Holmgren). Ich kann somit der Auffassung Weismanns über die Unterlippe der *Chironomus*-Larve nicht beitreten, besonders da die beweisenden Stadien zwischen seinen Fig. 43 und 44 fehlen.

Ich muß heute wie im Jahre 1904 dieselbe Deutung der Weismannschen Figuren machen. Was nach Weismann zur eigentlichen Unterlippe wird, wird wirklich zu einer Unterlippe, aber diese ist meiner Meinung nach das Endolabium. An einem Entwicklungsstadium zwischen dem Fig. 43 und 44 abgebildeten muß sich die Unterlippe hinter ihren Basalteil zurückziehen und von ihm verborgen werden, das heißt, sich zu einem »Endolabium« entwickeln. Diskontinuität der Weismannschen Entwicklungsstadien erlaubt sehr gut eine solche Deutung. Was Weismann als Unterlippe bezeichnet, muß ich als Kinn oder Mentum auffassen. Es ist dies ein frei nach vorn gerichtetes zweiblättriges Gebilde, welches vorn mit scharfen Zähnen bewaffnet ist. Dieses Mentum ist meiner Meinung nach das Produkt des vorderen Teiles der Kinnanlage (Weismanns), die ja nach Weismann auch zweiblättrig ist. Zuletzt wird der hintere Teil der Kinnanlage (Weismanns) zu meinem Submentum.

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

Vergleicht man die beiden Weismannschen Fig. 43 und 44, so findet man, daß (Fig. 43) der Vorderrand des Kinnes (Weism.) mit dem Vorderrande des Labiums (Fig. 44) (Weism.) in gleicher Höhe liegt, während in Fig. 43 der Vorderrand des Labiums sehr viel weiter nach vorn gelegen ist, und dennoch liegen die 1. Maxillen an den beiden Stadien sehr übereinstimmend. Die Entwicklung der Labialanlage zu einem Labium im Sinne Weismanns sollte die Zurückziehung der ganzen Unterlippenregion voraussetzen. Von einem solchen Prozeß steht in der Weismannschen Arbeit kein Wort. Auch ist ein solcher Prozeß ganz das entgegengesetzte, als was man erwarten dürfte, nämlich, daß die Labialregion sich nach vorn und nicht nach hinten verlagern würde.

An dem Vorderrande der Kinnanlage gibt es nach Weismanns Fig. 43 einige schief nach vorn gerichtete kurze Streifen, welche ich als die erste Andeutung der Zähne der Unterlippe (Weismanns) ansehe. Solche Streifen gibt es auch auf dem ausgebildeten Mentum (Holmgren) der *Chironomus*- (Fig. 8) und *Phalacrocera*-Larve.

Wenn man aus Weismanns Abbildungen der Entwicklung der 2. Maxillen folgen will, so ist dies nicht möglich, ohne daß zwischen den Stadien Fig. 43 und 44 wenigstens ein Stadium eingeschoben wird. Allerdings deuten Fig. 43 und 44 mehr auf die Richtigkeit meiner Deutung, als die der Weismannschen eignen hin.

Wenn ich die oben gegebene Auseinandersetzung mit der früheren vergleichend-anatomischen Darstellung vergleiche, muß ich fortwährend[10] die Darstellung Weismanns als »an einem gewissen Irrtum leidend« erklären.

Schlußbemerkungen.

Dadurch, daß ich somit gezeigt habe:

1) daß die »Endolabialnerven« sowohl der *Phalacrocera*-Larve wie

---

[10] Leider hatte ich mich in meiner Darstellung von 1904 einiger Redaktionsfehler schuldig gemacht, welche Bengtsson zum Gegenstand seiner kritischen Bemerkung gemacht hat. Diese Fehler sind reine Korrekturfehler, welche gewiß nicht vorgekommen wären, wenn ich Gelegenheit gehabt hätte, eine Korrektur zu lesen, was mir aber leider durch meine Abreise nach Südamerika unmöglich war. Ich habe hier konsequent anstatt »Lippe« oder »Labium«, »zweite Maxillen« in verschiedenen Zusammensetzungen gebraucht, ebenso hatte ich »Extremitätenanlagen« anstatt »Appendicularanlagen« geschrieben usw. Dies hinderte jedoch nicht, daß Bengtsson meine Auseinandersetzungen richtig auffaßte! — In der Frage über die Metamerie hatte ich Bengtssons Angaben mißverstanden, als er sagte: »In dem Kopf der *Phalacrocera*-Larve denke ich mir neben dem embryonalen, primären Kopfabschnitt' mit seinen lateralen Ausbreitungen, den Kopflappen, 4 Segmente eingehen«. Ich glaubte, daß er auch den »primären Kopfabschnitt« als ein Segment auffaßte, was er nach seinen späteren Angaben nicht getan hat. Dies Mißverständnis nennt Bengtsson eine »Entstellung« seiner Beschreibung. Gegen seine eignen groben Irrtümer, glaube ich, stehen diejenigen, welchen ich mich allzu wohl bewußt bin, nicht in einem ganz so grellen Licht, wie sie Bengtsson gegeben hat.

