

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Metamorphose von *Triogma trisulcata*.

Von

Dr. Bernhard Haake. †¹⁾

Mit Tafel 15 und 15 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Literatur.

Vorkommen.

Sammeln.

Zucht.

Beschreibung der Larve von *Triogma trisulcata*.

Vergleich mit der Larve von *Phalacrocera* und *Cylindrotoma*.

Beschreibung der Puppe von *Triogma trisulcata*.

Vergleich mit der Puppe von *Phalacrocera replicata* und *Cylindrotoma glabrata*.

Morphologie der Anhänge.

Respirationsorgane:

a) Stigma — Lebensweise, Versuche, Häutungsstigma bei *Phalacrocera*.

b) Filzkammer.

c) Tracheenlunge der Larve und Puppe.

Herzkörper.

Zusammenfassung.

1) Auch ein Opfer des Krieges. Der Verfasser, der den ganzen Krieg meist an der Front mitgemacht hatte, nahm nach Beendigung des Krieges seine vor dem Krieg begonnene Untersuchung wieder auf und konnte sie im Sommer 1919 abschließen. Er trat bald darauf in den Schuldienst ein, erlag aber im Februar 1920 einem Herzleiden, das er sich im Felde zugezogen hatte. Alle, die dem durch Energie und Frische ausgezeichneten Mann näher getreten sind, werden ihm ein ehrendes Andenken bewahren.

Einleitung.

In der Umgebung von Greifswald kommen auf einer wasserreichen moorigen Wiese Larven vor, die den von MÜGGENBURG (l. c.) ausführlich beschriebenen Larven von *Cylindrotoma glabatra* sehr ähneln. Durch direkte Zucht gelang es mir, die Imago zu erhalten, und ich konnte feststellen, daß es sich hier nicht um eine *Cylindrotoma*, wohl aber um die nahe verwandte *Triogma trisulcata* handelt. Da bis jetzt in der Literatur eine genaue Beschreibung der Larve und Puppe dieser Mücke nicht vorliegt, will ich sie ausführlicher beschreiben. *Triogma trisulcata* gehört zur Gruppe der *Cylindrotomina* zusammen mit *Phalacrocer*a und *Cylindrotoma*.

Literatur.

Die älteren Angaben über die Larven von *Phalacrocer*a und *Cylindrotoma* sind recht spärlich, trotzdem sie schon ziemlich früh (bereits im 18. Jahrhundert) bekannt wurden. Es beschäftigten sich mit diesen interessanten Formen: DE GEER (1778), SCHELLENBERG (1803), BOIE (1838), ZELLER (1842), GRUBE (1868), DE ROSSI (1876), OSTEN-SACKEN (1878), MIK (1886), MIALl u. SHELFORD (1897), BENGtSSON (1897) u. A. Lange hat es gedauert, bis man sich über die systematische Stellung der eigenartigen, schwer auffindbaren Larve von *Cylindrotoma* im klaren war, da man nur die Larve kannte, bis dann OSTEN-SACKEN ihre Verwandtschaft zu *Phalacrocer*a erkannte und sie der Familie der Tipuliden und der Gruppe *Cylindrotomina* zuwies.

Bezüglich der Larve und Puppe von *Triogma* wird von den einzelnen Autoren nur darauf hingewiesen, daß sie bis jetzt noch nicht bekannt sind. In der Literatur finde ich nur eine Angabe, die sich augenscheinlich auf *Triogma* bezieht. STEINMANN beschreibt (l. c., p. 107) eine Form, die er als *Phalacrocer*a sp. bezeichnet und von der er ein Habitusbild gibt. Es hat ihm nur ein Exemplar vorgelegen, so daß er das Tier nicht gezogen hat. Nach dem Habitusbild und der Beschreibung zeigt die Form, wie gesagt, die größte Ähnlichkeit mit unserer *Triogma*, so daß G. W. MÜLLER, das Tier (l. c. p. 15) als *Triogma trisulcata* ansprach. Es finden sich aber doch kleine Unterschiede. So schreibt STEINMANN wörtlich: „Über den Rücken laufen blattartige Anhänge, die nach vorn hin gesägt erscheinen. Dann folgen drei Gruppen von je zwei nahe beieinander stehenden und dann 6 Gruppen von drei solchen Blättern, von denen

das vorderste immer das kürzeste, das hinterste das längste ist.“ STEINMANN spricht also hier von nur 3 Blättern, während wir bei *Triogma* 4 solcher Anhänge finden, wobei allerdings zu bedenken ist, daß die 4., d. h. die, die vor den 3 anderen liegen, äußerst rudimentär sind, so daß es wohl möglich ist, daß sie von STEINMANN übersehen worden sind. Bei *Cylindrotoma glabrata* sind nach MÜGGENBURG diese Fortsätze groß, so daß ein Übersehen nicht gut möglich ist; danach dürfte es sich auch nicht um *Cylindrotoma glabrata* handeln, ebensowenig wie dem ganzen Habitus nach um eine *Phalacrocera*. Leider ist seine Zeichnung so ungenau, daß man aus diesem Bilde eben nur den Habitus der Larve entnehmen kann. Auf die doch gerade typische Verzweigung der einzelnen dorsalen Anhänge hat er gar keinen Wert gelegt und an einem Ast 5 solcher Verzweigungen auftreten lassen, während bei unserer Larve nur 3 vorhanden sind. Also auch hier muß ich einen Unterschied von *Triogma* feststellen. Dieser Unterschied wird aber noch größer der *Cylindrotoma glabrata* gegenüber, die nur 2 solcher Verzweigungen hat. Überhaupt nicht in Frage kommt *Cylindrotoma distinctissima*, bei der die Äste einfach bleiben. Ferner fand sich die beschriebene Form im Quellmos, im schnellfließenden Wasser, einem Ort, an dem ich *Triogma trisulcata* nie gefunden habe. Diese Unterschiede lassen es fraglich erscheinen, ob wir es mit derselben Art zu tun haben. Mit Rücksicht auf die Ähnlichkeit der Larve könnte es sich aber nur um Vertreter derselben Gattung handeln. Doch ist bisher von *Triogma* nur eine Art beschrieben. Ich halte es danach doch für wahrscheinlich, daß die von STEINMANN beschriebene Larve identisch mit der hier besprochenen ist.

Noch einer Arbeit muß ich Erwähnung tun, da von ihr aus in der Literatur eine Polemik ausgegangen ist, ob es sich bei der beschriebenen Larve um das Jugendstadium von *Triogma* handelt oder nicht. Es ist eine Notiz G. DE ROSSI's über eine „Larve oder Raupe“, die er in einem Walde auf einem Laubmoose fand. Er beschreibt sie (l. c. p. 30, 31) folgendermaßen: „Die Larve war ausgewachsen ungefähr $\frac{1}{2}$ Pariser Zoll (= 13 mm) lang, von hellgrüner Farbe. Vorn am Kopf befand sich das von einem wulstförmigen Rande umgebene Maul, welches einige Ähnlichkeit mit dem Munde eines Vertreters der äthiopischen Rasse hatte. Die eigentlichen Freßwerkzeuge waren von außen nicht zu bemerken, sondern lagen innerhalb des Mundes verborgen; das Tier hatte immer kleine Moosblättchen in dem schmalen Spalt stecken, der die Mundöffnung bildete. Auf

dem Scheitel befand sich ein aus 4 kurzen Zinken gebildetes Krönchen, der übrige Körper war ganz mit teils einfachen, teils dreifach verästelten Dornen von grüner Farbe besetzt.“ Ich bemerke gleich an dieser Stelle, daß DE ROSSI diese Beschreibung nur aus der Erinnerung gibt. Er hatte die fragliche Larve bereits mehrere Jahre vorher gefunden.

In derselben Zeitschrift bezieht sich im Jahre 1878 OSTEN-SACKEN auf den Artikel G. DE ROSSI's auf p. 5: „Die dreifach verästelten Dornen der Larve des Herrn DE ROSSI erinnern übrigens mehr an die im Wasser zwischen Wasserpflanzen und Moosen lebende und von DE GEER beschriebene Larve von *Phalacrocera replicata*. Da aber die Larve des G. DE ROSSI weder mit der von *Cylindrotoma distinctissima* noch mit der von *Phalacrocera* vollkommen stimmt, sondern die Mitte zwischen beiden hält, so ist es möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß sie zu der dritten und letzten Gattung der *Cylindrotomina* gehört, nämlich *Triogma*, deren Larve noch unbekannt ist.“

1897 stellt dann OSTEN-SACKEN in seiner Zusammenstellung, die die Literatur der Gruppe der *Cylindrotomina* betrifft, die Schrift G. DE ROSSI's unter die Überschrift: „The supposed larva of *Triogma*“. 1901 erklärt dann MÜGGENBURG (l. c., p. 170) bestimmt, daß er die Larve DE ROSSI's wiedergefunden hat und es sich nicht um *Triogma* handelt, sondern um *Cylindrotoma glabrata*. 1902 wird diese Polemik dadurch geschlossen, daß G. DE ROSSI (l. c., p. 116) folgendes erklärt: „Im 4. Jahrgang der letztgenannten Zeitschrift (Entomol. Nachr. Der Verf.) p. 5 wird in einer mit G. R. O. S. unterzeichneten Bemerkung die Vermutung ausgesprochen, daß diese Larve den Jugendzustand der mit *Cylindrotoma* verwandten Tipulidenart *Triogma trisulcata* sei. Durch die Arbeit des Herrn MÜGGENBURG ist jetzt nachgewiesen, daß vorstehende Vermutung auf Irrtum beruht, daß diese Larve vielmehr zu *Cylindrotoma glabrata* gehörig ist.“

Ich stehe all diesen Ansichten gegenüber auf folgendem Standpunkt: Nach der Angabe, daß die Larve dreifach verästelte Dornen hat, müßte es sich unzweifelhaft um eine *Triogma* handeln. Aber gerade diese Angabe ist nicht beweiskräftig, da DE ROSSI, nachdem er die Larve mehrere Jahre vorher gefunden hatte, seine Beschreibung aus dem Gedächtnis gibt. Wichtiger ist die Angabe, daß er sie im Walde auf einem Laubmoose fand. Hätte er sie im Wasser gefunden, in dem sich doch *Triogma* aufhält, so hätte er sich sicher dessen erinnert und es auch mitgeteilt. Ich glaube also,

daß er sich bei seiner Beschreibung geirrt hat und es sich tatsächlich nicht um die Larve von *Triogma* handelt.

Vorkommen.

Die Larve von *Triogma* kommt nicht gerade selten vor; zwar gelang es mir nicht, in der Umgebung von Frankfurt a. O. ihrer habhaft zu werden, und auch bei Greifswald fand ich sie nur an einer Stelle. Es ist eine morastige Wiese, von vermoosten Gräben durchzogen, doch fast ohne offene Wasserbecken. An Stellen, deren Moos oberflächlich trocken, im Grunde aber noch feucht war, fand ich die Larve nicht. Es genügen ihr also nicht wie z. B. der Larve von *Cylindrotoma* „grasige, feuchte Plätze“, im Gegenteil, die Larve braucht zu ihrer Entwicklung das stehende Wasser, in dem sich das Moos befindet, das bis an die Oberfläche reicht, so daß man in bezug auf die Lebensweise *Triogma* geradezu als ein Zwischenglied zwischen *Phalacroceras*, die nur im Wasser lebt, und *Cylindrotoma*, die mit dem feuchten Moose zufrieden ist, betrachten kann. In diesen Wasserlöchern hält sie sich zwischen den Stengeln und Wurzeln einer Hypnum-Art auf und ist von ihrer Wirtspflanze kaum zu unterscheiden, da sie ja nicht nur die Farbe von ihr entleiht, sondern auch die Form der Blätter geradezu täuschend nachahmt. Gleich wie wir dunklere und hellere Moosstengelchen haben, finden wir auch die Larve in allen Schattierungen vom dunklen Braun bis zum hellsten Grün abgetönt. Daß es bei dieser Übereinstimmung mit dem Aufenthaltsort seine Schwierigkeit hat, die Larve überhaupt zu finden, liegt auf der Hand. Die große Ähnlichkeit mag es erklären, daß man das Tier bisher noch nicht gefunden hat. Sicher ist es ziemlich verbreitet. G. W. MÜLLER fand es noch an 2 ähnlichen Stellen bei Greifswald sowie in der Umgebung von Ziegenrück und Orlamünde. Die Larve von *Triogma* dürfte also eine weite Verbreitung haben, nur ist sie schwer zu finden.

Sammeln.

Zuerst machte ich mir die Mühe, die Tiere an Ort und Stelle einzeln zu sammeln, doch da war der Erfolg nur sehr gering, wie es ja nach dem Vorhergesagten erklärlich ist, — zumal wenn man bedenkt, daß sich auf dem immerhin nicht kleinen Moor — ich schätze es auf ca. 200 qm — durchaus nicht an allen Stellen die Larve findet, andererseits aber fast die ganze Wiese mit der Wirts-

pflanze bestanden ist. Da nun die Erfahrung lehrte, daß an der Stelle, wo sich eine *Triogma* fand, auch immer mehrere vorkamen, nahm ich aus dem Umkreise dieser Stelle Moos in einem Sack mit und breitete es im Institut nach einer besonderen Methode aus — diese Methode ist von F. GERBIG (l. c., p. 129—130) genauer angegeben. Herr Geheimrat MÜLLER wies mich dann noch darauf hin, daß es praktisch wäre, das Moos vor dem Ausbreiten tüchtig durchzuwaschen und das Waschwasser dann durch ein feinmaschiges Netz zu gießen. Der Inhalt des Netzes wurde dann, ohne vorher herausgenommen zu werden, durch Auswaschen mit fließendem Leitungswasser gereinigt und nach Tieren durchsucht. Auf diese Art bekam ich teilweise schon ohne die im Vergleich dazu langwierige Trockenmethode Material in die Hände. Besonders empfehlenswert ist dieses Auswaschen für winzige Tiere, die man dadurch aus der zusammenbackenden Erde gut herauskriegt, und die dann nicht verloren gehen. Jugendliche Larven sind nur durch Austrocknen zu erhalten.

Zucht.

Die Zucht der Tiere war relativ einfach, wenn man darauf sah, daß die Larven hin und wieder frisches Wasser und frisches Moos erhielten. Verabsäumte man allerdings diese Punkte, so starben die Larven weg. Eine wöchentliche Erneuerung von Wasser und Moos war bei den Tieren vollständig ausreichend, wie *Triogma* bei der Zucht überhaupt viel anspruchsloser ist als *Phalacrocera*, die mir zum größten Teil immer wieder und wieder eingingen, trotzdem ich z. B. das große Aquarium, in dem ich sie zog, unter dem Durchlüfter hatte und häufig für frisches Moos sorgte.

