

L. V. PUČKOVÁ<sup>1</sup>

## Der Hypopharynx und die Speichelpumpe der Hemipteren

Mit 6 Textfiguren

Die Form des Hypopharynx und der damit verbundenen Speichelpumpe der Hemipteren unterscheidet sich wesentlich von den entsprechenden Elementen im Kopf der Insekten anderer Klassen. Dieser Umstand wurde Anlaß der Diskussion über die Herkunft einzelner Teile dieser Organe. In ihr kommt die Disproportion zwischen unseren Kenntnissen über die Anatomie der Speichelpumpe der Heteropteren einerseits und ihrer Genesis andererseits zum Ausdruck.

Ursprünglich wurde der Hypopharynx der Hemipteren oder wenigstens seine Einzelteile ihrer Herkunft nach als tentorial angesehen (BUGNION & POPOFF 1911, BECKER 1929). Nach den Arbeiten von SNODGRASS (1928—1938) begann man aber den ganzen endoskeletten Komplex eines hemipteroiden Kopfes als Derivat eines orthopteroiden Hypopharynx zu betrachten (BENWITZ 1956, PARSONS 1959). Beim Vergleich des Muskel- und Skelettmechanismus eines orthopteroiden und eines hemipteroiden Kopfes ergab sich jedoch ein Beweis dafür, daß der Hypopharynx und die Speichelpumpe der Hemipteren manche Spuren ihrer Herkunft vom orthopteroiden Hypopharynx behalten und gleichzeitig einige Labralelemente einschließen.

Im orthopteroiden Kopf erfüllt der Hypopharynx keine Stützfunktion; er hat die Form eines gewölbten zungenartigen Vorsatzes, der sich am Verschlingen der Nahrung beteiligt. Seine Ober- und Unterwände sind leicht chitinisiert und enthalten einzelne sklerotisierte Elemente. Innerhalb des Hypopharynx zweigen sich von seinen unteren Winkeln zwei Apodemen ab. Viele Insektenformen haben lateral vom Hypopharynx ein Paar Chitinplatten, die als „suspensoriae“ bezeichnet werden. Bei den Käfern heißen die entsprechenden Sklerite „fulkrum“, was dasselbe bedeutet. Die beiderseits vom Hypopharynx einiger Apterigoten liegenden Superlinqua haben nach den gegenwärtigen Vorstellungen mit dem Hypopharynx nichts zu tun (ŠVANVIČ 1949), obwohl einige Autoren darüber anderer Meinung sind (SNODGRASS 1938, PARSONS 1963).

Der Hypopharynx selbst gilt als Homolog der Sternalteile der Segmente, die zum Insektenkopf gehören. Die Anzahl der Segmente sollte in Übereinstimmung mit gegenwärtigen Vorstellungen über die segmentarische Kopfstruktur nicht kleiner als fünf sein (ŠVANVIČ 1949). Es ist anzunehmen, daß einzelne Sternite im Kopf nicht zu unterscheiden sind, weil sie vollkommen verschmolzen sind. Tatsächlich gibt es viel weniger Segmente im Hypopharynx. Die Sternalteile von Segmenten, die vor der Mundöffnung liegen, können dazu

<sup>1</sup> Adresse: Ukrainische Entomologische Gesellschaft, Kiew, Vladimierskaja 55.

nicht gehören, da das Stomadeum durch den Circum-oesophagum-Ring über dem Hypopharynx geht. Zum Hypopharynx können also nur die Sternite von intercalaren, mandibularen, maxillaren und labialen Segmenten gehören. Wir dürfen annehmen, daß der letzte untere Labialsklerit, der den Kopf von unten abschließt, auch sein Sternit innehat. Es bleiben also drei Sternite: Intercalar-, Mandibular- und Maxillarsternite. ŠVANVIČ betrachtete die Suspensorien als Überreste eines Intercalarsternites und den Hypopharynx selbst als Derivat der Mandibular- und Maxillarsternite. Im Prozeß der Cephalysierung sind aber die Vordersegmente mehr und öfter als die Hintersegmente reduziert und zusammengesmolzen. Aus diesem Grunde scheint es wahrscheinlicher zu sein, daß keine Spuren des Intercalarsegmentes außer der Innervation der Mundwinkel von Ganglien der zweiten Antennen geblieben und die Suspensorien eher als Rudimente der Apodemen des Mandibularsternites zu betrachten sind. Danach kann man den übriggebliebenen Hypopharynx für ein Derivat des Maxillarsternites halten und die fehlende Segmentation darauf als primäre und nicht als sekundäre Erscheinung ansehen. Die zungenartige Form des orthopteroiden Hypopharynx (Fig. 1) darf nicht als Folge seiner Ausbuchtung in die Mundhöhle betrachtet werden; eher ist es die Folge des Einziehens der Außenintegumente im Prozeß der Bildung von Stomadeum, währenddessen sich die Vorderkante der Maxillar-Sternalplatte nach oben bog und kaudal vorrückte. Es ist auch nicht schwer, sich darüber zu vergewissern, wenn man die Lage der Muskeln des Hypopharynx verfolgt.

