

**Zum Kopfbau der primitivsten bisher bekannten
Dipterenlarve: *Olbiogaster* sp. (Rhyphidae).
Ein Beitrag zur Phylogenie der
nematoceren Dipteren.**

Von
Henning Anthon.

I. Einleitung.

In einer vor kurzem veröffentlichten Arbeit (Anthon 1943) habe ich versucht, einen Beitrag zur Kenntnis des Kopfbauens einiger nematoceren Dipterenlarven zu liefern. Ich habe es im besonderen unternommen nachzuweisen, dass der Kopfbau bei den Larven der Familie *Rhyphidae* von grösstem Interesse ist, und zwar auf Grund einer verhältnismässig ausserordentlich grossen Ursprünglichkeit, die es ermöglicht, den Kopfbau der Rhyphidenlarven in Übereinstimmung mit der Auffassung zu verstehen, zu der Snodgrass (1928 und 1935) hinsichtlich des ursprünglichen Insektenkopfes gekommen ist.

Der Kopfbau bei den Larven der anderen in jener Abhandlung behandelten Familien liess sich von dem der Rhyphidenlarve ableiten, so dass für diese Larven eine Entwicklungsreihe aufgestellt werden konnte, die von *Rhyphidae* über *Trichoceridae* und *Psychodidae* zu *Ptychopteridae* führt. Diese Entwicklungsreihe entspricht jedoch keineswegs derjenigen, zu der frühere Autoren (de Meijere, Bischoff und Hendel) sowohl auf der Grundlage der Larven-, als auf der Grundlage der Imaginalsystematik gekommen sind.

Diese Verschiedenheit besteht u. a. in einer ganz anderen Auffassung des Labiums bei den nematoceren Dipterenlarven.

Die allgemeine Auffassung ist die, dass die sogenannte „Mentumplatte“, die sich bei den Larven einer sehr grossen Anzahl Familien (*Psychodidae*, *Ptychopteri- dae*, *Culicidae*, *Chironomidae* usw.) findet, und die als eine stark chitinisierte, gezähnelte, die Mundhöhle nach hinten zu abschliessende Platte hervortritt, als ein Teil des eigentlichen Mentums aufgefasst wird. Die *Ptycho- ptera*-Larve hat noch eine hinter dem „Mentum“ ge- legene Platte, die dann als Submentum bezeichnet wird. Auf dieser Grundlage wird die Familie der *Ptychopteridae* meistens als die ursprünglichste Familie innerhalb der nematoceren Dipteren aufgestellt. Doch scheint, beson- ders nach Hendel, die Larvalsystematik durchaus nicht in Einklang mit der Imaginalsystematik zu stehen.

Eine ganz andere Auffassung ist in meiner oben er- wählten Arbeit zum Ausdruck gebracht worden, näm- lich die, dass die „Mentum-“ und die „Submentumplatte“ bei den bisher bekannten Larven als besonders ausge- bildete Teile der auf der Ventralseite des Kopfes zu- sammengewachsenen Kopfseiten, d. h. als Teile der Kopfkapsel selbst, zu betrachten sind. Diese Auffassung gründet sich auf die Verhältnisse bei den Rhyphiden, die keine „Mentumplatte“ aufweisen, sondern an ihrer Stelle ein ganz deutliches, teilweise gespaltenes Praementum mit Labialtaster und Glossae (bzw. Paraglossae) haben.

Bei einer Gattung innerhalb der Rhyphiden, *Myce- tobia*, habe ich hinter dem Praementum noch eine bisher nicht beobachtete, deutlich abgegrenzte Platte, die ohne Verbindung mit den Kopfseiten — den Genae — ist, ge- funden. Diese Platte halte ich für ein echtes, aber ziem- lich rückgebildetes Mentum. Die Kopfkapsel selbst sen- det hier von jeder Seite längs dem Hinterrande des Kopfes eine Verlängerung ventralwärts aus, die nach

Snodgrass Postgena genannt wird. Diese Verlängerungen treffen jedoch bei den Rhyphiden nicht zusammen. Die Entwicklung scheint aber in Richtung einer solchen ventralen Zusammenwachsung zu gehen. Bei den Trichoceriden findet diese ventrale Zusammenwachsung längs dem Hinterrande des Kopfes unter Bildung einer Hypostomalbrücke statt. Bei den Psychodiden findet sich eine solche Verwachsung an einem noch grösseren Teil der Kopfseiten, und zwar unter Bildung einer viel breiteren Hypostomalbrücke, die vorne von dem meist gezähnelten, sogenannten „Mentum“ abgeschlossen wird; diese bezeichne ich als Hypostomium und betrachte es nur als die Zusammenwachsung der Subgenalränder.

Der ventralen Zusammenwachsung der Genae folgt parallel eine Rückbildung des bei den Rhyphiden übrigens äusserst ursprünglich gebauten Tentoriums, dessen Stützwirkung mit der fortschreitenden Zusammenwachsung aufgehoben wird.

Auch die Elemente des Labiums werden stark rückgebildet, in die Mundhöhle innerhalb des Hypostomiums gedrängt und mit dem Hypopharynx mehr oder weniger verschmolzen.

Zum Schluss soll noch hervorgehoben werden, dass die beiden Glieder, aus denen die Mandibel bei den Rhyphiden besteht — und die als wirkliche Glieder einer Gliedmasse betrachtet werden müssen — im Laufe dieser Entwicklung, d. h. bei der Mehrzahl der nematoceren Dipterenlarven, zusammenwachsen und eine einheitliche, „normale“ Mandibel bilden.

Um endgültig feststellen zu können, ob das Labium bei den Rhyphiden so ursprünglich ist, wie oben behauptet wurde, wäre es von grösster Bedeutung, wenn eine Rhyphidenlarve mit einem weniger rückgebildeten Mentum gefunden würde, als es die *Mycetobia*-Larve besitzt. Auch möchte diese Larve mit einem wirklichen, unzweideutigen Submentum versehen sein.

