

Morphogenetische Untersuchungen und Beobachtungen an Culiciden-Larven.

I. Teil.

Morphogenetische Beobachtungen.

Von

Ernst Tänzer, Halle.

Mit 27 Figuren im Text.

Meinem lieben Vater, dem Lehrer
Ernst Tänzer in Merseburg in Dank-
barkeit gewidmet.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Larvenentwicklung	136
<i>Anopheles bifurcatus</i>	137
<i>Theobaldia annulata</i>	142
<i>Culex pipiens</i>	151
II. Das Tracheensystem	157
Literatur	157
Eigene Untersuchungen (<i>Anopheles</i> , <i>Culex</i> , <i>Theobaldia</i>).	159
Die Larve von <i>Mochlonyx</i>	166
Die Larve von <i>Corethra</i> (nach v. Frankenberg)	167

I. Larvenentwicklung.

Eysell hatte im Anschluß an seine Untersuchung von *Cyclophorus* (*Anopheles*) *nigripes* Staeger (nov. gen.) folgende These aufgestellt: „Wir werden erst dann zu einer natürlichen Einteilung der Anopheliden und auch der Culiciden gelangen, wenn uns die ganze Lebensgeschichte der einzelnen Arten bekannt sein wird.“ Die Berechtigung dieses Satzes hat er durch eingehende morphologische Untersuchungen der Larve von *Anopheles nigripes* überzeugend dargetan, denen zufolge er diese Art als *Cyclophorus nigripes* von der Gattung *Anopheles* abtrennt. Auch Christophers betonte 1906 die Wichtigkeit der Larvencharaktere für die Klassifikation: „In the variations of the ovum, larva and nympe, we have a most important additional means of determining the natural affinities of mosquitoes“. Eysells Erfolge ermutigten den Verfasser, seine morphogenetischen Studien bei *Anopheles maculipennis* (Tänzer und Osterwald) auf eine große andere Dipterenlarven auszudehnen.

Anopheles bifurcatus.

Hatte Eysell schon in seiner Arbeit einige genauere Angaben über die Larve von *Anopheles bifurcatus* gemacht, so fehlten doch noch Untersuchungen über die Unterschiede der Larven der aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. Nach unseren Erfahrungen lassen sich manche bisher als Larven-Unterscheidungsmerkmale zwischen *Anopheles maculipennis* und *bifurcatus* angeführte Kennzeichen nicht mehr als solche aufrecht erhalten. So finden sich bei dem ersten Larvenstadium von *Anopheles maculipennis* einfache Median- und Winkelborsten, eine Ausbildung, die nach Grassi ein spezifisches Merkmal für *Anopheles bifurcatus* sein sollte (Malariastudien, S. 103). Ferner findet sich bei der zweiten Larvenform von *Anopheles maculipennis* am Atenkamm (Pecten) das nach Eysell als für *Anopheles bifurcatus* charakteristisch angegebene Alternieren einer kleinen und einer großen Zinke.

Nach der Feststellung von *Anopheles bifurcatus* in hiesiger Gegend wurde der Versuch gemacht, diese Mücke zur Zucht zu bringen, um so Aufschluß über deren postembryonale Stadien zu erhalten und nunmehr zu sicheren Unterscheidungsmerkmalen zwischen den Larven von *Anopheles maculipennis* und *bifurcatus* zu gelangen. Die in Ställen mit Eiern gefangenen ♀♀ wurden in der schon oft beschriebenen Weise (Eysell u. a.) in einem Zwinger zur Eiablage gebracht. Hie und da war es nötig, die eingefangenen Tiere, welche sich nicht sofort zur Eiablage bequemen, mit Zuckerwasser zu füttern oder es wurde ihnen Gelegenheit gegeben, an dem an den Mull des Glasverschlusses gelegten Finger zu saugen, was vielfach auch bereitwilligst geschah. Die abgelegten Eier wurden dann in Wasserschalen gehalten und die ausschlüpfenden Larven mit Heuinfusion und organischem Detritus großgezogen. Leider gelang es nicht, die selbstgezüchteten Anophelen wieder zur Zucht zu bringen.¹⁾

Im Folgenden seien die Daten der Entwicklung zweier Zuchten wiedergegeben:

Eiablage	25.	V.	12.	VII. 1919
Ausschlüpfen der Larven	29.	V.	17.	VII.
1. Häutung	2.	VI.	23.	VII.
2. Häutung	8.	VI.	28.	VII.
3. Häutung	21.	VI.	1.	VIII.

¹⁾ Des Interesses halber seien die Daten aus der Zucht eines *Anopheles bifurcatus* ♀ angeführt: Ausgeschlüpft in der Nacht vom 5.—6. VIII. 1919; am 7. VIII. 4 Uhr nachmittags erstmalig gestochen; 10. VIII. 10¹/₂ Uhr abends wenig Blut gesogen; 12. VIII. 3¹/₂ Uhr nachmittags Blut gesogen; 14. VIII. 10 Uhr abends Blut gesogen; 18. VIII. nur gestochen; 19. VIII. 9 Uhr abends Blut gesogen; 21. VIII. 9 Uhr abends nur gestochen; 23. VIII. 7¹/₂ Uhr abends wenig Blut gesogen; 24. VIII. 10¹/₂ Uhr abends Blut gesogen; 26. VIII. 7¹/₂ Uhr abends Blut gesogen; 28. VIII. abends große Stechlust, aber kein Blut gesogen; 29. VIII. 5 Uhr nachmittags Blut gesogen. Bei dem Versuch der Eiablage verunglückte es dann. Die Stechlust war abends immer größer als am Tage.

Verpuppung	4. VII.	11. VIII.
1. Imago ausgeschlüpft	—	13. VIII.
Letzte Imago ausgeschlüpft	—	7. IX.

Die gegebenen Daten beziehen sich immer nur auf die jeweils ersten die Häutung vollziehenden Tiere. Die bei der einen Zucht gemachten Angabe, die sich auf das Ausschlüpfen der letzten Imago bezieht, gibt ein Beispiel für die ungleichmäßige Entwicklung innerhalb ein und derselben Zucht. Die Entwicklungsdauer betrug also ungefähr 30–40 Tage.

Das Ei (Fig. 1).

Eysell war der erste, der eine Gegenüberstellung der Eier der verschiedenen heimischen Anophelen brachte. Wenn auch, was

Gestalt, Größe und Schwimmfähigkeit anlangt, das Ei von *Anopheles bifurcatus* dem von *maculipennis* ähnlich ist, so unterscheidet es sich doch dadurch, daß die Rippen der beiden seitlichen Luftkammern weiter gegen die Mediane vorgreifen als bei *Anopheles maculipennis*, sodaß das Ei von oben viel schlanker erscheint als das der geschecktflügeligen Art. Außerdem sind im Gegensatz zu den einfach geraden Rippen letzterer Art diese bei *Anopheles bifurcatus* winklig abgebogen, was auch aus den Abbildungen Bresslaus hervorgeht. Die von letzterem angeführte Unterscheidung auf Grund der Länge des Schwimmapparates zur Eilänge läßt sich nach meinen Untersuchungen nicht aufrecht erhalten. Ich fand zahlreiche Eier von *Anopheles bifurcatus*, deren Schwimmapparat nicht länger als die

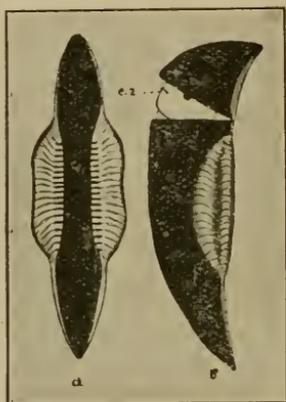


Fig. 1. Ei von *Anopheles bifurcatus*. a von oben, b von der Seite im Moment d. Ausschlüpfens (Figurenerklärung am Schluß).

halbe Eilänge war. Auch stehen seine Angaben mit den Abbildungen Eysells in Widerspruch, die er freilich als Verwechslungen ansehen will.

Die Befreiung der Larve aus der Eihülle erfolgt mit Hilfe des Eizahns e. z. (Fig. 1b), der übrigens auch *Anopheles maculipennis* zukommt¹⁾. Die Lage des Embryos im Ei und das Ausschlüpfen ist neuerdings von Bresslau eingehend beschrieben.

¹⁾ Die von Bresslau geäußerte Ansicht, wir hätten den dunklen Fleck auf dem Kopfrücken der 1. Larve von *Anopheles maculipennis*, von dem die Brännung der Chitinenticula ausgeht, in seiner Funktion verkannt, müssen wir ablehnen. Aus technischen Gründen wurde s. Zt. das für Autotypie bestimmte Feld zur Zinkätzung geschwärzt und dabei der viel kleinere Eizahn verdeckt.

Die Larve.

Im Gegensatz zu dem bald pigmentierten Lärvenchen von *Anopheles maculipennis* ist die erste Larve von *Anopheles bifurcatus* fast farblos (Fig. 2). Im übrigen stimmt sie mit dem entsprechenden Stadium von *Anopheles maculipennis* völlig überein. Nur die bei letzterer Art

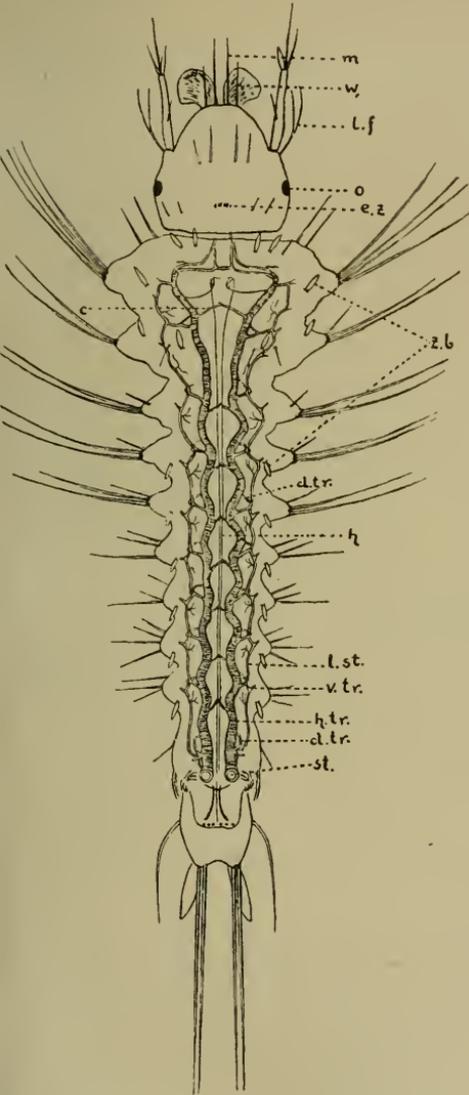


Fig. 2. Erstes Larvenstadium von *Anopheles bifurcatus* (von oben).

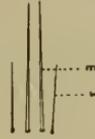


Fig. 3. *Anopheles bifurcatus*.
4. Larvenstadium: Median- und Winkelborsten.

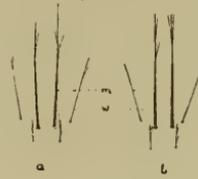


Fig. 4. *Anopheles bifurcatus*.
4. Larvenstadium: Median- und Winkelborsten, z. T. befiedert.

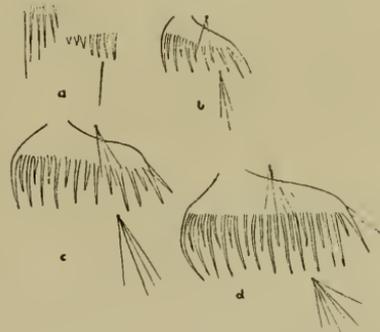


Fig. 5. *Anopheles bifurcatus*.
Die Käme der aufeinanderfolgenden Larvenstadien. a. Der Doppelkamm d. I. Stadiums; b. II. Larvenstadium; c. III. Larvenstadium; d. IV. Larvenstadium.

gefiederte „laterale Fiederborste“ — bekanntlich die einzige Fiederborste der ersten Larvenform dieser Art ist bei *Anopheles bifurcatus* gegabelt (Fig. 2 l. f). Ein Irrtum in unserer gemeinsamen Arbeit bezüglich der zäpfchenförmigen Borsten, die sich in gleicher Anzahl bei beiden heimischen *Anopheles*-Arten finden und für die erste Larvenform charakteristisch sind, sei hier richtig gestellt: auf dem Thorax finden sich nicht, wie angegeben, nur 2 sondern 5 Paar¹⁾ (Fig. 2 z. b).

Während nun bei den folgenden Larvenstadien von *Anopheles maculipennis* sich Median- und Winkelborsten in der Weise spezialisieren, daß die letzteren sich baumförmig verästeln, während erstere keine oder nur wenige kleine Fiedern tragen, bleiben bei *Anopheles bifurcatus* sowohl Median- wie Winkelborsten auf dem primitiveren unverästelten Stande stehen (Fig. 3). Doch findet sich gelegentlich auch geringe Befiederung (Fig. 4). Auch der primitive Kammtyp, wie er der zweiten Larvenform von *Anopheles maculipennis* und *bifurcatus* zukommt, erhält sich noch bei der 3. und 4. Larvenform letzterer Art im Prinzip: wenn auch die Zahl der Kammzinken eine steigende Vermehrung erfährt, so bleibt doch das Alternieren einer großen und einer kleinen Borste gewahrt (Fig. 5). Im übrigen stimmen die Larven der erwähnten *Anopheles*-Arten völlig überein und es erübrigt sich aus diesem Grunde, die bei der Beschreibung der Larven von *Anopheles maculipennis* gemachten Angaben zu wiederholen (Tänzer und Osterwald). Die Farbe der Larve von *Anopheles bifurcatus* ist im allgemeinen etwas dunkler als die von *maculipennis*, vor allem bei den überwinterten Larven. Letztere sind stark dunkelbraun (vgl. auch Martini).

Im Folgenden seien kurz die spezifischen Unterschiede der Larven beider *Anopheles*-Arten gegenübergestellt.

Anopheles maculipennis: 1. Larve: laterale Fiederborste gefiedert; 2.—4. Larve: Winkelborsten baumförmig verästelt.

Anopheles bifurcatus: 1. Larve: laterale Fiederborste gegabelt; 2.—4. Larve: Median- und Winkelborsten einfach.

Die folgende Übersicht mag schließlich noch für *Anopheles bifurcatus* die hauptsächlichsten Unterschiede zwischen den einzelnen (Larvenformen geben.

¹⁾ Darauf hat neuerdings auch Martini hingewiesen.

Merkmale	I. Larven- stadium	II. Larven- stadium	III. Larven- stadium	IV. Larven- stadium
Dauer der Ent- wicklung . . .	4—6 Tage	5—6 Tage	3—14 Tage	10—14 Tage
Länge	1 mm	3 mm	4—5 mm	5 $\frac{1}{2}$ —10 mm
Augen	1 Paar einfache			1 Paar einfache und 1 Paar Facettangen
Borsten	ungefiedert b. a. die gegabelte „laterale“ Fie- derborste	fortschreitende Befiederung, Median- und Winkelborsten einfach		
Sinneskolben(?) (Lanzethaare [Martini])	vorhanden	fehlend		
Palmate hairs (Quirlhaare)	fehlend	7—9-strahlig	12-strahlig	16-strahlig
Kämme	2 Paar mit gleichgroßen Zähnen	Alternieren einer großen und einer kleinen Zinke und zwar 11—14 Zinken	17—18 Zinken	23—30 Zinken
Schwanzfächer	rudimentär	6 Paar Borsten	8 Paar Borsten	9 Paar Borsten

Bezüglich ihrer Gewohnheiten stimmen beide genannten *Anopheles*-Arten gut überein. Im Gegensatz aber zu dem bei uns anscheinend nur als Imago überwinternen *Anopheles maculipennis* überwintert *bifurcatus* als Larve.

Es wäre interessant gewesen, auch *Anopheles nigripes* in unseren Beobachtungskreis zu ziehen. Doch scheint diese Art hier zu fehlen.

Die Angaben in der Literatur über die postembryonale Metamorphose der Anophelen sind noch spärlich. Zum Vergleich mit der Entwicklung der heimischen Arten seien die Untersuchungen von Tsuzuki an japanischen Arten herangezogen. Seine Resultate bezüglich Eiablage und Eigelege weichen nicht wesentlich von dem Bekannten ab. Auch er schreibt, daß das ♀ nach der Eiablage gewöhnlich zugrunde geht.

Wie bei unseren heimischen Arten sind die „Bestimmungsborsten“ auch bei den japanischen Anophelen während des ersten Larvenstadiums einfach. Sonst werden sie gleichfalls als Larvenunterscheidungsmerkmale benutzt. So sagt der genannte Autor: „also kann man die *jesoënsis* Larve, abgesehen vom ersten Entwicklungsstadium, durch den Charakter der beiden Kopfborsten von den andern unterscheiden.“ Während diese bei der erstgenannten Art denen von *maculipennis* ähnlich sind (Medianborsten einfach, Winkelborsten baumartig verzweigt), stimmen die von *Anopheles formosaënsis* I und II mit denen von *Anopheles bifurcatus* überein. Weitere Unterscheidungsmerkmale werden in der Ausbildung der „palmate hairs“ (Nuttall) oder Strahlenborsten (Tsuzuki) gefunden. Leider enthalten seine Angaben nichts über die Beschaffenheit der Kämme.