Im orthopteroiden Hypopharynx von *Nesomachilis* gibt es ein Paar Quermuskeln, die auf den Hypopharynx dorso-ventral drücken und an der Ausweitung vom Salivarium teilnehmen und die von den unteren Hypopharynx-Winkeln zu Suspensorien führen. Die Hypopharynx-Retraktoren stellen ein anderes Paar von Muskeln dar, die einerseits den Apodemen des Hypopharynx und andererseits dem Tentorium angeschlossen sind (Fig. 1).

Da das erste Muskelpaar den Sternalelementen verschiedener segmentarischer Herkunft angewachsen ist, dürfen wir annehmen, daß es Derivate einer segmentarischen Längsmuskulatur der Sternalsklerite darstellt. Es sind die Reste von Längsmuskelstreifen, die infolge der erwähnten Biegung der Vorderkante des sternomaxillaren Sklerits kaudal und nach oben eine fast senkrechte Lage eingenommen haben. Der Dilatator der Mundhöhle (Retraktor des Hypopharynx

#### Abkürzungen zu Fig. 1–6.

*AH* — Apodema von Hypopharynx; *Lbr* — Oberlippe; *OwH* — obere Hypopharynxwand; *H* — Hypopharynx; *DS* — Dilatator von Salivarium; *TSP* — Muskelsehne der Speichelpumpe; *K<sub>1</sub>* — Klappe des speichelzuführenden Kanals; *K<sub>2</sub>* — Klappe des speichelabführenden Kanals; *HW* — Hypopharynxflügel; *MxS* — Maxillar-Stilet (ein Teil); *Lb* — Unterlippe; *G* — suprapharyngeales Ganglium; *UwH* — untere Hypopharynxwand; *UPhG* — subpharyngeales Ganglium; *RH* — Hypopharynx-Retraktor; *S* — Salivarium; *SG* — Speicheldrüsen; *SP* — Speichelpumpe; *SD* — Speichelkanal; *SwL* — ein Abschnitt der Wand der Speichelpumpe labialer Herkunft; *SU* — Suspensorium; *Subl* — Anhängsel der Unterlippe; *T* — Tentorium (ein Teil); *Ph* — Pharynx; *FrG* — frontales Ganglium; *DPH* — pharyngealer Dilatator; *C* — Cibarium; *DC* — Cibarialdilatator.