Hier kam mir der Zufall zu Hilfe. Unter dem Material, das das Zoologische Museum zu Kopenhagen vor einiger Zeit bekommen hatte und das in die Sammlungen eingeordnet werden sollte, entdeckte ich ein Glas mit einigen nicht bestimmten, aus den Westindischen Inseln stammenden, etwa 20 mm langen *Rhyphus*-ähnlichen Larven. Eine genaue Untersuchung liess keinen Zweifel darüber bestehen, dass ich die Larven der tropischen Rhyphidengattung *Olbiogaster* vor mir hatte. Und eben so sicher war es, dass ich in diesen *Olbiogaster*-Larven eben einige Larven gefunden hatte, die ein so wohlentwickeltes Mentum und Submentum aufweisen, wie man es bei einer Dipterenlarve nur wünschen kann.

Dass es sich wirklich um diese Gattung handelte, ging aus dem Vergleich mit einer Abbildung von Keilin in *Genera Insectorum* hervor. Über die Identität der Larven konnte kein Zweifel bestehen, aber hinsichtlich einer Reihe von morphologischen Einzelheiten — und besonders solcher, die mit dem Bau des Labiums zusammenhängen — erwies sich Keilins Abbildung als ungenügend.

Ich will deshalb im folgenden eine neue Beschreibung des Kopfbaues dieser Larve geben, und zwar mit besonderer Berücksichtigung der phylogenetisch bedeutenden Einzelheiten des Baues.

Zuerst möchte ich jedoch dem Herrn Professor R. Spärck, der mir Gelegenheit gegeben hat, das oben erwähnte Material zu benutzen und auf der Arthropodenabteilung des Zoologischen Museums in Kopenhagen zu untersuchen, meinen besten Dank aussprechen.

II. Technik.

Die Köpfe der in Alkohol aufbewahrten Larven wurden abgeschnitten und in etwa 90 % Milchsäure langsam zum Sieden erwärmt; hierdurch wurden fast alle

Weichteile aufgelöst, ohne dass die zartesten Chitinteile auch nur den geringsten Schaden erlitten. Das Präparieren wurde mit feinen, in Glasstäbchen eingeschmolzenen Minutienstiften ausgeführt.

III. Beschreibung.

Die Kopfkapsel. Die Kopfkapsel ähnelt in ihrer äusseren Gestalt derjenigen der *Mycetobia*-Larve. Die Chitinisierung ist verhältnismässig kräftig, ihre Farbe dunkelbraun bis fast schwarz. Es sind zwei Ocellen vorhanden, ausserhalb welcher die Kopfkapsel nur ganz hell chitiniert ist.

Ganz hinten an der Dorsalseite des Kopfes entspringt, vom Hinterrande des Kopfes aus, eine kurze Coronalnaht (Fig. 1, *c.s.*), die sich in zwei Frontalnahte (Fig. 1, *fr.s.*) teilt. Diese Frontalnahte verlaufen über die Dorsalseite des Kopfes und erreichen vorne beinahe die ziemlich niedrigen Antennen, wodurch sie die Frons (Fig. 1, *Fr.*) umschliessen. Längs dem Hinterrande des Kopfes — in der Medianlinie aber auf einer kurzen Strecke unterbrochen — verläuft eine kräftige, schwarz chitinierte Verstärkung, die als Postoccipitalrand (Fig. 1, *poc.r.*) bezeichnet werden kann. Besonders auf der Ventralseite ist diese Verstärkung kräftig entwickelt und fast kragenförmig. Die Verstärkung wird von Keilin als in der Mitte zusammengewachsen angegeben. Längs dem Mundrande sind die Kopfseiten — Genae (Fig. 1, *Ge.*) — auch von den sogenannten Subgenalrändern (Fig. 1, *sg.r.*) verstärkt, die, ganz anders als bei den übrigen Rhyphiden, mit dem Postoccipitalrande zusammenstossen.

An diesem Punkte scheint der Kopfbau bei der *Obiogaster*-Larve etwas ganz Ursprüngliches darzustellen, während die Verhältnisse bei den übrigen Rhyphidenlarven sekundär abgeleitet sind, nachdem die Kopfunter

seite gestreckt worden ist. Der Subgenalrand ist bei der *Olbiogaster*-Larve auch nicht winkelförmig gebogen.

Bei der *Rhyphus*- und der *Mycetobia*-Larve wurde ein Teil der Gena, der zwischen dem Subgenalrande und dem Postoccipitalrande liegt, als Postgena (Fig. 1, *Po.*) bezeichnet. Das entsprechende Gebiet wird bei der *Olbiogaster*-Larve durch die Verwachsung der beiden oben erwähnten Subgenalränder von der Gena selbst getrennt, ist stark chitinisiert und von dem ventralsten Teile des Postoccipitalrandes kaum zu unterscheiden.

Der Labrum-Epipharynx. Der Labrum-Epipharynx entspricht in allem wesentlichen demjenigen der übrigen Rhyphidenlarven. Doch besitzt das Labrum (Fig. 1, *lb.*) nicht das für die *Rhyphus*- und *Mycetobia*-Larven so charakteristische Borstenaussteuer, sondern eine wechselnde Anzahl — etwa acht — kräftiger, oralwärts gebogener Dornen. Endlich scheinen der *Olbiogaster*-Larve die Praemandibeln völlig zu fehlen. Das Labrum ist überhaupt, abgesehen von den Dornen, nicht so kräftig entwickelt wie bei den übrigen Rhyphidenlarven.

Das Tentorium. Bei der *Olbiogaster*-Larve ist ein deutlich entwickeltes Tentorium vorhanden. Es besteht aus einem Paar vorderer Tentorialarme (Fig. 1, *te.a.*, nur angedeutet), die, mit denen der übrigen Rhyphidenlarven verglichen, ziemlich rückgebildet sind; sie treten nur als ein Paar dünner Chitinspangen hervor. In der Nähe der Antennen fangen sie ohne eigentliche Invaginationen an und stossen — ganz wie bei der *Mycetobia*-Larve — mit den viel kräftigeren und in der Mitte nur teilweise verwachsenen, hinteren Tentorialarmen (Fig. 1, *te.p.*) zusammen. Ein Paar hinterer Invaginationen (Fig. 1, *inv.p.*) ist vorhanden, und ebenso ein kurzer, dorsaler Tentorialarm, welcher dem der übrigen Rhyphidenlarven ähnlich ist.