Zur Entwicklung braucht *Triogma* ein Jahr. Mehrere Generationen im Jahre hat *Triogma* nicht, ebensowenig auch *Phalacrocera*, die ich die ganze Zeit meiner Arbeit über mit beobachtete und immer wieder zum Vergleich heranzog. Mir sind die Angaben von MIALL u. SHELFORD, die mehrere Generationen annehmen, nicht sehr wahrscheinlich. Daß in der Tat nur eine Generation auftritt, betrachte ich für um so wahrscheinlicher, als meine Beobachtungen zu demselben Resultat führten, zu dem MÜGGENBURG bei *Cylindrotoma glabrata* und BENGTTSSON bei *Phalacrocera replicata* kamen. Die Zeit, in der die Mücke ausschlüpft, variiert in den einzelnen Jahren. Während im Jahre 1913—1914 erst Ende Mai die ersten Imagines ausschlüpften, hatte ich im Jahre 1919 bereits Ende April die erste Imago gezüchtet.

Beschreibung der Larve von *Triogma trisulcata*.

Die Larven von *Triogma* machen nach meinen Beobachtungen bis zur Verpuppung 4 Häutungen durch und zwar stimmen immer zwischen verschiedenen Häutungen liegende Formen soweit überein, daß ich sie als ein Stadium bezeichne. Auf diese Art kann ich bei der vorliegenden Larve von 3 Stadien sprechen, die sich untereinander durch verschiedene Merkmale unterscheiden.

Das erste Stadium hat nur eine Häutung. Die Larve ist weißlich und erinnert noch in keiner Weise an die Farbe ihrer Umgebung. Die kleinsten Larven, die ich fand, hatten eine Größe von 2,5 mm und ließen ihre Fortsätze nur undeutlich erkennen. Die an und für sich kleine Larve erscheint dadurch, daß ihr „Kopf“ wie die beiden letzten Segmente ventralwärts eingebogen sind, etwas gekrümmt. Die nach vorn zugespitzte Kieferkapsel ist in der Ruhe in das nächste Segment zurückgezogen und wird zum Gebrauche hervorgestoßen. Sehen wir uns die Larve genauer an, so fallen uns vor allen Dingen die eigenartigen Fortsätze auf, die Rücken, Seiten und Bauch der Larve tragen. 2 Reihen solcher Anhänge finden wir dorsal, je eine Reihe auf jeder Seite und wieder 2 Reihen auf der Ventralseite. Allen diesen Fortsätzen sieht man schon im 1. Stadium das Bestreben an, sich rückwärts zu richten. Am auffallendsten erscheinen uns die Dorsalfortsätze, die seitlich abgeflacht sind und mit ihrer Biegung nach rückwärts Geweihen gleichen. Wenn ich jetzt zur Verteilung der Anhänge auf die einzelnen Segmente komme, bemerke ich im voraus, daß ich die Segmente durchzähle und nicht von Thorakal- und Abdominalsegmenten spreche. Ich bezeichne also die Thorakalsegmente als 1—3, die Abdominalsegmente als 4—12. Von den Dorsalfortsätzen trägt das 1. Segment 2 einfache kleine Zapfen, die so nah aneinander gerückt und auch seitlich verschoben sind, daß sie nicht hinter, sondern nebeneinander zu stehen scheinen. Auf dem 2.—4. Segment finden wir je 2 Anhänge, von denen der 1. immer noch sehr klein ist und der 2. bereits einen allerdings nur schwer erkennbaren Nebenast trägt. Das 5.—10. Segment ist gleichmäßig mit Fortsätzen ausgerüstet. Wir finden auf jedem Segmente 3, von denen der 1. einfach dornförmig ist, während die beiden anderen je einen Ast tragen (Textfig. A). Auf dem 11. Segmente ist nur ein sehr schwach ausgebildeter Fortsatz zu erkennen, während wir am 12. Segment jederseits einen stark ausgebildeten, ventralwärts gerichteten Fortsatz haben, der

seitlich abgeflacht ist, an seiner Dorsalseite eine Chitinleiste trägt und an seiner Spitze eine Kralle hat. Diese beiden Fortsätze sind so verschieden von den übrigen Dorsalanhängen der Larve, daß sie noch besonders zu behandeln sind. Auf ihre Deutung komme ich noch beim 3. Stadium zurück.

Die lateralen Fortsätze bilden ein kontinuierliches gesägtes Band, das den Körper der Larve umzieht und ihn breiter erscheinen läßt. Sie haben einfache, dornförmige Gestalt und sind nie verzweigt (Textfig. B). Während das 1. Segment nur einen Fortsatz trägt,



Fig. A.

1. Stadium, dorsale Fortsätze.

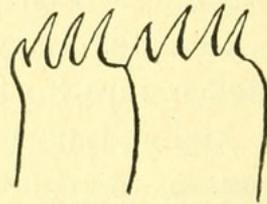


Fig. B.

1. Stadium. 2 Segmente mit lateralen Fortsätzen.

finden wir am 2. und 3. je 2, von denen der hinterste nur wenig ausgebildet ist. Das 4. Segment mit seinen 3 Anhängen leitet über zu den nächsten Segmenten, dem 5.—10., die außer den 3 Fortsätzen noch die Anlage zu einem 4. vor den 3 übrigen erkennen lassen. In der Mitte des 11. Segmentes finden wir wieder einen nur schwachen Fortsatz, während am hinteren Rande dieses Segmentes ein kräftiger entwickelter Fortsatz auftritt, der aber seine Spitze weniger nach rückwärts richtet und so einen oberflächlichen Beobachter in Versuchung führt, ihn den Dorsalfortsätzen zuzurechnen. Zwischen diesen Fortsätzen befindet sich eine Fläche, deren Ränder mit Härchen besetzt sind. Unter Wasser werden die Ränder fest aneinandergepreßt, so daß wir nicht eine Fläche, sondern einen Spalt sehen. Liegt die Larve in wasserfreiem Moose, so öffnet sich der Spalt, breitet sich aus und vor mir liegt ein Feld, auf dessen jeder Seite ein Stigma liegt, das aber beim 1. Stadium mit bloßem Auge noch schwer zu sehen ist, weswegen ich eine genaue Beschreibung dieses sogenannten „Stigmenfeldes“ (BENGTSSON) auf ein späteres Kapitel verschiebe.

Die ventralen Fortsätze sind in diesem Jugendstadium noch am wenigsten ausgebildet. Sie bilden durchweg kleine, konische Zapfen, deren Spitze etwas abgeplattet ist. Auf dem 1. Segment haben wir keinen Fortsatz, auf dem 2. und 3. je 2, auf dem 4. 3

und auf dem 5.—10. je 5, von denen immer die ersten beiden nur wenig deutlich hervortreten. Das 11. Segment ist wieder ohne solche Zapfen, ebenso auch das 12.

Zweites Stadium. Die Larve wächst nun schnell heran und erreicht im 2. Stadium eine Größe von 6—9 mm. Während dieses Stadiums häutet sich das Tier 2mal. Während die Ventralseite weißlich bleibt, tritt auf der Dorsalseite bereits eine Farbenänderung ein und zwar erhält das Tier eine eigenartige Zeichnung. Auf jedem Segment färbt sich nämlich an den dorsalen Fortsätzen das ganze Segment dunkler und diese dunkle Tönung wird schmaler und schmaler, bis sie mit ihrer Endspitze nahe den lateralen Fortsätzen an der hinteren Segmentgrenze endet. Dadurch entsteht auf jedem Segment ein rückwärts gerichteter Keil, der wie der Schatten der Fortsätze wirkt (Textfig. C). Die Anzahl der Fortsätze sämt-

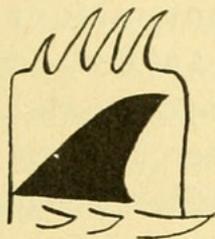


Fig. C.

2. Stadium, dunkler Keil auf der Dorsalseite.



Fig. D.

2. Stadium, dorsale Fortsätze.

licher Reihen, sowohl der dorsalen wie der lateralen und ventralen bleibt die gleiche, nur daß naturgemäß mit dem ganzen Tiere die Fortsätze an Größe zunehmen und also die kleinen, früher kaum erkennbaren Fortsätze des 1. Stadiums deutlicher hervortreten. Ein grundlegender Unterschied besteht aber zwischen dem 1. und 2. Stadium und das ist der, daß die 2. und 3. Dorsalfortsätze beim 2. Stadium 2 Äste tragen (Textfig. D) und nicht wie beim 1. nur einen.

Drittes Stadium. Die erwachsene Larve (Fig. 1) macht keine weitere Häutung durch. Sie beansprucht schon deshalb mehr Interesse, weil sie naturgemäß eher draußen gefunden wird als die früheren Stadien, wird sie doch bis zu 18 mm lang, und auch eine längere Lebensdauer hat. Hier ändert sich die Farbe vollkommen; nichts Weißliches bleibt zurück, die Zeichnungen auf dem Rücken, die beim 2. Stadium aufgetreten sind, fallen, je nachdem die Larve dunkler oder heller gefärbt ist, weniger oder mehr in die Augen. Als ganzes nimmt das Tier jetzt die Farbe seiner Umgebung an.

Wir haben augenscheinlich hier eine außerordentlich hoch ausgebildete Fähigkeit, diese Farbe nachzuahmen, denn achtet man beim Sammeln auf die Färbung des Tieres im Verhältnis zur Farbe der Moospflanze, an der man es findet, so kann man feststellen, daß sich an frischen, saftiggrünen Moosstengeln auch hellere grüne Larven aufhalten, während man aus dem dunklen vorjährigen Moose auch dunkler gefärbte Tiere hervorholen wird und ebenso Larven, die sich zwischen dem blätterarmen dunklen Stengelgeäst aufhalten, auch dunkelbraun gefärbt sind. Vielleicht handelt es sich um eine photographische Wirkung, doch war ich leider nicht in der Lage, in dieser Richtung Versuche anzustellen.

Diese Farbenanpassung ist ein sofort in die Augen springendes Merkmal der ausgewachsenen Larve gegenüber den beiden vorhergehenden Stadien. Ferner finden sich Unterschiede im Bau der Fortsätze und hier hauptsächlich bei den Dorsalfortsätzen. Durchweg sind die Fortsätze größer geworden. Auf dem 1. Segment finden wir wieder die 2 Fortsätze eng nebeneinander gerückt, so daß sie zusammen mit den 2 der Parallelreihe in der Tat ein winziges Krönchen — wie es DE ROSSI nennt — zu bilden scheinen. Das 2.—4. Segment trägt je 2 Fortsätze, die je 2 Äste haben. Demnach fehlen ihnen von den 4 Fortsätzen, die wir auf dem 6.—10. Segment finden und die wir als die typische Zahl betrachten, der 1. und 2. Fortsatz. Auf dem 5. Segment haben wir die 3 hintersten Anhänge, während auf dem 6.—10. Segment noch die Rudimente der 1. Anhänge hinzukommen. Der 2. Fortsatz hat die Gestalt eines Dornes, der 3. und 4., also die, die ich bei dem 1. und 2. Stadium 2. und 3. nannte, tragen in der bereits beschriebenen Anordnung je 3 Äste (Textfig. E), also nicht nur einen, wie im 1. Stadium. Auf dem 11. Segment ist ein deutlicher Fortsatz vorhanden, und auf dem 12. Segment die stark ausgebildeten Zapfen mit ihren Krallen.



Fig. E.

3. Stadium. Dorsale Fortsätze.

Die lateralen Fortsätze des 3. Stadiums stimmen mit denen der früheren Stadien überein, nur daß auf dem 5.—10. Segment die früher kaum sichtbaren 1. Anhänge vollkommen ausgebildet sind und in ihrer Länge die Hälfte der übrigen 3 erreichen.

Bei den ventralen Anhängen haben wir vom 1. bis zum 10. Segment dieselbe Anordnung wie im 1. und 2. Stadium; hinzukommen hier nur auf dem 11. und 12. Segment je ein kleiner Zapfen.

Am interessantesten von all diesen Anhängen erscheinen mir beim Betrachten der Larve die 4 zu sein, die um das ausgebreitete Stigmenfeld herumstehen. Von diesen 4 Fortsätzen gebraucht die Larve die beiden des 12. Segments ebenso wie auch ihre Kiefer zur Fortbewegung, wie man sich leicht überzeugen kann. Denn nimmt man sie aus dem Moose heraus, so wird man in den meisten Fällen den betreffenden Moosstengel, an dem sie sitzen, mit abreißen müssen, da sie sich mit ihren Kiefern, die sie einziehen und herausstoßen können, fest in den Stamm verbissen haben. Beobachtet man im Zuchtgefäß die Art ihrer Bewegung, so sieht man, daß sie sich dadurch vorwärtsbewegen, daß sie sich entweder mit den Kiefern festhalten und mit dem Abdomen einen Stützpunkt suchen oder aber mit den beiden Fortsätzen am letzten Segment einen Stengel zwischen die Strahlen und das Abdomen klemmen und nun mit dem Vorderteil auf die Suche nach einem Punkte zum Festhalten gehen. An und für sich wird man allerdings die Larve überhaupt wenig in Bewegung sehen — befindet sie sich an der richtigen Stelle, so erscheint sie ebenso unbeweglich wie das Moos, an dem sie sich aufhält. Am leichtesten zwingt man sie zur Bewegung, wenn man in das Zuchtgefäß loses Moos stellt, nur den unteren Teil des Gefäßes mit Wasser anfüllt, während man das Moos, auf das man die Larve legt, trocken läßt. Sie wird sich dann bald bemühen, in das Wasser zu gelangen und einem Gelegenheit zur Beobachtung der Bewegung geben. Bei dieser Art der Fortbewegung bedient sich die Larve überhaupt nicht ihrer übrigen Fortsätze. Legt man sie platt auf den Tisch, so schiebt sie sich auf ihren ventralen Fortsätzen vorwärts. ZELLER schreibt über diese ventralen Anhänge bei *Limnobia distinctissima* (= *Cylindrotoma distinctissima*) (l. c., p. 808): „Es ist nicht zweifelhaft, daß auch die Warzen durch Einstülpen der Spitzen und hierdurch bewirkte Luftänderung zum Ansaugen brauchbar sind.“ Weder durch direkte Beobachtung noch anatomisch konnte ich ZELLER's Angaben für *Triogma* bestätigen, halte sie auch für *Cylindrotoma* für unwahrscheinlich. Ich glaube also, daß die Annahme ZELLER's unrichtig ist.

Vergleich

mit der Larve von *Phalacrocera* und *Cylindrotoma*.