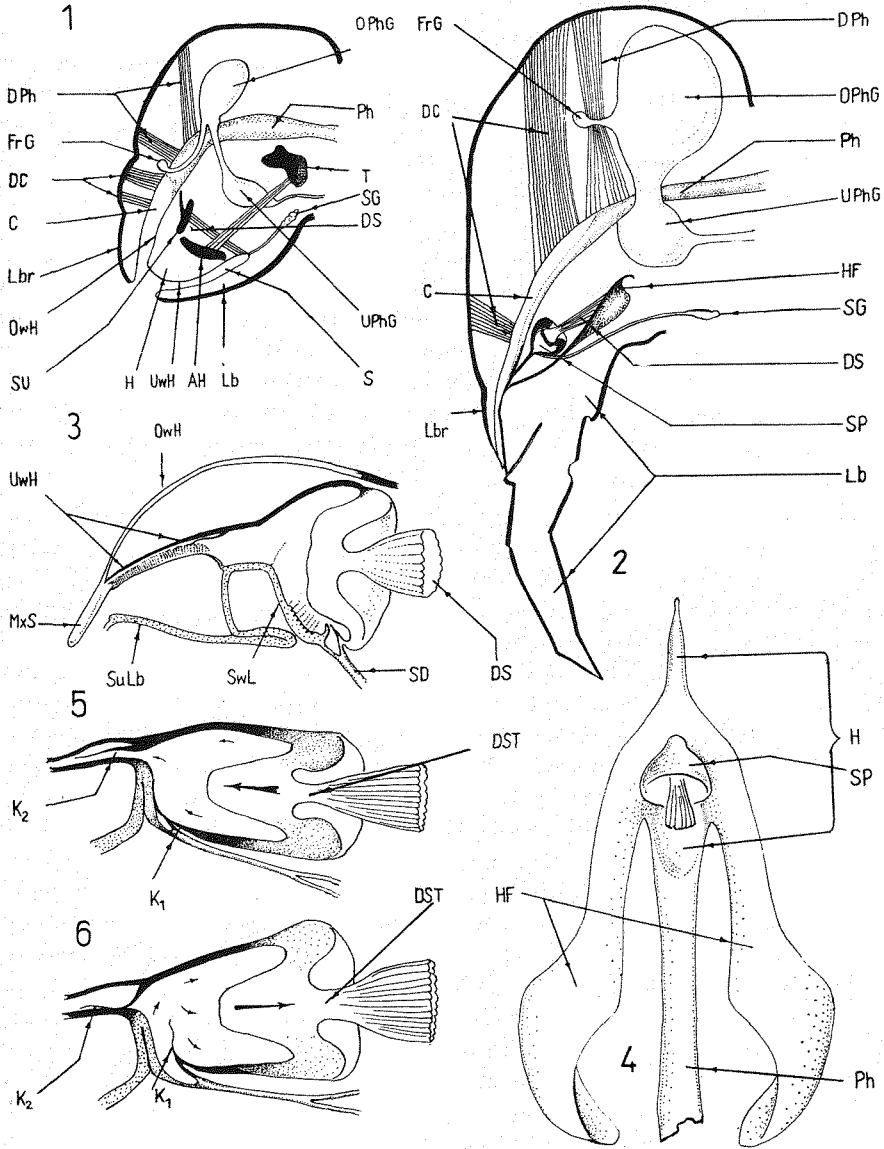


Fig. 1. Schematischer Querschnitt durch den Insektenkopf mit einem orthopteroi-  
den Mundapparat (*Nesomachilis*). — Fig. 2. Schematischer Querschnitt durch den  
Insektenkopf mit einem hemipteroiden Mundapparat (*Notonecta*). — Fig. 3. Schematischer Querschnitt durch den Hypopharynx und die Speichelpumpe (Be-  
lostomatidae, nach PARSONS). — Fig. 4. Hypopharynx der Hemipteren (Sche-  
ma). — Fig. 5. Schema der Funktion der Speichelpumpenklappen der Hemipte-  
ren im Moment, wo kein Speichel in die Pumpenhöhle gelangt. — Fig. 6. Schem-  
a der Funktion der Speichelpumpenklappen der Hemipteren im Moment, wo  
der Speichel aus speichelzuführenden Kanälen in die Pumpenhöhle gelangt

eines orthopteroiden Mundapparates), der an die Hinterarme von Tentorium und an die Apodemen des Hypopharynx angeschlossen ist, wird zu Homologen der Derivate der Ringmuskulatur von Regenwürmern und der Dorsoventral-Muskeln anderer Segmente der Insekten. Es erklärt sich durch die Tergalnatur der Hinterarme des Tentoriums und durch die Sternalnatur des Hypopharynx. Die Orientierung der letzten wurde aus der ursprünglich vertikalen zur fast horizontalen.

Beim Übergang zur Saugernährungsweise wächst die Hinterwand des Hypopharynx immer stärker nach unten und büßt allmählich ihre Funktion im Prozeß des Verschlingens ein. Die Oberwand des Hypopharynx wird ihrer Form nach zu einer sklerotisierten Platte. Da die Hemipteren das Tentorium einbüßen, wird die Oberwand zum wichtigen Element des Endoskelettes, indem sie die angrenzenden Mundteile verbindet. Die Unterwand des Hypopharynx wird auch stark modifiziert, indem sie Bestandteil der Speichelpumpe wird, worauf noch weiter einzugehen ist.