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

der *Chironomus*-Larve nicht als Nerven existieren, sondern Muskelfäden sind;

2) daß die postembryonale Entwicklung der imaginalen Mundteile nichts Bestimmtes über die Extremitätennatur des Endolabiums aussprechen kann;

3) daß die Vergleichung des »Endolabiums« der *Phalacrocera*-Larve mit den Paraglossen der Epheriden-Larven und Thysanuren ganz verfehlt ist;

4) daß der »Lippenrand der Kopfwülste« die Anlage des hinteren Teiles des Hypopharynx ist,

habe ich auch der Bengtssonschen Auffassung von der Lippenbildung des *Phalacrocera*-Kopfes alle Stützpunkte entzogen.

Gegen den tatsächlichen Hintergrund aller dieser meiner Resultate muß der als meinungslos erwiesene »historische Hintergrund«, welchen Bengtsson angerufen hat, »in einer zum wenigsten eigentümlichen Beleuchtung« dastehen[11].

Literatur.

1865. Basch, S., Untersuchungen über das Skelet und die Muskeln des Kopfes von *Termes flavipes* (Kollar). Zeitschr. f. wiss. Zool. 15. Bd. S. 56. Taf. 5.

1897. Bengtsson, S., Studier öfver insektlarver. I. Till kännedomen om larven af *Phalacrocera replicata* (Linn.). Lunds Univ. Årsskr. Bd. 33. 118 S. und 4 Taf. 4°.

1905. —— Zur Morphologie des Insektenkopfes. Zool. Anz. Bd. 29. Nr. 15. S. 457.

1904. Börner, C., Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. Bd. 28.

1900. Folsom, J. W., The development of the mouth parts of *Anurida maritima* Guer. Bull. Mus. comp. zool. Harvard Coll. Vol. 36.

1904. Haller, B., Über den allgemeinen Bauplan des Trocheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat. 65. Bd. S. 181—279. 18 Fig. T. 12—17.

1904. Holmgren, N., Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der *Chironomus*-Larve. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. S. 439. 2 Taf.

—— —— II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Anz. Bd. 27. S. 346.

1907. —— Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (*Mycetophila anceyliformans* n. sp.). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88. S. 1—77. Taf. 1—V.

1899. Janet, Ch., Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris, Carré et Naud.

1898. Packard, A., A Textbook of Entomology. London.

1887. Raschke, W., Die Larve von *Culex nemorosus*. Inaug.-Diss. Berlin.

1882. Vayssière, A., Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. Annal. d. Sc. Nat. sér. 6. Zool. Tom. XIII.

1863. Weismann, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13.

Erklärung der Figurenbezeichnungen.

End, »Endolabium«; *G.l*, Glandula labii; *h.F*, hintere Fulturae; *Hyp*, Hypopharynx; *L.e*, Lobus externus der 2. Maxillen; *L.i*, Lobus internus der 2. Maxillen; *L.i.Mx*, Lobus internus der 1. Maxillen; *Lr.Kw*, »Lippenrand der Kopfwülste«; *M*, Mentum; *Md*, Mandibel; *m.r.t.b.i*, M. retractor tubae buccalis inferior; mx^1, 1. Maxille; mx^2, 2. Maxille; *n.lab*, Nervus labii; *n.md*, N. mandibulae; *n.mx*, N. maxillaris; *oe*, Oesophagus; *o.schl*, oberes Schlundganglion; *P*, Palpe; *P.bl*, Palpenblase; *Schl.k*, Schlundcommissur; *Sm*, Submentum; *T.k*, Trito-cerebralcommissur; *u.Schl*, unteres Schlundganglion; *V.d*, Vas dorsale; *v.F*, vordere Fulturae.

[11] Über einige andre Divergenzpunkte siehe Holmgren 1907. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 32

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

Artikel/Article: Zur Morphologie des Insektenkopfes. 73-97