Wie bei *Triogma* haben wir bei *Phalacrocera* und *Cylindrotoma* 6 Reihen von Fortsätzen, zu denen bei *Phalacrocera* auf dem 4. bis

10. Segment noch je ein ventraler medianer kleiner dornartiger Fortsatz hinzukommt, der augenscheinlich der Fixierung dient. Über die Zahl der Fortsätze bei den verschiedenen Arten gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Segm.	dorsal			lateral			ventral		
	<i>Triog.</i>	<i>Cyl.</i>	<i>Phal.</i>	<i>Triog.</i>	<i>Cyl.</i>	<i>Phal.</i>	<i>Triog.</i>	<i>Cyl.</i>	<i>Phalac.</i>
1.	2	2	1	1	1	1	0	0	1
2.	2	2	2	2	2	2	2	2	1
3.	2	2	2	2	2	2	2	2	1
4.	2	2	2	3	3	2	3	2	3
5.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
6.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
7.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
8.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
9.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
10.	3	4	2	4	3	3	5	5	4
11.	1	0	0	2	2	1	1	0	0
12.	0	0	0	1	1	1	1	1	0

Die Angaben bezüglich *Cylindrotoma* beziehe ich nur auf die Art *glabrata*.

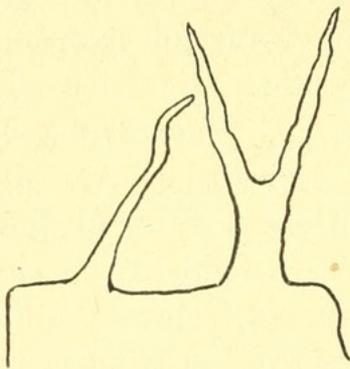


Fig. F.

Phalacrocera replicata.
Dorsale Fortsätze.

Phalacrocera. Die Anhänge von *Phalacrocera* sind fadenförmig und erreichen die 4–5fache Länge derjenigen von *Triogma*. Bei der ausgewachsenen Larve erreichen sie eine Länge bis zu 0,8 cm, also $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge des Tieres, so daß dadurch *Phalacrocera* einen ganz anderen Habitus erhält als *Triogma*. Ferner sind die 2 Dorsalfortsätze des 2. und 3. Segments nicht verzweigt, von den 2 des 4.–10. Segments bleiben bei *Phalacrocera* der 1. unverzweigt, während sich immer der 2. nahe dem untersten Drittel seiner Gesamtlänge gabelartig teilt (Textfig. F). Merkwürdig sind bei *Phalacrocera* auch noch die 2 lateralen Fortsätze des 2. und 3. Segments, die nicht hintereinander wie bei *Triogma*, sondern untereinander stehen.

Zum genauen Studium der Larve von *Phalacrocera replicata* verweise ich auf BENGTTSSON, MIALL u. SHELFORD.

Cylindrotoma. Ganz anders verhält es sich mit *Cylindrotoma*. Die Unterschiede zwischen *Triogma* und *Cylindrotoma* sind so gering,

daß hier die Möglichkeit einer Verwechslung nahe liegt. Bevor ich meinen Vergleich beginne, will ich noch erwähnen, daß wir von *Cylindrotoma* 2 Arten kennen, nämlich *Cylindrotoma distinctissima* und *Cylindrotoma glabrata*. Ein großer Unterschied zwischen *Triogma* und *Cylindrotoma* liegt in ihrem Vorkommen. Denn während *Triogma*, wie ich bereits erwähnt habe, nur Moose bewohnt, die im Wasser stehen, findet MÜGGENBURG *Cylindrotoma glabrata* in den Waldungen der Umgebung von Berlin in dem lockeren Rasen, den „an grasigen, feuchten Plätzen das Laubmoos *Hylocornium* (*Hypnum*) *squarrosum* BRAUN u. SCHIMPER bildet und die von ZELLER beschriebene *Cylindrotoma distinctissima* kommt sogar an Blütenpflanzen wie *Viola*, *Stellaria nemorum* und *Anemone nemorosa* vor. Zum näheren Vergleich ziehe ich hier *Cylindrotoma glabrata* heran. Leider kann ich diese Unterschiede nicht aus eigener Anschauung angeben, da ich in der Umgebung von Greifswald *Cylindrotoma*-Larven nicht fand. Ich bin da also gezwungen, die allerdings sehr ausführliche Arbeit von MÜGGENBURG zum Vergleich heranzuziehen.

Betrachtet man sich die Bilder MÜGGENBURG's auf tab. 5, so fällt einem an dem Habitusbild fig. 1 sofort die Art der Ausbildung des 12. Segmentes — MÜGGENBURG nennt es das 9, — auf. Wäre die Larve im Bilde nicht grün gefärbt, so könnte man an ein Jugendstadium der *Triogma* denken; aber nach der Erklärung der Abbildung handelt es sich hier um eine erwachsene Larve. Bei *Triogma* findet sich diese deutlich sichtbare Ausbildung infolge der starken Krümmung ventralwärts nur bei dem 1. und 2. Stadium, während beim 3., dem ältesten Stadium, der ganze Körper mehr gleichmäßig gestreckt bleibt, und das 12. Segment nicht mehr so stark hervortritt (Textfig. G u. H).

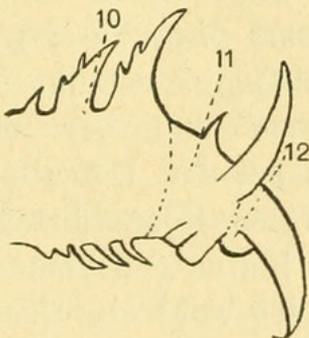


Fig. G.

2. Stadium. Hinterende von der Seite.
10, 11, 12 10., 11., 12. Segment.

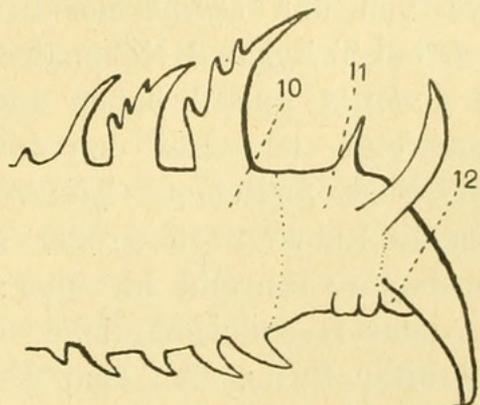


Fig. H.

3. Stadium. Hinterende von der Seite.
10, 11, 12 10., 11., 12. Segment.

Da MÜGGENBURG in seiner Beschreibung der *Cylindrotoma glabrata* immer die „erwachsene Larve“, also das 3. Stadium berücksichtigt, will ich mich auf dieses beim Vergleich beschränken und zwar im speziellen auf die Anhänge, da diese ja eine Handhabe zur Unterscheidung zwischen *Triogma* und *Cylindrotoma glabrata* bieten. Wie an der Larve von *Cylindrotoma* haben wir auch an der von *Triogma* je 2 Reihen dorsale und ventrale Fortsätze und jederseits eine laterale Reihe. Wie ich schon angab, ist man bei den Dorsalfortsätzen geneigt, nur von 3 Paar solcher Fortsätze pro Segment zu reden; erst bei genauerer Betrachtung findet man auch die Rudimente des 1. Fortsatzes, der es im günstigsten Falle nur zu einer Länge von 0,12 mm bringt, an dem 5. Segment aber noch gar nicht zur Entwicklung kommt. Da MÜGGENBURG aber die durchschnittliche Länge des 1. Paares auf 0,3 mm angibt, dürfte hierin schon ein großer Unterschied zwischen den beiden Larven liegen. Der 2. Dorsalfortsatz ist bei *Triogma* 0,7 mm lang, bei *Cylindrotoma glabrata* nur 0,48 mm, der 3. hat eine durchschnittliche Länge von 1 mm (*Cylindrotoma glabrata* 0,7 mm) und der 4. eine solche von 1,2 mm, wie sie auch von MÜGGENBURG für *Cylindrotoma glabrata* angegeben wird.

Als typisches Merkmal zur Unterscheidung der Larven von *Cylindrotoma glabrata* und *Cylindrotoma distinctissima* gibt MÜGGENBURG an, daß der 3. u. 4. Dorsalfortsatz bei *Cylindrotoma glabrata* je 2 Nebenzweige trägt, während er bei *Cylindrotoma distinctissima* auch bei der erwachsenen Larve einfach bleibt. Wenn also diese Fortsätze schon benutzt sind, um Unterschiede zwischen 2 Arten festzustellen, dann gebe ich als Unterscheidungsmerkmal der *Triogma*-Larve von der *Cylindrotoma* an, daß wir an den 3. und 4. Fortsätzen bei *Triogma* 3 Nebenzweige finden, während wir bei *Cylindrotoma glabrata* nur 2 haben und *Cylindrotoma distinctissima* gänzlich unverzweigt ist. Bei den lateralen Anhängen scheint mir der Unterschied zwischen *Cylindrotoma glabrata* und der mir vorliegenden Larve noch größer zu sein als bei den Dorsalfortsätzen. MÜGGENBURG schreibt hierüber: „Die lateralen Körperforsätze sind zahn- oder rosendornähnliche, etwas nach hinten gebogene Anhänge mit breiter Basis. An dem 2.—5. (dieses ist wohl ein Druckfehler, es soll wohl 2.—7. heißen, der Verf.) Abdominalsegmente gewahren wir jederseits je drei solcher Anhänge mit einem kleinen Rudiment zu einem vierten vor dem ersten Fortsatze.“ Die Beschreibung der Art der Fortsätze stimmt durchaus mit denen der *Triogma*-Larve

überein; jedoch ist der 1. Fortsatz bei *Triogma* größer, so daß man von einem Rudimente nicht reden kann; er hat eine Länge von 0,4 mm, während die 3 folgenden eine solche von durchschnittlich 0,75 mm besitzen — bei *Cylindrotoma* nur 0,48 mm — der 1. Fortsatz ist also über $\frac{1}{2}$ so groß wie die 3 letzten und durchaus nicht rückgebildet. Man könnte ja nun behaupten, daß schließlich die Ansichten über „rückgebildet“ und „nicht rückgebildet“ rein subjektiv sind, und in Wahrheit gar nicht diese Unterschiede bestehen. Dagegen möchte ich aber neben den bereits angeführten objektiven Zahlenwerten hervorheben, daß ja ein Vergleich dadurch vorhanden ist, daß MÜGGENBURG den 1. Fortsatz der Dorsalreihen als vollwertig zählt und seine Länge nur mit 0,3 mm angibt. Diese durchschnittliche Länge wird also bei dem 1. Anhang der Lateralreihen der *Triogma*-Larve überschritten. Es ist daher nicht anzunehmen, daß es sich hier nur um verschiedene Anschauungen handelt.

Wir haben also in der Tat bei *Triogma* 4 Fortsätze, während bei *Cylindrotoma glabrata* nur 3 vorhanden sind. Das 11. Segment hat einen Fortsatz in der Mitte, der aber wieder nicht rudimentär ist, wie es von *Cylindrotoma* behauptet wird. Über den 2. Fortsatz des 11. Segments schreibt MÜGGENBURG: „Dieses letzte Paar lateraler Anhänge ist schon bei den jungen Larven so stark dem Rücken genähert, daß man im Zweifel sein kann, ob man es nicht für ein viertes Paar der dorsalen Fortsätze ansprechen kann.“ Nun für *Triogma* kann dieser Zweifel nicht aufkommen. Allerdings ist die zur Mediane hin liegende Ansatzstelle dieses Fortsatzes stark dorsalwärts verschoben. Das kann doch aber kaum als Grund gelten, diesen Anhang eventuell als 4. Dorsalanhang zu rechnen, ganz abgesehen davon, daß seine Gestalt zu der typisch breitgedrückten Form dieser Anhänge gar nicht paßt und ihm ja auch die Verzweigungen fehlen. Dann aber liegt die tiefer gelegene Ansatzstelle so genau in der Reihe der lateralen Fortsätze, daß man gar nicht umhin kann, diese beiden Anhänge der lateralen Reihe zuzurechnen. Am 12. Segment konnte ich außer den beiden großen Anhängen Fortsätze nicht finden, während MÜGGENBURG bei der *Cylindrotoma*-Larve „ein Paar kleine Rudimente von lateralen Anhängen hinter den bekrallten Zapfen, mit denen die Larve sich fixiert“ wahrnimmt.

MÜGGENBURG gibt die Länge der ventralen Fortsätze für *Cylindrotoma glabrata* zwischen 0,096 mm und 0,480 mm an. Bei *Triogma* habe ich die kleinsten stets bedeutend größer gefunden,

nämlich mindestens 0,3 mm. Diese Länge haben auf den Segmenten, die 5 Fortsätze haben, die ersten 3, während dann der 4. 0,45 mm und der 5. 0,5 mm lang ist. Weiter gebe ich an, daß ich auch bei *Triogma* 3 Fortsätze am 4. Segment fand, an dem *Cylindrotoma glabrata* nur 2 hat. Das 11. Segment trägt bei *Triogma* einen deutlich erkennbaren Fortsatz, wo MÜGGENBURG wieder nur von schwachen Rudimenten spricht.

Beschreibung der Puppe von *Triogma trisulcata*.¹⁾

Will die Larve sich verpuppen, so kommt sie an die Wasseroberfläche. Die Verpuppung geht so vor sich, daß die Larvenhaut dorsal bis zum 4. Segment aufgerissen wird und sich die Puppe langsam durch diesen Schlitz herausschiebt, mit dem Thorax zuerst. Kurz nach der Verpuppung ist die Puppe so durchsichtig, daß sie sich gut zu mikroskopischen Beobachtungen am lebenden Tiere eignet. Leider macht diese Durchsichtigkeit aber sehr bald einer dunkleren Färbung Platz, die dann nichts mehr erkennen läßt. Am undurchsichtigsten sind die Atemhörner, die Anlagen der Flügel und Beine und am Abdomen die 3 Paar Anhänge des Hinterendes. Nimmt man eine Puppe von *Triogma* in die Hand, so fallen einem an dem Tiere sofort die beiden Hörner am Vorderende und die am Hinterende auf. Beim Vorderende handelt es sich um die Stigmen, am Hinterende um die auch bei der Puppe stark dorsalwärts gerichteten lateralen Anhänge des 11. Segments. Die übrigen Fortsätze sind auch noch hier vorhanden, jedoch teilweise rückgebildet. Rudimente des 1. Dorsalfortsatzes auf dem 5.—10. Segment sind überhaupt nicht mehr vorhanden. Die beiden letzten dieser Segmente tragen aber noch die für *Triogma* charakteristischen 3 Äste.

Von den ventralen Reihen vermissen wir bei der Puppe die 3 ersten Paare, die von den Flügelscheiden verdeckt sind, und auch von den lateralen Reihen fehlt auf dem 5.—10. Segment das 1. Dadurch, daß die übrigen 3 am Grunde verwachsen sind, entsteht an jedem Segment ein breiter gesägter Saum, der dann durch das Fehlen des 1. Fortsatzes eingekerbt erscheint und so die einzelnen Segmente deutlich hervortreten läßt.