Die Mandibel. Die Art der Aufhängung und der Drehungsebene der Mandibeln entsprechen ganz den

Verhältnissen bei den übrigen Rhyphidenlarven, d. h. die Mandibeln bewegen sich nicht gegen einander, sondern parallel zu einander.

Die Mandibel selbst (Fig. 2, 3) ähnelt in ihrer äusseren Gestalt am meisten einer *Rhyphus*-Mandibel; sie besteht aus zwei deutlich getrennten, mit einander artikulierenden Gliedern. Ihre Farbe ist dunkelbraun und die Chitinisierung, jedenfalls im Vergleich mit den übrigen Rhyphidenmandibeln, äusserst kräftig. Besonders kräftig ist das Distalglied (Fig. 2, 3, *dg.*). Es ist im Querschnitt fast kreisrund, von der Seite gesehen fast dreieckig mit gekrümmter Dorsalseite, und teilt sich distal in einen kräftigeren Mittelzahn und zwei kleinere Seitenzähne, von denen der eine noch einen winzigen Nebenzahn trägt. Das Distalglied entbehrt jede Spur der für die übrigen Rhyphidenlarven so charakteristischen Borsten und Dornen.

Mit dem Basalgliede (Fig. 2, 3, *bg.*) ist das Distalglied durch eine ganz dünne Gelenkhaut (Fig. 2, 3, *mb.*) verbunden. Die gegenseitige Artikulation findet durch eine Gelenkverbindung auf der Dorsalseite der Mandibel statt. Übrigens ähnelt das Basalglied seiner Gestalt nach am meisten demjenigen der *Rhyphus*-Arten. Es finden sich die drei charakteristischen Borstenmale und auf der Ventralseite des Basalgliedes ein Haken (Fig. 1, 2, 3, *kr.*), der jedoch bei der *Obiogaster*-Larve stark rückgebildet ist.

Die Gelenkverbindungen der Mandibel mit der Kopfkapsel entsprechen ganz denen der *Rhyphus*-Mandibel, d. h. hinsichtlich der vorderen Artikulation (Fig. 2, 3, *ar.a.*) besteht keine eigentliche Gelenkhöhle, sondern nur eine etwas gehöhlte Gelenkfläche; hinsichtlich der hinteren Artikulation (Fig. 2, 3, *ar.p.*) findet sich ein condylartiger Auswuchs des Basalgliedes.

In unmittelbarer Nähe dieser hinteren Artikulation erscheint noch ein anderer Auswuchs (Fig. 2, x_1), der

mit einer Chitinleiste auf der Innenseite der Maxille artikuliert, wodurch die für die Mehrzahl der nematoceren Dipterenlarven so charakteristische, automatische Bewegungsabhängigkeit dieser beiden Mundgliedmassen ermöglicht wird.

Schliesslich sitzt bei der *Olbiogaster*-Mandibel ein ganz winziges Borstenbündel auf der Labralseite des Basalgliedes (Fig. 3, *pr.*). Das Vorhandensein eines Borstenbündels an eben dieser Stelle macht die Auffassung der ursprünglichen nematoceren Dipteren-Mandibel wahrscheinlich, die ich in meiner früheren Arbeit ausgesprochen und als den Rhyphidentypus bezeichnet habe. Zu diesem Typus gehört nämlich ausser dem echt zweigliedrigen Bau und dem Haken auch ein Borstenbündel auf der Labralseite des Basalgliedes; hierfür habe ich die Bezeichnung Prostheca vorgeschlagen, und zwar in Übereinstimmung mit der Coleopteren- und Trichopteren-Mandibel, wo ein ähnliches Borstenbündel (bzw. ein Lobus) vorhanden ist. Das Fehlen einer Prostheca sowohl bei der *Rhyphus*- als auch bei der *Mycetobia*-Larve wurde als sekundäre Rückbildung erklärt; prinzipiell sollte eine Prostheca zur ursprünglichen Mandibel gehören. Dass eine Prostheca jetzt bei einer anderen Rhyphidenlarve — *Olbiogaster* — gefunden wird, spricht für die Wahrscheinlichkeit dieser Auffassung. Dagegen fehlen also bei der *Olbiogaster*-Larve einige Borsten und Zähne auf dem Distalglied, die für den Rhyphidentypus eben so charakteristisch sind wie die Prostheca. Ihr Fehlen kann aber als eine sekundäre Rückbildung infolge einer von den übrigen Rhyphidenlarven vermutlich abweichenden Lebensweise angesehen werden.

Überhaupt ist es für die *Olbiogaster*-Larve charakteristisch, dass die Mundgliedmassen — im Gegensatz zu denen der übrigen Rhyphidenlarven — nur äusserst spärlich mit Borsten ausgestattet sind. Im Gegensatz zu

den Mandibeln der übrigen Rhyphidenlarven deuten die kräftigen Mandibeln zusammen mit einer äusserst einfachen Ausbildung des Pharynx auf eine räuberische Lebensweise hin; eine Ernährung von mehr oder weniger in Wasser aufgeschlemmten Partikelschen ist hiernach unwahrscheinlich, trotzdem die Larve nach Edwards (1928) eine aquatische (in hohlen Baumstümpfen) bis semiaquatische (in moderndem Pflanzenmaterial) Lebensweise haben soll.

Die Maxille. In Bezug auf die äussere Gestalt ist die *Olbiogaster*-Maxille der *Rhyphus*-Maxille ziemlich ähnlich. Sie besteht — von aussen gesehen — aus zwei Teilen: einem proximalen, an den Subgenalrand stossenden Cardio-Teil, und einem die Seitenbegrenzungen der Mundhöhle bildenden, distalen Teil. Der Cardio-Teil ist ziemlich diffus, d. h. ohne ein deutlich abgegrenztes Cardio-Sklerit. Einem solchen entspricht wohl am ehesten das mit drei Borsten versehene, etwas kräftiger chitinierte Gebiet (Fig. 1, *car.*), das unmittelbar an den Subgenalrand grenzt. Diese drei Borsten — bzw. Borstenmale — kommen bei den meisten nematoceren Dipterenlarven auf dem Cardio-Sklerite typisch vor. Zwischen diesem Gebiet und dem distalen Teil der Maxille liegt ein weiches, membranöses Gebiet (Fig. 1, *car.*'), das dem distalen Maxillar-Teil eine gewisse selbständige Bewegungsfreiheit gewährt.