Weiter liegen Untersuchungen Stantons über die bei der post-embryonalen Metamorphose auftretenden Veränderungen von *Anopheles albirostris* vor. Auch er konnte bei der 1. Larve eine gewisse Entdifferenzierung der bei den älteren Larven spezialisierten Merkmale feststellen. So sind hier sämtliche Borsten ungefedert, auch die „Bestimmungsborsten“; auch bei dieser Art finden sich an Stelle der „palmate hairs“ im 1. Larvenstadium die Sinnesborsten. Bedauerlicherweise fehlt ein Vergleich der zitierten Art mit den noch untersuchten *Anopheles*-Arten *sinensis*, *fuliginosus*, *nigrans*, *umbrosus*, *rossi* und *ludowi*. Er gibt nur an, daß die Larven nach dem Ausschlüpfen bei oberflächlicher Betrachtung unter einander sehr ähnlich sind und daß die erwachsenen Larven charakteristische Unterschiede aufweisen, die ihre Arterkennung ermöglichen. Interessant ist die Feststellung, daß der Larve von *Anopheles umbrosus* palmate hairs fehlen, an deren Stelle sich einfache Borsten und gefiederte Haare finden. Dabei hat diese Larve doch die für alle *Anopheles*-Larven so charakteristische Stellung.

Die Untersuchungen Nuttalls, Howards, Tsuzuki's und Stantons geben uns die Hoffnung, daß es möglich sein wird, durch genaue morphologische Studien unter Benutzung der „Bestimmungsborsten“, Kämmen, Quirlhaare (palmate hairs) die Artunterscheidung zu fördern. Wir werden auf diesem Wege vielleicht auch zu einem tieferen Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehungen untereinander und zu anderen Dipteregruppen gelangen.

Culiciden.

An Untersuchungen über die Morphologie der einheimischen wie fremdländischen Culiciden hat es nicht gefehlt. Sie haben uns wertvolles Material genug geliefert. Doch handelt es sich leider immer nur um die ältesten Larvenstadien, während man die Morphogenetik ganz unbeachtet ließ. Noch bei Eckstein finden wir nur die kurze Bemerkung, daß die jüngeren Larven oft erheblich in ihrer Gestalt abweichen. Um hier weiterzukommen, wurden zum vorläufigen Ausgang solcher Untersuchungen *Culex pipiens* L. und *Theobaldia annulata* Schrank gewählt.

Theobaldia annulata.

Auf eine ausführliche Totalbeschreibung der zu den Culicinen gehörenden Larve von *Theobaldia annulata* oder gar auf eine generelle Beschreibung der Culicidenlarven einzugehen, erübrigt sich nach den guten Darstellungen und Abbildungen von Meinert, Schneider, Eckstein und Martini. Es sei nur ganz kurz wiederholt (nach Eckstein), was für die Larve unserer Spezies als spezifisch charakteristisch angegeben wird: Borsten am Fühlerende kurz, stummelförmig; das Borstenbüschel nicht wie bei den Culicinen auf einem kleinen Absatz des Fühlers aufsitzend, sondern wie bei den Aëdinen aus dem Fühler entspringend; das Atemrohr etwa dreimal so lang als sein Basisdurchmesser; es trägt nur ein basales Borstenbüschel. Der Dornkamm besteht aus 7 mehrzähligen Dornen, deren Abstand

von einander distalwärts allmählich größer wird; die äußersten Dornen sind zu langen Borsten ausgezogen, woran die Larve mit Leichtigkeit zu erkennen ist. Die Striegelborsten des 8. Segments sind zahlreich, lanzettlich.

In der nun folgenden Schilderung der einzelnen Larvenformen soll nur auf das charakteristisch Unterscheidende eingegangen werden.

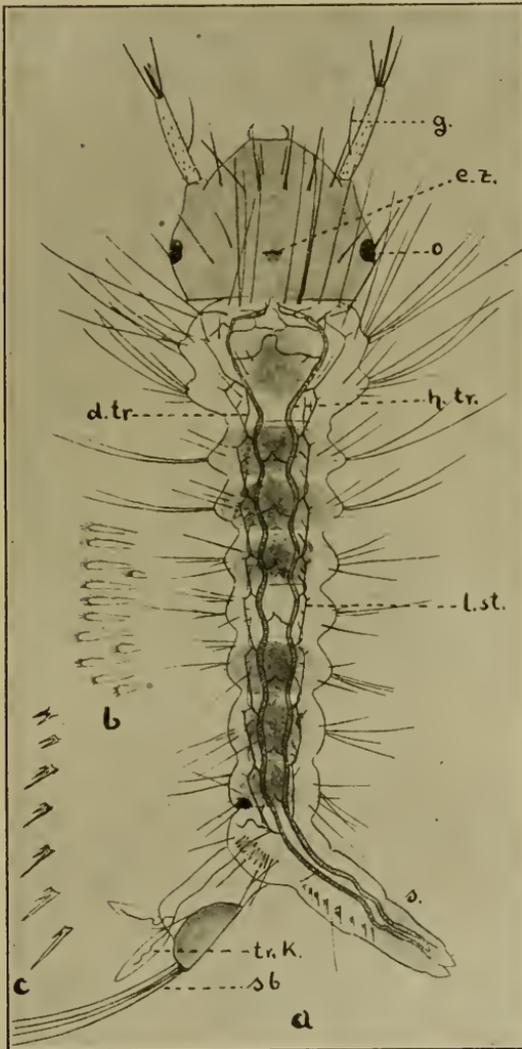


Fig. 6. *Theobaldia annulata*. I. Larve.
a. Total; b. Striegelkamm; c. Dornkamm.

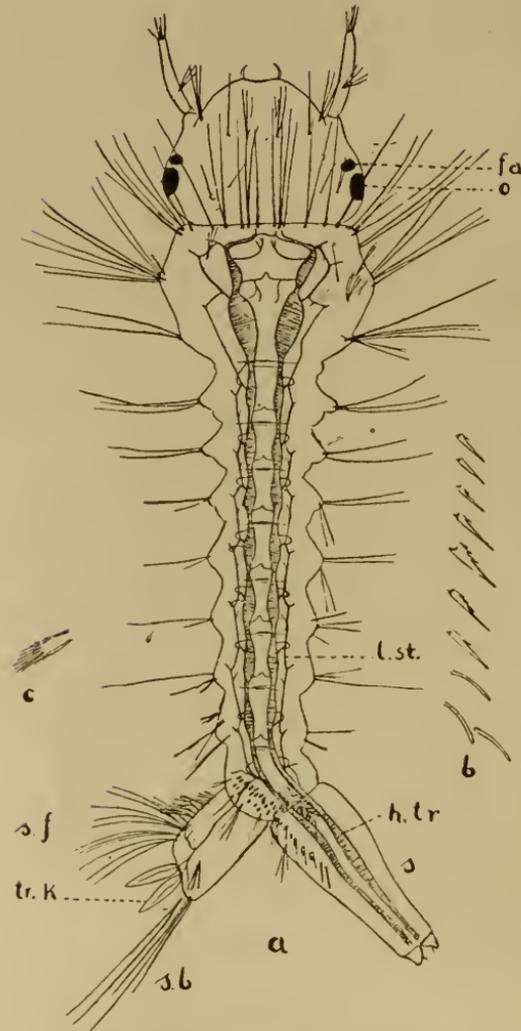


Fig. 7. *Theobaldia annulata*. 2. Larve. a. total; b. Dornkamm; c. Striegelkamm.

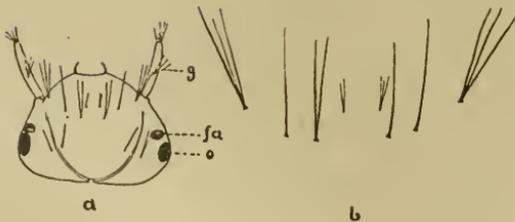


Fig. 8. *Theobaldia annulata*. II. Larve. a. Kopf. b. Bestimmungsborsten auf dem Scutum des 3. Metamers.

I. Larve (Fig. 6).

Die Terminalborsten der Antennen sind noch nicht stummelförmig, sondern etwas länger wie bei den folgenden Larvenstadien. Anstelle des Borstenbüschels („basal tuft“ [Christophers]) der 4. Larve haben wir nur eine einfache Grundborste (g) in der proximalen Fühlerhälfte, also an derselben Stelle, die später das Borstenbüschel einnimmt, und zwar ebenfalls ohne besonderen Absatz, sondern direkt aus dem Fühler entspringend. Die auf dem Scutum des 3. Metamers (Meinert) stehenden 8 Borsten sind sämtlich einfach. Das mittelste Paar ist das kleinste. Auch sonst sind die Borsten einfach und ungefiedert.

Im Gegensatz zu der 1. *Anopheles*-Larve, bei der die 3 ersten Abdominalsegmente mit je 2 Paar langer Borsten ausgestattet sind, haben hier nur die beiden ersten Abdominalsegmente je 2 Paar längere Schwebborsten. Das Verhältnis von Länge des sich etwas distal der Mitte leicht einschnürenden Atemrohres zur Basisbreite desselben ist wie 8:3. Anstelle des basalen Borstenbüschels am Atemrohr der erwachsenen Larve findet sich hier nur eine einfache Borste.

Der Dornenkamm besteht aus 6—8 ein- bis vierzähligen Dornen (Fig. 6c). Die für die älteren Larven so charakteristischen lang ausgezogenen Borsten des Dornenkamms fehlen noch. Die Zahl der lanzettlichen Striegelborsten schwankt von 10—14 (Fig. 6b).

Wie bei *Anopheles*, so fehlt auch der 1. Larve von *Theobaldia* ein Schwanzfächer. Die Zahl der dorsalen Schwanzborsten beträgt 4 (Fig. 6 s. b.).

Als besonderes Charakteristikum der 1. Larve sei noch der etwa in Augenfront stehende Eizahn erwähnt, der ähnlich wie bei *Anopheles* eine in eine Spitze ausgezogene Chitinplatte darstellt (Fig. 6e. z.). Die bevorstehende Häutung deutet sich durch die durchschimmernden Borsten des folgenden Stadiums an. Gegen das Ende des ersten Larvenstadiums erfolgt, wie bei *Anopheles*, eine Streckung des Körpers, speziell eine Verbreiterung des Thorax.

II. Larve. (Fig. 7.)

Ihre Gestalt ist im großen und ganzen wenig gegen die der ersten Larve verändert. Die Terminalborsten der Antennen sind nunmehr stummelförmig. Die Grundborste ist hier drei- bis vierstrahlig. Die Formel der Borsten auf dem Scutum des 3. Metamers ist in der Regel 1, 2, 1, 2, d. h. die innerste Borste der einen Seite ist einfach, die nächste zweistrahlig, die folgende einfach, die äußerste zweistrahlig. Symmetrisch wiederholt sich die Borstenbeschaffenheit auf der anderen Seite. Doch kommen auch Abweichungen vor, wie z. B. auf unserer Figur 7a: 1, 2, 1, 3 (vergl. auch Fig. 8). Das innerste Paar dieser Borsten ist auch hier das kleinste.

Die beiden ersten Abdominalsegmente sind wie der Thorax mit längeren Schwebborsten ausgestattet (6 am ersten), 4 am zweiten Abdominalsegment).

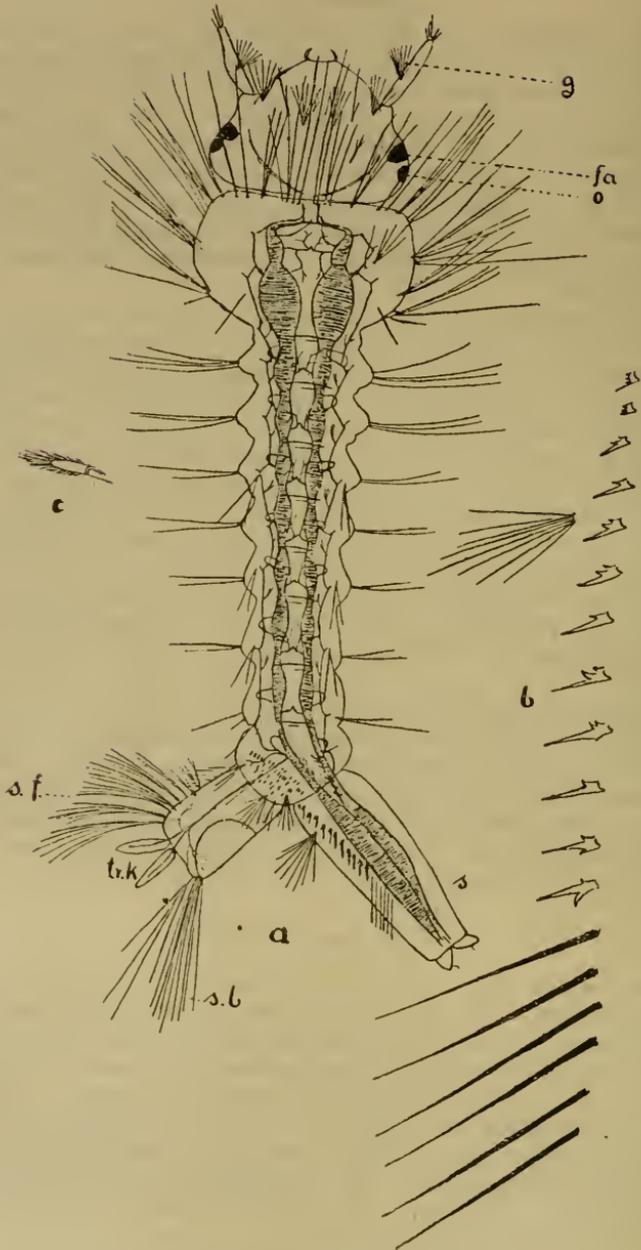


Fig. 9. *Theobaldia annulata*. III. Larve.
 a. total; b. Dornkamm; c. Borste des Striegelkammes.

Das Verhältnis von Länge und Breite des Atemrohres ist nun schon wie 3:1. Das Borstenbüschel am Atemrohr ist dreistrahlig. Der Dornenkamm besteht aus 9—10 ein- bis vierzähligen Dornen (Fig. 7b). Auch hier fehlen noch die Strahlendornen, deren Ausbildung aber vielleicht schon in den 2—3 distalen ungezählten, einfachen Borsten angedeutet ist. Die Zahl der Striegelborsten ist auf 20—22 gestiegen. Sie sind in 2 undeutlichen Reihen angeordnet.

Die 2 Paar dorsalen Schwanzborsten sind drei- (das innere), resp. zweistrahlig (das äußere Paar). Der Schwanzfächer wird gebildet von 4 Paar drei- bis zweistrahligten Borsten; darauf folgen noch einige zwei- und einstrahlige Borsten, die das Schwanzruder verstärken. Auch sonst sind die Borsten zahlreicher geworden.

Schon bei dem zweiten Larvenstadium kommt das Facettauge der Imago zur allmählichen Anlage; es ist als pigmentierter Fleck vor dem Punkttauge sichtbar (Fig. 8 f. a.).

III. Larve. (Fig. 9.)

Das Borstenbündel der Antenne besteht aus 8 Strahlen (Fig. 9g). Die Formel der Borsten auf dem Scutum des 3. Metamers lautet 1, 3—5, 1, 6. Asymmetrien sowie kleine Abweichungen sind wie bei den anderen Larvenstadien nicht zu selten.

Die Beborstung des Körpers, vor allem auch des Thorax und des Abdomens, mit längeren Schwebborsten ist vermehrt.

Das Borstenbüschel am Atemrohr ist achtstrahlig. Der Dornenkamm besteht aus 9—12 gezählten Dornen und 6—7 langen Borsten (Fig. 9b). Die Zahl der in 3 undeutlichen Reihen angeordneten Striegelborsten beträgt 40—50.

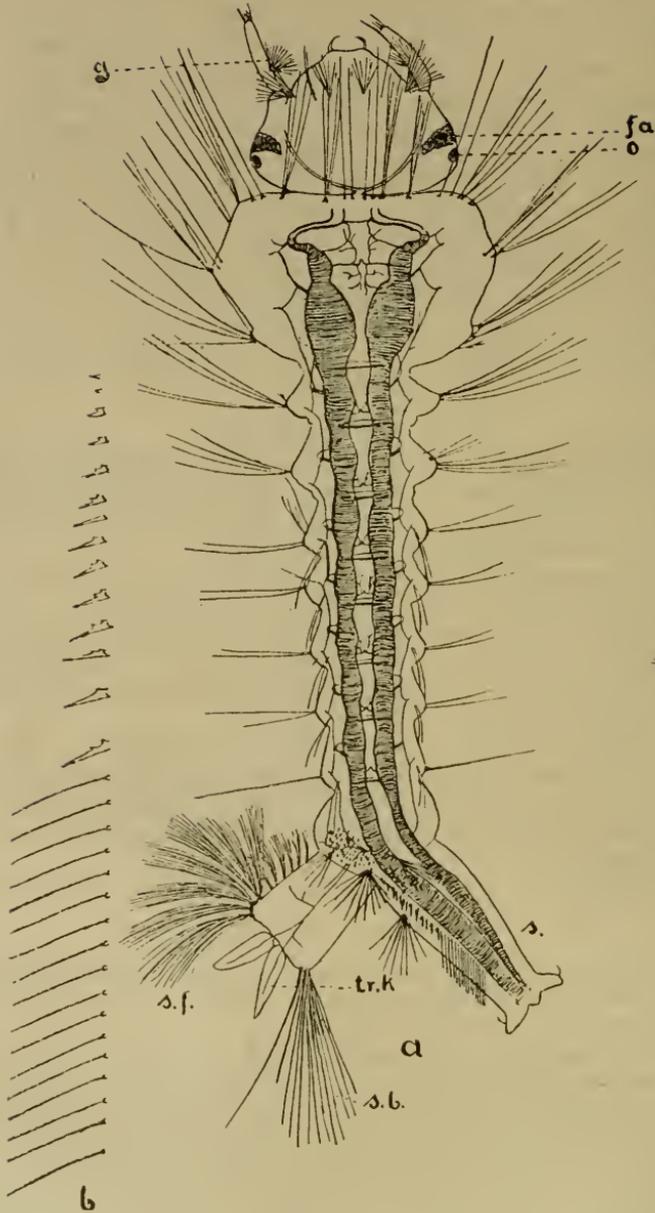
Die inneren dorsalen Schwanzborsten (Fig. 9s. b.) sind achtstrahlig, die äußeren vierstrahlig. Der Schwanzfächer besteht aus sechs Paar sechs- bis vierstrahligen Borsten. Darauf folgen auch hier noch drei-, zwei- oder einästige Borsten zur Vervollständigung des vertikalen Ruders (Fig. 9s. f.).