Die Puppen findet man draußen an Moospflanzen, die im klaren Wasser stehen, und im Zuchtgefäß kann man feststellen, daß sie

1) Wegen Abbildung der Puppe verweise ich auf die sehr ähnliche von *Cylindrotoma* bei MÜGGENBURG, l. c., tab. 5.

nicht aus dem Wasser herauskommen, sondern nur mit ihren Atemhörnern an der Oberfläche hängen. Die Puppe selbst ist in den wenigen Tagen ihres Daseins unbeweglich. Sie vermag nicht wie die *Phalacrocera*-Puppe (vgl. unten) sich von der Umgebung zu lösen und aktiv beim Steigen des Wassers die Oberfläche wieder zu erreichen. Im allgemeinen steigt sie infolge ihres geringeren spezifischen Gewichts passiv an die Oberfläche. Bleibt sie dauernd unter Wasser, so geht sie zugrunde. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago, was ungefähr 8—10 Tage nach der Verpuppung stattfindet, wird die Puppe beweglicher. In diesem Stadium begibt sie sich in trockenere, also höher gelegene Moosschichten. Das „Heraufkriechen“ geschieht durch ein vollkommenes seitliches Rollen des Körpers, das dadurch zustande kommt, daß das Abdomen große Kreise schlägt und dabei die ganze Puppe seitwärts rollt. Dann zersprengt die Imago ihre Hülle durch einen Riß wie bei der Verpuppung die Larvenhaut, nur daß hier auch die ventrale Seite einreißt, und das geschlechtsreife Tier schlüpft aus.

Vergleich mit der Puppe von *Phalacrocera replicata* und *Cylindrotoma glabrata*.

Auch die Puppen von *Triogma* und *Phalacrocera* sind leicht zu unterscheiden. Bei der Puppe von *Triogma* bleiben, wie wir bereits gesehen haben, die einzelnen Reihen Fortsätze erhalten, die Puppe von *Phalacrocera* entbehrt der Anhänge bis auf das 1. Segment, auf dessen dorsaler Seite sich die Atemhörner erheben, das 9. Segment, an dessen hinterem Rande an der Stelle, wo wir bei der Larve das letzte Paar der Dorsalfortsätze finden, 2 starke Fortsätze entspringen und sich nach hinten überlegen. Auf den Seiten finden wir außerdem noch die lateralen, dorsalwärts gerichteten Fortsätze des 11. Segmentes, die wegen der schon vorher genannten Gründe bei der Betrachtung allerdings nicht als laterale Fortsätze wirken, sondern als dorsale. Sie wirken zusammen mit denen des 9. Segmentes als Zange, mit der sich das Tier in der Nähe der Oberfläche fixiert. Steigt das Wasser, so läßt sich die Puppe los und strebt nach der Oberfläche, um sich dort in ähnlicher Weise zu fixieren. Sie besitzt also eine vollkommene Anpassung an den Aufenthalt nahe der Oberfläche. Für *Triogma* dürfte allerdings ein Steigen des Wassers nur selten in Frage kommen, leichter für *Phalacrocera*. Die Ventralseite ist auf ihrem 10. Segment durch 2 starke Dornen ausgezeichnet.

Alle diese Anhänge, also 3 Paar, haben keinerlei Ähnlichkeit mit den geschmeidigen Fortsätzen der Larve. Sie gleichen vielmehr Fortsätzen, wie wir sie von *Triogma* her kennen, geben aber in ihrer Gesamtheit der sonst platten *Phalacrocera*-Puppe, der sie zur Fixierung und Bewegung dienen, ihr charakteristisches Aussehen, das sie auf den ersten Blick von der *Triogma*-Larve unterscheiden läßt.

Die Unterschiede zwischen den Puppen von *Triogma* und *Cylindrotoma glabrata* sind sehr gering, da, wie gesagt, die ersten lateralen Fortsätze bei der Puppe von *Triogma* nicht zur Ausbildung gelangen. Als einzige Verschiedenheit sind nur die Verzweigungen an den Dorsalfortsätzen zu nennen. Während bei der Puppe von *Cylindrotoma* die Fortsätze 4. Größe oft nur einen Nebenast tragen, finden wir bei *Triogma* jedesmal die 3 typischen Verzweigungen am 3. und 4. Anhang wieder.

Auch in der Zeit des Ausschlüpfens ergeben sich Verschiedenheiten. Wie ich bereits mitteilte, erhielt ich die ersten Imagines von *Triogma* in der Zeit von Ende April bis Ende Mai. Aber selbst der späteste hiesige Termin würde erheblich von den Angaben MÜGGENBURG'S bezüglich *Cylindrotoma glabrata* abweichen, der in der Umgebung von Berlin erst im Juli und August Imagines fand und ebenso auch von der Beobachtung F. BOIES', dessen *Limnobia distinctissima* (= *Cylindrotoma distinctissima*) erst Mitte September ausschlüpft, also zu einer Zeit, wo man hier bereits das 2. bzw. 3. Stadium der neuen Generation vorfindet.

Morphologie der Anhänge.

Betrachte ich bezüglich der Körperfortsätze die ganze Ordnung der Dipteren, so sehe ich, daß wir bei Arten verschiedener Familien in Reihen geordnete Fortsätze haben; z. B. bei den Bibioniden wie auch bei *Homalomya* und nächst Verwandten. Ob eine Homologisierung dieser Fortsätze berechtigt ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen; doch halte ich es für wahrscheinlich, daß bereits bei der Larve der Stammform aller Dipteren oder eines Astes Fortsätze vorhanden waren, daß die Fortsätze untereinander homolog sind. Bei der Mehrzahl der Formen sind sie verschwunden. Wegen weiterer Reste vgl. unten.

Wie ich schon schrieb, finden wir um das ausgebreitete Stigmenfeld 4 Anhänge, die dem Hinterende das Aussehen eines Sternes verleihen (Textfig. J, K). Die Deutung der 2 Fortsätze, zwischen denen der Spalt liegt habe ich bereits ausgesprochen, und es unter-

liegt nach ihrer ganzen Anordnung keinem Zweifel, daß sie zu den Lateralfortsätzen des 11. Segmentes gehören. Nicht so klar ist die Stellung der 2 bekrallten Anhänge, die ich zum 12. Segment zähle. MÜGGENBURG schreibt hierüber (l. c., p. 181): „Zu einer bestimmten Deutung des morphologischen Wertes dieser Zapfen gelangt man, wenn man ihre weitere Entwicklung an der Puppe und Imago verfolgt. Ich konnte beobachten, wie die Zapfen schließlich in die Bildung der männlichen Genitalzange, bezüglich des weiblichen Lege-

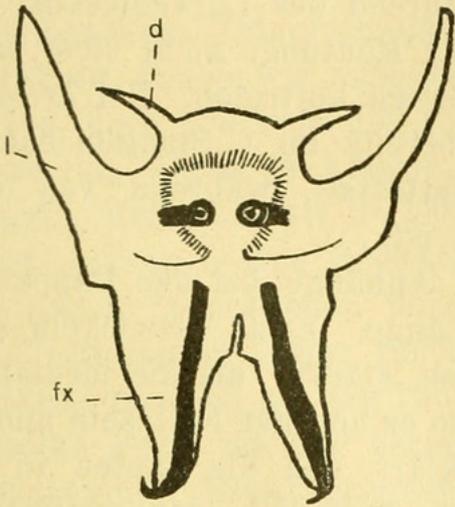


Fig. J. 3. Stadium, offenes Stigmenfeld. *d* dorsale Fortsätze (11. Segment), *l* laterale Fortsätze (11. Segment), *fx* Fixierapparat (12. Segment).

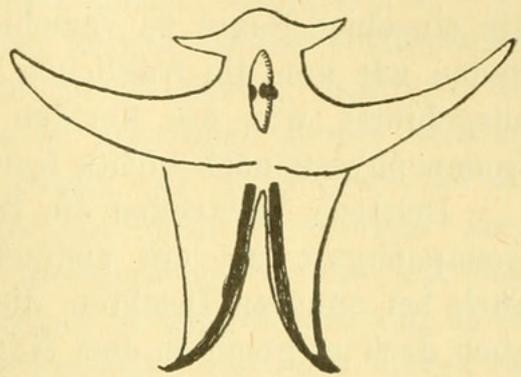


Fig. K. 3. Stadium, geschlossenes Stigmenfeld.

apparates eingehen. Ihre Bildung und Anordnung an der Puppe (Textfig. M, N *gon. 1. 9*) zeigt, daß sie speziell den lateralen Gonapophysen des 9. Abdominalsegmentes bei anderen Insecten homolog sind.“ Dieser Deutung kann ich mich ebensowenig anschließen wie der BENGTON'S, der sie den Nachschiebern der Schmetterlingsraupen vergleicht, die nach der Ansicht von HAASE und anderen Autoren dem 10. Abdominalsegmente (= hier dem nicht vorhandenen 13. Segmente) zuzusprechen sind.

Nach MÜGGENBURG haben wir es mit Gonapophysen zu tun, die den lateralen Gonapophysen des 9. Abdominalsegmentes (hier als 12. bezeichneten) der übrigen Insecten homolog sind. Ich möchte auf verschiedenes hinweisen, das dieser Deutung widerspricht. Zum ersten ist es die Lage dieser beiden Anhänge. Gonapophysen liegen bei allen Insecten ventral und auch die sogenannten lateralen Gonapophysen haben ihren Namen nicht etwa daher, daß sie lateral liegen, sondern nur im Gegensatz zu den medianen Gonapophysen desselben Segmentes, die in der Mediane zusammenstoßen. An diese

medianen stoßen aber direkt die lateralen an, und sie erreichen überhaupt nicht die laterale Seite des Tieres. Betrachte ich nun daraufhin die Larve und Puppe, so kann ich bei *Triogma* im Zweifel sein, ob ich sie als lateral oder dorsal bezeichnen soll, während der Gedanke an ein ventrales Entspringen vollkommen ausgeschlossen ist.

Komme ich dann zum Auftreten der Gonapophysen, so finde ich wohl, daß dieses bei den einzelnen Insekten in verschiedenen Stadien geschieht, so nach HEYMONS bei Locustiden bereits beim Embryo, bei *Periplaneta* und bei *Gryllus* erst während des Larvenlebens, bei *Gryllus* z. B. erst nach der 2. (oder 3.) Häutung, nicht aber, daß die einzelnen Paare zu verschiedenen Zeiten auftreten. Bei *Triogma* finden wir nun die fraglichen Zapfen bereits im 1. Stadium ebenso ausgebildet wie die übrigen Körperfortsätze, während von den Gonapophysen noch nichts festzustellen ist.

Drittens übertreffen die fraglichen Anhänge bei der Puppe die Gonapophysen um ein vielfaches an Länge. Zwar entwickeln sich auch bei anderen Insekten die lateralen stärker als die medianen, aber doch nirgends in dem Maße, in dem es hier der Fall sein müßte.

Wenn schließlich MÜGGENBURG erklärt, daß die Zapfen in die Bildung der männlichen Genitalzange, bezüglich des weiblichen Legeapparates eingehen, so kann ich nur feststellen, daß dies bei *Triogma* nicht der Fall ist. Fasse ich alle diese Gründe zusammen, so kommt für mich die Deutung der Zapfen des 12. Segmentes als Gonapophysen nicht in Frage, sondern bestärkt mich nur in der Ansicht, die ich jetzt klarlegen will.

Meiner Meinung nach haben wir es hier mit Gebilden zu tun die den Fortsätzen am übrigen Körper homolog sind und zwar dürften sie der lateralen Reihe angehören. Doch kann man über ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Reihe im Zweifel sein. An allen vorhergehenden Segmenten (1—11) haben wir in regelmäßiger Wiederholung Fortsätze. Da ist von vornherein anzunehmen, daß auch das 12. Segment Fortsätze trägt, und wenn wir an 12 Fortsätze finden, so ist die nächstliegende Deutung, daß diese Fortsätze denen der vorhergehenden Segmente homolog sind. Ihre geringe Zahl und abweichende Form erklärt sich ungezwungen aus der geringen Größe des Segmentes und der Funktion, die diese Fortsätze als Fixierapparat angenommen haben.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit meiner Ansichten scheint mir auch in der Angabe MÜGGENBURG's zu liegen, daß er bei *Cylindrotoma glabrata* ein Paar Rudimente von lateralen Anhängen hinter

den bekrallten Zapfen, mit denen die Larve sich fixiert, wahrnimmt. Ich könnte diese bei *Triogma* nicht feststellen, glaube aber, daß wir in dem Falle, wo wir dicht dahinter noch typische Fortsätze finden, gar keinen Grund haben, diesen Fixierapparat morphologisch anders zu deuten als eben auch als modifizierte Körperfortsätze.

Zur weiteren Begründung meiner Ansicht will ich noch kurz auf die Bibioniden eingehen. Ausführlicher hier zu werden, verbietet der Rahmen dieser Arbeit. Ein genauerer Vergleich muß eingehenderen Untersuchungen vorbehalten werden. Wie ich bereits erwähnte, finden wir auch bei Bibioniden mehrere Reihen von Fortsätzen, doch übertrifft die Anzahl dieser Reihen die der vorliegenden Tiere, am nächsten kommt *Penthetria* mit 8 Reihen, während die meisten Vertreter 10 Reihen aufweisen; allerdings finden wir bei einer Art auch eine Reduktion der Anzahl der Reihen, so daß bei ihr nur 2 Dorsalreihen und je 1 laterale Reihe feststellbar sind. Die Hauptsache bilden für mich die Anhänge des 11. und 12. Segmentes. Sie sind bei den Bibioniden genau so ausgebildet und haben dieselbe Form wie die übrigen Körperanhänge, nur daß sie etwas größer sind. Eine besondere morphologische Deutung kommt also hier überhaupt nicht in Frage. Während wir nun noch bei *Penthetria* sämtliche Fortsätze gleich groß ausgebildet finden, können wir bei anderen Arten — es lagen mir 6 Arten zum Vergleich vor — ein Schwinden der Körperfortsätze feststellen. Immer aber waren die Fortsätze des 11. und 12. Segmentes, zwischen denen das letzte Paar Stigmen liegt, stark ausgebildet und hatten ihre ursprüngliche dornartige Gestalt behalten, so daß in diesem Falle erwiesen ist, daß wir es auch bei dem 12. Segment mit ursprünglichen Körperanhängen zu tun haben, die homolog denen der vorhergehenden Segmente sind. Für die Gattung *Bibio* steht also die Deutung der Anhänge des 12. Segmentes außer Frage. Betrachte ich diese Entwicklung bei *Bibio* und nehme außerdem meine Untersuchungen an *Triogma* hinzu, so scheint mir die Deutung des Fixierapparates als modifizierte Körperanhänge einwandfrei erwiesen zu sein.