Der distale Maxillar-Teil ist durch eine Furche (Fig. 1, *fu*₂) von dem membranösen Teil des Cardio-Gebietes getrennt, und durch eine andere Furche (Fig. 1, *fu*₃) in zwei Teile geteilt.

Der eine dieser beiden Teile muss im wesentlichen aus dem *Stipes* (Fig. 1, *sti.*) bestehen. Übrigens ist die sehr schwache Chitinisierung, das Vorhandensein nur ganz weniger, fester Sklerite, die zur Identifizierung der einzelnen Elemente dienen können, und ferner das beinahe völlige Fehlen von Muskeln sowohl für die *Olbiogaster*- als für die übrigen Rhyphidenmaxillen typisch.

Einen fingerförmigen, mit feinen Borsten versehenen Auswuchs auf dem Stipes halte ich für die *Lacinia* (Fig. 1, 5, *lac.*). Den anderen, kräftig chitinisierten, nahezu dornenförmigen Auswuchs auf dem Stipes möchte ich in Übereinstimmung mit meiner früheren Arbeit als Galea (Fig. 1, 5, *gal.*) auffassen. Er ist an der Spitze mit einer Pore versehen und scheint irgendeine Sinnesfunktion auszuüben.

Wenn man die Maxille von aussen betrachtet, scheint diese Galea zu dem Stipes zu gehören, betrachtet man sie aber von innen (Fig. 5), zeigt es sich, dass sie eine Verlängerung in Form einer Chitinleiste bis zur inneren Seite des anderen Maxillar-Teiles sendet. Diesen anderen Teil, an dessen Rande sich eine Borstenreihe hinzieht (Fig. 1, 5, *bor.*), und auf dessen äusseren Seite zwei Sinneswarzen sitzen, fasse ich als den Palpiger auf (Fig. 1, 5, *pal.*). Es darf daher angenommen werden, dass die Galea ursprünglich auf dem Palpiger, — zu welchem sie ja prinzipiell gehört — sass und dann sekundär mit dem Stipes in Verbindung getreten ist. Die Chitinleiste kann dann als Überrest der alten Verbindung mit dem Palpiger angesehen werden. Bei den meisten anderen nematoceren Dipterenlarven ist diese Verwachsung der Galea mit dem Stipes noch ausgeprägter; sie kann also durch die Verhältnisse bei der *Obiogaster*-Larve erklärt werden.

Diese Neigung zusammenzuwachsen erklärt sich dadurch, dass das Zusammenwachsen für die Beweglichkeit der Maxille von Bedeutung ist. Bei der *Obiogaster*-Larve ist nämlich der Endpunkt der Chitinleiste (Fig. 5, x_2) an dem mit x_1 bezeichneten Punkte auf der Mandibel befestigt. Wenn die Mandibel dorsalwärts, d. h. aus der Mundöffnung heraus, gedreht wird, wird durch die Chitinleiste auf den ganzen Stipes-Teil ein Zug ausgeübt, demzufolge sich die Mandibel gegen die Mundhöhle bewegt. Ein ähnlicher Mechanismus kommt, wie

bereits erwähnt, bei der Mehrzahl der nematoceren Dipterenlarven vor; hier wird der Zug aber in der Regel auf die miteinander verschmolzenen Lacinia und Galea ausgeübt, die dann meist einheitlich und kräftig chitiniert sind (z. B. bei den Larven der *Psychodidae*).

Die beiden oben erwähnten Sinneswarzen auf der äusseren Seite des Palpigers sind für alle Rhyphidenlarven typisch. Die grössere ist meiner Meinung nach der Maxillartaster (Fig. 1, *mx.p.*) und die andere möglicherweise ein zweiter Endit (Fig. 1, 5, *end.*) — ausser der Galea — auf dem Palpiger. Sie ähneln einer rückgebildeten Antenne, wie sie häufig bei den nematoceren Larven gefunden wird (z. B. bei den Psychodiden); sie enthalten innen einen Chitinring und sind an der Spitze mit winzigen Sinnesknospen versehen.

Alles in allem stimmt also die *Olbiogaster*-Maxille aufs beste mit dem allgemeinen Typus der Rhyphidenmaxille überein.

Das Labium. Wie schon in der Einleitung bemerkt, enthält das Labium der *Olbiogaster*-Larve Bauzüge von allergrösstem phylogenetischen Interesse. Es soll deshalb zum Gegenstand einer eingehenderen Beschreibung gemacht werden.

Auf den ersten Blick scheint das Labium dem einer *Ptychoptera*-Larve am meisten zu entsprechen. Bei genauerer Betrachtung der Einzelheiten wird es aber bald klar, dass diese Ähnlichkeit nur eine oberflächliche ist, und dass die analogen Teile gar nicht homolog sind. Ganz wie bei der *Ptychoptera*-Larve besteht es aus zwei Teilen: einer vorderen, stark chitinierten, längs dem Rande gezähnelten Platte (Fig. 1, *mt.*) und einer hinteren, nicht so kräftig chitinierten Platte (Fig. 1, *s.mt.*).