Das Facettauge ist weiter in seiner Entwicklung fortgeschritten.

IV. Larve. (Fig. 10.)

Die Zahl der Strahlen des „basal tuft“ der Antenne beträgt 15—16 (Fig. 10g). Die Formel der Borsten auf dem Scutum des 3. Metamers lautet: 2—3, 4—6, 1—3, 7—11.

Das Borstenbüschel auf dem Atemrohr ist 8—10 strahlig. Der Dornenkamm besteht aus 11—16 gezählten Dornen und 11—17 langen einfachen Borsten (Fig. 10b). Die Zahl der Striegelborsten beträgt 34—58. Die 2 Paar dorsalen Schwanzborsten sind 4, resp. 12strahlig (Fig. 10 s. b.). Der Schwimmfächer besteht aus 7 Paar 11—9strahligen großen Borsten und einigen medianen 9—6strahligen kleinen Borsten, die sich in der ventralen Mittellinie dem Schwanzfächer anschließen (Fig. 10 s. f.). Die Borstenzahl des Thorax hat erheblich zugenommen, wie aus den Abbildungen ohne weiteres zu ersehen ist (Fig. 6, 7, 9, 10).

Fig. 10. *Theobaldia annulata*.

IV. Larve. a, total; b, Dornkamm; c, Borste des Striegelkamms.

Die Facettaugen haben am Ende der Metamorphose etwa siehelförmige Gestalt, ihre Enden greifen weit auf die dorsale und ventrale Kopfseite über (Fig. 10 a fa).

Nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, welches 4 Tage nach der Eiablage erfolgte, haben die Larven eine Länge von $1\frac{1}{2}$ mm und erreichen eine solche von ungefähr 1 cm und noch darüber (nach ca. 14 Tagen). Die im Laufe der postembryonalen Metamorphose auftretenden Differenzierungen hängen wohl mit der durch die zunehmende Größe erforderlichen Reibungsflächenvergrößerung zusammen; sie gestalten sich wohl infolge der besonderen Anforderungen spezifisch.

Die Larven von *Theobaldia annulata* findet man in schmutzigen Tümpeln, in der Regel in Gesellschaft von *Culex pipiens*-Larven. Von letzteren sind sie durch das kürzere Atemrohr, die langen Dornenkammborsten leicht zu unterscheiden. Bei der *Theobaldia annulata*-Larve ist außerdem die Pigmentierung sehr charakteristisch (Fig. 6). Während Kopf, Mittelthorax, das 1.—3. und das 5.—7. Abdominalsegment, ebenso die Enden des Atemrohrs und des Chitinschild des letzten Abdominalsegments dunkel pigmentiert sind, bilden die unpigmentierten Stellen des Thorax des 4. und 8. Abdominalsegmentes weiße Ringe, sodaß man schon von einer „geringelten“ Larve sprechen

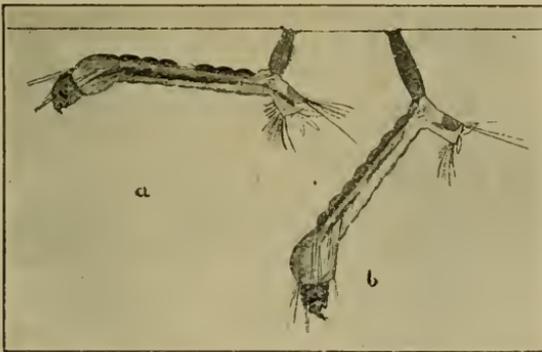


Fig. 11. a. *Theobaldia annulata*. b. *Culex pipiens*
in ihren charakteristischen Rubestellungen am Wasserspiegel.

kann. Diese Zeichnung kommt bald nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei zum Vorschein. Noch auf einen weiteren biologischen Unterschied wäre hinzuweisen: während die Larven der Singschnake mit ihrem langen Atemrohr fast senkrecht nach unten hängen, liegt die *Theobaldia*-Larve parallel dem Wasserspiegel in Atemrohrentfernung (Fig. 11). Dies wird wieder mit der Länge des Atemrohrs und der Ausbildung des Tracheensystems (vergleiche unten) zusammenhängen; es sei auf ähnliche Gegenüberstellungen von *Stegomyia*- und *Culex concolor*-Larven bei Christophers hingewiesen.

Oft biegt sich die Larve von *Theobaldia annulata* im Winkel nach oben und kreist um das an der Oberfläche fixierte Atemrohr, dabei heftig mit dem Strudelorgan die Oberfläche des Wassers abfischend (Fig. 12).

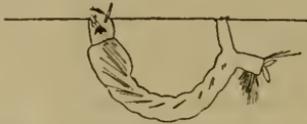


Fig. 12. *Theobaldia annulata*.
Larve.

Die Zucht von *Theobaldia annulata* war aus dem Grunde erschwert, weil sich die meisten mit Eiern eingefangenen ♀♀ nicht zum Stechen bewegen ließen. Das ♀, welches sich endlich zur Eiablage bequeme, stach mich zwei Tage nach derselben und sog sich mit Blut voll. Der

Schmerz war hierbei nicht sehr groß. Vier Tage später stach mich dasselbe Tier, ohne jedoch Blut zu bekommen. Man hat den Eindruck, als ob es Schwierigkeiten macht, die Haut zu durchdringen. Bei diesen vergeblichen Versuchen war der Stich ziemlich schmerzhaft. Im folgenden sei eine Übersicht der Unterschiede der einzelnen Larvenstadien gegeben.

Merkmale	I. Larvenstadium	II. Larvenstadium	III. Larvenstadium	IV. Larvenstadium
Dauer der Entwicklung . . .	3 Tage	3 Tage	3 Tage	7 Tage
Terminalborsten der Antenne . . .	lang	stummelförmig		
Grundbüschel der Antenne („basal tuft“)	einfach	3—4-strahlig	8-strahlig	15—16-strahlig
Formel d. Borsten des Scutums d. 3. Metamers	1, 1, 1, 1	1, 2, 1, 2	1, 3 — 5, 1. 6	2—3, 4—6, 1—3, 7—11
Augen	1 Paar einfache	1 Paar einfache und, in steigender Entwicklung, 1 Paar Facettaugen		
Dornenkamm . . .	6—8 Dornen	9—10 Dornen	9—12 Dornen + 6—7 Strahlenborsten	11—16 Dornen + 11—17 Strahlenborsten
Striegelborsten	10—14 in einer Reihe	20—22 in zwei Reihen	40—50 in drei Reihen	34—58 in mehreren Reihen
Verhältnis von Länge zu Basisbreite des Atemrohrs	8 : 3	3 : 1		
Schwanzfächer . . .	rudimentär	4 Paar 3—2-strahlige Borsten	6 Paar 6—4-strahlige Borsten	7 Paar 11—9-strahlige Borsten
		außerdem noch mehrere ein- bis mehrstrahlige Borsten		
Borste am Atemrohr	einfach	3-strahlig	8-strahlig	8—10-strahlig

Culex pipiens L.

Wesentlich öfter als bei der vorigen Culicine glückte die Zucht bei *Culex pipiens*.

Auch hier sei wieder auf eine Darstellung der ältesten Larve bei Eckstein zurückgegriffen: die Antennen sind ziemlich lang, ihr Haarbüschel steht distal von der Mitte und zwar auf einem kleinen Absatz des Fühlers. Das Atemrohr ist etwa 5 mal so lang als sein Durchmesser an der Basis. Es trägt 4 Borstenbüschel, deren vorletztes, von der Basis gerechnet, mit den anderen nicht in einer Reihe, sondern medial davon steht. Der Dornkamm des Atemrohrs besteht aus etwa 15 mehrzähligen Dornen, die etwa in demselben Abstand von einander stehen. Die Striegelborsten am 8. Segment sind langgestreckt und sehr schmal, zahlreich, etwa 50—60 an der Zahl.

Die I. Larve (Fig. 13).

hat mit den bisher betrachteten ersten Larvenformen von *Anopheles maculipennis* und *bifurcatus* sowie von *Theobaldia annulata* die einfache Ausbildung der Borsten gemein. Ein Schwanzfächer fehlt hier wie da. Die Zahl der Schwanzborsten beträgt 2 Paar (Fig. 13 s. b.). Das Atemrohr ist etwa $3\frac{1}{3}$ mal so lang als an der Basis breit, ist also schon bei der ersten Larve im Verhältnis länger als bei dem entsprechenden Stadium von *Theobaldia*. Die größere Länge des Atemrohrs, die für die erwachsene Larve von *Culex pipiens* spezifisch charakteristisch ist, findet sich somit schon im ersten postembryonalen Entwicklungsstadium.

Der Dornenkamm (Fig. 13b) besteht aus 4 kurzen ein- oder zweizähligen Borsten. Die Zahl der Striegelborsten beträgt 10—12 (Fig. 13c).

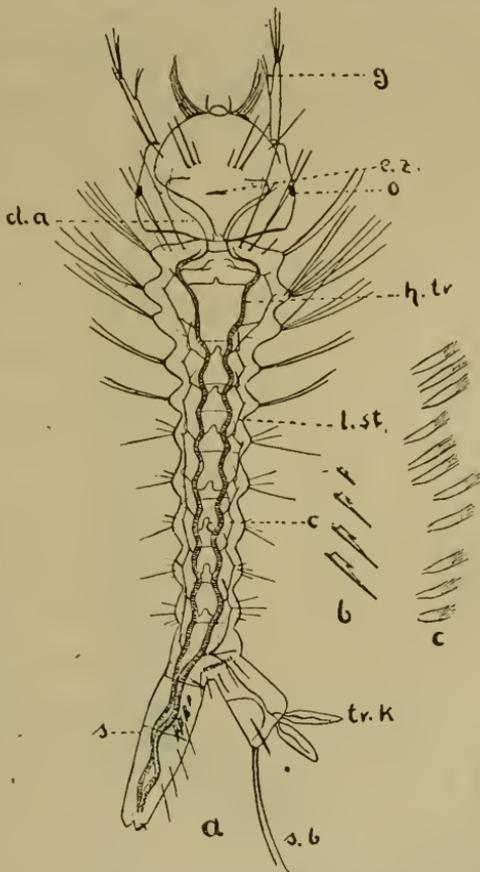


Fig. 13. *Culex pipiens*. I. Larve.

a. total; b. Dornkamm; c. Striegelkamm.

Die Antennen tragen auf ihrer distalen Hälfte statt des bei der erwachsenen Larve vorhandenen Borstenbüschels eine gegabelte Borste (Fig. 13 g). Durch dieses sehr konstante Merkmal, sowie die Einordnung in einem kleinen Absatz des Fühlers in der distalen Hälfte unterscheidet sich diese *Culex*-Larve sehr leicht von dem entsprechenden Stadium bei *Theobaldia*.

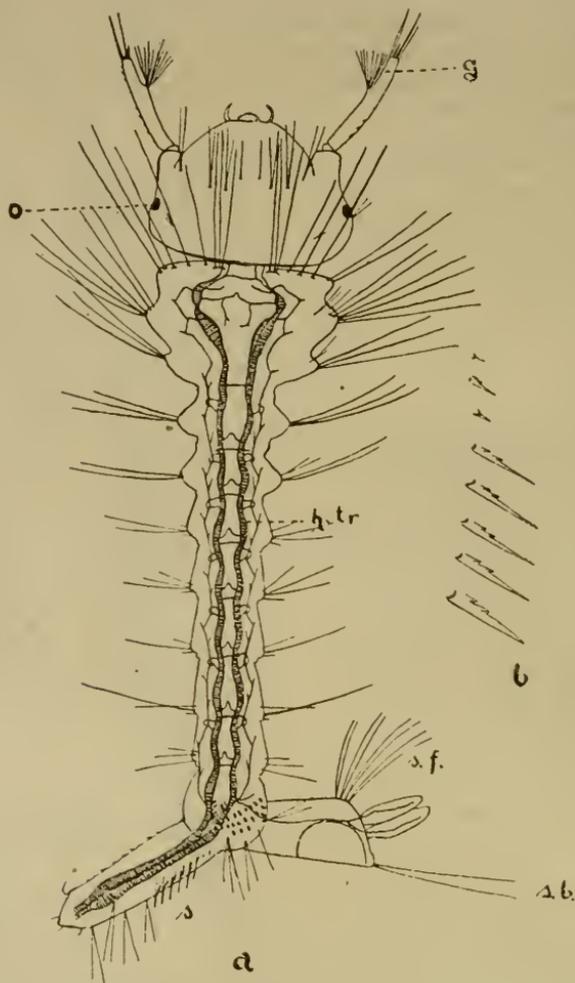


Fig. 14. *Culex pipiens*. II. Larve. a. total; b. Dornkamm.

Die auf dem Scutum des 3. Metamers stehenden 8 Borsten sind sämtlich einfach, auch hier ist das innerste Paar das kleinste. Gleichfalls findet sich hier ein Eizahn ähnlich demjenigen der oben besprochenen Arten (Fig. 13 e. z.). Die 2 ersten Abdominalsegmente

tragen 2 Paar längere Schwebborsten. Die beim Ausschlüpfen aus dem Ei farblose Larve weist schließlich eine bräunliche bis schwärzliche Tönung des Atemrohrs, des Kopfes, und des Sattels des letzten Abdominalsegments und eine schwache Pigmentierung des übrigen Körpers auf.

Die II. Larve (Fig. 14).

weist eine Vermehrung der Borsten auf. Die Antennen tragen jetzt ein 9—10 strahliges Borstenbüschel (g). Charakteristisch für dieses Larvenstadium ist die Zweistrahligkeit der Borstenbüschel des Scutum des 3. Metamers; nur das innerste Paar ist klein und einfach (Fig. 15)¹⁾.

Das 1. Abdominalsegment trägt sechs, das zweite vier längere Schwebborsten.

Der Schwanzfächer besteht aus vier meist zweistrahligen Borstenpaaren. Die Zahl der dorsalen Schwanzborsten hat keine Vermehrung gegenüber dem vorigen Stadium erfahren.

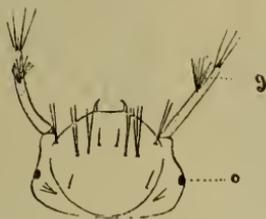


Fig. 15. *Culex pipiens*. II. Larve.
Kopf von oben.

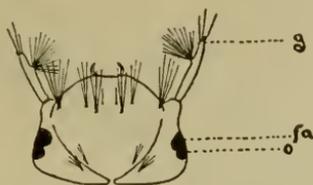


Fig. 16. *Culex pipiens*. III. Larve.
Kopf von oben.

Die Zahl der Striegelborsten hat sich auf 20—25 erhöht, die der Dornen des Dornenkamms auf acht (Fig. 14b). Das Verhältnis von Länge zur Basisbreite des Atemrohrs beträgt 4:1. Die vier Paar Borsten desselben sind hier zweistrahlig.

Die III. Larve.

Das Borstenbüschel der Antennen ist hier 13—14 strahlig (Fig. 16g). Die für dieses Larvenstadium charakteristische Ausbildung der Borsten des Scutum des 3. Metamers drückt sich in der Formel 1, 3, 3, 4—6 aus¹⁾ (Fig. 16). Nunmehr wird neben dem einfachen Ocellus das imaginale Facettauge deutlich (Fig. 16fa).

Der Schwanzfächer hat sich auf fünf Paar meist vierstrahliger Borsten vermehrt. Die Zahl der dorsalen Schwanzborsten beträgt sechs (Fig. 17a). Der Dornenkamm besteht aus 8—10 Dornen (Fig. 17b), das 8. Abdominalsegment trägt jetzt jederseits 30—38 Striegelborsten (Fig. 17a).

Das Verhältnis von Länge zu Breite des Atemrohrs beträgt 4:1.

¹⁾ Unregelmäßigkeiten kommen auch hier vor.