Die 4 Strahlen, die das Stigmenfeld umgeben, finden wir in der Familie der *Cylindrotomina* nicht nur bei *Triogma* und *Cylindrotoma*, sondern auch bei *Phalacrocera* (Textfig. L). Sehen wir uns daraufhin die Larven der übrigen Limnobiiden an, so finden wir bei zahlreichen Formen den typischen Stern wieder, während die übrigen Segmente anhanglos sind. Es wären also bei diesen Vertretern die Fortsätze der übrigen Segmente rückgebildet und als Reste erhalten nur die

beiden Fortsätze des 11. Segmentes und die des 12., die sich durch ihre starke Inanspruchnahme infolge der Lebensweise des Tieres auch stärker ausgebildet haben. Der Stern der Limnobiiden ist also meiner Auffassung nach homolog dem, den ich bei *Triogma*

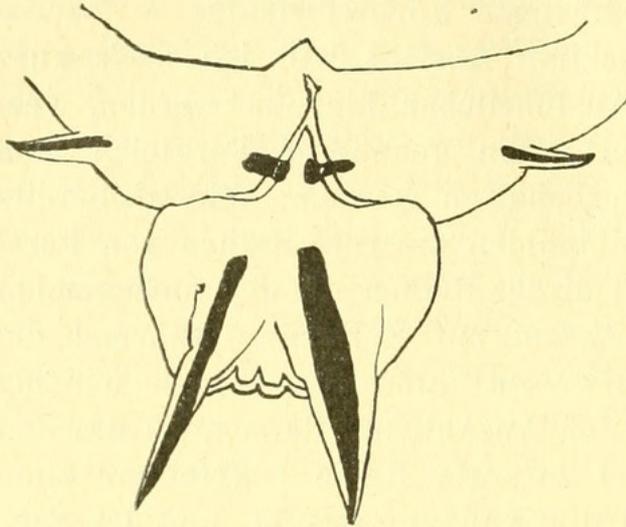


Fig. L. *Phalacrocera replicata*,
geschlossenes Stigmenfeld.

genauer untersucht habe. Die Anzahl der Strahlen ist allerdings nicht immer dieselbe. Entweder haben wir auch 4 Strahlen wie bei *Limnophila discicollis* (vgl. GERBIG l. c., p. 163) oder aber die Strahlen haben sich teilweise rückgebildet und wir haben nur noch 2 wie bei *Limnophila fuscipennis* (vgl. GERBIG l. c., p. 165) und *Pedicia*; andererseits ist aber auch eine Vermehrung eingetreten, so daß bei *Gnophomya*

pilipes (vgl. GERBIG l. c., p. 162) und *Poecilostola punctata* (vgl. GERBIG l. c., p. 159) 5 Strahlen das Stigmenfeld umstehen oder gar 6 bei den verschiedenen Arten der Gattung *Tipula*: *varipennis*, *paludosa*, *gigantea*, *lateralis*, *hortensie* (vgl. GERBIG l. c., p. 133, 137, 152, 154). Ähnliche Gebilde in der Umgebung des Stigmas finden wir bei Dipterenlarven sehr verbreitet. Inwieweit die hier beschriebenen von *Triogma* jenen homolog sind, muß der Gegenstand besonderer Untersuchungen sein.

Respirationsorgane.

a) Stigma.

Die Larve von *Triogma* ist metapneustisch. Wir finden an ihr nur noch ein leicht sichtbares Stigmenpaar am Hinterende und zwar auf dem 11. Segment. Bei Beschreibung der Larve habe ich bereits erwähnt, daß zwischen den lateralen Anhängen des 11. Segmentes sich eine Platte befindet, die vollkommen in den Körper hineingezogen werden kann und dann als Spalt erscheint, ebenso aber auch ausgebreitet wird und uns dann ein breites herzförmiges Feld zeigt, auf dessen jeder Hälfte ein Stigma sich befindet. Die Ränder dieses Feldes sind mit Härchen besetzt, so daß beim Einziehen ein vollkommener Abschluß ermöglicht wird. Das Schließen des Feldes

geschieht durch 2 Paar Retractoren. Diese Muskeln sitzen an dem am meisten ventralwärts gelegenen, also hintersten Ende des Feldes an und ziehen dieses nach vorn und ventral. Dadurch tritt eine Verkürzung des ganzen 11. Segmentes ein und die erst breit offen liegenden Stigmenflächen werden gegeneinander gepreßt. Jedes Paar der Muskeln heftet sich nebeneinander auf dem Stigmenfelde an, trennt sich aber bald, und jeder Muskel inseriert einzeln an dem Integument.

Über die Stigmen der verwandten Arten *Phalacrocera* und *Cylindrotoma* sind die Ansichten der Autoren getrennt. BENGTTSSON hält die Stigmen für geschlossen. MIALL u. SHELFORD beschrieben (l. c., p. 355) folgendermaßen: There is one pair of spiracles, situated on the dorsal surface of the last segment, between the base of the dorsal process and the anal hooks. The larva ist therefore meta-pneustic, as is nearly always the case with Tipulidae. The skin about the spiracles can be retracted so as to form a deep recess, with which both spiracles communicate. The spiracle forms the outer end of an air-chamber, into whose cavity strong close-set setae project. Towards the surface the setae become rodlike, and their inner ends are attached to a central plug. The structure is much the same as in the larva of *Dicranota*, and in neither case have inlets for the air been discovered.

Eine Abbildung des Stigma von *Phalacrocera* wird leider nicht gegeben. MIALL u. SHELFORD rechnen das Stigmenfeld dem letzten Segment zu, allerdings wohl deshalb, weil sie das 12. Segment überhaupt übersehen. Über die Art der Atmung läßt uns aber diese Schrift vollkommen im Unklaren. Es wird nur behauptet, daß eine Öffnung ebensowenig wie bei *Dicranota* hat gefunden werden können.

MÜGGENBURG wendet sich gegen die Auffassungen dieser Autoren (l. c., p. 179)¹): „Die Stigmen von *Phalacrocera* zeigen nach den Abbildungen von MIALL, SHELFORD u. BENGTTSSON eine völlige Uebereinstimmung mit denen unserer *Cylindrotoma*. Ueber den Bau und die Funktion dieser Stigmen begegnen wir jedoch bei den genannten Autoren irrümlichen Anschauungen. Nach ihnen sind die Stigmen verschlossen; insbesondere hat BENGTTSSON (1897, p. 11; 1899, p. 14) wiederholt das Tracheensystem der *Phalacrocera*-Larve für vollkommen geschlossen ‚apneustisch‘ erklärt. . . . Demgegenüber muß ich konstatieren, daß die Stigmen offen sind und eine fortdauernde,

1) Die Abbildungen der Stigmen von *Phalacrocera* bei MIALL u. SHELFORD, BENGTTSSON, auf die sich MÜGGENBURG bezieht, vermag ich nicht aufzufinden.

ungehemmte Tracheenrespiration in dem äußerst zweckentsprechenden Bau dieser Stigmen vollkommen garantiert erscheint.“ In dieser Anschauung stimme auch ich mit MÜGGENBURG bezüglich der Stigmen von *Triogma* vollkommen überein, aber nicht in bezug auf die Art der Öffnung. Daß sie in der Tat offen sind, stellte ich durch einen leichten Versuch fest. Ich brachte nämlich eine Larve zwischen einen Objektträger und ein dickeres Deckglas und drückte die Larve. Es breitete sich dann bei geeigneter Lage das Stigmenfeld aus und aus den Stigmen traten nicht gerade kleine Luftblasen heraus. Ließ man die Tiere ohne Wasser, so konnte man beobachten, wie sie alle ihr Stigmenfeld weit ausgebreitet hatten, um die Stigmen mit der freien Luft in Berührung zu bringen; setzte man sie dann aber plötzlich unter Wasser, so schlossen sie den Spalt, allerdings nicht ohne — wie auch bereits GERBIG bemerkte — eine Luftblase mit hinunterzunehmen. GERBIG meint da, daß diese wohl weiter keine physiologische Bedeutung hat, da sie nach einiger Zeit schon wieder abgegeben wird. Daß sie für die Respiration nicht in Frage kommt, glaube ich auch, nicht aber, daß sie so gänzlich bedeutungslos ist und zwar erkläre ich mir ihren Zweck folgendermaßen: Wenn die Tiere unter Wasser gehen, haben sie nicht die Möglichkeit, das Stigmenfeld so plötzlich zu schließen, es würde also das Wasser direkt in das Stigmenfeld treten, aber einen festen Verschuß nachher unmöglich machen. Während der Spalt sich mehr und mehr schließt, tritt aus den Stigmen eine Luftblase, die ein Eintreten von Wasser in den Spalt verhindert und selbst hinausgedrängt wird. Ist der Spalt vollkommen geschlossen, so geht die Luftblase weg, da ihr jetzt ja auch die Härchen an dem Rande des Stigmenfeldes, die nur der Präzision des Verschlusses dienen, zum Anhaften fehlen. Der weiteren Theorie MÜGGENBURG's über die Art des Lufteintrittes vermag ich aber nicht zu folgen. Ich will hier nicht noch einmal die Ansichten der übrigen Autoren wie BROWN, KEILIN, DE MEIJÈRE ¹⁾, MIK zu widerlegen suchen, da dieses bereits durch die GERBIG'sche

1) Trotz der GERBIG'schen Arbeit bleibt DE MEIJÈRE auch noch 1917 auf seinem früheren Standpunkte stehen. So schreibt er (l. c., p. 193) über *Trichocera*: „Die Hinterstigmen haben wie bei Tipulidenlarven im allgemeinen eine Stigmenmembran; diese ist von ovaler Gestalt: daß im Zentrum oft eine spaltförmige Oeffnung nachweisbar ist, kann nicht wundernehmen, weil durch diese Oeffnung der benachbarte Tracheenabschnitt des vorhergehenden Stadiums bei der Häutung entfernt wurde“ und (p. 279): „gewöhnliche offene Stigmen kommen bei Dipterenlarven nicht vor“.

Arbeit ausführlich getan ist, sondern nur das hier vorliegende Stigma beschreiben. Das Stigma besteht aus einem dunklen Mittelstück, umgeben von einem hellbraunen Ring, dem sogenannten Stigmenring. Von der Wand des Stigmas verlaufen zum Stigmenring und zum Mittelstück Stützbalken. Der Stigmenring erscheint durchbohrt und diese scheinbaren Löcher sind bisher sehr allgemein als die Öffnungen

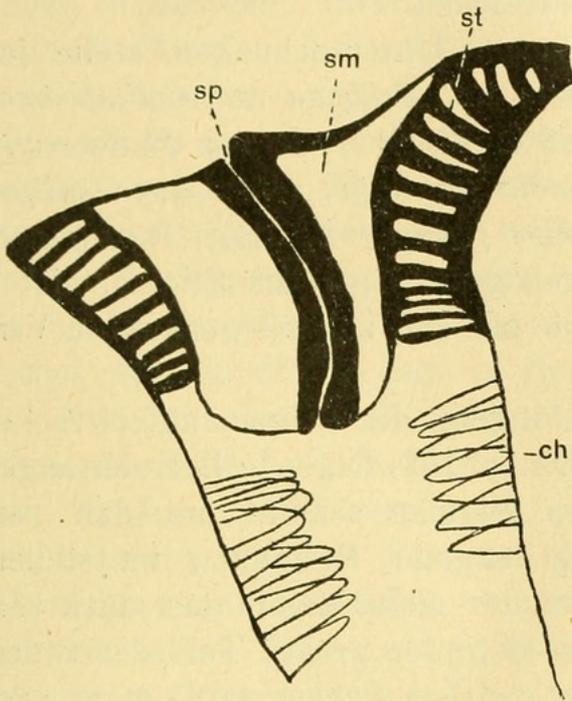


Fig. M. *Phalacrocera replicata*. Schnitt durch ein Stigma. *sm* Stigmenmittelstück. *sp* Stigmenspalt. *st* Stützbalken. *ch* Filzkammer.

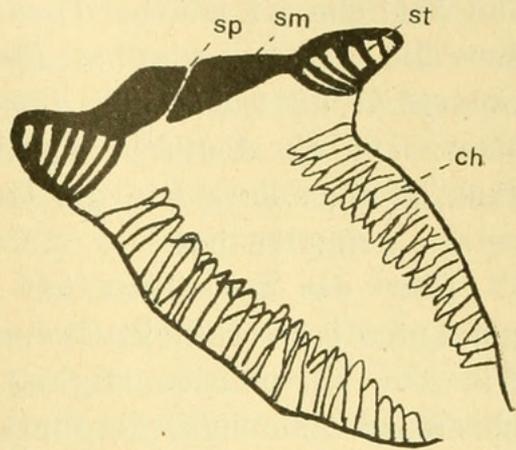


Fig. N. *Triogma trisulcata*. Schnitt durch ein Stigma. Zeichenerklärung wie bei Fig. M.

betrachtet worden. Diese Durchlöcherung ist aber in der Tat nicht vorhanden, sondern sie wird nur optisch vorgetäuscht dadurch, daß die Stigmenmembran sehr dünn ist und die Stellen, an denen die Stützbalken an die Stigmenmembran treten, dunkler erscheinen als die freien Stellen. Das Stigmenmittelstück ist relativ dünn und es treten immer nur 1—2 Stützbalken an dieses Mittelstück, während die große Mehrzahl sich der Stigmenmembran anheftet. In dem Stigmenmittelstück befindet sich ein Spalt, durch den der Luftwechsel stattfindet. Dieser Stigmenspalt ist nur äußerst schwer zu sehen, jedoch gelang es mir, ihn auf manchen Präparaten festzustellen. Es verläuft von der Oberfläche schräg nach innen, so daß wir also auch hier 2 eng übereinander gelagerte Membranen haben. Wenn MÜGGENBURG nun behauptet, daß zwischen den Stigmen der Larve *Phalacrocera* und den von *Cylindrotoma* eine vollständige Überein-

stimmung herrscht, so ist dieses für die Stigmen von *Phalacrocera* und *Triogma* nicht der Fall (Textfig. M u. N) nach seiner Figur aber auch nicht mal für seine *Cylindrotoma*. *Phalacrocera* hat nämlich ein viel kompakteres Stigmenmittelstück und an dieses legen sich die überwiegende Mehrzahl der Stützrippen. Es ist bei *Phalacrocera* gerade umgekehrt wie bei *Triogma* und nach der Abbildung MÜGGENBURG'S auch wie bei *Cylindrotoma*.