Fig. 6, die meiner vorigen Abhandlung entnommen ist, zeigt einen Teil der rechten Kopfseite einer *Ptychoptera*-Larve, nachdem die Mandibel und die vordere, gezähnelte Platte entfernt sind. Der dem Mundrande

entlang ziehende Subgenalrand ist deutlich zu sehen. Dieser Subgenalrand stützt die mit der *Olbiogaster*-Maxille verglichen stark zusammengedrückte Maxille. Unmittelbar hinter der Maxille teilt sich der Subgenalrand in einen die hintere Platte (*hst.b.*) teilweise umschliessenden Ausläufer und einen anderen, der sich mit dem Postoccipitalrande vereinigt. Ferner zeigt es sich, dass diese hintere Platte längs ihrer Seitenränder nicht sehr scharf von der übrigen Kopfkapsel getrennt ist. Mit anderen Worten, alles deutet darauf hin, dass wir es hier mit einem sekundär abgetrennten Teil der ventral von beiden Seiten her zusammengewachsenen Kopfkapsel, d. h. mit einer Hypostomalbrücke, zu tun haben. Die vordere, gezähnelte Platte scheint bei den verschiedenen Arten eine grössere oder kleinere Verbindung mit dem Subgenalrande zu haben, doch gibt es auch Arten, bei denen auf jeder Seite eine deutliche Brückenverbindung mit dem Subgenalrande besteht. Diese Platte kann in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei anderen nematoceren Dipterenlarven als Hypostomium aufgefasst werden — d. h. ein Teil der medianen Verschmelzung der beiden Subgenalränder, der hier eine gewisse Selbständigkeit bekommen hat — nicht aber als ein Teil des Labiums.

Aus der Seitenansicht (Fig. 4) geht deutlich hervor, dass das Hypostomium keine engere Verbindung mit dem stark rückgebildeten Labium hat; dieses ist nach innen innerhalb des Hypostomiums gedrängt und von ihm durch ein Gebiet aus weichem, gelenkhautähnlichem Chitin getrennt.

Mit anderen Worten, die *Ptychoptera*-Larve kann nicht als besonders ursprünglich betrachtet werden, vielmehr scheint sie weitgehend spezialisiert zu sein.

Bei der *Olbiogaster*-Larve müssen die Verhältnisse an der Kopfunterseite ganz anders erklärt werden. Die Subgenalränder haben hier überhaupt keine Verbindung

mit den beiden medianen Skleriten, sondern sind von ihnen durch den Cardo-Teil der Maxille vollständig getrennt. Die Sklerite können also nicht als von der Kopfkapsel abgegliederte Hypostomalelemente aufgefasst werden.

Das hintere Sklerit (Fig. 1, *s.mt.*) wird von den Postgenae gestützt, gleichzeitig aber von ihnen deutlich durch eine weiche Gelenkhaut getrennt, und ist also nicht, wie Keilin auf seiner Abbildung angibt, nur ein Teil der ventral zusammengewachsenen Kopfseiten, sondern ein vollständig freies Sklerit. Auf der Abbildung Keilins sind auch der Subgenalrand, der Postoccipitalrand und die Postgenae als eine einheitliche, übrigens nicht näher bezeichnete Randverstärkung der Kopfunterseite zu sehen. Vom vergleichend-morphologischen Gesichtspunkt aus ist es aber von entscheidender Bedeutung, dass der Subgenalrand nirgends in direkte Verbindung mit den beiden ventralen Platten kommt. Der stark chitinierte, das hintere Sklerit stützende Teil der Postgenae stösst zwar an einem Punkte mit dem Subgenalrand zusammen, verbindet sich aber nicht mit ihm und ist übrigens grösstenteils durch ein helles, nicht so stark chitiniertes Gebiet von ihm getrennt.

Die Verhältnisse bei der *Olbiogaster*-Larve können also nicht anders gedeutet werden — und dies ist in guter Übereinstimmung mit dem theoretischen Typus eines ursprünglichen Insektenkopfes — als dass das hintere der beiden ventralen Sklerite ein echtes Submentum, das vordere ein wirkliches Mentum ist. (Der deutlichen, scheinbaren Abtrennung eines vorderen, besonders stark chitinierten, längs dem Rande gezähnelten Teiles des Mentums entspricht keine innere Teilung. Es handelt sich nur um eine Randverdickung.)

Auf der Seitenansicht (Fig. 7) sieht man die Verbindung zwischen dem Labium und dem Hypopharynx.

Innerhalb des Mentums, jedoch in enger Verbindung mit diesem, ist ein Praementum (*pr.mt.*) gelegen. Noch innerhalb des letzteren, von ihm aber durch die Ausmündungsstelle des Speichelrohrs (*d.s.*) deutlich getrennt, befindet sich der grosse, weichhäutige, fein und dicht behaarte Hypopharynx (Fig. 1, 7, *hy.*). Das Praementum besteht aus einer dorsal gelegenen Chitinbrücke (*br.*), die auf beiden Seiten mit dem Mentum innerhalb seines gezähnelten Randes in einer Art Gelenkverbindung steht. Ferner artikulieren zwei dorsalwärts gerichtete Stützstäbe des Hypopharynx (*hy.st.*) mit der Brücke. Auf jeder Seite geht von dieser Brücke ein kräftiger, ziemlich stark chitinisierter, vorwärts gerichteter Vorsprung aus (Fig. 1, 7, *gl.*), der an der Spitze mit einer Pore versehen ist. In Übereinstimmung mit einer ganz ähnlichen Bildung bei der *Mycetobia*-Larve bezeichne ich diesen Vorsprung als Glossa oder Paraglossa. Zwischen diesem und dem gezähnelten Rande des Mentums ist das Praementum sehr weichhäutig und trägt dort zwei, ähnlich wie die Maxillartaster gebaute Sinneswarzen, die ich für die beiden stark rückgebildeten Labialtaster (Fig. 1, 7, *la.p.*) halte.

Der Pharynx. Während der Pharynx bei den *Rhyphus*- und *Mycetobia*-Arten — und übrigens auch bei einer langen Reihe anderer, aquatischer, nematocerer Dipterenlarven — zu einem äusserst charakteristischen, komplizierten Filterapparat umgebildet ist, der zur Konzentration der von den Mandibeln in die Mundhöhle hineingefegten, in Wasser aufgeschlemmten Detritus dient, ist der Pharynx bei der *Olbiogaster*-Larve ganz einfach und ohne die geringste Andeutung eines solchen Filterapparates. Wie schon erwähnt, deutet dies, im Zusammenhang mit anderen Einzelheiten des Baues, auf eine räuberische Lebensweise hin.

Zusammenfassung.

1. Mit Hilfe der Chitinmorphologie des Kopfes der *Olbiogaster*-Larve kann festgestellt werden, dass ihr Kopfbau viel ursprünglicher ist als jener der übrigen Rhyphidenlarven.