Die Oberwand des Hypopharynx ist zugleich der Boden der Cibarialhöhle und erscheint bei Hemipteren als eine verlängerte und vorn zugespitzte Rinne. Bei hypognathischen Arten ist diese Wand mehr oder weniger nach vorn geneigt. Bei Arten mit prognathischem Kopf ist die Biegung wenig ausgeprägt. Von der hypopharingealen Rinne der Hemipteren an Stellen, bei denen sich zu ihren Seitenrändern die Medialteile der Genalsäcke von unten anschließen, zweigen sich nach unten und seitwärts feine Paarvorsätze, die Hypopharynxflügel, ab (BECKER 1929, GRIEITH 1945, PARSONS 1959 und andere). Diese Flügel stehen gewöhnlich mehr oder weniger lyrenförmig zueinander, und jeder von ihnen ist der eigenen Achse entlang nach innen gebogen (Fig. 4). Die Flügelspitzen sind oftmals verbreitert und ungleichmäßig sklerotisiert. Die Herkunft der Hypopharynxflügel war bisher nicht vollständig geklärt. Bekannt ist die Auffassung von SNODGRASS, wonach die Flügel als Derivate des Hypopharynx (oder wenigstens seiner Apodemen) zu betrachten sind; sie können auch Derivate von Suspensorien oder Neubildungen sein. Die Analyse eines hemipteroiden Muskelapparates des Hypopharynx gibt zum Teil einen Aufschluß darüber. Erwartungsgemäß gibt es bei Hemipteren keine Muskeln, die den Tentorialretraktoren entsprechen, weil die Hemipteren das Tentorium eingebüßt haben. Ihr Hypopharynx hat nur zwei Muskeln, die von der inneren Oberfläche der Flügel verlaufen und die Tätigkeit der Speichelpumpe übernehmen. So wie die Dilatator-Muskeln des Salivariums an die Suspensorien angeschlossen sind und die Breite des Salivariumspaltes regulieren können, breiten die zwischen den Hinterflügeln und der Speichelpumpe gespannten Muskeln die Speichelpumpenhöhle aus. Man könnte also behaupten, daß ein einziges Muskelpaar des Hypopharynx eines hemipteroiden Mundapparates seiner Funktion nach den Dilatatoren des Salivariums eines orthopteroiden Mundapparates entspricht. Ihrerseits können nur die Suspensorien als einzige, den Flügeln des Hypopharynx entsprechende Sklerite betrachtet werden. Die Suspensorien können keine Homologe der Apodemen des Hypopharynx sein, denn

die Dilatatoren des Salivariums schließen sich niemals an rein hypopharyngeale Elemente an und stellen dabei die Derivate der intersegmentaren Längsmuskeln dar.

Bei *Nesomachilis* sind die Suspensorien einerseits an die Pharynx-Cibarium-Grenze angeschlossen; deshalb kann man die Stelle, an der die Hypopharynxflügel auseinandergehen, in einem hemipteroiden Mundapparat für die Grenze zwischen Pharynx und Cibarium an der Stomadeum-Unterwand halten. Die Flügel sind also zusätzliche, sekundär gebildete Bestandteile eines hemipteroiden Hypopharynx mandibular-sternaler Herkunft. Als Grenze zwischen Pharynx und Cibarium an der Oberwand des Labrums bezeichnet man gewöhnlich die Stelle, die unter den Frontalganglien liegt, also in der Regel bedeutend weiter nach hinten von der Kopfspitze als die Stellen, bei denen die Flügel des Hypopharynx demselben angegliedert sind. Daraus folgt, daß die Pharynx-Cibarium-Grenze im Kopf der Hemipteren schräg von hinten nach vorne verläuft, so daß sich die untere Cibariumwand bedeutend kürzer als ihre Oberwand erweist (Fig. 2).

Zwischen der Basis der Hypopharynxflügel befindet sich die Speichelpumpe der Hemipteren, die mit Recht als eine besonders vollkommene Struktur dieser Art bei den Insekten gilt. Solche Strukturen entstehen unvermeidlich beim Übergang der Insekten vom Nagetyp zum stechend-saugenden Ernährungstyp, bedingt durch die Notwendigkeit, den Speichel durch einen längeren, rüsselartigen Kanal außerhalb des Körpers zum Nahrungssubstrat zu befördern. Bei den blutsaugenden Insekten (Diptera) wird die Speichelpumpe relativ einfach, mittels eines unkomplizierten Umbaus des Salivariums gebildet; ihr Boden, der der Oberwand entspricht, chitinisiert sich, und der Salivarium-Dilatator eines orthopteroiden Mundapparates wird zum Muskel der Speichelpumpe.

Die Genesis der hemipteroiden Speichelpumpe ist bei weitem nicht klar. Die Anatomie und die Bedeutung der Speichelpumpe der Wanzen war noch am Ende des vorigen Jahrhunderts ein Gegenstand der Diskussion, und wenn KÜNKELE (1886) diese Pumpe als „eine kleine zylindrische Abteilung“, in die ein Paar von Speichelkanälen einmündet“ richtig bezeichnete, so hielt LANDOIS (1868—1869) die Speichelpumpe für einen chitinisierten Ring am Anfang des Hypopharynx, wo sich die Borsten des Mundapparates vereinen. Nach MAYER (1874) aber (in seiner Arbeit über *Pyrrhocoris apterus*) und nach GEISE (1883), der den Bau und den Mechanismus der Speichelpumpe von *Notonecta* detailliert hatte, wurde ihre Funktion als Speichelpumpenende nicht mehr bestritten. Später behandelten mehrere Autoren die Anatomie der Speichelpumpe verschiedener Hemipteren-Familien (BUGNION & POPOFF 1908—1910, FAURE-FREMIET 1910, PETIT & KROHN 1904—1905, BECKER 1929, RAWAT 1939, BENWITZ 1956, PARSONS 1959, 1962, 1963 und andere).