Im Anschluß an die GERBIG'Schen Untersuchungen stelle ich fest, daß die Ausbildung der Stigmen bei *Triogma* und *Cylindrotoma* eine ähnliche ist wie bei *Tipula* und *Ctenophora*, die von *Phalacrocera* aber die gleiche wie bei *Poecilostola punctata*, *Gnophomya pilipes*, *Limnophila discicollis* und *Limnophila fuscipennis*. Bei *Phalacrocera* findet sich ein deutlich Sförmig gebogener Spalt im Stigmenmittelstück, ähnlich dem, wie ihn GERBIG bei den zuletzt genannten Vertretern gefunden hat.

Über das Verhältnis der Ausbildung des Stigmenmittelstückes zum Aufenthaltsort stellt GERBIG (l. c., p. 167) folgende Betrachtungen an: „Die Verschiedenartigkeit der Stigmen scheint mit den verschiedenen Atmungsbedingungen in engster Beziehung zu stehen. Je nachdem das Stigma der 2. Form (er meint damit das stark verdickte Stigmenmittelstück, an das sich der größte Teil der Stützrippen legt, in unserem Falle also das bei *Phalacrocera*) mehr oder weniger nach dem planen Stigma (1. Form) hinneigt, scheinen die Larven mehr oder weniger auf Luftatmung angewiesen zu sein. Mit dieser Ansicht stehen die biologischen Betrachtungen im Einklang, die ich beim Sammeln der Larve machte. Während ich die Larven von *Limnophila fuscipennis* und *Poecilostola punctata*, deren Stigmenmittelstück stark verdickt ist, oft tief in Schlamm und Sand weit von der Oberfläche entfernt fand, kommen die Larven von *Limnophila discicollis*, deren Stigmenmittelstück schwächer ausgebildet ist, zwischen Pflanzen an der Oberfläche des Wassers und die Larven von *Gnophomya pilipes*, die in bezug auf das Stigma den letzteren Larven sehr nahe steht, in flachen Gewässern vor, wo sie in ständiger Verbindung mit der Luft sein konnten.“

Diese Ansichten kann auch ich weiter stützen und zwar einerseits durch das Vorkommen der hier besprochenen Formen draußen in der Natur, andererseits durch das Experiment. Über das Vorkommen habe ich ja bereits gesagt, daß ich *Phalacrocera*, also die Larve mit dem stark entwickelten Mittelstück, in tiefem Wasser fand, während *Triogma*, die nur eine wenig verdickte Stigmenmembran

besitzt, sich nahe der Oberfläche aufhält. Hieraus wäre also tatsächlich abzuleiten, daß *Triogma*, mehr auf Luftatmung angewiesen ist als *Phalacrocera*.

Klarer geht das aber aus Versuchen hervor, die ich mehrfach wiederholte. Ich brachte *Phalacrocera*-Larven in ein Gefäß mit Wasser so, daß sie keine Möglichkeit hatten, an die Wasseroberfläche zu kommen; dasselbe machte ich mit *Triogma*-Larven. Als ich nach 24 Stunden beobachtete — ohne dabei die Tiere aus dem Wasser herauszunehmen — lebten sowohl die *Triogma* wie die *Phalacrocera* noch. Nach 48 Stunden hatten sich aber die *Triogma*-Larven von ihrem Moose gelöst und lagen tot am Boden, während die *Phalacrocera*-Larven noch weiter am Leben blieben und man bei ihnen das Experiment beliebig verlängern konnte. Während des Larvenlebens scheint *Phalacrocera* überhaupt nicht das Bedürfnis zu haben, mit der freien Luft in Berührung zu kommen.

Nur für einen Fall konnte ich feststellen, daß die Larve die atmosphärische Luft braucht, und das ist zur Zeit der Verpuppung. Will die Larve sich verpuppen, so begibt sie sich an die Oberfläche des Wassers, um ihre Tracheen mit Luft zu füllen. Leider konnte ich nicht genau feststellen, wie lange sie dort hing — sie verpuppt sich am selben Tage, einige Stunden später. Tiere, die sich verpuppen wollten, und die ich daran hinderte, die Wasseroberfläche zu erreichen, gingen regelmäßig ein.

Welchen Zweck hat die Anfüllung der Tracheen mit Luft? Nach dem eben Gesagten hängt sie unbedingt mit der Verpuppung zusammen. Meiner Ansicht nach füllen sich die Tracheen durch die Stigmen mit Luft, um bei der Sprengung der letzten Larvenhaut durch ihre weitere Ausdehnung mitzuhelfen. Das Stigma der *Phalacrocera*-Larve ist demnach ein Häutungsstigma.

Auch bei anderen Insekten finden wir analoge Vorgänge; so wird z. B. oft der Darm mit Luft oder Wasser gefüllt, um dann durch seinen Druck bei Ausstülpungen mitzuhelfen, oder auch das Gewicht der Tiere zu regulieren. Ein interessantes Beispiel gibt PRELL für die eben ausgeschlüpfte Imago der Tagfalter. Er hat folgende Beobachtungen gemacht, die er (l. c., p. 346) beschreibt: „Beobachtet man einen Falter direkt nach dem Verlassen der Puppe, so sieht man deutlich eine eifrige Bewegung des Rüssels, obwohl das übrige Tier sich ruhig verhält, und bei stärkerer Vergrößerung kann man erkennen, daß es sich in Saugtätigkeit befindet . . . die Bedeutung der Lufteinnahme in den Kropf ist ohne weiteres ersichtlich. Nach

dem Herausarbeiten aus der Puppenhülle ist der Organismus vor die Aufgabe gestellt, die Flügel durch Blutdruck zu entfalten. Allein durch Kontraktion der Körpermuskulatur kann er bei der beträchtlichen Größe der Flügel dieser Anforderung nicht gerecht werden, da schon in der Puppe der Körper auf möglichst kleinen Raum zusammengedrückt war. Er muß also auf irgendeine Weise versuchen, sein Volumen zu vergrößern, und das geschieht im vorliegenden Falle durch das Schlucken von Luft. Bei gleichzeitiger Erschlaffung der Muskulatur wird etwas Luft in den Kropf aufgenommen und so das Volumen des Körpers vermehrt. Erfolgt dann anschließend eine Kontraktion der Muskeln, so wird das Volumen des Stammes auf seine ursprüngliche Größe reduziert, und die dabei abgepreßte Hämolymphe wird in die Flügel gedrückt. Dieser Vorgang, der sich am besten mit der Tätigkeit eines Handgebläses mit Windkessel vergleichen läßt, wiederholt sich solange bis die Flügel vollkommen entfaltet sind.“

Über die Aufnahme von Wasser in die Rectalampullen hat RUNGIUS Untersuchungen an *Dytiscus marginalis* angestellt. Er hat dabei festgestellt, daß kurz nach der Häutung die Larve eifrig Wasser einpumpt. Dadurch schwillt zunächst der Mitteldarm an, der aber bald wieder kollabiert, wofür jetzt die Rectalampulle so an Ausdehnung gewinnt, daß sie bis in den Kopf reicht. Seinen ersten Gedanken, „das Coecum werde so voll Wasser gepumpt, daß dadurch die Sprengung der alten Larvenhaut mit bewirkt werde“, läßt er wieder fallen und deutet in seiner ersten Veröffentlichung 1910 die Erscheinung (l. c., p. 346) wie folgt: „Die Schwellung des Coecums hat die Dehnung der neuen, noch weichen Larvenhaut zu bewirken, um dadurch der frisch gehäuteten Larve zu der ihr nach der Häutung bestimmten Größe zu verhelfen.“ In seiner 2. Veröffentlichung kommt er aber zu einem anderen Schluß (l. c., p. 98—99): „Die plötzlich auftretende Volumzunahme erfordert eine gleiche Zunahme des Körperinhaltes. Da jene, wie gesagt, vor definitiver Härtung der Körperdecke, damit aber auch vor einer Nahrungsaufnahme erfolgen muß, können die benötigten Inhaltsstoffe hier nicht auf dem gewöhnlichen Wege, durch Assimilation, verarbeitet worden. Statt dessen wird hier Wasser in den Darm aufgenommen, speziell, da die übrigen Darmteile für die Verdauungstätigkeit freibleiben müssen, in die Anhangstasche des Darmes, in die Rectalampulle. . . . Ich glaube schließen zu dürfen, daß die

Rectalampulle als Organ für den jeweiligen Füllungszustand der Leibeshöhle dient.“

Wie nun auch die Deutung dieser Wasser- resp. Luftaufnahme ausfällt, wir haben an den angeführten Beispielen, die sich noch leicht vermehren ließen, gesehen, daß eine derartige Anfüllung mit Luft oder Wasser bei den verschiedensten Insektenarten vorkommt. Wir haben es hier also mit analogen Vorgängen zu tun. Für *Phalacrocer* scheint mir die bereits angegebene Deutung dieses Vorganges die naturgemäße zu sein.

b) Filzkammer.

Gehe ich nun vom Stigma, das ich mit GERBIG als von der äußeren Körperhaut (nicht von der Trachee) abstammend betrachte, weiter nach innen, so finde ich bei sämtlichen Larvenstadien (Textfig. O) im Gegensatz zu GERBIG, der ihr Vorhandensein im

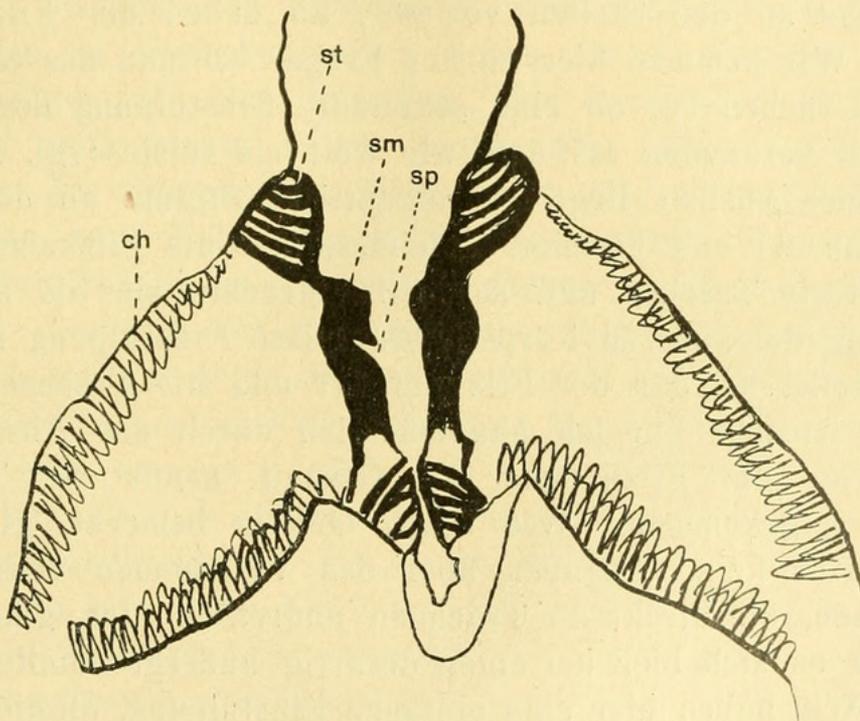


Fig. O. 2. Stadium. Schnitt durch die Stigmen. Zeichenerklärung wie bei Fig. M.

1. Entwicklungsstadium bei verschiedenen Arten bestreitet, eine wohl ausgebildete Filzkammer, d. h. einen Raum, dessen Innenwand dicht besetzt ist mit in das Innere vorspringenden Chitinfäden, die sich baumartig verzweigen, deren Äste aber nicht frei in das Innere hineinragen, sondern immer ineinander zurücklaufen, so daß wir in keinem Falle eine freie Endigung haben. Diese Kammer bleibt

das ganze Larvenstadium über bestehen und geht erst bei der Puppe verloren.

Bezüglich der Deutung des Filzes verweise ich auf GERBIG. Über die Filzkammer kommt GERBIG zu folgender Ansicht: „Ich betrachte die Filzkammer als erweiterte Tracheen. Während sich bei den Larven der Gattung *Tipula* und *Ctenophora* der Spiralfaden nicht mehr nachweisen ließ, wobei ich die Frage offen lasse, ob er noch vorhanden ist oder fehlt, konnte ich bei der Larve von *Poecilostola punctata* denselben sowohl auf Schnitten wie auch auf Totalpräparaten deutlich bis zum Stigma feststellen. Die Trachee reicht also bis zum eigentlichen Stigma.“ Als Beweis sieht GERBIG für seine Theorie das Vorhandensein des Spiralfadens an. Meiner Ansicht nach ist aber das Vorhandensein eines Spiralfadens ebensowenig der Beweis für diese Deutung der Filzkammer wie sein Fehlen ein Gegenbeweis ist. Der Genauigkeit halber will ich aber erwähnen, daß ich auf allen meinen Präparaten ein deutliches Absetzen des Spiralfadens an den Stellen vorfand, an denen der Filz auftrat (Fig. 8). Wir kommen hier zu der Frage, wo nun das eigentliche Stigma zu suchen ist, ob eine sekundäre Einstülpung der äußeren Körperhaut vorhanden ist und wie weit sie reicht (vgl. MAMMEN). Nach meiner Ansicht liegt das eigentliche Stigma an der Grenze der Filzkammer und Trachee. Ich fasse also die Filzkammer nicht als erweiterte Trachee auf, sondern betrachte sie als sekundäre Einstülpung der äußeren Körperhaut. Diese Einstülpung reicht bis zu der Stelle, an der der Filz aufhört und die Trachee beginnt. Zu dieser Ansicht bin ich hauptsächlich durch das Ansetzen der Muskeln an die Filzkammer — GERBIG nennt sie Tracheenmuskeln — gekommen. Wie schon GERBIG bemerkt, gibt es in der Literatur keine Angaben über das Vorkommen von Muskeln bei Insekten, die direkt an Tracheen angreifen. Ich glaube auch nicht, daß es sich hier um einen derartig außergewöhnlichen Fall handelt. Wir haben hier eine einfache Einstülpung, an die Muskeln ansetzen und die eigentliche Trachee reicht nicht bis zum Stigma, sondern nur bis zur Filzkammer. Die Aufgabe des Muskels dürfte sein, durch Kontraktion das Lumen der Filzkammer zu vergrößern; durch den Stigmenspalt würde von außen Luft in das Innere nachströmen, während das Lumen nach seiner Erschlaffung wieder klein würde; er würde also im Dienste der Atmung stehen; sicher hat er nichts mit dem Einziehen der Stigmen zu tun, das durch die bereits beschriebenen Muskeln erfolgt.

c) Tracheenlunge.