2. Die Mandibeln sind ebenso zweigliedrig gebaut wie bei den Rhyphidenlarven im allgemeinen; hinsichtlich des Distalgliedes sind sie jedoch sekundär rückgebildet (räuberische Lebensweise?). Das Basalglied trägt eine Prosthema, die bei den übrigen Rhyphidenlarven fehlt.

3. Die Maxillen entsprechen vollkommen jenen der anderen Rhyphidenlarven; die Verhältnisse der Galea können möglicherweise als besonders ursprünglich angesehen werden.

4. Das Labium ist bei der *Olbiogaster*-Larve ursprünglicher gebaut als bei allen anderen bisher bekannten Nematoceren-Larven: es besteht aus einem deutlich ausgebildeten Submentum, dem Mentum und dem Praementum. Das Labium der *Olbiogaster*-Larve wird mit dem der *Ptychoptera*-Larve verglichen, um nachzuweisen, dass das sogenannte „Submentum“ und das „Mentum“ der letzteren nur ventrale Zusammenwachsungen der Kopfseiten sind.

5. Hinsichtlich des gesamten Kopfbaues stellt die *Olbiogaster*-Larve den primitivsten bisher bekannten Typus einer Dipterenlarve dar.

Literatur.

- Anthon, H., 1943: Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien: *Rhyphidae*, *Trichoceridae*, *Psychodidae* und *Ptychopteridae*. Spolia Zool. Mus. Haun. III, 57 pp.
- Bischoff, W., 1922: Über die Kopfbildung der Dipterenlarven. (Einleitung und erster Teil: „Die Köpfe der Oligoneuralarven“). Arch. f. Naturgesch. 88 A 6, p. 1—51.
- Hendel, Fr., 1938: Diptera. In Kükenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. 3.
- Edwards, F. W., 1928: Diptera: Fam.: *Protorhyphidae*, *Anisopodidae*, *Pachyneuridae*, *Trichoceridae*. Genera Insectorum Fasc. 190. (Larvenbeschreibungen von Keilin).
- De Meijere, J. C. H., 1916: Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und Puppen. Zool. Jahrb. Syst. 40, p. 177—322.
- Snodgrass, R. E., 1928: Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages. Smiths. Misc. Coll. 81 p. 1—158.
- 1935: Principles of Insect Morphology. New York & London.
-

Verkürzungen auf den Tafeln.

<i>a.</i>	Antenne.	<i>Ge.</i>	Gena.
<i>ap.ab.</i>	abductives } Apodem der	<i>gl.</i>	Glossa (oder Paraglossa).
<i>ap.ad.</i>	adductives } Mandibel.	<i>hst.</i>	Hypostomium.
<i>a.r.</i>	Antennalring.	<i>hst.b.</i>	Hypostomalbrücke.
		<i>hy.</i>	Hypopharynx.
<i>ar.a.</i>	vordere } artikulierende	<i>hy.st.</i>	Stützstab des Hypopharynx.
<i>ar.p.</i>	hintere } Verbindung	<i>inv.p.</i>	hintere Invagination des Tentoriums.
			zwischen der Mandibel und der Kopfkapsel.
<i>bg.</i>	Basalglied der Mandibel.	<i>kr.</i>	hakenförmiger Vorsprung auf der Ventralseite der Mandibel.
<i>bo.r.</i>	Borstenreihe auf dem Palpigerteil der Maxille.	<i>lac.</i>	Lacinia.
<i>br.</i>	brückenförmiger Teil des Praementums.	<i>la.p.</i>	Labialtaster.
<i>car.</i>	Cardo.	<i>lb.</i>	Labrum.
<i>car.?</i>	membranöse Verbindung zwischen dem Cardo und dem Stipes.	<i>mb.</i>	membranöses Chitin.
		<i>mt.</i>	Mentum.
<i>c.s.</i>	Coronalnaht.	<i>mx.p.</i>	Maxillartaster.
<i>dg.</i>	Distalglied der Mandibel.	<i>pal.</i>	Palpiger.
<i>d.s.</i>	Speicheldrüsenrohr.	<i>Po.</i>	Postgena.
<i>end.</i>	Endit.	<i>po.</i>	Pore.
<i>ep.</i>	Epipharynx.	<i>poc.r.</i>	Postoccipitalrand.
<i>Fr.</i>	Frons.	<i>pr.</i>	Prostheca.
<i>fr.s.</i>	Frontalnaht.	<i>pr.mt.</i>	Praementum.
<i>fu₂</i>	Trennungsfurche zwischen dem Cardo und dem Stipes.	<i>sg.r.</i>	Subgenalrand.
		<i>sg.s.</i>	Subgenalnaht.
<i>fu₃</i>	Trennungsfurche zwischen dem Lacinia- und dem Palpigerteil der Maxille.	<i>s.mt.</i>	Submentum.
		<i>sti.</i>	Stipes.
<i>gal.</i>	Galea.	<i>te.a.</i>	vorderer } Tentorialarm
		<i>te.p.</i>	hinterer } Tentorialarm
		<i>x₁</i>	Verbindung zwischen der Mandibel und der Maxille.
		<i>x₂</i>	

Dansk Oversigt.

I et tidligere arbejde har jeg forsøgt paa grundlag af omhyggelige morfologiske undersøgelser at sammenligne de nematocere dipterlarvers hovedkapsel med det teoretiske insekthoved, saaledes som det er blevet opfattet af bl. a. Snodgrass.

Det viste sig derved, at der fandtes nematocere larver, hvis hovedkapsel og mundlemmer var i den grad primitive, at forbindelserne fra det teoretiske insekthoved var relativt meget lette at følge. Samtidig viste det sig, at den hidtidige opfattelse af en række væsentlige bygningstræk ganske maatte revideres, hvoraf

ogsaa fulgte, at opfattelsen af de nematocere dipterlarvers fylogeni maatte ændres.