IV. Larve (Fig. 18).

Das Borstenbüschel der Antenne besteht jetzt aus 20 Borsten (Fig. 18g). Die Formel der Bestimmungsborsten auf dem Scutum des 3. Metamers lautet 1, 4—5, 4—5, 7—9 (Fig. 19c). Die Facett-
augen dehnen sich durch Wachstum gegen Ende des Larvenstadiums

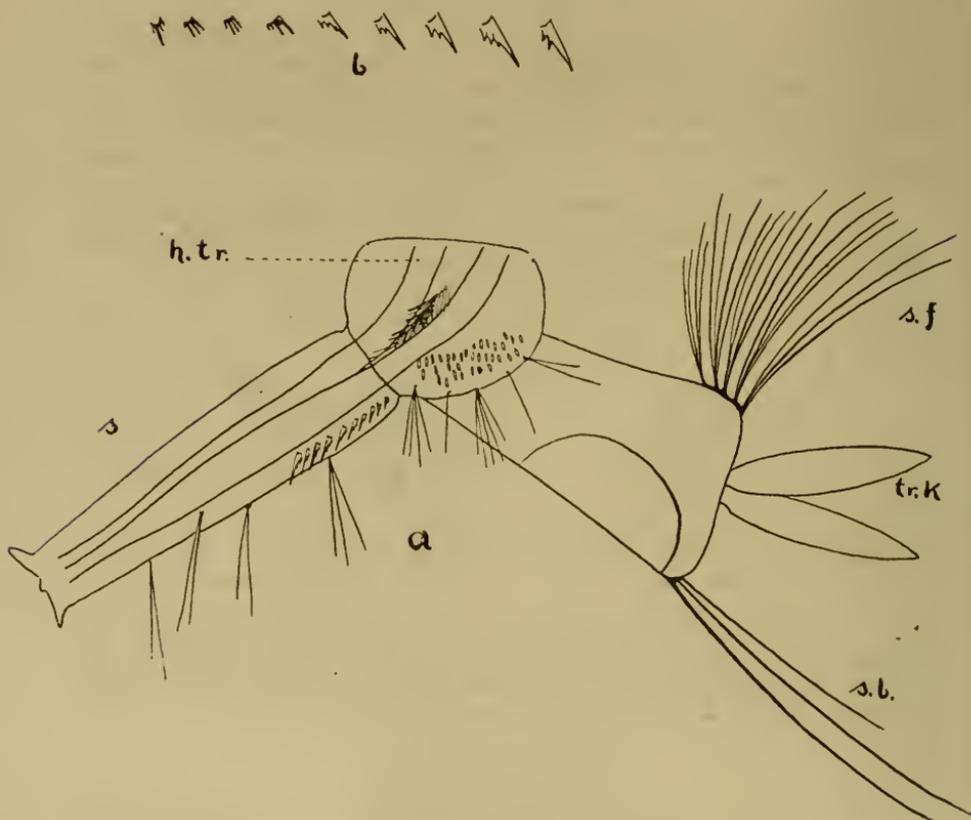


Fig. 17. *Culex pipiens*. III. Larve.
a. 8. u. 9. Abdominalsegment; b. Dornkamm.

bis fast gegen die Mitte der Dorsalseite und gleichfalls ventralwärts aus (Fig. 18fa). Thorax und die beiden ersten Abdominalsegmente tragen zahlreiche lange Schwebborsten. Auch sonst ist die Ausbildung der Borsten reicher als in den vorhergehenden Larvenstadien.

Atemrohlänge zur Basisbreite verhält sich wie 5:1. Die Zahl der ein- bis mehrzähligen Dornen des Atemrohrs beträgt etwa 12 (Fig. 18b), während die Zahl der Striegelborsten sich auf 40—44 erhöht hat.

Der Schwanzfächer ist aus sechs Paar vier- bis sechsstrahligen Borsten zusammengesetzt (Fig. 18 s. f.), während die dorsalen Schwanzborsten gegenüber dem vorigen Larvenstadium keine Veränderung aufweisen.

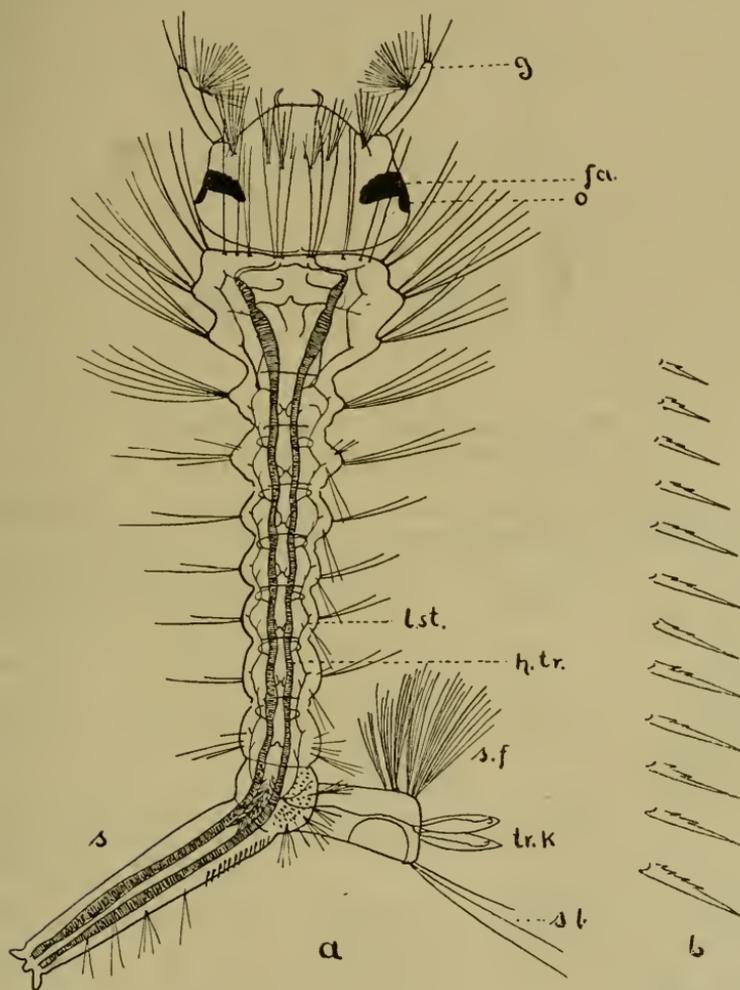


Fig. 18. *Culex pipiens*. IV. Larve. a total; b. Dornkamm.

Die Häutungen vollziehen sich bei *Theobaldia* wie bei *Culex* in der gleichen Weise wie bei *Anopheles*: durch den vom Hinterrande der Chitinkapsel des Kopfes schräg in die Augengegend ziehenden Spalt (Fig. 10, 15, 16) wird die Chitinhülle gesprengt und durch die so entstandene Öffnung zwischen Kopf und Thorax verläßt die Larve ihre alte Haut. Ein „collum“ wie bei *Anopheles* wird jedoch weder

bei *Theobaldia* noch bei *Culex* ausgebildet. In 14tägiger Metamorphose erreicht die beim Ausschlüpfen aus dem Ei 1 mm lange Larve von *Culex pipiens* eine Länge von ungefähr 1 cm.

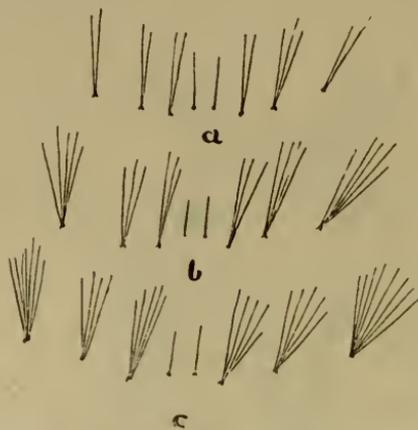


Fig. 19. *Culex pipiens*. Bestimmungsborsten.
a II. Larve; b III. Larve; c IV. Larve.

Im folgenden Schema sind die hauptsächlichsten Unterschiede der einzelnen Larvenstadien zusammengestellt. †

Merkmale	I. Larvenstadium	II. Larvenstadium	III. Larvenstadium	IV. Larvenstadium
Dauer der Entwicklung . . .	—3 Tage	—3 Tage	—3 Tage	3—5 Tage
Grundbüschel der Antenne .	gegabelt	9—10-strahlig	13—14-strahlig	20-strahlig
Formel d. Borsten des 3. Metamers	1, 1, 1, 1	1, 2, 2, 2	1, 3, 3, 3—4	1, 4—5, 4—5, 7—9
Augen	1 Paar einfache	1 Paar einfache	1 Paar einfache und 1 Paar Facettaugen in steigender Entwicklung	
Dornenkamm . .	4 Dornen	8 Dornen	8—10 Dornen	12 Dornen
Striegelborsten .	10—12	20—25	30—38	40—44
Verhältnis von Länge zu Basisbreite des Atemrohrs	$3\frac{1}{3} : 1$	4 : 1	4 : 1	5 : 1
Schwanztächer .	rudimentär	4 Paar meist 2-strahlige Borsten	5 Paar meist 4-strahlige Borsten	6 Paar 4—6-strahlige Borsten

Es wäre nun wünschenswert gewesen, eine möglichst große Anzahl von Culiciden-Larven vergleichend morphologisch zu untersuchen.

Anderweitige Inanspruchnahme verhinderten aber zunächst die Ausführung dieser Pläne.

Sowohl bei den Anopheliden wie bei den zuletzt betrachteten Culiciden sind die ersten Larven primitiver als die späteren Entwicklungsstadien. Erst im Laufe der Metamorphose treten die auffälligen Differenzierungen auf, wenn freilich auch schon bei den ersten Larvenstadien spezifische Unterschiede vorhanden sind. So gelten die Unterscheidungsmerkmale zwischen *Culex pipiens* und *Theobaldia annulata*: Atemrohr mit mehreren ventralen Borsten oder Borstenbüscheln (*Culex*) gegenüber nur einem Borstenbusch nahe am Grunde des Atemrohrs (*Theobaldia*); längeres Atemrohr (*Culex*); Borsten der Antenne distal von der Mitte, auf einem kleinen Absatz derselben sitzend (*Culex*) gegenüber Borsten der Antenne proximal der Mitte aus dem Fühler selbst entspringend (*Theobaldia*) auch für das erste Larvenstadium, wogegen die Ausbildung der letzten Dornen des Dornenkamms zu langen Borsten, welche für die erwachsene *Theobaldia*-Larve charakteristisch ist, erst mit dem 3. Larvenstadium sich herausdifferenziert. Auch die Länge des Atemrohrs differiert bei den ersten Larven nicht in dem Maße wie bei den letzten Stadien.

Daß die von uns in unserer vorigen Arbeit gebrachte Erklärung, den doppelten Kamm bei der ersten *Anopheles*-Larve auf den Kamm und Striegel der Culicinen zurückzuführen, richtig war, dafür spricht der Befund bei *Uranotaenia unguiculata*, bei der die Zähne des Striegels noch von gemeinsamer Platte entspringen. Diese Ausbildung stellt also ein Mittelglied zwischen der bei den Anophelinen und der bei den Culicinen dar; das deckt sich auch sonst mit den systematischen Anschauungen, wonach die Gattung *Uranotaenia* den Übergang zu vermitteln scheint (Martini).

Während nun bei den *Anopheles*-Larven der Borstenbestand sich derart differenziert, daß vom 2. Larvenstadium ab befiederte Borsten zahlreich auftreten, bleiben die Borsten der Culicinen-Larven einfach. Diese Ausbildung findet in der verschiedenen Lebensweise ihre Begründung. Während die *Anopheles*-Larven zumeist ruhig an der Wasseroberfläche in horizontaler Lage liegen, suchen die viel beweglicheren Larven der Culicinen weit öfter den Grund des Gewässers auf; außerdem hängen sie in schräger Lage mittels des Atemrohrs vom Wasserspiegel herab. Die *Anopheles*-Larven vergrößern also ihre Oberfläche durch Befiederung der Borsten, um sich schwebend zu erhalten. Bei den Culicinen-Larven ist jedoch eine solche Einrichtung nicht nötig, ja direkt hinderlich.

II. Das Tracheensystem.

Literatur.

Bei den oben angeführten Untersuchungen zeigte sich, daß im Bau des Tracheensystems gewisse Unterschiede während der aufeinanderfolgenden Larvenstadien bestehen. Da auf diesem Gebiete noch Beobachtungen fehlen, seien die Resultate hier angeführt.

Bekanntlich sind die bis jetzt betrachteten Larvenformen metapneustisch. Nach Meinert besteht das Tracheensystem von *Culex* hauptsächlich aus zwei Längsstämmen. Diese schwellen im hintersten Drittel des Thorax beträchtlich an und erreichen dort ihre größte Dicke. An Verbindungen zwischen den Längsstämmen gibt es nach ihm nur zwei ganz dünne Stränge im Thorax vor deren Anschwellungen. Seitenäste sind nur wenig zahlreich.

In den ersten sieben abdominalen Segmenten geht von den Längsstämmen seitwärts je ein kurzes, ziemlich starkes Rohr ab, das sich in zwei Hauptäste gabelt, von denen nun wieder feine Verästelungen in den Körper abzweigen. Von der Innenseite der Larvenoberhaut geht bis zum Ende der eben genannten Seitenrohre ein massiver Strang „corde latérale (*funiculus Palmén*)“. Die Längsstämme münden am Ende des Atemrohrs, umstellt von den fünf Verschlussklappen desselben. Die Abbildung des Tracheensystems der Larve von *Culex annulatus* (jetzt *Theobaldia*) ist aus Meinert vielfach in die Lehrbücher übernommen und findet sich auch bei Grünberg (*Diptera*) S. 9.

Raschke macht dann schon speziellere Angaben über den Atmungsapparat von *Culex nemorosus*: die beiden Längsstämme sind unter einander transversal verbunden, jedoch nicht in der Art einer einfachen Brücke; vielmehr sind diese segmentalen Verbindungsröhrchen wie zwei Schenkel eines gleichschenkligen Dreiecks gestaltet. In jedem Segment gehen von den Längsstämmen seitwärts Äste ab, die sich nach Art der Capillaren verzweigen und sämtliche Organe umstricken. Nach dem letzten Segment gehen vom vorletzten zwei Stämmchen ab.

Am Vorderende der Längsstämme zerteilen sich diese in mehrere Äste, von denen auf jeder Seite zwei in den Kopf gehen und sich hier aufzweigen. Die den After umgebenden vier lanzettlichen „Schläuche“ deutet er als Tracheenkiemen, die je ein Tracheenstamm durchzieht. Der Atemsiphon vermittelt die Verbindung des Tracheensystems mit der Außenwelt. An dessen Spitze münden die beiden Längsstämme durch eine gemeinschaftliche Öffnung.

Über den Atmungsapparat von *Anopheles*, und zwar der ältesten Larve hat Imms eingehendere Untersuchungen vorgenommen. Er unterscheidet das Tracheensystem und den Kiemenapparat am Ende des letzten Segments.

Ersteres kommuniziert mit der Außenwelt durch ein Paar „Spiacles“ im 8. Segment. Die zwei Hauptlängsstämme laufen von den genannten Atemöffnungen zum Thorax; dort teilen sich beide in je ein Paar Äste, die die verschiedenen Organe im Kopf versorgen. In jedem Abdominalsegment geht jederseits (mit Ausnahme des 9.) ein Seitenast ab; dieser gabelt sich bald in einen vorderen und einen hinteren Ast. Der vordere anastomosiert mit dem hinteren des vorhergehenden Segments und der hintere mit dem vorderen des folgenden Segments. So entsteht eine Art zweiten Longitudinalstammes an jeder Körperseite. An der Gabelungsstelle geht ein Ast ab, welcher hauptsächlich den Darm und einen Teil der Muskulatur versorgt.

Kurz hinter der erwähnten Gabelung geht segmental von den anastomosierenden Vorder- und Hinterenden ventralwärts ein Ast ab, der Nervenrohr und Ventralmuskeln versorgt. An der Bifurcation zweigt auch ein feiner Ast zur Haut ab, wo er mit feiner „chitinous scar“ endet (stigmatic cord).¹⁾ Letztere Anordnung wird als Rest eines segmentalen Stigmensystems holopneustischer Insekten angesehen. Segmental sind die Hauptlängsstämme verbunden durch Commissuren. Im 8. Abdominalsegment sind die ersteren verbunden durch eine große Zahl zur Verschmelzung neigender Äste. Sie scheinen an der letzten Herzkammer vorbeizuziehen; hier wird vermutlich das Blut mit Sauerstoff versorgt und damit ist eine Art Lunge zur Ausbildung gelangt (vermutlich als Folge der Reduktion der Zahl der Stigmen).

Jedes Kiemenpaar des letzten Segments wird durchzogen von einem Tracheenast, der von dem Hauptstamm dicht bei den Stigmen abgeht. Kurz bevor er die Kiemen erreicht, gabelt er sich in zwei Äste, von denen jeder in je eine Kieme geht. In dieser teilt er sich unmittelbar weiter. An der Spitze derselben biegen die Äste um und verlaufen wieder ein Stück rückwärts.

Eigene Untersuchungen.

Bei unseren Untersuchungen verschiedener *Culex*- und *Anopheles*-Larven zeigte sich, daß Unterschiede im Schemz der Anordnung des Tracheensystems nicht bestehen. Wir wollen deshalb diese an Hand einer Abbildung der I. Larvenform von *Culex pipiens* (Fig. 20) skizzieren. Die beiden Längsstämme h. tr. ziehen, wie schon oft geschildert, von den Stigmen, wo sie mit gemeinsamer Öffnung münden durch den Körper bis zum vordersten Drittel des Thorax, wo sie sich jederseits gabeln (Raschke). Die inneren Gabeläste treten dorsal in den Kopf, d. a. während die äußeren nach der Ventralseite des Kopfes gehen (v. a.). Schließlich verzweigen sie sich, um die verschiedenen Organe zu versorgen (Gehirn, Kauapparat, Muskeln).