Bei den Limnobiiden, bei denen an der Filzkammer Muskeln ansetzen, finden wir von der Filzkammer feine Tracheencapillaren ausgehen, die sogenannte Tracheenlunge. Bei *Phalacrocera* habe ich weder Ansetzen von Muskeln an die Filzkammer noch das Auftreten einer Tracheenlunge beobachten können, was sich ohne weiteres daraus erklärt, daß *Phalacrocera* keine atmosphärische Luft aufnimmt (vgl. oben). *Cylindrotoma*-Larven lagen mir nicht vor, so daß ich nur erwähnen kann, daß MÜGGENBURG auf tab. 5, fig. 8 weder einen Muskel an die Filzkammer antreten läßt, noch von der Filzkammer ausgehende Capillaren einzeichnet. Da wir bei *Cylindrotoma* und *Triogma* jedoch das gleiche Stigma zu haben scheinen, auch die Lebensweise der Tiere nicht sehr verschieden ist, so möchte ich annehmen, daß MÜGGENBURG Muskel wie Capillaren übersehen oder nicht erwähnt hat.

Im 1. Stadium von *Triogma* ist von diesen feinen Capillaren noch nichts zu bemerken; doch schon im 2. Stadium tritt die Tracheenlunge auf. Am lebenden Tier kann man auch unterm Mikroskop noch nichts davon beobachten. Erst durch Herauspräparieren der Stigmen mit Filzkammer oder durch Längsschnitte kommt man zum Ziele. Als Färbemittel wandte ich mit bestem Erfolge Boraxkarmin an und erhielt dadurch deutliche, gut gefärbte Präparate. Dadurch, daß die Filzkammer dicht mit diesen Capillaren besetzt ist, ist das Bild, das man vor sich hat, schwer zu deuten. Man wird dabei vor die Frage gestellt: Handelt es sich um einzelne Tracheen oder um ein Bündel, hat jedes Bündel einen Kern oder mehrere, wie es z. B. BROWN in seiner Zeichnung zum Ausdruck bringt (vgl. auch GERBIG, tab. 4, fig. 19, 21, 22). Erst das Zupfpräparat gab mir volle Klarheit. Es handelt sich in der Tat um eine Anzahl Tracheen, die zwar bis zur Ansatzstelle an die Filzkammer voneinander getrennt sind, aber doch immer ein gemeinsames Bündel bilden (Fig. 8). Dieses Bündel hat nur einen Kern. Ich erwähne noch einmal, daß man infolge der großen Anzahl von Capillarenbündeln geneigt ist, jedem Bündel mehrere Kerne zuzuweisen. Bei genauer Betrachtung des Präparates kann man dann aber immer feststellen, daß der 2. und eventuell auch 3. Kern einer ganz anderen Ebene angehörte und damit auch einem anderen Bündel. Direkt hinter dem großen Kern verlassen die Capillaren, die bis dahin, um ein Bild zu gebrauchen, wie einzelne kleine Röhren in

einer großen gesteckt haben, ihre gemeinsame Hülle und laufen nach allen Richtungen auseinander.

Ein deutlicheres Bild gibt uns das 3. Stadium. Legen wir eine solche Larve unter das Mikroskop, so sehen wir die Filzkammer von weißlichen Schläuchen umgeben (Fig. 11). In diesem Stadium kam ich zu den besten Resultaten, wenn ich die lebende Larve in Glyzerin präparierte und die Filzkammer freilegte. Die mit Luft gefüllten feinen Capillaren hoben sich dann aus dem Glyzerin als schwarze Schläuche deutlich ab, und ich konnte ihr Entspringen in Bündeln und ihr Auseinanderweichen deutlich feststellen. Um mich über die Lage des Kernes zu orientieren, mußte ich allerdings wieder die Färbung mit Boraxkarmin zu Hilfe nehmen. Hierbei kam ich zu demselben Resultat wie beim 2. Stadium, nämlich daß jedes Bündel nur einen Kern hat und daß der Kern an der Stelle liegt, an der das Bündel sich auflöst. Tracheenstruktur konnte ich an den Capillaren ebensowenig feststellen wie im 2. Stadium. Wir haben es hier also mit ähnlichen Verhältnissen zu tun, wie sie GERBIG für *Tipula paludosa* (l. c., p. 139, 149—151) genauer beschreibt und für *Tipula gigantea*, *Tipula hortensis*, *Ctenophora flavicornis*, *Poecilostola punctata* und *Limnophila discicollis* als ähnlich angibt.

Erstaunlich ist, daß wir auch bei der Puppe noch die Tracheenlunge feststellen können (Fig. 2), da ja bei der Puppe von *Triogma* die beiden hinteren Stigmen geschlossen sind, und die Puppe durch die vorderen Stigmen (Atemhörner) die Luft aufnimmt. Allerdings finden wir hier die einzelnen Tracheen etwas auseinandergerückt; das Prinzip des gemeinsamen Entspringens aus der Filzkammer bleibt jedoch auch hier erhalten, so daß uns die Tracheenlunge der Puppe kein anderes Bild bietet als die der vorhergehenden Larvenstadien. Auch bei der Puppe brachte mich die Präparation des lebenden Tieres in Glyzerin am weitesten. Vor allen Dingen konnte ich bei einem derartigen Präparat feststellen, daß diese Capillaren nichts mit der direkten Sauerstoffversorgung der Gewebe, an die sie angeheftet sind, zu tun haben. Diese Versorgung findet vielmehr statt durch weiter vorn aus den Tracheenlängsstämmen entspringende Tracheenzweige, die dann nach hinten umkehren und mit ihren feinsten Endcapillaren die Gewebe versorgen. Aus Fig. 9 ist deutlich der Größenunterschied zwischen den die Tracheenlunge bildenden Capillaren, und den, die Versorgung der Gewebe übernehmenden Capillaren ersichtlich.

Was die physiologische Deutung der Tracheenlunge bei der Larve anbetrifft, so schließe ich mich der Auffassung von GERBIG

an, daß es sich um ein Organ handelt, bestimmt, den durch das Stigma aufgenommenen Sauerstoff an das Blut abzugeben. Daß die Tracheenlunge tatsächlich diese Funktion hat, wurde mir klar, als ich das Hinterende einer durchsichtigen Larve des 3. Stadiums unter dem Mikroskop beobachtete. Daß man hierbei die Capillaren wie einen weißen Hof um die Filzkammer sehen kann, schrieb ich bereits. Beobachtet man nun außerdem die Kontraktion des Herzens, so kann man feststellen, daß die Capillaren der Tracheenlunge diese Kontraktionen mitmachen und im Blute flottieren. Danach scheint es mir nicht zweifelhaft zu sein, daß wir es hier tatsächlich mit einer Lungenfunktion zu tun haben. Das Blut strömt durch das ganze Gebiet dieser feinen Capillaren und hat infolgedessen die Gelegenheit, von einer sehr großen Oberfläche den Sauerstoff aufzunehmen, bevor es in das Herz gelangt.

Schwieriger liegen die Verhältnisse für die Puppe. Die Tatsache, daß sich die Capillaren nicht in der Nähe eines offenen Stigmas finden, würde die Annahme einer ähnlichen Funktion nicht ausschließen, wenn wir auch gewöhnlich Tracheenlungen in der Nachbarschaft der offenen Stigmen finden. Wichtiger erscheint die Frage nach der Ausbildung des Herzens, das bei der Larve in der Nachbarschaft der Lunge besonders stark entwickelt ist. Auch bei der Puppe ist es hier stärker entwickelt, wenn auch nicht in dem Maße wie bei der Larve. Ich betrachte die Frage nach der Bedeutung der Tracheenlunge hier als eine offene — den Fall, daß die Capillaren zur Versorgung der benachbarten Gewebe dienen, schließe ich, wie gesagt, dabei aus —, möglich daß es sich hier nur um ein aus der Larvenzeit erhaltenes Organ handelt.

Herzkörper.

Im Herzen der *Triogma*-Larve und Puppe finden wir 2 Gebilde, die die Pulsation des Herzens mitmachen. In der gesamten Insektenliteratur ist von keinem Tier etwas Ähnliches beschrieben, mit Ausnahme der Gruppe der *Cylindrotomina* und zwar spezieller von *Phalacrocera replicata*. MIALL u. SEHLFORD erwähnen sie zuerst 1897 und zwar schreiben sie darüber l. c., p. 351: „In the hinder part of the heart are several pairs of valvular inlets. There is one feature of the heart which we have never met with in any other insect, nor do we know of a close parallel in any other animal. Two cellular cords lie free in the cavity, which they traverse from end to end.

They are attached behind to the body-wall between the spiracles, and extend forwards as far as the brain. They are here and there attached to the wall of the heart by slender threads. The cords are cylindrical, and consist of a transparent, slow-staining substance, in which are imbedded innumerable quick-staining cells, with relatively large nuclei. The cells are irregular, and often branched; between them and towards the centre of the cord is an irregular but probably continuous cavity. We are inclined to think that the cavity is filled in the living larva with a fluid perhaps with blood. Sections reveal the very unexpected fact that the cords are of epidermic origin, tubular extensions of the epidermic of the hinder end of the body. They appear to pass into the heart through a pair of openings in its posterior wall. In the pupa the cords become beaded, break up, and finally disappear altogether.“ BENGTTSSON, der sich auch schon eingehend mit der Larve von *Phalacrocera replicata* beschäftigt hatte, nimmt 1899 Stellung zu den Mitteilungen MIALLE u. SHELFORD'S. Er beschreibt die Schläuche l. c., p. 4 folgendermaßen: „Sie bestehen aus zwei cylindrischen Strängen, die vom hinteren Körperende zwischen den beiden Stigmen ausgehen und sich nach vorne strecken, wobei sie die hintere Wand des Herzens bald durchsetzen und in seine Höhle eindringen. Hier reichen sie mehr oder weniger weit nach vorne; bald enden sie — bei der jüngsten Larve, wo ich sie getroffen habe — schon im 7.—8. Körpersegmente, bald ragen sie bis in das 4. hinein, niemals aber habe ich bei den zahlreichen Larven, welche ich untersucht, sie „extend forwards as far as the brain“ gefunden, wie MIALLE u. SHELFORD schlechtweg angegeben haben. Sie haben keine anmerkwürdige Farbe und liegen ganz frei in der Herzkavität, ohne jede Verbindung unter sich oder mit der Herzwand und keine „slender threads“, durch welche sie etwa „here and there attached to the wall of the heart“ wären, existieren.“

Weiter stellt er fest, daß bei der jungen Larve die Herzkörper noch nicht vorhanden sind, sondern daß sie erst entstehen, wenn die Larve 4—5 Monate alt ist, und daß sie bei der Entwicklung durch das hintere Ostium in das Innenende des Herzens hineindringen. Über die Deutung der Herzkörper und ihre Mündung auf der Oberfläche schreibt er l. c, p. 5: „Die Herzkörper entstehen als ectodermale Bildungen durch Invaginationen des allgemeinen Körper-epithels und sind am nächsten als eine Art von Hautdrüsen aufzufassen. Sie münden jeder für sich mittels einer feinen Öffnung an die

Körperoberfläche aus, an die von mir als Stigmenfeld beschriebene eigentümliche Partie des letzten Körpersegments, zwischen den beiden Stigmen und im Niveau ihres vorderen Randes.“

Nur noch einmal werden in der Literatur diese eigenartigen Gebilde erwähnt und zwar von MÜGGENBURG, der l. c., p. 181 erklärt: „Auch die von MIALl u. SHELFORD (1897) und BENGTTSSON (1899) beschriebenen Herzkörper der *Phalacrocera*-Larve fand ich bei *Cylindrotoma glabrata* wieder.“

Wie ich bereits im Anfang dieses Kapitels erwähnte, finden wir auch bei *Triogma* diese beiden in das Herz hineingedrungenen Schläuche. Im Anschluß an BENGTTSSON will auch ich sie als „Herzkörper“ bezeichnen. Im 1. Stadium der Larve ist von ihnen noch nichts zu bemerken, jedoch am Ende des 2. Stadiums tritt bereits die Anlage der Herzkörper als scheibenförmige Verdickung des Epithels auf, so daß wir ein Bild erhalten, wie es Figur 4 zeigt. Im 3. Stadium wachsen dann die Herzkörper weiter nach vorn (Fig. 6, 7) und dringen in das Herz ein, das stark ausgebildet ist. Vollkommen ausgebildet reichen sie bis zum 6. Segment (Fig. 3). Weder auf Präparaten noch am lebenden Material habe ich feststellen können, daß sie im Herzen irgendwie aufgehängt sind. Man kann beobachten, daß sie sich an den Pulsationen des Herzens beteiligen, ja sich des öfteren zusammenziehen und in Schlingen legen, um sich dann wieder zu strecken und gerade im Herzen zu liegen. Diese Art der Bewegung schließt ein Aufhängen aus. Sie haben die Gestalt von zylindrischen Schläuchen und sind überall gleich stark bis auf die Ansatzstelle, an der sie sich etwas verbreitern und auf die Endungen, an denen sie etwas anschwellen und eine verdickte Kuppe bilden. Eine Endverzweigung, wie sie BENGTTSSON für *Phalacrocera replicata* an manchen Exemplaren festgestellt hat, habe ich bei *Triogma* nirgends gefunden.

Über die Herzkörper der Puppe von *Phalacrocera* finde ich folgende Angaben: MIALl u. SHELFORD l. c., p. 351: „In the pupa the cords become beaded, break up, and finally disappear altogether“, und p. 352: „In a young pupa the cords are almost the same as in the larve, while in a pupa approaching the time of final transformation, not a trace of the cords is to be found.“ BENGTTSSON l. c., p. 8: „Über das Verhältnis der Herzkörper bei der Puppe habe ich keine abgeschlossenen Untersuchungen gemacht. Ich habe nur an Serienschnitten von einer Puppe des 1. Tages beobachtet, daß sie hier nicht mehr im Herzen, sondern ganz außerhalb desselben und

zwar nun nahe am hinteren Körperende zusammengewunden liegen. Über ihre Ausmündung kann ich nichts angeben.“ Im Gegensatz zu *Phalacrocera*, bei deren Puppe ich die Herzkörper nicht aufzufinden vermochte, finden wir bei der Puppe von *Triogma* die Herzkörper in derselben Ausdehnung wie bei der Larve wieder. Sie reichen auch hier bis zum 6. Segment und haben dieselbe Form und Lage wie bei der Larve. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen ziehen sich die Herzkörper zusammen, bilden zunächst einen Knäuel (Fig. 10) im 11. Segment und zerfallen schließlich (Fig. 5).

Nach BENGTTSSON münden die Herzkörper bei *Phalacrocera* zwischen den Stigmen und zwar im Niveau ihres vorderen Randes. Diese Angaben decken sich nicht ganz mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen. Ich fand bei *Phalacrocera* die Mündungen an derselben Stelle wie bei *Triogma*. Hier reichen die Herzkörper weiter nach hinten und zwar münden sie in der Mediane am hintersten Rande des Stigmenfeldes unmittelbar über der Ansatzstelle der Retractoren, die schon früher beschrieben sind (Fig. 11). Ist das Feld spaltförmig eingezogen, so bietet sich dadurch, daß nur das hintere Ende des Stigmenfeldes direkt senkrecht unter dem Vorderrande liegt, allerdings das Bild, daß sie zwischen den Stigmen liegen, aber niemals sieht man ihre Ansatzstelle im Niveau des vorderen Randes der Stigmen. Die Ansatzstelle liegt bei eingezogenem Spalt also mehr ventralwärts. Die Herzkörper selbst wenden sich sofort dorsalwärts und liegen frei im Herzen. Bei der Puppe, der das Stigmenfeld fehlt, münden die Herzkörper auf einer sackartigen Einstülpung des 11. Segmentes (Textfig. P), die zwischen den beiden Tracheenlungen der Puppe liegt.