Som de mest primitive maatte larverne af familien *Rhyphidae* opfattes, mens de ellers som særlig primitive opfattede *Ptychoptera*-larver kunde afledes af rhyphidelarverne. En særlig rolle ved disse betragtninger spillede en tendens, der kunde følges som en tydelig udviklingsrække gennem de forskellige familier, og som gik i retning af en ventral sammenvoxning af hovedkapslens sidedele under dannelsen af, hvad jeg foreslog at kalde en hypostomalbro og et hypostomium. Disse hypostomaldannelser er det, der almindeligvis og med urette betegnes som „mentum“ eller „labialplade“ (typisk f. ex. hos *Chironomidae*), hos *Ptychoptera*-larven „mentum“ og „submentum“. Et virkeligt, veludviklet labium fandtes ikke hos nogen af de undersøgte larver, nærmest kom uden tvivl rhyphidelarverne, hvor der hos *Mycetobia*-larven endda fandtes en tydelig, ikke før iagttaget mentumplade, der ikke kunde være en rest af hovedets sidedele, men et virkeligt labialelement.

Olbiogaster-larven betegner i denne sammenhæng et endnu langt primitivere trin end de hidtil undersøgte dipterlarver ved foruden de øvrige for rhyphidelarverne karakteristiske, primitive bygningstræk at være i besiddelse af et ganske tydeligt baade submentum og mentum, hvis identitet bl. a. indgaaende diskuteres i nærværende arbejde og sammenlignes med *Ptychoptera*-larvehovedets underside. Ogsaa de øvrige mundlemmers og hovedkapslens morfologi gøres til genstand for en nøjagtig undersøgelse, hvoraf det fremgaar, at ikke blot labium men ogsaa andre bygningstræk udviser en meget stor primitivitet. Dette gælder f. ex. de tydeligt toleddede mandibler, hvis distalled er sekundært reduceret ved ganske at mangle den ellers saa karakteristiske børstebesætning, mens til gengæld basalledet har et tydeligt prostheca, som ellers mangler hos rhyphidelarverne, men som jeg i mit tidligere arbejde antog principielt maatte høre med til grundtypen paa en primitiv nematocérmandibel. Distalleddets reduktion kan forstaas sammen med andre bygningstræk som en følge af en ernæring af rov.

Paa grund af den gennemgaaende store primitivitet, som faktisk hele hovedets morfologi udviser, er der derfor grund til at betegne *Olbiogaster*-larven som den uden sammenligning mest primitive, hidtil kendte dipterlarve.

Tafelerklärungen.

Olbiogaster sp.

- Fig. 1. Kopf in Dorsalansicht.
Fig. 2. Linke Mandibel von der Maxillarseite gesehen.
Fig. 3. Rechte Mandibel in Dorsalansicht.

Ptychoptera sp.

- Fig. 4. Labium-Hypopharynx in Seitenansicht.

Olbiogaster sp.

- Fig. 5. Linke Maxille von der Innenseite gesehen.

Ptychoptera sp.

- Fig. 6. Ein Teil der rechten Kopfunterseite in Ventralansicht nach Entfernung von Mandibel und Hypostomium.

Olbiogaster sp.

- Fig. 7. Labium-Hypopharynx in Seitenansicht.
-

Fig. 1

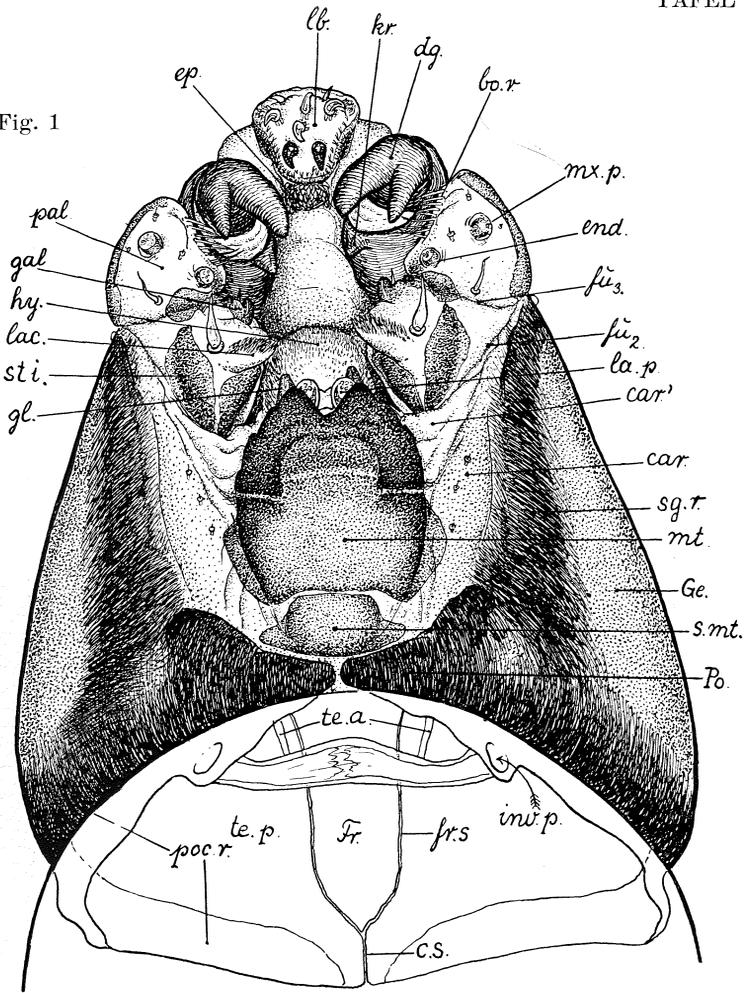


Fig. 2

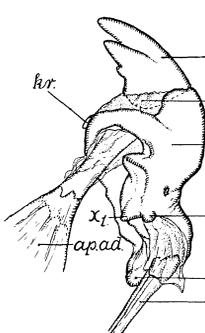
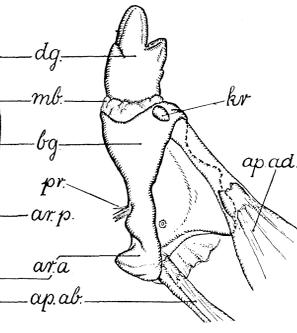