Die beiden Längsstämme sind durch Kommissuren verbunden, die, wie schon Raschke hervorhebt, wie die Schenkel eines gleichschenkligen Dreiecks transversal die Hauptstämme verbinden (Fig. 20 c, Fig. 13 c). Die erwähnten Kommissuren haben in der Mitte eine knotige Verdickung.

Im Abdomen sind nur die sieben ersten Abdominalsegmente transversal verbunden. Im Thorax findet sich nur etwa in der Mitte eine derartige Verbindung. In dem vorderen Drittel sind die inneren (dorsalen) Kopftracheen-Äste durch eine einfache dünne Trachee untereinander in Verbindung (Fig. 13 und 20).

Von den Längsstämmen gehen in den ersten sieben Abdominalsegmenten jederseits ein Paar Seitenstämme (Fig. 20 s. tr.) ab. Diese gabeln sich, wie das schon Imms für *Anopheles* angegeben hat in einen

¹⁾ Entspricht dem „*Funiculus Palmén*“.

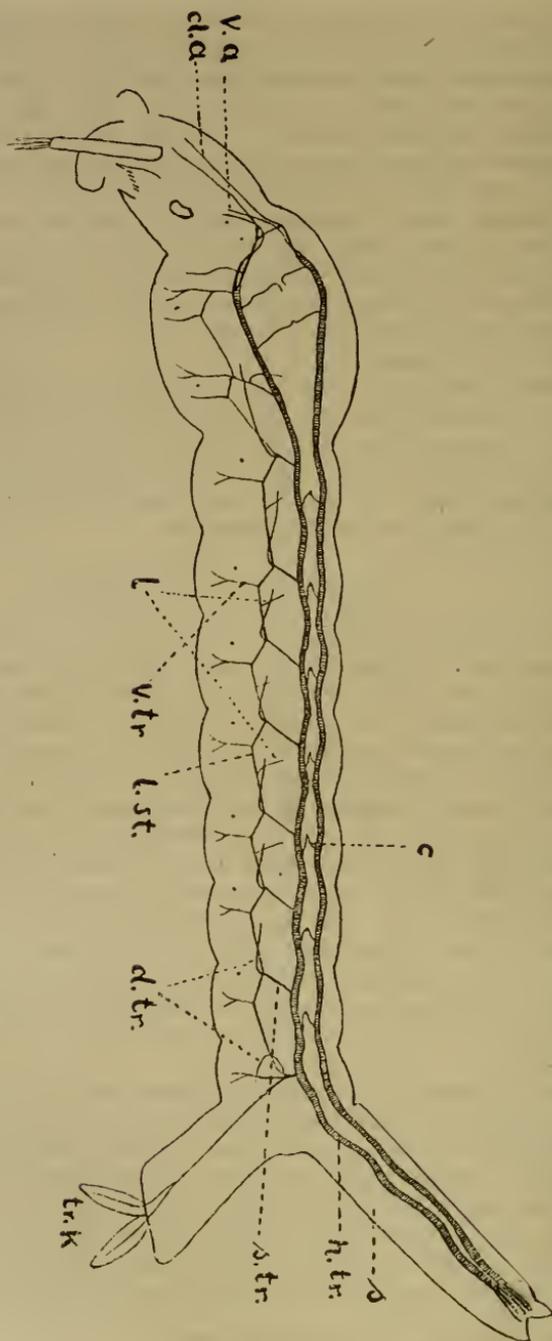


Fig. 20. I. Larve von *Oulex pipiens* Tracheensystem etwas schematisiert.
Die Punkte im Thorax und im 1.—7. Abdominalsegment deuten die Lage der
Endplatten der Funiculi Palmen an.

vorderen und hinteren Ast. Durch Anastomose der vorderen mit den hinteren Ästen entsteht eine Art zweiten Longitudinalstammes (Fig. 20 l. st.) in der Mitte der Körperseite. Von diesem gehen segmental nach der Ventralseite Ventralstämme v. tr. zum Nervenrohr und zur Ventralmuskulatur ab. Laterat und etwas dorsal zweigen zur Haut die Lateraläste von den anastomosierenden Vorder- und Hinterästen der Seitenstämme ab (Fig. 20l) und zwar (nicht immer regelmäßig) im 1.—5. Hinterleibssegment.

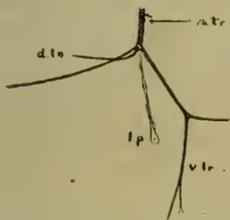


Fig. 21. *Anopheles maculipennis*. IV. Larve. Seitenast mit Verzweigungen, schematisch. F. p. = Funiculus Palmén m. Endplatte.

Die an der Gabelungsstelle zum Darm abgehenden Darmäste d. tr. hat schon Imms richtig erkannt. Von der genannten Bifurcationsstelle geht dann noch der „Funiculus Palmén“ ab, ein feiner langer Gewebsstrang mit seitlich angefügten Zellen (Fig. 21). Dieser entspricht ja dem Stigmenast holoneustischer Insekten. Da, wo sich der geschilderte Gewebsstrang an der Haut mittelst einer kleinen Endplatte anheftet, zeigt die Cuticula einen kleinen braunen Fleck (Fig. 20 und Fig. 21). Diese Endplatte kann man gewissermaßen als Imaginalscheibe des Stigmas auffassen.

Im Abdomen findet sich in den ersten sieben Segmenten je ein Paar dieser Stigmenstränge. Dazu kommen noch von der Bifurcation der beiden gleich näher zu schildernden Seitenäste der Hauptlängsstämme im Thorax je ein Stigmenstrang, so daß deren Zahl insgesamt neun Paar beträgt. Da diese Stränge, die schon im ersten Larvenstadium anzutreffen sind, für die Atmung keinerlei Bedeutung mehr haben, sondern wohl nur noch als Aufhängebänder der Tracheen funktionieren, sollen sie in den folgenden Betrachtungen fortgelassen werden.

Der Darmast, der von der Gabelungsstelle des ersten Abdominalsegments abgeht, verläuft in den Thorax, wo er die acht Magenanhänge und den Proventriculus mit feinem Netz umspinnt. Er ist der längste und stärkste unter allen Darmästen. Kurz nach seiner Abzweigung von dem Seitenast des ersten Abdominalsegments gibt er einen Ast ab, der zum Chylusdarm geht (Fig. 22a). Dann biegt er nach der Außenseite der Darmanhänge um, wo er zwischen dem zweiten und dritten nach vorn zieht. Hier gehen von ihm Seitenäste ab, die die vier Darmanhänge jederseits versorgen (Fig. 22b). Schließlich biegt der Darmast nach dem Proventriculus um, wo er sich aufzweigt (Fig. 22d). Zuvor hat er noch einmal Seitenäste abgegeben, die den Vorderrand der Darmanhänge umspinnen (Fig. 22c).

Der hintere Ast, der sich von dem Seitenast des 7. Abdominalsegments abzweigt, entspringt aus einem nur ganz kurzen starken Seitenast des 8. Abdominalsegments, von dem jederseits ein Darmast zur Versorgung der Malpighischen Gefäße und des Enddarms, ein

Ventralstamm zum Nervenrohr und zur Ventralmuskulatur, ferner ein Ast zur Versorgung des letzten Abdominalsegments und der Tracheenkiemen abgeht. Letzterer teilt sich kurz vor dem Ende des Segments in zwei Äste, die in je eine Kieme eintreten.

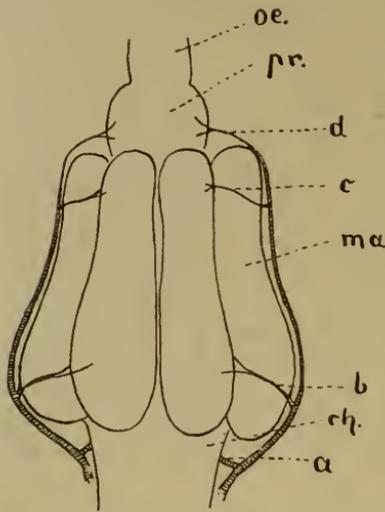


Fig. 22. *Anopheles*-Larve. Darmtracheen im Thorax von oben. ch = Chylusdarm; ma = Magenanhänge; pr = Proventriculus; oe = Oesophagus; a—d vergleiche Text.

Im Thorax zweigen jederseits von den Hauptlängsstämmen zwei Seitenäste ab. Der hintere gabelt sich in drei Teile: 1. der hintere Ast, welcher mit dem vorderen Ast, der von dem Seitenast des ersten Abdominalsegments abzweigt, anastomosiert. Von der Verbindung beider zieht im Thorax noch ein ventraler Ast ab. 2. ein Ventralast, welcher die Ventralmuskeln und das Nervenrohr versorgt. 3. ein vorderer Ast, welcher sich mit dem hinteren Ast, der von dem vorderen Seitenast des Thorax abzweigt, verbindet. Auch von dieser Anastomose geht ein Ventralast ab. Der vordere Seitenast setzt sich noch auf die Ventralseite als Ventralast fort (Fig. 20). Von dem hinteren Seitenast geht, bevor er sich gabelt, noch ein Ast lateral zur Haut ab. Schließlich muß noch ein Ast erwähnt werden, der nach der Gabelung des Hauptlängsstammes von dem dorsalen Kopfast abgeht

und die seitlichen Haut- und Muskelpartien des Thorax versorgt. Kurz hinter der Abgangsstelle des vorderen thorakalen Seitenastes geht jederseits ein dünner Tracheenast nach der dorsalen Körpermitte, ohne jedoch mit dem der anderen Seite zu kommunizieren. Die feinsten Verzweigungen der Ventraläste in der Haut der Bauchseite enden zum Teil frei, zum Teil anastomosieren sie mit den Verästelungen der anderen Seite.

Damit wäre das, wie oben schon erwähnt, allen Larvenstadien von *Culex*, *Theobaldia* und *Anopheles* gemeinsame Schema des Tracheensystems geschildert.¹⁾

Auf einen wichtigen Gegensatz zwischen den Culiciden und Anophelinen sei jetzt aufmerksam gemacht: während bei ersteren die Tracheenkiemen nur ein Tracheenast, von dem feine Seitenästchen abgehen, durchzieht (Fig. 23 b), verlaufen in den Tracheenkiemen von *Anopheles* (Fig. 23 a) eine Reihe von feinen Tracheenverzweigungen, die wieder Seitenäste abgeben. An der Spitze biegen sie um, um wieder

¹⁾ Individuelle Abweichungen werden dabei unberücksichtigt gelassen.

ein Stück weit nach vorn zu gehen. Da die Hauptaufgabe der Tracheenkiemen nach den Experimenten von Koch in der O_2 -Aufnahme beruht, ist dieser Gegensatz beachtenswert.

Bei *Culex* und *Theobaldia* erfolgt dann vom 2. Larvenstadium an eine Verdickung der Hauptlängsstämme im Thorax. Sie schwellen in dessen hinterstem Drittel zu größter Dicke an (Fig. 7, Fig. 14), verjüngen sich dann plötzlich zu einer Art Verbindungsstiel zu der schwächeren Anschwellung im mittleren Thoraxdrittel.

Die blasenartige hintere Tracheenanschwellung liegt etwa zwischen dem Seitenast im 1. Abdominalsegment und dem hinteren Seitenast im Thorax. Letzterer entspringt gerade noch aus dem vordersten Teile dieser Tracheenblase, während die vordere geringere Anschwellung gerade bis zu dem vorderen Seitenast des Thorax reicht¹⁾. Dann läuft der Hauptast noch ein Stück weit unverdickt nach vorn, um sich dann in den oberen und unteren Kopfast zu gabeln (Fig. 9). Die geschilderten Verdickungen der Tracheenhauptstämme sind bei *Theobaldia* bedeutend stärker als bei *Culex*, zumal im 4. Larvenstadium (Fig. 10 und Fig. 18). Vom 2. Larvenstadium an treten bei *Culex*, *Theobaldia* und *Anopheles* die schon von Imms bei der erwachsenen *Anopheles*-Larve beobachteten Äste auf, die von den Hauptlängsstämmen an das Ende des Herzschlauches führen (Fig. 7, 9, 10, 14, 17, 18), um so vielleicht einen regeren Gasaustausch zu vermitteln. Vom 3. Larvenstadium an erfährt das Tracheennetz dadurch noch eine Bereicherung, daß von den transversalen Kommissuren der Hauptlängsstämme noch zwei sich zur dorsalen Haut verästelnden Seitenäste abgehen, mit Ausnahme der hintersten Quercommissur (im 7. Abdominalsegment) (Fig. 9, 10, 18), die unverästet bleibt.

Auch sonst ist die Aufzweigung der Tracheen in feinste Verästelungen reicher geworden.

Bei dem 4. Larvenstadium endlich ist das Tracheensystem in feinste Verästelungen, die die Organe, Muskeln und die Haut auf das innigste umspinnen, aufgespalten und von den anastomosierenden Vorder- und Hinterästen, die von den Seitenästen jeden Segments gabeln, gehen noch feine Ästchen ab (Fig. 24c, Fig. 25b). Während nun bei *Culex* dem 2. Larvenstadium gegenüber keine wesentlichere Verdickung der Tracheenlängsstämme erfolgt, sind diese, wie schon oben angedeutet, bei der 4. Larvenform, von *Theobaldia* mächtig aufgetrieben zu einer Art Tracheenblasen (im hinteren Teile des Thorax). Bei *Theobaldia* beobachtet man außerdem noch segmentale

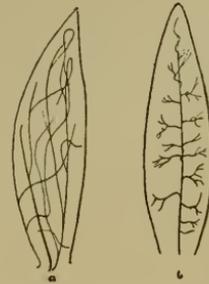


Fig. 23. Tracheenkiemen
a. von *Anopheles maculipennis* (IV. Larve); b. von *Culex pipiens* (IV. Larve).

¹⁾ Durch die mächtige Entwicklung der Tracheenblasen wird der hintere thorakale Seitenast weiter nach vorn verschoben.

leichte Anschwellungen der Haupttracheen im Abdomen und eine geringe Verdickung der Tracheen im Atemrohr, während bei *Culex* die Tracheenhauptstämme ziemlich gleichmäßig dick im Abdomen und Atemrohr verlaufen (Fig. 10 und Fig. 18).

Fig. 24 zeigt die Entwicklung des Tracheensystems der 2.—4. Larve von *Culex pipiens* unter Weglassung der Hauptlängsstämme und deren Commissuren, sowie der Körperumrisse (welche denen der Fig. 20 entsprechen) in Seitenansicht.

Anschwellungen, wie wir sie im Thorax von *Culex* und *Theobaldia* an den Hauptlängsstämmen des Tracheensystems feststellen konnten, fehlen bei *Anopheles* völlig; dafür finden wir bereits im ersten Larven-

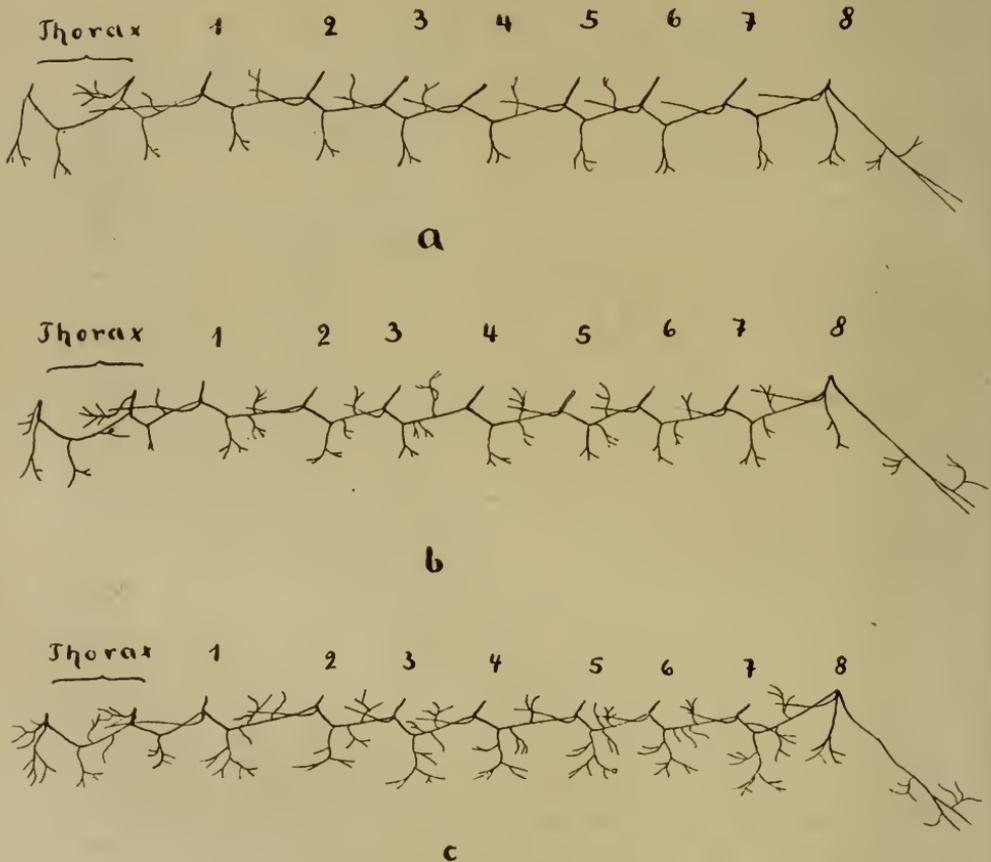


Fig. 24. *Culex pipiens*. Tracheensystem unter Weglassung des Körperumrisses (entsprechend Fig. 20), der Hauptlängsstämme und deren Commissuren, sowie der Kopftracheen, in Seitenansicht a II. Larve; b III. Larve; c IV. Larve. 1—8 Abdominalsegmente.

stadium eine Ausbildung des Tracheennetzes, wie wir es erst im vierten Larvenstadium von *Culex* und *Theobaldia* beobachten (Fig. 25a). Noch fehlen freilich die Seitenäste der Transversalkommissuren und die die letzte Herzkammer umspinnenden Ästchen (Fig. 2).