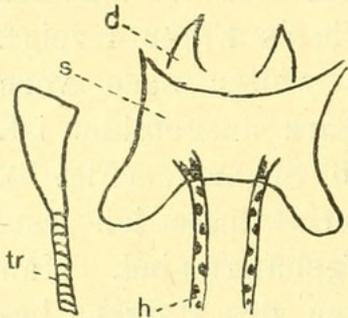


Fig. P. Puppe, sackförmige Einstülpung des 11. Segmentes. *d* Dorsalfortsatz (11. Segment). *s* Einstülpung. *h* Herzkörper. *tr* Tracheen.

Um ihren histologischen Bau kennen zu lernen, färbte ich die Schnitte am besten mit Boraxkarmin oder mit Eisenhämatoxylin. Betrachte ich den so gefärbten Herzkörper seiner Entwicklung nach, so finde ich zu dem Zeitpunkt, wo er noch nicht in das Herz eingedrungen ist (Fig. 7, 6), einen von der Epidermis ausgehenden Schlauch bis zu ca. 0,3 mm Länge. Er färbt sich ziemlich gleichmäßig und läßt sehr viele, kleine Kerne erkennen, die untereinander gleich sind. Wächst der Herzkörper in das Herz hinein, so lassen sich bald an ihm 2 Teile unterscheiden. Der Anfangsteil an der An-

heftungsstelle bleibt in derselben Art bestehen, wie wir ihn bereits hier beschrieben haben. Seine Länge ist aber im günstigsten Falle nur 0,15 mm und verringert sich bisweilen bis zu 0,5 mm. Der nun folgende Teil bis zur Endigung im 6. Segment — also der bei weitem größere Abschnitt — hat eine vollkommen andere Struktur. Schon am lebenden Tier kann man die großen dunklen Kerne sehen gegenüber dem hellen Plasma. Färbt man die Herzkörper, so kann man an verschiedenen Larven ganz verschiedene Bilder erhalten. Jedoch sind in allen Fällen die Kerne größer als bei dem Anfangsteil. Betrachte ich nur 2 verschiedene, in ihrer Art möglichst entgegengesetzte Präparate, so finde ich bei dem einen folgendes Bild: die Kerne sind klein — ca. 0,01 mm —, eng aneinander gerückt und der ganze Herzkörper ist mehr gleichmäßig gefärbt. Auf einem anderen Präparat sehe ich dagegegen folgendes Bild: die Kerne sind groß — ca. 0,03 mm — und sind weiter auseinandergerückt (Fig. 3). Dadurch, daß sich nur die Kerne färben, bekommen wir jetzt nicht den gleichmäßig gefärbten Herzkörper, sondern immer zwischen den Kernen einen ungefärbten Teil. Wir haben es also sicherlich mit 2 verschiedenen Phasen der Funktion zu tun.

Die Deutung dieser eigenartigen Schläuche hat BENGTESSON bereits ausgesprochen, indem er sie als eine Art Hautdrüsen auffaßt. Ich schließe mich dieser Ansicht an und betrachte auch den gleichmäßig gefärbten ca. 0,1 mm langen Teil an der Anheftungsstelle als den Ausführungsgang, während der übrige Teil als sezernierender Teil aufzufassen ist. Dadurch wäre auch die Verschiedenheit im Aussehen des sezernierenden Abschnittes, wie ich sie soeben beschrieb, zu erklären. Bei dem Bilde, auf dem wir die Kerne eng aneinandergerückt finden, dürfte das Sekret entleert sein, während in dem anderen Stadium die Zelle mit Sekret gefüllt wäre. Eine weitere Stütze für diese Ansicht finden wir, wenn wir die lebende Larve betrachten. Ich brachte eine Larve so auf einen Objektträger unter ein Deckglas, daß ich das offene Stigmenfeld unter dem Mikroskop hatte. Durch Druck auf das Deckglas hielt ich die Larve bewegungslos. Ich konnte nun an der durchsichtigen Larve weiter vorn die Bewegungen sehen, die die Herzkörper mit der Kontraktion des Herzens machten. An der Mündungsstelle der Herzkörper kann man dann beobachten, daß diese mit der Systole des Herzens mehr in den Körper hineingezogen wird, während sie bei der Diastole wieder hinausgepreßt wird. Die Fig. 11 stellt einen Augenblick dar, in

dem die Mündungsstelle bereits etwas eingezogen ist. Diese Tätigkeit deutet auch auf eine Drüsenfunktion der Herzkörper hin.

Eine weitere wichtige Beobachtung, die die Drüsentätigkeit der Herzkörper klar erkennen läßt, konnte ich an der Puppe machen. Zur Beobachtung wurde eine eben ausgeschlüpfte, also noch durchsichtige Puppe gewählt und unter das Mikroskop gebracht. Ich erhielt dann ein Bild, wie es Fig. 10 zeigt. Wir haben hier den Moment, in dem die Herzkörper sich am stärksten genähert haben. Bei der Diastole würden die beiden erweiterten Ausführungsgänge wieder auseinander weichen. Nach der Figur könnte es so scheinen, als wenn jeder Herzkörper sich u-förmig verzweigt und mit 2 Schenkeln angeheftet ist (Fig. 2). Nach meinen ersten Untersuchungen war ich auch dieser Ansicht, bis ich zweifelsfrei feststellen konnte, daß das Bild der Verzweigung optisch hervorgerufen ist durch einen stark lichtbrechenden Sekrettropfen, der bald verschwindet, um dann aufs neue zu entstehen. Wir haben hiermit einen untrüglichen Beweis für die Funktion der Herzkörper als Drüse.

Zusammenfassung.

Die Larve von *Triogma trisulcata* kommt zwischen Moos in stehendem Wasser vor, in dem das Moos bis zur Oberfläche reicht. Sie hat große Ähnlichkeit mit dem Moos. Ihre gesamte Metamorphose dauert ein Jahr. Nur eine Generation ist im Jahr vorhanden.

Die Larve von *Triogma* trägt wie die von *Phalacrocera* und *Cylindrotoma* 6 Reihen von Fortsätzen. Sie ist von der von *Phalacrocera* leicht zu unterscheiden durch den vollkommen anderen Habitus, den *Phalacrocera* durch ihre langen pfriemförmigen Fortsätze erhält. Der Unterschied von *Cylindrotoma distinctissima* und *Cylindrotoma glabrata* besteht hauptsächlich in der Zahl der Äste, die die dorsalen Fortsätze tragen. *Cylindrotoma distinctissima* hat unverzweigte Fortsätze, *Cylindrotoma glabrata* trägt nur 2 Fortsätze. *Triogma trisulcata* dagegen 3.

Die Puppe von *Triogma*, hat große Ähnlichkeit mit der von *Cylindrotoma glabrata*, hat wie diese 2 dorsale Reihen von Fortsätzen, trägt aber auch wieder 3 Äste an den Dorsalfortsätzen, statt der 2, die *Cylindrotoma* hat. Von der beweglichen Puppe der *Phalacrocera* ist die der *Triogma* leicht zu unterscheiden, da *Phalacrocera* bis auf 2 dorsale Fortsätze des 9. Segmentes, 2 ventrale des 10. und 2 laterale des 11. Segmentes fortsatzlos ist.

Die Larve von *Triogma* trägt 6 Reihen von Fortsätzen; ähnliche Reihen von Fortsätzen, die wir bei anderen Dipterenlarven finden, dürften denen der Larve von *Triogma* homolog sein; doch bedarf diese Frage noch weiterer Untersuchungen.

Die am Rande des Stigmenfeldes stehenden, dem 11. und 12. Segmente angehörenden Fortsätze, sind homolog denen der vorhergehenden Segmente. Ähnliche Fortsätze am Hinterende anderer Fliegenlarven dürften als Reste ähnlicher Fortsatzreihen aufzufassen sein.

Die Larve ist metapneustisch, die Stigmen sind offen. Es ist ein Spalt im Stigmenmittelstück vorhanden, durch den die Luft eintritt. Der Stigmenring ist nicht durchlöchert; er scheint es nur zu sein, infolge der von unten an ihn herantretenden Stützbalken. Bei *Phalacrocera* dient das Stigma nicht der Atmung, wohl aber spielt es eine Rolle bei der Verpuppung (Häutungsstigma).

Die Filzkammer ist eine Einstülpung der äußeren Körperhaut. Die Trachee reicht nur bis zur Filzkammer. Das eigentliche Stigma befindet sich an der Grenze von Trachee und Filzkammer.

Die an die Filzkammer ansetzenden Muskeln dienen der Respiration.

Die Tracheenlunge der Larve erhält sich auch bei der Puppe. Welche Bedeutung sie dort hat, ist zweifelhaft.

Die im Herzen flottierenden Herzkörper sind Hautdrüsen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. G. W. MÜLLER meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die vielen Ratschläge und die fortwährende Unterstützung, die er meiner Arbeit zukommen ließ.

Literaturverzeichnis.

- BENGTSSON, S., Studier öfver Insectlarver, in: Lunds Univ. Arsskr., Acta Univ. Lundens, Vol. 33, 1897.
- , Ueber sog. Herzkörper bei Insektenlarven zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Blutgewebe, in: Bih. Svensk. Vet. Akad. Handlingar, Vol. 25, Afd. 4, No. 3, Stockholm 1899.
- BOIE, FR., Zur Verwandlungsgeschichte inländischer Zweiflügler, 1839, in: Naturhistor. Tidskr. (1), Vol. 2, p. 234—248.
- BROWN, JAMES, Some points in the anatomy of the larva of *Tipula maxima*. A contribution to our knowledge of the respiration and circulation in Insects, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 11, 1909.
- ENGEL, Notiz p. 260 in: Entomol. Nachr., 1884.
- DE GEER, Abhandlung zur Geschichte der Insekten, übers. v. GOEZE 1782, Nürnberg 1782.
- GERBIG, F., Ueber Tipulidenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Syst., 1913, auch Diss., Greifswald 1913.
- GIARD, A., in: Bull. Soc. entomol. France, 1895, p. 235.
- GRUBE, Ueber eine noch nicht beschriebene Dipterenlarve des süßen Wassers, in: Jahrb. Schles. Ges. vaterl. Kultur 1867, Breslau 1868.
- MAMMEN, H., Ueber die Morphologie der Heteropteren- und Homopterenstigmien, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat., 1912, auch Diss., Greifswald 1912.
- DE MEIJÈRE, J., Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen *ibid.*, Vol. 40, Syst., 1917.
- MIK, J., Metamorphose von *Tipula rufina*, in: Wien. entomol. Ztg., 1882.
- MIALL, L. C. and R. SHELFORD, The structure and life-history of *Phalacroceras replicata*, in: Trans. entomol. Soc., London 1897.
- MÜGGENBURG, F. H., Larve und Puppe von *Cylindrotoma glabrata* (MEIGEN) 1818, ein Beitrag zur Kenntnis der Tipuliden, in: Arch. Naturg., Jg. 67, Beiheft 1901.
- MÜLLER, G. W., Ueber die Larve von *Triogma trisulcata*, in: Ann. biolog. lacustre, 1908.

- OSTEN-SACKEN, C. R., Dipterenlarven, in: Entomol. Nachr., Jg. 4, 1878.
- , Remarks on the literature of the earlier stages of the *Cylindrotoma*, a section of the Tipulidae, in: Trans. entomol. Soc. London, 1897.
- PRELL, H., Die Beteiligung des Darmes an der Entfaltung der Flügel bei Schmetterlingen, in: Ztschr. wiss. Insectenbiologie, Vol. 10, 1914.
- DE ROSSI, Dipterologische Notiz, in: Entomol. Nachr., 1876.
- , Die Larve der *Cylindrotoma glabrata* MEIG., in: Insectenbörse, Vol. 19, 1902.
- RUNGIUS, H., Ueber eine Besonderheit des Larvendarmes von *Dytiscus marginalis*, in: Zool. Anz., Vol. 35, 1910.
- , Der Darmkanal (der Imago und Larven) von *Dytiscus marginalis*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 68, 1911, auch Diss., Marburg.
- SHELLENBERG, J. R., Genres des Mouches Dipteres, Zürich 1803.
- STEINMANN, P., Die Tierwelt der Gebirgsbäche, eine faunistisch-biologische Studie, in: Ann. Biol. lacustre, Vol. 2, 1907—1908.
- ZELLER, P. C., Dipterologische Beiträge, in: Isis, 1842.

Erklärung der Abbildungen.

<i>ag</i> Ausführungsgang	<i>m</i> Muskel
<i>bn</i> Bildungskerne des Filzes	<i>n</i> Kern
<i>ch</i> Filzkammer	<i>r</i> Retractoren
<i>c. g</i> Capillaren zur Gewebeer- sorgung	<i>sa</i> secernierender Abschnitt
<i>c. t</i> Capillarenbündel der Tracheen- lunge	<i>sk</i> Sekretropfen
<i>d</i> Dorsalfortsatz des 11. Segmentes	<i>st</i> Stigma
<i>h</i> Herzkörper	<i>tr</i> Trachee
	<i>trl</i> Tracheenlunge

Tafel 15.

Fig. 3—8, 10 sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 1. Habitusbild der Larve von *Triogma*. 8 : 1.

Fig. 2. Puppe, Tracheenlunge und Herzkörper. 64 : 1.

Fig. 3. 3. Stadium, Herzkörper ausgewachsen, die Zellen mit Sekret gefüllt. 130 : 1.

Fig. 4. 2. Stadium, Anlage der Herzkörper. 130 : 1.

Fig. 5. Puppe, Herzkörper beim Zerfall. 40 : 1.

Fig. 6. 3. Stadium, Herzkörper kurz vor dem Eindringen in das Herz. 130 : 1.

Fig. 7. 3. Stadium, Herzkörper. 130 : 1.

Fig. 8. Filzkammer mit Tracheenlunge. 130 : 1.

Fig. 9. Puppe, Tracheenlunge. 210 : 1.

Fig. 10. Puppe, Herzkörper beim Zusammenziehen. 40 : 1.

Fig. 11. Stigmenfeld, nach dem Leben.



Haake, Bernhard. 1922. "Die Metamorphose von Triogma trisulcata."
Zoologische Jahrbücher 45, 459–500.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/38163>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/190114>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.