Fig. 3



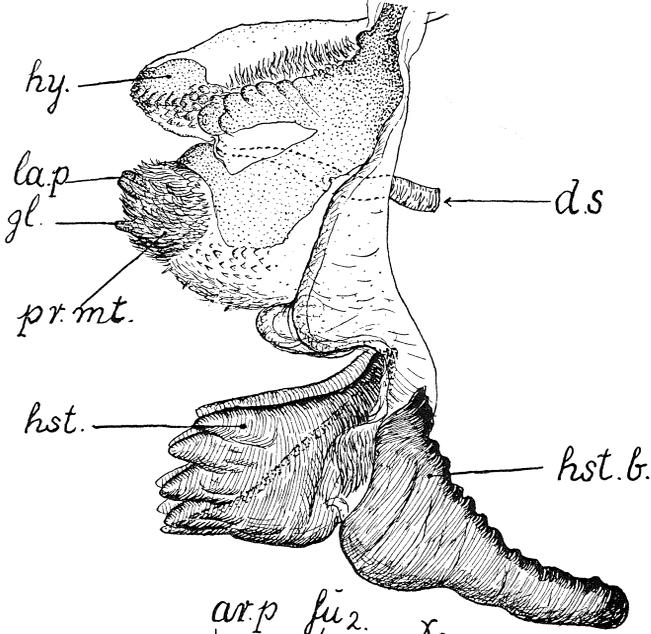


Fig. 4

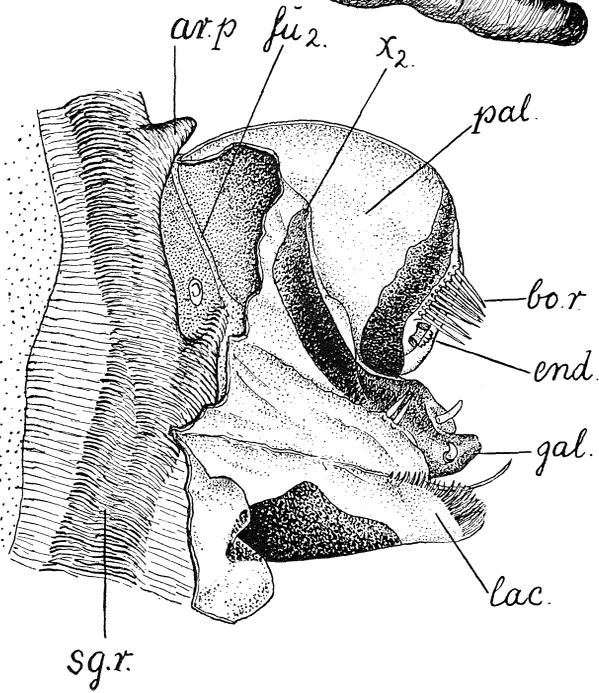


Fig. 5

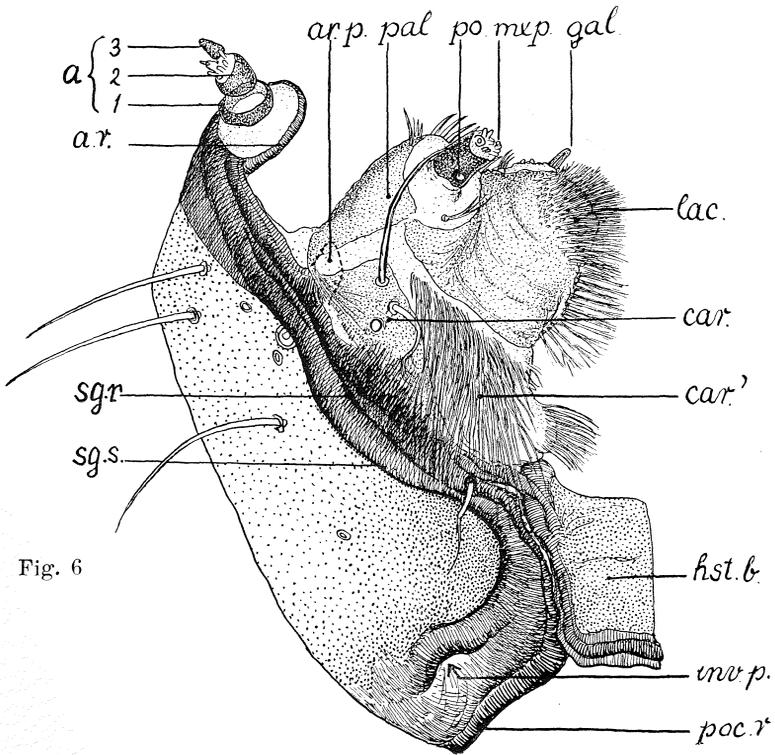


Fig. 6

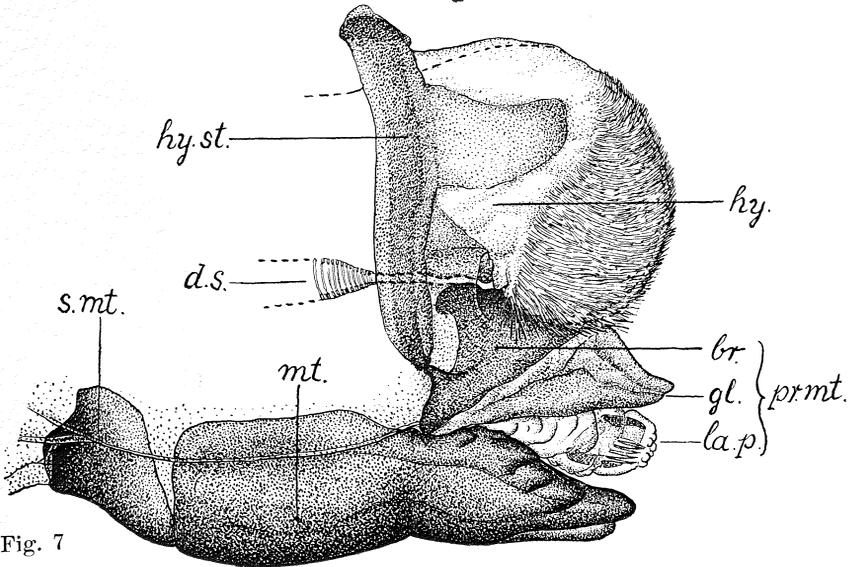


Fig. 7