Es ist ein unpaariges, becherartiges (excl. Corixidae) Organ. Die Hinterwand des Bechers ist dehnbar und dank eines kräftigen Muskelpaares, wie oben erwähnt, kann sie aus dem Kelch vorgeschoben werden. Bei der Entspannung der Muskeln tritt die Hinterwand wieder zurück, indem sie sich in der Pumpenhöhle als Mörserkeule im Mörser bewegt (Fig. 5 und 6). Bei den Raubarten ist der Pumpenbecher breit und die Keule kann sich darin ungestört bewegen. Bei den Phytophagen, die sich von reifen Körnern ernähren, ist die Pumpenvorrichtung ihrer Form nach zylindrisch und die sogenannte Mörserkeule (Stößel) ist dicht an seine Wände angepaßt (POPHAM 1962). Die Öffnungen der Speichelkanäle sind im Pumpenraum durch eine halbmondförmige Falte oder Klappe zugedeckt, die sich bei der Ver-

kürzung des Dilatators der Speichelpumpe hebt und den Eingang in den speichelabführenden Kanal öffnet (Fig. 6). Die zweite Klappe deckt den Eingang in den speichelabführenden Kanal zu. Der Kanal wird geöffnet, wenn der Muskel sich entspannt und die elastische Hinterwand der Speichelpumpe, der sogenannte Stößel, in den Ruhestand zurückkehrt und den Speichel in den Speichelkanal der Stiletten treibt (Fig. 5). Einige Autoren fanden diese Klappen nicht und waren der Meinung, daß der Stößel bei seiner Bewegung in der Pumpenhöhle selbst die Öffnungen auf- und zuschließt (GRIFFITH 1945).

Bei allen von mir untersuchten Wasser-Heteropteren waren die Speichelkanäle nicht zusammengeschmolzen sondern öffneten sich paarweise bei der Glockenbasis (Becherbasis). Bei Landwanzen sind sie des öfteren distal verschmolzen und haben eine unpaarige Öffnung in die Speichelpumpe, was zum Anlaß führte, die Speichelpumpe als eine örtliche Ausbreitung des Speichelkanals zu betrachten (MUIR & KERSHAW 1911, ŠVANVIČ 1949). SNODGRASS (1938) meinte, daß die Speichelpumpe der Hemipteren sowie auch der Dipteren für eine Modifikation des Salivariums zu halten sei. PARSONS (1963) gab zu, daß diese beiden Hypothesen begründet sein könnten, weil die Speichelpumpe teils aus Speichelkanälen, teils aus dem Hypopharynx entstanden ist.

Die anatomische Analyse des Salivariums eines orthopteren Mundapparates und seine Gegenüberstellung mit der Morphologie der Speichelpumpe der Hemipteren zeigten, daß die letzte keinesfalls als örtliche Ausbreitung des Speichelkanals zu betrachten ist und bestimmte genetische Beziehungen mit dem Salivarium eines orthopteroiden Kopfes der Insekten hat. Bei den orthopteroiden Insekten wird der Speichel aus paarigen Speichelkanälen in eine breite Salivariumhöhle befördert, die unter den Hypopharynx liegt und seitwärts mit dem Cibarium verbunden ist. Die Öffnungen der Speichelkanäle münden ins Salivarium an der Grenze zwischen der unteren Hypopharynx-Wand und der inneren Labialwand ein. Bei Betrachtung der Stelle, an der die paarigen Speichelkanäle der Hemipteren einmünden, könnte man vermuten, daß die Speichelpumpenwände fast vollständig aus der unteren Hypopharynx-Wand entstanden seien. Die Beteiligung des labialen Salivariumteiles an der Bildung der Speichelpumpe hielt PARSONS für unwahrscheinlich; denn nach seiner Vorstellung ist die innere Wand der Unterlippe bei Hemipteren vom Hypopharynx durch die Suspensorialplatte überhaupt getrennt; BECKER (1929) nennt es Anhängsel, welches als Derivat der verwachsenen und in der Mitte verschmolzenen Superlinqua zu betrachten sei. Dieses Anhängsel aber sei eher labialer Herkunft, weil es als eine in den Kopf verwachsene innere Wand der Unterlippe gilt und bei Heteropteren in Übereinstimmung mit allgemeiner Tendenz zur Verwachsung in kaudaler Richtung der inneren Mundteilgrundlagen entsteht. Das Gelenk zwischen der Suspensorialplatte und dem Distalteil der Unterlippe ist als sekundär anzusehen.