Von Häutung zu Häutung nimmt die Verästelung des Tracheennetzes zu, sodaß schließlich bei der 4. Larve (Fig. 25b) Organe, Haut und Muskulatur von zahlreichen feinsten Tracheen umspunnen sind. Vom 2. Larvenstadium an finden sich auch die an die letzte Herzkammer tretenden Verzweigungen.

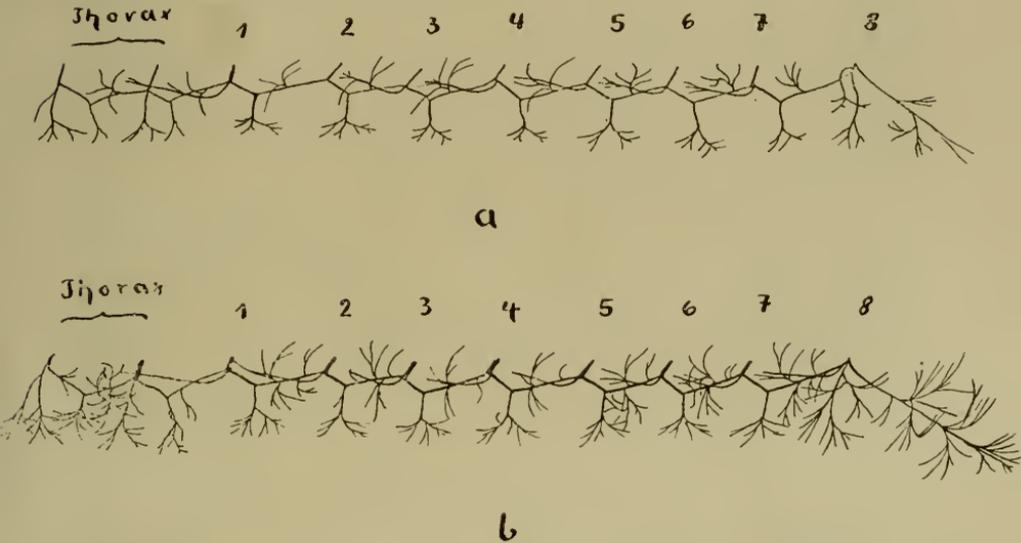


Fig. 25. *Anopheles maculipennis*. Tracheensystem wie bei voriger Figur.
a I. Larve; b IV. Larve.

Wenn es erlaubt ist, von der Ausbildung des Tracheensystems Rückschlüsse auf dessen Funktion zu machen, so muß zunächst festgestellt werden, daß die Versorgung mit atmosphärischer Luft bei *Anopheles* dank des verzweigteren Tracheensystems eine viel intensivere sein kann als bei den Culiciden, zumal dort die Tracheenäste, die von den Hauptlängsstämmen abgehen, viel dicker sind als hier. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Sauerstoffaufnahme bei *Anopheles* hauptsächlich durch die Stigmen und die Tracheenkiemen erfolgt — auch wird bei dem ständigen Strudeln der Mundteile an der Oberfläche Luft in den Darm gelangen und so die Darmatmung eine gewisse Rolle spielen — während bei *Culex* und *Theobaldia* ein Teil des nötigen Sauerstoffs vermutlich durch die Haut aufgenommen wird. Die lebhaft zuckenden Bewegungen, die die Culicidenlarven ausführen, könnten dann als Atembewegungen gedeutet werden. Daß eine Sauerstoffaufnahme durch die Körperoberfläche möglich ist, dafür sprechen die Experimente Kochs. Außerdem scheint die

durchsichtigere Haut bei *Culex* und *Theobaldia* viel günstiger für einen Gasaustausch als die dunklere und vielleicht auch dichtere von *Anopheles*.

Die mächtige Ausbildung der thorakalen Anschwellungen der Tracheenhauptstämme bei *Theobaldia annulata* könnte die oben geschilderte Lage der Larve erklären, wobei sie als hydrostatische Apparate funktionieren würden. Die horizontale Lage der *Anopheles*-Larven kommt ja bekanntlich durch die Anheftung vermittelt der „palmate hairs“ zustande, so daß besondere hydrostatische Apparate bei *Anopheles* nicht nötig sind. Die schwächere Ausbildung der thorakalen Tracheenblasen bei *Culex pipiens* im Vergleich zu der von *Theobaldia* befähigt die Larve wegen der nur geringen Verminderung des spezifischen Gewichtes vom Thorax nicht zu einer wagerechten Lage; so hängt die Larve schräg vom Wasserspiegel, an dem die Befestigung durch die fünf Siphoklappen erfolgt.

Die Tracheenäste am Ende des Herzschlauches, die von der 2. Larve an auftreten, dienen wohl, wie schon Imms und Babák vermutet haben, zur O₂-Versorgung des Blutes: die im Laufe der Metamorphose dicker werdende Haut erschwert die Sauerstoffosmose durch diese. Außerdem vermag die im Verhältnis zum Körpervolumen in sich nur geringerem Maße vergrößernde Oberfläche nicht mehr in dem Umfange, wie vermutlich bei der 1. Larve den O₂-Bedarf zu decken. Auch werden die größer werdenden Larven träger (besonders bei *Anopheles*). Dadurch reduziert sich die durch Bewegung erhöhte Berührung mit immer neuen O₂-haltigem Wasser und damit die Atmung durch die Haut. Ferner wird die Sauerstoffversorgung des Körpers beeinträchtigt durch die im Laufe der postembryonalen Metamorphose sich verringende Pulsationsgeschwindigkeit des Herzens¹). Dadurch wird von vornherein das durch die Haut mit Sauerstoff versorgte Blut nicht mehr so oft durch den Körper getrieben. Parallel mit den genannten die Möglichkeit der Atmung durch die Haut erschwerenden Veränderungen geht die sich steigende Verzweigung des Tracheensystems, das nun vermutlich die zurücktretende Hautatmung ersetzen muß.

Als hydrostatische Apparate funktionieren nun bekanntlich die Tracheenblasen von *Mochlonyx* und *Corethra*.

Mochlonyx Lw. (jetzt *Corethra* Meig.).

Die in Waldtümpeln und -gräben lebenden Larven schweben wie die *Corethra*-Larven wagrecht im Wasser, unterscheiden sich aber von ihnen durch die schlanke Atemröhre, außerdem sind sie plumper und nicht so durchsichtig wie die *Corethra*-Larven.

¹) Pulszahl pro Minute (durchschnittlich): *Culex pipiens*: I. Larve 91, II. Larve 80, III. Larve 71, IV. Larve 60; *Theobaldia annulata*: I. Larve 104, II. Larve 96, III. Larve 54, IV. Larve 42; *Anopheles maculipennis*: I. Larve 109, II. Larve 101, III. Larve 89, IV. Larve 79.

Im Tracheensystem stehen die *Mochlonyx*-Larven nicht weit von den *Culex*-Larven, wie Meinert sagt. Genannter Autor beschreibt das Trachensystem, wie folgt:

Die beiden Hauptlängsstämme, die mittels des Atemrohres mit der atmosphärischen Luft in Verbindung treten können, schwellen im 7. Abdominalsegment und im Thorax zu mächtigen Blasen an.

Die Längsstämme sind im Hinterleib durch ganz dünne Scheidewände in ebensoviele Stücke gegliedert, als Segmente vorhanden sind. Von diesen Längsstämmen geht ein fein verzweigtes Tracheensystem aus, auf das er aber nicht näher eingeht. Seiner Abbildung zufolge zweigen von den Längsstämmen jederseits im 1.-6. Hinterleibssegment Seitenäste ab, die auf die Ventralseite treten, wo sie sich verzweigen. Von diesen Seitenästen geht aber in der Mitte ein Ast ab, den ich als Lateralast bezeichnet habe.

Schon Meinert hat darauf aufmerksam gemacht, daß die *Mochlonyx*-Larven gewissermaßen zwischen den rein hautatmenden *Corethra*-Larven und den auf die atmosphärische Luft angewiesenen *Culex*-Larven in der Mitte stehen.

So schien es mir nicht ohne Interesse zu sein, das Tracheensystem von *Mochlonyx* etwas genauer zu untersuchen und es in Vergleich zu stellen zu dem von mir genauer untersuchten Respirationsapparat der Larven der Culiciden und Anopheliden und dem von Meinert, Leydig, Weismann, Palmén und v. Frankenberg untersuchten bei *Corethra*.

Untersucht wurden nur die erwachsenen Larven von

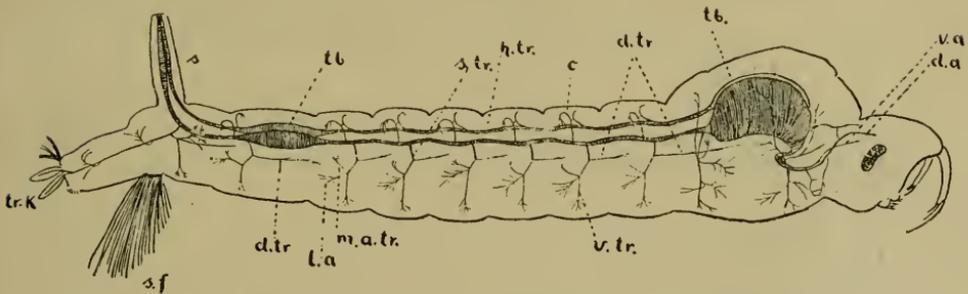


Fig. 26. *Mochlonyx*-Larve in Seitenansicht: Tracheensystem der ältesten Larve.

Corethra (Mochlonyx) velutina. (Fig. 26.)

Die beiden Längsstämme ziehen von den Stigmen, wo sie gemeinsam münden, in ziemlich gleicher Dicke¹⁾ — bis auf die Anschwellungen zu Tracheenblasen im 7. Abdominalsegment und im Thorax — durch den Körper bis in das vorderste Drittel des Thorax, wo sie sich in der gleichen Weise wie bei den Culiciden und Anopheliden jederseits in

¹⁾ Die oben erwähnten segmentalen Scheidewände (Meinert) konnte ich nicht feststellen.

einen dorsalen und einen ventralen Kopfast gabeln. Die dorsalen Kopfstäbe jeder Seite sind untereinander noch im Thorax durch eine dünne Kommissur verbunden.

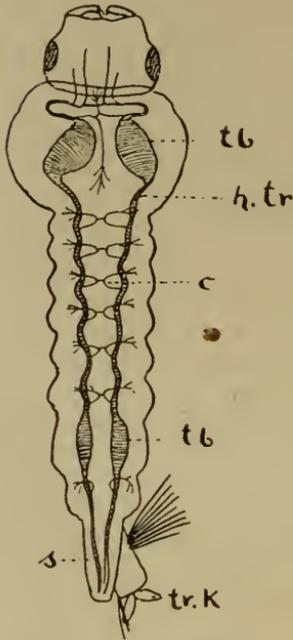


Fig. 27. *Mochlonyc*-Larve von oben.

Im Abdomen sind die beiden Hauptstämme des Tracheensystems durch Kommissuren verbunden, oder vielmehr gehen von den Hauptstämmen dünne, am Ende sich aufzweigende Äste zu den dorsalen Hautpartien ab, die ihrerseits durch Kommissuren verbunden sind (Fig. 26, 27). Diese Kommissur fehlt dagegen bei den dorsalen Stämmen des 7. Abdominalsegmentes. Die bei *Anopheles* und *Culex* in den älteren Entwicklungsstadien vorhandenen Äste, die im 8. Segment die letzte Herzkammer umgreifen, fehlen.

Im Thorax gehen von dem Vorderende der Tracheenblasen mediäler Äste ab, die sich in der Körpermitte treffen und von denen dann nach vorn und hinten ein medialer Ast zur Versorgung der Haut abgeht (Fig. 27).

Von den Längsstämmen gehen in den ersten sechs Abdominalsegmenten jederseits je 1 Paar Seitenstäme ab. Diese gabeln sich in einen Darmast (Fig. 26 d. tr.) und einen Ventralast (Fig. 26 v. tr.). Letzterer gibt aber noch einen Ast zur Muskulatur der Körperseiten (Fig. 26 m. a. tr.) und einen „Laterallast“ zur Versorgung der seitlichen Hautpartien ab (Fig. 26 l. a.). Der Darmast des 1. Abdominalsegmentes versorgt auch hier den Darmabschnitt des Thorax.

Die geschilderte Gliederung der Seitenäste der sechs ersten Abdominalsegmente gilt, wenn auch ein wenig verändert für den vom Hinterende der Tracheenblasen ausgehenden Seitenast des 7. Hinterleibsgliedes.

Im 8. Abdominalsegment zweigt von kurzem Seitenast ab: 1. der das letzte Hinterleibsglied versorgende und schließlich in die Tracheenkiemen führende Ast und 2. der Darmast. Von letzterem entspringen ein lateraler Ast zur Versorgung der seitlichen Muskel- und Hautpartien und ein Ventralast zum Nervenrohr und zur Ventralmuskulatur (Fig. 26):

Im Thorax zweigen von den Längsstämmen jederseits nur zwei Seitenäste ab. Der eine geht fast unmittelbar hinter der Tracheenblase aus dem Hauptstamm ab. Er gibt zahlreiche Seitenäste zur dorsalen, seitlichen und ventralen Körperregion ab, welche sich stark verzweigen (Fig. 26).

Der Hauptlängsstamm biegt, nachdem er die thorakalen Tracheenblasen an deren Vorderende verlassen hat, — von oben gesehen — stark seitwärts, um dann wieder ziemlich scharf nach innen abzubiegen (Fig. 27). An dieser Stelle entspringen zwei nach der seitlichen Hautregion ziehende Äste und ein ventraler Ast (Fig. 26). Auch hier entspringt von dem dorsalen Kopfast ein kleiner ventraler Ast am Vorderrande des Thorax (Fig. 26).

Koch stellt bezüglich des Respirationssystems von *Mochlonyx* im Vergleich zu dem von *Culex* auf der einen und *Corethra* auf der anderen Seite folgenden Vergleich an: „Zwischen diesen beiden Extremen stehen die *Mochlonyx*-Larven als Verbindungsglied: ihr Tracheensystem, das noch keinerlei Rückbildung erkennen läßt, zeigt im abdominalen Teile zwei große Anschwellungen, und im Thorax liegen zwei große Tracheenblasen. Ein solches Atmungsorgan macht die Larven zwar noch nicht unabhängig von der atmosphärischen Luft, es gestattet ihnen aber, ein vorwiegend pelagisches Leben zu führen.“

Daß „keinerlei“ Rückbildung im Atmungsorgan der *Mochlonyx*-Larve zu konstatieren wäre, läßt sich nach obigen Ausführungen nicht aufrecht erhalten. Zunächst fehlt die von Imms als eine Art zweiten Longitudinalstammes geschilderte Anastomose der vorderen und hinteren Gabeläste. Letztere sind also in Fortfall gekommen. Auch fehlen die Verzweigungen am Ende des Herzschauches, in denen Imms eine Art Lunge sehen will. Dagegen sind die Hautverästelungen des Tracheensystems verhältnismäßig zahlreich.

Auf der anderen Seite läßt sich auch die Behauptung Eysells, nach der *Mochlonyx* ihren Siphon niemals als Atemrohr benutzen soll, nicht aufrecht erhalten.

Man könnte vermuten, daß die thorakalen Tracheenblasen bei den Culiciden allmählich vorbereitet sind und ihrer Funktion als hydrostatische Apparate immer vollkommener angepaßt werden, bis sie schließlich über *Mochlonyx* mit noch offenen zu *Corethra* mit vollkommen geschlossenem Tracheensystem diese Funktion allein übernehmen.

Eine Homologisierung ist aber nicht möglich. Denn, wie wir schon oben erwähnten, liegt die Tracheenblase bei den Culiciden-Larven hinter dem hinteren Thorakalseitenast, während sie bei *Mochlonyx*, und, das sei schon vorweggenommen, auch bei *Corethra* vor dem hinteren thorakalen Seitenast liegt. Eine völlige Identifizierung der Tracheenseitenäste bei den Culiciden auf der einen und *Mochlonyx* auf der anderen Seite ist auch nicht möglich. Ein Analogon für die abdominale Tracheenblase bei *Corethra* oder *Mochlonyx* existiert bei den Culiciden-Larven nicht.

Vorhandene Übereinstimmungen im Bau des Tracheensystems bei den Culiciden und *Mochlonyx* sowie *Corethra* (Hauptlängsstämme, segmentale Kommissuren derselben, segmentale Seitenäste, Atemsiphon und Tracheenkiemen) sind vielleicht der Ausdruck

entfernterer phylogenetischer Beziehungen, denen gemeinsame Strukturverhältnisse zu grunde liegen.