Die Beteiligung der inneren Labiumwand an der Entstehung der Speichelpumpe ist größtenteils durch die Bildung eines kleinen Abschnittes der Speichelpumpenwand, von der Stelle der Einmündung der Speichelkanäle in die Pumpenhöhle bis zum Eingang zum speichelabführenden Kanal des Hypopharynx, begrenzt. Sehr oft verwandelt es sich zu einer verdichteten Wand zwischen Speicheldrüsenkanälen, Hypopharynx und Unterlippe; bei Nepidae aber und nach den Angaben von PARSONS bei Belostomatidae wird daraus ein beträchtlicher Teil der anteroventralen Speichelpumpenwand gebildet (Fig. 3).

Eine Zeitlang gab es überhaupt keine genauen Angaben darüber, wie die Pumpenhöhle sich nach außen öffnet. Noch im Jahre 1914 wies AWATI darauf hin, daß bestimmte Auseinandersetzungen darüber bestehen und er selbst der Meinung sei, daß sich der speichel-

abführende Kanal der Speichelpumpe unmittelbar in den Kanal der Unterkieferstilete öffnet. MUIR & KERSHAW behaupteten, daß, bevor der Speichel in den Speichelkanal der Stilete gelangt, er die Unterlippenbasis benetzt. Wie die Untersuchungen von BECKER zeigten, können beide Standpunkte begründet sein. Zusammen mit dem Spalt zwischen dem Hypopharynx und dem Anhängsel, der manchmal kaum zu sehen ist, existiert bei Hemipteren ein anderer Kanal, der mit der Speichelhöhle verbunden ist und sich innerhalb des Hypopharynx längs seiner unteren Fläche befindet. Der Speichel wird aus der Speichelpumpenhöhle durch diesen Kanal abgeführt, der in den Borstenkanal oder darunter einbuchtet. Der sekundäre, abführende Kanal bleibt proximal nicht vollständig geschlossen (bei Nepidae und nach den Angaben von PARSONS bei Belostomatidae (Fig. 3)). Der primäre Spalt, der durch einen neuen Kanal ersetzt wird (der Spalt zwischen Hypopharynx und Suspensorialplatte), bleibt immer bei den Larven und des öfteren auch bei Imagines erhalten und hat eine wichtige funktionale Bedeutung beim Wechsel der Chitinintegumente während der Häutung (BENWITZ 1956). Das Verhältnis zwischen alten und neuen Kanälen kommt manchen Analogien im Bau einiger anderer morphologischer Strukturen gleich, zum Beispiel den sekundären Stigmen bei den Larven der höheren Fliegen (Cyclorrhapha), deren Atrium sich jedesmal von neuem während der Häutung bildet. Bei jeder ordinären Häutung tritt das Atrium und die anhängende Trachee durch eine Stigmennarbe heraus; diese liegt daneben und stellt ein primäres und kein funktionales Stigma dar.

Eine aufmerksame Analyse von hypopharingealen Strukturen eines orthopteroïden und hemipteroïden Typus erlaubt uns, manche Homologie einzelner Hypopharynxteile und der Speichelpumpe der Hemipteren genügend überzeugend festzustellen und die morpho-funktionale Abhängigkeit in dieser Kopf-Abteilung zu erörtern, die beim Übergang von der nagenden zu stechend-saugender Nahrungsweise zustande kommen. Dabei muß man auf folgende Momente aufmerksam machen:

1. Das Fehlen der Segmentation im Hypopharynx der Insekten stellt eine primäre Erscheinung dar, da der Hypopharynx selbst (an und für sich ein Derivat eines einzigen Sklerites — Sternites des Maxillarsegmentes) ist.
2. Als Rudimente des Sternites des Mandibularsegmentes sind Suspensorien zu betrachten, die wahrscheinlich ihren Apodemen entsprechen.
3. Eine zungenartige Form des orthopteroïden Hypopharynx entstand infolge des Überbiegens der Vorderkante des sternomaxillaren Sklerites nach oben und zurück, die im Prozeß des Einbeziehens immer neuer Abschnitte von äußeren Integumenten zum Vorderdarm gebildet worden war.
4. Für die Cibarium-Pharynx-Grenze ist eine imaginäre Fläche zu halten, die sich durch frontales Ganglium und innere Suspensorienwinkel erstreckt. Diese Fläche fällt bei mehreren orthopteroïden Insekten fast mit der Frontalfläche zusammen und bildet einen scharfen Winkel mit der Längsachse des Insektenkopfes bei Hemipteren auf Kosten der stark entwickelten oberen Cibariumwand.
5. Der hemipteroïde Hypopharynx ist dem Hypopharynx und den Suspensorien des orthopteroïden Typus homolog.
6. Die Hypopharynxflügel sind im hemipteroïden Hypopharynx für Homologe der Suspensorien zu halten.