Die Reduzierung des Tracheensystems bei *Mochlonyx* legt uns die Vermutung nahe, daß hier die Hautatmung eine bedeutsamere Rolle spielt als bei den bisher betrachteten Formen. Das Fehlen der bei den älteren Larven von *Anopheles*, *Culex* und *Theobaldia* vorhandenen Tracheenästen an der letzten Herzkammer ist in demselben Sinne zu deuten.

Wenn auch morphologisch keine völlige Übereinstimmung der Tracheenblasen besteht, so erfährt doch in physiologischer Beziehung die Reihe *Culex*, *Theobaldia*, *Mochlonyx* in bezug auf die Vergrößerung der hydrostatischen Tracheenblasen in *Corethra* ihren Abschluß.

Corethra plumicornis Meig. (jetzt *Sayomyia* Coqu.).

Der Vergleich des Respirationssystems dieser Larve mit den bisher untersuchten sei auf Grund der vorhandenen Literatur (Leydig, Meinert, Weismann und v. Frankenberg) durchgeführt.

Die Tracheenblasen sind nach v. Frankenberg als Anschwellungen der Tracheenlängsstämme anzusehen. Letztere sind übrigens nicht solid, wie frühere Untersucher meinten, sondern hohl und schon am ersten Lebenstage funktionsfähig: die erste Füllung der Schwimmblasen mit Luft geschieht im Verlauf einer vorübergehenden Füllung des gesamten Tracheensystems. Die Füllung geht aller Wahrscheinlichkeit nach von einer Art Gasdrüsen aus, die in der Nähe des rudimentären Stigmas im 8. Abdominalsegment liegen, also der Stelle, die dem Atemrohr der anderen Culiciden-Larven entspricht. Nach Füllung der Tracheenblasen verschwinden die Luftsäulen wieder aus den Tracheen.

Von den Längsstämmen gehen segmental je ein Paar Ventraläste, Darmäste und Äste zur Haut ab. Die Hauptstämme sind im 1.—5. Abdominalsegment durch Kommissuren verbunden.

Das Tracheensystem von *Corethra* schließt sich unmittelbar an das von *Mochlonyx*. Auch hier liegt die Tracheenblase im Thorax vor der hinteren thorakalen Tracheenverzweigungsstelle. Die Tracheenblase bei den *Corethriden* ist also keineswegs homolog der der *Culiciden*, wenn auch natürlich physiologische Analogien bestehen (als hydrostatische Apparate). Diese Feststellung würde weiter dafür sprechen, daß die *Corethriden* und *Culiciden* keinesfalls mehr einer Familie zuzurechnen sind, wie dies schon Eysell forderte. Tracheenblasen und Atemrohr wären dann als Konvergenzbildungen in Anpassung an das Wasserleben aufzufassen. Daß auch sonst keine Anhaltspunkte enger verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den *Corethriden* und den echten Stechmücken bestehen, hat der genannte Autor an Hand einer Reihe von Merkmalen dargetan.

Bei dem geschlossenen Tracheensystem der *Corethra*-Larven sind diese lediglich auf den Gasaustausch durch die Haut angewiesen und infolgedessen zeigt das Tracheensystem die Neigung zur Reduktion.

Die vorstehenden Ausführungen ermöglichten uns gewisse Rückschlüsse vom Bau auf die Funktion des Atmungsapparates der untersuchten Dipteren-Larven; sie können somit als Ausgangspunkt physiologischer Experimente dienen. Die beabsichtigte Weiterführung vorstehender Untersuchungen und der geplanten Experimente, die schon 1919 in Angriff genommen waren, war leider wegen Zeit- und Geldmangel verhindert.

Literatur.

Babák, E. Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*. Internat. Revue Hydrobiologie u. Hydrographie. Vol. V, 1912.

Blanchard, C. Les Moustiques, histoire naturelle et médicale. Paris 1905.

Bresslau, E. Eier und Eizahn der einheimischen Stechmücken. Biol. Zentralbl. 40. Bd. 1920.

Eckstein, F. Zur Systematik der einheimischen Stechmücken. Zentralbl. f. Bakt., Parasitol. u. Inf. Krankh. 1919.

Eysell, A. Handbuch der Tropenkrankheiten 1913. Bd. I.

Derselbe. Über das Vorkommen von *Anopheles* in Deutschland. Arch. f. Schiff. u. Trop. Hyg. 1900, Bd. IV.

Derselbe. Über Fang, Aufbewahrung und Versand von Stechmücken. Insektenbörse 1904, Jahrg. 21.

Derselbe. Sind die Culiciden eine Familie? Arch. f. Schiff. u. Trop. Hyg. 1905. Bd. IX.

Derselbe. Beiträge zur Biologie der Stechmücken. Arch. f. Schiff. u. Trop. Hyg. 1907. Bd. XI.

Derselbe. *Cyclophorus (Anopheles) nigripes* Staeger. (nov. gen.). Arch. f. Schiff. u. Trop. Hyg. 1912. Bd. 16.

Galli-Valerio, B. 16 Jahre Untersuchungen über Kuliziden und Malaria. Arch. f. Schiff. u. Trop. Hyg. 1918 Bd. 22.

Grassi, B. Die Malaria. Studien eines Zoologen nebst Nachtrag. Jena 1903.

Grünberg, K. Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1907.

Derselbe. *Diptera*, Heft 2a der Süßwasserfauna Deutschlands. Jena 1910.

Howard, Dyar and Knab. The Mosquitoes of North- and Central-America and the West-Indies. Bd. 1 u. 2. Washington 1912.

Imms, A. D. On the larval and pupal stages of *Anopheles maculipennis* Meigen. Journ. of Hyg. 1907 Bd. VII.

Derselbe. Fortsetzung Parasitology 1908, Bd. I.

Kerschbaumer, F. Malaria, ihr Wesen, ihre Entstehung und ihre Verhütung.

Knab and Dyar. Larval species. Science, N. S. Vol. 33 New York 1911.

- Koch, A.** Studien an Larven von *Culex* bei der Submersion. Zool. Anz. Bd. 50. 1918.
- Koch und Gofferje.** Züchtung und Submersion von Culiciden-Larven in Wasser von verschiedenem Salzgehalt. Zool. Anz. Bd. 51, 1920.
- Leydig, F.** Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
- Martini, E.** Über drei weniger bekannte deutsche Culiciden; *Aedes ornatus* Meigen; *Mansonia richardii* Fic. und *Anopheles (Coelodiazesis) nigripes*. Arch. f. Schiffs. u. Trop. Hyg. Bd. 19, 1915.
- Derselbe. Über Stechmücken, besonders deren europäische Arten und ihre Bekämpfung. Beiheft 1 des 24. Bd. des Arch. f. Schiffs. u. Trop. Hyg. 1920.
- Meigen, J. W.** Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insekten. 1818. Th. 1—7. Aachen-Hamm 1818—1838.
- Meinert, F.** *Mochlomyx culiciformis* de Geer. Annals and Magazine of natural history. 1883. 5. Ser. 12.
- Derselbe. De eucephale Myggelarver. K. Danske Vidensk Selsk. Skrifter. 6. Raekke. Naturvidensk. og math. Afdeling 1885—1886.
- Neumann, R. O. und Mayer, M.** Wichtige tierische Parasiten und ihre Überträger. Lehmanns med. Atlant. Bd. II München 1914.
- Neveu-Lemaire, M.** Quelques mots sur la biologie des larves de *Culex*. Bull. Soc. Zool. France 1901 vol. 27. Paris 1901.
- Nuttall and Shipley.** The structure and biology of *Anopheles*. Journ. of Hyg. 1901, Bd. 1 und Bd. 2.
- Pause, J.** Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. 1918-Bd. 36.
- Prell, H.** Biologische Beobachtungen an *Anopheles* in Württemberg. Zeitschrift. f. wiss. Insektenbiologie 1917. Bd. 13.
- Derselbe. *Anopheles* und die Malaria. Flugschrift d. deutsch Ges. f. angew. Entom. Berlin 1919, Nr. 9.
- Raschke, W.** Zur Anatomie und Histologie der Larve von *Culex nemorosus*. Zool. Anz. 1887, Bd. 10.
- Derselbe. Die Larve von *Culex nemorosus*. Arch. f. Naturg. 1887. 53. Bd.
- Réaumur, M.** Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Histoire des Cousins 1738. Bd. 4.
- Rosenbaum, W.** Über die Hallischen Stechmücken. Mitt. a. d. Entom. Ges. z. Halle a. S. 1913. H. 5/7.
- Sack, P.** Aus dem Leben unserer Stechmücken. 42. Ber. d. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt a. M. H. 4. Jena 1911. 2. Aufl. 1912.
- Sambon, L. W.** Notes on the life-history of *Anopheles maculipennis* (Meigen). British med. Journ. 1901, Bd. J.

Schneider, P. Beitrag zur Kenntnis der Culiciden in der Umgebung von Bonn. Verh. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande und Westfalen 1913.

Stanton, A. T. On the changes which occur in certain characters of *Anopheles* larvae in the course of their growth. Bull. of Entomol. Res. 1912. Bd. 3.

Tänzer und Osterwald. *Anopheles* und Malaria in Halle, zugleich ein Beitrag zur Morphologie und Biologie der Larve von *Anopheles maculipennis* Meigen. Beiheft 2 des 23. Bd. des Arch. f. Schiffs. u. Trop. Hyg. 1919.

Theobald, F. O. A monograph of the Culicidae or Mosquitoes. 1901, 1903, 1907, 1910.

Tsuzuki, J. Über die *Anopheles*-Arten in Japan und einige Beiträge zur Kenntnis des Entwicklungsganges der *Anopheles*-Larven. Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik 25. Bd. 1907.

Vaney, C. Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Annales de l'université de Lyon. I. Sciences, Médecine, fascicule 9. Lyon-Paris 1902.

Weismann, A. Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 16 1866.

Wesché, W. On the larval and pupal stages of West African Culicidae. Bull. of Entomol. Res. 1910—1911, Bd. 1.

Ziemann, H. Malaria; Menses Handbuch der Tropen.-Krankheiten. 2. Aufl. Bd. V. 1. Hälfte, Leipzig 1917.

G. v. Frankenberg. Die Schwimmblasen von *Corethra*. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. u. Physiologie. 35. Bd. 1915.

Osterwald und Tänzer. Ein Jahr Anophelenbeobachtung. Zentralblatt f. Bakt. 85. Bd. 1920. H. 1.

Erklärung der Figurenbezeichnungen.

c. = Commissuren der Hauptlängs- stämme.	m. = Medianborste.
ch. = Chylusdarm.	ma. = Magenanhang.
d. a. = dorsaler Kopfast.	m. a. str. = Muskelast.
d. tr. = Darmast.	o. = Stemma.
e. z. = Eizahn.	s. b. = Schwanzborste.
fa. = Facettauge.	s. f. = Schwanzfächer.
f. p. = Funiculus Palmén.	st. = Stigma.
g. = Grundborste oder Borstenbüschel der Antenne.	s. tr. = Seitenast.
h. = Herz.	t. b. = Tracheenblase.
h. tr. = Hauptlängsstamm.	tr. k. = Tracheenkieme.
l. = Lateralast.	v. a. = ventraler Kopfast.
l. f. = laterale Fiederborste.	v. tr. = Ventralast.
l. st. = Longitudinalstamm, entstanden durch Anastomose des vorderen Gabelastes des einen Segments mit dem hinteren Gabelast des vorher- gehenden Segments.	w. = Winkelborste.
	z. b. = zäpfchenförmige Borste.

II. Teil.

Beobachtungen während der Submersion.

Von

Hans Osterwald und **Ernst Tänzer** (Halle).

Die Untersuchungen, über die wir im folgenden berichten wollen, wurden von uns in den Monaten August und September 1919 ausgeführt. Wenn eine Veröffentlichung bis jetzt unterblieb, so geschah es, weil wir ursprünglich beabsichtigten, die erhaltenen Ergebnisse an der Hand einer größeren Zahl von gleichgerichteten Experimenten zu prüfen und noch nach anderen Richtungen hin zu erweitern. Mangel an Zeit und das Fehlen von Mitteln haben die Ausführung des ursprünglichen Planes sehr in Frage gestellt und uns daher veranlaßt, wenigstens unsere bisherigen Ergebnisse zu veröffentlichen.

Zwei Fragen waren es, die den Anlaß zu unsern Untersuchungen gaben: 1. Wie weit sind die Culiciden-Larven in ihrer Atmung auf die atmosphärische Luft angewiesen, und wie weit sind sie von der Stigmenatmung unabhängig, d. h. können sie den zum Leben notwendigen Sauerstoff aus dem Wasser aufnehmen? 2. Entspricht der Verschiedenheit im Bau des Tracheensystems, wie sie sich beim Vergleich der einzelnen Arten und während der Larvenentwicklung innerhalb einer Art zeigt, ein verschiedenes Verhalten bei der Entziehung der atmosphärischen Atemluft?

Die Fähigkeit, den atmosphärischen Sauerstoff eine Zeit lang entbehren zu können, ist für die Larven von Bedeutung, da sie nicht selten auf dem Boden des Gewässers Nahrung aufnehmen, oder aber, vor einem Feinde flüchtend, für einige Zeit durch Untertauchen Schutz suchen. So berichten Nuttall und Shipley (7), daß die *Anopheles*-Larve gewöhnlich $\frac{1}{2}$ —3 Minuten unter Wasser bleibt, daß jedoch auch Fristen von 14 und 25 Minuten erreicht werden.

Es galt nun für uns, die Zeiten ausfindig zu machen, die als Höchstmaß für die Zeitspanne gelten, während der es eine Larve unter dem Wasser aushält. Doch was sollte als Maß dafür gelten, daß diese Grenze erreicht sei? Die einfachste Antwort darauf lautet: Wenn der Tod eingetreten ist. Dieser Zeitpunkt war aber in unsern Versuchen (die Tiere befanden sich in Glasdosen auf dem Grunde von wassergefüllten 'Schüsseln) nicht festzustellen. Darum wählten wir ein anderes Kriterium, das der Lethargie, wenn die Larven unfähig zu aktiven Bewegungen geworden sind und auch durch Stoß und Schütteln nicht mehr zu Krümmungen zu veranlassen sind. Der Eintritt dieses Zeitpunktes liegt verschieden weit von dem Eintritt des Todes entfernt, und in dieser Zwischenzeit gelingt es, die Tiere wieder zu Bewegungen zu bringen, wenn man ihnen atmosphärischen Sauerstoff zur Verfügung stellt, indem man sie an die Wasseroberfläche bringt.

Zu Versuchstieren verwandten wir Larven von *Mochlonyx*, *Anopheles*, *Culex* und *Theobaldia* und als Submersionsmittel Leitungswasser, Tümpelwasser, durch Abkochen¹⁾ sauerstoffarm gemachtes Wasser und destilliertes Wasser. Die Tiere kamen in Glasdosen, die unter Wasser zugedeckelt oder mit Gase überbunden wurden. Diese Gefäße wurden auf den Grund eines Aquariums oder einer großen Schüssel gelegt, die mit dem gleichen Submersionsmittel angefüllt waren. Dann wurden die Tiere dauernd überwacht und alle 15—20 Minuten eingehend auf ihre Bewegungsfähigkeit geprüft. Daneben wurden Kontrolltiere ins freie Wasser gesetzt.

I. *Mochlonyx*.

Während die *Anopheles*-Larven in der Regel ruhig an der Wasseroberfläche liegen und die Culiciden-Larven noch vorwiegend mit ihrem Atemrohr an der Wasseroberfläche hängen, sucht die *Mochlonyx*-Larve viel seltener den Wasserspiegel auf, um mit Hilfe ihres Siphos atmosphärische Luft zu sich zu nehmen. So konnten wir beobachten, daß die Larven nur alle 6—15 Minuten auf einige Sekunden (1—60 Sekunden) an die Oberfläche kamen. Kochs (6) Experimente, denen zufolge bei Submersion Lethargie erst nach 24 Stunden gegenüber 2 $\frac{1}{2}$ Stunden bei den Larven von *Culex pipiens* eintrat, sprechen dafür, daß infolge der Reduktion des Tracheensystems eine verstärkte Hautatmung eingesetzt haben muß. Immerhin läßt sich die Stigmenatmung nicht ganz durch die Haut- resp. Tracheenkiemenatmung ersetzen. Bei einem Submersionsversuch, bei dem je ein Tier in einem mit Gaze verschlossenen Glasröhrchen in einem größeren, mit Leitungswasser gefüllten Aquarium untergebracht war, waren vier Larven erst nach 30 Stunden tot, während die eine Larve, die sich bald nach begonnener Submersion verpuppt hatte, schon nach ca. 10 Stunden starb. Wir legten uns jetzt die Frage vor, ob bei fehlendem Sauerstoff im Wasser die fehlende Hautatmung durch erhöhte Stigmenatmung kompensiert wird.

Zunächst zeigte sich, daß bei Submersion in sauerstoffarmem Wasser bereits erheblich früher Lethargie und Tod erfolgten als in Wasser mit gewöhnlichem Sauerstoffgehalt. Wir benutzten zu diesem Zwecke gekochtes destilliertes Wasser und abgekochtes Leitungswasser. Bei Submersion in abgekochtem Leitungswasser lagen von fünf Larven vier sofort auf dem Boden des Gefäßes und nach sechs Stunden waren alle Larven tot. Bei einem Versuch mit abgekochtem destillierten Wasser drängten die Larven zunächst lebhaft nach dem Gazeabschluß jedes Röhrchens. Der Tod trat hier etwas später ein als bei dem vorigen Versuch. Nun wurden in das abgekochte destillierte Wasser des Aquariums, in dem die Submersionsröhrchens eines neuen Versuches standen, Pflanzen (*Ceratophyllum*)

¹⁾ Die zur Erzielung sauerstofffreien Wassers nötigen Apparate, wie sie Pause (8) u. a. benutzt haben, standen uns leider nicht zur Verfügung.

getan. Die submergierten fünf Larven ließen zunächst auch nach vier Stunden keinerlei schädigende Beeinflussung erkennen, waren aber doch nach 10 Stunden tot. Das Ergebnis dieses Versuches ist, daß die Hautatmung zunächst wohl den Bedarf an Sauerstoff, der hier von den Pflanzen produziert wird, zu decken vermag, daß dies aber nicht auf die Dauer möglich ist. Zur Beantwortung der Frage, ob bei veränderter Hautatmung erhöhte Stigmenatmung erfolgt, wurden die *Mochlonyx*-Larven in abgekochtem Leitungswasser gehalten, doch ohne Luftabschluß. Von fünf Larven kamen drei sofort an die Oberfläche. Nach kurzer Zeit hingen alle oben. Nach 15 Minuten tauchten verschiedene Larven unter, konnten dann aber den Wasserspiegel nicht wieder erreichen und machten, am Boden liegend, verzweifelte Anstrengungen, um wieder an die Wasseroberfläche zu gelangen. Gelegentlich erreichten sie diese und holten sich neuen Luftvorrat. Meist lagen sie jedoch matt am Boden des Glases. Nahrung aufzunehmen (Daphnien) waren sie nicht imstande. Nach zwei Tagen starb die erste, nach drei Tagen die zweite, nach fünf Tagen die dritte. Die übrigen zwei Larven erholten sich, doch hatte sich zweifellos unterdes das Wasser wieder mit Sauerstoff angefüllt.

Aus den Versuchen geht hervor, daß weder die Hautatmung allein, noch die Tracheenatmung allein imstande ist, den Tieren den nötigen Sauerstoff zuzuführen, daß beide ineinandergreifen und sich gegenseitig ergänzen müssen, daß aber bis zu einem gewissen Grade die eine Respirationsform die andere ersetzen kann.

II. *Anopheles*, *Culex* und *Theobaldia*.

Wir besprechen diese drei Gattungen gemeinschaftlich, da ja ihre Larven in der Art der Atmung — hängen doch alle drei an der Oberfläche des Wassers — große Ähnlichkeit zeigen. Auf *Anopheles* beziehen sich die Versuche A—K, auf *Culex* L—O und Q und auf *Theobaldia* Versuch P. Durch diese Versuche sollte besonders auch der zweite Teil der zweiten Frage nach dem Verhalten der verschiedenen Larvenstadien beantwortet werden. Darum wurden zu jedem Versuche mehrere Tiere der verschiedenen Entwicklungsstadien eingesetzt. Zum Zwecke des besseren Vergleichs stellen wir in der folgenden Tabelle die Versuchsergebnisse zusammen, um daran anschließend die einzelnen Versuchsreihen zu besprechen.

Aus der Zusammenstellung ersehen wir, daß sich in dem Verhalten der Tiere im Hinblick auf die verschiedenen Larvenstadien scharf umrissene Unterschiede zeigen. Ganz gleich, in welchem Mittel die Tiere untergetaucht werden, wird die Submersion stets am längsten von der ersten Larve ertragen. Mit Ausnahme der Versuche H und J (Tümpelwasser), bei denen die Tiere schon nach 4 bzw. $3\frac{1}{2}$ Stunden bewegungslos geworden waren, bewegten sie sich sonst noch viele Stunden später, nachdem die andern Larven schon längst steif am Boden lagen, noch lustig im Glase umher. Im Versuch A (Leitungswasser) fällt das Eintreten der Bewegungslosigkeit mit dem Abbruche des

	1/4	1/2	1	1 1/4	1 1/2	1 3/4	2	2 1/4	2 1/2	3	3 1/2	4	5	6	7	8
I. Larve																
Anopheles																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ J + H	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	∞ F ∞ G	-	-	∞ D	∞ B ∞ C ∞ E	-	-
Leitungswasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ A
destilliert. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	∞ K	-	-	-
Culex																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	∞ Q	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	∞ O	-	∞ N ∞ P!	∞ L ∞ M
II. Larve																
Anopheles																
Tümpelwasser . .	-	+ H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ J	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	-	-	-	-	+ C + D + G	-	+ E + F	-	-	-	-	-	-	-
Leitungswasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ A
destilliert. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	∞ K	-	-	-
Culex																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ Q	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	+ M	-	-	+ N + L	-	-	-	-	-	-	∞ O	-	+ P!	-
III Larve																
Anopheles																
Tümpelwasser . .	+ H	-	-	+ J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	+ C + D	+ B + E + F	-	-	+ G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leitungswasser . .	-	-	-	-	-	-	-	+ A	-	-	-	-	-	-	-	-
destilliert. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ K	-	-	-	-	-	-
Culex																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	+ Q	-	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	-	-	+ P!	+ M + L	-	-	+ O	-	-	-	-	-	+ N	-
IV. Larve																
Anopheles																
Tümpelwasser . .	+ H	-	-	+ J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	+ C + D	+ B + E + F	+ G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leitungswasser . .	-	-	-	-	-	-	-	+ A	-	-	-	-	-	-	-	-
destilliert. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+ K	-	-	-	-	-	-
Culex																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	+ L + O	+ P!	+ N	-	-	+ M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Puppe																
Anopheles																
Tümpelwasser . .	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
abgekocht. Wasser	-	-	+ G	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leitungswasser . .	-	-	+ A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
destilliert. Wasser	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Zur Erläuterung: + Lethargie. ∞ noch in Bewegung. ! Theobaldia.

Experiments (nach acht Stunden), zusammen. In den andern Versuchen bewegten sich die ersten Larven noch bei Abbruch des Experimentes (nach 3—8 Stunden Dauer).

Bei der zweiten Larve haben wir schon ein anderes Bild. Während bei der ersten Larve die Lethargie frühestens nach $3\frac{1}{2}$ Std. (Tümpelwasser) eintrat, erfolgt sie hier schon (Tümpelwasser) nach einer halben Stunde. In zwei Fällen (Versuch K und O) sind die Tiere bei Abbruch der Versuche (nach fünf Stunden) noch in Bewegung. Der späteste Termin für Eintritt der Lethargie ist nach acht Stunden Experimentierdauer.

Bei der dritten und vierten Larve treten die frühesten Fälle von Lethargie nach einer Viertelstunde, die spätesten nach $3\frac{1}{2}$ Stunden ein; bei der vierten Larve ist aber die Zahl der Fälle in den frühesten Zeiten gehäuft als bei der dritten.

Die beiden Versuche, bei denen auch Puppen verwandt wurden, zeigten, daß sie spätestens nach einer Stunde Untertauchen in Lethargie verfielen.

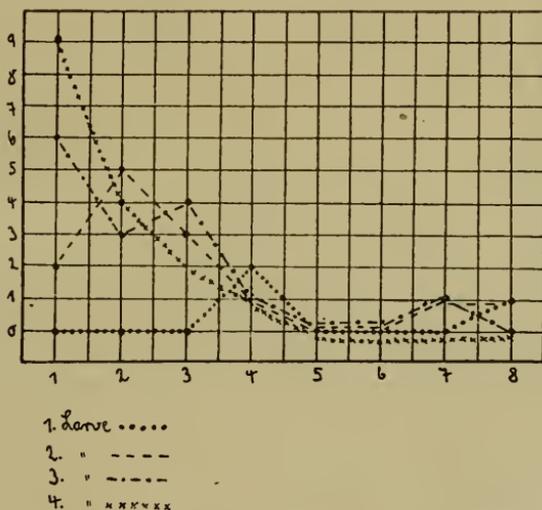


Fig. 1.

Übersicht über die Anzahl der Lethargien in den einzelnen Stunden.

Anschaulich dargestellt werden diese eben gekennzeichneten Ergebnisse am besten durch die vorstehende Kurve (Fig. 1).

Die Abszisse zeigt in ihren fortlaufenden Zahlen die Zeitabschnitte (innerhalb der ersten, zweiten Stunde usw.); auf der Ordinate ist die Gesamtzahl der Lethargien aller Versuche abgetragen. Wir sehen ganz deutlich, wie sich die Höhenpunkte der Kurve nach links hin (von der ersten zur vierten Larve) verschieben und überhöhen, und

wie die erste Larve hinsichtlich ihrer Ausdauer eine Sonderstellung einnimmt.¹⁾

Vergleichen wir die einzelnen Wasserarten hinsichtlich ihrer Wirkung, so zeigt sich, daß abgekochtes Wasser schlechter ertragen wird als Leitungswasser; denn in ihm tritt Bewegungslosigkeit früher ein als in dem letzteren. Zu gleichen Ergebnissen ist auch Babák (2) bei seinen Versuchen gekommen. Er schreibt darüber: „In der mit Wasserstoff gefüllten Kammer kam bei den Larven die Sauerstoffmangellähmung im großen Durchschnitt in 95 Minuten zustande, bei den Puppen in 55 Minuten Nach der Verschließung der Larven und Puppen im gut ausgekochten Wasser wurden ganz ähnliche Ergebnisse gewonnen, wie im Wasserstoff, mit demselben Unterschiede zwischen Larven und Puppen: die ersteren sind etwa in 90 Minuten, die letzteren etwa in 50 Minuten gelähmt worden. Wird gewöhnlich durchlüftetes Wasser zum Verschlusse verwendet, so erhält man merkliche Verlängerung des Intervalles bis zum Erscheinen der Lähmung: die Larven halten etwa vier Stunden, die Puppen etwa zwei Stunden aus.“ Nach Raschke (10) zeigten die Larven von *Culex nemorosus* bei Submersion eine lebhaft Unruhe. Sie fielen merklich zusammen und starben nach ca. zehn Stunden. Hinderte Eysell (3) halbwüchsige *Culex*- und *Aedes*-Larven durch eine Petroleumdecke, an die atmosphärische Luft zu gelangen, so starben sie nach 15–20 Minuten, bei Luftabschluß durch Olivenöl lebten nach vier Tagen noch zwei Larven. Im abgekochten Wasser wurden zwei *Culex*-Larven nach einer halben Stunde recht matt; nach einer Stunde und 20 Minuten war eine Larve tot, während die andere noch Pulsation des Herzens zeigte. Nach ca. vier Stunden lagen alle beide am Boden. Die fibrillären Muskelzuckungen hielten noch an. Nach sechs Stunden trat der Tod ein. Koch (6) stellte bei *Culex pipiens* (erwachsene Larve) das Eintreten der Lethargie mit $2\frac{1}{2}$ Stunden fest. Er kommt zu dem Resultat — und damit deckt sich auch unsere Ansicht —, daß die Sauerstoffaufnahme wahrscheinlich sowohl durch das Stigma des Atemsiphos und zwar in eventuell allein ausreichendem Maße, als auch durch die Körperoberfläche stattfindet. Eine Darmatmung kommt nach ihm nicht in Betracht; wohl aber hat die Entfernung der Tracheenkiemen eine verminderte O_2 -Aufnahmefähigkeit zur Folge) (Versuchsdauer wird auf die Hälfte gekürzt).

Tümpelwasser kommt in seiner Wirkung dem abgekochten Wasser gleich. Die Larven wurden in ihm schneller bewegungslos als in dem Leitungswasser. Vielleicht geht man nicht fehl, wenn man diese Erscheinung darauf zurückführt, daß ja doch in dem Tümpelwasser noch Lebewesen bzw. organische Abfallstoffe enthalten sind, die zu

¹⁾ Wir möchten an dieser Stelle auf die Versuche Amerlings (1) hinweisen, die auch Babák (2) erwähnt: Larven von *Rana esculenta* von 5 mm Länge zeigten bei Sauerstoffmangel nach 10 Stunden, solche von 11 mm Länge nach $2\frac{1}{4}$ Stunden Lähmung.

ihrer Atmung bzw. Verwesung Sauerstoff verbrauchen und dadurch den Culiciden-Larven Sauerstoff entziehen.

Besonders günstig ist die Wirkung des destillierten Wassers. Sucht man nach einer Deutung der günstigen Wirkung dieses Submersionsmittels, so denkt man dabei an die Versuche Warburgs (11), der gezeigt hat, daß der Sauerstoffverbrauch der Seeigelleier steigt, wenn dem Meerwasser OH-Jonen zugesetzt werden. Vielleicht ist hier in unsern Versuchen durch den Mangel an mineralogischen Beimischungen der Sauerstoffverbrauch des Organismus herabgesetzt worden.

Vergleiche zwischen dem Verhalten der einzelnen Gattungen wollen wir nicht anstellen, sondern die Frage offen lassen, da zu ihrer Entscheidung eine große Zahl von Versuchsreihen nötig wäre.

Pulszählungen ergaben als normale Zahlen:

<i>Anopheles</i> :	I. Larve	105, 115, 108	} pro Minute
	II. „	102, 100	
	III. „	80, 98	
	IV. „	74, 84	
<i>Culex pipiens</i> :	I. Larve	91	} pro Minute
	II. „	80	
	III. „	71	
	IV. „	60	
<i>Theobaldia annulata</i> :	I. Larve	104	} pro Minute
	II. „	96	
	III. „	54	
	IV. „	42	

Aus den Zahlen ersieht man, daß in den ersten Larvenstadien das Herz viel lebhafter pulsiert als in den späteren. Die lebhaftere Tätigkeit des Herzens hängt wohl auch mit der Hautatmung zusammen, da bei letzterer das Blut die Sauerstoffversorgung des Organismus übernehmen muß, während bei der späteren Ausgestaltung des Tracheennetzes diesem diese Rolle zufällt. Diese von Häutung zu Häutung fortschreitende Verästelung der Tracheen ist wohl einerseits eine Folge der im Verhältnis zur Volumenzunahme zurückbleibenden Oberflächenvergrößerung, andererseits der sichtlich zunehmenden Trägheit der älteren Larvenstadien. Hautatmung und Ausbildung der an die letzte Herzkammer tretenden Tracheenverzweigungen müssen wohl auch in einem gewissen Zusammenhange stehen. Sie fehlen bei allen ersten Larvenstadien und bei der erwachsenen Larve von *Mochlonyx*, bei der ja die Hautatmung eine wichtige Rolle spielt. Die Bedeutung dieser Äste liegt wohl, wie schon Imms (4) vermutet hatte, in einer Sauerstoffversorgung des Herzens als einer Art Lunge, die dem Blute aus den Tracheen den sonst aus der Haut aufgenommenen Sauerstoff zuführt.

Bei Luftabschluß veränderten sich die Pulszahlen. So zeigt eine dieser Larven, die unter dem Deckglase in abgekochtes Leitungs-

wasser gebracht wurde (Paraffinumrandung) folgende Veränderung des Pulses:

	normal	74	} pro Minute
nach 5 Minuten		72	
„ 25 „		53	
„ 30 „		23	
„ 75 „		13	

Bei einer dritten Larve sind die Zahlen: normal 80, nach zehn Minuten 69 Pulsschläge in der Minute. Diese Zahlen widersprechen Babáks (2) Angaben über eine Beschleunigung der Herztätigkeit bei anhaltendem Luftabschluß, stimmen dagegen mit Kochs (6) Feststellungen überein.

Literatur.

1. Amerling, K. Über die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel während der Ontogenie des Frosches. Pflügers Archiv, Bd. CXXI, S. 363, 1908.
2. Babák, E. Zur Physiologie der Atmung bei *Culex* (Versuche von J. Hepner). Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie. Bd. V. 1912.
3. Eysell, A. Beiträge zur Biologie der Stechmücken. Arch. f. Schiffs- u. Trop. Hyg. 1907. Bd. II.
4. Imms, A. D. On the larval and pupal stages of *Anopheles maculipennis* Meigen. Journ. of Hyg. 1907 Bd. 7.
5. Derselbe. Fortsetzung. Parasitology. 1908. Bd. 1.
- 6a. Koch, A. Studien an Larven von *Culex* bei der Submersion. Zool. Anz. Bd. 50. 1918.
- 6b. Koch und Gofferje. Züchtung und Submersion von Culiciden-Larven in Wasser von verschiedenem Salzgehalt. Zool. Anz. Bd. 51. 1920.
7. Nuttall and Shipley. The structure and biology of *Anopheles*. Journ. of Hyg. 1901. Bd. 1 u. 2.
8. Pause, J. Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. 1918. Bd. 36.
9. Raschke, W. Zur Anatomie und Histologie der Larve von *Culex nemorosus*. Zool. Anz. 1887. Bd. 10.
10. Derselbe. Die Larve von *Culex nemorosus*. Arch. f. Naturg. 1887. Bd. 53.
11. Warburg, O. Über die Oxydation in lebenden Zellen nach Versuchen am Seeigeelei. Hoppe-Seylers Zeitschrift f. phys. Chemie. Bd. 66. 1910.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [87A_7](#)

Autor(en)/Author(s): Tänzer Ernst

Artikel/Article: [Morphogenetische Untersuchungen und Beobachtungen an Culiciden-Larven. I. Teil. Morphogenetische Beobachtungen. 136-182](#)