7. Die Retraktoren des Hypopharynx, die es bei den meisten orthopteroiden Insekten gibt, sind Derivate von segmentaren dorsoventralen Insektenmuskeln, angeschlossen an sternale (Apodemen des Hypopharynx) und an tergale (Hinterarme des Tentorium) Elemente. Bei hemipteroiden Insekten fehlen die Retraktoren des Hypopharynx, da das Tentorium im allgemeinen reduziert ist und der Hypopharynx seine verschlingende Funktion eingebüßt hat.

8. Die Salivarium-Dilatatoren, die an Sternalelemente verschiedener segmentarischer Herkunft (Suspensorien und Unterwand des Hypopharynx) angeschlossen sind, stellen Derivate von Längsstreifen der Muskeln dar. Bei hemipteroiden Insekten bleiben sie in Form der Muskeln der Speichelpumpe und sind zwischen der Hinterwand der letzten und den Hypopharynxflügeln gespannt.

9. Die Speichelpumpe der Hemipteren stellt ein Derivat des Salivariums eines orthopteroiden Mundapparates dar, ist fast ganz aus seiner Oberwand entstanden und entspricht der modifizierten Unterwand des Hypopharynx.

10. Die Labialelemente (die zum Teil dem Salivariumgrund eines orthopteroiden Mundapparates entsprechen) bilden einen mehr oder weniger begrenzten Abschnitt der Vorderwand der Speichelpumpe vor speichelzuführenden Kanälen. Das sogenannte Anhängsel des Rüssels der Hemipteren entspricht dem Vorderteil des Salivariumgrundes eines orthopteroiden Mundapparates, der nicht zur Speichelpumpenwand gehört. Das Gelenk dazwischen (das heißt zwischen dem Anhängsel und dem ersten Glied der Hemipteren) ist sekundärer Herkunft.

11. Der Spalt zwischen der Falte der inneren Unterlippenwand und der hypopharingealen Speichelpumpenwand verbleibt bei den Larven, manchmal auch bei Imagines, dient aber nicht zur Speichelführung, sondern als Häutungsöffnung. Der Speichel wird aus der Speichelpumpenhöhle durch den sekundären Kanal in der Unterwand des Hypopharynx abgeführt. Der letzte, ebenso wie das Atrium der Stigmen bei höheren Fliegen, bildet sich jedesmal bei der Häutung von neuem.

Der sekundäre Kanal verbindet sich mit dem speichelführenden Kanal der Maxillen.

#### Zusammenfassung

Der Hypopharynx der Insekten ist ein Derivat nur des Maxillarsternites; aus diesem Grunde ist die fehlende Segmentation eine primäre Erscheinung. Die Suspensorien entsprechen den Apodemen des Mandibularsternites, die Dilatatorenmuskeln den sternalen Längsmuskeln. Die Retraktoren des Hypopharynx sind dorsoventraler Herkunft. Der hemipteroidale Hypopharynx ist dem Hypopharynx und den Suspensorien eines orthopteroiden Mundapparates homolog. Als Homologe der Suspensorien sind die Hypopharynxflügel zu halten. Die Retraktoren sind reduziert. Die Dilatatoren verbleiben in Form der Muskeln der Speichelpumpe. Die Speichelpumpenwand ist aus der unteren Hypopharynxwand gebildet, vor den Poren der speichelbringenden Kanäle aber sind darin Labialelemente wahrzunehmen. Das Anhängsel ist seiner Herkunft nach auch labial; es ist vom ersten Glied des Rüssels durch das sekundäre Gelenk getrennt.



## Summary

The hypopharynx of the insects is derived only from the maxillary sternite, consequently the lack of segmentation is a primary phenomenon. The suspensoria correspond to the apodemes of the mandibular sternite, and the dilatator muscles correspond to the sternal longitudinal dilatators. The retractors of the hypopharynx are of dorsoventral origin. The hemipteroid hypopharynx is homologous to the hypopharynx and the suspensoria of an orthopteroïd oral apparatus. The hypopharynx wings can be regarded as homologues of the suspensoria. The retractors are reduced. The dilatators remain in the form of the muscles of the salivary pump. The wall of the salivary pump is formed by the lower plate of the hypopharynx, but labial elements can be found in it in front of the pores of the salivary ducts. The hemipteroid suspensory plate is also labial in its origin; it is separated from the first segment of the proboscis by the secondary joint.

## Резюме

Гипофаринкс насекомых — дериват только максиллярного стернита, поэтому отсутствие сегментации в нем — явление первичное. Суспензории соответствуют аподемам мандибулярного стернита, а мышцы дилататоры саливариума — продольным стернальным сгибателям. Ретракторы гипофаринкса дорзоventрального происхождения. Гемиптероидный гипофаринкс гомологичен гипофаринксу и суспензориям ортоптероидного рта. Гомологами суспензориев являются крылья гипофаринкса. Ретракторы редуцированы. Дилататоры сохраняются в виде мышц слюнного насоса. Стенка последнего образована нижним листком гипофаринкса, но впереди пор слюноприносящих каналов в нем сохраняются лабиальные элементы. Лабиальна по происхождению и суспензорная пластинка, отделенная от первого членика хоботка вторичным суставом.

## Literatur

- AWATI, P. R. & WOLFE-BARRY, J. The mechanism of suction in the potato capsid bug, *Lygus pabulinus* L. Proc. Zool. Soc. P. III, 685—733; 1914.
- BEKKER, Z. К строению головы Rynchota. č. I. Stroenie golovy *Naucoris cimicoides* L. Russ. Zool. žurn. t. IX, v. 2, 3—96; 1929.
- BENWITZ, G. Der Kopf von *Corixa punctata* ILL. (*geoffroyi* LEACH.). (Hemiptera-Heteroptera). Zool. Jahrbücher (Anatomie) 75, 3, 311—378; 1956.
- BUGNION, E. Appareil salivaire des Hemipteres. Arch. anat. microsc., 10, 227—268; 1908.
- BUGNION, E. & POPOFF, N. Láppareil salivaire des Hemipteres. Arch. anat. microsc. 11, 435—456; 1910.
- Les pièces buccales des Hémiptères I. Arch. Zool. Exp., Ser. 5 (VII), 643—674; 1911.
- FAURE-FREMIET, E. Les glandes labiales des Hydrocorises. Bull. Soc. Zool. France, 173 to 176; 1910.
- GEISE, O. Die Mundteile der Rhynchoten. Arch. f. Naturgeschichte 49, 315—373; 1883.
- GRIFFITH, M. E. The environment, life history and structure of the water boatman, *Rhaphocorixa acuminata* (UHLER), (Hemiptera, Corixidae). Univ. Kansas. Sci. Bull. 30, 241—365; 1945.
- KÜNKEL, H. Recherches sur les organes de secretion chez les insectes d. l'ordre des Hemipteres. C. R. Acad. Sci. Paris, T. 62, 433—436; 1866.
- LANDOIS, L. Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. Ztschr. wissenschaft. Zool. 18, 206—224; 1868, 19, 206—233; 1869.
- MAYER, P. Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. Arch. f. Anat. und Physiol., 313—347; 1874.
- MUIR, F. & KERSHAW, J. C. On the gomologies and mechanism of the mouth-parts of

- Hemiptera. Psyche 18, 1–12; 1911 a.
- On the latter embryological stages of the head of *Pristhenancus papuensis*. Psyche 18, 75–79; 1911 b.
- PARSONS, M. C. Skeleton and musculature of the head of *Gelastocoris oculatus* (FABR.) (Hemiptera-Heteroptera). Bull. Mus. Comp. Zool. 122, 3–53; 1959.
- PARSONS, M. C. Skeleton and musculature of the head of *Saldula pallipes* (F.) (Heteroptera, Saldidae). Trans. Roy. Entomol. Soc. 114, 4, 97–130; 1962.
- The endoskeletal salivary pumping apparatus in representative Belostomatidae (Heteroptera). Canad. Journ. Zool. 41, 1017–1024; 1963.
- PETIT, A. & KROHN, A. Sur la structure de la glande salivare du Notonecte (*notonecta glauca*). Arch. Anat. Microscop. VII, 356–358; 1905.
- POPHAM, F. J. On the salivary pump of *Dysdercus intermedius* DIST. (Hemiptera-Heteroptera) and other bugs. Proc. Zool. Soc. 139, 389–393; 1962.
- RAWAT, B. L. Notes on the anatomy of *Naucoris cimicoides* L. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie) 65, 535–600; 1962.
- SNODGRASS, R. E. Morphology and evolution of the insect head and its appendages. Smithsonian Misc. Coll. 81, n. 3, 1–158; 1928.
- Evolution of the insect head and the organs of feeding. Smiths. Rept., 443–489; 1932.
- Principles of insect morphology. London—New York, 667 p.; 1935.
- The loral plates and the hypopharynx of Hemiptera. Proc. Ent. Soc. 40, 228–236; 1938.
- ŠVANVIČ, B. N. Kurs obščeji Entomologii. Izd. Sov. nauka, M.-L.; 1949.